

Évolution

La dimension biogéographique de l'évolution de la Vie

Fabrizio Cecca

UPMC Univ Paris 06, UMR 5143-CNRS, Paléobiodiversité et Paléoenvironnements,
4, Place Jussieu, Tour 56, 5^e étage, case 104, 75005 Paris, France

Reçu le 8 avril 2008 ; accepté après révision le 8 juillet 2008

Disponible sur Internet le 5 septembre 2008

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

Le rôle de la composante biogéographique dans les mécanismes de l'évolution biologique fait l'objet de discussions entre les évolutionnistes. Dans ce travail, les idées de Darwin dans le contexte de la biogéographie sont discutées après avoir rappelé le rôle de l'élément géographique dans les processus de spéciation et résumé les notions de base et les modèles théoriques classiques de la biogéographie. Le modèle de Darwin, ou de la dispersion à partir d'un « centre d'origine », fut proposé lorsque les preuves de la mobilité continentale n'étaient pas encore concluantes. Le modèle de la vicariance, qui s'oppose à celui de la dispersion, est maintenant soutenu par la dérive continentale et l'expansion des fonds océaniques. Ces deux modèles classiques de la biogéographie pourraient s'appliquer dans les cas de convergence et divergence biogéographique, en relation avec des changements paléogéographiques. *Pour citer cet article : F. Cecca, C. R. Palevol 8 (2009).*

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Abstract

The biogeographic dimension of Life Evolution. The role that biogeography plays in the mechanisms of biological evolution is strongly debated. Darwin's ideas are discussed in the present paper on the basis of a short review of the role of the geographic dimension in speciation processes, and of the basic concepts and classic models of biogeography. Darwin's model of dispersal from a "centre of origin" was proposed when proofs of continental motion were not yet conclusive. The vicariant model, opposed to the dispersal one, is now supported by plate tectonics and ocean floor expansion. These two classic models of biogeography could correspond to cases of biogeographic convergence and divergence, which are related to palaeogeographic changes. *To cite this article: F. Cecca, C. R. Palevol 8 (2009).*

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Biogéographie ; Spéciation ; Vicariance ; Dispersion ; Distribution disjointe

Keywords: Biogeography; Speciation; Vicariance; Dispersal; Disjunct distribution

Abridged English version

Introduction

There is no agreement amongst evolutionists about the role of biogeography in Darwin's model. The existence of distributional areas corresponds to species

Adresse e-mail : fabrizio.cecca@upmc.fr.

reproductive isolation, i.e. the absence of genic flow, due to geographic barriers. The geographic distribution of species is dramatically important in the debate on evolutionary mechanisms. The starting point of the discussions opposing “centre of origin” and “vicariance” models in biogeography is Darwin’s idea “. . .that the view of each species having been produced in one area alone, and having subsequently migrated from that area as far as its powers of migration and subsistence under past and present conditions permitted is the most probable.” [14 p. 353]. However, Darwin could not believe in continent movements [14 p. 357–358] because convincing evidence of plate tectonics and ocean floor spreading were not yet available at his time.

The most important models of speciation

The biological concept of species, which only applies to organisms that reproduce sexually, suggests that species are separated by mechanisms that form barriers to gene flow and isolate them. Rosenzweig [35] suggests that three basic types of speciation can be recognized: polyploidy, competitive speciation (that groups all sympatric speciation except polyploidy), and geographical speciation (or allopatric speciation). The last is the most frequent of the three and acts at geologic time scales. Geographic barriers isolate populations and hamper reproduction and genetic exchange with eventual speciation. Two models of allopatric speciations are described, dichopatric and peripatric. The first one, which also illustrates the concept of vicariance, occurs when a barrier physically subdivides an original population to isolate subpopulations (Fig. 1); the second, which illustrates the idea of dispersal, envisages that a fraction of the original population actively crosses a barrier to colonize a new area where it will remain isolated and give rise to a new species (Fig. 2).

The most important notions of biogeography

The distributional area of a species is a limited portion of space where interbreeding populations live in a non-ephemeral interaction with the ecosystem [35]. The limits of the distributional area correspond to physical and/or biological boundaries. Taxonomically related taxa living in areas largely separated by barriers show a disjunct distribution, or disjunct endemism. This distribution has an historical meaning and its explanation is extremely controversial in biogeography. Is the disjunct distribution a reflection of dispersal events from a centre of origin (Fig. 2) or does it represent vicariant disruption (Fig. 1) of a pre-existing cosmopolitan popu-

lation? A biota is the whole association of organisms that live and share a common historical succession of evolutionary events in the same area. The distribution of some present-day biotas reflects past biogeographic signatures that highlight the role of former barriers not identifiable in the modern geography (Fig. 3). The dispersal model implies that organisms originate in, and spread from a single place called “centre of origin”. Vicariance explains biogeographic distributions by disruption of ancestral cosmopolitan biotas through the setting of geographic barriers. Congruence is the repetition of the same biogeographic distribution of unrelated groups of organisms, thus indicating a general pattern, which can only be explained by a common cause (Fig. 4). It cannot be explained by dispersal and supports the explanation of disjunct distributions by vicariant events [8]. The endemism that identifies Boreal and Tethyan ammonites from the Late Bajocian is discussed and interpreted as a case of vicariance instead of dispersal from a supposed “centre of origin” located in the Tethys.

The geographic dimension in speciation: from Darwin and Wallace to Sclater and Croizat

Biogeographers roughly belong to two groups: those supporting Darwin’s idea of species origination in one area alone followed by dispersal across barriers and eventual speciation in newly colonized areas, and those who reject this model in favour of vicariance. Scientists of the first group refused continent drifting until this was demonstrated in the 1960s by geophysicists. On the contrary, the biogeographers of the second group suggested major changes of Earth geography on the basis of biogeographic distributional patterns. There is a paradox in Darwin’s model: if species disperse by crossing natural barriers, how can genetic isolation can take place? One could answer that barriers become effective after dispersal but this corresponds to vicariance. Philip Lutley Sclater proposed that organisms originated where they are currently found [37]. For him, organisms did not disperse to favourable areas but changed their forms over time in the same area. These ideas were probably considered ambiguous because the concept of vicariance was not yet proposed at his time. He was also criticized because he believed that biogeographic patterns suggested changes in Earth geography.

Biogeography and phylogeny

Phylogenetic relationships of the species of a clade coupled to their geographic distribution suggest area relationships that are usually explained either with

vicariant (Fig. 5) or dispersal models. The so-called “progression rule” was proposed by Hennig and Brundin [2,21] when there was not yet a definitive demonstration of continental drift and ocean-floor spreading. According to this rule, that has been used to explain with dispersal models almost every biogeographic pattern, the “centre of origin” of a clade is the area of the most basal taxon of the group (Fig. 6a). However, it has been demonstrated that imprecise area definition (Fig. 6b, c) can erroneously suggest “centres of origin” [27,29,30].

Vicariance and dispersal: is there any solution?

Vicariant and dispersalist biogeographers recognize that both processes can occur in some conditions. The relative importance that these processes have in shaping biotas during geological times is therefore more relevant and palaeobiogeography helps in this context. Hallam [18] has shown that biogeographic convergence and divergence occurred repeatedly in Earth history. These concepts are illustrated in Fig. 7.

Conclusion

Biogeography points up the close, although poorly known, relationship between of Life and Earth evolutions. Competing classic biogeographic models (dispersal from a centre of origin and vicariance) do not imply a conflict with the reality of Life Evolution but simply question some hypotheses about mechanisms of the evolutionary process. Historical biogeography rigorously proves evolution.

1. Introduction

Si les mécanismes de l'évolution des espèces font l'objet de diverses théories qui opposent les spécialistes, la réalité de cette évolution n'est contestée que par les créationnistes. Toutefois, il n'y a pas de consensus auprès des évolutionnistes à propos du rôle que devrait jouer la composante biogéographique dans le modèle de Darwin, soutenu par des scientifiques qui se rattachent aux théories dites néodarwinistes (qui intègrent la génétique, inconnue à l'époque de Darwin).

En plus de ses propriétés biologiques intrinsèques, chaque espèce possède une aire de distribution géographique. L'existence des aires de distribution traduit un isolement reproductif entre les espèces, donc une absence d'échange génétique qui coïncide avec des barrières géographiques. Ainsi, la distribution géographique des espèces est essentielle aux discours sur les mécanismes de l'évolution.

