

UC Merced

Biogeographia - The Journal of Integrative Biogeography

Title

Modelli di distribuzione dei Lepidotteri nell'Italia meridionale

Permalink

<https://escholarship.org/uc/item/943163vm>

Journal

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

ISSN

1594-7629

Authors

Racheli, Tommaso
Zilli, Alberto

Publication Date

1987

DOI

10.21426/B611110302

Peer reviewed

Modelli di distribuzione dei Lepidotteri nell'Italia meridionale (*)

TOMMASO RACHELI E ALBERTO ZILLI

Dipartimento di Biologia Animale e dell'Uomo Università «La Sapienza», Roma

SUMMARY

Distributional models of Lepidoptera in southern Italy

Beginning from southern Italian elements, various and heterogeneous mechanisms which have acted at different and integrating levels in shaping the present-day Italian lepidopterous scenario are discussed. These mechanisms consider ecological aspects, often neglected, dynamic and vicarious events, the latter both geographical and ecological. A synthetic approach to biogeography is assumed to rise from the balanced analysis of all the co-operating phenomena.

INTRODUZIONE

La scoperta in Lucania nel 1963 dell'unico rappresentante europeo di Brahmaeidae, la nota *Acanthobrahmaea europaea* Hartig, fa risaltare le scarse notizie faunistiche sulla lepidotterofauna dell'Italia meridionale che si avevano a disposizione fino a pochi anni or sono. Proprio per opera di Hartig e sulla scia delle sue ricerche (Hartig, 1963, 1968, 1970, 1971) numerosi entomologi iniziarono raccolte nelle regioni meridionali, per le quali i dati erano frammentari e basati sulle raccolte effettuate soprattutto da Petagna (1787), Costa (1836-1850), Stauder (1914, 1924, 1925, 1925a) e Sohn-Rethel (1929), per citare solamente i più noti. Nell'ultimo trentennio Zangheri (1955, 1956, 1960, 1963) Gallo & Della Bruna (1974, 1977), Parenzan (1975, 1976, 1977, 1979, 1980, 1982, 1982a) e Marini & Russo (1980) hanno condotto indagini faunistiche in Lucania, Puglia e Calabria.

Con rammarico dobbiamo osservare che un lavoro di sintesi sulla biogeografia dei lepidotteri dell'Italia Meridionale non è mai stato intrapreso, nonostante il notevole incremento delle conoscenze faunistiche. Infatti non possiamo confondere fra loro studi faunistici e biogeografici, anche se i primi sono necessario fondamento dei secondi, ed è auspicabile il passaggio dalla fase descrittiva a quella di interpretazione degli areali.

(*) Lavoro eseguito nell'ambito del «Gruppo nazionale di Biologia Naturalistica» del C.N.R. e Ministero P.I. (40%).

La biogeografia, ovvero la disciplina che studia la distribuzione degli organismi, è tradizionalmente divisa in due scuole: ecologica e storica. L'approccio ecologico interpreta la distribuzione delle specie ricorrendo soprattutto a fenomeni che interessano il livello popolazionale. La presenza di una specie in un'area è inoltre analizzata in termini di determinismo ecologico, essendo in fin dei conti le condizioni ecologiche a renderne possibile la sopravvivenza. Come osserva Endler (1977, 1982, 1982a) i modelli di distribuzione corrente sono spesso in accordo con ben precisi fattori ecogeografici, i quali possono offuscare anche completamente componenti di natura storica.

In quest'ambito rientrano anche analisi modellistiche che mettono in correlazione le specie con vari parametri abiotici e biotici, senza trascurare gli eventi stocastici. Questa metodologia è seguita principalmente nello studio dei popolamenti insulari (Mac Arthur & Wilson, 1963, 1967; Vuilleumier, 1970, 1973; Baroni Urbani, 1971; Williamson, 1981) e peninsulari (Simpson, 1964; Taylor & Regal, 1978), nonché per l'analisi di gradienti latitudinali (Fischer, 1960; Simpson, 1964; Connel & Orias, 1964; Pianka, 1966; Scriber, 1973; Slansky, 1973; Legg, 1978; Schall & Pianka, 1978). Il fascino che traspare dall'uso dei modelli matematici consiste nella possibilità di effettuare verifiche sperimentali, pratica concretamente valida ai fini euristici. In tal senso si collocano i classici lavori sul ripopolamento del Krakatau (Mac Arthur & Wilson, 1967; Yukawa, 1984), sulla Polinesia (Wilson & Taylor, 1967) e sulla Florida e Key Islands (Simberloff, 1969; Simberloff & Wilson, 1969, 1970; Wilson & Simberloff, 1969).

La verificabilità delle ipotesi è invece carente nella biogeografia storica, che suffraga le interpretazioni proposte mediante il ricorso a prove indirette, generalmente ricavate da indicazioni fornite dalle scienze della terra ed esaminate alla luce della autoecologia delle singole specie considerate, trascurando spesso il contesto sinecologico.

Senza entrare nel merito della interpretazione semantica della confusa e a tratti antitetica terminologia anglosassone riguardante gli spostamenti degli organismi (Udvardy, 1969, 1981; Platnick, 1976; Armstrong, 1977; Erwin, 1981; Wiley, 1981; Francke, 1982), caso ed ecologia costituiscono sempre necessari riferimenti teorici per quella biogeografia storica che, seguendo Udvardy (1969), chiameremo dinamica. Questa impostazione conferisce notevole importanza al «centro di origine» di un taxon e spiega la sua attuale distribuzione ricorrendo ad ipotesi dispersionistiche. Ci si interroga pertanto su dove si sia originato un taxon e su come abbia potuto raggiungere l'area dove è attualmente presente, analizzando contemporaneamente eventuali processi di trasformazione filetica o di speciazione. Tuttavia i criteri per l'individuazione dei centri di origine non sono affatto univoci, anzi risultano in pratica del tutto contrastanti: potendo queste aree coincidere con la zona a maggior concentrazione di specie, più ricca di forme fossili, dove si trovano le specie più primitive o, contrariamente, più evolute. In questi casi l'efficacia dell'analisi risente profondamente del modello di speciazione che si crede sia stato operante.

Nell'ambito della biogeografia storica risaltano altre due impostazioni teoriche: la filogenetica e la vicariante. La prima, basandosi essenzialmente sulla analisi filogenetica del taxon e la regola di progressione di Hennig, studia l'evoluzione di un gruppo parallelamente alla distribuzione dei suoi componenti. Si ammettono, oltre a processi di vicarianza, anche successive dispersioni e viene sempre conferito notevole interesse al centro di origine di un taxon (Brundin, 1966, 1981; Nelson, 1969).

Successivamente Nelson (1978) afferma che le aree identificate con questo metodo non individuano i centri di origine ma le barriere che interrompono gli areali di specie ancestrali largamente distribuite. Quindi, abbandonando progressivamente la ricerca dei centri di origine, la più recente tendenza, cioè la «vicariance biogeography», consiste nella presunzione che le attuali distribuzioni degli organismi siano dovute a comuni eventi geologici e climatici: si è ovvero avuta la frammentazione di biota primitivi in secondari, cioè biota vicarianti. Questo fatto portò all'ipotesi della corrispondenza fra filogenesi dei taxa e «filogenesi» dei territori e che queste ultime si potessero determinare mediante le ricostruzioni filogenetiche di molteplici taxa, sia animali che piante (Croizat *et al.*, 1974; Platnick & Nelson, 1978; Rosen, 1978; Nelson & Platnick, 1981; Patterson, 1981).

Allo scopo di analizzare il popolamento lepidotterologico dell'Italia meridionale riteniamo che vadano innanzitutto evidenziati alcuni fattori che accomunano le distribuzioni in relazione a vari parametri, poiché la sola sovrapposizione di areali può essere dovuta ad eventi di natura totalmente differenti (Endler, 1982b).

DISCUSSIONE

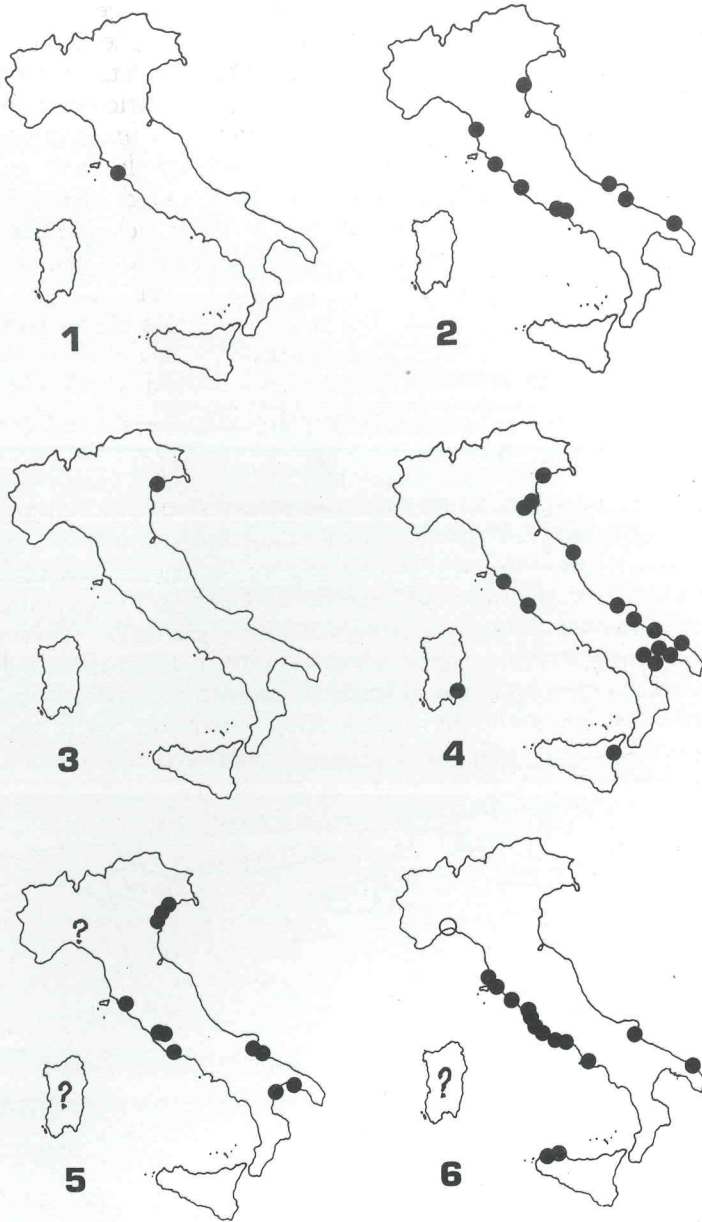
Esaminando alcune specie caratterizzate dal possedere gruppi discontinui di popolazioni nel territorio italiano, spesso, col progredire delle conoscenze faunistiche, si assiste al loro rinvenimento in luoghi dalle condizioni ambientali perfettamente corrispondenti a quelle idonee per la loro sopravvivenza. Nei casi di elevata correlazione fra le esigenze ecologiche delle specie considerate e ciò che offrono gli habitats ove effettivamente sono presenti, risulta difficile invocare motivi storico-dinamici per interpretare, scervi da presunzione, la dislocazione delle popolazioni prescindendo dall'analisi globale del taxon monofiletico di rango immediatamente maggiore.

Appare evidente la primaria necessità della completezza ed accuratezza dei dati faunistici onde evitare continue modifiche alle complesse interpretazioni di certa biogeografia. Proprio il rapido «invecchiamento» cui sono soggetti i lavori biogeografici è il motivo che impedisce a questa disciplina di compiere quel salto di qualità che pur le compete. Le più recenti iniziative per l'organizzazione dei dati sia a livello regionale che internazionale (European Invertebrate Survey, Faunistica Lepidopterorum Europaeorum), facilitate dalle possibilità delle nuove tecnologie, potranno essere di valido aiuto per lo studio biogeografico (Allkin & Bisby, 1984; Abbott *et al.*, 1986).

