

Ipotesi biogeografiche *versus* ipotesi filogenetiche. Il genere *Typhaeus* Leach (Coleoptera: Geotrupidae) e il popolamento dell'area sarda.*

MARIO ZUNINO*, ENRICO BARBERO**, CLAUDIA PALESTRINI**,
ENZO BUFFA*** e ANNA ROGGERO**

* *Istituto di Zoologia, Università di Palermo*

** *Dipartimento di Biologia Animale, Università di Torino*

*** *Dipartimento di Idraulica, Politecnico di Torino*

Key words: biogeography, phylogeny, methodology, Coleoptera Geotrupidea: *Typhaeus*, Euromediterranean area.

SUMMARY

The main aim of the present research is to draw and discuss some theoretical and methodological topics of taxon biogeography. We propose a method for drawing hypotheses about relationships among specific distribution areas in space and time, founded on the assumption that such areas possess both ontological and genealogical properties. As data base we used the geographical distribution of the 6 species of the Euromediterranean genus *Typhaeus* (Coleoptera: Geotrupidae). We applied the Varignon's theorem to distribution areas described by «clouds of points» in order to obtain their barycentres. We connected then all barycentres by a Steiner tree-like graph. Such a graph was compared to the sequence of main paleogeographical events involving the Euromediterranean area, and then it was transformed in a hypothetic «distribution areas cladogram». This latter is available for a direct and parithetic comparison with a species cladogram. The only incongruence we found between both biogeographical and phylogenetical sets of hypotheses concerned the Sardinian species *T. biostius*. If the species cladogram is correct, we can see such incongruence as the result of a hybridization of the Sardinian biotas, provoked by the collision of an oligocenic Alboran microplate of Baetic - Mogrebian origin. This latter could have acted as a «raft» for an only apparently allochthonous element, ancestor of *T. biostius*.

INTRODUZIONE

La biogeografia storica sta vivendo oggi una stagione felice, caratterizzata dal tentativo di superare le polemiche, anche violente ma per lo più sterili, che hanno opposto esponenti di scuole di pensiero diverse, e da un grande sforzo di sintesi, soprattutto in campo teorico e metodologico (cfr. Morrone e Crisci, 1990; Espinosa e Llorente, 1993; Zunino e Zullini, 1995). In tale ambito anche le problematiche legate alla ricostruzione della storia biogeografica di singoli taxa, spesso neglette dalla biogeografia «ufficiale» (per una breve discussione

(*) Ricerca finanziata con i fondi M.U.R.S.T. 60% e 40%.

cfr. Patterson, 1983; Lopez Martínez, 1986), possono a nostro parere riprendere vigore ed importanza. Riteniamo tuttavia necessaria una revisione rigorosa di molti risvolti teorici e metodologici di tale aspetto dell'indagine biogeografica. Fra questi, consideriamo di particolare importanza quelli legati al confronto fra ipotesi filogenetiche e ipotesi biogeografiche relative ad uno stesso taxon. È prassi diffusa, infatti, che l'analisi della storia biogeografica di un gruppo di organismi venga effettuata dopo la formulazione di una compiuta e accettata ipotesi filogenetica, facendo largamente appello a ipotesi biogeografiche o paleogeografiche più generali già disponibili. Non di rado ciò comporta che si raggiungano conclusioni non basate in realtà sull'analisi spregiudicata dell'oggetto dell'indagine, ma più o meno condizionate da ipotesi esterne, considerate come termini di confronto difficilmente oppugnabili. Ci siamo quindi proposti di elaborare un metodo per formulare ipotesi sulla storia biogeografica di un taxon in modo indipendente dallo studio della sua filogenesi, ipotesi suscettibili di confronto paritetico con quest'ultima, e di saggiare tale metodo su un caso reale.

CRITERI E METODI

I criteri che abbiamo adottato si basano sulle seguenti premesse teoriche:

a) se si considera la specie come un'entità individuale, l'areale specifico non è la mera rappresentazione spaziale della specie, ma un'entità reale, dotata di proprietà ontologiche che le derivano dalla realtà ontologica della specie che la occupa. Di conseguenza si può affermare che esistono relazioni non esclusivamente casuali, né dipendenti soltanto da fattori esterni, fra le successive tappe dell'evoluzione dell'areale attraverso il tempo («semaforonti areali»). Lo stesso ordine di considerazioni permette di sostenere che esistono relazioni di tipo genealogico fra areali ancestrali e areali discendenti (cfr. Zunino e Palestrini, 1991a, b; Zunino e Zullini, 1995). Quanto sopra consente a sua volta di affermare che esistono nessi non casuali fra la posizione geografica degli areali ancestrali e quella degli areali discendenti.

b) pur senza rifiutare *a priori* la possibilità della dispersione aleatoria, riteniamo valido quanto sostengono i biogeografi cladovicianisti (cfr. ad esempio Wiley, 1988), ossia che la formulazione in prima istanza di ipotesi di vicarianza, passibili di tentativi di confutazione, è una procedura di valore euristico superiore a quella contraria.

Riteniamo che tali premesse rendano lecita la ricerca di relazioni genealogiche fra areali i cui occupanti rappresentino un'unità monofiletica, e che tale ricerca debba basarsi in prima istanza su ipotesi di vicarianza. Riteniamo altresì che le relazioni di affinità biogeografica fra areali debbano essere ricercate in base alla loro prossimità reciproca: tale criterio, infatti, omogeneo con il principio della parsimonia, sembra essere quello che implica il minor numero di postulati *ad hoc*. È intuitiva, d'altra parte, l'opportunità che nelle condizioni cui ci riferiamo si supponga, come ipotesi di lavoro, che alla vicinanza spaziale degli areali corrisponda l'affinità degli occupanti.

Dal punto di vista metodologico, il primo problema da affrontare è quello della valutazione delle distanze fra areali. Abbiamo optato per misurare tale valore a partire da un punto centrale dell'areale, sia per motivi di opportunità di calcolo (indipendenza dalla diversa estensione degli areali e dal loro eventuale grado di sovrapposizione), sia perché riteniamo che la parte più interna della frazione effettivamente occupata di un areale specifico abbia maggiori probabilità di corrispondere al nucleo stabile dell'areale stesso (sink area: cfr. Pulliam, 1988; Zunino e Zullini, cit.), e quindi di fornirne una rappresentazione più adeguata. Riteniamo che la scelta di tale punto non debba essere effettuata in base a criteri puramente spaziali, ma debba essere legata anche alla densità dell'occupazione dell'areale stesso. Per tali motivi abbiamo preferito al centro geometrico un «baricentro», calcolato applicando all'areale trascritto come nube di punti il teorema di Varignon, mutuato dalla fisica, che permette di calcolare le coordinate x_B e y_B del baricentro di un qualsiasi numero di particelle non disposte su una retta ma contenute in un piano, tramite la formula

$$x_B = \frac{\sum m_i x_i}{\sum m_i} = \frac{1}{M} \sum m_i x_i; \quad y_B = \frac{\sum m_i y_i}{\sum m_i} = \frac{1}{M} \sum m_i y_i$$

dove $M (= \sum m_i)$ è la massa totale del sistema. Stante la natura dei dati, è evidente che tutti i punti (ritrovamenti) non possono che avere lo stesso valore ($m=1$).

Per ricavare le relazioni spaziali fra i baricentri si è preferito ad un normale albero di massima connettività come quelli utilizzati in areografia (cfr. Rapoport, 1975) un grafo tipo albero di Steiner (cfr. Zunino e Zullini, cit.), che con l'introduzione di punti aggiuntivi permette di connettere baricentri e gruppi di baricentri in funzione sia della loro posizione reciproca, sia del «peso» relativo, ossia dell'estensione degli areali che essi rappresentano. Il «peso» di ciascun areale, e dei sottoinsiemi di areali che via via vengono connessi, è stato calcolato in base alla media delle tre maggiori deformazioni nei confronti del modello circolare («direzioni preferenziali»: cfr. Rapoport, cit.). La posizione del punto intermedio sul segmento che congiunge i baricentri di due areali è funzione diretta del rapporto fra il «peso» degli areali stessi. I punti intermedi del grafo corrispondono quindi ai baricentri dei sottoinsiemi che via via vengono individuati nell'ambito del sistema di areali.

Per ogni areale è stato inoltre individuato l'andamento spaziale della linea di deformazione principale, come retta rappresentante la regressione lineare dell'insieme dei punti relativi alle singole stazioni di ogni specie. Tali linee evidenziano l'orientazione della massima dispersione delle specie, e permettono di formulare ipotesi sull'andamento delle linee di anisotropia ambientale negativa a più alta efficacia. Associate alla posizione dei punti intermedi del grafo possono fornire indicazioni sui fenomeni di vicarianza eventualmente intervenuti nella storia biogeografica del sistema in studio.

Semplici artifici grafici permettono quindi di trasformare l'albero ottenuto in un ipotetico cladogramma, le cui uscite rappresentano gli areali attuali e i nodi corrispondono alle scissioni degli areali ancestrali. Tale schema è passibile

di confronto con le ipotesi geologiche relative alla storia dell'area coinvolta, e infine con le ipotesi di relazioni filogenetiche fra le specie implicate, ricavate tramite le classiche procedure cladistiche.

IL GENERE *TYPHAEUS* LEACH, 1915

Il genere *Typhaeus* è stato scelto per saggiare le ipotesi e il metodo in questione per i seguenti motivi:

a) è sicuramente un gruppo monofiletico e le sue relazioni di affinità sono note (Zunino, 1984), il che permette di utilizzare un out-group adeguato nell'indagine dei rapporti filitici interspecifici.

b) raggruppa un numero di specie non eccessivamente alto: *T. typhoeus* (L.), *T. typhoeoides* Fairm., *T. lateridens* (Guérin), *T. fossor* Waltl, *T. biostius* Gené, *T. momus* (Oliv.). Queste sono tutte ben identificabili, il che ha permesso un'indagine geonemica abbastanza accurata, basata non soltanto su dati personalmente verificati e sulle informazioni inedite fornite da numerosi Colleghi¹ ma anche sulle indicazioni di una letteratura abbastanza ampia².

c) il suo areale (Fig. 1) è compreso in una regione geografica, quella euro-mediterranea, fra le più studiate dal punto di vista geologico e paleogeografico, ed una delle specie che comprende, l'endemismo sardo *T. biostius*, ha una distribuzione esclusivamente insulare (Fig. 2).

