

Il contributo degli Ortotteri (Insecta) alla conoscenza della biogeografia dell'Anatolia: la componente gondwaniana

MARCELLO LA GRECA

Via Ferrarotto, 6/B - I-95125 Catania (Italia)

Key words: Anatolian Orthoptera, gondwanian elements, Tethys, terranes.

SUMMARY

The Anatolian Orthoptera include elements deriving from stocks of different origin and coming from the surrounding areas. Four main biogeographical categories are concerned: angarian elements of the siberian cold steppe which arrived in Anatolia in the Pleistocene; steppic xerothermic elements of Middle Asia which arrived in the Pliocene and during the Interglacials; palaeomediterranean elements going back to miocenic stocks, some of which had in Anatolia a spectacular evolutionary explosion; other palaeomediterranean or middleasiatic elements, but of remote gondwanian origin, like *Isophya*, *Poecilimon* and allied endemic genera (*Kurdia*, *Micromon*, *Parapoecilimon*, *Poecilimonella*), *Saga*, and *Akicerinae* and *Pamphaginae* of the family *Pamphagidae* that are also represented by a very great number of endemic genera and species. These ancient Orthoptera arrived in W Asia by an eastern terrane (or more than one), the Iranian-Anatolian plate that, breaked off from the African Plate, crossed the Tethys and drifted to fuse with the southern and eastern margins of Eurasia perhaps as early as the Palaeocene. Other *Pamphagidae*, the *Pamphaginae*, arrived in SW Europe by means of a NW african terrane said Alborana, probably spread eastward to the remaining Europe in the Middle Miocene by going round the Perialpine Channel and Paratethys, and colonised the land originating from the Iranian-Anatolian Plate.

I. INTRODUZIONE

La conoscenza della fauna ortotterica dell'Anatolia è abbastanza buona grazie alle ricerche di vari pionieri fra i quali vanno specialmente ricordati Ebner, Burr, Uvarov; a esse fanno seguito le importanti pubblicazioni di più largo respiro di altri studiosi: i due volumi sugli Ortotteri dell'U.R.S.S. e territori confinanti di Bei-Bienko e Mistshenko (1951), la monografia di Ramme (1951) sugli Ortotteri sudeuropei e dell'Asia Minore, le numerose ricerche di Karabag che vanno dal 1948 al 1980 (soprattutto quella relativa agli Ortotteri della Turchia del 1958), lo studio sui Celiferi anatolici di Weidner (1969), quelle più recenti di Demirsoy (1975, 1977) e quelle di Nasrecki e Ünal (1995) sull'Anatolia Meridionale.

L'aspetto biogeografico della regione è stato finora considerato alquanto sommariamente: dapprima da Uvarov (1921) che in un'analisi condotta su base regionalistica, ma che per certi aspetti precorre i tempi, vi ha riconosciuto l'esistenza di

elementi steppici (che successivamente egli ha denominato “angariani”), di elementi mediterranei che a un certo punto del suo contributo indica come “Ancient Mediterranean fauna” e di elementi eemiani (cioè eremici); successivamente Weidner (1969), rifacendosi a una ricerca di Schweiger (1966) sui Carabidi, si è basato soprattutto sulla identificazione di rifugi pleistocenici e di centri di evoluzione; infine Demirsoy (1975, 1977) che si rifà in particolar modo al contributo di Uvarov. Anche secondo Kosswig (1955), che ha esaminato gli aspetti zoogeografici dell’Anatolia e del Medio Oriente riferendosi a vari gruppi sistematici, le specie più antiche del popolamento animale dell’Anatolia risalgono al Terziario e sono di origine mediterranea, ma fra di esse l’Autore riconosce l’esistenza di elementi di origine gondwaniana fra i quali, per gli Ortotteri, il genere *Saga*; altri elementi sono considerati plio-pleistocenici e provenienti dall’Angara, dall’area paleartica o dalla Regione Afrotropicale attraverso Israele e Siria. Successivamente Schweiger (1966), senza però darne una dimostrazione biogeografica, ha ipotizzato che alcuni Carabidi anatolici dovessero essere considerati di origine mesozoica.

Da tutti questi studi, però, non appare sempre evidente quale sia l’origine dei ceppi che hanno determinato il popolamento ortotterico anatolico e in particolare il problema degli elementi di origine più antica, tema che cercherò di affrontare con questo mio contributo, limitandomi a illustrare soltanto il caso dei taxa di provenienza gondwaniana che fra gli Ortotteri Acridomorfi è rappresentato dai *Pamphagidae* paleartici e fra i Tettigonioidei dai *Barbitistini*, dalle *Drymadusae* e dalle *Saginae*.

II. IL CONTESTO BIOGEOGRAFICO DEI GRUPPI DI ORIGINE GONDWANIANA

a. I *Pamphagidae* (*Acridomorpha*, *Pamphagoidea*) dell’Anatolia e dell’Asia centro-occidentale

Il problema dei *Pamphagidae* paleartici è stato da me recentemente affrontato in altra sede (La Greca, 1996, 1999) e qui mi limiterò a riassumere i fatti più strettamente legati alla biogeografia dell’Anatolia. Questa primitiva famiglia di Acridoidei è diffusa in tutta l’Africa, nell’area mediterranea e in gran parte dell’Asia Paleartica. Ho già dimostrato come molto probabilmente essi si differenziarono da uno stock gondwaniano di *Pamphagoidea* e si originarono nell’Africa meridionale nel Cretaceo medio (Fig. 1) quando la placca africana era già separata dalle placche sudamericana, indiana, malesiana e antartico-australiana (La Greca, 1999). I Pamfagidi Paleartici e quelli Afrotropicali, da un punto di vista evolutivo, sono nettamente diversi fra loro ed entrambi sono rappresentati prevalentemente da endemiti di settori più o meno ampi, sia a livello generico sia a quello specifico: i primi (Fig. 2) comprendono una sottofamiglia (presente anche in Anatolia), le *Pamphaginae* che è assente nell’area afrotropicale,

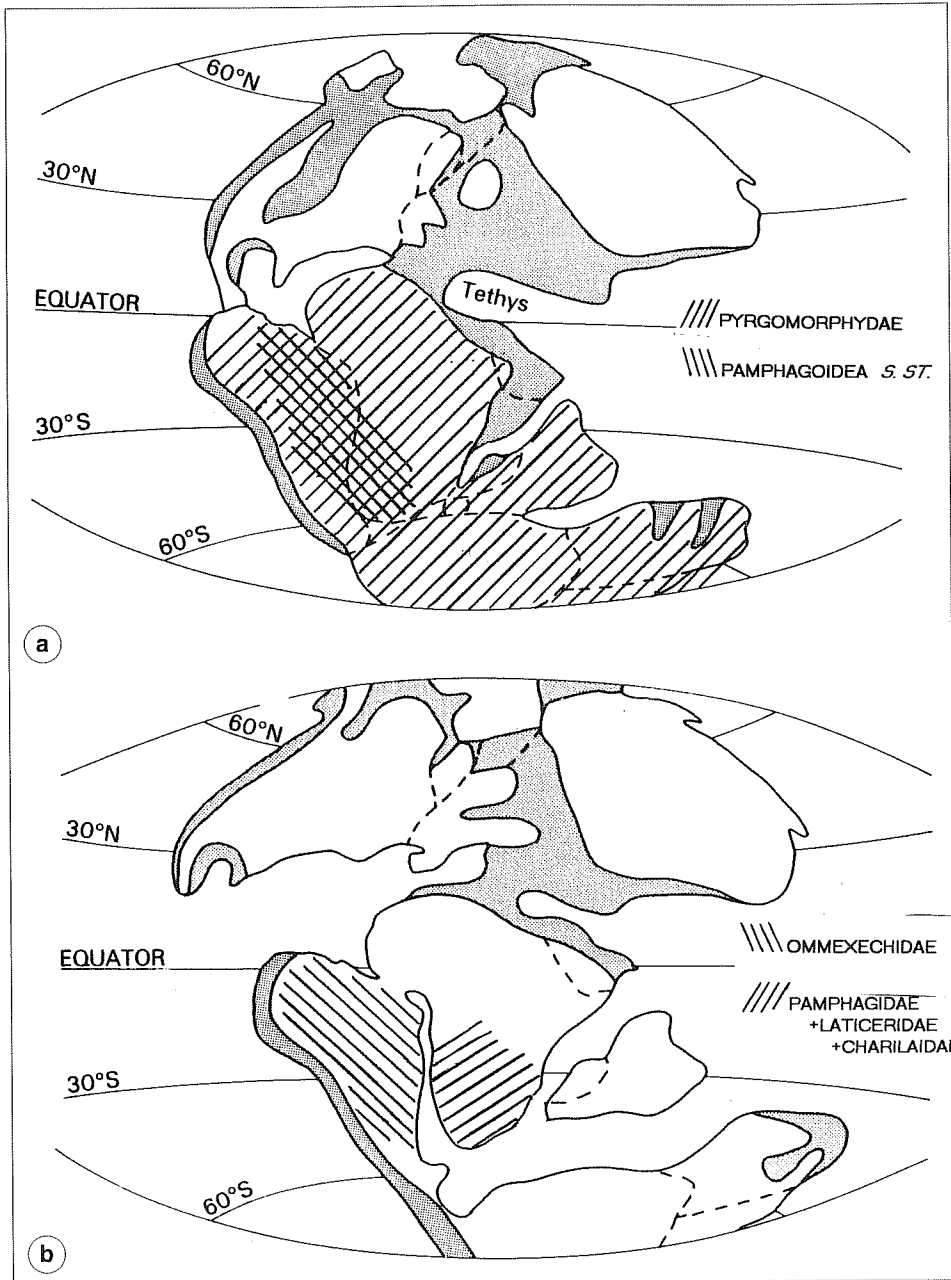


Fig. 1 - Origine e diffusione dei *Pamphagoidea* nel Giurassico (a) e nel Cretaceo Medio (b); l'area contrassegnata dal tratteggio obliquo dei *Pamphagidae* comprende anche le famiglie *Laticeridae* e *Charilaidae*, tutte e tre strettamente affini fra loro. Le aree punteggiate indicano mari epicontinentali (da La Greca, 1999).

