

Gli eventi paleoclimatici del Quaternario in Italia Centrale: il modello biogeografico di *Androniscus dentiger* (Oniscidea, Trichoniscidae)

GABRIELE GENTILE

*Dipartimento di Biologia Animale e dell'Uomo, Università di Roma "La Sapienza"
piazzale Aldo Moro 5 - 00185 Roma*

Key words: Quaternario, Glaciazioni, Isopodi, Flusso genico, Ambiente cavernicolo.

SUMMARY

In this paper the genetic variation of the woodlouse *Androniscus dentiger* is interpreted in order to provide the reader with a biogeographic model of genetic differentiation. The different role of evolutionary factors influencing the process of divergence among several populations of Central Italy is discussed. The importance of Quaternary glaciations in shaping the microevolutionary patterns observed is highlighted.

INTRODUZIONE

Gli eventi paleoclimatici relativi alle glaciazioni della fine Terziario e del Quaternario, hanno avuto, come è noto, un'enorme rilevanza nell'evoluzione di numerose specie di artropodi. In particolare, nelle valli prealpine i cambiamenti climatici e il distendersi di ghiacci hanno determinato, per una serie di organismi, la comparsa di barriere ecologiche e geografiche alla dispersione (Sbordoni et al., 1982; Vailati, 1988, ecc.). Il frazionamento dei diversi sistemi montuosi ha, in molti casi condotto al confinamento di piccole popolazioni in rifugi isolati, creando le premesse per una loro evoluzione indipendente, spesso correlata a eventi di speciazione.

Nel corso dei periodi glaciali si sono spesso create condizioni favorevoli per la colonizzazione dell'ambiente cavernicolo da parte di organismi igrofilo e legati a basse temperature (Juberthie, 1984). Questi fenomeni hanno interessato, in particolare, gli isopodi terrestri della famiglia Trichoniscidae, che comprende numerose forme cavernicole e preadattate alla vita cavernicola che hanno trovato rifugio in ambienti sotterranei. La presenza di ghiacciai estesi è stata inoltre spesso considerata un prerequisito fondamentale per il loro isolamento geografico e il loro successivo differenziamento (Vandel, 1960a). Un'evidenza a favore di que-

sta interpretazione potrebbe essere rappresentata dalla presenza di un consistente numero di endemismi cavernicoli nella isopodofauna prealpina, che non trova riscontro nel numero di endemismi cavernicoli appenninici (Argano et al., 1982). Infatti, contrariamente a quanto si è verificato nell'arco prealpino, nella dorsale appenninica la presenza di ghiacciai è stato un fenomeno di minore rilevanza.

Tuttavia, negli ultimi anni, vari studi sulla struttura genetica di alcune specie di triconiscidi centro-italiani hanno aggiustato questa prospettiva, fornendo nuove informazioni sulle loro dinamiche evolutive e sui fattori che le hanno determinate (Gentile, 1994; Cobolli Sbordoni et al., 1995; 1997; Gentile e Sbordoni, 1998; Gentile e Allegrucci, in stampa). Questi studi, condotti attraverso l'uso dell'elettroforesi di allozimi, hanno messo in luce in diverse specie appartenenti ai generi *Androniscus*, *Oritoniscus* e *Trichoniscus*, l'esistenza di un marcato differenziamento genetico, la cui origine è molto probabilmente da collocare in seno agli eventi paleoclimatici relativi alle glaciazioni di fine Terziario e del Quaternario.

In particolare, *Androniscus dentiger* è stato oggetto di uno studio su larga scala geografica (Italia centrale), caratterizzato da un elevato numero di popolazioni studiate. Ciò ha permesso di raccogliere una rilevante quantità di dati e ha reso possibile la realizzazione di un modello biogeografico di differenziamento genetico dettagliato, discusso in Gentile (1994), Gentile e Sbordoni (1998) e Gentile e Allegrucci (in stampa). Questa nota vuole essere l'occasione di riassumere parte delle informazioni raccolte su questa specie, fornendo una chiave di lettura delle sue dinamiche evolutive con particolare riferimento agli eventi paleoclimatici che hanno caratterizzato la fine del Terziario e il Quaternario in Italia centrale.

IL CASO DI *ANDRONISCUS DENTIGER*

Androniscus dentiger (Verhoeff, 1908) popola, come altre specie congeneriche, ambienti edafici umidi. Sebbene questa specie sia suscettibile a forme di trasporto passivo dovute all'intervento dell'uomo, in situazioni naturali la sua presenza è stata riscontrata dallo scrivente in ambienti di piano submediterraneo (zona di transizione con foresta mista di alberi sempreverdi e decidui), submontano (con foreste decidue e castagno) e, più raramente, in habitat riferibili al piano montano (faggio, pino laricio e abete). Questa specie è presente inoltre in ambienti sotterranei quali il *milieu souterrain superficiel* (MSS, Juberthie et al., 1980) e grotte naturali e artificiali. Generalmente, nei triconiscidi, provvisti di un apparato respiratorio praticamente di tipo branchiale, un'alta igrofilia rappresenta un forte vincolo alla dispersione. Un'evidenza di questo fenomeno è l'alto numero di taxa (al livello sia di genere, sia di specie) differenziati geograficamente, che sono endemismi spesso ristretti a piccole aree. Il genere *Androniscus*, per esempio, raccoglie una decina di specie per lo più confinate nell'arco prealpino, inteso un tempo come il centro di origine di questo taxon (Vandel, 1960b). *A. dentiger*, al contra-