À la différence de la plupart des propriétés biologiques, l'aire de distribution n'est pas un attribut exclusif de l'espèce. Cette aire est partagée avec d'autres espèces qui ont entre elles d'une part, des relations écologiques qui en permettent l'existence réciproque et d'autre part, une histoire biogéographique généralement commune. Les *patterns* de distribution biogéographique des organismes, couplés aux relations phylogénétiques des divers groupes vivants, posent le problème de l'explication de ces distributions à la fois dans le contexte de l'évolution biologique et de l'évolution géologique de la Terre.

La biogéographie, qui étudie la distribution géographique des êtres vivants, a pris une place importante dans le débat sur l'évolution, depuis la publication des ouvrages de Darwin [13,14]. Le point de départ des discussions qui en biogéographie opposent les modèles du « centre d'origine » et de la « vicariance » [9] est l'idée de Darwin que «...chaque espèce s'est différenciée dans une seule aire, pour migrer ensuite aussi loin que ses pouvoirs de migration et de survie dans les conditions présentes et actuelles l'ont permis.» [14 p. 353]. Toutefois, Darwin ne croyait pas à la mobilité continentale [14,357–358] et ne pouvait évidemment pas prévoir les découvertes qui un siècle plus tard, ont permis au monde scientifique d'accepter l'expansion des fonds océaniques et la dérive des continents.

Dans ce travail, les idées de Darwin dans le contexte de la biogéographie seront discutées après avoir rappelé le rôle de l'élément géographique dans les processus de spéciation et résumé les notions de base et les modèles théoriques « classiques » de la biogéographie.

2. Les principaux modèles de spéciation

Le terme « spéciation » correspond à l'idée des processus aboutissant à l'origine de nouvelles espèces. La notion d'espèce biologique [4] qui s'applique aux organismes sexués, fait explicitement intervenir un élément géographique, car les espèces sont séparées par l'isolement des populations à travers des barrières naturelles [26]. Ces barrières peuvent être écologiques, éthologiques et géographiques.

Selon Rosenzweig [35], trois catégories principales de spéciations doivent être distinguées :

- la polyploïdie ;
- la spéciation compétitive (qui regroupe tous les spéciations sympatriques à l'exception de la polyploïdie) ;
- la spéciation géographique (également connue sous le nom de spéciation allopatrique).

La polypléidie est le mécanisme de spéciation le plus rapide (d'une dizaine à plusieurs centaines de générations, à en juger par les expériences de laboratoire effectuées sur la *Drosophila*) et dépend uniquement de facteurs génétiques. La spéciation compétitive dépend de facteurs écologiques. Seule la spéciation géographique implique de manière claire l'élément spatial.

La spéciation allopatrique, ou géographique, est la plus fréquente et se déroule à une échelle de temps géologique. L'isolement géographique des populations d'une même espèce se produit à la suite de l'apparition d'une barrière géographique (mise en place de rivières, chaînes de montagnes, bras de mer, océans, déplacement des zones climatiques etc.). La barrière empêche la reproduction à travers le blocage des échanges entre les populations, dont les caractéristiques génétiques commencent à diverger au cours du temps. Si la barrière est éliminée, les populations sont encore interfécondes à condition que la différenciation génétique n'ait pas dépassé le seuil au-delà duquel la spéciation peut avoir lieu.

L'isolement géographique des populations d'une même espèce peut se produire passivement ou activement. Dans le premier cas, la barrière vient subdiviser physiquement l'espèce originale en populations isolées (Fig. 1). Dans le second cas, une population d'une espèce franchit activement une barrière existante pour aller s'installer dans une aire géographique nouvelle (Fig. 2), où elle restera isolée et sera directement à l'origine d'une espèce différente de l'originale.

Ces deux cas de figure correspondent aux deux types de spéciation allopatrique, respectivement la spéciation dite dichopatrique et la spéciation appelée péripatrique. La spéciation dichopatrique coïncide avec l'idée de la vicariance ; la spéciation péripatrique illustre bien l'idée de la dispersion à partir d'un centre d'origine. Il faut noter que, dans les deux cas, les espèces ont une histoire phylogénétiquement commune et que leur distribution géographique est disjointe.

3. Les notions principales de la biogéographie

3.1. L'aire de distribution d'une espèce

Elle est définie comme une portion délimitée d'espace où vivent et se reproduisent les populations interfécondes de l'espèce, en interaction non éphémère avec l'écosystème [41]. Il y a donc un élément historique dans la constitution d'une aire de distribution et dans les changements de ses limites. En général, les limites des aires de distribution correspondent à des discontinuités physiques (géographiques, climatiques, etc.), mais également biologiques (interaction avec d'autres

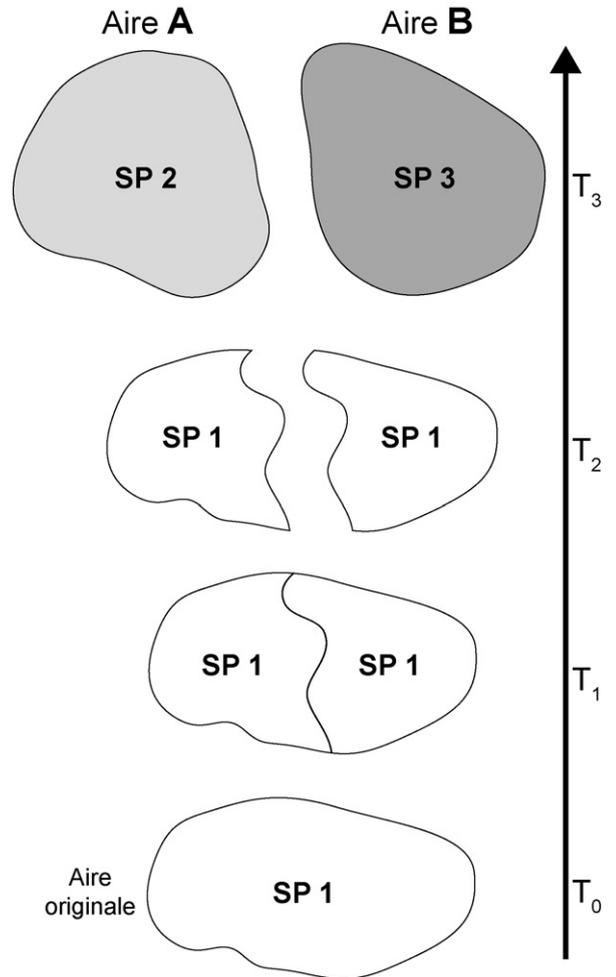


Fig. 1. Spéciation allopatrique de type dichopatrique. La mise en place d'une barrière géographique sépare une population en deux sous-populations qui restent confinées dans A et B, les deux aires géographiques issues de la fragmentation de l'aire géographique initiale. Si cette barrière persiste, l'isolement génétique aboutira à l'individualisation des deux espèces 1 et 2, endémiques aux aires A et B respectivement. Ce type de modèle illustre également l'idée de la vicariance, si on remplace les populations et les espèces avec les biotas.

The dichopatric allopatric speciation. A geographic barrier subdivides a population in two sub-populations that remain isolated in the geographic areas A and B, which originated at their turn by the fragmentation of the initial geographic area. If this barrier is maintained the genetic isolation will bring to the origination of species 1 and 2, endemic to areas A and B respectively. This model also explains the concept of vicariance when biotas replace species and populations.

espèces par exemple). Une difficulté dans la définition de l'aire de distribution d'une espèce se rencontre pour les organismes appartenant à la même espèce, mais ayant une distribution spatiale discontinue en des lieux éparés. L'exemple classique est celui des coraux récifaux. Dans ce cas, l'aire de distribution de l'espèce coïncidera

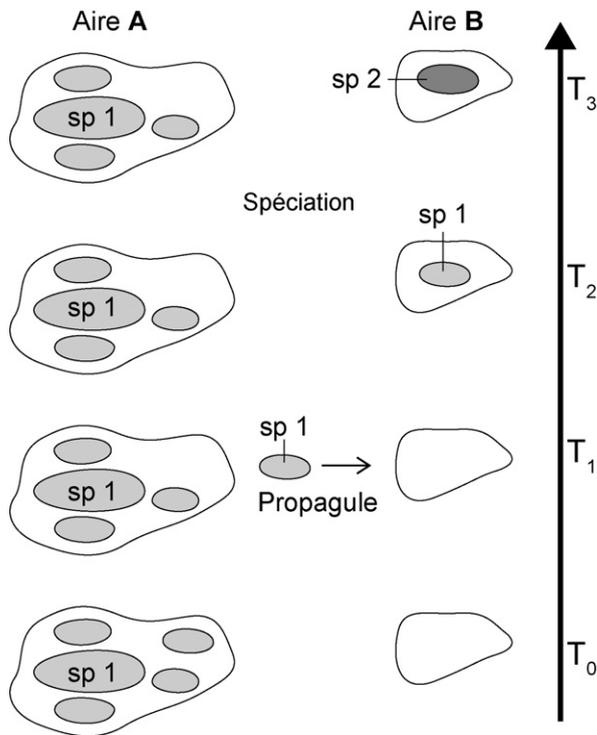


Fig. 2. Spéciation allopatrique de type péripatric. Une fraction de la population originale (dite propagule) franchit une barrière et s'installe dans un nouveau territoire. L'isolement génétique de la population originale aboutira à la création d'une nouvelle espèce, endémique à l'aire B. Ce modèle illustre également l'idée de la dispersion à partir d'un « centre d'origine ».