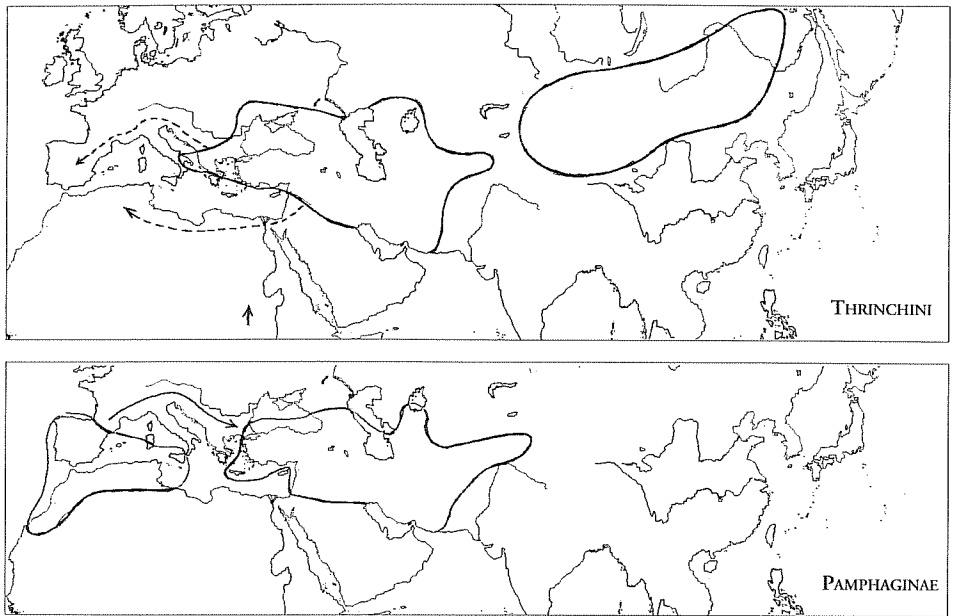


Fig. 2 - Distribuzione attuale delle *Pamphaginae* e dei *Thrinchini* (*Akicerinae*).

ove invece si trovano le *Porthetinae* (assenti nell'area paleartica) e le *Akicerinae* che invece sono presenti in Africa a sud del Sahara e con una propria tribù, i *Thrinchini*, nella Regione Palearctica. Questa tribù comprende 2 gruppi di generi (Tab. I), uno più antico, dell'area irano-turanica-anatolica (Asia centroccidentale) con 13 generi e 72 specie, e l'altro che si è sviluppato in Cina-Mongolia con 9 generi e 35 specie. Le *Pamphaginae* W-Asiatiche (Tab. II) hanno la loro massima diffusione nell'area comprendente il Caucaso (8 generi, 2 dei quali sono endemici, e 18 specie), l'Anatolia (9 generi di cui 2 endemici, e 34 specie), l'Iran (9 generi, di cui 3 endemici, e 36 specie), il Medio oriente (5 generi, 1 dei quali endemico, e 15 specie).

b. La tribù dei *Barbitini* (*Tettigoniidae*, *Phaneropteridae*)

Comprende 18 generi (recentemente il gen. *Polysarcus* è stato escluso dai *Barbitini*), in gran parte monospecifici ed endemici (Tab. III), che gravitano attorno a un'area fondamentalmente Sudeuropea-Nordmediterranea-WAsiatica, con la massima concentrazione di generi in una zona comprendente l'Anatolia (8 generi, 5 dei quali endemici, con 86 specie in massima parte endemiche), il Caucaso (7 generi di cui 3 endemici) e l'Iran (3 generi di cui 2 endemici). In altri paesi nordmediterranei o sudeuropei del suo areale si possono rinvenire anche 4 generi (*Leptophyes*, *Barbitistes*, *Isophya* e *Poecilimon*), ciascuno con nume-

Tab. I - I generi dei Thrinchini (Subfam. Akicerinae, Pamphagidae).

Asia centroccidentale (Anatolia inclusa)

Asiotmethis (10 specie)

Eremopeza (10 sp.)

Prionotropis (5 sp.)

Tmethis (9 sp.)

Glyphotmethis (11 sp.)

Anatolia (1 sp.), Iran, Caucaso, Uzbekistan

Kazakhstan, → Transcaucasia, Crimea, Romania

Anatolia, Afghanistan, Iran, Armenia, Iraq, Siria,

Anatolia → Dalmazia, Italia, S. Francia, Spagna

Anatolia, Iran → Balcani, N. Africa

Anatolia (8 sp.), → Armenia, Grecia

Asia centroccidentale (non in Anatolia)

Pezotmethis (4 sp.)

Thrinchus (7 sp.)

Melanotmethis (1 sp.)

Eremochavis (8 sp.)

Strumiger (1 sp.)

Iranotmethis (3 sp.)

Eremotmethis (1 sp.)

Arichotmethis (2 sp.)

Kazakhstan, Turkmenistan, Uzbekistan

Kazakhstan, Turkmenistan, Uzbekistan → Cina

Iran, Turkmenistan

Afghanistan (6 sp), Iran → India

Iran, Kazakhstan, Uzbekistan, Turkmenistan

Iran

Iran → Arabia, Egitto

Turkmenistan → Caucaso, Cina

Cina, Mongolia

Haplotropis (2 sp)

Mongolotmethis (2 sp.)

Beybienkia (4 sp.)

Rhinotmethis (3 sp.)

Eotmethis (7 sp.)

Filchnerella (11 sp.)

Pseudotmethis (4 sp.)

Simotmethis (1 sp.)

Sulcotropis (1 sp.)

Manciuria, Russia (Amur)

Mongolia

Cina, Mongolia

Cina, Mongolia

Cina

Cina

Cina

Cina

Cina

Le frecce orizzontali indicano le zone di espansione secondaria.

rose specie, ma nessuno endemico e tutti ad ampia distribuzione: vista la loro ricchezza di specie, qui di seguito prenderò singolarmente in esame gli ultimi due di questi generi che sono presenti anche in Anatolia. Un solo gruppo di 6 specie presenti in S. America (Equador, Cile, Brasile, Paraguay, Argentina) una attribuita al gen. *Anisophya*, e le altre di attribuzione generica incerta e per ora parcheggiate nel gen. *Isophya*, pongono un interessante problema tassonomico che non è il caso di affrontare in questa occasione, ma che indubbiamente costituiscono una rilevante testimonianza biogeografica e filogenetica relativamente all'origine dei *Barbitistini*.

b.1. Il genere *Poecilimon* Brunner von Wattenwyl, 1878

Comprende oltre 139 taxa fra specie e sottospecie (Tab. IV), quasi tutti endemici, diffusi in un areale abbastanza limitato che comprende l'area centrale e orientale del sud Europa dall'Italia al Caucaso (52 specie, 14 delle quali nel Caucaso, e 22 nella Grecia), alle isole dell'Egeo (8 specie), alla Turchia (49 specie) e al Libano (2 specie). L'Italia, con 5 specie (3 delle quali costituiscono una semplice penetrazione dalla Slovenia nel nostro paese, nel Friuli-Venezia Giulia)

Tab. II - Distribuzione dei generi delle Pamphaginae W-Asiatiche.

Genere	Bulg.	Egeo Creta	Cauca.	Anatol.	Med. Or.	Iran	Turk.	Uzbek.	Afgh.	Cina
<i>Eunothrotos</i>			*							
<i>Mistsbenkoella</i>									*	
<i>Neoparamothrotos</i>						*				
<i>Nocaracris</i>			****	*****	*					
<i>Iranacris</i>						*				
<i>Savalania</i>						*				
<i>Nocarodes</i>			*	****		*****				

<i>Araxiana</i>			*							
<i>Nocaropsis</i>						***				
<i>Ocneropsis</i>					****					

<i>Orchamus</i>		***		*						
<i>Oronothrotos</i>				*						
<i>Paktia</i>									*	
<i>Ebnerodes</i>	*									
<i>Prionosthenus</i>			*	*	****					
<i>Paranocaracris</i>	*		***	****						
			**	***						
<i>Paranocarodes</i>		**	***	****		*				

<i>Paranothrotos</i>			**	*****	*	***				*
<i>Saxetania</i>						*****	***	**	****	
					**				****	
<i>Tropidauchen</i>					*	*****				

Il numero di asterischi indica il numero di specie.

rappresenta il limite occidentale di diffusione del genere che è pure assente a nord dell'arco alpino; nella regione balcanica il genere è ben rappresentato in Serbia (5 specie), Macedonia (3 specie), Albania (4 specie) e raggiunge un picco elevato in Grecia (22 taxa); esso è ben rappresentato anche nei paesi della costa settentrionale del Mar Nero dalla Bulgaria (con 9 specie), all'Ucraina (9 specie), al Caucaso (14 specie); nella regione anatolica presenta un altro picco elevatissimo con ben 49 specie. Il genere non supera il Mar Caspio e nell'Europa centro-orientale si estende verso nord con 1 specie in Ungheria, 1 in Slovacchia e 1 al sud degli Urali; a sud dell'Anatolia si spinge con 2 specie nel Libano. Manca a Cipro e nel resto dell'Asia occidentale (Siria, Israele, Giordania, Iraq e Iran) dove è sostituito da 3 specie di 3 altri generi (*Orthocercodes*, *Dasyercodes*, *Kurdia*).

b.2. Il genere *Isophya* Fischer-Waldheim, 1853

Comprende 85 specie, 6 delle quali sono proprie dell'Equador, Brasile, Paraguay e Argentina, ma molto probabilmente esse dovrebbero essere attribuite a un genere affine (v. sopra); a ogni modo ciò conferma l'origine gondwaniana dei

Tab. III - I generi della tribù Barbitistini (Phaneropterinae).