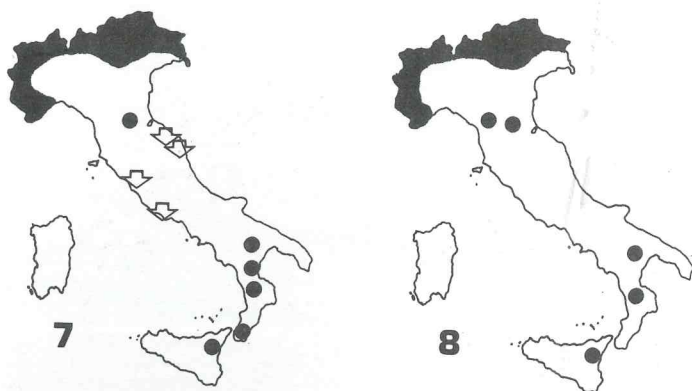
Così molti lepidotteri legati alle zone umide e soprattutto alle paludi sono assai più diffusi di quanto non si ritenesse precedentemente, a causa delle scarse ricerche effettuate nel passato in questo tipo di ambienti. Ricordiamo *Laelia coenosa* Hübner, abbondante ma decisamente vincolata ai canneti pianiziari e costieri lungo la penisola (figg. 1-2). Il fattore critico condizionante l'attuale distribuzione della specie consiste appunto nella presenza di paludi adatte ed interrogarsi sulla discontinuità delle sue popolazioni equivale a chiedersi quali siano i motivi della discontinuità delle paludi stesse. Pertanto più che parlare di *L. coenosa* a distribuzione relitta (Warnecke, 1938) sarebbe opportuno assimilare il suo ambiente naturale ad una serie di isole ecologiche e su queste focalizzare l'interesse per poi chiarire le cause determinanti la presente distribuzione. La supposta contrazione dell'areale cui *L. coenosa* sarebbe andata incontro va di certo riferita alla scomparsa dei biotopi favorevoli. Tuttavia il costante incontro con la specie nelle paludi visitate del litorale tirrenico ed adriatico, anche se talvolta di moderata estensione e di costituzione recente, ci fa dubitare che si tratti unicamente di popolazioni indigene confinate in lembi relitti di paludi ancestrali e mettere in discussione la validità delle asserzioni di scarsa attitudine alla dispersione (Warnecke, 1938). L'areale discontinuo di *L. coenosa* in Italia non va esclusivamente riferito all'intervento di interruzioni in una poco probabile continuità arcaica, essendo difficile ipotizzare una fascia continua di canneti lungo le coste. La specie può aver risentito di dispersioni e di colonizzazioni avvenute tramite assembramenti intermedi di *Phragmites australis* (Cav.) Trin. (Graminaceae), ancora così comuni oggi e forse incrementati dalle opere di canalizzazione artificiale, che avrebbero funzionato da efficaci stepping-stones. È verosimile che molte altre specie legate ad ambiente palustre, con segnalazioni isolate lungo l'intera penisola, evidenzino situazioni del tutto analoghe. Molti altri ambienti irregolarmente presenti nel territorio ospitano specie che mostrano necessariamente distribuzione discontinua: lagune e/o luoghi umidi a vegetazione alofila (*Mythimna zaeae* Duponchel, *Discestra stigmosa* Christoph), dune costiere (*Brithys pancratii* Cyrillo), boschi di conifere (*Dendrolimus pini* Linnaeus, *Hyloicus pinastri* Linnaeus) e così di seguito (figg. 3-8). Nella fig. 9 schematizziamo i due modi estremi di interpretare la distribuzione discontinua di specie stenotopiche in isole ecologiche; sottolineiamo però che in realtà i due meccanismi non si escludono a vicenda, anzi proprio dalla loro reciproca interazione emerge il modello di distribuzione odierno.

Non è comunque necessario ricorrere ad habitats scarsamente rappresentati e relative specie per evidenziare l'importanza dei fattori ecologici, poiché questi sono immediatamente chiari anche dalla analisi di distribuzioni continue, quando agevolmente correlabili con qualche parametro ambientale: *Gonepteryx cleopatra* Linnaeus (fascia mediterranea o oasi xerotermitiche) e *Griposia aprilina* Linnaeus (boschi di querce caducifoglie) (figg. 10-11).

La particolare conformazione della penisola italiana offre lo spunto per analizzare un altro modello di distribuzione tipico di specie che, trovandosi prossime alla periferia del loro areale maggiore, formano isolati marginali e



FIGG. 1-6 - Distribuzioni in Italia di: *Laelia coenosa* Hübner (da Sbordoni, 1965); idem (attuale). *Mythimna zaeae* Duponchel (da Zangheri, 1975); idem (attuale); *Discestra stigmosa* Christoph e *Brithys pancrattii* Cyrillo (cerchio vuoto = dato generico per la regione).



FIGG. 7-8 - Distribuzioni in Italia di: *Dendrolimus pini* Linnaeus (freccia = reperti di dubbio indigenato) e *Hyloicus pinastri* Linnaeus.

diventano progressivamente sempre più localizzate procedendo da nord verso sud e viceversa. Prendendo in esame solamente alcuni casi estremi, *Endromis versicolora* Linnaeus, *Nudaria mundana* Linnaeus, *Mesogona oxalina* Hübner, *Sideridis anapheles* Nye, *Cirrhia ocellaris* Borkhausen, *Catocala fraxini* Linnaeus, *Drepana falcataria* Linnaeus, *Brenthis hecate* Denis & Schiffermüller, *Erebia cassioides* Hohenwarth, *Erebia gorge* Hübner e *Parnassius apollo* Linnaeus (figg. 12-22), sono specie più diffuse al settentrione che nel meridione, dove vivono in zone appenniniche interne molto ristrette. Sia il mutamento

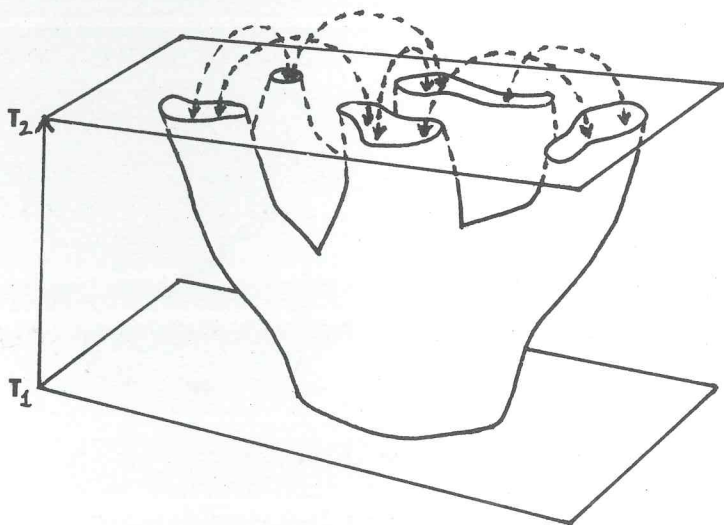
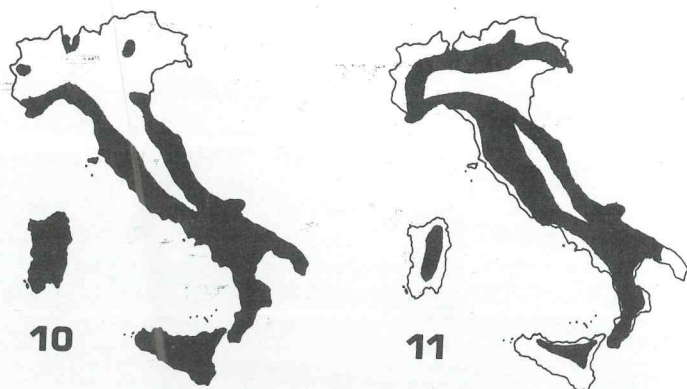


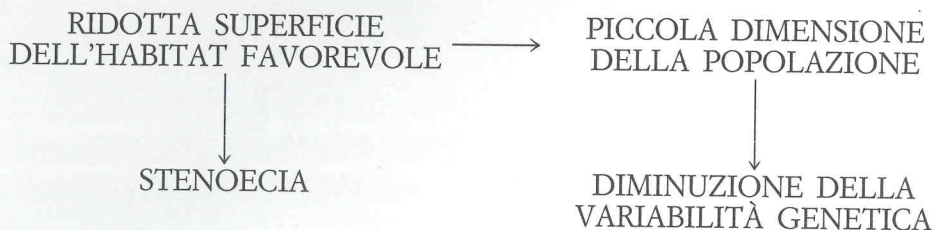
FIG. 9 - Rappresentazione dell'origine di popolazioni isolate per frammentazione dell'habitat primitivo (fra i due piani, dove t_1 e t_2 identificano un intervallo di tempo) o per dispersioni e colonizzazioni nelle sole aree idonee (sopra il piano t_2).



FIGG. 10-11 - Distribuzioni in Italia di: *Gonepteryx cleopatra* Linnaeus e *Griposia aprilina* Linnaeus.

della struttura di popolazione, da una maggiore continuità alle colonie persino puntiformi, che la fine coincidenza delle caratteristiche ambientali dei loro habitats al meridione con gli optima ecologici delle specie, sono in accordo con il principio della stenoecia regionale di Kühnelt (1943). Infatti le specie sarebbero euriecie soltanto nelle zone centrali dei propri areali, mentre la stenoecia prevarrebbe nelle aree marginali anche per il solo deteriorarsi di un parametro ambientale. Tale principio deve essere però considerato essenzialmente valido per faune continentali e non insulari.

Inoltre una ridotta dimensione di popolazione, come quella esistente in aree molto limitate, può comportare una diminuzione di variabilità genetica, certamente non vantaggiosa. Alcuni fenomeni che coinvolgono un isolato periferico, secondo il seguente schema:



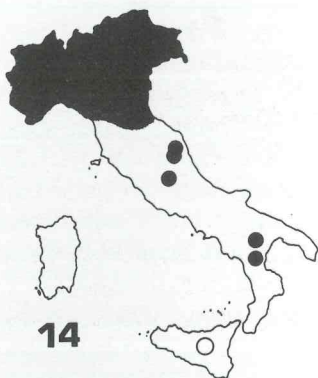
espongono tali popolazioni marginali al rischio di estinzione, poiché primi bersagli nel caso di pur deboli deterioramenti climatici, soprattutto nella eventualità di fluttuazioni numeriche. In effetti notizie sulla contrazione di areali a partire dai loro margini e sulle estinzioni di isolati non sono certo carenti (Bretherton, 1951; Ford, 1972, 1977; Leestmans, 1975; Balletto & Kudrna, 1985). Un aspetto da non sottovalutare della teoria kuehneltiana



12



13



14



15



16



17

FIGG. 12-17 - Distribuzioni in Italia di: *Endromis versicolora* Linnaeus; *Nudaria mundana* Linnaeus; *Mesogona oxalina* Hübner; *Sideridis anapbeles* Nye; *Cirrbia ocellaris* Borkhausen e *Catocala fraxini* Linnaeus (cerchio vuoto = dato generico per la regione).



18



19



20



21



22



23

FIGG. 18-23 - Distribuzioni in Italia di: *Drepana falcataria* Linnaeus (freccia = reperti di dubbio indigenato); *Brentbis hecate* Denis & Schiffermüller; *Erebia cassioides* Hohenwarth; *Erebia gorge* Hübner; *Parnassius apollo* Linnaeus e *Zygaena erythrus* Hübner.

consiste nella limitazione dell'importanza che viene troppo spesso attribuita agli isolati come possibili specie incipienti, mentre in molti casi andrebbero più opportunamente considerati come minacciati di estinzione (Böhme, 1978), come confermato da recenti indagini (Cracraft, 1982).

Le osservazioni appena esposte sulla penetrazione di specie verso sud, grazie alla dorsale appenninica, sono altresì valide per l'andamento in direzione opposta: la rarefazione di specie meridionali che, verso nord, si rinvergono in aree dal bioclimate a carattere xerotermico. Esempi sono offerti dalle distribuzioni di *Gonepteryx cleopatra* Linnaeus, *Zygaena erythrus* Hübner, *Zygaena punctum* Ochsheimer, *Syntomis ragazzii* Turati, *Polygonia egea* Cramer, *Pieris ergane* Geyer e *Orthosia rorida* Frivaldzky (figg. 10, 23-28).