STUDIO DEGLI AREALI

L'ampio panorama geonemico raccolto comprende un complesso di 406 località (cfr. tabelle I-VI), delle quali la quasi totalità è stata individuata con precisione. La loro mappatura ha richiesto l'elaborazione di una carta geografica di base, che è stata generata tramite un apposito programma (Digzun) elaborato in Fortran 77HP per HP1000 serie F collegato con digitizer Calcomp munito di elettronica Thalos, e stampata grazie al programma Europa. Drw. I dati puntuali sono stati identificati tramite le loro coordinate convenzionali, codificati (cfr. tabelle I-VI) e trasferiti sulla carta base utilizzando un ulteriore programma (Tab. VII), *TYPHAEUS.DRW* (Figs. 1-2). I baricentri dei sei areali e le relative linee di deformazione principale (Fig. 3), sono stati ottenuti mediante le usuali procedure di calcolo. Le tre linee di deformazione preferen-

(1) L. Adam, Budapest; V. Aliquò, Palermo; L. Jessop, Londra; T. Branco, Porto; E. Carpaneto, Roma; T. Yélamos, Barcelona; M. Cicolani, L'Aquila; J. I. López Colón, Madrid; J. P. Lumaret, Montpellier; D. Král, Praga; F. T. Krell, Tübingen; F. Martín Píera, Madrid; R. Mignani, Roma; E. Piattella, Roma; P. Rahola, Sommières; Z. Stebnicka, Krakow; J. F. Vayssières, st. Génie; V. Maly, Praga.

(2) Allenspach, 1970; Báguena Corella, 1967; Baraud, 1977, 1985, 1992; Britton, 1956; Brussaard, 1985; Carpaneto, 1983; Crovetto, 1970; Endroedi, 1956; Janssens, 1960; Kuijten, 1960; Landin, 1957; Martínez de la Escalera, 1914; Medvedev, 1952; Miksic, 1953, 1958; Mousset, 1973; Paulian, 1959; Paulian e Baraud, 1982; Porta, 1922; Ruano Marco *et al.*, 1988; Stebnicka, 1976; Tesar, 1953, 1957; Toulon, 1986; Zacharieva *et al.*, 1975).

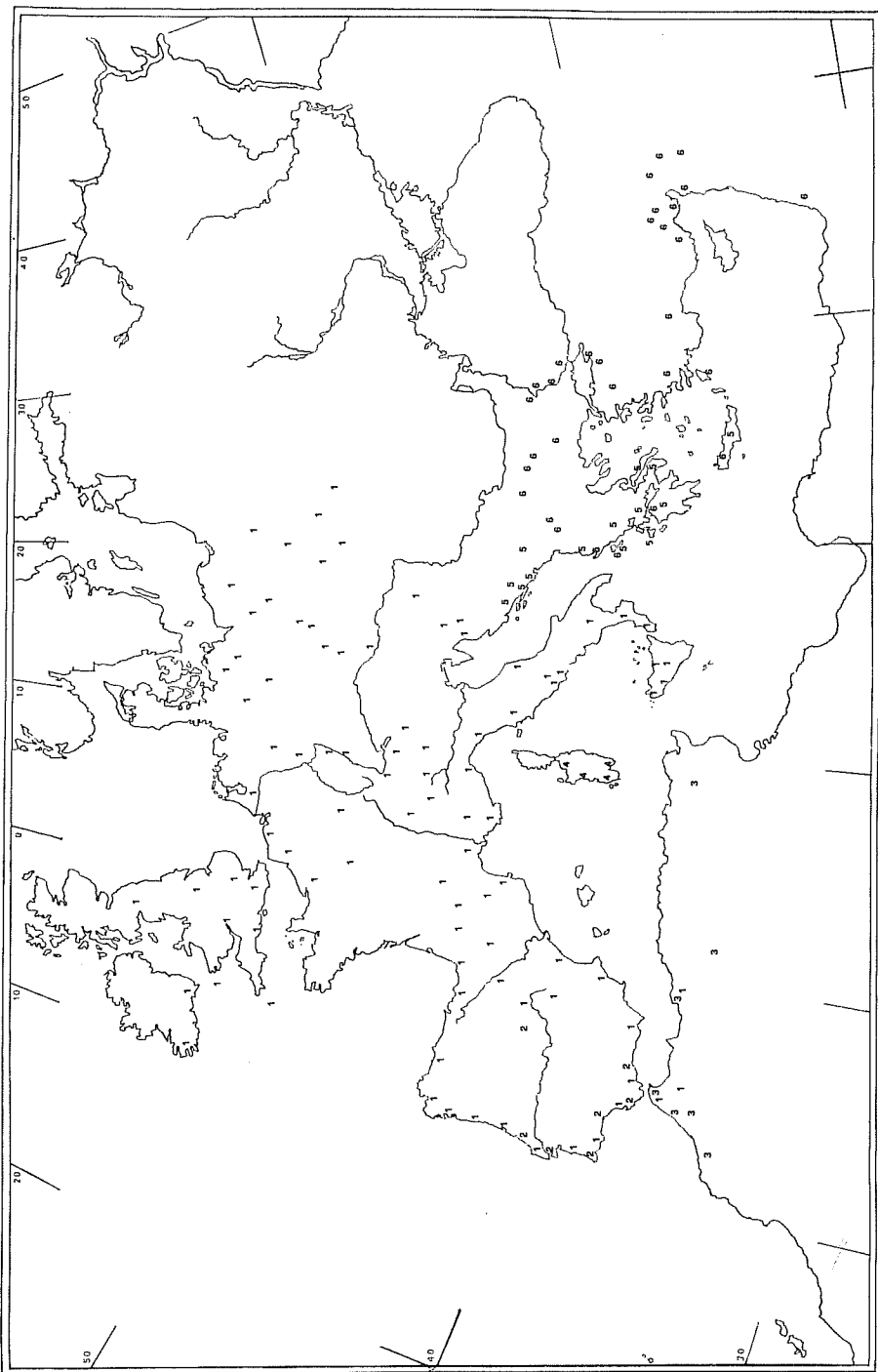


Fig. 1 - Areele del genere *Typhaeus* Leach. 1) *T. typhaeus*, 2) *t. monnus*, 3) *T. typhaeus*, 4) *T. typhocoides*, 5) *T. lateridens*, 6) *T. fossor* (vengono riportate soltanto le località più rappresentative).

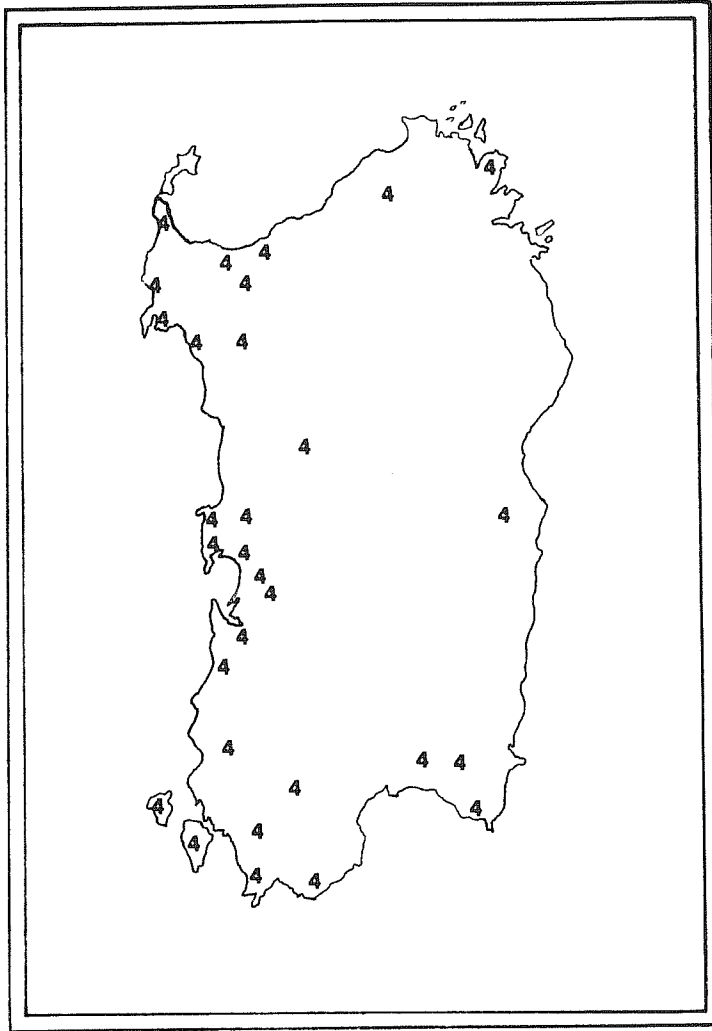


Fig. 2 - Areale di *T. biostius* a maggior risoluzione.

ziale e i «pesi» degli areali sono stati ottenuti manualmente.

L'albero ottenuto secondo la procedura descritta (Fig. 4) corrisponde a quello della Fig. 5. Questa rappresenta in forma di cladogramma un'ipotesi di relazioni di tipo genealogico fra i sei areali studiati. Il punto N è stato assunto come origine in quanto punto aggiuntivo sulla congiungente i baricentri dei due sottoinsiemi formati da $(H + (T + (TD + M)))$ e $(L + F)$. La sequenza delle dicotomie si può quindi leggere in termini di successione di eventi di cladogenesi di areali. Tenendo conto dell'andamento delle linee di deformazione principale degli areali, e dell'ubicazione geografica dei punti aggiuntivi (nodi), si è

quindi confrontata l'ipotesi riassunta nella Fig. 5 con i dati e le ipotesi paleogeografiche disponibili in letteratura. Da tale confronto si è ricavato quanto segue.

Tab. I - *T. typhoeus*, località di raccolta e relative coordinate convenzionali.