ANATOLIA	
<i>Micromon</i> (1 specie)	<u>Anatolia</u>
<i>Parapoecilimon</i> (1 specie)	<u>Anatolia</u>
<i>Poecilimonella</i> (1 specie)	<u>Anatolia</u>
<i>Kurdia</i> (2 specie)	<u>Anatolia</u> , Iraq
<i>Phonochorion</i> (3 specie)	<u>Anatolia</u> , Georgia
CAUCASO	
<i>Artvina</i> (1 specie)	Caucaso
<i>Isoimon</i> (1 specie)	Caucaso
<i>Euconocercus</i> (3 specie)	Caucaso, Russia
IRAN	
<i>Dasyercodes</i> (1 specie)	Iran
<i>Orthocercodes</i> (1 specie)	Iran
MACEDONIA	
<i>Ancistrura</i> (1 specie)	Macedonia
ITALIA + SE EUROPA	
<i>Andreiniimon</i> (1 specie)	Italia, Albania, Bulgaria
<i>Metaplastes</i> (4 specie)	Grecia, Italia
EUROPA + ANATOLIA	
<i>Leptophyes</i> (14 specie)	Tutta Europa fino alla Georgia, <u>Anatolia</u> (2 specie), Medio Oriente; Kashmir
<i>Barbitistes</i> (14 specie)	Sud Europa (da Spagna a Romania), <u>Anatolia</u> (1 specie) + Tripolitania
<i>Isophya</i> (94 specie)	Sud Europa (dai Pirenei alla Russia), Egeo, <u>Anatolia</u> (26 specie), Transcaucasia, Asia occidentale
<i>Poecilimon</i> (142 specie)	Sud Europa (dall'Italia al Caucaso), Grecia (22 sp.), Egeo (8 sp.), <u>Anatolia</u> (49 sp.), Asia occidentale.
* <i>Anisophya</i> (2-6? specie)	<i>Sud America</i> >

N.B. - Il genere *Polysarcus* è stato escluso dai Barbitistini.

Barbitistini. Le altre 79 specie (Tab. V) sono quasi totalmente distribuite dalla regione Dinarica (4 specie), ma soprattutto da quella Pontica (coste europee del Mar Nero) con 27 specie, all'Anatolia con 26 specie e al Caucaso con 11 specie. Da quest'area relativamente ristretta, probabilmente nel Pleistocene e talvolta nel Postglaciale, il genere, con singole specie si è esteso in Europa nei Pirenei, in Germania, in Austria, nel N. Italia, in Slovacchia, in Polonia, nella Russia occidentale non caucasica, e in Asia in Siria, in Iraq, in Iran e sui M.ti Altai. Sorprendentemente, il genere manca in Grecia ed Egeo: e forse è probabile che esso si sia ampiamente differenziato nella Nord Egeide dopo la sua separazione dalla Sud Egeide.

c. Il gruppo delle *Drymadusae* (*Tettigoniidae*, *Decticinae*)

Si tratta di un gruppo di 16 generi sudeuropei-westasiatici (eccetto uno, *Afrodrymadusa*, che è presente in Tunisia) aventi una distribuzione che va

Tab. IV - Il gen. *Poecilimon* (139 taxa).

Sud Europa		
<i>Italia</i> (Limite occidentale)		2 tx. + 3 dalla Slovenia
<i>Bulgaria</i>		9 tx.
<i>Romania</i>		2 tx.
<i>Ucraina</i>		9 tx. (5 delle quali in Crimea)
Europa centro-orientale		3 tx.
Dinaride		
<i>ex-Yugoslavia</i>		12 tx.
<i>Albania</i>		4 tx.
<u>Grecia, Egeo</u>	30 tx	
<u>Caucaso</u>	14 tx.	
<u>Anatolia</u>	49 tx	
Medio Oriente		2

Le aree sottolineate indicano la zona di origine del genere.

Tab. V - Il genere *Isophya*.

Europa centro-orientale	8 tx.
(<i>Pirenei, Austria, N. Italia, Germania, Slovacchia, Polonia, Russia</i>)	
Dinaride	4 tx.
<u>Regione pontica</u>	27 tx.
<u>Anatolia</u>	26 tx.
<u>Caucaso</u>	11 tx.
Asia (<i>Siria, Iraq, Iran, Altai</i>)	4 tx.

(*Specie neotropicali - 6 specie*)

Le aree sottolineate indicano la zona di origine del genere.

dalla Grecia all'Afghanistan (Tab. VI). La maggior parte dei generi si rinviene nel Caucaso (7 generi con 19 specie), in Anatolia (9 generi con 42 specie), in Iran (8 generi con 12 specie) ed è quindi da supporre che il ceppo sia di origine oligocenica; da questo areale si sono più tardi estesi con singole specie in Grecia, in Egeo, a Cipro, in Ucraina; una più consistente estensione si è avuta in Medio Oriente (3 generi, 5 specie) e nella regione sarmatica (3 generi, 9 specie).

d. Il genere *Saga* (*Tettigoniidae*, *Saginae*)

È questo un caso emblematico: la sottofamiglia *Saginae* comprende soltanto 5 generi: uno dell'Australia (*Terpandroides*), 3 dell'Africa meridionale, in massima parte del Sud Africa (*Clonia*, *Cloniella*, *Peringueyella*) e infine il genere *Saga* diffuso nell'Asia Centrale e mediterranea (con 7 specie in Anatolia, una delle quali si estende anche in Siria, Israele e Caucaso, 3 specie

Tab. VI - Distribuzione dei generi del gruppo Drymadusae.

Genere	Grecia	Egeo Cipro	Ucrai.	Cauca.	Anatol.	Iran	Siria Isr. Gior.	Turk.	Tagik.	Afgh.	Kaz
<i>Anadrymadusa</i>		**	*	***	*****	*	*				
<i>Drymadusa</i>	*				**		*				
<i>Paradrymadusa</i>				****	****	**	***	*	*		
				**							
<i>Phytodrymadusa</i>				**	****	*					
<i>Scatodrymadusa</i>				**	****	*					
<i>Pezodrymadusa</i>				*	*****						

<i>Leptodusa</i>					***						
<i>Drymadusella</i>										***	
<i>Calopterus</i>				*		**		**		**	
<i>Delodusa</i>						*					
<i>Iranusa</i>						**					
<i>Mixodusa</i>						**					
<i>Lithodusa</i>				*							
<i>Anadolua</i>					****						
<i>Sureyaella</i>					*						
<i>Ceraeocercus</i>								*	*	*	

(Il numero di asterischi indica il numero di specie).

Tab. VII - I generi della tribù Odonturini.

Sud America	
<i>Angara</i> (1 specie)	Brasile
<i>Arachnitus</i> (1 specie)	Messico
<i>Dichopetala</i> (22 specie)	Messico, Equador, Perù + Texas, New Mexico
Indo-Malesia	
<i>Paraperopyrrhicia</i> (1 specie)	
Africa orientale	
<i>Atlasacris</i> (1 specie)	
<i>Peropyrrhicia</i> (5 specie)	Etiopia, Somalia + S. Yemen
Specie paleotirreniche + S. Africa	
<i>Odontura</i> (18 specie)	Algeria, Marocco, Spagna, Sardegna, Sicilia + S. Africa
<i>Odonturella</i> Spagna	(+ S. America ?)

(probabili progenitori dei *Barbitistini*).

in Siria e 1 a Rodi), in Grecia (3 specie) e una (*Saga pedo* Pallas) presente in tutto il Sud Europa. Dal punto di vista biogeografico è evidente l'origine gondwaniana della sottofamiglia, analogamente a quanto si è visto fra i Pamfagidi per le *Akicerinae*: entrambe le sottofamiglie sono pervenute nella Regione Palearctica attraverso l'Anatolia, per mezzo di terrani distaccatisi dalla placca africana.

