

Biogeografia insulare oggi: le isole del Mediterraneo

EMILIO BALLETTO

* *Dipartimento di Biologia Animale, Via Accademia Albertina 17 - 10123 Torino*

Key words: Insular biogeography; fauna (32 animal groups) of 361 Mediterranean and Macaronesian islands; species-area relationship; biological value of constants C and z ; equilibrium of insular faunas; genetics of insularity.

SUMMARY

MacArthur and Wilson's equilibrium theory of insular biogeography is reviewed in a historical perspective together with its major predictions, main difficulties and later developments.

The fauna of 361 Mediterranean and Macaronesian islands is analyzed, based on what is known from the literature (and on some personal information) on 32 animal groups of various ranks.

The log/log species-area relationship is statistically significant for most of these groups. Exceptions are represented by Oribatei (sampled on 21 islands), Calanoida (11 islands), Collembola (27 islands), Trichoptera (11 islands) and Auchenorrhyncha (27 islands) due, perhaps, to insufficient sampling.

In some cases the regression of species numbers (un-transformed) against the logarithm of area are more significant than the log/log regression, showing an early saturation of the species numbers with increasing area (tab. 2). This may also be a result of insufficient sampling on smaller islands, but in other cases (amphibians, some aquatic groups, etc.) it may reflect a fast saturation of available niche space.

The potential biological value of constants C and z is discussed. Constant C represents in principle a function of the minimum average area necessary for a species of each particular group to inhabit any particular island. As a consequence it varies broadly with groups as well as with latitude. Comparing individual archipelagoes, it is also expected to vary with distance from continents.

Even though multiple correlations between species numbers, area and distance from continents are robust for many groups (tab. 3), the hypothesis that insular faunas (and floras) tend to reach a real equilibrium between extinction and immigration rates cannot be really demonstrated in practice. It is therefore well possible that a «pseudo-equilibrium» is involved in some cases (Simberloff, 1976 etc.). This is particularly true for the highly mobile, migratory species, having a tendency to perform erratic (i.e. stochastic) «pseudo-colonizations».

Mathematical-genetics theory (Wright, 1940; Lande, 1992) predicts that insular populations may have the same genetic variability as populations of the same species (having similar effective population size) living on mainland, provided that migration rate $m > 0$. This hypothesis has been tested on literature data for average heterozygosity of 774 species and 2900 populations (108 species and 469 insular populations). Although results are do not conflict with theory, in that insular populations show no statistically significant difference (tabs. 5, 6), it is also true that average heterozygosity is a very rough measure of genetic variability, particularly when no information is available on effective population sizes and migration rates.

INTRODUZIONE

Il primo autore a esprimere un vero interesse nel popolamento animale delle isole fu Charles Darwin. Fin dal periodo in cui si occupava dell'interminabile stesura dei suoi taccuini, egli si era annotato che lo studio comparativo

dei popolamenti delle diverse isole ed arcipelaghi oceanici doveva fornire risultati di rilievo. Questo concetto trova poco sviluppo nella stesura preliminare dell'Origine (1842) e ancor meno nella memoria letta alla Linnean Society (Darwin e Wallace 1858), ma non era stato dimenticato. Nella prima edizione della sua opera principale (Darwin, 1858) oltre metà del capitolo xii è infatti dedicato alla trattazione dei popolamenti delle isole oceaniche. La ragione di tanto interesse è chiara: nasce da una serie di osservazioni che rendono il riconoscimento dell'evoluzione delle specie animali (o come oggi diremmo delle linee filetiche) un fatto ineluttabile. Isole di uno stesso Oceano hanno faune simili a quelle dei continenti cui sono più prossime (1858: 349). Al contrario, isole contraddistinte da condizioni ecologiche simili possono avere faune diversissime: le Galápagos, ad esempio, mostrano una tipica fauna sudamericana, mentre le Isole di Capo Verde, situate alla stessa latitudine, ne hanno una chiaramente africana (1858: 397-398). Per quei rari casi in cui ciò non si verifica, esiste sempre una buona spiegazione: ad esempio le Isole Kerguelen hanno sì una fauna più simile a quella del Sudamerica che a quella dell'Africa, ma le correnti prevalenti tirano da quella parte (1858: 400). Tutto ciò non è in accordo con una ipotesi fissista. Se il popolamento di ogni isola derivasse da un atto creativo indipendente, queste regolarità sarebbero prive di qualsiasi logica. Certo, un problema abbastanza serio può essere rappresentato dal fatto che isole fra loro vicine, magari in vista l'una dall'altra, ospitano a volte specie diverse. Da una parte però, egli suggerisce, è sempre possibile che isole in apparenza simili siano contraddistinte da diverse forze selettive, dall'altra non è da escludere che una volta che una data specie si sia stabilita su di un'isola, non sia più altrettanto facile fare lo stesso per un'altra con essa strettamente imparentata. Specie simili possono infatti entrare in competizione, per quanto ciò si espliciti sempre a livello individuale. Ad esempio, Madeira ospita una peculiarissima fauna endemica di molluschi terrestri rupicoli, diversa da quella presente su Puerto Santo. Eppure il trasporto di pietrame fra le due isole è comune, per cui non è possibile che non si sia verificato almeno un certo livello di scambio faunistico in seguito a trasporto passivo. Al contrario, e a riprova di ciò, su entrambe le isole si sono diffuse non poche specie europee di gasteropodi filogeneticamente lontane, che vi sono state trasportate dall'uomo (1858: 402-403).

LA TEORIA DELL'EQUILIBRIO INSULARE DI MACARTHUR & WILSON

La teoria di MacArthur e Wilson si sviluppa pertanto su linee totalmente darwiniane. Darwin era un dispersionista: le prime ipotesi sulla deriva dei continenti, espresse da Forbes, non lo avevano convinto. In ogni caso non gli sembrava, certo a ragione, che fatti come quelli potessero spiegare per intero la distribuzione dei viventi sulle isole oceaniche di origine vulcanica. In ogni caso, e al contrario di molte scuole odierne, anche la teoria di MacArthur e Wilson è dispersionistica. Analogamente, il meccanismo regolatore per il numero di specie che possono abitare ogni data isola, all'equilibrio, è rappresentato dalla competizione interspecifica.

a) *Il numero di specie presenti sulle isole.* Il primo autore ad affrontare davvero il problema di quante specie possano convivere su di una singola isola è stato Arrhenius (1921), presto seguito da Gleason (1922, 1925), da Cain (1938) e da Darlington (1943). Quest'ultimo suggerì che tale numero sia funzione del grado di eterogeneità ambientale dell'isola stessa. Una ragionevole stima di quest'ultima quantità sarebbe fornita dalla superficie dell'isola, combinata con la sua altitudine. Tali idee stimolarono ulteriori approfondimenti da parte di molti studiosi; ad esempio La Greca (1955, cfr. anche La Greca e Sacchi 1957) dimostrò l'esistenza di una simile correlazione per il numero di specie di Ortoteroidi presenti su ognuna delle Isole Tremiti. Poco dopo lo stesso Darlington (1957) tentò una prima trasformazione empirica di questo concetto: a un raddoppio del numero di specie dovrebbe corrispondere un aumento pari ad un fattore 10 nella superficie dell'isola in esame. Dal nascere di questa ipotesi alla sua formalizzazione matematica il passo era ormai breve. Vi giunsero in modo indipendente prima Preston (1960, 1962a, 1962b) e poi MacArthur e Wilson (1963). In altre parole, il rapporto fra numero di specie e superficie dell'isola sarebbe derivabile dalla distribuzione lognormale delle abbondanze delle diverse specie e risulterebbe approssimabile alla relazione:

$$S = C * A^z, \text{ ovvero } \log S = z * \log A + \log C \quad [\text{Equaz.1}]$$

dove S sarebbe appunto il numero di specie, A è l'area, C una costante caratteristica del taxon in esame e per la latitudine alla quale si sta operando (secondo Preston C sarebbe ad esempio uguale a 10 per gli uccelli delle isole tropicali) e z un'altra costante, che dipende da quanto sia rapido l'incremento in numero di specie con l'ampliarsi dell'area (per aree espresse in miglia quadrate, ad esempio, Preston ottenne un valore di 0.263; la regola di Darlington porta a $z = 0.301$).

Gli anni successivi videro il sorgere di una considerevole diatriba su quale possa essere il significato biologico delle costanti C e z (Connor e McCoy, 1979; Martin 1981, Abbott 1983, Connor et al. 1983; Enckel e Bengtson, 1983). Ad esempio, si ottengono valori di z più elevati (retta log/log con pendenza minore) per ambienti insulari veri e propri (in genere 0.18 - 0.35) e meno elevati (in genere 0.12 - 0.17) nel caso di ambienti naturali più o meno isolati (habitat islands), come ad esempio boschi in mezzo a grandi estensioni di coltivi, ecc. (Preston, 1962; Williams, 1964; Fenchel, 1987). Ciò sembra dovuto al fatto che questi ultimi sarebbero esempi di ciò che Preston chiamava «campioni» (samples, ad esempio un quadrato campione) e non veri «isolati». In un campione, infatti, molte specie saranno rappresentate da un numero bassissimo di individui, magari da singole coppie, rinnovabili di anno in anno per immigrazione, mentre nel caso di una vera isola oceanica, specie di questo genere sarebbero destinate a rapida estinzione. Se ne deduce che le isole non sarebbero davvero, come si pensava un tempo, faunisticamente depauperate: il numero di specie che ospitano sarebbe quello giusto per la superficie (eterogeneità ambientale) disponibile. Allo stesso modo ne deriva che per le isole molto lontane dai continenti il numero di specie presenti aumenta con l'area in modo più veloce che

per quelle meno lontane: queste ultime, essendo già faunisticamente sature (a volte forse soprassature), si comportano, in rapporto alle altre, più come campioni che come veri isolati (MacArthur e Wilson, 1963, 1967). A ciò possono anche contribuire contingenti di specie molto vagili (immigranti maladattati), ma rappresentate da un piccolo numero di individui: in tal modo la distribuzione delle abbondanze relative delle diverse specie non sarebbe più conforme a quella lognormale ipotizzata da Preston (1962; cfr. May, 1975). Il fenomeno inverso si verifica se prendiamo invece in considerazione interi arcipelaghi: per queste ultime stesse ragioni sono allora i più lontani a mostrare valori più elevati di z .

Non tutti gli autori sono però d'accordo nel riconoscere che le costanti C e z abbiano significato biologico. Alcuni (Connor e McCoy, 1979; Gilbert, 1980; Connor et al., 1983 ecc.), pur con sfumature diverse, suggeriscono che la scarsa variabilità di z rappresenti un artefatto statistico: un punto che è negato da diversi altri (Sugihara, 1980, 1981; Wright, 1981; May, 1984, ecc.). Il fatto è che, come osservato da Wissel e Maier (1992) tutto ciò ha un senso se vengono rispettate alcune condizioni: i) le isole paragonate siano fra di loro ecologicamente identiche, a parte le dimensioni o le rispettive distanze dal continente; ii) anche le specie siano confrontabili, in termini di necessità ecologiche e trofiche in senso lato; affinché iii) esista competizione fra le specie stesse. Quando tutto ciò si verifici, il valore di z dipenderà ancora da fattori come a) la variabilità demografica stocastica delle specie, b) la stocasticità ambientale, c) la «visibilità» dell'isola in distanza per il gruppo di specie in questione, e probabilmente ancora da diversi altri, fra cui, ovviamente, d) il numero di specie in grado di compiere la migrazione, disponibili sul continente.

Un altro problema di questo genere di studi risiede però nell'applicazione acritica delle relazioni specie/area, spesso basate su di un numero molto basso di parametri, nella maggior parte dei casi solo su poche specie e su di un piccolo numero di isole, molto raramente su più di una cinquantina. Fanno eccezione solo pochi lavori, generalmente centrati sulle ornitofaune tropicali, come quelli sugli uccelli che abitano un centinaio di isole circostanti la Nuova Guinea (Diamond, 1973), o le Isole Salomone (Diamond e Mayr, 1976), o pochi altri (Hamilton et al., 1964). Fra quelli che riguardano la fauna d'Europa ne conosco soltanto uno, sull'erpetofauna di 141 isole del Mediterraneo occidentale (Parlanti et al., 1988).

b) *L'equilibrio delle faune insulari*. Il punto davvero centrale della teoria di MacArthur e Wilson è però rappresentato dall'ipotesi che il numero di specie che possono coabitare su ogni data isola sia il frutto del raggiungimento di un equilibrio fra tasso di immigrazione e tasso di estinzione. In realtà anche questa ipotesi era già stata avanzata, e almeno in parte anche matematicamente formalizzata, da altri autori precedenti (Dammerman, 1948; Munroe, 1953, si vedano Thornton, 1992 e Wilkinson, 1993), ma il merito di averla davvero proposta in dettaglio e diffusa nel mondo scientifico spetta certo a MacArthur e Wilson (1963, 1967, si veda anche MacArthur, 1972). Il punto di partenza è i) che il

numero di individui che possono abitare un'isola è limitato, e ii) che le specie meno numerose sono più soggette a rischio di estinzione in seguito a processi di stocasticità demografica. Ogni estinzione renderà quindi disponibile uno spazio trofico che potrà essere occupato da un successivo immigrante. Più piccola e più vicina al continente sarà un'isola, più grande sarà il tasso di immigrazione e di estinzione da cui sarà contraddistinta; il contrario si applica alle isole grandi e lontane, sulle quali entrambe le quantità avranno valori molto bassi e le specie, una volta immigrate, avranno ampio tempo per potersi evolvere. Il punto di equilibrio, come è noto, sarà dato dalla intersezione delle curve di immigrazione e di estinzione e si verificherà al livello numerico (numero di specie) derivabile dall'equazione (1). In realtà però, poiché il numero di specie che si troveranno sull'isola all'equilibrio dipenderà dal numero di specie capaci di migrarvi presenti sulla terraferma, esso dipenderà anche dalla distanza dell'isola dal continente. Analisi di regressione multipla compiute da diversi autori (Hamilton et al., 1964; Hamilton e Rubinoff, 1967) hanno mostrato che in genere, nel caso di forme vagili come gli uccelli, la superficie dell'isola è in grado di spiegare da sola l'80-90% della varianza e l'altitudine fino ad un massimo del 15%, mentre la distanza dal continente ha importanza variabile, ma mai paragonabile a quella del primo fattore.

Previsioni della teoria dell'equilibrio. In ogni caso, la teoria prevede che a distanze crescenti dal continente corrispondano diminuzioni nella pendenza della curva che descrive la media delle immigrazioni, mentre a dimensioni crescenti dell'isola corrisponderebbe una analoga diminuzione nella pendenza della curva che descrive il tasso medio di estinzione. Se ne deduce che più piccola sarà l'isola, più veloce sarà il raggiungimento di un equilibrio, ma più alta sarà la probabilità di estinzione per le specie che la abitano e quindi (a parità di distanza) il loro turnover. Il turnover stesso sarà comunque maggiore sulle isole vicine al continente che non su quelle ne sono lontane. Se poi la colonizzazione di un'isola viene mediata da altre isole, intermedie fra essa ed il continente medesimo (stepping stones), allora ogni stadio successivo comporterà la migrazione di un sottoinsieme delle specie presenti nell'isola di partenza. Isole di uno stesso arcipelago, invece, qualora in prossimità reciproca, influenzeranno i rispettivi popolamenti: al limite l'arcipelago potrà complessivamente comportarsi quasi come una singola isola.

La teoria dell'equilibrio consente anche di compiere calcoli sui tassi di estinzione prevedibili per le singole specie. La formulazione, per quanto un po' semplicistica, di questo concetto (si osservi che non considera né la stocasticità ambientale né quella popolazionale), è espressa nella seguente relazione.

$$T = \sum_{i=1}^K (1/i) \tau (\tau/\mu)^i + (\tau/\mu)^K (1/(\mu(K+1))) \quad [\text{Equaz.2}]$$

dove τ e μ sono rispettivamente il tasso istantaneo pro capite di natalità e di mortalità e K è la numerosità all'equilibrio di quella specie, cioè la relativa carrying capacity di quel dato ambiente. Si osservi comunque che τ è intesa

qui, per brevità, al massimo potenziale riproduttivo del propagulo; si ammette quindi che gli individui migrati siano giovani adulti.

Se K è grande (ad esempio uguale a 1000) l'equazione può essere approssimata a:

$$T = \frac{1}{K\tau} (\tau/\mu)^K \quad [\text{Equaz.3}]$$

per cui, nel caso in cui sull'isola sia presente una specie con la quale essa entra in competizione per un valore α , i valori di τ e di K varieranno rispettivamente in:

$$\tau' = (\tau - \alpha), \text{ e } K' = \frac{K}{1 + \alpha} \quad [\text{Equaz.4}]$$

in altre parole, le sue probabilità di sopravvivenza saranno molto ridotte in rapporto a quelle calcolabili in base alle equazioni 2 e 3.

APPLICABILITÀ ED INFLUENZA DELLA TEORIA DELLA BIOGEOGRAFIA INSULARE

La parte più originale della teoria di MacArthur e Wilson sta quindi nel concetto di equilibrio fra tasso di colonizzazione e tasso di estinzione. Questa predizione ha reso la teoria stessa molto influente a livello concettuale: per essa si apriva infatti un ampio campo di applicabilità nella formulazione del disegno delle riserve naturali (Diamond e May, 1981; Gitay et al., 1991; Bierregaard et al., 1992) ed in quello della conservazione della biodiversità nel suo complesso (cfr. Soulé e Wilcox, 1980; Higgs, 1981; Shafer, 1990), o ancora per stimarne il valore su grandi estensioni di territorio (Evans et al., 1955; Kilburn, 1966; Hubbell e Forster, 1983; May, 1988) e persino nel caso di comunità dell'ambiente bentonico batiale (Gentil e Dauvin, 1988; Grassle e Maciolek, 1992). Nelle opportune condizioni, piccole riserve naturali relativamente prossime potranno complessivamente ospitare più specie fra quelle che mutualmente si escludono e saranno avvantaggiate per «effetto margine»; al tempo stesso saranno caratterizzate da alto turnover e da più facili estinzioni, anche per effetto della frammentazione degli areali. Le grandi riserve saranno molto più omeostatiche e facili da ricolonizzare, ma meno facili da creare o da gestire, ecc.

La curva che descrive la relazione fra area e numero di specie è stata anche impiegata per mettere in luce il livello di disturbo antropico in comunità di licheni (Lawrey, 1991), o anche per definire l'area minima e quindi la struttura delle comunità (Rice e Kelting, 1955; Sugihara, 1980).

Difficoltà della teoria dell'equilibrio

Molte fra le obiezioni portate alla teoria di MacArthur e Wilson sono superabili in base a quanto è già stato detto in precedenza: l'eterogeneità am-

bientale è certo spesso più importante dell'area, nel determinare quante specie possano essere presenti (Lack, 1976; Boecklen, 1986; Williamson, 1981; Buckley, 1982; Whittaker, 1992), ma la superficie dell'isola è stata fin dall'inizio considerata proprio come un modo, per quanto grossolano, per misurare tale quantità, poiché un approccio analitico appare in genere, per il momento, fuori portata. In casi particolari, peraltro, risulta utile suddividere l'area da campionare in quadrati minimi, la cui «grana» influenza spesso in modo importante il tipo di relazione specie-area che potrà essere individuata (Palmer e White, 1994).

È però proprio sul concetto di equilibrio che si sono appuntate gran parte delle critiche. Il problema fondamentale risiede nel fatto che, siccome ogni singola specie sarà caratterizzata da una diversa capacità di colonizzazione e di sopravvivenza in ogni singola situazione locale, per ogni isola in studio il numero di curve (medie) possibili di immigrazione ed estinzione sarà pari a $N!$ (dove N rappresenta il numero di specie che potranno raggiungerla). L'unico caso in cui è possibile compiere semplici calcoli è quello in cui le curve medie di immigrazione e di estinzione siano rappresentate da rette. In ogni altro caso avanzare previsioni risulta infatti impossibile (cfr. anche Simberloff, 1983).

