

Biogeografia degli Sphodrini: ipotesi e considerazioni su una linea angariana di Coleoptera Carabidae

ACHILLE CASALE

Museo Regionale di Scienze Naturali - Torino

SUMMARY

Biogeography of the Sphodrini: hypotheses and notes on an angarian line of Coleoptera Carabidae

The present paper emphasizes the concept that only a correct α -taxonomy, based on the revision of sufficiently wide monophyletic groups, makes possible to suggest a plausible phylogeny of the considered group, and to offer an interpretation from the stand point of historical Biogeography. This conclusion stems from a revision of the world Sphodrini («true Sphodrid-beetles») made by the author.

General information on the group (fig. 1) is given, the adaptive radiation (figs. 2 and 4) and the systematic position in the tribus Sphodrina are discussed; the latter is interpreted as a monophyletic unit, sister-group of Platynini + Geobaenini + Enoicini; this represents a development of the conclusions of Lindroth (1956) and Habu (1978), based respectively on the male and female genitalia (fig. 3).

The distribution of the subtribus Sphodrini is essentially palearctic-macaronesian, with the exception of the presence of the genus *Miquibuana* in the Mexican Transitional Zone (fig. 6); this situation is compared with the inverse pattern shown by other taxa (fig. 6) and is attributed to the most ancient connections (in the Miocene, until 12 million years ago) between Eurasia and North America over Behringia and to the post-miocenic climatic changes.

On the ground of present knowledges of the history of the evolution of the Carabid beetles, the concepts of «center of origin», «vicariance», «dispersal» in this group are discussed.

The present distributions of some Sphodrini are analyzed, especially: 1) The very discontinuous distribution of the genus *Sphodropsis* (fig. 7) similar to that of other groups of Insects (certain Orthoptera, Coleoptera Curculionidae and the Carabidae of the genus *Broscoloma*) is attributed to post-miocenic climatic changes and to competition with taxa belonging to other phyletic lines (*Laemostenus* of the subgen. *Antisphodrus*); 2) *Antisphodrus* and *Actenipus*, considered to be subgenera of *Laemostenus* in the widest sense, are interpreted as respectively circum-mediterranean and north-mediterranean groups (figs. 8 and 9) affected by palaeogeographic phenomena during the Tertiary (fragmentation of the Alpine orogenic belt by microplate dispersal), rather as groups of «tyrrhenian» origin; 3) Little importance is attributed to the influence of the Ice Age in the Alps, during the Pleistocene, on the speciation of the Sphodrini (fig. 10), also in relation to numerous data on other groups of Carabids in other areas. 4) Attention is drawn to the power of dispersal both active and passive of certain species, and to their recent colonization of geographic areas far removed from those of origin (fig. 11). This shows that the present distributions of certain taxa are not always and not necessarily interpretable on the basis of historical Biogeography and clado-vicariance.

Esistono, notoriamente, numerosi e differenti modi per «fare della Biogeografia», per tentare cioè di spiegare la distribuzione, sul nostro pianeta, di un dato gruppo di organismi, o più semplicemente per comprendere il popolamento di un settore geografico ristretto. Un comodo esempio ci viene dal metodo fino ad oggi utilizzato dalla nostra Società Italiana di Biogeografia,

consistente nel confrontare e discutere, attraverso i contributi di molti specialisti di differenti gruppi, i dati raccolti su ristretti settori dell'Italia; di quella penisola cioè che a sua volta rappresenta un limitato settore dell'Europa meridionale, o del Bacino del Mediterraneo, che dir si voglia. In questo senso, anche un modesto catalogo topografico, faunistico o botanico, se ben fatto, può costituire una base ed un punto di partenza fondamentali per un successivo, e più complesso approccio biogeografico. Allo stesso modo, altrettanto rispettabile è l'opinione (come tutte le opinioni, se esaurientemente motivate e validamente sostenute) di chi afferma l'impossibilità di fare della Biogeografia «storica» sugli Artropodi o su altri gruppi animali o vegetali, ritenendo le loro attuali distribuzioni frutto di dispersioni recenti, attive o passive, condizionate da fattori ecologici, dinamici, e non paleogeografici.

Scopo di questa nota è di ricordare, semmai ve ne fosse bisogno, che solo una conoscenza molto approfondita della sistematica di base di un gruppo può permettere di ricostruire, nei limiti del possibile, una filogenesi ed una biogeografia del gruppo stesso. Ho detto «ricordare», e non «affermare», in quanto questo concetto non ha alcuna presunzione di originalità: eminentemente «jeanneliano», esso è stato sostenuto, nel passato, da insigni sistematici e zoogeografi. Se oggi i Carabidologi utilizzano ancora in continuazione, pur con critiche e aggiornamenti, un'opera di René Jeannel vecchia di oltre mezzo secolo (la «*Monographie des Trechinae*», 1926-30), è perché essa ha apportato, nella sistematica del gruppo, un salto di qualità incommensurabilmente grande rispetto ai lavori, prevalentemente della scuola mitteleuropea, che fino a quell'epoca erano disponibili sul suddetto gruppo di Carabidi.

Rinfrescare la memoria non fa comunque mai male, anche se oggi, per nostra fortuna, le scuole che si erano illuse che si potesse fare dell'«alta sistematica», o dell'eco-fisiologia, o della biosistematica, o della citogenetica, relegando la sistematica di base (spesso troppo faticosa e non delegabile a terzi) ad una «scienza da Museo», se non, addirittura, ad un giochetto per dilettanti, appartengono in gran parte ad una specie in via di estinzione, o stanno rivedendo precipitosamente le loro posizioni: non casualmente tali opinioni hanno rischiato e rischiano di relegare anche un paese d'oltralpe, patria, ironia della sorte, proprio di Jeannel, ai margini della comunità scientifica internazionale nel campo zoologico (cf. Grassé, 1983)⁽¹⁾. Che poi alcuni sistematici, fraintendendo il concetto di « α -sistematica», abbiano ampiamente offerto ed offrano il fianco a critiche, con una speciografia ancora di stampo

(1) Cito testualmente (Grassé, l.c.): «La zoologie, cette science fondamentale entre toutes, n'est plus reconnue en tant que telle par le CNRS... On attribue 4 sections entières et deux demi-sections à la biologie moléculaire, mais on refuse de s'intéresser à l'animal en tant qu'unité, en tant que système autonome... On crée une section intitulée biologie des populations et des écosystèmes, on pousse l'audace ou l'inconscience jusqu'à y insérer la spéciation. Comment parler de l'espèce, alors que la zoologie est ignorée? Peut-on faire de la lexicologie en ignorant les mots?»

Et pourtant, les disciplines non fondamentales, qui ne peuvent rien, vous m'entendez bien, qui ne peuvent rien, sans la zoologie et l'entomologie, sont officiellement reconnues et grassement subventionnées. Dites-moi si l'on peut faire de l'écologie (autre que politique, bien entendue) sans connaître les animaux et les plantes?». La relazione di questo Grande della zoologia contemporanea, che non può essere certo accusato di essere un «semplice sistematico», merita di essere letta per intero.

linneano, oppure, peggio, di stampo meramente maniacale e collezionistico, è un altro discorso.

Le poche idee qui esposte, che non hanno alcuna pretesa di essere presentate come verità sacrosante, ma come semplici spunti di discussione, mi vengono da una revisione molto lunga e complessa, ormai giunta al termine, di un gruppo di Carabidae Pterostichinae particolarmente difficile, per lo studio del quale non si disponeva, fino ad oggi, che di contributi molto parziali («faune» di singoli settori geografici, piccole revisioni, lavori specio-grafici, cataloghi sistematici) assolutamente inutilizzabili per una visione d'insieme del gruppo (cfr. anche Fiori, 1961). I risultati preliminari sono i seguenti.

Gli Sphodrini. Notizie generali sul gruppo

Secondo una sistematica recente (Habu, 1978), che condivido, gli Sphodrini costituiscono una tribù omogenea monofiletica, *sister-group* dei Platynini (Agonini *Auctorum*) + Geobaenini + Enoicini (Basilewsky, 1985). La tribù è tuttavia ancora articolabile in sei sottotribù: Atranopsina, Synuchina, Dolichina, Pristosiina, Calathina, Sphodrina (Casale, in preparazione), i cui limiti e definizioni non coincidono con quelli stabiliti dall'autore giapponese suddetto, e che non possono essere, ovviamente, discussi in questa sede.

La distribuzione della tribù, nel suo insieme, è rigorosamente olearica-macaronesica, se si escludono piccole infiltrazioni nella Regione Etiopica, nella Zona di transizione cinese e nella Zona di transizione messicana, di pochi rappresentanti della Subtribus Calathina e, per l'ultima area citata, anche della Subtribus Sphodrina. Il significato di queste presenze verrà discusso oltre.

L'*habitus* generale di un rappresentante degli Sphodrini, unica sottotribù che qui ci interessa, è di un Carabide estremamente «tipico» (fig. 1), primitivo, non modificato se non in senso adattativo: la radiazione adattativa del gruppo è infatti ampia (fig. 2) e ciò lo rende di particolare interesse, ma aumenta la difficoltà, come sempre accade in questi casi, di ricostruire una sistematica filetica, in grado di chiarire i rapporti di reciproca affinità fra taxa di rango specifico e sopraspecifico, al di là dei caratteri di convergenza o di selezione parallela.

Questa situazione è tipica (cf. ad es., per i Catopidae Bathysciinae: Sbordani ed alii, 1982) di tutti i gruppi nei quali una specializzazione spinta verso ambienti peculiari rende ardua la costruzione di una sistematica naturale, vuoi di tipo evoluzionistico classico (Mayr, 1974), vuoi di tipo cladistico (Hennig, 1966), escludendo gli approcci di tipo fenetico (Sneath e Sokal, 1973), che enfatizzerebbero eccessivamente, appunto, i caratteri di convergenza di tipo adattativo.

Sistematica degli Sphodrini

Notoriamente, una delle difficoltà maggiori che si incontrano nella ricostruzione di una sistematica filetica di un gruppo, particolarmente su impo-

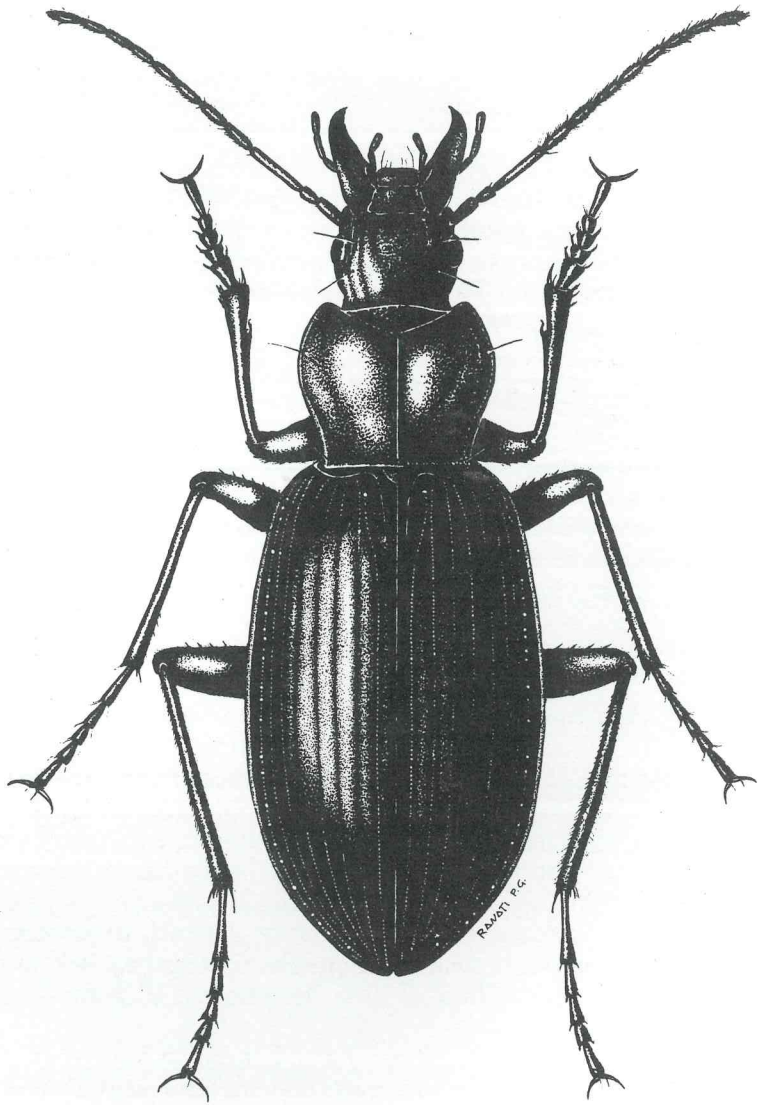


FIG. 1 - *Sphodrus leucophthalmus* (L.), habitus.