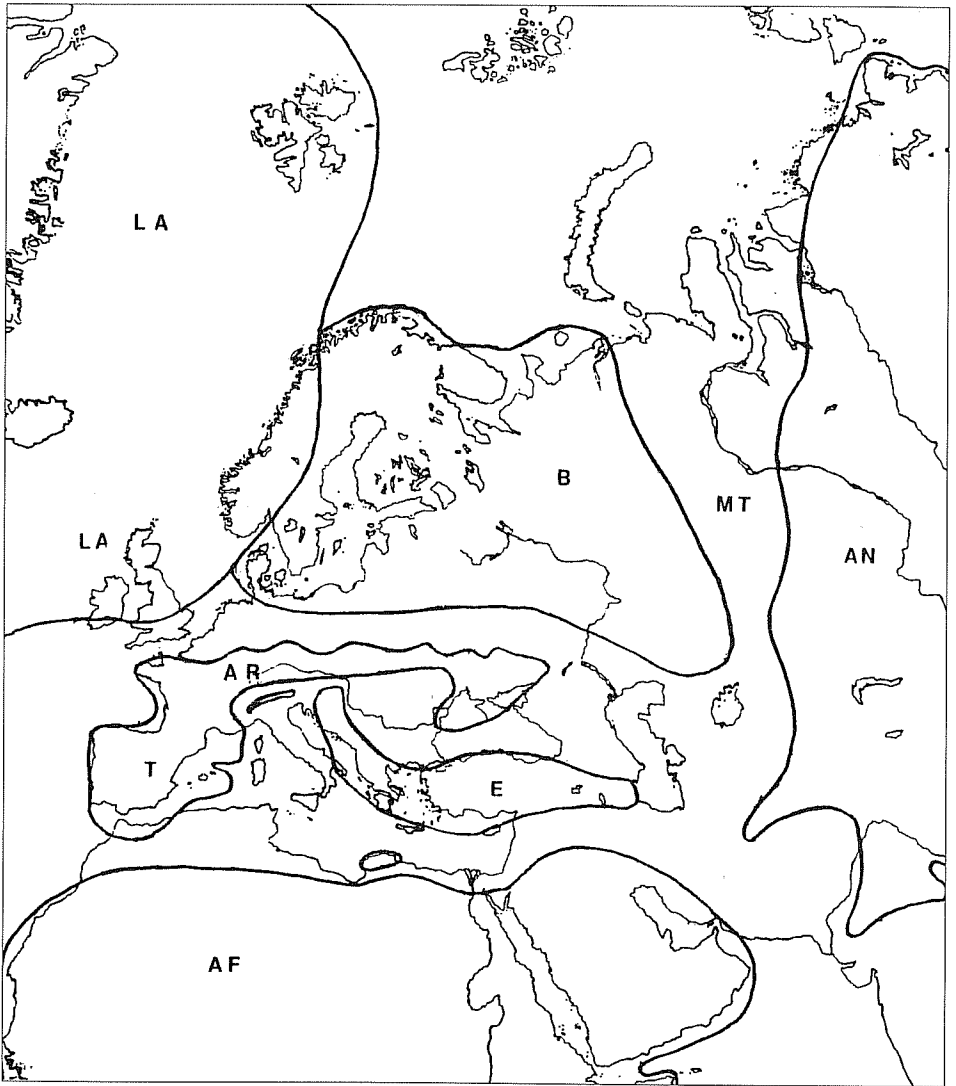


Fig. 3 - Situazione paleogeografica euro-mediterranea e dell'Asia nell'Oligocene, prima della chiusura del Mar di Turgai (MT). AF, placca africana; AN, Angara; AR, Armorica; B, Baltica; E, Egeide; LA Laurentia. Il tratteggio rappresenta la diffusione transtetidiana dei Parnafagidi paleartici (da La Greca, 1996).

III. DISCUSSIONE E CONCLUSIONI

Sulla base delle nostre conoscenze faunistiche si può affermare che in Anatolia esistono due importanti gruppi di generi e specie. Il più antico di essi comprende un consistente e significativo insieme di taxa derivanti da ceppi più antichi, paleomediterranei (alcuni dei quali, appunto, di remota origine gondwaniana),

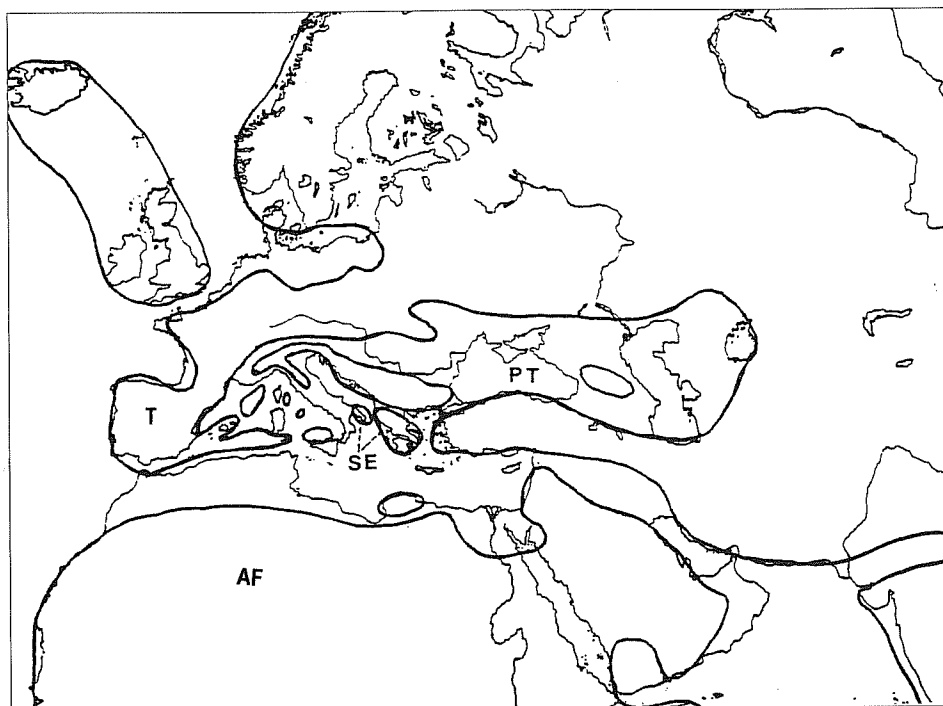


Fig. 4 - Paleogeografia euroasiatica nel Miocene medio, dopo la chiusura del Mar di Turgai. AF, placca africana; PT, Paratetide; SE, Sud Egeide; T, Tirrenide (da La Greca, 1996).

i quali vivevano lungo le coste della Tetide, anteriormente alla scomparsa del Mare Uraliano (Mare di Turgai) avvenuta nell'Oligocene (Fig. 3); in questa componente si può riconoscere un settore occidentale (corrispondente agli elementi Paleotirrenici) e uno orientale Paleoegeico, che Uvarov (1921) denomina "balcano-anatolico", al quale va aggiunta una componente Paleoiraniana ("Iranian fauna" di Uvarov). Un altro gruppo, più recente, si è costituito dapprima nell'Eocene Medio dopo la chiusura del Mare Uraliano (Fig. 4) e successivamente nel Plio-Pleistocene portando in Anatolia ceppi angariani di steppa xeroterma provenienti dall'Asia Centrale e di steppa fredda provenienti d'Asia Settentrionale (Fig. 5). Ovviamente le specie attuali, anche quelle endemiche, in massima parte si sono differenziate in Anatolia a partire dall'uno o l'altro di questi ceppi, non prima del Pliocene, o addirittura nel Pleistocene.

Per quanto concerne la antica componente paleomediterranea è opportuno occorre considerare la paleogeografia prepliocenica delle terre del Mediterraneo orientale e dell'Asia occidentale; anche se le linee di fondo del problema sono ormai sufficientemente definite sulla base di studi di carattere tettonico e biogeografico (Rögl e Steininger, 1983, Wolfart, 1985; Robertson et al., 1991; Rage, 1988, 1995;

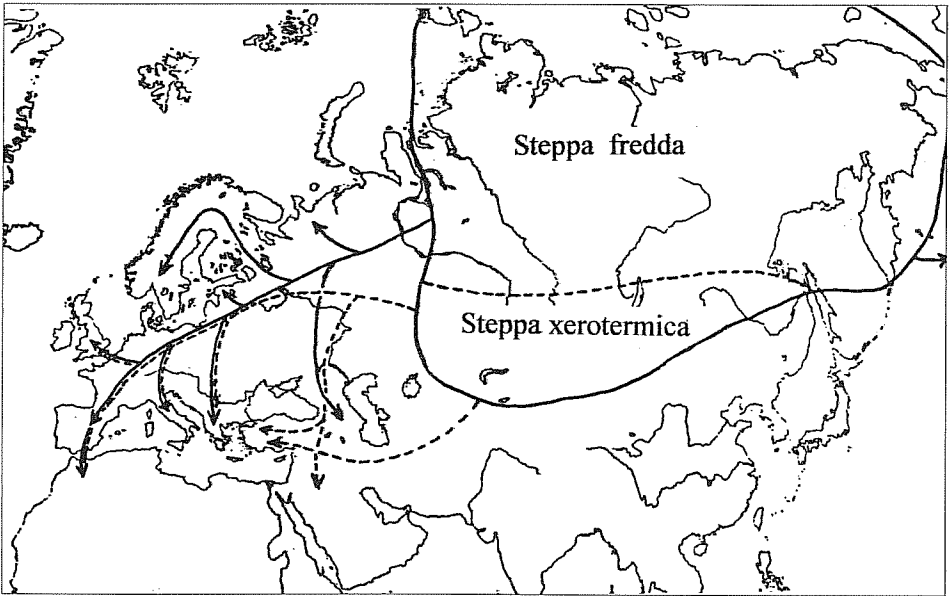


Fig. 5 - Diffusione in Anatolia e in Europa delle specie angariane nel corso del Plio-Pleistocene (da La Greca, 1996).

La Greca, 1996, 1999), nei suoi aspetti particolari presenta ancora molte incertezze. Come è ben noto, nel lungo periodo di tempo che va dalla fine del Cretaceo al Miocene (70-15 MA) ha avuto luogo una deriva verso nord della Placca Africana: ciò ha provocato un restringimento della Tetide (che fino ad allora aveva rappresentato una consistente barriera per gli scambi faunistici fra Gondwana e Laurasia) portando alla formazione del Paleomediterraneo. Secondo gli Autori sopra citati, questo evento è stato accompagnato dalla migrazione di grandi frammenti continentali, i terrani, che si sono staccati dal margine settentrionale della Placca Africana, precedendola nel suo spostamento, per andare a saldarsi col margine meridionale dell'Eurasia (Figg. 6, 7); in tal modo essi hanno portato con se ceppi faunistici gondwaniani che così hanno superato per vicarianza la barriera costituita dalla Tetide. Come ricordato nell'introduzione, fra i *Pamphagidae* essi sono *Pamphaginae* e *Akicerinae*; fra i *Tettigoniidae* i generi *Isophya* e *Poecilimon* (entrambi appartenenti alle *Phaneropterinae*), le *Drymadusae* (*Decticinae*) e il genere *Saga* (*Saginae*). Secondo quanto sostenuto dagli Autori sopra citati l'area orientale della Neotetide Mediterranea, dal Mesozoico al Paleocene, era quindi un mosaico di piccoli bacini marini e di microplacche (i terrani) derivanti dalla frammentazione del margine settentrionale della placca africana, corrispondenti alla Grecia, all'Anatolia centrale, all'Iran centrale e all'Afghanistan centrale attuali; essi nel loro insieme sono stati talora denominati Sud-Egeide (Gridelli, 1950) o talvolta anche Apulia come, ad esempio, da De Wit et al. (1988) e da Robertson et al. (1991), e

