

Riflessioni sull'endemismo e la vicarianza nel regno animale

Nell'affrontare il tema dell'endemismo e della vicarianza geografica dobbiamo metterci subito d'accordo su di un punto: che cosa possiamo chiedere alla biogeografia? Dobbiamo limitare il suo ambito alla descrizione degli areali attuali ed all'interpretazione storica della loro origine o possiamo cercare di farne anche una scienza di previsione?

Questa seconda alternativa, che fino a pochi anni fa sarebbe generalmente sembrata assurda, nonostante le implicite premesse contenute in opere come la *Tiergeographie auf ökologischer Grundlage* di HESSE (1924) è stata di recente avanzata da alcuni studiosi [cfr. ad esempio MACARTHUR e WILSON (1967) e MACARTHUR (1972)] ed è a mio avviso degna di molta considerazione.

Una scelta, comunque, può avvenire solo quando si siano definiti i termini del discorso e si siano esaminate alcune situazioni-tipo.

1. Qualche definizione: endemismo.

Endemismo è la condizione di un *taxon* il cui areale sia limitato ad un territorio geograficamente (fisiograficamente) più o meno distinto e circoscritto.

Un *taxon* endemico, tuttavia, può avere vario rango gerarchico e ciò è rilevante per il nostro discorso.

Da un punto di vista strettamente formale, infatti, noi possiamo con altrettanta tranquillità affermare che i Lemuri sono endemici dell'isola di Madagascar, che il Coleottero *Timarcha sicelides* Reiche è endemico della Sicilia o che decine di isolette mediterranea-

nee ospitano ciascuna una razza endemica di *Lacerta sicula* Raf.. Dobbiamo tuttavia rimanere avvertiti del fatto che il termine « endemismo » indica, nei tre casi, qualcosa di operativamente diverso; diversi sono infatti i problemi che incontriamo non appena cerchiamo di superare le considerazioni strettamente corologiche.

La distribuzione attuale dei Lemuri ci invita ad esempio a chiederci se siano noti Lemuri fossili di altre regioni o da quale epoca i Lemuri di Madagascar si trovino isolati dalle forme sistematicamente più prossime. Si cerca così di ricostruire la storia di un *taxon* di rango elevato attraverso un lasso di tempo pari all'intera durata del Terziario, appoggiandosi necessariamente alle risultanze, sempre lacunose e non di rado compiacenti, della paleogeografia e della paleontologia.

Se il rango tassonomico del gruppo in esame è più basso sarà più facile, nel caso generale, disporre di informazioni sui *taxa* affini e la ricostruzione ambientale della storia del gruppo riposerà su di una paleogeografia meno remota. Abbassandosi il rango tassonomico dell'endemita, in altri termini, i problemi si fanno più concreti, le variabili meglio misurabili, i ragionamenti più rigorosi. Possiamo anzi giungere ad un livello infraspecifico (al limite, al livello di popolazione), in corrispondenza del quale la problematica cessa di essere prevalentemente storica per farsi, una buona volta, anche sperimentale. Ne nasce un approccio che ci obbliga a mettere momentaneamente da parte le ricostruzioni della storia del popolamento delle grandi aree continentali per seguire da vicino le variazioni nel tempo e nello spazio delle singole popolazioni, cioè delle singole tessere del grande mosaico biogeografico di WALLACE, di MATTHEW o di JEANNEL.

2. Vicarianza.

Due *taxa* affini che occupino « la stessa nicchia ecologica » in aree geografiche differenti, come le razze insulari di lucertola cui sopra accennavo, sono tra loro vicarianti in senso geografico.

Di vicarianza, naturalmente, si parla anche in altra accezione.

Vicarianza ecologica esiste tra due specie affini (magari ad aree sovrapposte) aventi esigenze diverse, come due fitofagi specializzati infeudati a due piante distinte.

Vicarianza esiste ancora tra forme sistematicamente lontane mostranti una spiccata convergenza adattativa, localizzate in aree geografiche distinte: è ciò che osserviamo tra non pochi generi di Marsupiali da una parte ed altrettanti generi (o famiglie) di Placentali dall'altra: *Notoryctes* vs. *Talpa*, *Thylacinus* vs. *Canis*, etc. Non impiegherò comunque il termine in quest'ultima accezione.

3. Atteggiamenti alternativi: discontinuità vs. continuità.

Endemismo e vicarianza sono dunque concetti strettamente legati tra loro nella tematica biogeografica. Ad essi sono connessi i problemi fondamentali relativi al popolamento delle piccole e delle grandi aree e della massima importanza è il ruolo che essi giuocano nelle questioni concernenti la speciazione.

Due atteggiamenti alternativi possiamo assumere nei confronti di questi problemi, atteggiamenti che qualificherò schematicamente di discontinuo rispettivamente continuo.

Atteggiamento « discontinuo » è quello abituale del tassonomo che si preoccupa di circoscrivere delle razze geografiche, salvo rilevare poi la presenza di ibridi nelle zone di contatto.

L'atteggiamento alternativo fa invece considerare in prima istanza come un *continuum* spaziale ogni insieme di popolazioni in qualche modo raccordabili tra loro per caratteri strutturali o per biologia riproduttiva.

Il primo ci dà necessariamente un quadro statico dei rapporti tra le popolazioni, il secondo ne promette invece un'immagine dinamica.

4. Rappresentazioni di popolazioni nel continuo spazio-temporale: modelli storici vs. ecologico-genetici.

Immagini dinamiche del fatto biogeografico sono indubbiamente quella di DARLINGTON (1957) e quella di UDVARDY (1969), come poteva esserlo quella di MATTHEW (1915).

In questi autori, tuttavia, interpretazione dinamica significa essenzialmente ricostruzione storica di un popolamento, appoggiata sulla paleogeografia e — in misura più o meno rilevante — sulla paleoclimatologia. Questo atteggiamento induce purtroppo di fre-

quente a far leva su argomenti negativi (assenza di documenti paleontologici di un certo gruppo zoologico in una determinata area, ad esempio) con conseguenze non sempre tranquille e felici. LINDROTH (1957) ha esemplificato sugli Anfibi Cryptobranchidae come l'intera immagine della distribuzione di una famiglia attraverso un emisfero possa essere legata al tenue filo di un singolo reperto; e noi sappiamo quanto pesi sulle nostre argomentazioni in merito alle distribuzioni transadriatiche l'eventuale presenza di una specie sui Colli Euganei o Berici.

Siamo appunto in quella dimensione storica la cui scala temporale è, come dicevo all'inizio, troppo estesa per poter essere tranquillamente esplorata dal punto di vista della storia del popolamento animale.

Ad una scala temporale più modesta altri parametri si rendono utilizzabili per una descrizione dinamica dei popolamenti, parametri propri dell'ecologia e della genetica di popolazioni.

Il metodo quantitativo di queste discipline ci permette di chiedere loro quanto in biogeografia si è potuto, finora, soltanto intravedere di lontano: la previsione.

