

**OSTRACISMO ALLE FRONTIERE DELLA
BIOLOGIA EVOLUZIONISTICA:
IL CASO LÉON CROIZAT**

di *Carmino Colacino e John R. Grehan*

Chiunque assuma che la letteratura biogeografica sia necessariamente scientifica sarà sorpreso nell'apprendere che questa è fin troppo spesso asservita a debolezze strettamente umane quali la presunzione, ostinazione, ragionamento illogico ecc. È della massima importanza che i giovani studiosi siano informati di ciò perché, se così non fosse, si troverebbero nella condizione di non essere in grado di giudicare correttamente ciò che la stampa e ciò che li circonda offrono alla loro attenzione¹.

[Croizat 1984b]

1. Introduzione. Non è insolito nella scienza che fattori di tipo sociologico abbiano una influenza maggiore della valutazione obiettiva del merito scientifico nell'accettazione di nuovi sviluppi.

In ambito scientifico può manifestarsi una notevole resistenza ad abbandonare teorie preferite laddove queste sono collegate allo status individuale in termini di carriera, potere, e finanziamenti (pubblici e privati). Questa inerzia sociologica determina un quadro teorico e sociale generalmente accettato che differenzia lo scienziato "serio", investito dall'autorità che gli deriva dal fatto di parlare e scrivere per conto ed in nome della scienza "seria" e credibile, da colui che non è riconosciuto come tale.

¹ Tutte le citazioni da Croizat sono in inglese nell'originale e sono state tradotte in italiano dagli autori.

Thomas Kuhn ha illustrato tale processo nel suo libro *The Structure of Scientific Revolutions* [1970] in riferimento ad un corpus di teorie organizzato in un "paradigma" o "ortodossia", mentre le voci dissenzienti sono spesso respinte e considerate sfide esoteriche e misticheggianti che rischiano di far ritornare la scienza al Medio Evo. Questo costrutto sociale della scienza conduce ad un dilemma procedurale in quanto la scienza può progredire solamente attraverso la confutazione della conoscenza prevalente, cosa che non è possibile senza il riconoscimento delle sfide provenienti dall'esterno dell'ortodossia ufficiale.

La sfida all'ortodossia può provocare non solo l'ostracismo della comunità scientifica ma addirittura attacchi a livello personale, nei quali viene messa in dubbio la credibilità scientifica del dissidente, indicato per esempio quale elemento della "frangia pazzoide" (*lunatic fringe*). La storia della scienza presenta numerosi casi di questo tipo, alcuni dei quali sono presentati in altri contributi a questo volume. In questo articolo esamineremo in che maniera tale processo sociologico ha influenzato la storia del pensiero evoluzionistico e della biogeografia in riferimento all'opera scientifica ed alla carriera di Léon Croizat, che fu etichettato come "pazzoide" da George Gaylord Simpson (Nelson 1977), un membro eminente della scuola di biologia evoluzionistica di New York.

Dopo aver presentato una breve biografia di Croizat, metteremo in evidenza i suoi contributi scientifici più importanti alla luce degli eventi e del quadro teorico relativo ai tempi in cui visse ed operò. Analizzeremo poi il suo peculiare destino scientifico: dapprima ignorato dalla comunità scientifica, poi frainteso e mal adoperato, poi finalmente riconosciuto per i suoi effettivi meriti da biologi in Europa, America Latina e nel Pacifico meridionale.

2. Léon Croizat. Léon Croizat nacque nel 1894 in Italia da genitori benestanti di origine francese, e morì in Venezuela nel 1982 all'età di 89 anni. Si interessò allo studio del mondo vivente sin da giovane, quando fu spesso ospite del conte Mario G. Peracca, erpetologo, nella cui serra poté osservare le tartarughe delle Galapagos e le iguane giganti. Senza dubbio fu proprio lì che ebbe la possibilità di incontrare naturalisti e professori universitari, e tra questi molto probabilmente anche Daniele Rosa (1857-1944), che sviluppò la prima teoria moderna completa di classificazione filogenetica, o *cladistica* (Rosa 1918). La frequentazione di Peracca dette l'opportunità al giovane Croizat di essere esposto ai problemi della tassonomia, e della teoria dell'evoluzione, secondo il pensiero e le vedute correnti in Europa a quei tempi.

La prima guerra mondiale interruppe gli studi di Croizat. Come egli stesso scrisse: “fui risucchiato per circa sei anni nel servizio militare”. Nel 1920 ottenne la laurea in giurisprudenza avvantaggiandosi di speciali norme per i veterani. L'avvento del fascismo, al quale si oppose, lo costrinse a trasferirsi a New York. Negli otto anni di ristrettezze economiche che ne seguirono, Croizat trovò comunque anche il modo di interessarsi alla pittura ad acquerello, con un certo successo. Nel 1936 il direttore dello Arnold Arboretum dell'Università di Harvard, D. E. Merrill, gli offrì un posto di assistente tecnico. Croizat incominciò immediatamente ad utilizzare le strutture e la biblioteca dell'Arboretum, in ciò avvantaggiato dalla sua conoscenza di diverse lingue europee, e pubblicò i risultati delle sue osservazioni in numerosi articoli (173, dal 1936 al 1946)². Questi contributi furono a volte considerati controversi dalla comunità scientifica del tempo, e Croizat parla esplicitamente della “censura” subita durante questo periodo. Certamente egli scriveva ciò che credeva giusto, anche se talvolta con una vena polemica che gli causò delle ostilità. Infatti, quando Merrill fu rimosso dal suo incarico di direttore nel 1946, Croizat fu licenziato, forse in ritorsione per alcuni suoi lavori precedenti nei quali criticava le opinioni del botanico I. W. Bailey. Croizat non fu in grado di trovare un altro lavoro negli Stati Uniti e si trasferì quindi in Venezuela dove ebbe una serie di incarichi accademici tra il 1947 ed il 1952. Nel 1951 partecipò in qualità di botanico della Universidad de los Andes alla spedizione franco-venezuelano al fiume Orinoco.

Nel 1953 divorziò dalla prima moglie (che aveva sposato quando ancora era nell'esercito, in Italia) e si risposò. La seconda moglie, Catilina, per permettere a Croizat di lavorare a tempo pieno sulla panbiogeografia* decise di studiare architettura del paesaggio negli Stati Uniti in modo da poter poi guadagnare abbastanza per sostenere entrambi. Croizat si dimise quindi da tutte le cariche accademiche per lavorare a tempo pieno sulle problematiche biologiche e biogeografiche che gli stavano a cuore. In quel periodo egli aveva già pubblicato il *Manual of Phytogeography* (Croizat 1952), e negli anni seguenti furono pubblicate le altre sue opere più importanti (*Panbiogeography*, 1958, *Principia Botanica*, 1961, *Space, Time, Form: The Biological Synthesis*, 1964). Queste ultime furono tutte pubblicate privatamente da Croizat, onde evitare la censura che sarebbe stata inevitabilmente imposta dagli editori scientifici.

² Secondo la Bibliografia di Croizat a cura di Heads, Craw 1984.

* Questa (invece della più corretta “pambiogeografia”) sembra essere la dizione comune anche nella letteratura italiana sull'argomento (NdC).

A tale proposito è interessante riportare una nota presente nell'ultima pagina di *Space, Time, Form*:

L'atteggiamento universale, particolarmente negli USA e Gran Bretagna, da parte dei direttori di riviste è di rifiutare contributi che siano "controversi", o anche solo che possano "provocare discussioni", malgrado siano "interessanti". Dal momento che ogni nuovo pensiero è "controverso", non vale la pena di occuparsi di signori che agiscono in tale spirito. [Croizat 1964, p. 881]³.

Nel 1974 Croizat pubblicò un articolo con Gareth Nelson e Donn E. Rosen nella prestigiosa rivista scientifica *Systematic Zoology* (ora *Systematic Biology*). Il manoscritto che Croizat inviò a Nelson affinché fosse inoltrato all'editore della rivista per la pubblicazione fu pesantemente ritoccato dagli altri autori senza l'autorizzazione di Croizat (egli acconsentì solamente all'aggiunta dei nomi di Nelson e Rosen come coautori di rango inferiore). Croizat, per questo motivo, non considerava tale articolo rappresentativo delle sue idee e teorie (Croizat 1982). Recentemente, ed in seguito ad un articolo di uno di noi (Colacino 1997), Nelson⁴ dichiarò che la versione dei fatti data da Croizat era falsa, che questi era al corrente, in tutti gli stadi di preparazione del manoscritto, di tutte le modifiche effettuate al testo, e che però la corrispondenza a sostegno di tali affermazioni fu distrutta quando egli andò in pensione⁵. Questo articolo, anche se provocò un più ampio riconoscimento dell'esistenza di Croizat, allo stesso tempo provocò confusione, perché "panbiogeografia" e "cladistica della vicarianza" furono percepite come la stessa cosa (cfr. per esempio Frankel 1984). Torneremo su questo punto più avanti (§4).

