

Stime di flusso genico tra popolazioni di *Orchestia montagui* (Amphipoda, Talitridae) delle isole circumsarde

ELVIRA DE MATTHAEIS, MARINA COBOLLI*, DOMENICO DAVOLOS e MARCO MATTOCCIA**

Dipartimento di Biologia Animale e dell'Uomo, Università di Roma «La Sapienza».

**Dipartimento di Scienze Ambientali, Università di L'Aquila.*

***Dipartimento di Biologia, Università di Roma «Tor Vergata».*

Key words: Supralittoral amphipods - Geographic variation - Gene flow - Genetic differentiation.

SUMMARY

Allozymic variation was studied in fourteen populations of *Orchestia montagui* collected at seven little islands around Sardinia during zoological research on insular biogeography. Twenty-three loci were scored; of these, five were polymorphic at least in one population: Got-1, Got-2, Mpi, Pgm, Phi. Low levels of genetic variability (H_o) were scored with some differences between populations ($0.019 \leq H_o \leq 0.058$). The allozymic data were used to compare estimates of gene flow ($N_e m$) obtained by the two different methods of Weir and Cockerham (1984) and Nei and Chesser (1983): the two estimates resulted to be very similar. Gene flow levels were generally high ($N_e m > 1$) between populations of different islands and very high ($N_e m \gg 1$) between populations of the same island. The estimates of gene flow are discussed taking into account the dispersal capability of Talitridae and the pattern of the sea surface currents in the study area.

INTRODUZIONE

Nell'analisi della struttura genetica di una specie risulta fondamentale disporre di una buona stima dei livelli di flusso genico intraspecifico, data l'importanza che ha questo fattore nel mantenere geneticamente omogenee popolazioni conspecifiche. Per misurare l'entità del flusso genico all'interno di una specie possono essere utilizzate stime dirette e stime indirette. Le prime sono basate, in genere, su esperimenti di marcaggio e ricattura dai quali vengono calcolati i tassi di migrazione. Spesso, però, può risultare difficile ottenere informazioni sulla dispersione a media o grande distanza e, a seconda dei gruppi animali considerati, può essere problematico accertare il successo riproduttivo degli individui migranti. Le stime indirette si basano su modelli matematici di genetica di popolazioni e non presentano le limitazioni su dette, dato che tali modelli incorporano tutti gli eventuali effetti dovuti a migrazione, indipendentemente dal tipo di dispersione (Slatkin, 1994). Le stime indirette presentano altri limiti dovuti alle assunzioni, non sempre verificabili, su cui si basano i

modelli. Comunque dai dati ottenuti da questo tipo di approccio per popolazioni di specie sia ad ampia che a ristretta distribuzione geografica si può inferire sull'efficacia delle barriere alla dispersione (Hedgecock, 1986).

Orchestia montagui, oggetto del presente studio, è un anfipode talitride del sopralitorale, ampiamente distribuito sulle coste del Mediterraneo, legato, generalmente, agli ammassi spiaggiati di *Posidonia oceanica*. La specie manca, come tutti gli anfipodi, di stadi larvali planctonici, attraverso cui si realizza generalmente la dispersione. La dispersione attiva è del tutto localizzata, con spostamenti prevalentemente perpendicolari alla linea di costa solo su distanze brevi. La dispersione su distanze medio-grandi è prevalentemente passiva, tramite trasporto occasionale su materiale che va alla deriva e che dal sito originale si spiaggia su un sito diverso soprattutto in occasioni di forti mareggiate. Purtroppo evidenze dirette di trasporto passivo di talitridi su materiale galleggiante sono difficili da osservare a causa della natura relativamente infrequente ed imprevedibile di questi eventi ed è, al momento, impossibile ottenere stime dirette di dispersione. Recentemente lo studio dei polimorfismi enzimatici è stato applicato all'analisi di diverse popolazioni di *Talitrus saltator*, taxon ampiamente distribuito sulle coste sabbiose del Mediterraneo e dell'Atlantico e caratterizzato da modalità di dispersione sostanzialmente simili a *Orchestia montagui*. I risultati hanno messo in luce una notevole divergenza genetica tra tre gruppi geografici di popolazioni nel Mediterraneo ($D_{Nei} = 0.4$). I livelli di flusso genico sembrano svolgere un ruolo importante nel determinare il differenziamento genetico riscontrato nell'ambito di *T. saltator* e appaiono fortemente influenzati dall'andamento delle correnti marine superficiali (De Matthaeis *et al.*, 1994; 1995).

