

LA FAMIGLIA DELLE *CAMPANULACEAE* JUSS IN ITALIA: ANALISI BIOGEOGRAFICA

AMELIO PEZZETTA¹, GIAMPIERO CIASCHETTI²

¹ Via Monteperalba, n. 34, 34149 Trieste – E-mail: fonterossi@libero.it

² via Badia, n. 28, 67039 Sulmona (AQ) – E-mail: giampiero.ciaschetti@parcomajella.it

Abstract – The family *Campanulaceae* in Italy: a biogeographic analysis. The *Campanulaceae* are an important family in the Italian flora, being widely known and intensively studied. This paper lists the 108 infrageneric taxa reported from Italy, analyzes their regional distribution, identifies existing distributional patterns, carries out a biogeographic analysis, and tries to interpret their origins and migrations on the basis of the existing literature. The endemic element prevails, followed by the Mediterranean one, while there are still uncertainties about the origins and migrations of different biogeographic elements.

Key words: *Campanulaceae*, check-list, regional distribution, biogeography, migrations, origins.

Riassunto – Le *Campanulaceae* sono un'importante famiglia della flora italiana, ampiamente conosciute e studiate. Il presente lavoro riporta l'elenco di tutte le entità segnalate in Italia, analizza la loro distribuzione geografica regionale, individua i principali pattern distributivi, presenta un'analisi fitogeografica e cerca di spiegare le loro origini e movimenti migratori sulla base di dati bibliografici. Nel territorio nazionale sono segnalati 108 taxa infragenerici. Prevalge il contingente endemico, seguito da quello mediterraneo, mentre ci sono ancora incertezze riguardo le origini e i movimenti migratori. **Parole chiave: *Campanulaceae*, check-list, distribuzione regionale, analisi biogeografica, movimenti migratori, origini.**

1. – Introduzione

La famiglia delle *Campanulaceae* Juss. consiste nella quasi totalità di piante erbacee e comprende tra 2200 e 2400 specie ripartite in 84-90 generi (JUDD et al. 2002, KOVAČIĆ 2004, LAMMERS 2007, SCHNEEWEISS et al. 2013). Essa ha una distribuzione subcosmopolita, è presente in una vasta gamma di habitat dalle foreste tropicali alle tundre artiche ed è suddivisa nelle seguenti cinque sottofamiglie (LAMMERS 2007, ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP 2016):

- *Campanuloideae* Burnett con 50 generi e circa 1000 specie; è presente in tutti i continenti tranne l'Antartide ma raggiunge la maggior biodiversità nell'emisfero settentrionale.
- *Lobelioideae* Burnett, con 29 generi e circa 1200 specie; ha distribuzione subcosmopolita, con centro di diversità nelle zone tropicali del Nuovo Mondo e include taxa con un vasto spettro ecologico e di portamento (da piccole piante erbacee ad alberelli).
- *Cyphioideae* (A. DC.) Walp con un genere e 67 specie del continente africano.
- *Cyphocarpoideae* Miers con un genere e 3 specie endemiche del deserto di Acatama (Cile).
- *Nemacladoideae* Lammers, con 3 generi e 19 specie degli Stati Uniti sud-occidentali e Messico settentrionale.

Alla flora italiana spontanea appartengono solo generi della sottofamiglia *Campanuloideae*, ma alcune specie delle altre, di natura avventizia, prima coltivate a fini ornamentali, sono oggi spontaneizzate. Nel continente eurasiatico le *Campanuloi-*

deae sono rappresentate soprattutto dai generi *Asyneuma* Griseb. et Schenk, *Campanula* L., *Phyteuma* L. e *Symphyandra* DC. che con maggior frequenza e spesso in modo esclusivo s'incontrano alle quote più elevate delle principali catene montuose europee, del bacino del Mediterraneo, del Medio Oriente e del Caucaso. Tra essi il più ricco di specie è il genere *Campanula* L. ampiamente distribuito nelle zone temperate dell'emisfero settentrionale, con 420-600 specie (BERNINI et al. 2002, LAMMERS 2007, ROQUET et al. 2008, MANSION et al. 2012). I taxa di questo genere occupano una grande varietà di habitat, dal livello del mare a oltre 3000 metri, in ambienti molto diversi.

L'areale del genere, che si estende sino alle regioni artiche, comprende un'ampia porzione dell'emisfero boreale: l'Eurasia sino al Giappone, parte dell'Africa settentrionale e il Nord America con 22 taxa endemici. Una notevole parte, comprendente circa 300-350 specie, è diffusa nella regione del Mar Nero, l'Asia centro-occidentale e il bacino del Mediterraneo; quest'ultimo, con oltre 260 specie, è un importante centro di diversità per il genere (KOVANDA 1970, 1977, GREUTER 1984, PARK et al. 2006, BOGDANOVIĆ et al. 2014). Gran parte delle entità mediterranee sono tipiche dei massicci montuosi e sono legate ad ambienti rupestri con condizioni microclimatiche ed edafiche molto specializzate. In Europa sono presenti circa 150 specie (FEDOROV & KOVANDA 1978). Lungo la catena alpina AESCHIMANN et al. (2011) segnalano la presenza di 78 specie, 51 delle quali appartenenti al genere *Campanula*, di cui 21 endemiche.

Gli altri generi della flora italiana sono: *Adenophora* Fisch. *Asyneuma* Griseb. & Schenk, *Edraianthus* (A. DC.) A. DC., *Jasione* L., *Legousia* Durande, *Phyteuma* L., *Solenopsis* C. Presl, *Trachelium* L. e *Wahlenbergia* Roth.

Il genere *Adenophora* comprende oltre 65 specie. La sua distribuzione è soprattutto eurasiatica, con la più alta diversità in Cina, ove sono presenti 38 specie di cui 23 endemiche (HONG et al. 2014). In Europa sono presenti 2 specie (CASTROVIEJO et al. 2010), una delle quali appartiene alla flora italiana (PIGNATTI 1982, CONTI et al. 2005).

Il genere *Asyneuma* comprende 33 specie distribuite nel continente eurasiatico e nell'Africa settentrionale, con maggiore diversità nella Penisola Anatolica. In Europa sono presenti 7 specie, di cui 2 in Italia.

Il genere *Edraianthus* comprende 10-16 taxa (TUTIN 1976, CASTROVIEJO et al. 2010). Il suo centro di distribuzione è la Penisola Balcanica; alcune specie hanno areale disgiunto che raggiunge gli Appennini, la Sicilia e i Carpazi Meridionali e un'altra (*E. owerinianus*) è presente nel Caucaso (STEFANOVIĆ et al. 2008).

Il genere *Jasione*, molto isolato tra le *Campanulaceae*, consiste in 17 specie (CASTROVIEJO et al. 2010) a distribuzione prevalentemente mediterraneo-europea, con maggiore diversità nella Penisola Iberica.

Il genere *Legousia* comprende 7 specie con distribuzione europeo-mediterranea. L'areale del genere comprende buona parte dell'Europa con qualche specie avventizia segnalata anche in Svezia e Norvegia, l'Africa settentrionale, la Penisola Anatolica, il Medio Oriente e il Bacino del Caucaso. Alcune specie si sono spontaneizzate anche nell'America Settentrionale.

Il genere *Phyteuma* comprende 24 specie distribuite nel continente europeo, di cui solo *Phyteuma charmelii* prolunga l'areale in Africa, nell'Atlante marocchino. L'habitat delle varie entità, prevalentemente montano/alpino, è costituito da pascoli, radure boschive, praterie, boschi, cespuglieti, pietraie e rupi.

Il genere *Solenopsis* è endemico della Regione Mediterranea con qualche taxon presente anche nelle isole Canarie (Regione Macaronesica). Esso comprende 7 taxa (CRE-SPO et al. 1998) cui si aggiunge una specie descritta recentemente (BRULLO et al. 2013). Alcune specie sono stenoendemiche di Cipro, Corsica, Creta, Sardegna e Sicilia.

Anche il genere *Trachelium* è endemico del Mediterraneo e comprende solo 2 entità.

Il genere *Wahlenbergia*, con circa 267 specie, è ampiamente diffuso nell'emisfero meridionale (LAMMERS 1996, PETTERSON 1997). Nella Regione Mediterranea sono presenti 4 specie, delle quali *Wahlenbergia lobelioides* (L. f.) Link è distinta in tre sottospecie. Le ricerche filogenetiche hanno dimostrato che nel Sudafrica, in cui il genere è particolarmente abbondante e si presume abbia il centro d'origine, vi furono importanti processi di speciazione che iniziarono tra 29.6 e 4.8 milioni di anni fa (PREBBLE et al. 2011). Sfruttando le correnti aeree e oceaniche, esso raggiunse prima l'Australia e la Nuova Zelanda e in seguito il Continente Asiatico.