Nel 1976, all'età di 82 anni, Croizat e sua moglie divennero i primi direttori del Jardín Botánico Xerófito di Coro, un giardino botanico che essi avevano fondato nel 1970⁶. In quello stesso anno Croizat perse l'uso dell'occhio destro in un incidente, e alcuni problemi di salute caratterizzarono gli anni successivi fino alla morte avvenuta nel 1982. Nel luglio-agosto di quell'anno egli scrisse il suo ultimo lavoro scientifico (pubblicato postumo nel 1984 [Croizat 1984b]), nel quale continuava a dimostrare la

³ Ringraziamo Marco Mamone Capria per aver segnalato un probabile errore tipografico nel testo originale da cui è tratta questa citazione.

⁴ Comunicazione personale a CC.

⁵ Vedasi anche il commento di M. T. Ghiselin in Heads, Craw 1984.

⁶ Ora denominato "Jardín Botánico Xerófito León Croizat".

stessa lucidità di pensiero e vigore nel combattere l'”autorità accademica e l'ignoranza erudita” che aveva dimostrato nel corso della sua carriera scientifica⁷. In una lettera a Craw, nell'anno della morte, scrisse:

In verità ho vissuto e lavorato a mio piacimento sia nell'arte che nella scienza. Cos'altro potrebbe desiderare un uomo? La conoscenza è sempre stata il mio obiettivo. C'è molto che dovrò lasciare incompiuto [...] ma qualcosa almeno ebbi il privilegio di lasciare al mondo affinché fosse usato, se così intende [...] Come disse il poeta latino, lascerò la tavola dei vivi come un ospite che ha mangiato a sazietà. Sì, se avessi un'altra vita da spendere, certamente non la sprecherei. Ma ciò non può essere, quindi perché lamentarsi? [Cit. in Craw 1984b]

3. Il contributo di Croizat. Croizat propose negli anni Cinquanta un metodo di analisi biogeografica (la “panbiogeografia”) i cui risultati suggerirono la necessità di una profonda revisione dei principi sui quali la teoria evoluzionistica era basata⁸. Egli era ovviamente conscio della sua “non ortodossia”, e delle possibili conseguenze:

La censura è oggi tanto rampante quanto lo era nel Medio Evo, anche se il suo aspetto è differente, e il suo linguaggio non è più, nel complesso, modellato su quello della Divina Rivelazione. [Croizat 1964, p. 179]

Croizat produsse una delle più interessanti critiche del darwinismo perché scelse di rivolgersi direttamente al problema della forma biologica piuttosto che a quello dello spazio (Craw 1984c). In effetti le forme (morfologia) degli organismi cambiano nel tempo e nello spazio.

3.1. La panbiogeografia di Croizat: contributo e rilevanza per la teoria evoluzionistica. I contributi di Croizat e della sua metodologia biogeografica alla teoria evoluzionistica sono acuti e profondi. Un aspetto importante è che questi derivarono dall'applicazione di un metodo biogeografico sui dati empirici piuttosto che da speculazioni astratte e aprioristiche, queste ultime caratterizzanti la maggior parte della teoria biogeografica ed evoluzionistica dell'epoca.

Croizat considera il processo evolutivo come composto da tre fattori:

⁷ Le informazioni biografiche sono tratte da Craw 1984b, Zunino 1992, Llorente *et al.* 2000, Morrone 2000, e dalle brevi note autobiografiche alla fine di Croizat 1982.

⁸ Croizat 1952, 1958, 1961, 1964.

spazio, tempo, forma. L'evoluzione nello spazio e nel tempo ha come risultato la formazione delle modalità di distribuzione che sono l'oggetto di studio della scienza della biogeografia. La biogeografia fu molto importante nello sviluppo iniziale e nella formulazione della teoria evoluzionistica (cfr. Croizat 1964, 1984a; Grehan 1988a). La "selezione naturale" di Darwin, tuttavia, ebbe l'effetto di enfatizzare la nozione di evoluzione come una variazione della forma (includendo nel termine 'forma' morfologia, geni, sviluppo, comportamento ecc.) nel tempo, mentre l'aspetto biogeografico (spaziale) divenne di importanza limitata, se non ridondante, per l'intera impresa evoluzionistica (Grehan 1988a).

Darwin era consapevole dell'importanza dei *vincoli* ("constraints") o delle *leggi di crescita* ("laws of growth"), e fece riferimento ad essi, per esempio, nelle diverse edizioni di *On the Origin of Species by means of natural selection* e in diverse delle sue lettere pubblicate⁹. Darwin si rese conto di aver sopravvalutato l'azione della selezione naturale. Ciò nonostante, anche riconoscendo che molta variazione morfologica nelle piante poteva essere "attribuita alle leggi di crescita, indipendentemente dalla selezione naturale" (Darwin 1872, p. 175)¹⁰, la "Sintesi Moderna" enfatizzò esclusivamente la selezione naturale come ciò che dirige il corso della variazione evolutiva.

Questo fatto trova riscontro in una delle più comuni definizioni di evoluzione, in cui questa è considerata come "qualsiasi variazione della frequenza genetica"¹¹. Questo sfortunato evento, secondo Croizat [1964], ritardò lo sviluppo del pensiero evoluzionistico. La teoria evoluzionistica neodarwiniana, inoltre, spiegando il modello naturale di classificazione sulla base delle relazioni di discendenza (filogenesi), senza però effettivamente predire o proibire alcuna possibilità, è incapace di generare una comprensione aggiuntiva dei processi macroevolutivi.

L'approccio originale di Croizat all'evoluzione risiede nell'analisi delle distribuzioni geografiche attuali degli organismi, come base per la comprensione del processo che genera l'evoluzione della forma attraverso lo spazio e il tempo. Egli verificò i concetti aprioristici e congetturali di Darwin di speciazione in "centri di origine" e successiva "migrazione" da quei centri mediante "mezzi di dispersione", analizzando il grado di corrispondenza tra la capacità di disperdersi e i modelli spaziali di dispersione. Così facendo riscontrò che le modalità di dispersione non solo erano

⁹ Cfr. Craw 1984d per una compilazione di riferimenti in tal senso.

¹⁰ Cfr. anche Craw 1984c; Grehan 1984, Heads 1984.

¹¹ Per esempio Wilson, Bossert 1971, p. 20.

ripetitive (perché seguivano dei *canali* [“channels”] principali generali, da lui definiti *tracce* [“tracks”], ma anche indipendenti dai vari “mezzi di dispersione” dei taxa.

Per spiegare le ‘distribuzioni vicarianti’ (cioè la presenza di taxa correlati tra loro in località differenti), Croizat [1958, 1964, 1984a] propose che i differenti taxa si fossero evoluti da un antenato comune caratterizzato da ampia distribuzione, il quale stabilì la sua distribuzione durante un precedente periodo di “mobilismo” durante il quale i suoi “mezzi di sopravvivenza” (meccanismi attraverso i quali la prole è capace di localizzare, e di stabilirsi in, località che ne permettano la sopravvivenza) fungono da mezzi di dispersione (cioè di estensione della gamma di habitat disponibili). Segue poi un periodo di “immobilismo”, nel corso del quale l’antenato sarà sottoposto ad un attivo processo di variazione morfologica (“form-making”), in corrispondenza di particolari centri e in conseguenza delle differenti pressioni evolutive presenti nell’areale di distribuzione:

Form-making è un processo ordinato attraverso il tempo e nello spazio. Si realizza mediante la suddivisione di un gruppo ancestrale (qualunque sia il suo rango tassonomico) intorno a centri, essenzialmente locali, di differenziazione progressiva. [Croizat 1958, vol. 2b, p. 998]

Come spiegano Grehan e Ainsworth [1985], “I discendenti, perciò, si evolvono in località differenti come se ci fosse stata effettiva migrazione tra esse”. Le disgiunzioni si realizzeranno mediante “estinzioni” nell’areale precedentemente continuo. Croizat, comunque, non respinge il “dispersionismo” come un evento del tutto impossibile:

[...] un biogeografo deve essere un vicarista in linea di principio e un dispersionista in dettaglio, caso per caso e secondo i meriti di ciascun caso. [Croizat 1982]

La Panbiogeografia analizza i caratteri biogeografici mediante il disegno delle *tracce individuali* e l’incorporazione diretta di informazioni morfologiche (per orientare le tracce individuali in riferimento a particolari settori geografici della Terra). Una traccia individuale è una linea che unisce le località disgiunte di un particolare taxon. Questa traccia individuale viene interpretata come un grafo della distribuzione geografica del taxon preso in considerazione, e ne costituisce le “coordinate primarie” spaziali. Le tracce individuali sono poi orientate secondo i bacini marini od oceanici. Ciò permette di proporre una ipotesi per la *linea di base* [“baseline”] (caratteri-

stica definitoria) per quella traccia individuale. La linea di base rappresenta una omologia biogeografica primaria (carattere diagnostico) per il taxon in studio (Craw 1988). Nel caso di distribuzioni geografiche complesse è necessario avere informazioni sulle relazioni filogenetiche nel gruppo in studio in modo da poter orientare le tracce individuali:

[...] il compito di connettere il tutto per mezzo di 'tracce' si dimostra estremamente difficile a meno che il flusso delle affinità nel gruppo in studio sia perfettamente conosciuto. [Croizat 1958, vol. 2, p. 688]¹²

In ogni caso, una volta determinate, le diverse tracce individuali di gruppi tassonomici differenti con una stessa linea di base, costituiscono una *traccia standard o generalizzata*. Una traccia generalizzata si riferisce alla distribuzione attuale di un biota ancestrale i cui componenti individuali sono i frammenti relittuali (Craw 1988). Le tracce generalizzate per gli organismi terrestri, come Croizat scoprì nel 1958, non hanno correlazione spaziale apparente con la distribuzione attuale dei continenti. Così parti di continenti/isole sono in relazione l'una con l'altra mediante tracce che attraversano bacini marini e oceanici, e non all'interno dei limiti continentali odierni. Le tracce generalizzate perciò non costituiscono "unità biogeografiche equivalenti alle aree geografiche odierne" (Craw 1988).

