

ORESTE GERACE (*)

UN MODELLO SPAZIO-TEMPORALE PER IL POPOLAMENTO DELL'AREALE SARDO-CORSO, DELL'ARCIPELAGO TOSCANO E DELLA ZONA COSTIERA DELLA TOSCANA MERIDIONALE RELATIVO AI LEPIDOPTERA RHOPALOCERA (FARFALLE DIURNE)

Abstract - *A space-time model for the population of the Sardinia-Corsica, of the Tuscan Archipelago, and of the coastal zone of southern Tuscany concerning the Lepidoptera Rhopalocera (diurnal butterflies).* Research on the current distribution of diurnal butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) in the northern peri-Tyrrhenian area, on geological events having influenced the fauna of this part of the Mediterranean basin, and the results of phylogeographical studies on species of this area, led us to propose a new model for explaining butterfly settlement in the Tuscan Archipelago and in peninsular Tuscany. The coherence of this model with current distribution of butterflies supports the hypothesis that the current fauna be related to the paleogeographic and paleoclimatic events dating back to upper Oligocene. This alternative hypothesis differs from those considering that migratory capabilities, according to several authors, could overcome the natural, climatic and geographical obstacles. Biomolecular studies focused on the phylogenetic position of closely related taxa and a more accurate knowledge of their current distribution in the Tuscan Archipelago have to be carried out to enable a clearer reading of this puzzle.

Key words - Lepidoptera Rhopalocera, genetic divergence, phylogeny, endemic taxa, paleogeography, paleoclimate, peritirrenica area, Sardinia-Corsica, Tuscan Archipelago, southern Tuscany.

Riassunto - *Un modello spazio-temporale per il popolamento dell'areale Sardo-Corso, dell'Arcipelago Toscano e della zona costiera della Toscana meridionale relativo ai Lepidoptera Rhopalocera (farfalle diurne).* L'analisi integrata delle conoscenze sull'attuale distribuzione dei *taxa* appartenenti al sottordine Rhopalocera (farfalle diurne) nell'area peritirrenica settentrionale, degli eventi geologici che hanno interessato questo settore del bacino del Mediterraneo e di alcuni risultati di studi filogeografici su *taxa* che popolano quest'area ha consentito di elaborare un modello relativo al loro insediamento nell'Arcipelago Toscano e nella Toscana peninsulare. La coerenza del modello con l'attuale quadro distributivo dei Lepidotteri Ropaloceri presenti in quest'area porta a ritenere plausibile l'ipotesi che la loro distribuzione attuale sia essenzialmente legata all'evoluzione dell'assetto paleo-geografico e paleo-climatico che vi si sono manifestati a seguito delle vicende geologiche che l'hanno interessata a partire dall'Oligocene superiore. Si tratta di un'ipotesi alternativa a quella secondo cui il popolamento e la diffusione dei *taxa* sarebbero essenzialmente legati alle capacità migratorie degli stessi, caratteristica che secondo alcuni autori consentirebbe loro il superamento di ostacoli naturali e/o connessi all'assetto climatico e geografico recente dell'area. Indagini bio-molecolari mirate su alcuni *taxa* che forniscano indicazioni sulla posizione filogenetica tra specie particolarmente affini dal punto di vista morfologico ed una migliore conoscenza della effettiva attuale distribuzione delle diverse specie nell'Arcipelago Toscano, sono obiettivi prioritari che rimangono tuttora da perseguire. Essi potrebbero costituire la chiave per una lettura più chiara ed esauriente di questo complicato puzzle.

Parole chiave - Lepidoptera Rhopalocera, divergenza genetica, filogenesi, *taxa* endemici paleogeografia, paleoclimate, area peritirrenica, blocco Sardo-Corso, Arcipelago Toscano, Toscana meridionale.

INTRODUZIONE

I dati inerenti le numerose specie di Lepidotteri Ropaloceri che popolano l'area peritirrenica settentrionale mettono in evidenza alcune peculiarità che caratterizzano la loro distribuzione nell'areale toscano ed in particolare nell'area dell'Arcipelago Toscano.

Si constata infatti la presenza di colonie isolate di individui appartenenti a determinate specie che popolano alcune aree e l'assenza totale di individui della stessa specie in altre aree contigue che non mostrano differenze significative rispetto alle prime per quanto riguarda le loro caratteristiche ambientali quali il microclima, le associazioni floristiche, le caratteristiche pedologiche, etc. Gli studi e le indagini sul tema della distribuzione areale dei *taxa* mettono in luce i contorni di un quadro assai complesso ed interessante nel quale s'intrecciano la loro storia biologica, la storia geologica e le vicende climatiche che hanno interessato l'area Mediterranea.

Tali problematiche debbono pertanto essere affrontate necessariamente attraverso un approccio multidisciplinare.

Scopo del presente lavoro è contribuire ad una migliore conoscenza della storia del popolamento e della diffusione dei *taxa* nell'area oggetto d'indagine attraverso un'analisi accurata di dati aggiornati inerenti la loro effettiva distribuzione, l'acquisizione di nuovi elementi scaturiti da recenti studi paleogeografici e dai risultati di ricerche filogeografiche.

LE IPOTESI SUL POPOLAMENTO E SULLA DIFFUSIONE DEI TAXA

La letteratura recente sull'argomento pone in evidenza due distinti modelli secondo cui si sarebbe attuato il popolamento e la diffusione delle specie attualmente presenti nell'areale peritirrenico settentrionale.

Il primo modello, che potremmo denominare «paleoambientale», è fortemente vincolato all'evoluzione paleogeografica cui sarebbe stato soggetto sin dall'Oligocene superiore l'areale peritirrenico e che avrebbe

(*) Vicolo S. Marco vecchio 11A, 50133 Firenze, Italia - E-mail: ettore.loretta@libero.it

giocato un ruolo fondamentale. Questa ipotesi prevede che specie diffuse nella micro-placca sardo-corsa si sarebbero insediate in una terra emersa posta ad est della stessa (Jutzeler *et al.*, 1996). Gli endemismi attualmente presenti nell'area peritirrenica settentrionale costituirebbero quindi la testimonianza di un popolamento legato all'assetto paleo-geografico. In proposito è da tenere presente che già negli anni '70, in relazione al popolamento animale e vegetale dell'Arcipelago Toscano, vari autori fanno riferimento all'evoluzione paleo-geografica dell'area per spiegare l'assetto distributivo attuale di alcuni gruppi di *taxa* oggetto delle loro indagini (Baccetti, 1974; Bernini, 1974; Dallai, 1974; Giusti, 1974).

Anche in lavori più recenti, sugli Imenotteri (Strumia, Scaramozzino, 2002), sui Coleotteri (Bordoni, 2004), sugli Isopodi (Burchi, 1998-99) e su alcuni *taxa* del «Regno vegetale» (Bertacchi *et al.*, 2005), popolamento e paleogeografia dell'area sono ritenuti strettamente correlati. Inoltre, in recenti lavori di filogeografia si riscontrano evidenti relazioni di causa-effetto tra eventi paleogeografici e divergenza genetica.

Vi sono, infine, studi su reperti fossili di Mammiferi rinvenuti nella Toscana meridionale (Rook *et al.*, 2006) che accreditano l'ipotesi di una diffusione di quei *taxa* legata ad una evoluzione paleo-geografica di quell'area. Il secondo modello, che potremmo denominare «attualistico», è centrato sulla possibilità che il popolamento e la diffusione dei *taxa* siano essenzialmente legati alle capacità migratorie degli stessi che consentirebbero loro il superamento di ostacoli naturali quali, ad esempio, i bracci di mare che separano le isole dell'arcipelago tra loro e dalla penisola, anche in virtù di condizioni climatiche favorevoli (correnti d'aria stagionali, etc.) (Cini, Dapporto, 2006; Dapporto, Cini, 2007). Questa ipotesi prevede conseguentemente che l'attuale distribuzione possa essere legata essenzialmente all'assetto climatico e geografico recente dell'area peritirrenica settentrionale e non possa essere condizionata dall'assetto paleogeografico determinatosi fin da epoche remote.

LE CONOSCENZE SULL'ATTUALE DISTRIBUZIONE DEI TAXA

Il reperimento sul campo di dati circa la distribuzione dei *taxa* nell'area peritirrenica settentrionale si presenta come un lavoro di non semplice attuazione in quanto legato alle oggettive difficoltà di effettuare osservazioni continue e costanti nelle isole dell'Arcipelago Toscano, in particolare per quelle isole sottoposte a stretti vincoli di natura ambientale o amministrativa (Montecristo, Gorgona).

I dati utilizzati in questo lavoro, riportati nella tabella 1, sono il risultato dell'integrazione dei dati contenuti nei lavori di Balletto *et al.* (2005), Biermann (2003) e Cini, Dapporto (2006).

La loro incompletezza appare comunque evidente quando si confrontano, ad esempio, i dati relativi a Gorgona, Montecristo e Giannutri con quelli delle altre isole dell'Arcipelago.

I diversi *taxa* elencati nella tabella 1 sono stati poi raggruppati in tre insiemi distinti in base alle loro caratteristiche distributive osservabili in un ambito territoriale più ampio, esteso anche all'areale circum-mediterraneo occidentale. Ciò al fine di individuare e meglio separare i *taxa* endemici da quelli a più larga diffusione presenti in parte o in tutto l'areale peritirrenico ed oltre.

Come risulterà più chiaro nel prosieguo, questa suddivisione costituisce uno degli elementi fondamentali su cui è basata l'elaborazione del modello proposto nel presente lavoro per il popolamento e la diffusione dei Lepidotteri Ropaloceri nell'area dell'Arcipelago Toscano.

1° gruppo - *taxa* con «provenienza sardo-corsa»

Suddiviso nei seguenti tre sottogruppi così costituiti:

- a) *Lasiommata tigelius*, *Hipparchia neomiris*, *Coenonympha corinna*, *Lycaeides corsicus*, attualmente presenti esclusivamente nell'areale peritirrenico settentrionale (Sardo-Corso, Arcipelago Toscano e area costiera della Toscana meridionale).
- b) *Papilio hospiton*, *Euchloe insularis*, *Aglais icbnusa*, *Argynnis elisa*, *Maniola nurag*, *Pseudophilotes barbagiae*, *Lysandra coridon gennargenti* e *Spialia therapne*, attualmente diffuse esclusivamente nell'areale Sardo-Corso.
- c) *Pieris daplidice*, *Aricia camera*, che sono diffuse attualmente nell'areale sardo-corso ed anche nelle regioni che bordano il settore occidentale del bacino Mediterraneo (Higgins, Riley, 1970; Tolman, Lewington, 2008).

Un'eccezione è rappresentata da *Hipparchia aristaeus* che è presente sia in tutta l'area peritirrenica settentrionale che nelle regioni che bordano il settore occidentale del bacino Mediterraneo.

2° gruppo - *taxa* con «provenienza toscana»

Comprende i *taxa* che, oltre ad essere attualmente diffusi nel territorio della Toscana interna e dell'area costiera meridionale, sono presenti, anche se con distribuzione irregolare, nelle isole dell'Arcipelago Toscano escluse comunque Montecristo e Capraia. Si tratta delle specie *Pieris manii*, *Euchloe ausonia*, *Aglais urticae*, *Melitaea cinxia*, *M.didyma*, *M.athalia*, *Hipparchia statilinus*, *Lasiommata megera*, *Plebicula escheri*, *Lysandra bellargus*, *Nordmannia ilicis*, *Carcharodus flocciferus*, *Thymelicus acteon*.

3° gruppo - *taxa* a «larga diffusione»

Si distinguono tre sottogruppi che comprendono rispettivamente:

- a) *taxa* diffusi attualmente in tutto il continente europeo e nella fascia settentrionale africana prospiciente il mediterraneo occidentale;
- b) *taxa* diffusi solo nell'area circum-mediterranea occidentale;
- c) *taxa* che popolano esclusivamente l'areale europeo (Higgins, Riley, 1970; Tolman, Lewington, 2008).

Tutte le specie appartenenti a quest'ultimo gruppo sono attualmente presenti sia nell'areale sardo-corso, sia in alcune isole dell'Arcipelago Toscano, sia in tutto il territorio della Toscana.