A fronte di un «effetto ponte» degli Appennini che con le vicissitudini climatiche quaternarie hanno funzionato, e forse tutt'ora funzionano, come la più importante via di dispersione di specie verso sud, sui due lati dei rilievi si è pertanto reso operante un fenomeno analogo verso il nord. L'azione esercitata dagli Appennini può essere messa in evidenza non solo con interpretazioni deduttive dopo l'analisi di molteplici distribuzioni conformi allo schema proposto e osservazioni di carattere autoecologico ma anche da dati genetici. In tal senso sono state saggiate elettroforeticamente popolazioni di *Parnassius apollo* dalle Alpi alla Sicilia (Racheli *et al.*, 1984), anche molto differenti morfologicamente, e si sono ottenuti valori di identità genetica tali da provare la derivazione dei ceppi meridionali da quelli alpini. Nel determinare la composizione faunistica dell'Italia meridionale, l'azione svolta dalla catena appenninica è stata fondamentale, sia per la sua pressoché completa continuità dalla Liguria all'Aspromonte, sia perché il suo sviluppo altitudinale ha permesso il passaggio di vari «pacchetti di specie» caratteristici dei vari piani vegetazionali, che si succedono altitudinalmente e si sono sfasati reciprocamente con l'alternarsi climatico del pleistocene.

Da un punto di vista qualitativo medesima importanza teorica va attribuita alle specie termofile meridionali che hanno raggiunto il nord, ma quantitativamente è stata prevalente la direttrice nord-sud. Pertanto possiamo affermare che l'Italia presenta, relativamente ai lepidotteri, una fauna complessivamente omogenea causata dal doppio scambio faunistico dovuto agli Appennini, come pure si rileva dall'alta similarità fra le varie regioni della penisola (Zilli & Racheli, stesso volume).

Confrontando le varie penisole mediterranee in riferimento al decorrere dei loro maggiori sistemi orografici, alle caratteristiche macroclimatiche ed alle distribuzioni di molte essenze forestali (Fenaroli & Gambi, 1976; Faounesco, 1981), risalta l'aspetto degli Appennini e del sistema dinarico-ellenico come corridoio. Viceversa nella penisola iberica ed in Anatolia predominano barriere trasversali. In Italia è quindi congruente una minore diversificazione faunistica fra nord e sud a differenza della penisola iberica o dell'Anatolia. Si tratta di un effetto simile a quello avvenuto su scala maggiore in America settentrionale e nell'Eurasia, con spostamenti di faune agevolati nel nearctico, per il decorrere meridiano delle dorsali montuose, ed ostacolati nel palearti-



FIGG. 24-29 - Distribuzioni in Italia di: *Zygaena punctum* Ochsenheimer; *Syntomis ragazzii* Turati; *Polygonia egea* Cramer; *Pieris ergane* Geyer; *Orthosia vorida* Frivaldzky e *Aglia tau* Linnaeus.

co, per l'orientamento parallelo delle maggiori catene (Munroe, 1984). Che ogni specie abbia reagito diversamente alle possibilità di propagazione offerte dalla catena appenninica non necessita poi di particolari spiegazioni. Anche la distribuzione di *Aglia tau* Linnaeus (fig. 29) è secondo noi indice dell'effetto ponte alla stessa stregua dei casi già illustrati.

A nostro avviso tenere presenti le considerazioni fin qui esposte serve a limitare l'enfasi che spesso viene attribuita a reperti che spostano, anche di qualche centinaio di chilometri, il limite noto della distribuzione di alcune specie.

È stato recentemente proposto (Massa, 1982), quale responsabile dell'impovertimento faunistico che si riscontra in Italia col diminuire della latitudine, un effetto determinato dalla particolare geometria delle penisole e noto come «peninsular effect» (Simpson, 1964). In base a questa teoria la ricchezza di specie lungo una penisola sarebbe il risultato dell'equilibrio dinamico fra immigrazione ed estinzione cui vanno incontro le popolazioni. Procedendo dalla base verso l'estremità della penisola il numero di specie verrebbe a trovarsi a livelli sempre inferiori a causa della diminuzione delle probabilità di immigrazione ed aumento di quelle di estinzione dovuti alla distanza. Due importanti assunti teorici risultano però limitare la generale applicabilità del modello: (A) zona di dispersione dei taxa considerati nella massa continentale alla base della penisola e (B) lungo questa caratteristiche climatiche, fisiografiche ed ecologiche il più possibile omogenee. Infatti, senza il verificarsi di queste condizioni, appare artificioso interpretare nei termini illustrati tali gradienti faunistici, sia per possibili «arrivi» laterali, lungo direttrici alternative di dispersione, sia per le ovvie azioni di «disturbo» generate dall'eterogeneità ambientale. Queste ultime possono verificarsi come filtri e/o barriere alla dispersione, alterazione del numero e del tipo di habitats, più frequenti margin effects per l'aumento delle fasce ecotonali, differente numero di nicchie disponibili fino a casi di speciazione.

Il modello simpsoniano è senz'altro accattivante dal punto di vista teorico ma difficilmente verificabile per le poche penisole con gli opportuni requisiti. Per documentare l'effetto penisola Taylor & Regal (1978) hanno ritenuto valida su tutto il territorio nord-americano la sola Baja California, ma propongono «penisole ecologiche», intese come lembi di habitat favorevole in ambienti ostili, come potenziali aree di indagine. Tuttavia per poter assimilare queste penisole ecologiche alle geografiche riteniamo sia necessario un netto confine fra ambiente favorevole ed ostile, per limitare l'incremento della diversità biotica dovuto ad una eventuale ampia fascia ecotonale. Tale confine dovrebbe essere del tipo vegetazione/deserto per poterlo rendere paragonabile a quello terra/mare delle penisole geografiche, anche se in realtà neppure in queste ultime è possibile una netta distinzione per la presenza di ambienti transizionali quali lagune o comunità a mangrovie. Va anche considerata l'ambiguità dei termini favorevole ed ostile, essendo interamente relativi alle esigenze dei vari taxa presi in esame.

Ben poche sono le penisole adeguatamente studiate (Blondel, 1979) le cui

composizioni faunistiche si prestano correttamente all'analisi dell'effetto penisola e quella italiana non è fra queste, in quanto contravviene ad entrambi gli assunti sopra esposti. Infatti, per quanto riguarda i lepidotteri, pur essendo corretto affermare la provenienza settentrionale del maggior numero di specie, intendendo con il termine settentrionale qualsiasi specie diffusasi da nord a sud indipendentemente dal suo effettivo luogo di origine, molte hanno seguito vie alternative e non necessariamente attraverso ponti geologici. Così da sud a nord si considerino i casi già illustrati (figg. 10, 23-28), da ovest a est *Coenonympha corinna* Hübner e *Agdistis protai* Arenberger (fig. 30) e da est a ovest le specie «transadriatiche» che verranno prese in esame in seguito (fig. 47).

L'arrivo di molte specie secondo queste differenti vie disturba talmente un eventuale trend peninsulare che risulterebbe persino inopportuno tentare di identificarlo nelle sole specie sicuramente provenienti dal nord. Queste potrebbero aver trovato precluse le proprie possibilità di colonizzazione al sud per la mancanza di nicchie disponibili dovute alla presenza in loco di altre specie, troppo affini ecologicamente, di provenienza alternativa. Il fatto che *Allophytes oxyacanthae* Linnaeus si arresti nell'Appennino lucchese per l'incontro con l'affine *A. protai* Boursin (fig. 40) (Berio, 1985) dimostra gli effetti della competizione nel fermare specie provenienti dal nord.

Per ciò che concerne l'omogeneità ambientale, necessaria per una corretta stima degli effetti penisola, va al contrario evidenziata l'eterogeneità della penisola italiana che vede estendersi lungo il suo territorio il limite fra le regioni floristiche medio-europea e mediterranea, secondo le varie formulazioni proposte dai botanici (Fenaroli & Giacomini, 1957; Pignatti, 1979), corrispondenti a due tipi ben caratterizzati di biomi: la foresta decidua e quelle a sclerofille (Marcuzzi, 1979; Walter, 1985). I vari effetti ponte prima illustrati sulla propagazione di specie da nord a sud e viceversa sono il risultato della intersezione che avviene in Italia fra i due biomi. Non bisogna perciò stupirsi della relativa povertà di specie nel meridione, poiché qui è predomi-



FIG. 30 - Distribuzioni in Italia di *Coenonympha corinna* Hübner e *Agdistis protai* Arenberger (Da Prola & Racheli, 1984).

nante l'ambiente mediterraneo, tipicamente contraddistinto da una bassa diversità biotica, mentre lembi di continentalità persistono solo in altitudine o in aree microclimaticamente idonee. Pertanto riteniamo che il gradiente faunistico che si osserva nei lepidotteri, stando ai dati presenti in letteratura, vada imputato al passaggio graduale fra due biomi con diversa ricchezza di specie e non all'effetto penisola simpsoniano (fig. 31). È interessante notare come la schematizzazione della fig. 31 si adatti bene anche alla rappresentazione dell'incontro che avviene in Italia fra alcune coppie di specie affini. *Phalera bucephala* Linnaeus e *P. bucephaloides* Ochsenheimer hanno areali con una vasta zona di sovrapposizione; la prima è maggiormente diffusa nell'Europa centro-settentrionale e più comune nell'Italia settentrionale che nel meridione, dove si fa gradatamente più scarsa e confinata in aree montane. Al contrario *P. bucephaloides* è un elemento meridionale, molto comune nel sud Italia, che nelle regioni settentrionali italiane è particolarmente sporadico e legato a zone xerotermitiche.

Sarebbe notevolmente interessante indagare i reali motivi della differenza nella ricchezza di specie fra gli ecosistemi di tipo temperato e mediterraneo, analizzando parallelamente quanta parte delle singole diversità di specie sia dovuta a componenti within-habitat e between-habitat (Mac Arthur, 1965), ma ciò esula dagli scopi di questa nota. Ricordiamo Kostrowicki (1965) che ha spiegato il minor numero di specie della regione Nord Mediterranea, cioè Corsica, Sardegna, Sicilia ed Italia meridionale secondo la sua analisi, ricorrendo alle alterazioni di natura antropica esercitate sulla vegetazione originale ed all'isolamento geografico. A nostro avviso è stato l'effetto delle glaciazioni a colpire maggiormente gli ambienti mediterranei, perché, sospinti verso le coste e più a sud, sono stati profondamente limitati nella loro estensione e verosimilmente anche nella loro composizione biotica. Basti citare alcuni dati palinologici (Bonatti, 1963, 1966; Follieri, 1979) che confermano i cambiamenti vegetazionali avvenuti anche in zone litoranee. A questo riguardo è stata messa in evidenza la maggiore ricchezza di specie in ambienti mediterranei non influenzati dalle glaciazioni, in Australia e in Sud Africa, rispetto alla regione Mediterranea (Richards, 1952).

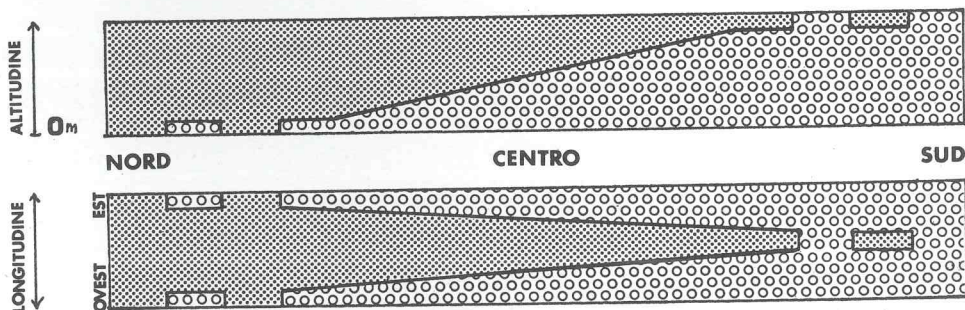


FIG. 31 - Rappresentazione dell'incontro lungo la penisola di ambienti temperati e mediterranei: in alto secondo una ipotetica proiezione laterale ed in basso in visione planare.

