

IL PROBLEMA DI *CHILOSTOMA (CINGULIFERA) CINGULATUM GOBANZI* (FRAUENFELD, 1867) 4 – ISOLAMENTO E FORME “ECESSIVE”

ANTONIO BALZARINI¹, ALBERTO GIROD²

Parole chiave – rifugi glaciali, molluschi rupicoli, Val Toscolana, Val Vestino, forme conchigliari estreme.

Riassunto – I rifugi glaciali e le zone a parco periglaciale in Europa e nelle Alpi meridionali hanno consentito durante i periodi glaciali plurimi del Pleistocene la sopravvivenza di molte specie di molluschi e la loro diffusione negli interglaciali. Le diverse modalità di espansione postglaciale, le possibilità di colonizzare habitats differenti, l'apparizione di sottospecie sono state approfondite dagli studi di filogeografia dai quali emerge la scarsa attitudine di specie calciofile e rupicole a colonizzare ampi territori. Vengono ripresi e discussi alcuni argomenti parzialmente trattati in passato su *Chilostoma cingulum gobanzi* della zona montana di Val Toscolana e Val Vestino, rifugio glaciale nell'Ultimo Massimi Glaciale. In dettaglio si analizzano il rapporto tra diametro del nicchio e diffusione in quota, la localizzazione delle popolazioni con presenze significative di individui di taglie eccessive (forme nane e forme giganti), l'abbondanza di individui in alcune stazioni isolate, lo sviluppo demografico presso due popolazioni. I risultati di quest'ultimo studio non sono risolutivi a causa dell'accentuato comportamento di *homing* accertato presso *C. c. gobanzi*. Le popolazioni con alta frequenza di individui nani sono arroccate su rocce di piccole dimensioni emergenti tra le malghe ove non esistono continuità territoriali con altre formazioni rocciose. L'isolamento appare attualmente come un fattore importante ma forse non unico a determinare il nanismo; altri fattori come l'aridità ambientale o l'esposizione meridionale appaiono probabili. La collocazione di alcune stazioni ritenute significative per la presenza di individui di grossa taglia hanno esposizione verso quadranti settentrionali. Non si esclude una certa casualità. Le colonie di *C. c. gobanzi* in un'area collinare distante da quella tipica montana fanno emergere il problema sulla sua diffusione e suoi spostamenti nel Pleistocene e Olocene.

Key words – glacial refugia, rupicolous land snails, Val Toscolana, Val Vestino, shell shapes extreme sizes.

Abstract – *Isolation, dwarf and giant shell shapes by Chilostoma (Cingulifera) cingulum gobanzi (Frauenfeld, 1867). A case study.* Glacial refugia and areas of periglacial parkland in Europe and in the Southern Alps have allowed the survival of many species of mollusc during the glacial periods of the Pleistocene and their diffusion during interglacials. Understanding of the different modes of post-glacial expansion, the possibility to colonise different habitats and the occurrence of subspecies has been expanded by phylogeographic studies, which reveal the scarce predisposition of calciphile and rupicolous species to colonise vast territories. This paper will touch on a few subjects partially dealt with in the past regarding *Chilostoma cingulum gobanzi* in the montane area of Val Toscolana and Val Vestino, a glacial refugia during the Last Glacial Maximum. The relationship between shell diameter and altitude diffusion, the localisation of populations with significant presence of extreme size individuals (dwarf and giant shell shapes), the abundance of individuals in isolated sites, and the demographic development within two populations, will be discussed. The results of the latter study, however, are not conclusive due to the emphasized *homing* behaviour of *C. c. gobanzi*. The populations with high frequency of dwarf individuals are situated on small rocks emerging between the mountain pastures where there are no territorial connections with other rock formations. The isolation appears to be an important factor, though possibly not the only one to determine the dwarfism; other factors such as the environmental aridity or the southerly exposure appear plausible. Some sites considered important for larger individuals have a northerly exposure, thereby not excluding a certain causality. The colonies of *C. c. gobanzi* in a hill area distant from the typical montane habitat highlight the issue regarding its diffusion and movements during the Pleistocene and Holocene.

INTRODUZIONE

Particolari aree europee hanno svolto la funzione di rifugio glaciale durante i ripetuti periodi climatici freddi del Pleistocene; le maggiori aree sono quelle atlantico-mediterranea nella Penisola Iberica, l'adriatico-mediterranea nel Centro e Sud Italia, la pontico-mediterranea nella Penisola balcanica (SCHMITT, 2007). Nel corso del Quaternario le estese coperture glaciali che si sono susseguite hanno coinvolto molte aree di montagna: i Pirenei, le Alpi, i Carpazi, i Balcani oltre ad aree attorno al Caucaso

e Mar Caspio che sono state rifugi per molte specie vegetali ed animali grazie alla presenza di estese aree non glacializzate situate soprattutto attorno ai loro margini (SCHÖNSWETTER *et al.*, 2005; PINCEEL *et al.*, 2005). I rifugi glaciali oltre che nell'Europa meridionale esistevano in Scandinavia, in Scozia N-O, in Irlanda S-O (HEWITT, 2004) Per le specie che amano il freddo, le zone montuose costituiscono zone di rifugio nei periodi interglaciali (STEWART *et al.*, 2010). Un aspetto importante per comprendere le diversità specifiche e genetiche indotte dalle fluttuazioni climatiche, consiste nella capacità delle spe-

¹ Via M. Buonarroti 18/D, I - 21010 Besnate (Va)

² Via Ponte Tresa 7, CH - 6924 Sorengo - ✉ fraberto.girod@gmail.com

cie ad espandere il proprio areale nei periodi interglaciali di miglioramento climatico. In questo senso i molluschi terrestri mostrano una molteplicità di comportamenti. In generale i taxa con scarse abilità di colonizzazione sono maggiormente soggetti ai fattori biotici e abiotici che influenzano il successo della colonizzazione con il risultato che le specie con abilità limitate di dispersione restano geograficamente limitate (RYTI e GILPIN, 1987).

Molluschi terrestri e rifugi glaciali

La possibilità di emigrazione dai rifugi glaciali verso nuovi territori risulta particolarmente limitata nelle specie definite come relitti glaciali, confinate in aree montane ristrette: *Columella columella* (Martens, 1830), *Vertigo modesta* (SAY, 1824), *Vertigo lilljeborgii* (WESTERLUND, 1871), *Vertigo genesii* (Gredler, 1856) e *Vertigo geyeri* LINDHÄLM, 1925 rappresentano alcuni esempi (JAECKEL, 1962; LOŽEK, 1986, 2006; THEW & CHAIX, 2000; HAUSDORF e HENNIG, 2003; GIROD, 2011). I molti studi condotti sulle sequenze DNA e, ove possibile, sui reperti fossili pleistocenici di alcuni molluschi terrestri hanno delineato le differenziazioni genetiche che esistono tra le popolazioni a seguito delle diffusioni postglaciali e riconosciuto in tal modo l'ampia sequenza di rifugi alpini e prealpini esistenti in Europa. Ad esempio l'areale di *Orcula dolium* (DRAPARNAUD, 1801) si estende dalla Savoia (Francia) al Jura (Svizzera), al Baden-Württemberg alla Croazia orientale e Serbia settentrionale, mentre più a Nord interessa le regioni dei Carpazi occidentali a Nord di Praga la Slovacchia e l'Ungheria settentrionale (HARL *et al.*, 2014). Vi sono aree di rifugio note per altre specie tra le quali *Arianta arbustorum* (LINNAEUS, 1758) e sue popolazioni alpine (HAASE e BISENBERGER, 2003; HAASE *et al.*, 2013), *Carychium minimum* (MÜLLER, 1774) e *Carychium tridentatum* (RISSO, 1826) (WEIGAND *et al.*, 2012), *Trochulus oreinos* WAGNER, 1915 e *Trochulus villosus* (DRAPARNAUD, 1805) (DÉPRAZ *et al.*, 2008; DUDA *et al.*, 2011).

Specie rupicole nelle Alpi meridionali

I molluschi rupicoli in particolare possono diffondersi solo per pochi metri in un anno in un biotopo favorevole; ciò significa che su percorsi rupicoli percorribili con habitat favorevoli potrebbero diffondersi per circa 40 km in 20.000 anni. Essi sono tuttavia incapaci di muoversi su grandi distanze laddove gli ambienti non siano adatti. La dispersione delle specie rupicole avviene in genere solo tra rocce limitrofe ed eccezionalmente in condizioni ambientali ottimali su distanze inferiori ai 100 m (SCHILTHUIZEN e LOMBAERTS, 1994; BAUR e BAUR, 1995; WELTER-SCHULTES, 1998; HAUSDORF & HENNIG, 2003; GIOKAS e MYLONAS, 2004). È stato analizzato il comportamento spaziale di *Chilostoma cingulatum baldense* (Rossmässler, 1839), *C. c. colubrinum* (De Cristofori & Jan, 1832), *C. c. gobanzi* (Frauenfeld, 1867) evidenziando la forte tendenza a rioccupare nel tempo i medesimi spazi sulla roccia (*homing*) oltre ad osservare la notevole viscosità

individuale negli spostamenti giornalieri in condizioni climatiche favorevoli. A livello di popolazione vi è una scarsa tendenza ad occupare nuovi spazi (SARESINI e BÉDULLI, 1992).

Vi sono recenti studi condotti sulla morfologia conchigliare come pure sulla genetica di alcune specie di molluschi rupicoli: *Charpentieria itala* (VON MARTENS, 1824) e le sue numerose entità sottospecifiche (SCHEDEL e HAUSDORF 2012); *Clausilia (Strobiliella) umbrosa* (KAUFEL, 1928) e *C. (S.) umbrosa gardonensis* NARDI & NORDSIECK, 2013 (NÄGELE e Haudorf, 2015); *Chondrina feneriensis* (BODON, NARDI, CIANFANELLI, KOKSHOORN, 2015). Questi studi di sistematica e filogeografia hanno identificato o riconfermato la presenza di numerosi endemismi in un'estesa fascia delle Alpi meridionali, dal M.te Fenera in Piemonte al M.te Baldo in Veneto, ove vi erano dei rifugi glaciali durante i ripetuti periodi pleistocenici di clima freddo (Fig. 1A, 1B).

Chilostoma cingulatum (Studer, 1820) in Val Vestino e Val Toscolana

Nel Bresciano esiste un notevole esempio di parco periglaciale con aree di rifugio. Il gruppo montuoso del Tremalzo (m 1974), delimitato a Nord dalle vallate d'Ampola e di Loppio, si apre verso meridione con una serie di dorsali, selle e vette per esaurirsi a S-W verso la Val Degagna e Valsabbia. Al centro si ergono le dorsali che congiungono i monti Caplone (m 1976), Cima Tombea (m 1946), Cingla (m 1669) e Stino (m 1465) e formano un ampio anfiteatro con prevalente esposizione meridionale che si apre ad occidente verso la Valle del Chiese-Lago Eridio con la bocca di Capovalle (m 946) e verso meridione con la forra incisa dal Torrente Toscolano. Questo anfiteatro è chiuso a Sud dai crinali che congiungono M.te Carzen (m 1508), M.te Manos (m 1517), M.te Zingla (m 1497), M.te Spino (m 1488); a Est e Sud-Est la sequenza di M.te Puria (m 1475), M.te Sernifa (m 1245), M.te Denervo (m 1459) e Cima Comer (m 1280) ne delimitano i margini nelle zone del Tignale, della Valle Toscolano-Val di Campeì e del Toscolano-Maderno. Durante il Pleniglaciale il ghiacciaio del Chiese rinforzato dalla trasfluenza del Sarca presso Tione alla Sella di Bondo isolava a Nord e a Ovest tutto il complesso montuoso che emergeva dalle lingue glaciali laterali della Valle del Chiese-Lago Eridio ad Ovest e del bacino benacense ad Est (CAVALLINI *et al.*, 1997 :37; BARONI, 2007: 502, 2010; BARONI *et al.*, 2014; BASSETTI & BORSATO, 2007).

Tale complesso corrisponde a quello in parte occupato da *C. c. gobanzi* e ha costituito un'area di rifugio per molti elementi della flora e della fauna fungendo da parco periglaciale, termine da intendersi in senso geografico e climatologico e non pedologico, all'interno del quale si spingevano alcune lingue del ghiacciaio del Sarca. Da oltre un cinquantennio questa area di rifugio è stata riconosciuta “zona protetta” in occasione dell'VIII Convegno del Gruppo Italiano Biogeografi e descritta in dettaglio

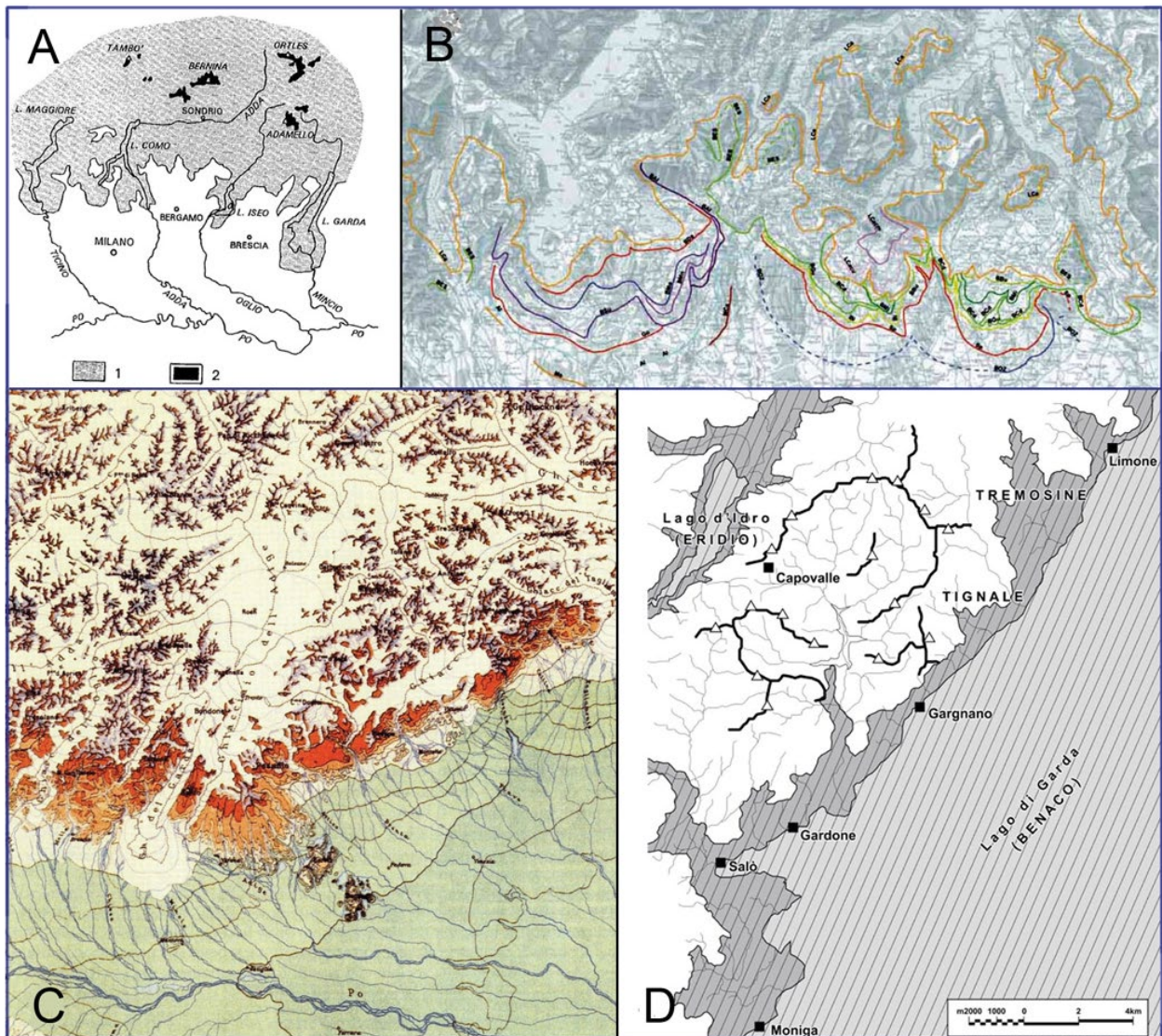


Fig. 1 - A) estensione del UMG (1) e attuale estensione (2) dei ghiacciai nelle Alpi meridionali centrali (da CAVALLINI E BARONI 1997, fig. 3). B) andamento della massima estensione dei ghiacciai dell'anfiteatro del Verbano-Cusio e del Lario (da BINI 2012, fig. 1). C) ricostruzione del Trentino e aree limitrofe durante l'UMG (da CASTIGLIONI 1940). D) il parco periglaciale tra le colate che occupavano la depressione del Benaco e delle Valli Giudicarie-Eridio (disegno D. Sassoon).