Elenco delle località di raccolta: <i>Typhaeus typhoeus</i>	Coord. X	Coord. Y
El Escorial, Madrid, Spagna	25,14	39,33
St. Roque, Cádiz, Spagna	20,44	27,21
Cadile, Las Canillas, Spagna	20,12	26,66
Lalín, Pontevedra, Spagna	20,01	49,42
Santiago de Compostela, La Coruña, Spagna	19,06	50,08
Navalmoral de la Mata, Cáceres, Spagna	21,97	37,44
Cubellas, Barcelona, Spagna	30,34	37,01
Islas Cies, Pontevedra, Spagna	18,17	48,34
Oyon, Alava, Spagna	27,83	45,84
Casar de Palomero, Cáceres, Spagna	21,16	40,83
Tranco de Beas, Jaén, Spagna	25,63	31,24
Tarifa, Cádiz, Spagna	19,82	26,85
Ayora, Valencia, Spagna	28,72	33,63
Los Cortijos, Ciudad Real, Spagna	24,01	36,09
Naharro, El Cardoso, Guadalajara, Spagna	29,56	47,07
Opacua, Álava, Spagna	27,66	47,03
Ambel, Zaragoza, Spagna	28,45	43,11
Navarreisca, Avila, Spagna	23,71	40,64
Aldehuela de la Boveda, Salamanca, Spagna	22,34	45,76
El Tiemblo, Avila, Spagna	23,97	39,79
Loeches, Madrid, Spagna	25,41	39,25
Miraflores de la Sierra, Madrid, Spagna	25,31	40,68
Montejo de la Sierra, Madrid, Spagna	27,26	40,79
Alsasua, Madrid, Spagna	28,57	46,88
Valle del Baztán, Euzondo, Navarra, Spagna	30,26	47,35
Sierra de Andia y Urbasa, Navarra, Spagna	28,32	46,53
Sierra de Queixa, Orense, Spagna	20,01	48,31
Lourizán, Pontevedra, Spagna	18,93	48,31
Marín, Pontevedra, Spagna	18,22	49,08
Cameros, Rioja, Spagna	27,36	44,45
Salamanca, Spagna	23,53	43,12
Sierra de Bejar, Salamanca, Spagna	21,97	40,52
Reinosa, Santander, Spagna	25,38	48,07
La Granja, Segovia, Spagna	24,47	41,18
San Rafael, Segovia, Spagna	24,64	41,37
Montenegro de Cameros, Soria, Spagna	27,76	44,18
Torrente, Valencia, Spagna ~	29,44	34,63
Valladolid, Spagna	24,07	43,95
Bilbao, Vizcaya, Spagna	27,85	48,11
Marquina, Vizcaya, Spagna	28,15	47,73
San Daniel de Girona, Gerona, Spagna	31,08	37,54
Murcia, Spagna	28,25	30,21
Aldea, Tarragona, Spagna	30,29	36,23
Vitoria, Aiava, Spagna	27,83	46,84
Grado, Asturias, Spagna	23,11	50,27
Posada Llanes, Asturias, Spagna	23,36	50,23
Puerto de Pajares, Asturias, Spagna	23,38	48,84
Candeleda, Avila, Spagna	22,84	37,33
Gredos, Spagna	22,84	39,75
Mombeltrán, Avila, Spagna	23,23	40,64
Puerto del Pico, Avila, Spagna	23,18	39,18
Bugedo, Moncalvillo, Burgos, Spagna	26,12	45,69
Estepar, Burgos, Spagna	25,83	45,72
Miranda de Ebro, Burgos, Spagna	27,29	46,34
Pineda de la Sierra, Burgos, Spagna	26,42	45,15
Jarandjlla, Cáceres, Spagna	22,07	39,61
Guijo de Granadilla, Cáceres, Spagna	21,28	40,25
Jerez de la Frontera, Cádiz, Spagna	19,35	29,01

segue Tab. I dalla pagina precedente

Elenco delle località di raccolta: <i>Typhæus typhæus</i>	Coord. X	Coord. Y
Ruidera, Ciudad Real, Spagna	26,03	34,48
Córdoba, Spagna	22,32	31,82
Valdemoro Sierra, Cuenca, Spagna	27,76	37,48
Baza, Granada, Spagna	24,94	28,54
Cogolludo, Guadalajara, Spagna	26,12	40,91
Sacedón, Guadalajara, Spagna	26,99	38,98
Vergara, Guipúzcoa, Spagna	27,27	47,58
Cala, Huelva, Spagna	19,72	33,28
La Palma, Huelva, Spagna	19,11	30,89
El Centenjillo, Sierra Morena, Jaén, Spagna	22,66	33,09
Parque Nacional de Cazorla, Jaén, Spagna	24,91	30,89
Betanzos, La Coruña, Spagna	19,87	51,12
Barcelona, Spagna	30,78	36,88
Cercedilla, Madrid, Spagna	24,84	40,18
Lozoja, Madrid, Spagna	25,33	41,37
Elche, Spagna	28,99	30,97
Valencia, Spagna	29,88	35,32
Alceciras, Cádiz, Spagna	20,32	26,89
Vizela, Portogallo	18,83	46,02
Agorto, Penafiel, Portogallo	24,99	43,85
Cintra, Portogallo	15,51	38,33
Cinfaes, Mindelo, Douro Litoral, Portogallo	17,94	44,99
Vila Nova de Gaia, Portogallo	18,04	44,65
Vale de Cambra, Beira Litoral, Portogallo	17,87	42,33
Sanfins de Ferreira, Pacos, Portogallo	21,31	43,91
Serra do Gerez, Portogallo	19,13	46,72
Guimarães, Portogallo	18,69	45,64
Coruche, Portogallo	16,91	37,79
Serra do Cabreira, Portogallo	19,28	46,25
Inguiaes, Belmonte, Portogallo	19,67	41,41
Espinhal, Sabugal, Portogallo	20,01	41,11
Cruz Quebrada, Oeiras, Portogallo	15,57	37,94
Estremoz, Portogallo	18,46	36,79
Santo Amaro, Portogallo	15,45	37,91
Trofa, Portogallo	18 19	43,03
Serra de Arga do Carvaho, Minho, Portogallo	18,61	45,91
Serra do Valongo, Portogallo	18,17	45,31
Serra do Soajo, Portogallo	19,15	47,15
Aguçadoura, Pavia de Varzim, Portogallo	17,87	45,99
Pinhaoel, Sabrosa, Portogallo	19,38	44,41
Arouca, Portogallo	18,51	44,03
Lamas de Mouro, Melgaco, Portogallo	19,31	47,29
S. Cipriano, Resende, Portogallo	19,11	44,11
Azurara, Portogallo	17,89	45,42
Condeixa a Nova, Portogallo	17,47	41,37
Serra de Monchique, Portogallo	16,02	32,67
Odemira, Portogallo	16,02	33,67
Alcanede, Portogallo	16,86	39,41
Guimaraães, Tavares, Mangualde, Portogallo	18,86	42,37
Serra de Bornes, Portogallo	20,64	44,92
Brejos de Azeitao, Seubal, Portogallo	15,87	36,91
Lavre, Portogallo	17,08	37,02
Alcanena, Portogallo	17,38	39,95
Pavia, Portogallo	17,67	37,13
Alferce, Portogallo .	16 46	32,16
Serra de la Estrela, Portogallo	18,73	41,61
Bensafrim, Algarve, Portogallo	15,69	32,32
Evora, Alentejo, Portogallo	17,67	36,36
Cauterets, Pyrénées, Francia	30,97	45,38
Marly, Francia	42,31	63,04
Paris, Francia	37,37	63,16
Fontainebleu, Francia	37,69	61,47
Provence, Francia	39,17	45,92
Cap Fréhel, Côtes du Nord, Francia	39,41	70,77
Aix, Provence, Francia	40,29	45,31
Carcassonne, Francia	35,37	45,31

segue Tab. I

Elenco delle località di raccolta: <i>Typhaeus typhceus</i>	Coord. X	Coord. Y
(Vers, Montaren en San Médiens), Gard, Francia	38,41	46,37
(Le Vintron, La Canne, Payrine), Tarn, Francia	35,52	47,31
Montredon, Aude, Francia	35,71	46,73
(Codaler, Fosse), Pyrénées Orientales, Francia	35,59	43,41
Labécède-Lauragais, Aude, Francia	32,97	47,11
(Fontmagne, Pardailham), Hérault, Francia	37,49	46,34
Mazamet, Tarn, Francia	34,81	46,69
Saisac, Aude, Francia	33,89	47,03
St. Léon, Aveyron, Francia	36,09	49,23
Severac-le-Château, Aveyron, Francia	37,17	49,15
St. Paul en Forêt, Var, Francia	40,71	45,22
Rians, Var, Francia	41,15	46,22
La Roque d'Anteron, Bouche du Rhône, Francia	39,79	45,88
Argelès-sur-Mer, Pyrénées Orientales, Francia	36,33	42,87
Valleraugue, Gard, Francia	37,44	48,15
St. Amans, Sault, Tarn, Francia	35,71	45,88
Valderiès, Tarn, Francia	35,64	48,65
Villefranche d'Albigeois, Tarn, Francia	36,09	47,38
Anglès, Tarn, Francia	35,12	47,51
Laroque d'Albères, Pyrénées Orientales, Francia	36,13	42,53
Brouzet les Guissac, Gard, Francia	38,26	46,53
Marguerites, Gard, Francia	38,75	46,61
London, Gran Bretagna	35,39	74,19
Morcas Park, Herefordshire, Gran Bretagna	33,79	74,77
Sevenoaks, Kent, Gran Bretagna	35,59	72,22
Sherewood Forest, Nottinghamshire, Gran Bretagna	34,78	78,33
New Forest, Hampshire, Gran Bretagna	33,12	71,69
Chorley, Gran Bretagna	33,64	79,68
Bisley Camp, Gran Bretagna	34,73	73,76
Skokholm Island, Wales, Gran Bretagna	28,71	76,41
Reading, Gran Bretagna	34,61	74,46
Isle of Scilly, Gran Bretagna	27,14	70,07
Glendalough, Irlanda	27,93	80,68
Killarney Dinish, Irlanda	23,83	79,95
Crowborough, Gran Bretagna	35,91	73,77
Haslemere, Surrey, Gran Bretagna	34,18	72,11
Woking, Surrey, Gran Bretagna	34,41	72,65
Brockenhurst, Hampshire, Gran Bretagna	33,42	71,92
Eagle Crag, Amble, Gran Bretagna	35,79	85,44
Bosco Ficuzza, Sicilia, Italia	51,31	25,42
Balestrate, Palermo, Sicilia, Italia	50,79	25,92
Geraci Siculo, Palermo, Italia	52,99	25,04
Castelbuono, Palermo, Italia	52,74	25,46
Roma, Italia	50,57	37,83
Monte San Giorgio, Savona, Italia	44,69	46,84
Lago di Como, Italia	46,96	52,79
Aspromonte, Calabria, Italia	55,34	26,51
Filettino, Lazio, Italia	51,61	37,79
Nettuno, Lazio, Italia	50,52	36,94
Tombolo di Pisa, Toscana, Italia	47,51	43,64
Lido di Alberese, Grosseto, Italia	48,17	40,56
Riano, Lazio, Italia	50,82	38,83
Arcidosso, Grosseto, Italia	49,21	41,02
Rocca Massima, Monti Lepini, Roma, Italia	51,16	37,11
Torre Astura, Lazio, Italia	50,77	37,02
Manziana, Lazio, Italia	50,22	39,06
Ladispoli, Lazio, Italia	49,81	37,87
Carpineto Romano, Monti Lepini, Roma, Italia	51,51	37,13
(Monti della Laga, Ceppo), Abruzzo, Italia	52,13	41,02
Stigliano, Roma, Italia	55,81	32,59
Caronia, Messina, Italia	52,87	26,01
San Rossore, Pisa, Italia	47,28	44,26
Cerveteri, Roma, Italia	49,98	38,33
Sabaudia, Latina, Italia	50,96	36,75