rio delle specie appartenenti allo stesso genere e di altri triconiscidi, è presente in un'area molto vasta, che comprende la Gran Bretagna, l'Europa centrale, l'Italia peninsulare, la Sicilia, e il Nord Africa. Per la sua ampia distribuzione, questa specie è stata considerata in una fase di espansione attiva del proprio areale, resa possibile grazie a un alto tasso di dispersione (Vandel, 1960a). In *A. dentiger*, le ipotizzate elevate capacità dispersive e la scarsa variabilità morfologica osservata tra molte popolazioni (Vandel, 1960b), suggerirebbero l'esistenza di un elevato flusso genico. Tuttavia, negli ultimi vent'anni sono state fornite numerose evidenze, relative ad altri artropodi cavernicoli ed endogei (Laing et al., 1976; Delay et al., 1980; Cobolli Sbordoni et al., 1990; Messana et al., 1995, etc.), che mostrano come alcuni organismi possano presentare un alto grado di differenziamento genetico, in assenza di un corrispondente differenziamento morfologico. Da ciò si deduce che, per questi organismi, lo studio della variazione geografica di caratteri morfologici non è sempre uno strumento del tutto affidabile per trarre delle inferenze sul grado di isolamento genetico delle popolazioni.

Di conseguenza, nascono dei dubbi circa il reale livello di flusso genico in *A. dentiger*. È ragionevole domandarsi se le popolazioni di questa specie scambino davvero geni tra loro. Se sì, quali popolazioni? e in che misura?

Inoltre, malgrado il suo ipotetico alto tasso di dispersione, *A. dentiger* non è sempre rinvenibile negli ambienti potenzialmente colonizzabili, all'interno del suo areale. Per esempio la sua assenza è stata notata nei rilievi costieri della Toscana meridionale (Taiti e Ferrara, 1980) e, dallo scrivente, in numerose grotte ove invece è stata rinvenuta una comunità cavernicola ben strutturata. Ciò lascia intravedere una dinamica microevolutiva complessa, alla cui modulazione possono aver contribuito diversi fattori, ognuno con un peso diverso.

Questi interrogativi sono alla base di una ricerca, condotta nell'arco di più anni, sulla struttura genetica di *A. dentiger* dell'Italia Centrale. Quest'area è stata scelta in particolare per due motivi. Il primo è che, secondo le ipotesi sopra esposte, è in quest'area che sarebbe lecito attendersi un maggior grado di omogeneità genetica tra le popolazioni di questa specie. In particolare, le popolazioni di quest'area dovrebbero condividere un elevato flusso genico tra loro, indipendentemente dal fatto che siano cavernicole o di superficie. Il secondo è che *A. dentiger* è qui molto comune (con le dovute eccezioni), come ci si aspetterebbe per un organismo dalle ampie capacità di dispersione.

Sono state studiate 28 popolazioni di *A. dentiger*, rappresentate in Fig. 1 da sigle di tre lettere. In maiuscolo sono riportate le popolazioni cavernicole, mentre in minuscolo e corsivo, quelle di superficie (anche se legate, comunque, ad ambienti umidi). Per controllo, sono state studiate anche alcune popolazioni appartenenti ad altre quattro diverse specie prealpine di *Androniscus* (*A. degener*, *A. calcivagus*, *A. cfr. subterraneus* e *A. spelaeorum*). L'elenco dettagliato delle località di raccolta è riportato in Gentile e Allegrucci (in stampa). Il grado di