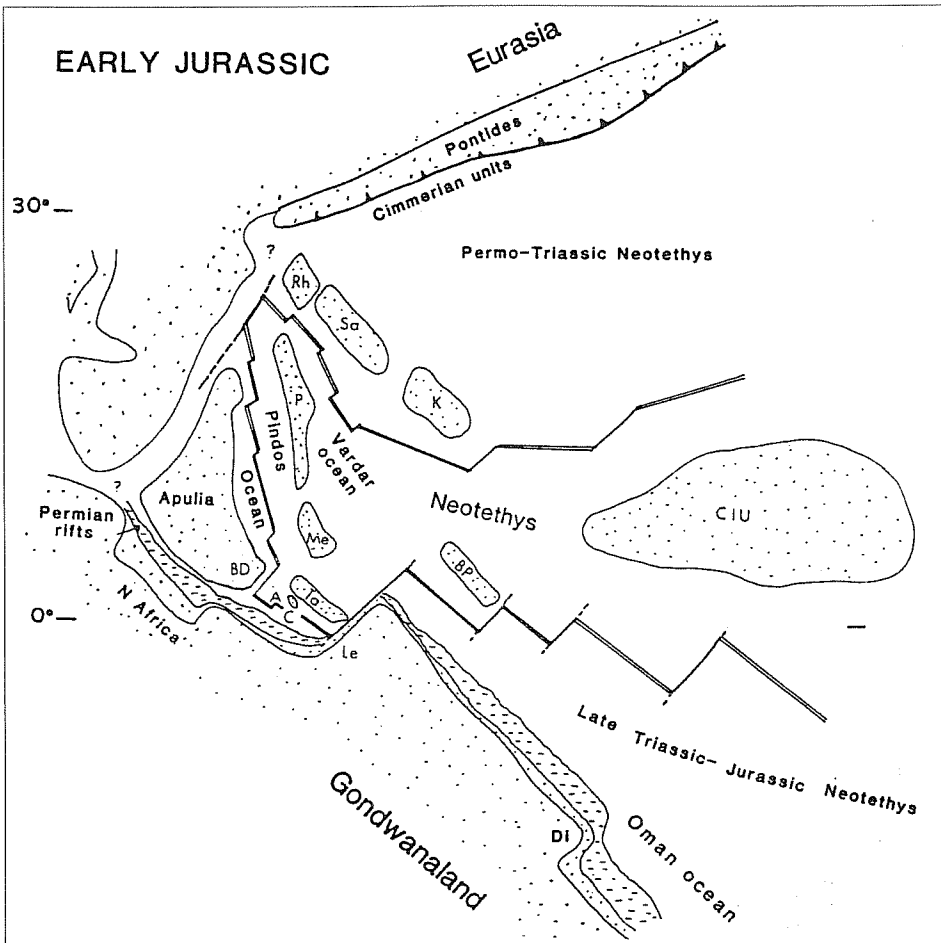


Fig. 6 - Paleogeografia della Tetide nel Giurassico Medio: A, Oceano di Antalya; BD, Bey Daglan (Anatolia); BP, Bitlis-Pütürge (Anatolia); C, Cipro; CIU, Iran centrale; K, Kirsehir (Anatolia); Me, Menderes (Anatolia); P, Pelagonia (Grecia); Rh, Rodopi; Sa, Sakarya (Anatolia); Ta, Tauride. (da Robertson et al., 1991).

sono andati migrando verso nord. De Wit et al. (1988) ammettono che nel Mesozoico esistevano a nord della placca Africana tre microcontinenti molto contigui fra loro, Apulia, Rodopi e Anatolia. Del tutto particolare e poco convincente è la rappresentazione che della Tetide danno Scotese et al. (1991) (Fig. 8) secondo i quali già almeno dal Giurassico e fino al Pliocene nella Tetide prima, e nel Paleomediterraneo poi, esistevano tre microcontinenti corrispondenti a Italia, Grecia e Anatolia con alterni rapporti fra Eurasia e Africa. Invece secondo Dercourt et al. (1986) già nel Mesozoico nella Tetide orientale, fra la placca africana e quella eurasiatica, esisteva un unico esteso microcontinente Greco-Anatolico, corrispondente alla Sud-Egeide di Furon (1950) (Fig. 9). Di recente ho analogamente

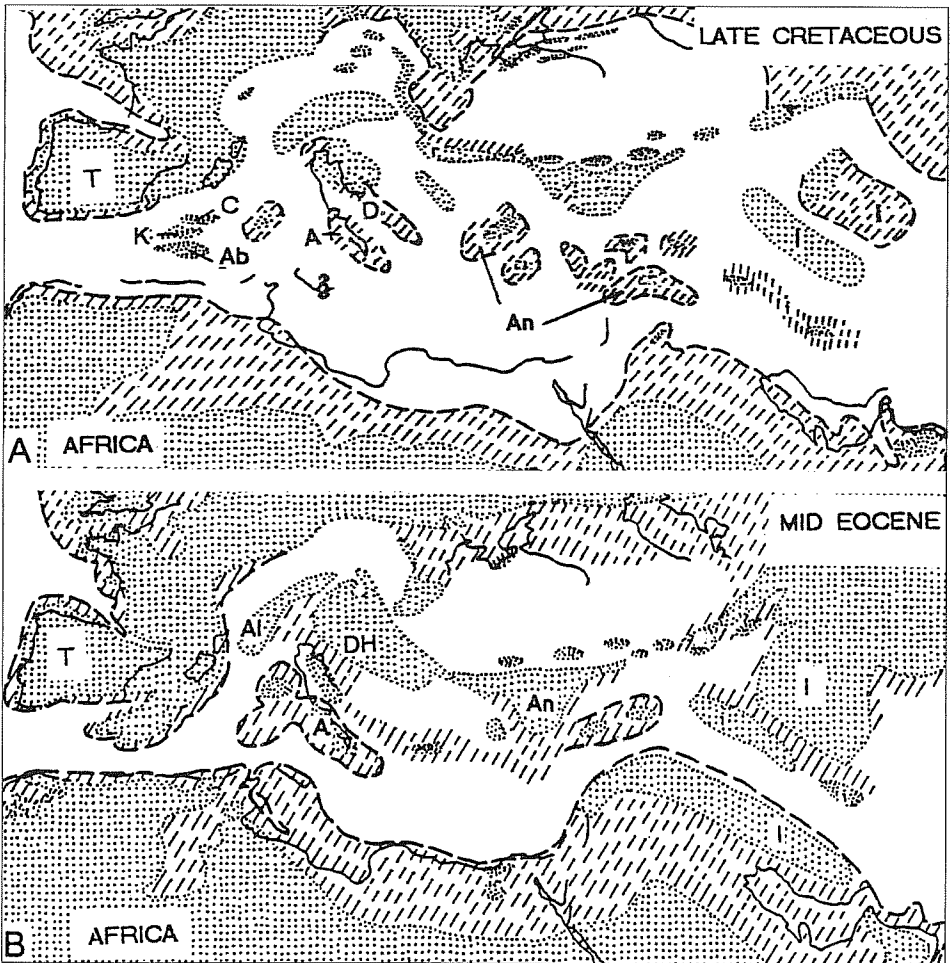


Fig. 7 - Il Paleomediterraneo in: A, alla fine del Cretaceo; B, nell'Eocene medio. A, Apulia; Ab, Alboran; AI, Alpi; An, Anatolia; C, Calabria + Sicilia, D, Dalmazia; DH, microplacca Dinaro-Ellenica; I, Iran; K, Kabylie (da Rage, 1995).

avanzato l'ipotesi (La Greca, 1999) che questi terrani alla fine del Cretaceo costituissero un'unica microplacca che occupava l'attuale area che dalla Grecia, attraverso l'Anatolia, giungeva fino all'Iran e che nel Miocene (o forse già prima dell'Oligocene) si fosse frammentata (Fig. 3). Nonostante le diverse opinioni paleogeografiche sopra illustrate, nella maggior parte dei casi emergono alcune vedute comuni: quest'area mediterranea, fin dal Mesozoico, ma soprattutto durante il Terziario, è stata dominata dalla deriva verso nord di varie microplacche e placche di provenienza gondwaniana, fra le quali l'Anatolia; esse, almeno fino al Miocene, hanno mantenuto uno stato di completa insularità (salvo, forse un episodio di chiusura temporanea della Neotetide avvenuta nell'Oligocene). La graduale costrizio-

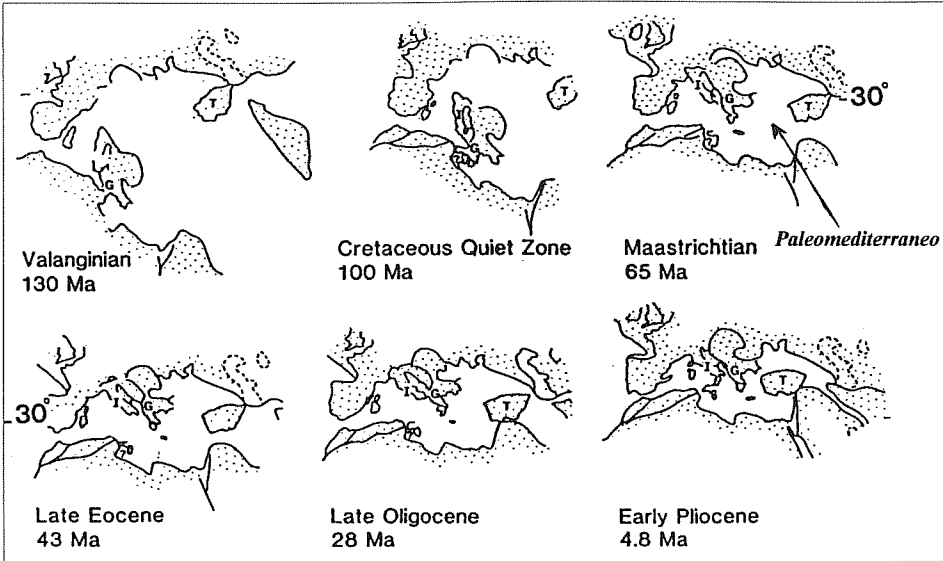


Fig. 8 - Paleogeografia del Mediterraneo dal Cretaceo al Pliocene: G, Grecia; I, Italia; T, Anatolia (da Scotese et alii, 1991).

