V. SBORDONI · G. ALLEGRUCCI · D. CESARONI · M. COBOLLI SBORDONI · E. DE MATTHAEIS · M. RAMPINI · G. SAMMURI

Istituto di Zoologia dell'Università di Roma

Problemi di biogeografia e genetica di popolazioni nel genere Dolichopoda (Orthoptera, Rhaphidophoridae)*

Il genere *Dolichopoda* con le sue trenta specie cavernicole distribuite nel bacino mediterraneo costituisce un gruppo di particolare interesse per il biogeografo. Tale interesse è determinato da vari fattori: buon livello di conoscenze sistematiche (impiego di caratteri a livello cariologico e submicroscopico accanto alla morfologia tradizionale), discreta conoscenza della geonemia, disponibilità di dati su forme affini fossili, conoscenza accurata della bioecologia almeno per alcune specie. Inoltre le diverse popolazioni mostrano uno spettro nel grado di specializzazione all'ambiente cavernicolo per cui le opportunità attuali di dispersione attiva e passiva variano considerevolmente da una specie all'altra. Pertanto lo studio di questo genere eutroglofilo ha dato e può ancora dare molte informazioni sulla dinamica del popolamento delle grotte, utili anche per interpretare l'attuale geonemia di altri gruppi di cavernicoli oggi prevalentemente rappresentati da forme troglobie.

In questo studio discutiamo alcuni risultati di una serie di ricerche da noi svolte su *Dolichopoda* che, pur essendo dirette principalmente a problemi di genetica ed ecologia di popolazioni, forniscono tuttavia interessanti indicazioni biogeografiche a lato di quelle precedentemente esposte in varie occasioni da diversi autori. (Chopard, 1932; Capra, 1934; 1957; Baccetti, 1958; 1961; 1975; Baccetti e Capra, 1959; 1970; Sordoni et al., 1979).

In particolare riferiamo dati relativi a stime di distanza genetica e tempi di divergenza tra popolazioni e specie dell'Italia peninsulare e delle isole.

^{*} Lavoro eseguito con un contributo del CNR.

E' stata calcolata la distanza genetica tra 23 popolazioni continentali ed insulari appartenenti a 5 specie di *Dolichopoda*: *D. schiavazzii* Capra, *D. baccettii* Capra, *D. aegilion* Baccetti, *D. laetitiae* Menozzi, *D. geniculata* (Costa) (Tab. 1).

TAB. 1 - Dati sulle popolazioni saggiate

Specie e popolazione	Località	Altitudine	N.ro individui saggiati	
D. schiavazzii				
Acquedotto del Cisternino	Livorno (LI)	45	57	
Buca dei Pipistrelli	Montorsaio (GR)	250	17	
Tomba del Belagaio	Roccastrada (GR)	355	22	
Gr. di Ugliero	Rio Marina, Elba (LI)	100	29	
Catacombe di Pianosa	Pianosa (LI)	0	30	
Buca sopra Cimitero	M. Argentario (GR)	520	29	
D. baccettii				
Galleria del Colonnino	M. Argentario (GR)	590	35	
Gr. di Punta degli Stretti	M. Argentario (GR)	4	54	
Buca Poggio delle Piane	M. Argentario (GR)	54	14	
D. aegilion				
Miniera di Campese	Campese, Giglio (GR)	40	23	
D. laetitiae				
Cant. di Acquapendente	Acquapendente (VT)	423	29	
Cant. di Pitigliano	Pitigliano (GR)	313	30	
Ruderi di Villa Chigi	Formello (Roma)	220	193	
Gr. del Diavolo	Semproniano (GR)	328	45	
Acq. del Puzzillo	San Panfilo d'Ocra (AQ)	930	61	
D. geniculata				
Gr. delle Praie	Lettomanoppello (PE)	450	59	
Gr. di Villa Ada	Roma (Roma)	59	42	
Pozzo l'Arcaro	Ceccano (FR)	300	15	
Gr. degli Ausi	Prossedi (LT)	65	40	
Gr. di Pastena	Pastena (FR)	196	155	
Gr. dei Briganti	Vallecorsa (FR)	358	26	
Gr. di Valmarino	M. San Biagio (LT)	<i>5</i> 0	146	
Risorgenza dell'Aquila	Tramutola (PZ)	900	68	

Applicando il metodo di Nei (1975), sulla base di 7 proteine codificate da 15 loci, abbiamo ottenuto dei valori medi di distanza genetica, tra popolazioni conspecifiche (D=0.098) e tra popolazioni appartenenti a specie diverse (D=0.281). La Tab. 2 riporta i valori

di distanza genetica tra coppie di specie, calcolati come media delle distanze genetiche tra popolazioni allospecifiche.