Uno degli elementi rivoluzionari della biogeografia di Croizat concerne l'integrazione tra biogeografia e geologia. La maggior parte dei biogeografi non riesce ad effettuare tale integrazione, limitandosi ad applicare i propri racconti sui centri di origine e di dispersione alle teorie geologiche del momento, come per esempio la deriva dei continenti. L'approccio di Croizat fu completamente diverso. Egli ricercava una correlazione tra modelli biogeografici e caratteristiche tettoniche come base metodologica per la predizione dell'associazione storica tra storia della Terra e origine ed evoluzione delle distribuzioni (Craw 1990). Croizat [1961, 1964] metteva in correlazione l'allora appena scoperto fenomeno tettonico dell'allontanamento delle dorsali oceaniche con la geometria spaziale dei modelli attuali di distribuzione, riconoscendo anche le implicazioni storiche parallele delle faglie di trasformazione e delle disgiunzioni della distribuzione. In queste applicazioni Croizat faceva un uso attivo delle nuove scoperte e dei modelli emergenti dagli studi geologici e geofisici del fondo oceanico che stavano rivoluzionando le scienze della Terra in quell'epoca (cfr. Wood 1985). La

¹² Cfr. anche Craw 1983.

tecnica delle correlazioni spaziali tra dati biogeografici e caratteri geologici genera predizioni sull'origine ed evoluzione dei taxa e la loro distribuzione, svincolando la biogeografia da particolari teorie geologiche relative ad eventi del passato (Heads 1990, 1998a, Craw 1989). Inoltre, dal momento che tale approccio genera predizioni evoluzionistiche basate solamente sull'analisi dell'evidenza biogeografica, che comprende sia le relazioni biologiche che la distribuzione geografica, può essere usato per verificare realmente le teorie geologiche (Craw, Weston 1984).

3.2. Un esempio: la distribuzione di *Nothofagus* e dei ratiti. I risultati che possono ottenersi dal metodo panbiogeografico sono illustrati dalla comparazione di due classici problemi biogeografici – il gruppo dei *ratiti*, uccelli non volatori (struzzi, emù, kiwi, per esempio) e un gruppo di piante dell'emisfero meridionale simili ai nostri faggi (genere *Nothofagus*) (Craw 1985, Grehan 1988b, Craw *et al.* 1999). Entrambi i gruppi sono distribuiti perlopiù su frammenti di quello che era il supercontinente Gondwana, anche se il genere *Nothofagus* non è però presente in Africa e India. Entrambi i gruppi sono considerati avere possibilità di dispersione relativamente limitate e rappresentano linee evolutive di antica origine, cosicché, con l'accettazione della deriva dei continenti e della tettonica a placche, si considerarono le loro distribuzioni come il risultato del movimento dei continenti derivanti dalla frammentazione di Gondwana. I due gruppi sono quindi tradizionalmente considerati omologhi biogeografici con una comune origine.

L'analisi panbiogeografica identifica la distribuzione dei ratiti attribuendole una linea di base che va dall'Oceano Indiano all'Oceano Atlantico, e suggerendo quindi che la storia di questi bacini oceanici sia correlata all'origine della loro distribuzione (Fig. 1a). Questa omologia spaziale è coerente con l'ipotesi di una frammentazione della loro distribuzione originaria nel supercontinente di Gondwana quando si formarono i bacini oceanici indiano e atlantico. Il genere *Nothofagus*, invece, è presente perlopiù nell'area del Pacifico (Fig. 1b), suggerendo che l'origine di tale gruppo sia associato alla formazione del bacino del Pacifico piuttosto che dei bacini tettonici di Gondwana. La sovrapposizione della distribuzione dell'attuale genere *Nothofagus* e degli attuali ratiti non deriva, quindi, da una comune storia gondwaniana, ma piuttosto da convergenza fra diverse regioni geologiche (Gondwana e Pacifico) come previsto per la prima volta da Croizat [1958, 1961] e successivamente corroborato dai geologi (Craw 1982, 1985). Solo nel caso dei ratiti può essere sostenuta perciò una distribuzione "gondwanica" mentre la distribuzione di *Nothofagus*, così come quella di

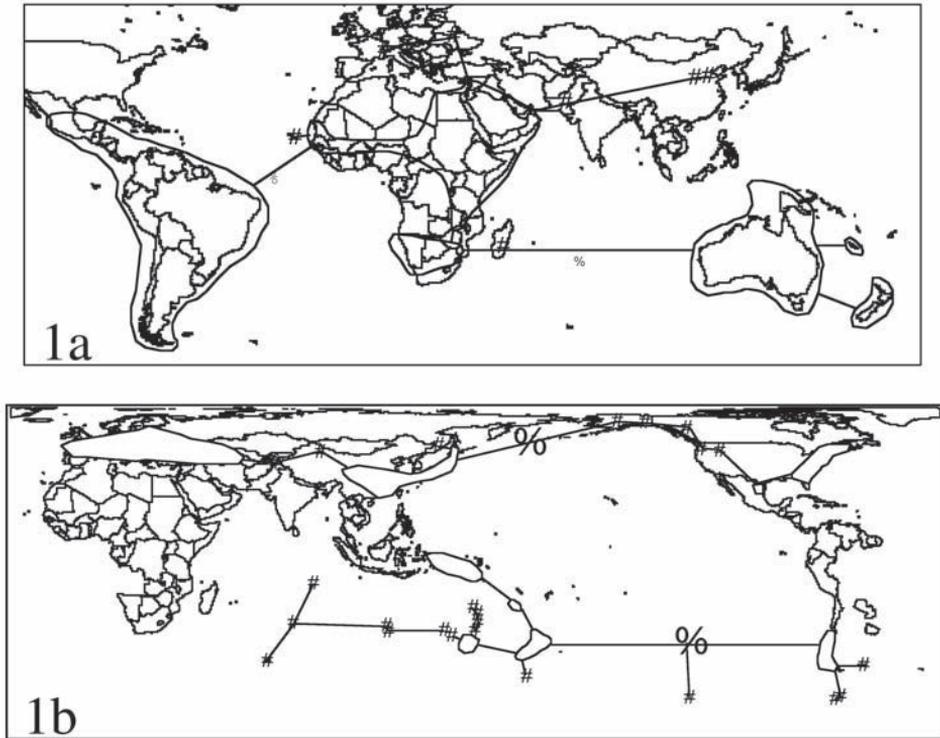


Figura 1

molti altri gruppi di animali e piante, rappresenta una distribuzione non-gondwanica legata al bacino del Pacifico.

3.3. Implicazioni per la teoria evoluzionistica. La principale implicazione per la teoria evoluzionistica della panbiogeografia di Croizat è il requisito che *i processi evolutivi causino una variazione biologica nell'antenato in un'area ampia e non in alcuni particolari e geograficamente limitati "centri di origine"* nell'ambito dell'areale di distribuzione attuale. Questo approccio condivide importanti similarità con la teoria dell'ologenesi di Rosa (cfr. §2). Entrambi gli autori obiettarono al ragionamento *ad hoc* usato convenzionalmente per spiegare l'origine e l'evolversi delle distribuzioni, entrambi erano indotti a ciò da un ragionamento di tipo metodologico, ed entrambi svilupparono un modello generale di differenziazione ancestrale estesa che implicava meccanismi biologici di variazione evolutiva e che Croizat identificava con il termine "ortogenesi" (Luzzatto *et al.* 2000).

