

Biogeografia di *Picea abies* e di imenotteri sinfiti defoliatori nell'arco alpino meridionale

ANDREA BATTISTI, ALBERTA BOATO, LUIGI MASUTTI
*Istituto di Entomologia agraria, Università di Padova
Agripolis - 35020 Legnaro (PD)*

Key words: Biogeography, *Picea abies*, Phytophagous sawflies, Quaternary refugia, Glaciations.

SUMMARY

The biogeography of Norway spruce (*Picea abies* Karsten) and the associated species of sawflies (Hymenoptera: Diprionidae, Pamphiliidae, Tenthredinidae) in the context of European Quaternary climatic events is considered, with a particular attention to the southern Alps. Although the spruce had expanded through Europe since the end of Tertiary, its distribution was severely affected by repeated isolations on refugia during glacial and interglacial events. Phytophagous sawflies of three groups seem to react in a different way to this situation. The ancient diprionids (five species, of which three living in the Alps) apparently do not show any important differentiation, being mostly linked to cold, North-European environments. Within the widespread, eurosibirc web-spinning sawflies of the genus *Cephalcia* (Pamphiliidae) (eight species, six present in the Alps) the glacial refugia could be important in enhancing differentiation in a group prone to chromosomal speciation. This fact is evident at least for two group-species with a high capability to adapt to a wide range of climatic conditions (*C. arvensis* and *C. fallenii*). The group of nematine sawflies (Tenthredinidae) is characterized by the highest number of species (nineteen, of which sixteen present in the Alps), distributed mainly in Europe. They display the highest trophic specialization among spruce sawflies, exploiting mostly current-year needles. Both the geographic distribution and the ecological requirements may be considered the result of a recent adaptive radiation, occurred probably during the Quaternary expansion of the spruce in Europe.

INTRODUZIONE

Gli insetti defoliatori forestali dimostrano spesso una netta specializzazione o almeno una spiccata preferenza nei riguardi di una particolare pianta ospite, venendo comunemente identificati come specie monofaghe (Strong et al., 1984). Questa relazione condiziona ovviamente la distribuzione dei fitofagi e ne influenza anche, in misura più o meno marcata, i processi evolutivi (Futuyma, 1983). Nel caso di piante forestali caratterizzate da lunghi tempi di sviluppo e vaste aree di diffusione i rapporti ospite-fitofago godono generalmente di una relativa stabilità, in quanto la risorsa alimentare risulta disponibile in modo continuo (Masutti, 1992); essi possono venire alterati solo da perturbazioni di durata e portata notevoli, quali le grandi modificazioni climatiche decorrenti in periodi di migliaia di anni.