Peripatric allopatric speciation. A fraction of the original population, the propagule, crosses a barrier and settles in a new area. The genetic isolation from the original population will bring to the origination of a new species endemic to area B. This model also explains the idea of dispersal from a "centre of origin".

avec la distribution de la métapopulation, c'est-à-dire l'ensemble des populations d'une espèce qui se trouvent séparées, mais qui ont toutefois la capacité de maintenir le flux génique grâce à leurs caractéristiques biologiques [20].

3.2. Types principaux de distribution biogéographique

En partant de l'hypothèse que la systématique des organismes dont nous étudions la biogéographie est correcte, il est possible de reconnaître des *patterns* de distribution objectifs. La notion d'endémisme comme de Candolle l'a montré depuis 1820 est l'essence de la biogéographie [4]. Les distributions endémiques sont celles des taxons (on parle de famille endémique, de genre endémique, d'espèce endémique etc.) dont la répartition géographique est exclusive d'une aire géographique

donnée. Lorsqu'un taxon n'est présent que dans une seule et même aire biogéographique, on le qualifie de microendémique ou autoendémique. Cosmopolites sont les taxons ayant une distribution globale, mais plus communément, nous avons des taxons pandémiques (ou semi-cosmopolites), répartis sur des larges étendues.

Le terme de distribution disjointe (ou endémisme disjoint) identifie la distribution géographique d'un groupe d'espèces apparentées, par exemple deux espèces d'un même genre, occupant des aires géographiques séparées sans continuité spatiale entre elles, comme les espèces 1 et 2 dans les aires A et B (Fig. 1 et 2). Un exemple actuel de distribution disjointe est celui du coelacanthé [7], présent dans l'archipel des Comores avec l'espèce *Latimeria chalumnae* et en Indonésie, sur la côte nord-est de Sulawesi, avec l'espèce *L. menadoensis*. Au contraire, la présence de deux populations d'une seule et même espèce, vivant dans des aires largement séparées, ne sera pas qualifiée de distribution disjointe, car il s'agit là de l'aire de distribution d'une métapopulation.

L'endémisme disjoint a donc une signification historique dont les causes doivent être recherchées. Or, en paléobiogéographie surtout, la distribution disjointe peut être un simple artefact dû à une erreur systématique, un échantillonnage incomplet, un enregistrement sédimentaire lacuneux, ou encore à l'absence d'environnements adaptés à l'organisme fossile qui fait l'objet de notre étude. L'interprétation des causes de la distribution disjointe est l'une des sources majeures de controverse en biogéographie. Le problème est de savoir si l'origine du groupe d'espèces, maintenant disjointes, s'est faite par dispersion à partir d'un lieu unique, le centre d'origine (Fig. 2), ou si cette origine a eu lieu, au contraire, par isolement de fractions diverses d'une seule et même population ancestrale cosmopolite, ce qui est à la base du modèle de la vicariance (Fig. 1).

Un exemple de distribution disjointe à très grande échelle est celui du domaine floristique Antarctique (Fig. 3a) qui s'étend de la partie méridionale de l'Amérique du Sud jusqu'à la Nouvelle Zélande à travers l'océan méridional.

3.3. L'aire d'endémisme d'un biota

Le terme biota identifie l'association de tous les organismes vivant dans une aire géographique. Flores et faunes partagent une succession historique commune d'événements évolutifs qui se sont produits dans l'aire en question. Ainsi, le terme de biota est réservé aux associations qui ont une signification historique.

Cependant, les aires géographiques ont évolué au cours des temps géologiques et, dans certains cas,

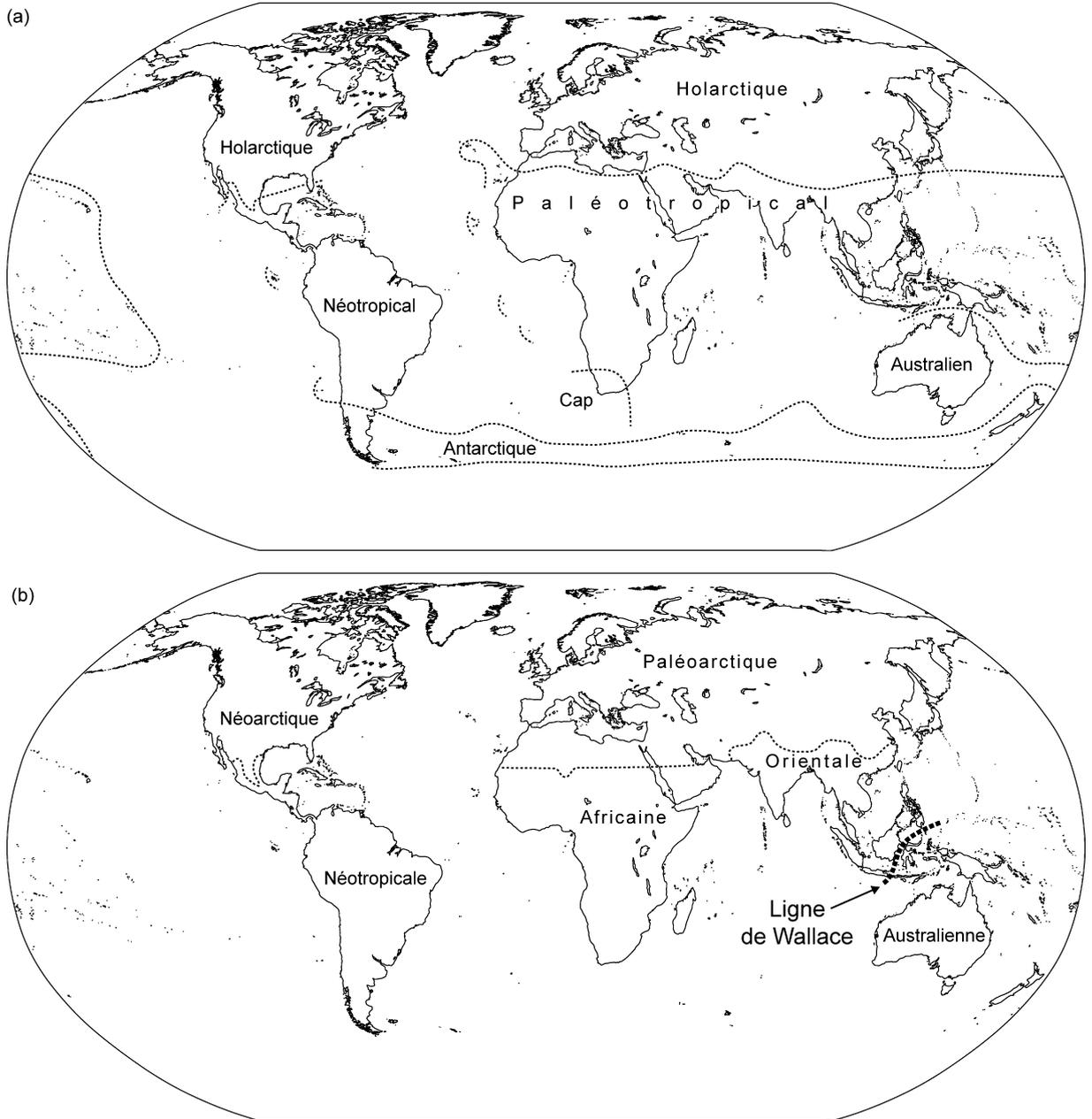


Fig. 3. En haut, domaines floristiques et en bas régions zoogéographiques couramment reconnus [5, Fig. 1, modifiée].
Floral kingdoms (above) and zoogeographic regions (below), as currently recognized [5, Fig. 1, modified].

peuvent avoir gardé une « signature » biogéographique qui met en évidence une discontinuité avec les biotas géographiquement proches, en dépit des barrières géographiques que l'on peut observer aujourd'hui. Ces discontinuités biogéographiques sont la trace d'anciennes barrières géographiques qui, bien souvent, ne laissent pas de traces facilement interprétables et qui sont donc difficiles à reconnaître. Un exemple actuel est

celui de la ligne de Wallace (Fig. 3b), frontière entre les faunes des régions australienne et orientale, entre Bornéo et les îles de l'archipel des Philippines à l'ouest et Sulawesi, Australie et Nouvelle Guinée à l'est. La « ligne de Wallace » n'est pas une discontinuité géographique vaste et visible comme celles séparant les autres régions biogéographiques actuelles (par exemple, la chaîne himalayenne coïncide avec la limite entre les

régions paléoarctique et orientale), mais elle est située autour de la zone de collision entre le Sud-Est de l'Asie et le bloc Australie-Nouvelle Guinée.