5. Regole ecogeografiche e clini.

Istanze quantitative, a dire il vero, sono anche alla base di due descrizioni tradizionali delle variazioni delle popolazioni nello spazio, cioè delle cosiddette regole ecogeografiche (di ALLEN, di GLOGER, di BERGMANN etc.) e dei clini.

La difficoltà di generalizzare le regole ecogeografiche, tuttavia, è da tempo nota. L'intersecarsi di parametri ambientali molteplici, in relazione alle variazioni latitudinali o altitudinali, e la varietà delle risposte fisiologiche delle differenti specie ad una data combinazione di fattori climatici rendono spesso aleatoria ogni speranza di previsione. Del resto, le previsioni che eventualmente si ricaverrebbero dalle regole ecogeografiche o dallo studio dei clini sono esattamente l'opposto di quel che interessa al biogeografo. Esse procedono infatti dalla constatazione di una distribuzione geografica alla previsione di caratteri anatomo-funzionali delle popolazioni situate in punti diversi dell'areale; al biogeografo, al contrario, interessa prevedere la probabilità di presenza di una specie in una data

area, qualora siano disponibili alcune informazioni sulla vagilità della specie e sulla struttura ambientale del suo intorno. Si prenderanno dunque in considerazione le variazioni cui l'areale della specie è continuamente soggetto e la probabilità che essa, pervenuta in una area assegnata nel corso delle sue fluttuazioni geografiche, ha di sopravvivervi nel tempo.

Ma queste alterne vicende delle popolazioni nello spazio e nel tempo sono evidentemente la causa dell'isolamento da cui può derivare una condizione di endemismo.

Biogeografia previsionale e studio dell'endemismo, pertanto, possono procedere dalle stesse premesse metodologiche.

6. Biogeografia insulare.

I concetti di endemismo e di vicarianza, come pure tutta la problematica che vi è connessa, riposano infatti in ultima analisi sulla constatazione di una discontinuità: il taxon endemico è isolato — più o meno nettamente — dall'areale dei *taxa* affini. E' ovvio quindi parlare degli endemismi sotto la prospettiva dell'insularità e cercare nel popolamento delle isole — magari di quelle oceaniche — esempi più netti e clamorosi di endemismo e fatti in appoggio alle nostre teorie.

In realtà ci si può domandare quanto la condizione insulare sia esclusiva di queste situazioni-limite e quanto non vi sia invece di discontinuo in piena area continentale.

Gli stessi MACARTHUR e WILSON aprono la loro *Insular Biogeography* (1967) ricordando come l'eterogeneità strutturale dei continenti riproponga spesso, al loro interno, condizioni di insularità. Se anche in lavori tradizionali sono frequenti gli accenni a popolazioni lacustri o cavernicole isolate da più o meno antica data, oggi qualche Autore (CULVER, 1970; VUILLEUMIER, 1970, 1973) si premura di indicare fin nel titolo del suo lavoro che le popolazioni oggetto dei suoi studi sono confinate in « isole » all'interno di un continente.

7. Insularità in ambiente continentale.

Negli ultimi decenni lo studio della fauna endogea ha modificato sostanzialmente le nostre idee circa le dimensioni delle popo-

lazioni animali cavernicole e circa le barriere che ostacolerebbero la loro diffusione. Analogamente, il sistema freatico deve costituire una sorta di serbatoio per la fauna interstiziale iporreica, tanto è vero che, secondo osservazioni inedite del Prof. Sandro RUFFO e dei suoi collaboratori, i freatobi risentirebbero quantitativamente e qualitativamente delle modificazioni chimiche e chimicofisiche delle acque assai meno di quanto non facciano gli ospiti meno obbligati delle stesse acque sotterranee.

Molti fatti, comunque, ci inducono alla prudenza nel valutare la continuità nello spazio e nel tempo di un ambiente e del suo popolamento, ponendoci di fronte alla casistica più graduata possibile tra estremi di insularità (*Sphenodon*, per riprendere un esempio ormai banale) ed estremi di continuità popolazionistica estesa forse a gran parte del globo (alcuni uccelli acquatici, cfr. MAYR, 1963).

Può essere esemplare in proposito la considerazione di quanto sta avvenendo nella Pianura Padana, cioè in un'area che sembra decisamente continua e piuttosto omogenea dal punto di vista fisiografico.

8. La pianura padana.

Duemila anni di insediamenti umani, di diboscamento e di pratiche agrarie hanno modificato radicalmente il volto di questa pianura, portandola dal querceto climacico ricordato da Tito Livio al quadro di steppa culturale che ognuno di noi ha presentemente sotto gli occhi.

Ma le modificazioni intervenute in questi secoli non hanno solo sortito il risultato di sostituire una formazione vegetale all'altra, con le attendibili variazioni faunistiche conseguenti; un altro e per noi più rilevante risultato è stata l'articolazione del territorio in una pluralità di lembi eterogenei, componentisi tra loro in un mosaico rispecchiato ampiamente dal popolamento animale.

Che alcune specie siano scomparse dalla pianura padana, anche se persistono lembi di ambiente loro eventualmente confacente, non fa meraviglia: è una situazione facile da prevedere per la fauna di un'« isola », sia essa da intendere in senso proprio o figurato. In un'isola, infatti, l'estinzione è di regola più probabile dell'immi-

grazione; e oltre certi limiti di spazio e di tempo ogni reimmigrazione può essere impossibile.

Altre specie, frequenti ancora nella fascia collinare, si presentano in pianura in singole stazioni isolate, ove sembrano proprio popolazioni residuali dalla sopravvivenza incerta.

Ho potuto riscontrare ciò in varie località del Veneto centrale ed orientale ed a riguardo di numerose specie. Accenno qui soltanto ad alcuni esempi, ad illustrazione di un tema che richiederebbe ben altra trattazione.

Chiunque abbia dimestichezza con la fauna dei fontanili che si susseguono lungo la linea delle risorgive sa quanto discontinua è la distribuzione di molte specie. Posso documentarlo, nel Veneto, per animali di vari gruppi, dalle Planarie (con *Dendrocoelum album* Stein., cfr. BENAZZI, 1955) agli Anfipodi [ad es. *Synurella ambulans* (Müll.), comune nel F. Sile], dai Coleotteri Idroadeffagi ai Mammiferi: ricorderò soltanto *Brychius glabratus* (Villa), Coleottero Alipside apparentemente legato alle fresche acque di questi ambienti padani o forse secondariamente accantonatovi, noto in tutto di una mezza dozzina di stazioni (cfr. MINELLI, 1974) e la lontra, all'inizio del secolo ancora presente lungo il F. Sile ed ora segnalata sporadicamente, in via ufficiosa, tra il F. Piave ed il F. Livenza.