negli aspetti glaciali, malacologici e floristici endemici (ZAINA *et al.*, 1963). Durante l'Ultimo Massimo Glaciale (UMG) la colata nel Benaco raggiungeva i 1.000 m di quota nella parte settentrionale del bacino, i 650 m vicino a Tremosine, i 300 m a Gardone Riviera, i 260 m a Salò e i 200 m circa a Solferino al centro dell'anfiteatro morenico meridionale. Dalle morene entrovallive si identificano le lingue glaciali che penetravano pertanto nel Tremosine superando le pareti rocciose a picco sulla vallata, in parte nel Tignale tra i 600 e 650 m, insinuandosi profondamente nel solco fluviale del Toscolano (480-510 m) (Fig. 1C, 1D)

Esisteva un ampio territorio libero da ghiacci e fiancheggiato ad oriente dalla colata benacense e a occidente da quella delle Giudicarie-Eridio. Tale territorio in alcune aree prossime alle fronti entrovallive e ai cordoni morenici laterali si presentava probabilmente con versanti

acclivi ricoperti da detriti e suoli instabili poco adatti ad ospitare piante pioniere e pedofauna. Più all'interno rispetto alle lingue glaciali e a quote più elevate in relazione alla pendenza e all'esposizione dei fianchi montani, si estendeva un bioma periglaciale xerofilo a steppa ove ampie pietraie e pareti rocciose emergevano da praterie alpine e formazioni arbustive, un habitat non del tutto proibitivo per *Chilostoma cingulatum*. Gli ambienti di alta quota sul Monte Baldo con *C. c. frigidosum* (Polonera, 1890) oppure del versante Nord della Grigna settentrionale con *C. c. frigidum* (De Cristofori & Jan, 1832) riproducono questi paesaggi periglaciali anche se il raffronto è forse azzardato per le diverse condizioni macroclimatiche tra l'UMG e l'attuale interglaciale (TOFFOLETTO 1965; SCARLASSARA *in litt.* gennaio 2017). In aree caratterizzate da microclimi meno estremi vi era la foresta con essenze boreali (*Pinus*, *Betula*, *Larix*, *Salix*,

Juniperus) (DRESCHER-SCHNEIDER, 2010). Questi aspetti paesaggistici sono verosimili se confrontati con quelli attuali che si estendono alla periferia di molti ghiacciai (BERTOLA *et al.*, 2012). Parecchie componenti delle malacofaune, sia fiticole di bosco pieno, sia di boschi mesici e xerici, come pure specie termofile, erano presenti in aree di rifugio e di parco durante il Tardoglaciale (SCHAUB, 2007: 34-35; GIROD, 2011) e da aree simili identificate nelle Alpi e note anche nei Carpazi occidentali, in Boemia e nella Foresta Nera, le malacofaune hanno espanso i propri areali nel corso del Tardoglaciale/Olocene seguendo, con modalità e tempi diversi dalle specie rupicole, la diffusione delle latifoglie termofile. L'ampio territorio del Tremalzo pocanzi esaminato aveva estese propaggini meridionali montane e collinari che circondavano la Val Sabbia, libera dai ghiacci, e si raccordavano ai rilievi più occidentali del bresciano fino all'interruzione della colata glaciale dell'Oglio (CAVALLINI *et al.*, 1997; ANGELUCCI E BASSETTI, 2009).

Ne risulta che, almeno durante l'UMG, il rifugio glaciale montano che si ampliava a meridione costituiva in un vero e proprio parco glaciale e poteva ospitare varie malacofaune al pari di altri parchi glaciali europei. Diversa era la situazione ad oriente dove il Monte Baldo emergeva tra il ghiacciaio del Sarca e la colata della Valle dell'Adige, apparentemente disgiunto dalle aree pedemontane e collinari dei Monti Lessini. Essi richiamano alcuni aspetti dell'ampio anfiteatro dell'alta Valle del Toscolano: sono cinti a settentrione da crinali con cime tra i 1.500 e 2.000 m; hanno geologia calcarea; sono esposti a meridione; non sono stati occupati da lingue glaciali. Questo territorio periglaciale ha consentito la frequentazione umana dal Musteriano all'Aurignaziano e Gravettiano come risulta dai depositi della Grotta di Fumane (m 350 s.l.m.) tra il 42.751±720 non cal. BP (LTL 376A) e 29.828±390 non cal. BP (LTL 374) (BERTOLA *et al.*, 2009); un territorio che si può pure intendere come zona a parco glaciale.

Si suppone che *C. c. gobanzi*, endemismo riconoscibile per la morfologia conchigliare caratterizzata dalla forte costulazione, si sia differenziato da *C. cingulatum* a seguito dei ripetuti isolamenti e frammentazioni dell'areale originario con probabile limitazione del patrimonio genetico per “effetto del fondatore” e “colli di bottiglia”. Situazioni che si sono ripetute nel corso del Quaternario e con tutta probabilità anche prima, durante le grandi glaciazioni che hanno interessato l'emisfero settentrionale dal Pleistocene iniziale fino all'UMG terminato intorno a 12 kya BP.

Le differenze tra le popolazioni rupicole sono originate da vari fattori: la loro lenta e limitata capacità di dispersione; la morfologia e la topografia dei territori di montagna; la selezione naturale. Questi fattori tendono a suddividere la specie con bassi livelli del flusso genetico e perdita di eterozigotità per deriva genetica. La struttura genetica più volte rimodellata dalle ripetute dinamiche di allontanamento dalle colate glaciali durante le glaciazioni con riespansioni negli interstadiali ha provocato divergenze tra i genomi delle popolazioni. Si spiega così l'elevato

numero di endemismi non solo tra i molluschi terrestri presenti sulle Alpi a geologia calcarea (aree di rifugio o nunataks) ma pure su rocce silicee tra alcune piante vascolari (HEWITT, 2000, 2004; TRIBSCH, 2004; SCHÖNSWETTER *et al.*, 2005).

Fin dagli anni '60 del secolo scorso, geomorfologi, malacologi e botanici hanno rivolto particolare attenzione agli endemismi della Provincia di Brescia (ZAINA *et al.*, 1963); limitatamente ai molluschi, il tema è stato ripreso con approfondimenti e aggiornamenti da NARDI (2015). Tra le specie sono ovviamente considerate le elicidi rupicole³ *Chilostoma (Cingulifera) cingulatum* con *C. c. baldense*, *C. c. colubrinum*, *C. c. gobanzi* e *Chilostoma (Cingulifera) frigidum frigidissimum* (Paulucci, 1881).

I contributi precedenti

Negli anni '70 erano stati attualizzati e approfonditi i dati storici sulla diffusione di *C. c. colubrinum* e *C. c. gobanzi* nei territori della Val Vestino-Val Toscolana compresi tra il Lago d'Idro ad occidente ed il Lago di Garda ad oriente (GIROD, 1974). Si erano poi approfonditi il riconoscimento del carattere costulazione e la diffusione delle sue varianti (GIROD, 1976) stabilendo che le forme tipiche di *C. c. gobanzi* vivono all'interno dello spartiacque che da Est (Monte Stino, m 1466) si estende verso Nord lungo un crinale che collega Monte Cingla (m 1669), Cima Cortina (m 1772), Cima Tombea (m 1945), Monte Caplone (m 1976), creste del Costone (m 1743). Questo ampio semicerchio racchiude a meridione il reticolo idrografico formato dai Torrenti della Valle dei Mulini, T. Personcino, T. Armariolo, T. Magasino, T. Proalio, T. Setta, T. Droanello, Rio della Costa confluenza nel T. Toscolano che alimenta il lago artificiale di Val Vestino e si scarica nel Lago di Garda formando la piana di Maderno. Verso Est, dopo le interruzioni di Bocca Paolone (m 962) e Passo di Fobia (m 915) sono lo spartiacque tra Monte Denervo (m 1444), Monte Comer (m 1280) ed i crinali che degradano verso Formaga (m 587) a chiudere l'areale interessato dalle colonie di *C. c. gobanzi*. Da sottolineare sono le quote entro le quali si trovano le stazioni con *C. c. gobanzi*. Le quote massime si collocano sul Dosso delle Saette (m 1715 Staz. 19 e a m 1675 Staz. 20). Le quote più basse sono state individuate a 510 m (Staz. 14 di Selva Boerna; Staz 39 a Bollone; Staz. 47 diga di Val Vestino), a 520 m (Staz. 15 di Monte Pra) e a 525 m (Staz. 49 diga di Val Vestino). Ciò significa che *C. c. gobanzi* non è presente sui crinali alle quote maggiori mentre vi si trovano colonie di *C. c. colubrinum* e talvolta forme con costulazione intermedia. Verso l'uscita della Val Toscolana le colonie di *C. c. gobanzi* si collocano tutte a monte della forra percorsa dal Fiume Toscolano (GIROD, 1976) (Fig. 2). Il lavoro del 1976 conteneva l'elenco delle stazioni e loro coordinate UTM.

Un terzo contributo (GIROD & MARIANI, 1981) riguardava l'analisi dei parametri conchigliari relativi al diametro massimo e alla globosità dei nicchi per individuare

3 Per le Ariantinae viene mantenuto il genere *Chilostoma* (*sensu* ZILCH, 1960).

i caratteri “nanismo” e “appiattimento”. In tale studio venivano considerati gli individui di tutte le stazioni di raccolta, quindi sia di *C. c. colubrinum* che di *C. c. gobanzi*. Era emerso che il diametro tendeva a diminuire nelle popolazioni con conchiglia maggiormente costulata per cui le forme di classe di grandezza inferiore sono da cercare nell’ambito di *gobanzi*. Nell’ambito di *C. cingu-*

latum (*colubrinum* e *gobanzi*) inoltre:

- l’appiattimento delle spire si manifestava maggiormente in correlazione con la costulazione;
- l’indice di globosità era influenzato dalla quota, con maggior globosità alle quote più elevate;
- non vi è correlazione né tra mole conchigliare-quota né tra mole conchigliare-esposizione.

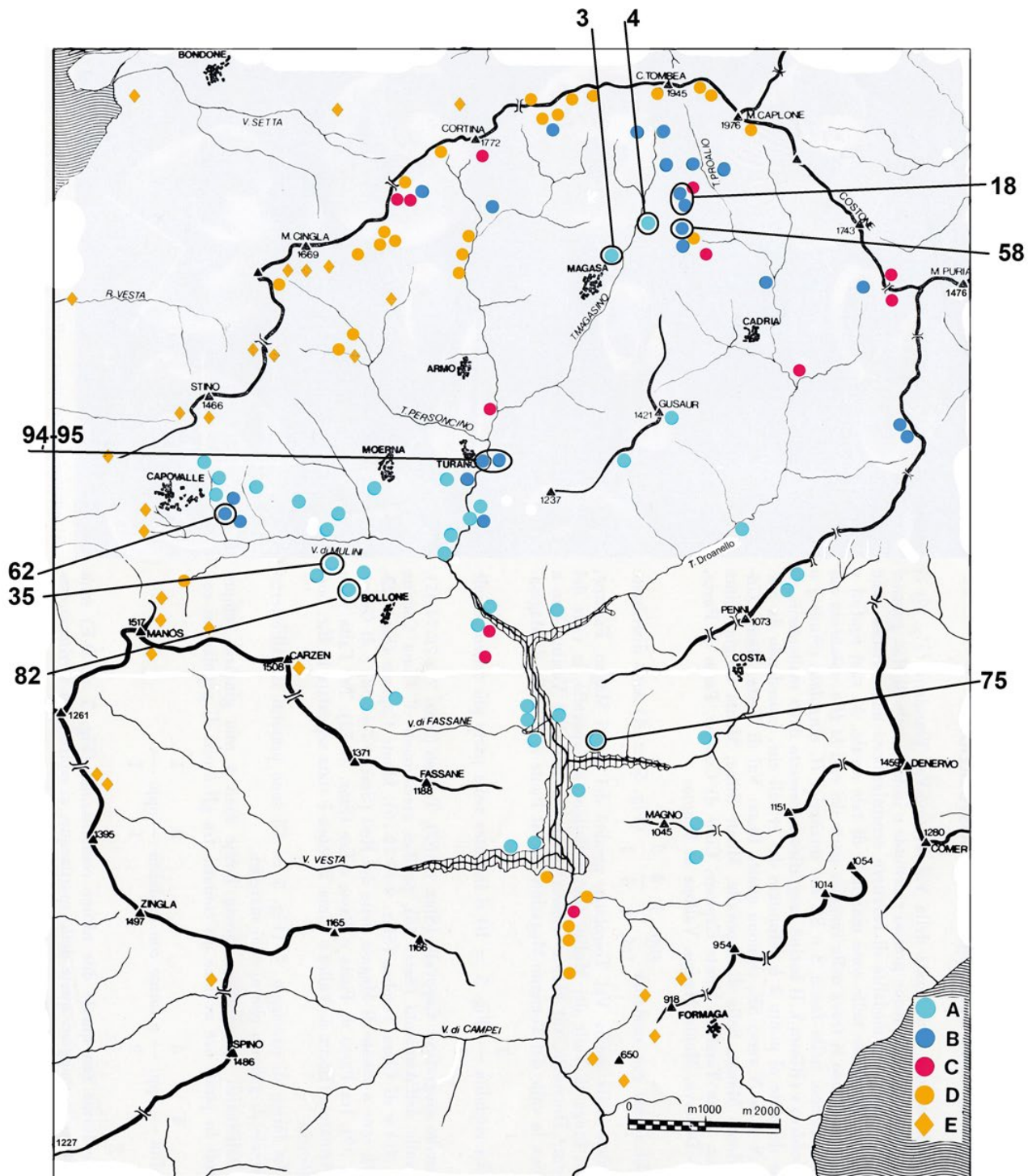


Fig. 2 - Diffusione di *C. c. gobanzi* e di *C. c. colubrinum* nel territorio della Val Vestino-Val Toscolana. A colori: azzurro= mode 4/4 4/3 3/3. B blu= moda 3/2. C rosso= forme di transizione *gobanzi* ↔ *colubrinum*. D, E arancio= mode 2/1 1/1 *C. c. colubrinum* (da Girod 1976 fig. 5 modificata).