I dati riportati nella tabella 1 sono stati aggregati nei grafici in Fig. 1, in modo da evidenziare più chiaramente, per l'area peritirrenica settentrionale, l'assetto

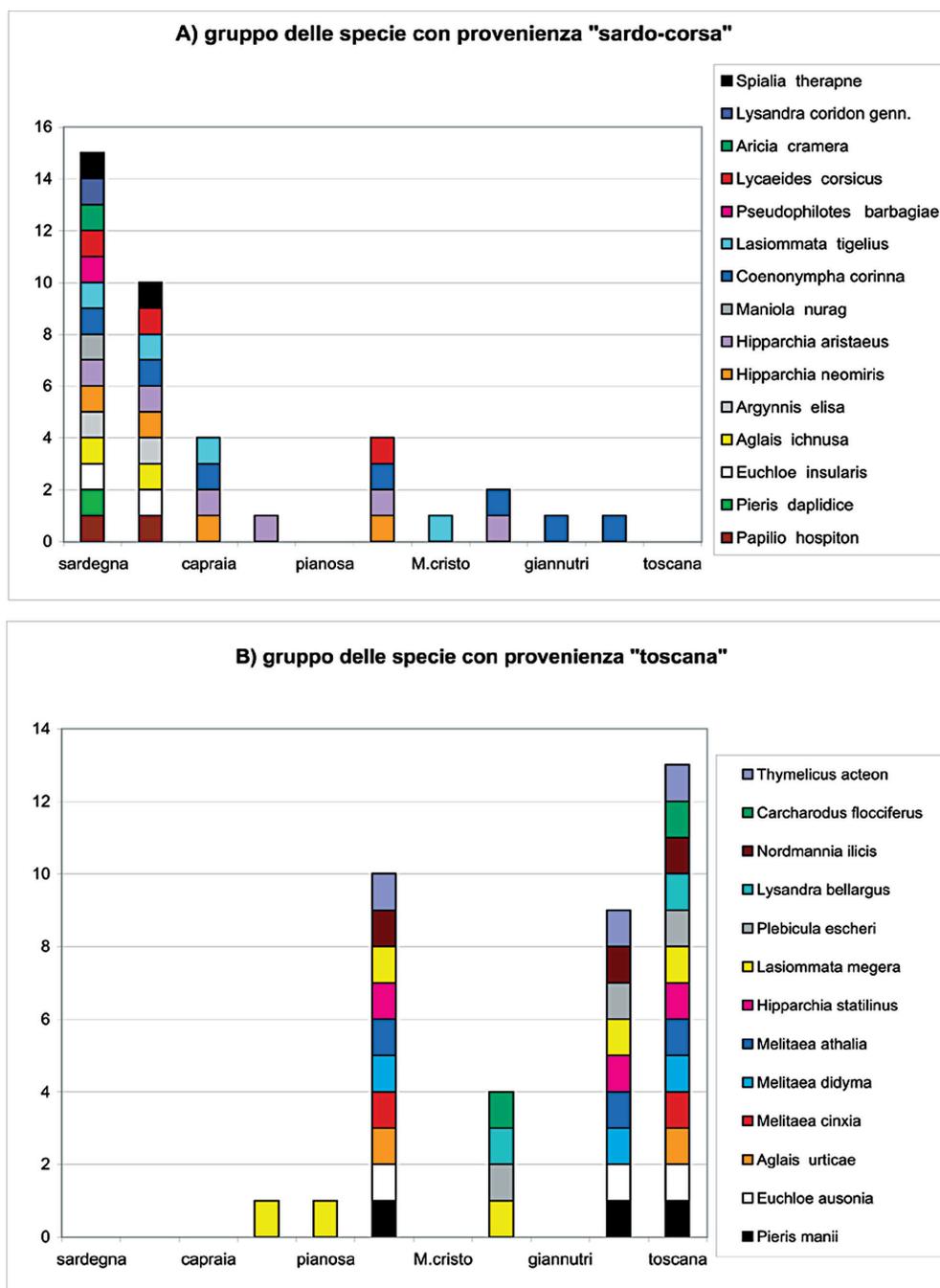


Fig. 1 - Attuale distribuzione nell'area peri-tirrenica settentrionale delle specie dei Rhopalocera appartenenti ai gruppi (A) «provenienza sardo-corsa» e (B) provenienza «toscana».

distributivo delle specie considerate endemiche, ovvero quelle a cui è stata attribuita una «provenienza sardo-corsa», e delle specie non endemiche che tuttavia mostrano una diffusione particolare nella stessa area, ovvero quelle a cui è stata attribuita una «provenienza toscana». Nella Fig. 1 è indicata separatamente, per le diverse stazioni di osservazione prese in esame, la presenza dei *taxa* appartenenti ai due gruppi suddetti mentre è stata trascurata la presenza di quelli ritenuti a «larga diffusione» in quanto meno significativa ai fini del presente lavoro.

Il confronto tra i grafici di Fig. 1 mette in risalto la presenza di una chiara asimmetria nella distribuzione areale delle specie con netta prevalenza di quelle a cui è attribuita una provenienza sardo-corsa che si spingono fino al territorio costiero della Toscana meridionale. I motivi di questa asimmetria, che costituisce un importante elemento oggettivo, appariranno evidenti nel prosieguo del presente lavoro con l'esposizione del modello di popolamento e diffusione dei *taxa* nell'areale peritirrenico che qui viene proposto.

FILOGENESI E FILOGEOGRAFIA DI TAXA CHE POPOLANO L'AREALE PERITIRRENICO SETTENTRIONALE SECONDO LA LETTERATURA

A partire dagli anni '90 sono stati condotti studi di biologia molecolare finalizzati alla definizione della filogenesi dei *taxa*, studi in cui si è tentato anche di dare una collocazione temporale agli eventi di divergenza. Nel lavoro sulla filogenesi di *taxa* della famiglia Salamandride appartenenti al genere *Euproctus* che popolano attualmente l'areale Sardo-Corso, Caccone *et al.* (1997) elaborano un albero filogenetico e forniscono tempi relativi alle divergenze genetiche relative (Fig. 2). Dei *taxa* oggetto di studio, *E. asper* è diffuso attualmente in Sardegna mentre *E. montanus* ed *E. platycephalus* popolano la Corsica. Gli autori calibrano l'oro-

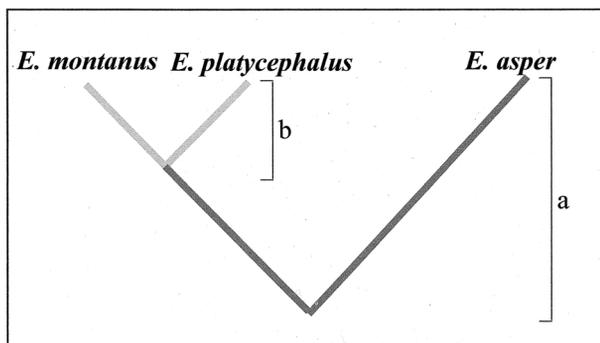


Fig. 2 - Relazione tra le tre specie di *Euproctus*. Divergenza di *E. asper* da *E. platycephalus* ed *E. montanus* (a); Divergenza tra *E. platycephalus* ed *E. montanus* (b) (da Caccone *et al.* 1997).

logio molecolare prendendo a riferimento la datazione geologica dell'evento di separazione della microplacca Sardo-Corsa dal paleo-continente europeo, riferito all'Oligocene superiore (29 Ma), che ritengono causa della prima divergenza genetica ed arrivano così a dedurre l'epoca della seconda divergenza che stimano possa aver avuto inizio tra 15-18 Ma o tra 12-13,5 Ma a seconda dei dati delle analisi molecolari presi in considerazione.

La stima del tempo effettivamente trascorso dal momento in cui si è verificata la divergenza tra due specie che discendono dallo stesso antenato comune è resa complicata da più fattori, tra cui la difficoltà di calibrare il così detto «orologio molecolare» (Grauer, Martin, 2004; Simon *et al.*, 2006). Da ciò derivano le incongruenze che si riscontrano tra i tempi attribuiti alle divergenze genetiche ricavati attraverso l'orologio molecolare ed i tempi attribuiti agli eventi paleogeografici che le avrebbero determinate, questi ultimi ricavati dalla datazione di reperti paleontologici o da altre metodologie comunemente impiegate in campo geologico.

Le ricerche effettuate sulla filogeografia di *taxa* d'invertebrati che popolano l'areale peritirrenico settentrionale non sono molte. Vengono qui presi in considerazione *lavori* che trattano di un gruppo di *taxa* dell'ortoterofauna cavernicola del genere *Dolichopoda*, (Sbordoni *et al.*, 2005, Allegrucci *et al.*, 2005, Martinsen *et al.*, 2009) e dei lepidotteri dei generi *Polyommatus* (Marchi *et al.*, 1996), *Maniola* (Grill A. *et al.*, 2006) e *Papilio* (Sperling, 1993; Zakharov E.V. *et al.*, 2004). Circa le indagini relative al genere *Dolichopoda* i diversi autori sono sostanzialmente concordi nell'elaborare alberi filogenetici che pongono i *taxa* che popolano attualmente il Sardo-Corso, l'Arcipelago Toscano e la Toscana meridionale, all'estremità di rami generati da ripetuti eventi di divergenza che, procedendo a ritroso, convergono in un nodo da cui si sarebbe separato il ramo da cui discendono i *taxa* che attualmente popolano il settore occidentale dell'Europa continentale. La struttura dell'albero filogenetico di Fig. 3 permette di stabilire una possibile correlazione tra i nodi indicati dalle frecce ed importanti eventi paleogeografici che avrebbero prodotto barriere fisiche e quindi determinato la separazione geografica dei *taxa* e indotto conseguentemente la divergenza genetica che è stata riscontrata dalle analisi molecolari sui *taxa* che attualmente popolano il settore occidentale dell'Europa continentale (Pirenei), il Sardo-Corso, l'Arcipelago Toscano e la Toscana meridionale. Tali eventi paleogeografici potrebbero verosimilmente corrispondere all'apertura del Bacino Balearico con la separazione del Sardo-Corso dal paleocontinente europeo, attribuito all'Oligocene sup., all'apertura del Bacino Corso, avvenuta più tardi, con la separazione dal Sardo-Corso di una terra emersa che avrebbe in seguito dato origi-

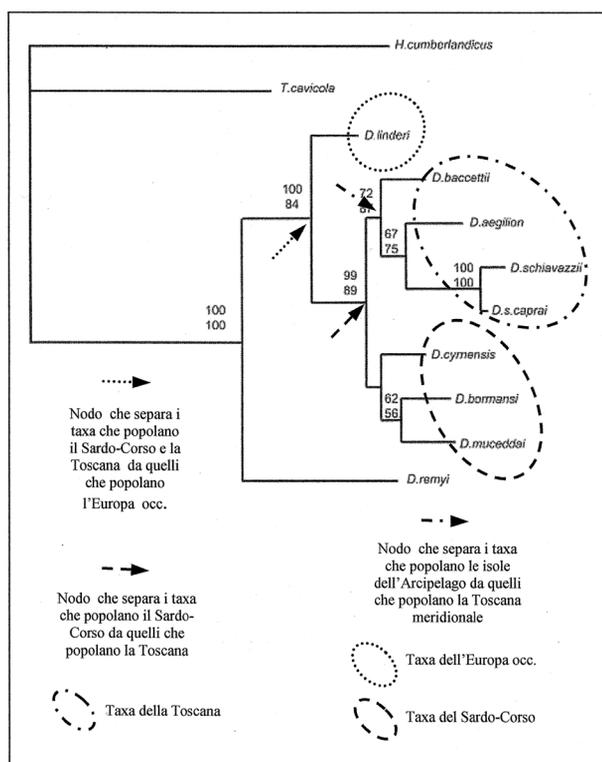


Fig. 3 - Albero filogenetico dei taxa del genere *Dolichopoda* che popolano il continente europeo (da Sbordoni *et al.*, 2005) modificato.

ne all'Arcipelago Toscano e a parte dell'area costiera della Toscana meridionale, attribuito al Burdigaliano (Miocene inf.), e successivamente alla sua frammentazione avvenuta probabilmente nel Serravalliano (Miocene medio). È da porre in evidenza però che per quanto riguarda l'epoca in cui si sarebbero determinati gli eventi di divergenza corrispondenti ai nodi suddetti, l'orologio molecolare, secondo gli autori, fornisce tempi collocabili in un *range* compreso tra il Pliocene sup. e tutto il Pleistocene, dati che risultano del tutto incongruenti con l'assetto paleogeografico corrispondente a questi periodi.

Marchi *et al.* (1996) affrontano il problema della divergenza genetica cui sarebbe stato oggetto un *taxa* ancestrale che avrebbe dato origine a *Polyommatus coridon gennargentii*,

Polyommatus coridon apennina e *Polyommatus coridon caelestissimus*, questi ultimi due risultato di un'ulteriore divergenza, tutti morfologicamente molto simili e che attualmente popolano la Sardegna, il primo, e l'Europa continentale, gli altri (Fig. 4).

Secondo questi autori le divergenze genetiche potrebbero essersi originate fra 6 Ma e 1,6 Ma e indotte da ipotetici eventi paleogeografici di regressione e trasgressione marina che potrebbero essersi verificati nell'area peritirrenica settentrionale tra il Miocene sup.

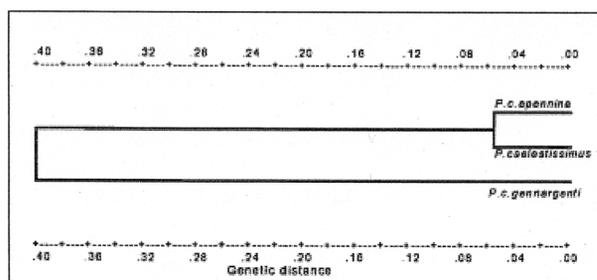


Fig. 4 - Albero filogenetico dei taxa *Polyommatus coridon gennargentii*, *Polyommatus coridon apennina* e *Polyommatus coridon caelestissimus* (da Marchi *et al.*, 1996).

ed il Pliocene. Si tratta in effetti di un arco di tempo assai ampio che pur tuttavia potrebbe trovare riscontro negli scenari paleogeografici relativi a quei periodi. Secondo Grill A. *et al.* (2006) la divergenza genetica che avrebbe dato luogo ai due *taxa* distinti *M.nurag* e *M.jurtina*, presenti entrambi in Sardegna, sarebbero da attribuire ad eventi di regressione e trasgressione marina legati ai periodi glaciali ed interglaciali del Pleistocene. Gli autori sostanziano questa ipotesi affermando che durante i periodi glaciali il livello marino si sarebbe abbassato fino a 1000 m permettendo così il costituirsi di collegamenti terrestri tra il Sardo-Corso, le isole dell'Arcipelago Toscano e la penisola italiana. Questa ipotesi non trova però alcun riscontro nelle ricostruzioni paleogeografiche relative al Pleistocene del bacino tirrenico (vedi oltre). Peraltro, anche nei lavori citati da questi autori a conferma dell'entità della caduta del livello marino nei periodi glaciali pleistocenici (Van Andel T.H., Tzedakis P.C. 1996, Rohling E.J. *et al.*, 1998) si afferma che la quota più bassa rispetto al livello marino attuale non avrebbe superato in nessuna fase i -130 m.