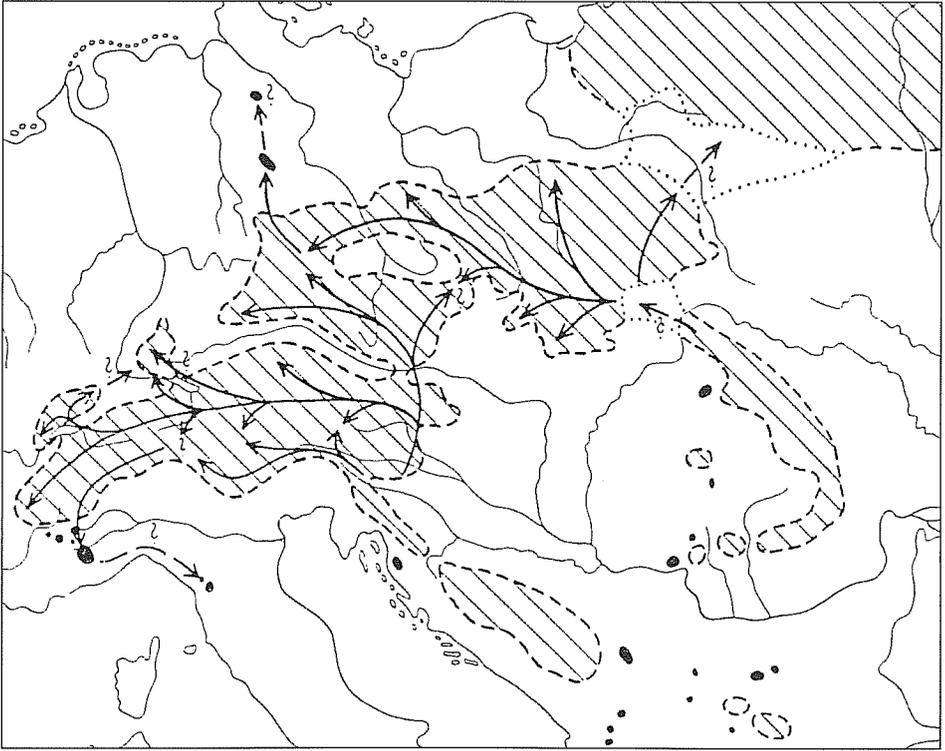


Fig. 1 - Area di diffusione naturale di *Picea abies* nel Postglaciale e vie di ricolonizzazione secondo Schmidt-Vogt (1977, modificato).

La monofagia lega quindi indissolubilmente i fitofagi alle vicende della pianta ospite; tuttavia il rapido ritmo riproduttivo, associato alle risorse di locomozione di tali consumatori consente loro di adattarsi con adeguata prontezza ai cambiamenti intervenuti nei rispettivi ospiti vegetali, anche andando incontro a impegnativi differenziamenti. Ciò viene frequentemente confermato dal fatto che più specie congeneri o strettamente imparentate possano vivere a carico di una determinata pianta nutrice.

Risulta pertanto interessante chiedersi se e come le vicissitudini di singole entità botaniche possano influire sull'evoluzione dei vari taxa di fitofagi a esse associati in via obbligatoria o privilegiata. Col presente lavoro si è indagato in tale direzione, considerando *Picea abies* Karsten, specie forestale di maggiore importanza sulle Alpi e in Europa (Schmidt-Vogt, 1977), e gli imenotteri sinfiti defolianti, nel quadro del Quaternario europeo. I sinfiti sono un gruppo di origine antica, rappresentato da una decina di migliaia di specie non sociali, viventi di preferenza in regioni temperato-fredde (Gauld e Bolton, 1988; Schedl, 1991; Smith, 1993); nel contingente dei defolianti di *P. abies* sono rappresentati da

tre gruppi ben distinti sul piano morfologico, biologico e di antichità di origine: diprionidi, panfiliidi e tentredinidi nematini (Beneš e Křístek, 1979).

LA COLONIZZAZIONE DELL'EUROPA DA PARTE DI *PICEA ABIES*

La colonizzazione dell'Europa da parte di *P. abies* sembra essere avvenuta verso la fine del Terziario a partire dalla presunta area di origine del gruppo, individuabile nell'attuale Cina nord-orientale (Manciuria) (Schmidt-Vogt, 1977). Esistono parecchie testimonianze fossili della presenza della conifera nel Pliocene, di cui una interessa l'Appennino settentrionale (Castell'Arquato, Piacenza, Schmidt-Vogt, 1977). L'espansione sembra essere avvenuta in occasione di un forte raffreddamento del clima, causa dell'estinzione o della fortissima riduzione di specie di *Picea* preesistenti (gruppo *omorika* Pančič, di cui un relitto permane nei Balcani, e *orientalis* Link nel Caucaso occidentale) (Vidakovič 1991). Nei primi interglaciali le condizioni non sembrano essere state favorevoli a *P. abies*, mentre a partire dall'Interglaciale Riss-Würm essa diventò relativamente frequente nell'Europa settentrionale e sulle Alpi. Sicuramente durante la glaciazione würmiana vi furono diverse aree di rifugio ai bordi della catena alpina, soprattutto a est e sull'Appennino settentrionale (Fig. 1). In Europa settentrionale vi furono altri rifugi, dai quali si avviò, tra l'altro, un'espansione verso l'area tipica di *Picea obovata* (Ledebour), differenziatasi nel frattempo, formando un'ampia zona di introggressione (Bobrov, 1944 e 1972, in Schmidt-Vogt, 1977).