Ancora più evidente appare tuttavia l'isolamento di popolazioni di altre specie animali, ancora comuni e diffuse sulle Prealpi ma di comparsa episodica nella Pianura veneta: così *Stomis pumicatus* (Panz.) ⁽¹⁾, *Anisodactylus nemorivagus* (Duft.), *Harpalus luteicornis* (Duft.), *Notiophilus rufipes* Curt. tra i Carabidi, *Oberea oculata* (L.) tra i Cerambicidi. Nella maggior parte dei casi la distribuzione discontinua di queste specie si può spiegare con la diversa storia delle fasce planiziale e collinare, che ha portato la prima ad una tale frammentazione di ambienti che in molte zone numerose specie si sono ridotte a nuclei isolati, quando non siano affatto scomparse.

Questa situazione assume un aspetto limite nelle aree urbane. Come ho illustrato recentemente sull'esempio della città di Treviso (MINELLI, 1974), l'insieme dei microambienti urbani offre una tale possibilità di ricetto alla vita animale da doversi stimare in un buon

(1) Reperto di Padova, già da me segnalato (MINELLI, 1974) — per spiacevole disattenzione — sub *Stomis rostratus* Sturm.

migliaio il numero delle specie presenti in un insediamento del tipo studiato.

Accanto all'eterogeneità, tuttavia, appare subito evidente un'altra caratteristica di questo popolamento: l'esiguità e — di frequente — l'instabilità delle popolazioni della più parte delle specie presenti, fino al caso limite di una cocciniglia vivente sulla piccola felce dei muri *Asplenium ruta-muraria* L., cocciniglia di cui ho rilevato una popolazione che si mantiene da almeno dieci anni su di un muro di mattoni lungo pochi metri, senza superare il centinaio di individui adulti.

9. Popolazioni marginali.

Non esiste dunque un limite netto tra condizioni di completa insularità (cioè di isolamento di una popolazione dalle sue consimili) e condizioni di continentalità (in cui la continuità spaziale ed ambientale permette, in linea di principio, un rapporto di panmissia attraverso larghe estensioni territoriali, al limite entro l'intero areale della specie).

Da questa considerazione statica discendono conseguenze importanti dal punto di vista storico-dinamico.

Innanzitutto, una popolazione non si trova improvvisamente ad essere una popolazione isolata, insulare; una popolazione isolata deriva, di regola, da una popolazione marginale.

Che cosa sia una popolazione marginale, peraltro, non è sempre facile precisare.

Le nostre conoscenze sulla distribuzione geografica delle singole specie sono di solito così grossolane da non permetterci di apprezzare l'effettiva continuità o discontinuità di popolamento entro ampie zone dell'areale approssimativo della specie; i dettagli dei confini di questo, le sue digitazioni, sono assai più facili da prevedere teoricamente che da descrivere concretamente; senza contare che con grande frequenza in seno all'areale di una specie si determinano — ad esempio per le ineguaglianze ipsometriche del territorio — delle lacune circoscritte da una sorta di « margine interno ». In corrispondenza dei margini interni attorno ad un rilievo si ripropone spesso, condensata su distanze abbreviate, la condizione delle popolazioni situate al margine esterno dell'areale della specie: CARSON

(1955) ne ha trattato dal punto di vista della genetica di popolazioni per *Drosophila robusta* ed altre specie congeneri.

Conoscendo un po' la distribuzione e l'autoecologia di una specie, pertanto, possiamo spesso prevedere il destino prossimo di alcune sue popolazioni che possono passare entro tempi brevi della condizione di popolazioni marginali a quella di popolazioni isolate.

E' chiaro che queste vicende dipendono strettamente da quella che possiamo chiamare la struttura dell'ambiente, la sua eterogeneità. E' questo un concetto molto intuitivo ma estremamente difficile da descrivere e soprattutto da quantizzare. E' qui anzi che si annida uno dei più grossi limiti dell'approccio matematico alla biogeografia dei citati MACARTHUR e WILSON.

10. Misure di eterogeneità ambientale

Un prato può essere in effetti un *continuum* per un ruminante, mentre sarà un'entità complessa e discontinua per un piccolo insetto fitofago infeudato ad una delle molte piante che vi crescono. Lo stesso prato sarà discontinuo anche per il coprofago che segue le tracce (ed il metabolismo) del ruminante, ma lo sarà in un senso diverso che per il piccolo fitofago. Omogeneità ed eterogeneità sono dunque concetti molto relativi, diversi per le diverse specie a seconda della loro vagilità, dei loro costumi alimentari e di molti altri fattori.

POULSON e CULVER (1969) hanno tentato di introdurre una stima quantitativa dell'eterogeneità ambientale ricorrendo ad una versione della consueta formula di SHANNON per il calcolo del contenuto d'informazione di un insieme eterogeneo ⁽²⁾. Il tentativo è interessante; tuttavia, se il formalismo matematico può essere facilmente accettato, rimane sempre da sottolineare l'arbitrarietà delle partizioni dei fattori ambientali secondo cui vengono effettuate le stime numeriche da introdurre nella formula.

Si tratta evidentemente di un campo appena esplorato, ma che merita la massima attenzione da parte del biogeografo. La continuità

(2) Si noti che la formula è usata qui a descrivere l'eterogeneità di un ambiente fisico e non di un popolamento animale o vegetale [come da tempo è ormai in uso fare: cfr. ad es. MARGALEF (1957); MARCUZZI (1963); MACARTHUR (1955); LAUSI (1972)]. V. anche FLAHERTY (1969).

spaziale di un ambiente è molto importante, infatti, sotto due punti di vista distinti anche se tra loro connessi: il primo, cui ho già accennato, riguarda la genetica di popolazioni di una singola specie; il secondo riguarda la sinecologia cioè, in prima istanza, i problemi di competizione.

La presenza di una specie in una stazione assegnata, in effetti, testimonia per lo meno due fatti: in primo luogo l'immigrazione — la specie, cioè, è riuscita a raggiungere quella stazione che ora almeno è un punto del suo areale effettivo; in secondo luogo il fatto che la struttura dell'ambiente ne permette in quel luogo la sopravvivenza.

Vediamo perciò come la conoscenza della struttura dell'ambiente (considerata dal particolare punto di vista della specie che studiamo) sia indispensabile per comprendere entrambe le fasi della dinamica prevista dalla « biogeografia insulare », cioè l'immigrazione o colonizzazione e l'estinzione (o il suo termine alternativo, la sopravvivenza).

Si giunge così ad una situazione apparentemente paradossale: da un lato, infatti, per prevedere il comportamento biogeografico di una specie è necessario introdurre nelle equazioni qualcosa come la misura di una eterogeneità ambientale; dall'altro ci si trova a poter conoscere meglio il comportamento medio di una popolazione che non la struttura e la complessità dell'ambiente che essa abita. Per cui, rovesciando in parte il valore previsionale delle equazioni dei più volte citati AA. americani, si leggerebbe nell'intersezione degli areali un indice della struttura dell'ambiente. Ma questo discorso mi porterebbe lontano dal tema della presente relazione.

11. Genetica di popolazioni e biogeografia.

E' appena il caso di sottolineare, riassumendo questa disparata casistica, il ruolo determinante che ha lo studio delle popolazioni e della loro genetica nella comprensione dei fatti di endemismo e di vicarianza.