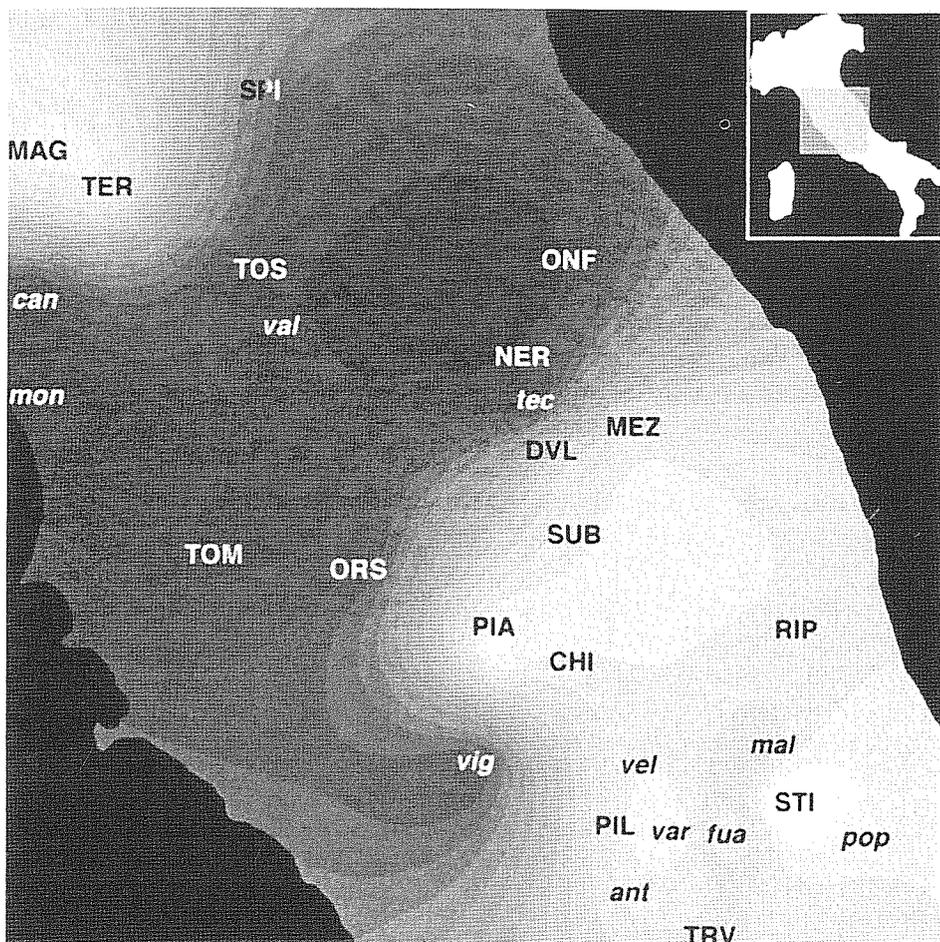


Fig. 1 - Variazione geografica in *Androniscus dentiger*. Le popolazioni cavernicole sono indicate in minuscolo e corsivo, quelle superficiali in maiuscolo. Questo pattern è stato ottenuto a seguito di un'analisi delle corrispondenze condotta sulle frequenze alleliche. Le coordinate delle popolazioni sul primo asse (circa il 25% della varianza) sono state interpolate usando un algoritmo di autocorrelazione spaziale al fine di ottenere una *contour map* (Cavalli-Sforza et al., 1994; Cesaroni et al. 1997). Ogni livello di grigio corrisponde a un intervallo di 0,1 sul primo asse. Più livelli di grigio esistono tra due popolazioni, più queste sono diverse geneticamente. Popolazioni che si trovano su tonalità di grigio simili, sono geneticamente simili tra loro.

polimorfismo genetico è stato studiato attraverso l'elettroforesi di allozimi su cellogel. Sono stati esaminati 19 loci enzimatici. La lista dei loci, il protocollo usato e la tabella delle frequenze alleliche sono riportati in Gentile e Sbordoni (1998).

Inaspettatamente, in *A. dentiger* del Centro Italia è emerso un alto grado di differenziamento genetico. La lettura combinata degli indici di Wright (1931), indica chiaramente che la principale componente della variabilità genetica di

questa specie è rappresentata quasi esclusivamente da differenze tra popolazioni ($F_{ST}=0,764$, $F_{IT}=0,769$, $F_{IS}\approx 0$). Ciò è suggerito anche dall'alta distanza genetica media tra le varie popolazioni ($D_{Nei'72}=0,493$).

Dati di tipo genetico possono essere utilizzati per ottenere delle stime indirette di flusso genico tra popolazioni naturali. Numerosi metodi indiretti per la stima di flusso genico sono stati discussi in Larson et al. (1984), Lewontin (1985), Slatkin (1985) e Slatkin e Barton (1989). L'utilizzo di questi metodi prevede, in alcuni casi, che siano rispettati determinati assunti circa la struttura delle popolazioni e, soprattutto, che i marcatori genetici utilizzati non siano sotto selezione.

Non esiste la possibilità di affermare con certezza che la variabilità osservata in un dato set di loci genici sia di tipo neutrale. Tuttavia, la genetica di popolazione permette almeno di verificare se il comportamento di alcune statistiche che descrivono questa variabilità sia o meno congruente con quanto atteso teoricamente in un contesto di assenza di selezione. In particolare, un'analisi comparativa dei valori di F_{ST} locus per locus rappresenta un primo utile strumento. Ciò permette di determinare se il pattern di variazione mostrato da un locus sia congruente con quello degli altri loci (Slatkin, 1987). Un altro metodo, più potente, è stato suggerito da Slatkin (1982) ed è basato sul fatto che, in popolazioni naturali, è possibile comparare la distribuzione osservata dei tassi di omozigosi, con quella teoricamente attesa in assenza di selezione.

Dall'applicazione di queste metodiche in *A. dentiger*, è risultato che un solo locus (*Mdh.1*) mostra un pattern di variazione non congruente con l'ipotesi di neutralità. Perciò, questo locus è stato escluso dal set di loci considerati al fine di ottenere delle stime di flusso genico.

In *A. dentiger*, stime di Nm (dove N è la dimensione effettiva della popolazione e m è il tasso di migrazione) sono state ottenute attraverso l'applicazione di tre diversi metodi. Nm è stato stimato attraverso θ (Weir e Cockerham, 1984), G_{ST} (Nei, 1977) e il metodo degli alleli privati (Slatkin e Barton, 1989). Questi metodi hanno permesso di mettere in evidenza una pressoché assoluta assenza di flusso genico, anche tra popolazioni distanti poche decine di chilometri. (Gentile e Sbordoni, 1998). Attraverso, l'uso dell'analisi delle corrispondenze (Benzecri et al., 1973) è stato possibile individuare il pattern geografico mostrato in Fig. 1. La figura mostra che, in Italia centrale, è sostanzialmente possibile identificare due gruppi di popolazioni, definiti d'ora in avanti come A e B, rispettivamente. Il gruppo A (grigio scuro in Fig 1) comprende le popolazioni distribuite nell'Appennino nord-orientale, delle Marche settentrionali e nelle pianure alluvionali della Toscana e dell'Alto Lazio. L'insieme delle popolazioni del gruppo B (grigio chiaro) è distribuito su un areale disgiunto, complementare ad A, che interessa le Alpi Apuane, l'Appennino umbro-marchigiano, l'Abruzzo e il Lazio. Da notare che la bassa valle del Tevere potrebbe avere una certa importanza nel mantenere separati i due gruppi. Essi sono fra loro molto distanti gene-

ticamente ($D_{\text{Nei}'72}=0,670$, Fig. 2c), presentano un numero molto diverso di alleli privati (2 in A e 11 in B) e mostrano valori medi di eterozigosi significativamente diversi ($H_o \approx 0,08-0,11$, rispettivamente per A e B).