2. – Materiali e metodi

La nomenclatura e la distribuzione dei taxa presenti in Italia seguono CONTI et al. (2005) e i successivi aggiornamenti riportati in bibliografia; fanno eccezione la distribuzione per il Lazio, che segue PETRIGLIA (2015) e per Piemonte e Valle d'Aosta, che segue PISTARINO & D'ANDREA (2015).

La tabella 1 riporta l'elenco di tutte le *Campanulaceae* della flora italiana, la loro distribuzione regionale e il tipo corologico.

Per l'assegnazione dei tipi corologici si è seguito PIGNATTI (1982), ad eccezione di alcuni taxa cui è stato assegnato un nuovo corotipo sulla base delle informazioni desunte da TUTIN et al. (1964-80), POLDINI (1991), AESCHIMANN et al. (2004), CONTI et al. (2005) ed EURO+MED DATABASE (2006).

Al corotipo subendemico sono state assegnate le specie contraddistinte da un areale limitato comprendente qualche regione d'Italia e altre di paesi europei confinanti.

Al corotipo Appennino-Balcanico sono stati assegnati i taxa presenti esclusivamente nel territorio delimitato dai seguenti confini fisici (PEZZETTA 2010): a) per la Penisola Italiana, le isole e l'arco appenninico dalla Liguria all'Aspromonte; b) per la Penisola Balcanica, Creta, le isole dell'Egeo e il territorio continentale a sud dell'asse fluviale che va dalle sorgenti della Sava alle foci del Danubio e dal Mar Nero all'Adriatico-Ionio.

Per quantificare la somiglianza tra le distribuzioni dei singoli taxa nelle regioni italiane è stata condotta una classificazione numerica delle regioni, su dati di presenza-assenza, utilizzando il legame medio come algoritmo di clustering e l'indice di Jaccard come coefficiente di distanza (fig.1). Un ordinamento di tipo NMDS (Non

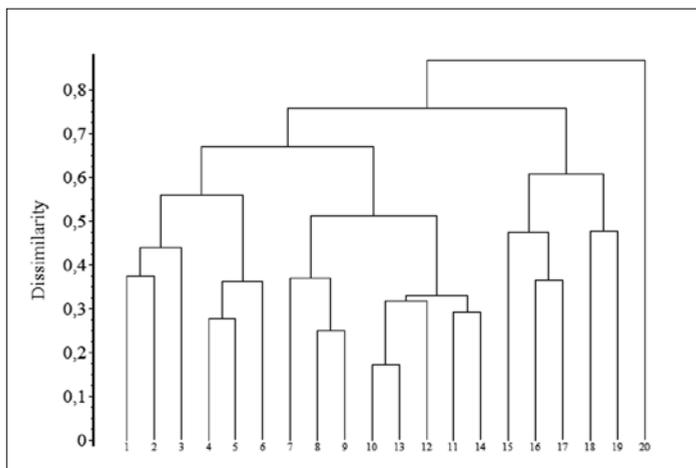


Fig. 1: Classificazione gerarchica delle regioni italiane.

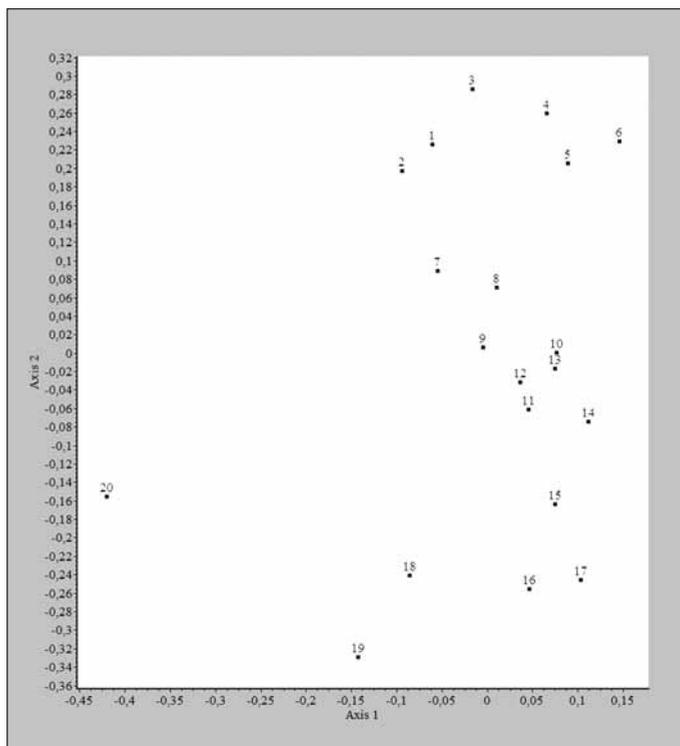


Fig. 2: Ordinamento NMDS delle regioni italiane.

I numeri da 1 a 20 inseriti nelle due figure sono le regioni, numerate secondo la sequenza progressiva che appare nella tabella 1 (1 = VDA, 20 = SAR).

Metric Multidimensional Scaling) è stato eseguito per integrare i risultati della classificazione e per evidenziare eventuali linee di tendenza (fig.2). I numeri da 1 a 20 inseriti nelle due figure sono le regioni, numerate secondo la sequenza progressiva che appare nella tabella 1 (1 = VDA, 20 = SAR).

3. – Discussione

L'elenco floristico (tab.1) comprende 108 taxa infragenerici, corrispondenti all'1.39% della flora italiana, che secondo Peruzzi (2010) consiste di 7953 taxa. Essi sono ripartiti in 14 generi, di cui il più ricco è *Campanula* con 65 taxa, seguito da *Phyteuma* con 23, da *Jasione* e *Solenopsis* con 5 e dagli altri con valori inferiori.

La regione più ricca (Tabb. 1, 2) è il Piemonte (54 taxa), seguito dalla Lombardia (53 taxa). Da tale area s'individuano due trend decrescenti, il primo verso oriente sino al Friuli Venezia Giulia, il secondo verso sud attraverso Liguria, Emilia Romagna, Toscana e Umbria.

Le regioni settentrionali hanno il maggior numero di specie, con 72 taxa (66.67% del totale). Nelle Regioni dell'Italia Centrale (dalla Toscana all'Abruzzo) sono segnalati 32 taxa (29.63%), nell'Italia meridionale 37 taxa (34.26%), nelle Isole 21 taxa (19.44%).

Tali dati sono dimostrativi dell'esistenza per le *Campanulaceae* di un trend distributivo decrescente che va da nord a sud sino alle due isole maggiori. Il valore medio di presenza (Vm) nelle varie parti d'Italia (nord, centro, sud e isole), ottenuto sommando i dati regionali/il numero delle regioni, conferma tale trend: Vm Italia Settentrionale (dalla Valle d'Aosta al Friuli Venezia Giulia ed Emilia Romagna) = 40.2; Vm Italia Centrale (dalla Toscana all'Abruzzo) = 25.6; Vm Italia Meridionale = 20; Vm Isole (Sicilia e Sardegna) = 16. Anche l'ordinamento mette in rilievo questo trend, corrispondente alla seconda componente (fig. 2): in alto appaiono le regioni settentrionali con maggiore ricchezza specifica, in basso quelle meridionali, in posizione intermedia quelle dell'Italia Centrale. La prima componente dell'ordinamento (fig. 2) sembra invece coincidere con un gradiente geografico in senso est-ovest. La Sardegna e il Friuli Venezia Giulia occupano gli estremi opposti.

La classificazione (fig. 1) mostra una maggiore affinità tra le regioni dello stesso settore geografico (Nord, Centro e Sud), confermando così il trend principale in direzione nord-sud messo in rilievo dall'ordinamento. La Sardegna si separa nettamente da questi gruppi, verosimilmente per la diversa storia geologica.