Il processo dell'evoluzione, secondo Croizat (1958, 1964) comprende un meccanismo biologico, appunto l'*ortogenesi*, responsabile della generazione e costituzione non casuale di nuove mutazioni genetiche. Croizat non esclude la possibilità che si verifichino adattamenti locali, ma considera questi di secondaria importanza per il processo evolutivo:

Nell'evoluzione sono discernibili chiaramente due momenti. Uno è primariamente direzionale (ortogenetico!), risulta cioè dal dispiegamento di premesse strutturali che, una volta stabilitesi, determinano il corso del susseguente *form-making* lungo linee di sequenza basilarmente irreversibili in tutto l'essenziale. L'altro momento comprende adattamento e selezione (per lo più all'ambiente) in funzione di un flusso primariamente direzionale. Teorie dell'evoluzione che non [...] discriminano tra questi due momenti [...] non possono essere soddisfacenti. "Ortoselezione" è ovviamente un nome sbagliato, confondendo in uno i due momenti dell'evoluzione. [...] Adattamento e selezione sono necessariamente operativi su uno sfondo precedente fornito dall'ortogenesi. [Croizat 1964, p. 709]

Come abbiamo già detto (§3.1), Darwin era consapevole dell'importanza delle cosiddette "leggi di crescita o ontologiche", però non fu in grado di integrarle, poi, nella sua teoria. Il neodarwinismo e la Sintesi Moderna ignorarono completamente fattori diversi dalla selezione naturale (inclusa la teoria di Darwin sulle leggi di crescita), considerando la selezione naturale necessaria e sufficiente per spiegare tutta la variazione evolutiva. Più di recente, alcuni autori ortodossi hanno riconosciuto la possibilità che fattori biologici possano giocare un ruolo importante nella variazione evolutiva¹³. Che altri fattori abbiano un ruolo nell'evoluzione è un fatto ben noto nella letteratura scientifica evoluzionistica dell'Europa continentale del XIX secolo e dell'inizio del XX¹⁴.

L'ortogenesi è stata spesso e in maniera non corretta considerata, specialmente dai principali teorici evoluzionistici anglo-americani, come equivalente a un certo tipo di credo mistico, per esempio:

[l'ortogenesi] confida su una tendenza interna o spinta verso la perfezione o il progresso. Tutte queste teorie erano finalistiche: postulavano una qualche forma di teleologia cosmica di scopo o programma. [Mayr 1978]

¹³ Cfr. per es., Gould, Lewontin 1979; Maynard Smith *et al.* 1985; Reif *et al.* 1985.

¹⁴ Per es., Rosa, 1918, 1923, 1988; vedasi Grehan, Ainsworth 1985; Craw, Heads 1988, per una discussione sulla storia dell'ortogenesi.

Oppure l'ortogenesi viene riferita in termini di serie lineari o tendenze verso uno stato non adattativo (per es., Panchen 1992, p. 263). La principale critica all'ortogenesi è che, per es.:

Deve comprendere una qualche forma di meccanismo sconosciuto e forse 'interno' [...] un ricorso al misticismo. [Gould, Lewontin 1979]

L'ortogenesi viene perciò rigettata principalmente per mancanza di un meccanismo noto. Nemmeno Gould e Lewontin, comunque, forniscono alcun meccanismo "noto" per i loro *vincoli filetici* ("phyletic constraints") e *vincoli allo sviluppo* ("developmental constraints")¹⁵.

In realtà l'ortogenesi nel senso di Darwin, Croizat, Rosa (tra gli altri) non ha connotazioni teleologiche o mistiche. Fa riferimento semplicemente al fatto che *una variazione nella forma è limitata, vincolata, dallo stato iniziale*. "Io uso il termine ortogenesi in senso puramente meccanicistico, e niente affatto in senso mistico [...]" (Croizat 1964, p. 676). Nel concetto di ortogenesi non viene compresa alcuna spiegazione in termini di fini, queste sì molto comuni nei racconti adattativi, dove non si spiega niente dicendo in effetti solo che "così è" (su questo punto, le spiegazioni adattative ci sembrano effettivamente molto più prolisse e teleologiche).

Croizat considera l'ortogenesi come il principale fattore di variazione evolutiva. Egli considera l'evoluzione come consistente nell'interazione di due processi principali, cioè l'ortogenesi (tipo di organizzazione, *Bauplan*) e l'adattamento (ad ambienti differenti), con il primo considerato il più importante per la spiegazione della variazione (macro)evolutiva. Sviluppi recenti nella genetica molecolare includono i concetti di *spinta molecolare* ("molecular drive") e di "conversione genetica non casuale" ("biased gene conversion"), che richiedono una coevoluzione di meccanismi di variazione evolutiva biologici e mediati dall'ambiente (Craw *et al.* 1999). Tali tipi di processi possono corrispondere in tutto o in parte al concetto di ortogenesi *sensu lato* così come proposto da Croizat.

4. Travisamenti dell'opera di Croizat: vera incomprendione o piuttosto ostracismo? Molti degli autori che in un modo o nell'altro si sono occupati della panbiogeografia di Croizat sono stati fuorviati dall'associazione impropria dei lavori di Croizat con la biogeografia della vicarianza, un metodo considerato dai sostenitori una estensione e miglioramento del

¹⁵ Vedasi Colacino 1997 per una breve discussione.

metodo panbiogeografico (per es., Patterson 1981; Humphries, Parenti 1999).

La biogeografia della vicarianza assume *solamente come possibile* che gli organismi viventi e la terra sulla quale si trovano possano evolvere assieme. Questo è un punto importante perché implica una differenza concettuale tra i due metodi (cfr. Croizat 1982, 1984b; Heads, Craw 1984). La biogeografia della vicarianza stabilisce relazioni sulla base della forma (cioè dall'analisi cladistica di aspetti degli organismi di tipo strutturale, funzionale, comportamentale), senza realmente considerare gli aspetti spaziale e temporale degli organismi studiati come un elemento integrale del metodo. Il cladogramma così ottenuto, perciò, non contiene alcuna informazione biogeografica. La distribuzione geografica degli organismi (taxa) studiati è quindi sovrapposta al cladogramma biologico (Craw 1983).

A tutt'oggi, nonostante la pubblicazione di una serie di lavori, e addirittura di un libro sull'argomento (Craw *et al.* 1999), molti biogeografi sembrano incapaci di afferrare la differenza tra la biogeografia della vicarianza e la panbiogeografia di Croizat. Negli appunti delle lezioni di un corso in biogeografia dell'Università dell'Arizona, disponibile fino a poco tempo fa su Internet (ultimo aggiornamento rilevato 16 ottobre 2000), per esempio, Léon Croizat viene presentato come il "padre della biogeografia della vicarianza" e una "traccia individuale" vi è definita come "una linea che circonda l'areale totale di un taxon monofiletico."

In uno dei pochi libri di testo di biogeografia (per molti aspetti ottimo) che cita Croizat riscontriamo che le idee di Croizat vengono travisate riportando, per esempio, che "*Croizat denunciava categoricamente il wegenerismo* [cioè la teoria della deriva dei continenti]" (Brown, Gibson 1983, p. 267), senza peraltro dire che Croizat non si opponeva a quella teoria perché pensava fosse falsa (al contrario di, per esempio, Simpson e Mayr), ma piuttosto perché la ricostruzione dei continenti in un unico supercontinente (*Pangaea*) era in conflitto con i suoi risultati, specialmente nell'area del Pacifico (quindi non si opponeva, per principio, all'idea della "deriva dei continenti"). Anche se gli autori del libro hanno la pretesa di rappresentare correttamente le idee di Croizat, in un paio di pagine (pp. 350-352) della nuova edizione (Brown, Lomolino 1998) veniamo informati che:

- era Croizat che respingeva arrogantemente i punti di vista alternativi,
- oggi giorno "con l'eccezione di pochi zelanti discepoli della panbiogeografia [...] la maggior parte dei biogeografi riconosce l'approccio di Croizat come errato", e ancora:
- Croizat "nei suoi primi scritti, denunciò il wegenerismo".

Naturalmente Brown e Lomolino non riportano l'opposizione sia di Simpson che di Mayr alla teoria della deriva dei continenti (cfr. Nelson 1977) con la stessa risolutezza critica utilizzata nel caso di Croizat. Al contrario, quando citano l'opposizione di Simpson al wegenerismo enfatizzano piuttosto i problemi associati con i difetti della teoria originaria. La realtà è che le idee di Wegener furono generalmente respinte durante tutti gli anni Trenta, Quaranta, e fino al principio dei Cinquanta:

[...] argomentazioni che negavano la dispersione dei continenti passavano senza scrutinio o verifica. Erano corrette a priori perché tutti sapevano che la deriva dei continenti era sbagliata. [Carey 1976, cit. in Craw 1984a]

E tuttavia Croizat (1958, 1961) risulta essere il primo evoluzionista e biogeografo ad applicare i nuovi dati geologici sull'estensione del fondo degli oceani e della tettonica a placche (Craw 1990, Grehan 2001).

La critica più curiosa è quella che "Croizat mancava di una solida base sistematica e filogenetica" (Brown, Lomolino 1998). È evidente che un'analisi biogeografica accurata dipende dalle informazioni sistematiche disponibili, e che, il più delle volte, la qualità di quelle informazioni non dipende dal biogeografo che usa le informazioni raccolte da altri scienziati. La filogenesi, inoltre, non è indipendente da spazio e tempo, e infatti uno dei principi fondamentali della panbiogeografia di Croizat è proprio quello dell'uso delle coordinate spaziotemporali dei taxa per chiarirne le relazioni filogenetiche e come ausilio nella ricostruzione della filogenesi (per es., Croizat 1958, 1964; Craw *et al.*, 1999). Riteniamo che tale critica sia valida in generale per qualsiasi studio biogeografico e che questa rappresenta una confutazione selettiva di un metodo biogeografico alternativo che minaccia l'egemonia della biogeografia ed evoluzionismo tradizionali.