Considerando i due gruppi separatamente, è risultato che in A, i tassi medi di eterozigosi sono bassi sia per le popolazioni cavernicole ($H_o \approx 0,08$), sia per quelle superficiali ($H_o \approx 0,09$). Non vi è differenza statisticamente significativa tra questi valori. Le popolazioni cavernicole e di superficie risultano poco differenziate, presentando simili e relativamente bassi valori medi di distanza genetica tra loro ($D_{\text{Nei}'72}=0,141$ e $D_{\text{Nei}'72}=0,105$, rispettivamente). Inoltre la distanza genetica media tra le popolazioni cavernicole e superficiali non è significativamente diversa da zero. Al contrario, in B le popolazioni cavernicole presentano un tasso medio di eterozigosi ($H_o \approx 0,10$) significativamente più basso di quello osservato per le popolazioni di superficie ($H_o \approx 0,13$). In questo gruppo, la distanza genetica media tra popolazioni cavernicole e superficiali è invece molto elevata ($D_{\text{Nei}'72}=0,371$). Inoltre, le popolazioni cavernicole sono molto differenziate geneticamente tra loro ($D_{\text{Nei}'72}=0,465$) e possono essere distinte dalle popolazioni di superficie, geneticamente fra di esse più simili ($D_{\text{Nei}'72}=0,186$).

IL MODELLO BIOGEOGRAFICO

I dati raccolti fino a questo momento permettono di ricostruire, o almeno ipotizzare, alcune tappe della dinamica evolutiva di *A. dentiger* dell'Italia Centrale. Una serie di indizi possono essere portati a sostegno dell'ipotesi secondo cui gli eventi di divergenza tra le popolazioni del gruppo A sono piuttosto recenti. Il primo indizio è fornito dal basso numero di alleli privati che caratterizza A. Esso suggerisce che la mutazione non abbia giocato un ruolo fondamentale nel processo di divergenza di queste popolazioni, come invece sarebbe stato lecito attendersi in uno scenario evolutivo molto antico. La recente origine delle popolazioni di questo gruppo implica che anche le grotte di quest'area siano state in genere colonizzate di recente. In accordo con questa ipotesi, all'interno di A, non è stato osservato un significativo differenziamento genetico tra le popolazioni cavernicole e superficiali. Infatti il basso valore di distanza genetica media tra popolazioni cavernicole è comparabile con quello osservato per le superficiali. Questo dato appare importante, perché rivela che, per questa specie, le grotte di quest'area non hanno avuto il ruolo di rifugio che le grotte prealpine hanno invece avuto per altri isopodi o in generale per altri artropodi. È estremamente probabile che le popolazioni di A si siano originate da un numero ristretto di popolazioni appartenenti a B, già presente nell'Appennino. Le popolazioni progenitrici potrebbero essere state di superficie, com'è suggerito dalla distanza genetica media, significativamente più bassa tra le popolazioni di A (nel loro insieme)

e le superficiali di B ($D_{\text{Nei}'72}=628$), che non tra le popolazioni di A e le cavernicole di B ($D_{\text{Nei}'72}=690$). In particolare, la *contour map* mostrata nella Fig. 1 illustra come questo processo possa aver avuto inizio a partire da un'area localizzata nell'Appennino nord-orientale, con una graduale colonizzazione delle pianure alluvionali della Toscana e del Lazio settentrionale. È anche probabile che tale colonizzazione sia avvenuta a mezzo di piccoli propaguli. Questa dinamica comporta una diminuzione della variabilità genetica nelle popolazioni colonizzatrici, nelle quali alleli rari nelle popolazioni sorgenti hanno una minore probabilità di essere rappresentati (Slatkin, 1977; Wade e McCauley, 1988; Whitlock e McCauley, 1990; Gentile e Sbordoni, 1998). Ciò è in accordo col minore tasso di eterozigosi mostrato dalle popolazioni superficiali e cavernicole di A, rispetto al tasso di eterozigosi delle popolazioni di B.

È impossibile interpretare geograficamente il pattern di variazione genetica delle popolazioni del gruppo B (Fig. 1). Queste popolazioni, nel loro insieme, sono molto diverse geneticamente da quelle appartenenti ad A e in genere sono tra di loro molto differenziate. Esse presentano anche un differente pattern microevolutivo. Infatti, in B, la mutazione sembra essere uno fattore evolutivo rilevante, come è suggerito dalla presenza di un alto numero di alleli privati. Inoltre, la presenza in B di un alto numero di alleli condivisi da un numero molto ristretto di popolazioni (due o tre) può essere interpretata come una traccia di un polimorfismo ancestrale, ridotto a causa di eventi di estinzione (Lessios e Weinberg, 1994; Lessios et al., 1994). Infatti, è molto improbabile che uno stesso allele possa insorgere in differenti popolazioni a causa di indipendenti eventi di mutazione.

Poiché appare irragionevole ipotizzare un diverso tasso di mutazione nei due gruppi, l'evidente importanza della mutazione e, in generale, gli alti valori di distanza genetica riscontrati tra le popolazioni del gruppo B (Fig. 2b) suggeriscono che la maggior parte degli eventi di divergenza tra queste popolazioni siano molto lontani nel tempo.