Nelle regioni adriatiche e orientali si registrano i maggiori valori nel Friuli Venezia Giulia e Abruzzo, mentre lungo il versante tirrenico, i maggiori picchi si hanno in Liguria, Lazio e Campania. Nel complesso l'insieme degli andamenti distributivi evidenziati sono la conseguenza dei diversi apporti delle correnti migratorie provenienti da molteplici direzioni e dei processi di speciazione che sono avvenuti in passato nei vari ambiti della penisola. In vari ambiti, settori e/o regioni, diverse entità sono presenti in modo esclusivo o raggiungono un limite di distribuzione assoluto o circoscritto al territorio nazionale. In una o più regioni dell'Italia nord-occidentale (Liguria, Piemonte e Valle d'Aosta) sono presenti le seguenti entità stenoendemiche: *Campanula*

elatines, *C. isophylla*, *C. macrorrhiza* e *C. sabatia*. In una o più regioni alpine centro-orientali (dalla Lombardia al Friuli Venezia Giulia) sono presenti in modo esclusivo le seguenti entità: *Campanula elatinooides*, *C. martinii*, *C. morettiana*, *C. carnica* subsp. *puberula* e *C. raineri*. Nell'Italia Centrale sono presenti in modo esclusivo: *Campanula reatina* e *C. tanfanii*. Nell'Italia Meridionale sono presenti in modo esclusivo: *Campanula fragilis* subsp. *fragilis*, *C. garganica* subsp. *garganica*, *C. scheuchzeri* subsp. *pollinensis*, *Edraianthus graminifolius* subsp. *siculus* e *Jasione sphaerocephala*. In una delle due isole (Sicilia e Sardegna) sono presenti in modo esclusivo: *Campanula forsythii*, *Solenopsis mothiana* e *Trachelium caeruleum* subsp. *lanceolatum*.

Nessuna specie è presente in tutte le regioni, isole comprese. In tutte le regioni peninsulari sono presenti solo quattro taxa: *Campanula glomerata*, *Campanula rapunculus*, *Campanula trachelium* subsp. *trachelium* e *Legousia speculum-veneris*. Le ultime due sono presenti anche in Sicilia. Le altre hanno distribuzioni variabili, limitate ad una o più regioni, a uno o più settori della penisola o a carattere disgiunto, con regioni intermedie in cui sono assenti.

In vari ambiti, settori e/o regioni, diverse entità sono presenti in modo esclusivo o raggiungono un limite di distribuzione assoluto o circoscritto al territorio nazionale. In una o più regioni dell'Italia nord-occidentale (Liguria, Piemonte e Valle d'Aosta) sono presenti le seguenti entità stenoendemiche: *Campanula elatines*, *C. isophylla*, *C. macrorrhiza* e *C. sabatia*.

In una o più regioni alpine centro-orientali (dalla Lombardia al Friuli Venezia Giulia) sono presenti in modo esclusivo le seguenti entità: *Campanula elatinooides*, *C. martinii*, *C. morettiana*, *C. carnica* subsp. *puberula* e *C. raineri*. Nell'Italia Centrale sono presenti in modo esclusivo: *Campanula reatina* e *C. tanfanii*.

Sono esclusive di un'unica regione le seguenti specie:

- Piemonte: *Campanula elatines*, *Phyteuma villarsii*.
- Lombardia: *Lobelia erinus*, *Platycodon grandiflorus*.
- Friuli Venezia Giulia: *Campanula persicifolia* subsp. *sessiliflora*, *C. zoysii*.
- Liguria: *Campanula fritschii*, *C. isophylla*, *Lobelia laxiflora*.
- Trentino Alto Adige: *Campanula carpatica*.
- Lazio: *Campanula reatina*.
- Campania: *Campanula lingulata*.
- Puglia: *Campanula garganica*.
- Basilicata: *Jasione orbiculata*.
- Calabria: *Jasione sphaerocephala*
- Sicilia: *Solenopsis minuta* subsp. *minuta*, *S. mothiana*, *Trachelium caeruleum* subsp. *lanceolatum*
- Sardegna: *Campanula forsythii*, *Jasione laevis* subsp. *laevis*, *J. maritima*, *Legousia scabra*, *Solenopsis minuta* subsp. *corsica*.

Le regioni insulari e quelle continentali di confine sono quindi più ricche di campanule esclusive.

Diverse entità nella penisola italiana sono al limite del loro areale di distribuzione. In particolare:

- Raggiunge in Italia il limite settentrionale assoluto di distribuzione: *Campanula pyramidalis*.

Tabella 2: Distribuzione riassuntiva delle Campanulaceae della flora italiana.

REGIONI ITALIANE	TOTALE SPECIE CAMPANULACEAE	TOTALE TAXA DELLA FLORA REGIONALE (da Peruzzi (2010))	% CAMPANULACEAE SULLA FLORA REGIONALE	CAMPANULACEAE E ENDEMICHE E SUBENDEMICHE	CAMPANULACEAE ESCLUSIVE
VALLE D'AOSTA	36	2190	1.64	9	
PIEMONTE	51	3630	1.4	16	2
LOMBARDIA	53	3332	1.59	17	2
TRENTINO ALTO ADIGE	43	3043	1.41	16	1
VENETO	41	3587	1.14	11	
FRIULI-VENEZIA-GIULIA	38	3347	1.13	8	2
LIGURIA	34	3324	1.02	10	2
EMILIA ROMAGNA	26	2821	0.92	2	
TOSCANA	26	3541	0.64	2	
MARCHE	26	2713	0.95	5	
UMBRIA	21	2396	0.87	2	
LAZIO	30	3302	0.9	5	2
ABRUZZO	28	3409	0.82	5	
MOLISE	21	2440	0.86	4	
CAMPANIA	26	3132	0.83	7	
PUGLIA	17	2352	0.72	1	1
BASILICATA	20	2694	0.74	6	1
CALABRIA	17	2817	0.6	8	1
SICILIA	17	3106	0.54	5	2
SARDEGNA	15	2620	0.57	2	5

Tabella 3: Distribuzione delle Campanulaceae per tipo di *habitat*.

Tipo di ambiente	Numero di taxa presenti	Tipo di ambiente	Numero di taxa presenti
Boschi termofili	7	Prati	12
Boschi mesofili	11	Muri	8
Cespuglieti	11	Ambienti umidi	2
Margini di boschi	2	Aree incolte	6
Ambienti litoranei	1	Brughiere	1
Campi coltivati	4	Praterie montane e subalpine	16
Prati aridi	4	Ghiaioni e pietraie	15
Pascoli sassosi	4	Rupi	47

- Raggiungono in Italia il limite meridionale assoluto di distribuzione: *Campanula rhomboidalis*, *Phyteuma hedraianthifolium*, *P. scorzonerifolium* e *Solenopsis corsica*.
- Raggiungono in Italia il limite orientale assoluto di distribuzione: *Campanula alpestris*, *C. fritschii*, *C. macrorhiza*, *C. patula* subsp. *costae*, *C. petraea*, *C. stenocodon*, *Jasione maritima*, *Phyteuma charmelii*, *P. cordatum*, *P. globularifolium* subsp. *pedemontanum*, *P. humile*, *P. michelii*, *P. scorzonerifolium*, *P. villarsii*, *Trachelium caeruleum* subsp. *caeruleum*.
- Raggiungono in Italia il limite occidentale assoluto di distribuzione: *Adenophora liliifolia*, *Asyneuma limoniifolium* subsp. *limoniifolium*, *Campanula versicolor*, *C. carnica* subsp. *carnica*, *C. carpatica*, *C. cespitosa*, *C. foliosa*, *C. lingulata*, *C. pyramidalis*, *C. ramosissima*, *C. sibirica* subsp. *sibirica*, *C. thyrsoides* subsp. *carniolica*, *C. witasekiana*, *C. zoyssii*, *Edraianthus graminifolius* subsp. *graminifolius*, *Jasione orbiculata*, *Physoplexis comosa*, *Phyteuma persicifolium*, *P. scheuchzeri* subsp. *columnae*, *P. sieberi*, *P. zahlbruckneri* e *Solenopsis minuta* subsp. *nobilis*.