ne della Neotetide orientale che ha funzionato come una ganascia, ha portato i frammenti dei terrani (o del terrano) greco-anatolico-iraniano a collidere da un lato con l'Eurasia dall'altro con la regione arabica della placca africana. Si è così costituito il Paleomediterraneo dapprima con una temporanea chiusura dell'apertura fra Neotetide e Oceano Indo-pacifico avvenuta alla fine dell'Oligocene (circa da 19 a 17 MA) e quindi alla sua definitiva chiusura a est verso la fine del Miocene medio o di quello superiore (12 MA), con la formazione del Mediterraneo attuale (Rögl e Steininger, 1983). Secondo Dewey et al. (1973) alla fine del Miocene inferiore (Langhiano), 17 milioni di anni fa, i territori di questa vasta area transtidiana erano già saldati all'Eurasia (fig 10). I casi precedentemente illustrati di gruppi di Ortoteri di derivazione gondwaniana portano un valido contributo alla conferma del quadro paleogeografico testé illustrato.

a. I Pamphagidae palearctici - La notevole presenza di oltre 350 specie *Pamphagidae* nella Regione Palearctica (quindi al di fuori dell'area gondwaniana), contro meno delle 170 specie afrotropicali, non può che essere ascritta a due eventi biogeografici che ebbero luogo nel Paleogene (La Greca, 1999) quando alcuni terrani, che si erano già staccati dal margine anteriore della placca africana (Fig. 3), avevano attraversato la Tetide rispettivamente a oriente e a occidente, e si erano diretti verso il margine meridionale dell'Eurasia; quelli orientali trasportarono alcuni ceppi di *Akicerinae* (che erano già presenti in Africa meridionale) e quelli occidentali trasportarono i progenitori dei *Pamphaginae* (che sono

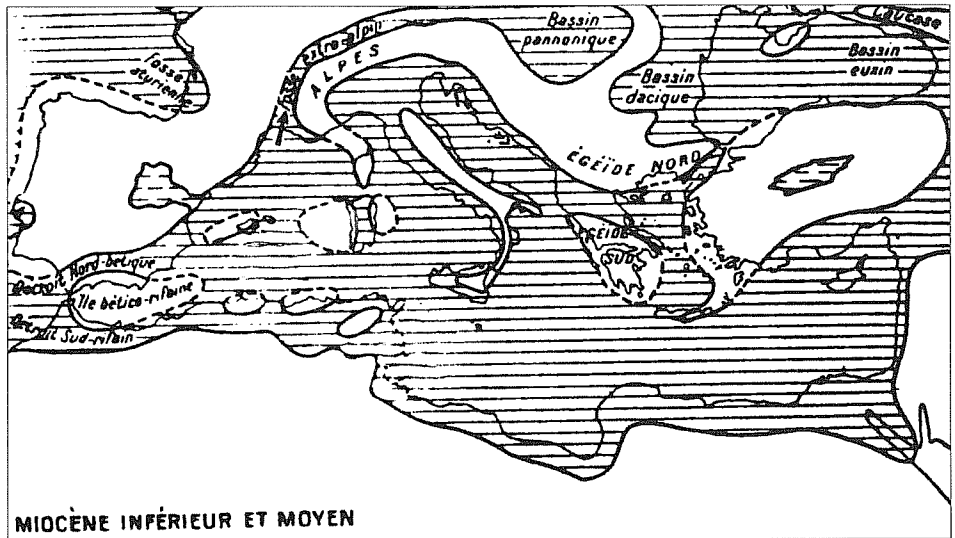


Fig. 9 - La Neotetide nel Miocene medio e inferiore (sec. Furon 1950).

esclusivamente paleartici). In particolare il terrano occidentale, detto Alborana, si è saldato alla placca iberico-sardo-corsa formando la cosiddetta Tirrenide ove hanno avuto origine i 14 generi di *Pamphaginae* che, in seguito alla sua successiva frammentazione, popolarono la Spagna, la Sardegna, la Sicilia e il Maghreb attuali; talune specie, al di fuori del Maghreb, si sono così originate per vicarianza. Dal lato opposto della Tetide, uno o più terrani orientali si saldarono al margine afgano della placca eurasiatica (La Greca, 1990b, 1996; Rage, 1995) forse fin dal Palaeocene, portandovi alcuni ceppi primitivi di *Akicerinae* (originarie dell’Africa meridionale) che hanno dato vita alla tribù dei *Thrinchini*, interamente paleartica (Tab. I): questi, nelle aree dell’Asia centro-occidentale, dall’Iran all’Uzbekistan e Afghanistan diedero luogo a una esplosione evolutiva con la costituzione di numerosi generi asiatici centrooccidentali, 5 dei quali sono rappresentati in Anatolia. Di questi, soltanto 3, si sono probabilmente originati in Anatolia (*Glyphotmethis* con ben 8 specie, *Prionotropis* e *Tmethis*). Un’altra esplosione evolutiva delle *Akicerinae* è poi verosimilmente avvenuta alla fine del Miocene e nel Plio-Pleistocene quando, in conseguenza della fusione dell’Angara con la Paleoeuropa, questi Pamfagidi si sono spinti verso est in Mongolia e in Cina (Fig. 11) dandovi origine a ben 10 generi, mentre *Prionotropis* e *Tmethis* provenendo dall’Anatolia, si sono diretti verso ovest, rispettivamente lungo le coste settentrionali e meridionali del Mediterraneo.

Anche i *Pamphaginae*, che si erano originati (v. sopra) nella Tirrenide hanno popolato, probabilmente in un secondo tempo, il Sud Europa (meno l’Italia peninsulare a causa della barriera opposta dall’arco alpino) e l’Asia centro-occi-

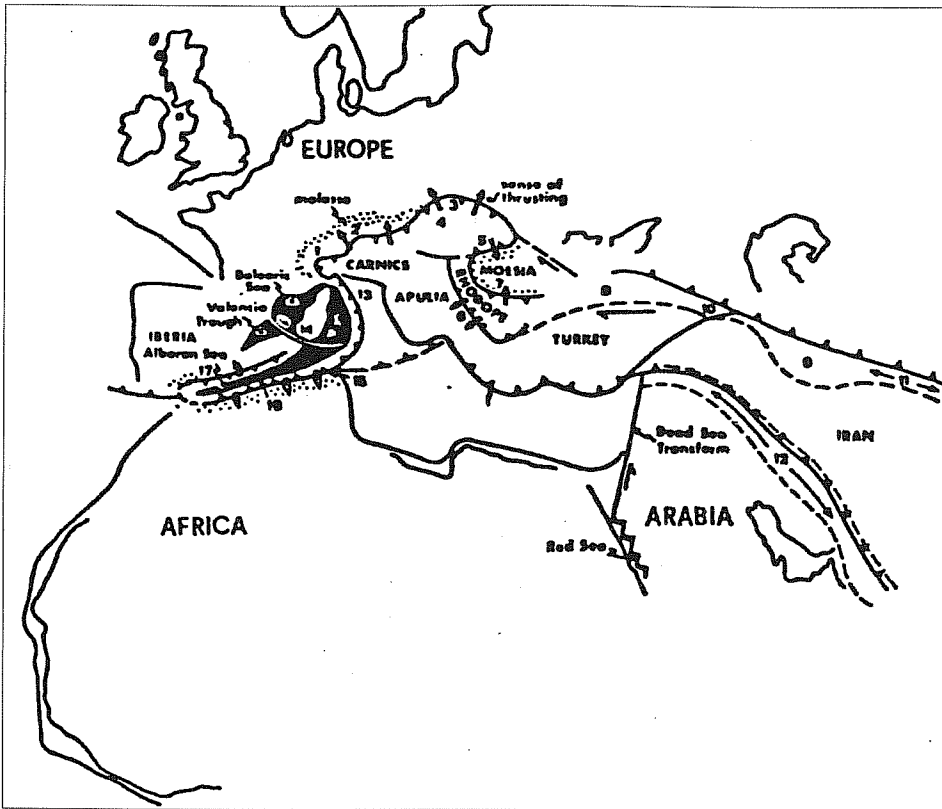


Fig. 10 - Situazione paleogeografica del Paleomediterraneo 17 milioni di anni fa nel Burdigaliano (Miocene inferiore) (sec. Dewey et al., 1973).

dentale (La Greca, 1999) dando così luogo a una seconda importante esplosione evolutiva della sottofamiglia. Probabilmente questa colonizzazione è avvenuta nel Miocene aggirando il Canale Perialpino e la Paratetide (Bernor, 1983), quando la placca dell'Armorica si è saldata con Baltica e Angara (Fig. 11) consentendo così a questi Pamfagidi di colonizzare i territori derivanti dalle microplacche irano-anatoliche. L'ipotesi è sostenuta (Tab. II) dalla presenza di *Pamphaginae* in Bulgaria, in Egeo e da un consistente gruppo di 7 generi nel Caucaso, 12 in Anatolia e Medio Oriente, 9 in Iran e 3 in Afghanistan. L'ipotesi alternativa che anche i *Pamphaginae* possano essere arrivati in Anatolia e Iran attraverso lo stesso terrano orientale che aveva portato al di là della Tetide le *Akicerinae*, non appare sostenibile sia perché in Africa non esistono *Pamphaginae*, sia perché i generi paleotirrenici non derivano da ceppi del Mediterraneo orientale, e soprattutto perché questa ipotesi presupporrebbe un'origine difiletica (rispettivamente occidentale e orientale) della sottofamiglia che è indubbiamente