Attraverso la relazione tra la distanza genetica $D_{\text{Nei}'72}$ con il tempo evolutivo (t) (Nei, 1975), è possibile ottenere una stima approssimativa dell'arco temporale in cui si sono verificati gli eventi di divergenza fra le popolazioni di *A. dentiger* studiate. Per quanto riguarda le popolazioni del gruppo B, questo arco temporale è probabilmente piuttosto lungo, com'è suggerito dall'ampio intervallo di valori di distanza genetica osservati (Fig. 2b). In particolare, la distribuzione delle distanze genetiche tra queste popolazioni è chiaramente bimodale, con un primo picco per valori di distanza tra circa 0,2 e 0,3 e un secondo picco, più definito, per valori di distanza tra circa 0,4 e 0,45. Ciò suggerisce l'esistenza di due momenti intorno ai quali gli eventi di divergenza sembrano concentrarsi. Un primo momento, più antico, sarebbe tra i 2 e i 2,25 milioni di anni, in corrispondenza della prima vera glaciazione (Biber) di fine Pliocene (Juberthie, 1988;

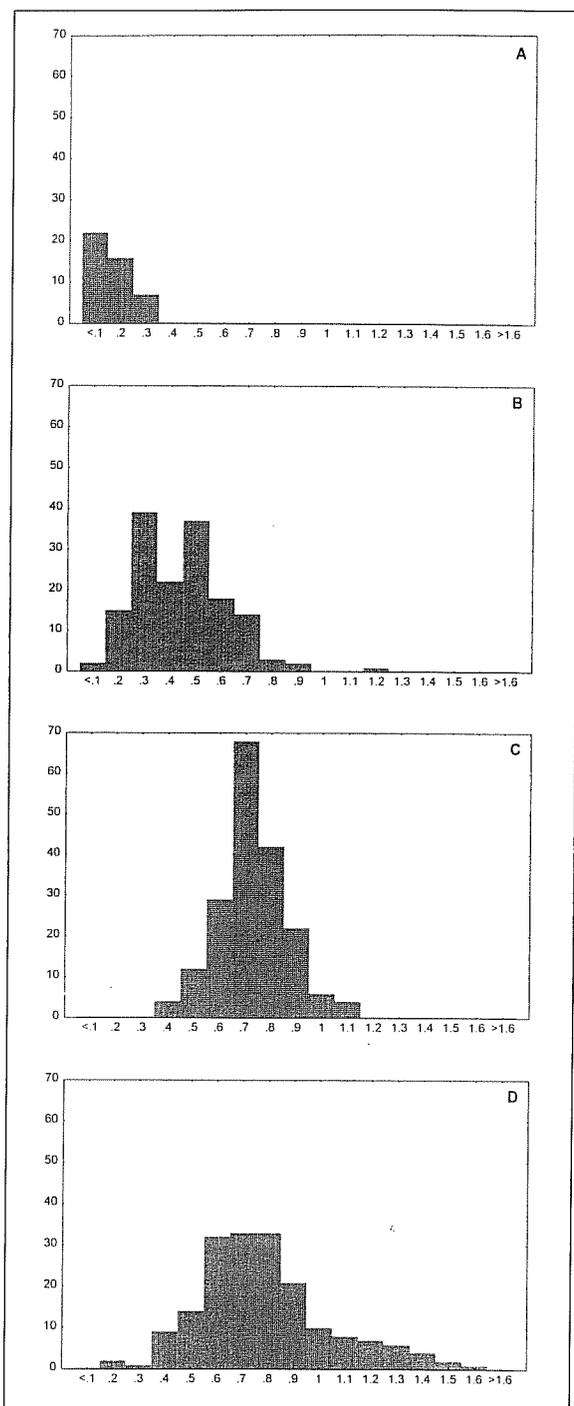


Fig. 2 - Valori di distanza genetica (Nei, 1972) per coppie di popolazioni. a) Confronti a coppie tra popolazioni all'interno del gruppo A. b) Confronti a coppie tra popolazioni all'interno del gruppo B. c) Confronti a coppie tra A e B. d) Confronti eterospecifici, tra coppie di popolazioni appartenenti a diverse specie del genere *Androniscus* (Gentile e Allegrucci, in stampa).

La Greca, 1995). Un secondo momento è forse collocabile tra 1 e 1,5 milioni di anni fa, parzialmente riferibile alla seconda glaciazione (Donau). Queste indicazioni suggeriscono che le frequenti fluttuazioni ecoclimatiche del Quaternario abbiano avuto un'enorme importanza nell'evoluzione delle popolazioni di questo gruppo. Anche in Italia Centrale infatti, le profonde alterazioni da un punto di vista ambientale, hanno condotto alla scomparsa di molte componenti vegetazionali e a una generale trasformazione della struttura delle comunità animali a esse legate (La Greca, 1995). In accordo con questo scenario, l'ipotesi che meglio spiega il pattern microevolutivo di queste popolazioni è quella di una dinamica complessa caratterizzata da eventi multipli di estinzione e ricolonizzazione da parte di popolazioni geograficamente prossime a quelle estinte. Ciò può spiegare l'assenza di *A. dentiger* in habitat potenzialmente colonizzabili, in questa parte del suo areale e giustificare il maggior grado di omogeneità genetica mostrato dalle popolazioni superficiali, maggiormente sensibili alle alterazioni ambientali e quindi più suscettibili a questa dinamica, rispetto alle cavernicole. Questa ipotesi è infatti in accordo con il modello teorico, secondo il quale frequenti eventi di estinzione e ricolonizzazione determinerebbero l'omogenizzazione del pool genico di una specie (Maruyama e Kimura, 1980; Ewens et al. 1987; Barton, 1988). Attraverso l'azione della mutazione e del flusso genico, ora interrotto, le popolazioni di B potrebbero aver in parte ricostruito, in parte mantenuto la loro variabilità genetica (Gentile e Allegrucci, in stampa). In particolare, le più chiare evidenze di un passato flusso genico sono fornite dalle popolazioni superficiali, che ancora oggi presentano una lieve traccia di isolamento dipendente dalla distanza geografica (Gentile e Sbordonì, 1998).