Altre entità in qualche regione raggiungono un limite distribuzionale non assoluto ma che riguarda solo il territorio peninsulare. In particolare, raggiungono il limite meridionale di distribuzione in:

- Emilia Romagna: *Phyteuma spicatum* subsp. *spicatum*.
 - Toscana: *Phyteuma ovatum* subsp. *pseudospicatum*, *P. scorzonerifolium*.
 - Lazio: *Campanula patula* subsp. *patula*, *C. sibirica* subsp. *sibirica*.
 - Abruzzo: *Campanula cervicaria*, *C. rapunculoides* subsp. *rapunculoides*, *C. rotundifolia* subsp. *rotundifolia*, *C. sibirica* subsp. *divergentiformis*, *C. sibirica* subsp. *sibirica*.
 - Molise: *Campanula bononiensis*, *C. cochlearifolia*, *C. spicata*.
 - Campania: *Campanula medium*, *C. micrantha*, *C. scheuchzeri* subsp. *scheuchzeri*, *Phyteuma hemisphaericum*.
 - Basilicata: *Campanula foliosa*, *C. latifolia*, *C. persicifolia* subsp. *persicifolia*.
 - Calabria: *Campanula glomerata*, *Campanula rapunculus*, *Phyteuma orbiculare*.
 - Sicilia: *Campanula dichotoma*, *C. erinus*, *C. trachelium* subsp. *trachelium*, *Edraianthus graminifolius* subsp. *siculus*, *Jasione montana*, *Legousia falcata*, *L. hybrida*, *L. speculum-veneris*, *Trachelium caeruleum* subsp. *caeruleum*.
 - Sardegna: *Campanula patula* subsp. *costae*, *Solenopsis laurentia*.
- Raggiungono il limite settentrionale di distribuzione nelle seguenti Regioni:
- Campania: *Edraianthus graminifolius* subsp. *siculus*.
 - Abruzzo: *Campanula dichotoma*.
 - Marche: *Campanula foliosa*, *C. micrantha*, *C. scheuchzeri* subsp. *pseudostenocodon*, *C. tanfanii*, *Edraianthus graminifolius* subsp. *graminifolius*.
 - Toscana: *Solenopsis laurentia*.
 - Liguria: *Campanula fragilis* subsp. *fragilis*.
 - Lombardia: *Trachelium caeruleum* subsp. *caeruleum*.

Le *Campanulaceae* della flora italiana crescono in habitat molto diversi (tab.3), dimostrando che la famiglia ha una plasticità ecologica che consente di occupare

diverse nicchie. Tuttavia, ben 49 taxa (45% del totale), sono tipici di rupi, ambiti inospitali ove solo pochi organismi specializzati riescono a sopravvivere.

Le campanulacee sono presenti in tutte le fasce di vegetazione (Tab.4), dal livello del mare a oltre 2400 metri. La maggior ricchezza si ha nella fascia compresa tra 900 e 1800 m, con 78 taxa (72% del totale), che è caratterizzata da una grande varietà di habitat: prati, pascoli, cespuglieti, ambienti rupestri e glareicoli, ambiti ruderali, generalizzata e maggior copertura boschiva rispetto alle altre fasce, etc. Le campanulacee decrescono al di sopra e al di sotto di questa fascia: nelle fasce altitudinali tra 1800-2400 e oltre 2400 metri sono presenti 49 e 15 taxa (45.3% e al 13.89%). Questa riduzione del numero di specie si spiega considerando che tali fasce presentano spesso condizioni estreme, ove solo pochi organismi riescono ad adattarsi. Nelle fasce tra 0 e 100 metri e tra 100 e 900 metri sono presenti 28 e 72 taxa (25.9% e al 66.67% del totale).

La tab.5 riporta i risultati dell'analisi fitogeografica, con la ripartizione percentuale dei vari elementi corologici. I taxa si ripartiscono in 6 contingenti (24 corotipi). Domina l'elemento endemico, con 49 taxa. Ad esso appartengono entità con distribuzione molto ristretta: i taxa endemici in senso stretto (stenoendemici) presenti in modo esclusivo in una o più regioni italiane e i taxa subendemici ed endemici alpini che sono condivisi con alcuni stati confinanti e in certi casi con altri tra cui Germania e Croazia. Seguono i contingenti: europeo (29 taxa), eurasiatico (12), mediterraneo (10), avventizio (5) e atlantico (3).

Per quel che riguarda la distribuzione regionale dei contingenti floristici (Tab. 6):

- Il contingente endemico è più rappresentato nell'Italia Settentrionale, in particolare in Lombardia ove è presente con 18 taxa, seguita dal Piemonte con 17. Nell'Italia Centrale (dalla Toscana all'Abruzzo) è rappresentato da 10 taxa, nell'Italia Meridionale (dal Molise alla Calabria) da 11 e nelle due Isole maggiori da 4.

- Il contingente mediterraneo mostra un trend decrescente dalle regioni settentrionali a quelle meridionali, con maggior ricchezza in Sicilia (9 taxa).

- I contingenti eurasiatico ed europeo hanno un trend decrescente da nord a sud. Entrambi hanno la massima ricchezza in Lombardia.

4. – Le origini e le migrazioni delle Campanulaceae

Dove e quando si sono originate le *Campanulaceae* e in quale era geologica raggiunsero la penisola italiana?

Nelle ere geologiche passate con diverse condizioni climatiche e particolari vicende paleogeografiche, vegetali provenienti da tutte le direzioni raggiunsero i territori emersi che oggi costituiscono l'Italia. La ricostruzione delle rotte migratorie e delle ere geologiche in cui le migrazioni avvennero non è un compito agevole: ancora oggi nonostante i notevoli progressi delle conoscenze biogeografiche permangono molti lati oscuri.

Diversi spunti illuminanti sono stati forniti negli ultimi anni dalle ricerche di biologia molecolare e sistematica filogenetica finalizzate a: 1) ricostruire gli alberi

Tabella 4: Distribuzione delle Campanulaceae in base all'altitudine.

Piani altitudinali	Numero taxa
0-100 m	28
100-900 m	72
900-1800 m	78
1800-2400 m	49
Oltre 2400 m	15

Tabella 5: Corotipi delle campanulacee italiane.

Elementi geografici	Numero taxa	%
Endemico e Subendemico	49	45.05
Endemico	25	
Subendemico	26	
Mediterraneo	10	9.01
Eurimediterraneo	1	
Mediterraneo-Occidentale	3	
Stenomediterraneo	5	
Mediterraneo-Macaronesico	1	
Eurasiatico	12	10.81
Eurasiatico s. s.	5	
Centro-Europeo Sud-Siberiano	1	
Europeo-Caucasico	3	
Paleotemperato	2	
Eurosiberiano	1	
Europeo	29	27.93
Europeo s.s.	2	
Centro-Europeo	4	
Orofito Sud-Europeo	4	
Orofito Sud-Est-Europeo	5	
Sud-Est-Europeo	1	
Orofito Sud-Ovest-Europeo	2	
Ovest-Europeo	1	
Alpino-Dinarico	1	
Illirico	2	
Appennino-Balcanico	7	
Atlantico	3	2.7
Mediterraneo-Atlantico	2	
Subatlantico	1	
Avventizio	5	4.5
Avventizio	2	
Totale	108	100

genealogici di vari taxa; 2) individuare i loro probabili centri d'origine, i processi di speciazione e le rotte migratorie seguite per colonizzare varie parti del globo. Di solito, per la stima dei periodi temporali dei processi e dei meccanismi evolutivi si utilizza il cosiddetto orologio molecolare, che prende in considerazione i tempi medi di evoluzione di alcune sostanze proteiche. Esso si basa sul fatto che le mutazioni genetiche avvengono con frequenze generalmente costanti: tenendo conto del numero di variazioni riscontrate, è possibile stimare il tempo trascorso dal momento nel quale hanno avuto inizio (ZUCKERKANDL & PAULING 1962).

Una famiglia, o gruppo di specie affini può avere diverse origini geografiche. Dal centro d'origine primario si presume si sia formata l'entità ancestrale da cui discendono tutte le altre. Da questo centro l'antico progenitore si diffonde colonizzando territori in cui talvolta s'innescano mutazioni genetiche che portano alla formazione di nuovi taxa. Di conseguenza, oltre al centro d'origine primario si possono avere altri secondari e addirittura terziari ove sono avvenuti e avvengono i processi di diversificazione biologica. Spesso si fa coincidere il centro di origine di una famiglia con il territorio ove essa raggiunge la maggiore diversità biologica, sono presenti i generi e le specie con caratteristiche più ancestrali o si sono trovati i reperti fossili più antichi. Nel caso delle *Campanulaceae* i reperti fossili sono molto scarsi. Alcuni di essi, denominati *Campanula* sp. e *Campanula paleopyramidalis*, sono stati rinvenuti nei Carpazi e risalgono al primo Miocene, circa 17-16 milioni di anni fa (LANCUCKA-SRODONIOWA 1977, 1979). Tuttavia tali reperti non sono sufficienti per chiarire il problema della localizzazione del centro d'origine e dell'antenato da cui discende la famiglia. Altri utili spunti, che hanno portato alla formulazione di diverse ipotesi, tengono conto sia della morfologia di alcune entità (che consente un approssimativo giudizio di arcaicità) e degli studi di filogenetica molecolare.