Tutto questo ha fatto nascere una serie di controversie, spesso molto accese, fra sostenitori della teoria dell'equilibrio e propugnatori di altre possibili spiegazioni (cfr. ad es. Minelli, 1990).

Un altro modo, fra i molteplici, di intendere il problema, è stato più di recente proposto da Patterson e Atmar (1986, vedere anche Patterson, 1990). I piccoli biota conterrebbero semplicemente un sottoinsieme non casuale delle specie presenti in quelli adiacenti più ricchi. I popolamenti insulari sarebbero caratterizzati, secondo le parole degli autori, da una situazione di nestedness (secondo Zullini forse traducibile in «annidamento»): isole progressivamente più piccole conterrebbero un numero di specie sempre minore, mentre le isole grandi conterrebbero ognuna una gran parte, e complessivamente la totalità, delle specie formanti la fauna ad esempio di quell'arcipelago.

Comunque, siccome il numero di specie all'equilibrio dipende dal numero di specie potenzialmente in grado di raggiungere l'isola, esso deve dipendere anche dalla distanza a cui l'isola si trova rispetto al continente. Nel caso degli uccelli, però, (Hamilton et al., 1964; Hamilton e Armstrong, 1965; Hamilton e Rubinoff, 1967) la superficie dell'isola sarebbe di per se sufficiente a spiegare ben l'80-90% della varianza, l'altitudine (intesa come una misura ulteriore dell'eterogeneità ambientale) fino a un massimo del 15% e la distanza solo una percentuale molto piccola.

ALTRE PREVISIONI DERIVABILI DALL'INSULARITÀ

Oltre a quanto direttamente previsto dalla teoria di MacArthur e Wilson, la vita in condizioni insulari può favorire l'affermarsi di adattamenti, talvolta già

indirettamente suggeriti dalla teoria stessa, e complessivamente noti col termine un po' vago di «sindrome di insularità» (Crowell, 1962; Williamson, 1981). La riduzione del numero di specie, in rapporto a quelle presenti sul continente, può di volta in volta, secondo i gruppi zoologici, favorire l'affermarsi di situazioni di gigantismo o di nanismo, l'aumento della sedentarietà, l'aumento nella densità di popolazione delle singole specie, ampliamenti della nicchia ecologica, ridotta difesa del territorio, variazioni nel comportamento riproduttivo, ecc. I meccanismi alla base di tali processi possono essere diversi. Le loro cause prossime vengono in genere identificate nei fattori sinecologici, come la diminuita competizione interspecifica (es. MacArthur e Wilson, 1967; Morse, 1977; Thibault et al., 1992; si veda oltre per una discussione del concetto generale), o la ridotta predazione (Crowell, 1962), ma possono altrettanto bene essere ricercate in aspetti di carattere autoecologico (Abbott, 1980; Haila, 1990; Martin, 1992). In entrambi i casi poi gli adattamenti medesimi possono esser resi possibili tanto dall'insorgere e dall'affermarsi di particolari genotipi-fenotipi, quanto da una pre-esistente plasticità comportamentale.

UN TENTATIVO DI VERIFICA SPERIMENTALE

Siccome grazie agli sforzi di numerosi ricercatori (es. Baccetti et al., 1989, 1991; Lanza e Poggesi, 1986; Lanza e Vanni, 1990; Bologna e Marangoni, 1990; Biondi, 1990; Gregori e Osella, 1989 e molti altri: si veda alla bibliografia faunistica) esiste ormai una grandissima mole di dati disponibili su di un gran numero di isole mediterranee e macaronesiche, ho quindi voluto tentare di analizzare quanto si sa su tali popolamenti per un totale di 361 isole e 32 gruppi zoologici (Molluschi Polmonati; Tardigradi; Copepodi Calanoidi; Isopodi Oniscoidei; Acari Oribatei; Pseudoscorpionidi; Araneidi; Opilioni; Collemboli; Odonati; Ortotteroidei; Neurotteri; Tricotteri; Lepidotteri Papilionoidei; Eterotteri Hydrocoriomorfi, Pentatomomorfi; Omotteri Auchenorrhinchi; Coleotteri Carabidi, Stafilinidi, Pselafidi, Histeridi, Dryopidi, Oedemeridi, Anthicidi, Tenebrionidi, Cerambicidi, Meloidi, Crisomelidi Alticini, Curculionoidi; Anfibi; Rettili; Uccelli nidificanti). Il criterio in base al quale ho operato la scelta dei gruppi è stato di tipo pragmatico: ho preso solo quelli per i quali mi è stato possibile raccogliere dati di presenza per almeno una decina di isole mediterranee o macaronesiche. Molti di questi dati mi sono stati forniti da una serie di amici e colleghi, elencati a parte. Per limitare al massimo il volume di questo scritto, i riferimenti bibliografici sui singoli gruppi/isole non sono riportati nel testo, ma solo elencati in bibliografia.

Il rapporto specie-superficie

Il primo tentativo che ho voluto compiere, come è ormai chiaro, è stato quello di verificare la significatività del rapporto specie/superficie in base ad

Tab. 1 - Regressioni semplici del logaritmo (base 10) del numero di specie presenti nelle diverse isole per ognuno dei gruppi zoologici considerati, contro i logaritmi dell'area (in miglia quadrate), della distanza (in Km) e dell'altitudine massima (in metri) delle isole stesse. Non sono stati considerati i (supposti) casi di assenza. I livelli di significatività statistiche delle singole regressioni sono riportate sul lato destro della tabella (* = 0.010 ≤ P ≤ 0.050; ** = 0.005 ≤ P ≤ 0.010; *** 0.001 ≤ P ≤ 0.005; **** 0.000 ≤ P ≤ 0.001). Tali significatività devono essere valutate in base ai valori di R2 e della quantità d'informazione spiegata dalla regressione (Regress) in rapporto ai rispettivi residui (Resid: somma dei quadrati). Sono riportati anche i valori rispettivi dei gradi di libertà (N-2), della costante (C) e della pendenza della retta (z). Si noti che nei casi indicati col segno ^ sul margine destro della tabella il segno del coefficiente ottenuto non corrisponde a quello atteso, essendo positivo per la distanza e/o negativo per l'altitudine dell'isola. La significatività della regressione deve, in questi casi, esser considerata un artefatto numerico.

	R2	F	P	Regress	Resid	GL	log C	z		
Molluschi	0.770	362.554	0.000	27.976	8.334	108	0.993	0.294	AREA	****
	0.413	76.121	0.000	15.011	21.298		0.739	0.323	DIST	****^
	0.677	226.178	0.000	24.575	11.735		-0.335	0.640	ALTI	****
Tardigradi	0.548	16.971	0.001	2.368	1.953	14	0.471	0.246	AREA	***
	0.186	3.203	0.095	0.804	3.517		0.405	0.285	DIST	n.s.
	0.380	8.586	0.011	1.643	2.679		-0.876	0.591	ALTI	*^
Pseudoscorp	0.417	28.668	0.000	3.197	4.460	40	0.477	0.217	AREA	****
	0.001	0.037	0.848	0.007	7.650		0.702	-0.017	DIST	n.s.
	0.323	19.079	0.000	2.473	5.184		-0.465	0.450	ALTI	****
Opilioni	0.273	23.634	0.000	2.777	7.403	63	0.202	0.180	AREA	****
	0.000	0.005	0.942	0.001	10.179		0.473	-0.005	DIST	n.s.
	0.194	15.192	0.000	1.978	8.202		-0.459	0.344	ALTI	****
Araneidi	0.738	73.355	0.000	11.241	3.984	26	0.946	0.164	AREA	****
	0.607	40.227	0.000	9.248	5.977		0.660	0.235	DIST	****^
	0.643	46.855	0.000	9.792	5.434		-0.716	0.351	ALTI	****
Acari Oribat	0.009	0.235	0.632	0.097	11.212	27	1.659	0.042	AREA	n.s.
	0.006	0.172	0.681	0.072	11.237		1.562	0.093	DIST	n.s^
	0.042	1.187	0.286	0.476	10.833		1.079	0.231	ALTI	n.s.
Copepodi Cal	0.486	4.720	0.082	0.462	0.489	5	-0.218	0.224	AREA	n.s.
	0.041	0.212	0.664	0.039	0.912		0.338	0.068	DIST	n.s.
	0.340	2.575	0.169	0.323	0.628		-1.101	0.492	ALTI	n.s.
Isopodi Onis	0.350	110.254	0.000	17.513	32.563	205	0.669	0.159	AREA	****
	0.219	57.617	0.000	10.986	39.089		0.500	0.217	DIST	****^
	0.255	70.160	0.000	12.768	37.307		-0.017	0.327	ALTI	****
Collemboli	0.013	0.797	0.797	0.292	9.168	25	1.324	-0.087	AREA	n.s.
	0.174	5.280	0.030	1.650	7.811		1.993	-0.330	DIST	*
	0.001	0.029	0.866	0.011	9.449		1.341	-0.041	ALTI	n.s.
Odonati	0.404	29.161	0.000	4.321	6.371	43	0.663	0.185	AREA	****
	0.050	2.241	0.142	0.530	10.162		0.649	0.135	DIST	n.s.
	0.288	17.362	0.000	3.075	7.617		-0.032	-0.364	ALTI	****^
Ortotterodei	0.785	416.550	0.000	32.101	8.785	114	1.038	0.334	AREA	****
	0.278	43.993	0.000	11.385	29.502		0.559	0.296	DIST	****^
	0.570	150.849	0.000	23.288	17.599		-0.225	0.571	ALTI	****
Neurotteri	0.337	24.867	0.000	3.839	7.505	49	0.080	0.294	AREA	****
	0.001	0.071	0.790	0.017	0.017		0.616	0.022	DIST	n.s.
	0.276	18.687	0.000	3.148	3.148		-1.319	0.687	ALTI	****
Tricotteri	0.377	5.438	0.045	2.002	3.313	9	-0.173	0.452	AREA	n.s.
	0.558	11.369	0.008	2.966	2.348		2.239	-0.549	DIST	**
	0.280	3.508	0.094	1.491	3.824		-3.999	1.586	ALTI	n.s.
Lep.Papilion	0.417	52.889	0.000	8.975	12.558	74	0.451	0.354	AREA	****
	0.023	1.749	0.190	0.497	21.036		1.153	-0.083	DIST	n.s.
	0.175	15.652	0.000	3.759	17.774		-0.527	0.560	ALTI	****

(segue Tab. 1 da pagina precedente)

	R2	F	P	Regress	Resid	GL	log C	z		
Heter.Hydroc	0.244	12.291	0.001	5.190	16.047	38	0.510	0.219	AREA	***
	0.010	0.382	0.540	0.211	21.026		0.616	0.070	DIST	n.s.
	0.170	7.779	0.008	3.609	17.628		-0.423	0.454	ALTI	**
Heter.Pentat	0.371	25.326	0.000	9.655	16.393	43	0.704	0.238	AREA	****
	0.080	3.745	0.060	2.087	23.962		0.505	0.224	DIST	n.s.
	0.268	15.723	0.000	6.975	19.074		-0.388	0.510	ALTI	****
Homopt.Auche	0.206	6.479	0.017	2.181	8.416	25	0.394	0.218	AREA	*
	0.054	1.439	0.242	0.577	10.021		0.972	-0.167	DIST	n.s.
	0.092	2.520	0.125	0.970	9.627		-0.264	0.356	ALTI	n.s.
Col.Carabidi	0.641	126.597	0.000	*11.850	11.139	71	0.779	0.336	AREA	****
	0.093	7.266	0.009	*16.251	28.122		0.842	0.197	DIST	**
	0.487	67.490	0.000	*12.436	15.892		-0.471	0.653	ALTI	****
Col.Stafilin	0.435	30.824	0.000	6.422	8.333	40	0.756	0.342	AREA	****
	0.181	8.860	0.005	2.276	12.079		0.798	0.207	DIST	**^
	0.145	6.759	0.013	2.133	12.622		-0.178	0.494	ALTI	n.s.
Col.Pselaph	0.224	17.639	0.000	2.971	10.274	61	0.320	0.161	AREA	****
	0.022	1.364	0.247	0.290	12.955		0.624	-0.068	DIST	n.s.
	0.151	10.877	0.002	2.004	11.240		-0.270	0.309	ALTI	**
Col.Histerid	0.447	21.844	0.000	3.470	4.289	27	0.196	0.296	AREA	****
	0.005	0.134	0.718	0.038	7.720		0.761	-0.033	DIST	n.s.
	0.244	8.703	0.006	1.891	5.857		-0.848	0.563	ALTI	**
Col.Dryopidi	0.846	32.886	0.001	0.728	0.133	6	-0.421	0.299	AREA	***
	0.679	12.701	0.012	0.584	0.276		1.110	-0.292	DIST	n.s.
	0.681	12.794	0.012	0.586	0.275		-2.488	0.924	ALTI	n.s.
Col.Oedemer	0.274	23.795	0.000	2.091	5.535	63	0.165	0.132	AREA	****
	0.016	1.018	0.317	0.121	7.705		0.390	-0.045	DIST	n.s.
	0.184	14.186	0.000	1.402	6.225		-0.268	0.235	ALTI	****
Col.Anthidid	0.241	9.200	0.005	0.623	1.965	29	0.248	0.155	AREA	**
	0.054	1.645	0.210	0.139	2.449		0.485	-0.055	DIST	n.s.
	0.122	4.025	0.054	0.315	2.272		-0.033	0.186	ALTI	n.s.
Col.Tenebrio	0.512	73.324	0.000	10.248	9.784	70	0.656	0.187	AREA	****
	0.195	16.965	0.000	3.908	16.124		0.479	0.167	DIST	****^
	0.408	48.273	0.000	8.176	11.856		-0.245	0.428	ALTI	****
Col.Cerambic	0.557	52.736	0.000	8.330	6.634	42	0.465	0.203	AREA	****
	0.064	2.875	0.097	0.959	14.005		0.384	0.058	DIST	n.s.
	0.434	32.232	0.000	6.498	8.467		-0.567	0.385	ALTI	****
Col.Meloidi	0.485	77.357	0.000	6.473	6.861	82	0.089	0.244	AREA	****
	0.018	1.508	0.223	0.241	13.093		0.384	0.058	DIST	n.s.
	0.275	31.070	0.000	3.664	9.670		-0.567	0.385	ALTI	****
Col.Crisomel Alicini	0.382	35.791	0.000	5.592	9.062	58	0.511	0.193	AREA	****
	0.042	2.566	0.115	0.621	14.033		0.554	0.084	DIST	n.s.
	0.256	20.007	0.000	3.758	10.895		-0.066	0.070	ALTI	****
Col.Curculio	0.590	123.811	0.000	22.505	15.632	86	0.916	0.338	AREA	****
	0.088	8.302	0.005	3.357	34.779		0.944	0.170	DIST	**^
	0.372	50.866	0.000	14.174	23.963		-0.150	0.551	ALTI	****
Anfibi	0.326	43.070	0.000	2.233	4.614	89	-0.023	0.169	AREA	****
	0.021	1.946	0.166	0.146	6.700		0.306	-0.045	DIST	n.s.
	0.155	16.378	0.000	1.064	5.782		-0.330	0.217	ALTI	****
Rettili	0.444	194.769	0.000	12.510	15.672	244	0.475	0.115	AREA	****
	0.101	27.453	0.000	2.850	25.332		0.370	0.087	DIST	****^
	0.353	132.962	0.000	9.940	18.242		-0.057	0.217	ALTI	****
Uccelli	0.680	53.109	0.000	1.799	0.847	25	0.821	0.270	AREA	****
	0.468	21.996	0.000	1.238	1.407		2.158	-0.287	DIST	****
	0.318	11.661	0.002	0.841	1.804		-0.224	0.457	ALTI	***

una grande quantità di dati. Come ho già detto, infatti, e a parte qualche pregevole eccezione già citata, gran parte della discussione su questo punto è stata basata su studi compiuti su di un numero di specie e di isole piuttosto ristretto.

Occorre dire fin d'ora che per valutare la ripetibilità delle osservazioni compiute da Preston e dagli autori successivi, ho dovuto ovviamente operare nelle medesime condizioni. In particolare, l'uso del logaritmo in base 10 è giustificato dalla creazione di quelle che Preston chiamava «ottave», distinte l'una dall'altra da un fattore 10. L'uso del miglio quadrato come unità di misura di