segue Tab. I dalla pagina precedente

Elenco delle località di raccolta: <i>Typhæus typhœus</i>	Coord. X	Coord. Y
Cerisano, Catena Costiera, Cosenza, Italia	55,91	29,24
Gatow, Berlin, Germania	53,26	71,76
Tangeri, Marocco	19,57	25,65
Gibraltar, Gran Bretagna (Dipendenza)	20,81	26,96
Corfù, Grecia	61,21	30,16
Pigne de la Lé, Francia	44,27	53,48
Nassau, Germania	45,75	66,31
Dessau, Germania	52,03	69,49
Dusseldorf, Germania	44,19	68,96
(Rif, Tetouan, Bab Besen), Marocco	20,74	23,31
Linz, Austria	54,23	57,86
Pfalz Iggelbach, Germania	45,35	63,43
Münster Luneburger Heide, Germania	49,48	72,46
Solingen, Germania	45,87	68,61
Speyer am Rhein, Germania	45,85	63,08
Karlsruhe, Germania	45,51	61,54
Miastko, Polonia	58,71	75,04
Neustrelitz, Germania	52,31	72,81
Slesia, Germania	57,14	66,49
Wesek am Rhein, Germania	44,02	70,15
Roden, Drente, Olanda	43,67	74,64
Hulshorst, Gelderland, Olanda	42,93	72,26
Taza, Marocco	41,51	72,31
Orano, Algeria	41,38	70,42
Perusic, Croazia	55,09	46,84
Otocac, Croazia	54,42	48,11
Praga, Cecoslovacchia	54,37	63,98
Brabant, Belgio	42,01	69,46
Durne, Anversa, Belgio	42,01	70,35
Schoten, Anversa, Belgio	40,47	68,62
Liège, Belgio	41,95	67,42
Herenthals, Anversa, Belgio	41,08	69,81
Hasselt, Limbourg, Belgio	40,51	68,58
Genk, Limbourg, Belgio	40,74	68,85
Lanaeken, Limbourg, Belgio	40,66	68,23
Grammont, Fiandre Orientali, Belgio	40,19	69,58
Bernissart, Hinaut, Belgio	38,71	68,51
Braine le Comte, Hinaut, Belgio	38,68	64,16
Massif de Compiègne, Francia	37,84	63,27
Boves, Bois Magneux, Francia	37,64	63,96
Basel, Svizzera	36,95	65,01
Genf, Svizzera	44,09	56,05
Trient de Moulon, Svizzera	41,77	53,05
Locarno, Svizzera	42,66	52,25
Isonne, Svizzera	45,41	52,75
Taverne, Svizzera	45,81	52,67
Roveredo, Svizzera	45,55	52,21
Biasca, Svizzera	46,32	53,09
San Gottardo m. 2094, Svizzera	45,87	54,25
Tangeri, Marocco	44,61	52,36
Bakoni Mts., Ungheria	57,86	53,05
Decin, Cecoslovacchia	54,71	64,37
Krivoklat, Cecoslovacchia	54,03	63,94
Sisak, Croazia	55,46	48,69
Moslavaka Gora, Croazia	55,36	49,31
Mazury, Polonia	62,75	71,65
Swiebodzin, Polonia	56,38	71,31
Trzebnica, Polonia	58,11	69,69
Krakow, Polonia	61,21	63,71
Czestochowa, Polonia	60,06	65,64
Piotrkuw, Polonia	61,39	68,64
Gory Swietokrzyskie, Polonia	62,73	66,29
Sandomiertz, Polonia	64,46	65,33
Sudety Mts., Polonia	56,31	65,25

Tab. II - *T. momus*, località di raccolta e relative coordinate convenzionali.

Elenco delle località di raccolta: <i>Typhœus momus</i>	Coord. X	Coord. Y
El Rocio, Andalusia, Huelva, Spagna	21,16	29,61
Tarifa, Cádiz, Spagna	20,12	26,67
Iznajar, Cordova, Spagna	22,01	28,83
Cádiz, Spagna	18,96	28,37
Vejer de la Frontera, Cadice, Spagna	19,78	27,21
Ayamonte, Huelva, Spagna	18,11	31,52
Grandola, Portogallo	16,25	35,45
Ameixial, Portogallo	16,86	32,26
Gibilterra	20,81	26,75
Bensafrin, Algarve, Portogallo	15,58	32,41
Málaga, Spagna	22,27	27,79
Evora, Portogallo	19,36	33,68
Muge, Portogallo	16,72	38,49
Tavira, Portogallo	17,36	31,25
Coruche, Portogallo	17,14	37,61
Galveias, Portogallo	19,46	37,07
Vale de Guiso, Portogallo	16,67	35,91
Serra de Monchique, Portogallo	16,25	32,99
Armação de Pera, Portogallo	16,12	31,64
Benfica do Ribatejo, Portogallo	17,04	38,84
Santo Amaro, Portogallo	15,51	37,76
Estremoz, Portogallo	20,02	35,11
Vila Real de Santo Antonio, Portogallo	18,01	31,18
Monte Gordo, Portogallo	17,75	31,37
Lavre, Portogallo	16,49	37,53
Vimeiro, Portogallo	16,89	40,57
Everdal, Portogallo	19,63	36,18
Villa Manrique, Siviglia, Spagna	19,53	30,79
Lepe, Huelva, Spagna	18,41	31,52
San Roque, Cádiz, Spagna	20,77	27,14
Valenza, Spagna	29,75	34,26
Chiclana, Andalusia, Spagna	20,47	27,29
El Arihal, Siviglia, Spagna	20,81	31,29
Conil, Cádiz, Spagna	19,63	27,68
Medina, Sidonia, Cádiz, Spagna	19,53	28,18
Madrid, Spagna	25,33	39,61
Algeciras, Cádiz, Spagna	20,07	27,83
El Tiemblo, Valle de Iruelas, Spagna	24,72	30,79
La Parra, Badjloz, Spagna	20,96	34,87
Torreveja, Alicante, Spagna	28,54	29,79
Chiclana de la Frontera, Cadiz, Spagna	19,21	28,02
Jérez die la Frontera, Cádiz, Spagna	19,28	29,06
Laguna de la Janda, Cádiz, Spagna	20,02	27,37
Los Barrios, Cádiz, Spagna	20,21	26,98

Tab. III - *T. typhoeoides*, località di raccolta e relative coordinate convenzionali.

Elenco delle località di raccolta: <i>T. typhœoides</i>	Coord. X	Coord. Y
Tangeri, Marocco	19,49	25,4
Kenitra, Marocco	18,62	23,52
El Golea, Algeria	31,12	17,72
Rabat, Marocco	17,83	22,25
Moyen, Atlas	19,66	21,29
Tetuan, Marocco	20,18	25,25
Orano, Algeria	27,86	22,64
Le Ket, Tunisia	43,37	20,71
Casablanca, Marocco	15,58	19,91

Tab. IV - *T. biostius*, località di raccolta e relative coordinate convenzionali.

Elenco delle località di raccolta: <i>Typhæus biostius</i>	Coord. X	Coord. Y
Oristano	43,92	32,35
Penisola del Sinis, Oristano	43,58	32,69
Cabras, Oristano	43,91	32,73
Tharros, Oristano	43,68	32,96
Isola San Pietro	42,91	30,51
Flumen Tepido, Sulcis	43,81	30,38
Isola Sant'Antioco	43,13	29,77
Cala Domestica, Sulcis	43,68	30,03
Dint. Stagni Bara, Macomer	44,02	34,08
Iglesias	43,71	31,54
Monte Arci, Oristano	43,81	31,96
Monte Sette Fratelli, Cagliari	44,81	31,01
San Giovanni, Cagliari	43,55	30,69
Tempio	44,71	35,71
Carloforte	43,03	30,51
Stintino, Sassari	43,41	35,71
Argentiera, Sassari	43,26	35,16
Capo Caccia, Sassari	43,23	34,66
Ittiri, Sassari	43,87	35,01
Alghero, Sassari	43,55	34,51
Sassari	43,68	35,27
Sorso, Sassari	43,97	35,77
Porto Conte, Sassari	43,18	34,92
Porto Ferro, Sassari	43,58	35,46
Macomer, Nuoro	43,81	33,54
Capo Manno, Cagliari	43,48	33,12
Arbus, Cagliari	43,41	31,54
Porto Scuso, Cagliari	43,41	30,57
Uras, Cagliari	43,97	31,77
Villanova Strisaili, Nuoro	44,83	32,78
Santadi, Cagliari	43,21	35,28
Abus, Cagliari	43,5	34,12
Sinnai, Cagliari	43,72	31,51
Narbolis, Oristano	43,7	32,52

Tab. V - *T. lateridens*, località di raccolta e relative coordinate convenzionali.