Les domaines biogéographiques actuels reconnus dans les livres (Fig. 3) ont une valeur descriptive et ne peuvent mettre en évidence l'accumulation des divers événements géologiques, biogéographiques et évolutifs qui se sont succédé dans les temps géologiques. Même à grande échelle, il est possible de montrer, le caractère historiquement composite de certains domaines biogéographiques. Par exemple, les domaines néotropical et australien ont une empreinte historique gondwanienne. Cela signifie qu'il est possible de montrer à travers les affinités de divers groupes d'organismes, qu'à un moment de l'histoire de la Terre, des masses continentales comme l'Amérique du Sud, l'Afrique, l'Inde, l'Australie, l'Antarctique étaient réunies en un continent appelé Gondwana. Le caractère disjoint des régions biogéographiques australes est remarquable et reflète la fracturation de la Pangée.

3.4. La notion de Centre d'origine

Cette notion est communément attribuée à Darwin, mais en effet elle a des racines historiques plus profondes, qui remontent à Linnée et Buffon (je renvoie le lecteur aux excellents historiques contenus dans les livres de Humphries et Parenti [23] et Lomolino et al. [24]).

La dispersion implique que l'origine de la plupart des organismes se fait activement à partir de «centres d'origine» et comporte l'expansion de la distribution géographique des espèces, dont les populations franchissent les barrières pour s'installer et se différencier dans des aires nouvelles qu'ils colonisent. Selon cette idée, l'aire de répartition géographique s'étendrait par dispersion à travers les bassins océaniques, les mers épicontinentales ou les continents et leurs cours d'eaux en fonction des capacités de dispersion propres à chaque espèce.

On considère comme des «centres d'origine» les régions où la biodiversité est extraordinairement élevée (par exemple la région Indo-Ouest Pacifique ou les tropiques en général), mais nous ne connaissons pas tous les facteurs historiques qui ont déterminé une telle diversité dans un lieu précis. Ou encore, on définit les «centres d'origine» comme les aires où l'on observe l'expansion maximale d'un taxon (maximum d'abondance et/ou d'espèces apparentées), alors que cela ne peut exclure que l'origine de l'organisme ait eu lieu ailleurs, ou alors à travers un mécanisme de type vicariant. Dans d'autres cas, un «centre d'origine» est

supposé se trouver dans le lieu où existent les témoignages fossiles les plus anciens d'un taxon donné. Cela pourrait correspondre tout simplement au gisement avec les fossiles les plus anciens d'un taxon, mais rien ne peut exclure que le taxon soit apparu avant et ailleurs sans laisser de fossiles, ou que d'autres fossiles encore plus anciens puissent être découverts dans un autre lieu. Sans s'attarder davantage sur le problème des nombreuses définitions de «centre d'origine» recensées dans la littérature (au moins 12 définitions différentes, souvent en contradiction entre elles [23]), nous pouvons conclure que la localisation du lieu où un taxon apparaît n'est pas objectivement démontrable, même en ayant recours aux fossiles qui, au mieux, donnent l'âge «minimal» (le plus ancien documenté) des taxons.

3.5. La vicariance

Il s'agit d'une idée qui s'oppose à la théorie de la dispersion à partir d'un centre d'origine et qui considère que les distributions géographiques des organismes peuvent être expliquées par la fragmentation d'une aire à la suite de la mise en place de barrières. On a ainsi la séparation de biotas entiers ou d'un groupe de taxons phylétiquement liés (Fig. 1).

La vicariance est donc la subdivision d'un biota ancestral en biotas dérivés, du fait de la subdivision d'une aire géographique initiale par des phénomènes géologiques comme la formation d'un océan ou d'une chaîne de montagnes, ou l'assèchement partiel d'un lac avec isolement d'aires lacustres disjointes, ou encore un changement climatique avec un déplacement des zones arides par rapport aux zones humides, etc. Le résultat est la séparation d'une aire initiale en deux aires-filles qui isolent des populations et des groupes d'espèces appartenant à des taxons différents. Ces événements se produisent à des échelles de temps différentes qui, certainement, dépassent les échelles de temps des processus biologiques et écologiques.

La reconnaissance des vicariances est basée sur les distributions disjointes comme Léon Croizat l'a démontré dans son œuvre monumentale [9,10]. L'hypothèse de base est la distribution cosmopolite ou pandémique d'un ancêtre, ou d'un biota, séparé ensuite en deux ou plusieurs isolats par un événement vicariant qui produit les distributions disjointes. On peut imaginer à titre d'exemple l'éclatement de la Pangée à partir du Trias supérieur résultant en l'identification des masses continentales et des biotas que l'on connaît maintenant. L'interruption du flux génique s'explique par l'extinction des populations qui vivaient dans des situations géo-

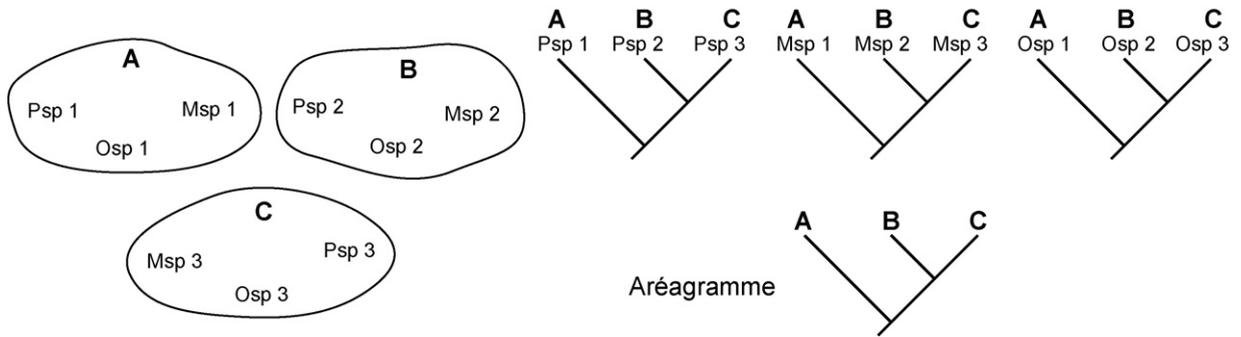


Fig. 4. Trois taxons phylogénétiquement éloignés (P: plantes; M: mammifères terrestres; O: oiseaux) sont représentés dans les trois aires géographiques A, B et C par trois espèces endémiques. Lorsqu'on ajoute les distributions géographiques des espèces sur les branches terminales des cladogrammes, on constate une topologie identique et donc une congruence qui traduit une histoire biogéographique commune aux trois taxons.

Three unrelated taxa (P: plants; M: mammals; O: birds) occur in three geographic areas A, B and C with three endemic species. Geographic distributions of the terminal species indicate congruence of systematic and biogeographic patterns that reflects the common biogeographic history of the three taxons.

graphiques intermédiaires entre les localités des taxons disjoints.

Les biogéographes « vicarianistes » n'attribuent qu'une très faible importance à la dispersion, car elle est considérée comme un phénomène « individuel » dépendant des caractéristiques physiologiques et écologiques propres à chaque espèce. Ainsi, la dispersion ne peut expliquer les *patterns* généraux, ceux qui par exemple se répètent chez plusieurs groupes d'organismes phylogénétiquement éloignés qui forment les biotas. Cette répétition constitue ce que l'on appelle la congruence (Fig. 4).