Per quanto riguarda la divergenza genetica da cui si sarebbero distinti i *taxa* *P.hospiton* e *P.machaon*, Zakharov E.V. *et al.* (2004) ritengono improbabile che l'evento geologico a cui fare riferimento possa essere la separazione del Sardo-Corso dal paleo-continente europeo risalente a 29 Ma fa' motivando la loro asserzione con un generico «... seems to be too old...» e propongono quindi come «... a more reasonable date...» la crisi di salinità del Mediterraneo verificatasi circa 5 Ma fa' nel Messiniano. Secondo questi autori l'evento avrebbe determinato collegamenti terrestri tra il continente europeo ed il Sardo-Corso permettendo così la diffusione in questo secondo areale del *taxon* ancestrale da cui, a seguito di una trasgressione marina verificatasi successivamente che avrebbe interrotto i collegamenti costituiti in precedenza (evento da collocare probabilmente nel Pliocene inferiore), si sarebbero differenziati *P.hospiton* nel Sardo-Corso e *P.machaon* nel continente europeo.

L'ipotesi di Zakharov E.V. *et al.* (2004) presuppone di conseguenza che si sia verificato un ulteriore e più recente episodio di ricongiungimento via terra tra il Sardo-Corso ed il continente europeo che possa aver consentito la diffusione di *P.machaon* in questo secondo areale in cui attualmente è presente. Quest'ultimo evento non trova però riscontro alcuno nelle indagini geologiche e nelle relative ricostruzioni paleogeografiche (vedi oltre).

Sperling F.A.H. (1993), attraverso l'orologio molecolare, data invece la divergenza genetica tra *P.hospiton* e *P.machaon* a 1.95-2.60 Ma collocandola quindi nel Pliocene superiore. Anche per questa ipotesi valgono le considerazioni e le osservazioni relative all'ipotesi precedente.

È interessante infine rilevare che Nazari *et al.* (2007) collocano la divergenza genetica che avrebbe dato origine a *P.machaon* ad oltre 40 Ma di anni fa' nell'Eocene. La validità di tale ipotesi renderebbe del tutto inconsistenti gli scenari rappresentati in Zakharov E.V. *et al.* (2004) e Sperling F.A.H. (1993). In questo caso infatti *P.machaon*, già diffuso nel paleocontinente europeo, potrebbe con buona probabilità essere stato il taxon da cui si sarebbe originato *P.hospiton* per divergenza genetica indotta dall'evento geologico che circa 29 Ma di anni fa' nell'Oligocene superiore determinò la separazione del sSardo-Corso (vedi oltre). La diffusione di *P.machaon* nello stesso areale già popolato da *P.hospiton* sarebbe quindi avvenuta successivamente.

I casi sopra riportati costituiscono un esempio di come, a supporto delle tesi sostenute, alcuni autori facciano riferimento ad assetti paleogeografici assai improbabili o formulino ipotesi del tutto soggettive.

IL MODELLO SPAZIO-TEMPORALE PROPOSTO PER IL POPOLAMENTO DELL'AREA PERITIRRENICA SETTENTRIONALE

Vengono qui prese in esame le specie attualmente diffuse nel Sardo-Corso, nell'Arcipelago Toscano e nell'area costiera della Toscana meridionale ed in particolare quelle che costituiscono il gruppo degli endemiti di questo areale unitamente ad alcune specie che sono presenti anche in altre aree, con l'intento di individuare una possibile correlazione tra la loro distribuzione attuale e i diversi scenari paleogeografici che hanno caratterizzato l'area peritirrenica settentrionale dall'Oligocene Superiore all'Olocene.

Specie endemiche: *Papilio hospiton*, *Aglais icbnusa*, *Argynnis elisa*, *Lasiommata tigelius*, *Hipparchia neomiris*, *Coenonympha corinna*, *Lycaeides corsicus*, *Spialia therapne*, *Maniola nurag*, *Pseudophilotes barbaggioae*, *Lysandra coridon gennargentii*, *Euchloe insularis*.

Specie presenti anche altrove: *Pieris daplidice*, *Hipparchia aristus*, *Aricia cramera*.

L'analisi e la discussione che seguono sono incentrate sulla correlazione di una serie di eventi paleogeografici particolarmente significativi desunti dai lavori di Boccaletti *et al.*, 1980; Steininger, Rögel, 1984; Fanucci, Nicolich, 1984; Bartole *et al.*, 1991; Serri *et al.*, 1991; Castellarin *et al.*, 1992; Cita, Corselli, 1993; Carmignani *et al.*, 1995; Gasperi, 1995; Clauzon, Suc, 1996; Coli, Pandeli, 1997; Jolivet *et al.*, 1998; Krijgsmann *et al.*, 1999; Dercourt *et al.*, 2000; Bossio *et al.*, 2000; Pascucci *et al.*, 2001; Bortolotti *et al.*, 2001; Pandeli *et al.*, 2001 a,b; Bortolotti *et al.*, 2001b; Rossetti *et al.*, 2001; Cornamusini *et al.*, 2002; Ferrandini *et al.*, 2003; Brandano *et al.*, 2008.

Questi eventi avrebbero determinato nel tempo assetti territoriali tali da influenzare fortemente il processo di popolamento di quest'area. Da ciò si evince che tale processo potrebbe essersi determinato in base a quattro fasi fondamentali legate al succedersi nel tempo dei diversi assetti paleogeografici e paleoclimatici conseguenti gli eventi geologici che avrebbero interessato il Bacino Mediterraneo occidentale.

PRIMA FASE - ASSETTO PALEOGEOGRAFICO E TAXA INTERESSATI

L'origine del processo di popolamento dell'Arcipelago Toscano e della Toscana peninsulare sarebbe da riferire alle associazioni di *taxa* presenti nell'area meridionale del paleo-continente europeo di cui, durante l'Eocene e l'Oligocene inferiore e medio, faceva parte anche il blocco Sardo-Corso. In conseguenza della subduzione già da lungo tempo in atto della zolla Adria verso ovest, sul lato orientale di questo blocco sarebbe stato già presente un esteso prisma d'accrescimento, costituito da falde impilate, a formare probabilmente una terra emersa limitata ad est da un'avanfossa. In questo territorio si sarebbe verificata una **prima fase** della diffusione dei *taxa* già presenti nella parte meridionale del paleo-continente europeo (Fig. 5).

Con il manifestarsi delle prime fasi tettoniche che avrebbero dato origine alla formazione della Catena Appenninica, attribuibili all'Oligocene superiore (36-24 Ma), e con la fase di rifting che avrebbe successivamente dato luogo all'apertura del Bacino Balearico e all'inizio della separazione della micro-placca Sardo-Corsa dal paleo-continente europeo, avrebbe avuto origine l'isolamento delle associazioni di *taxa* già presenti (Fig. 6).

Mentre la porzione meridionale del paleo-continente europeo sarebbe stata interessata da nuovi flussi migratori che avrebbero favorito il modificarsi delle associazioni di *taxa* pre-esistenti con l'insediamento di nuove specie ed il loro rimescolamento genetico, nella microplacca Sardo-Corsa, già separata dalla placca europea, e nell'annesso prisma d'accrescimento le associazioni precedentemente determinatesi potrebbero es-

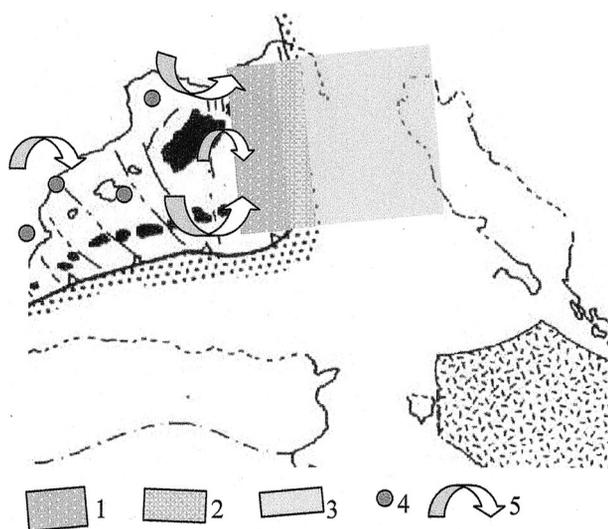


Fig. 5 - Popolamento dell'attuale area settentrionale del Mediterraneo Centrale durante l'Eocene e l'Oligocene inf.-medio. 1) prisma d'accreszione; 2) avanfossa; 3) bacino in subduzione; 4) associazioni di taxa già insediati; 5) prima fase di diffusione dei taxa (da Gasperi, 1995; modificato).

tersi modificate a seguito di estinzioni indotte da pressione selettiva connessa a variazioni di fattori ambientali e/o di differenziazioni indotte dall'isolamento geografico e genetico (Fig. 6).

È ipotizzabile che in questa fase, nella microplacca Sardo-Corsa con annessa terra emersa ad oriente, possa essersi determinata l'associazione di taxa compren-

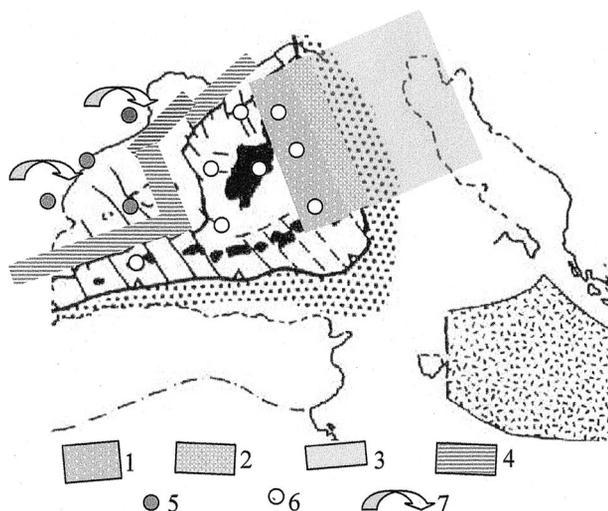


Fig. 6 - Popolamento dell'attuale area settentrionale del Mediterraneo Centrale durante l'Oligocene sup. ed il Miocene inf. 1) prisma d'accreszione; 2) avanfossa; 3) bacino in subduzione; 4) bacino di rift; 5) associazioni di taxa già insediati soggette a rimescolamento; 6) associazioni di taxa già insediati soggetti a isolamento; 7) flusso migratorio di nuovi taxa (da Gasperi 1995, modificato).

dente parte delle specie considerate endemiche attualmente presenti nell'area peritirrenica settentrionale o delle specie progenitrici da cui, per effetto dell'isolamento, si sarebbero poi differenziate (speciazione allopatrica).

Ciò risulta peraltro in accordo con i risultati degli studi filogeografici di cui al cap. precedente infatti, la struttura degli alberi filogenetici elaborati da Sbordoni *et al.* (2005) per i taxa del genere *Dolichopoda*, e da Caccone *et al.* (1997) per i taxa del genere *Euproctus* (Figg. 2 e 3) prevedono nodi che indicano l'inizio di divergenze genetiche che potrebbero coincidere temporalmente con l'evento paleogeografico cui qui si fa riferimento.

I taxa coinvolti in questa **prima fase** sarebbero *Papilio hospiton*, *Aglais icbnusa*, *Argynnis elisa*, *Lasiommata tigelius*, *Hipparchia neomiris*, *Coenonympha corinna*, *Lycaeides corsicus* e *Spialia therapne* (Fig. 13).

CONSIDERAZIONI SULLA DIFFUSIONE DEI TAXA

La diffusione nell'area settentrionale del Mediterraneo Centrale degli otto taxa citati potrebbe quindi essere avvenuta in questa **prima fase** e si sarebbe determinata evidentemente anche in base alle compatibilità biologico-ambientali di ogni singolo taxon. Da parte di alcune specie ciò avrebbe portato ad escludere il popolamento della zona orientale di questo territorio che probabilmente, già all'epoca, non possedeva caratteristiche ambientali adatte quali la modesta altitudine dei rilievi, il clima tipicamente marittimo, etc.