stazione cladistica, è il riconoscimento delle similarità olomorfologiche (simplesiomorfie, sinapomorfie, parallelismi, riduzioni secondarie, ecc.) all'interno del gruppo stesso ed in rapporto con altri gruppi (cfr. Brundin, 1966). Per tali ragioni, diffido moltissimo (e non sono il solo) da sistemi costruiti su un singolo, o su pochi caratteri, talora tratti da uno dei due sessi, o da stadi

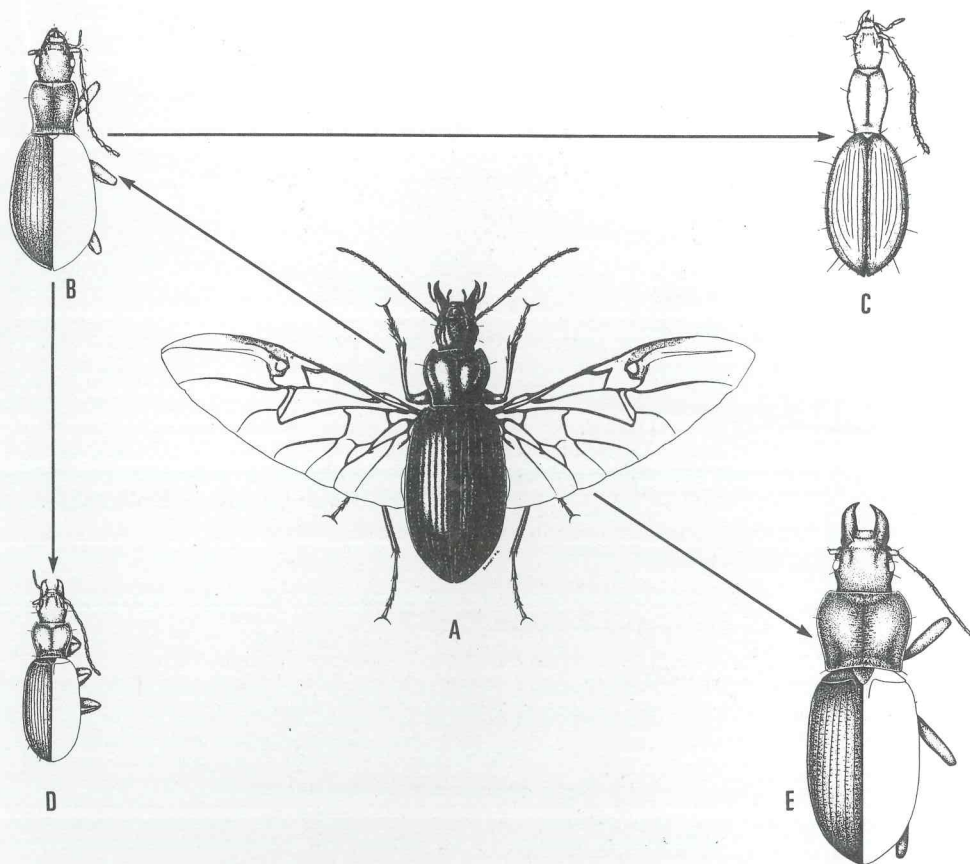


FIG. 2 - Radiazione adattativa negli Sphodrini.

A: *Sphodrus leucophthalmus* (macroterro, pigmentato, euriecio); B: *Laemostenus koenigi* (brachittero, debolmente pigmentato, silvicolo e clasifilo); C: *Miquibuana rhadiniiformis* (microterro, microftalmo, depigmentato, eucavernicolo); D: *Microsphodrus extensus* (microterro, depigmentato, endogeo); E: *Tapoxenus gigas* (microterro, pigmentato, eremico).

differenti di sviluppo (caratteri larvali e caratteri immaginali, rispettivamente) (Matile, 1983).

Proprio dagli Sphodrini, ci viene un chiaro esempio di apparente antiteti-cità fra due sistemi, pur proposti da eccellenti specialisti e su caratteri notoriamente affidabili nei Carabidi, basati rispettivamente sulla struttura dell'e-deago (Lindroth, 1956) e sulla struttura degli stili dell'ovopositore di sostituzione (Habu, 1978). Tradotte in semplici dendrogrammi, le due proposte sono confrontate in fig. 3.

L'analisi di molti caratteri e particolarmente l'esame di molti, o di tutti i taxa di rango specifico noti all'interno di un dato gruppo, permette spesso di risolvere alcune di queste situazioni. D'altro canto, anche caratteri riconosciu-

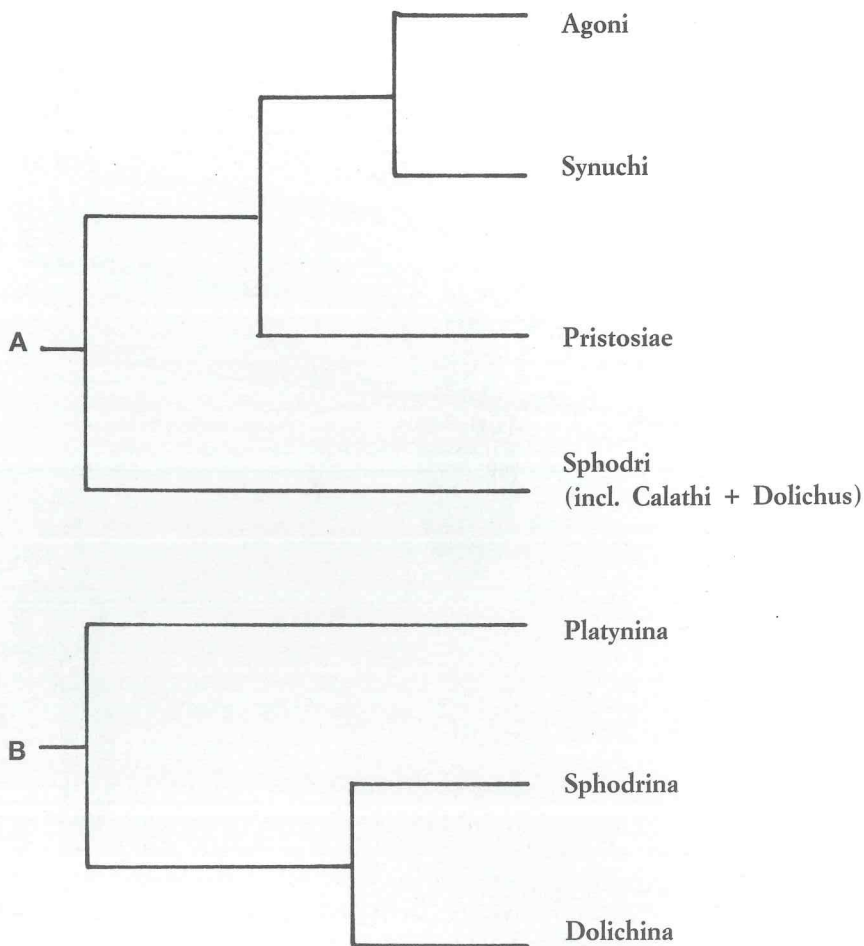


FIG. 3 - Rappresentazione in dendrogramma delle sistematiche di Sphodrini e Platynini proposte da Lindroth (1956) (A) e da Habu (1978) (B), basate rispettivamente sui genitali maschili e sugli stili dell'ovopositore della femmina.

ti fino a ieri di sicuro valore filetico nei Carabidi, quali la struttura «aperta» o «chiusa» delle procoxe, oggi sono sottoposti ad un'attenta critica (Bell, 1967).

Quanto poi all'analisi dei caratteri adattativi, che siamo abituati ad associare, neo-darwinianamente, a vantaggi selettivi su una singola specie o su un gruppo più ampio, pure dagli Sphodrini ci viene un invito alla prudenza con l'esempio che segue. Numerose specie degli Sphodrini e, più generalmente, degli Sphodrini, presentano unghie denticolate o «pettinate» sul margine interno (fig. 4). Siamo propensi ad associare il significato adattativo di questo carattere, comune ad altri Carabidi di differenti tribù o sottofamiglie, ad un

regime di vita arboricolo, «*to life in vegetation*» (Erwin, 1979). Se da un lato questa ipotesi è verosimile in alcuni casi, e negli Sphodrina la presenza di unghie lisce si rivela sia come un carattere simplesiomorfo a livello dell'unità monofiletica Sphodrini + Platynini, sia come una riduzione secondaria in via di rapida realizzazione su taxa eucavernicoli specializzati (fig. 4), dall'altro ci vien fatto di chiederci per quale ragione non si osservino unghie denticolate nel vastissimo contingente dei Platynini strettamente legati alle cortecce ed alle *canopies* fogliari di foresta pluviale tropicale. Eppure, una possibilità di selezione su questo carattere si è pure presentato in questa Tribù, se in un genere orientale, *Dicranoncus* Chaudoir, si osservano unghie provviste di una forte denticolazione prossimale (fig. 4), così come nel genere neartico *Onyp-terygia* si riscontrano unghie serrulate o chelate.

Distribuzione degli Sphodrina: situazione attuale e sua interpretazione

La revisione della sottotribù in oggetto porta il numero totale delle specie conosciute a circa 250, di cui alcune chiaramente politipiche⁽²⁾. Decine di sinonimie sono state stabilite e molte entità nuove sono state descritte: questa fase di censimento, che costituisce la parte più ingrata di un lavoro sistematico, è tuttavia indispensabile per qualsiasi considerazione successiva. Ci si può chiedere, infatti, come si possano costruire ipotesi e teorie sull'origine e sulla distribuzione, ad esempio, di due presunti taxa vicarianti, tassonomicamente e/o geograficamente, basandosi su dati tratti da qualche vetusto catalogo, senza avere prima appurato se i suddetti due taxa non siano fra loro sinonimi, oppure appartengano a gruppi, o linee filetiche, senza alcuna affinità reciproca diretta.

Parlando di «origine» di un taxon, non dobbiamo poi confondere due concetti molto diversi: da un lato l'origine in senso stretto di un gruppo o di una specie, come risultato attuale di una linea eventualmente «derivata» da un'altra, riconosciuta come affine e più primitiva; dall'altro il concetto di «centro di origine» geografica del taxon stesso.

Sul primo punto, l'analisi dei caratteri, sia sotto un'ottica cladistica, sia sotto un'ottica evolucionistica classica, sia anche con un'elaborazione numerica di tipo fenetico, può fornirci le migliori indicazioni: le evidenze fossili, quando esistono, sono evidentemente preziose e talora indispensabili per ricostruzioni il più possibile vicine alla realtà dei fatti (Coope, 1979).

Sul secondo punto, la discordanza di opinioni è, notoriamente, assai più forte: al concetto darwiniano che tende a volere come necessario il riconoscimento di un centro di origine geografico di un taxon (per esempio, di un genere, nell'area geografica dove oggi ritroviamo i taxa subordinati più primitivi del genere stesso: Brundin, 1972; o, al contrario, i derivati: Darlington, 1970), esiste un'ampia corrente di pensiero che nega nel modo più assoluto la

⁽²⁾ Se da un lato il concetto di «sottospecie» nei Carabidi può essere discusso, e comunque è da valutare con prudenza (cf. Casale, Sturani e Vigna Taglianti, 1982), dall'altro non concordo in alcun modo con alcune scuole tassonomiche recenti che tendono a rifiutarlo del tutto.