La notion de congruence est le point fort le plus solide du modèle de la vicariance. La « triade » *time, space and form making* de Croizat [8] est à la base de l'idée que la Terre et la Vie évoluent ensemble. Les processus évolutifs impliquent ainsi une mobilité de la Terre qui est directement en relation avec l'évolution biologique. La subdivision d'un biota ancestral à la suite d'un événement vicariant implique une seule hypothèse, la vicariance elle-même. Par contre, l'idée que les biotas se diversifient à partir de dispersions de divers groupes à partir d'un « centre d'origine » implique autant d'hypothèses que de dispersions et, de ce fait, elle n'est pas rigoureusement testable ni réfutable. La notion de « vicariance » implique nécessairement le refus de la notion de « centre d'origine » pour l'explication de la distribution géographique d'un taxon.

3.6. Un exemple paléontologique : les domaines Téthysien et Boréal au Jurassique

Ces domaines faunistiques, largement documentés dans la littérature, sont identifiés par deux biotas dont les limites biogéographiques ont fluctué continuellement

sous le contrôle de facteurs climatiques, eustatiques et tectoniques [19]. L'endémisme au niveau des familles d'ammonites permet de distinguer le domaine Boréal au Pliensbachien, lorsqu'il est caractérisé surtout par les familles Amaltheidae et Liparoceratidae, et à partir du Bajocien supérieur. L'intervalle entre le Toarcien et le Bajocien est généralement caractérisé par un cosmopolitisme relatif.

Le domaine Téthysien a toujours été caractérisé par une biodiversité plus élevée que le domaine Boréal et a été traité, de manière plus ou moins explicite, comme un « centre d'origine » fournissant, par dispersion, des taxons au domaine Boréal [7]. Un exemple classiquement utilisé pour soutenir cette idée est celui des familles d'ammonites boréales Kosmoceratidae et Cardioceratidae, dont l'apparition est expliquée à travers des scénarios de dispersion invoquant l'arrivée, dans les mers jurassiques du Nord-Ouest de l'Europe, de représentants de la super-famille téthysienne Stephanoceroidea [17]. Ce n'est qu'après la grande régression de la fin du Bajocien qu'apparaissent les familles endémiques aux mers boréales. Cette régression a abouti à l'émersion de vastes étendues de la plate-forme continentale européenne qui ont subdivisé un biota « ancestral » largement répandu, puisque des représentants des Stephanoceroidea étaient déjà présents dans les mers boréales au Bajocien inférieur. Les barrières n'ont donc pas été franchies par dispersion de propagules qui ont successivement été isolées dans les régions boréales. C'est plutôt le modèle vicariant qui doit être appliqué dans ce cas, car les événements évolutifs ont eu lieu après la création d'un domaine géographique « boréal », à travers la régression marine.

La distribution bipolaire des bivalves jurassiques a été également interprétée comme le résultat d'une

vicariance induite par des changements climatiques qui ont fragmenté un biota autrefois pandémique [8].

4. L'élément géographique dans les spéciations : de la dispersion de Darwin et Wallace à la vicariance de Sclater et Croizat

L'idée de la sélection naturelle est certainement l'aspect le plus important et solide de la théorie de Darwin. Néanmoins, selon certains auteurs, le rôle de l'élément géographique aurait été sous-estimé par Darwin, qui a défendu l'idée d'une origine des espèces dans un lieu unique à partir duquel elles se seraient dispersées et diversifiées. Il publia ses théories, grâce au soutien intellectuel d'un autre scientifique, convaincu de la réalité de l'évolution des organismes, notamment Alfred Wallace, auteur d'une œuvre monumentale qui a abouti à la distinction des régions zoogéographiques encore utilisées aujourd'hui [6].

Depuis le début des idées évolutionnistes, les auteurs se sont grosso modo partagés entre ceux qui proposent des mécanismes pouvant expliquer les distributions à travers des scénarios de dispersion à partir de centres d'origine, et ceux qui insistent sur la mise en évidence des relations entre les biotas à partir de méthodes analytiques rigoureuses et en partant de l'idée que l'évolution biologique est liée à l'évolution d'une Terre mobile.

L'un des champions du premier groupe fut Matthew, qui imposa en biogéographie la recherche des centres d'origine des divers taxa, en partant de la reconstitution des voies de dispersion [25]. Ses idées, issues de l'œuvre de Darwin et Wallace, sont ancrées dans une tradition qui remonte à Linnée et Buffon. Ce dernier [3] classifia le monde en « Vieux Monde » et « Nouveau Monde », dont les biotas respectifs provenaient d'un « Centre de Création ». Darlington, Simpson, Briggs ont maintenu cette tradition dispersaliste en biogéographie [1,12,38]. Il faut remarquer que Matthews et Darlington ne croyaient pas à la mobilité continentale, tout comme Simpson qui, toutefois, eut le temps de changer d'avis [39].

Dans le deuxième groupe les précurseurs, dont l'œuvre fut écrasée par le succès des idées dispersalistes, sont Sclater [37], Rosa [33], Croizat [9] ; plus récemment, Nelson [27,28], Rosen [34], Platnick [32], Patterson [31], Humphries [22], biogéographes cladistes, ont donné un nouvel élan à l'idée de la vicariance en tant que processus fondamental (mais non exclusif) de la différenciation géographique des biotas. Bien avant l'acceptation définitive de la mobilité des continents, Croizat [9] a pu démontrer, simplement sur des bases biogéographiques, que la géographie de notre planète

avait subi des changements importants. Cette conclusion, confirmée par les découvertes qui au cours des années 1960 du ^{xx}e siècle ont montré la réalité de la mobilité continentale, n'aurait jamais pu être obtenue par les biogéographes dispersalistes qui ont toujours accommodé les distributions disjointes en invoquant des scénarios de dispersion. Ces derniers ont été adaptés avec nonchalance d'abord à l'idée, révolue, de la géographie immuable et puis à la dérive continentale.

4.1. La position de Darwin : les scénarios de dispersion

Le fondement logique du modèle darwinien de la dispersion aléatoire à partir d'un centre d'origine implique qu'une espèce dérive directement d'une autre espèce préexistante, à travers des changements progressifs, dus à l'action de la sélection naturelle sur la variabilité intraspécifique des populations. Ainsi, les populations de l'espèce ancestrale se répandent à partir d'un lieu précis pour aller coloniser d'autres localités où elles pourront se différencier en donnant l'origine à d'autres espèces. Les barrières naturelles peuvent être franchies en fonction des capacités de diffusion propres à chaque organisme. La théorie de Darwin propose la sélection naturelle pour répondre à la question du comment ces populations « pionnières » peuvent s'installer dans d'autres aires (où elles rentreront en compétition avec des espèces déjà présentes). Toutefois, il y a un paradoxe dans l'idée de Darwin : si les espèces se dispersent à travers les barrières naturelles, qui seraient donc sélectivement « perméables », comment réaliser l'isolement génétique qui est à la base de l'évolution ? On pourrait répondre à cette question en disant que les barrières commencent à fonctionner après la dispersion. Mais cela revient à admettre la vicariance.

Les observations effectuées par Darwin pendant le voyage du *Beagle* sur les oiseaux des îles Galapagos ont largement contribué à la réflexion et à l'élaboration de la théorie de l'évolution. La fiabilité des informations sur la provenance géographique de ces oiseaux a fait l'objet de divers commentaires et réflexions par Croizat et al. et Nelson [11,28]. Les premiers, sur la base d'une analyse de la littérature, soutiennent que Darwin avait à l'esprit l'idée de la vicariance et avait peut-être pensé au biota des îles Galapagos comme vicariant du biota américain. Darwin a finalement proposé un modèle équivalent à celui de Linnée et de Buffon, car il avait été fasciné par « . . . l'idée que chaque espèce a d'abord été créée dans un lieu unique » [14,p. 352].

Indépendamment des doutes et des critiques exprimés, il faut situer cette idée de la dispersion dans

le contexte historique : Darwin proposait sa théorie lorsqu'était unanimement acceptée l'idée que les espèces sont immuables et indépendamment créées dans plusieurs points de la surface de la Terre, elle aussi considérée fixe et immuable. Darwin lui-même refusait l'idée qu'un jour, on puisse démontrer la continuité géographique des continents dans le passé géologique (Darwin, 1859, 357–358) [14]. Au contraire, nous savons maintenant que la mobilité continentale aurait pu justifier les distributions disjointes d'espèces apparentées que l'on observe actuellement. L'idée de la dispersion a efficacement contré les hypothèses « extensionnistes » de géologues comme Charles Lyell et Edward Forbes qui justifiaient les distributions disjointes en imaginant des ponts continentaux pouvant assurer de l'Inde jusqu'à l'Amérique du Sud des voies de passage pour les animaux terrestres. L'existence de ces « ponts » fut rapidement réfutée à cause de l'absence de preuves géologiques.