Per quanto riguarda infatti *Papilio hospiton*, *Aglais icbnusa*, *Argynnis elisa*, è noto che la loro presenza è legata ad ambienti posti a quote superiori a 600-700 m (Verity, 1940-1953; Higgins, Riley, 1970; Jutzeler *et al.*, 1997; Balletto *et al.*, 2005) e ciò potrebbe aver costituito motivo per la loro mancata diffusione nelle isole dell'Arcipelago Toscano e nell'area costiera della Toscana meridionale fin dalla **prima fase**, e quindi una possibile spiegazione per la loro attuale assenza. A tale proposito è da tenere presente che l'elevazione del M. Capanne all'Isola d'Elba fino a superare l'attuale quota di 1000 m si sarebbe verificata solo a partire dal Miocene superiore (6,8 Ma) e quindi molto tempo dopo l'apertura del Bacino Corso (Serri *et al.*, 1991).

I taxa *Aglais icbnusa*, *Argynnis elisa*, *Lasiommata tigelius*, *Hipparchia neomiris*, *Lycaeides corsicus* e *Spialia therapne*, per i quali non vi è attualmente compresenza nello stesso areale di specie congeneri morfologicamente affini, sarebbero il risultato della differenziazione prodotta per isolamento biologico, spinta fino a livello specifico (speciazione allopatrica), su taxa originali che (loro stessi o i loro discendenti) popolano attualmente il continente europeo. Nel caso di un'ipotesi alternativa, ovvero che il loro processo di differenziazione possa essersi verificato in una fase successiva

alla prima interessando quindi *taxa* oggetto di una diffusione successiva nell'areale Sardo-Corso, si dovrebbero comprendere le ragioni per le quali questo tipo di processo avrebbe interessato esclusivamente i *taxa* qui considerati e non anche altri che, pur diffondendosi nella stessa fase, popolano tuttora quest'area mantenendo sostanzialmente una morfologia invariata rispetto agli individui presenti nel rimanente territorio europeo.

Per *Papilio hospiton* e *Coenonympha corinna*, è la compresenza attuale nello stesso territorio delle specie morfologicamente affini *Papilio machaon* e *Coenonympha pamphilus* che porta a considerare plausibile l'ipotesi di un loro precoce insediamento (*prima fase*) nell'areale Sardo-Corso e nella terra emersa ad est della micro-placca. Le specie congeneri affini si sarebbero quindi diffuse nel Sardo-Corso in una fase successiva. Un'ipotesi alternativa presupporrebbe il verificarsi di un processo di differenziazione (ad es. per speciazione paraptrica) che avesse interessato solo una parte degli individui di due soli dei *taxa* presenti contemporaneamente nello stesso areale e diffusisi tutti in una fase successiva. Tale ipotesi appare però abbastanza improbabile.

Per quanto riguarda *Lasiommata tigelius*, particolare significato assume la sua presenza rilevata anche a Capraia e a Montecristo. Questo assetto distributivo rende infatti improbabile che il suo insediamento nell'area peritirrenica possa essere avvenuto in un'epoca successiva all'apertura del Bacino Corso, ovvero alla separazione tra il Sardo-Corso e la terra emersa adiacente posta a est di cui avrebbero fatto parte le due isole suddette. La diffusione di questo taxon, sarebbe avvenuta quindi nella *prima fase* e ne implicherebbe tuttora la presenza anche nelle altre isole dell'Arcipelago Toscano da cui, al contrario, sembra essere assente. Le possibili ragioni di tale assenza saranno discusse più avanti.

Spialia therapne, presente attualmente in Corsica e Sardegna, *Hipparchia neomiris*, *Coenonympha corinna*, e *Lycaeides corsicus*, presenti attualmente in Corsica, Sardegna e con irregolare distribuzione nelle isole dell'Arcipelago, potrebbero avere avuto inizialmente una diffusione omogenea nell'area peritirrenica settentrionale cui potrebbe aver fatto seguito una riduzione progressiva e diversificata in relazione alle caratteristiche biologiche e di adattabilità di ogni singolo taxon e/o alla successiva diffusione negli stessi territori di *taxa* antagonisti, ipotesi che sarà ripresa ed analizzata più avanti.

Per quanto riguarda *Maniola nurag* (Fig. 13), la compresenza attuale con la specie morfologicamente affine *Maniola jurtina* (Fig. 13), limitata al territorio sardo, indurrebbe ad ipotizzare per la prima un'epoca ed una modalità di diffusione analoga a quella di *Papilio hospiton* e *Coenonympha corinna*. Per avvalorare questa ipotesi però dovrebbe essere trovata un'adeguata spie-

gazione per l'attuale assetto distributivo di *Maniola nurag*. L'assetto distributivo attuale potrebbe essersi determinato a seguito di una progressiva riduzione dell'areale di diffusione fino alla sua completa estinzione in Corsica, nell'Arcipelago Toscano e nell'area costiera della Toscana meridionale in conseguenza della competizione con *Maniola jurtina*, una specie morfologicamente affine che avrebbe popolato questo areale in una fase successiva, quando Capraia e Montecristo erano già separate dal Sardo-Corso ma non si erano ancora separate dal complesso delle terre emerse poste ad oriente. In Sardegna, al contrario, la diffusione di *Maniola jurtina* potrebbe non aver determinato l'estinzione di *Maniola nurag* che si sarebbe «specializzata» a prediligere un ambiente, in cui si sarebbe ritirata, con caratteristiche diverse rispetto a quello della congenera, come risulta peraltro in base alla loro attuale distribuzione nel territorio sardo (Verity, 1940-1953; Grill *et al.*, 2006; Jutzeler *et al.*, 1997b).

Quanto sopra non sembra costituire però un'ipotesi condivisibile se si considera che per *Papilio hospiton* e *Coenonympha corinna* niente di tutto ciò si sarebbe verificato. Ne consegue che *Maniola nurag* potrebbe costituire un taxon che si sarebbe differenziato da *Maniola jurtina* esclusivamente nel territorio sardo solo successivamente (ad es. per speciazione paraptrica), dopo la diffusione di quest'ultima nel Sardo-Corso (vedi oltre).

SECONDA FASE - ASSETTO PALEOGEOGRAFICO E TAXA INTERESSATI

Nel Miocene medio, con il completamento della rotazione anti-oraria della micro-placca Sardo-Corsa, il Bacino Balearico raggiunge circa le dimensioni attuali, mentre ad est prosegue lo smembramento e l'annegamento, già iniziati, della «terra emersa» formatasi dall'ampio prisma d'accrescimento. Anche il Bacino Corso si è ormai completamente strutturato.

Ha luogo così la formazione di dorsali emerse e bacini marini poco profondi disposti pressochè parallelamente e orientati circa N-S. Più ad oriente è in corso il sollevamento della catena appenninica settentrionale.

Con l'assetto paleogeografico che si sarebbe determinato nel Serravalliano ha inizio probabilmente la *seconda fase* dei flussi migratori di *taxa* che dal meridione del paleo-continente europeo vanno a popolare la dorsale appenninica in graduale elevazione e si diffondono anche lungo le dorsali emerse dell'area peritirrenica settentrionale, all'epoca probabilmente collegate a quella appenninica (Figg.7 e 8). Attraverso l'erigenda catena appenninica settentrionale quindi, si sarebbe verificata una prima diffusione nell'area peritirrenica settentrionale delle specie provenienti dal settore meridionale del continente europeo che si presume fosse-

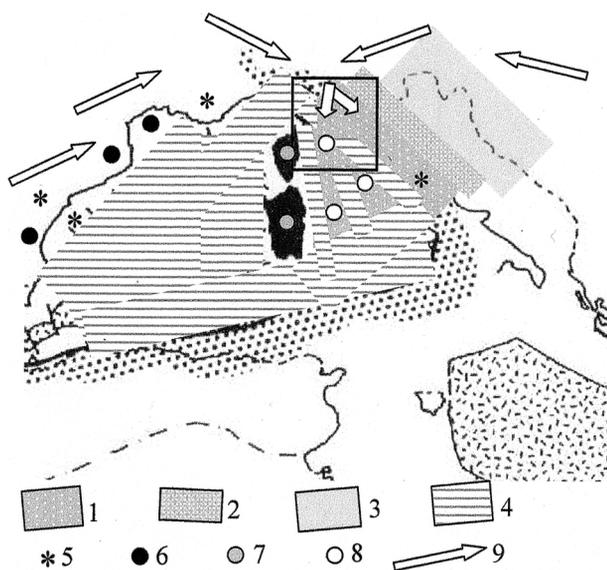


Fig. 7 - Popolamento dell'attuale area settentrionale del Mediterraneo Centrale durante il Miocene medio. 1) prima d'accreszione; 2) avanfossa; 3) bacino in subduzione; 4) bacini di rift; 5) nuovi taxa insediati; 6) associazioni di taxa già insediati soggetti a rimescolamento; 7) associazioni di taxa già insediati soggetti a isolamento; 8) associazioni di taxa già insediati soggetti a rimescolamento; 9) flusso migratorio di nuovi taxa. Il riquadro nero indica l'ubicazione della mappa di fig. 8 (da Gasperi 1995, modificato).

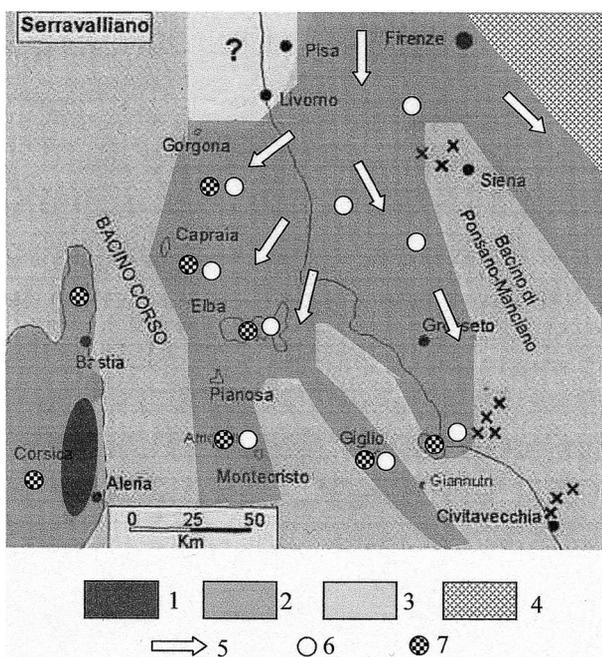


Fig. 8 - Particolare dell'assetto paleo-geografico dell'area peritirrenica settentrionale nel Serravalliano, dell'assetto bio-geografico e della relativa evoluzione; 1) bacini lacustri; 2) aree emerse; 3) bacini marini; 4) bacino d'avanfossa; 5) flussi migratori di nuovi taxa della seconda fase; 6) nuovi taxa insediati; 7) associazioni di taxa preesistenti già soggette a isolamento (da Bossio *et al.*, 2000; modificata).

ro già sensibilmente differenziate rispetto ai taxa ivi già insediati.

È in questa fase che probabilmente si ha la dispersione in quest'area di parte delle specie comprese nel gruppo precedentemente distinto dei taxa a «larga diffusione» (vedi Tab. 1).

Ciò sarebbe testimoniato dalla presenza attuale di un certo numero di questi taxa anche all'Isola di Capraia ed ipoteticamente anche a Montecristo, che ancora avrebbero fatto parte dell'area emersa ad est del Sardo-Corso, già separate da quest'ultimo per la presenza del Bacino Corso (Fig. 8). Tra le specie in questione vi sarebbero anche *Papilio machaon*, *Pieris brassicae*, *Pieris rapae*, *Coenonympha pamphilus*, *Maniola jurtina*, *Aricia agestis* (Fig. 13) etc., come riportato nelle colonne relative della Tab. 1.

Nel Tortoniano, la presenza nell'area del Mar Ligure di una terra emersa (Fig. 9) avrebbe determinato un collegamento terrestre tra la regione ligure-provenzale

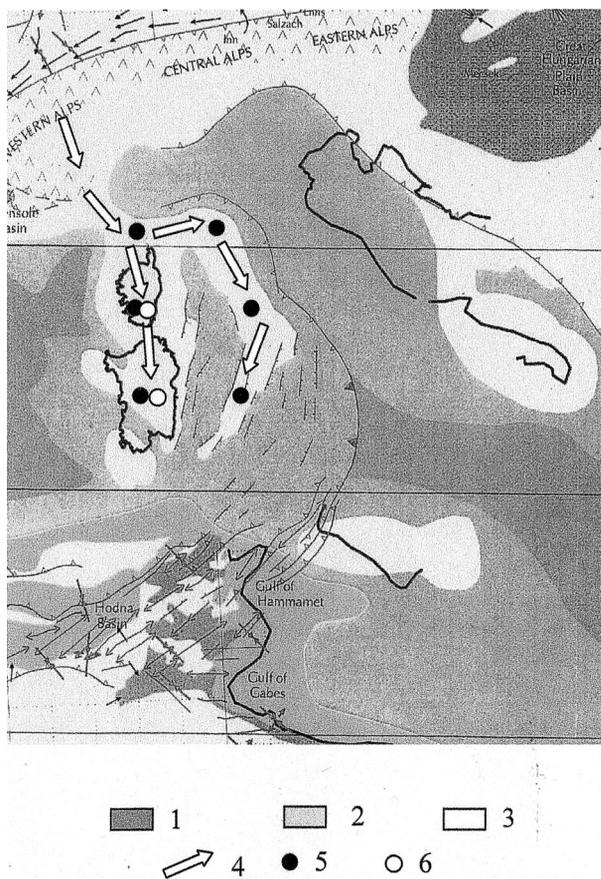


Fig. 9 - Particolare dell'assetto paleo-geografico dell'area peritirrenica settentrionale nel Tortoniano, dell'assetto bio-geografico e della relativa evoluzione; 1) bacini marini profondi; 2) bacini marini poco profondi; 3) aree emerse; 4) flussi migratori di nuovi taxa della seconda fase; 5) nuovi taxa insediati; 6) associazioni di taxa preesistenti già soggette a isolamento (da Dercourt *et al.*, 2000; modificata).