Le ricerche filogenetiche finora effettuate non forniscono ancora un quadro che stabilisca le relazioni filetiche tra tutti i generi della famiglia, per cui non consentono di stabilire il genere più ancestrale. Riguardo all'era geologica in cui le *Campanulaceae* originarono e la localizzazione del centro d'origine esistono pareri discordanti. RAVEN & AXELROD (1974) ipotizzarono l'origine della famiglia nel Paleogene. WIKSTRÖM et al. (2001), BELL et al. (2010), KNOX (2014) dal Cretaceo al Paleogene (67-40 milioni di anni fa). MAGALLÓN et al. (2015) e CROWL et al. (2016) hanno ipotizzato un'origine ancora più antica, tra 86 e 67 milioni di anni fa. Anche la collocazione del centro d'origine primario è ancora oggetto di dibattito. Secondo CAROLIN (1978) le *Campanulaceae* hanno origine africana e la loro evoluzione avvenne nel Gondwana Occidentale. HONG (1995) ritiene invece che il centro d'origine primario si collochi nell'Asia Orientale ove sono presenti 13 generi, mentre sarebbero centri d'origine secondari il bacino del Mediterraneo e il Sudafrica, ove sono presenti rispettivamente 9 e 10 generi. Anche EDDIE et al. (2003) sostengono che il progenitore delle *Campanulaceae* si originò nell'Asia Orientale, da cui iniziò a migrare verso altri territori tra 67 e 41 milioni di anni fa. Altri studiosi (ROQUET et al. 2009, BELL et al. 2010; KNOX 2014), tenendo conto della distribuzione geografica di varie specie dei generi *Platycodon*, *Wahlenbergia* e *Campanula*, ipotizzano che l'antenato della famiglia si originò in Africa e poi raggiunse il continente asiatico oppure che viceversa dall'Asia migrò in Africa e nel bacino del Mediterraneo. Secondo

CROWL et al. (2016) il centro d'origine si troverebbe nell'Africa tropicale da cui iniziarono la storia evolutiva dei vari taxa e i processi di dispersione verso altri territori. A loro avviso: a) tra il Paleocene e l'Eocene (46-61 milioni di anni fa), in coincidenza dei ponti terrestri allora esistenti tra l'Europa e l'Asia e dell'aumento della temperatura media nella regione olartica, gli scambi biologici e i processi di formazione di nuovi taxa furono facilitati; b) i maggiori movimenti migratori si ebbero nel tardo Eocene (circa 35 milioni di anni fa), quando con la collisione tra la Penisola Araba e l'Eurasia si creò un ponte di terra tra l'Africa e il resto della regione Palearctica.

Le incertezze e le differenze di vedute riguardanti le origini, la storia evolutiva e i movimenti migratori si estendono ai vari generi, sottofamiglie e/o gruppi di *Campanulaceae*.

Nella flora italiana oltre il 98% delle specie spontanee appartiene alla sottofamiglia delle *Campanuloideae*, i cui antenati secondo KOVAČIĆ (2004) iniziarono a svilupparsi nel primo Terziario (da 60 a 55 milioni di anni fa). In Europa, il processo di diversificazione fu favorito dall'Orogenesi Alpina e durante il Quaternario dalle glaciazioni. CELLINESE et al. (2009), ROQUET et al. (2009) e MANSION et al. (2012) ritengono che l'inizio del processo di diversificazione sarebbe compreso tra 56 e 23 milioni di anni fa. CROWL et al. (2016) ipotizzano che la diversificazione iniziò tra 46 e 61 milioni di anni fa. JONES et al. (2017) sostengono che il gruppo di *Campanula* s. lat. in cui includono altri generi della famiglia delle *Campanuloideae* originò 57 milioni di anni fa nell'Asia Sud-Occidentale. Ad avviso di CONTENDRIOPOULOUS (1984) e EDDIE (1998) i taxa più arcaici della sottofamiglia delle *Campanuloideae* appartengono a diverse sezioni e generi presenti nel bacino del Mar Mediterraneo [la sezione *Trachelium* L. del genere *Campanula* inclusi i gruppi orientali *Tracheliopsis* e *Diosphaera*; la subsezione *Annuae* (Boiss.), i generi *Legouisia*, *Edraianthus* e *Jasione*]. Da questo importante centro evolutivo probabilmente si diffusero nell'emisfero settentrionale (EDDIE et al. 2003). CANO-MAQUEDA et al. (2011) hanno dimostrato che l'antenato di un gruppo comprendente *Campanula patula* e *C. rapunculus* avrebbe avuto origine in un ambito dell'Asia da cui durante il Terziario migrò verso l'Europa, differenziandosi in nuove specie.

QUEZEL (1995) ipotizza che i seguenti generi appartengano alle varie microplacche in cui durante l'Era Terziaria era suddiviso il Mediterraneo: *Jasione* (microplacca Iberico-Marocchina); *Edraianthus* (microplacca Apulica); *Asyneuma* (microplacca Anatolo-Arabica). I primi rappresentanti di questi generi a partire all'Era Terziaria, seguendo direttrici diverse, raggiunsero la Penisola Italiana. Le ricostruzioni e ricerche di ROQUET et al. (2009) hanno portato alla conclusione che l'antenato dei generi *Campanula* e *Wahlenbergia* potrebbe aver avuto origine durante il Miocene medio (16-16,7 milioni di anni fa) in un ambito del Mediterraneo Occidentale e/o dell'Anatolia, mentre il processo di diversificazione delle specie di *Campanula* appartenenti ai gruppi *Rapunculus* e *Trachelium* iniziò tra 14.7 e 13.7 milioni di anni fa. Secondo PARK et al. (2006) l'origine dei gruppi di *C. garganica*, *elatines/elatinooides* e *C. fragilis* s. lat. iniziò nel Miocene tra 11.17-8.00 (-4.83) e (2.40-1.72 (-1.04) milioni di anni fa, mentre l'avvio del processo di diversificazione avvenne probabilmente circa 6 milioni di anni fa da un progenitore a larga distribuzione e proseguì durante il Quaternario sino a 29 mila anni fa. PARK et al. (2006) hanno

dimostrato che il gruppo di *Campanula elatines-elatinooides* è più antico di quello di *Campanula fragilis* che di conseguenza deriverebbe dal primo. Ciò fa presupporre che l'antenato del gruppo *Elatines-Elatinooides* migrò dalle Alpi all'Appennino e in seguito a processi di speciazione allopatrica favoriti dall'isolamento geografico si formarono i taxa del gruppo di *Campanula fragilis* (*C. fragilis* subsp. *fragilis* e subsp. *cavolinii*).

CROWL et al. (2017) nelle ricerche su un gruppo comprendente *Campanula erinus* hanno ipotizzato che tale entità dal Mediterraneo orientale, in cui ha le sue origini, si diffuse verso occidente durante il Messiniano sfruttando i ponti terrestri creatisi con il parziale disseccamento del mare.

Per quanto riguarda il gruppo della sez. *Garganicae* Lovasen-Eberhardt e Trinajstić che è costituito da 12 taxa di cui 10 presenti nella Penisola Balcanica e due in quella Italiana (*Campanula reatina* e *C. garganica* s. str.), si ipotizza un antico progenitore che dalla Penisola Balcanica migrò in quella Italiana. Le fluttuazioni climatiche dalla fine del Pliocene a tutto il Pleistocene causarono cicli ripetuti di variazioni del livello marino cui si accompagnarono l'isolamento geografico e diversi eventi di dispersione e scambi floristici. Durante le fasi fredde, le regressioni marine portarono alla formazione di ponti terrestri che favorirono le migrazioni floristiche, mentre durante le fasi calde l'aumento del livello del mare isolò i territori, favorendo fenomeni di vicarianza e processi di speciazione allopatrica.

Anche *Campanula versicolor* è un'entità orientale che secondo FRANCI CORTI (1966) durante il Miocene raggiunse la Puglia attraversando il ponte terrestre Salentino-Albanese. All'epoca, secondo GRIDELLI (1950) il Salento era collegato con l'Albania e la Grecia Ionica e costituiva l'estrema propaggine occidentale di una penisola definita l'Egeide meridionale.