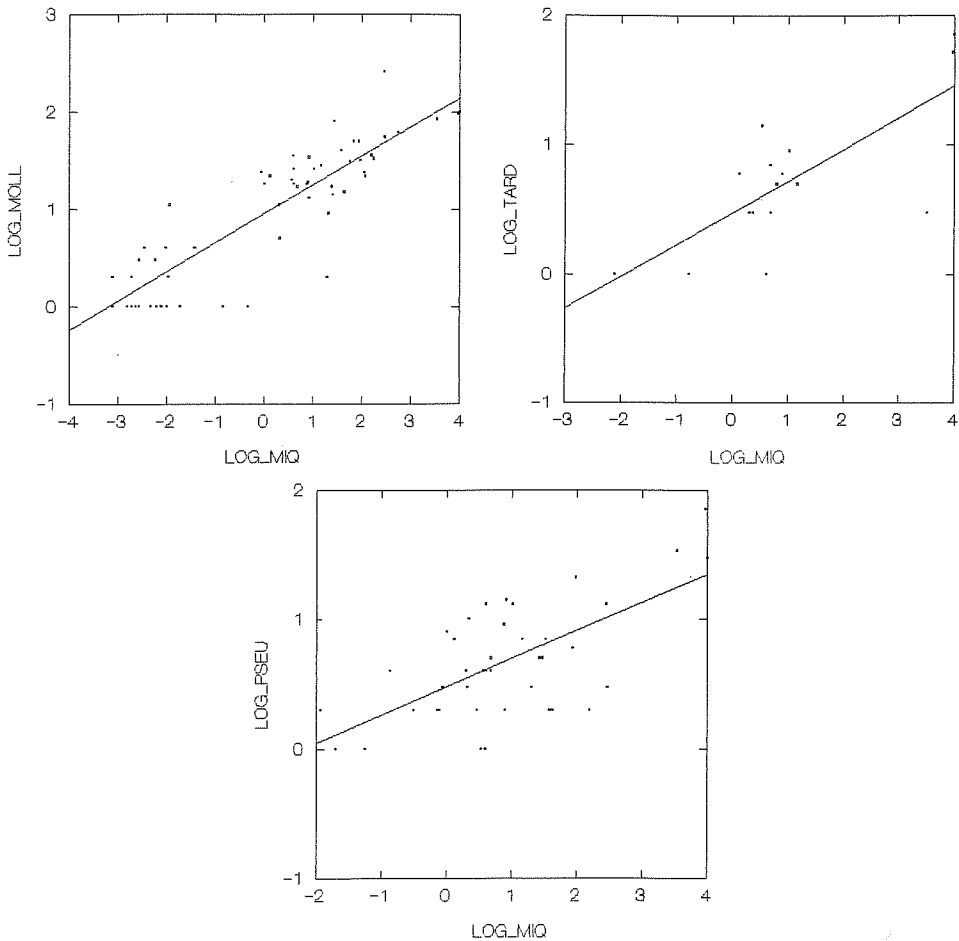
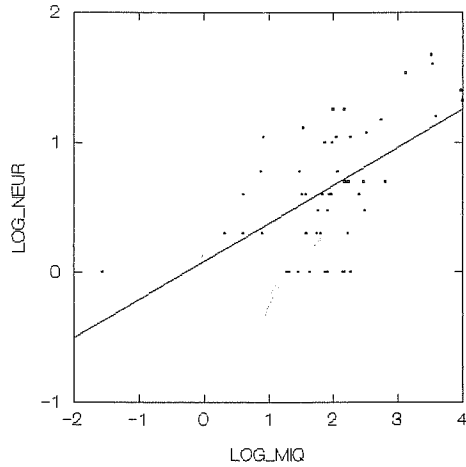
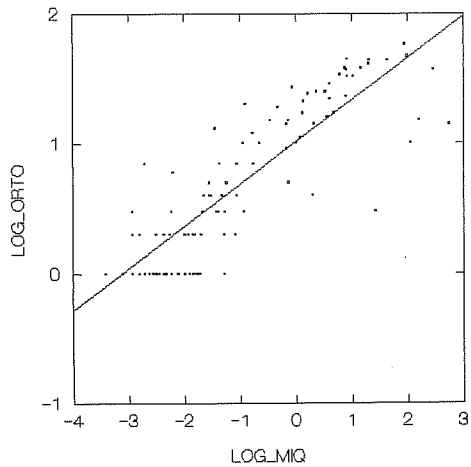
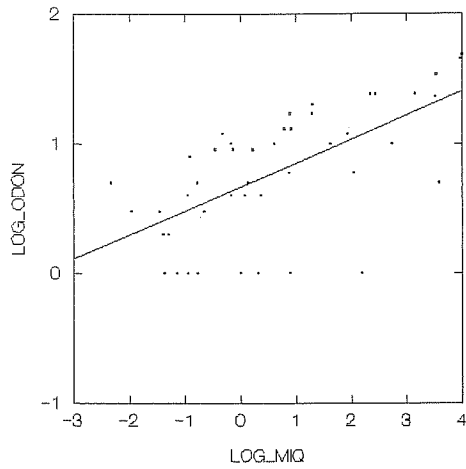
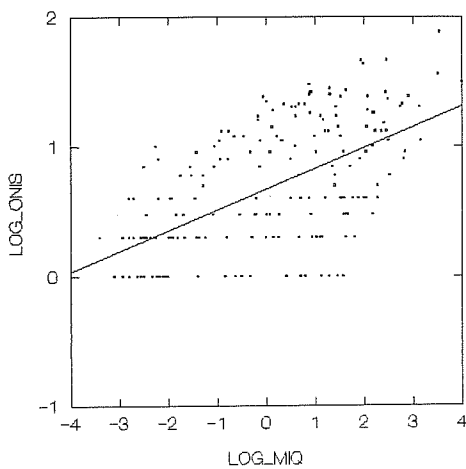
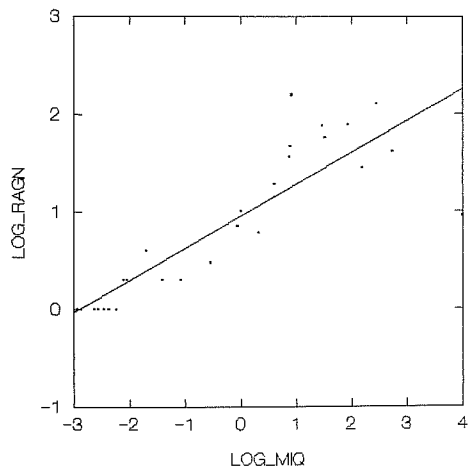
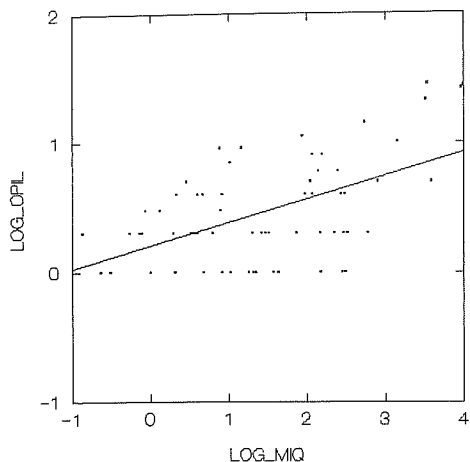
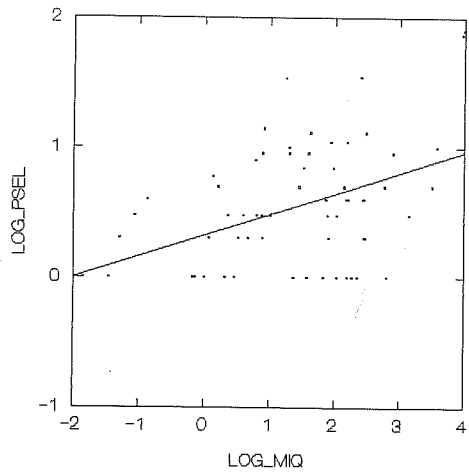
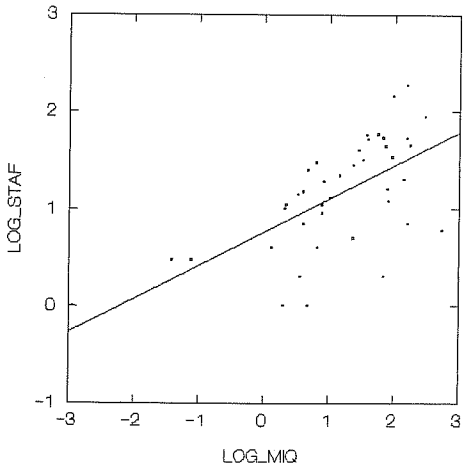
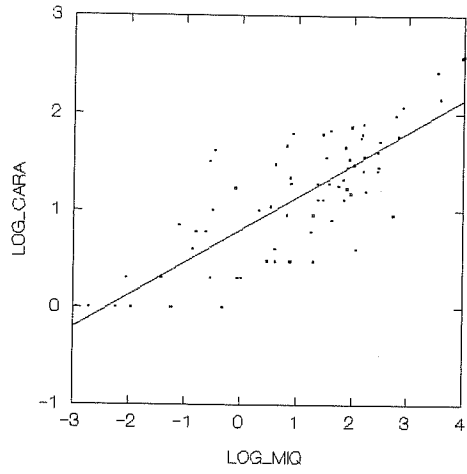
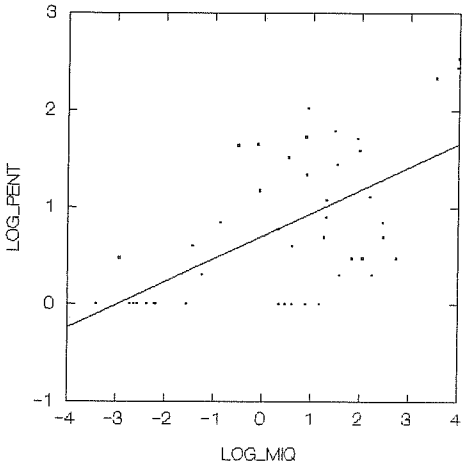
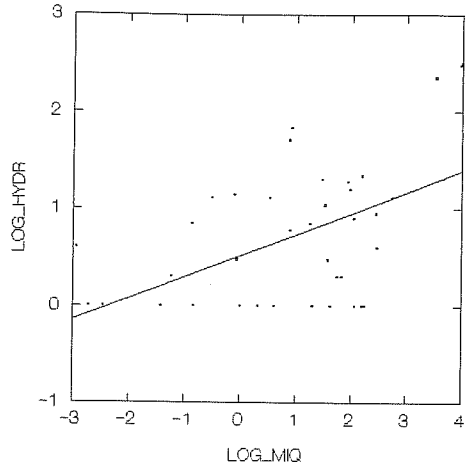
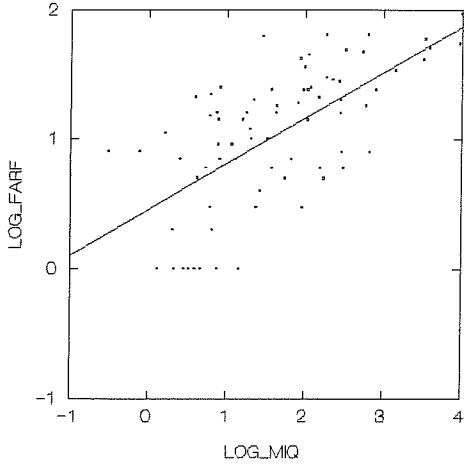


Fig.1 - Rette di regressione fra i logaritmi in base 10 del numero di specie e quello della superficie delle isole espressa in miglia quadrate. Sono riportate solo le regressioni risultate significative cioè quelle per Molluschi terrestri, Tardigradi, Pseudoscorpionidi, Opilionidi, Araneidi, Isopodi Oniscoidei, Odonati, Ortotteroidei, Neuroteri, Lepidotteri Papilionoidei, Eteroteri Hydrocoriomorfi e Pentatomiomorfi, Coleotteri Carabidi, Stafilinidi, Pselafidi, Histeridi, Dryopidi, Oedemeridi, Anthicidi, Tenebrionidi, Cerambicidi, Meloidi, Crisomelidi Alticini e Curculionidi, ma anche per gli Anfibii, Rettili ed Uccelli. Le numerosità dei singoli gruppi sono riportate in Tab. 1.

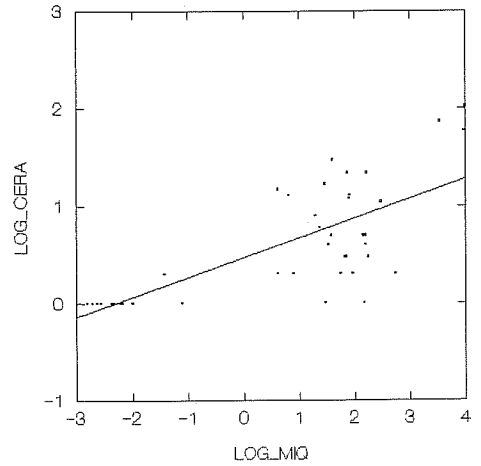
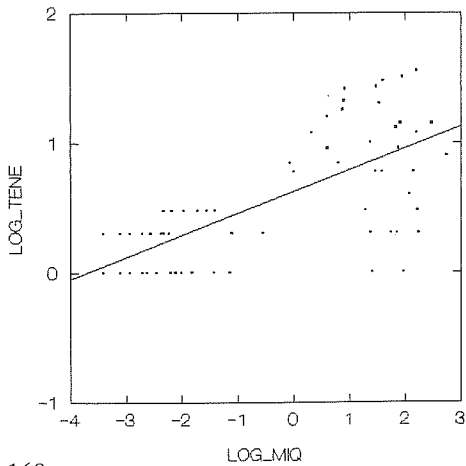
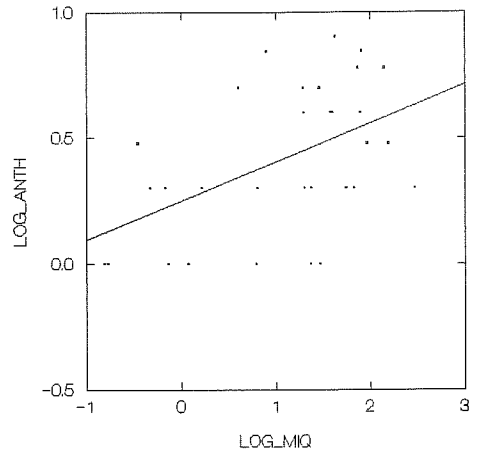
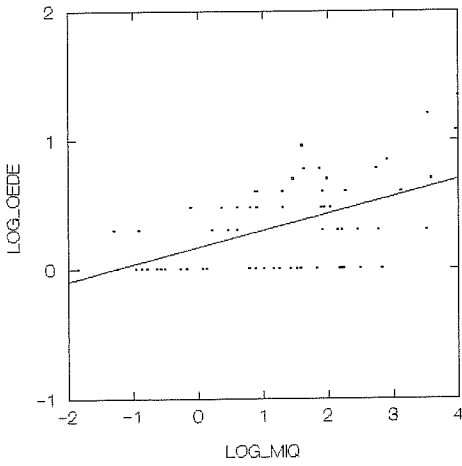
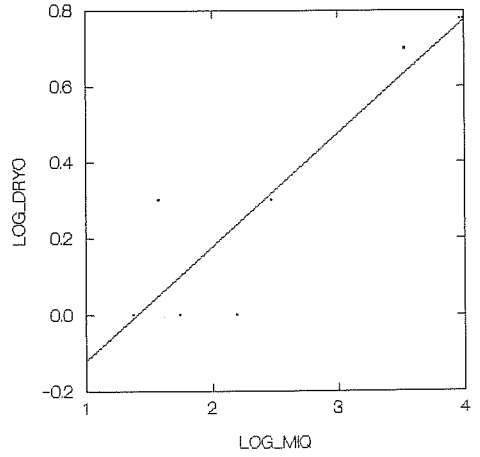
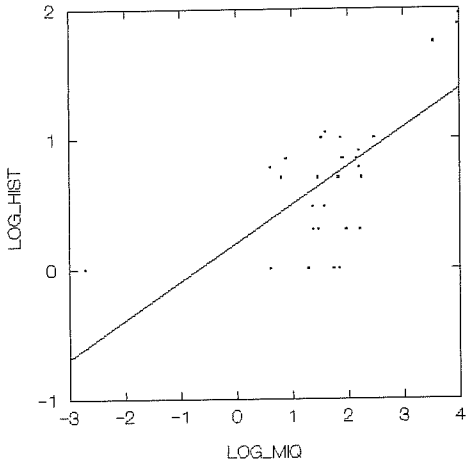
segue Fig. 1



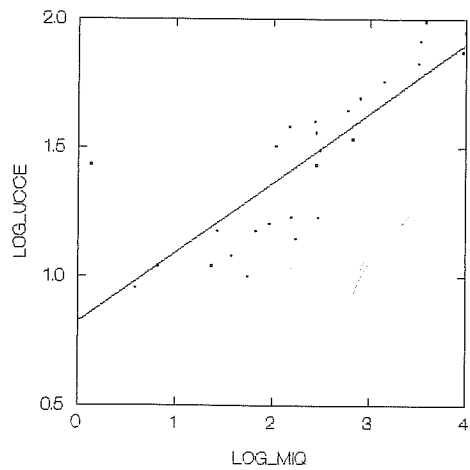
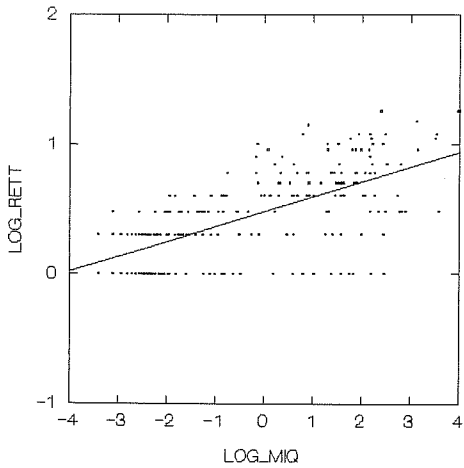
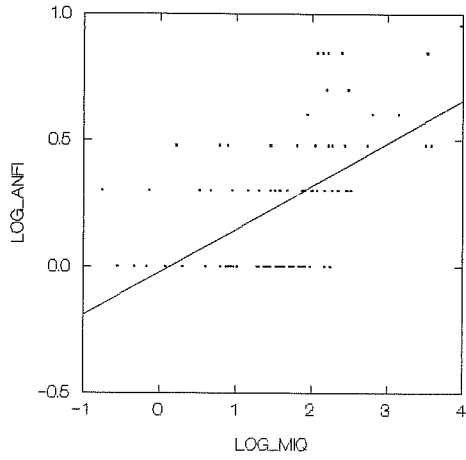
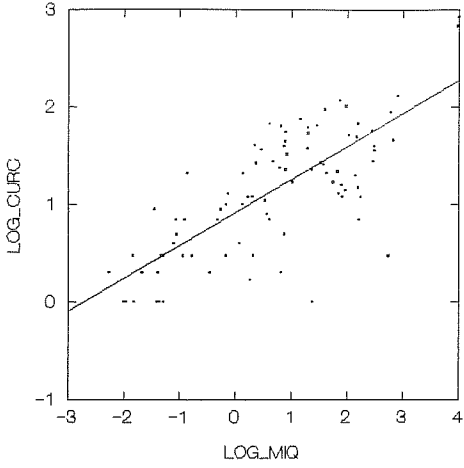
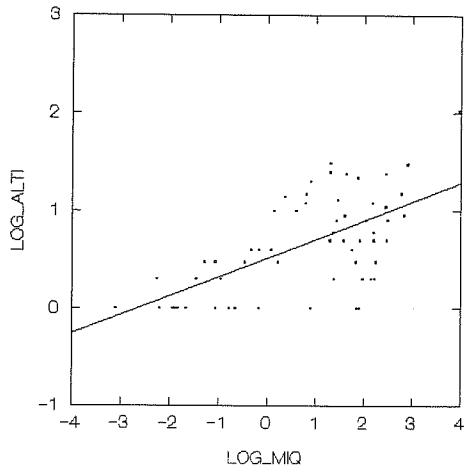
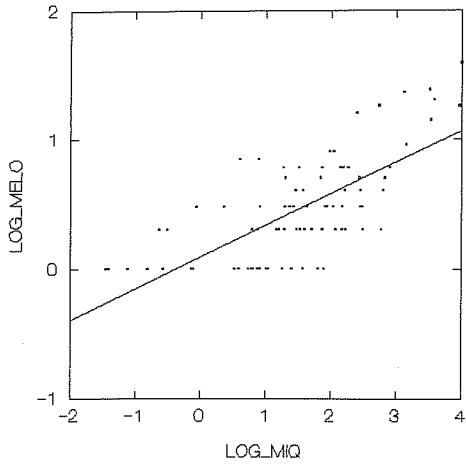
segue Fig. 1



segue Fig. 1



segue Fig. 1



superficie (1Kmq = 0.386102158542 Miq), si rende invece necessario per confrontare i valori di z.

Dall'esame della Tab. 1 e della Fig. 1 si può rilevare che la regressione fra il logaritmo del numero delle specie e quello dell'area delle isole rispettive è significativa per i Molluschi terrestri, Tardigradi, Pseudoscorpionidi, Opilioni, Araneidi, Isopodi Oniscoidei, Odonati, Ortotteroidei, Neurotteri, Lepidotteri Papilionoidei, Eterotteri Hydrocoriomorfi e Pentatomiomorfi, Coleotteri Carabidi, Stafilinidi, Pselafidi, Histeridi, Dryopidi, Oedemeridi, Anthicidi, Tenebrionidi, Cerambicidi, Meloidi, Crisomelidi Alticini e Curculionidi, ma anche per gli Anfibi, Rettili ed Uccelli. Sono invece risultate non significative le relazioni fra tali parametri nel caso degli Acari Oribatei (21 isole), Copepodi Calanoidi (11 isole), Collemboli (27 isole), Tricotteri (11 isole) e Omotteri Auchenorrhynchi (27 isole). Le ragioni per questo fatto possono essere molteplici, ma al di là delle caratteristiche biologiche dei diversi gruppi, che pure possono essere invocate, certo a ragione, (cfr. Piantelli et al. 1990), possiamo rilevare che si tratta di taxa le cui specie o sono molto piccole e di campionamento potenzialmente difficile, o sono al momento state studiate per un numero molto limitato di isole. È forse, in questo senso, emblematico il fatto che la regressione divenga, come si vedrà, significativa anche per l'area, nel caso dei Tricotteri e degli Omotteri, in seguito ad analisi di regressione multipla. È quindi possibile che anche in altri casi, il rapporto specie-superficie possa esser messo in luce in seguito ad ulteriori ricerche faunistiche.