Vogliamo anche mettere in evidenza che molti recensori hanno sostenuto che nella biogeografia di Croizat le considerazioni filogenetiche non avessero ruolo alcuno¹⁶ alcuni probabilmente confusi dai molti commenti negativi di Croizat sulla *sistematica hennigiana* (cladistica), interpretati come una incapacità da parte sua di comprendere il concetto di relazioni filogenetiche. Questo è falso, dal momento che Croizat era ben consapevole dell'importanza della filogenesi, ed ha incluso nelle sue analisi i concetti di antenato-discendente e di origine comune (Craw 1982; cfr. per es., Croizat 1958, vol. 1, p. 726; Croizat 1979). Aggiungiamo qui come chiosa che

¹⁶ Cfr. per es. Ball 1976; Cracraft 1975; McDowall 1978; Patterson 1981.

comunque Croizat era molto critico verso la sistematica filogenetica di Hennig, non considerando originale l'approccio di Hennig, ma piuttosto concettualmente una compilazione del precedente lavoro di Rosa (1918, 1923), e in particolare della *Teoria dell'ologenesi* (Croizat 1979, Luzzatto *et al.* 1997, 2000).

Alcuni autori possono anche essere stati intimoriti dalla maniera eterodossa e ripetitiva che Croizat utilizzava nel presentare le sue idee¹⁷ e il risultato più comune di ciò è stato la mancanza di comprensione e il travisamento del punto di vista di Croizat¹⁸. Allo stesso tempo, ci sono stati alcuni altri autori che hanno preferito invece ignorare i contributi di Croizat *tout court*. In particolare, Simpson, come già riportato, era convinto che Croizat “[fosse] un membro della frangia pazzoide”, laddove Mayr riteneva che Croizat possedesse “uno stile e metodologia totalmente non scientifici”, e aggiungeva che “il tempo è troppo breve per discutere con tali autori”, così liquidando i lavori di Croizat nell'insieme senza alcuno scrupolo (cfr. Nelson 1977, n. 3)¹⁹. Mayr evitò la menzione diretta di Croizat

¹⁷ Cfr. Croizat 1964, pp. xvii-xviii, per un commento in proposito da parte dello stesso Croizat.

¹⁸ Cfr. per es. Ball 1976; Brundin 1972; Cracraft 1975; Croizat *et al.* 1974; Mayr 1982b; Nelson, Platnick 1980; Nelson 1974; Rosen 1978.

¹⁹ Questo il testo integrale della nota 3 da Nelson (nostra traduzione dall'inglese): “Dal momento che Simpson non ha mai fatto commenti pubblicamente su Croizat, e a giudicare dai suoi scritti recenti mai lo farà, la sua valutazione (in una lettera del 1973) può essere riportata qui di seguito: ‘Lo studio del voluminoso lavoro di Croizat mi ha convinto che egli sia un pazzoide [letteralmente, un membro della “lunatic fringe”]. Croizat contribuì qualche informazione sulla base su cui si fonda il giudizio di Simpson: ‘Simpson ebbe nelle sue mani il mio libro *Panbiogeography* non appena questo fu posto in vendita (1958), dal momento che mi scrisse personalmente i suoi commenti in proposito...’ (p. 106) [Si riferisce ad una pagina in Croizat-Chaley 1979. Citazione originale in spagnolo NdA]. Dal momento che Mayr non ha mai fatto commenti pubblicamente su Croizat, la sua valutazione (in una lettera del 1974) può essere riportata qui di seguito: ‘Né Simpson né nessun altro ha influenzato il mio trattamento di Croizat, ma solamente il suo stile e metodologia totalmente ascientifici. Il tempo è troppo breve per discutere con tali autori e non ci si può semplicemente riferire a Croizat senza una analisi dettagliata. Sono pronto ad essere criticato per questo, ma ogni scienziato deve prendere la decisione su dove tracciare la linea’. In relazione alla maniera nella quale le sue opere furono ricevute, Croizat ha diverse volte fatto menzione ad una ‘congiura del silenzio’, esemplificata dalla scuola dispersionista dell’American Museum-Harvard University (Simpson, Darlington, Mayr, ed i loro molti studenti). In questo caso penso che Croizat faccia appropriatamente risorgere l’inquietante frase di Thomas Huxley, da lui usata per descrivere la maniera nella quale Darwin venne ricevuto dal mondo accademico del tempo. Ed io penso che i commenti di Croizat mettano a fuoco lo stesso lassismo nelle nostre istituzioni, o almeno in due di queste e dei loro accoliti.”

nella sua opera del 1982, *The Growth of Biological Thought* (Mayr 1982a), al tempo stesso travisando il metodo di Croizat, presentato come:

Una teoria biogeografica piuttosto eccentrica fu proposta verso la fine degli anni cinquanta, la 'biogeografia della vicarianza', [...]²⁰.

Proprio quello stesso anno, però, nel recensire un libro, Mayr [1982b] cita finalmente Croizat.

È interessante notare che tra gli scienziati che perlopiù ignorarono Croizat in pubblico, ce ne sono alcuni che intrattennero con lui rapporti epistolari in privato, in alcuni casi per lungo tempo. Tra questi: Stephen J. Gould (dal 1978 al 1982), Soren Løvtrup (1978-80), Daniel Janzen (1974), Peter Raven (1978), Armen Takhtajan (1961-70), e Simpson stesso (1959). Stephen Jay Gould, per esempio, informò Croizat che aveva letto *Panbiogeography* quando era studente di dottorato, ciò nonostante non menzionò mai Croizat nelle sue pubblicazioni storiche o evolucionistiche, anche se queste facevano spesso riferimento a numerose figure poco note della biologia.

Fu Simpson il primo che tentò di ostracizzare il lavoro di Croizat, insultandolo personalmente, come abbiamo visto. Simpson era fra i più rumorosi (e potenti) rappresentanti dell'ortodossia del tempo, di stretta osservanza neodarwinista e in veemente disaccordo con le idee di Croizat specialmente in riferimento alla dispersione. Croizat evidenziò nei suoi lavori diverse contraddizioni negli scritti di Simpson. Simpson scelse di ignorare completamente Croizat anche se apparentemente la sua posizione si spostò verso una accettazione (mai dichiarata) di alcune delle idee di Croizat (vedasi per es., Croizat 1982). Simpson, comunque, continuò a condannare il punto di vista di Croizat in ogni caso, una 'dissidenza cognitiva' che egli apparentemente condivide con altri più recenti recensori del metodo panbiogeografico²¹.

È infine interessante notare un commento di Craw [1984a] relativo ad una interpretazione storica di Simpson da parte di Frankel [1981]. È evidente che l'ostracismo che Croizat ha subito ha provocato un danno alla scienza della biogeografia che ancora dura. I commenti di Frankel, infatti, ignorano completamente alcune delle più importanti obiezioni alla zoogeografia di Simpson, quelle di Croizat:

²⁰ Cfr. Croizat 1984b per il commento di Croizat stesso.

²¹ Cfr. le recensioni di Cox [1998] e Cracraft [2000] del recente *Panbiogeography* di Craw et al. 1999.

Ciò che è chiaro è il notevole parallelismo tra l'approccio di Frankel e quello dei recenti tentativi di Simpson (uno dei principali protagonisti del dibattito) di razionalizzare la sua precedente opposizione alla teoria della deriva dei continenti come un tentativo di evitare la falsificazione della sua 'teoria' zoogeografica induttivo-dispersionista. La generale accettazione della tettonica a placche negli anni '60 e primi anni '70 corrobora sia le ipotesi di Wegener che, in parte, quelle biogeografiche di Croizat. Il fatto che Simpson abbia tentato, e continui a tentare, di screditarne uno (Wegener) e di ignorarne l'altro (Croizat) è la prova finale del suo desiderio di evitare la falsificazione del suo approccio alla zoogeografia. [...]

Frankel ha scelto di collocarsi all'interno della tradizione induttivo-dispersionista di Matthew/Simpson e ha scritto la sua storia in accordo con quella tradizione. Facendo questo non è riuscito ad apprezzare la natura ipotetico-deduttiva della biogeografia di Wegener, né la natura induttiva della critica permanente di Simpson. [...]