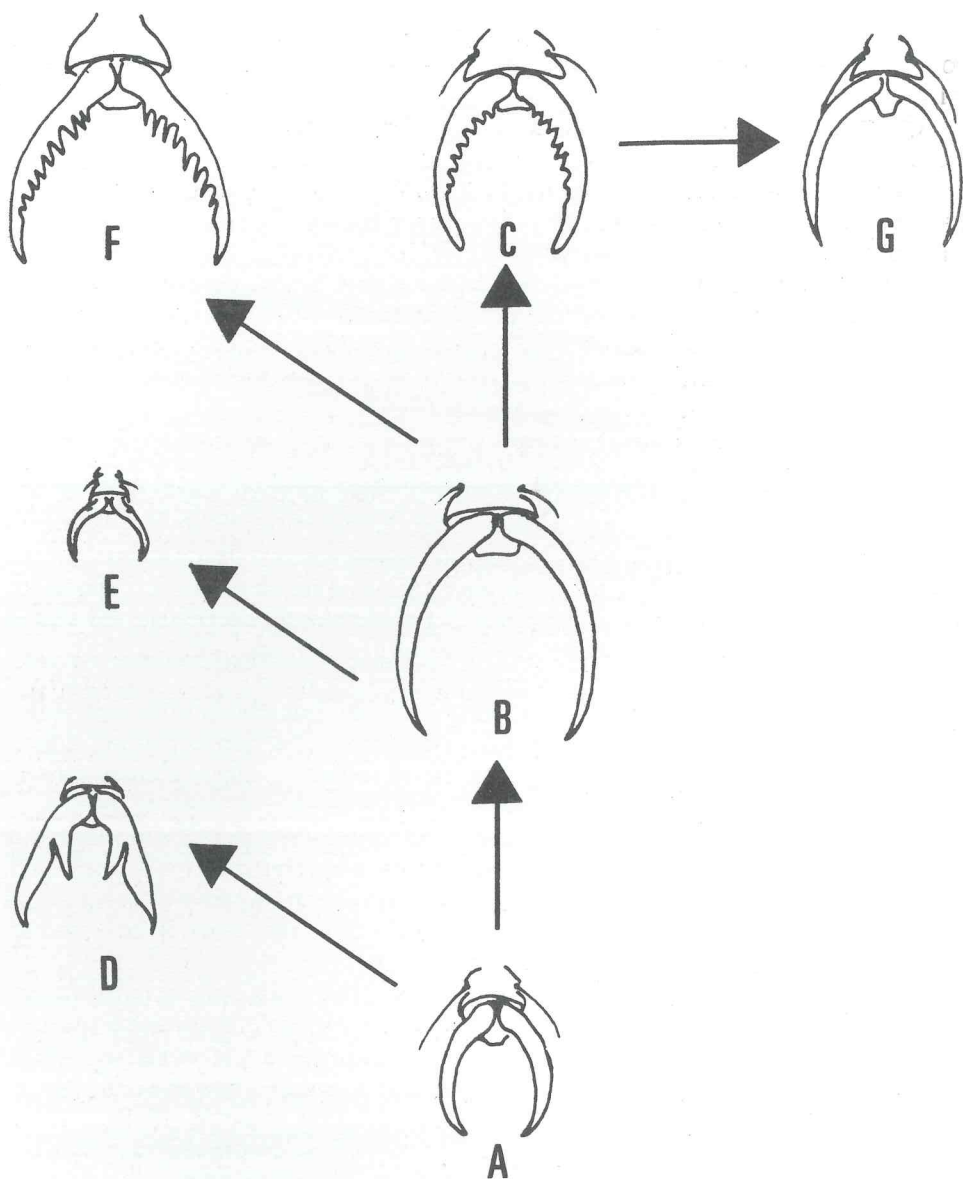


FIG. 4 - Ipotetica serie evolutiva («*transformation series*») nella struttura delle unghie in Platynini e Sphodriini. A: *Platynus assimilis*; B: *Pseudotaphoxenus tianshanicus*; C: *Laemostenus (Laemostenus) janthinus*; D: *Dicranoncus femoralis*; E: *Platyderus rufus*; F: *Xestopus cordicollis*; G: *Laemostenus (Antispodrus) insubricus*. Le unghie lisce nell'ultima specie, eucavernicola e microclasifila, sono interpretate come risultato di una riduzione secondaria.

validità e la necessità di questo concetto. È la scuola «panbiogeografica» di Croizat (cf., ad es., Croizat, 1958; Croizat, Nelson e Rosen, 1974).

Nel caso degli Sphodrini, è relativamente semplice riconoscere la tribù come un *sister-group*, derivato, di una cosmopolita e più primitiva tribù Platynini.

Quanto ad un «centro d'origine» del gruppo, quali ipotesi possiamo azzardare, in assenza totale di reperti fossili in grado di aiutarci in merito?

La via più semplice, e più ovvia, è di trarre alcune deduzioni dalle conoscenze generali di cui disponiamo sulla filogenesi e sulla storia evolutiva dei Carabidi.

Secondo una visione biogeografica storica, che è stata sostenuta, fra l'altro, a più riprese da Jeannel (cf. ad es. 1940; 1941-1942) e che trova oggi nuovamente molti sostenitori (cf. ad es. Erwin, 1979; 1981) si evidenziano, all'interno dei Carabidi (e di molti altri gruppi di Coleotteri), due linee principali, di cui una, gondwaniana, si sarebbe evoluta, differenziata ed espansa durante il Secondario, mentre la seconda, «angariana», derivata dalla prima, avrebbe colonizzato la Laurasia alla fine del Secondario, differenziandosi in loco durante il Terziario. Questa ricostruzione, anche se non generalizzabile, trova forza oggi, oltre che sulla scorta di numerosi dati sistematici e morfologici, anche dal rinnovato vigore della teoria classica di Wegener sulla deriva dei continenti. Ciò malgrado ha trovato credito, in anni recenti, pure l'ipotesi che i Carabidi fossero originari dell'Emisfero settentrionale, dove oggi paiono più rappresentati (cf. ad es. Thiele, 1977: 299); ma le recenti ricerche in aree tropicali, con tecniche specializzate, sembrano smentire quest'ultimo dato (Darlington, 1971)⁽³⁾.

I dati paleontologici ci sono d'aiuto, e proprio essi dimostrano almeno due fatti: una comparsa di questo gruppo sulla Terra in epoca più remota di quanto non si supponesse, e la presenza di linee primitive di Geoadefagi sul Pangea già nel Paleozoico, fatto quest'ultimo che, come si è detto sopra, rende non generalizzabile l'ipotesi di una totale immigrazione del gruppo dal Gondwana alla Laurasia. Non molti anni addietro il più antico Carabide fossile (o supposto tale) proveniva dal Triassico del Natal (Zeuner, 1961); ora protocarabidi fossili, simili agli attuali Trachypachidae, sono noti del Giurassico dell'URSS (Panomarenko, 1977) e Carabidi morfologicamente evoluti, di tipo «arpaloide», erano già presenti nel Cretaceo superiore (Ponomarenko, 1977). Si suppone pertanto oggi che da un Insetto neuroterroide, acquatico, vissuto sul Pangea 200 milioni di anni fa, si sia differenziata una forma di Adefagi, simile agli attuali Anfizoidi (Erwin, 1979; Evans, 1977) o simile a *Protorabus* e *Nebria* nella struttura generale, ma con genitali maschili di tipo *Trachypachus* (Erwin e Stork, 1985); essa rappresenterebbe a sua volta l'antenate comune di Idroadefagi e di Geoadefagi (v. anche Lawrence e Newton, 1982).

Attraverso vari livelli di specializzazione morfologica, si sarebbe giunti agli attuali Carabidi «medi» ed «alti», con mesocoxe congiunte, da linee derivate

⁽³⁾ Come giustamente osserva Thiele (1977) le due ipotesi non sembrano, malgrado le apparenze, incompatibili fra loro, se si considera il fatto che zone climatiche tropicali e subtropicali erano ampiamente estese, nel Secondario e nel Terziario, pure nell'Emisfero settentrionale.

da un tipo morfologico corrispondente agli attuali Psydrinae (Erwin e Stork, 1985).

Possiamo, a questo punto, chiederci come tutto ciò possa guidarci nella ricerca di un ipotetico «centro di origine» degli Sphodrini, e più particolarmente degli Sphodrini. Ritornando alla distribuzione attuale della tribù Sphodrini, dobbiamo tener conto di due dati oggettivi:

1) L'attuale distribuzione del gruppo è eminentemente olearica;

2) Le poche entità etiopiche (17 specie di *Calathus* dei massicci montuosi dell'Abissinia) non possono in alcun modo essere interpretate come elementi «primitivi», relitti di Sphodrini gondwaniani, ma bensì come risultato attuale di un contingente derivato, relativamente recente ed oggi relitto, di chiara origine paleartica, analogamente ad altri Carabidi orofili presenti in quell'area (Leleup, 1956: 113, dati ex Basilewsky).

Nessun taxon attuale ci permette dunque di collegare, in modo diretto, gli Sphodrini paleartici e nearctici a linee ancora esistenti sui resti del Gondwana. È tuttavia lecito, proprio per questo fatto, ritenere che questo gruppo si sia differenziato *in loco*, in un settore dell'Angara, e che rappresenti l'esito attuale di una linea derivata da Platynini o autoctoni, o giunti sul paleocontinente asiatico al termine del Mesozoico: una situazione del tutto identica, sia da un punto di vista sistematico-filetico, sia da un punto di vista distributivo, è nota, nell'ambito dei Carabidae, per i Carabini (*Carabus* s. lato), nei confronti dei più primitivi e cosmopoliti Calosomini (Jeannel, 1940; Erwin, 1979). Sulle modalità di diffusione che avrebbero permesso, a linee gondwaniane, di giungere nella paleo-Asia, la discussione è ancora ampiamente aperta: da un'ipotesi che vede una via di colonizzazione meridionale, dall'Africa all'Eurasia (Erwin, l.c.), che a mio giudizio corrisponderebbe a quella nota, e documentata da fossili, per alcuni grandi Rettili mesozoici quali gli Iguanodonti (Colbert, 1973), si passa ad altre ipotesi, pure molto affascinanti, quali una via australo-asiatica (Jeannel, 1941-42) o afro-asiatica via-arcipelago («terrane») lungo la Tetide mesozoica (Zunino, 1984: 133; per Scarabaeoidea Geotrupidae). Nel caso in questione, nessun dato certo ci permette, attualmente, di pronunciarci in forma definitiva per l'una o per l'altra delle ipotesi, in assenza di una revisione globale, almeno a livello di generi, dell'immensa tribù Platynini, atta a chiarire le affinità reciproche che legano i taxa olearici a quelli, ben più numerosi, pan-tropicali⁽⁴⁾.

Dispersione e vicarianza: storia degli Sphodrini durante il Terziario

Se si accetta una visione biogeografica di tipo storico, per l'interpretazione della situazione attuale (sistematica e corologica) degli Sphodrini, si debbono dare per scontate le seguenti ipotesi di base:

1) All'inizio del Terziario, un contingente di Sphodrini, già differenziato

⁽⁴⁾ La recente, monumentale revisione dei Platynini malgasci fatta da Basilewsky (1985) porta il numero totale dei rappresentanti del gruppo a 32 generi e 326 specie presenti nel solo Madagascar.

come linea derivata all'interno degli Sphodrini *sensu lato*, e corrispondente da un punto di vista morfologico all'attuale «linea filetica di *Sphodrus*» (la più plesiomorfa della sottotribù), doveva già esistere, differenziato e articolato, nel paleocontinente asiatico; eventi cladogenetici importanti stavano già coinvolgendo il gruppo, non solo a causa di fattori paleogeografici, ma pure climatici, in virtù delle importanti modificazioni avvenute in questa fase, circa 50.000.000 di anni or sono, per la chiusura della Tetide mesozoica (Smith et alii, 1981).

2) All'inizio del Terziario (Eo-Oligocene) una linea derivata, progenitrice dell'attuale «linea filetica di *Laemostenus*», doveva già aver colonizzato, al di là del Mare Uralico o «stretto di Turgai» (la cui chiusura è fatta risalire all'Eocene: Pielou, 1979) il paleocontinente europeo. Questo assunto è pure indispensabile se si vogliono spiegare numerose situazioni attuali, nell'area euro-mediterranea, in chiave clado-vicariantistica, per esempio mediante la deriva delle microzolle kabyle e sardo-corsa, la cui separazione dalle cordigliere betiche è riconosciuta come anteriore al Miocene (Alvarez et alii, 1974).

Una rassegna di tutte le situazioni che oggi conosciamo, per generi, sottogeneri e gruppi di specie di Sphodrini, richiederebbe uno spazio eccessivo, e verrà trattata in forma più ampia in altra sede (Casale, in preparazione).

Credo tuttavia utile portare qui solo alcuni esempi, che ci possono dimostrare l'utilità, per lavori di tipo biogeografico, di revisioni globali di gruppi monofiletici e omogenei, sufficientemente vasti, comparati anche con gruppi differenti, per i quali si disponga di lavori di revisione attendibili e documentati.

Il genere centro-americano Miquihuana Barr

La presenza di un «vero» rappresentante degli Sphodrini nel continente americano, da non confondere con Platynini attribuiti a torto originariamente, su caratteri adattativi di convergenza, a Sphodrini (*Mexisphodrus* Barr), o con Sphodrini di altre sottotribù (*Calathus sensu lato* e *Synuchus* spp.) è un dato recente, inatteso e di grande interesse (Barr, 1982).