Un altro punto da sottolineare a questo livello è che per alcuni gruppi zoologici (Tab. 2) le regressioni fra il numero di specie (non trasformato) e il logaritmo dell'area risultano più significative di quelle fra i due logaritmi.

Tab. 2 - Regressioni semplici ottenute per i diversi gruppi fra il numero di specie presente ed il logaritmo (base 10) dell'area espressa in migliaia quadrate. Le regressioni stesse sono state riportate qui solo quando migliori di quelle semplici riportate (per l'area) in tabella 1. Per le abbreviazioni si veda la didascalia di Tab.2.

	R2	F	P	REGRES	RESID	GL	log C	AREA	SIGN
Opilioni	0.343	32.929	0.000	807.384	1544.677	63	0.249	3.067	****
Acari Oribatei	0.161	5.191	0.031	30690.126	159629.047	27	63.794	23.546	*
Copepodi Calanoidi	0.492	4.842	0.079	21.506	22.208	5	-0.744	1.526	n.s.
Collemboli	0.023	0.591	0.449	239.643	13951.023	25	33.795	-2.913	n.s.
Odonati	0.535	49.423	0.000	2899.993	2523.118	43	7.420	4.793	****
Neurotteri	0.377	30.922	0.000	1955.501	3223.260	51	-4.664	6.522	****
Tricotteri	0.649	16.606	0.003	6514.994	3531.006	9	-38.165	25.806	***
Lep.Papilionoidei	0.457	62.397	0.000	12509.864	14836.136	74	-2.370	13.200	****
Het.Hydrocoriom.	0.260	13.353	0.001	56581.452	161022.148	38	7.153	22.867	***
Homopt.Auchenorrh.	0.364	14.304	0.001	21921.789	38315.396	25	-9.248	21.815	***
Col.Pselaphidi	0.172	13.676	0.000	2068.451	9982.425	66	0.778	4.218	****
Col.Dryopidi	0.786	40.391	0.000	50.045	13.629	11	-2.251	1.184	****
Anfibi	0.518	299.778	0.000	299.999	278.646	232	1.194	0.566	****

Ciò dipende dal fatto che la curva che descrive il numero di specie presenti nelle varie isole in rapporto alla superficie, aumenta inizialmente in modo rapido, ma tende poi a stabilizzarsi fin quasi a raggiungere un asintoto.

Questo a sua volta può essere conseguenza di due fatti. In qualche caso, come per gli Anfibi, il numero di specie disponibili è molto limitato. Tale numero raggiunge le 31-33 specie nel complesso delle isole esaminate, ma scende rispettivamente a soltanto 18-19 e 12-13 se prendiamo in considerazione le sole isole del Mediterraneo occidentale ed orientale in modo distinto (Lanza & Vanni 1990). Le isole che ne comprendono il numero più grande sono la Sicilia e la Sardegna, entrambe con un totale di appena 9 specie (Tab. 1). È quindi chiaro che curve basate su dati di questo genere saranno destinate a giungere ben presto a saturazione.

In altri casi, in cui il numero totale di specie è molto più grande, possono esserci due spiegazioni alternative, o a volte una loro combinazione. Per gli Eterotteri Hydrocoriomorfi, ad esempio, sono state censite fino ad un massimo di 316, 302 e 226 specie, rispettivamente per la Sicilia, Sardegna e Corsica. Venendo alle isole minori, però, sono citate 69 specie al Giglio, 51 a Capraia e appena 19 all'isola d'Elba e 16 a Malta. In altre parole, con ogni probabilità ci troviamo di fronte ad un caso in cui sono disponibili non più di 5-6 isole ben conosciute dal punto di vista faunistico, contro numerose altre ancora poco note. Lo stesso, con qualche variazione, vale anche per gli Omotteri Auchenorrhinchi, per i quali sono forse relativamente ben conosciute solo le faune di Corsica, Sardegna, Sicilia, Capraia e Giglio. Un caso particolare sembra essere, in questo contesto, quello degli Acari Oribatei, per i quali divengono significative tutte le regressioni, non appena vengano omesse dal calcolo le isole di Karpathos, Rhodos, Zakynthos e Kos.

In diversi altri casi, però, per quanto con ogni probabilità non tutte le isole siano ugualmente ben studiate, si ha comunque l'impressione che la grande maggioranza di quelle per le quali sono disponibili dati di popolamento, sia ormai nota con un buon grado di dettaglio. Ciò vale almeno per gli Opilionidi, Odonati, Lepidotteri Ropaloceri e Pselafidi (a parte 4 o 5 isole), ma anche, sebbene solo poche isole siano state studiate, anche per i Tricotteri, i Coleotteri Dryopidi e qualche altro gruppo. Per almeno alcuni di questi taxa è quindi possibile che la curva del numero di specie venga davvero a (quasi-)saturarsi abbastanza rapidamente con l'aumentare dell'area dell'isola: le nicchie disponibili sarebbero relativamente poche e facili da occupare. Quest'ultima spiegazione, con le limitazioni già espresse, si applica anche agli Anfibi, un gruppo certo molto ben campionato. Non è quindi forse per caso che questa categoria comprenda molti gruppi animali di acqua dolce.

I valori dei parametri z e C

Come si può osservare in Tab.1, nei casi in cui le regressioni sono significative, il valore del parametro z varia in genere da 0.18 a 0.35, come da attesa.

Esistono peraltro alcuni casi per i quali si sono ottenuti valori un po' più bassi e simili a quelli previsti per le isole continentali (Araneidi 0.164, Coleotteri Pselafidi 0.161, Oedemeridi 0.132, Anthicidi 0.155, Rettili 0.115). In altre parole, la distribuzione delle abbondanze relative delle diverse specie non sarebbe, in questi casi, conforme a quella lognormale ipotizzata da Preston (1962; cfr. May 1975), forse in quanto le isole censite, per tali gruppi, si comporterebbero più come habitat islands che non come isolati in senso stretto. A questa ipotesi, però, non è facile dare conferma, tanto più se si tiene conto del fatto che gli stessi coefficienti aumentano del 10-43 %, e vengono quindi a rientrare nella (supposta) norma, quando calcolati tramite un modello di regressione multipla (Tab. 3). I valori ottenuti per il parametro z sono riportati in istogramma (Fig. 2b).

Poiché il logaritmo di 1 è uguale a zero, il valore assunto dalla costante della retta di regressione (cioè dal logaritmo di C) rappresenterebbe, almeno in teoria, il logaritmo del numero di specie di un dato gruppo che ci si può attendere di trovare di su un'isola avente area unitaria. Nel caso riportato (Tab. 1, 4), tale superficie è di un miglio quadrato, ma data la tendenza, che hanno sempre queste curve, a mostrare crescite iniziali molto rapide, l'unità di misura può avere qui importanza minore. Il valore del parametro C è comunque funzione dell'area media minima necessaria, nelle diverse isole e per i vari gruppi, per

Tab. 3 - Migliori regressioni multiple ottenute per i diversi gruppi. Le regressioni stesse sono state riportate solo quando migliori di quelle semplici riportate in tabella 1. Sono quindi rimaste invariate le regressioni relative ai Tardigradi (area ***), Opilionidi (area ****), Acari Oribatei (nessun parametro), Copepodi Calanoidi (area n.s.), Collemboli (distanza *), Odonati (area ****), Ortotteroidei (area ****), Neuroteri (area ****), Eterotteri Hydrocoriomorfi (area ***) e Pentatomomorfi (area ****), Coleotteri Carabidi (area ****), Histeridi (area ****), Dryopidi (area ***), Tenebrionidi (area ****), Meloidi (area ****), Crisomelidi Alticini (area ****). Per le abbreviazioni si veda la didascalia di Tab.2.

	R2	F	P	REGRES	RESID	GL	log C	AREA	DIST	ELEV	SIGN
Molluschi terrest.	0.785	128.910	0.000	28.498	7.811	106/3	0.672	0.221	0.061 [^]	0.122	****
Pseudoscorpionidi	0.455	16.308	0.000	3.487	4.170	39/2	0.660	0.233	-0.115	—	****
Araneidi	0.806	51.858	0.000	12.268	2.957	25/2	0.837	0.234	0.185 [^]	—	****
Isopodi Oniscoidei	0.454	67.367	0.000	18.630	22.400	162/2	0.496	0.118	0.129 [^]	—	****
Tricotteri	0.691	8.934	0.009	3.671	1.644	8/2	1.280	0.289	-0.443	—	n.s.
Lep.Papilionoidei	0.566	47.541	0.000	12.181	9.352	73/2	1.280	0.861	-0.443	—	****
Homopt.Auchenorrh.	0.295	5.021	0.015	3.126	7.471	24/2	0.734	0.238	-0.215	—	*
Col.Stafilinidi	0.515	13.439	0.000	7.596	7.159	38/3	1.790	0.444	0.110 [^]	-0.501 [^]	****
Col.Pselaphidi	0.387	18.937	0.000	5.125	8.119	60/2	0.494	0.230	-0.208	—	****
Col.Oedemeridi	0.417	22.191	0.000	3.182	4.445	62/2	0.303	0.175	-0.148	—	****
Col.Anthicidi	0.402	9.426	0.001	1.041	1.546	28/2	0.336	0.196	-0.100	—	****
Col.Cerambicidi	0.618	33.152	0.000	9.246	5.718	41/2	0.580	0.254	-0.133	—	****
Col.Curculionoidi	0.602	64.150	0.000	22.939	15.197	85/2	0.983	0.366	-0.071	—	****
Anfibi	0.461	37.674	0.000	3.158	3.688	88/2	0.068	0.210	-0.120	—	****
Rettili	0.453	100.553	0.000	12.762	15.420	243/2	0.502	0.127	-0.032	—	****
Uccelli	0.888	95.445	0.000	2.350	0.295	24/2	1.428	0.223	-0.201	—	****

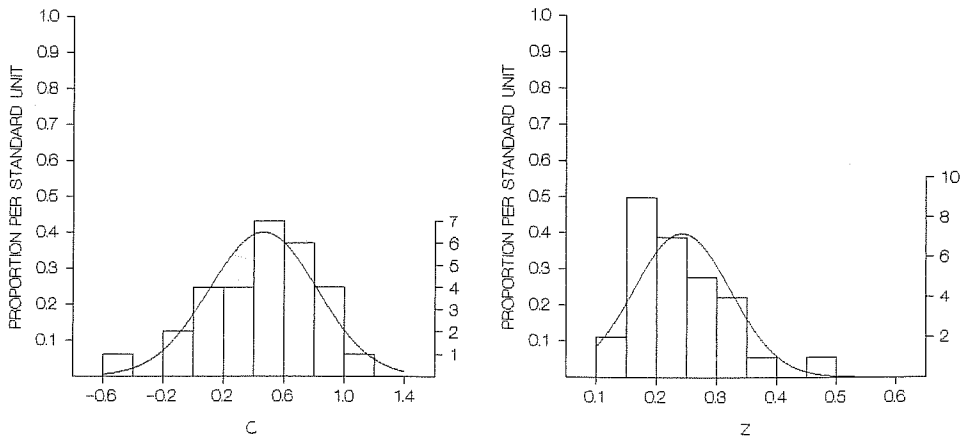


Fig. 2 - Istogramma dei valori osservati per la costante C (o meglio per il suo logaritmo in base 10: Fig. 2a) e per quella z (Fig. 2b). La curva sovrapposta rappresenta l'ipotetica distribuzione normale.

mantenere una singola specie. Tale valore, come c'era da aspettarsi, è molto variabile (Tab. 4), anche se non sempre risulta agevole darne una interpretazione biologica. La relazione fra il valore del parametro C e il logaritmo dell'area media minima osservata è comunque significativa ($R^2 = 0.758$, $F = 81.657$, $P =$

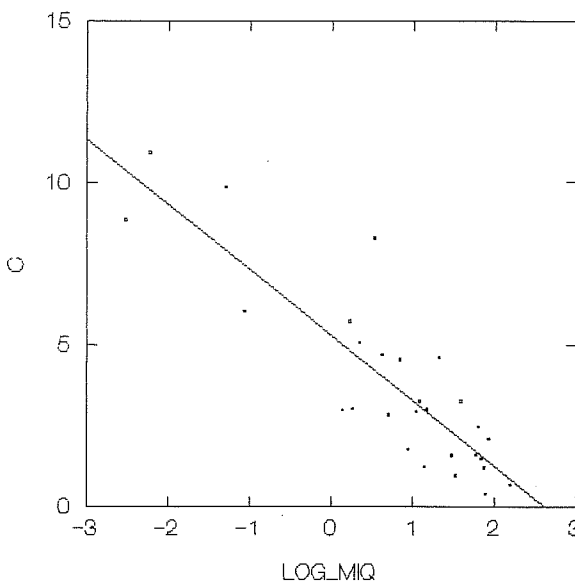


Fig.3 - Regressione lineare fra i valori ottenuti per la costante C contro il logaritmo (base 10) della superficie media minima necessaria per la presenza di una singola specie di ognuno dei vari gruppi zoologici per i quali la regressione specie/area è risultata significativa (Tab. 1). I dati per la regressione sono riportati nel testo.

Tab. 4 - Valori sperimentali dell'area minima media (media delle aree delle isole contenenti una sola specie di quel taxon) necessaria per la presenza di una specie di ognuno dei vari gruppi studiati, e dell'area minima assoluta (area dell'isola più piccola in cui è stata rinvenuta una specie di quel taxon), confrontate con il valore di C e di z. Per facilità di lettura i gruppi sono stati disposti in ordine crescente di area minima; si osservi comunque che la significatività di tale valore deve essere valutata in rapporto alla numerosità del campione di isole abitate da una sola specie (Casi). MED Km_q=area minima media in Km_q, l'errore standard si riferisce all'area espressa in Km_q, LOG Km_q = logaritmo (base 10) dell'area minima media in Km_q, MED Mi_q e LOG Mi_q rappresentano rispettivamente l'area minima media espressa in migliaia quadrate ed il suo logaritmo. MIN Mi_q=area (migliaia quadrate) dell'isola più piccola contenente una specie di quel taxon; Log MIN=logaritmo (base 10) di MIN Mi_q. La conversione fra i due sistemi metrici si compie in base alla relazione 1Km_q=0.386102158542 Mi_q.

	CASI	MED Km _q	ERRORE St	LOG Km _q	MED Mi _q	Log Mi _q	MIN Mi _q	Log MIN	C	LOG C	z
ARANEIDI	7	0.008	0.004	-2.136	0.003	-2.549	0.001	-3.000	8.831	0.946	0.164
ORTOTTEROIDEI	31	0.017	0.026	-2.076	0.006	-2.490	0.0004	-3.398	10.914	1.038	0.334
MOLL_POLMONA	13	0.133	0.337	-1.779	0.051	-2.193	0.001	-3.000	9.840	0.993	0.294
COL_CARABIDI	7	0.222	0.438	-1.397	0.086	-1.811	0.006	-2.222	6.012	0.779	0.336
TARDIGRADI	3	3.602	5.856	-0.351	1.391	-0.765	0.008	-2.097	2.958	0.471	0.246
COL_STAFILINIDI	4	4.370	5.786	-0.436	1.687	-0.849	0.001	-3.000	5.702	0.756	0.342
PSEUDOSCORPI	4	4.699	5.344	-0.049	1.814	-0.462	0.020	-1.699	2.999	0.477	0.217
HET_PENTATOM	14	5.767	10.790	-0.939	2.227	-1.342	0.0004	-3.398	5.058	0.704	0.238
COL_CURCULION	7	8.776	23.028	-0.800	3.389	-1.213	0.010	-2.000	8.241	0.916	0.338
ONISCOIDEI	42	10.961	26.063	-1.044	4.231	-1.458	0.001	-3.000	4.667	0.669	0.159
PAPILIONOIDEI	9	12.976	10.262	1.015	5.010	0.602	1.305	0.116	2.825	0.451	0.354
COL_TENEBRIO	17	17.849	58.871	-1.477	6.892	-1.890	0.0004	-3.398	4.529	0.656	0.187
COL_ANTHICID	7	22.513	31.863	0.694	8.692	0.281	0.154	-0.812	1.770	0.248	0.155
COL_CERAMBIC	16	28.396	95.135	-1.443	10.964	-1.856	0.002	-2.699	2.917	0.465	0.203
COL_ALTICINI	13	31.179	71.285	-0.413	12.038	-0.826	0.001	-3.000	3.243	0.511	0.193
COL_MELOIDAE	23	35.779	52.900	0.928	13.814	0.515	0.035	-1.456	1.227	0.089	0.244
RETTILI	64	38.073	140.065	-1.231	14.700	-1.658	0.0004	-3.398	2.985	0.475	0.115
ODONATI	8	53.896	140.819	0.309	20.809	-0.104	0.042	-1.377	4.603	0.663	0.185
COL_HISTERIDI	5	76.679	80.713	0.965	29.606	0.552	0.002	-2.699	1.570	0.196	0.296
ANFIBI	42	85.953	97.925	1.589	33.187	1.175	0.281	-0.551	0.948	-0.023	0.169
HET_HYDROCOR	14	99.257	159.308	0.775	38.323	0.342	0.002	-2.699	3.236	0.510	0.219
OPILIONIDI	16	153.103	255.387	1.514	59.113	1.772	0.232	-0.635	1.592	0.202	0.180
AUCHENORRINC	5	162.246	117.228	1.886	62.644	1.472	0.861	0.065	2.477	0.394	0.218
COL_OEDEMERI	27	176.370	367.698	1.077	68.097	0.663	0.014	-1.854	1.462	0.165	0.132
NEUROTTERI	10	190.407	163.857	1.859	73.517	1.446	0.027	-1.569	1.202	0.080	0.294
COL_DRYOPIDI	3	201.667	177.430	2.181	77.864	1.768	23.552	1.372	0.379	-0.421	0.299
COL_PSELAFIDI	17	218.138	409.519	1.085	84.224	0.671	0.011	-1.959	2.089	0.320	0.161
TRICOTTERI	1	401.000	.	2.603	154.827	2.190	154.827	2.190	0.671	-0.173	0.452

0.000, Regressione = 163.486, Residuo = 52.055, con 26 gradi di libertà; i valori rispettivi della costante e di z sono 5.270 e -2.018) ed è riportata graficamente in Fig. 3. La regressione di C contro il logaritmo dell'area minima osservata è anch'essa significativa (F=21.387, P=0.000). A questo proposito segnaliamo ancora solo che, ad esempio nel caso degli uccelli, alle nostre latitudini il valore di C risulta essere di appena 1/12 (0.82 anziché 10 cfr. Tab. 1) di quello osservato

per le regioni tropicali studiate da Preston (1962a,b). I valori ottenuti per il parametro C sono riportati in istogramma (Fig. 2a).

La teoria dell'equilibrio delle faune insulari

A livello teorico, un punto, certo non trascurabile, è che l'ipotesi dell'equilibrio trova le proprie basi concettuali in un'altra ipotesi: quella secondo cui esisterebbe competizione fra le specie per una data nicchia. Ciò rappresentava un punto abbastanza cruciale, per quanto non indispensabile, nella formulazione originaria della teoria darwiniana: nel corso dell'evoluzione, certe specie ne avrebbero soppiantato altre semplicemente perché esse erano meglio provviste per vivere in quel dato ambiente. Paleontologi e cladisti, ancor oggi, così pensano. Al di là della discussione sull'utilità del concetto stesso di nicchia (MacArthur, 1968; Darlington, 1972; Vandermeer, 1972; Diamond, 1978; Blondel e Bourlière, 1979; Lamotte, 1979; Rolando, 1990, 1991, ecc.), per superare i problemi concettuali che sussistono a questo livello, si potrebbe forse ipotizzare un tipo di selezione che, contrariamente alla norma, si verifici non solo sulle espressioni fenotipiche di alleli omologhi (forme alleliche di un dato gene), ma anche fra quelle di alleli di geni analoghi, cioè in grado di contribuire ad un simile tipo di adattamento. In questi termini la specie sarebbe identificabile con un *trait-group*.