Le ricerche faunistiche effettuate negli anni 1985-1993 sulle isole circumsarde hanno offerto la possibilità di allargare questo tipo di studi ad altre specie di talitridi sopralitorali ed in particolare ad *Orchestia montagui*, che è risultata essere la specie più frequente in queste isole. Nel presente lavoro vengono riportati i livelli di divergenza genetica e le stime di flusso genico, ottenute dai dati di frequenze alleliche, per quattordici popolazioni appartenenti ad *O. montagui*, raccolte in sette isole circumsarde; è stata, inoltre, esaminata una popolazione della stessa specie raccolta sul litorale laziale in modo da ottenere delle stime di flusso genico su scale geografiche diverse nel tentativo di verificare il ruolo delle correnti marine superficiali sulla dispersione dei talitridi sopralitorali.

MATERIALI E METODI

Sono state esaminate quindici popolazioni di *O. montagui* Audouin, 1826 e nella Tabella I sono riportati, per ciascuna popolazione, le località (Fig. 1) e le date di raccolta, la sigla alfanumerica utilizzata nelle analisi, nelle figure e nelle tabelle successive, ed il numero di individui analizzato (N). Nella località Cala Reale dell'Isola Asinara (MO08) il campionamento è stato effettuato in due

Tab. I - Località e date di raccolta, sigle alfanumeriche, numero di individui (N) delle popolazioni di *Orchestia montagui* esaminate.

Località	Data	Sigla	N
Civitavecchia - La Frasca	12/06/91	MO00	120
Is. dei Cavoli	09/06/89	MO01	31
Is. S. Antioco - Cassorgia	12/06/89	MO02	23
// // - Cala Lunga	12/06/89	MO03	24
// // - Calassetta	12/06/89	MO04	22
Is. S. Pietro - Cala Spalmatore	11/06/89	MO05	22
Is. Asinara - Fornelli 1	09/06/90	MO06	27
// // - Fornelli 2	09/06/90	MO07	23
// // - Cala Reale	16/06/89,09/06/90	MO08	52
Is. Maddalena - Porto	15/10/89	MO09	19
// // - Capo Ferrari	15/10/89	MO10	21
// // - Baia Spalmatore	15/10/89	MO11	20
// // - Punta Massimo	15/10/89	MO12	23
Is. Caprera - Cala Portese	05/07/90	MO13	18
Is. Tavolara - Cala di Ponente	08/06/89	MO14	21

diversi anni e i due campioni sono stati cumulati poiché non sono state trovate fluttuazioni significative nelle frequenze geniche.

Sono stati studiati, tramite elettroforesi su gel d'amido orizzontale, ventitrè loci enzimatici: Acph, Ada, Amy, Aph-2, Ca-1, Ca-2, Est-1, Est-2, Est-3, Got-1, Got-2, G6pd, Hk, Lap-1, Lap-2, Lap-3, Ldh, Mpi, Pep-1, Pep-2, Pep-3, Pgm, Phi. Per i sistemi tampone e le tecniche di colorazione si rimanda a Cobolli Sbordoni *et al.* (1990) e De Matthaeis *et al.* (1994;1995). Per quanto riguarda l'amilasi (Amy), è stato utilizzato un tampone fosfatocitrato a pH = 6.5 (Wildish e Poole, 1970) ed una soluzione colorante modificata di Coughlan (1988, per β -glucosidasi n° 2) a pH = 6.1 (Agrawal, 1962; 1963).