Ci si può chiedere, a questo punto, se la genetica di popolazioni non offra già modelli di portata abbastanza generale per interpretare e prevedere il destino di una popolazione o di un gruppo di popolazioni conspecifiche.

Non è questa la sede in cui ripetere o anche solo riassumere tutto il lavoro compiuto in questo campo da alcune scuole, prima fra tutte quella di S. WRIGHT, negli ultimi quarant'anni, talvolta anche ricorrendo alla simulazione al computer delle variazioni, in condizioni riproduttive e selettive assegnate, di determinati assetti genici. Modelli, dunque, ne abbiamo, e non pochi.

Il problema principale, in realtà, non è tanto quello di elaborare altri modelli quanto quello di trovare parametri effettivamente misurabili sulle popolazioni reali, di misurarli concretamente e di verificare infine l'effettivo valore previsionale dei modelli da cui siamo partiti. Sta di fatto che noi continuiamo a possedere un numero limitato di stime attendibili riguardo le dimensioni delle popolazioni naturali (3) e soprattutto delle fluttuazioni numeriche cui queste sono assoggettate nel tempo; poche ancora le stime di vagilità; poche le nostre conoscenze sulla deriva causata dalle correnti d'aria e d'acqua, frammentarie le nostre conoscenze sulla pressione selettiva esercitata dall'ambiente sulle popolazioni naturali. Quasi mai queste cognizioni sono organizzate, infine, a dare un quadro coerente della biologia di una singola specie a livello popolazionistico.

Di questi parametri, uno dei meglio misurabili è dato dall'entità delle fluttuazioni numeriche di una popolazione nel tempo. Si tratta di un parametro molto importante, come già fu intuito da REINIG (1937) e come FORD potè dimostrare nei suoi classici studi su *Melithaea aurinia* (cfr. FORD, 1962). Alla considerazione di queste fluttuazioni si riagganciano due principî evolutivi (deriva genetica di SEWALL WRIGHT e principio del fondatore di MARGALEF) fondamentali nell'interpretazione della genetica delle popolazioni insulari, cioè di popolazioni che sono endemismi in potenza o di fatto.

Non meraviglia, pertanto, che molte popolazioni insulari siano rigidamente omogenee per un carattere che nel vicino continente appare come una variante possibile entro una serie polimorfa. Ed è sotto un'ottica analoga che LINDROTH (1957) considera le frequenze relative della forma macrottera e della forma brachittera di vari Carabidi in popolazioni nordamericane di probabile origine europea

(3) La struttura delle popolazioni può anche differire molto fra specie affini (cfr. BRUSSARD e EHRLICH 1970 a, 1970 b, 1970 c).

recente. Casi come questo si studiano particolarmente bene, essendo il controllo genetico del carattere legato, a quanto pare, ad una semplice coppia di alleli (almeno in *Pterostichus*, cfr. LINDROTH, 1946).

12. Relatività del concetto di nicchia.

Riprendo a questo punto una delle proposizioni da cui il mio discorso è partito: la problematica relativa all'endemismo e alla vicarianza riposa sulla constatazione di discontinuità.

Abbiamo visto come intendere discontinuità in senso di insularità sia parziale e troppo restrittivo, come questo schematismo ci allontani dalla considerazione di moltissime situazioni reali e mal ci faccia intendere la problematica delle popolazioni marginali.

Questo stesso problema ha anche un secondo volto. Alla discontinuità geografica dell'areale degli endemiti fa riscontro infatti la separazione di nicchia che dovrebbe isolare le forme affini simpatiche, mentre forme affini allopatriche si sostituiscono vicendevolmente nello spazio ad occupare tuttavia una stessa nicchia. In queste proposizioni correnti si annidano difficoltà analoghe a quelle viste nelle pagine precedenti.

Noi non possiamo in realtà definire astrattamente, *a priori*, una nicchia, senza tenere conto, oltre che delle inomogeneità fisiografiche di un territorio e di quelle genetiche di una popolazione, delle componenti sinecologiche del concetto di nicchia, vale a dire del complesso quadro di interrelazioni che ogni specie stabilisce con le altre. Con questo metto in dubbio la possibilità di definire nicchie non occupate ed occupabili, come si sente dire non di rado.

Anche in fisica atomica, è vero, si parla di orbitali occupati e di orbitali non occupati, ma già alla scala delle interazioni tra particelle ci si accorge che gli orbitali effettivi non hanno il contenuto energetico calcolabile dalle equazioni senza tenere conto degli altri elettroni che già gravitano intorno al nucleo. A maggior ragione questo deve esser vero per gli esseri viventi: ed una nicchia ecologica, anziché essere una regione esattamente circoscritta entro uno spazio virtuale di parametri, è in realtà una nuvola di probabilità di sopravvivenza che si sovrappone, nel caso generale, alle « nuvole » di molte altre specie. L'unicità dell'occupante di ogni nicchia è da

intendersi in senso piuttosto probabilistico, considerando l'entità delle intersezioni tra le « nuvole » suddette.

Questo giustifica l'approccio seguito da alcuni studiosi (cfr. MACARTHUR, 1972) nel tentativo di interpretare la contemporanea presenza, in una stessa area, di specie affini di predatori aventi regime alimentare sostanzialmente simile, ma seriate per dimensioni corporee e quindi per spettro dimensionale delle possibili prede.

13. Coppie di specie.

Difficile è dunque accettare l'opinione che forme affini allopatriche si sostituiscano nello spazio all'interno di una stessa nicchia; più chiaro — almeno a livello descrittivo — è il concetto di vicarianza ecologica secondo il quale noi interpretiamo coppie di forme affini come reciprocamente sostituentisi in ambienti diversi.

Nasce qui tuttavia il problema genetico-causale dell'origine di quelle coppie di forme simpatriche che ritroviamo all'interno di molti generi, in gruppi zoologici disparati.

In alcuni casi, in effetti, appare molto arduo postulare condizioni di transizione, dalle quali si sarebbe giunti alle coppie di forme attuali. In altri termini, mentre si comprende facilmente il valore adattativo di ciascuna forma nel suo rispettivo ambiente, non si riesce a cogliere, soprattutto dal punto di vista ecologico, il carattere delle ipotetiche forme di transizione.

Tra queste « coppie di forme » possiamo annoverare le coppie di specie di Diplopodi costituite da una forma normalmente oculata, lapidicola o umicola, e da una forma cieca cavernicola: un esempio è offerto in Sicilia da *Glomeris distichella* Berl., oculata, cui corrisponde, cieca e depigmentata, *Sicilomeris dionysii* Strass. (STRASSER, 1965). Analoga situazione sembra riprodursi in alcune *Trachysphaera* e coppie di specie ritornano fra i *Typhloius* della Venezia Tridentina e delle Prealpi Venete. Fatto rimarchevole, in questi casi è sempre facile stabilire una stretta corrispondenza tra le due forme, grossolanamente simpatriche, di ogni coppia, per cui l'ipotesi del differenziamento *in situ* — riproposto magari in aree geografiche distinte da altre coppie di specie consimili — sembra più probabile di quella di due colonizzazioni successive della medesima zona da parte di successive ondate di popolazione.