Il est possible qu'à l'époque de Darwin, il ait été plus facile de faire passer l'idée de l'évolution à partir d'un centre de création, tandis que la possibilité de l'évolution à la suite de grandes modifications géographiques était vouée à l'échec, à une époque où l'on ne connaissait pas encore l'expansion des fonds océaniques et la dérive continentale. Le fait d'admettre que les populations ancestrales d'une espèce, ou d'un groupe d'espèces apparentées, pouvaient avoir une très vaste distribution géographique et que les espèces descendantes pouvaient ensuite avoir une distribution discontinue dans des aires restreintes (donc des distributions disjointes), aurait pu être interprété comme une admission de l'idée des origines multiples et indépendantes des espèces, au lieu de leur descendance évolutive. Louis Agassiz était l'un des opposants aux idées évolutionnistes, du fait qu'il soutenait que les espèces étaient immuables et statiques tout comme leurs distributions géographiques, car elles resteraient dans la localité où elles ont été créées [23].

4.2. *Et si, au contraire, la configuration de la Terre avait changé au cours des temps géologiques ? Les intuitions de Sclater*

Philip Lutley Sclater, ornithologue anglais, fut le premier à proposer une idée de biogéographie basée sur les relations entre les biotas [37] et il est ainsi l'initiateur de la classification biogéographique. Il esquaissa le schéma des régions biogéographiques [36], ensuite développé et imposé dans le monde scientifique par Wallace. Au lieu de suivre l'idée de Buffon d'un « Centre de Création » duquel proviendraient les biotas du « Vieux Monde » et du « Nouveau Monde », Sclater a montré que les bio-

tas respectifs avaient de plus étroites relations entre eux que chacun n'avait avec le biota de l'Asie, sans aucun besoin d'invoquer des scénarios de dispersion à partir d'un centre d'origine. Sclater [37] avait noté que les distributions géographiques des organismes ne sont pas aléatoires, que chaque espèce, animale et végétale, occupe une aire géographique définie. Il croyait que les organismes apparaissaient là où on les trouve actuellement et que les distributions disjointes étaient des discontinuités produites par des processus géologiques ou climatiques et non par les dispersions des organismes. En effet, il croyait que les espèces ne se dispersaient pas dans des aires favorables et que leur forme pouvait changer au cours du temps. L'apparition d'une espèce dans la même localité où on la trouve actuellement est une affirmation qui à l'époque pouvait se prêter à une lecture ambiguë, car l'idée de la vicariance n'avait pas encore été exprimée de manière claire.

Sclater fut critiqué, notamment parce qu'il pensait que les distributions biogéographiques démontraient la mobilité de la Terre. Il avait imaginé l'existence d'un grand continent qui avait partiellement occupé les océans Atlantique et Indien actuels pour relier l'Amérique, l'Afrique, Madagascar et l'Inde. Or l'absence de trace de ce grand continent a contribué à diminuer les intuitions de Sclater. Toutefois, nous savons maintenant que les continents étaient tous reliés ensemble au passage unique de la Pangée. Sclater avait donc compris, simplement sur la base des distributions biogéographiques des organismes actuels, que la géographie de la Terre avait changé au cours des temps géologiques.

5. Biogéographie et phylogénèse

La relation phylétique des espèces, obtenue à partir d'une analyse des caractères, propose des relations de parenté montrées par le cladogramme de la Fig. 5. Si cette information est couplée à la distribution géographique des espèces, nous constatons qu'il y a une relation avec les variations morphologiques qui nous permettent de reconnaître et définir les espèces mêmes.

Le taxon le plus basal, T₅, est présent dans toutes les trois aires ; T₄, l'espèce basale du clade formé par T₂ et T₃, est présent dans les aires B et C, dans lesquelles ces deux taxons terminaux sont respectivement endémiques. La relation entre les aires géographiques et la phylogénèse du clade analysé n'est pas aléatoire. On constate que le taxon T₅ est répandu dans une aire « totale » équivalant à « A + B + C ». Puis, la séparation de cette aire « ancestrale » en deux portions « A » et « B + C » est congruente avec la distribution géographique de T₁,

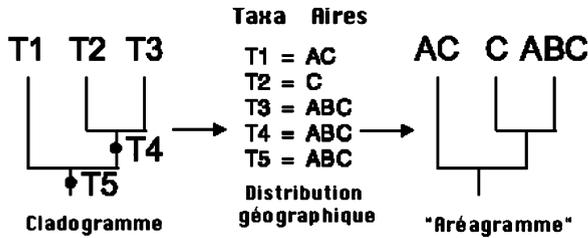


Fig. 5. Relations entre les taxons d'un clade dont les trois taxons terminaux (T₁-T₃) sont endémiques aux trois aires A, B, C. Les relations entre ces aires, montrées dans l'aréogramme, sont établies à partir des relations de parenté entre les taxons. Une analyse de la distribution géographique des taxons plus basaux, T₅ et T₄, pose le problème de l'influence de l'élément géographique dans l'évolution. D'après Ebach et al. [16] (Fig. 1a, modifié).

Relationship within a clade with three terminals (T₁-T₃) endemic to areas A, B, C. The areogram shows the area relationship established from taxon relationships. The analysis of the geographic distribution of the basal taxons T₅ and T₄ points up the problem of the influence of the geographic dimension in the evolution. From Ebach et al. [16] (Fig. 1a, modified).

endémique à l'aire A et de T₄, endémique à «B+C». Une séparation ultérieure de «B+C» en deux aires distinctes, B et C est congruente avec la distribution endémique à ces deux aires de T₂ et T₃, respectivement. Un modèle vicariant explique parfaitement le *pattern* de la Fig. 5.

Or ce *pattern* pourrait être expliqué en invoquant des processus de dispersion (Fig. 2) mais, dans ce cas, la distribution «cosmopolite» du taxon basal T₅ est incompatible avec l'idée de la dispersion.

La question est alors: y-a-t-il des observations qui montrent la distribution géographique du taxon «ancestral» d'un clade, plus restreinte que la distribution totale de l'ensemble des taxons terminaux? Un tel cas de figure s'expliquerait parfaitement avec le modèle de la dispersion. La «règle de progression», proposée par Willy Hennig (le fondateur de la cladistique [21]), puis imposée dans la littérature par Brundin [2], dit qu'à partir du cladogramme d'un groupe monophylétique, l'aire de distribution du taxon basal est le centre d'origine (Fig. 6a). À partir de cette aire «ancestrale» se seraient

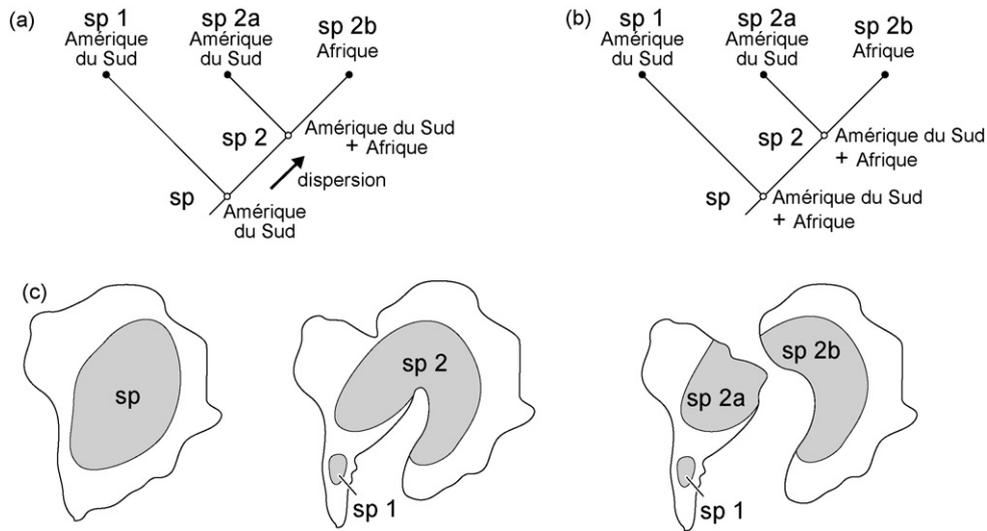


Fig. 6. En (a), cladogramme des relations phylétiques de trois espèces (sp1, sp2a, sp2b) et leurs distributions géographiques. Comme l'espèce basale sp1 n'est présente qu'en Amérique du Sud, en appliquant la règle de progression on déduit une dispersion vers l'Afrique qui justifierait la distribution de sp2a et sp2b. En (b), on considère une hypothèse vicariante: à partir d'une espèce originale cosmopolite, sp, se différencient sp1 et sp2 par suite de la séparation entre Amérique du Sud et en Afrique. Les deux espèces sp2a et sp2b sont issues de sp2 par ultérieure vicariance intervenue après la mise en place de l'océan Atlantique méridional entre les deux continents. En (c), la succession des événements biogéographiques et paléogéographiques. Ainsi, l'hypothèse de dispersion proposée en (a) est erronée car la définition de l'aire géographique de l'espèce originale sp ne tient pas compte du fait que l'Amérique du Sud et l'Afrique constituaient, à un certain moment de l'histoire de la Terre, une seule et même aire géographique. D'après Nelson [27] (Figs. 1 et 2 modifiées).