Per stimare quantitativamente il flusso genico tra le popolazioni di *O. mon-*

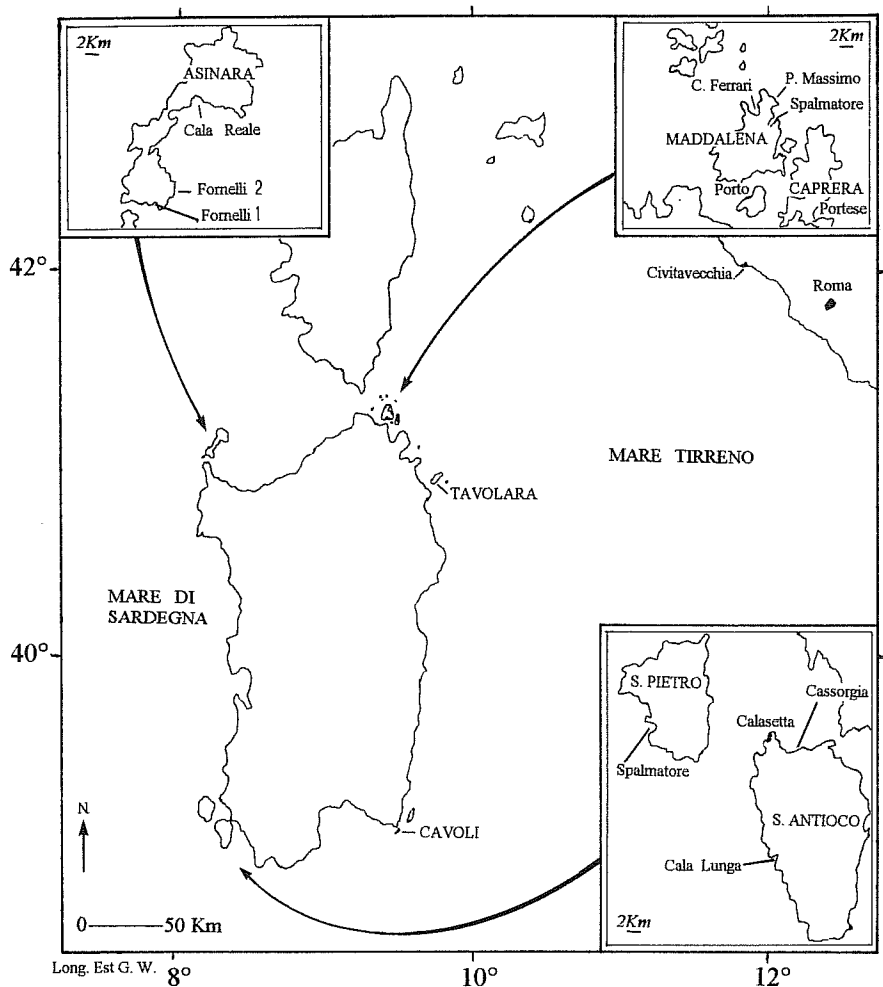


Fig. 1 - Località di raccolta delle popolazioni di *Orchestia montagui* esaminate (isole circumsarde e litorale laziale).

tagui è stato usato il valore di $N_e m$ (dove N_e è la dimensione effettiva ed m è il tasso di migrazione per generazione) ricavato dal modello insulare di Wright (1931; 1965): $N_e m = 1/4((1/FST)-1)$ in cui FST è stato sostituito dal valore medio del θ (Cockerham, 1969; 1973) modificato da Weir e Cockerham (1984). I valori ottenuti in questo modo sono riportati come $N_e m \theta$. Inoltre è stato anche calcolato $N_e m$ utilizzando i valori medi di FST (Nei, 1977) con le modifiche apportate da Nei e Chesser (1983). I valori ottenuti in questo modo sono riportati come $N_e m FST$. L'analisi del flusso genico è stata effettuata confrontando sia popolazioni della stessa isola che popolazioni di isole diverse. In particolare sono stati analizzati i seguenti raggruppamenti:

- a) tutte le isole circumsarde (14 popolazioni: da MO01 a MO14);
- b) isole settentrionali (9 popolazioni: da MO06 a MO14);
- c) isole meridionali (5 popolazioni: da MO01 a MO05);
- d) isole occidentali (7 popolazioni: da MO02 a MO08);
- e) isole orientali (7 popolazioni: MO01 + da MO09 a MO14);
- f) isole nordorientali (6 popolazioni: da MO09 a MO14);
- g) isole sudoccidentali (4 popolazioni: da MO02 a MO05).

Inoltre la popolazione di Civitavecchia è stata confrontata rispettivamente con i gruppi a), f), g) e con le popolazioni delle isole Asinara, dei Cavoli e di S. Antioco.