Tra il centinaio di popolazioni di sola *gobanzi* ne erano state scelte 20 a caso per approfondire alcuni aspetti legati a fattori ambientali. Erano emersi risultati non significativi nelle correlazioni tra:

diametro-costulazione-esposizione
diametro-costulazione-quota
diametro-esposizione-quota

Sempre nell'ambito limitato di 20 popolazioni di *gobanzi*:

- l'indice di correlazione diametro-altitudine era altamente significativo, diminuendo il diametro con il procedere verso quote più elevate;
- le forme “nane” di *C. c. gobanzi* erano tendenzialmente presenti in stazioni esposte verso meridione e a quote più elevate (GIROD & MARIANI 1981: 39);
- le popolazioni insediate ai margini dell'areale di *C. c. gobanzi* creavano forme intermedie (interfeconde ?) con conchiglia progressivamente meno costulata con l'approssimarsi delle loro popolazioni a quelle di *C. c. colubrinum* con la possibilità, da dimostrare, che la costulazione fosse un carattere recessivo nel momento in cui apparentemente veniva meno l'isolamento di *C. c. gobanzi*.

Questi risultati preliminari, basati sulle analisi dell'insieme delle popolazioni di *C.c. colubrinum* e *C.c. gobanzi* così come i dati relativi a sole 20 popolazioni di *C. c. gobanzi* non avevano centrato alcuni aspetti peculiari di quest'ultima, come le forme eccessive di nanismo e di gigantismo. Un ulteriore aspetto che ha influenzato le correlazioni diametro-quota, costulazione-appiattimento consiste nel fatto che tra le 20 popolazioni scelte era compreso il gruppo di Staz. 18 con individui di piccola taglia. Risultava inoltre che nelle popolazioni di *gobanzi* vi era una correlazione significativa tra diametro-esposizione (GIROD & MARIANI, 1981: 41) provocata però dall'orografia del territorio ove il maggior numero di stazioni sono su affioramenti e pareti rocciose (80% circa) con esposizioni meridionali.

MATERIALI E METODI

Vengono approfonditi gli aspetti che riguardano le sole popolazioni di *C. c. gobanzi*. Le raccolte a suo tempo effettuate si rivolgevano sia ad animali vivi che alle conchiglie vuote presenti ai piedi delle rupi e degli affioramenti rocciosi. Data la vulnerabilità delle popolazioni condizionate da un accentuato comportamento di *homing* (SERESINI & BEDULLI, 1992) e da continue diapause oltre che dalle quiescenze invernali, si era limitato al massimo il prelievo di animali vivi. In molti casi ciò ha comportato una raccolta limitata di individui non sufficiente per le successive elaborazioni statistiche. Per le dinamiche di popolazione gli individui erano sottoposti *in loco* a misurazione del diametro massimo e dell'altezza del nicchio per venir poi rilasciati. I dati biometrici sono stati elaborati al fine di:

a - controllare se esiste a livello della sola *C. c. gobanzi* un rapporto tra diametro e quota utile a capire se il diametro sarebbe collegabile a fattori ambientali come la durata dell'innervamento (fattori che restano tuttavia da approfondi-

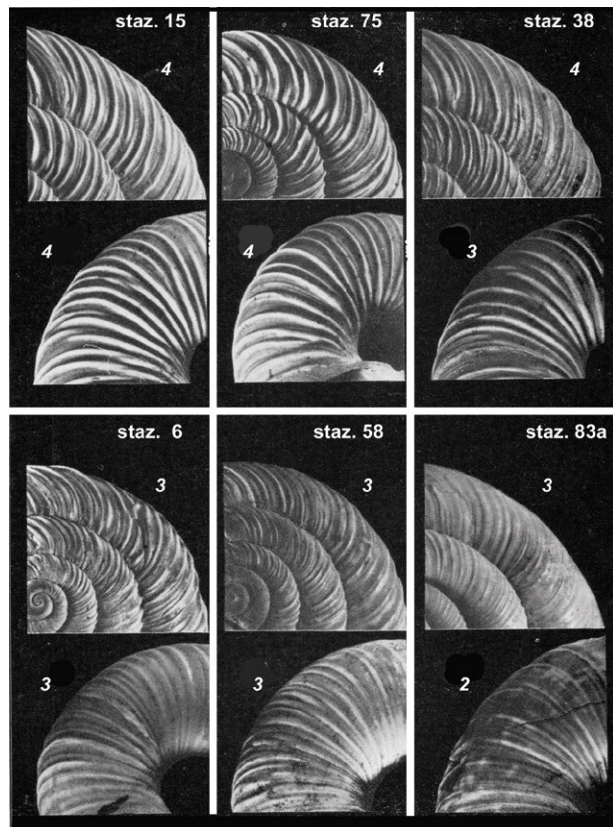


Fig. 3 - Esempi di differenti modalità della costulazione in sei popolazioni (da Girod 1976, fig. 2 modificata).

dire). Si sono considerate le popolazioni con modalità di costulazione 4/4 – 4/3 – 3/3 – 3/2 (GIROD, 1976) (Fig. 3). L'aspetto della costulazione era stato valutato ad occhio nudo, un metodo ritenuto valido per la *gobanzi* in anni successivi (KEMPERMAN e GITTENBERGER 1988: 78). La costulazione non sempre è uniforme nella singola popolazione in quanto si possono osservare delle divergenze a livello individuale;

La presenza delle diverse classi di diametro (num. di individui e %) è stata analizzata all'interno di ogni popolazione (trattandosi di specie rupicola con *homing* accentuato, ogni stazione di raccolta è considerata come una popolazione separata). Si sono confrontati questi dati con le quote comprese tra i 400 e 1400 m slm con isoipse ogni 50 m;

b - individuare all'interno dell'areale di *C. c. gobanzi* la posizione topografica delle popolazioni con diametri “eccessivi” cioè quelle costituite da individui con conchiglie prevalentemente “nane” (classe A - 18,8-20,5 mm) e prevalentemente “giganti” (classe E - 26,00-27,7 mm.);

c - tra le rocce del gruppo della Staz. 18, tutte di modesta estensione, se ne erano scelte tre distanti tra loro di alcuni metri (Fig. 9) ove era stato adottato il metodo di Petersen di cattura, marcatura con colori diversi e rilancio per valutare la densità demografica di ogni singola popolazione e la capacità di spostamento di singoli individui da una roccia all'altra. Erano stati marcati sul bordo dell'apertura tutti gli individui giovani e adulti.

d - per sei mesi tutti gli individui delle popolazioni di Staz.

18 e Staz. 4 sono state oggetto di misurazione del diametro (prelievo, biometria, rilascio) per capire se una specie rupicola per la quale si suppongono frequenti diapause di differente intensità, può fornire nel corso di una stagione dei dati sugli incrementi di taglia degli individui⁴.

RISULTATI

Diametro e quota

La distribuzione altimetrica delle popolazioni, analizzata in base a isoipse di 50 metri, non è uniforme nel territorio per il fatto che la possibilità di identificazione delle stazioni di raccolta era condizionata dalla presenza e ampiezza delle pareti e affioramenti rocciosi oltre che dalla loro accessibilità attraverso strade e sentieri, parte dei quali, soprattutto in quota, erano talvolta abbandonati o crollati. All'interno di ogni popolazione si sono considerate quattro classi di diametro espresse in mm:

A (18,8- 20,5) B (20,6- 22,3) C (22,4- 24,1)
D (24,2-25,9) E (26,0-27,7)

Per le misurazioni sono stati utilizzati gli individui raccolti

⁴ Il materiale malacologico oggetto del presente studio così come le mappe topografiche a suo tempo utilizzate sono depositati presso il Museo di Scienze Naturali di Brescia.

nelle fasi iniziali della ricerca (Tab. 1) volte alla localizzazione delle stazioni. Per la densità e le dinamiche di popolazione erano stati fatti prelievi e conteggi successivi.

Nei grafici le classi sono singolarmente relazionate alla quota di raccolta (Fig. 4); esse non sono sempre contemporaneamente presenti a tutte le quote. La retta di regressione calcolata per la distribuzione della media del diametro delle popolazioni in funzione della quota è risultata essere $y = -0,0219x + 243,57$; $R^2 = 0,15067$. Anche se si può rilevare una debole correlazione tra la diminuzione del diametro e l'aumento della quota, sembra improbabile che la quota da sola sia sufficiente a spiegare la preponderanza di individui di diametro mediamente inferiore nelle zone di maggiore elevazione (Fig. 5). Il differente risultato rispetto ai dati pubblicati in passato (GIROD & MARIANI, 1981) è in parte provocato dal diverso metodo d'indagine, in precedenza basato sulla media di diametro di sole 20 popolazioni di *gobanzi* mentre nel caso attuale sono state considerate tutte le sue popolazioni. Il coefficiente $R^2 (=0,4627)$ era inoltre stato valutato come "altamente significativo" mentre una conclusione prudenziale sarebbe stata più opportuna. La classe di diametro E (26,0-27,7 mm) risulta assente oltre i 1150 m ma riteniamo che la questione di popolazioni con diametri eccessivi vada riconsiderata in base ad altri fattori ambientali.

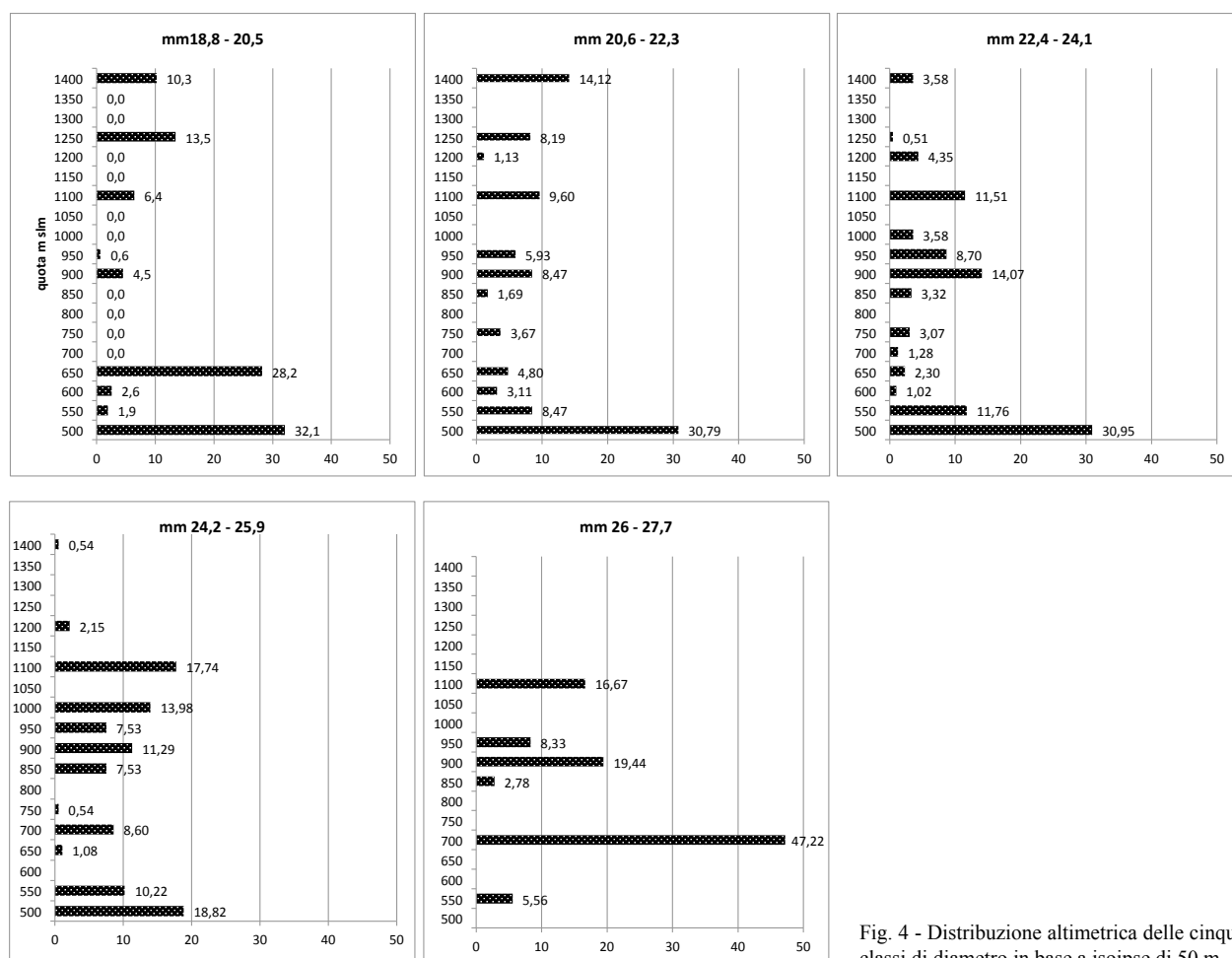


Fig. 4 - Distribuzione altimetrica delle cinque classi di diametro in base a isoipse di 50 m.

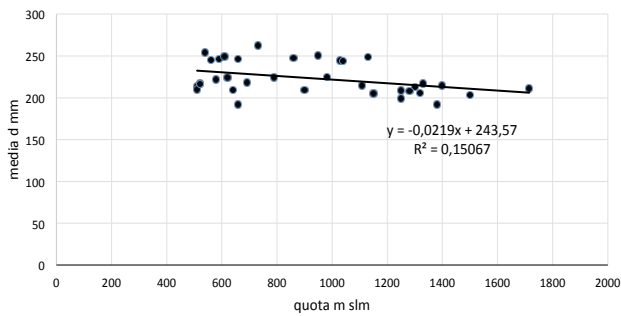


Fig. 5 - Retta di regressione calcolata per la distribuzione della media delle popolazioni in funzione della quota.

Forme eccessive “nane”

Nelle popolazioni di *C. colubrinum* viventi nell’area indagata, le forme nane si trovavano solo tra quelle di *gobanzi* (GIROD & MARIANI 1981: 39). Al loro interno gli individui adulti di classe A, considerati come nani, oltre ad essere diffusi a molte quote, sono presenti, pur con differente frequenza e con rare eccezioni, anche nelle popolazioni in cui prevalgono le altri casi di diametro. (Tab 1). Sono state scelte le popolazioni con una frequenza superiore all’75% di individui “nani” per identificare la loro posizione topografica (Fig. 6). La misurazione dei diametri riguarda gli individui raccolti morti alla base delle rocce. Le stazioni interessate sono la 18, 18A, 18B, 18C, 18D, 58 e 75 (Fig. 2).

Stazioni	quota m s.l.m.	numero individui per classe di diametro				
		A (18,8- 20,5)	B (20,6- 22,3)	C (22,4- 24,1)	D (24,2- 25,9)	E (26,0- 27,7)
1	980	1	21	30	3	
3	950	0	0	4	11	3
4	1030	0	0	12	23	0
6	1250	21	29	2	0	0
7	1300	12	45	13	1	0
9	1500	36	26	1	0	0
11	790	0	13	12	1	0
16	520	7	29	16	1	0
18	1380	135	17	1	0	0
18 A	1360	24	3	0	0	0
18 B	1370	32	1	0	0	0
18 C	1400	115	29	2	0	0
18 D	1450	93	14	1	0	0
19	1715	25	35	10	1	0
29	1040	0	0	2	3	0
35	730	0	0	1	9	17
38	560	0	0	5	9	1
39	510	13	18	9	1	0
42	1320	13	9	3	0	0
46	1150	36	26	3	0	0
47	510	12	14	2	0	0
52	1330	8	18	14	0	0
58	1250	60	16	0	1	0
59	1280	7	7	1	0	0
62	860	0	0	7	12	2
67	520	17	31	22	3	0
69	540	1	4	22	13	0
75	660	41	4	0	0	0
77A	580	7	37	35	1	1
77b	580	3	28	28	3	0
82	1130	0	0	3	9	1
88	690	3	13	8	0	0
90	900	6	11	3	0	0
91	660	0	0	1	2	0
93	640	4	5	0	0	0
94	590	1	1	8	33	4
95	610	0	0	5	12	4
96	1400	16	50	14	1	0
97	1110	8	25	9	0	0
99	620	0	6	4	0	0

Tab. 1 - elenco delle stazioni e numero di individui per ogni classe di diametro. In grigio quelle scelte per l’analisi delle frequenze delle classi di diametro.