Elenco delle località di raccolta: <i>Typhceus lateridens</i>	Coord. X	Coord. Y
Cefalonia, Grecia	62,04	26,27
Corfù, Grecia	61,22	29,88
Attica, Grecia	67,05	26,38
Fiume Thiamis Parapotamos, Grecia	62,39	30,51
Creta, Grecia	69,21	17,38
Montenegro, ex Jugoslavia	61,08	40,92
Corfù, Grecia	61,01	30,62
Dint. di Vatis, Eubea, Grecia	67,05	27,73
Akarnania Katokhi, Grecia	63,23	27,77
Lykouria, Peloponneso, Grecia	64,31	25,73
Dalmazia, Croazia, ex Jugoslavia	57,21	42,88
Dubrovnik, Dalmazia, ex Jugoslavia	58,63	40,58
Gruda, Dalmazia, ex Jugoslavia	58,98	39,85
Merdita Oroschi, Albania	58,66	41,69
Pasaliman, Albania	60,88	33,69
Kanin, Albania	60,85	33,01
Valona, Albania	60,43	32,77

Tab. VI - *T. fossor*, località di raccolta e relative coordinate convenzionali.

Elenco delle località di raccolta: <i>Typhaeus fossor</i>	Coord. X	Coord. Y
Krusha, Macedonia	66,35	34,32
Salonico, Grecia	65,88	33,78
Thessalia, Grecia	65,55	29,91
Creta, Grecia	69,26	16,99
Amanos, Nor Daglari, Asia Minore, Turchia	88,38	23,56
Isola Thasos, Grecia~	68,84	33,28
Villaggio Mugla, Turchia	74,51	23,71
Lidorikion, Focide,	64,34	27,41
Villaggio Adana, Galatan, Turchia	86,52	23,98
Villaggio Antalya, Korkutely, Turchia	78,73	22,83
Nom. Kavalla, Palea Kavala, Grecia	68,08	34,63
Villaggio Mersin, Silifke, Turchia	85,51	23,64
Stamphalya, Peloponneso, Grecia	70,13	20,29
Lindos, Rodi, Grecia	74,36	19,61
Pelion, Eubea, Grecia	66,94	27,63
Kalampaka, Meteone, Tessaglia, Grecia	63,81	30,55
Villaggio Balikesir, Havran, Turchia	73,84	30,59
Eubea, Grecia	67,36	27,02
Villaggio Gaziantep, Turchia	89,86	24,67
Micurin, Brodilovo, Bulgaria	73,34	37,82
Athopol, Bulgaria	73,47	36,93
Ograzden, Montj Lebnica, ex Jugoslavia	66,21	37,71
Novo Delcevo, ex Jugoslavia	65,81	38,55
Pirin, Monti Liljanovo, Bulgaria	67,75	37,43
Ilinden, Bulgaria	68,13	37,16
Sakcagozu, Anatolia, Turchia	88,82	25,41
Silifke, Anatolia, Turchia	84,57	21,71
Trikkale, Theotokos, Grecia	63,95	29,98
Villaggio Antakya, Turchia~	88,23	21,87
Catalan, Adua	86,35	24,79
Pozanti	85,53	25,44
Jasna Poliana, Bulgaria	72,65	38,36
Melnik, Bulgaria	67,21	37,13
Herakleion, Creta, Grecia	70,08	17,29
Canea, Creta, Grecia	67,91	18,22
Bursa, Turchia	75,31	32,05
Corfù, Grecia	61,18	30,32
Gerusalemme, Israele	87,19	7,46
Skoplje, Macedonia, ex Jugoslavia	90,06	22,41
Tetovo	62,86	37,36
Volo, Grecia	65,63	29,49
Parnass, Grecia	65,55	27,09
Salamis, Grecia	66,86	25,02
Aegina, Grecia	66,84	24,33
Istambul, Turchia	74,88	35,63
Stara Zagora, Bulgaria	69,49	36,63
Rodi, Grecia	74,06	19,95

Tab. VII - Coordinate convenzionali dei baricentri dei singoli areali specifici e loro coordinate geografiche.

Baricentro	coord. X	coord. Y	coord. geogr. approssimate	
<i>T. typhaeus</i>	33,82	48,49	44° N	2° E
<i>T. typhaeoides</i>	23,74	22,07	33° N	12° E
<i>T. momus</i>	19,53	31,96	38° N	6° E
<i>T. hiostius</i>	43,65	32,89	39° N	8° E
<i>T. lateridens</i>	62,01	32,21	40° N	20° E
<i>T. fossor</i>	73,15	28,12	39° N	27° E

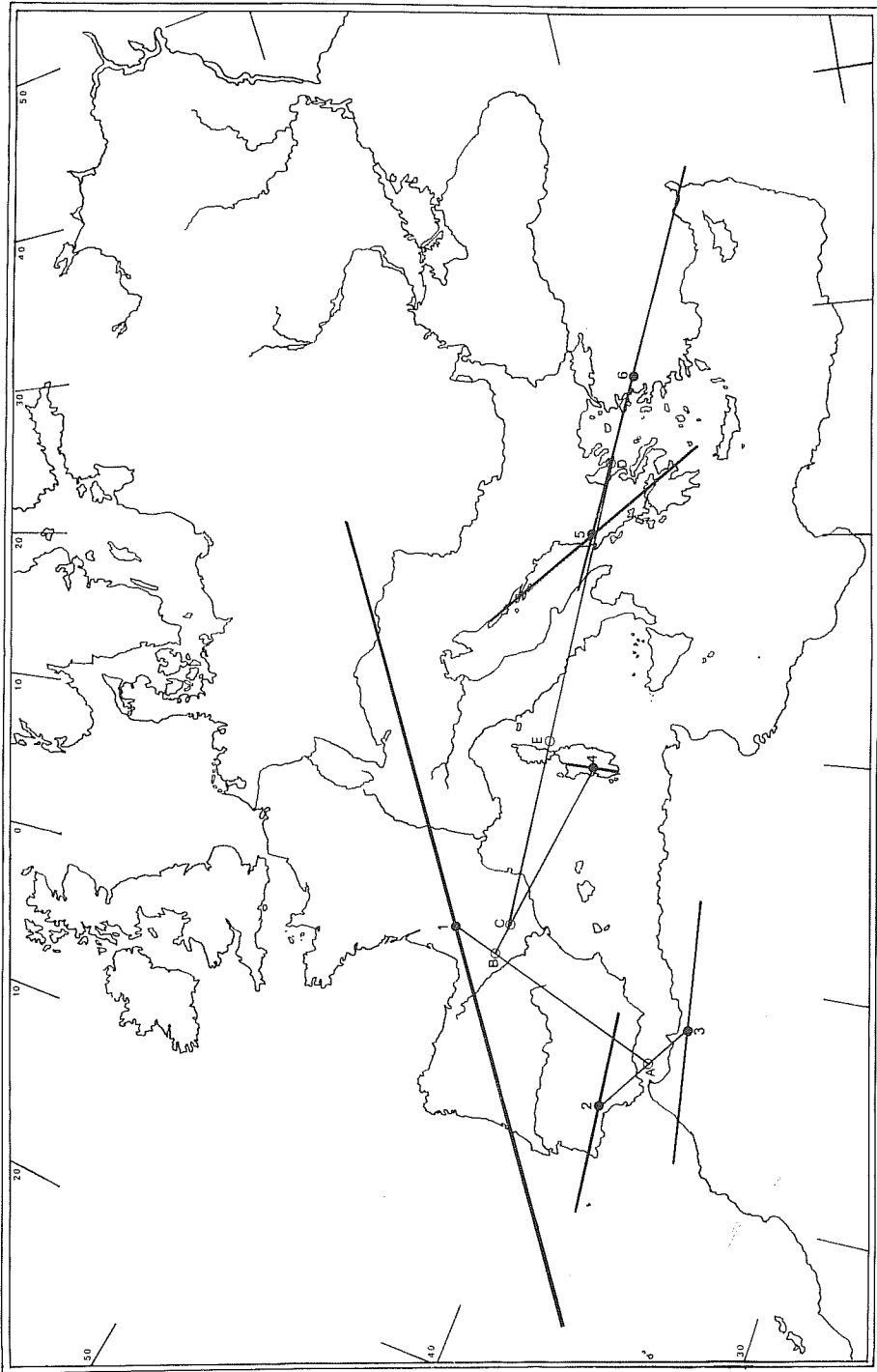


Fig. 3 - Linee di deformazione principale dei 6 areali, baricentri (●) e punti aggiuntivi (○) del grafo che li connette.

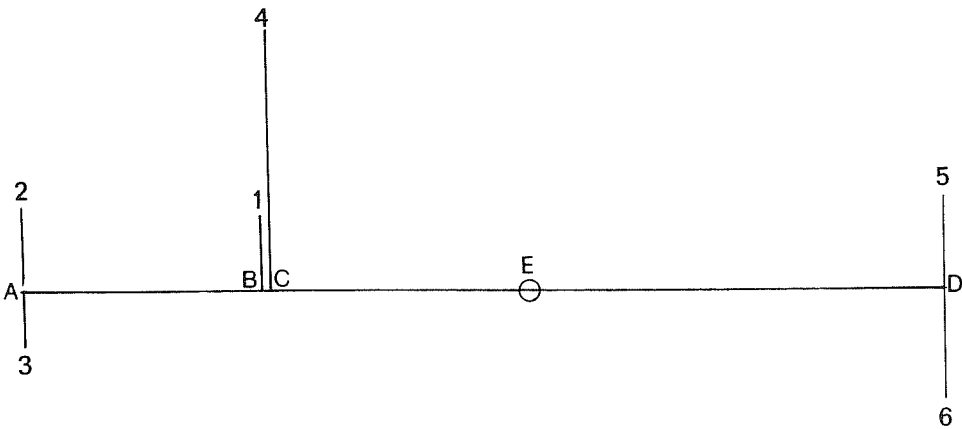


Fig. 4 - Schema delle relazioni tra areali ricavato dall'albero di connettività della Fig. 3.