Tab. 1 - Riepilogo della distribuzione delle specie nell'area peri-tirrenica settentrionale; dati relativi alla distribuzione ricavati da Balletto *et al.* (2005), Biermann (2003) e Cini & Dapporto (2006).
(la tab.1 segue a pag. 11)

genere	specie	sardegna	corsica	capraia	gorgona	pianosa	elba	M.cristo	giglio	giannutri	costa Tm	toscana
Papilio	machaon	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1
Papilio	hospiton	1	1									
Iphiclides	podalirius	1	1				1		1		1	1
Pieris	brassicae	1	1	1	1		1	1			1	1
Pieris	rapae	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1
Pieris	manii						1				1	1
Pieris	napi		1				1				1	1
Pieris	edusa					1	1		1		1	1
Pieris	daplidice	1	1									
Euchloe	ausonia						1				1	1
Euchloe	insularis	1	1									
Anthocharis	cardamines	1	1				1					1
Colias	hyale		1									
Colias	croceus	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1
Colias	alfacariensis		1				1					1
Gonepteryx	rhamni	1	1				1				1	1
Gonepteryx	cleopatra	1	1	1		1	1		1		1	1
Leptidea	sinapis	1	1				1					1
Libythea	celtis	1	1				1					1
Caraxes	jasius	1	1	1	1	1	1		1		1	1
Limenitis	reducta	1	1				1		1		1	1
Nymphalis	antiopa		1									1
Nymphalis	polychloros	1	1				1					1
Inachis	io	1	1				1		1			1
Vanessa	atalanta	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1
Vanessa	cardui	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1
Aglais	urticae						1					1
Aglais	ichnusa	1	1									
Polygonia	c-album	1	1				1					1
Argynnis	pandora	1	1				1		1			1
Argynnis	paphia	1	1				1		1			1
Argynnis	elisa	1	1									
Issoria	lathonia	1	1				1		1			1
Brentis	daphne		1									1
Melitaea	cinxia						1					1
Melitaea	didyma						1				1	1
Melitaea	athalia						1				1	1
Hipparchia	neomiris	1	1	1			1					
Hipparchia	aristaeus	1	1	1	1		1		1			
Hipparchia	statalinus						1				1	1
Brintesia	circe	1	1									1
Maniola	jurtina	1	1	1		1	1		1		1	1
Maniola	nurag	1										
Pyronia	tithonus	1	1				1				1	1
Pyronia	cecilia	1	1	1		1	1		1		1	1
Coenonympha	pamphilus	1	1				1				1	1

Coenonympha	corinna	1	1	1			1		1	1	1	
Pararge	aegeria	1	1	1			1	1	1		1	1
Lasiommata	megera				1	1	1		1		1	1
Lasiommata	tigelius	1	1	1				1				
Lycaena	phlaeas	1	1	1		1	1	1	1		1	1
Lampides	boeticus	1	1	1	1		1	1	1		1	1
Cacyreus	marshalli	1	1	1	1		1		1			1
Syntarucus	pirithous	1	1	1	1	1	1	1	1			1
Everes	alcetas		1									1
Celastrina	argiolus	1	1	1	1		1		1		1	1
Glaucopteryx	alexis		1				1				1	1
Philotes	baton		1									1
Pseudophilotes	barbagiae	1										
Scolitantides	orion		1									
Plebejus	argus		1									1
Lycaeides	corsicus	1	1				1					
Aricia	agestis		1		1	1	1		1		1	1
Aricia	cramera	1										
Plebicula	escheri								1		1	1
Lysandra	coridon genn.	1										
Lysandra	coridon		1									1
Lysandra	bellargus								1			1
Polyommatus	icarus	1	1	1		1	1		1		1	1
Quercusia	quercus	1	1				1					1
Nordmannia	ilicis						1				1	1
Callophrys	rubi	1	1				1					1
Pyrgus	armoricanus	1	1				1					1
Pyrgus	serratule		1									1
Spialia	sertorius						1					1
Spialia	therapne	1	1									
Carcharodus	alceae	1	1			1	1		1		1	1
Carcharodus	flocciferus								1			1
Thymelicus	acteon						1				1	1
Hesperia	comma		1									1
Ochlodes	venatus		1								1	1
Gegenes	nostrodamus	1	1				1					1
Gegenes	pumilio	1	1				1					1
totale specie		53	64	21	14	16	57	10	31	2	36	66
sardo-corse		15	10	4	1	0	4	1	1	0	1	0
toscane		0	1	0	1	1	10	0	4	0	13	17
a larga diffusione		38	53	17	12	15	43	9	26	2	22	49
A larga diffusione				Toscane			Sardo-corse					

e la Corsica (Fanucci, Nicolich, 1984; Dercourt *et al.*, 2000; Fanucci & Nicolich, 1984). Tale «ponte» avrebbe consentito il completamento della *seconda fase* con la diffusione anche nel Sardo-Corso di buona parte dei *taxa* a «larga diffusione» attualmente ivi presenti

(vedi Tab. 1) provenienti dal settore meridionale del continente europeo; tra questi, in particolare, *Papilio machaon* e *Coenonympha pamphilus*, che mostrano evidenti analogie morfologiche con *taxa* affini già insediatisi probabilmente nella *prima fase*, *Philotes ba-*

ton, *Lysandra coridon*, *Maniola jurtina*, e *Aricia agestis* (Fig. 13).

A seguito della diffusione di *Maniola jurtina* (Fig. 13) in questo areale, è in questa **seconda fase** che potrebbe essersi verificata la differenziazione che avrebbe originato *Maniola nurag* (Fig. 13) nel territorio sardo secondo l'ipotesi già precedentemente formulata.

Nel Messiniano inferiore (Miocene sup.), la tendenza trasgressiva che si sarebbe manifestata nell'area peritirrenica settentrionale avrebbe determinato l'interruzione del collegamento tra la regione ligure-provenzale e la Corsica e avrebbe probabilmente dato origine alla separazione e all'isolamento di Gorgona, Capraia, Montecristo e Giglio per sommersione progressiva delle dorsali emerse sub-parallele disposte N-S e per il determinarsi di faglie trasversali.

TERZA FASE - ASSETTO PALEOGEOGRAFICO E TAXA INTERESSATI

Nel Messiniano superiore, con il deficit idrico che interessa il Bacino mediterraneo e che produce un forte aumento di salinità con estesa deposizione di evaporiti, si verifica un marcato abbassamento del livello marino con conseguente emersione di ampie aree che vanno a costituire collegamenti terrestri tra diverse regioni circum-mediterranee.

Il probabile collegamento che si sarebbe realizzato tra le aree mediterranee del continente africano ed il blocco Sardo-Corso (Steininger, Rögel, 1984) avrebbe consentito l'instaurarsi di flussi migratori e quindi l'insediamento di nuovi *taxa* (**terza fase**) che avrebbero modificato la composizione delle popolazioni già presenti in questo areale (Fig. 10).

Con il nuovo assetto paleogeografico potrebbero essersi diffuse nel blocco Sardo-Corso le specie *Pieris daplidice*, *Aricia cramera*, *Euchloe crameri* (Fig. 13), le prime due attualmente presenti nell'area peritirrenica limitatamente al Sardo-Corso e *Hipparchia aristeus* (Fig. 13) attualmente presente anche nelle isole dell'Arcipelago Toscano, tutte diffuse anche nelle aree settentrionali del Magreb.

La diffusione di *Aricia cramera* nel Sardo-Corso, un taxon morfologicamente affine a *Aricia agestis* già presente in questo areale, potrebbe aver determinato situazioni di competizione nei confronti di questo secondo taxon riducendone pertanto la diffusione fino a provocarne l'estinzione progressiva per introgressione e ibridazione (Rhymer J., Simberloff D., 1996) almeno per quanto riguarda il territorio sardo.

La grande trasgressione marina che si verifica nel Bacino mediterraneo con la fine del Miocene superiore e l'inizio del Pliocene inferiore, oltre ad interrompere i collegamenti terrestri che si erano determinati nel Messiniano, riduce notevolmente la superficie delle

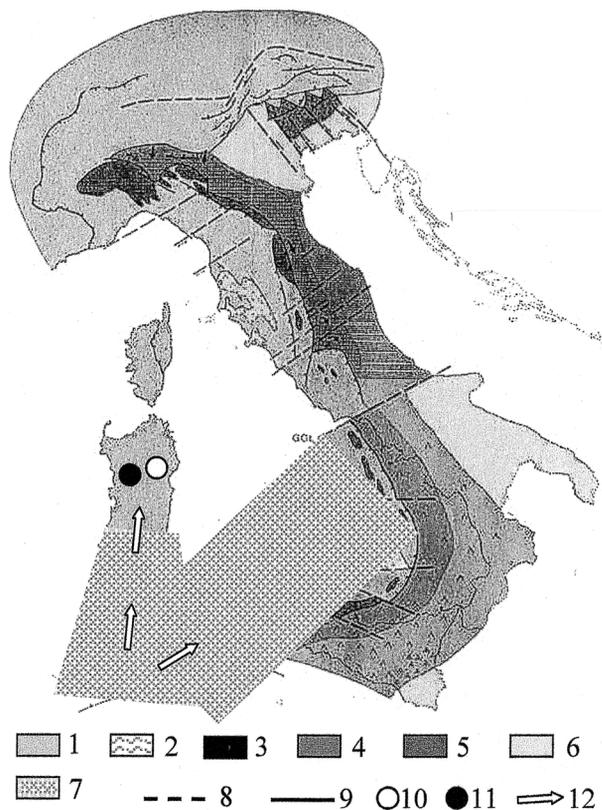
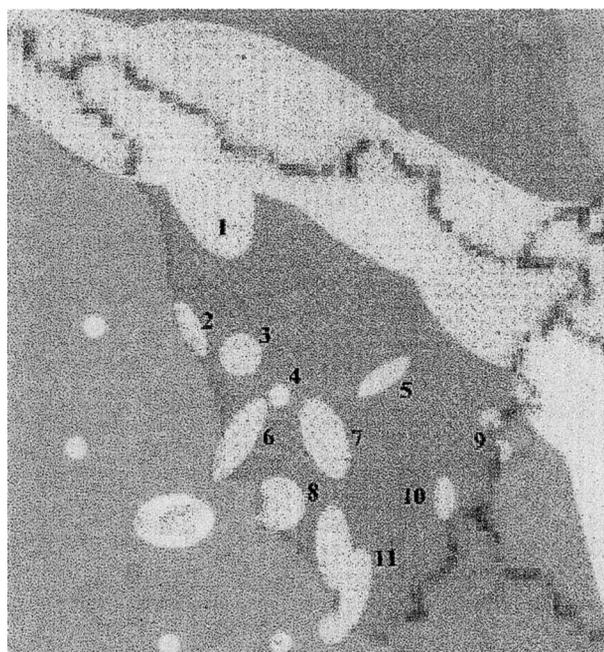


Fig. 10 - Assetto paleo-geografico del Mediterraneo Centrale durante il Messiniano sup. 1) terre emerse e catene; 2) bacini di retro-arco; 3) bacini satellite; 4) avanfosse; 5) bacini in subduzione; 6) terre emerse di avanpaese; 7) collegamenti terrestri conseguenti la crisi di salinità; 8) linee tettoniche di deformazione; 9) fronti di thrust attivi; 10) associazioni di taxa preesistenti; 11) nuovi taxa insediati; 12) flussi migratori di nuovi taxa della terza fase (da Boccaletti *et al.*, 1980; modificato).

terre emerse. L'ulteriore isolamento del Sardo-Corso potrebbe aver determinato la divergenza genetica che da *Euchloe crameri* avrebbe dato origine a *Euchloe insularis* (Fig. 13) attualmente presente esclusivamente in quest'area.

Durante la fase di massima trasgressione marina le isole dell'Arcipelago Toscano risultano tutte emerse ad eccezione di Pianosa (Bossio *et al.*, 2000; Cornamusini *et al.*, 2002), la penisola italiana si riduce alla dorsale appenninica e a una serie di «isole» costituite da aree rilevate poste prevalentemente a ovest della dorsale stessa (Fig. 11) delle quali fanno parte i promontori di Piombino-M.ti di Campiglia, Rocchette-Gavorrano e M. Argentario-M.ti dell'Uccellina-M. Leoni (Martini, Sagri, 1993).