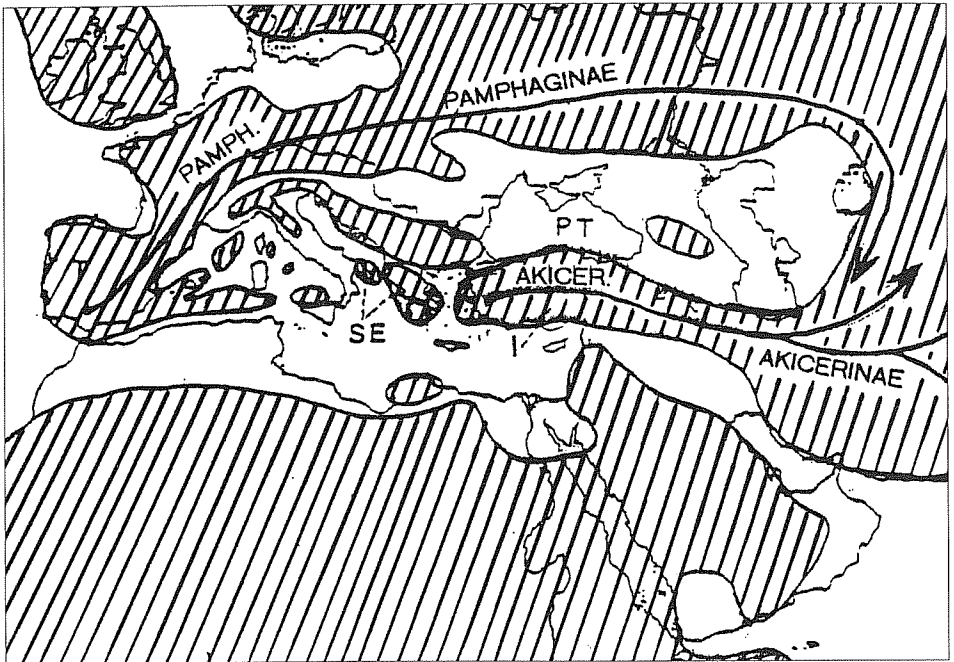


Fig. 11 - Migrazione delle *Pamphaginae* dalla Tirrenide verso l'Asia, e delle *Akicerinae* verso le Egeidi, durante il Miocene medio o inferiore. I, sezione Iranico-Anatolica dell'Egeide; SE, sezione Balcanica dell'Egeide; T, Tirrenide (da La Greca, 1999).

monofiletica. Inoltre la diversità geografica della origine delle due sottofamiglie è ulteriormente comprovata dal fatto che le *Pamphaginae* non hanno avuto modo di espandersi ulteriormente verso est, in Cina e Mongolia, così come era invece avvenuto per le *Akicerinae*.

b. I Barbitistini - Da quanto precedentemente esposto circa la loro distribuzione geografica, e se si tiene conto del genere sudamericano *Anisophya*, si può desumere che i *Barbitistini* abbiano avuto origine anch'essi in area gondwaniana nel Cretaceo medio (circa 105 milioni di anni fa), ma che abbiano avuto il loro massimo sviluppo all'inizio del Neogene sul gruppo orientale di terrani della Neotetide provenienti dall'area nord-orientale della placca africana, prima della formazione del Mediterraneo con la chiusura della Tetide; in questa sede esaminerò in modo particolare il caso dei generi *Isophya* e *Poecilimon* che sono i generi di *Barbitistini* di gran lunga i più ricchi di specie (rispettivamente 94 e 142). Il ceppo di *Phaneropterinae* da cui i *Barbitistini* sarebbero derivati, è con molto probabilità un ramo degli *Odonturini* (Tab. VII) affine al genere *Peropyrrhicia* dell'Africa orientale: già Capra (1946) aveva rilevato la stretta affinità fra questo genere e il genere *Andreiniimon* dei *Barbitistini*. Infatti la tribù degli *Odonturini*, che ha una distribuzione del tutto diversa da quella dei *Barbitistini*, è tipicamen-

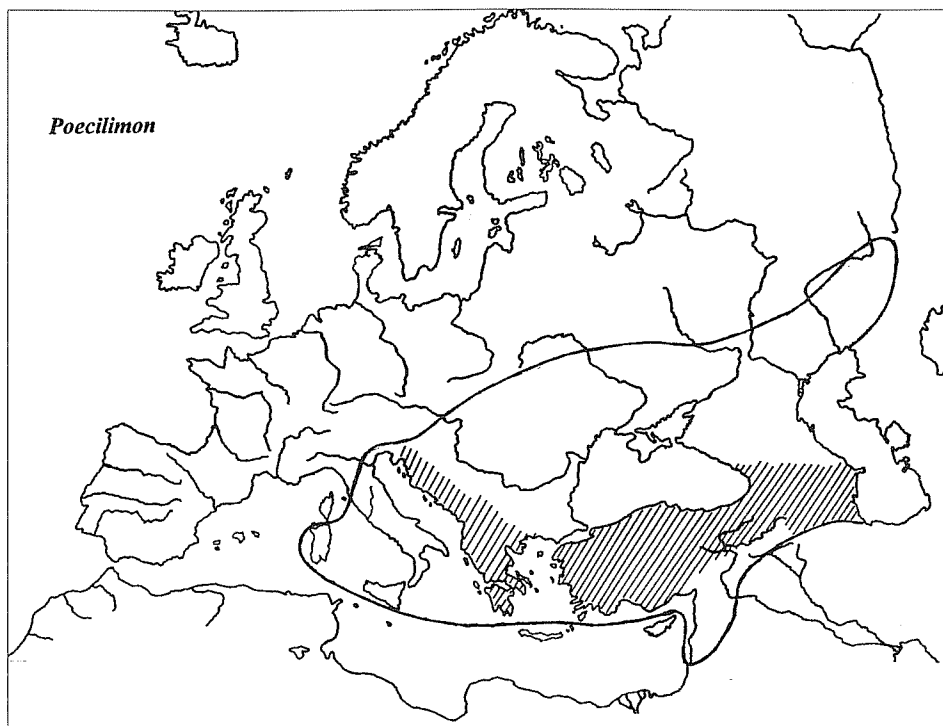


Fig. 12 - Distribuzione attuale del gen. *Poecilimon*: l'area con tratteggio obliquo segna la zona di origine del genere.

te di origine e diffusione gondwaniana, poiché si estende dal Texas a tutto il S. America, al S. Africa, Africa orientale e Indo-Malesia; questi Fanerotteridi sono certamente di origine molto più antica dei *Barbitistini* e probabilmente risalgono almeno all'inizio del Cretaceo; soltanto il genere *Odontura* (a parte una specie S. Africana) è tipicamente paleotirrenico e si è sviluppato sul terrano Alborana del Paleomediterraneo occidentale.

È in questo contesto che trova una plausibile spiegazione la presenza delle citate 6 specie di *Barbitistini* in S. America. Appare giustificato ritenere che i generi *Poecilimon* (e affini) e *Isophya* si siano originati nell'Egeide, cioè nell'area dinarico-greco-anatolica a partire dal Miocene medio e che il loro maggior centro di evoluzione abbia avuto luogo dapprima nella microplacca anatolica e subito dopo nel Caucaso. La importante diffusione del primo dei due generi in Grecia, Egeo e Dinaride (Fig. 12) è probabilmente da attribuire alla sua presenza nell'Egeide (come rappresentata nelle Figg. 3 e 7) fin dall'inizio del Terziario; di qui, nel Miocene, dopo l'avvenuta saldatura delle microplacche con l'Eurasia, esso si è ulteriormente esteso in Europa centro-orientale (fino all'Italia) e in Crimea. Invece il gen. *Isophya* (Fig. 13) dal Caucaso si è rapidamente esteso nella regio-

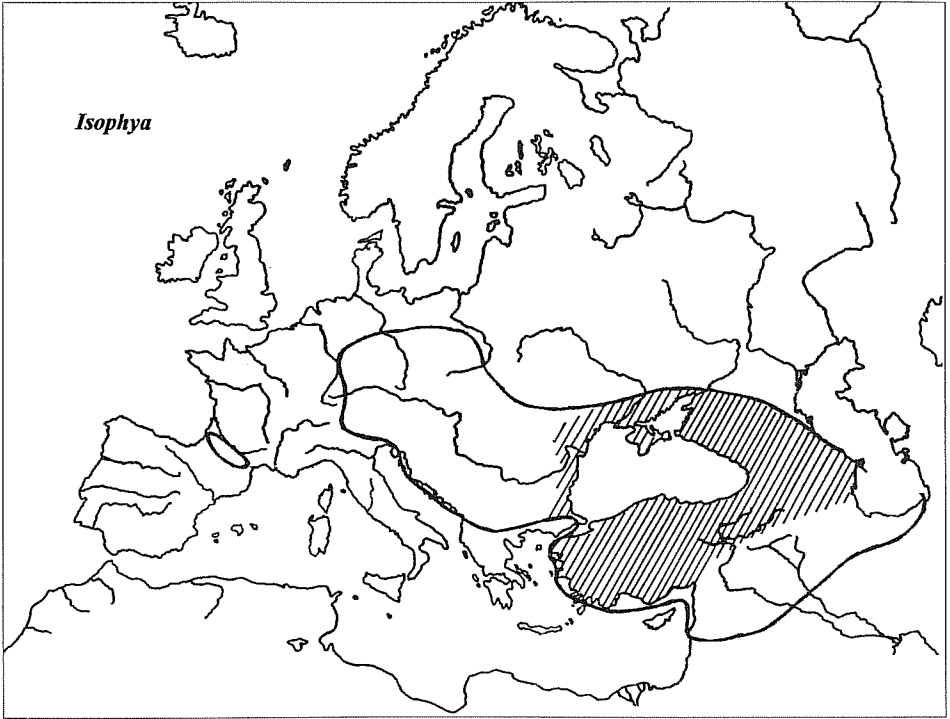


Fig. 13 - Distribuzione del gen. *Isophya*: l'area con tratteggio obliquo indica la zona di origine del genere.