Sembra evidente, anche tenendo conto dei parametri climatici cui sono associati i periodi di attività dell'adulto nelle specie del genere *Typhaeus* (umidità relativamente alta e temperature non elevate, che fanno sì che la fenologia di tali organismi sia sempre più nettamente legata al periodo invernale lungo un gradiente nord-sud) che la crisi di salinità del Messiniano, circa 5,5 Myr, ha provocato una frammentazione nella distribuzione del genere nel suo complesso. A tale fenomeno, e al successivo ripristino pliocenico del Mediterraneo come mare (cfr. Frakes, 1979; Kenneth, 1972) si possono imputare da un lato le recenti espansioni degli areali delle specie attuali di *Typhaeus*, dall'altro la continuazione dell'effetto barriera di due linee di anisotropia orientate rispettivamente lungo l'asse dello stretto di Gibilterra e quello del mar di Marmara. A tali barriere, e quindi a un periodo risalente a non più di 5,5 Myr, si possono imputare le disgiunzioni fra gli areali di *T. typhoeoides* e *T. momus* e quelli di *T. fossor* e *T. lateridens*. In base a tale interpretazione si può supporre che lo stock ancestrale di *T. typhoeoides* colonizzasse almeno parzialmente il sistema di isole e piccoli arcipelaghi confluiti in seguito a formare l'attuale rilievo settentrionale del Magreb.

Ad una via di comunicazione tardomiocenica (7 Myr) fra il Mediterraneo e l'Atlantico, situata nell'attuale Andalusia fra la Cordigliera Betica e la Meseta Iberica (cfr. Esu e Kotsakis, 1983) si può attribuire la disgiunzione fra l'areale ancestrale di *T. typhoeus*, in posizione più settentrionale, e quello di *T. typhoeoides* + *T. momus*. I dati geografici e geologici non permetterebbero in

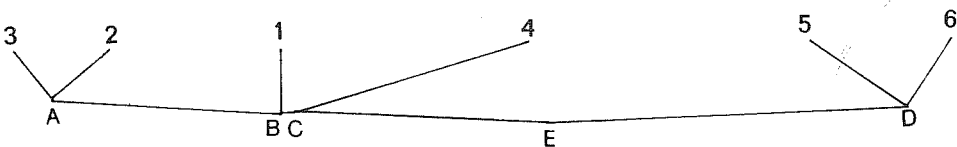


Fig. 5 - Ipotetico albero filogenetico ricavato dagli schemi precedenti.

prima istanza di escludere che tale disgiunzione sia invece da imputarsi ad un evento più antico, cioè all'orogenesi pirenaica iniziata con la chiusura della Tetide, circa 50 Myr (cfr. Biancotti *et al.*, 1990). Riteniamo tuttavia meno probabile tale ipotesi, in quanto la concomitante orogenesi alpina avrebbe dovuto nel contempo provocare un analogo evento vicariante a sud dell'attuale sistema alpino. L'esito di tale evento avrebbe però dovuto estinguersi senza lasciare alcuna traccia. Tale ipotesi potrebbe essere sostenuta invocando una successiva, forse molto recente esclusione competitiva *in situ* ad opera di *T. typhoeus*, o un'estinzione locale, per esempio durante il Messiniano per motivi climatici. Entrambe queste ipotesi però implicano un maggior numero di postulati sussidiari *ad hoc* non verificabili. Di conseguenza nel quadro del presente lavoro si è preferita la prima ipotesi.

La disgiunzione dell'areale di *T. biostius* da quello ancestrale, comune anche a *T. typhoeus* e a *T. typhoeoides* + *T. momus*, potrebbe imputarsi alla separazione (cfr. Alvarez *et al.*, 1974; La Greca, 1990) tardo oligocenica o inizio-miocenica di una microzolla sarda *indipendente* da quella corsa, più settentrionale, oppure da un popolamento iniziale di *Typhaeus* che coinvolgesse soltanto un'estrema frazione sudoccidentale della placca sardocorsa (non si dimentichi il microtterismo di *T. biostius* che ne riduce il potere di dispersione, la gravitazione SW sarda del suo areale attuale e la sua assenza dalla Corsica).

La separazione fra lo stock attualmente più cospicuo, quello occidentale, e lo stock orientale rappresentato oggi dai già citati *T. lateridens* e *T. fossor*, può imputarsi ad una situazione paleogeografica come quella dello Stampiano (circa 35 Myr), dove l'orogenesi alpina e le introggressioni marine centroeuropee avrebbero attuato come prima barriera nell'ambito di un ampio areale paleoeuroanatolico dell'ancestrale comune dell'intero genere *Typhaeus*. Questo a sua volta avrebbe assunto la sua identità a seguito di eventi vicarianti che hanno avuto il loro fulcro nella frazione centrale del margine settentrionale

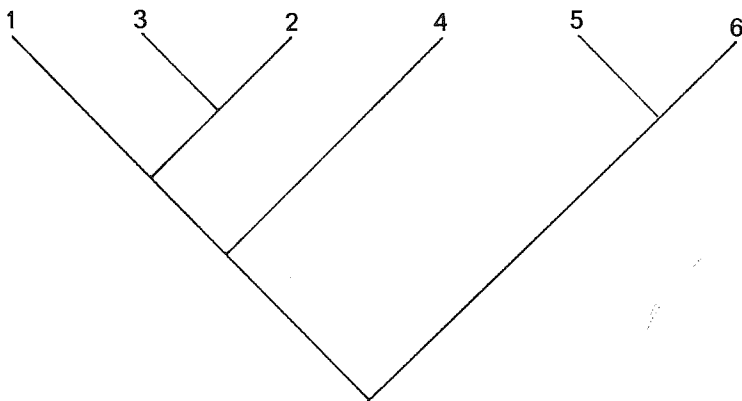


Fig. 6 - Ipotesi filogenetica formulata in base agli eventi paleogeografici.

della Tetide (cfr. Zunino, 1984): ricordiamo a questo proposito che l'adelfotaxon del genere *Typhaeus* è stato identificato (Zunino, cit.) nel genere *Enoplotrupes* Lucas, della Zona di Transizione Cinese e territori limitrofi.

Il complesso di ipotesi sulla filogenesi degli areali che abbiamo appena delineato è schematizzato nella Fig. 6.

ANALISI FILOGENETICA DEL GENERE *TYPHAEUS*

Uno studio preliminare delle relazioni filetiche fra le specie che rappresentano attualmente il genere *Typhaeus* era stato condotto da Balletto *et al.* (1992), che lo avevano commentato con alcune notazioni zoogeografiche. Tali Autori avevano sottoposto ad analisi cladistica una matrice binaria di 60 caratteri morfologici (cfr. Tab. VIII e Tab. IX) tramite i programmi MACCLADE 3.04 di Maddison & Maddison, 1992, PAUP 3.06 di Swofford, 1989 e PHYLIP 3.5 di Felsenstein, 1993, utilizzando il genere *Enoplotrupes* come out-group, che in questo caso risulta essere anche TOG (Taxonomic Out Group *sensu* Watrous & Wheeler, 1981) di *Typhaeus*.

Da tale ricerca è risultato il complesso di ipotesi di filogenesi delle specie schematizzato nel cladogramma di massima parsimonia (Parsimonia secondo

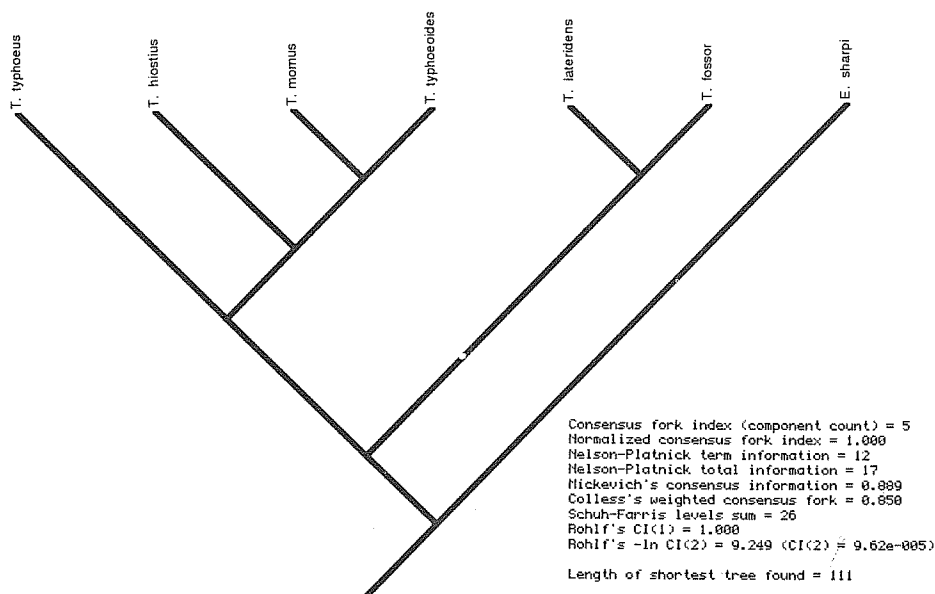


Fig. 7 - Albero filogenetico ottenuto impiegando N=60 caratteri (Tab. VIII) tabulati in matrice binaria (Tab. IX) e relativi indici.

Tab. VIII - Elenco dei caratteri utilizzati per l'analisi cladistica.