A favore di tale ipotesi sembra essere in particolare la condizione dei sistemi di coppie di specie presenti fra le lamprede, recentemente riveduti da HARDISTY e POTTER (1971). Riassumo brevemente questa clamorosa situazione. La maggioranza delle lamprede conosciute si lascia distribuire in coppie di specie, i membri di ciascuna delle quali sono parzialmente o completamente simpatrici e differiscono tra loro per modestissimi caratteri morfologici, a parte le dimensioni dell'adulto. Nette sono invece le differenze fisiologiche: delle due forme, una attraversa una fase di vita parassitaria, prima di riprodursi al termine di un periodo maturativo che si protrae per lunghi mesi; l'altra non assume più alimento dopo la metamorfosi e passa presto a riprodursi, al termine di un periodo maturativo abbreviato durante il quale gran parte degli ovociti va incontro ad atresia. Anche qui è facile riferire ogni forma non parassita alla corrispondente forma parassita (considerata più primitiva) simpatica. In questo caso è difficile invocare, per giustificare la speciazione, i fattori di isolamento validi nel caso delle innumerevoli popolazioni confinate in isole più o meno discoste dal continente o nelle grotte alpine o pirenaiche.

Coppie di specie ritornano in gruppi zoologici molto vari: così tra gli Odonati europei *Orthetrum brunneum* (Fonsc.) e *O. coerulelescens* (F.), specie molto simili tra loro per morfologia e per costumi, compaiono di frequente nelle stesse stazioni; altrettanto dicasi per *Coenagrion pulchellum* (V.d.L.), che nel suo areale ricalca in gran parte la diffusione del più comune ed assai affine *C. puella* (L.) (cfr. CAPRA, 1962-3), con il quale convive non di rado lungo i corsi d'acqua.

Presso altri gruppi troviamo specie con popolazioni ben distinte e caratterizzate, proprie dei diversi piani altitudinali di uno stesso massiccio montuoso, frequentemente riconducibili allo schema: « forme di bosco » vs. « forme di pascolo »; questo fatto è noto ad esempio per i Coleotteri Carabidi [cfr. G. MÜLLER (1926) per *Carabus creutzeri* F.]. Queste forme possono rappresentare un buon materiale di osservazione per i nostri studi sull'endemismo e la vicarianza. Che cosa possono diventare queste « forme ecologiche »? esistono attualmente transizioni tra le due forme costituenti la coppia propria di un dato massiccio montuoso?

La condizione di molte coppie di forme ricorda alla lontana gli schemi della tassonomia filogenetica dicotomizzante di HENNIG e di BRUNDIN (si vedano ad esempio HENNIG, 1966 e BRUNDIN, 1972), ma si tratta di situazioni limite, per quanto non infrequenti, dalle quali non si può tranquillamente astrarre un principio generale.

Non dimentichiamo infatti l'esistenza di grandi generi, come *Stenus*, *Atheta*, *Philonthus* tra gli Stafilinidi o *Bembidion* tra i Carabidi, dei quali si rinvencono frequentemente « insieme » non un paio, ma anche cinque o sei specie distinte ed affini, e ciò su ampie estensioni geografiche. Che cosa sia la vicarianza tra queste specie, come esse si sostituiscano nello spazio e nel tempo attraverso nicchie sottilmente differenziate, ecco un altro interessante argomento di ricerca: il punto focale, ancora una volta, è dato dalle transizioni che si possono postulare verso la nascita di nuove entità sistematiche, connessa magari all'invenzione di nuovi modi di comportarsi, alla scoperta di nuove nicchie ecologiche da utilizzare.

Lo studio si fa più interessante e più complesso quando le specie più o meno largamente conviventi presentano, tutte o parte, uno stesso polimorfismo per un determinato carattere. Le varianti cromatiche dei Crisomelidi *Cryptocephalus hypochoeridis* (L.), *C. sericeus* (L.) Suffr., *C. aureolus* Suffr. ed altri, ad esempio, definiscono analoghi spettri di variabilità cromatica: varrebbe la pena di studiare in parallelo il polimorfismo delle frequenti popolazioni simpatriche di due o tre specie di questo gruppo.

Non meno interessante, forse, è la situazione descritta da MANDL (1973) per il genere *Carabus*, sette specie del quale (*C. scheidleri* Panz., *C. arvensis* Herbst, *C. cancellatus* Ill., *C. linnei* Panz., *C. violaceus* L., *C. coriaceus* L. e *C. auronitens* F.) presentano simultaneamente forme giganti al margine orientale delle Alpi, senza che si possano definire clini o risposte a regole ecogeografiche generali.

14. Biografie alternative o complementari.

I problemi accennati in queste pagine non corrispondono certo alla tematica sull'endemismo e la vicarianza affrontata abitualmente nei lavori di biogeografia ma è proprio su questa struttura delle specie, articolate di frequente in popolazioni più o meno isolate

anche in area continentale, che intendo richiamare l'attenzione come su di un materiale d'elezione per intendere la biogeografia su fondamenti genetici ed ecologici.

Ci si può chiedere allora cosa rimanga, in questa visione, dei grandi problemi della biogeografia tradizionale: lineamenti del popolamento delle grandi regioni biogeografiche; delimitazione del centro d'origine di un gruppo; regole ecogeografiche.

Riguardo il primo punto non si può dimenticare come ancora l'anno scorso (1972) uno dei simposi del XVII Congresso Internazionale di Zoologia avesse per tema la Biogeografia e le connessioni intercontinentali durante il Mesozoico — una biogeografia wegeneriana e jeanneliana che è sempre affascinante ma che resta in parte definitivamente indecidibile, nonostante le stimolanti acquisizioni della geologia moderna, a cominciare da quelle sul paleomagnetismo.

Molte discussioni in proposito ricordano le polemiche tra tolemaici e copernicani sulla natura del centro dell'universo, polemiche accantonate solamente quando ci si convinse del fatto che l'universo poteva anche essere privo di centro.

15. L' « origine » dei taxa.

Vi è poi il problema, fin troppo dibattuto, della localizzazione geografica dell'origine di un gruppo. L'ipotesi più comunemente seguita è quella che considera centro di origine di un gruppo l'areale attuale della specie più primitiva o più generalizzata, interpretando la speciazione come un evento interessante anzitutto le popolazioni marginali della specie.

Opinione contraria fu tuttavia espressa già nel 1915 da MATTHEW, seguito poi da VAVILOV e da pochi altri autori (cfr. BROWN, 1957) che considerano più probabile la speciazione nel cuore dell'areale di una specie.

Questa discussione discende dalla mancata chiarificazione di due punti essenziali.