Il genere monobasico *Miquihuana* pare direttamente affine al contingente asiatico della linea filetica di *Sphodrus*: escludendo pertanto un popolamento via Nord-Atlantico molto antico, anteriore all'Oligocene, «tipo Amphibia Plethodontidae» (Laurent, 1975) (che pure pare essere avvenuto, nei Carabidae: cf. Trechinae della linea filetica di *Trechoblemus*: Jeannel, 1926-30), dobbiamo imputare la presenza nella zona di transizione messicana di *Miquihuana* ad un popolamento via Behringia, attraverso il quale sarebbe giunto nella regione nearctica l'intero contingente di Sphodrini, qui rappresentato dalle tre sottotribù Synuchina, Calathina e Sphodrini. È opinione accettata che questo fenomeno di «dispersal» debba essersi articolato in almeno due-tre fasi, coincidenti rispettivamente con le connessioni intercorse fra regione paleartica e regione nearctica nel Miocene (fra 12 e 5,5 milioni di anni fa), e nel Pliocene-

Pleistocene. A queste differenti fasi corrispondono differenziazioni di diverso livello tassonomico fra elementi neartici e rispettivi vicarianti asiatici. Ed essendo noto che la composizione floristica e faunistica nella Behringia è stata molto simile a quella attuale durante le più recenti connessioni, corrispondenti a $5,7 \pm 0,2$ milioni di anni fa (Hopkins et al., 1971), o più tardive, pleistoceniche, con Coleotteri non o poco differenziati rispetto alle forme attuali (Matthews, 1970; 1977, 1979); non possiamo che far risalire alla fase più antica di connessione la presenza di *Miquibuana* nel Continente americano, in accordo con le ipotesi di Ball (1970) per *Calathus*, o di Goulet (1974) per *Pterostichus* del Subgen. *Bothriopterus*.

Per quanto concerne invece la straordinaria localizzazione di *Miquibuana* rispetto agli *Sphodrina* asiatici (fig. 5), con una disgiunzione di areali, o, se si preferisce, con una sottrazione di elementi che riguarda tutta l'America settentrionale, essa, seppure impressionante, trova altri riscontri in gruppi differenti: caso emblematico, seppure geograficamente inverso, è la presenza nella Siberia orientale (regione di Vladivostok), in Manciuria e Corea di un grande Cerambicida, *Callipogon relictum* Semenov, le cui specie congeneri sono tutte, attualmente, centro e sud-americane (fig. 6). Fenomeni di questo tipo sono, evidentemente, spiegabili più ricorrendo a fattori paleo-ecologici, quali un progressivo deterioramento climatico post-miocenico, che non a fattori

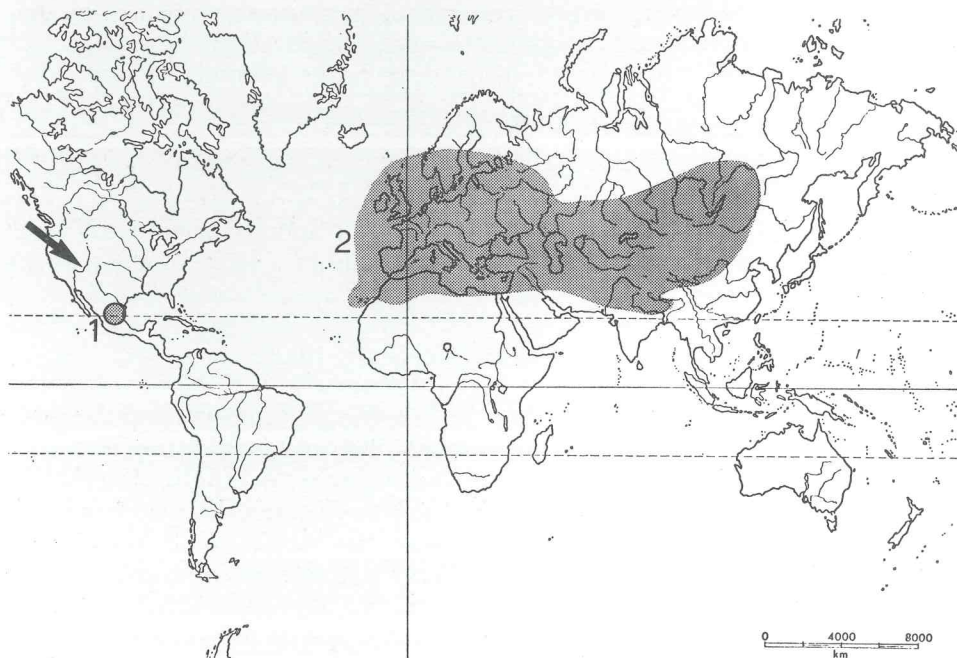


FIG. 5 - Distribuzione globale della Subtribus Sphodrina. 1: Linea filetica di *Miquibuana*; 2: linee filetiche di *Sphodrus* + *Laemostenus* + *Licinopsis*. Nota: nella cartina non sono indicati gli areali di specie non autoctone (v. fig. 11).

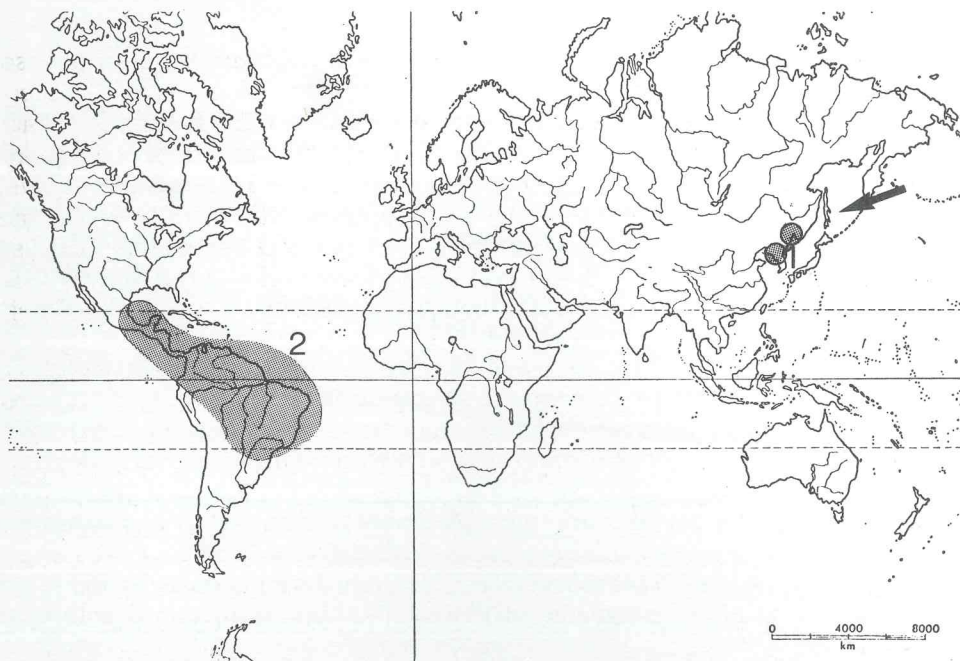


FIG. 6 - Distribuzione globale dei Coleoptera Cerambycidae del gen. *Callipogon*. 1: *Callipogon relictum*; 2: *Callipogon* spp.

paleo-geografici troppo spesso, e non sempre opportunamente, chiamati in causa.

Il caso di *Miquibwana rhadiniformis* è dunque un esempio classico per dimostrare come reperti inattesi sul terreno, revisioni di gruppi e analisi comparate di situazioni differenti possano integrarsi a vicenda per ricostruzioni zoogeografiche attendibili, talora modificando teorie precostituite o non sufficientemente suffragate da dati oggettivi.

Areali disgiunti di Sphodrina in Eurasia

Generi o gruppi di specie omogenei, notoriamente, possono presentare distribuzioni complessive non continue in un dato settore geografico. Quando il fenomeno si verifica in un taxon di livello specifico, esso è generalmente attribuito a fattori ecologici, abiotici, relativamente recenti (per lo più climatici, e talora antropogeni, per modificazioni ambientali), o biotici (competizione fra taxa affini), che hanno modificato un areale originariamente continuo: esempi numerosi sono noti in letteratura, per elementi, ad esempio, con distribuzione boreo-alpina, o alpino-appenninica.

Quando il fenomeno si verifica per gruppi di rango sopraspecifico, al contrario, si ricorre a spiegazioni più complesse, che coinvolgono fattori paleogeografici i quali, a loro volta, se interpretati in chiave clado-vicariantista,

si trasformano concettualmente in barriere biogeografiche atte a determinare isolamenti riproduttivi come base per la speciazione.

L'esempio più emblematico di genere con areale disgiunto negli Sphodrina è quello di *Sphodropsis* Seidlitz (fig. 7). Anche in questo caso, solo una revisione critica del gruppo permette di escludere, da tale genere, alcune specie proprie dell'Asia centrale e centro-orientale ad esso attribuite da Jean-nel (1937), la cui collocazione in *Sphodropsis* avrebbe falsato completamente l'interpretazione zoogeografica della distribuzione attuale del genere. Ma nessun carattere morfologico permette di separare, neppure a livello subgenerico, un elemento proprio delle Alpi occidentali, *S. ghilianii* (Schaum), dalle specie dell'Asia centro-meridionale la cui distribuzione è indicata in fig. 7. Una situazione di questo tipo può essere interpretata secondo le seguenti ipotesi: 1) Una linea derivata da *Pseudotaphoxenus* centro-asiatici, il cui esito attuale è *Sphodropsis*, avrebbe colonizzato il settore meridionale del paleocontinente euro-asiatico, da Est ad Ovest, lungo il fianco settentrionale della Tetide, già all'inizio del Terziario (60-50.000.000 di anni fa); 2) Fattori climatici, fra cui alcuni già ricordati (successione di fasi ipsotermiche e catatermiche, e desertificazione di vastissime aree), determinati dalla chiusura del mare di Tetide e, solo più tardivamente, dall'orogenesi himalayana con la collisione

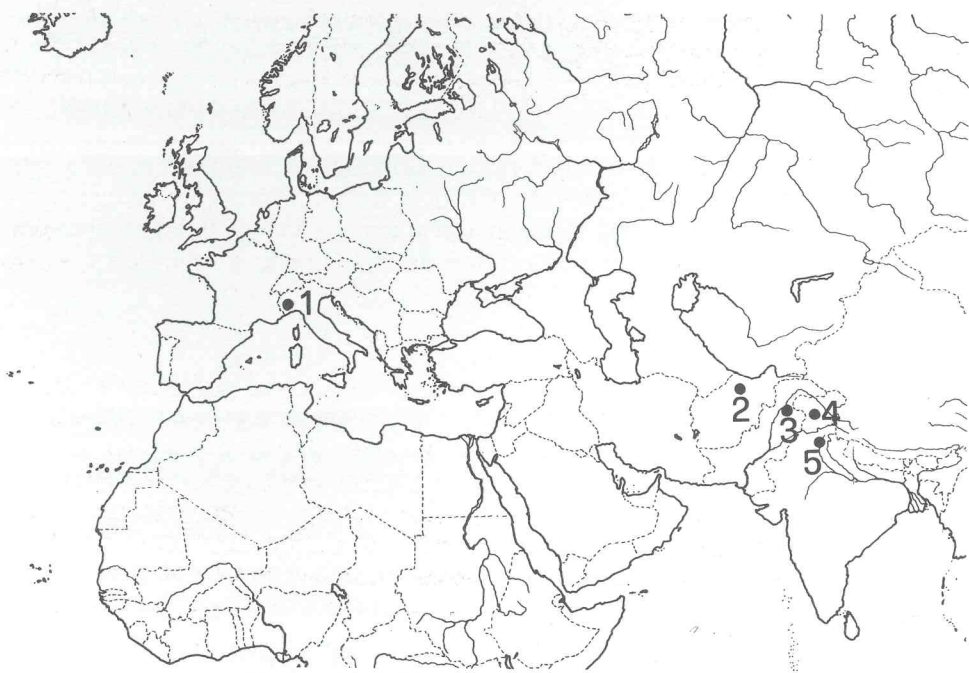


FIG. 7 - Areale fortemente disgiunto del gen. *Sphodropsis*. 1: *S. ghilianii*; 2: *S. elegans*; 3: *S. elongatulus* + *S. pakistanus*; 4: *S. heinzi*; 5: *S. physignathus*.

della zolla indiana sul fianco meridionale dell'Asia, potrebbero aver determinato da un lato il frazionamento del primitivo contingente e dall'altro, influenzando sulla colonizzazione dell'ambiente sotterraneo e alto-montano da parte dei taxa risultanti, il conseguente isolamento riproduttivo dei medesimi (speciazione per vicarianza). *S. ghilianii* (come gli Ortoteri del gen. *Stenobrotodes* e i Coleotteri Curculionidi del gen. *Trachelomorphus*: Vigna Taglianti, 1968; Casale, 1980; per non parlare del ben noto caso, fra i Carabidi, del genere *Brososoma*, con specie oggi presenti nelle Alpi centro-orientali, in Himalaya ed in Giappone) sarebbe allora l'esito relitto, attuale, di questa prima fase di popolamento dei massicci ercinici delle Alpi occidentali.