Secondo FAVARGER (1984) i generi *Campanula* e *Phyteuma* discendono da antiche specie tropicali che raggiunsero le Alpi all'inizio del Pliocene. FOGGI (1990) aggiunge che essi appartengono al ramo boreale del contingente arcto-terziario della flora alpina, hanno il centro di differenziazione secondario sulle Alpi e la loro migrazione meridionale probabilmente avvenne nella fase centrale del Pliocene in seguito al raffreddamento climatico. Durante l'era terziaria, con l'inizio dell'orogenesi alpina, si adattarono all'ambiente montano adottando una delle seguenti modalità (PEZZETTA 2010):

- radiazione adattativa ed esclusione competitiva: processi di speciazione di organismi simili e con le stesse origini per adattarsi a diverse condizioni ambientali;
- esclusione competitiva: si ha quando tra due specie che cercano di conquistare le stesse risorse, una prende il sopravvento sull'altra;
- processi di poliploidia per favorire un maggior adattamento ambientale e probabilità di sopravvivenza.

La formazione dei diversi endemismi della flora alpina nei due generi potrebbe derivare dall'isolamento geografico che si ebbe con il sollevamento differenziale delle diverse parti delle Alpi e durante le glaciazioni.

Per quanto riguarda il genere *Phyteuma*, FAVARGER (1995) suggerisce che sia d'origine alpina, parte del ceppo meridionale della flora terziaria delle Alpi. SCHNEEWEISS et al. (2013) sulla base d'indagini molecolari, confermano l'o-

rigine europea e in particolare alpina per *Phyteuma*, individuando in *Physoplexis comosa* il progenitore e ipotizzando che il processo di differenziazione iniziò nel Miocene, tra 19 e 6 milioni di anni fa. Altri chiarimenti e ipotesi sulle origini si ricavano da studi e ricerche su singoli taxa. Secondo MARTINI (1984) *Phyteuma cordatum* è un endemismo delle Alpi Liguri e Marittime che ha la sua genesi nell'Era Cenozoica e superò le avversità climatiche dell'era glaciale restando isolato in ambiti rupestri. Anche altri taxa occupano ambiti di rifugio di origine pleistocenica, tra essi *Phyteuma humile*, *P. hedraianthifolium* e *P. globulariifolium* (TRIBSCH & SCHÖNSWETTER 2003). Le ricerche di SCHÖNSWETTER et al. (2002) riguardanti *Phyteuma globulariifolium* hanno dimostrato che la specie sarebbe stata sottoposta a un processo di differenziazione più antico tra le popolazioni occidentali e orientali del suo areale e ad un altro più recente, forse dovuto alle glaciazioni wurmiane. Le evidenze filogeografiche suggeriscono l'esistenza di 4 stazioni di rifugio lungo la catena alpina, in cui si sono originati i vari gruppi regionali. TRIBSCH & SCHÖNSWETTER (2003) hanno dimostrato che sulle Alpi Orientali *Phyteuma globulariifolium* subsp. *globulariifolium* e *P. hedraianthifolium* occupano stazioni di rifugio originatesi con le glaciazioni pleistoceniche. La diffusione delle specie di *Phyteuma* lungo gli Appennini avvenne probabilmente durante il Quaternario, quando con l'inizio delle fasi fredde si crearono i presupposti per la colonizzazione di nuovi territori.

Il genere *Jasione* in base alle ricerche di SALES et al. (2004) è di antiche origini e ha subito dei processi di differenziazione durante le glaciazioni pleistoceniche.

Gli altri generi della flora italiana hanno origini e movimenti migratori molto diversi, che in mancanza di altri studi si possono ipotizzare solo osservando gli areali attuali delle singole specie. Le specie di *Solenopsis* della flora italiana sono endemiche di Sicilia e Sardegna o sono diffuse in entrambe le regioni e in Calabria. Il genere, con 9 specie, secondo CASTROVIEJO et al. (2010) è diffuso nel Bacino del Mediterraneo con alcune entità microendemiche nelle isole. La sua diffusione nella Penisola Italiana potrebbe essere avvenuta durante il Messiniano o essere una condizione relittuale che testimonia antichi collegamenti di terre emerse in periodi precedenti. I processi di speciazione sono a loro volta la conseguenza dell'isolamento geografico: queste specie potrebbero appartenere alla corrente floristica sud-occidentale proveniente dalla Penisola Iberica e dall'Africa settentrionale che secondo LA VALVA (1992), attraverso l'Algeria e la Sicilia durante il Terziario, raggiunsero l'Appennino Meridionale. A tale corrente potrebbe appartenere anche il genere *Jasione*, che dalla microplacca Iberico-Marocchina di cui sarebbe originario, raggiunse le regioni meridionali della Penisola Italiana con processi di dispersione a lunga distanza.

Per il genere *Wahlenbergia*, PREBBLE (2010) ha dimostrato che il taxon europeo *W. lobelioides* ha affinità con diverse specie sudafricane, il che suggerisce un processo di dispersione indipendente da quello che portò il genere a colonizzare l'Australasia. Future ricerche potranno dire se ha raggiunto l'Europa dal continente africano o da quello asiatico. È invece probabile che il suo unico rappresentante nella flora italiana *W. lobelioides* subsp. *nutabunda* possa appartenere alla corrente migratoria sud-occidentale ipotizzata da LA VALVA (1992).

Il panorama attuale di diversità floristica delle *Campanulaceae* si è quindi sviluppato in un lunghissimo periodo, dal Cretaceo ai giorni nostri. Non si hanno elementi assoluti per stabilire il centro d'origine dell'intera famiglia, da cui durante il Terziario l'entità o il gruppo più ancestrale raggiunse vari centri d'origine secondaria tra cui il Mediterraneo, la catena alpina e altre aree, ove iniziò una seconda fase di differenziazione. Durante il Miocene (tra 22 e 5 milioni di anni fa) il clima fu soggetto a un incremento dell'aridità. S'interruppero i collegamenti tra il Mediterraneo e l'Oceano Atlantico, con il conseguente abbassamento dei fondali marini e l'emersione di terre che unirono l'Europa all'Africa, aprendo nuove vie per migrazioni floro-faunistiche. All'inizio del Pliocene il clima si fece più fresco e specie di ambienti temperati colonizzarono i rilievi alpino-appenninici allora emersi. Durante le glaciazioni pleistoceniche si ebbero nuove ondate migratorie e si formarono ambiti di rifugio e centri d'origine terziari ubicati in vari ambiti della Penisola, ove proseguirono e sono tuttora in atto i processi evolutivi e di differenziazione floristica.

Lavoro consegnato il 29/08/2017

BIBLIOGRAFIA

- AESCHIMANN D., LAUBER K., MOSER D. M. & THEURILLAT J. P., 2005 – Flora Alpina (Vol. 2, pp. 304-342. Haupt Verlag, Bern.
- AESCHIMANN D., RASOLOFO N. & THURILLAT J. P., 2011a – Analyse de la flore des Alpes. 1: historique et biodiversité. *Candollea* 66 (1): 27-55.
- AESCHIMANN D., RASOLOFO N. & THURILLAT J. P., 2011b – Analyse de la Flore des Alpes. 2: Biodiversité et Chorologie. *Candollea* 66 (2): 225-253.
- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP, 2016 – An update of the Angiosperm Phylogeny Group. Classification for the orders and families of flowering plants: APGIV. *Bot. J. Linn. Soc.* 181, 1-20.
- BELL C., SOLTIS D. & SOLTIS P., 2010 – The age and diversification of the angiosperms re-visited. *American Journal of Botany* 97: 1296-1303.
- BERNARDO L., GARGANO D. & PERUZZI L., 2004 – Problemi nella delimitazione delle specie in *Campanula* subsect. *Heterophylla* (Wit.) Fedorov. *Inf. Bot. Ital.* 36: 516-520.
- BERNINI, A., MARCONI, G., POLANI, F., 2002 – *Campanule d'Italia e dei territori limitrofi*. Bernini, Marconi and Polani, Pavia.
- BIANCO P., CASTELLANO M.A., PIRO G. & SCHIRONE B., 1982 – Note sulle *Campanule* rupicole italiane. 111. Revisione della distribuzione geografica pugliese di *Campanula versicolor* Andrews. *Ann. Fac. Agr. Univ. Bari* 32: 225-246.
- BOGDANOVIĆ S., BRULLO S., REŠETNIK I., LAKUŠIĆ D., SATOVIĆ Z., & LIBER Z., 2014 – *Campanula Skanderbegii*: Molecular and Morphological Evidence of a New *Campanula* Species (*Campanulaceae*) Endemic to Albania. *Systematic Botany*, 39(4):1250-1260.
- BRULLO C., BRULLO S. & GIUSSO DEL GALDO G., 2013 – *Solenopsis mothiana* (*Campanulaceae*), a new species from Sicily. *Phytotaxa* 145: 15-26.
- CANO-MAQUEDA J., TALAVERA S., ARISTA M. & CATALÁN P., 2011 – Speciation and Biogeographical History of the *Campanula lusitanica* Complex (*Campanulaceae*) in the Western Mediterranean Region. *Taxon* 57 (4): 1252-1266.
- CAROLIN R. C., 1978 – The systematic relationships of *Brunonia*. *Brunonia* 1: 9-29.