Secondo una convinzione largamente diffusa, l'arco alpino sarebbe stato ricolonizzato soprattutto da contingenti accantonati in rifugi delle Alpi Dinariche (Schmidt-Vogt, 1977); non va però trascurato il fatto che *P. abies* è presente in depositi dell'ultimo Interglaciale e del Würm antico delle Prealpi Venete (Paganelli 1984). Da qui essa potrebbe essere semplicemente risalita ai più alti rilievi interni. L'attuale presenza di una stazione di *P. abies* sull'Appennino settentrionale (Alpe Tre Potenze, Appennino toscano-emiliano) rimane invece di difficile interpretazione, in quanto si potrebbe trattare sia di un relitto pliocenico sia di un punto estremo della colonizzazione postglaciale (Chiarugi, 1936). In Europa centrale, il ripopolamento sembra essere avvenuto sia da sud-est sia dai rifugi carpatici, attraverso la piccola disgiunzione in Moravia; non è chiaro se questa ondata si sia spinta oltre la grande disgiunzione tra Polonia e Bielorussia, arrivando a contatto con *Picea obovata* (Schmidt-Vogt, 1977).

È noto che la colonizzazione postglaciale raggiunse il massimo nel periodo Atlantico e si può considerare che da allora non siano intervenuti notevoli cambiamenti dell'areale di indigenato. In tempi recenti *P. abies* è stata diffusa artificialmente ovunque, soprattutto per motivi economico-selvicolturali. Le pecce autoctone mantengono in ogni caso caratteristiche profondamente diverse da quelle di origine artificiale. Anche se coltivati, i boschi naturali permangono

alquanto eterogenei per età e struttura e conservano una maggiore stabilità ecologica, mentre i boschi artificiali, omogenei e costituiti spesso in ambienti climaticamente inadatti, sono teatro di abnormi incrementi demografici di insetti fitofagi, tra cui anche gli imenotteri sinfiti defoliatori.

EVOLUZIONE E DIFFERENZIAMENTO DEGLI IMENOTTERI SINFITI DEFOLIATORI

Tutti i sinfiti defoliatori di *P. abies* condividono un ciclo biologico simile: dalle prepupe svernanti si originano degli adulti, discreti volatori, che depongono le uova inserendole parzialmente o completamente nell'ago. Le larve, solitarie o gregarie, si possono nutrire di aghi di diversa età e completano lo sviluppo entro l'estate. Tale ciclo è regolato soprattutto dall'andamento climatico stagionale, che consente una, raramente due generazioni nell'arco di un anno (Pschorn-Walcher, 1982). La pianta diventa un fattore importante nella regolazione del ciclo solo per le specie altamente specializzate nello sfruttamento di risorse effimere, quali i germogli in fase di sviluppo (Schedl, 1991). Il fenomeno della diapausa prolungata nello stadio di prepupa, che conduce a una comparsa degli adulti distribuita su più anni, è comune in molte specie. Per quanto finora è noto, esso sembra dipendere sia dal fotoperiodo sia dalla temperatura (Knerer, 1993).

DIPRIONIDI

Questa famiglia comprende esclusivamente specie associate a conifere, per la maggior parte pini, in tutto l'emisfero settentrionale (Smith, 1993). Su *P. abies* sono presenti in Europa cinque specie (Tab. I), di cui due nordiche, rare e sconosciute nella loro biologia (Viitasaari e Varama, 1987), e tre diffuse ovunque. Queste ultime presentano un'elevata capacità riproduttiva, sostenuta dalla possibilità di svolgere due generazioni all'anno, ma contrastata da un'alta efficacia dei fattori biotici di contenimento (esemplare il caso di *G. hercyniae*, introdotta accidentalmente in Canada e in seguito controllata mediante l'introduzione di un virus specifico) (Coulson e Witter, 1984). Le larve si nutrono di aghi non emes-

Tab. I - Diprionidi viventi a carico di *Picea abies* in Europa (da Beneš e Křístek, 1979). Le specie rinvenute sull'arco alpino meridionale sono indicate con un asterisco nella colonna 'Distribuzione' (Masutti e Covassi, 1978; Masutti e Pesarini, 1995).

Specie	Distribuzione	Specializzazione alimentare	Diapausa prolungata
<i>Gilpinia abieticola</i> (Dalla Torre)	eurosibirica*	assente	frequente
<i>Gilpinia hercyniae</i> (Hartig)	eurosibirica*	assente	frequente
<i>Gilpinia polytoma</i> (Hartig)	eurosibirica*	assente	frequente
<i>Gilpinia fennica</i> (Forsius)	N-europea (rara)	-	-
<i>Microdiprion fuscipennis</i> (Forsius)	N-europea (rara)	-	-

si nell'anno in corso, ma di produzione risalente fino a 12 anni addietro e dimostrano quindi una scarsa specializzazione alimentare.