È stato usato il programma Biosys-1 (Swofford e Selander, 1981) per il calcolo delle frequenze alleliche, dell'eterozigosi, della distanza genetica (Nei, 1978), nonché per la costruzione del dendrogramma col metodo UPGMA (Sneath e Sokal, 1973). Per il calcolo degli indici θ (Weir e Cockerham, 1984) è stato utilizzato il programma Theta (Ellis, 1993), mentre per il calcolo degli F_{ST} di Nei e Chesser (1983) è stato utilizzato il programma Genestrut (Costantine *et al.*, 1994). Non è stato possibile applicare Genestrut al confronto isole circumsarde con Civitavecchia dato l'elevato numero degli individui esaminati.

Tab. II - Frequenze alleliche ai loci polimorfici nelle popolazioni di *Orcestia montagui* esaminate. La corrispondenza tra popolazione e sigla alfanumerica è data in Tab. I.

		Popolazioni														
		MO00	MO01	MO02	MO03	MO04	MO05	MO06	MO07	MO08	MO09	MO10	MO11	MO12	MO13	MO14
Locus	Allele															
Got-1	E	1.000	1.000	1.000	0.958	1.000	1.000	0.864	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
	H	0.000	0.000	0.000	0.042	0.000	0.000	0.136	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Got-2	B	0.889	0.839	0.978	0.870	0.955	0.955	0.685	0.761	0.725	0.974	0.810	0.875	0.833	0.944	0.786
	F	0.111	0.161	0.022	0.130	0.045	0.045	0.315	0.239	0.275	0.026	0.190	0.125	0.167	0.056	0.214
Mpi	B	0.806	0.484	0.717	0.625	0.682	0.591	0.963	1.000	1.000	0.816	0.881	0.675	0.913	0.889	0.786
	D	0.145	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.026	0.000	0.000	0.000	0.000	0.048
	G	0.050	0.516	0.283	0.375	0.318	0.409	0.037	0.000	0.000	0.158	0.119	0.325	0.087	0.111	0.167
Pgm	B	0.084	0.117	0.130	0.152	0.136	0.023	0.111	0.152	0.118	0.158	0.238	0.025	0.152	0.167	0.119
	G	0.845	0.800	0.761	0.739	0.727	0.864	0.759	0.826	0.784	0.737	0.690	0.800	0.826	0.778	0.762
	I	0.055	0.050	0.109	0.109	0.136	0.114	0.093	0.000	0.039	0.105	0.071	0.175	0.022	0.056	0.119
	K	0.017	0.033	0.000	0.000	0.000	0.000	0.037	0.022	0.059	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Phi	D	0.947	0.984	1.000	1.000	1.000	1.000	0.944	0.978	0.971	1.000	0.857	0.875	0.761	1.000	0.975
	F	0.020	0.016	0.000	0.000	0.000	0.000	0.056	0.022	0.029	0.000	0.143	0.125	0.000	0.000	0.025
	G	0.033	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.239	0.000	0.000

Tab. III - Matrice dei coefficienti di distanza genetica di Nei (1978) tra le quindici popolazioni di *Orchestia montagu* esaminate. La corrispondenza tra sigla e popolazione è data in Tab. I.

SIGLA	MO00	MO01	MO02	MO03	MO04	MO05	MO06	MO07	MO08	MO09	MO10	MO11	MO12	MO13	MO14
MO00	*****														
MO01	0.008	*****													
MO02	0.002	0.003	*****												
MO03	0.004	0.000	0.000	*****											
MO04	0.003	0.002	0.000	0.000	*****										
MO05	0.004	0.001	0.000	0.000	0.000	*****									
MO06	0.003	0.012	0.007	0.006	0.007	0.010	*****								
MO07	0.002	0.012	0.005	0.006	0.006	0.009	0.001	*****							
MO08	0.003	0.012	0.006	0.007	0.007	0.010	0.000	0.000	*****						
MO09	0.001	0.006	0.000	0.001	0.000	0.002	0.005	0.003	0.004	*****					
MO10	0.002	0.008	0.003	0.003	0.003	0.006	0.001	0.001	0.001	0.001	*****				
MO11	0.003	0.002	0.001	0.000	0.000	0.000	0.006	0.006	0.006	0.002	0.002	*****			
MO12	0.002	0.010	0.005	0.006	0.005	0.008	0.003	0.002	0.003	0.003	0.001	0.004	*****		
MO13	0.001	0.007	0.001	0.003	0.001	0.004	0.003	0.001	0.002	0.000	0.001	0.003	0.002	*****	
MO14	0.001	0.004	0.001	0.001	0.001	0.003	0.001	0.001	0.001	0.001	0.000	0.001	0.002	0.001	*****