Ma la sua peculiare localizzazione è stata quasi sicuramente condizionata, in seguito, da fattori biotici, di competizione nei confronti di *Antisphodrus* della linea più recente di *Laemostenus*: non può essere casuale la strettissima vicarianza geografica (non tassonomica!) (fig. 10) dei suddetti nelle Alpi centrali, rispetto a *Sphodropsis*, considerandone il grado di specializzazione analogo all'ambiente ipogeo, ed il fatto che essi occupino nicchie ecologiche identiche, in grotta ed in «ambiente sotterraneo superficiale».

Nulla impedisce tuttavia che una ricostruzione di questo tipo, verosimile seppure lacunosa, possa essere smentita da reperti (viventi o fossili) che si dovessero aggiungere in futuro: la presenza di un Afodiino, *Aphodius holdereri*, abbondantissimo nei depositi fossiliferi dell'ultimo Glaciale nelle Isole Britanniche, oggi ancora vivente ma localizzato negli altopiani del Thibet a quote di oltre 3000 m (Coope, 1979), ci offre una misura di quali variazioni di areali abbiano subito, anche recentemente, molti elementi, e ci deve indurre, ancora una volta, alla massima prudenza.

Gli Sphodrina nel Bacino del Mediterraneo

Se si eccettua una specie a vastissima geonemia, sinantropica, *Sphodrus leucophthalmus* (Linné), tutti gli Sphodrina attuali nell'area mediterranea appartengono alla linea «derivata» di *Laemostenus*.

Le recenti acquisizioni paleogeografiche su questo settore geografico, e particolarmente la teoria della deriva delle microplacche (cf., ad esempio, Alvarez et alii, 1974), venutasi a sostituire all'ipotesi di una Tirrenide statica, continentale, che fu propria di Forsyth Major e di Jeannel, ci permettono di spiegare, entro certi limiti, le attuali distribuzioni di alcuni taxa. Non è possibile ovviamente, in questa sede, trattare la totalità degli Sphodrina mediterranei; ci limiteremo pertanto a due gruppi sopraspecifici particolarmente significativi, su cui molto si è scritto, ma ben poco si è concluso.

1) *Antisphodrus* Schaufuss (inteso come sottogenere di *Laemostenus* Bonelli e come contingente di specie chiaramente circum-mediterraneo, non «tirrenico») (fig. 8) non può essere scisso ulteriormente, su basi morfologiche, in categorie di rango superiore a quello di «gruppo di specie». Senza scendere troppo nei dettagli, potremo enunciare le seguenti ipotesi: a) *Antisphodrus* rappresenta l'esito attuale di una linea derivata da un contingente

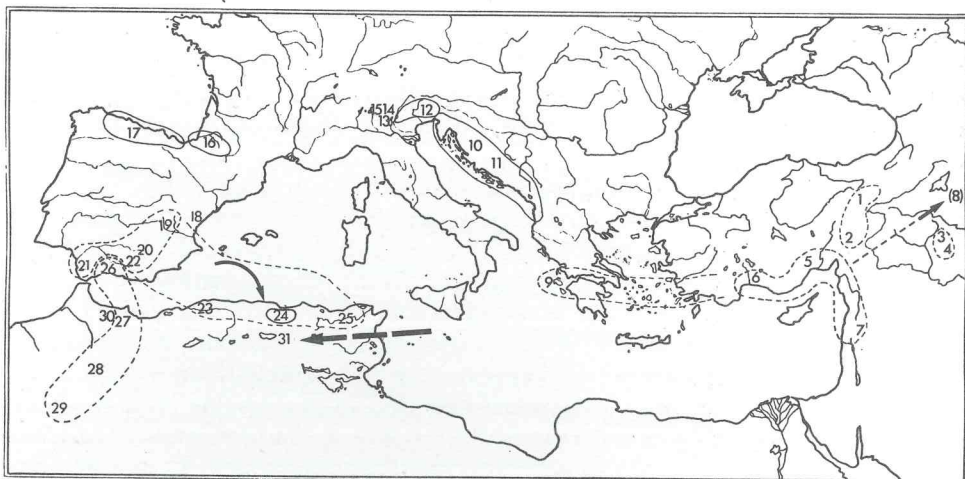


FIG. 8 - Distribuzione dei *Laemostenus* del Subgen. *Antisphodrus*. (gruppo *cavazzutii*) 1: *cavazzutii*; 2: *kurdicus*; (gruppo *mirzayani*) 3: *mirzayani*; 4: *iranicus*; (gruppo *bodemeyeri*) 5: *bodemeyeri*; 6: *longicornis*; 7: *libanensis*; 8: (fuori cartina: Iran, Elburz): *glasunowi*; (gruppo *leonhardi*) 9: *leonhardi*; (gruppo *elongatus*) 10: *elongatus* (s. lato); (gruppo *cavicola*) 11: *cavicola* (s. lato); (gruppo *schreibersi*) 12: *schreibersi*; 13: *reissi* (s. lato); 14: *monguzzii*; 15: *insubricus*; (gruppo *navaricus*, incl. sottogruppi *kabylicus* e *ledereri*) 16: *navaricus* (s. lato); 17: *peleus* (s. lato); 18: *levantinus*; 19: *seguranus*; 20: *cazorlensis*; 21: *andalusiacus*; 22: *andal. granatensis*; 23: *prolixus*; 24: *kabylicus* (s. lato); 25: *demoflysi*; 26: *ledereri*; 27: *ambroggii*; 28: *villardi*; 29: *malbommei* (s. lato); 30: *vagabundus*; (gruppo *mairei*) 31: *mairei*.

Le linee continue indicano gli areali delle specie, quando essi non sono puntiformi; le linee tratteggiate indicano le affinità reciproche fra i taxa; le frecce indicano le linee di popolamento nell'area considerata.

primitivo di *Laemostenus* (s. lato), con centro di origine da ricercare in un settore non sicuramente definito del paleo-mediterraneo orientale: gli elementi più primitivi attribuibili ad *Antisphodrus* sono infatti concentrati attualmente nell'area irano-anatolica (gruppi *bodemeyeri* - *mirzayani*), mentre gli elementi «egeici settentrionali», dinarici e alpino-orientali (gruppi *cavicola* e *schreibersi*) appartengono già a linee molto specializzate, con caratteri apotipici peculiari; b) All'inizio del Cenozoico, comunque anteriormente al Miocene, i precursori dell'attuale sottogenere dovevano aver colonizzato gran parte dell'area circum-mediterranea emersa: in particolare, a Nord, l'ininterrotta catena Alpidica, che dalle Cordigliere Betiche si estendeva, ad Est, fino ai Balcani, e a Sud buona parte dell'Africa settentrionale, come testimoniato da un elemento relitto delle Aurés (Algeria), *L. (Antisphodrus) mairei* Peyerimhoff, specie non direttamente affine agli attuali *Antisphodrus* del Maghreb ma a gruppi orientali, «egeici» (De Miré, 1958; Casale, in preparazione); c) Le specie kabyle e telliche (sottogruppo *kabylicus* del gruppo *navaricus*) sono così strettamente affini a specie betiche, da rendere estremamente verosimile l'ipotesi che la loro origine sia il risultato della deriva (oligo-miocenica) delle due Kabylie dal fianco sud-occidentale della Catena Alpidica fino alla loro collisione (nel Tortoniano) con il continente africano. Detto per inciso, alcuni degli elementi betici a cui mi riferisco (*seguranus* [Vives e Vives], *andalusiacus* [Vives e Vives]) sono stati scoperti e descritti in anni molto recenti, ma

inquadrati sistematicamente in modo non corretto, addirittura non in *Antisphodrus*. d) Altri elementi betico-rifani (*ledereri* [Schaufuss], *villardi* [Ant.], *ambroggii* [Ant.], del sottogruppo *villardi* del gruppo *navaricus*, coincidente con i «*Cephalosphodrus*» di Antoine, 1957, e di Jeanne, 1968) fra loro strettamente affini, paiono l'esito attuale di una speciazione per vicarianza più recente, conseguente ad un evento paleogeografico, l'apertura dello stretto di Gibilterra, per la cui datazione assoluta, compresa fra 7.0 e 5.5 milioni di anni fa, si dispone di una ricca letteratura, basata su anomalie gravitazionali e paleomagnetismo, evaporiti, fasi di sedimentazione, studio di Foraminiferi e Ostracodi (cf., fra gli altri, Busack e Hedges, 1984; Hsü et alii, 1977; Fernix et alii, 1967)⁽⁵⁾.

2) *Actenipus* Jeannel, pure inteso come sottogenere di *Laemostenus*, indipendente da *Antisphodrus*, ha avuto una storia evolutiva simile a quella seguita da quest'ultimo, come si deduce da un confronto fra le cartine-areale di fig. 8 e di fig. 9, ed appare, alla luce di nuovi dati, come una linea nord-mediterranea di probabile origine egeica, non «tirrenica» come supposto da autori vari, e da G. Fiori (1961) in particolare. Risulta tuttavia bene evidente,

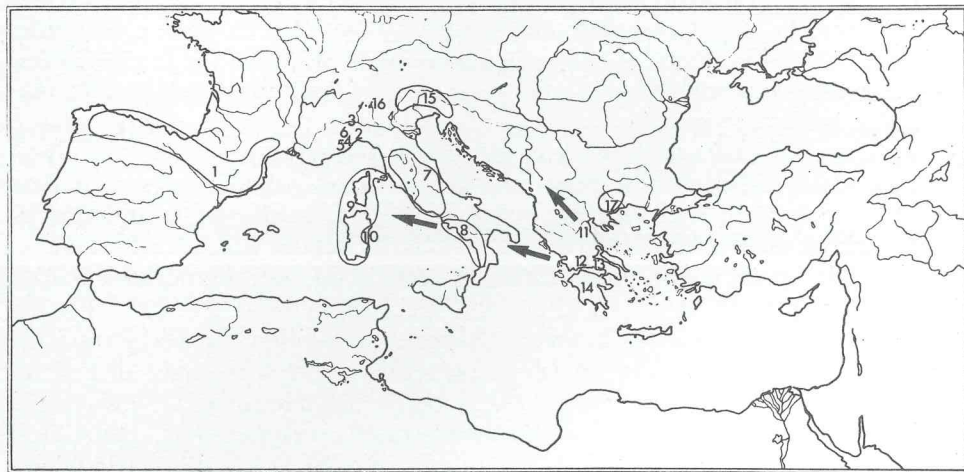


FIG. 9 - Distribuzione dei *Laemostenus* del Subgen. *Actenipus*. 1: *oblongus* (s. lato); 2: *obtusus*; 3: *ginellae*; 4: *caussolensis*; 5: *meaillensis*; 6: *angustatus*; 7: *latialis*; 8: *acutangulus*; 9: *carinatus*; 10: *pippijai*; 11: *thessalicus*; 12: *krueperi*; 13: *vignai*; 14: *peloponnesiacus*; 15: *elegans*; 16: *macropus*; 17: *plasoni*. Le linee continue indicano gli areali delle specie; le frecce indicano le linee di popolamento nell'area considerata.

⁽⁵⁾ Origine analoga hanno verosimilmente le due specie vicarianti *L. (Pristonychus) baeticus* (Ramb.) dell'Andalusia e *L. (P.) cadilhaci* (Ant.) dell'Atlante. Il fatto che una specie di *Sphodrina*, *L. (Ceuthostenes) mauritanicus* sia rappresentato sulle due sponde di Gibilterra da popolazioni morfologicamente non differenziate (o appena differenziate: forma tipica e «*polyphemus*» Ramb., rispettivamente) potrebbe confermare o la tesi di Busack (1986), che in un eccellente lavoro sull'Erpetofauna di quell'area giunge alla conclusione che: «all taxa are not uniformly affected by the same geologic events», oppure far pensare ad una dispersione più recente della specie, attiva, se non di origine antropogena (v. ultimo paragrafo della presente nota).

fra i vari elementi differenziali, rispetto ad *Antisphodrus*, la presenza di *Actenipus* nel complesso sardo-corso, nell'Appennino, nelle Alpi occidentali ed in Peloponneso, e la sua assenza nell'Africa settentrionale e nel Mediterraneo orientale ad Est dei Balcani. Per spiegare simili situazioni, è spesso impossibile ricorrere a fattori paleogeografici, inesistenti o tutti da dimostrare: fattori ecologici recenti, o biotici, di competizione fra taxa, possono invece più agevolmente essere invocati, analogamente a quanto è stato detto in precedenza riguardo alla stretta vicarianza geografica, nelle Alpi, fra *Sphodropsis ghilianii* e *Antisphodrus* spp. Questa situazione potrebbe giustificare, proprio per *Actenipus*, l'assenza dell'eurielia specie *carinatus*, ampiamente diffusa in Sardegna e Corsica, nel settore della Sardegna orientale occupato da *L. (Actenipus) pippiai* (G. Fiori).