Se quindi le distribuzioni appaiono spesso in accordo con fattori ecogeografici, lasciando però sempre spazio alle speculazioni sulla effettiva provenienza delle specie, la mai sopita diatriba sul centro di origine, ben più interessanti sono i casi di effettiva discontinuità, intendendo con ciò assenza di determinati taxa in aree ecologicamente idonee. Come osserva Endler (1982a, 1982b) nello studio biogeografico può essere metodologicamente conveniente analizzare in dettaglio i fattori ecologici per giungere ad isolare le componenti storiche delle distribuzioni. Questo è senz'altro un obiettivo ambizioso, ma certe corologie che interessano proprio l'Italia lo rendono possibile.

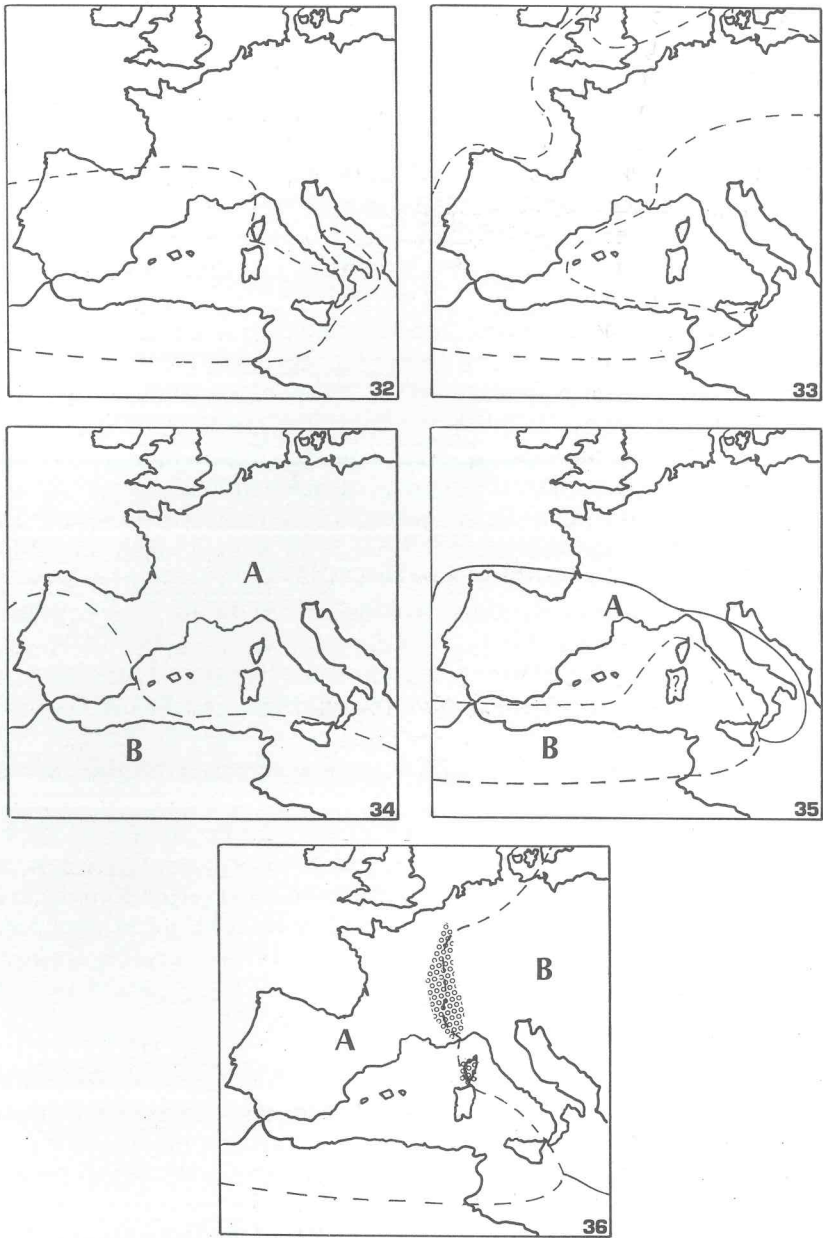
Non è nostro intento entrare nel dettaglio della storia tardo cenozoica e pleistocenica in Europa e sulle profonde influenze esercitate sui biota, poiché argomento fra i più ricchi di contributi (Lattin, 1949, 1967; Holdhaus, 1954; La Greca, 1958; Freitag, 1962; Frenzel, 1968; Mani, 1968; Emiliani, 1970; Flint, 1971; Varga, 1975, 1977; Azzaroli & Cita, 1980; Malicky *et al.*, 1981; Malatesta, 1985), ma da tutto il corpus teorico e sperimentale ci interessa evidenziare due aspetti. (A) L'esistenza di aree rifugiali intese sia su scala microgeografica, come zone litoranee dell'Italia centro-meridionale (Müller, 1974), sia in senso più ampio e corrispondenti a quei rifugi individuati da Lattin (1949, 1967). (B) Popolamento lepidotterologico relativamente recente (Zangheri, 1968), rispetto al numero e qualità di specie, ma soprattutto al loro assetto sul territorio.

Un recente studio condotto su *Yponomeuta padellus* Linnaeus (Arduino & Bullini, 1985) ha evidenziato la minore variabilità genetica delle popolazioni europee settentrionali rispetto a quelle meridionali, il che concorda con l'ipotesi rifugiale e con una colonizzazione al nord avvenuta più recentemente.

Occorre tenere presente l'ambivalenza del termine rifugio in riferimento alla autoecologia delle differenti specie; ovvero, oltre ai noti rifugi glaciali, per molti elementi, definiti approssimativamente come «frigofili», sono esistiti e persistono tuttora molteplici rifugi «interglaciali». Fra questi quello di maggiore importanza per il biota italiano è senz'altro la regione alpina, quale potenziale centro di dispersione nell'eventualità di un prossimo periodo glaciale.

Ciò premesso, riteniamo possibile attribuire a fattori storici certi tipi di distribuzione, poiché l'ipotesi ecologica non può spiegare adeguatamente quanto si osserva. Così fra le molteplici specie che sono andate incontro a varie fasi espansive a partire dall'area rifugiale atlanto-mediterranea, alcune, mostrando situazioni peculiari di espansione bidirezionale, raggiungono l'Italia, o quasi, alle sue due estremità e sono assenti in una vasta zona intermedia del nostro territorio. Fra queste ricordiamo *Synthymia fixa* Fabricius e *Zygaena trifolii* Esper (figg. 32-33).

Uno strumento molto utile per documentare i fattori storici e risalire alle origini del popolamento italiano è fornito dai gradi di divergenza morfologica e soprattutto genetica, quando i dati sono disponibili, raggiunti da una specie durante l'isolamento in aree rifugiali distinte. *Arctia villica* Linnaeus, *Autophi-*



FIGG. 32-36 - Distribuzione nel Mediterraneo occidentale di: *Synthymia fixa* Fabricius; *Zygaena trifolii* Esper; *Arctia villica* Linnaeus: A, forme settentrionali (*villica* Linnaeus/*britannica* Oberthür), B, forme meridionali (*angelica* Boisduval/*konewkai* Freyer); *Autophila cataphanes* Hübner (ricavata da Boursin, 1940): A, forma tipica, B, complesso di sottospecie melaniche e *Maniola jurtina* Linnaeus (da Thomson, 1973, 1975): A, forme occidentali (*hispulla* Esper), B, forme orientali (*jurtina* Linnaeus).

la *cataphanes* Hübner e *Maniola jurtina* Linnaeus, pur essendo diffuse pressoché in tutta Italia, documentano l'origine eterogenea delle loro popolazioni italiane (figg. 34-36).

Da studi condotti sulla biologia, morfologia e genetica delle *Euchloe* mediterranee (Back, 1969; Geiger & Scholl, 1982; Larsen & Nakamura, 1983; Nakamura, com. pers.), nell'ambito di *ausonia* Hübner si deduce la presenza in Italia di almeno due gruppi differenziati di popolazioni che si incontrano nel meridione. A questo riguardo anche la disgiunzione di circa 30 chilometri che si nota in Italia fra *Anthocharis euphenoides* Staudinger e *A. damone* Boisduval (fig. 37) potrebbe far supporre eventi simili in rapporto al differenziamento e speciazione in rifugi diversi seguiti da estensioni dei due areali. Ma *Isatis tinctoria* Linnaeus (Cruciferae), pianta nutrice (Back, 1985) di *A. damone*, è stata introdotta in epoca protostorica per la estrazione di tinture (Pignatti, 1982). Pertanto le presenze di *I. tinctoria* e *A. damone* più che suggerire ipotesi di ponti greco tunisini (Verity, 1940) vanno messe in relazione alla introduzione accidentale del lepidottero dall'oriente.

L'esistenza di rifugi concorda bene con i processi di differenziamento e speciazione subiti da molte linee filetiche. Le successive espansioni corologiche permesse dalle alternanze climatiche hanno condotto a sovrapposizioni secondarie fra entità che in certi casi non avevano raggiunto l'isolamento riproduttivo, potendo oggi mostrare zone più o meno ampie di introgressione. Per molti gruppi monofiletici appare quindi confermato il modello di speciazione allopatrica come il risultato della vicarianza geografica derivante dall'isolamento in differenti rifugi di una stem-species ampiamente distribuita. Pur in presenza di ampie sovrapposizioni secondarie, *Noctua fimbriata* Schreber e *N. tirrenica* Biebiger, Speidel & Hanigk (fig. 38) vanno ricondotte a questo modello.

L'approccio filogenetico per l'interpretazione degli areali è stato utilizzato da Jong (1974, 1978) nei suoi studi sulle *Spialia* del gruppo *sertorius*, presenti in Italia con *S. orbifer* Hübner in Sicilia e *S. sertorius* Hoffmannsegg in tutte le altre regioni. L'autore identifica due gruppi monofiletici: (*sertorius* + *orbifer*)



FIG. 37 - Disgiunzione in Italia fra (a) *Anthocharis euphenoides* Staudinger e (b) *A. damone* Boisduval.

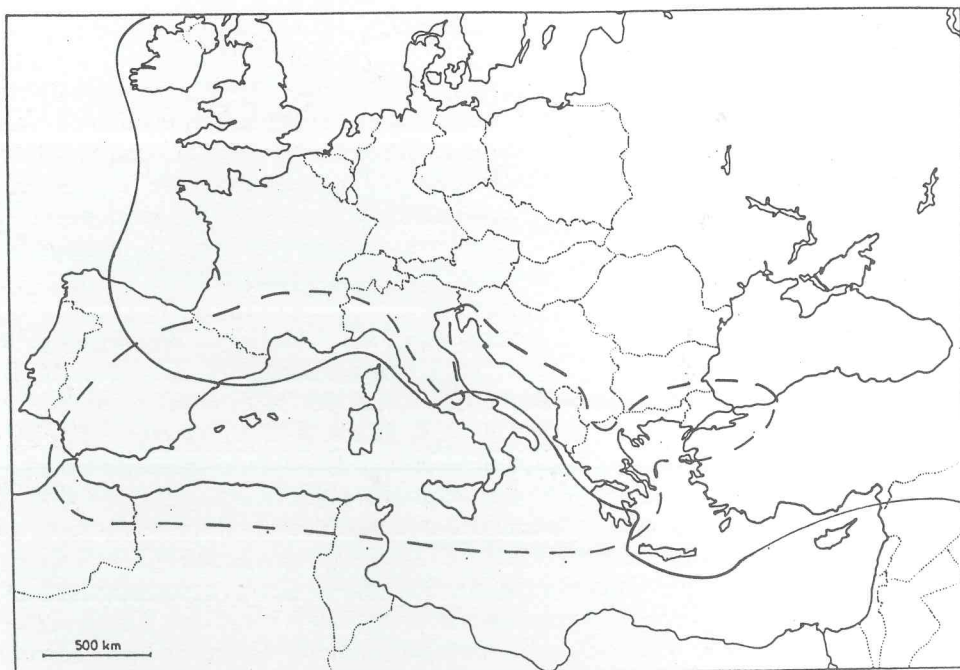


FIG. 38 - Distribuzione di *Noctua fimbriata* Schreber (linea continua) e *N. tirrenica* Biebiger, Speidel & Hanigk (linea tratteggiata).

palaartico e (*mafa* + *galba*) africano e orientale (fig. 39). Per quanto riguarda la storia del gruppo (*sertorius* + *orbifer*), una specie ancestrale proveniente dalla regione afro-tropicale si sarebbe isolata nel Mediterraneo. Durante un periodo glaciale questo taxon ancestrale si sarebbe segregato in due differenti rifugi, uno occidentale (*sertorius*) e l'altro orientale (*orbifer*). In un seguente glaciale *orbifer* estinguendosi nella penisola italiana rimaneva confinato in Sicilia da dove non avrebbe più potuto riespandersi. Col miglioramento climatico la penisola, la Sardegna e la Corsica sarebbero state colonizzate da popolazioni di *sertorius* di provenienza occidentale.