Come si è visto, il punto su cui maggiormente si sono appuntate le diatribe, cioè se esista o meno una relazione causale fra tasso di immigrazione e tasso di estinzione, ripropone in pratica l'eterna controversia fra concezioni deterministiche e stocastiche (cfr. Coleman, 1981). Ad esempio, sebbene Simberloff e Wilson (1969, 1970) abbiano mostrato come la ricolonizzazione di un'isola di mangrovie artificialmente defaunata si verifici in modo compatibile con la teoria dell'equilibrio, Simberloff stesso (1976) parla ormai di uno «pseudo equilibrio», cui contribuirebbero non tanto le vere immigrazioni ed estinzioni, quanto piuttosto gli spostamenti transitori. Ciò è particolarmente ovvio nel caso degli uccelli, per i quali la distinzione fra immigrazione, estinzione e spostamenti casuali è molto difficile (Smith, 1975).

A livello sperimentale, il problema è infatti che l'unico modo di saggiare la bontà dell'ipotesi dell'equilibrio è proprio quello che fu seguito da Simberloff e Wilson (1969). Tuttavia, anche al di là delle difficoltà che insorgerebbero al momento di ripetere oggi un esperimento che, giustamente, non mancherebbe di far sollevare le sopracciglia dei conservazionisti, nemmeno in questo modo è stato fin'ora possibile andare oltre le indicazioni di massima. È d'altronde chiaro che gli esperimenti naturali del tipo di quelli resi disponibili dal Krakatoa (cfr. Dammerman, 1948; Bush e Whittaker, 1991) si verificano di rado. A livello un po' diverso merita comunque ricordare i risultati di Schoener e Spiller (1987) sul turnover di una serie di popolazioni di ragni su un centinaio di isole dell'arcipelago delle Bahamas, secondo i quali l'estinzione si verificherebbe soprattutto per le piccole popolazioni (immigranti recenti) e molto meno per quelle grandi.

Si può suggerire, comunque, che l'esistenza di correlazioni multiple robustamente significative fra numero di specie, area delle isole e distanze dal continente, possa rappresentare una prova indiretta dell'esistenza di un turnover delle specie stesse. Che un tale turnover generi poi un vero equilibrio, o piuttosto uno pseudoequilibrio, può essere un altro problema ancora, la cui soluzione potrà variare con i gruppi zoologici. È evidente infatti che gli spostamenti stocastici che fan parte del normale comportamento di molti Uccelli, di molti Odonati e di qualche farfalla migratrice, non si verificano con altrettanta facilità per i Molluschi o per gli Anfibi.

Dall'esame della Tab. 3 risulta chiaro che tale correlazione esiste almeno nel caso degli Pseudoscorpionidi, Tricotteri, Lepidotteri Papilionoidei, Omotteri Auchenorrhynchi, Coleotteri Pselafidi, Oedemeridi, Anthicidi, Cerambicidi, Curculionoidi, Anfibi, Rettili e Uccelli. Nonostante la elevata significatività statistica delle regressioni, invece, non ritengo si possa dire lo stesso per i Molluschi terrestri, gli Araneidi, gli Isopodi Oniscoidei e i Coleotteri Stafilinidi, in quanto la numerosità delle specie sembra in questi casi aumentare, anziché diminuire, con la distanza dell'isola. Ciò naturalmente non riflette la realtà delle cose, se non come conseguenza indiretta del fatto che in questi casi le isole più lontane risultano anche essere le più grandi. In ogni caso non viene, a questo livello, verificata che in piccola parte la previsione di Taylor (1987), in base alla quale la distanza dovrebbe aver maggiore rilievo nel determinare le probabilità di colonizzazione delle specie a dispersione attiva che non per quelle il cui arrivo sull'isola è di norma conseguenza di un trasporto passivo.

GENETICA DELL'INSULARITÀ

Un'altra serie di argomenti collegati con il problema dell'insularità e delle caratteristiche delle popolazioni insulari, si apre a livello genetico. Un problema centrale consiste, come al solito, nel determinare quale possa essere, in questo contesto, il rapporto fra cause deterministiche e stocastiche. In altre parole, la prima domanda cui occorre trovare risposta è se, nel caso particolare delle popolazioni insulari, ci sia da attendersi che i rispettivi pool genici siano il risultato di lunghi processi di adattamento all'ambiente dell'isola, o se non siano stati piuttosto modificati in modo radicale nel corso del processo di colonizzazione delle rispettive isole.

Le ragioni per cui ci si pone questa domanda sono molto semplici. È ovvio che il numero di alleli che potranno raggiungere un'isola, sarà condizionato dal numero di individui che compiono la migrazione stessa. È infatti evidente che un singolo individuo non può portare con sé più di un massimo di due alleli, ad esempio di un gene tetra-allelico. È ben noto che per specie anfigniche diploidi, posto pari a 1 il numero degli alleli presenti nella popolazione originaria, essi verranno ridotti nel propagulo migrante a $1-1/2N$, dove N rappresenta la numerosità del propagulo stesso. Cosa succede in seguito varierà da caso a

caso, ma sarà certo influenzato da quanto di frequente si verificherà l'arrivo di un propagulo migrante, cioè da quanto davvero «isolata» sarà l'isola in esame. Un altro fattore che potrà condizionare la variabilità genetica della popolazione in studio sarà poi la sua numerosità (effettiva): se essa sarà bassa per lunghi periodi di tempo ciò la condurrà a perdere ulteriore variabilità genetica, come conseguenza del drift e dell'imbreding.

La variabilità genetica globale delle popolazioni insulari sarà quindi conseguenza di molti fattori. Nel caso semplificato in cui si abbia a che fare con caratteri selettivamente neutrali, Wright (1940), era arrivato alla conclusione che le popolazioni insulari possono avere variabilità genetica prossima a quella di popolazioni panmittiche avente la medesima numerosità effettiva, solo nel caso in cui il tasso di migrazione (m) sia di almeno pari ad un individuo ogni due generazioni ($Nm > 1/2$). Questa conclusione è stata in seguito attenuata nella sua portata: lo stesso risultato si può ottenere indipendentemente dal valore di m , purché $m > 0$ (Lande, 1992). A livello di un arcipelago, la variabilità globale sarà invece influenzata non solo dal valore di m , ma anche dal tasso di estinzione (Levins, 1970; Slatkin, 1977; Slatkin e Wade, 1978; Maruyama e Kimura, 1980).

Se questa è in teoria l'evoluzione stocastica dei genotipi insulari, resta da domandarsi quale processo sia stato prevalente nel foggiare i genotipi delle diverse popolazioni, nel caso di singole isole «reali» e quindi al di là delle, sempre interessanti, formalizzazioni matematiche.

Il tasso di eterozigosi

Diversi autori hanno dimostrato che il tasso di eterozigosi può essere correlato significativamente con molte variabili biologiche come la velocità di crescita, la fertilità (Mitton e Grant, 1984; Zouros, 1987), o la variabilità morfologica dei caratteri più stabili (Strauss, 1991). A livello ecologico, una eterozigosi più elevata è stata osservata negli ambienti più eterogenei o imprevedibili (Nevo et al., 1978; Badino, 1980; De Matthaeis et al., 1983a; Nevo et al., 1984; Nevo, 1988; Mitton e Lewis, 1989; Nevo e Bailes, 1988, 1991; Nevo et al., 1990; Semlitsch e Reyer, 1992). Al contrario, tassi più bassi sono stati in genere evidenziati nelle situazioni più stabili (Sbordoni, 1982; Nevo et al., 1983; De Matthaeis et al., 1983). Fra gli Anfibi, peraltro, le specie tropicali hanno eterozigosi più alta di quelle temperate (Nevo e Bailes, 1991); anche fra i pesci, i dati di Smith e Fujio (1982) indicano una tendenza dell'eterozigosi a diminuire, più che non ad aumentare, con la variabilità ambientale. Quest'ultimo fatto peraltro era già stato osservato da Somero (1974), il quale lo aveva interpretato in termini di accumulo di variabilità (considerata comunque benefica) in ambienti stabili: in altre condizioni, infatti, essa sarebbe erosa dalla selezione direzionale. Sempre fra i pesci, per quanto correlata con brevi tempi di generazione, piccola taglia e in genere con parametri indicativi di una selezione tipo r , l'eterozigosi non è direttamente associata alla fecondità (Mitton e Lewis, 1989) e persino

le altre correlazioni non sono davvero dimostrate (Waples, 1991).

I valori dell'eterozigosi nelle popolazioni insulari. Nel caso particolare delle faune insulari, un problema aggiuntivo nasce dal fatto che, anche se è vero che sulla variabilità genetica di molte specie esiste ormai una massa di dati davvero impressionante, è anche vero che essi si riferiscono solo in piccola parte a popolazioni delle isole. Inoltre ci si potrà attendere, non solo che gruppi zoologici diversi rispondano in tempi e modi diversi alle stesse condizioni dell'ambiente, ma anche che ciò si verifichi individualmente per le diverse specie sulle diverse isole.

Nel tentativo di dare comunque una risposta sippure generica a parte di questi interrogativi, ho raccolto dalla letteratura citata in appendice, oltre che grazie alle informazioni di molti colleghi, dati sui valori di eterozigosi di numerose specie. I dati stessi sono stati suddivisi a seconda che si riferiscano a popolazioni di specie ampiamente diffuse, a distribuzione frazionata o endemiche, sotterranee o cavernicole, o insulari. Su di un totale di 774 specie zoologiche e di circa 2900 diverse popolazioni, solo 108 specie sono insulari, per un totale di 469 popolazioni. Da un'analisi globale di questi dati, certo grossolana (non tiene conto delle differenze esistenti fra i gruppi zoologici), risulta che la sola differenza significativa si riscontra fra le popolazioni di specie ampiamente distribuite e quelle di specie endemiche o a distribuzione disgiunta (Tab. 5).

Applicare lo stesso metodo (analisi multipla della varianza secondo il modello di Tukey) ai singoli gruppi zoologici, richiederebbe però una massa di dati ancora maggiore. Probabilmente anche a causa di tale limitazione, sono in tal modo risultate significative solo le differenze relative ai Molluschi terrestri, Lepidotteri Papilionoidei, Anfibi Anuri e Rettili (Tab. 6). Nel caso dei Mammiferi Nevo et al. (1989) avevano evidenziato una riduzione del tasso di eterozigosi (debolmente significativa) delle specie sotterranee e fossorie, in rapporto a quelle che vivono all'aperto. Nemmeno tale relazione, peraltro, viene confermata da questa analisi, basata su test statistici più stringenti e su un numero leggermente più alto di dati. Complessivamente i risultati rendono comunque giustizia alla diversità dei gruppi zoologici. Nel caso dei Molluschi, ad esempio, le popolazioni insulari hanno tasso di eterozigosi più basso di tutte le altre indagate, che hanno distribuzione frazionata o sono endemiche. Ciò non trova però riscontro negli Anfibi Anuri e nei Rettili, per i quali le popula-

Tab. 5 - Matrice dei confronti a coppie fra i valori di eterozigosi rinvenuti per (1) popolazioni di specie ad ampia diffusione (344 specie, 1298 popolazioni); (2) di specie endemiche o a distribuzione frammentata (214 specie, 781 popolazioni); (3) di popolazioni insulari (108 specie, 336 popolazioni); (4) di specie cavernicole o sotterranee (108 specie, 469 popolazioni). I numeri riportati in tabella rappresentano o valori di *P* ottenuti tramite analisi multipla della varianza secondo il modello di Tukey.

	1	2	3	4
1	1.000			
2	0.004 ***	1.000		
3	0.090	0.989	1.000	
4	0.200	0.909	0.990	1.000

Tab. 6 - Matrice dei confronti a coppie fra i valori di eterozigosi rinvenuti per: (1) popolazioni di specie ad ampia diffusione; (2) di specie endemiche o a distribuzione frammentata; (3) di popolazioni insulari; (4) di specie cavernicole o sotterranee.

Hm = eterozigosi media; N = numerosità del gruppo.

Nel caso dei Molluschi, poiché si sono confrontati solo due gruppi (a parte rare eccezioni tutti i Molluschi terrestri hanno in pratica distribuzione frazionata), i valori statistici riportati sono quelli del T di Student. Si è comunque calcolato anche il valore del test di Bartlett per l'uniformità dei gruppi (giustamente risultato non significativo) allo scopo di valutare se fosse corretto procedere oltre nell'analisi.

In tutti gli altri casi, i numeri riportati in tabella rappresentano i valori di P ottenuti tramite analisi multipla della varianza secondo il modello di Tukey.

Molluschi terrestri

Test di Bartlett per l'omogeneità della varianza fra gruppi

chi-quadrato 0.767 gl= 1 probabilità = 0.381

media generale = 0.101 deviazione standard = 0.057

deviazione standard generale entro gruppi = 0.051

T di Student = 3.899 probabilità = 0.000

(2): Hm 0.118 $N=39$; (3): $Hm=0.061$ $N=18$

Lepidotteri Papilionoidei

	1	2	3
1	1.000		
2	0.000	1.000	
3	0.550	0.032	1.000
	$F=15.373$	$P=0.000$	

(1): Hm 0.165 $N=35$; (2): Hm 0.093 $N=57$; (3): Hm 0.144 $N=12$

Anfibi Anuri

	1	2	3
1	1.000		
2	0.000 *****	1.000	
3	0.034	0.074	1.000
	$F=13.993$	$P=0.000$	

(1): Hm 0.107 $N=66$; (2): Hm 0.044 $N=29$; (3): Hm 0.076 $N=28$

Rettili

	1	2	3
1	1.000		
2	0.001 ***	1.000	
3	0.000	0.877	1.000
	$F=18.351$	$P=0.000$	

(1): Hm 0.100 $N=23$, (2): Hm 0.018 $N=5$, (3): Hm 0.029 $N=20$

zioni insulari hanno sì eterozigosi più bassa di quella presente nelle popolazioni di specie ad ampia diffusione, ma non diversa da quella riscontrata per le specie a distribuzione frazionata. Nei Lepidotteri Papilionoidei, infine, l'eterozigosi delle popolazioni insulari è uguale a quella delle specie ad ampia diffusione e molto più alta di quella osservata per le specie endemiche o a distribuzione frazionata.

Risulterebbe quindi che il grado di variabilità genetica delle popolazioni insulari varia da gruppo a gruppo, secondo una logica almeno in parte collegabile col livello di vagilità delle singole specie. In altre parole i risultati ottenuti

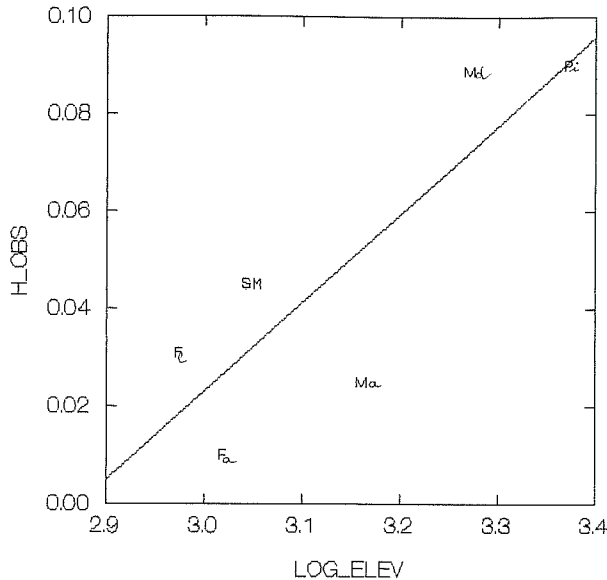


Fig. 4 - Regressione lineare fra il valore osservato dell'eterozigosi di sei popolazioni insulari di *Rana perezi*. Azzorre - Fa: Fajal, Fl=Flores, SM=Sao Miguel. Isole di Madera - Md=Madeira. Baleari - Ma=Mallorca. I valori della regressione sono riportati nel testo.

sarebbero coerenti con quanto previsto da Wright (1940) e da Lande (1992). Le probabilità che un Mollusco terrestre raggiunga una pre-esistente popolazione insulare della propria specie sono prossime a zero; che ciò si verifichi per una farfalla è invece molto più probabile, mentre Anfibi e Rettili si trovano in una condizione intermedia.

D'altra parte è anche vero che uno studio di questo genere può raggiungere livelli di informatività superiori solo quando siano davvero note le caratteristiche biologiche delle diverse specie in esame in ogni singola isola. A puro titolo di esempio possiamo considerare il caso di *Rana perezi* nelle isole macaronesi e mediterranee (Fig. 4). Come si può vedere, esiste una correlazione significativa fra il livello di eterozigosi delle popolazioni studiate e il logaritmo dell'altitudine massima delle isole ($R^2 = 0.771$, $F = 9.834$, $P = 0.035$, Regressione = 0.004, Residuo = 0.002; la debolezza della significatività può essere dovuta al piccolo numero di punti). Un simile tentativo compiuto da Patton (1984; cfr. anche Sbordoni et al. 1990) per mettere in relazione il tasso di eterozigosi di popolazioni di varie specie animali presenti alle isole Galápagos ha dato pochi risultati. Al contrario di quanto indicato nel lavoro originale, infatti, la correlazione fra eterozigosi e logaritmo della superficie delle isole non è significativa per le popolazioni di ratto (*R. norvegicus*) ($P=0.079$), come non lo è per i «fringuelli» del genere *Geospiza*, mentre è incerta, a causa del basso numero di punti (solo 4) per quelli del genere *Certhidea*, i quali mostrano peraltro una simile correlazione anche con l'altezza delle isole. Non c'è dubbio, peraltro,

che nel caso di specie capaci di dispersione attiva (o anche di facile dispersione passiva), i casi di invasione e reinvasione multipla di una stessa isola, da parte di popolazioni che si sono evolute in allopatria, potrà certo contribuire ad aumentare il tasso di eterozigosi in modo diverso da quanto non possa verificarsi in altri gruppi.

CONCLUSIONI

La teoria dell'equilibrio delle faune insulari rappresenta ancora un valido strumento predittivo, sia per quanto riguarda il numero di specie che ci si può attendere di trovare su di una data isola, sia per quanto riguarda anche il tipo di fattori che possono contribuire ad influenzare il numero stesso. Per i pochi gruppi per i quali la relazione specie-area non si è rivelata significativa è infatti probabile che ciò sia dovuto a imperfetto campionamento di almeno qualche isola.

I valori che si ottengono per i parametri z e C della regressione specie-area sono effettivamente piuttosto stabili e compatibili con la teoria (Fig. 2a,b). È chiaro inoltre che il valore di C è funzione dell'area minima necessaria affinché su di una data isola possa essere presente almeno una specie di quel dato gruppo (Fig. 3).

La diatriba mirante ad accertare se quello insulare sia meglio descrivibile come un equilibrio o uno pseudo-equilibrio è certo interessante, ma per giungere ad una conclusione occorrerebbero esperimenti a lungo termine, condotti su isole in precedenza defaunate; un tipo di esperimenti che potrebbe non essere mai più realizzato. In ogni caso, le oscillazioni che hanno caratterizzato il ripopolamento dell'isola di Krakatoa (Bush e Whittaker, 1991) fanno pensare che la parola «equilibrio», anche se probabilmente indicativa di un vero processo biologico, debba esser presa con un grano di sale: una cosa che non mi pare molto sorprendente.

Si badi bene, comunque, che le analisi di correlazione, semplice o multipla, soprattutto se stepwise, sono a loro volta uno strumento statistico di tipo largamente induttivo, spesso abusato, i cui risultati, presi alla lettera, possono a volte indurre a gravi errori.