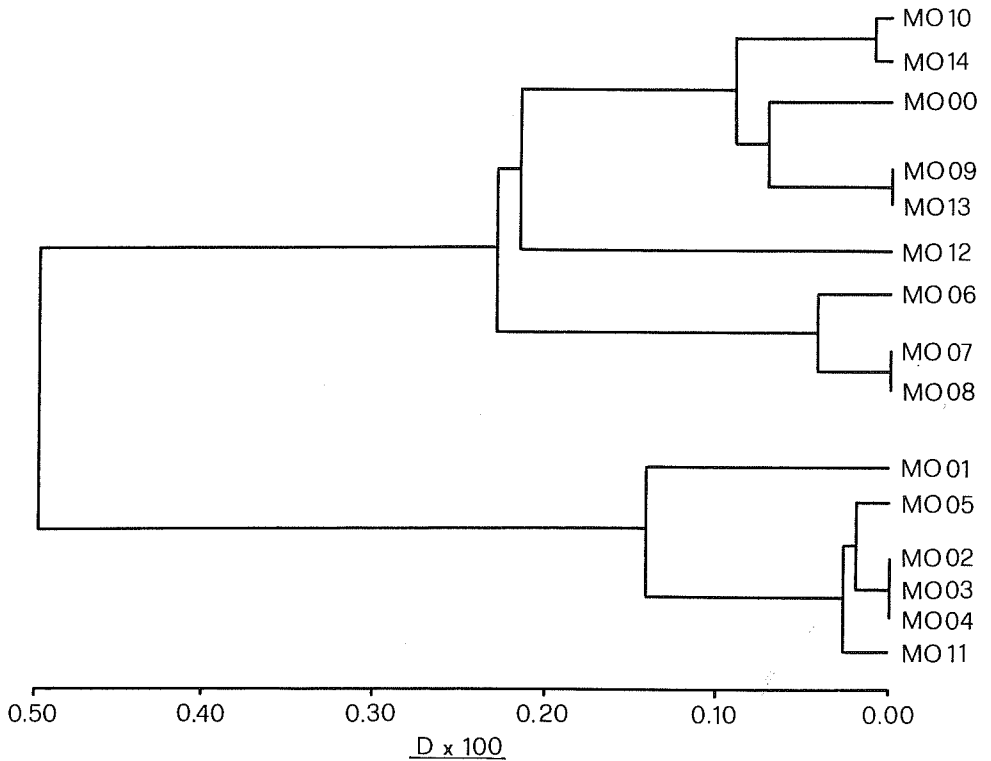


Fig. 2 - Dendrogramma costruito sui valori di distanza genetica di Nei x 100.

RISULTATI

L'analisi elettroforetica di quindici enzimi, condotta sulle quindici popolazioni in esame, ha permesso l'identificazione di ventitrè zone di attività enzimatica, tutte a migrazione anodica, che hanno consentito l'analisi di altrettanti loci genici. La distribuzione delle frequenze alleliche per i loci che sono risultati polimorfici in almeno una popolazione è riportata nella Tab. II.

Cinque loci si sono rivelati polimorfici in almeno una popolazione (Got-1, Got-2, Mpi, Pgm, Phi; Tab. II). Dal confronto dei livelli di variabilità genetica le popolazioni MO07, MO08 e MO14 sono risultate le meno variabili, con valori di H_o rispettivamente di 0.019, 0.023 e 0.022. La popolazione MO01 si è rivelata la più variabile con un valore di H_o di 0.058.