La distribuzione delle distanze genetiche delle popolazioni appartenenti ad A è unimodale, con un picco tra valori di distanza genetica compresi tra 0,05 e 0,1 (Fig. 2a), che corrisponderebbero a circa 250.000-500.000 anni fa. Tuttavia, per eventi evolutivi a breve termine, l'utilizzo della formula proposta da Nei (1975) è piuttosto inappropriato (Reynolds et al., 1983). Infatti, questa formula si basa sull'utilizzo di una distanza genetica che tiene in considerazione la mutazione, un fattore evolutivo di scarsa rilevanza nei processi di divergenza tra popolazioni che, come sembrerebbe nel caso del gruppo A, siano dovuti essenzialmente a deriva genetica. Questa datazione appare inattendibile anche alla luce dei dati paleoecologici a disposizione. Infatti, numerosi studi palinologici hanno mostrato che negli ultimi 300.000 anni circa, fino all'Olocene, la presenza di ambienti di foresta mesofila, che per *A. dentiger* rappresentano probabilmente una delle principali vie di dispersione, è stata limitata a brevi periodi di tempo e ad aree geografiche molto ristrette (Alessio et al., 1986; Follieri et al., 1986; 1989; 1993; Magri, 1989; 1993). L'utilizzo della distanza di Reynolds (Reynolds et al., 1983), basata sulla sola deriva genetica appare più adeguato in casi di evoluzione a breve termine. Essa permetterebbe di collocare approssimativamente gli eventi di diver-

genza tra le popolazioni del gruppo A in un arco temporale di 15.000 anni a partire da circa 17.000 anni fa (Gentile e Allegrucci, in stampa). Questo dato appare più attendibile anche in relazione ai dati paleoecologici che mostrano come, in Italia Centrale, l'espansione degli ambienti a foresta mesofila abbia avuto inizio all'inizio dell'Olocene (circa 14.000 anni fa), prolungandosi fino al presente (Follieri et al., 1988; Magri e Follieri, 1992). Questo scenario potrebbe inoltre spiegare l'assenza di *A. dentiger* nelle alture costiere toscane, che sono state connesse alla terraferma solo negli ultimi 10.000 anni (Lanza, 1984).

Sembra quindi ragionevole affermare che *A. dentiger* dell'Italia centrale mostra un pattern evolutivo complesso, modellatosi in un contesto di marcato isolamento geografico, attraverso l'azione della deriva genetica e della mutazione. Quest'ultima ha svolto un ruolo del tutto marginale nei processi microevolutivi delle popolazioni di A. Al contrario, nel loro insieme, questi due fattori hanno avuto un grande importanza nel modulare i processi di divergenza tra popolazioni del gruppo B. Tra la maggior parte di queste popolazioni, lo scambio di geni è interrotto ormai da molto tempo, anche se a livello locale, il flusso genico e ricorrenti estinzioni e ricolonizzazioni hanno avuto in passato una loro importanza nel mantenimento del polimorfismo, specialmente tra popolazioni superficiali. L'evoluzione in isolamento, in probabile relazione con la frammentazione degli habitat avvenuta in seno alle dinamiche climatiche del Quaternario ha fatto in modo che piccoli insiemi di popolazioni evolvessero indipendentemente, evidenziando un rimarchevole differenziamento genetico che, come è mostrato dalla Fig. 2d, può essere dello stesso ordine di grandezza di quello che si osserva tra specie morfologicamente ben differenziate appartenenti al genere *Androniscus*.

Sulla base di queste considerazioni è possibile inserire il modello biogeografico di *A. dentiger* dell'Italia centrale, in un contesto più vasto, che interessi l'intero suo areale. I pattern microevolutivi di A e B, permettono infatti di formulare delle ipotesi a più ampio respiro, circa il differenziamento genetico di questa specie. *A. dentiger* è largamente distribuito in Gran Bretagna e in Europa Centrale. Queste aree, durante gli ultimi periodi glaciali (Riss-Würm) erano in parte ricoperte dal grande ghiacciaio scandinavo, in parte caratterizzate dalla presenza di un ambiente a tundra, con una temperatura media estiva di circa 5°C. Queste caratteristiche, che hanno consentito la migrazione dalla Siberia di molte specie animali da clima freddo (La Greca, 1995), erano invece assolutamente ostili per *A. dentiger*, per il quale una temperatura così bassa è ben al di sotto del suo optimum (Gentile, 1994). Se ne deduce che la colonizzazione di queste regioni da parte di questo triconiscide, deve essere avvenuta in tempi recenti. Ciò dovrebbe comportare un basso grado di divergenza genetica tra le popolazioni che attualmente popolano queste aree. Se poi questo processo fosse avvenuto a mezzo di piccoli propaguli, come ipotizzato per le popolazioni del gruppo A, gli effetti della deriva genetica dovrebbero ancora essere riscontrabili in un basso

tasso di eterozigosi. La verifica di quest'ipotesi costituisce la base per ulteriori indagini che tenderanno a definire le varie dinamiche che hanno modellato l'evoluzione di una specie dall'areale così vasto.