In primo luogo resta sempre da specificare che cosa si debba intendere per « origine » di un gruppo, dal momento che solo l'incompletezza della nostra documentazione paleontologica traccia, nell'ascendenza di quasi tutte le forme attuali, quei punti di discon-

tinuità che permettono di circoscrivere dei taxa in prospettiva verticale.

In secondo luogo, entrambe le ipotesi alternative costituiscono una generalizzazione di situazioni particolari. E' possibile costruire modelli previsionali che tengano conto del tasso di mutabilità di una specie, delle sue capacità di dispersione e di altri parametri della genetica di popolazione. L'operazione più difficile sarà comunque l'inserimento nelle equazioni di due parametri dipendenti dalla struttura ambientale: una misura di complessità dell'ambiente, che si riflette sulla vagilità della specie (e quindi sull'attendibilità di un modello che la descriva come panmittica) ed una descrizione dell'influenza selettiva dell'ambiente stesso. Quest'ultimo aspetto è stato troppo spesso trascurato: molti fallimenti dei tentativi di interpretare in chiave di selezione naturale un mutamento intervenuto in una popolazione o il diverso spettro di variabilità che due popolazioni conspecifiche dimostrano nei confronti di un polimorfismo assegnato possono derivare proprio da questa obiettiva difficoltà: la logica dell'individuo, per quanto complessa, è comunque più semplice della logica di un ambiente: in questa luce si può intendere, ad esempio, il diverso atteggiamento di LAMOTTE da una parte e di CAIN e SHEPPARD dall'altra verso le studiatissime chiocciole del gen. *Cepaea*.

Quel che si è detto per il problema della localizzazione geografica dell'origine di un gruppo vale anche per le regole ecogeografiche cui ho già accennato più sopra.

Anche qui è impossibile stabilire principi di portata generale, anche se non si può negare che molti esempi si possono portare in appoggio all'una o all'altra di queste regole. Ancora una volta il diverso comportamento delle varie popolazioni di una stessa specie è condizionato da una serie di fattori, in parte intrinseci (cioè strutturali e fisiologici) in parte estrinseci (ecologici) per cui le apparenti leggi non sono che intersezioni ricorrenti di regolarità diverse.

16. Considerazioni metodologiche: epilogo.

Non dovrebbe essere difficile, a questo punto, tirare le somme.

Il lavoro fondamentale del biogeografo dovrebbe svolgersi, a mio avviso, a livello di specie e di categorie infraspecifiche; per

dirla in termini più espliciti, una biogeografia concreta si costruisce anzitutto a livello di popolazione.

Di conseguenza, l'attenzione si sposta dagli endemismi facili delle isole oceaniche antiche a quelli più delicati delle isole prossime e recenti: fino a giungere all'esame di quell'insularità sottile, di quella serie di discontinuità che si manifestano costantemente, anche se con i volti più disparati, nelle aree continentali.

Il metodo di lavoro potrà quindi consistere, in campagna, nella mappatura delle popolazioni, nel rilevamento delle « nuvole di probabilità » di dispersione che le caratterizzano, nella determinazione della loro entità numerica e delle fluttuazioni di questa, nello studio infine del variare del loro spettro di variabilità al variare di tutti i parametri descrivibili.

Ma il lavoro di campagna — e qui la biogeografia moderna si discosta dagli approcci tradizionali — potrà e dovrà essere integrata dall'elaborazione di modelli matematici e dal controllo sperimentale della genetica e del comportamento delle popolazioni in oggetto.

Il fine che si potrà sperare di raggiungere sarà quello di intendere finalmente la dinamica della colonizzazione e dell'estinzione, tappe fondamentali di ogni storia di popolamento. Non si può infatti negare che anche i più complessi problemi relativi al popolamento dei continenti altro non sono se non il frutto della composizione di mille situazioni elementari di questo tipo. Ci troviamo oggi ad ignorare la più parte delle sequenze storicamente rilevanti per la ricostruzione della storia di un popolamento e questa lacuna difficilmente potrà essere colmata. Perciò, se vogliamo costruire una biogeografia positiva, dotata di quel potere previsionale di cui dicevo all'inizio, dobbiamo accantonare questi problemi storici parzialmente indecidibili per affrontare, con i mezzi che oggi possediamo, la logica degli eventi elementari del divenire delle faune.

Abbandoniamo per ora la remota prospettiva di una descrizione globale per una più concreta descrizione di situazioni parziali.

Anche questa ha tuttavia le sue aporie, i suoi punti difficili. Essi si riconducono comunque, in sostanza, al già rilevato problema della descrizione di un ambiente e della sua complessità strutturale.

17. Biogeografia popolazionistica e microevoluzione.

I problemi sono indubbiamente complessi, ma l'approccio qui sommariamente indicato potrà forse meglio di altri avvicinarci al cuore della biologia storica e causale, cioè all'idea di evoluzione.

Ciò è accaduto a RENSCH (v. revisioni in RENSCH, 1954, 1959) quando ha affrontato l'ormai celeberrima situazione dei *Parus* del gruppo *major-minor-cinereus*, esempio classico cui si sono aggiunti, in una sempre più estesa letteratura, altri esempi diffusi non solo tra gli Uccelli, ma anche tra i Mammiferi, gli Anfibi, i Lepidotteri, etc.

A questi esempi più o meno famosi mi sia concesso aggiungere uno inedito, tratto da un gruppo di forme che ho recentemente studiato in collaborazione con Sergio VITTORELLI: si tratta dei Coleotteri Crisomelidi del gruppo *Timarcha tenebricosa* (F.) s.l.

Riassumendo i primi risultati dei nostri studi, di prossima pubblicazione *in extenso*, posso tracciare il quadro seguente.

Questi grossi Crisomelidi atteri sono diffusi, principalmente nella fascia collinare e submontana, attorno alle Alpi, lungo l'Appennino ed in buona parte dell'Europa media, raggiungendo a W la Penisola Iberica e a E il Caucaso e spingendosi a NW fino in Inghilterra (cfr. BECHYNÉ, 1945).

Essendo animali poco mobili, le *Timarcha* tendono a dare di frequente popolazioni locali con habitus abbastanza caratteristico, soprattutto verso i margini interni dell'areale, cioè in corrispondenza delle stazioni più elevate.

Entro la serie da noi studiata si può stabilire una successione alquanto coerente di tipi morfologici, la cui distribuzione geografica è molto caratteristica.

E' abbastanza facile definire i due tipi morfologici estremi: da una parte la *T. nicaensis* degli AA., con il pronoto regolarmente arcuato ai lati e poco ristretto verso la base; l'apice dell'edeago perfettamente arrotondato, le antenne più slanciate (8° articolo più lungo che largo) e di regola meno setolose. Dall'altra parte quella che tradizionalmente viene chiamata *T. tenebricosa angusticollis* Fairm., più snella, con il pronoto fortemente ristretto verso la base;

e deago attenuato verso l'apice con una evidentissima sinuosità preapicale; antenne più tozze (8° articolo isodiametrico) e di regola più setolose.