Anche per *Actenipus*, senza scendere nei dettagli, mi pare che almeno tre ipotesi meritino un'attenta verifica: a) *L. (Actenipus) acutangulus*, dell'Appennino meridionale, pare molto più strettamente affine a specie egeiche, dei Balcani meridionali (*krueperi* Miller e *thessalicus* Casale, qui per la prima volta attribuite ad *Actenipus*) che non alla specie dell'Appennino centrale *latialis* Leoni (a torto, in molti lavori, ritenuta come semplice sottospecie di *acutangulus*). Si tratterebbe pertanto di un ulteriore elemento fra i già numerosi del ricco contingente faunistico appenninico derivato da linee balcaniche, di origine circum-adriatica, transionica o, più limitatamente, transadriatica. La vicarianza geografica fra *latialis* e *acutangulus* potrebbe essere pertanto da attribuire, ancora una volta, a fattori di competizione interspecifica, e non ad un evento cladogenetico all'interno di un taxon originariamente omogeneo. b) Al contrario, *latialis* pare strettamente affine alle specie alpino-occidentali del gruppo *obtusus* e pirenaico-cantabrice del gruppo *oblongus*. c) Quanto alla specie sardo-corsa *carinatus*, essa pare, per numerosi caratteri esterni ed eдеagici, molto più affine alla specie appenninica *acutangulus* che non alla specie pirenaico-cantabrica *oblongus*, e pertanto la sua evoluzione autonoma nelle grandi isole tirreniche potrebbe essere il risultato di una dispersione più recente, non legata alla deriva della microplacca sardo-corsa, ma alle connessioni fra il massiccio sardo-corso e l'Appenninia, realizzatesi nel Miocene superiore, fra 6.7 e 5.2 milioni di anni fa (cf. Baccetti, 1983).

Gli Sphodrina nel Quaternario

È noto quanto la scuola zoogeografica italiana sia stata profondamente influenzata dalla visione «storicistica» di Jeannel e di Gridelli (Baroni Urbani, 1974). Un altro biogeografo della scuola mitteleuropea, K. Holdhaus, ha fornito nuovi elementi e nuovi spunti per una comprensione in chiave recente, quaternarista, dell'attuale situazione faunistico-biogeografica nell'area alpino-appenninica, e più generalmente nell'intera area euro-mediterranea, coinvolta, in minore o maggiore misura, dal glacialismo quaternario. In un'opera classica e monumentale, Holdhaus (1954) attribuisce all'isolamento in massicci di rifugio, o comunque a fattori di vicarianza determinati dalle glaciazioni plei-

stoceniche, un ruolo importante nella speciazione all'interno di numerosi gruppi di Insetti e, non secondariamente, alla loro attuale distribuzione. Alcune delle ipotesi di Holdhaus sono plausibili, pure con i dovuti aggiornamenti e le numerose eccezioni: ma accettare oggi, come facile chiave di comprensione di molte situazioni, o, peggio, come dogma, le ipotesi suddette, significa negare l'evidenza e la realtà di alcuni fatti.

Io voglio sperare che oggi chiunque abbia una certa consuetudine con lo studio dell'entomofauna alpina possa essere d'accordo con Focarile (1974), che in un ampio, documentatissimo lavoro sulla Valle d'Aosta afferma che: «Sia la glaciazione Riss che la successiva Würm non hanno avuto quel drastico effetto distruttivo sulla Coleotterofauna, come si supposeva in passato, in quanto detta Coleotterofauna: in parte si è ritirata e sussiste fino ai nostri giorni ad alte quote, sulle creste, e nei «nunataks» del sistema intra-alpino..., in parte si è ritirata sulle aree montuose scoperte..., in parte è rimasto sul posto, cioè in quella vasta area fatta rilevare da Vaccari..., ed interposta fra il limite superiore del grande ghiacciaio di fondovalle, ed il limite altimetrico inferiore delle nevi permanenti... (che) ha potuto quindi essere popolata in permanenza sia dalla vegetazione, sia dalla fauna. È molto probabile che gli interglaciali... e l'ultimo post-glaciale secco..., abbiano avuto un effetto ancor più deleterio per la fauna d'alta quota, che non le acmi glaciali...».

In particolare:

1) Le evidenze fossili, in alcuni casi molto abbondanti, dimostrano in modo inequivocabile che le entomofaune pleistoceniche sono in massima parte assolutamente identiche a quelle attuali, pur con enormi variazioni (contrazioni ed espansioni) di areali per numerosi taxa (cf. Coope, 1979; e numerosi lavori precedenti di questo Autore); questo dato è valido non solo per il continente europeo, ma anche per la regione neartica, nelle fasi di connessione di quest'ultima con l'Asia orientale lungo la Behringia, nel Pliocene-Pleistocene (Matthews, 1979; Hopkins et al., 1971).

2) Le modificazioni intervenute dal tardo Miocene (5.9-5.5 milioni di anni fa), ad oggi, su Carabidofaune per le quali si disponga di abbondante materiale e di datazioni assolute col metodo del potassio-argo, paiono modeste e limitate ad alcuni taxa, ma già significative (Matthews, 1979) e, fatto notevole, sembrano più agevolmente interpretabili in termini evolutivi classici («*phyletic gradualism*») che non in chiave cladistica.

3) Le ambre oligoceniche ci dimostrano infine, nei Coleotteri, drastici cambiamenti a livello specifico, ma non generico; notissimo è poi il caso del Cicindelino *Tetracha carolina* L., oggi esistente in Nord America, ma i cui resti sarebbero riconoscibili nell'ambra baltica (Bachofen - Echt, 1949; Larson, 1978). Inoltre, proprio lo studio degli attuali elementi orofili e microteromofili delle catene montuose europee ci dovrebbe consigliare la massima prudenza nell'applicazione di queste teorie, per almeno due ordini di motivi: 1) Gli areali di numerose specie alpine, strettamente alticole a quote superiori ai 2000 m, non risultano minimamente plasmati dai pur grandiosi fenomeni di glacialismo quaternario: fra gli altri, ricorderò che popolazioni della stessa

specie all'interno dell'omogeneo e monofiletico «gruppo *strigipennis*» del genere *Trechus* sono presenti, *del tutto indifferenziate*, su massici delle Alpi Pennine e Lepontine ben isolati da profonde valli di origine glaciale, mentre specie differenti risultano vicarianti in settori montuosi il cui reciproco isolamento in base ad eventi pleistocenici non è stato né più prolungato, né più netto rispetto ai casi sopra citati⁽⁶⁾. Chiara dimostrazione non di fantasiose «discese» e «risalite» di Carabidi rigorosamente stenoici dai monti al piano, ma di sopravvivenza e di isolamento geografico in «nunatakker» di specie, o di popolazioni, già pre-esistenti in loco anteriormente al Pleistocene (cf. Focarile, 1975). 2) Nelle specie boreo-alpine o boreo-orofile (Holdhaus e Lindroth, 1939; Holdhaus, 1954; Focarile, 1974), che pur presentano areali fortemente disgiunti proprio in funzione del glacialismo quaternario, le popolazioni alpine, o delle catene montuose sud-europee, sono non, o molto debolmente differenziate da quelle, conspecifiche, dell'Europa settentrionale; e ciò vale anche per elementi stenoici a scarsa vagilità, quali i Ditteri del gen. *Chionea*. 3) Si nota infine una scarsa, e spesso assente, differenziazione fra popolazioni conspecifiche rispettivamente alpine ed appenniniche, la cui disgiunzione, come nel caso precedente, è attribuibile ad eventi recenti, pure pleistocenici.

Ciò premesso, ed avendo presente quanto più sopra detto, è del tutto evidente il rischio di cadere nell'errore opposto, di asserire, cioè, in modo dogmatico, che durante il Quaternario nulla è accaduto in gruppi, quali gli Insetti, a più lenta evoluzione, o che isolamenti riproduttivi non possano essersi verificati in tale periodo; in altre parole, che il processo di speciazione non è continuato, o non continua ad avvenire ai giorni nostri, come è avvenuto nel passato. I dati in nostro possesso ci dimostrano l'infondatezza anche di queste ipotesi, e pure nei Carabidi fenomeni di «semispeciazione pleistocenica» possono essere invocati per spiegare, in modo convincente, situazioni attuali (Brandmayr e Drioli, 1979). Negli *Sphodrina*, almeno due esempi possono essere citati a tale proposito.

Il primo riguarda un elemento di cui si è detto in precedenza, l'enigmatico *Sphodropsis ghilianii* delle Alpi centro-occidentali. In base ai dati corologici e morfologici oggi in nostro possesso (fig. 10), possiamo affermare: 1) Che la distribuzione di questo taxon nel settore occidentale del suo areale, dalle Alpi Graje alle Marittime e Liguri, è continua, e che le presunte «sottospecie» *grajus*, *ghilianii* e *bucheti* (citate in ordine di vicinanza da Nord a Sud) non hanno ragione di esistere, né su basi morfologiche, né su basi corologiche. 2) Che la sottospecie *caprai*, delle Alpi Pennine e Lepontine, può invece essere mantenuta a giusto titolo, debolmente, ma costantemente differenziata (in particolare nella conformazione edeagica), in virtù di un isolamento che può essere attribuito tanto a fattori biogeografici storici, quale è stato il glacialismo quaternario nella valle della Dora Baltea (Valle d'Aosta),

⁽⁶⁾ Cito, fra tutti, proprio i *Trechus* (Coleoptera, Carabidae) alpini e appenninici, dei quali si è fatto uso e abuso per cercare di dimostrare le ipotesi di Holdhaus.

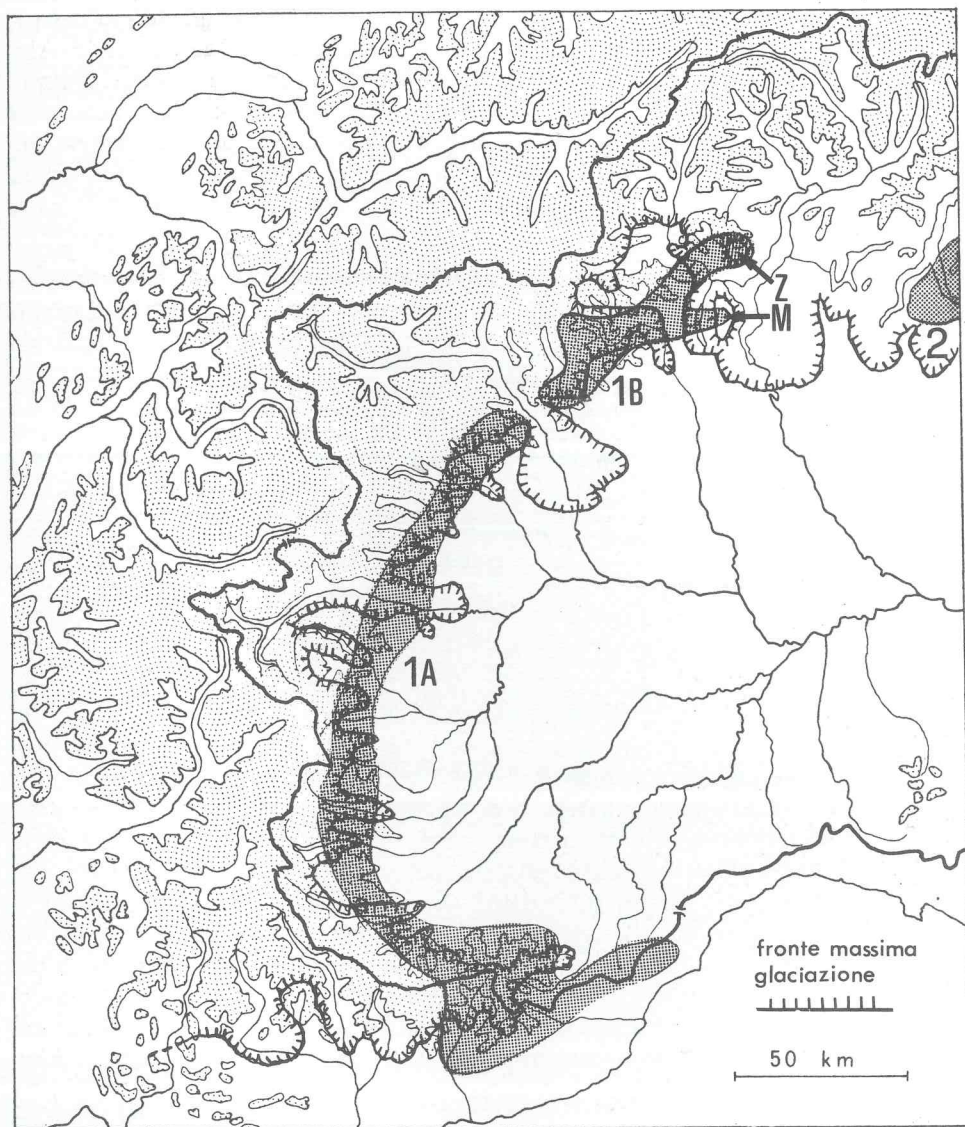


FIG. 10 - Distribuzione attuale di *Spodropsis ghilianii* (1A: *ghilianii ghilianii*, incl. «grajus» e «bucheti»; 1B: *ghilianii caprai*) e di *Laemostenus* del Subgen. *Antispodrus* (2: *L. (Antispodrus) insubricus*, limite occidentale) in rapporto con la massima espansione dei ghiacciai nel Pleistocene. Si notano, in particolare: la ricolonizzazione di aree glacializzate da parte di elementi eucaavernicoli e microclasifili, in settori sia calcarei, sia cristallini; la *non* differenziazione di popolazioni isolate su massicci di rifugio circondati dai ghiacciai di fondovalle (esempi: M: M. Mottarone; Z: M. Zeda); la vicinanza geografica (non tassonomica), fra due elementi occupanti nicchie ecologiche analoghe. (Fonti di informazioni sul glacialismo: da C. Geol. Ital. scale 1:100.000 e 1:500.000, 1976-1983; Novarese V., 1912-1916; M. Gallo, Comunicaz. person.).