RINGRAZIAMENTI

Questo lavoro è frutto di una ricerca alla quale hanno partecipato anche V. Sbordonì e G. Allegrucci, coautori di altre pubblicazioni sull'argomento. Il loro contributo originale e valutazione critica sono stati elementi di enorme importanza nello svolgimento del mio Dottorato di Ricerca.

Ringrazio R. Argano per il suo giudizio critico e gli importanti suggerimenti, ricevuti nel corso di questa ricerca.

A loro e a V. Ketmaier va ancora un ringraziamento per aver letto con attenzione una precedente versione di questo lavoro.

BIBLIOGRAFIA

- ALESSIO M., ALLEGRI L., BELLA F., CALDERONI G., CORTESI G., DAIPRÀ G., DE RITA D., ESU D., FOLLIERI M., IMPROTA S., MAGRI D., NARCISI B., PETRONE V., SADORI L. 1986 - 14C dating, geochemical features, faunistic and pollen analyses of the uppermost 10m core from Valle di Castiglione (Rome, Italy). *Geol. Rom.*, **35**: 287-308.
- ARGANO R., BALDARI F., MANICASTRI C. 1982 - Isopodi terrestri sotterranei italiani (Crustacea, Malacostraca). *Lav. Soc. Ital. Biogeog.*, n.s., **8** (1978): 119-137.
- BARTON N.H. 1988 - Speciation. In: A.A. Myers, P.S. Giller (eds.), *Analytic biogeography*. Chapman and Hall, London: 185-218.
- BENZECRÀ J.P. et al. 1973 - L'analyse des données. II. L'analyse des correspondances. Dunod (ed.), Paris.
- CAVALLI-SFORZA L.L., MENOZZI P., PIAZZA A. 1994 - The history and geography of human genes. Princeton University Press, pp. 1088.
- CESARONI D., MATARAZZO P., ALLEGRUCCI G., SBORDONI V. 1997 - Comparing patterns of geographic variation in cave crickets by combining geostatic methods and Mantel tests. *J. Biogeog.*, **24**: 419-431.
- COBOLLI SBORDONI M., MATTOCCIA M., LA ROSA G., DE MATTHAEIS E., SBORDONI V. 1990 - Secondary sympatric occurrence of sibling species of subterranean shrimps in the Karst. *Int. J. Speleol.*, **19**: 9-27.
- COBOLLI SBORDONI M., TAITI S., DE MATTHAEIS E., KETMAIER V. 1995 - Genetic relationships among populations of the *Oritoniscus paganus* group (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) from Corsica and Giannutri (Tuscan Archipelago). *Mém. Biospéol.*, **22**: 13-16.
- COBOLLI SBORDONI M., KETMAIER V., DE MATTHAEIS E., TAITI S. 1997 - Biochemical systematics and evolutionary relationships in the *Trichoniscus pusillus* complex (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Heredity*, **79**: 463-472.
- DELAY B., SBORDONI V., COBOLLI SBORDONI M. e DE MATTHAEIS E. 1980 - Divergences genetique entre le populations de *Speonomus delarouzei* du Massif du Canigou (Coleoptera, Bathysciinae). *Mém. Biospéol.*, **7**: 235-247.
- EWENS W.J., BROCKWELL P.J., GANI J.M., RESNIK S.I. 1987 - Minimum viable populations size in the presence of catastrophes. In: M.E. Soulé (ed.), *Viable populations for conservation*, Cambridge University Press, Cambridge: 59-68.
- FOLLIERI M., MAGRI D., SADORI L. 1986 - Late Pleistocene *Zelkova* extinction in Central Italy. *New Phytol.*, **103**: 269-273.
- FOLLIERI M., MAGRI D., SADORI L. 1988 - 250,000-year pollen record from Valle di Castiglione (Roma). *Pollen et Spores*, **30**: 329-356.
- FOLLIERI M., MAGRI D., SADORI L. 1989 - Pollen stratigraphical synthesis from Valle di Castiglione (Roma). *Quat. Int.*, **3-4**: 81-84.
- FOLLIERI M., MAGRI D., NARCISI B. 1993 - Paleoenvironmental investigations on long sediment cores from volcanic lakes of Lazio (Central Italy) - An overview. In: J.F.W. Negendank, B. Zolitschka (eds.), *Paleolimnology of European Maar Lakes*. Lecture Notes in Earth Sciences, Springer Verlag, Berlin: 95-107.
- GENTILE G. 1994 - Struttura genetica di popolazioni e variazione geografica nell'isopode terrestre *Androniscus dentiger* dell'Italia Centrale (Isopoda, Oniscidea, Trichoniscidae). Tesi di Dottorato, Università "Tor Vergata" Roma, Italia.
- GENTILE G., SBORDONI V. 1998 - Indirect methods to estimate gene flow in cave and surface populations of *Androniscus dentiger* (Isopoda, Oniscidea). *Evolution*, **52**: 432-442.