- 1) Cliepo prolungato in punta acuta [1] *versus* arrotondato [0] m.
- 2) Carena clipeale variamente evidente [1] *versus* inapparente [0] m.
- 3) Tubercolo clipeale mediano presente [1] *versus* inapparente [0] m.
- 4) Margini laterali del pronoto angolosi [0] *versus* convessi [1] m.
- 5) Pronoto ribordato alla base [1] *versus* ribordo almeno parzialmente assente [0] m.
- 6) Base del pronoto bisinuata [1] *versus* rettilinea [0] m.
- 7) Pronoto diffusamente punteggiato [1] *versus* liscio [0] m.
- 8) Disco del pronoto punteggiato [1] *versus* liscio [0] m.
- 9) Pronoto con tre corna evidenti [1] *versus* ridotte [0] m.
- 10) Scutello liscio [1] *versus* punteggiato [0] m.
- 11) Interstrie elitrati punteggiate [0] *versus* quasi lisce [1] m.
- 12) Strie elitrati nette e profonde [1] *versus* assenti o superficiali [0] m.
- 13) Sperone apicale delle tibie anteriori espanso [0] *versus* retto ed appuntito [1] m.
- 14) Cliepo prolungato in punta acuta [0] *versus* arrotondato [1] f.
- 15) Carena clipeale variamente evidente [0] *versus* inapparente [1] f.
- 16) Tubercolo clipeale mediano presente [0] *versus* inapparente [1] f.
- 17) Angoli anteriori del pronoto decisamente pronunciati [0] *versus* smussati [1] f.
- 18) Angoli anteriori del pronoto divergenti [0] *versus* diretti in avanti [1] f.
- 19) Tubercoli pronotali pronunciati [1] *versus* minuti [0] f.
- 20) Carena pronotale trasversale regolare [1] *versus* margine superiore con cenno di due tubercoli ai lati ed uno al centro [0] f.
- 21) Solco pronotale longitudinale mediano evidente [1] *versus* inapparente [0] f.
- 22) Margini laterali del pronoto angolati [1] *versus* convessi [0] f.
- 23) Pronoto ribordato alla base [1] *versus* ribordo almeno parzialmente assente [0] f.
- 24) Base del pronoto bisinuata [1] *versus* rettilinea [0] f.
- 25) Pronoto diffusamente punteggiato [1] *versus* quasi liscio [0] f.
- 26) Disco del pronoto punteggiato [1] *versus* liscio [0] f.
- 27) Scutello liscio [1] *versus* punteggiato [0] f.
- 28) Interstrie elitrati punteggiate [0] *versus* quasi lisce [1] f.
- 29) Strie elitrati nette e profonde [1] *versus* assenti o superficiali [0] f.
- 30) Sperone apicale delle tibie anteriori espanso [1] *versus* retto ed appuntito [0] f.
- 31) Ali normalmente sviluppate [0] *versus* ridotte [1] m. e f.
- 32) Apophobae e chaetopariae con consistente pubescenza [1] *versus* pubescenza sottile [0] m.
- 33) Gymnopariae pubescenti [1] *versus* quasi glabre [0] m.
- 34) Tylus con rilevanti processi setoliformi [1] *versus* con minuta pubescenza [0] m.
- 35) Chaetopodia con diffuse setole [1] *versus* setole ridotte o assenti [0] m.
- 36) Base dell'epitorma espansa [1] *versus* non dilatata [0] m.
- 37) Proplegmatium completo [1] *versus* poco sclerificato o interrotto [0] m.
- 38) Plegmatium consistente [1] *versus* ridotto [0] m.
- 39) Apotormae decisamente sviluppate [1] *versus* appena accennate o assenti [0] m.
- 40) Dextiortorma presente [1] *versus* ridotta o assente [0] m.
- 41) Laeotorma presente [1] *versus* ridotta o assente [0] m.
- 42) Apophobae e chaetopariae con consistente pubescenza [1] *versus* pubescenza sottile [0] f.
- 43) Gymnopariae pubescenti [1] *versus* quasi glabre [0] f.
- 44) Tylus con rilevanti processi setoliformi [1] *versus* con minuta pubescenza [0] f.
- 45) Chaetopodia con diffuse setole [1] *versus* setole ridotte o assenti [0] f.
- 46) Base dell'epitorma espansa [1] *versus* non dilatata [0] f.
- 47) Proplegmatium completo [1] *versus* poco sclerificato o interrotto [0] f.
- 48) Plegmatium consistente [1] *versus* ridotto ed esile [0] f.
- 49) Apotormae decisamente sviluppate [1] *versus* appena accennate o assenti [0] f.
- 50) Dextiortorma presente [1] *versus* ridotta o assente [0] f.
- 51) Laeotorma presente [1] *versus* ridotta o assente [0] f.
- 52) Margine basale del tergite profondamente inciso [1] *versus* semicircolare [0] m.
- 53) Lobo mediano disgiunto al centro [1] *versus* completo [0] m.
- 54) Apice dei parameri ristretto ed allungato [1] *versus* tozzo ed arrotondato [0] m.
- 55) Falsi apici presenti [1] *versus* assenti [0] m.
- 56) Pleuriti ridotti [1] *versus* pleuriti normalmente sviluppati [0] f.
- 57) Margine anteriore del tergite a fitta pubescenza [1] *versus* glabri [0] f.
- 58) Margine basale del tergite profondamente inciso [1] *versus* semicircolare [0] f.
- 59) Receptaculum seminis allungato [1] *versus* globoso [0] f.
- 60) Margini laterali dei palpi rettilinei [1] *versus* fortemente curvilinei [0] f.

Tab. IX - Matrice binaria dei caratteri elencati in Tab. VIII.

	10	20	30	40	50	60
E. sharpi	0010111100	0100101101	0111110010	0000001111	1010110110	0100000100
T. typhoeus	0100110011	0110101011	1011011111	0000101111	1000111110	0110100111
T. typhoeoides	1011110011	0101011101	1111001111	1011011110	0001111010	0010101001
T. fossor	1110001101	0110011001	0010110110	1010000101	1000100100	0111001110
T. lateridens	0010100100	1110111111	1001101111	0001110100	0100001110	0010001110
T. momus	1011100111	0011001100	0100111001	1111010011	1111101010	0001110100
T. hiostiis	1010110011	0010000001	1010001001	0110011101	1010011101	1111100101

Wagner) della Fig. 7 con relativi indici, unico ottenuto con caratteri ordinati processati mediante algoritmi della ricerca euristica, esaustiva e branch-and-bound.

Tali ipotesi concordano sostanzialmente con quelle formulate su base puramente biogeografica, schematizzate nella Fig. 6. Le due ipotesi generali quindi, formulate in modo del tutto indipendente, risultano reciprocamente corroborate. L'unica discrepanza fra i due schemi riguarda i rapporti dell'endemità sardo *T. hiostiis*, che risulta adelphotaxon della coppia *T. typhoeoides* + *T. momus*, mentre il suo areale ammetterebbe come «sister area» quella di un ancestrale comune a *T. typhoeus*, *T. typhoeoides* e *T. momus*.

Il punto di conflitto fra i due set di ipotesi può essere risolto a nostro parere senza invocare eventi di dispersione aleatoria per giustificare le relazioni filetiche di *T. hiostiis* quali risultano dall'analisi cladistica. Infatti, non si può escludere che la situazione attuale sia da ricondursi all'«effetto zattera» di una delle terrane che secondo gli Autori già citati (cfr. anche Biju - Duval *et al.*, 1977) si sarebbero originate nella stessa sede, ossia in corrispondenza dell'attuale area SW provenzale ed avrebbero seguito una stessa traiettoria attraverso il Mediterraneo occidentale, venendo quindi a collidere con il margine occidentale di una Sardegna già inequivocabilmente separata dalla Corsica. Ciò concorda, fra l'altro, con la posizione del baricentro dell'areale attuale di *T. hiostiis* e con l'andamento della sua linea di deformazione principale.

Da quanto esposto riteniamo si possano trarre alcune conclusioni puntuali e qualche argomento di riflessione più generale.

Dal punto di vista della sistematica del genere *Typhaeus*, entrambe le analisi che abbiamo condotto depongono a favore della polifileticità del sottogenere *Chelotrupes* istituito da Jekel (1865) per *T. momus* e *T. hiostiis* sulla base di caratteri legati al microtterismo di entrambe le specie, dovuti evidentemente a convergenza.

Per quanto concerne il popolamento sardo di *Typhaeus* le nostre indagini sembrano avvalorare quanto sostenuto da Autori diversi (cfr. La Greca, 1990) sull'importanza della frammentazione oligocenica della placca di Alboran nel

popolamento della Sardegna sudoccidentale, e soprattutto delle sue componenti ad affinità betico-magrebine.

Dal punto di vista metodologico, è palese che i criteri che proponiamo in questa sede risentono dell'influenza di alcune idee di Rapoport (1975), di alcune dei biogeografi della vicarianza e di altre della scuola della Panbiogeografia (cfr. soprattutto Croizat, 1962; Page, 1987; Grehan, 1991). Il contesto di problematiche in cui ci siamo inseriti, tuttavia, non è del tutto omogeneo con quelli citati. Abbiamo tentato infatti di contribuire all'elaborazione di una metodologia rigorosa nel campo dell'analisi della storia biogeografica di singoli gruppi sistematici. Riteniamo abbastanza interessanti dal punto di vista concettuale i problemi di incongruenza fra cladogrammi di areali e cladogrammi di specie, come quello relativo a *T. biostris*. Il caso analizzato sembra suggerire che, qualora si ritenga prevalente il risultato dell'analisi filogenetica delle specie, le apparenti incongruenze biogeografiche non debbano immediatamente attribuirsi a «dispersal» aleatorio, ossia al salto di una barriera da parte di una propagula ancestrale, non associata ad un corrispondente areale e dovuto a fattori casuali. Nel caso cui ci riferiamo non sarebbe azzardato parlare di «falso dispersal» di una frazione di areale, originatasi da un fenomeno di vicarianza (la frammentazione dell'area betico-magrebina nella sua configurazione primitiva), veicolata quindi dalla migrazione di una terrana e terminata con la sua confluenza con un'area diversa (zolla sarda) e con la conseguente ibridazione di biota differenti. In termini generali ciò non inficia a nostro parere la validità del metodo in sé, quando si considerino gli schemi di relazioni filetiche fra areali alla stregua di ipotesi probabilistiche, e si applichi correttamente a queste, e ad altre ipotesi, egualmente probabilistiche, formulate su basi di dati diverse, il principio dell'elucidazione reciproca. Tale procedura può consentire anche di rivelare fenomeni, come quello dell'ibridazione pregressa delle aree geografiche via fusione di terrane alloctone, cui il metodo di analisi proposto non sembra essere sensibile da solo.

È evidente comunque che tale metodo è stato saggiato sino ad ora su un solo taxon e in condizioni particolarmente favorevoli. Soltanto ulteriori ricerche potranno verificare la sua validità generale e i suoi possibili sviluppi anche nel campo dell'analisi biogeografica storico-causale dei biota nel loro complesso e delle aree geografiche su cui insistono.