quanto a fattori ecologici differenti, quale è stata, ed è, una situazione di forte xericità ambientale che in questo settore geografico si è realizzata (Forcarile, 1974). 3) Che questa specie, ritenuta da alcuni autori come un elemento «troglobio» specializzato, ha potuto ricolonizzare ampiamente i più alti rilievi e le vallate alpine, nel post-glaciale, in ambienti forestali ed in sede epigea, dove anche oggi è un tipico elemento microclasifilo e sublapidicolo in condizioni favorevoli di umidità ambientale.

Il secondo, riguarda gli *Antisphodrus* del «gruppo *schreibersi*» nelle Alpi e Prealpi centrali, sui quali si sono versati fiumi di inchiostro che, per la verità, avrebbero potuto essere spesi per miglior causa. Per una trattazione dettagliata e documentata sull'argomento, anche a livello morfologico, si rimanda a Casale (in preparazione)⁽⁷⁾. In questa sede, evidenzieremo solo i seguenti fatti: 1) Che la specie *reissi* Ganglbauer è da intendersi come un taxon politipico, all'interno del quale la differenziazione di una forma più meridionale e più occidentale, *boldorii* Doderò, può essere giustificata in funzione del glacialismo pleistocenico, particolarmente incisivo in questo settore alpino e prealpino (cf. Blesio, 1965); 2) Che i dati recentemente acquisiti sulla morfologia e sulla distribuzione di *reissi* (Grottolo e Vailati, 1972; più dati successivi inediti), non ancora noti a Blesio (l.c.), dimostrano non già la sintopia di *reissi* e *boldorii*, intesi come specie distinte, in alcune cavità del Bresciano, ma al contrario la presenza di fenomeni di introgressione (forme di transizione) fra le due suddette sottospecie, con possibilità di successivo *interbreeding* una volta cessate le cause di temporaneo isolamento fra le medesime (si ricorda, per inciso, che questi *Antisphodrus*, pur presentando popolazioni tipicamente eucavernicole, colonizzano, molto estesamente, l'ambiente sotterraneo superficiale, in substrati anche non calcarei, e sono microclasifili e sublapidicoli in alta quota). 3) Che la stessa «specie» *insubricus*, a proposito della quale molto si è dibattuto circa una sua distinzione da *schreibersi* (per una completa bibliografia si rimanda, come sopra, a Casale, in preparazione), è probabilmente in realtà una semplice «semispecie» pleistocenica, vicariante occidentale nell'ambito di una «superspecie» a cui fanno capo *reissi* e *boldorii*, nei confronti dei quali ultimi, essa pure, pare ancora presentare fenomeni di introgressione, con popolazioni locali caratterizzate da individui policheti, nelle grotte del Bergamasco. Ben distinta e isolata è invece la specie *schreibersi*, delle Alpi orientali⁽⁸⁾.

Gli Sphodrina: vicarianza o dispersione?

Come è noto, uno dei riflessi più importanti della scuola sistematica cladista sullo studio della biogeografia è l'interpretazione del processo di speciazione in chiave esclusivamente clado-vicariantista. Portata all'estremo, questa interpretazione non scende a compromessi con la scuola dispersalista, che

⁽⁷⁾ La conformazione edeagica permette, in questo gruppo, diagnosi sicure: «*reissi*» e «*boldorii*» non presentano, in alcun modo, caratteri diacritici a livello specifico nella struttura dei genitali maschili.

⁽⁸⁾ Questa distinzione è non solo certa, come era facilmente deducibile dalla situazione biogeografica del gruppo (Ghidini, 1954), ma anche facilmente dimostrabile in base alle rispettive strutture genitali.

ammette la possibilità, per un taxon A, di espandere il proprio areale attivamente al di là di una barriera zoogeografica preconstituita e di frazionarsi successivamente, in virtù della suddetta barriera, in due o più popolazioni che evolveranno indipendentemente, isolate riproduttivamente, in nuovi taxa (B, C, ecc.) distinti dal taxon originario A (Platnick e Nelson, 1978).

Come nel caso della contrapposizione dogmatica fra cladismo ed evolucionismo classico, anche questo concetto trova evidenti contraddizioni nella realtà di alcuni fatti, quali, ad esempio, la colonizzazione delle isole oceaniche di formazione relativamente recente, con fenomeni di speciazione in loco in condizioni di isolamento insulare. Fra i Carabidi, e pure fra gli Sphodrina, troviamo evidenti esempi in tal senso nella fauna di laurisilva delle Canarie, isole che si sono dimostrate di origine vulcanica, tardo-terziaria, e non resti di un'«Atlantide» continentale collegata con il paleocontinente europeo, come sostenuto, fra gli altri, da Jeannel (1942).

Sulla possibilità di dispersione, attiva e passiva, dei Carabidi, Coleotteri che siamo abituati a considerare, spesso superficialmente, come elementi a vagilità ed a valenza ecologica molto limitata, esiste una vasta letteratura (cf. Thiele, 1977: 284-295) e proprio negli Sphodrina troviamo esempi che ci debbono far riflettere.

Il caso più impressionante è indubbiamente quello di *Laemostenus complanatus* (Dejean), specie macrottera probabilmente originaria del Maghreb, oggi presente su tutti i continenti e su numerose isole, anche oceaniche (fig. 11)⁽⁹⁾. Questo taxon deve gran parte della sua vastissima distribuzione a trasporto passivo, antropogeno, e ci offre un bellissimo esempio di dispersione limitata esclusivamente da fattori ecologici, su un Carabide termofilo e relativamente xerofilo, non in grado di colonizzare le regioni centro-europee, e così pure, in Nord America, presente solo in aree costiere antropizzate, ma in alcune aree (quali l'Isola di S. Elena, il Cile o il Sud Africa) oggi ben più comune che nella sua patria d'origine. Se da un lato questo esempio non è generalizzabile, e se è evidente che una dispersione di origine antropogena non può essersi realizzata che in un passato molto recente, è anche vero che casi come quello sopra citato ci dimostrano, se mai ce ne fosse bisogno, che le situazioni biogeografiche che si presentano attualmente ai nostri occhi sono il risultato di un mosaico estremamente complesso, di fattori che hanno agito, ed agiscono, su organismi viventi, plastici e non immutabili, mobili e non fissi ad un substrato.

Biogeografia storica, evolucionismo, clado-vicariantismo e disperalismo non sono dunque, osservando le cose sotto questa luce, dottrine o religioni nei confronti delle quali si deve fare atto di fede, ma semplici mezzi, o chiavi di comprensione, di una realtà variata di fronte alla quale dobbiamo, con modestia, riconoscere i limiti, ancora eccessivi, delle nostre attuali conoscenze (cf. Minelli, 1985), senza che ciò significhi, a mio giudizio, che si debba *a priori* rinunciare ad intraprendere ricerche di biogeografia storica sugli Artro-

⁽⁹⁾ *L. cyrenaicus* Gridelli, della Libia, descritto come sottospecie di *complanatus*, è probabilmente distinto a livello specifico da quest'ultimo (Casale, in preparaz.).

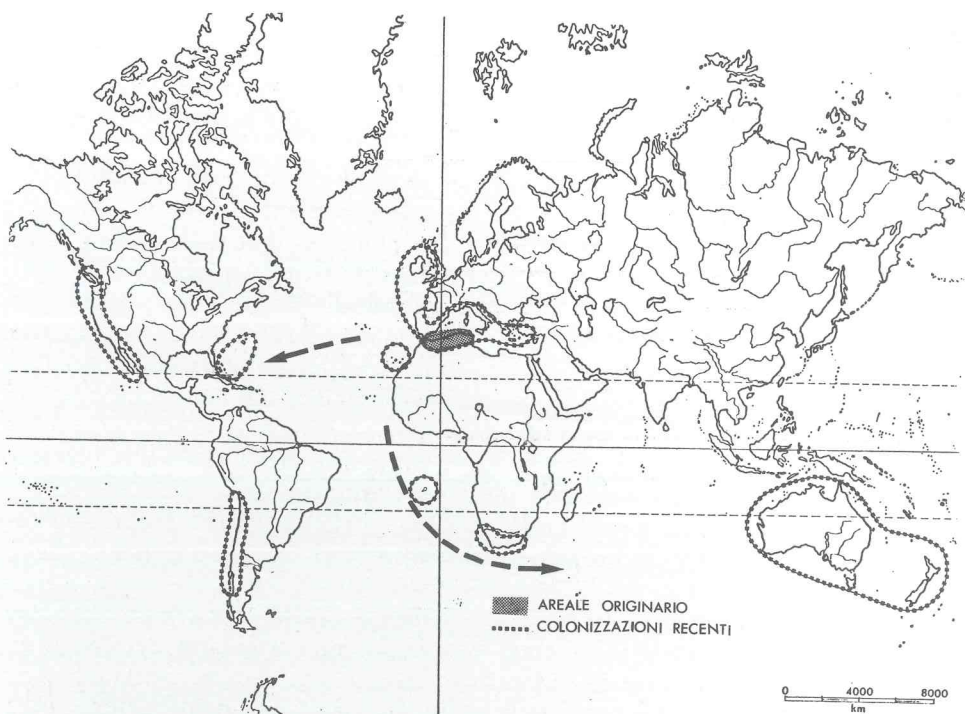


FIG. 11 - Areale autoctono e aree colonizzate, per dispersione attiva e passiva, di *Laemostenus* (*Laemostenus*) *complanatus*.

podì, affermando che la loro attuale distribuzione è, senza eccezioni, il risultato di fattori recenti, dinamici, e di dispersioni attive e passive (vedi, fra gli altri, Darlington, 1957, e la sua scuola); ma, ritornando al discorso iniziale che spiegava il significato della presente nota, proprio le revisioni di base di gruppi omogenei, su scala planetaria, ed esse sole (corroborate da un costante aggiornamento, per quanto possibile, sulle acquisizioni sempre più rapide e più estese che ci vengono da discipline diverse, quali quelle geologiche, paleontologiche e paleogeografiche) possono cominciare ad allargare i limiti di cui sopra, e fornire quei dati su cui citogenetisti, ecofisiologi ed operatori di altre discipline correlate troveranno ulteriore materiale di indagine.