Il ristretto territorio ove sono avvenute le osservazioni relative all'insieme delle stazioni 18, si colloca tra 1380 e 1450 m slm, sopra il paese di Magasa in quota rispetto alla zona di Grune e poco discoste dal sentiero che sale al Dos delle Saette. Le raccolte vanno dalla primavera 1969 al giugno 1973.

La copertura vegetale era soprattutto prativa con arbusti e alberi sparsi (*Rhododendron*, *Fagus*, *Ulmus*, *Picea*) che non assicuravano una sufficiente ombrosità alla decina di piccoli affioramenti rocciosi isolati che caratterizzavano il paesaggio. Solo le rocce di una certa estensione ospitavano colonie di *C. c. gobanzi*. Gli individui di classe A hanno frequenze elevate, variabili tra 97% e 78,8% (Figg. 6, 7).

La Staz. 58 a quota 1250 m è formata da un gruppo di piccole rocce circondate da prati sotto Grune a cui si accede percorrendo il sentiero che dopo Magasa vicino a Ponte al Castello sale in direzione del Rest. Gli individui nani costituiscono il 77,9 % della popolazione. Data di raccolta 31.10.1971

La Staz. 75, posta a 660 m slm è costituita da roccette isolate raggiungibili partendo dal paese di Costa fino a Pasiana di Sopra dove si imbecca la strada che da Casali attraversa il Rio della Costa e scende verso il lago artificiale. Gli individui di classe A sono il 91,1 %. Data di raccolta 11.08.1972. Nelle tre stazioni si incontrano delle popolazioni insediate su una serie di rocce isolate in ambienti sostanzialmente aperti.

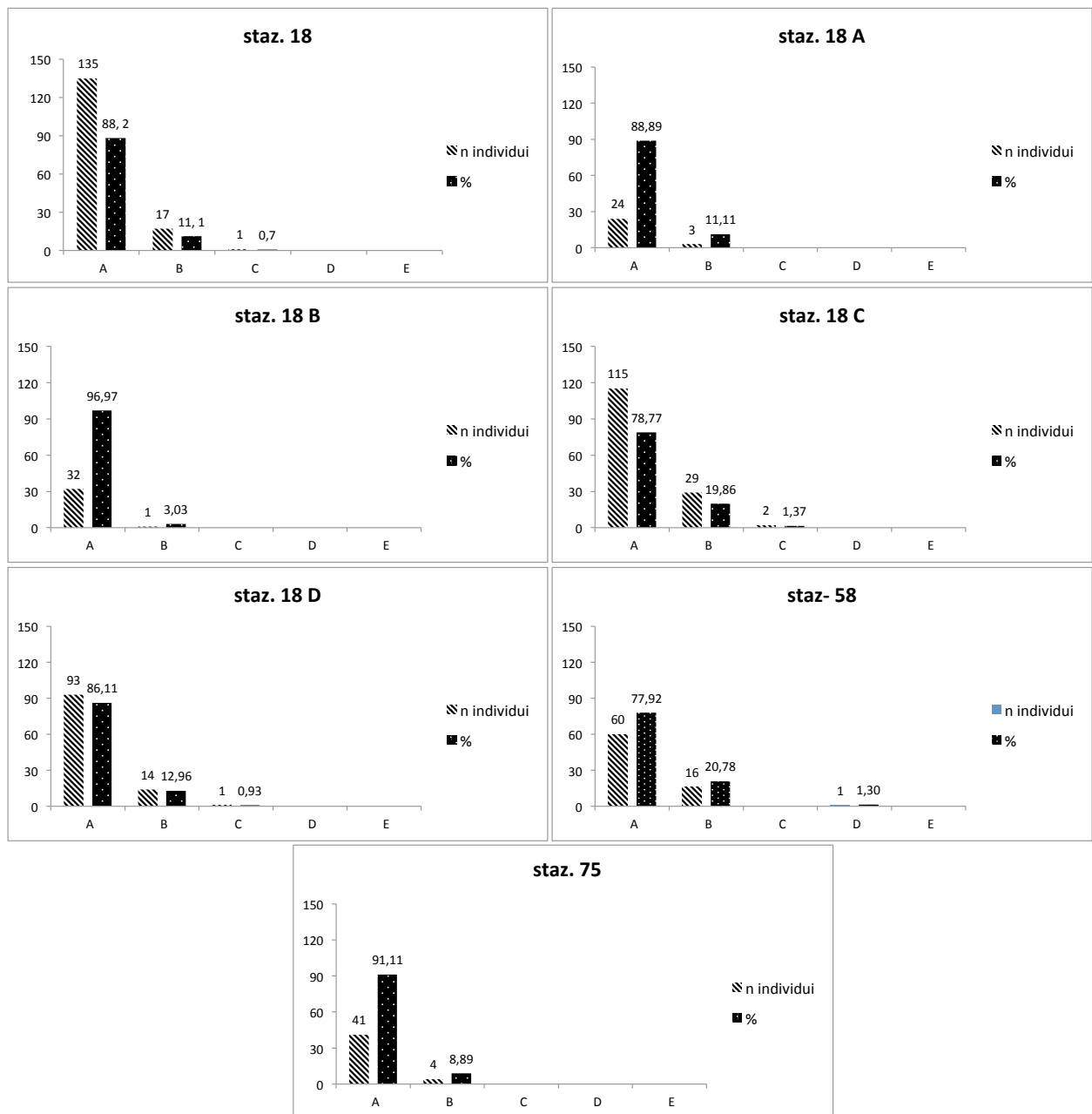


Fig. 6 - Numero di individui nani e loro frequenze nel gruppo delle stazioni 18, e nelle stazioni 58 e 75.

Forme eccessive “giganti”

La classe di diametro E è meno presente nelle popolazioni rispetto alla classe A con forme “nane” (Tab. 1) e non raggiunge le frequenze annotate in precedenza (Figg. 7, 8). Gli individui di classe E si trovano in popolazioni poste tra 560 m slm (Staz. 38 - 6,67%) e 1130 m (Staz.

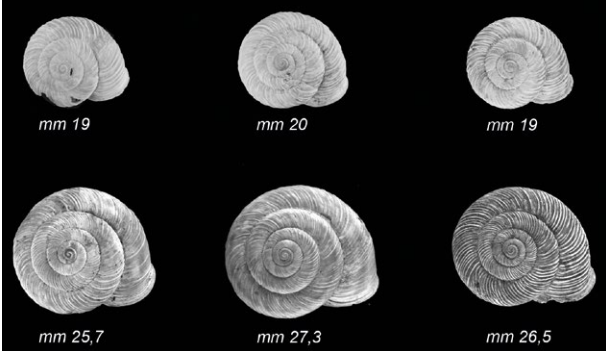


Fig. 7 - Raffronto tra alcuni individui “nani” e “giganti”.

82 - 7,69%). Le stazioni più significative sono la 35 (27 individui, classe E 62,96%) e la 95 (21 individui, classe E 19,05%) poste rispettivamente a m slm 730 e 610 (Fig. 2).

Altre osservazioni sulla diffusione

Non è stata trovata alcuna correlazione tra la costulazione più o meno saliente con modalità 4/4 – 4/3 – 3/3 – 3/2, la quota e l’orientamento dei siti. Le popolazioni con individui che presentano le costulazioni intermedie 3/1 e 2/2 tra *gobanzi* e *colubrinum* (GIROD, 1976) vivono a tutte le quote tra m 460 e 1630 s.l.m. e appaiono pure indifferenti all’orientamento settentrionale o meridionale. Tali popolazioni si trovano spesso ai limiti dell’areale di *gobanzi* (Fig. 2C) in probabile contatto territoriale con *colubrinum* (GIROD & MARIANI 1981).

Staz. 18 C densità demografica

La stazione è composta da tre rocce distanziate tra loro di pochi metri sul pendio (Fig. 9).

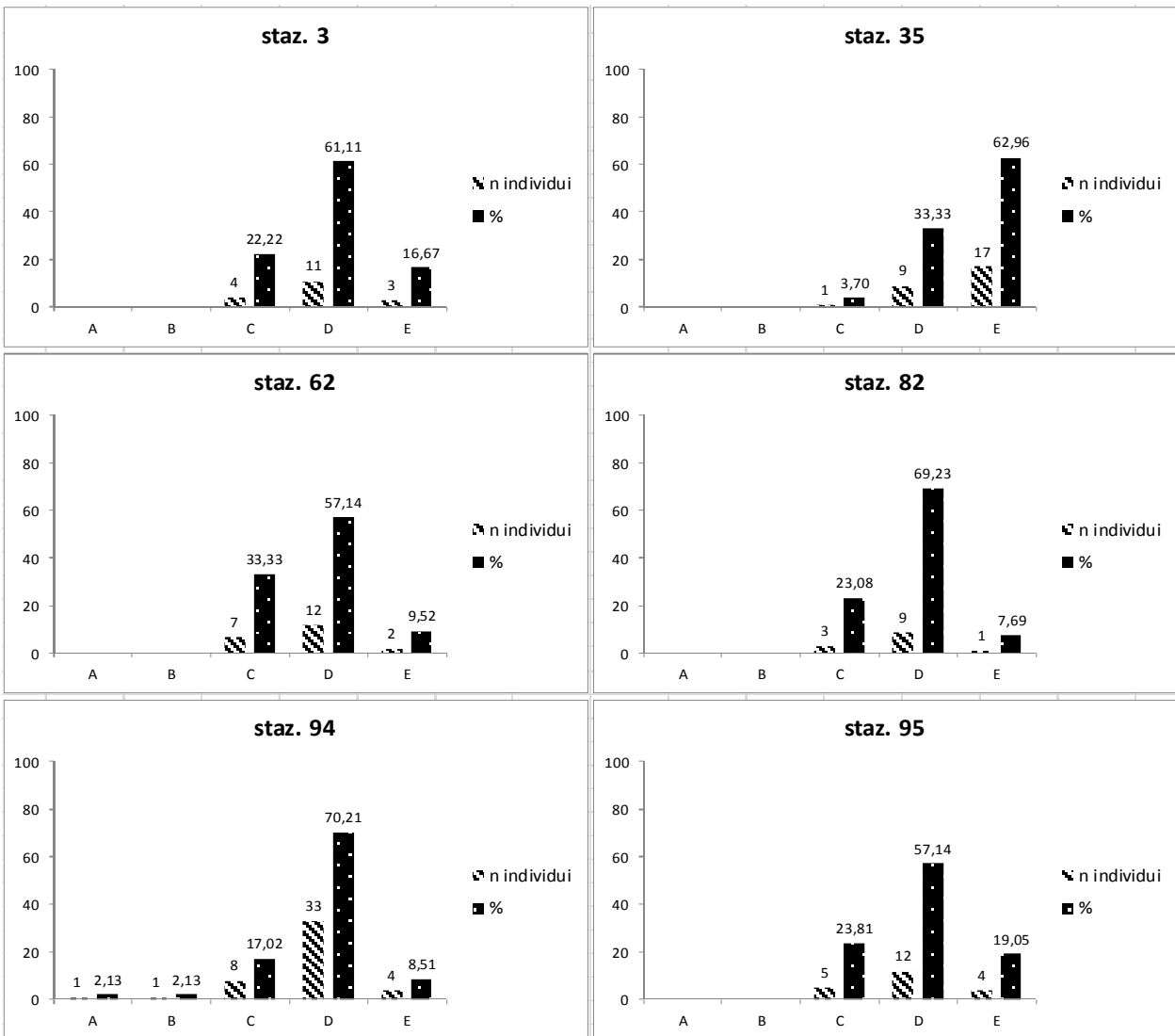


Fig. 8 - Numero di individui giganti e loro frequenze in alcune popolazioni.



Fig. 9 - **A:** la zona di cascate Grune (Magasa, Brescia) in inverno. Nel cerchio la zona di Staz 18. **B:** particolare della Staz. 18A in inverno. **C e D:** affioramenti rocciosi di varia estensione di Staz. 18. **E:** la sequenza di rocce utilizzate per la marcatura e rilancio. **F, G, H:** le rocce di Staz 18 utilizzate per valutare la densità demografica. In viola la roccia superiore; in verde quella mediana; in arancione la roccia inferiore.

Si sono analizzati due dati: la densità demografica e la capacità di scambio di individui tra queste rocce.

Roccia superiore: colore viola di marcatura. Data della cattura, marcatura e rilascio 24 aprile 1971; seconda cattura 27 giugno 1971. Popolazione valutata in 150 individui.

Roccia mediana: colore verde di marcatura. Data della cattura, marcatura e rilascio 24 aprile 1971; seconda cattura 27 giugno 1971. Popolazione valutata in 136 individui.

Roccia inferiore: colore arancione di marcatura. Data della cattura, marcatura e rilascio 24 aprile 1971; seconda cattura 22 maggio 1971. Popolazione valutata in 392 individui.

La roccia inferiore ha la maggior superficie e ospita la popolazione più ricca di individui. Le rocce mediana e superiore hanno una minore superficie, sono meno ricche di anfratti e sono coperte nella porzione a monte da terra e vegetazione che creano un ambiente confinante meno favorevole. Sembra che esista un'apparente proporzione tra la superficie delle rocce e la dimensione della popolazione.

La capacità di spostamento degli individui tra queste rocce è risultata nulla per tutto il periodo di osservazione che dopo giugno 1971 si è ripetuto il 26 settembre 1971, 3 giugno 1972, 2 giugno 1973. Questo ribadisce che rocce distanti tra loro e separate da un ambiente non adatto a specie rupicole costituiscono delle vere isole. Nell'ultima

Si sono create dodici classi di grandezza. I sei periodi di misurazione si collocano tra l'aprile 1970 e l'ottobre 1970.

data di controllo del giugno 1973 il numero di individui catturati era:

roccia superiore 17 anziché 33 dell'aprile 1971

roccia mediana 11 anziché 34 dell'aprile 1971

roccia inferiore 34 anziché 66 dell'aprile 1971.

Le tre popolazioni mostrano un depauperamento forse in parte ipotizzabile nella ritardata apparizione di nuovi nati.

Dinamiche di popolazione

La scelta delle popolazioni era condizionata dalla vicinanza a itinerari montani spesso già percorsi per lo studio della densità demografica, dalla diversa composizione delle classi di diametro e dall'intento di cadenzare le misurazioni "in loco" negli stessi giorni e con condizioni metereologiche simili.

Sono state scelte le popolazioni di Staz. 4 formata da individui di classi di diametro C e D (65,7 %) e la Staz. 18 composta all' 88,2% da individui adulti "nani" di classe A (Tabb. 1, 2). Le medie, mediane e mode del diametro delle due popolazioni sono basate sulle precedenti raccolte del 1970:

stazione	quota m slm	diametro mm		
		media	mediana	moda
4	1000	24,5	24,3	24,3
18	1380	19,2	19,2	18,9

I dati vengono esaminati con grafici impostati sulle date di misurazione.

classe diametro dmm											
30-49	50-69	70-89	90-109	110-129	130-149	150-169	170-189	190-209	210-229	230-249	250-269
date di misurazione											
25.04.1970		23.05.1970		05.07.1970		16.08.1970		Staz 4 - 19.09.1970		25.10.1970	
								Staz 18 - 20.09.1970			

Staz. 4 (Figg. 2, 10): la classe più piccola 30-49 non è stata rilevata. La prima oggetto di misurazione è la 50-69 rinvenuta solo il 25.04.1970. Le classi 70-89 è rilevata a maggio con un tendenziale incremento fino a luglio, mese in cui appare la 90-109 che aumenta fino ad agosto. Tuttavia la presenza di queste due classi appare discontinua come si nota in settembre e ottobre e ciò viene imputato al fatto che sul mezzo rupicolo gli individui di piccola taglia possono sfuggire al campionamento così come i possibili nuovi nati in estate. La classe 110-129 cede velocemente molti individui tra aprile e luglio che si ritrovano ad incrementare la 130-149 da cui si dedurrebbe una lenta crescita verso classi di maggior dimensione. La classe 130-149 mostra incrementi tra aprile e luglio con un analogo tendenziale incremento di individui della taglia 150-169 fino ad agosto.