In (a), the phyletic relationships of three species (sp1, sp2a, sp2b) and their geographic distributions. According to the progression rule dispersal to Africa is inferred to explain the distribution of both sp2a and sp2b because sp1 only occurs in South America. In (b), the vicariant hypothesis assumes an original cosmopolitan species, sp, which is split in sp1 and sp2 as a result of separation of South America from Africa. Species sp2a and sp2b originated from sp2 after further vicariance resulting from Africa and South America drifting apart with the eventual formation of the Southern Atlantic Ocean. In (c), the succession of biogeographic and palaeogeographic events is shown. The dispersal hypotheses proposed in (a) is erroneous because the definition of the geographic area of the original species sp does not take into account the fact that South America and Africa were part of a same geographic areas at a certain period of Earth history. From Nelson [27] (Figs. 1 et 2 modified).

dispersées les populations qui ont donné naissance aux éléments dérivés du groupe. La « règle de progression » a été sévèrement critiquée [27,29,30], car l'aire ancestrale est un simple artefact si la définition de l'aire de distribution du taxon basal est imprécise (Fig. 6b et c). Il est capital de rappeler que la « règle de progression » fut proposée à un moment où la réalité de la mobilité continentale et de l'expansion des fonds océaniques n'était pas encore admise, ce qui a considérablement biaisé la définition des aires de distribution géographiques des espèces.

La « règle de progression » est à l'apparence simple et pratique, mais elle contient des erreurs conceptuelles. L'aire où se trouve le taxon basal d'un groupe monophylétique donné n'est pas forcément l'aire « ancestrale ». Un cladogramme ne peut fournir ce type d'information, d'autant plus que le taxon basal n'est pas forcément le représentant le plus basal, car ce dernier pourrait être éteint et ses restes fossiles inconnus. De plus, un cladogramme ne peut en aucun cas suggérer un processus quelconque, car il ne peut qu'établir des relations entre des entités (taxonomiques, biogéographiques), d'autant plus que nous venons de voir qu'il est possible d'interpréter le même *pattern* de manière différente.

La Fig. 6 suggère également que l'évolution de la forme, qui se manifeste par la succession des espèces présentes dans le cladogramme, s'accompagne d'un changement de la géographie. Bien que, par souci de simplicité, nous ayons eu recours aux mêmes noms géographiques, il apparaît que parler d'Amérique du Sud ou d'Afrique pour l'espèce originale sp, ou même pour sp1 et sp2 n'a pas la même signification que lorsque nous étudions la distribution de sp2a et sp2b. En d'autres termes, les aires d'endémisme sont les mêmes seulement en apparence, car elles ont changé au cours du temps tout comme les biotas dont les espèces étudiées font partie [15].

6. Vicariance et dispersion : y-a-t-il une solution ?

La réponse est négative. Il s'agit de deux concepts différents qui impliquent des idées de processus différentes et qui s'excluent mutuellement lorsqu'on doit expliquer la distribution biogéographique d'un taxon. On ne peut pas concilier ces deux visions de la biogéographie, car nous avons vu que l'on peut interpréter différemment un même *pattern* de distribution [15].

Puisque les biogéographes vicarianistes reconnaissent dans quelques cas que la dispersion peut expliquer certaines distributions et les dispersalistes

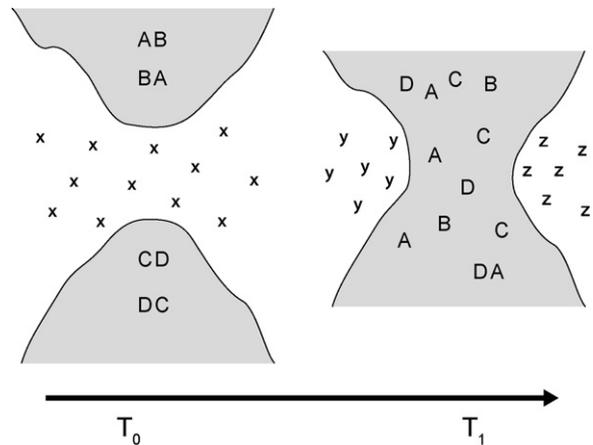


Fig. 7. Schéma théorique illustrant les concepts de convergence et de complémentarité biogéographiques. Au temps t_0 , à gauche, un bras de mer où l'on reconnaît le biota marin X sépare deux terres émergées où les taxons A et B sont endémiques au territoire du haut et les taxons C et D sont endémiques au territoire du bas. Au temps t_1 , à droite, les deux terres émergées sont maintenant en continuité physique et l'on constate une convergence biogéographique, car les taxons terrestres ne sont plus endémiques. Le territoire émergé constitue alors une barrière qui a séparé en deux le domaine marin où l'on reconnaît maintenant y et z, deux biotas marins endémiques aux deux côtes. Il s'agit d'un exemple de divergence biogéographique qui s'explique par vicariance du biota marin ancestral X.

Hypothetical sketch showing the concepts of biogeographic convergence and complementarity. At time t_0 , on the left, a marine biota X occurs in the sea-way that separates two lands. Taxons A and B are endemic to the above land whereas B and C are endemic to the below land. On the right, the two former lands form at time t_1 a single land. Biogeographic convergence occurred because there is no more endemism of terrestrial organisms. However, land separates now the marine realm in two areas hosting two endemic marine biotas, y and z. This is a case of biogeographic divergence that is explained by vicariance of the former marine biota X.

reconnaissent dans certains cas l'existence de la vicariance, il devient plus intéressant de discuter d'un autre aspect du problème, notamment de l'importance relative de ces deux types de processus dans la formation des biotas au cours des temps géologiques. La paléobiogéographie nous aide dans cette perspective.

Hallam [18] a montré que, lorsqu'on regarde les témoignages fossiles et qu'on les compare avec les distributions biogéographiques des organismes actuels, on se rend compte qu'il y a eu, au cours de l'histoire de la Terre, une alternance de périodes de divergence et de convergence biogéographiques.

Ces notions sont illustrées dans la Fig. 7. Deux continents sont séparés par un bras de mer qui empêche les échanges entre les faunes terrestres endémiques à leurs continents. Les faunes marines sont communes. Après une collision continentale (par ex. Inde et Eurasie), les faunes terrestres montrent une convergence biogéogra-

phique car il n'y a plus d'endémisme, tandis que les faunes marines sont alors différentes. La barrière créée par la collision continentale a arrêté les échanges des faunes marines en induisant un phénomène vicariant de divergence biogéographique. Il est donc possible que dispersions et vicariances, au moins à l'échelle des biotopes, se produisent pendant les phases de convergence et divergence biogéographiques.

Lorsque divergence et convergence biogéographiques sont réalisées à la suite d'un même phénomène géologique (collision continentale, émergence d'un isthme, par ex. l'Isthme de Panamá), on parle de complémentarité. L'émergence de l'Isthme de Panamá au Pliocène est un cas d'école très pédagogique, car de nombreuses études ont montré à la fois l'échange qui s'est produit chez les faunes de vertébrés autrefois endémiques à l'Amérique du Sud et du Nord [40] et la vicariance des faunes marines [19].