Tali caratteristiche geonemiche ed ecologiche inducono a presumere che il differenziamento specifico sia relativamente antico, terziario o comunque precedente all'espansione di *P. abies* in Europa. Gli eventi glaciali non dovrebbero aver inciso profondamente sull'assetto del gruppo, in quanto si tratta per lo più di specie nordiche microterme, la cui distribuzione sembra essere limitata più dal clima che dalla pianta ospite. Essi potrebbero quindi non aver occupato tutti gli accantonamenti glaciali, specialmente quelli meridionali.

ANFILIIDI

La famiglia comprende specie distribuite in tutto l'emisfero settentrionale e legate nel complesso ad ambienti temperati, dove esse vivono su varie piante arboree ed erbacee (Smith, 1993). Un consistente gruppo di specie vive su pinacee, soprattutto *Picea* e *Pinus*, a carico delle quali possono notoriamente causare gravi infestazioni. A differenza degli altri sinfiti, le larve possono tessere strutture protettive di seta, che a volte ospitano parecchi individui, così configurando caratteristici esempi di gregarismo (Eidt, 1969).

In Europa otto specie, appartenenti al genere *Cephalcia* Panzer, vivono a carico di *P. abies*, delle quali due hanno distribuzione settentrionale e sei sono presenti anche sulle Alpi Italiane (Tab. II). Tali specie adottano una strategia riproduttiva del tutto opposta a quella dei diprionidi, basata su una fecondità ridotta e su una raffinata forma di difesa della prole. Infatti la femmina protegge le uova con un secreto viscoso e, in alcuni casi, può vigilarle fino alla schiusa (Battisti et al., 1994). Contrariamente al caso dei diprionidi, i fattori biotici di regolazione non paiono essere decisivi nel contenimento delle popolazioni.

Manca una vera e propria specializzazione alimentare, in quanto tutte le specie si nutrono soprattutto di aghi vecchi. C'è tuttavia nelle *Cephalcia* una spiccata tendenza nel preferire determinati alberi, soprattutto quelli sottoposti a stress

Tab. II - Panfilidi del genere *Cephalcia* Panzer viventi a carico di *Picea abies* in Europa (da Beneš e Křístek, 1979). Le specie rinvenute sull'arco alpino meridionale sono indicate con un asterisco nella colonna 'Distribuzione' (Masutti e Covassi, 1978; Battisti et al., 1994; Masutti e Pesarini, 1995).

Specie	Distribuzione	Specializz. alimentare	Epoca di sfarfallam.	Diapausa prolungata
<i>C. abietis</i> (Linnaeus)	eurosiberica*	assente	tardiva	molto frequente
<i>C. alashanica</i> Gussakovskij	eurosiberica*	assente	tardiva	molto frequente
<i>C. arvensis</i> Panzer	eurosiberica*	assente	precoce	poco frequente
<i>C. erythrogaster</i> (Hartig)	N eurosiberica	assente	precoce	-
<i>C. fallenii</i> (Dalman)	eurosiberica*	assente	precoce	poco frequente
<i>C. fulva</i> Battisti e Zanocco	eurosiberica*	assente	tardiva	molto frequente
<i>C. masuttii</i> Battisti e Boato	eurosiberica*	assente	intermedia	molto frequente
<i>C. pallidula</i> (Gussakovski)	N eurosiberica	assente	intermedia	-