In Tab. III sono riportati i valori di distanza genetica (D), calcolati secondo Nei (1978), tra tutte le coppie di popolazioni. Su questi valori è stato costruito il dendrogramma riportato in Fig. 2. I livelli di differenziamento genetico sono risultati molto bassi: D varia tra 0.000 e 0.012.

Nelle Tab. IV, V e VI sono riportati i valori degli indici θ , F_{ST} , ed i corrispondenti valori di $N_e m$. Sulla base delle formule usate, i valori di θ e di F_{ST} in alcuni casi sono risultati nulli o prossimi al valore zero: questo indica che non vi è alcun differenziamento tra le popolazioni esaminate (Slatkin e Barton, 1989). In questi casi si assume $N_e m = \infty$.

I livelli di flusso genico sono risultati alti ($N_e m > 1$) considerando sia tutte le popolazioni delle isole circumsarde sia aggiungendo la popolazione del litorale di Civitavecchia. Generalmente livelli alti ($N_e m > 1$) sono stati riscontrati anche tra popolazioni di isole differenti, e molto alti ($N_e m \gg 1$) tra popolazioni di una medesima isola. I livelli di flusso genico sono risultati maggiori tra le popolazioni delle isole meridionali (con valori molto alti, $N_e m \gg 1$) rispetto ai valori ottenuti tra le popolazioni delle isole settentrionali, mentre valori dello stesso ordine di grandezza sono stati osservati all'interno dei raggruppamenti occidentale ed orientale.

Tab. IV - Valori medi di θ (Weir e Cockerham, 1984) e di F_{ST} (Nei e Chesser, 1983) e rispettive stime di $N_e m$ in popolazioni di *Orchestia montagui* di diverse isole circumsarde.

Area geografica	n° pop.	θ	F_{ST}	$N_e m \theta$	$N_e m F_{ST}$
Isole circumsarde	14	0.071	0.063	3.271	3.718
Isole settentrionali	9	0.038	0.034	6.328	7.102
Isole meridionali	5	0.008	0.003	31.000	83.083
Isole occidentali	7	0.086	0.073	2.656	3.174
Isole orientali	7	0.059	0.048	3.987	4.958
Isole nordorientali	6	0.026	0.022	9.365	11.113
Isole sudoccidentali	4	-0.014	-0.008	∞	∞

Tab. V - Valori medi di θ (Weir e Cockerham, 1984) e di F_{ST} (Nei e Chesser, 1983) e rispettive stime di $N_e m$ in confronti tra popolazioni di *Orchestia montagui* di diverse isole circumsarde con la popolazione di Civitavecchia.

Area geografica	n° pop.	θ	F_{ST}	$N_e m \theta$	$N_e m F_{ST}$
Isole circumsarde + Civitavecchia	15	0.066	----	3.537	----
Isole nordorientali + Civitavecchia	7	0.029	0.023	8.370	10.619
Is. Asinara + Civitavecchia	4	0.044	0.023	5.431	10.619
Is. dei Cavoli + Civitavecchia	2	0.143	0.089	1.498	2.558
Is. sudoccidentali + Civitavecchia	5	0.045	0.017	5.305	14.455
Is. S. Antioco + Civitavecchia	4	0.045	0.015	5.305	16.416

DISCUSSIONE

L'analisi dei valori di distanza genetica riportati in Tab. III e del dendrogramma in Fig. 2 mette in evidenza un livello molto basso di differenziamento genetico tra le popolazioni di *O. montagui* esaminate. È possibile riscontrare, comunque, una maggiore affinità genetica tra popolazioni della stessa isola o di isole vicine ad eccezione della popolazione di Cala Spalmatore dell'isola Maddalena che risulta più simile alle popolazioni del gruppo circumsardo meridionale. Questo risultato è determinato prevalentemente dal locus *Mpi* per il quale la frequenza dell'allele G nella popolazione di Cala Spalmatore è simile a quella riscontrata nelle popolazioni meridionali. Probabili effetti selettivi sul

Tab. VI - Valori medi di θ (Weir e Cockerham, 1984) e di F_{ST} (Nei e Chesser, 1983) e rispettive stime di $N_e m$ in popolazioni di *Orchestia montagui* di una medesima isola circumsarda.