Ciò determina la separazione e la segregazione di gruppi di *taxa* che per lungo tempo avrebbero costituito delle vere e proprie «colonie isolate» in un'area in cui solo successivamente verrà ripristinata una effettiva continuità territoriale a partire dalla fine Plio-



□ A ■ B □ C

Fig. 11 - Aspetto paleo-geografico del territorio della Toscana durante il Pliocene inferiore. A) Bacino marino tirrenico attuale, B) aree sommerse dell'attuale territorio toscano, C) aree emerse. Oltre alla dorsale appenninica e alle isole dell'Arcipelago ad eccezione di Pianosa, risultano emerse le seguenti aree: 1) M.Pisano, 2) M.ti Livornesi, 3) M.ti di Castellina M.ma, 4) M.Aneo, 5) Montagnola Senese, 6) Promontorio di Piombino-M.ti di Campiglia, 7) Le Cornate-Montireri, 8) Le Rocchette-Gavorrano, 9) M.Cetona, 10) M.Civittella 11) M.Argentario-M.ti dell'Uccellina-M.Leoni (da autori vari, modificato).

cene medio in cui si verifica una generale emersione della Toscana.

QUARTA FASE - ASSETTO PALEOGEOGRAFICO E TAXA INTERESSATI

A partire dalla fine del Pliocene ha inizio il deterioramento climatico e con il susseguirsi nel Pleistocene di periodi glaciali che determinano il marcato abbassamento del livello marino si ristabiliscono collegamenti terrestri tra alcune delle isole dell'Arcipelago Toscano e la penisola.

In base a quanto ipotizzato da Bossio *et al.* (2000), secondo cui durante la glaciazione Würm il livello marino avrebbe raggiunto quota -120 m, è probabile che l'Elba, Pianosa, Giannutri e con maggiore incertezza Gorgona e Giglio, siano state ricongiunte con la penisola italiana (Fig. 12).

Nel Pleistocene si verifica probabilmente l'insediamento nel territorio della penisola di nuovi *taxa* con

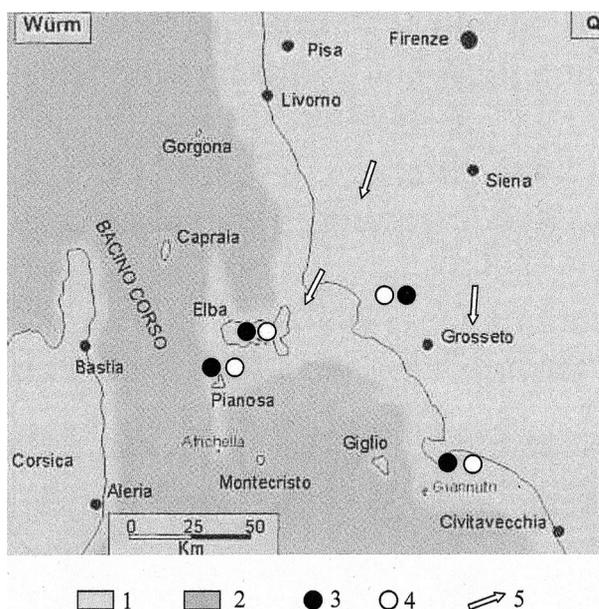


Fig. 12 - Aspetto paleo-geografico del territorio della Toscana durante la glaciazione Würm. 1) aree emerse; 2) bacino tirrenico; 3) associazioni di *taxa* preesistenti; 4) nuovi *taxa* insediati; 5) flussi migratori di nuovi *taxa* della quarta fase (da Bossio *et al.*, 2000, modificata).

caratteristiche criofile; nello stesso tempo, nelle aree più meridionali ed in quelle poste a quote inferiori, potrebbe aver avuto luogo la diffusione dei *taxa* di clima più fresco già insediati nella zona alpina e pre-alpina. In virtù dei ristabiliti collegamenti terrestri si sarebbe verificata la **quarta fase** dei flussi migratori con la quale, parte di questi *taxa*, potrebbero aver raggiunto le isole suddette.

Le associazioni già presenti in queste isole e sulla costa della Toscana meridionale si sarebbero arricchite delle nuove specie a larga diffusione *Pieris manii*, *Pieris edusa*, *Euchloe ausonia*, *Melitaea cinxia*, *M. didyma*, *M. atalia*, *Hipparchia statilinus*, *H. semele*, *Lasiommata megera*, *Plebicula escheri*, *Lysandra bellargus*, *Nordmannia ilicis*, *Carcharodus flocciferus*, *Spialia sertorius*, *Thymelicus acteon*.

È rilevante il fatto che attualmente questi *taxa* siano assenti dal Sardo-Corso e dalle isole di Capraia e Montecristo.

La diffusione nell'areale dell'Arcipelago Toscano e nell'area costiera della Toscana meridionale avvenuta in questa fase di *Lasiommata megera* che, come noto, è una specie affine a *Lasiommata tigelius* sia sotto l'aspetto morfologico (Fig. 13) che biologico (Biermann, Eitschberger, 1996; Jutzeler, 1998), potrebbe aver prodotto situazioni di competizione nei confronti del *taxa* già presente. L'areale di diffusione di *L. tigelius* potrebbe pertanto essersi ridotto a vantaggio *L. megera*, fino a provocare l'estinzione progressiva della prima per introggressione e ibridazione (Rhymer J., Simberloff D.,

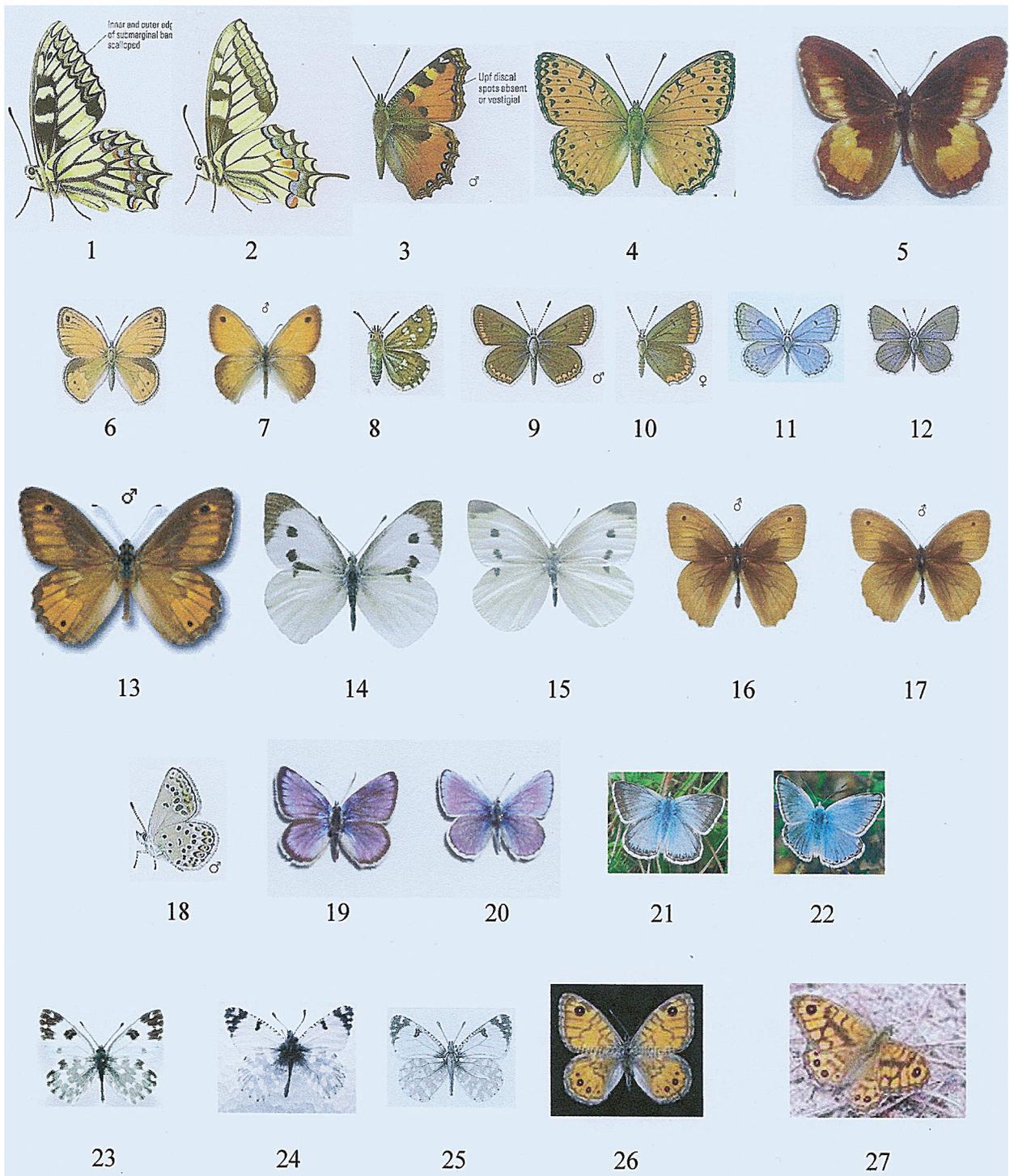


Fig. 13 - Alcuni taxa presenti nel Sardo-Corso e nelle isole dell'Arcipelago Toscano - 1) *Papilio hospiton*, 2) *Papilio machaon* 3) *Aglais icbnusa*, 4) *Argynnis elisa*, 5) *Hipparchia neomiris*, 6) *Coenonympha Corinna*, 7) *Coenonympha pamphilus*, 8) *Spialia therapne*, 9) *Aricia agestis*, 10) *Aricia camera*, 11) *Philotes baton*, 12) *Pseudophilotes barbaggiae*, 13) *Hipparchia aristeus*, 14) *Pieris brassicae*, 15) *Pieris rapae*, 16) *Maniola jurtina*, 17) *Maniola nurag*, 18), 19) *Lycaeides corsicus*, 20) *Lycaeides idas*, 21) *Lysandra corion*, 22) *Lysandra coridon gennargentii*, 23) *Pieris daplidice*, 24) *Euchloe crameri*, 25) *Euchloe insularis*, 26) *Lasiommata tigelius*, 27) *Lasiommata megera* (da Tolman & Lewington 2008, Higgins & Riley 1970 e da foto dell'autore).

1996), relegandone così la presenza, nell'Arcipelago Toscano, esclusivamente a Capria e Montecristo che, come già ipotizzato, all'epoca della diffusione di *L. megera*, erano già definitivamente separate anche dalla porzione più orientale del blocco delle terre emerse.

Anche per *Spialia therapne* potrebbe essersi verificata un'analoga situazione. Nonostante la mancanza di notizie circa la presenza o meno di questo taxon nelle isole di Capria e Montecristo, è possibile ipotizzare che l'affine *Spialia sertorius*, la cui presenza è stata accertata all'isola d'Elba, e che con ogni probabilità si sarebbe diffusa contemporaneamente a *Lasiommata megera*, abbia rappresentato anch'esso un competitore vincente.

ULTERIORI CONSIDERAZIONI

Le specie *Aglais urticae*, *Argynnis adippe*/*Argynnis aglaja*, e *Hipparchia alcyone*, che sono diffuse attualmente nell'Italia peninsulare e nel resto d'Europa, morfologicamente affini rispettivamente ad *Aglais ichnusa*, *Argynnis elisa*, *Hipparchia neomiris*, taxa endemici del Sardo-Corso, avrebbero potuto diffondersi anche in quest'areale in conseguenza dell'assetto paleo-geografico verificatosi nel Tortoniano (**seconda fase**). La loro assenza in questo territorio è probabilmente da porre in relazione alle loro caratteristiche biologiche che ne vincolano la presenza ad ambienti posti, con il clima attuale, a quote non inferiori a 600-700 m., condizione che è ipotizzabile non si sia verificata durante il ripristino del collegamento terrestre con la regione ligure-provenzale, determinatosi appunto nel Tortoniano, anche in considerazione del clima di allora più caldo di quello attuale.

Lycaeides corsicus potrebbe aver popolato in origine tutto l'areale peritirrenico settentrionale. La riduzione del suo territorio di diffusione, consistente nella scomparsa dalla zona costiera della Toscana meridionale è difficilmente interpretabile come effetto indotto dalla comparsa di un *taxa* «antagonista». La specie morfologicamente più affine, e quindi eventuale possibile «antagonista» di *Lycaeides corsicus* (Fig. 13), potrebbe essere considerata *Lycaeides idas* (Fig. 13) (Verity, 1940-1953). Quest'ultima però possiede caratteristiche biologiche probabilmente più adatte ad un ambiente diverso da quello insulare.

Anche *Lycaeides idas* infatti, presente nel territorio della Toscana interna e nel resto della penisola italiana nonché ampiamente diffusa in Europa, non avrebbe probabilmente mai raggiunto il Sardo-Corso né alcuna isola dell'Arcipelago Toscano.

Anche nel caso di *Hipparchia neomiris* (Fig. 13) la riduzione del territorio di diffusione rispetto alla probabile diffusione originaria non è facilmente spiegabile. In questo caso, inoltre, tra i *taxa* attualmente presenti nella zona costiera della Toscana meridionale non ne è

ravvisabile alcuno affine ad esso, per cui la sua assenza in questo territorio rimane tuttora un aspetto indeterminato. La sorprendente assenza di *Hipparchia neomiris* da Montecristo e di *Lycaeides corsicus* da Capria e Montecristo potrebbe essere attribuita all'attuale carenza di dati relativi a queste due isole.