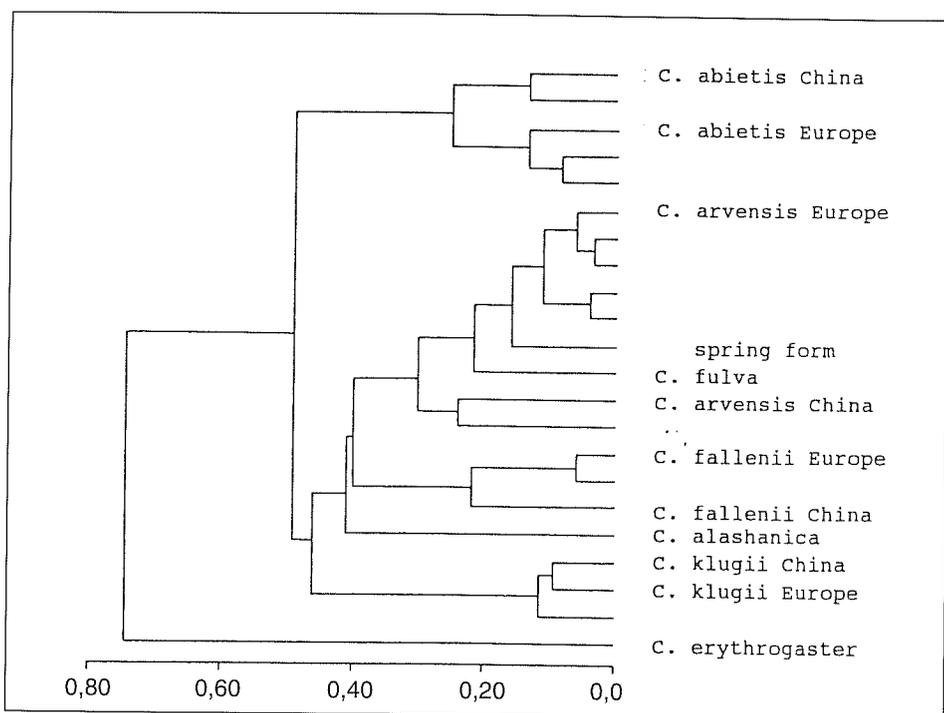


Fig. 2 - Distanze genetiche tra specie e popolazioni di *Cephalcia* viventi a carico di *Picea abies* in Europa e in Cina nord-orientale (da Boato e Battisti, 1996, modificato).

di vario tipo o collocati ai margini del bosco (Rodighiero, ined.). Questo fenomeno sembra essere comune, tanto che su singoli individui arborei si possono trovare assieme fino a sei specie. Le principali differenze nel ciclo biologico sono messe in evidenza dalla fenologia, in particolare per quanto riguarda l'epoca di sfarfallamento; le specie di comparsa tardiva mostrano una maggiore tendenza a subire una diapausa prolungata, che si può spingere fino a cinque anni.

Anche in questo gruppo, caratterizzato da un'amplissima diffusione eurosiberica, sembra probabile un differenziamento antico, risalente al Terziario e comunque precedente all'espansione di *P. abies* in Europa. In tutte le specie le popolazioni asiatiche sono geneticamente lontane da quelle europee, pur dimostrando una sostanziale identità morfologica e biologica (Fig. 2). Le elevate distanze genetiche rilevate tra popolazioni verosimilmente conspecifiche dell'Estremo Oriente e dell'Europa potrebbero rappresentare anche un adattamento alle condizioni locali, incluso il differenziamento tra le piante ospiti orientali (*Picea koraiensis* Nakai e *P. jezoensis* Carrière) e occidentali verificatosi nel frattempo (Boato e Battisti, 1996). La più complessa struttura genetica relativa alle popolazioni europee di alcuni taxa (*C. arvensis* e *C. fallenii*), oggetto di ricerche più approfondi-

te, sostiene l'ipotesi di un ulteriore differenziamento recente entro questi due gruppi-specie. In entrambi i gruppi esiste un'ampia variabilità morfologica, biologica e fenologica, che ha dato luogo in passato alla descrizione di molti taxa posti successivamente in sinonimia (Beneš, 1976). Per quanto finora è dato di interpretare in base ad analisi allozimiche, sembra trattarsi di complessi di entità non ben differenziate, viventi attualmente in simpatria (Boato e Battisti, 1996).

Nel gruppo di *C. arvensis* esistono varie forme separabili secondo l'epoca di comparsa degli adulti; una di queste è stata recentemente descritta come specie a sé stante (*C. fulva*, Battisti e Zanocco, 1994). Altre due forme attualmente comprese nella specie *arvensis* differiscono chiaramente nel cariotipo, ma in simpatria non presentano loci discriminanti (Battisti e Boato, ined.). Un caso ancora più emblematico è quello di *C. fallenii*, in cui due forme caratterizzate da diversa colorazione degli adulti, ma fenologicamente simili, presentano cariotipi profondamente diversi, mentre in simpatria la distanza genetica è bassa (Boato e Battisti, 1994).