La storia recente della geologia e della biogeografia contiene molti aspetti interessanti per il filosofo, lo storico e il sociologo della scienza. Che questa sia una fruttuosa area di ricerca dovrebbe essere evidente dai commenti riportati più sopra. Il fatto che Frankel abbia trascurato la letteratura scientifica e i recenti commenti in disaccordo con le sue interpretazioni, non gli ha permesso di trattare la materia in maniera critica e profonda, impedendogli di rispondere adeguatamente alla sfida che il suo oggetto di studio presentava. [Craw 1984a]

Frankel [1984] mantenne il suo punto di vista, e la cosa forse non deve sorprendere, dichiarando che la relegazione di Croizat nella "frangia pazzoide" da parte di molti è "completamente comprensibile". Egli evidenziò:

- che a Croizat mancava una "posizione di insegnamento di lungo periodo" nella quale egli potesse "promulgare [= indottrinare?] la panbiogeografia tra i futuri biogeografi";
- l'insistenza di Croizat affinché la biogeografia si sostenesse sui propri meriti piuttosto che su quelli della geologia;
- l'opposizione di Croizat ad altri punti di vista popolari quali l'enfasi sulla selezione naturale in evoluzione e l'uso dell'analisi cladistica in sistematica; e
- i suoi scritti "difficili" e "voluminosi".

Nell'attirare l'attenzione su questi problemi Frankel [1984] tenta di fingere che fosse Croizat ad essere irragionevole, sostenendo nel contempo che i suoi oppositori in campo biogeografico – che non furono in grado di

anticipare la rivoluzione geologica della tettonica a placche – potevano difficilmente essere biasimati per questo.

5. Percorso verso il futuro. Il convegno *Scienza e Democrazia/Science and Democracy* riconosce il problema critico del controllo democratico sulla ricerca scientifica ed il ruolo della politica interna nelle comunità scientifiche. L'ambizione della conoscenza scientifica di essere libera da pregiudizi politici ed ideologici viene confusa dal fatto che la scienza è un costrutto 'sociale' prodotto da gruppi organizzati gerarchicamente che valutano, premiano, e puniscono i loro membri, e che esercitano un controllo su quali opinioni sono lecite, o anche semplicemente su quali possano essere discusse in pubblico (Hull 1988; cfr. "Introduzione" del presente volume).

La storia delle idee di Croizat e il suo programma di ricerca rappresentano lo sviluppo di una lunga linea di pensiero evolucionistico che ha la sua base nella filosofia e cultura dell'Europa continentale. Il metodo panbiogeografico è un metodo di ricerca originale e fruttuoso degno di considerazione, come dimostrato dalla sua recente applicazione e sviluppo da parte di scienziati in Nuova Zelanda e America Latina²². Il suo rifiuto acritico nel momento in cui la Sintesi Moderna si stabilì come ortodossia è, da un punto di vista puramente scientifico, ingiustificato e ingiustificabile.

È evidente che il riconoscimento dei contributi di Croizat negli anni Cinquanta e Sessanta (e anche dopo) fu impedito da cause di tipo sociologico e non da mancanza di valore scientifico. La mano pesante della struttura organizzativa gerarchica e il controllo politico della scienza non furono meno evidenti quando la panbiogeografia risorse in qualità di competitore nel dibattito scientifico in Nuova Zelanda. Virtualmente esiliata dalla letteratura scientifica neozelandese, lo sviluppo e articolazione iniziali del metodo panbiogeografico e della relativa sintesi divenne possibile oltremare, in particolare nella rivista *Systematic Zoology*, una delle rare pubblicazioni dove il dibattito scientifico e le opinioni diverse fossero tollerati, se non promossi come elemento necessario per il progresso scientifico.

La panbiogeografia fu invece virtualmente bandita dalle riviste scientifiche neozelandesi, come per esempio dal *Journal of the Royal Society of New Zealand*, e a tutt'oggi è rimarchevole una totale assenza della panbiogeogra-

²² Per es., Craw 1982, 1983, 1988; Craw *et al.* 1999; Craw, Heads 1988; Craw, Weston 1984; Grehan, Ainsworth 1985; Heads 1985, 1990; Morrone, Crisci, 1995; Morrone *et al.* 1996; Page 1987, Zunino 2000.

fia dalla stampa divulgativa scientifica. Una discussione preliminare della panbiogeografia e dei contributi botanici di Croizat (*Principia Botanica*) fu pubblicata dalla rivista scientifica biologica *Tuatara* della Victoria University di Wellington solo grazie al sostegno del redattore per la zoologia (G. W. Gibbs), laddove il redattore per la botanica (B. Sampson) preferì dissociarsi dall'iniziativa²³. Un numero speciale dedicato alla panbiogeografia fu pubblicato da una rivista italiana, *Rivista di Biologia - Biology Forum*, grazie all'interessamento del suo direttore Giuseppe Sermonti²⁴. L'anno successivo si tenne con successo la prima conferenza scientifica dedicata alla panbiogeografia al Museum of New Zealand a Wellington, con la partecipazione di più di 70 scienziati e la pubblicazione dei numerosi lavori scientifici presentati in un numero speciale del *New Zealand Journal of Zoology* (Matthews 1990), grazie al supporto finanziario da parte del curatore delle collezioni dei molluschi del Museum of New Zealand, Frank Climo (che mise a disposizione i propri fondi per le pubblicazioni).

Grazie alla felice conclusione del congresso e alla pubblicazione degli atti il futuro della panbiogeografia in Nuova Zelanda appariva per una volta promettente. L'impatto però del controllo 'democratico' e 'sociale' divenne ancora più cruciale quando la politica scientifica neozelandese si indirizzò verso il finanziamento 'competitivo' come fonte primaria di sostegno per la ricerca scientifica, mediante la nuova *Foundation for Research and Technology*. Questa organizzazione dette agli oppositori della panbiogeografia, in qualità di revisori, l'opportunità di eliminare qualsiasi possibilità di finanziamento per questa. Mediante l'attribuzione di standard di verifica che non erano realistici per la scienza della panbiogeografia, divenne molto facile eliminarla di fatto quale serio competitore, mentre furono sostenute le ricerche che si attenevano ai modelli evolutivisti darwiniani ortodossi.

Ironicamente, il Ministro della Scienza, Simon Upton, era dell'opinione che tale tipo di approccio competitivo avrebbe potuto fornire opportunità di finanziamento per lo sviluppo della panbiogeografia. Egli però dovette rendersi conto²⁵, alla luce dell'evidente opposizione, che la comunità scientifica in Nuova Zelanda mancava della necessaria diversità per poter permettere alla panbiogeografia di prosperare. Ciò nonostante, la panbiogeografia è emersa internazionalmente dall'oscurità imposta da Simpson,

²³ Craw, Gibbs, 1984.

²⁴ Craw, Sermonti 1988.

²⁵ Comunicazione personale a JRG.

Mayr e altri fautori e sostenitori dell'evoluzione e biogeografia darwiniani a loro contemporanei. Applicazioni recenti includono analisi delle Proteacee (Weston, Crisp 1996), di scorpioni dell'Argentina (Mattoni, Acosta 1997), del genere di alberi *Cecropia* (Franco-Rosselli, Berg 1997), di un gruppo di eterotteri (Coscaron 1997, Coscaron, Morrone 1995), di un gruppo di coleotteri (Kolibác 1998), della Flora della Colombia (Cortes, Franco 1997), di Crostacei di acqua dolce (Lopretto, Morrone 1998), di un gruppo di composite della Nuova Zelanda (Heads 1998b), di desmospoglie marine (Hajdu 1998), di due gruppi di ditteri (Matile 1998, 1999), dell'erpetofauna dell'America Centrale (Wilson, McCranie 1998), di scorpioni (Lourenço 1998), del genere *Abrotanella* (Heads, 1999), di biota delle Ande (Katinas *et al.* 1999), di chilopodi (Morrone, Pereira 1999), delle Cycadales e Coniferales (Contreras-Mendina *et al.* 1999), di un gruppo di anisotteri (DeMarmels, 2000), di copepodi (Menu-Marque *et al.* 2000), della conservazione delle foreste tropicali (Luna *et al.* 2000), e di generi delle Theaceae (Luna, Contreras 2000).

La panbiogeografia è attualmente riconosciuta internazionalmente come uno dei principali metodi biogeografici della biologia evoluzionistica²⁶. Brown and Lomolino [1998] inclusero Croizat nel novero dei grandi scienziati che contribuiscono allo sviluppo della biogeografia, ed il XXVIII convegno della Società Italiana di Biogeografia dedicò a Croizat una medaglia commemorativa (Zunino 1992). Considerazioni di tipo sociologico sembrano però ancora essere significative nel determinare l'interesse nella panbiogeografia, con la maggior parte delle attività ad essa riferite presenti in America Latina, nei Paesi dell'area del Pacifico meridionale (Espinosa, Llorente 1993; Llorente *et al.* 2000), ed in Europa (Zunino 1992, Colacino 1997, Monge-Nájera 1999).

Ringraziamenti Si ringraziano Robin Craw e Juan Morrone per i commenti e suggerimenti al manoscritto originale inglese. Si ringrazia Marco Mamone Capria per la revisione del testo italiano.

Bibliografia

BALL I. R. 1976: "Nature and Formulation of Biogeographical Hypotheses", *Systematic Zoology*, vol. 24, pp. 407-430.

²⁶ Brown, Lomolino 1998; Craw *et al.* 1999; Humphries, Parenti 1999; Bueno, Llorente 2000; Cox, Moore 2000; Morrone 2000.