BIBLIOGRAFIA

- ALVAREZ W., COCOZZA T., WEZEL F.C., 1974 - *Fragmentation of the Alpine orogenetic belt by microplate dispersal* - Nature, **248**: 309-314.
- ANTOINE M., 1957 - *Coléoptères Carabiques du Maroc (Deuxième Partie)* - Mém. Soc. Sci. nat. phys. Maroc, (n.s.), Zoologie, **3**: 179-314.
- BACCETTI B., 1983 - *Biogeografia sarda venti anni dopo* - Lav. Soc. ital. Biogeogr., (n.s.), VIII (1980): 859-870.
- BACHOFEN - ECHT A., 1949 - *Der Bernstein und seine Einschlüsse* - Springer Verlag, Vienna, 204 pp.
- BALL G., 1970 - *Barriers and Southward dispersal of the borealctic boreo-montane element of the family Carabidae in the mountains of Mexico* - An. Esc. nac. Cienc. biol., **17**: 91-112.
- BARONI URBANI C., 1974 - *Studi sulla mirmecofauna d'Italia. XII. Le isole Pontine*. *Fragm. entomol.*, **9**: 225-252.
- BARR T.C. - *The cavernicolous Anchomenine Beetles of Mexico (Coleoptera: Carabidae: Agonini)* - Texas Mem.Mus. Bull., **28**: 161-192.
- BASILEWSKY P., 1985 - *Faune de Madagascar. 64. Insectes Coléoptères. Carabidae Platyninae* - Mus. natl. Hist. nat. Paris, 543 pp.
- BELL R.T., 1967 - *Coxal cavities and the classification of the Adephaga (Coleoptera)* - Ann. entomol. Soc. Amer., **60**: 101-107.
- BLESIO F., 1965 - *Osservazioni circa l'attuale diffusione della specie Antisphodrus reissi (Ganglb.) (Coleoptera Carabidae)* - Boll. Soc. entomol. ital., XCV: 41-46.
- BRANDMAYR P., DRIOLI G., 1979 - *Semispeziazione pleistocenica in Platysma (Melaninus) minus (Gyll.) (Coleoptera Carabidae)* - Boll. Soc. entomol. ital., **57**: 101-116.
- BRUNDIN L., 1966 - *Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by Chironomid midges. With a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagyinae* - K. Svenska Vetenskakad. Handl. Ser. 4, **11**, 472 pp.
- BRUNDIN L., 1972 - *Phylogenetics and biogeography* - Syst. Zool., **21**: 69-79.
- BUSACK S.D., 1986 - *Biogeographic Analysis of the Herpetofauna separated by the formation of the strait of Gibraltar* - Natl. Geogr. Res., **2**: 17-36.
- BUSACK S.D., HEDGES S.B., 1984. *Is the peninsular effect a red herring?* - Amer. Natur., **123**: 266-275.
- CASALE A., 1980 - *Coleotteri ipogei ed endogei (Carabidae Anillini, Trechini e Sphodrini, Catopidae Bathysciinae) delle Alpi Cozie e Graje (versante italiano)* - Mém. Biospéol., **7**: 53-61.
- CASALE A., in preparazione - *Revisione degli Sphodrini (Coleoptera, Carabidae)* - Monografie Museo Regionale Sci. Nat., Torino.
- CASALE A., STURANI M., VIGNA TAGLIANTI A., 1982 - *Fauna d'Italia. XVIII. Coleoptera. Carabidae I* - Calderini, Bologna, 499 pp.
- COLBERT E. H., 1973 - *Wandering Lands and Animals* - New York, E.P. Dutton, 233 pp.
- COOPE G.R., 1979 - *Late Cenozoic Fossil Coleoptera: Evolution, Biogeography, and Ecology* - Ann. Rev. Ecol. Syst., **10**: 247-267.
- CROIZAT L., 1958 - *Panbiogeography* - Publ. by the author. Caracas. I: 1017 pp.; II a: 771 pp.; II b: 772-1731 pp.
- CROIZAT L., NELSON G., ROSEN D.E., 1974 - *Centers of origin and related concepts* - Syst. Zool., **23**: 265-287.
- DARLINGTON P.J., 1957 - *Zoogeography: The geographical distribution of animals* - John Wiley & Sons, New York, XIV + 675 pp.
- DARLINGTON P.J., 1970 - *A practical criticism of Hennig-Brundin «phylogenetic systematics» and antarctic biogeography* - Syst. Zool., **19**: 1-18.
- DARLINGTON P.J., 1971 - *The carabid beetles of New Guinea. Part IV. General considerations, analysis and history of fauna, taxonomic supplement* - Bull. Mus. comp. Zool., **142**: 129-337.
- ERWIN T.L., 1979 - *Thoughts on the Evolutionary History of Ground Beetles: Hypotheses Generated from Comparative Faunal Analyses of Lowland Forest Sites in Temperate and Tropical Regions* - In: Carabid Beetles: their Evolution, Natural History, and classification: 539-592. Dr. W. Yunk by Publisher. The Hague, Boston, London, X + 644 pp.
- ERWIN T.L. 1981 - *Taxon pulses, vicariance, and dispersal: an evolutionary synthesis illustrated by Carabid beetles* - From: Vicariance Biogeography: a critique - Columbia Univ. Press, New York: 159-188.
- ERWIN T.L., STORK N.E., 1985 - *The Hiletini, an ancient and enigmatic tribe of Carabidae with a pantropical distribution (Coleoptera)* - Syst. Entomol., **10**: 405-451.
- EVANS M.E.G., 1977 - *Locomotion in the Coleoptera Adephaga, especially Carabidae* - Journ. Zool., London, **181**: 189-226.
- FERNIX F., MAGNE J., MONGIN D., 1967 - *The paleogeography of the eastern Betic ranges of southern Spain during the Caenozoic* - In: Aspects of Tethyan Biogeography: 239-246. London. Adams & Ager editors.

- FIORI G., 1961 - *Actenipus Pippii*, nuovo Carabide Sfodrino eutroglofilo della Sardegna, ed alcuni appunti sull'*Actenipus carinatus* (Chaudoir) e sulle altre specie del genere - Studi Sassaresi, sez. III. Ann. Fac. Agr. Univ. Sassari, IX: 3-30.
- FOCARILE A., 1974 - *Aspetti zoogeografici del popolamento di Coleotteri nella Valle d'Aosta* - Bull. Soc. Flore Valdôt. (Aosta), 28: 5-53.
- FOCARILE A., 1975 - *Sulla Coleotterofauna alticola di Cima Bonze m 2516 (Valle di Champorcher) e del Monte Crabun m 2710 (Valle di Gressoney) e considerazioni sul popolamento prealpino nelle Alpi Nord Occidentali (Versante Italiano)* - Rev. Valdôt. Hist. nat. (Aosta), 29: 53-105.
- GHIDINI G.M. 1954 - *Considerazioni sistematiche e biogeografiche sulle due specie Antisphodrus schreibersi Küst e A. insubricus Ganglb. (Coleoptera Carabidae)* - Rass. spel. ital., VI: 184-188.
- GOULET H., 1974 - *Biology and relationship of Pterostichus adstrictus Eschscholtz and Pterostichus pennsylvanicus Leconte (Coleoptera, Carabidae)* - Quaest. entomol., 10: 3-34.
- GRASSÉ P. - P., 1983 - *Conférence inaugurale du Président d'Honneur du Congrès. Premier Congrès International des Entomologistes d'expression française* - Bull. Soc. entomol. Fr., 88 (vol. 150° anniversaire): 9-17.
- GROTTOLO M., VAILATI D., 1972 - *L'Antisphodrus reissi (Ganglb.) nel territorio bresciano* - «Natura Bresciana», Ann. Mus. civ. St. nat. Brescia, VIII: 81-105.
- HABU A., 1978 - *Fauna Japonica. Carabidae: Platynini (Insecta: Coleoptera)* - Keigatu Publ. Co., Tokyo, 446 pp., 36 tavv.
- HENNIG W., 1966 - *Phylogenetic Systematics* - University of Illinois Press, Urbana, 263 pp.
- HOLDHAUS K., 1954 - *Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas*-Abhandl.Zool. Bot. Ges. Wien, 18: 1-493, 52 tavv., 1 carta ft.
- HOLDHAUS K., LINDROTH C.H., 1939 - *Die europäische Koleopteren mit boreo-alpiner Verbreitung* - Ann. Naturhist. Mus. Wien, 50: 213-293.
- HOPKINS D.M., MATTHEWS J.W., WOLFE J.A., SILBERMAN M.L., 1971 - *Pliocene flora and insect fauna from the Bering Strait region* - Palaeogeogr. Climatol. Ecol., 9: 211-232.
- HSÜ K. J., MONTADERT L., BERNOULLI D., BIANCA CITA M., ERICKSON A., GARRISON R. E., KIDD R.B., MÉLIÈRES F., MÜLLER C., WRIGHT R., 1977 - *History of the Mediterranean salinity crisis* - Nature, 267: 399-403.
- JEANNE C., 1968 - *Carabiques de la Péninsule Ibérique (8^e note)* - Act. Soc. linn. Bordeaux, 105, Série A, 6:1-40.
- JEANNEL R., 1926-30 - *Monographie des Trechinae. I-II-III + Suppl.* - Abeille, 32: 221-550; 33: 1-592; 35: 1-808; 34: 59-122.
- JEANNEL R., 1937 - *Notes sur les Carabiques (Deuxième note). 4. Révision des genres des Sphodrides* - Rev. fr. Entomol., IV: 73-100.
- JEANNEL R., 1940 - *Les Calosomes* - Mém. Mus. natl. Hist. nat., (n.s.), 13, 240 pp.
- JEANNEL R., 1941-42 - *Coléoptères Carabiques* - Faune de France, 39-40, Lechevalier, Paris, 1173 pp.
- JEANNEL R., 1942 - *La genèse des faunes terrestres. Eléments de Biogéographie* - Presses Universitaires de France, Paris, 513 pp., 7 tavv.
- LARSSON S.G., 1978 - *Baltic Amber - a Palaeobiological Study* - Entomonograph, I. Scandinavian Science Press Ltd., 192 pp.
- LAURENT R.F., 1975 - *La distribution des Amphibiens et les translations continentales* - Mém. Mus. natl. Hist. nat., (n.s.), A (Zoologie), LXXXVIII: 176-191.
- LAWRENCE J.F., NEWTON A.F., 1982 - *Evolution and classification of Beetles* - Ann. Rev. Ecol. Syst., 13: 261-290.
- LELUP N., 1956 - *La Faune cavernicole du Congo Belge et considérations sur les Coléoptères reliques d'Afrique intertropicale* - Ann. Mus. roy. Congo Belge, Série in - 8°, Sciences Zoologiques, 46, 170 pp., 5 tavv.
- LINDROTH C.H., 1956 - *A revision of the genus Synuchus Gyllenbal (Coleoptera: Carabidae) in the widest sense, with notes on Pristostia Motschulsky (Eucalathus Bates) and Calathus Bonelli* - Trans. r. entomol. Soc. London, 108: 485-574.
- MATILE L., 1983 - *Systematique phylogénétique: application à l'étude des Diptères de la famille des Keroplataidae* - Bull. Soc. entomol. Fr., 88 (Livre du centcinquantenaire): 406-414.
- MATTHEWS J.W., 1970 - *Two new species of Micropeplus from the Pliocene of Western Alaska with remarks on the evolution of Micropeplinae (Coleoptera: Staphylinidae)* - Can. J. Zool., 48: 779-788.
- MATTHEWS J.W., 1977 - *Coleoptera fossils: their potential value for dating and correlation of late cenozoic sediments* - Can. J. Earth Sci., 14: 2339-2347.
- MATTHEWS J.W., 1979. *Late Tertiary Carabid Fossils from Alaska and the Canadian Archipelags* - In: Carabid Beetles: their Evolution, Natural History, and Classification: 425-445. Dr W. Yunk bv Publisher. The Hague, Boston, London, X + 644 pp.
- MAYR E., 1974 - *Cladistic analysis or cladistic classification?* - Z. Syst. Evol.forsch., 12: 94-128.
- MINELLI A., 1985 - *Il Systema naturae* - Le Scienze, XVIII (206): 22-33.
- MIRÉ BRUNEAU PH. DE, 1958 - *Les Sphodrides d'Algérie (Col. Pterostichidae)* - Rev. fr. Entomol., XXV: 266-286.

- PIELOU E.C., 1979 - *Biogeography* - J. Wiley & Sons, New York, 351 pp.
- PLATNICK N.I., NELSON G., 1978 - *A method of Analysis for Historical Biogeography* - Syst. Zool., 27: 1-16.
- PONOMARENKO A.G., 1977 - *Mesozoic Coleoptera* - Trans. Paleontol. Inst. Moscow, 161: 1-204.
- SBORDONI V., RAMPINI M., COBOLLI SBORDONI M., 1982 - *Coleotteri Catopidi cavernicoli italiani* - Lav. Soc. ital. Biogeogr. (n.s.), VII (1978): 253-335.
- SMITH A.G., HURLEY A.M., BRIDEN J.C., 1981 - *Phanerozoic paleocontinental world maps* - Cambridge University Press, 102 pp.
- SNEATH P.H.A., SOKAL R.R., 1973 - *Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification* - W.H. Freeman and Co., San Francisco, 573 pp.
- THIELE H.U., 1977 - *Carabid Beetles in their Environments* - Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, XVII + 369 pp.
- VIGNA TAGLIANTI A., 1968 - *Considerazioni sulla coleotterofauna cavernicola del Piemonte* - Archiv. bot. biogeogr. ital., XLIV, 4(12): 252-264.
- ZEUNER F.E., 1961 - *A triassic insect fauna from the Moltens Beds in South Africa* - Proc. 11th Intern. Congr. Entomol., Vienna, 1: 304-306.
- ZUNINO M., 1984 - *Sistematica generica dei Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche* - Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino, 2: 9-162.