In entrambi i casi la speciazione sembra essere avvenuta in concomitanza di frequenti riarrangiamenti cromosomici e di sfasamenti fenologici nelle popolazioni, probabilmente in dipendenza delle condizioni di isolamento nei rifugi glaciali. *C. arvensis* e *C. fallenii* presentano, tra le *Cephalcia* della picea, la più eleva-

Tab. III - Tendredinidi (generi *Pachynematus* Konow e *Pristiphora* Latreille) viventi a carico di *Picea abies* in Europa (da Beneš e Křístek, 1979; Zhelochovtsev et al., 1994; Liston, 1995). Le specie rinvenute sull'arco alpino meridionale sono indicate con un asterisco nella colonna 'Distribuzione' (Masutti e Covassi, 1978; Masutti e Pesarini, 1995).

Specie	Distribuzione	Specializz. alimentare	Epoca di sfarfallam.	Diapausa prolungata
<i>Pa. insignis</i> (Hartig)	Europea	assente	tardivo	-
<i>Pa. montanus</i> (Zaddach)	Europea*	media	intermedio	poco frequente
<i>Pa. pallescens</i> (Hartig)	Europea	assente	tardivo	-
<i>Pa. scutellatus</i> (Hartig)	Eurosiberica*	bassa	intermedio	frequente
<i>Pa. styx</i> Benson	Europea	-	-	-
<i>Pr. abietina</i> (Christ)	Europea*	forte	precoce	poco frequente
<i>Pr. nigellus</i> (Förster)	Europea*	forte	precoce	assente
<i>Pr. amphibola</i> (Förster)	Europea*	-	precoce	-
<i>Pr. compressa</i> (Hartig)	Europea*	media	intermedio	poco frequente
<i>Pr. decipiens</i> (Enslin)	Europea	media	tardivo	-
<i>Pr. gerula</i> (Konow)	Europea	-	-	-
<i>Pr. leucopodia</i> (Hartig)	Europea*	bassa	tardivo	-
<i>Pr. nigriceps</i> (Hartig)	Europea	media	precoce	-
<i>Pr. pallida</i> (Konow)	Europea	forte	precoce	assente
<i>Pr. parva</i> (Hartig)	Europea*	-	-	-
<i>Pr. piceae</i> (Zhelochovtsev)	N-Europea	-	-	-
<i>Pr. pseudodecipiens</i> Beneš e Křístek	Europea	media	intermedio	-
<i>Pr. robusta</i> (Konow)	N-Europea	-	-	-
<i>Pr. saxesenii</i> (Hartig)	Europea*	media	intermedio	-
<i>Pr. subarctica</i> (Forsslund)	N-Europea	forte	precoce	assente

ta capacità di adattamento alle varie condizioni climatiche e sono quindi quelle che più facilmente possono sopravvivere in condizioni difficili o estreme. Ciò ha probabilmente consentito loro di occupare la maggior parte dei rifugi glaciali e interglaciali, soprattutto quelli meridionali, andando incontro a ripetute frammentazioni delle popolazioni e al conseguente isolamento. A questo proposito è interessante rilevare che isole di *P. abies* erano presenti sulle Alpi meridionali a quote elevate anche durante l'ultimo episodio glaciale (Passo del Tonale, 1.800 m) (Ravazzi, com. pers.).

TENTREDINIDI

Si tratta di una grande famiglia di sinfiti distribuiti in tutto l'emisfero settentrionale e viventi su varie piante legnose ed erbacee. Un gruppo di specie, alcune delle quali sono note per causare infestazioni, vive su pinacee, soprattutto *Picea* e *Larix* (Pschorn-Walcher, 1982). La caratteristica più appariscente della loro biologia è rappresentata da un'elevata specializzazione alimentare, consistente nello sfruttamento degli aghi nuovi, emessi dalle piante all'inizio della ripresa vegetativa primaverile. Ciò comporta significativi cambiamenti fenologici, in quanto la brevità del periodo di sviluppo del germoglio impone all'insetto precisi limiti di tempo per lo sviluppo larvale. In Europa vivono venti specie suddivise in due generi (Tab. III) (Nigitz, 1974; Beneš e Křístek, 1979; Pschorn-Walcher, 1982); contrariamente a panfiliidi e diprionidi, la loro distribuzione è prevalentemente europea, in quanto un solo elemento è eurosibirico e due europei settentrionali.