Le altre forme si distribuiscono entro questi estremi, con una variazione progressiva e per lo più simultanea di tutti i caratteri indicati.

Vediamo ora la distribuzione geografica di queste forme, attorno all'arco alpino.

La prima delle due forme estreme in questione interessa la maggior parte dell'Italia ed un tratto molto limitato della Francia meridionale. Lungo l'arco delle Prealpi Venete, tuttavia, compaiono (già nel Veronese) alcune popolazioni che si discostano, anche per caratteri e deagici, dalla *nicaeensis* tipica, che sembra comunque arrivare, verso oriente, fino al F. Brenta. Immediatamente ad est di questo fiume compare una forma, sensibilmente diversa, che ha ricevuto da G. MÜLLER (1948) il nome di *T. sontiaca* e che è manifestamente intermedia tra *T. nicaeensis* Villa e certe popolazioni descritte come razze di *T. tenebricosa* (F.) (cfr. MÜLLER, 1916; 1948; 1949-1953). All'estremo orientale delle Alpi, comunque, appaiono alcune forme che si allontanano da *T. nicaeensis* ancor più di *T. sontiaca*, come avviene nel Bacino di Vienna o nella Balcania settentrionale. Lasciamo fuori discussione le popolazioni più orientali e seguiamo il nostro cerchio di razze a nord delle Alpi.

Da Vienna alla valle del Rodano attraverso la Baviera e la Svevia si passa progressivamente a forme che accentuano i caratteri della *T. tenebricosa*, assumendo tuttavia facies locali che, già segnalate da WEISE (1893), hanno indotto BECHYNÉ (1945) a creare alcune razze, tutte di dubbio valore.

Scendendo infine lungo il margine occidentale delle Alpi e rientrando in Italia si trova, sulle Alpi Marittime, nel Piemonte meridionale e nei primi tratti appenninici fino a M. Penice (Appennino Pavese) la seconda forma sopra descritta: in questa zona, dunque, si chiude il cerchio di razze e qui convivono le due forme estreme (*T. nicaeensis* e *T. tenebricosa angusticollis* degli AA.), con caratteristiche che ne fanno qui indubbiamente due specie distinte. Pare anzi che in Liguria le due forme siano sensibilmente smistate in piani altitudinali distinti, la *nicaeensis* più in basso e la *tenebricosa angusticollis* a quote più elevate.

E' chiaro che a questo punto uso in maniera del tutto convenzionale i nomi tradizionali di queste forme, in attesa di completarne una revisione più accurata, estesa a tutto il gruppo in questione.

Tralascio perciò in questa sede le considerazioni riguardanti le popolazioni esterne all'arco alpino ed in particolare quelle — molto interessanti — di alcuni massicci montuosi dell'Appennino.

Ho accennato a questi Coleotteri perché ne ho direttamente sott'occhio in questi mesi la situazione. Non v'è dubbio però che molti altri gruppi si possono prestare ad esemplificare la stessa problematica, offrendo un materiale interessantissimo per gli studi biogeografici, microsistematici ed evolucionistici.

Con tutto questo non nego l'interesse dei Baticcini o dei Trechini endemici delle nostre grotte prealpine nè quello dei Monotremi confinati in un angolo remoto del nostro pianeta; tutt'altro. Essi ci sono testimoni, oltre che dell'inesauribile molteplicità delle soluzioni adattative utilizzate dai viventi, anche della complessità della storia delle faune attraverso il tempo.

Ed è proprio per cercare di capire qualche tappa di questo divenire che mi sono soffermato a trattare di un endemismo meno clamoroso ma più sottile, più vicino alla dinamica delle continue transizioni che hanno portato le popolazioni delle varie specie alla distribuzione ed ai caratteri odierni.

Sulle possibilità della biogeografia in un futuro lontano non è il caso di avanzare troppe congetture: la logica secondo la quale le popolazioni naturali si avvicendano nello spazio e nel tempo ci offre per ora sufficiente argomento di studio e di riflessione.

RIASSUNTO

L'autore suggerisce un approccio popolazionistico alla tematica biogeografica che renda possibile uno sviluppo di questa scienza in termini previsionali.

Dopo aver suggerito una definizione dei termini « endemismo » e « vicarianza », sottolinea le difficoltà che si incontrano nell'analisi storica della condizione endemica dei taxa di rango elevato.

Nell'analisi biogeografica sono possibili modelli storici e modelli ecologico-genetici. Quest'ultimi permettono un'analisi più rigorosa dei fenomeni, non tanto attraverso la definizione di regole ecogeografiche o di variazioni clinali, quanto attraverso lo studio della dinamica della colonizzazione e delle condizioni sinecologiche di sopravvivenza di una specie in un'area assegnata.

Lo studio delle faune insulari si mostra del massimo interesse in quest'analisi, ma tra la condizione di isolamento in remote isole oceaniche e la condizione di continuità popolazionistica in area continentale esistono infiniti intermedi possibili. Di grande interesse è lo studio dell'insularità in ambiente continentale, esemplificata dall'autore nella condizione della fauna delle città e di quella dei fontanili padani.

L'autore sottolinea quindi la necessità di una definizione non equivoca dell'eterogeneità di un ambiente, per comprendere gli equilibri biotici che vi si possono instaurare. Ciò porta al riesame del concetto di nicchia ecologica e quindi all'attenta considerazione delle frequenti « coppie di specie » affini che noi incontriamo in condizione praticamente simpatica.

L'autore conclude indicando le difficoltà insite nella consueta problematica biogeografica (in relazione ai grandi lineamenti dei popolamenti continentali o al problema dell'« origine » dei taxa) e le possibilità di un approccio alternativo ecologico-genetico, che permette ragionevolmente di affrontare, a livello di popolazione, la dinamica delle variazioni di areale di una specie e quindi l'instaurarsi di condizioni di endemismo.

SUMMARY

The author suggests a populational approach to biogeography, in order to supply this science with a provisional value.

After a definition of « endemism » and « vicariance », the a. underlines the difficulties of an historical analysis of the endemic condition of higher rank taxa.

The biogeographical analysis allows two kinds of models: the historical and the ecological-genetic ones. Only within a model of the last kind it is possible to analyze thoroughly the facts through the study of the dynamics of colonization and of the synecological conditions which lead to the survival of a species in a given environment.

The study of insular faunas is of the greatest value in this analysis, but there are almost infinite intermediate conditions between the insularity in remote islands and the population continuity in continental areas. Therefore, it is very interesting to study the insularity in continental environments, as the a. indicates for the fauna of the towns and for the fauna of the springs in the Po River Basin.

The a. underlines also the need for a clear-cut definition of the environmental heterogeneity, in order to understand the biotic equilibria in a given area. This leads to a re-examination of the concept of ecological niche and to a close study of the « paired species » we find often in almost sympatric condition.

As a conclusion, the a. indicates the difficulties which underlie the traditional approach to biogeography (with special regard to the origin of the faunas of whole continents and to the problem of the « origin » of taxa) and suggests the value of an ecological-genetic approach, which leads to the study of the dynamics of the areal fluctuation of a species at population level and of the origin of the endemic condition.