Coenonympha corinna (Fig. 13) non avrebbe subito invece alcuna riduzione dell'areale di diffusione originaria essendo tuttora presente nel Sardo-Corso, nell'Arcipelago Toscano e nella zona costiera della Toscana meridionale. In questo caso è probabile che la sua differenziazione rispetto alla specie affine *Coenonympha pamphilus*, presente attualmente nello stesso areale e giuntavi probabilmente nella **seconda fase**, abbia determinato un grado di specializzazione e differenziazione tali da escludere ogni possibilità di «antagonismo». L'assenza di *Coenonympha corinna* da Montecristo e da Gorgona è probabilmente da attribuire anch'essa a carenza di dati.

Per quanto riguarda la distribuzione di *Pseudophilotes barbaggiae* e *Lysandra coridon gennargentii*, attualmente presenti esclusivamente nel territorio sardo limitatamente al massiccio del Gennargentu (Fig. 13), è ipotizzabile che possa trattarsi del prodotto di una divergenza genetica che avrebbe interessato *Philotes baton* e *Lysandra coridon*, tuttora presenti in Corsica. Tale evento, che potrebbe essere stato indotto dalla separazione tra Corsica e Sardegna unitamente ad importanti variazioni climatiche, avrebbe prodotto questi due *taxa* che si sarebbero rifugiati in aree montane più consone alle loro caratteristiche biotrofiche.

CONCLUSIONI

In riferimento a quanto esposto nei precedenti capitoli è possibile ipotizzare che il popolamento dell'area peritirrenica settentrionale possa essersi realizzato nelle quattro fasi sopra ricordate determinate da assetti paleo-geografici e paleo-climatici diversi conseguenti l'evoluzione tettonica del bacino del Mediterraneo. I principali lineamenti sono sinteticamente riepilogati nella tabella 2.

È d'altra parte opportuno rilevare che per quanto riguarda le specie che abbiano una spiccata propensione alla migrazione appare più difficile stabilire una chiara correlazione tra l'assetto paleogeografico dell'area oggetto d'indagine e l'evento che avrebbe dato inizio al loro insediamento in un determinato territorio. Ciò potrebbe valere in particolare per quelle specie la cui vagilità è notoriamente elevata quali *Papilio machaon*, *Pieris rapae*, *Pieris edusa*, *Colias croceus*, *Caraxes jasio*, *Vanessa cardui*, *Lampides boeticus* (Verity, 1940-1953; Higgins, Riley, 1970; Tolman, Lewington, 2008).

È opportuno infine evidenziare che vi sono altri elementi importanti che contribuiscono ad accreditare l'attendibilità del modello proposto.

Tab. 2 - Riepilogo degli eventi bio-geografici che hanno interessato l'area peritirrenica settentrionale dall'Oligocene superiore al Pleistocene e dei taxa interessati.

Fase	età	intervallo Ma	eventi biogeografici	taxa coinvolti
1	Oligocene superiore (Chattiano) Miocene inferiore (Aquitano-Burdigaliano)	36-16,2	diffusione nella terra emersa ad est del blocco Sardo-Corso dei taxa già presenti nella parte meridionale del paleo-continente europeo, inizio della separazione della micro-placca Corso-Sarda ed inizio isolamento delle associazioni di taxa già presenti, estinzioni e/o differenziazioni favorite dall'isolamento e/o indotte da pressione selettiva connessa a variazioni di fattori ambientali	<i>Papilio hospiton</i> , <i>Aglais ichnusa</i> , <i>Argynnis elisa</i> , <i>Lasiommata tigellus</i> , <i>Hipparchia neomiris</i> , <i>Coenonympha corinna</i> , <i>Lycaeides corsicus</i> , <i>Spialia therapne</i>
2	Miocene medio (Langhiano-Serravalliano)	16,2-11	flussi migratori di taxa che dal paleo-continente europeo popolano la dorsale appenninica in graduale elevazione e si diffondono lungo le dorsali dell'area peritirrenica settentrionale	parte delle specie a larga diffusione fra le quali <i>Maniola jurtina</i> , <i>Papilio machaon</i> , <i>Pieris brassicae</i> , <i>P. rapae</i> , <i>Coenonympha pamphilus</i> , <i>Aricia agestis</i>
	Miocene superiore (Tortoniano - Messiniano p.p.)	11-5,6	flussi migratori di taxa che dal paleo-continente europeo popolano il Sardo-Corso attraverso il collegamento con l'area ligure-provenzale	<i>Papilio machaon</i> , <i>Maniola jurtina</i> , <i>Coenonympha pamphilus</i> , <i>Lysandra coridon</i> , <i>Aricia agestis</i> , <i>Pseudophilotes baton</i>
	Miocene superiore (Messiniano sup.)	5,6 - 5	flussi migratori tra il continente africano ed il blocco Sardo-Corso	<i>Euchloe crameri</i> , <i>Pieris daplidice</i> , <i>Aricia cramera</i> e <i>Hipparchia aristeus</i> che sono presenti attualmente nella regione mediterranea occ. del continente africano. Segregazione di gruppi di taxa che per lungo tempo costituiscono delle vere e proprie "colonie isolate", estinzioni e/o differenziazioni favorite dall'isolamento e/o indotte da pressione selettiva connessa a variazioni di fattori ambientali
3	Pliocene inferiore	5 - 3,5	il territorio toscano si riduce alla dorsale appenninica e a una serie di "isole" costituite da aree rilevate poste prevalentemente a ovest della dorsale stessa	
	Pliocene superiore	3,5 - 2,6	generale emersione della Toscana	
4	Pleistocene	2,6 - 0,01	insediamento nel territorio della penisola di nuovi taxa con caratteristiche criofili; nello stesso tempo, nelle aree più meridionali ed in quelle poste a quote inferiori, potrebbe aver avuto luogo la diffusione dei taxa di clima più fresco già insediati nella zona alpina e pre-alpina che potrebbero aver raggiunto l'Elba, Pianosa, Giannutri, Gorgona(?) e Giglio(?)	<i>Pieris manii</i> , <i>P. edusa</i> , <i>Euchloe ausonia</i> , <i>Melitaea cinxia</i> , <i>M. didyma</i> , <i>M. athalia</i> , <i>Hipparchia staltinus</i> , <i>H. semele</i> , <i>Lasiommata megera</i> , <i>Plebicula escheri</i> , <i>Lysandra bellargus</i> , <i>Nordmannia ilicis</i> , <i>Carcharodus flocciferus</i> , <i>Thymelicus acteon</i>

Particolarmente significativo è il caso di *Coenonympha corinna*. Per questo taxon è stata chiaramente determinata nell'area oggetto di studio l'esistenza di tre gruppi di individui che popolano rispettivamente l'areale Sardo-Corso, l'isola di Capraia (Montecristo ?), l'isola d'Elba unitamente all'area costiera della Toscana meridionale, i quali si differenziano per la diversità ben evidente e costante di alcune caratteristiche morfologiche. Ciò ha permesso di ripartire *Coenonympha corinna* nelle tre sottospecie distinte *corinna*, *trettaui* ed *elbana* (Jutzeler D. *et al.*, 1996). L'esistenza di questi tre gruppi chiaramente definiti e distinti può essere verosimilmente interpretata come l'effetto del prolungato isolamento biologico a cui gli individui di questa specie sarebbero stati costretti come conseguenza delle vicende paleogeografiche già descritte.

Ad avvalorare tale osservazione concorre quanto sostenuto da Sbordoni *et al.* (2005), come riportato precedentemente, che pur riferendosi a *taxa* appartenenti all'ortotterofauna cavernicola hanno elaborato un albero filogenetico che prevede l'esistenza di un nodo (indicato in Fig. 3 dalla freccia con tratto e punto) che separa i *taxa* che popolano le isole dell'Arcipelago da quelli che popolano la Toscana meridionale; tale nodo potrebbe coincidere temporalmente con l'inizio della frammentazione della terra emersa posta ad est del Bacino Corso, ovvero con l'inizio della formazione dell'Arcipelago Toscano, evento che si sarebbe verificato a partire dal Messiniano inferiore (Miocene sup.).

Se, come previsto dal modello così detto «attualistico» (Cini, Dapporto, 2006; Dapporto, Cini, 2007) già ricordato, il popolamento e la diffusione dei *taxa* nell'areale peritirrenico settentrionale fossero essenzialmente legati alle capacità migratorie degli stessi, caratteristiche che consentirebbero loro il superamento di ostacoli naturali, quali bracci di mare che separano le isole dell'arcipelago tra loro e dalla penisola, anche in virtù di condizioni climatiche favorevoli (correnti d'aria

stagionali, etc.), il loro isolamento genetico si sarebbe potuto difficilmente determinare e ciò avrebbe favorito una loro sostanziale uniformità biologica, in contrasto quindi con quanto è stato osservato.

Va infine rilevato che, prescindendo dalla collocazione temporale degli eventi che possiamo ritenere incerta in quanto legata alla calibrazione del così detto «orologio molecolare», il modello qui elaborato appare sostanzialmente in buon accordo con quanto sostenuto dai diversi autori nei lavori che trattano della distribuzione e della presenza nello stesso ambito territoriale di *taxa* endemici pur appartenenti ad altri ordini, di cui si è fatto cenno. Ciò costituisce pertanto un'ulteriore conferma della possibile validità del modello proposto.

È auspicabile che, in un futuro prossimo, attraverso studi e ricerche di filogeografia possano essere svolte indagini bio-molecolari mirate su *taxa* che popolano l'area peritirrenica settentrionale e che possano fornire elementi significativi circa la posizione filogenetica di specie simili particolarmente indicative, come ad esempio *Lycaeides corsicus*-*Lycaeides idas*, *Maniola nurag*-*Maniola jurtina*, *Lasiommata tigellus*-*Lasiommata megera*, *Aglais ichnusa*-*Aglais urticae* ed altre non meno interessanti. Ciò potrebbe avvalorare (o smentire) le ipotesi avanzate nel presente lavoro circa la differenziazione di *taxa*, spinta fino al livello specifico, indotta da un prolungato isolamento e adattamento a condizioni climatico-ambientali diverse legate ad importanti eventi paleogeografici.

Ciò potrebbe inoltre fornire un importante contributo per la comprensione delle vicende che hanno determinato l'assetto attuale del biota di quest'area.

Una migliore conoscenza, infine, della effettiva attuale distribuzione delle diverse specie nell'Arcipelago Toscano rimane comunque un obiettivo prioritario da perseguire.

L'eventuale rinvenimento di tessere ancora mancanti potrebbe costituire la chiave per una lettura più chiara ed esauriente di questo complicato puzzle.

RINGRAZIAMENTI

Desidero esprimere un sentito ringraziamento al Prof. Enrico Pandeli dell'Università di Firenze, Dipartimento Scienze della Terra, per le osservazioni ed i suggerimenti fornitimi relativi alla complessa evoluzione tettonica dell'area mediterranea, elementi che si sono rivelati fondamentali per la realizzazione di questo lavoro. Esprimo inoltre la mia gratitudine al caro amico Paolo Maria Casini con cui ho costantemente e proficuamente discusso tutti gli aspetti connessi all'elaborazione del modello qui proposto.