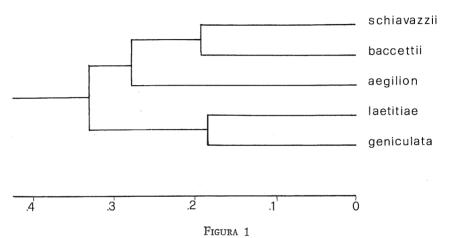
Dall'analisi di queste stime (Tab. 2) si può osservare che i valori di distanza genetica tra baccettii, schiavazzii da una parte e geniculata, laetitiae dall'altra sono dello stesso ordine di grandezza, mentre la specie insulare aegilion appare maggiormente differenziata. L'affinità tra D. baccettii e D. schiavazzii, che si trovano in uno stesso cluster (Fig. 1), è anche evidenziata dall'esistenza di ibridi naturali, raccolti in una grotta dell'Argentario, ove attualmente le due specie convivono, individuati tramite l'impiego di alcuni sistemi gene-enzima. E' possibile quindi che le differenze cariologiche tra queste due specie, legate principalmente all'assenza o presenza di un eterocromosoma (Baccetti, 1976), siano di recente acquisizione.

TAB. 2 - Valori di identità genetica (sopra) e distanza (sotto) fra specie di Dolichopoda

	schiavazzii	baccettii	aegilion	laetitiae	
D. baccettii	.825 .192				
D. aegilion	.717 .332	.799 .224			
D. laetitiae	.727 .319	.761 .273	.658 .418		
D. geniculata	.723 .324	.714 .337	.736 .306	.834 .182	

Ibridi sono stati inoltre ottenuti da un esperimento di colonizzazione artificiale in cui un campione di una popolazione di D. laetitiae è stato introdotto in una grotta naturale abitata da D. geniculata. Le due popolazioni erano marcate geneticamente da allozimi alternativi della fosfoglucomutasi. Nonostante l'affinità evidenziata da questi risultati tra D. laetitiae e D. geniculata, il confronto tra queste specie non è molto indicativo per la notevole eterogeneità riscontrata tra le varie popolazioni di D. geniculata, alcune delle quali mostrano valori di distanza dello stesso ordine di grandezza di quelli registrati tra specie.

Questi dati sembrano indicare che il differenziamento tra le varie popolazioni e specie dell'Italia peninsulare sia stato determinato dalla frammentazione e dal confinamento di popolazioni nell'ambiente grotta a partire da un unico ceppo ancestrale di *Dolichopoda* che, probabilmente presente nella penisola già dal Terziario (Baccetti, 1961), ha subito il complicato alternarsi delle vicende



Cladogramma illustrante i rapporti di similarità genica fra cinque specie di Dolichopoda

climatiche almeno dal Pliocene ad oggi. Ciò potrebbe aver determinato ad intervalli di tempo corrispondenti a glaciali e interglaciali, il succedersi di opportunità di espansione e riconquista dell'ambiente epigeo e di periodi di confinamento e rifugio nelle grotte. I tempi di divergenza, calcolati tra le varie popolazioni e specie con il metodo di Nei (1975), indicano vari periodi in cui gruppi di popolazioni avrebbero realizzato un definitivo isolamento dei pool genici, a partire da circa 1.5×10^6 anni fa (Villafranchiano), epoca in cui si sarebbe differenziato il ceppo che ha dato origine a *D. geniculata* e *D. laetitiae* da quello comune a *D. baccettii* e *D. schiavazzii*, a seguire via via fino ad episodi più recenti datati a circa 50.000 anni fa (Würm).