- BROWN J. H., GIBSON A. C. 1983: *Biogeography*, Saint Louis (USA), Mosby.
- , LOMOLINO M. V. 1998: *Biogeography* II ed., Sunderland (USA), Sinauer.
- BRUNDIN L. 1972: “Phylogenetics and Biogeography”, *Systematic Zoology*, vol. 21, pp. 69-79.
- BUENO A., LLORENTE J. 2000: “Una vision de la biogeografia dispersionista con críticas a sus fundamentos”, *Caldisia*, vol. 22, pp. 161-184.
- CAREY S. W. 1976: *The Expanding Earth*. Amsterdam, Elsevier.
- COLACINO C. 1997: “Léon Croizat’s Biogeography and Macroevolution, or ... “Out of Nothing, Nothing Comes””, *The Philippine Scientist*, vol. 34, pp. 73-88.
- CONTRERAS-MENDINA R., LUNA VEGA I., MORRONE J. J. 1999: “Biogeographic analysis of the genera of Cycadales and Coniferales (Gymnospermae): a panbiogeographic approach”, *Biogeographica*, vol. 75, pp. 145-162.
- CORTES R., FRANCO P. 1997: “Análisis panbiogeográfico de la flora de Chiribiquete, Colombia”, *Caldasia*, vol. 19, pp. 465-478.
- COSCARON M. del C. 1997: “Revision of the genus *Peirates* Serville, with a cladistics and biogeographic analysis (Heteroptera: Reduviidae, Peiratinae)”, *Entomologica Scandinavica*, vol. 28, pp. 39-73.
- , MORRONE J. J. 1995: “Systematics, cladistics, and biogeography of the *Peirates collarti* and *P. lepturoides* species groups (Heteroptera: Reduviidae, Peiratinae)”, *Entomologica Scandinavica*, vol. 26, pp. 191-228.
- COX B. 1998: “From generalized tracks to ocean basins-how useful is panbiogeography?”, *Journal of Biogeography* vol. 25, pp. 813-828;
- , MOORE P. D. 2000: *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*, London, Blackwell Scientific Publications.
- CRACRAFT J. 1975: “Historical Biogeography and Earth History: Perspectives for a Future Synthesis”, *Annals of the Missouri Botanical Garden*, vol. 62, pp. 227-250.
- 2000: “Tracking biogeographic history”, *TREE*, vol. 15, pp. 126-127.
- CRAW R. C. 1982: “Phylogenetics, Areas, Geology and the Biogeography of Croizat: A Radical View”, *Systematic Zoology*, vol. 31, pp. 304-316.
- 1983: “Panbiogeography and Vicariance Cladistics: Are They Truly Different?”, *Systematic Zoology*, vol. 32, pp. 431-438.
- 1984a: “‘Conservative prejudice’ in the debate over disjunctively distributed life forms”, *Studies in the History and Philosophy of Science*, vol. 15, pp. 131-140.
- 1984b: “Never a Serious Scientist: The Life of Léon Croizat”, *Tuatara*, vol. 27, pp. 5-7.
- 1984c: “Léon Croizat’s Biogeographic Work: A Personal Appreciation”, *Tuatara*, vol. 27, pp. 8-13.
- (a cura di) 1984d: “Charles Darwin on “Laws of Growth”, *Tuatara*, vol. 27, PP. 19-20.

- 1985. "Classic Problems of southern emisphere biogeography re-examined", *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, vol. 23, pp. 1-10.
 - 1988: "Panbiogeography: Method and Synthesis in Biogeography", pp. 405-435 in MYERS A. A. and P. S. GILLER, *Analytical Biogeography*, London, Chapman and Hall.
 - 1989: "Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands", *Systematic Zoology*, vol. 37, pp. 291-310.
 - 1990: "New Zealand biogeography: a panbiogeographic approach", *New Zealand Journal of Zoology*, vol. 16, pp. 527-547.
 - , GREHAN J. R., HEADS M. J. 1999: *Panbiogeography: tracking the history of life*, New York, Oxford University Press.
 - , GIBBS G. W. 1984: "Croizat's Panbiogeography and Principia Botanica", *Tuatara*, vol. 27, pp. 1-75.
 - , HEADS M. 1988: "Reading Croizat. On the Edge of Biology", *Rivista di Biologia - Biology Forum*, vol. 81, pp. 499-532.
 - , SERMONTI G. 1988: *Special Issue on Panbiogeography*, *Rivista di Biologia Biology Forum*, Vol. 81 (4).
 - , WESTON P. 1984: "Panbiogeography: A Progressive Research Program?", *Systematic Zoology*, vol. 33, pp. 1-13.
- CROIZAT L. 1952: *Manual of Phytogeography*,. L'Aja, Junk.
- 1958: *Panbiogeography or an Introductory Synthesis of Zoogeography, Phytogeography, and Zoology; With Notes on Evolution, Systematics, Ecology, Anthropology, etc. Vol. 1 - The New World. Vol. 2 - The Old World* (Bound as 3 Vols.), Caracas, Published by the Author.
 - 1961: *Principia Botanica or beginnings of botany (with sketches by the author)*, Caracas, Published by the Author. (1960 on title page).
 - 1964: *Space, Time, Form: The Biological Synthesis*, Caracas, Published by the Author. (1962 on title page):
 - (-CHALEY) L. 1979: "Hennig (1966) entre Rosa (1918) y Løvtrup (1977): Medio Siglo de 'Sistemática Filogenética.'" *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales* (Caracas), vol. 38, pp. 59-147.
 - 1982: "Vicariance/Vicariism, Panbiogeography, 'Vicariance Biogeography,' etc.: A Clarification", *Systematic Zoology*, vol. 31, pp. 291-304.
 - 1984a: "Charles Darwin and his Theories", *Tuatara*, vol. 27, pp. 21-25. (Originariamente pubblicato nel 1977 in spagnolo come 'Conclusiones' (pp. 84-88) dell'articolo: "Carlos Darwin y sus teorías". *Bol. Acad. Cienc. Fís. Mat. Nat. Caracas*, vol. 37, pp. 15-90.

- 1984b: "Mayr vs. Croizat: Croizat vs. Mayr – An Enquiry", *Tuatara*, vol. 27, pp. 49-66.
- , NELSON G., ROSEN D. E. 1974: "Centers of Origins and Related Concepts", *Systematic Zoology*, vol. 23, pp. 265-287.
- DARWIN C. 1872: *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, 6th Edn. London, Murray.
- DE MARMELS J. 2000: "The larva of *Allopetalia pustulosa* Selys, 1873 (Anisoptera: Aeshnidae), with notes on aeshnoid evolution and biogeography", *Odonatologica*, vol. 29, pp. 113-128.
- ESPINOSA D., LLORENTE J. 1993: *Fundamentos de Biogeografías Filogenéticas*, México, D. F., Universidad Nacional Autónoma de México and CONABIO.
- FRANCO-ROSSELLI P., BERG C. C. 1997: "Distributional patterns of *Cecropia* (Cecropiaceae): a panbiogeographic analysis", *Caldasia*, vol. 19, pp. 285-296.
- FRANKEL H. 1981: "The paleobiogeographical debate over the problem of disjunctively distributed life forms", *Studies in the History and Philosophy of Science*, vol. 12, pp. 219-259.
- 1984: "Biogeography, before and after the rise of sea floor spreading", *Studies in the History and Philosophy of Science*, vol. 15, pp. 141-168.
- GOULD S. J., LEWONTIN R. C. 1979: "The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique to the Adaptionist Programme", *Proceedings of The Royal Society of London*, vol. 205, pp. 851-998.
- GREHAN J. R. 1984: "Evolution by Law: Croizat's 'Orthogeny' and Darwin's 'Laws of Growth'", *Tuatara*, vol. 27, pp. 14-18.
- 1988a: "Panbiogeography: Evolution in Space and Time", *Rivista di Biologia – Biology Forum*, vol. 81, pp. 469-498.
- 1988b: "Box II. Biogeographic homology: Ratites and the southern beeches", *Rivista di Biologia – Biology Forum*, vol. 81, pp. 577-587.
- 2001: "Panbiogeography from Tracks to Ocean Basins: Evolving Perspectives", *Journal of Biogeography*, vol. 28 (2), in press.
- , AINSWORTH R. 1985: "Orthogenesis and Evolution", *Systematic Zoology*, vol. 34, pp. 174-192.
- HAJDU E. 1998: "Toward a Panbiogeography of the Seas: Sponge Phylogenies and general tracks", pp. 95-108 in Y. WATANABE & N. FUSEYANI (Eds), *Sponge Sciences – Multidisciplinary Perspectives*, Tokyo, Springer.
- HEADS M. 1984: "Principia Botanica: Croizat's Contribution to Botany", *Tuatara*, vol. 27, pp. 26-48.
- 1985: "Biogeographic Analysis of *Nothofagus* (Fagaceae)", *Taxon*, vol. 34, pp. 474-480.
- 1990: "Integrating earth and life sciences in New Zealand natural History: the parallel arcs model", *New Zealand Journal of Zoology*, vol. 16, pp. 549-585.