Questi sinfiti adottano una strategia di sviluppo intermedia rispetto ai gruppi precedenti: le generazioni rigidamente annuali permettono la necessaria sincronizzazione con l'ospite e l'alta fecondità consente uno sfruttamento ottimale di risorse alimentari disponibili per un breve periodo di tempo; perciò lo sviluppo larvale è velocissimo e la diapausa prolungata diviene sempre meno frequente, e in alcune specie manca del tutto. La specializzazione alimentare così come l'epoca di comparsa possono variare all'interno del gruppo stesso: le specie precoci tendono a essere più specializzate (alimentazione esclusiva a carico degli aghi nuovi) mentre quelle tardive iniziano lo sviluppo sugli aghi nuovi e lo terminano sugli aghi vecchi.

Le caratteristiche biogeografiche ed ecologiche sopra elencate inducono a ritenere che il differenziamento sia stato piuttosto recente, contemporaneo o successivo all'espansione di *P. abies* in Europa, e che in parallelo a esso si sia svolta una radiazione adattativa, accompagnata da sfasamento dei caratteri. Tale processo potrebbe essere stato accentuato dall'isolamento nelle aree di rifugio. La complessità della situazione esige in ogni caso un approfondimento delle conoscenze biologiche e genetiche sulle varie specie coinvolte.

CONCLUSIONI

L'analisi di tre gruppi di imenotteri sinfiti (diprionidi, panfiliidi, tentredinidi) legati alla stessa pianta ospite (*Picea abies*) consente di individuare quadri evolutivi diversi in cui il fattore decisivo diventa, oltre al vincolo trofico con la pianta ospite, la capacità del fitofago di adattarsi alle altre condizioni, in particolare al clima. Ciò concorda con l'ipotesi di Benson (1950), circa l'importanza del fattore ecologico, più che di quello filogenetico, nel determinare il tipo di vincolo tra i sinfiti e le piante ospiti. Date la longevità e l'attitudine all'omeostasi proprie dell'ecosistema foresta, soltanto fluttuazioni climatiche di lunga durata e di notevole intensità possono modificare l'assetto delle cenosi e quindi produrre cambiamenti tali da ripercuotersi in termini evolutivi. Le vicissitudini di *P. abies* durante l'espansione quaternaria sembrano aver avuto una portata del genere ed essere state perciò decisive nel condizionare il differenziamento recente riscontrato in alcuni taxa.

Le caratteristiche genetiche ed ecologiche proprie di ciascun gruppo possono tuttavia determinare reazioni diverse alle sollecitazioni ambientali. In questo modo, le specie eurieche riescono a sfruttare meglio eventuali accantonamenti, anche di limitata estensione, dove la speciazione può verificarsi più facilmente, soprattutto in presenza di una predisposizione genetica come la variabilità cromosomica delle *Cephalcia*. Se la frammentazione dell'areale dell'ospite coincide con il differenziamento di nicchia ecologica in un taxon, quale la specializzazione alimentare dei tentredinidi, possono offrirsi direzioni diverse e imprevedibili ai processi microevolutivi.

BIBLIOGRAFIA

- BATTISTI A., BOATO A., CESCATTI A., DA ROS N., MASUTTI L., STERGULC F., ZANOCCO D. 1994 - *Cephalcia arvensis* nelle peccete prealpine del Veneto. Regione del Veneto, Mestre-Venezia, 111 pp.
- BATTISTI A., ZANOCCO D. 1994 - Biosystematics of *Cephalcia arvensis* Panzer group. I. Description of *Cephalcia fulva* n. sp., (Hymenoptera, Pamphiliidae). Redia, 77: 297-311.
- BENEŠ K. 1976 - Revision of the European species of *Cephalcia* Panzer, 1805 (Hymenoptera, Pamphiliidae). Studie CSAV, Academia Praha, 67 pp.
- BENEŠ K., KŘÍSTEK J. 1979 - Present state of knowledge on European species of the families Pamphiliidae, Diprionidae, and Tentredinidae feeding on spruce (Hymenoptera, Symphyta). Acta Univ. Agric. Brno, ser. C, 48: 77-118 (in ceco, riassunto in inglese).
- BENSON R.B. 1950 - An introduction to the natural history of British sawflies (Hymenoptera Symphyta). Trans. Soc. British Entomol., 10: 45-142.
- BOATO A., BATTISTI A. 1994 - Note preliminari su differenziamento genetico ed evoluzione in specie del genere *Cephalcia* Panzer (Hymenoptera: Pamphiliidae). Atri XVII Congr. naz. ital. Entomol., Udine 13-18.6.1994: 149-152.
- BOATO A., BATTISTI A. 1996 - High genetic variability despite haplodiploidy in primitive sawflies of the genus *Cephalcia*. Experientia, 52: 516-521.
- CHIARUGI A. 1936 - Ricerche sulla vegetazione dell'Etruria Marittima. III. L'indigenato della *Picea excelsa* Link nell'Appennino Etrusco. Nuovo Giorn. Bot. Ital., 43: 131-166.
- COULSON R., WITTER J.A. 1984 - Forest entomology. Ecology and management. Wiley, New York, X+669 pp.
- EIDT D.C. 1969 - The life histories, distribution, and immature forms of the North American sawflies of the Genus *Cephalcia* (Hymenoptera: Pamphiliidae). Memoirs Entomol. Soc. Canada, 59.