RINGRAZIAMENTI

Eduardo H. Rapoport (Bariloche, Argentina) è stato prodigo di consigli durante alcune fasi della ricerca, e diversi aspetti sono stati discussi proficuamente con Aldo Zullini (Milano). Giulio Pavia (Torino), Marcello La Greca (Catania), Achille Casale (Sassari) ci hanno inviato bibliografia preziosa. I Colleghi ricordati alla nota (1) ci hanno fornito tutti i dati geonemici, anche inediti, in loro possesso, autorizzandoci ad usarli per la presente ricerca. A tutti, ed a coloro che avessimo involontariamente ommesso, i nostri più sinceri ringraziamenti.

BIBLIOGRAFIA

- ALLENSPACH V., 1970 - *Insecta Helvetica*, 2. Coleoptera Scarabaeidae, Lucanidae. La Concorde, Lausanne, 186 pp.
- ALVAREZ W., COCOZZA T. e WEZEL F.C., 1974 - Fragmentation of the Alpine orogenic belt by microplate dispersal. *Nature*, **248**: 309-314.
- BAGUENA CORELLA L., 1967 - Scarabaeoidea de la fauna Ibero-baleare y Pirenaica. *Inst. Esp. Entomol.*, Madrid, 576 pp.
- BALLETTO E., BARBERO E., PALESTRINI C. e ZUNINO M., 1992 - Filogenesi e zoogeografia del genere *Typhaeus* Leach (Coleoptera: Geotrupidae). *Riass. Com. 54° Congr. U.Z.I.*, Perugia, 28.IX - 3.X.1992: 92-93.
- BARAUD J., 1977 - Coléoptères Scarabaeoidea. Faune de l'Europe Occidentale, Belgique, France, Grande Bretagne, Italie, Peninsule Ibérique. *Nouv. Rev. Ent.*, suppl., 7: 1-352.
- BARAUD J., 1985 - Coléoptères Scarabaeoidea. Faune du Nord de l'Afrique, du Maroc au Sinaï. Lechevalier, Paris, 650 pp.
- BARAUD J., 1992 - Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe. *Sté. Linnéenne*, Lyon, 856 pp.
- BIANCOTTI A., MALARODA R. e PAVIA G., 1992 - L'evoluzione geologica e lo spazio geografico delle Alpi Occidentali. *Biogeographia*, **16**: 25-40.
- BIJU-DUVAL B., DERCOURT J. e LE PICHON X., 1977 - From the Tethys ocean to the Mediterranean seas: a plate tectonic model of the evolution of the Western Alpine system. In: *Structural History of the Mediterranean basins*. Technip, Paris: 143-164.
- BRITTON E.B., 1956 - Coleoptera Scarabaeoidea. *Handbooks for the identification of British Insects*, **VI** (2): 1-29.
- BRUSSAARD L., 1985 - A pedobiological study of the dung beetle *Typhaeus typhoeus* (Coleoptera Geotrupidae). Ph. D. Thesis, Wageningen, 168 pp.
- CARPANETO G.M., 1983 - I coleotteri Scarabaeoidea Laparosticti dei Monti della Tolfa e dei Monti Sabatini (Antiappennino laziale). *Atti Acc. Naz. Lincei*, **256**: 73-121.
- CROIZAT L., 1962 - Space, Time, Form: the biological synthesis. L. Croizat, Caracas, 881 pp.
- CROVETTI A., 1970 - Revisione sistematica dei *Typhaeus* Leach del sottogenere *Chelotrupes* Jekel. *Studi Sass.*, **18**: 229-250.
- ENDROEDI S., 1956 - Lemezescsapu bogarak Lamellicornia. *Akad. Kiado*, Budapest, 188 pp.
- ESPINOSA D. e LLORENTE J., 1993 - Fundamentos de biogeografías filogenéticas. UNAM, México, 133 pp.
- ESU D. e KOTZAKIS T., 1983 - Paleobiogeografia dei vertebrati e dei molluschi continentali del Terziario e del Quaternario della Sardegna. *Lavori S.I.B.*, **8**: 53-82.
- FELSENSTEIN J., 1993 - PHYLYP (Phylogenetic Inference package) Version 3.5c. Department of Genetics, University of Washington, Seattle, Washington.
- FRAKES L.A., 1979 - *Climates throughout geological time*. Elsevier, Amsterdam. XII + 310 pp.
- GREHAN J.R., 1991 - Panbiogeography 1981-1991: development of an Earth/Life synthesis. *Progr. Phys. Geogr.*, **15**: 331-363.
- JANSENS A., 1960 - Faune de Belgique. *Insectes. Coléoptères Lamellicornes*. Bruxelles, 411 pp.
- JEKEL H., 1865 - Essai sur la classification naturelle des *Geotrupes* Latreille et descriptions d'espèces nouvelles. *Ann. soc. ent. Fr.*, 4 sér., **5**: 513-618.
- KENNETH J.H., 1972 - When the Mediterranean dried up. *Scient. Amer.*, **227** (6): 30-34.
- KUIJTEN P., 1960 - Verhatalensbeobachtungen am Dreihormistkafer (*Typhaeus typhoeus* L., Col. Scarab.). *Entomol. Z.*, **70**: 223-233.
- LA GRECA M., 1990 - The insect biogeography of West Mediterranean islands. *Atti Acc. Naz. Lincei*, **85**: 469-491.
- LANDIN B.O., 1957 - Coleoptera Lamellicornia, fam. Scarabaeidae. *Svensk Insektfauna*, **9**: 1-155.
- LOPEZ MARTINEZ N., 1986 - ¿Biogeografía de organismos o de áreas? Nuevas perspectivas en biogeografía histórica. *Paleontología i evolució*, **20**: 45-56.
- MADDISON W.P. e MADDISON D.R., 1992 - MACCLADE: Analysis of Phylogeny and Character Evolution, Version 3.04. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- MARTINEZ DE LA ESCALERA M., 1914 - Los Coleópteros de Marruecos. *Trab. Mus. Nac. Cis. Nat.*, Ser. Zool., **11**: 1-553.
- MEDVEDEV S.I., 1952 - Lichinki Plastinčatousykh zhukov Fauny SSSR. *Nauka*, Leningrad, 344 pp.
- MIKSIC R., 1953 - Fauna Insectorum Balcanica. Scarabaeidae. *God. Biol. Inst. Sarajevu* **1953**: 49-281.
- MIKSIC R., 1958 - Scarabaeidae Jugoslavije. *Sarajevo*, 150 pp.
- MORRONE J.J. e CRISCI J.V., 1990 - Panbiogeografía: fundamentos y métodos. *Evol. Biol.*, **4**: 119-140.
- MOUSSET A., 1973 - Atlas provisoire des insectes du Grand-Duché de Luxembourg. *Coleoptera*, Cartes 227-455. *Mus. Hist. Nat. Luxembourg*.
- PAGE R.D.M., 1987 - Graphs and generalized tracks: quantifying Croizat's Panbiogeography. *Syst. Zool.*, **36**: 1-17.

- PATTERSON C., 1983 - Aims and methods in biogeography. In: R.W. Sims *et al.* (eds.), *Evolution, time and space: the emergence of the biosphere*. Syst. Ass. Spec. Vol., **23**: 1-28.
- PAULIAN R., 1959 - Faune de France, 63. Coléoptères Scarabaeides (II éd.). Lechevalier, Paris, 298 pp.
- PAULIAN R. e BARAUD J., 1982 - Faune des Coléoptères de France. II. Lucanoidea et Scarabaeoidea. Lechevalier, Paris, 473 pp.
- PORTA A., 1932 - Fauna Coleopterorum Italica, II, Piacenza: 373-454.
- PULLIAM H.R., 1988 - Sources, sinks, and population regulation. *Am. Nat.*, **132**: 652-661.
- RAPOPORT E.H., 1975 - Areografía. Estrategias geográficas de las especies. F.C.E., México, 214 pp.
- RUANO MARCO L., MARTIN PIERA F., ANDUJAR TOMAS A., 1988 - Los Scarabaeoidea de la Provincia de Albacete (Coleoptera). *Inst. Est. Albacetenses*, S. I (32): 1-201.
- STEBNICKA Z., 1976 - Klucze do Oznaczenia Owadów Polski, XIX. Coleoptera. 28a: Scarabaeidae Laparosticti. *Polsk. Towarz. Ent.*, Warszawa, 139 pp.
- SWAFFORD D.L., 1990 - PAUP - Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 3.0. *Ill. Nat. Hist. Surv.*, Champaign, **11**:
- TESAR Z., 1953 - Prehled Ceskoslovenskykh druhu celedi Geotrupidae. *Cas. Nar. Muz., Odd. priir. roc.*, **123** (2): 206-207.
- TESAR Z., 1957 - Brouci Listorozi Lamellicornia. II. *Cesk. Akad. Ved, Praga*, 326 pp.
- TOULON D., 1986 - Les Géotrupes picards. *Picardie Ecolog.*, **2** (2): 89-104.
- WATROUS L.E. e WHEELER Q.D., 1981 - The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.*, **30** (1): 1-11.
- WILEY E.O., 1988 - Vicariance biogeography. *Ann. rev. Ecol. Syst.*, **19**: 513-542.
- ZACHARJEVA B., DIMOVA V., KRSTeva V., 1975 - Coprophylous Scarabaeidae (Coleoptera) from the Bulgarian sea coast. *Acta Zool. Bulg.*, **3**: 31-38.
- ZUNINO M., 1984 - Sistematica generica dei Geotrupinae (Coleoptera Scarabaeoidea: Geotrupidae), filogenesi delle sottofamiglie e considerazioni biogeografiche. *Boll. Mus. reg. Sci. Nat. Torino*, **2** (1): 9-162.
- ZUNINO M. e C. PALESTRINI, 1991a - El concepto de especie y la biogeografía. *Anales de Biología*, **17**: 85-88.
- ZUNINO M. e C. PALESTRINI, 1991b - I taxa parafiletici e la biogeografía: alcune riflessioni. *Atti Acc. Sci. Torino*, **125** (3-4): 35-54.
- ZUNINO M. e ZULLINI A., 1995 - Biogeografía: la dimensione spaziale dell'evoluzione. *Ambrosiana*, Milano, 310 pp.