- CASTROVIEJO S., ALDASORO J.J., ALARCÓN M., HAND R., 2010 – Campanulaceae. In: Euro+Med Plantbase – The Information Resource for Euro-Mediterranean Plant *Campanulaceae* Diversity. <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed>.
- CELLINESE N., SMITH S. A., EDWARDS E. J., KIM S.T., HABERLE R. C., AVRAMAKIS M. & DONOGHUE M. J., 2009 – Historical biogeography of the endemic *Campanulaceae* of Crete. *J. Biogeogr.* 36: 1253-1269.
- CONTI F., ABBATE G., ALESSANDRINI A. & BLASI C., 2005 – An annotated checklist of the Italian Vascular Flora, Roma, Palombi Editore, Roma.
- CRESPO M.B., SERRA L. & JUAN A., 1998 – *Solenopsis (Lobeliaceae)*: a genus endemic in the Mediterranean Region. *Pl. Syst. Evol.* 210: 211-229.
- CROWL A., MAVRODIEV E., MANSION G., HABERLE R., PISTARINO A.L., KAMARI G., 2014 – Phylogeny of *Campanuloideae (Campanulaceae)* with Emphasis on the Utility of Nuclear Pentatricopeptide Repeat (PPR) Genes. *PLoS one*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094199>.
- CROWL A., VISGER C. J., MANSION G., HAND R., WU H.H., KAMARI G., PHITOS D. & CELLINESE N., 2015 – Evolution and biogeography of the endemic *Roucela* complex (*Campanulaceae: Campanula*) in the Eastern Mediterranean. *Ecology and Evolution* 5: 5329 -5343.
- CROWL A., MILES N. W., VISGER C. J., HANSEN K., AYERS T., HABERLE R. & CELLINESE N., 2016 – A global perspective on *Campanulaceae*: Biogeographic, genomic, and floral evolution. *American Journal of Botany* 103 (2): 1-13.
- CROWL A., MYERS C. & CELLINESE N., 2017 – Embracing discordance: Phylogenomic analyses provide evidence for allopolyploidy leading to cryptic diversity in a Mediterranean *Campanula (Campanulaceae)* clade. *Evolution* 71 (4): 913-922.
- DAMBOLDT J., 1968 – Vorarbeiten zu einer Revision der Gattung *Asyneuma (Campanulaceae)*. *Willdenowia* 5: 35-54.
- DAMBOLDT J., 1970 – Revision der Gattung *Asyneuma*. *Boissiera* 17.
- DAMBOLDT J., 1978 – *Campanula* L. In: Davis P. H. (ed.), *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*, 6 pp. 2-64. Edinburgh: University Press.
- EDDIE W. M. M., 1984 – A systematic study of the genus *Musschia* Dumortier, with reference to character diversity and evolution in the *Campanulaceae – Campanuloideae*. M.Sc. Thesis, University of Reading, England.
- EDDIE W. M. M., 1998 – A global reassessment of the generic relationships in the bellflower family (*Campanulaceae*). PhD Thesis, University of Edinburgh, Scotland.
- EDDIE W. M. M., SHULKINA T., GASKIN J., HABERLE R. C., JANSEN R. K., 2003 – Phylogeny of *Campanulaceae* s. str. inferred from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Ann. Miss. Bot. Gar.* 90: 554-575.
- FAVARGER C., 1984 – Origini ed evoluzione della flora delle Alpi e di altre montagne d'Europa. *Natura e Montagna* 3: 5-29.
- FAVARGER C., Favarger C., 1995 – Flore et végétation des Alpes. Delachaux et Niestlé. Paris-Lausanne.
- FEDOROV A. & KOVANDA M., 1978 – *Campanula*. In: Tutin T. G. (ed.), *Flora Europaea*, vol. 4: 74-93. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- FENAROLI F., ANNALaura PISTARINO A.L., PERUZZI L. & CELLINESE N., 2013 – *Campanula martinii (Campanulaceae)*, a new species from northern Italy. *Phytotaxa* 111 (1): 27-38.
- FOGGI B., 1990 – Analisi fitogeografica del distretto Appenninico Tosco-Emiliano. *Webbia* 44 (2): 169-196.
- FRAJMAN B., SCHNEEWEISS G.M., 2009 – A campanulaceous fate: the Albanian stenoendemic *Asyneuma comosiforme* in fact belongs to isophyllous *Campanula*. *Syst. Bot.* 34: 595-601.
- FRANCINI CORTI E., 1966 – Aspetti della vegetazione pugliese e contingente paleo-egeico meridionale della Puglia. *Ann. Accad. Ital. Sc. Forest.* 15:137-194.
- FRIZZI G., POMPONI G., TAMMARO F. & L. BULLINI L. 1988 – Indagini elettroforetiche su popolazioni naturali di campanule isofille (gen. *Campanula* L.) dell'Italia centro-meridionale e Dalmazia. *Inform. Bot. Ital.* 19: 437-440.
- GREUTER W., BURDET H.M. & LONG G., 1984 – *Campanula* L. *Med-Checklist* vol. 1: 123-145. Conservatoire et Jardin Botaniques, Genève.
- HONG D.Y., 1995 – The geography of the *Campanulaceae*: on the distribution centers. *Acta Phytotaxonom. Sinica* 33: 521-536.
- HONG D.Y., LAMMERS T.G. & KLEIN L. L., 2014 – Flora of China, Vol.19: 505-506. http://www.eflora.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=100573.