Varie considerazioni però suggeriscono, in particolare per *Dolichopoda*, una certa cautela nella valutazione di queste stime che sono basate sull'ipotesi dell'evoluzione neutrale dei polimorfismi enzimatici e assumendo un tasso medio di sostituzione aminoacidica

per locus per anno, relativo alle proteine saggiate, pari a 10⁻⁷. In realtà esistono evidenze che almeno alcuni dei sistemi gene-enzima studiati non sono selettivamente neutri in *Dolichopoda* e che la loro variazione è correlata con parametri ambientali legati alla latitudine a all'altitudine (Sbordoni et al., 1976 e dati non pubblicati). Ciò suggerisce, quindi, che le misure dei tempi di divergenza precedentemente discusse siano da considerare soltanto indicative.

SUMMARY

Patterns of genetic differentiation at 15 enzyme loci were investigated in the following cave cricket species of the genus Dolichopoda from Central Italy: D. schiavazzii, D. baccettii, D. aegilion, D. laetitiae and D. geniculata. Mean genic distance values (Nei's index) were calculated between conspecific and interspecific comparisons from 23 continental and insular populations. These values average 0.098 between conspecific populations and 0.281 between populations belonging to different species. A dendrogram based on the electrophoretic data shows closer relationshpis between D. schiavazzii and D. baccettii and between D. laetitiae and D. geniculata respectively, which fall into two different clusters; the island species D. aegilion is more separated from these two groups. The occurrence of hybrids between D. schiavazzii and D. baccettii and between D. laetitiae and D. geniculata, revealed both in nature and in experimental crossing tests, strongly supports these relationships. Evolutionary time calculations based on allozymic data suggest that major cladogenetic events in peninsular Dolichopoda started from 1,5·106 years ago (Villafranchian), presumedly following geographic isolation in caves.

LAVORI CITATI

- BACCETTI B., 1958. Notulae orthopterologicae. IX. Osservazioni cariologiche sulle *Dolichopoda* italiane. Redia **43**: 315-327.
- BACCETTI B., 1961. I caratteri dell'ortotterofauna cavernicola italiana. Atti Accad. Naz. Ital. Entomol. Rend. 8: 317-323.
- BACCETTI B., 1975. Notulae orthopterologicae XXXII. Una nuova specie di *Dolichopoda* raccolta all'Isola del Giglio. Boll. Ist. Entomol. Univer. Bologna 31: 205-214.
- BACCETTI B., 1976. Notulae orthopterologicae. XXXIII. II popolamento dell'Arcipelago Toscano (Studio sulla Riserva Naturale dell'Isola di Montecristo XII) Lav. Soc. Ital. Biogeogr. (N.S.) 5 (1974): 523-540.
- BACCETTI B. e F. CAPRA 1959. Notulae orthopterologicae. XII. Revisione delle specie italiane del genere *Dolichopoda* Bol. Redia 44: 165-217.
- BACCETTI B. e F. CAPRA, 1970. Notulae orthopterologicae. XXVII. Nuove osservazioni sistematiche su alcune *Dolichopoda* italiane esaminate anche al microscopio elettronico a scansione (Orthoptera, Rhaphidophoridae). Mem. Soc. Entomol. Ital., 48: 351-367.
- CAPRA F., 1934. Una nuova Dolichopoda d'Italia. Boll. Soc. Entomol. Ital., 46, (3): 40-43
- CAPRA F., 1957. Una nuova Dolichopoda del Monte Argentario. Boll. Soc. Entomol. Ital., 87: 90-92.

- Chopard L., 1932. Les Orthoptères cavernicoles de la Faune Paléarctique. Biospeologica LVII. Arch. Zool. expér. gen. Paris, 74: 263-286.
- Nei M., 1975. Molecular population genetics and evolution. North-Holland Publ. Comp. Amsterdam. Oxford.
- SBORDONI V., G. ALLEGRUCCI, D. CESARONI e G. SAMMURI 1979. Sulla posizione sistematica e le affinità di *Dolichopoda «etrusca»* in base a dati elettroforetici. Fragm. Entomol., **15**: 67-78.
- SBORDONI V., E. DE MATTHAEIS e M. COBOLLI SBORDONI, 1976. Phosphoglucomutase polymorphism and natural selection in populations of the cave cricket *Dolichopoda geniculata*. Z. Zool. Syst. Evolut.-forsh. **14**: 292-299.