L'origine paleo afro-tropicale di vari elementi mediterranei ed europei è stata anche evidenziata per gli Zygaenini da Naumann (1977), andamento che trova corrispondenza in altri taxa, quali Charaxinae e Brahmaeidae.

Nonostante l'assenza di una adeguata ricostruzione filogenetica, nel genere *Allophytes* Tams è possibile scorgere vari effetti derivanti da vicarianza e seguiti da espansioni. Dopo una separazione in due gruppi, uno diffuso attraverso l'intera regione palaartica e l'altro confinato nella regione medio-orientale (Boursin, 1953, 1957), le due linee hanno subito successive frammentazioni, correlabili a segregazioni in diverse aree rifugiali, e attualmente mostrano alcune zone di contatto sia tra taxa all'interno dei due singoli gruppi, come in Italia (Berio, 1985), sia fra questi stessi, come in Anatolia settentrio-

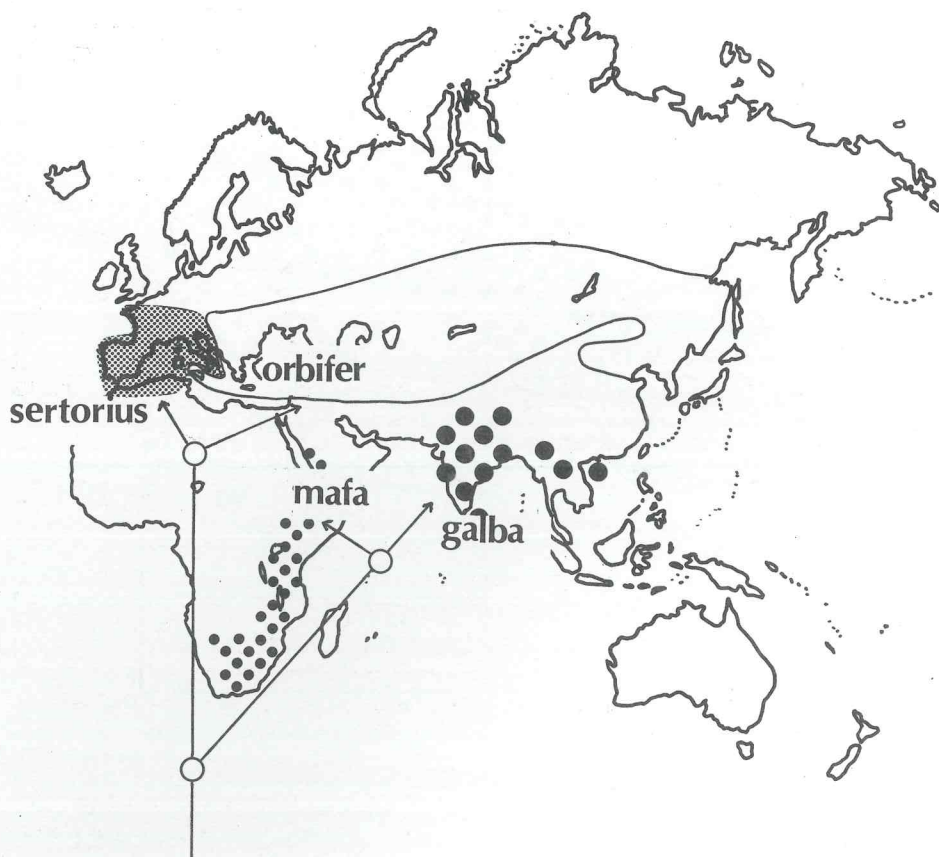


FIG. 39 - Distribuzione delle *Spalia* gr. *sertorius* (da Jong, 1974, 1978).

nale (Boursin, 1953). La situazione per il Mediterraneo occidentale è riassunta nella fig. 40. In maniera analoga le distribuzioni di gruppi noti filogeneticamente, come quelli di *Zygaena oxytropis*, di *Z. transalpina* (figg. 41-42), di *Z. punctum-favonia* (Naumann & Tremewan, 1984; Naumann *et al.*, 1984) e di *Procris statice* (Tarmann, 1979), derivano da vicarianza in rifugi glaciali che coinvolsero le penisole mediterranee (fig. 43).

Anche per quanto riguarda le poche specie endemiche italiane è da rilevare, con forse pochissime eccezioni fra le quali spicca *Zygaena rubicundus* Hübner, l'appartenenza di queste a gruppi di entità vicarianti.

Alcune specie dell'Appennino centro-meridionale posseggono entità vicarianti nei Balcani oppure in Anatolia. Riteniamo superfluo ma doveroso ricordare che la velocità di evoluzione, sia clado che anagenetica, è differente a seconda dei taxa. Tuttavia, in assenza di dati biologici e genetici, ci si può soltanto affidare alle divergenze morfologiche per risalire all'epoca di separazione fra i ceppi. Gli areali e le differenze esistenti fra *Acanthobrahmea euro-*



FIG. 40 - Distribuzioni delle specie mediterraneo-occidentali del genere *Allophyes* Tams.

paea Hartig e *Brahmaea ledereri* Rogenhofer, *Syntomis ragazzii* Turati e *S. nigricornis* Alphéraky, *Zygaena oxytropis* Boisduval e *Z. problematica* Naumann, i taxa *charon* Hübner e *laphria* Herrich-Schäffer del complesso *Zygaena viciae*, che manifestano analogie di distribuzione così singolari da farle ritenere vere e proprie «omologie» corologiche e rendere plausibile un discorso di vicarianza di biota (figg. 41, 44-46), vanno ragionevolmente posti in relazione a connessioni geologiche terziarie. Fra l'Anatolia, i Balcani e l'Appennino centro-meridionale ricordiamo anche *Conistra ragusae* Failla-Tedaldi e le sue sottospecie (fig. 47), specie con femmine microttere e quindi importante biogeograficamente poiché poco portata alla dispersione.

D'altra parte l'assenza di divergenze fra popolazioni centro-meridionali e balcaniche e/o medio-orientali di una specie può essere un importante indizio per affermare l'origine recente di alcune disgiunzioni, ricollegabili alle emersioni dell'Adriatico settentrionale in concomitanza delle fasi glaciali e ad altri fenomeni di carattere dispersionistico. Ciò può essere il caso di *Cymbalophora rivularis* Ménétries (fig. 47), *Hadena gueneei* Staudinger, *Pseudoxestia apfelbecki* Rebel, *Hadena armeriae* Guenée, *Egira anatolica* Hering, *Omphalophana anatolica* Lederer, *Xanthia cypreago* Hampson, *Ethmia haemorrhoidella* Eversmann e molte altre specie.

Va ricordato che durante la massima espansione glaciale che sia avvenuta, quella rissiana, la regressione marina che ne derivò permise anche le ultime

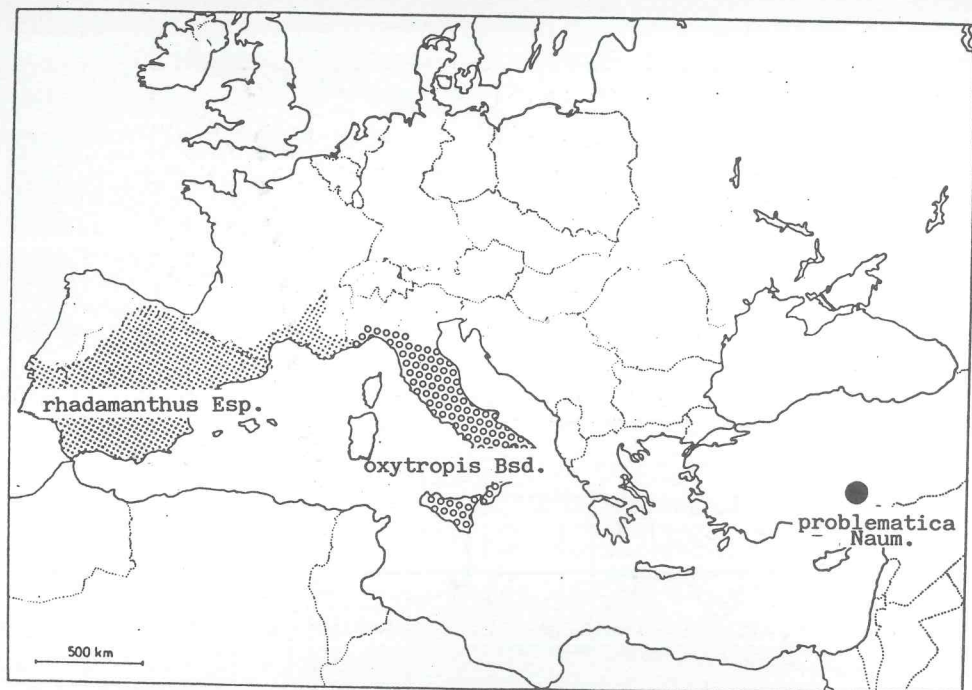


FIG. 41 - Distribuzione delle *Zygaena* gr. *oxytropis* (da Naumann *et al.*, 1984).

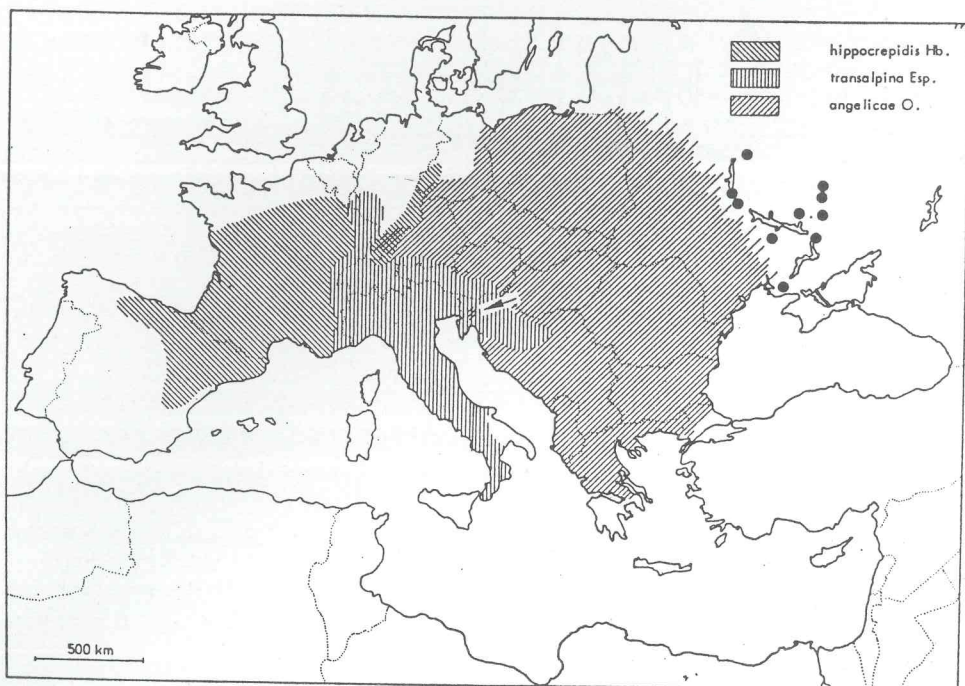


FIG. 42 - Distribuzione delle *Zygaena* gr. *transalpina* (da Naumann *et al.*, 1984).