Venendo ora alla variabilità genetica delle popolazioni insulari, è evidente che esse sono soggette, almeno in teoria, alle azioni contrastanti di due processi: gli uni, di carattere demografico, tenderanno a farla diminuire per effetto fondatore o per inbreeding. Gli altri, di tipo ecologico, potranno invece favorirne selettivamente la crescita, tramite la già citata tendenza verso l'allargamento della nicchia ecologica in condizioni di insularità. Ciò che rappresenterà, in ultima analisi, il punto determinante, sarà la numerosità effettiva della popolazione in esame: un dato che ben di rado può essere desunto dalla letteratura. L'importante, a questo livello, è comunque che non si verifichi selezione direzionale, la quale conduce, come è noto, a perdita di eterozigosi e mimica quindi i risultati delle cause stocastiche.

Molto probabilmente, in sintesi, la verità è che l'eterozigosi è una misura molto «sporca» della variabilità genetica (Leberg, 1992), nel senso che può essere influenzata da una tale varietà di fattori, magari fra loro contrastanti, da consigliare di interpretarne i dati con molta circospezione.

RINGRAZIAMENTI

Desidero qui ringraziare molti amici e colleghi i quali hanno messo a mia disposizione una gran quantità di dati, spesso non ancora pubblicati, per mezzo dei quali mi è stato possibile aggiornare e migliorare la parte 'sperimentale' di questo lavoro. Ringrazio quindi Pietro Alicata, Roberto Argano, Baccio Baccetti, Fabio Bernini, Marco Bologna, Alberta Boato, Domenico Caruso, Achille Casale, Claudia Corti, Marina Cobolli, Renato De Pietro, Franco Ferrara, Folco Giusti, Benedetto Lanza, Aldo Lattes, Bianca Lombardo, Giuseppe Manganelli, Italo Marcellino, Giuseppe Osella, Giorgio Sabella, Stefano Taiti, Augusto Vigna Taglianti.

Sarò lieto di offrire una copia elettronica dei dati impiegati per questo lavoro a chi fosse interessato a proseguire l'indagine o a confrontarne i risultati.

BIBLIOGRAFIA

- ABBOTT I., 1980 - Theories dealing with the ecology of landbirds on islands. *In*: Macfayden A. (Ed.), *Advances in ecological research*. 2: 329-371. Academic Press, London.
- ABBOTT I., 1983 - The meaning of z in species/area regressions and the study of species turnover in island biogeography. *Oikos*, 41: 385-390.
- ARRHENIUS O., 1921 - Species and area. *J. Ecol.*, 9: 95-99.
- BACCETTI B., 1964 - Considerazioni sulla costituzione e l'origine della fauna di Sardegna. *Archo bot. biogeogr. ital.*, (40) (4) 9: 217-283.
- BACCETTI B., 1983 - Biogeografia sarda venti anni dopo. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, n.s., 8: 859-870.
- BALLETTO E., GIACOMA C., PALESTRINI C., ROLANDO A., SARÀ M., BARBERIS A., SALVIDIO S., MENSI P. e CASSULO L., 1990 - On some aspects of the biogeography of northern Macaronesia. *In*: *Biogeographic aspects of insularity. Atti dei convegni lincei* 85: 167-199.
- BELLAVERE C., LANZA B. e PARISI V., 1984 - Obiettivi e linee di ricerca del progetto «Biogeografia e ambiente naturale ed umano delle Isole Pelagie». *In*: *La Biogeografia delle Isole. Atti dei convegni lincei* 62: 165-172.
- BERNINI F., 1990 - Oribatids and Island Biogeography. *In*: *Biogeographic aspects of insularity. Atti dei convegni lincei* 85: 22-43.
- BIERREGAARD R.O., LOVEJOY T.E., KAPOV V., DOS SANTOS A.A. e HUTCHINGS R.W., 1992 - The biological dynamics of tropical rainforest fragments. *BioSci.*, 42: 859-866.
- BLONDEL J. e BOURLIERE F., 1979 - La niche écologique: mythe ou réalité? *Terre Vie, Rev. Ecol.*, 33: 345-374.
- BLONDEL J., CHESSEL D. e FROCHOT B., 1988 - Bird species impoverishment, niche expansion and density inflation in mediterranean island habitats. *Ecology*, 69(6): 1899-1917.
- BOEKLEN W.J., 1986 - Effects of habitat heterogeneity On the species-area relationship of forest birds. *J. Biogeogr.*, 23: 59-68.
- BUCKLEY R.C., 1982 - The habitat-unit model of island biogeography. *J. Biogeogr.*, 9: 339-344.
- BUSH M.B. e WHITTAKER R.J., 1991 - Krakatau: colonization patterns and hierarchies. *J. Biogeogr.*, 18: 341-356.
- CAIN S., 1938 - The species-area curve. *Am. Midld. Natur.*, 19: 573-581.
- CARSON H.L., 1968 - The population flush and its genetic consequences. *In*: Lewontin R.C., (Ed.) - *Population biology and evolution*. Syracuse Univ. Press, Syracuse (N.Y.).
- COLEMAN B.D., 1981 - On random placements and species-area relations. *Math. BioSci.*, 54: 191-215.
- CONNOR E.F. e MC COY E.D., 1979 - The statistics and biology of the species-area relationship. *Amer. Nat.*, 113: 791-833.

- CONNOR E.F., MC COY E.D. e COSBY B.J., 1983 - Model discrimination and expected slope values in species-area studies. *Amer. Nat.*, **122**: 789-796.
- CROWELL K.L., 1962 - Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda. *Ecology*, **43**: 77-88.
- DAMMERMAN K.W., 1948 - The fauna of Krakatau 1883-1933. Vanhandel. Koninkl. ned. Akad. Wetenschap. Afdel. Natuurk., **44**: 1-594.
- DARLINGTON P.J., 1943 - Carabidae of mountains and islands: data on evolution of isolated faunas and on atrophy of wings. *Ecol. Mon.*, **13**: 37-61.
- DARLINGTON P.J., 1957 - Zoogeography: the geographical distribution of animals. Wiley, London.
- DARLINGTON P.J., 1972 - Competition, competitive repulsion and coexistence. *Proc. natnl Acad. Sci. USA*, **69**: 3151-5155.
- DARWIN C.R. e WALLACE A.I., 1858 - On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. *J. Linn. Soc. London (Zool.)*, **3**: 45-62.
- DARWIN C.R., 1859 - On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. 1st Ed. John Murray, London.
- DIAMOND J.M., 1973 - Distributional ecology of New Guinea birds. *Science*, **179**: 759-789.
- DIAMOND J.M., 1978 - Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. *Amer. Sci.*, **66**: 322-331.
- DIAMOND J.M. e MAY R.M., 1981 - Island biogeography and the design of natural reserves. *In* May R.M., (Ed.) - Theoretical ecology: principles and applications. 2nd edn pp. 163-183. Blackwell, Oxford.
- ENCKELL P.H., Bengtson S. (Eds), 1983 - Island ecology. *Oikos*, **41**: 296-547.
- EVANS F.C., CLARK P.J. e BRAND R.H., 1955 - Estimation of the number of species present on a given area. *Ecology*, **36**: 342-343.
- FENCHEL T., 1987 - Ecology: potentials and limitations. Ecology Institute, Oldendorf, Germany.
- GENTIL F. e DAUVIN J.-C., 1988 - Is it possible to estimate the total species number of a macrobenthic community? *Vie Milieu*, **38**: 207-212.
- GILBERT F.S., 1980 - The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? *J. Biogeogr.*, **7**: 209-235.
- GITAY H., ROXBURGH S.H. e WILSON J.B., 1991 - Species-area relations in a New Zealand tussock grassland, with implications for nature reserve design and for community structure. *J. Veget. Sci.*, **2**: 113-118.
- GLEASON H.A., 1922 - On the relation between species and area. *Ecology*, **3**: 158-162.
- GRASSLE J. e MACIOLEK N., 1992 - Deep-sea species richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples. *Amer. Nat.*, **139**: 313-341.
- HAILA Y., 1983 - Land birds on northern islands: a sampling metaphor for insular colonization. *Oikos*, **41**: 334-351.
- HAILA Y., 1990 - Towards an ecological definition of an island. A Northern European perspective. *J. Biogeogr.*, **17**: 561-568.
- HAMILTON T.H. e ARMSTRONG N.E., 1965 - Environmental determination of insular variation in bird species abundance in the Gulf of Guinea. *Nature*, **207**: 148-151.
- HAMILTON T.H., BARTH R.H. e RUBINOFF I., 1964 - The environmental control of insular variation in bird species abundance. *Proc. natnl Acad. Sci. USA*, **52**: 132-140.
- HAMILTON T.H. e RUBINOFF I., 1967 - On predicting insular variation in endemism and sympatry for the Darwin Finches in the Galapagos Archipelago. *Amer. Nat.*, **101**: 161-171.
- HIGGS A.J., 1981 - Island biogeography theory and nature reserve design. *J. Biogeogr.*, **8**: 117-124.
- HUBBELL S.P. e FORSTER R.B., 1983 - Diversity of canopy trees in a Neotropical forest and implications for conservation. *In*: Sutton S.L., Whitmore T.C., Chadwick A.C. (Eds) - Tropical rain forest: ecology and management. pp. 25-41. Blackwell, Oxford.
- JUDAS M., 1988 - The species-area relationship of European Lumbricidae. *Oecologia*, **76**: 579-587.
- KILBURN P.D., 1966 - Analysis of the species-area relation. *Ecology*, **47**: 831-843.
- KRATTER A.W., 1992 - Montane avian biogeography in southern California and Baja California. *J. Biogeogr.*, **19**: 269-283.
- LACK D., 1976 - Island biology illustrated by the land birds of Jamaica. Blackwell Sci.Publs, Oxford.
- LA GRECA M. e SACCHI C.F., 1957 - Problemi del popolamento animale nelle piccole isole mediterranee. *Ann. Ist. Mus. Zool. Univ. Napoli*, **9**(3): 1-198.
- LA GRECA M., 1961 - Considerazioni sull'origine e la costituzione della fauna di Sicilia. *Archo bot. biogeogr. ital.*, **37**: 3-23.
- LAMOTTE M., 1979 - La niche écologique, des concepts théoriques aux utilisations pratiques. *Terre Vie*, **33**: 509-519.
- LANDE R., 1992 - Neutral theory of quantitative genetic variance in an island model with local extinction and colonization. *Evolution*, **46**(2): 381-389.
- LANZA B., 1984 - Sul significato biogeografico delle isole fossili con particolare riferimento all'arcipelago pliocenico della Toscana. *Atti Soc. ital. Sci. nat.*, **125**(3-4): 145-158.
- LAWREY J.D., 1991 - The species-area curve as an index of disturbance in saxicolous lichen communities. *Bryologist*, **94**: 377-382.

- LEVINS R., 1970 - Extinctions. In: Gerstenhaber M. (Ed.) - Some mathematical questions in biology. Lecture on mathematics in the life sciences. 2: 75-108. Am. math. Soc., Providence, RI.
- MACARTHUR R.H., 1968 - The theory of the niche. *In*: Lewontin R. (Ed.) - Population biology and evolution. pp.159-175. Syracuse Univ. Press, Syracuse, NY.
- MACARTHUR R.H., 1972 - Geographical ecology. Harper & Row Publs.
- MACARTHUR R.H. e WILSON E.O., 1963 - An equilibrium theory of insular biogeography. *Evolution*, **17**: 373-387.
- MACARTHUR R.H. e WILSON E.O., 1967 - The theory of island biogeography. Monographs in population biology. 1. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- MARTIN J.-L., 1992 - Niche expansion in an insular bird community: an autoecological perspective. *J. Biogeogr.*, **19**: 375-381.
- MARTIN T.E., 1981 - Species-area slopes and coefficients: a caution on their interpretation. *Amer. Nat.*, **118**: 823-837.
- MARUYAMA T. e KIMURA M., 1980 - Genetic variability and effective population size when local extinction and colonization of subpopulations are frequent. *Proc. natnl. Acad. Sci. USA*, **77**: 6710-6714.
- MAY R.M., 1975 - Patterns of species abundance and diversity. *In*: Cody M.L., Diamond J.M., (Eds) - Ecology and evolution of communities. pp. 81-120. Harvard Univ. Press, Cambridge Mass.
- MAY R.M., 1984 - An overview: real and apparent patterns in community structure. *In*: Strong D.R. (Ed.) - Ecological communities: conceptual issues and the evidence. pp.3-16. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ
- MAY R.M., 1988 - How many species are there on Earth? *Science*, **241**: 1441-1449.
- MINELLI A., 1974 - Riflessioni sull'endemismo e la vicarianza nel regno animale. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, n.s., **6**: 77-98.
- MINELLI A., 1990 - Faunal turnover and equilibrium models in island biogeography: some problems in the study of species diversity in island biota. *In*: Biogeographic aspects of insularity. *Atti dei convegni linnei* **85**: 85-93.
- MORSE D.H., 1977 - The occupation of small islands by passerine birds. *Condor*, **79**: 399-412.
- MUNROE E.G., 1953 - The size of island faunas. *Proc. 7th Pacific Sci. Congr. Pacific Sci. Asstn*, **4**(Zool.): 52-53. Whitcome & Thombs, Auckland, NZ.
- PALMER M.W. e WHITE P.S., 1994 - Scale dependence and the species-area relationship. *AmerNat.*, **144**(5): 717-740.
- PARLANTI C., LANZA B., POGGESI M. e SBORDONI V., 1988 - Anfibi e Rettili delle isole del Mediterraneo: un test dell'ipotesi dell'equilibrio insulare. *Bull. Ecol.*, **19**(2/3): 335-347.
- PRESTON F.W., 1960 - Time and space and the variation of species. *Ecology*, **41**: 785-790.
- PRESTON F.W., 1962a - The canonical distribution of commonness and rarity. Part I. *Ecology*, **43**(2): 185-215.
- PRESTON F.W., 1962b - The canonical distribution of commonness and rarity. Part II. *Ecology*, **43**(3): 410-432.
- RICE E.L. e KELTING R.W., 1955 - The species-area curve. *Ecology*, **36**: 7-11.
- ROLANDO A., 1990 - On niche breadth and related concepts. *Boll. Zool.*, **57**: 145-148.
- ROLANDO A., 1991 - The effect of interspecific aggression on territorial dynamics in *Acrocephalus* warblers on a marsh area of north-western Italy. *Bird Study*, **38**: 92-97.
- ROLANDO A., BALLETO E. e PALESTRINI C., 1989 - On some aspects of the ecology and zoogeography of the Macaronesian birds. *Sitta*, **3**: 1-20.
- SCHOENER T.W., 1983 - The rate of species turnover decreases from lower to higher organisms. *Oikos*, **41**: 372-377.
- SCHOENER T.W. e SPILLER D., 1987 - High population persistence in a system with high turnover. *Nature*, **330**: 474-477.
- SHAFFER C.L., 1990 - Island theory and conservation practice. Smithsonian Inst. Press, Washington & London.
- SIMBERLOFF D.S. e WILSON E.O., 1969 - Experimental zoogeography of islands. The colonization of empty islands. *Ecology*, **50**: 278-296.
- SIMBERLOFF D.S. e WILSON E.O., 1970 - Experimental zoogeography of islands. A two year record of colonization. *Ecology*, **51**: 934-937.
- SIMBERLOFF D.S., 1976 - Species turnover and equilibrium island biogeography. *Science*, **194**: 572-578.
- SIMBERLOFF D.S., 1980 - Dynamic equilibrium island biogeography. The second stage. *In* Noehring H. (Ed.) - *Acta Congr.intnl Ornith.XVII*, (2): 1289-1295.
- SIMBERLOFF D.S., 1983 - Biogeography: the unification and maturation of a science. *In*: Brush A.H., Clark G.A.jr (Eds) - *Perspectives in ornithology*. pp. 411-455. Cambridge Univ. Press, London, UK
- SLATKIN M., 1977 - Gene flow and genetic drift in a species subject to frequent local extinctions. *Theor. Popul. Biol.*, **12**: 253-262.
- SLATKIN M. e WADE M.J., 1978 - Group selection on a quantitative character. *Proc. natnl. Acad. SDci. USA*, **75**: 3531-3534.

- SMITH F.E., 1975 - Ecosystems and evolution. *Bull. ecol. Soc. Amer.*, **56**: 2-6.
- SOULÉ M.E. e WILCOX B.A., (Eds) 1980 - Conservation biology. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MASS.
- SUGIHARA G., 1980 - Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. *Amer. Nat.*, **116**: 770-787.
- SUGIHARA G., 1981 - $CA^2 \approx 1/4$: a reply to Connor & McCoy. *Amer. Nat.*, **117**: 790-793.
- TAYLOR R.J., 1987 - The geometry of colonization: 1. Islands. *Oikos*, **48**: 225-231.
- THIBAUT J.-C., PATRIMONIO O. e TORRE J., 1992 - Does the diurnal raptor community of Corsica (western Mediterranean) show insular characteristics? *J. Biogeogr.*, **19**: 363-373.
- THORNTON I.W.B., 1992 - K.W.Dammerman - Fore-runner of island equilibrium theory? *Global Ecol. Biogeogr. Letts*, **2**(5): 145-148.
- VANDERMEER J.K., 1972 - Niche theory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **3**: 197-132.
- WHITTAKER R.J., 1992 - Stochasticism and determinism in island ecology. *J. Biogeogr.*, **19**: 587-591.
- WILCOX B.A., 1978 - Insular ecology and conservation. *In*: Soulé M.E., Wilcox B.A. (Eds) - Conservation biology. Sinauer Ass. Inc. Publs, Sunderland, Mass.
- WILKINSON D.M., 1993 - Equilibrium island biogeography: its independent invention and the marketing of scientific theories. *Global Ecol. Biogeogr. Letts*, **3**(3): 65-66.
- WILLIAMS C.B., 1964 - Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology. Academic Press, London.
- WILLIAMSON M., 1981 - Island populations. Oxford Univ. Press, Oxford.
- WISSEL C. e MAIER B., 1992 - A stochastic model for the species-area relationship. *J. Biogeogr.*, **19**: 355-362.
- WRIGHT S., 1931 - Evolution in Menelian populations. *Genetics*, **16**: 97-169.
- WRIGHT S., 1940 - Breeding structure of populations in relation to speciation. *Amer. Nat.*, **74**: 232-248.