- 1998a: "Biogeographic disjunction along the Alpine fault, New Zealand", *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 63, pp. 161-176.
- 1998b: "Biodiversity of the New Zealand divaricating tree daisies: *Olearia* sect. Nov. (Compositae)", *Botanical Journal of the Linnean Society*, vol. 127, pp. 239-285.
- 1999: "Vicariance biogeography and terrane tectonics in the South Pacific: analysis of the genus *Abrotanella* (Compositae)", *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 67, pp. 391-432.
- , CRAW R. 1984: "Bibliography of the scientific work of Léon Croizat, 1932-1982", *Tuatara*, vol. 27: 67-75.
- HULL D. L. 1988: *Science as a Process: an Evolutionary Account of the Social and Conceptual Development of Science*. Chicago, University of Chicago Press.
- HUMPHRIES C. J., PARENTI L. R. 1999: *Cladistic biogeography. Second Edition: Interpreting Patterns of Plant and Animal Distributions*. Oxford, Oxford University Press.
- KATINAS L., MORRONE J. J., CRISCI J. V. 1999: "Track analysis reveals the composite nature of the Andean biota", *Australian Systematic Botany*, vol. 47, pp. 111-130.
- KOLIBÁČ J. 1998: "New Australian Thanerocleridae with notes on the biogeography of the subtribe Isoclerina Kolibáč (Coleoptera: Cleroidea)", *Invertebrate Taxonomy*, vol. 12, pp. 951-975.
- KUHN T. S. 1970: *The Structure of Scientific Revolutions*, II ed., Enlarged, Chicago, University of Chicago Press.
- LLORENTE J., MORRONE J. J., BUENO A., PÉREZ-HERNÁNDEZ R., VILORIA A., ESPINOZA D. 2000: "Historia del desarrollo y la recepción de las ideas panbiogeográficas de Léon Croizat", *Historia y Filosofía de la Ciencia*, vol. 24, pp. 549-577.
- LOURENÇO W. R. 1998: "Panbiogeographie, les distributions disjointes et le concept de famille relictuelle chez les scorpions", *Biogeographica*, vol. 74, pp. 133-144.
- LOPRETTO E. C., MORRONE J. J. 1998: "Anaspidacea, Bathynellacea (Crustacea, Syncarida), generalised tracks, and the biogeographical relationships of South America", *Zoologica Scripta*, vol. 27, pp. 311-318.
- LUNA I., ALCÁNTARA O., MORRONE J. J., ESPINOSA D. 2000. "Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo (Mexico)", *Drivers. Distrib.*, vol. 6, pp. 137-144.
- , CONTRERAS R. 2000: "Distribution of the genera of Theaceae (Angiospermae: Theales): A panbiogeographic analysis", *Biogeographica*, vol. 76, pp. 79-88.
- LUZZATTO M., PAESTRINI C., PASSERIN D'ENTRÈVES P. 1997: "L'opera dimenticata di Daniele Rosa", *Accad. Sci. Torino. Mem. Sci. Fis.*, vol. 21, pp. 3-48.
- , - , - 2000: "Hologenesis: the last and lost theory of evolutionary change", *Italian Journal of Zoology*, vol. 67, pp. 129-138.

- MATILE L. 1998: "First Palaearctic record of the genus *Laurypta* Edwards (Diptera: Keroplatidae)", *Tijdschrift voor Entomologie*, vol. 141, pp. 241-244.
- 1999: "New record of the genus *Parempheriella* Matile from the Palaearctic region (Diptera, Mycetophilidae)", *Revue Française d'Entomologie Nouvelle Série*, vol. 21, pp. 115-118.
- MATTHEWS C. 1990: *Panbiogeography Special Issue. New Zealand Journal of Zoology*, vol. 16 (4).
- MATTONI C. I., ACOSTA L. F. 1997: "Scorpions of the insular sierras in the Llanos district (Province of La Roja, Argentina) and their zoogeographical basis", *Biogeographica*, vol. 73, pp. 67-80.
- MAYNARD SMITH J., BURIAM R., KAUFFMAN S., ALBERCH P., CAMPBELL J., GOODWIN B., LANDE R., RAUP D., WOLPERT L. 1985: "Developmental Constraints and Evolution", *Quarterly Review of Biology*, vol. 60, pp. 265-287.
- MAYR E. 1978: "Evolution", *Scientific American*, vol. 239, pp. 39-47.
- 1982a: *The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution, and Inheritance*. Harvard, The Belknap Press of Harvard University Press.
- 1982b: "Vicariance Biogeography [Review]", *Auk*, vol. 99, pp. 618-620.
- MCDOWALL R. M. 1978: "Generalized Tracks and Dispersal in Biogeography", *Systematic Zoology*, vol. 27, pp. 88-104.
- MENU-MARQUE S., MORRONE J. J., MITROVICH C. L. 2000: "Distribution patterns of the South American species of *Boeckella* (Copepoda: Centropagidae): A track analysis", *Journal of Crustacean Biology*, vol. 20, pp. 262-272.
- MONGE-NÁJERA J. 1999: "Historical biogeography: status and goals for the 21st century", *Gayana*, vol. 63, pp. 165-170.
- MORRONE J. J. 2000: "Entre el escarnio y el encomio: León Croizat y la panbiogeografía", *Interciencia*, vol. 25, pp. 41-48.
- , CRISCI J. V. 1995: "Historical Biogeography: Introduction to Methods", *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 26, pp. 373-401.
- , ESPINOSA-ORGANISTA D., LLORENTE-BOUSQUETS J. L. 1996: *Manual de Biogeografía Histórica*, México, D. F., Universidad Nacional Autónoma de México.
- , PEREIRA L. A. 1999: "On the geographical distribution of the Neotropical and Andean species of *Schendylops* (Chilopoda: Geophilomorpha: Schendylidae)", *Revista Societa Entomologia Argentina*, vol. 58, pp. 165-171.
- NELSON G. 1974: "Historical Biogeography: An Alternative Formalization", *Systematic Zoology*, vol. 23, pp. 555-558.
- 1977: "Biogeografía Analítica y Sintética ("Panbiogeografía") de las Americas. [Review]", *Systematic Zoology*, vol. 26, pp. 449-452, [ristampato con traduzione in spagnolo in *Buletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales (Caracas)*, vol. 37 (1979), pp. 57-63 (spagnolo), pp. 65-71 (inglese)].

- , PLATNICK N. I. 1980: “A Vicariance Approach to Historical Biogeography”, *Bio-science*, vol. 30, pp. 339-343.
- PAGE R. D. 1987: “Graphs and Generalized Tracks: Quantifying Croizat’s Panbiogeography”, *Systematic Zoology*, vol. 36, pp. 1-17.
- PANCHEN A. L. 1992: *Classification, Evolution, and the Nature of Biology*, New York, Cambridge University Press.
- PATTERSON C. 1981: “Methods of Paleobiogeography”, pp. 446-497 in NELSON G., D. E. ROSEN (a cura di), *Vicariance Biogeography: A Critique*, New York, Columbia University Press.
- REIF W.-E., THOMAS R. D. K., FISCHER M. S. 1985: “Constructional Morphology: The Analysis of Constraints in Evolution”, *Acta Biotheoretica*, vol. 34, pp. 233-248.
- ROSA D. 1918: *Ologenesi: Nuova Teoria dell’evoluzione e della Distribuzione Geografica dei Viventi*, Milano, R. Bemporad & Figlio.
- 1923: “Qu’est-ce que l’Hologenèse?”, *Scientia*, vol. 33, pp. 113-124.
- 1988: “Theory of Hologenesis”, *Rivista di Biologia – Biology Forum*, vol. 81, pp. 613-615.
- ROSEN D. E. 1978: “Vicariant patterns and historical explanation in biogeography”, *Systematic Zoology*, vol. 27, pp. 159-188.
- WESTON P. H., CRISP M. D. 1996: “Trans-Pacific biogeographic patterns in the Proteaceae”, pp. 215-232 in A. KEAST, S. E. MILLER (a cura di), *The Origin and Evolution of Pacific Island Biotas, New Guinea to Eastern Polynesia: Patterns and Processes*, Amsterdam, SPB Academic Publishing.
- WILSON E. O., BOSSERT W. H. 1971: *A Primer of Population Biology*, Sunderland (USA), Sinauer.
- WILSON L. D., MCCRANIE J. R. 1998: “The biogeography of the herpetofauna of the subhumid forests of Middle America (Isthmus of Tehuantepec to north-western Costa Rica)”, *Royal Ontario Museum Life Sciences Contributions*, vol. 163, pp. 1-46.
- WOOD R. M. 1985: *The Dark Side of the Earth*, London, George Allen & Unwin.
- ZUNINO M. 1992: “Per rileggere Croizat”, *Biogeographia*, vol. 16, pp. 11-23.
- 2000: “El concepto de area de distribución: algunas reflexiones teóricas”, pp. 69-78 in Pribes 2000 vol. 1 (a cura di F. M. PIERA, J. J. MORRONE, A. MELIC), *Sociedad Entomologica Aragonesa*.