Si nota soprattutto la composizione bimodale della popolazione nei mesi di aprile, maggio e luglio con i picchi posizionati su 110-129/130-149 e 210-229 (aprile); poi 130-149 e 230-249 (maggio-luglio). Nel mese di agosto l'unico picco si ha nella classe 150-169 e una presenza abbastanza omogenea delle classi più grandi con valori tra 11,11% e 9,40%. In settembre e ottobre si hanno di nuovo dei grafici bimodali con picchi nelle classi 170-189 e 230-249. Alle fine del periodo d'osservazione non era stata rilevata alcuna diminuzione tra gli individui della classe 170-189 e classi superiori.

Staz 18 (Figg. 2, 9A, 11): a differenza della Staz 4 troviamo qui anche la classe di diametro 30-49 mentre mancano le classi di taglia maggiore 230-249 e 250-269 come è logico in una popolazione con individui strutturalmente nani. Le classi di grandezza 30-49 e 50-69 mostrano una

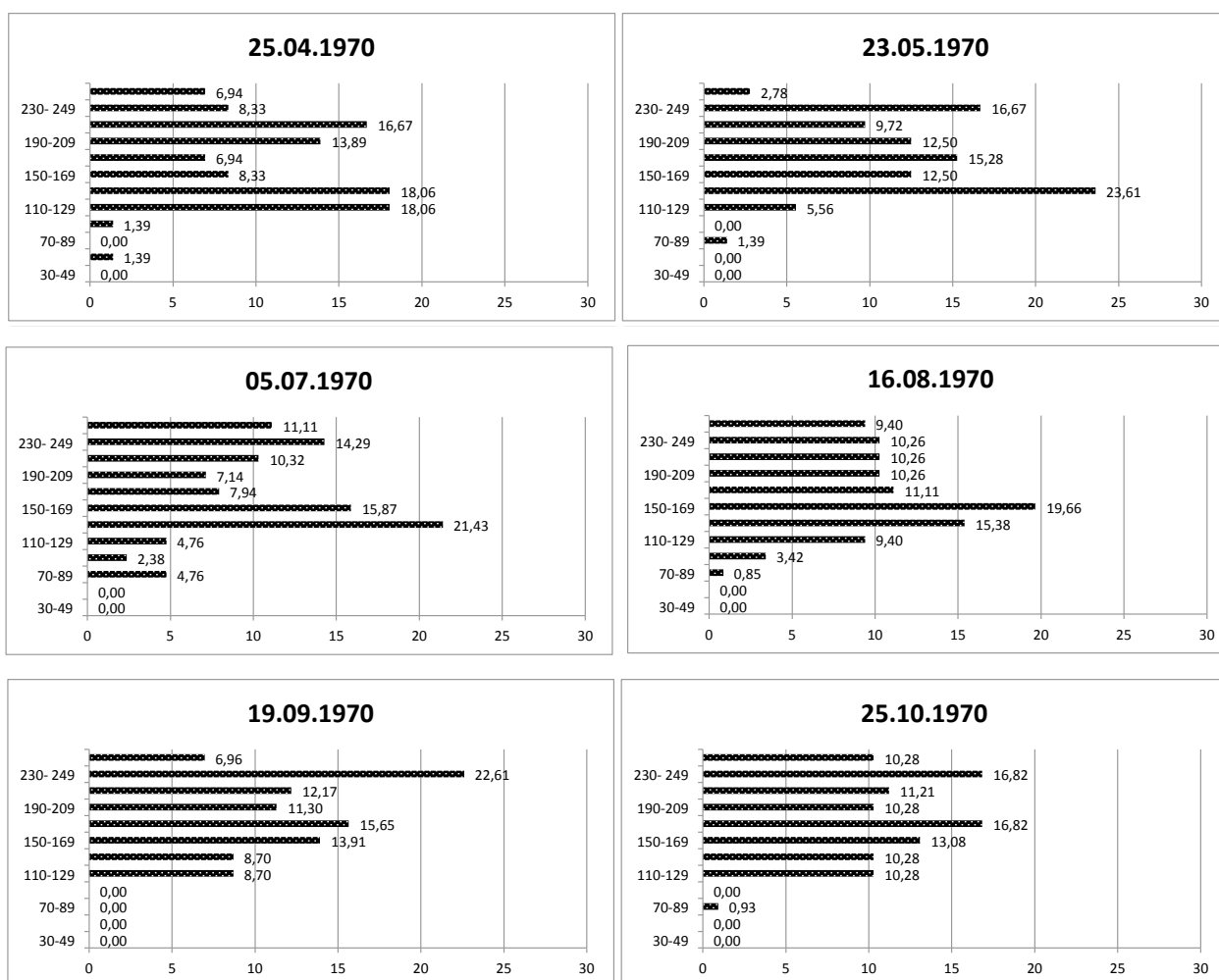


Fig. 10 - staz. 4. Frequenze delle classi di diametro nelle sei date di misurazione degli individui.

tendenziale diminuzione di individui fino a luglio; la classe 30-49 riappare in agosto, periodo in cui la classe 50-69 si incrementa. Come già annotato gli individui piccoli possono sfuggire alla cattura. Un rapido declino di presenze si ha nella classe 70-89 tra maggio ed ottobre con un apparente passaggio di individui alla taglia 90-109 che pur con oscillazioni appare abbastanza stabile e su cui si fissa un picco di presenze fino a settembre. La classe 110-129 ha un leggero incremento tra aprile e maggio con una tendenza a stabilizzarsi fino a settembre.

Nella popolazione si osserva un picco unico nella classe 70-89 in aprile mentre da maggio a settembre si ha una composizione bimodale; il primo picco è costituito come detto dalla classe 90-109. Il secondo picco si colloca tra le classi di diametro maggiore: maggio 190-209, luglio 170-189, agosto 190-209, settembre 150-169. Ad ottobre emerge la classe 130-149. In questi ultimi mesi la maggiore frequenza si osserva quindi negli individui di taglia tra 130 e 169 diversamente dai mesi che precedono. Una spiegazione potrebbe venire dalla morte dopo l'estate di individui adulti delle classi 170-189 e 190-209.

La dinamica di crescita degli individui nelle due popolazioni appare di incerta interpretazione ad esclusione delle classi di taglia inferiore che compaiono nei mesi primaverili e indicano un crescita verso classi di diametro superiore nella stagione estiva. È verosimile che le nascite avvengano dalla primavera fino ai mesi estivi. Giudizi meno sicuri emergono dalle altre classi nonostante il tentativo di interpretare molte oscillazioni e le modifiche nei picchi bimodali-e-unimodali come segnali di crescita e di perdita di individui adulti. Vi sono dinamiche diverse tra le due popolazioni che dimorano in ambienti diversi: quella di Staz. 4 a m 1030 s.l.m. è costituita da alcune colonie con una ventina di individui ciascuna e posta tra rocce ombreggiate in estate e leggermente trasudanti umidità, non lontane dal solco torrentizio. La Staz. 18 a m 1380 s.l.m. è soggetta a maggior innevamento delle piccole rocce che emergono dai terreni prativi ove nell'ottobre 1970 vi erano già piccole pozze d'acqua ghiacciata dopo le prime leggere nevicate. Una situazione non presente più a valle. La Staz. 18 è inoltre poco ombreggiata tra radi noccioli e olmi di modesta dimensione, scarsi abeti

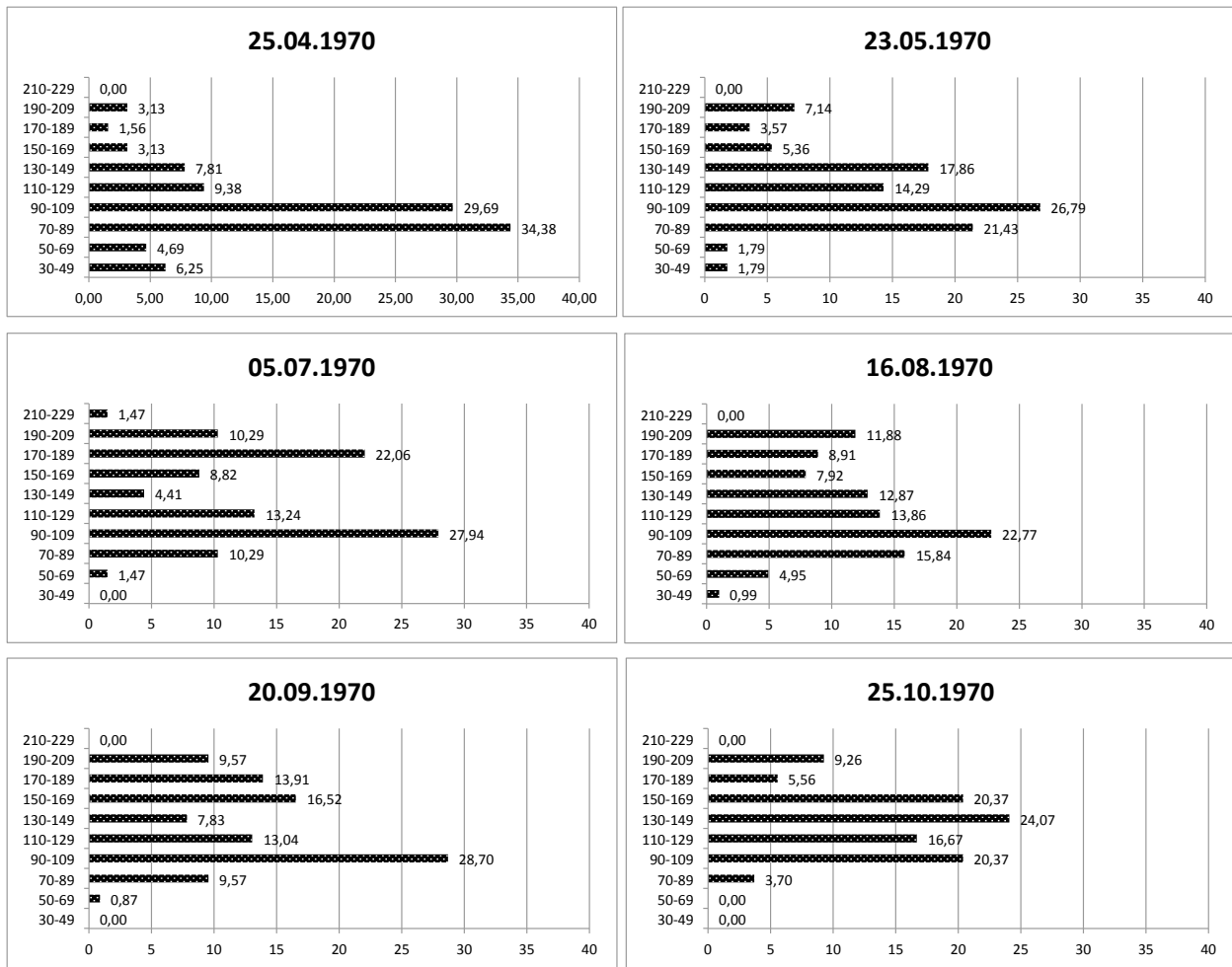


Fig. 11 - staz. 18. Frequenze delle classi di diametro nelle sei date di misurazione degli individui.

e debole strato muscinale. Un biotopo meno propizio ad elicidi rupicole. Le incertezze interpretative sono anche dovute alla difficoltà di cattura di una parte di individui, soprattutto piccoli, che infossandosi facilmente nelle fessure delle rocce sfuggono al rilevamento. Vi sono inoltre o periodi di diapausa estiva durante i quali gli individui formano un epifragma per fissarsi al substrato; una situazione documentata dai dati che danno pure un’idea delle differenze nel numero di individui catturati (Tab. 2).

In merito alla capacità di *gobanzi* di spostamento dal substrato roccioso vi è l’osservazione di luglio ’70 per la Staz. 18 allorché sul totale di 68 individui di varia taglia solo 6 adulti ed 1 giovane reptavano su *Saxifraga aizoon* JACQUIN 1778 e tra gli steli di *Festuca alpestris* ROEM. & SCHULT. Questa osservazione collima con i successivi dati di SERESINI & BEDULLI (1992) sulla sedentarietà di *gobanzi* forse superiore rispetto ad altre sottospecie di *C. cingulatum*.

staz. 4			staz. 18		
data	n	% fissati alla roccia	data	n	% fissati alla roccia
25.04.1970	72	0	25.04.1970	64	0
23.05.1970	72	0	23.05.1970	56	0
05.07.1970	126	32,5	05.07.1970	68	9,5
16.08.1970	117	65	16.08.1970	101	72,3
19.09.1970	115	16,5	20.09.1970	100	69
25.10.1970	107	0	25.10.1970	54	0

Tab. 2 - Percentuale di individui adulti fissati con epifragma al substrato.

DISCUSSIONE

Fattori ambientali

Il popolamento rupicolo montano nell’anfiteatro della Val Vestino si sviluppa su un’uniforme litologia calcarea con predominante esposizione meridionale ma rimane condizionato da variabili ambientali: temperatura, umidità atmosferica, ventosità, innevamento, evaporazione e copertura vegetale. La presenza di forme eccessive in alcune stazioni non può essere spiegato facendo ricorso al solo fattore quota. Sono noti gli effetti sul popo-

lamento rupicolo della deforestazione e del conseguente instaurarsi di vegetazione arbustiva e prativa avvenuti nel Tardoglaciale e nell'Olocene. In area mediterranea le popolazioni di *C. cingulatum* si sono progressivamente ridotte o estinte per venir talora sostituite da elementi chiaramente mediterranei xerofili (GIROD & MAGGI, 2005; GIROD, 2011). Se la copertura vegetale assicura le condizioni microclimatiche di ombrosità e umidità favorevoli a certe specie rupicole mesobie, possono per contro verificarsi casi in cui la fitta chioma forestale oltre ad assicurare maggior ombrosità può sommergere le rocce con foglie morte e successiva formazione di humus, fino a soffocare i raggruppamenti petricoli e rupicoli superstiti come ad es. nella Staz. 5 nella zona del Rest a monte di Magasa ove una lunga cordonatura di affioramenti rocciosi avvolti dalla faggeta risulta interrotta in più punti lasciando emergere alcune rocce ormai isolate tra di loro e nei cui anfratti dimorano colonie di decine di individui di *C. c. gobanzi*. Per quanto riguarda il territorio in questione non si hanno notizie sulle modifiche che dal Tardoglaciale e nel corso dell'Olocene hanno influenzato i microfattori ambientali, la copertura vegetale in primo luogo, nella fase dell'ottimo climatico dell'Atlantico per cui riesce difficile capire quando e come è avvenuto l'isolamento di molte popolazioni rispetto alle formazioni rocciose presenti nell'UMG.