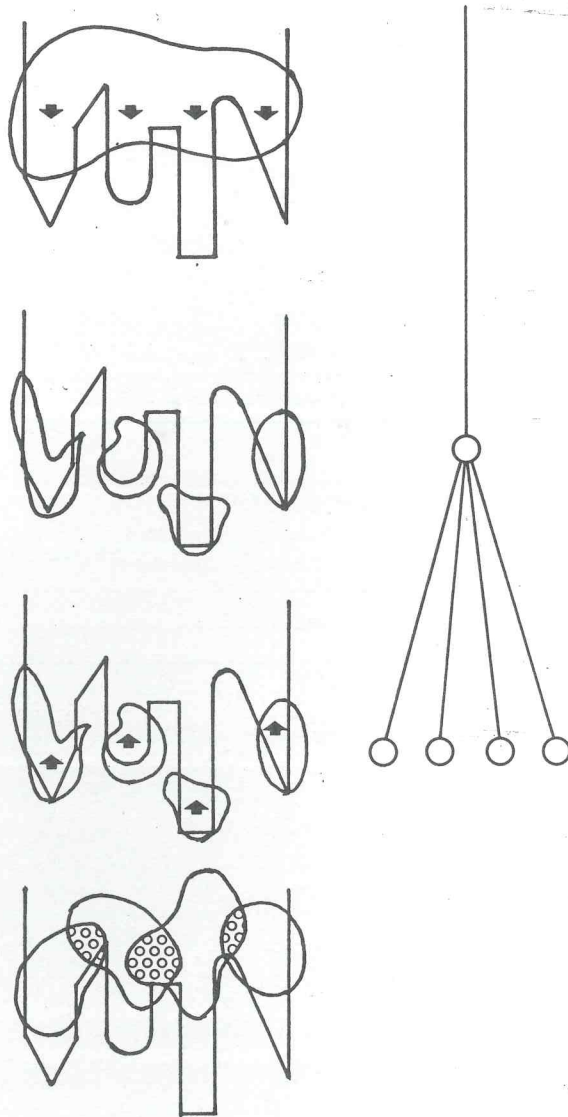


FIG. 43 - Rappresentazione dell'isolamento di una specie ancestrale verso le estremità di penisole ipotetiche durante un periodo glaciale, con seguente espansione degli areali dei taxa derivati dovuta a miglioramenti climatici. Sulla destra è raffigurato il grado di divergenza causata dalla allopatria e dalla interruzione del flusso genico.

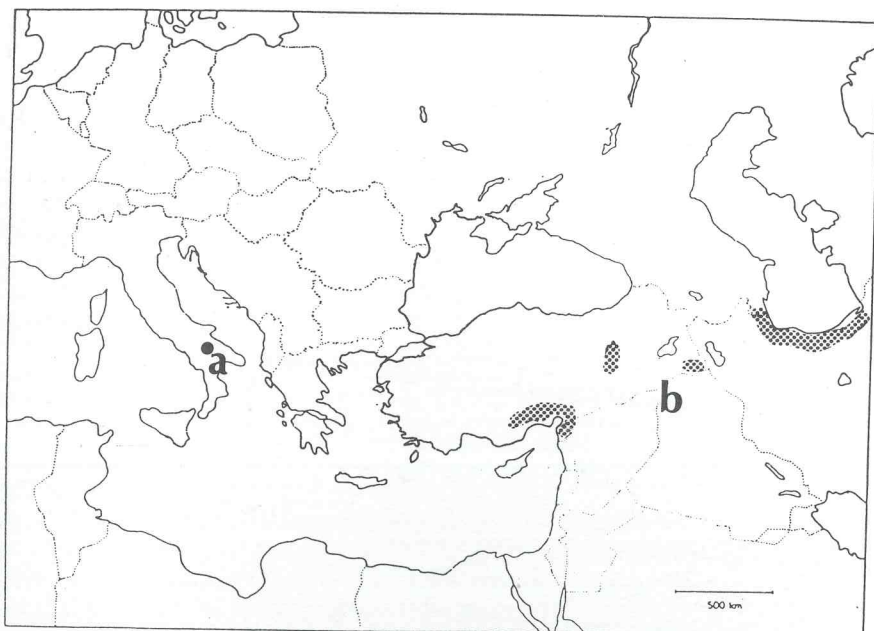


FIG. 44 - Distribuzioni di (a) *Acanthobrahmaea europea* Hartig e (b) *Brahmaea ledereri* Rogenhofer.

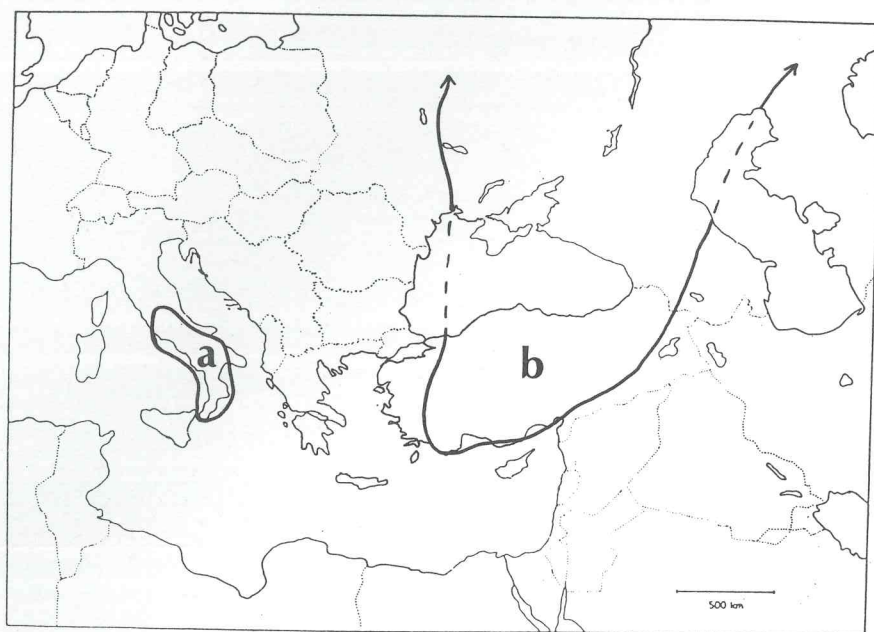


FIG. 45 - Distribuzioni di (a) *Syntomis ragazzii* Turati e (b) *S. nigricornis* Alphéraky.

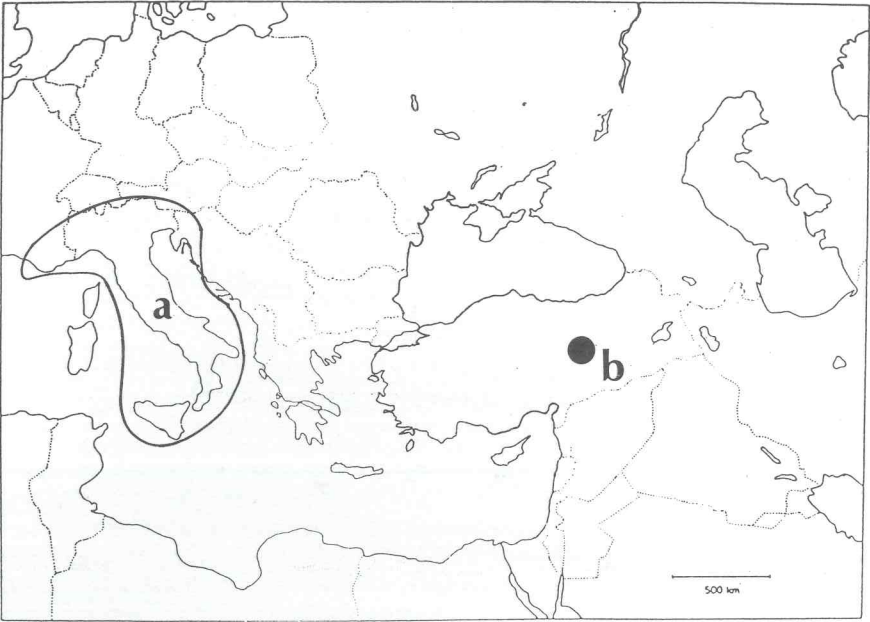


FIG. 46 - Distribuzioni dei taxa (a) *charon* Hübner e (b) *laphria* Herrich-Schäffer delle *Zygaena* gr. *viciae*.

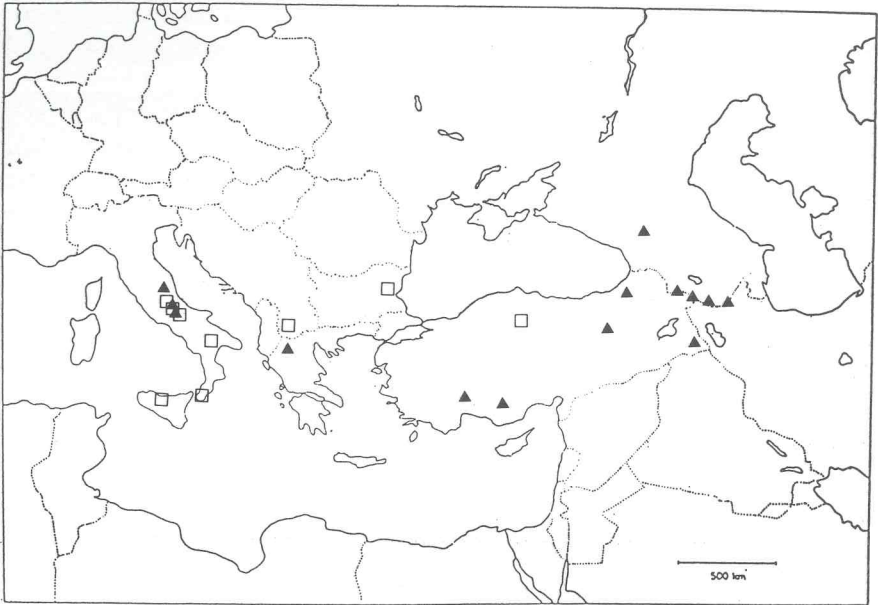


FIG. 47 - Distribuzioni di *Conistra ragusae* Failla-Tedaldi (quadrati) e *Cymbalophora rivularis* Ménétries (triangoli).

connessioni fra la penisola e le isole tirreniche maggiori (Azzaroli & Cita, 1980).

Allo stato attuale delle conoscenze non si può fornire una spiegazione sufficientemente valida per ogni tipo di distribuzione, anzi i casi enigmatici sono molteplici. Fra questi ricordiamo il complesso di specie di *Melanargia arge*, che annovera anche due taxa endemici italiani: *arge* Sulzer del centro-sud e *pherusa* Boisduval della Sicilia. Senza una adeguata ricostruzione filogenetica del gruppo, che nel passato è stato oggetto di studi approfonditi (Houlbert, 1923; Verity, 1953), si possono formulare ben poche ipotesi che resistano ai tentativi di falsificazione, soprattutto sul reale status delle popolazioni italiane.

Le origini di alcune disgiunzioni che riguardano specie presenti in Italia, come *Papilio alexanor* Esper e *Antitype jonis* Lederer (fig. 48), pur essendo riferibili a colonizzazioni permesse dalle estensioni delle loro fasce vegetazionali durante il pleistocene e a successive estinzioni intermedie, non possono essere ricostruite precisamente per le molte alternative possibili riguardo alle direttrici effettivamente seguite.

L'esistenza di specie gemelle largamente simpatriche e spesso addirittura sintopiche potrebbe rappresentare la più seria critica alla pretesa di validità generale del modello della vicarianza per la comprensione degli areali e della stessa speciazione nell'area mediterranea. Eppure, anche di fronte a casi notevoli di sovrapposizioni di areali fra specie gemelle, quale avviene fra *Zygaena minos* Denis & Schiffermüller e *Z. purpuralis* Brünnich, è possibile affermare la vicarianza, non più geografica ma ecologica. Infatti le due *Zygaena* hanno differenti esigenze alimentari: *minos* su Umbrelliferae (*Pimpinella* Linnaeus e *Eryngium* Linnaeus) e *purpuralis* su Labiatae (*Thymus* Linnaeus) (Naumann *et al.*, 1983). L'evento cladogenetico che ha condotto alle due specie va riferito ad un processo di speciazione simpatica causato dall'adattamento della specie ancestrale a differenti nicchie trofiche, quindi vicarianza ecologica. Già Heydemann (1943) aveva preso in considerazione il problema



FIG. 48 - Disgiunzioni in Italia di *Papilio alexanor* Esper (triangoli) e *Antitype jonis* Lederer (cerchi).

delle coppie di specie (Zwillingsarten) come fertile area di indagine per chiarire i vari fenomeni riguardanti ecologia, speciazione e distribuzione.