- GRIDELLI E., 1950 – Il problema delle specie a diffusione transadriatica con particolare riguardo ai coleotteri. Mem. Biogeogr. Adriat. 1: 7-299.
- IOCCHI M. & PRESUTTI F., 2009 - 1626. *Jasione maritima* (Duby) L.M. Dufour ex Merino. In: *Notulae alla check list della flora vascolare italiana* 9 (1623-1681), Inform. Bot. Ital. 52 (1): 369-389.
- JONES K. E., KOROTKOVA N., PETERSEN J., HENNING T., BORSCH T. & KILIAN N., 2017 – Dynamic diversification history with rate upshifts in Holarctic bell-flowers (*Campanula* and allies). *Cladistics* 1-30.
- JUDD W.S., CAMPBELL C. S., KELLOGG E.A., STEVENS P.F. DONOGHUE M. J., 2002 – Plant systematics – a phylogenetic approach. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts, USA.
- KNOX E. B., 2014 – The dynamic history of plastid genomes in the Campanulaceae sensu lato is unique among Angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111 (30): 11097-11102.
- KNOX E. B., MUASYA A.M. & PHILLIPSON P.B., 2006 – The *Lobeliaceae* originated in southern Africa. In *Taxonomy and ecology of African plants, their conservation and sustainable use. Proceedings of the XVIII AETFAT Congress* pp: 215-227, Addis Ababa, Ethiopia. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- KOVAČIĆ, S. 2004 – The genus *Campanula* L. (*Campanulaceae*) in Croatia, circum-Adriatic and west Balkan region. *Acta Bot. Croat.* 63 (2): 171-202.
- KOVANDA M., 1970 – Polyploidy and variation in the *Campanula rotundifolia* complex. Part I (General). *Rozprawy Československé Akademie Věd a Umění* 80: 1-95.
- LAKUŠIĆ R., 1974 – Prirodni sistem populacija vrsta roda *Edraianthus* DC. *Godišnjak Biološkog Instituta u Sarajevu* 26: 1-129.
- LAKUŠIĆ D. & CONTI F., 2004 – *Asyneuma pichleri* (*Campanulaceae*), a neglected species of the Balkan Peninsula. *Plant Syst. Evol.* 247: 23-36.
- LAMMERS T.G., 1996 – Phylogeny, biogeography, and systematics of the *Wahlenbergia fernandeziana* complex (*Campanulaceae: Campanuloideae*). *Syst. Bot.* 2: 397-415.
- LAMMERS T.G., 2007 – World checklist and bibliography of *Campanulaceae*. Kew: Royal Botanic Gardens.
- LANCUCKA-SRODONIOWA M., 1977 – New herbs described from the Tertiary of Poland. *Acta Palaeobotanica* 18: 37-44.
- LANCUCKA-SRODONIOWA M., 1979 – Macroscopic plant remains from the freshwater Miocene of the Nowy Sacz Basin (West Carpathians, Poland). *Acta Palaeobotanica* 20: 3-117.
- LA VALVA V., 1992 – Aspetti corologici della flora d'interesse fitogeografico nell'Appennino Meridionale. *Giorn. Bot. Ital.* 126 (2): 131-144.
- LOVAŠEN-EBERHARDT, Ž. & TRINAJSTIĆ I., 1978 – O geografskoj distribuciji morfoloških karakteristika vrsta serije *Garganicae* roda *Campanula* L. u flori Jugoslavije. *Biosistematika* 4: 273-280.
- LUCCHESI F., 1993 – *Campanula reatina*, a new species restricted to some cliffs in the Sabina area (Lazio, central Italy). *Flora Medit.* 3: 265-271.
- MAGALLÓN S., GÓMEZ - ACEVEDO S., SÁNCHEZ - REYES L. L., & HERNÁNDEZ - HERNÁNDEZ T., 2015 – A metacalibrated time - tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. *New Phytologist* 207 (2): 437-453.
- MANSION G., PAROLLY G., CROWL A. A., MAVRODIEV E., CELLINESE N., OGANESIAN M., FRAUNHOFER K., KAMARI G., PHITOS D., HABERLE R., AKAYDIN G., IKINCI N., RAUS T. & BORSCH T., 2012 – How to handle speciose clades? Mass taxon-sampling as a strategy towards illuminating the natural history of *Campanula* (*Campanuloideae*). - *PLoS ONE* 7: e50076. – <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0050076>.
- MARSILI S. & MARIOTTI M.G., 2009 – *Notulae* 1611-1612. *Inf. Bot. Ital.* 41(2): 355.
- MARTINI E., 1984 – Lineamenti geobotanici delle Alpi Liguri e Marittime: endemismi e fitocenosi. *Tipografia Lito Vlabanesi. Forlì.*
- MESSINA A., GESTRI G. & PERUZZI L., 2014 – *Notula* 2081. *Inf. Bot. Ital.* 46 (2): 271-272.
- PARK J. M., KOVAČIĆ S., LIBER Z., EDDIE W.M., SCHNEEWEISS G.M., 2006 – Phylogeny and biogeography of isophyllous species of *Campanula* (*Campanulaceae*) in the Mediterranean area. *Syst. Bot.* 31: 862-880.
- PERUZZI L., 2010 – Segnalazioni floristiche per le regioni italiana 2005-2010: una prima analisi dei dati a 5 anni della pubblicazione della Checklist della flora vascolare italiana. Società botanica italiana. - La biodiversità vegetale in Italia: aggiornamenti sui gruppi critici della flora vascolare. Comunicazioni. Dipartimento di Biologia Vegetale, La Sapienza, Università di Roma 22-23 ottobre 2010.

- PETRIGLIA B., 2015 – Flora informatizzata del Lazio. Edizioni Belvedere, Latina.
- PETTERSON J. A., 1997 – Revision of the genus *Wahlenbergia* (*Campanulaceae*) in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 35:1, 9-54.
- PEZZETTA A., 2010 – Gli elementi appennino-balcanici, illirici, pontici e sud-est-europei della flora italiana: origini e distribuzione geografica. *Annales ser. Hist. Nat.* 20 (1): 75-88.
- PIGNATTI S., 1982– *Campanula* L. In: Flora d'Italia 2, 681-702. Ed. Egadicole, Bologna.
- PISTARINO A. & D'ANDREA S., 2015 – *Campanulaceae*: dati distributivi per l'Italia nord-occidentale. *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino* 31(1/2): 5-569.
- POLDINI L., 1991 – Atlante corologico delle piante vascolari nel Friuli-Venezia Giulia. *Inventario floristico regionale. Regione Auton. Friuli-Venezia Giulia - Direz. Reg. Foreste e Parchi, Univ. Studi Trieste - Dipart. Biol., Udine.*
- POLLI E., 1987 – La campanula piramidale del Carso triestino (*Campanula pyramidalis* L.). *Alpi Giulie* 81 (2): 116-125.
- PREBBLE J.M., 2010 – The Evolution of *Wahlenbergia* (*Campanulaceae*) in Australasia. Thesis, Victoria University of Wellington.
- PREBBLE J.M., CUPIDO C.N., MEUDT H. M & GARNOCK-JONES P. J., 2011 – First phylogenetic and biogeographical study of the southern bluebells (*Wahlenbergia*, *Campanulaceae*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59 (3): 636-648.
- QUEZEL P., 1995 – La flore du bassin méditerranéen: origine, mise en place, endémisme. *Ecologia Mediterranea* 21 (1/2): 19-39.
- RAVEN P.H., AXELROD D.I., 1974 – Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 61, 539-673.
- ROQUET C., SÁEZ L., ALDASORO J. J., SUSANNA A., ALARCÓN M. L. & GARCIA-JACAS N., 2008 – Natural delineation, molecular phylogeny and floral evolution in *Campanula*. *Syst. Bot.* 33: 203-217.
- ROQUET C., SANMARTÍN I., GARCIA-JACAS N., SÁEZ L., SUSANNA A., WIKSTRÖM N., ALDASORO J.J., 2009 – Reconstructing the history of *Campanulaceae* with a Bayesian approach to molecular dating and dispersal–vicariance analyses. *Mol. Phylog. Evol.* 52: 575-587.
- SALES F., HEDGE I. PRESTON J. & MOELLER M., 2004 – *Jasione* L. taxonomy and phylogeny. *Turk. J. Bot.* 28: 253-259.
- SCHNEEWEISS G. M., PACHSCHWÖLL C., TRIBSCH A., SCHÖNSWETTER P., BARFUSS M.H.J., ESFELD K., WEISS-SCHNEEWEISS H., THIV M., 2013 – Molecular phylogenetic analyses identify Alpine differentiation and dysploid chromosome number changes as major forces for the evolution of the European endemic *Phyteuma* (*Campanulaceae*). *Mol. Phylog. Evol.* 69 (3):634-652.
- SCHÖNSWETTER P., TRIBSCH A., BARFUSS M. & NIKLFELD H., 2002 – Several Pleistocene refugia detected in the high alpine plant *Phyteuma globulariifolium* Sternb. & Hoppe (*Campanulaceae*) in the European Alps. *Molecular Ecology*11: 2637-2647
- SHULKINA T.V., GASKIN J.F. & EDDIE W.M.M., 2003 – Morphological studies toward an improved classification of *Campanulaceae* s. str. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90, 576-591.
- STEFANOVIĆ S., LAKUŠIĆ D., KUZMINA M., MEĐEDOVIĆ S., TAN K. & STEVANOVIĆ V., 2008 – Molecular phylogeny of *Edraianthus* (Grassy Bells; *Campanulaceae*) based on non-coding plastid DNA sequences. *Taxon* 57 (2): 452-475.
- TRIBSCH A. & SCHÖNSWETTER P., 2003 – Patterns of endemism and comparative phylogeography confirm paleoenvironmental evidence for Pleistocene refugia in the Eastern Alps. *Taxon* 52: 477-497.
- TUTIN T.G., HEYWOOD V.H., BURGESS N.A., MOORE D.A., VALENTINE D.H., WALTERS S.M. & WEBB D.A., 1976 – Flora Europaea. Vol. 4: *Plantaginaceae* to *Compositae* (and *Rubiaceae*). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- WIKSTRÖM N., SAVOLAINEN V. & CHASE M. W., 2001 – Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proc. Royal Soc. London, B, Biological Sciences* 268: 2211-2222.
- ZUCKERKANDL E. & PAULING L.B., 1962 – Molecular disease, evolution, and genic heterogeneity. In Kasha, M. & Pullman, B (editors); *Horizons in Biochemistry*. Academic Press, New York.