Microspeciazione ed ecoforme

I fenomeni da tempo noti di microspeciazione presso i Molluschi terrestri si ritrovano con maggior frequenza in territori ove predominano i sistemi montuosi calcarei, lungo i litorali marini, nelle piccole isole mediterranee e nelle zone predesertiche (SACCHI, 1955, 1963). Più in generale questi fenomeni sono presenti in tutte quelle aree che, per motivi di ristretta topografia, di interruzione delle connessioni territoriali, di frantumazione degli areali originali, di fattori ambientali in vari modi "estremi", sottopongono molte specie o alcune popolazioni ad una costante pressione ambientale selettiva. Intendiamo, come fattori ambientali "estremi" quelli che per pedologia, umidità ambientale, precipitazioni, alimentazione, copertura vegetale, irradiazione solare, risultano i meno favorevoli alla malacofauna. Gli elementi decisamente rupicoli della malacofauna, per evitare stress ambientali, tendono a concentrarsi «nelle fessure humose delle rocce, sotto le pietre, sotto cornicioni e sporgenze naturali, nelle esposizioni meno soleggiate, dove cioè maggior umidità si mantenga e minori siano radiazione termica ed evaporazione» (SACCHI, 1955: 571; Saesini e Bedulli, 1992). Esistono delle notevoli oltre che ovvie diversità tra popolamenti montano-rupicoli e popolamenti litoranei continentali e insulari; si possono tuttavia ipotizzare per *C. cingulum colubrinum* e per *C. c. gobanzi* vari momenti della colonizzazione che si ispirano a schemi suggeriti in passato (LA GRECA & SACCHI, 1957; SACCHI, 1955) (Fig. 12).

1 - dalle popolazioni viventi nel fondovalle e in zone collinari si sviluppano correnti colonizzatrici verso le rupi più in quota (popolazioni fondatrici), attraverso passaggi talora ristretti per cui sono probabili gli effetti del "collo di bottiglia" nel patrimonio genetico e solo una parte di quello della popolazione d'origine sarà presente nella colonia neoformata (Fig. 12 fase 1).

2 - Si verificano crisi ambientali (*sensu* Goodhart, 1956) in una parte della zona colonizzata a causa di:

a) interruzione materiale del collegamento dovuta per esempio a crolli, a modifiche nell'idrologia o a glaciazioni con conseguente interruzione di apporti di nuovi individui dalla popolazione valliva (Fig. 12 fase 2);

b) crisi numerica degli individui presenti (ad es. per malattia, turbe micro ambientali, predazione);

c) separazione territoriale tra le popolazioni scese verso un parco glaciale vallivo con impossibilità di alimentare il patrimonio genetico delle popolazioni montane.

3 - L'interruzione è irreversibile come pure le conseguenze della deriva genetica presso la popolazione fondatrice. Le condizioni ambientali come l'accesso al mezzo rupicolo, la disponibilità di *pabulum*, i fattori climatici abiotici causano una continua pressione ambientale e una severa selezione. Il limitato patrimonio genetico porta alla comparsa di sottospecie o di ecoforme.

4 - l'interruzione è reversibile e con il ricrearsi delle connessioni territoriali, un nuovo contingente proveniente dal fondovalle consentirà di ripopolare i territori (o le rupi) intermedi e apporterà un ulteriore patrimonio genetico alla colonia che si era insediata in passato. Questo contatto porterà alla comparsa di forme miste ed alcuni caratteri risulteranno recessivi. Inoltre le popolazioni fondatrici, diffondendosi, produrranno nuove colonizzazioni creando delle popolazioni marginali.

Riduzione di taglia

Questo tipo di adattamento è rilevato presso numerose specie sia in ambito mediterraneo che continentale e in generale rilevato in alcune zone di un più ampio areale, talora indipendente dalla quota ma collegabile ad ambienti sfavorevoli. Si può pensare ai casi noti di Maiorca ove *Cornu aspersum* (Müller, 1774), *Archelix punctata* Müller, *Eobania vermiculata* (Müller, 1774), hanno popolazioni di taglia ridotta in zone planiziali aride rispetto a quelle della Sierra Norte con individui più grandi in un clima più favorevole. Per contro *Iberellus balearicus* Pfeiffer ben adattato alle alte quote mostra una popolazione "nana" a quote inferiori in ambiente fittamente boscato (SACCHI 1955; LA GRECA & SACCHI, 1957). Per *Eobania vermiculata* sono pure documentati fenomeni di nanismo insulare per le popolazioni viventi ai Galli, gruppo di isolotti della penisola sorrentina, ove si richiama il disturbo ambientale, lo scarso *pabulum* e la ridotta umidità (SACCHI 1954, 1960). Come per *C. c. gobanzi* non si ravvisano clini del carattere forma in funzione della sola quota intervenendo altri fattori come la copertura

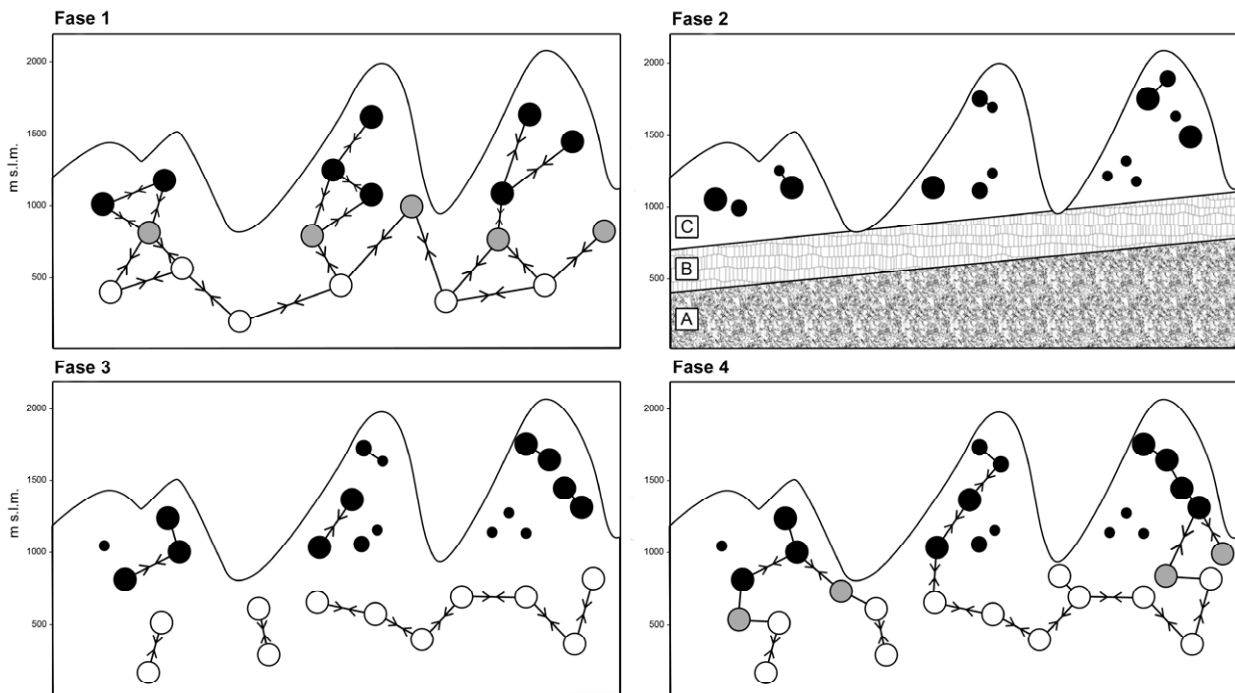


Fig. 12 - Ipotesi per le fasi di colonizzazione e di isolamento nel territorio di Val Vestino e Val Toscolana.

Fase 1: durante l'interglaciale avviene l'espansione ed il ricongiungimento tra le popolazioni vallive (cerchi bianchi) e quelle montane (cerchi neri) con apparizione delle forme intermedie (cerchi grigi).

Fase 2: il peggioramento climatico coevo alla glaciazione spinge le popolazioni dimoranti in aree invase da ghiacci e morene (A) verso territori vallivi a parco. Vi è interruzione dei flussi genetici verso le popolazioni dimoranti più in quota oltre le aree inhospitali (B) nel rifugio glaciale montano (C).

Fase 3: le regressioni delle fronti glaciali consente il ripopolamento proveniente dai parchi periglaciali vallivi.

Fase 4: con il ristabilirsi delle connessioni territoriali si ricrea una situazione in gran parte simile al precedente interglaciale benché alcune popolazioni montane rimangono isolate (disegno D. Sassoon).

arborea, l'aridità ambientale, la difficoltà d'alimentazione.

Considerando invece *Arianta arbustorum*, specie non rupicola-petricola a larga diffusione centroeuropea, gli studi sulle popolazioni alpine hanno sovente rilevato un cline nella taglia con la sua diminuzione in relazione all'aumento dell'altitudine oltre ad altri adattamenti come il colore più scuro del periostraco o del corpo (GITTENBERGER 1991; BURLA E GOSTELI 1993; GOSTELI 2005) e una diminuzione della macchiettatura chiara in base alle condizioni topografiche.

In ambito italiano vi è, tra tanti, il caso di *Marmorana (Ambigua)* di geologie calcaree appenniniche e di cui *fuscobiata* a diffusione meridionale presenta un ampio numero di sottospecie locali elencate da ALZONA (1971) e che BACCI (1951) già aveva in parte distinto in cicli locali di forme: lucane, del Cilento, sorrentine. Tra esse si distinguono popolazioni con diametri e globosità differenti. In ambito iberico ricordiamo gli studi su *Iberus gualtierianus* ad ampia diffusione con i due morfotipi *I. g. gualtierianus* (Linnaeus, 1758) con areali attualmente disgiunti su geologie carsiche isolate, popolazioni numericamente modeste e talora nane come sulla Sierra Jaén. *I. g. alonensis* (Férussac, 1881) con una diffusione più

uniforme su suoli marnosi e marno-calcarei di ambienti mediterranei (LOPEZ-ALCANTARA *et al.* 1983). In ambiti geografici e topografici ove i fattori ambientali sono localmente differenti esistono adattamenti della morfologia conchigliare che comportano differenze di costulazione, appiattimento, bandeggio fino a generare “forme stentate” in ambienti estremi per le esigenze della specie. Pensiamo che molte delle sottospecie note per *Chilostoma cingulatum* rientrino in tali categorie.

Ai fattori che inducono un adattamento si sovrappone talora quello dell'isolamento legato alla spiccata calciofilia e all'ambiente rupicolo che comporta una netta separazione della popolazione come nel caso di quelle di taglia ridotta viventi sugli isolati affioramenti rocciosi di limitata superficie delle stazioni 4 e 18 che interpretiamo come un “isolamento insulare” presente in “isole di superficie limitata e povere di ambienti” (*sensu* LA GRECA E SACCHI 1957: 3) ove gli individui di taglia minore sono favoriti e ove l'endogamia forzata porta all'affermarsi di linee nane (LA GRECA E SACCHI 1957: 97). Il caso di *gobanzi* “nane” richiama quello di *Murella* siciliane e campane le cui popolazioni formate tra l'altro da individui di piccola taglia erano interpretate come sottospecie locali: *Marmorana (Murella) scabriuscula segestana* (Philiipi,

1836) isolata sulle colonne doriche del tempio greco di Segesta ; *Marmorana (Ambigua) fuscolabiata posidionensis* (Kobelt, 1877) ristretta alla zona archeologica di Paestum. *M.f. posidionensis*, al pari di altre sottospecie del Cilento, si caratterizza per la conchiglia depressa (rapporto altezza-diametro 5,76) e striatura ben evidente (BACCI 1951). Di dimensioni tendenzialmente più ridotte rispetto alle sottospecie dell'Appennini montano, è pure quella litorale *M. f. mingardii* (Kobelt, 1904) di Capo Palinuro (Centola, SA) non distante dalla località tipica della foce del fiume

Anche nei casi di “nanismo insulare” si ha un adattamento della specie a condizioni mesologiche che si allontanano in modo più o meno sostanziale da quelle ideali per la sua biologia.

Costulazione

Con questo termine ci riferiamo alla rugosità accentuata del nicchio costituita da un inspessimento del medesimo prodotto dal mollusco nei periodi di crescita rallentata o nulla, mentre la parte più sottile corrisponde a periodi di crescita e di deposizione rapide. Queste coste presso *gobanzi* e in altre specie di generi diversi sono cave al loro interno (KEMPERMAN & GITTENBERGER 1988: 78); la loro funzione e le conseguenze fisiche per il mollusco non sono del tutto chiarite. Si sono supposti dei vantaggi sotto l'aspetto meccanico data la migliore resistenza alla compressione e agli urti per caduta (BOETTGER, 1932) mentre altri studi condotti su Clausiliidae rupicole, le *Albinaria* sp. suggerivano una migliore circolazione dell'aria intorno al nicchio, una maggiore rifrazione delle radiazioni solari e una migliore adesione e trattenuta di acqua (KEMPERMAN & GITTENBERGER 1988: 94-96). Nessuna ipotesi è tuttavia risultata convincente in quanto i risultati di laboratorio e le osservazioni in natura portavano a risultati differenti tra le sottospecie. Gli studi del secolo scorso (THORSON, 1931, 1933) con dati che riguardano *Chilostoma cingulatum colubrinum* e *Charpentieria stenzii* (ROSSMÄSSLER, 1836), concludevano che specie normalmente dotate di nicchio liscio potevano svilupparne uno striato in valli oltremodo fredde; la costulazione veniva quindi messa in relazione ad un periodo nutrizionale abbreviato a causa del prolungarsi della stagione fredda e in definitiva che sono le condizioni termiche la causa prima della scultura. SACCHI (1955) ricorda che altri Autori (KLEMM, 1939; KNIPPER, 1939) confermano le stesse relazioni fra temperature ambientali e costulazione. RENSCH (1932) attribuisce la causa della costulazione del nicchio alle frequenti interruzioni nel processo d'accrescimento conchigliare ma collega la disfunzione secretoria a processi essiccativi anormali del periostraco dovuti a calore e secchezza ambientali. La striatura o rugosità del nicchio evidente in *Cernuella virgata* (DA COSTA, 1778) dell'Isola di Ventotene viene imputata alla forte irradiazione solare e alla intensa e prolungata secchezza (SACCHI 1960). Proprio SACCHI (1955: 623) concludeva anni prima che

«la forte striatura corrisponde a condizioni esterne poco favorevoli».

Due aspetti importanti emergono da queste opinioni: da una parte vi sono il freddo ed i brevi periodi adatti alla nutrizione, dall'altra parte il calore e la siccità che causano la disfunzione secretoria con inspessimento del peristoma. In entrambi i casi gli individui con coste ravvicinate e salienti esprimono periodi più frequenti di vita rallentata generalmente collegabile a momenti di sofferenza con difficoltà di accrescimento.

Isolamento e speciazione

Gli studi di filogeografia imperniati su specie e sottospecie di molluschi terrestri hanno consentito di identificare in ambito europeo svariate aree di rifugio nei periodi di clima freddo pleistocenici, dai quali si è verificata la diffusione delle faune e l'ampliamento dei loro areali nei periodi interglaciali. La velocità e l'estensione di riconquista dei territori è differente per ogni specie in relazione alla sua possibilità adattativa a biotopi differenti. In molti casi si è rivelata quasi nulla, per cui alcune specie sono considerate “relitti glaciali” (HAUSDORF & HENNIG, 2003). Un esempio riguarda dei molluschi stigobionti come *Iglica calepii* NIERO & PEZZOLI 2016, *Iglica concii* (ALLEGRETTI, 1944), *Iglica pezzolii* (BOETERS, 1971), *Iglica vobarnensis* (PEZZOLI & TOFFOLETTO, 1968), *Pala-dilhiopsis virei* (LOCARD, 1903) che sono ripetutamente indicati, sulla base della loro attuale distribuzione, come elementi endemici e relitti di corsi idrici ipogei collocati in aree periferiche periglaciali di rifugio (PEZZOLI, 1978, 1988; NIERO & PEZZOLI 2016). Un ulteriore interessante aspetto è che questa diffusione residuale periferica alle glaciazioni plio-pleistoceniche si ritrova nelle Prealpi francesi, svizzere, tedesche e slovene con varie specie di *Bythiospeum* (PEZZOLI & SPELTA, 2000: Fig. 9).