Riteniamo che proprio dallo studio comparativo dei taxa vicarianti, dall'indagine sulle preferenze ecologiche fra specie gemelle e dall'esame della variabilità nelle caratteristiche genetiche, morfometriche e biologiche di specie ampiamente diffuse possano scaturire i più validi contributi dei lepidotteri, così avari di resti fossili, alla biogeografia. Crediamo che questa disciplina debba inoltre tentare una sintesi fra i vari approcci metodologici per il superamento della fase «schizogonica» che purtroppo attualmente attraversa, poiché «... No one method of analysis is the best in biogeography, as each only gives a part of the story. There are multiple explanations for species distributions, and some effort should be made to integrate them. Biogeography could profit by more attempts to examine the relative and joint effects of both history and ecology on distributions ...» (Ender, 1982a).

BIBLIOGRAFIA

- ABBOT L.A., BISBY F.A., ROGERS D.J., (1986) - *Taxonomic analysis in biology* - Computers, models and databases, New York.
- ALLKIN R., BISBY F.A., (1984) - *Databases in Systematics* - Syst. Ass. Spec. vol. 26, Academic Press, London.
- ARDUINO P., BULLINI L., (1985) - *Reproductive isolation and genetic divergence between the Small Ermine moths Yponomeuta padellus and Y. malinellus (Lepidoptera: Yponomeutidae)* - Atti Acc. Naz. Lincei Mem. fis., Ser. 8, 18, Sez. 3, 33-61.
- ARMSTRONG D.M., (1977) - *Dispersal vs. dispersion: Process vs. pattern* - Syst. Zool., 26, 210-211.
- AZZAROLI A., CITA M.B., (1980) - *Geologia stratigrafica* - vol. 3, Cisalpino Goliardica, Milano.
- BACK W., (1979) - *Zur Biologie der europäischen und nordwestafrikanischen Populationen von Euchloe ausonia Hübner 1804 (Lep. Pieridae)* - Atalanta, Würzburg, 10, 225-243.
- BACK W., (1985) - *Zur Biologie von Anthocharis damone (Boisduval, 1836) und Anthocharis gruneri (Herich-Schäffer, 1851) (Lep. Pieridae)* - Atalanta, Würzburg, 16, 105-108.
- BALLETTO E., KUDRNA O., (1985) - *Some aspects of the conservation of butterflies in Italy, with recommendations for a future strategy (Lepidoptera Hesperidae & Papilionoidea)* - Boll. Soc. ent. ital., 117, 39-59.
- BARONI-URBANI C., (1971) - *Studien zur Ameisenfauna Italiens XI. Die Ameisen des Toskanischen Archipels. Betrachtungen zur Herkunft der Inselfaunen* - Rev. Suisse Zool., 78, 1037-1067.
- BERIO E., (1985) - *Lepidoptera Noctuidae I. Generalità Hadeninae Cucullinae* - Fauna d'Italia 22, Calderini, Bologna.
- BLONDEL J., (1979) - *Biogéographie et Écologie* - Coll. d'Écologie, 15, Masson, Paris.
- BÖHME, W., (1978) - *Das Kühnelt'sche Prinzip der Regionalen Stenozie und Seine Bedeutung für das Subspezies-Problem: ein Theoretischen Ansatz* - Z. zool. Syst. Evolut.-forsch., 16, 256-266.
- BONATTI E., (1963) - *Stratigrafia pollinica dei sedimenti postglaciali di Baccano, lago craterico del Lazio* - Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., 70, 40-48.
- BONATTI E., (1966) - *North mediterranean climate during the last Wurm glaciation* - Nature, 209, 984-985.
- BOURSIN C., (1940) - *Neue palaearktische Arten und Formen mit besonderer Berücksichtigung der Gattung Autophila Hb.* - Mitt. münch. ent. Ges., 30, 474-543.
- BOURSIN C., (1953) - *Über die Gattung «Allophytes» Tams nebst Beschreibung einer neuen Art aus Klein-Asien* - Mitt. Beschreibung münch. ent. Ges., 43, 239-247.
- BOURSIN C., (1957) - *Eine neue Allophytes Tams aus Mittelchina (Aus Dr. Höne's China-Ausbeuten)* - Z. wien. ent. Ges., 42, 103-106.
- BRETHERTON R.F., (1951) - *Our lost butterflies and moths* - Entomologist's Gaz., 2, 211-240.
- BRUNDIN L.Z., (1966) - *Transantarctic relationships and their significance* - Kungl. Svenska Vetensk. Handl. (4), 11, 1-472.

- BRUNDIN L.Z., (1981) - *Croizat's Panbiogeography versus Phylogenetic Biogeography* - In: G. Nelson & D.E. Rosen (Eds.), *Vicariance Biogeography A Critique*, Columbia Univ. Press, New York, pp. 94-138.
- CONNELL J.H., ORIAS E., (1964) - *The ecological regulation of species diversity* - Amer. Nat., **98**, 399-414.
- COSTA O.G., (1836-1850) - *Fauna del regno di Napoli ... Lepidotteri*. XI - 434 pp., 38 pls. Napoli.
- CRACRAFT J., (1982) - *Geographic differentiation, cladistics and vicariance biogeography: reconstructing the tempo and mode of evolution* - Amer. Zool., **22**, 411-424.
- CROIZAT L., NELSON G., ROSEN D.E., (1974) - *Centers of origin and related concepts* - Syst. Zool., **23**, 265-287.
- EMILIANI C., (1970) - *Pleistocene Paleotemperatures* - Science, **168**, 822-825.
- ENDLER J.A., (1977) - *Geographic variation, speciation and clines* - Mon. Pop. Biol., **10**, Princeton Univ. Press, Princeton.
- ENDLER J.A., (1982) - *Pleistocene Forest Refuges: Fact or Fancy?* - In: G.T. Prance (Ed.), *Biological Diversification in the Tropics*, Columbia Univ. Press, New York, pp. 641-657.
- ENDLER J.A., (1982a) - *Alternative hypotheses in biogeography: introduction and synopsis of the symposium* - Amer. Zool., **22**, 349-354.
- ENDLER J.A., (1982b) - *Problems in distinguishing historical from ecological factors in biogeography* - Amer. Zool., **22**, 441-452.
- ERWIN T.L., (1981) - *Taxon pulses, vicariance, and dispersal: an evolutionary synthesis illustrated by Carabid beetles* - In: G. Nelson & D.E. Rosen (Eds.), *Vicariance Biogeography A Critique*, Columbia Univ. Press, New York, pp. 159-187.
- FAO-UNESCO, (1981) - *Carte mondiale des Sols Vol. 5, Europe* - Vol. 5, Europe. Unesco, Paris.
- FENAROLI L., GIACOMINI V., (1957) - *La Flora* - Conosci l'Italia, vol. 2, T.C.I., Milano.
- FENAROLI L., GAMBI G., (1976) - *Alberi Dendroflora Italica* - Museo Tridentino di Scienze Naturali, Trento.
- FISCHER A.G., (1960) - *Latitudinal variation in organic diversity* - Evolution, **14**, 64-81.
- FLINT R.F., (1971) - *Glacial and Quaternary Geology* - Wiley, New York.
- FOLLIERI M., (1979) - *Late Pleistocene floristic evolution near Rome* - Pollen et Spores, **21**, 135-148.
- FORD E.B., (1972) - *Moths* - 3rd ed., Collins, London.
- FORD E.B., (1977) - *Butterflies* - 4th ed., Collins, London.
- FRANCKE O.F., (1982) - (Review) *Vicariance Biogeography A Critique* - Syst. Zool., **30**, (1981), 501-506.
- FREITAG M., (1962) - *Einführung in die Biogeographie von Mitteleuropa* - Fischer, Stuttgart.
- FRENZEL B., (1968) - *The Pleistocene vegetation of northern Eurasia* - Science, **161**, 637-649.
- GALLO E., DELLA BRUNA C., (1974) - *Recherches Lépidoptérologiques en Italie méridionale (Rhopalocera)* - Alexanor, **8**, 249-255.
- GALLO E., DELLA BRUNA C., (1977) - *Recherches Lépidoptérologiques en Italie méridionale (Rhopaloceres) II. Nouvelles captures sur le Massif du Pollino (Apennin de Lucanie)* - Alexanor, **10**, 77-85.
- GEIGER H., SCHOLL A., (1982) - *Enzyme electrophoretic approach to the systematics and evolution of the butterfly Euchloe ausonia* - Experientia, **38**, 927-928.
- HARTIG F., (1963) - *Per la prima volta una Bramaea (sic) in Europa* - Boll. Ass. Romana ent., **18**, 5-6.
- HARTIG F., (1968) - *Einige neue Lepidopterenrassen und Formen und eine wiederentdeckte Noctuide aus Süditalien* - Reichenbachia, **12**, 1-13.
- HARTIG F., (1970) - *Neue Heteroceren-Rassen aus Kalabrien* - Nachrbl. Bayer. Ent., **19**, 114-118.
- HARTIG F., (1971) - *Contributo alla conoscenza di alcuni lepidotteri lucani* - Entomologica, **7**, 49-60.
- HOLDHAUS K. (Ed.), (1954) - *Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas* - Abhandl. zool. -bot. Ges. Wien, **18**, 1-493.
- HOULBERT C., (1923) - *Contribution a l'étude des Melanargiinae des régions Thyrréno-Ibériques* - In: C. Oberthür (Ed.) *Études des Lépidoptérologie Comparée*, vol. 21, pp. 1-82.
- JONG R. DE, (1974) - *Systematics and evolution of the Palaearctic Spialia species (Lepidoptera, Hesperidae)* - Tijdschr. Ent., **117**, 225-271.
- JONG R. DE, (1978) - *Monograph of the genus Spialia Swinboe (Lepidoptera, Hesperidae)* - Tijdschr. Ent., **121**, 23-146.
- KOSTROWICKI A.S., (1965) - *The relations between local Lepidopterafaunas as the basis of the zoogeographical regionalization of the Palaearctic* - Acta Zool. Cracov., **10**, 515-583.
- KÜHNELT W., (1943) - *Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere* - Biol. Gener., **17**, 106-146.
- LA GRECA M., (1958) - *Il significato delle variazioni paleoclimatiche nella determinazione del popolamento faunistico attuale di alta montagna* - Ann. Ist. Sup. Sci. Lettere «S. Chiara» Napoli, **8**, 3-22.
- LARSEN T.B., NAKAMURA I., (1983) - *The butterflies of East Jordan* - Entomologist's Gaz., **34**, 135-208.
- LATTIN G. DE, (1949) - *Beiträge zur Zoogeographie des Mittelmeergebietes* - Vehr. Dt. Zool. Ges., **1948**, 143-151.
- LATTIN G. DE, (1967) - *Grundriss der Zoogeographie* - Fischer, Jena.
- LEESTMANS R., (1975) - *Amata phegea (Linné, 1758) (Lepidoptera: Ctenuchidae), Considerations biogéographiques et écologiques* - Linneana Belg., **3**, 62-74.