- FUTUYMA D.J. 1983 - Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. In: D.J. Futuyma, M. Slatkin (eds.), *Coevolution*. Sinauer, Sunderland: 207-231.
- GAULD I., BOLTON B. 1988 - *The Hymenoptera*. British Museum (Natural History), Oxford University Press, 332 pp.
- KNERER G. 1993 - Life history diversity in sawflies. In: M.R. Wagner, K.F. Raffa (eds.), *Sawfly life history adaptation to woody plants*. Academic Press, San Diego: 33-60.
- LISTON A.D. 1995 - *Compendium of European Sawflies*. Chalastos Forestry, Gottfrieding Germany, 190 pp.
- MASUTTI L. 1992 - Tempi e ritmi ecologici nella dinamica delle biocenosi forestali. *Atti Accad. Sc. Lett. Arti di Udine*, 84: 195-212.
- MASUTTI L., COVASSI M. 1978 - Imenotteri sinfiti di habitat forestali e montani del Friuli. *Redia*, 61: 107-174.
- MASUTTI L., PESARINI F. 1995 - Hymenoptera Symphyta. In: A. Minelli, S. Ruffo, S. La Posta (eds.), *Checklist delle specie della fauna italiana*, 92. Calderini, Bologna, 21 pp.
- NIGITZ H.P. 1974 - Über die Fichten-Nematinen (Hym., Tenthredinidae) der Steiermark. *Z. ang. Ent.*, 75: 264-284.
- PAGANELLI A. 1984 - Storia climatico-forestale del Pliocene e del Quaternario. In: A. Aspes (ed.), *Il Veneto nell'antichità. Preistoria e protostoria I*. Banca Popolare di Verona: 69-94.
- PSCHORN-WALCHER H. 1982 - Symphyta. In: W. Schwenke (ed.): *Die Forstschädlinge Europas*. IV Band. Parey, Hamburg und Berlin: 23-57.
- SCHEDL W. 1991 - Hymenoptera Unterordnung Symphyta. *Pflanzenwespen*. Walter de Gruyter, Berlin, 132 pp.
- SCHMIDT-VOGT H. 1977 - *Die Fichte*. Band 1. Parey, Hamburg und Berlin, 647 pp.
- SMITH D.R. 1993 - Systematics, life history, and distribution of sawflies. In: M.R. Wagner, K.F. Raffa (eds.), *Sawfly life history adaptation to woody plants*. Academic Press, San Diego: 3-32.
- STRONG D.R., LAWTON J.H., SOUTHWOOD R. 1984 - *Insects on plants. Community patterns and mechanisms*. Blackwell, Oxford, 313 pp.
- VIDAKOVIĆ M. 1991 - *Conifers*. GZH, Zagreb, 754 pp.
- VIITASAARI M., VARAMA M. 1987 - *Diprionidae*. Dep. Agricultural and Forest Zoology, University of Helsinki, Reports 10, 79 pp. (in Finlandese).
- ZHELOKHOVTSOV A.N., TOBIAS V.I., KOZLOV M.A. 1994 - *Keys to the fauna of the USSR. Hymenoptera Symphyta (III-6)*. Brill, Leiden, XVIII+432 pp.