PRINCIPALI LAVORI FAUNISTICI IMPIEGATI PER IL PRESENTE STUDIO

- AGUILAR J.(D'), DOMMANGET J.L. e PRÉCHAC R., 1985 - Guide des Libellules d'Europe et d'Afrique du nord. Delachaux et Niestlé & Pierret, Neuchâtel & Paris.
- AMORI G., FRUGIS S., ANGELICI F.M., GANDOLFI G., GROPPALI R., LANZA B., RELINI G. e VICINI G., 1993 - Vertebrata. Checklist delle specie della fauna italiana. 110. Calderini, Bologna.
- Argano R., Pesce G.L., 1976 - Isopodi dell'Isola di Montecristo. *Lavori Soc.ital. Biogeogr.*, **N.S.**, **5**: 371-374.
- ASPÖCK H., ASPÖCK U. e HÖLZEL H., 1980 - Die Neuropteren Europas. 2 vol. Gorcke & Evers, Krefeld.
- BACCETTI B., 1973 - Notulae Orthopterologicae. XXX. Gli Ortotteroidei dell'Arcipelago Maltese. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, **N.S.**, **3**: 605-608.
- BACCETTI B., 1976 - Notulae Orthopterologicae. XXXIII. Il popolamento dell'Arcipelago Toscano. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, **N.S.**, **5**: 523-540.
- BACCETTI B., 1991 - Ricerche zoologiche della nave oceanografica «Minerva» (C.N.R.) sulle isole circumsarde. X. Insetti Ortotteroidei. *Annali Mus. civico St. nat. «G.Doria»*, **88**: 403-479.
- BACCETTI B., CALLAINI G., ARGANO R., BIONDI M., COBOLLI SBORDONI M., COTTARELLI V., MEI M., UTZERI C., VIGNA TAGLIANTI A., POGGI R., MINELLI A., BOLOGNA M., OSELLA G., MANICASTRI C., LANZA B. e BACCETTI N., 1990 - Zoogeographical expeditions of the C.N.R. ship «Minerva» around the small circumsardinian islands: a synthesis. *In*: Biogeographic aspects of insularity. *Atti dei convegni linei* **85**: 167-199.
- BACCETTI B., COBOLLI SBORDONI M. e POGGI R., 1989 - Ricerche zoologiche della nave oceanografica «Minerva» (C.N.R.) sulle isole circumsarde. *Annali Mus. civico St. nat. «G.Doria»*, **87**: 127-136.
- BANK R.A., 1988 - Die Molluskenfauna der griechischen Insel Lesbos (=Mytilini). *Basteria*, **52**: 61-76.
- BANK R.A. e NEUTEBOOM W., 1988 - Zur Molluskenfauna der Dodekannes-Inseln Kos, Kalymnos, Pserimos und Nisyros (Griechland). *Kreukel*, Jubileenummer; 45-61.
- BERNINI F., 1973 - Gli Oribatei (Acarida) dell'isolotto di Basiluzzo. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, **N.S.**, **3**: 355-380.
- BESUCHET C., 1970 - Psélaphides des Canaries et de Madère. *Mitt. sweiz. ent. Ges.*, **41**(1-4): 275-297.
- BESUCHET C., 1970 - Nouveau Psélaphides des Canaries et de Madère. *Mitt. sweiz. ent. Ges.*, **43**(2): 119-124.
- BESUCHET C., 1990 - Nouvelle contribution à l'étude des Psélaphides des Canaries. *Viereia*, **18**: 161-166.
- BINDA M.G. e PILATO G., 1973 - Le attuali conoscenze sulla fauna tardigradologica di alcune piccole isole circumsiciliane. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, **N.S.**, **3**: 307-314.
- BIONDI M., 1990 - Ricerche zoologiche della nave oceanografica «Minerva» (C.N.R.) sulle isole circumsarde. VIII. I Crisomelidi Alticini delle isole circumsarde. *Annali Mus. civico St. nat. «G.Doria»*, **88**: 337-363.
- BIONDI M., 1990 - Flea-beetles and biogeography of the Macaronesia. *In*: Biogeographic aspects of insularity. *Atti dei convegni linei* **85**: 201-214.
- BOLOGNA M., 1983 - Analisi zoogeografica dei Meloidae della Sardegna. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, **N.S.**, **8**: 661-674.
- BOLOGNA M., 1991 - Coleoptera Meloidae. Fauna d'Italia. XXVIII. Calderini, Bologna.

- BLOGNA M., - 1995 - Faunistical and taxonomical notes of the Meloidae (Coleoptera) from the Canary and other Macaronesian Islands. Misc. zool., [in stampa].
- BLOGNA M. e MARANGONI C., 1990 - Dispersal, dispersion and phoresy in the Blister-beetle fauna (Coleoptera, Meloidae) of eastern Mediterranean and other islands. *In: Biogeographic aspects of insularity. Atti dei convegni linnei* **85**: 345-366.
- BORDONI A., 1982 - Coleoptera Staphylinidae. Fauna d'Italia. XII. Calderini, Bologna.
- BORGES P.A.V., 1990 - A checklist of the Coleoptera from the Azores with some systematic and biogeographic comments. *Bol. Mus. mun. Funchal*, **42**(220): 87-136.
- BORGES P.A.V., 1992 - Biogeography of the Azorean Coleoptera. *Bol. Mus. mun. Funchal*, **44**(237): 5-76.
- BRIGNOLI P.M., 1976 - Considerazioni biogeografiche sui ragni dell'Arcipelago Toscano. *Lavori Soc.ital. Biogeogr., N.S.*, **5**: 397-428.
- BRUNO S., 1976 - Note riassuntive sull'erpetofauna dell'Isola di Montecristo. *Lavori Soc. ital. Biogeogr., N.S.*, **5**: 743-843.
- BUCCIARELLI I., 1980 - Coleoptera Anthicidae. Fauna d'Italia. XVII. Calderini, Bologna.
- BUCCIARELLI I., GALLETI A. e PAVESI M., 1983 - Attuali conoscenze sul popolamento odonatologico della Sardegna. *Lavori Soc. ital. Biogeogr., N.S.*, **8**: 467-544.
- CALLAINI G., 1983 - Nuovi reperti sugli pseudoscorpioni della Sardegna. *Lavori Soc. ital. Biogeogr., N.S.*, **8**: 279-322.
- CAPRA F., 1973 - Dermatteri delle isole circumsiciliane. *Lavori Soc. ital. Biogeogr., N.S.*, **3**: 907-910.
- CAPRA F., 1976 - Quanto si sa sugli Odonati e Neurotteri dell'Arcipelago Toscano. *Lavori Soc. ital. Biogeogr., N.S.*, **5**: 541-562.
- CARUSO D., 1968 - Isopodi terrestri delle Isole Eolie. *Boll. Accad. Gioenia Sci. nat. Catania*, (4)9(5): 351-365.
- CARUSO D., 1972 - Isopodi terrestri dell'Isola di Pantelleria. *Animalia*, **3**(1-3): 105-124.
- CARUSO D., 1973 - Isopodi terrestri delle Isole Egadi. *Boll. Accad. Gioenia Sci. nat. Catania*, (4)9(11/12): 69-94.
- CARUSO D., 1973 - Isopodi terrestri delle Isole Eolie ed Egadi. *Lavori Soc. ital. Biogeogr., N.S.*, **3**: 315-326.
- CARUSO D., 1974 - Isopodi terrestri delle Isole Pelagie. *Animalia*, **1**(1-3): 135-156.
- CARUSO D., BAGLIERI C., DI MAIO M.C. e LOMBARDO B.M., 1987 - Isopodi terrestri di Sicilia ed isole circumsiciliane. *Animalia*, **14**(suppl.): 1-211.
- CARUSO D., HILI C., 1991 - Nuovi dati sugli Isopodi terrestri delle isole dell'Arcipelago Maltese. *Animalia*, **18**: 115-124.
- CARUSO D. e LOMBARDO B.M., 1982 - Isopodi terrestri dell'Isola di Ustica. *Animalia*, **3**(1-3): 225-233.
- CARUSO D. e LOMBARDO B.M., 1982 - Isopodi terrestri delle Isole Maltesi. *Animalia*, **9**(1-3): 5-52.
- CIANFICCONI F. e MORETTI G.P., 1990 - Zoogeographical aspects of the Trichopteran fauna of Corsica, Sardinia and Sicily. *In: Biogeographic aspects of insularity. Atti dei convegni linnei* **85**: 493-520.
- COUTSIS J.G., 1976 - Spring butterflies on the island of Skyros, Greece. *Entomologist's Rec. J. Var.*, (1976): 33-37.
- DALENS H., 1984 - Isopodes terrestres rencontrés dans les cavités volcaniques de l'Isle de Tenerife. *Trav. Lab. Ecol. Arthrop. edaph.*, Toulouse.
- DALLAI R., 1973 - Ricerche sui Collemboli. XVII. Le Isole Eolie. *Lavori Soc. ital. Biogeogr., N.S.*, **3**: 481-590.
- DALLAI R., 1974 - Ricerche sui Collemboli. XXII. Le piccole isole dell'Arcipelago Toscano. *Lavori Soc. ital. Biogeogr., N.S.*, **5**: 508-522.
- DALLAI R., 1976 - Ricerche sui Collemboli. XXII. Le piccole isole dell'Arcipelago Toscano. *Lavori Soc. ital. Biogeogr., N.S.*, **5**: 509-522.
- DE MARTIN P., 1987 - Ricerche faunistiche del Museo civico di storia naturale di Venezia nell'isola di Pantelleria. V. Lepidoptera Rhopalocera. *Boll. Mus. civico St. nat. Venezia*, **37**: 143-146.
- DI CARLO E., 1976 - Avifauna delle isole dell'Arcipelago Toscano. *Lavori Soc. ital. Biogeogr., N.S.*, **5**: 845-878.
- FALLA M.C., MESSINA A. e NOBILE V., 1973 - Blattodei, Mantodei, Fasmodei, Ortotteri e Dermatteri delle Isole Eolie e dell'Isola di Ustica. *Lavori Soc. ital. Biogeogr., N.S.*, **3**: 591-604.
- FANCELLO L., 1993 - Ricerche zoologiche della nave oceanografica «Minerva» (C.N.R.) sulle isole circumsarde. XV. Il popolamento a Coleotteri Anticidi. *Annali Mus. civico St. nat. «G.Doria»*, **89**: 517-524.
- GAMA M.M.(da), 1986 - Aperçu de la biogéographie des Collemboles de la Macaronésie. *In: Dallai R. (Ed.) - 2nd International seminar on Apterygota*. pp. 37-52. Univ. Siena, Italy.
- GARDINI G., 1976 - Materiali per lo studio dei Tenebrionidi dell'Arcipelago Toscano. *Lavori Soc. ital. Biogeogr., N.S.*, **5**: 637-723.
- GASULL L., 1972 - L'insularité ds Iles Baléares du point de vue de la malacologie terrestre *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **20**(4): 553-557.
- GASULL L., 1984 - Terrestrial and fresh-water Gastropods of the Pityusic (Eivissa and Formentera), excluding Trochoidea (Xerocrassa) Monterosato 1892. *In: Kuhn H., Alcover J.A., Guerau d'Arellano Tur C. (Eds) - Biogeography and ecology of the Pityusic islands. Monographiae Biologicae*, **52**: 231-250.

- GHIGI A., (Ed.), 1929 - Ricerche faunistiche nelle isole italiane dell'Egeo. Stabil. Arti graf. «La Nuovissima», Napoli.
- GIUSTI F., 1973 - I Molluschi terrestri e salmastri delle Isole Eolie. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, N.S., 3: 113-306.
- GIUSTI F., 1976 - I Molluschi terrestri, salmastri e di acqua dolce dell'Elba, Giannutri e scogli minori dell'Arcipelago Toscano. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, N.S., 5: 99-356.
- GIUSTI F. e CASTAGNOLO L., 1983 - I Molluschi viventi, terrestri e d'acqua dolce, nello studio biogeografico dell'isola di Sardegna. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, N.S., 8: 227-249.
- GREGORI L. e OSELLA G., 1989 - Ricerche zoologiche della nave oceanografica «Minerva» (C.N.R.) sulle isole circumsarde. VI. Il popolamento a Coleotteri Curculionidea. *Annali Mus. civico St. nat. «G.Doria»*, 87: 373-492.
- HANSEN H., 1991 - Ricerche faunistiche del Museo civico di storia naturale di Venezia nell'isola di Pantelleria. XI. Arachnida: Scorpiones, Pseudoscorpiones, Araneae. *Boll. Mus. civico St. nat. Venezia*, 40: 7-19.
- HOESE B., 1984 - Checkliste der terrestrischen Isopoden der Kanarische Inseln. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 71: 27-37.
- LA GRECA M., 1955 - Ricerche faunistiche sulla fauna delle Tremiti e di Pianosa promosse dall'Istituto Zoologico dell'Università di Bari. III. Il popolamento ortottereologico delle Tremiti e di Pianosa. *Boll. Zool.*, 22: 121-132.
- LANZA B., 1973 - Gli Anfibi e i Rettili delle isole circumsiciliane. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, N.S., 3: 355-804.
- LANZA B., 1983 - Ipotesi sulle origini del popolamento erpetologico della Sardegna. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, N.S., 8: 723-744.
- LANZA B. e POGGESI M., 1986 - Storia naturale delle isole satelliti della Corsica. *l'Universo*, 66(1): 1-198.
- LANZA B. e VANNI S., 1990 - Notes on the biogeography of the Mediterranean islands Amphibians. *Inv: Biogeographic aspects of insularity. Atti dei convegni lincei* 85: 335-344.
- LUIGIONI P., 1923 - Contributo allo studio della fauna entomologica italiana. Coleotteri dell'isola di Capri. *Ann. R. Mus. zool. Univ. Napoli*, N.S., 5(6): 1-8.
- MAGNANO L. e OSELLA G., 1973 - La curculionidofauna delle isole circumsiciliane: alcune osservazioni zoografiche. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, N.S., 3: 621-650.
- MANICASTRI C., BALDARI F. e ARGANO R., 1983 - Aspetti biogeografici del popolamento isopodologico della Sardegna. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, N.S., 8: 251-269.
- MANIL L., 1990 - Les rhopalocères de Chypre. *Linn. belg.*, 12(8): 313-391.
- MARCELLINO I., 1973 - Opilioni delle Isole Eolie ed Egadi. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, N.S., 3: 327-340.
- MARCELLINO I., 1983 - Opilioni di Sardegna. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, N.S., 8: 323-345.
- MASSA B., 1990 - Bird communities along a secondary succession in Mediterranean and Canary islands. *Inv: Biogeographic aspects of insularity. Atti dei convegni lincei* 85: 215-232.
- MASSA B. e SCHENK H., 1983 - Similarità fra le avifaune della Sicilia, Sardegna e Corsica. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, N.S., 8: 757-799.
- MEYER M., 1991 - Les lépidoptères de la région macaronésienne. Papilionoidea des Azores. Checklist et observations en Juillet Aout 1990 (Lepidoptera Rhopalocera). *Linn. belg.*, 13(3): 99-116.
- MORETTI G.P. e CIANFICCONI F., 1981 - First list of Italian Trichoptera. *Proc. 3rd intl Symp. Trychoptera, Series ent.*, 20: 199-211
- MORETTI G.P. e CIANFICCONI F., 1983 - Le attuali conoscenze sui Tricotteri della Sardegna. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, N.S., 8: 593-639.
- MYLONAS M., 1982 - The zoogeography and ecology of the terrestrial molluscs of Cyclades. University of Athens, PhD Thesis.
- NOVAK P., 1952 - Kornjasi jadranskog primorja (Coleoptera). *Jugosl. Akad. Znanosti i Umjetnosti*
- NOVAK P., 1964 - I Coleotteri della Dalmazia. *Atti Mus. civico St. nat. Trieste*, 24(3): 53-132.
- OLIVIER A., 1990 - Critical notes on the butterflies of the Greek island Kastellorizo. *Phaega*, 18(4): 169-190.
- OLIVIER A., 1993 - The butterflies of the Greek island of Rhodos: taxonomy, faunistics ecology and phenology. *Vlaamse ver. Entomol.*, Antwerpen.
- OLMI M., 1976 - Coleoptera Dryopidae, Elmthinidae. *Fauna d'Italia*. XII. Calderini, Bologna.
- PIANTELLI F., GIUSTI F., BERNINI F. e MANGANELLI G., 1990 - The Mollusc ad Oribatid fauna of the Eolian and Tuscan Archipelagos and the island equilibrium theory. *Inv: Biogeographic aspects of insularity. Atti dei convegni lincei* 85: 117-154.
- PIEPER H., 1981 - Die Pseudoskorpione von Madeira und nachbarinseln. *Bocagiana*, (60): 1-7.
- POGGI R., 1976 - Materiali per un elenco dei Coleotteri dell'Isola di Montecristo, con descrizione di un nuovo Stafilinide. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, N.S., 5: 609-635.
- POGGI R., 1980 - Appunti su alcuni Pselaphidae e Scydmenidae di Malta. *Boll. Soc. ent. ital.*, 112(9/10): 167-170.
- POGGI R., 1992 - Ricerche zoologiche della nave oceanografica «Minerva» (C.N.R.) sulle isole circumsarde. XII. Coleoptera Pselaphidae. *Annali Mus. civico St. nat. «G.Doria»*, 89: 139-198.

- RAGUSA E., 1875 - Gita entomologica all'Isola di Pantelleria. Boll. Soc. ent. ital., 7: 238-256.
- RATTI E., 1986 - Ricerche faunistiche del Museo civico di storia naturale di Venezia nell'isola di Pantelleria. I. Note introduttive, Coleoptera Tenebrionidae. Boll. Mus. civico St. nat. Venezia, 35: 7-41.
- RATTI E., 1986 - Ricerche faunistiche del Museo civico di storia naturale di Venezia nell'isola di Pantelleria. III. Coleoptera Histeriidae. Boll. Mus. civico St. nat. Venezia, 35: 47-51.
- RATTI E., 1987 - Ricerche faunistiche del Museo civico di storia naturale di Venezia nell'isola di Pantelleria. VI. Coleoptera: Cerambycidae e Chrysomelidae. Boll. Mus. civico St. nat. Venezia, 37: 47-55.
- RATTI E., 1994 - Ricerche faunistiche del Museo civico di storia naturale di Venezia nell'isola di Pantelleria. XII. Coleoptera Carabidae e Dytiscidae. Boll. Mus. civico St. nat. Venezia, 43: 105-116.
- SACCHI C.F., 1952 - I Molluschi delle dune fossili nelle Isole Ponziane nei rapporti con la malacofauna vivente. Atti Soc. ital. Sci. nat., 91: 240-250.
- SACCHI C.F., 1955 - Sul significato zoogeografico della malacofauna di Tremiti e Pianosa. Boll. Zool., 22(1): 91-108.
- SACCHI C.F., 1956 - Contributo alla conoscenza dei popolamenti delle piccole isole mediterranee. V. Sulla malacofauna terrestre di Pantelleria. Atti Soc. ital. Sci. nat., 95: 23-44.
- SCHMALFUSS H., 1981 - Die Isopoden der Nördlichen Sporaden (Ägäis). Stutt. Beitr. Naturk., (A)(343): 1-24.
- SCHMALFUSS H., STEIDEL C. e SCHLEGEL M., 1981 - Die fauna der Ägäis-Insel Santorin. Teil I Stutt. Beitr. Naturk., (A)(347): 1-14.
- SCHMÖLZER K., 1971 - Die Land Isopoden der Iberischen Halbinseln. Monogr. Sci. Mod., 80(3): i-xi, 1-161.
- SERVADEI A., 1967 - Rhynchota. Fauna d'Italia, IX. Calderini, Bologna.
- STELLA E., 1984 - Crustacea Copepoda: Calanoida. Fauna d'Italia, XXI. Calderini, Bologna.
- ULFSTRAND S., 1961 - On the vertebrate fauna of the Azores. Bol. Mus. munic. Funchal, 14(49): 75-86.
- UTZERI C., 1988 - Odonati dell'isola di Montecristo (Arcipelago Toscano). Boll. Ass. romana Entomol., 42: 1-8.
- UTZERI C. e COBOLLI M., 1993 - Ricerche zoologiche della nave oceanografica «Minerva» (C.N.R.) sulle isole circumsarde. XIV. Gli Odonati delle isole circumsarde. Annali Mus. civico St. nat. «G.Doria», 89: 457-476.
- VACHON M., 1961 - Remarques sur les Pseudoscorpions de Madère, des Açores at des Canaries. Bull. Mus. natnl Hist. nat., (2)33(1): 98-104.
- VANDEL A., 1960 - Les Isopodes terrestres de l'archipel madérien. Méms. Mus. natnl Hist. nat., 22(1): 1-155.
- VIENNA P., 1980 - Coleoptera Histeridae. Fauna d'Italia, XVI. Calderini, Bologna.
- VIGLIANISI F., LOMBARDO B.M. e CARUSO D., 1992 - Differenziamento genetico e morfologico in alcune specie siciliane di Isopodi terrestri del genere *Porcellio* e descrizione di tre nuove specie. Animalia, 19(1-3): 235-273.
- VIGNA TAGLIANTI A., 1993 - Coleoptera Archostemata Adephaga 1 (Carabidae). Checklist delle specie della fauna italiana. 44. Calderini, Bologna.
- WALDÉN H.W., 1983 - Systematic and biogeographical studies of the terrestrial Gastropoda of Madeira. With an annotated check-list. Ann. zool. fenn., 20: 255-275.
- ZAVATTARI E., (Ed.), 1960 - Biogeografia delle Isole Pelagie. RC Accad. naz. XL, (4)11: 1-417.
- ZULLINI A., PARISI V. e MICHELANGELI M., 1968 - Osservazioni sulla Malacofauna dell'Isola di Tavolara (Sardegna). Accad. naz. XL, Roma.