Per contro, ad esempio, *Arion fuscus* (MÜLLER, 1774) ha dimostrato di avere grandi capacità di dispersione dai rifugi glaciali delle Alpi ad ampie zone di territorio europeo. La sua espansione deve essere avvenuta velocemente data la bassa differenziazione genetica nelle regioni colonizzate (PINCEEL *et al.*, 2005). Nel caso di *Trochulus villosus* si osserva una diffusione postglaciale che resta limitata alle alpi svizzere e ad alcune zone marginali limitrofe di Francia e Germania. Questo endemismo è legato a substrati calcarei e ciò spiega il modesto areale alpino rioccupato alla fine del periodo glaciale e nell'Olocene, mentre è meno condizionato dalle sue esigenze ecologiche che spaziano dalle foreste decidue e a conifere, a terreni con latifoglie o con copertura erbacea. Per *T. villosus* si sono identificate due linee genetiche divergenti con differenti aree di distribuzione provenienti da aree libere dai ghiacci, il Jura francese e la Svizzera centrale ma senza escludere l'esistenza di ulteriori *nunataks* emergenti dalla coltra glaciale alpina (DÉPRAZ *et al.*, 2008).

La scarsa capacità di dispersione di molti molluschi

terrestri, i rupicoli in particolare, ha portato nel tempo alla formazione di endemismi presenti su singoli gruppi montuosi come pure in aree montano-collinari di diversa estensione incise dalle vallate alpine meridionali (NARDI, 2015). Procedendo da occidente verso oriente, troviamo gli affioramenti calcarei del M.te Fenera in Piemonte (BODON *et al.*, 2015), poi alcuni territori del varesotto e comasco e il M.te Generoso con l’altopiano d’Intelvi; a seguire c’è il gruppo delle Grigne e il gruppo della Presolana, quest’ultimo con *Cochlostoma canestrinii* (ADAMI, 1876) (BINI & ZUCCOLI, 2004: Figg. 2, 4; BASSANELLI, 2011; BINI, 2012: Fig. 1). Le Prealpi lombarde solcate da Valganna, Valsassina, Val Brembana (e valli laterali di Val Taleggio, Valle Imagna) e le Prealpi bresciane sono ricche di possibili aree di rifugio (SCHEEL & HAUSDORF, 2012; NARDI & NORDSIECK, 2013). Le numerose sottospecie di *Charpentieria itala* e la presenza di *Clausilia umbrosa* e *C. gardonensis* tra i laghi d’Iseo e Idro richiamano analogie con le popolazioni di *Chondrina* assoggettate ad analisi del DNA e presenti dalla Val Brembana fino al Lago di Garda (BODON *et al.*, 2015). Vi è la conferma che la microspeciazione tra i molluschi rupicoli interessa molte zone attualmente pedemontane con la presenza di popolazioni nei fondivalle a quote anche inferiori ai 500 m. In questo quadro ben rientrano le attuali popolazioni di *C. c. colubrinum* diffuse nelle zone bresciane pedemontane e collinari come pure di *C. c. baldense* insediate sul Monte Maddalena, colli carsici a Est di Brescia e sponde meridionali del Benaco (GIROD, 1976; NARDI, 2015). Il riferimento ad una geomorfologia attuale del pedemonte e delle valli delle Alpi meridionali conduce al quesito sul periodo di formazione degli endemismi oggi noti e cioè se si sono formati nel corso delle fluttuazioni climatiche dal tardo Pliocene/inizio Pleistocene (PINCEEL *et al.*, 2005) o se risalgono ad epoche precedenti. I cladi riportati per *Chilostoma* sulla base dei recenti studi sul DNA genomico dei 21 generi di Ariantinae (GROENENBERG *et al.*, 2016: 42), dovrebbero essere più antichi di qualche milione di anni rispetto all’ultima glaciazione per arrivare ad epoche (Oligocene finale, Pliocene inferiore) in cui l’orografia e la morfologia delle Alpi e della “futura” pianura padana erano assai diverse. Si pensi alle situazioni ambientali createsi sui rilievi meridionali delle Alpi centrali durante la crisi di salinità del Messiniano con il disseccamento del Mediterraneo, la caduta dei livelli marini superiore a 1000 m e l’incisivo ringiovanimento del reticolo fluviale (tra 7,25 e 5,33 Ma), seguiti dal fenomeno diluviale pliocenico della colmata dell’avanfossa padana ed il ritorno subitaneo delle condizioni marine (GELATI, 2013: 125-126). Un tempo che si colloca 5,33 e 1,85 Ma (definito su successioni stratigrafiche della penisola e della Sicilia). Queste considerazioni trovano riscontro in studi sulle 31 specie di *Albinaria* di Creta, per le quali l’apparizione delle varie sottospecie è fatta risalire al Messiniano intorno a 6 Ma (WELTER-SCHULTES 2002, 2010). In attesa di ulteriori dati sulla genetica di

Chilostoma, si possono solo avanzare delle ipotesi basate sulla diffusione attuale di *colubrinum*, *baldense* e *gobanzi*. Prendiamo quindi nota di alcune osservazioni che ci sono giunte e che riportiamo integralmente: «...sul M.te Baldo, M.te Bondone, M.te Cadria, Corna Blacca ecc. C.c. *colubrinum* raggiunge le vette o quasi, anche sopra i 2000 m; è lo stesso *colubrinum* che si trova a bassa quota. Molte popolazioni di questa sottospecie devono, quindi, aver superato la glaciazione in zone rifugio di bassa quota, anche se rifugi a più alta quota erano possibili e forse necessari. Se C. c. *colubrinum* non ha invaso la Val Vestino è solo perché era pre-occupata (da gobanzi). Inoltre la zona compresa fra il Sarca e il Chiese presenta altri fenomeni enigmatici come le “isole con baldense”, cioè zone ristrette in cui popolazioni di *Chilostoma c. baldense* vivono circondate da *colubrinum*» (FERNANDO SCARLASSARA *in litt.* 2016).

A queste colonie isolate, si aggiungono quelle di *gobanzi* con costulazione tipica 4/4 già evidenziate in passato nelle zone di Caino e Nave (Valli del Garza, San Giorgio – Madonna delle Fontane, Salaza, Rio di Merolta) ove l’areale molto esteso occupato da *C. c. gobanzi* e le numerose colonie fanno escludere a priori un trasporto passivo (GIROD, 1976). Il diario di campagna del 1976 riportava:

Staz. 302 con *C. gobanzi* tipica – rupi in sinistra idrografica della Valle San Giorgio appena alle spalle della chiesetta di Madonna delle Fontane. Quota m 575.

Staz. 303 con *C. gobanzi* tipica – rupi in sinistra idrografica della Valle San Giorgio. Sentiero che saler verso M.te Doppo. Rupì nella vallecòla del Rio di Val Doppo. Quota m 725.

Trattasi di presenze giudicate naturali, a differenza delle segnalazioni del 1930 e del 1972 di Hasslein e di Dehm relative al trasporto di individui di *gobanzi* sulle pareti rocciose della Kaisergasse a Kufstein e del Kaisergebirge (Austria Sup.); zona, quest’ultima, confermata da uno degli Autori. Nel caso, quindi, che si tratti di colonie relitte di periodi glaciali pleistocenici o di relitti risalenti a cronologie ben più antiche, sorgerebbe il grosso interrogativo sulla diffusione della *gobanzi* nel passato. A una quindicina di km in linea d’aria da Caino vi è la Val Degagna con i travertini attribuiti all’ultimo interglaciale e contenenti *colubrinum* e *baldensis* ma non *gobanzi* (BARONI & VERCESI, 1985). Pur se un’assenza tra i reperti fossili non è mai significativa, si potrebbe supporre che già nell’ultimo interglaciale *gobanzi* fosse confinato in Val Vestino

Nella porzione settentrionale della Val Vestino sulle cordature rocciose ove le popolazioni di *colubrinum* e *gobanzi* sono vicine, la loro conchiglia appare sempre meno costulata. Sono forme intermedie che richiamano per analogia quelle di un’altra specie rupicola nel medesimo areale a cavallo tra la Valle del Chiese e Lago di Garda: si tratta di *Charpentieria itala*, con *allopustulata*

(DE CRISTOFORI & JAN, 1832), distribuita in zone tendenzialmente periferiche alla sottospecie *lorinae* (GREDLER, 1869). Tra le due entità si trova la forma intermedia *al-latollae* (KÄUFEL, 1928) come si nota dalla distribuzione geografica dei cladi (SCHEEL & HAUSDORF, 2012: Figg. 2B, 4)⁵.

Dinamiche di popolazione

Le difficoltà già espresse sul rilevamento in natura della dinamica di popolazione in specie fortemente rupicole acquisiscono ulteriore spessore alla luce delle annotazioni fatte tra l'aprile 1971 ed il giugno 1973 sugli individui marcati di Staz. 18 C. Durante i sei controlli estivi e autunnali successivi alla data di marcatura sono sempre stati trovati alcuni individui morti. Dopo 14 mesi si osservava che su due rocce 15 individui di taglie media e grande erano cresciuti di una intera spira obliterando in parte il colore di marcatura. Sulla terza roccia alcuni di maggior taglia ma non adulti presentavano $\frac{1}{4}$ di spira in più. Dopo ulteriori dodici mesi (giugno 1973) ecco la situazione:

roccia viola – trovati marcati vivi solo 3 individui. 1 con una spira in più; 1 ormai adulto cresciuto di $\frac{1}{2}$ spira; 1 senza segni di crescita.

Rocchia verde – ritrovati 3 individui vivi marcati. 1 giovane con $\frac{1}{2}$ spira in più; 1 individuo con una spira in più e ormai adulto con forte inspessimento del peristoma; 1 giovane con una spira intera di crescita.

Rocchia arancio – trovati 8 individui vivi marcati. 3 giovani cresciuti di una spira; 2 giovani di $1\frac{1}{2}$ spira; due cresciuti di $\frac{1}{2}$ spira e diventati adulti; 1 adulto senza ulteriori segni di crescita.

Resta irrisolta la questione del tempo necessario a raggiungere la dimensione adulta massima con inspessimento del peristoma e della durata di vita di *C. c. gobanzi*.

⁵ Su questo argomento consultare anche il sito: (http://www.naturamediterraneo.com/forum/pop_printer_friendly.asp?TOPIC_ID=194077).

CONCLUSIONI

Alcuni tratti della morfologia ed ecologia di *C. c. gobanzi* emergenti da questo studio non risolvono alcuni aspetti della complessa problematica che la riguarda. Non si dispone di nicchi fossili per ricostruirne le dinamiche genetiche e biogeografiche; il monitoraggio di alcune stazioni suggerisce che le forme nane sono presenti in ambienti esposti e poco umidi ma anche isolati dato che su rupi molto estese, più in quota e con medesima esposizione non vi sono popolazioni di piccola taglia. Delle otto popolazioni con individui di taglia classe E, solo due hanno esposizione meridionale; ciò potrebbe essere casuale ma indicherebbe perlomeno un ambiente più favorevole a *gobanzi*, un'osservazione che necessita di ulteriore indagine. Resta aperto il quesito sulla longevità effettiva degli individui di *gobanzi* e più in generale di *C. cingulatum* e sue sottospecie a causa dei molti periodi di vita rallentata. Le osservazioni in natura sulla dinamica di due popolazioni non hanno prodotto risultati definitivi. Ci è stato fatto notare che sono trascorsi 40 anni dall'indagine qui descritta e che le condizioni macroclimatiche sopravvenute potrebbero aver cambiato la struttura di molte popolazioni fino forse a provocare la scomparsa di alcune. *C. c. gobanzi* viene per ora interpretata come sottospecie relitta con diffusione ristretta alla Val Vestino e porzione mediana della Val Toscolana.

RINGRAZIAMENTI

Siamo riconoscenti al Dr. Gianbattista Nardi e al Dr. Fernando Scarlassara per il tempo dedicato alla rilettura del testo e per le numerose osservazioni che ci hanno consentito di meglio definire varie parti del medesimo. Un grazie a Dael Sasson per la produzione dei disegni.

BIBLIOGRAFIA

- ALZONA C., 1971. Malacofauna italiana. Catalogo e bibliografia dei molluschi viventi, terrestri e d'acqua dolce. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 61, 433 pp.
- ANGELUCCI D. E. e BASSETTI M., 2009. Humans and their landscape from the Alpine Last Glacial Maximum to the Middle Holocene in Trentino: geoarchaeological considerations. *Preistoria Alpina*, 44: 59-78.
- BACCI G., 1951. Le razze di *Ambigua* (L.) *fuscolabiata* (Rössm.) (Pulmonata – Helicidae): un problema di sistematica e di genetica. *Annuario dell'Istituto e Museo di Zoologia dell'Università di Napoli*, 3 (9): 1-21.
- BACCI G., 1952.– Due popolazioni della *Opica fuscolabiata mingardii* (Kobelt) a Capo Palinuro. *Annuario dell'Istituto e Museo di Zoologia dell'Università di Napoli*, 4 (4): 1-9.
- BARONI C., 2007. Geology and geomorphology of Lake Garda and the Manerba Promontory. In: BARFIELD L. H. (ed.) Excavations in the Riparo Valtenesi, Manerba, 1976-1994. Studi e materiali pubblicati a cura dell'Istituto Italiano di Preistoria e Protostoria. *Origines*, 29: 501- 517.
- BARONI C., 2010. Paleolivelli tardoglaciali e olocenici del Lago di Garda. In: OROMBELLI G., CASSINIS G. & GAITANI M. (eds.) Una nuova geologia per la Lombardia, Convegno in onore di M.B. Cita, Milano, 6-7 novembre 2008., Istituto Lombardo,