BIBLIOGRAFIA

- ALLEGRUCCI G., TODISCO V., SBORDONI V., 2005. Molecular phylogeny of Dolichopoda cave crickets (Orthoptera, Rhaphidophoridae): A scenario suggested by mitochondrial DNA. *Molec. Phylogen.Evol.*, 37: 153-164.
- BALLETTO E., BONELLI S., CASSULO L., 2005. Checklist e distribuzione della fauna italiana. 10000 specie terrestri e delle acque interne. *Mem. Mus. Civ. St. Nat. Verona*, 2^a serie, Sez. Scienze della vita, 16.
- BACETTI B., 1974. *Notulae orthopterologicae. Il popolamento dell'Arcipelago Toscano*. In: Il popolamento animale e vegetale dell'Arcipelago Toscano. Atti del XX Congresso della Società Italiana di Biogeografia, Vol. V.
- BARTOLE R., TORELLI L., MATTEI G., PEIS D., BRANCOLINI G., 1991. Aspetto stratigrafico-strutturale del Tirreno Settentrionale: stato dell'arte. *Studi Geologici Camerti*, Vol. spec.: 115-140.
- BERNINI F., 1974. *La famiglia Oribatelidae nell'Arcipelago Toscano*. In: Il popolamento animale e vegetale dell'Arcipelago Toscano. Atti del XX Congresso della Società Italiana di Biogeografia, Vol. V.
- BERTACCHI A., HUGOT L., KUGLER P.C., LOMBARDI T., MANNOCCI M., MONALI M., SPINELLI P., SPINOSI P., TOMEI P.E., 2005. *Territorio livornese e Corsica orientale: Alcuni esempi di specie vegetali transfrontaliere*. ETS, Pisa.
- BIERMANN H., EITSCHBERGER U., 1996. Bemerkungen zu *Lasiommata megera* (Linnaeus, 1767) und *Lasiommata paramegera* (Hubner, 1824). *Atalanta*, 27 (1-2): 253-319.
- BIERMANN H., 2003. Tabellarische Übersicht über die Tagfalter der tyrrhenischen Inseln und des angrenzenden Festlands (1. Nachtrag) (Lepidoptera, Hesperioidea, Papilionoidea). *Atalanta*, 34(3/4): 411-419.
- BOCCALETTI M., COLI M., DECANDIA F.A., GIANNINI E., LAZZAROTTO A., 1980. Evoluzione dell'Appennino Settentrionale secondo un nuovo modello strutturale. *Mem Soc. Geol. It.*, 21: 359-373.
- BORTOLOTTI V., PRINCIPI G., TREVES B., 2001. *Ophiolites, Ligurides and the tectonic evolution from spreading to convergence on a Mesozoic Western Tethys segment*. In: Martini P., Vai G.B. (a cura di). Anatomy of an orogen: The Apennines and adjacent Mediterranean basins. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht.
- BORDONI A., 2004. *Vulda* (Typhloides) holdhausi Bernhauer, 1908, endemita toscano. *Onychium*, 1: 14-17.
- BOSSIO A., CORNAMUSINI G., FERRANDINI J., FERRANDINI M., FORESI L.M., MAZZANTI R., MAZZEI R., SALVATORINI G., SANDRELLI F., 2000. *Dinamica dal Neogene al Quaternario della Corsica orientale e della Toscana*. Progetto Interreg.II Corsica-Toscana, ricerca, 4.29. Ed. ETS, Pisa.
- BOSSIO A., COSTANTINI A., LAZZAROTTO A., LIOTTA D., MAZZANTI R., MAZZEI R., SALVATORINI G., SANDRELLI F., 1993. Rassegna delle conoscenze sulla stratigrafia del Neautoctono Toscano. *Mem. Soc. Geol. It.*, 49, 17-98.
- BRANDANO M., JADOUL F., TOMASSETTI L., BERRA F., LANFRANCHI A., PETRIZZO M.R., 2008. *Stratigraphic architecture of the Bonifacio Basin (South Corsica, Early-Middle Miocene)*. Geosed, Bari 23-27/9/08 - Abstracts.
- BURCHI A., 1998-1999. *Indagine molecolare su alcune popolazioni di Stenasellus racovitzai mediante marcatori R.A.P.D.* Tesi di laurea 1998-99, Università degli studi di Firenze.
- CACCONE A., MILINKOVITCK M.C., SBORDONI V., POWELL J.R., 1997. Mitochondrial DNA rates and biogeography in European Newts (genus *Euproctus*). *Syst. Biol.*, 46: 126-144.
- CARMIGNANI L., DECANDIA F.A., DISPERATI L., FANTOZZI P.L., LAZZAROTTO A., LIOTTA D., OGGIANO G., 1995. Relationships between the tertiary structural evolution of the Sardinia-Corsica-Provencal Domain and the Northern Apennines. *Terra Nova*, 7: 128-137.
- CASTELLARIN A., CANTELLI L., FESCE A.M., MERCIER J.L., PICOTTI V., PINI G.A., PROSSER G., SELLI L., 1992. Alpine compressional tectonics in the Southern Alps. Relationship with the N-Apennines. *Annales Tectonicae*, 6(1): 62-94.
- CINI A., DAPPORTO L., 2006. *A piedi o in volo? Influenza di geografia attuale e paleogeografia sulla diversità delle farfalle dell'arcipelago toscano*. Relazioni del 1° Congresso Regionale di Scienze Naturali «Codice Armonico». ETS, Pisa.
- CITA M.B., CORSELLI C., 1993. Messiniano: vent'anni dopo. *Mem. Soc. Geol. It.*, 49: 145-164.
- CLAUZON G., SUC J.P., 1996. La crise de salinité messinienne, une histoire fabuleuse. *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.*, 85 (1-2): 9-23.
- COLI M., PANDELI E., 1997. *The ophiolitic unit of Fetovaia-Pomonte and Punta Nera zone (western M.Capanne thermo-metamorphic aureole). The Elba island: A key puzzle linking the Corso-Sardinian massif and Adria*. Meeting EL.I.C.A.97, 1997. Dipartimento di Scienze della Terra, Università di Firenze.
- CORNAMUSINI G., LAZZAROTTO A., MERLINI S., PASCUCCI V., 2002. Eocene-Miocene evolution of the north Tyrrhenian Sea. *Boll. Soc. Geol. It.*, Volume speciale n° 1: 769-787.
- DALLAI A., 1974. *Ricerche su collemboli. Le piccole isole dell'Arcipelago Toscano*. In: Il popolamento animale e vegetale dell'Arcipelago Toscano, Atti del XX Congresso della Società Italiana di Biogeografia, 1974, Vol. V.
- DAPPORTO L., CINI A., 2007. Faunal patterns in Tuscan archipelago butterflies: The dominant influence is recent geography not paleogeography. *Eur. J. Entomol.*, 104: 497-503.
- DERCOURT J., GAETANI M., VRIELYNCK B., BARRIAR E., BIJU-DUVAL B., BRUNET M.F., CADET J.P., CRASQUIN S., SANDULESCU M. (a cura di), 2000. *Atlas of Peri-Tethys Paleogeographical maps. 24 maps and explanatory notes*. CCGM/CGMW, Paris.
- FANUCCI F., NICOLICH R., 1984. Il Mar Ligure: nuove acquisizioni sulla natura, genesi ed evoluzione di un «bacino marginale». *Mem. Soc. Geol. It.*, 27, 97-110.
- FERRANDINI J., GATTACCECA J., FERRANDINI M., DEINI A., JANIN M.C., 2003. Chronostratigraphy and paleomagnetism of Oligo-Me deposits of Corsica (France): geodynamic implications for the liguro-provencal basin spreading. *Bull. Soc. Geol. France*, 174(4): 357-371.
- GASPERI G., 1995. *Geologia Regionale*. Pitagora editrice, Bologna.
- GIUSTI F., 1974. *I molluschi terrestri, salmastri e di acqua dolce dell'Elba, Giannutri e scogli minori dell'Arcipelago Toscano*. In: Il popolamento animale e vegetale dell'Arcipelago Toscano, Atti del XX Congresso della Società Italiana di Biogeografia, Vol. V.
- GRAUER D., MARTIN W., 2004. Reading the entrails of chickens: molecular timescales of evolution and the illusion of precision. *Trends Genet.* 20(2): 80-86.

- GRILL A., SHTICKZELLE N., CLEARY D.F.R., NEVE G., MENKEN S.B.J., 2006. Ecological differentiation between the Sardinian endemic *Maniola nurag* and the pan-European *M. jurtina*. *Biol. J. Linn. Soc.*, 89: 561-574.
- HIGGINS L.G., RILEY N.D., 1970. *A field guide to the butterflies of Britain and Europe*. Collins, London.
- JOLIVET L., FACCENNA C., GOFFE' B., MATTEI M., ROSSETTI F., BRUNET C., STORTI F., FUNICIELLO R., CADET J.P., D'AGOSTINO N., PARRA T., 1998. Midcrustal shear zones in postorogenic extension: Example from the northern Tyrrhenian Sea. *J. Geophys. Res.*, 103(B6): 12123-12160.
- JUTZELER D., BIERMANN H., DE BROS E., 1996. Elevage de *Coenonympha corinna elbana* (Staudinger, 1901) du Monte Argentario (Toscana, Italie) avec explication géologique de l'aire de répartition du complexe *corinna* (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). *Linneana Belgica*, 15(8): 332-347.
- JUTZELER D., LEIGHEB G., DE BROS E., 1997a. Ecologie et élevage de *Fabriciana elisa* (Godart, 1823), endémique de Sardaigne et de Corse. (Lepidoptera: Nymphalidae). *Linneana Belgica*, 16: 63-69.
- JUTZELER D., LEIGHEB G., DE BROS E., 1997b. Ecologie, élevage et distribution du Myrtil de Sardaigne *Maniola nurag* (Ghiliani, 1852) (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). *Linneana Belgica*, 16: 143-149.
- JUTZELER D., 1998. *Lasiommata pamegera* (Hubner, 1824) des Iles Tyrréniennes: une «bonne espèce». (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). *Linneana Belgica*, 16: 267-276.
- KRIJGSMANN W., HILGEN F.G., RAFFI I., SIERRA F.J., WILSON D.S., 1999. Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature*, 400: 652-655.
- MARCHI A., ADDIS G., EXPOSITO HERMOSA V., CRNJAR R., 1996. Genetic divergence and evolution of *Polyommatus coridon narganti* (Lepidoptera: Lycaenidae) in Sardinia. *Heredity*, 77: 16-22.
- MARTINI I.P., SAGRI M., 1993. Tectono-sedimentary characteristic of Late Miocene-Quaternary extensional basins of the Northern Apennines. *Earth Sci. Rev.*, 34: 197-233.
- MARTINSEN L., VENANZETTI F., BACHMANN L., 2009. Phylogeography and mitochondrial DNA divergence in *Dolichopoda* cave crickets (Orthoptera, Rhahidophoridae). *Heredity*, 146: 33-45.
- NAZARI V., ZAKHAROV E.V., SPERLING F.A.H., 2007. Phylogeny, historical biogeography and taxonomic ranking of *Parnassiinae* (Lepidoptera Papilionidae) based on morphology and seven genes. *Mol. Phylogen. Evol.*, 42: 131-156.
- PANDELI E., CORTI S., FRANCESCHELLI M., PECCHIONI E., 2001a. The varicoloured slates of the Grassera unit (Central-Eastern Elba, Tuscany): Petrographical-mineralogical data and comparisons with other tuscan and ligurian-piedmontese units. *Ofioliti*, 26(2a): 192-206.
- PANDELI E., PUXEDDU M., RUGGIERI G., 2001b. The metasiliciclastic-carbonate sequence of the Acquadolce unit (Eastern Elba island): New petrographic data and paleogeographic interpretation. *Ofioliti*, 26(2a): 207-218.
- PASCUCCI V., FONTANESI G., MERLINI S., MARTINI P., 1984. Neogene Tuscan Shelf-Western Tuscany extension evidences of the early post-compressional deposits (Tyrrhenian Sea-Notern Apennines, Italy). *Ofioliti*, 26(2a): 187-196.
- REHAULT J.P., MASCLE J., BOILLOT G., 1984. Evolution géodynamique de la Méditerranée depuis l'Oligocène. *Mem. Soc. Geol. It.*, 27: 85-96.
- RHYMER J., SIMBERLOFF D., 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 27: 83-109.
- ROHLING E.J., FENTON M., JORISSEN F.J., BERTRAND P., GANSENN G., CAULET J.P., 1998. Magnitudes of sea-level lowstands in the past 500 000 years. *Nature*, 394: 162-165.
- ROOK L., GALLAI G., TORRE D., 2006. Lands and endemic mammals in the Late Miocene of Italy: Constraints for paleogeographic outlines of Tyrrhenian area. *Palaeogeog., Palaeoclim., Palaeoecol.*, 238: 263-269.
- ROSSETTI F., FACCENNA C., JOLIVET L., FUNICIELLO R., GOFFE' B., TECCE F., BRUNET C., MONIE' P., VIDAL O., 2001. Structural signature and exhumation P-T path of the Gorgona blueschist sequence (Tuscan Archipelago, Italy). *Ofioliti*, 26(2a): 175-186.
- SBORDONI V., ALLEGRUCCI G., TODISCO V., 2004. Il genere *Dolichopoda* in Sardegna: filogenesi molecolare e ipotesi sulla evoluzione del popolamento. *Studi Trent. Sci. Nat., Acta Biol.*, 81: 103-111.
- SERRI G., INNOCENTI F., MANETTI P., TONARINI S., FERRARA G., 1991. Il magmatismo neogenico-quaternario dell'area toscano-laziale-umbra: implicazioni sui modelli di evoluzione geodinamica dell'Appennino Settentrionale. *Studi Geol. Camerti*, Vol-Spec. 1: 429-463.
- SIMON Y.W., LARSON G., 2006. Molecular clocks: when times are a-changin'. *Trends Genet.*, 22(2): 79-83.
- SPERLING F.A.H., 1993. Mitochondrial DNA phylogeny of the *Papilio machaon* species group (Lepidoptera: Papilionidae). *Mem. Entomol. Soc. Canada*, 165: 233-242.
- STEININGER F.F., RÖGEL F., 1984. *Paleogeography and palinspastic reconstruction of the Neogene of the Mediterranean and Paratethys*. In: Dixon J.E., Robertson (a cura di), *The Geological evolution of the eastern Mediterranean*. 659-668. The Geological Society, London.
- STRUMIA F., SCARAMOZZINO P., 2002. Origine degli Imenotteri delle isole dell'Arcipelago Toscano in relazione alle faune della Corsica e della Toscana. *Frustrula Entomol.*, n.s. XXV (XXXVIII): 148-164.
- TOLMAN T., LEWINGTON R., 2008. *The most complete Guide to the Butterflies of Britain and Europe*. Harper Collins Publisher, London.
- VAN ANDEL T.H., TZEDAKIS P.C., 1996. Paleolithic landscapes of Europe and environs, 150000-250000 years ago: an overview. *Quaternary Sci. Rev.*, 15: 481-500.
- VERITY R., 1940-1953. *Le farfalle diurne d'Italia*. Ed. Marzocco, (1940-1953) Firenze.
- ZAKHAROV E.V., CATERINO M.S., SPERLING F.A., 2004. Molecular phylogeny, historical biogeography, and divergence time estimates for swallowtail butterflies of the genus *Papilio* (Lepidoptera: Papilionidae). *Syst. Biol.*, 53: 193-215.

(ms. pres. il 27 settembre 2013; ult. bozze il 15 maggio 2014)