- LEGG G., (1978) - *A note on the diversity of world Lepidoptera (Rhopalocera)* - Biol. J. Linn. Soc., **10**, 343-347.
- MAC ARTHUR R.H., (1965) - *Patterns in species diversity* - Biol. Rev., **40**, 510-533.
- MAC ARTHUR R.H., WILSON E.O., (1963) - *An equilibrium theory of insular biogeography* - Evolution, **17**, 373-387.
- MAC ARTHUR R.H., WILSON E.O., (1967) - *The theory of Island Biogeography* - Mon. Pop. Biol., **1**. Princeton Univ. Press, Princeton.
- MALATESTA A., (1985) - *Geologia e paleobiologia dell'era glaciale* - NIS, Roma.
- MALICKY H., ANT H., ASPÖCK H., JONG R. DE, THALER K., VARGA Z., (1983) - *Argumente zur Existenz und Chorologie mitteleuropäischer (extramediterranean-europäischer) Faunen-Elemente* - Ent. Gener., **9**, 101-119.
- MANI M.S., (1968) - *Ecology and Biogeography of High altitude Insects* - Series Entomologica, **4**, Junk, The Hague.
- MARCUZZI G., (1979) - *European Ecosystems* - Biogeographica, **15**, Junk, The Hague.
- MARINI M., RUSSO I., (1980) - *Interessanti reperti di Lepidotteri in Calabria* - Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna, **35**, 249-265.
- MASSA B., (1982) - *Il gradiente faunistico nella penisola italiana e nelle isole* - Atti Soc. Ital. Sci. Nat. Mus. civ. St. Nat., Milano, **123**, 353-374.
- MÜLLER P., (1974) - *Aspects of Zoogeography* - Junk, The Hague.
- MUNROE E., (1984) - *Biogeography and evolutionary history: wide-scale and long-term patterns of insects* - In: C.B. Huffaker & R.L. Rabb (Eds.), *Ecological Entomology*, Wiley, New York, pp. 273-304.
- NAUMANN C.M., (1977) - *Stammengeschichte und tiergeographische Beziehungen der Zygaenini (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae)* - Mitt. münchn. ent. Ges., **67**, 1-25.
- NAUMANN C.M., TREMEWAN W.G., (1984) - *Das Biospecies-Konzept in seiner Anwendung auf die Gattung Zygaena Fabricius 1775 (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae)* - Spixiana, **7**, 161-193.
- NAUMANN C.M., RICHTER G., WEBER U., (1983) - *Spezifität und Variabilität im Zygaena-purpuralis-Komplex* - Theses Zoologicae, **2**, Cramer, Braunschweig.
- NAUMANN C.M., FEIST R., RICHTER G., WEBER U., (1984) - *Verbreitungsatlas der Gattung Zygaena Fabricius, 1775 (Lepidoptera, Zygaenidae)* - Theses Zoologicae, **5**, Cramer, Braunschweig.
- NELSON G., (1969) - *The problem of historical biogeography* - Syst. Zool., **18**, 243-246.
- NELSON G., (1978) - *From Candolle to Croizat: comments on the history of biogeography* - J. Hist. Biol., **11**, 269-305.
- NELSON G., PLATNICK N.I., (1981) - *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance* - Columbia Univ. Press, New York.
- PARENZAN P., (1975) - *Contributi alla conoscenza della lepidotterofauna dell'Italia meridionale I. Rhopalocera di Puglia e Lucania* - Entomologica, **11**, 87-154.
- PARENZAN P., (1976) - *Contributi alla conoscenza della lepidotterofauna dell'Italia meridionale. II. Nuovi reperti di Noctuidae e Geometridae* - Entomologica, **12**, 153-169.
- PARENZAN P., (1977) - *Contributi alla conoscenza della lepidotterofauna dell'Italia meridionale. IV. Heterocera (Bombyces et Sphinges) di Puglia e Lucania* - Entomologica, **13**, 183-245.
- PARENZAN P., (1979) - *Contributi alla conoscenza della lepidotterofauna dell'Italia meridionale. V. Heterocera Noctuidae* - Entomologica, **15**, 159-278.
- PARENZAN P., (1980) - *Contributi alla conoscenza della lepidotterofauna dell'Italia meridionale. VI. Rhopalocera (addenda)* - Entomologica, **16**, 1-27.
- PARENZAN P., (1982) - *Bombyces e Sphinges (Lepid.-Heterocera) dell'Italia meridionale (addenda)* - Entomologica, **17**, 103-125.
- PARENZAN P., (1982a) - *Segnalazione di alcune specie di Nottuidi nuove per la fauna italiana, e descrizione di due nuove sottospecie (Lepidoptera - Noctuidae)* - Entomologica, **17**, 127-147.
- PATTERSON C., (1981) - *Methods of Paleobiogeography* - In: G. Nelson & D.E. Rosen (Eds.), *Vicariance Biogeography A Critique* Columbia Univ. Press, New York, pp. 447-489.
- PETAGNA V., (1987) - *Specimen Insectorum ulterioris Calabriae* - Francofurti et Moguntiae.
- PIANKA E.R., (1966) - *Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts* - Amer. Nat., **100**, 33-45.
- PIGNATTI S., (1979) - *I piani di vegetazione in Italia* - Giorn. Bot. Ital., **113**, 411-428.
- PIGNATTI S., (1982) - *Flora d'Italia* - vol. I pp. 369-383 (Cruciferae), Edagricole, Bologna.
- PLATNICK N.I., (1976) - *Concepts of dispersal in historical biogeography* - Syst. Zool., **25**, 294-295.
- PLATNICK N.I., NELSON G., (1978) - *A method of analysis for historical biogeography* - Syst. Zool., **27**, 1-16.
- PROLA C., RACHELI T., (1984) - *An annotated list of Italian Pterophoridae (Lepidoptera)* - Atalanta, Wurzburg, **15**, 305-337.
- RACHELI T., CIANCHI R., BULLINI L., (1984) - *Genetic variation of Parnassius apollo from southwestern Europe (Lepidoptera: Papilionidae)* - IV Europ. Congr. Lepid. Wageningen (Abstract).
- ROSEN D.E., (1978) - *Vicariant patterns and historical explanation in biogeography* - Syst. Zool., **27**, 159-188.

- SBORDONI V., (1965) - *Notizie su Laelia coenosa Hüb. e rinvenimento della specie in Italia (Lepidoptera Lymantriidae)* - Boll. Soc. Ent. Ital., **85**, 82-86.
- SCHALL J.J., PIANKA E.R., (1978) - *Geographical trends in numbers of species* - Science, **201**, 679-686.
- SCRIBER J.M., (1973) - *Latitudinal gradients in larval feeding specialization of the world Papilionidae (Lepidoptera)* - Psyche, **80**, 355-373.
- SIMBERLOFF D.S., (1969) - *Experimental zoogeography of islands. A model for insular colonization* - Ecology, **50**, 269-314.
- SIMBERLOFF D.S., WILSON E.O., (1969) - *Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands* - Ecology, **50**, 278-296.
- SIMBERLOFF D.S., WILSON E.O., (1970) - *Experimental zoogeography of islands. A two-year record of colonization* - Ecology, **51**, 934-937.
- SIMPSON G.G., (1964) - *Species density of North American recent Mammals* - Syst. Zool., **12**, 57-73.
- SLANSKY F. JR., (1973) - *Latitudinal gradients in species diversity of the New world Swallowtail Butterflies* - J. Res. Lepid., **11**, 207-217.
- SOHN-RETHEL O., (1929) - *Beiträge zur Heterocerer-Fauna Italiens* - Dt. Ent. Z. Iris., **43**, 1-23.
- STAUDER H., (1914) - *Eine Sammelreise nach Unteritalien. Beitrag zur Kenntnis der Lepidopterenfauna der Sorrentinischen Halbinsel und des Cocuzzo-Massivs in Calabrien* - Z.f.wiss. Ins.-biol., **10**, 265-269, 369-379.
- STAUDER H., (1924) - *Lepidoptera aus Unteritalien I.* - Soc. Ent., **38**, 5-7, 10-11, 14-16, 19-20, 23-24, 27-28, 30-32, 35-36, 37-40, 43-44, 46-48.
- STAUDER H., (1925) - *Lepidoptera aus Unteritalien I.* - Soc. Ent., **39**, 3-4, 7-8, 10-12, 15-16, 19-20, 23-24, 26-28, 29-31, 34-35, 38-39.
- STAUDER H., (1925a) - *Lepidoptera aus Unteritalien II.* - Soc. Ent., **40**, 3-4, 5-7, 10-12.
- TARMANN G., (1979) - *Die statices-Gruppe des Genus Procris F. (Lepidoptera, Zygaenidae)* - Mitt. münchn. ent. Ges., **68**, 45-108.
- TAYLOR R.J., REGAL P.J., (1978) - *The peninsular effect on species diversity and Biogeography of Baja California* - Amer. Nat., **112**, 583-593.
- THOMSON G., (1973) - *Geographical variation of Maniola jurtina (L.) (Lepidoptera, Satyridae)* - Tijdschr. Ent., **116**, 185-226.
- THOMSON G., (1975) - *Les races de Maniola jurtina L. en France et pays voisins (Lep. Satyridae)* - Alexnor, **9**, 23-32, 53-66.
- UDVARDY M.D.F., (1969) - *Dynamic Zoogeography* - Van Nostrand Reinhold, New York.
- UDVARDY M.D.F., (1981) - *The Riddle of Dispersal: Dispersal theories and how they affect vicariance biogeography* - In: G. Nelson D.E. Rosen (Eds.) *Vicariance Biogeography A Critique*, Columbia Univ. Press, New York, pp. 6-33.
- VARGA Z., (1975) - *Zoogeographische Gliederung der Paläarktischen Orealfauna* - Verh. VI Int. Symp. Entom. Mitteleuropa Junk, The Hague, pp. 263-284.
- VARGA Z., (1977) - *Das Prinzip der areal-analytischen Methode in der Zoogeographie und die Faunementeileinteilung der europäischen Tagsschmetterlinge (Lepidoptera: Diurna)* - Acta Univ. Debrecina, Ser. Biol., **14**, 223-285.
- VERITY R., (1940) - *Le Farfalle diurne d'Italia Vol. I: Hesperides* - Marzocco, Firenze.
- VERITY R., (1953) - *Le Farfalle diurne d'Italia. Vol. V: Satyridae* - Marzocco, Firenze.
- VUILLEMIER F., (1970) - *Insular biogeography in continental species. I: The Northern Andes of South America* - Amer. Nat., **104**, 373-388.
- VUILLEMIER F., (1973) - *Insular biogeography in continental regions. II. Cave faunas from Tesin, southern Switzerland* - Syst. Zool., **22**, 64-67.
- WALTER M., (1985) - *Vegetation of the Earth and Ecological Systems of the Geo-biosphere* - 3^a ed., Springer, Berlin & Heidelberg.
- WARNECKE G., (1938) - *Laelia coenosa Hb. (Liparidae) et sa distribution en Europe* - Rev. fr. Lépid., **9**, 173-177.
- WILEY E.O., (1981) - *Phylogenetics: the Theory and Practice of Phylogenetic Systematics* - Wiley, New York.
- WILLIAMSON M., (1981) - *Island populations* - Oxford Univ. Press, Oxford.
- WILSON E.O., TAYLOR R.W., (1967) - *An estimate of the potential evolutionary increase in species diversity in the Polynesian ant fauna* - Evolution, **21**, 1-10.
- WILSON E.O., SIMBERLOFF D.S., (1969) - *Experimental zoogeography of islands: defaunation and monitoring techniques* - Ecology, **50**, 267-278.
- YUKAWA J., (1984) - *Geographical ecology of the butterfly fauna of the Krakatau Islands, Indonesia* - Tyo to Ga, **35**, 47-74.
- ZANGHERI S., (1955) - *I Lepidotteri del promontorio del Gargano* - Commentat. pontif. Acad. Sci., **17**, 17-31.
- ZANGHERI S., (1956) - *Le attuali conoscenze sui Lepidotteri del promontorio del Gargano e delle isole Tremiti, con osservazioni sulle specie a distribuzione transadriatica* - Mem. Biogeogr. adriat., **3**, 245-298.

- ZANGHERI S., (1960) - *Ricerche faunistiche e zoogeografiche sui Lepidotteri delle Puglie e della Lucania* - Mem. Soc. ent. Ital., **39**, 5-35.
- ZANGHERI S., (1963) - *Considerazioni sulla fauna lepidotterologica dei massicci montani della Calabria* - Arch. Bot. Biogeogr. Ital., **39**, 1-23.
- ZANGHERI S., (1968) - *Attuali conoscenze sulla costituzione della Lepidotterofauna italiana* - Atti VII Congr. Naz. Ital. Ent. Verona, 62-112.
- ZANGHERI S., (1975) - *La Lepidotterofauna delle Prealpi Venete sulla base della Collezione A. Ancilotto* - Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna, **31**, 215-250.
- ZILLI A., RACHELI T., (1988) - *I Lepidotteri come strumento per la descrizione della β -diversità fra regioni italiane* Lav. Soc. ital. biogeogr., N.S. 11, 279-293.