- JUBERTHIE C. 1984 - La colonisation du milieu souterrain; theories et modeles, relations avec la speciation et l'evolution souterraine. *Mém. Biospéol.*, 11: 65-102.
- JUBERTHIE C. 1988 - Palaeoenvironment and speciation in the cave beetle complex *Speonomus delarouzei*. (Coleoptera, Bathysciinae). *Int. J. Speleol.*, 17: 31-50.
- JUBERTHIE C., DELAY B., BOUILLON M. 1980 - Extension du milieu souterrain en zone non calcaire; description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les coleopters troglobies. *Mém. Biospéol.*, 7: 19-52.
- LA GRECA M. 1995 - Gli ambienti di montagna delle zone a clima temperato ed il dinamismo del loro popolamento. *Contributi del Centro Linceo Interdisciplinare "Beniamino Segre"*, 90: 57-95.
- LAING C.D., CARMODY G.R., PECK S.B. 1976 - How common are sibling species in cave-inhabiting invertebrates? *Am. Nat.*, 110: 184-189.
- LANZA B. 1984 - Sul significato biogeografico delle isole fossili, con particolare riferimento all'Arcipelago pliocenico della Toscana. *Atti Soc. It. Sci. Nat.*, 125: 145-158.
- LARSON A., WAKE D.B., YANEV K.P. 1984 - Measuring gene flow among populations having high levels of genetic fragmentation. *Genetics*, 106: 293-308.
- LESSIOS H.A., WEINBERG J.R. 1994 - Genetic and morphological divergence among morphotypes of the isopod *Excirovana* on the two sides of the Isthmus of Panama. *Evolution*, 48: 530-548.
- LESSIOS H.A., WEINBERG J.R., STARCZAK V.R. 1994 - Temporal variation in populations of the marine isopod *Excirovana*: how stable are gene frequencies and morphology? *Evolution*, 48: 549-563.
- LEWONTIN R.C. 1985 - Population genetics. In: P.J. Greenwood, P.H. Harvey, M. Slatkin (eds.), *Evolution: Essays in Honour of J.M. Smith*. Cambridge University Press, Cambridge: 3-18.
- MAGRI D. 1989 - Palinologia di sedimenti lacustri olocenici a Lagaccione, presso il lago di Bolsena. *Giorn. Bot. Ital.*, 123: 297-306.
- MAGRI D., FOLLIERI M. 1992 - Transitions from interglacial to glacial in the pollen record from Valle di Castiglione (Roma). In: G.J. Kukla, E. Went (eds.), *NATO ASI series 1, Global Environmental Change. Start of a glacial*, Springer Verlag, Berlin: 23-36.
- MAGRI D. 1993 - Palaeoecological investigations on an ancient permanent plot in the Campagna Romana during the Quaternary. *Ann. Bot.*, 51: 155-159.
- MARUYAMA T., KIMURA M. 1980 - Genetic variability and effective population size when local extinction and recolonization of subpopulations are frequent. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 77: 6710-6714.
- MESSANA G., COBOLLI SBORDONI M., DE MATTHAEIS E., KETMAIER V., ARGANO R. 1995 - A preliminary assay on the biogeography of Italian Stenassellids. *Mem. Biospeol.*, 22: 109-114.
- NEI M. 1972 - Genetic distance between populations. *Am. Nat.*, 106: 283-292.
- NEI M. 1975 - Molecular Population Genetics and Evolution. North-Holland, Amsterdam, 512 pp.
- NEI M. 1977 - *F*-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Annals of Human Genetics*, 41: 225-233.
- REYNOLDS J., WEIR B.S., COCKERHAM C.C. 1983 - Estimation of the coancestry coefficient basis for a short-term genetic distance. *Genetics*, 105: 767-779.
- SBORDONI V., RAMPINI M., COBOLLI SBORDONI M. 1982 - Coleotteri Catopidi cavernicoli italiani. *Lav. Soc. It. Biogeogr.*, n.s., 7: 253-335.
- SLATKIN M. 1977 - Gene flow and genetic drift in a species subject to frequent local extinction. *Theor. Popul. Biol.*, 12: 253-262.
- SLATKIN M. 1982 - Testing neutrality in subdivided populations. *Genetics*, 100: 533-545.
- SLATKIN M. 1985 - Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution*, 39: 53-65.
- SLATKIN M. 1987 - Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236: 787-792.
- SLATKIN M., BARTON N.H. 1989 - A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution*, 43: 1349-1368.
- TAITI S., FERRARA F. 1980 - Nuovi studi sugli isopodi terrestri dell'Arcipelago toscano. *Redia*, 63: 249-300.
- VAILATI D. 1988 - Studi sui Bathysciinae delle Prealpi centro-occidentali. Revisione sistematica, ecologia, biogeografia della "serie fletica di Boldoria" (Coleoptera, Catopidae). *Natura Bresciana, Monografie*, 11: 1-331.
- VANDEL A. 1960a - Faune de France. Isopodes Terrestres (Première Partie). P. Lechevalier, Paris, 416 pp.
- VANDEL A. 1960b - Les espèces d'*Androniscus* Verhoeff, 1908 appartenant au sousgenre *Dentigeroniscus* Arcangeli, 1940 (Crustacés: Isopodes terrestres). *Ann. Spéléol.*, 15: 553-584.
- VERHOEFF K.W. 1908 - Über Isopoden. 12. Isopoden-Aufsatz. *Androniscus* n. gen. *Zool. Anz.*, 33: 129-148.
- WADE M.J., MCCAULEY D.E. 1988 - Extinction and recolonization: their effects on the genetic differentiation of local populations. *Evolution*, 42: 995-1005.
- WEIR B.S., COCKERHAM C.C. 1984 - Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38: 1358-1370.
- WHITLOCK M.C., MCCAULEY D.E. 1990 - Some population genetic consequences of colony formation and extinction: genetic correlation within founding groups. *Evolution*, 44: 1717-1724.
- WRIGHT S. 1931 - Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 6: 111-123.