Area geografica	n° pop.	θ	F_{ST}	$N_e m \theta$	$N_e m F_{ST}$
Is. Maddalena	4	0.039	0.030	6.160	8.083
Is. Asinara	3	-0.002	0.000	∞	∞
Is. S. Antioco	3	-0.015	-0.011	∞	∞

locus *Mpi* sono stati messi in evidenza per *Orchestia grillus* della costa atlantica nord-americana da McDonald (1991) che ha descritto una variazione significativa nelle frequenze alleliche correlata alle condizioni meteomarine del sito. Per le popolazioni di *O. montagui* in esame il differenziamento genetico riscontrato al locus *Mpi* non è risultato correlato con le caratteristiche dei siti di campionamento. Del resto all'interno di *O. montagui* è emerso un elevato flusso genico che, probabilmente, assume un ruolo predominante nel determinare il livello di variazione genetica tra le popolazioni.

Slatkin e Barton recentemente (1989) hanno confrontato le stime di flusso genico ($N_e m$) ottenute utilizzando tre metodi differenti: gli indici *FST*, le frequenze medie di alleli rari e il maximum likelihood, concludendo che gli indici *FST* oltre a dare stime comparabili presentano problemi pratici di minore entità. Nel presente lavoro sono stati utilizzati gli indici *FST* di Nei e Chesser (1983) e gli indici θ di Weir e Cockerham (1984) perché attualmente sono i più usati da molti autori su popolazioni di varie specie e quindi si prestano maggiormente ad eventuali confronti. Waples (1987) e Riddoch *et al.* (1994) hanno ottenuto stime di flusso genico molto simili utilizzando i due metodi: i valori, in alcuni casi, sono risultati identici (Waples, 1987). Questo dimostra che i due approcci, pur partendo da assunzioni e da metodi statistici differenti, portano a risultati simili (Chakraborty e Danker-Hopfe, 1991). Tuttavia non vi è un consenso unanime sul metodo più adatto per stimare gli indici *FST* (Long, 1986).

Cockerham e Weir (1986) hanno messo in risalto alcune differenze metodologiche tra i due approcci utilizzati in questo lavoro. Il metodo di Weir e Cockerham (1984) non è influenzato né dal numero di popolazioni analizzato, né dalle dimensioni dei campioni. Il metodo di Nei e Chesser (1983) utilizzando una media armonica ridimensiona il problema delle eventuali differenze nella dimensione dei campioni esaminati e rimane leggermente dipendente dal numero di popolazioni esaminato. Tra le popolazioni di *O. montagui* prese in esame, i valori degli indici *FST* calcolati col metodo di Nei e Chesser (1983) sono risultati di poco minori dei valori θ calcolati col metodo di Weir e Cockerham (1984) (Tab. IV, Tab. V e Tab. VI); le due stime corrispondenti di flusso genico sono risultate, generalmente, molto simili.

I valori di $N_e m$ riportati nelle tabelle IV, V e VI suggeriscono un flusso genico consistente tra le popolazioni esaminate anche se di entità diversa a seconda dell'area considerata. In particolare, i valori di flusso genico mostrano di essere dipendenti sia dalla distanza geografica che separa le varie popolazioni sia dalla direzione delle correnti superficiali marine (Fig. 3, Tab. IV, Tab. V e Tab. VI).

Da un'analisi condotta sugli andamenti mensili delle correnti superficiali marine intorno alla Sardegna e tra questa e le coste del Tirreno centrale è stato ricavato l'andamento medio riportato in Fig. 3. È evidente l'esistenza di una corrente principale che, provenendo da sud e dalle coste meridionali della Sardegna, lambisce le coste del Tirreno centrale e che in corrispondenza dell'Argentario si dirige verso le coste settentrionali della Sardegna. Questo permetterebbe di spiegare i valori molto simili di flusso genico riscontrati con-