- Accademia di Scienze e Lettere e Regione Lombardia. *Incontri di Studio*, 54: 231-254.
- BARONI C. e VERCESI P. L., 1985. I travertini di Carvanno (Brescia). *Natura Bresciana*, 22: 3-26.
- BARONI C., MARTINO S., SALVATORE M. C., SCARASCIA MUGNOZZA G. e SCHILIRÒ L., 2014. Thermomechanical stress-strain numerical modelling of deglaciation since the Last Glacial Maximum in the Adamello Group (Rhaetian Alps, Italy). *Geomorphology*, 226: 278–299.
- BASSANELLI E., 2011. *Cochlostoma canestrinii*. Il mollusco della Presolana. Parco delle Orobie Bergamasche, Ed. Castelletti Grafica Immagine, Ponte Nossa.
- BASSETTI M. e BORSATO A., 2007. Evoluzione geomorfologia della Bassa Valle dell’Adige dall’ultimo massimo glaciale: sintesi delle conoscenze e riferimenti ad aree limitrofe. *Studi Trentini di Scienze Naturali, Acta Geologica*, 82 (2005): 31-42.
- BAUR B. e BAUR A., 1995. Habitat-related dispersal in the rock-dwelling land snail *Chondrina clienta*. *Ecography*, 18: 123-130.
- BERTOLA A., RIVELLA E. e BUFFA G. 2012. Le comunità di pedofauna e di vegetazione dei suoli periglaciali. L’area glaciale e periglaciale dei Sabbioni (Hohsand)-Formazza. Ed. ARPA Piemonte Torino.
- BERTOLA S., BROGLIO A., GURIOLI F., DE VECCHI G., FACCIOLIO A., FIORE I., TAGLIACCOZZO A. e PALLECCHI P., 2009. Le territoire des chasseurs aurignaciens dans les Préalpes de la Vénétie: l’exemple de la Grotte de Fumane. In DJINDJIAN F., KOZŁOWSKI J. & BICHO N. (eds) Le concept de territoires dans le Paléolithique supérieur européen. *BAR International Series*, 1938: 167-181.
- BINI A. e ZUCCOLI L., 2004. Glacial history of the southern side of the central Alps, Italy. *Developments in Quaternary Science*, 2: 195-200.
- BINI A., 2012. I ghiacciai del passato. In: BONARDI L., ROVELLI E., SCOTTI R., TOFFALETTI A., URSO M. & VILLA F.(eds.), I Ghiacciai di Lombardia. Evoluzione e attualità. Ed. Hoepli, Milano.
- BODON M., NARDI G., CIANFANELLI S. e KOKSHOORN B., 2015. A new species of *Chondrina* (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae) from Piedmont (Northern Italy). *Basteria*, 79: 65-80.
- BURLA H. e GOSTELI M., 1993. Thermal advantage of pale coloured morphs of the snail *Arianta arbustorum* (Helicidae, Pulmonata) in alpine habitats. *Ecography*, 16: 345-350.
- BOETTGER C.R., 1932. Die funktionelle Bedeutung der Rippung bei Landschneckengehäusen. *Zoologischer Anzeiger*, 98: 209-213.
- CAVALLINI A., BARONI C., BINI A., CARTON A., MARCHETTI M., OROMBELLI G., PELFINI M. e ZANCHI A. 1997. Geomorphology of the central and southern Alps. Fourth international conference on geomorphology, Italy. *Supplementi di Geografia Fisica e Dinamica Quaternaria*, 3: 13-47.
- DRESCHER-SCHNEIDER R., 2010. The forest history in the Southern Alps and the foothills during the last 25,000 years. In: PERESANI M. & RAVAZZI C. (eds.) Le foreste dei cacciatori paleolitici. Ambiente e popolamento umano in Consiglio tra tardoglaciale e Postglaciale. *Supplemento al Bollettino della Società Naturalisti Silvia Zenari di Pordenone* 2009: 27-64.
- DÉPRAZ A., HAUSER J., PFENNINGER M. e CORDELLIER M., 2008. Postglacial recolonization at a snail’s pace (*Trochulus villosus*): confronting competing refugia hypotheses using model selection. *Molecular Ecology*, 17: 2449–2462.
- DUDA M., SATTMANN H., HARING E., BARTEL D., WINKLER H., HARI J. e KRINCKENHAUSER L., 2011. Genetic differentiation and shell morphology of *Trochulus oreinos* (Wagner, 1915) and *T. hispidus* (Linnaeus, 1758) (Pulmonata: Hygromiidae) in the northeastern Alps. *Journal of Molluscan Studies*, 77 (1): 30–40.
- GELATI R., 2013. Storia geologica del Paese Italia. Ed. Diabasis, Parma.
- GIOKAS S. e MYLONAS M., 2004. Dispersal patterns and population structure of the land snail *Albinaria coerulea* (Pulmonata: Clausiliidae). *Journal of Molluscan Studies*, 70: 107–116.
- GIROD A., 1974. Il problema di *Cingulifera cingulata gobanzi* (Frauenfeld). 1° - Considerazioni storico-bibliografiche e tipologia della ricerca. *Natura Bresciana*, 11: 101-106.
- GIROD A., 1976. Il problema di *Helicigona (Chilostoma) cingulata gobanzi* (Frauenfeld). 2° - Ripartizione nota e identificazione del carattere “costulazione” nella Val Vestino-Val Toscolana (Brescia). *Natura Bresciana*, 13: 93-114.
- GIROD A., 2011. Struttura ed evoluzione delle malacofaune terrestri in Italia settentrionale dal Tardoglaciale all’Olocene Iniziale. *Preistoria Alpina*, 45: 159-171.
- GIROD A. e MARIANI M., 1981. Il problema di *Helicigona cingulata gobanzi* (Frauenfeld). 3° - Biometrie delle popolazioni e identificazione dei caratteri “nanismo” e “conchiglia appiattita”. Nota preliminare. Atti Quinto Convegno Società Italiana di Malacologia, Salice Terme, 9-11 maggio 1981, Aurora Edizioni Pavia, pp. 35-48.
- GIROD A. e MAGGI R., 2005. Le malacofaune terrestri oloceniche come indicatori del paleoambiente e dell’uso delle grotte in Liguria. In: MALERBA G. e VISENTINI P. (eds.) Atti del IV Convegno Nazionale di Archeozoologia, Pordenone, 13-15 novembre 2003. *Quaderni del Museo Archeologico del Friuli Occidentale*, 6: 139-148.
- GITTENBERGER E., 1991. Altitudinal variation and adaptive zones in *Arianta arbustorum*: new look at a widespread species. *Journal of Molluscan Studies*, 57: 99-109.
- GOODHART C. B., 1956. Genetic stability in populations of the polymorphic snail *Cepaea nemoralis* L. *Proceedings of the Linnean Society of London* 167:50-67.
- GOSTELI M., 2005. Environmental influence on the shell characters in alpine *Arianta arbustorum* (Gastropoda: Pulmonata). Naturhistorisches Museum Bern, *Contributions to Natural History*, 6: 1-13.
- GROENENBERG D. S. K., SUBAI P. e GITTENBERGER E., 2016. Systematics of Ariantinae (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae), a new approach to an old Problem. *Contributions to Zoology*, 85 (1): 37-65.
- HAASE M. e BISENBERGER A., 2003. Allozymic differentiation in the land snail *Arianta arbustorum* (Stylommatophora, Helicidae): historical inferences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 41: 175–185.
- HAASE M., ESCH S. e MISOF B., 2013. Local adaptation, refugial isolation and secondary contact of alpine populations of the land snail *Arianta arbustorum*. *Journal of Molluscan Studies*, 79: 241–248.

- HARL J., DUDA M., KRUCKENHAUSER L., SATTMANN H. e HARING E. 2014. In search of glacial refuges of the land snail *Orcula dolium* (Pulmonata, Orculidae) - An integrative approach using DNA sequence and fossil data. *PLoS One*, 9(5): e96012.
- HAUSDORF B. e HENNIG C. 2003. Nestedness of north-west European land snail range as a consequence of differential immigration from Pleistocene glacial refuges. *Oecologia*, 135:102–109. Doi: 10.1007/s00442-002-1142-y
- HEWITT G. M., 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405 (22): 907-913.
- HEWITT G. M., 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 359: 183–195.
- JAECKEL S.G.A., 1962. Ergänzungen und Berichtigungen zum rezenten und quartären Vorkommen der mitteleuropäischen Mollusken. In: BROHMER P., EHLMANN P. & ULMER G. (eds.) Die Tierwelt Mitteleuropas. 2 (1, Erg.). Quelle and Meyer Leipzig.
- KEMPERMAN C. M. e GITTENBERGER E., 1988. On morphology, function and taxonomic importance of the shell ribs in Clausiliidae (Mollusca: Gastropoda Pulmonata) with special reference to those in *Albinaria*. *Basteria*, 52: 77-100.
- KLEMM W., 1939. Zur rassenmässigen Gliederung des Genus *Pagodulina* Clessin. *Archiv für Naturgeschichte N. F.*, 8: 198-262.
- KNIPPER H., 1939. Systematische, anatomische, ökologische und tiergeographische Studien an südosteuropäischen Heliciden (Moll. Pulm.). *Archiv für Naturgeschichte N. F.*, 8: 327-517.
- LA GRECA M. e SACCHI C. F., 1957. Problemi del popolamento animale nelle piccole isole mediterranee. *Annuario dell'Istituto e Museo di Zoologia dell'Università di Napoli*, 9 (3): 1-189, 2 tavole.
- LOPEZ-ALCANTARA A., RIVAS P., ALONSO M. R. e IBÁÑEZ M., 1983. Origen de *Iberus gualteirianus*. Modelo evolutivo. *Haliotis*, 13: 145-154.
- LOŽEK V., 1986. Quaternary malacology and fauna genesis in Central Europe. *Proceedings of the 8th International Malacological Congress*, Budapest 1983: 43-145.
- LOŽEK V., 2006. Last glacial paleoenvironments of the West Carpathians in the light of fossil malacofauna. *Journal of Geological Sciences*, 26: 73-84.
- NÄGELE K.-L. e HAUSDORF B., 2015. Comparative phylogeography of land snail species in mountain refugia in the European Southern Alps. *Journal of Biogeography*, 42: 821–832.
- NARDI G., 2015. Gli endemismi della fauna malacologica bresciana. *Natura Bresciana*, 39 :57-93.
- NARDI G. e NORDSIECK H., 2013. *Clausilia umbrosa gardonensis* n. ssp.: a new taxa of the subgenus C. (*Strobiliella*) H. Nordsieck 1977 from eastern Lombardy (Gastropoda: Pulmonata: Clausiliidae). *Archiv für Molluskenkunde*, 142 (2): 245-251.
- NIERO I. e PEZZOLI E., 2016. Una nuova specie di *Iglica* Wagner, 1910 per la Lombardia (Gastropoda; Prosobranchia: Moitessieriidae). *Bollettino Malacologico*, 42 (1): 41-59.
- PEZZOLI E., 1978. Nuove stazioni di *Paladilhopsis concii* (Allegretti) (Gastropoda, Prosobranchia) delle Prealpi lombarde con particolare riguardo ad una notevole località di “rifugio” in Valle Seriana (BG). *Atti XII Congresso Nazionale di Speleologia*, S. Pellegrino, 1974, pp. 63-72.
- PEZZOLI E., 1988. I molluschi crenobionti e stigobionti presenti nell'Italia settentrionale (Emilia Romagna compresa). Censimento delle stazioni ad oggi segnalate. *Monografie di Natura Bresciana*, 9: 1-152.
- PEZZOLI E. e SPELTA F., 2000. I molluschi delle sorgenti e delle “acque sotterranee”. IX Aggiornamento al censimento, V Regione Lombardia, Provincia di Bergamo. *Monografie di Natura Bresciana*, 24: 1-249.
- PINCEEL J., JORDAENS K., PFENNINGER M. e BACKELJAU T., 2005. Rangelwide phylogeography of a terrestrial slug in Europe: evidence for Alpine refugia and rapid colonization after the Pleistocene glaciations. *Molecular Ecology* 14: 1133–1150. Doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02479.x
- RENSCH B., 1932. Über die Abhängigkeit der Grosse des relative Gewichts und der Oberflächenstruktur der Landschneckenschalen vom den Umweltsfaktoren. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 25 (4): 757-807.
- RYTI R.T. e GILPIN M.E., 1987. The comparative analysis of species occurrence patterns on archipelagos. *Oecologia*, 73: 282–287.
- SACCHI C. F., 1954. Contributo alla conoscenza faunistica della Campania. Ricerche malacologiche nella regione sorrentina. III – I popolamenti dei Galli. *Annuario dell'Istituto e Museo di Zoologia dell'Università di Napoli*, 6 (8): 1-20.
- SACCHI C.F., 1955. Fattori ecologici microevolutivi nei molluschi della montagna mediterranea. *Bollettino di Zoologia*, 22: 563-652, 3 tavole.
- SACCHI C. F., 1960. Effetti insulari nei Polmonati conchigliati e nei Prosobranchi terrestri, viventi e fossili, di Ventotene (Isole Ponziane). *Annali del Museo Civico di Storia Naturale Giacomo Doria*, 71: 349-416
- SACCHI C.F., 1963. Origine ed evoluzione della malacofauna appenninica meridionale. *Annuario dell'Istituto e Museo di Zoologia dell'Università di Napoli*, 15 (7): 1-86. 2 tavole.
- SARESINI M. e BEDULLI D., 1992. Comportamenti di homing In *Helicigona cingulata* Studer 1820 (Gastropoda: Pulmonata). *Lavori della Società Italiana di Malacologia*, 24: 261-284.
- SCHAUB M., 2007. Lateglacial environmental conditions on the Swiss Plateau. A multi-proxy approach using tree rings and sediment-based proxies. Dissertation zur Erlangung der naturwissenschaftlichen Doktorwürde, Universität Zürich.
- SCHEEL B. M. e HAUSDORF B., 2012. Survival and differentiation of subspecies of the land snail *Charpentieria itala* in mountain refuges in the Southern Alps. *Molecular Ecology*, 21: 3794-3808.
- SCHILTHUIZEN M. e LOMBAERTS M., 1994. Population structure and levels of gene flow in the Mediterranean land snail *Albinaria corrugata* (Pulmonata: Clausiliidae). *Evolution*, 48: 577-586.
- SCHMITT T., 2007. Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. *Frontiers in Zoology*, 4: 11. Doi: 10.1186/1742-9994-4-11

- SCHÖNSWETTER P., STEHLIK I., HOLDEREGGER R. e TRIBSCH A., 2005. Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Molecular Ecology*, 14: 3547-3555.
- STEWART J. R., LISTER A. M., BARNES I. e DALÉN L., 2010. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society, Series B.*, 277: 661-671.
- THEW N. e CHAIX L., 2000. Etude malacologique des loess de l'unité E6. In : AUBRY D. & GUÉLAT M. (eds.) Dernier cycle glaciaire et occupations paléolithiques à Alle, Noir Bois (Jura, Suisse). *Cahier d'archéologie jurassienne*, 10: 93-98.
- THORSON G., 1931. Zoogeographische und ökologische Studien über die Landschnecken in der Dolomiten. *Zoologische Jahrbücher (Syst.)*, 60 (2): 85-238.
- THORSON G., 1933. Die Bedeutung der Umweltfaktoren für die Rippung der Schneckenschale. *Zoologischer Anzeiger*, 102: 333-338.
- TOFFOLETTO F., 1965. Distribuzione altimetrica delle *Helicigona (=Campylaea)* nel gruppo delle Grigne in Lombardia e suo significato ecologico. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 54: 246-254.
- TRIBSCH A., 2004. Areas of endemism of vascular plants in the Eastern Alps in relation to Pleistocene glaciation. *Journal of Biogeography*, 31: 747-760
- WEIGAND AM., PFENNINGER M., JOCHUM A. e KLUSSMANN-KOLB A., 2012. Alpine crossroads or origin of genetic diversity? Comparative phylogeography of two sympatric microgastropod species. *PLoS One*, 7: e37089.
- WELTER-SCHULTES F.W., 1998. Human-dispersed land snails in Crete, with special reference to *Albinaria* (Gastropoda: Clausiliidae). *Biologia Gallo-Hellenica*, 24: 83-106.
- WELTER-SCHULTES F.W., 2002. *Albinaria* and other Aegean land snails. mhtml:file://D:\Malacologia\Abstracts AAVV\202 2002 Albinaria research.mht
- WELTER-SCHULTES F.W., 2010. Revision of the genus *Albinaria* in Crete (Greece): presence of geographically variable monotypic and polytypic species (Gastropoda: Clausiliidae). *Archiv für Molluskenkunde*, 139 (2): 143-245.
- ZAINA I., ALLEGRETTI C. e ARIETTI N., 1963. VIII Convegno del Gruppo Italiano biogeografi: Le aree di rifugio e l'endemismo. *Supplemento ai Commentari dell'Ateneo di Brescia*, 42 pp.
- ZILCH A., 1960. Euthyneura. *Handbuch der Paläozoologie*, 6 (2): 401-835.