PRINCIPALI LAVORI DI GENETICA DELLE POPOLAZIONI IMPIEGATI PER IL PRESENTE STUDIO

- BADINO G., 1980 - Genetic variability in freshwater bivalves. 2. PGI polymorphism and its ecological significance in *Unio elongatulus* Pfeiffer. Monitore zool. ittal., (n.s.), 14: 199-210.
- BADINO G., CELEBRANO G. e NAGEL K.O., 1991 - *Unio elongatulus* and *Unio pictorum*: molecular genetics and relationships of Italian and Central European populations. Boll. Mus. regionale Sci. nat., 9(2): 261-274.
- BALLETO E., CHERCHI M.A., SALVIDIO S., LATTES A., MALACRIDA A., GASPERI G. e DORIA G., 1986 - Area effect in the South-Western European green frogs. Boll. Zool., 53(1): 97-109.
- BOATO A., 1988 - Microevolution in *Solatopupa* landsnails (Pulmonata Chondrinidae): genetic diversity and founder effects. J. Linn. Soc. Lond. Biol., 34: 327-348.
- BACKELJAU T., WINTER A.J., MARTIN R., RODRIGUEZ T. e DE BRUYN L., 1994 - Genital and allozyme similarity between *Arion urbiae* and *A. anguloi* (Mollusca: Pulmonata). J. Linn. Soc. Lond. Zool., 110: 1-18.
- BOLOGNA M., COBOLLI SBORDONI M., DE MATTHAEIS E. e MATTOCCIA M., 1988 - Divergenza genetica fra popolazioni sud europee di *Mylabris flexuosa* Olivier (Coleoptera Meloidae). Atti XV Congr. naz. Entomol.,: 673-680.
- BREUIL M., 1988 - Biologie et differentiation génétique des populations du Triton Alpestre (*Triturus alpestris*) dans le Sud-Est de la France et en Italie. Thèse de Doctorat, Univ. Paris Sud, Centre d'Orsay.
- BUSACK S.D., 1985 - A biogeographical analysis of a vicariant event: the herpetofauna of the Gibraltar Strait. PhD Thesis, Univ. Calif., Berkeley.

- CACCONE A., ALLEGRUCCI G., CESARONI D., COBOLLI SBORDONI M., DE MATTHAEIS E., LA ROSA G. e SBORDONI V., 1986 - Genetic variability and divergence between cave-dwelling populations of *Typhlocirolana* from Majorca and Sicily. *Biochem. Syst. Ecol.*, **14**(2): 215-221.
- CARCHINI R., COBOLLI M., DE MATTHAEIS E. e UTZERI C., 1994 - Genetic differentiation and phylogenetic relationships in the Mediterranean *Ischnura*. 11th intl Symp. Odonatology.
- CARSON H.L. e TEMPLETON A.R., 1984 - Genetic revolutions in relation to speciation phenomena. the founding of new populations. *Annl Rev. Ecol. Syst.*, **15**: 97-131.
- CARSON H.L., 1990 - Genetic variability and the founder effect on remote oceanic islands. *In: Biogeographic aspects of insularity. Atti dei convegni lineei* **85**: 741-747.
- CATAUDELLA S., SOLA L., CORTI M., ARCANGELI R., LA ROSA G., MATTOCCIA M., COBOLLI SBORDONI M. e SBORDONI V., 1987 - Cytogenetic, genic and morphometric characterization of groups of Common Carp, *Cyprinus carpio*. *Proc. World Symp. Select., Hybridiz., genet. Engin., Aquacult.*, **1**: 114-127.
- CESARONI D., LUCARELLI M., ALLORI P., RUSSO F. e SBORDONI V., 1995 - Patterns of evolution and multidimensional systematics in Graylings (Lepidoptera: *Hipparchia*). *J. linn. Soc. Lond., Biol.*, in stampa.
- COBOLLI SBORDONI M., DE MATTHAEIS E., OMODEO P., BIDOLI R. e RODINÒ E., 1987 - Allozyme variation and divergence between diploid and triploid populations of *Allolobophora caliginosa* (Lumbricidae: Oligocheata). *In: Bonvicini Pagliai A.M., Omodeo P. (Ed.) - On Earthworms.* pp. 53-74 Selected Symposia and Monographs. UZI 2. Mucchi, Modena.
- COBOLLI SBORDONI M., DE MATTHAEIS E., ALONZI A., MATTOCCIA M., OMODEO P. e ROTA E., 1992 - Speciationm, genetic diversity and palaeogeography in the Hormogastridae. *Soil Biol., Biochem.*, **24**(12): 1213-1221.
- COBOLLI M., DE MATTHAEIS E. e CARCHINI R., 1993 - Biochemical systematics in Odonata: The Mediterranean Coenagrionidae. *Proc. 19th intl Congr. Entomol.*, Beijing.
- COBOLLI SBORDONI M., MATTOCCIA M., LA ROSA G., DE MATTHAEIS E. e SBORDONI V., 1990 - Secondary sympatric occurrence of sibling species of subterranean shrimps in the Karst. *Intl J. Speleol.*, **19**: 9-27.
- COBOLLI SBORDONI M., DE MATTHAEIS E., LA ROSA G., MATTOCCIA M. e VIGNA TAGLIANTI A., 1990 - Biochemical differentiation and divergence time in the Canarian genus *Eutrichopus*. *In: Biogeographic aspects of insularity. Atti dei convegni lineei* **85**: 233-243.
- DALLAI R., SBORDONI V., COBOLLI SBORDONI M. e DE MATTHAEIS E., 1983 - Chromosome and enzyme diversity in some species of Neanuridae (Collembola). *Pedobiologia*, **25**: 301-311.
- DE MATTHAEIS E., COBOLLI SBORDONI M., MATTOCCIA M., ALLEGRUCCI C., CACCONE A., CESARONI D., RAMPINI M. e SBORDONI V., 1983 - Struttura genetica di popolazioni cavernicole di *Bathysciola derosai*: bottleneck e divergenza genetica. *Atti XII Cong. naz. Entomol.*, Roma, **2**: 253-254.
- DE MATTHAEIS E., PAGNOTTA R. e SBORDONI V., 1983a - Variabilità genetica in *Mytilius galloprovincialis* come indicatore biologico della qualità delle acque marine antistanti la foce del Tevere. *Quaderni IRSA*, **66**: 329-336.
- DE PIETRO R., 1995 - Il genere *Hydropsyche* (Trichoptera: Hydropsychidae) in Sicilia: tassonomia e caratterizzazione ecologica delle specie. Tesi di Dottorato: Dottorato di ricerca in Biologia Evoluzionistica: Università di Catania.
- FEDER J.H., WURST G.Z. e WAKE D.B., 1978 - Genetic variation in western salamanders of the genus *Plethodon*, and the status of *Plethodon gordonii*. *Herpetologica*, **34**(1): 64-69.
- FILIPPUCCI M.G., 1992 - Allozyme variation and divergence among European, Middle Eastern and North African species of the genus *Apodemus*. *Istrael J. Zool.*, **38**: 193-218.
- FILIPPUCCI M.G., FADDA V. e KRISTUFEK B., 1987 - Primi dati sul Simson S., Amori G., 1991 - Allozyme variation and differentiation in *Chionomys nivalis*. *Acta theriol.*, **36**(1/2): 47-62.
- FILIPPUCCI M.G., HICKMAN G.C., CAPANNA E. e NEVO E., 1991 - Genetic diversity and differentiation of the endemic subterranean Golden Moles of South Africa. *Bioch. Syst. Ecol.*, **19**(6): 461-466.
- FILIPPUCCI M.G. e LAPINI L., 1987 - Primi dati sul differenziamento genetico fra *Erinaceus europaeus* ed *Erinaceus concolor* nell'Italia nord orientale. *Gortania*, **9**: 227-236.
- FILIPPUCCI M.G., RODINÒ E., NEVO E. e CAPANNA E., 1988 - Evolutionary genetics and systematics in the Garden Dormouse, *Eliomys*. 2 - Allozyme diversity and differentiation of chromosomal races. *Boll. Zool.*, **54**: 47-54.
- FILIPPUCCI M.G., SIMON S. e NEVO E., 1989 - Evolutionary biology of the genus *Apodemus* in Israel. Allozymic and biometric analyses with description of a new species, *Apodemus hermonensis*. *Boll. Zool.*, **56**: 361-376.
- GASPERI G., MALACRIDA A., MANTOVANI B. e SCALI V., 1986 - Preliminary data on electrophoretic multilocus analysis of eastern taxa of the genus *Bacillus* (Phasmatodea, Bacillidae). *In: Mazzini M., Scali V. (Eds) - First International Symposium on Stick Insects.* pp. 195-201. University of Siena, Siena.
- GEIGER H.-J. e SCHOLL A., 1984 - Systematic and evolution of holarctic Pierinae (Lepidoptera). An enzyme electrophoretic approach. *Experientia*, **41**: 24-29.
- GORMAN G.C., SOULÉ M., YANG S.Y. e NEVO E., 1975 - Evolutionary genetics of insular Adriatic lizards. *Evolution*, **29**(1): 52-71.

- GREEN D.M. e BORKIN L., 1993 - Evolutionary relationships of Eastern Palearctic Brown Frogs, genus *Rana*: paraphyly of the 24-chromosome species group and the significance of chromosome number change. *J. linn. Soc. Lond., Zool.*, **109**: 1-25.
- HANKEN J. e WAKE D., 1982 - Genetic differentiation among Plethodontid salamanders (genus *Bolitoglossa*) in Central and South America: implications for the South American invasion. *Herpetologica*, **38**(2): 272-287.
- KANE T.K., CULVER D.C. e JONES R.T., 1991 - Genetic structure of morphologically differentiated populations of the Amphipod *Gammarus minus* Evolution, **46**(1): 272-278.
- KIM Y.J., GORMAN G.C., PAPPENFUSS T. e ROYCHOUDHURY A.K., 1976 - Genetic relationships and genetic variation in the Amphibian genus *Bipes*. *Copeia*, **1976**(1): 120-124.
- KITCHING I.J., 1985 - Allozyme variation in the Milkweed Butterflies (Lepidoptera: Danaidae). *J. linn. Soc. Lond., Zool.*, **86**: 367-389.
- KLEIN M. e SEITZ A., 1994 - Geographic differentiation between populations of *Rhinocyllus conicus* Frölich (Coleoptera Curculionidae): concordance of allozyme and morphometric analysis. *J. linn. Soc. Lond., Zool.*, **110**: 181-181.
- LATTES A., MENSI P., CASSULO L. e BALLETO E., 1994 - Genotypic variation in Western European members of the *Erebia tyndarus* species group (Satyridae). *Nota Lepid (suppl.5)*: 93-104.
- LEBERG P.L., 1992 - Effects of population bottlenecks on genetic diversity as measure by allozyme electrophoresis. *Evolution*, **46**(2): 477-494.
- LELIÈVRE T., 1992 - Phylogenie des Polyommatinae et structure génétique de six espèces du genre *Lysandra* Hemming (Lepidoptera Lycaenidae). Thèse de Doctorat, Université de Provence, Marseille.
- MATSUI M., 1994 - A taxonomic study of the *Rana narina* complex, with description of three new species (Amphibia: Ranidae). *J. Linn. Soc. Lond. Zool.*, **111**: 385-415.
- MATTOCCIA M., LA ROSA G., DE MATTHAEIS E., COBOLLI SBORDONI M. e SBORDONI V., 1986 - Patterns of genetic variability and differentiation in Mediterranean populations of *Penaeus keraturus*. *Proc. World Symp. Select., Hybridiz., genet. Engin., Aquacult.*, **1**: 132-142.
- MENSI P., LATTES A. e BALLETO E., 1992 - Taxonomy and relationships of the Euro-Mediterranean species of *Melanargia* Meigen, 1828 (Lepidoptera: Satyridae). *J. Res. Lepid.*, **29**(1-2): 11-20.
- MENSI P., LATTES A., MACARIO B., GIACOMA C., SALVIDIO S. e BALLETO E. 1992 - Taxomy and evolution of the european brown frogs. *J. Linn. Soc. Lond., Zool.*, **104**: 293-311.
- MENSI P., LATTES A., SALVIDIO S. e BALLETO E., 1987 - Taxonomy, evolutionary biology and biogeography of SW European *Polyommatus coridon* (Lepidoptera, Lycaenidae). *Zool. J. linn. Soc.*, **93**: 259-271.
- MENSI P., LATTES A., MACARIO B., GIACOMA C., SALVIDIO S. e BALLETO E. 1992 - Taxomy and evolution of the european brown frogs. *J. Linn. Soc. Lond., Zool.*, **104**: 293-311.
- MENSI P., LATTES A., CASSULO L. e BALLETO E., 1994 - Biochemical taxonomy and evolutionary relationships in *Polyommatus* (Subgenus *Agrodiaetus*) (Lycaenidae). *Nota Lepid (suppl.5)*: 105-114.
- MITTON J.B. e GRANT M.C., 1984 - Association among protein heterozygosity, growth rate and developmental homeostasis. *Annl Rev. Ecol. Syst.*, **15**: 429-499.
- MITTON J.B. e LEWIS W.M. Jr, 1989 - Relationship between genetic variability and life-history features in bony fishes. *Evolution*, **43**(8): 1712-1723.
- MURPHY R.W., MCCOLLUM F.C., GORMAN G.C. e THOMAS R., 1984 - Genetics of hybridizing populations of Puerto Rican *Sphaerodactylus*. *J. Herpetol.*, **18**(2): 93-105.
- MURPHY R.W. e PAPPENFUSS T.J., 1980 - Biochemical variation in *Phyllodactylus unctus* and *P. paucitubercolatus*. *Biochem. Syst. Ecol.*, **8**: 97-100.
- NELSON K. e HEDGECOCK D., 1980 - Enzyme polymorphism and adaptive strategy in the Decapod Crustacea. *Amer. Nat.*, **116**(2): 238-280.
- NEVO E., 1988 - Genetic diversity in nature: patterns and theory. *Evol. Biol.*, **23**: 189-218.
- NEVO E. e BEILES A., 1988 - Genetic parallelism of protein polymorphism in nature: ecological test for the neutral theory of molecular evolution. *J. linn. Soc. Lond., Biol.*, **35**: 229-245.
- NEVO E., BEILES A. e BEN-SHLOMO 1988 - The evolutionary significance of genetic diversity: ecological demographic and life-history correlated. *In: Mani G.S. (Ed.) - Evolutionary dynamics of genetic diversity. Lect. Notes Biomaths*, **53**: 13-213.
- NEVO E. e BEILES A., 1991 - Genetic diversity and its ecological heterogeneity in amphibian evolution. *Copeia*, **1991**(3): 565-592.
- NEVO E. e FILIPPUCCI M.G., 1988 - genetic differentiation between Israeli and Greek populations of the Marsh Frog, *Rana ridibunda*. *Zool. Anz.*, **221**(5/6): 418-424.
- NEVO E., SHIMONY T. e LIBNY M., 1978 - Pollution selection of allozyme polymorphism in barnacles. *Experientia*, **34**: 1562-1564.
- NEVO E., FILIPPUCCI M.G. e BEILES A., 1989 - Genetic diversity and its ecological correlates in nature, comparison between subterranean, fossorial and aboveground small mammals. *In: Nevo E., Reig O.A. (Eds) - Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels. Proc. 5th intl theriol. Congr.*, Rome, pp. 347-366. Wiley-Liss, NY

- PATTON J.L., 1984 - Biochemical genetics of the Galápagos giant tortoises. *Nat. Geogr. Soc. Res. Repts*, **17**: 701-709.
- PATTON J.L., 1984 - Genetical processes in the Galápagos. *J. linn. Soc. Lond., Biol.*, **21**: 97-111.
- PATTON J.L. e FEDER J.H., 1978 - genetic divergence between populations of the pocket gopher, *Thomomys umbrinus* (Richardson). *Sd. Säugetk.*, **43**(1): 17-30.
- SBORDONI V., 1982 - Advances in speciation of cave animals. *In: Mechanisms of speciation*. pp. 219-240. Alan Liss Inc., NY
- SBORDONI V., ALLEGRUCCI G., CACCONE A., CARCHINI G. e CESARONI D., 1990 - Microevolutionary studies in Dolichopodinae cave crickets. *In: Baccetti B. (Ed.) - Evolutionary biology of Orthopteroid insects*. Ellis Harwood Ltd., Chichester.
- SBORDONI V., CACCONE A., ALLEGRUCCI G. e CESARONI D., 1990 - Molecular island biogeography. *In: Biogeographic aspects of insularity. Atti dei convegni linnei* **85**: 55-83.
- SELÄNDER R.K. e OCHMAN H., 1983 - The genetic sytructure of populations as illustrated by Molluscs. *In: Isozymes: current topics in biological and medical research. Genet. Evol.*, **10**: 93-123.
- SEMLITSCH R.D. e REYER H.-U., 1992 - Performance of tadpoles from the hybridogenetic *Rana esculenta* complex: interactions with pond drying and interspecific competition. *Evolution*, **46**(3): 665-676.
- SMITH P.J. e FUJIO Y., 1982 - Genetic variability in marine Teleosts: high variability in habitat specialists and low variability in habitat generalists. *Marine Biol.*, **69**: 7-20.
- SMITH M.F. e PATTON J.L., 1980 - Relationships of Pocket Gopher (*Thomomys bottae*) populations of the lower Colorado River. *J. Mamm.*, **61**(4): 681-696.
- SOMERO G.N., 1974 - Genetic variation in marine fishes as a test of the niche-variation hypothesis. *Nature*, **249**: 670-672.
- STRAUSS R.E., 1991 - Correlation between heterozygosity and phenotypic variability in *Cottus*: character components. *Evolution*, **45**(8): 1950-1956.
- WAPLES R.S., 1991 - Heterozygosity and life-history variation in bony fishes: an alternative view. *Evolution*, **45**(5): 1275-1280.
- WAYNE R.K., GEORGE S.B., GILBERT B., COLLINS P.W., KOVACH S.D., GIRMAN D. e LEHMAN N., 1991 - A morphologic and genetic study of the Island Fox, *Urocyon littoralis*. *Evolution*, **45**(8): 1849-1868.
- WIEMERS M., 1994 - Differenzierungsmuster bei Artbildungsprozessen: Morphologisch-biometrische und enzymelektrophoretische Untersuchungen am *Coenonympha arcania* (Linnaeus, 1761) Superspezies-Komplex (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). Universität Bonn. Diplomarbeit. Fachbereich Biologie. (Ref. Prof. C. Naumann, KR. Dr. W. Böhme.).
- ZOUROS E., 1987 - On the relation between heterozygosity and heterosis: an evaluation of the evidence from marine molluscs. *In: Rattazzi M.C., Scandalios J.G., Whitt G.S. (Eds) - Isozymes: current topics in biological and medical research. Vol. 15 - Genetics, development and evolution*. pp. 255-270. Allan Lyss, New York.