ne pontica, per poi, in uno o più interglaciali pleistocenici e nel Postglaciale, diffondersi nell'Europa centro-orientale e nei Pirenei.

c. *Le Drymadusae* - Analoga situazione, che richiama un tipo di popolamento risultante da un lunghissimo periodo di insularità del territorio interessato, ci è offerta dall'insieme dei 16 generi che costituiscono il gruppo delle *Drymadusae* (*Tettigoniidae*, *Decticinae*); esso probabilmente deriva da un ceppo premiocenico (o del Miocene inferiore), tenuto conto che su basi biogeografiche possiamo seguire la sua evoluzione a partire dal Miocene medio. In questo caso tutti i generi meno uno (*Ceraeocercus*) sono presenti in Anatolia, Iran e Caucaso (Tab. VI, Fig. 14) o in una sola di queste regioni, e da esse si sono estesi, per la maggior parte dei casi con una sola specie e talvolta con qualcuna in più, nelle terre strettamente circostanti. Quattro di questi generi (*Anadrymadusa*, *Paradrymadusa*, *Phytodrymadusa* e *Scotodrymadusa*) attualmente presenti in tutte e tre le regioni sopra ricordate, si sono probabilmente originati per primi nel Miocene medio, nella Sud Egeide orientale, dopo la separazione della Grecia, cioè nelle aree corrispondenti ad Anatolia e Iran; da queste terre hanno successivamente colonizzato il Caucaso. Dopo la separazione dell'Iran dall'Anatolia, nella prima di que-

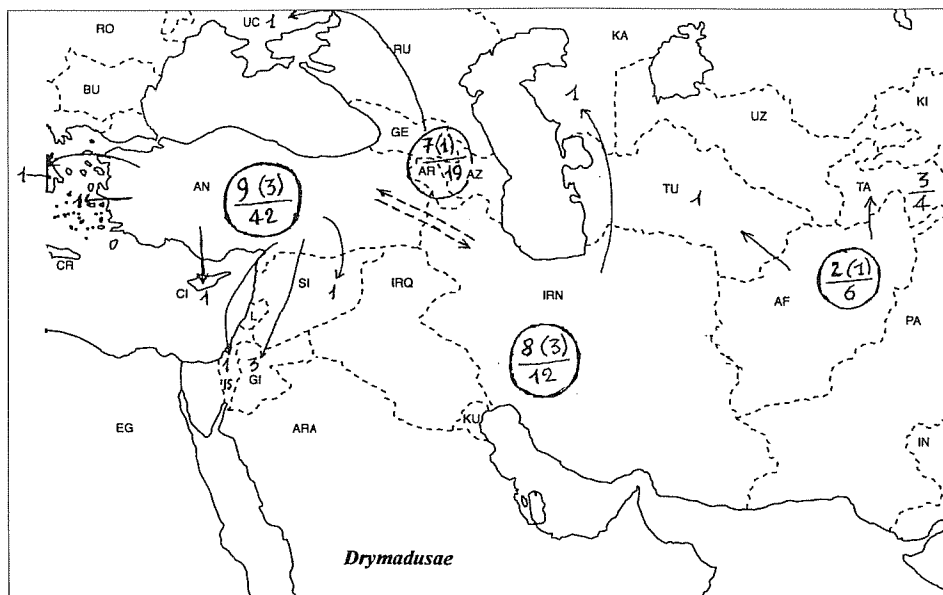


Fig. 14 - Distribuzione delle *Drymadusae* (v. Tab. VII). Nei cerchi, al disopra della linea orizzontale, è indicato il numero di generi presenti nei rispettivi stati (indicati da gruppi di lettere) e fra parentesi il numero di quelli strettamente endemici; al disotto della linea è indicato il numero totale di specie per quello stato.

ste regioni si sono costituiti il genere *Calopterus* che si è esteso anche nel Caucaso e 3 generi endemici (*Delodusa*, *Iranusa*, *Mixodusa*); in Anatolia si sono costituiti *Drymadusa*, *Leptodusa*, *Anadolua*, *Sureyaella*, tutti endemici.

Sulla base di quanto sopra illustrato emerge con sufficiente evidenza che qualsiasi ricerca di carattere biogeografico riguardante la fauna di origine prepliocenica di un qualsiasi paese dell'area sudeuropea o dell'Asia mediterranea, non può dare risultati soddisfacenti se non si considera tutta l'area nel suo complesso.

BIBLIOGRAFIA

- BEI-BIENKO G.J., MISTSHENKO L.L. 1951 - Locusts and grasshoppers of the U.S.S.R. and adjacent countries. Moskwa and Leningrad, 2 vol. (Trad. inglese: Jerusalem, 1963).
- CAPRA F. 1946 - Su *Andremniimon* Capra e *Leptophyes nuptialis* Karny (Orthopt. Tettigoniidae). Boll. Soc. Entom. Ital., 76: 12-13.
- DEMIRSOY A. 1975 - Erzerum bölgesi. Orthoptera (Insecta) faunasinin tesbiti ve taxonomik incelenmesi. Atatürk Üniv. Yayinlari n. 347, Fen Fakült. Yayinlari, 39: 1-122.
- DEMIRSOY A., 1977 - Türkiye Caelifera (Insecta Orthoptera) faunasinin tesbiti ve taxonomik incelenmesi. Türkiye Faunasi, s. 8, 4: 1-252.
- DERCOURT J., ZONENSHEIN L.P., RICOU L.E., KAZMIN V.G., LE PICHON X., KNIPPER A.L., GRANDJACQUET C., SBORTSHIKOV J.M., GEYSSANT J., LEPRVIER C., PECHERSKY D.H., BOULIN J.C., SAVOSTIN L.A., SOROKHTIN O., WESPHAL M., BAZHENOV M.L., LAVER J.P., BIJU-DUVAL B. - 1986. Geological evolution of the Tethys Belt from the Atlantic to the Pamirs since the Lias. Tectonophysics, 123: 241-315.
- DE WIT M., JEFFERY M., BERGH H., NICOLAYSEN L. 1988 - Geological map of sectors of Gondwana.
- FURON R. 1950 - Les grandes lignes de la paléogéographie de la Méditerranée (Tertiaire et Quaternaire). Vie et Milieu, I: 131-162.

- GRIDELLI E. 1950 - Il problema delle specie a diffusione attuale transadriatica. *Boll. Zool.*, 16 (Suppl.): 421-441.
- KARABAG T. 1958 - The Orthoptera Fauna of Turkey. A Synonymic and distributional catalogue of Turkish Orthoptera. T.C. Ankara Univers. Fen Fakült. Yayinlari, 81 (Zool. 4): 1-198.
- KOSSWIG C. 1951 - Contributions to the knowledge of the Zoogeographical situation in the Near and Middle East. *Experientia*, 7: 401-406.
- KOSSWIG C. 1955 - Zoogeography of the Near East. *Syst. Zool.*, 4: 49-74.
- LA GRECA M. 1990 - The Insects biogeography of west Mediterranean islands. *Acc. Lincei, Atti Conv. Lincei*, 85: 469-491.
- LA GRECA M. 1996 - Storia biogeografica degli Ortoteri d'Italia: origine e distribuzione. *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona*, 20 (1993): 1-46.
- LA GRECA M. 1996 - Biogeography of the Palaearctic Pamphagidae. XX Int. Congress Entom. Florence, Proceedings, 1996: 8.
- LA GRECA M. 1999 - Biogeography of the Palaearctic Pamphagidae (Insecta, Orthoptera). *Mem. Soc. Entom. Ital.*, 77: 123-159.
- NASRECKI P., ÜNAL M. 1955 - The Orthoptera of Hatay Province, S. Turkey. *Beitr. Ent. Berlin*, 45: 393-419.
- RAGE J.-C. 1988 - Gondwana, Tethys, and terrestrial vertebrates during the Mesozoic and Cenozoic. In: M.G. Audley-Charles, A. Hallam (eds.), *Gondwana and Tethys. Geol. Soc. Special Publ.*, 37: 255-273.
- RAGE J.-C. 1995 - La Tethys et les dispersions transtéthysiennes par voie terrestre. *Biogeographica*, 71:109-126.
- RAMME W. 1951 - Zur Systematik, Faunistik und Biologie der Orthopteren von Südost-Europa und Vorderasien. *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 27: 1-432.
- ROBERTSON A.H.F., CLIFT P.D., DEGNAN P.J., JONES G. 1991 - Palaeogeographic and palaeotectonic evolution of the Eastern Mediterranean Neotethys. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 87: 289-343.
- RÖGL F., STEININGER F.F. 1983 - Vom Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratethys. Die neogene Paläogeographie und Palinspastik des zirkum-mediterranen Raumes. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 85/A: 135-163.
- SCWEIGER H. 1966 - Die Bedeutung Kleinasien als Evolutionszentrum. *Deutsche Ent. Zeitschr.*, N. F., 13: 473-494.
- UVAROV B.P. 1921 - The geographical distribution of Orthopterus insects in the Caucasus and in Western Asia. *Proc. Zool. Soc. London*, 31: 447-472.
- WEIDNER H. 1969 - Beiträge zur Kenntnis der Feldheuschrecken Anatoliens. *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.*, 66: 145-226.
- WOLFART R. 1987 - Late Cretaceous through Quaternary palaeogeographic evolution of the Middle East. In: F. Krupp, W. Schneider, R. Kinzelbach (eds.), *Proc. Symp. fauna and Zoogeography Middle East, Mainz 1985*: -22.