7. Conclusion

La dimension spatiale de l'évolution biologique montre la complexité des processus évolutifs, qui implique une prise en compte des distributions géographiques des organismes et de leurs relations phylogénétiques. Cette approche permet d'accéder à la dimension historique de la biogéographie, grâce à l'individualisation des biotopes en relation à la géographie actuelle et à la paléogéographie. C'est ainsi que la biogéographie permet de mettre en évidence le lien très étroit, quoique encore mal compris, entre l'évolution de la Vie et l'évolution de la Terre. Les données paléontologiques, génétiques et géologiques confortent, de manière indépendante, cette idée.

Il faut néanmoins remarquer que le « volet biogéographique » de la théorie proposée par Darwin avait été conçu à un moment historique où l'on n'avait pas encore rassemblé les éléments scientifiques permettant d'admettre la dérive des continents et l'expansion des fonds océaniques. Dans un contexte géographique considéré fixe et immuable par la majorité des auteurs, il était difficile, voire même impossible, de soutenir de manière crédible et convaincante l'alternative de la vicariance, malgré les intuitions de Sclater ou Rosa. Une relecture des œuvres de ces derniers auteurs est d'ailleurs en cours, car les preuves géologiques, paléontologiques et biogéographiques de la mobilité continentale permettent une relecture du rôle des processus biogéographiques dans l'évolution biologique.

Le poids différent donné par les divers auteurs aux modèles biogéographiques classiques (dispersion à partir de centres d'origine et vicariance) ne remet pas en

cause la réalité de l'évolution mais, plutôt, certaines hypothèses sur les mécanismes du processus évolutif. Ainsi, la biogéographie historique montre des preuves rigoureuses de l'évolution, car elle permet des reconstitutions de l'histoire de la Vie et de la Terre sans chercher à expliquer les distributions des organismes en utilisant des théories prédéfinies.

Remerciements

L'auteur remercie Gareth Nelson (*School of Botany, The University of Melbourne*) pour la lecture d'une version préliminaire du manuscrit et Alexandre Lethiers (UPMC, UMR 5143) pour la réalisation des figures.

Références

- [1] J.C. Briggs, *Global biogeography Developments in Palaeontology and Stratigraphy*, 14, Elsevier, Amsterdam, 1995.
- [2] L. Brundin, *Phylogenetics and biogeography*, *Syst. Zool.* 21 (1972) 69–79.
- [3] G.L.L. Buffon, Comte de, in: *Histoire Naturelle Générale*, Imprimerie Royale, Paris, 1761.
- [4] A.P. de Candolle, *Géographie botanique*, *Dict. Sci. Nat.* 18 (1820) 359–422.
- [5] C.B. Cox, *The biogeographic regions reconsidered*, *J. Biogeogr.* 28 (2001) 511–523.
- [6] C.B. Cox, P.D. Moore, *Biogeography; An Ecological and Evolutionary Approach*, Seventh ed., Blackwell Publishing, London, 2005.
- [7] F. Cecca, *Palaeobiogeography of Marine Fossil Invertebrates. Concepts and Methods*, Taylor & Francis, London & New York, 2002.
- [8] J.A. Crame, *Bipolar molluscs and their evolutionary implications*, *J. Biogeogr.* 20 (1993) 145–161.
- [9] L. Croizat, *Panbiogeography*, 3 vols, publié à compte auteur, Caracas, 1958.
- [10] L. Croizat, *Space, time, form: the biological synthesis*, publié à compte auteur, Caracas, 1962–1964.
- [11] L. Croizat, G. Nelson, D.E. Rosen, *Centers of origin and related concepts*, *Syst. Zool.* 23 (1974) 265–287.
- [12] P.J. Darlington Jr., *Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals*, Wiley, New York, 1957.
- [13] C. Darwin, *Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries Visited During the Voyage of H.M.S. Beagle*, 2, Harper and Brothers, New York, 1846.
- [14] C. Darwin, *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, John Murray, London, 1859.
- [15] M.C. Ebach, C.J. Humphries, *Cladistic biogeography and the art of discovery*, *J. Biogeogr.* 29 (2002) 427–444.
- [16] M.C. Ebach, C.J. Humphries, D.M. Williams, *Phylogenetic biogeography deconstructed*, *J. Biogeogr.* 30 (2003) 1285–1296.
- [17] R. Enay, *Paléobiogéographie et Ammonites jurassiques: «rythmes fauniques» et variations du niveau marin; voies d'échanges, migrations et domaines biogéographiques*, *Mem.Soc.geol. France (hors série)* 10 (1980) 261–281.
- [18] A. Hallam, *Changing patterns of provinciality and diversity of fossil animals in relation to plate tectonics*, *J. Biogeogr.* 1 (1974) 213–225.

- [19] A. Hallam, *An Outline of Phanerozoic Biogeography*, Oxford Univ. Press, 1994.
- [20] I. Hanski, M. Gilpin, *Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain*, *Biol. J. Linnean Soc.* 42 (1991) 3–16.
- [21] W. Hennig, *Phylogenetic Systematics*, Univ. of Illinois Press, Urbana, Illinois, 1966.
- [22] C.J. Humphries, *Biogeographical explanations and the southern beeches*, in: R.W. Sims, J.-H. Price, P.E.S. Whalley (Eds.), *Evolution, Time and space: the Emergence of the Biosphere*, *Syst. Ass., spec.*, 23, Academic Press, London and New York, 1983, pp. 335–365.
- [23] C.J. Humphries, L. Parenti, *Cladistic biogeography*, in: *Oxford Monographs on Biogeography*, Clarendon Press, Oxford, 1986.
- [24] M.V. Lomolino, B.R. Riddle, J.H. Brown, *Biogeography*, third ed., Sinauer Associates, inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, 2006.
- [25] W.D. Matthew, *Climate and evolution*, *Ann. New York Acad. Sci.* 24 (1915) 171–318.
- [26] E. Mayr, *Speciation phenomena in birds*, *Amer. Nat.* 74 (1940) 249–278.
- [27] G. Nelson, *Historical biogeography: an alternative formalization*, *Syst. Zool.* 23 (1974) 555–558.
- [28] G. Nelson, *Vicariance and Cladistics: historical perspectives with implications for the future*, in: R.W. Sims, J.-H. Price, P.E.S. Whalley (Eds.), *Evolution, time and space: the emergence of the Biosphere*, *Syst. Ass., spec.*, 23, Academic Press, London and New York, 1983, pp. 469–492.
- [29] G. Nelson, P.Y. Ladiges, *Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees*, *Amer. Mus. Novit.* 3167 (1996) 1–58.
- [30] G. Nelson, P.Y. Ladiges, *Gondwana, vicariance biogeography and the New York School revisited*, *Austr. J. Bot.* 49 (2001) 389–409.
- [31] C. Patterson, *Methods of palaeobiogeography*, in: G. Nelson, D.E. Rosen (Eds.), *Vicariance Biogeography: A Critique*, Columbia University Press, New York, 1981, pp. 446–489.
- [32] N.I. Platnick, *The progression rule or progress beyond rules in biogeography*, in: G. Nelson, D.E. Rosen (Eds.), *Vicariance Biogeography: A Critique*, Columbia University Press, New York, 1981, pp. 144–150.
- [33] D. Rosa, *Saggio di una nuova spiegazione dell'origine e della distribuzione geografica delle specie (Ipotesi della "Ologenesi")*, *Bol. Mus. Zool. Anat. Comp. R. Univ. Torino* 24 (1909) 1–13.
- [34] D.E. Rosen, *Vicariant patterns and historical explanation in biogeography*, *Syst. Zool.* 27 (1978) 159–188.
- [35] M.L. Rosenzweig, *Species Diversity in Space and Time*, Cambridge University Press, 1995.
- [36] P.L. Sclater, *On the general geographical distribution of the members of the class Aves*, *J. Proc. Linnean Soc. Zool.* 2 (1858) 130–145.
- [37] P.L. Sclater, *The mammals of Madagascar*, *Quart. J. Sci.* 1 (1864) 213–219.
- [38] G.G. Simpson, *Mammals and land bridges*, *J. Washington Acad. Sci.* 30 (1940) 137–163.
- [39] G.G. Simpson, *The Geography of Evolution*, Chilton, Philadelphia and New York, 1965.
- [40] S.D. Webb, *Ecogeography and the Great American Interchange*, *Paleobiology* 17 (1991) 266–280.
- [41] M. Zunino, A. Zullini, *Biogeografia. La Dimensione Spaziale dell'Evoluzione*, Casa Editrice Ambrosiana, Milano, 1995.