LAVORI CITATI

- BECHYNÉ J., 1945 - O Druzích rodu *Timarcha* skupiny *T. tenebricosa* F. De speciebus generis *Timarcha* Latr. sectionis *T. tenebricosa* F.. - Entomologické listy (Folia entomologica), **8**, pp. 5-10.
- BENAZZI M., 1965 - Appunti sulla distribuzione dei Tricladi in Italia. - Boll. Zool., **22**, pp. 149-164.
- BRUSSARD P. F., e EHRLICH P. R., 1970 a - The population structure of *Erebia epipsodea* (Lepidoptera Satyrinae). - Ecology, **51**, pp. 119-129.
- BRUSSARD P. F., e EHRLICH P. R., 1970 b - Contrasting population biology of two butterfly species. - Nature, **227**, pp. 91-92.
- BRUSSARD P. F., e EHRLICH P. R., 1970 c - Adult behavior and population structure in *Erebia epipsodea* (Lepidoptera: Satyrinae). - Ecology, **51**, pp. 881-885.
- BROWN W. L., 1957 - Centrifugal speciation. - Quart. Rev. Biol., **32**, pp. 247-278.
- BRUNDIN L., 1972 - Phylogenetics and biogeography. - Syst. Zool., **21**, pp. 69-79.
- CAPRA F., 1962/63 - Odonati del Lago Trasimeno e lista delle specie dell'Umbria. - Riv. Idrobiologia, Perugia, **2**, pp. 157-196.
- CARSON H. L., 1955 - The genetic characteristics of marginal populations of *Drosophila*. - Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol., **20**, pp. 276-287.
- CULVER D. C., 1970 - Analysis of simple cave communities. I. Caves as islands. - Evolution, **24**, pp. 463-474.
- DARLINGTON Ph. J., Jr., 1957 - Zoogeography: the geographical distribution of animals. - New York, Wiley, XIV, 675 pp..
- FLAHERTY D. L., 1969 - Ecosystem trophic complexity and densities of the Willamette mite (*Eotetranychus willamettei* Ewing) (Acarina Tetranychidae). - Ecology, **50**, pp. 911-916.
- FORD E. B., 1964 - Ecological genetics (2nd Ed.). - London, Methuen, XV, 335 pp.
- HARDISTY M. W., e POTTER I. C., 1971 - Paired species, in: HARDISTY M. W. e POTTER I. C. (Eds.) - The biology of Lampreys. - New York, Acad. Press, **1**, pp. 249-277.
- HENNIG W., 1966 - Phylogenetic Systematics. - Urbana, Univ. of Illinois Press, 263 pp..
- HESSE R., 1925 - Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. - Jena, Fischer, XII, 613 pp..
- LAUSI D., 1972 - Die Logik der pflanzensoziologischen Vegetationsanalyse. Ein Deutungsversuch, in TÜXEN R. (Ed.) - Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie. - Den Haag, Junk, pp. 17-28.
- LINDROTH C. H., 1946 - Inheritance of wing dimorphism in *Pterostichus anthracinus* Ill. - Hereditas, **32**, pp. 37-40.
- LINDROTH C. H., 1957 - The faunal connections between Europe and North America. Stockholm, Almqvist and Wiksell, 344 pp..
- MACARTHUR R., 1955 - Fluctuation of animal populations, and a measure of community stability. - Ecology, **36**, pp. 533-536.
- MACARTHUR R., 1972 - Geographical Ecology. - New York, Harper e Row, XVIII, 269 pp..
- MACARTHUR R., e WILSON E. O., 1967 - The theory of island biogeography. - Princeton, Princeton University Press, XI, 203 pp..
- MANDL K., 1973 - Zwerg- und Riesenformen bei *Carabus*-Arten. - Nachrichtenbl. d. Bayer. Entom., **22**, pp. 26-29.
- MARCUZZI G., 1963 - Rapporti tra fattori ambientali e stabilità delle comunità zooplanctoniche nel Mar Adriatico. - Atti Ist. Ven. SS.LL.AA., **121**, pp. 245-252.
- MARGALEF R., 1957 - La teoria de la informacion en ecologia. - Mem. Real Acad. C.A. Barcelona, **23**, pp. 373-449.

- MATTHEW W. D., 1915 - Climate and evolution. - Ann. N.Y. Acad. Sci., **24**, pp. 171-318.
- MAYR E., 1963 - Animal species and evolution. - Oxford-London, Univ. Press, XIV, 797 pp..
- MINELLI A., 1974 - Studio preliminare della fauna di Treviso con riflessioni sulla fauna degli ambienti urbani. - Atti Ist. Ven. SS.LL.AA., **132**, Cl. Sc. Mat. Nat., pp. 115-156.
- MÜLLER G., 1916 - Coleopterologische Beiträge zur Fauna der österreichischen Karstprovinzen und ihrer Grenzgebiete. - Entom. Blätt., **12**, pp. 79-103.
- MÜLLER G., 1926 - I Coleotteri della Venezia Giulia. I. Adepfaga. - Trieste, 306 pp..
- MÜLLER G., 1948 - Contributo alla conoscenza dei Coleotteri Fitofagi. - Atti Mus. Civ. St. Nat. Trieste, **17**, pp. 61-98.
- MÜLLER G., 1949/53 - I Coleotteri della Venezia Giulia. II. Phytophaga. - Trieste, 685 pp..
- POULSON Th. L., CULVER D. C., 1969 - Diversity in terrestrial cave communities. - Ecology, **50**, pp. 153-158.
- REINIG W. F., 1938 - Elimination und Selektion. Eine Untersuchung über Merkmalsprogressionen bei Tieren und Pflanzen auf genetisch- und historisch-chorologischer Grundlage. - Jena, Fischer, 146 pp..
- RENSCH B., 1954 - Neuere Probleme der Abstammungslehre. - Stuttgart, Enke, XI, 436 pp..
- RENSCH B., 1959 - Evolution above the species level. - London, Methuen, XVII, 419 pp..
- STRASSER C., 1965 - I Diplopodi della fauna siciliana. - Atti Acc. Gioenia Sc. Nat. Catania, (6) **17**, pp. 1-36.
- UDVARDY M. D. F., 1969 - Dynamic zoogeography with special reference to land animals. - New York, Van Nostrand Reinhold, XVIII, 445 pp..
- VUILLEUMIER F., 1970 - Insular biogeography in continental regions. I. The northern Andes of South America. - Amer. Nat., **104**, pp. 373-388.
- VUILLEUMIER F., 1973 - Insular biogeography in continental regions. II. Cave faunas from Tessin, Southern Switzerland. - Syst. Zool., **22**, pp. 64-76.
- WEISE J., 1893 - Coleoptera Chrysomelidae, in ERICHSON W. F. (Ed.) - Naturgeschichte der Insecten Deutschlands, Berlin, (1) **6**, XIV, 1161 pp..