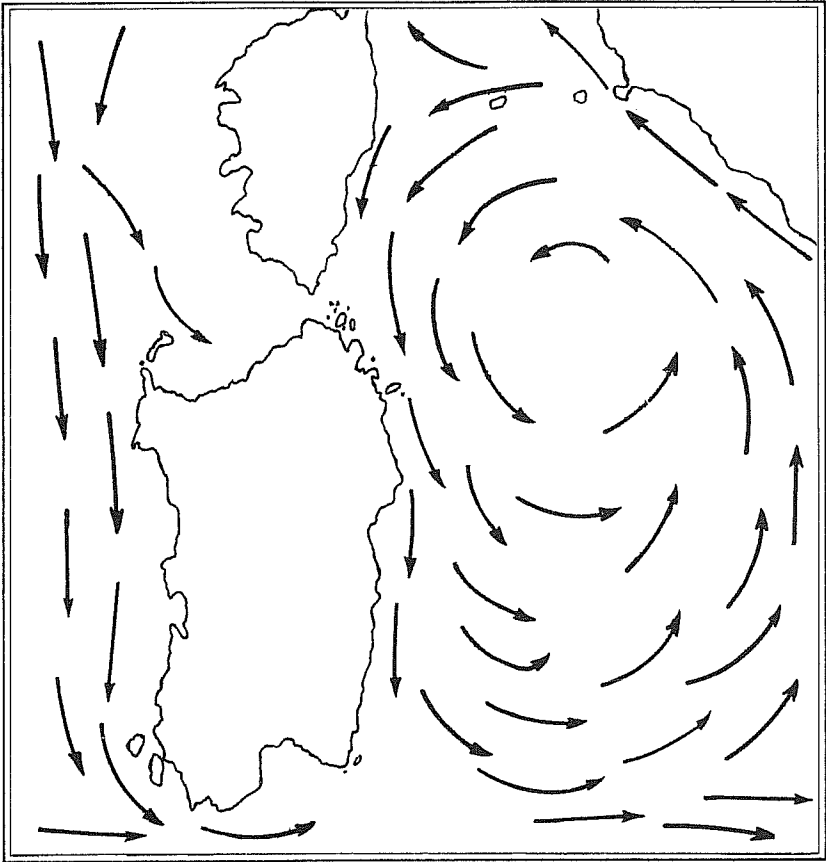


Fig. 3 - Direzioni medie annue delle correnti marine superficiali che interessano l'area di studio (modificato da Istituto Idrografico della Marina, 1982).

siderando sia tutte le popolazioni delle isole circumsarde sia includendo in questo gruppo la popolazione del litorale laziale (MO00).

Le stime di flusso genico, calcolate tra MO00 e i quattro diversi gruppi di popolazioni circumsarde (nord-orientali, sud-orientali, nord-occidentali, sud-occidentali) hanno valori diversi a seconda dei confronti effettuati. In particolare $N_{em}\theta = 8.37$ per quanto riguarda MO00 verso il gruppo nord-orientale, mentre $N_{em}\theta = 5$ per quanto riguarda MO00 verso sia il gruppo nord-occidentale che verso il gruppo sud-occidentale (Tab. V). Un valore di $N_{em}\theta$ più basso, pari a 1.5, è risultato dal confronto tra MO00 e la popolazione dell'isola dei Cavoli che è l'unica sud-orientale. Mentre per le differenze nella stima di flusso genico dei primi tre confronti possiamo chiamare in causa la distanza geografica che separa le diverse località, per il dato ottenuto nell'ultimo confronto va considerato il peso che il locus M_{pi} ha sul valore medio di N_{em} . Eliminando tale locus dal calcolo di N_{em} i valori dei quattro confronti sono tra loro dello stesso

ordine di grandezza. È probabile che il locus Mpi (o un altro ad esso associato) sia sotto selezione, come lascerebbe pensare anche il caso di Cala Spalmatore descritto precedentemente. L'effetto delle pressioni selettive locali renderà le frequenze geniche al locus in questione più o meno diverse tra di loro a seconda dell'intensità della selezione e dell'intensità del flusso genico.

Le correnti relativamente costanti che lambiscono le coste orientali e occidentali della Sardegna sarebbero responsabili delle stime simili di $N_e m$ nell'ambito dei due gruppi di popolazioni esaminate in tali aree. Al contrario, mentre lungo la costa sarda meridionale viene riportato un andamento prevalente delle correnti da ovest verso est, piuttosto costante durante l'anno, lungo la costa settentrionale non è stata evidenziata una direzione prevalente del trasporto superficiale (Istituto Idrografico della Marina, 1982). A parità di distanza geografica, tra le popolazioni delle isole meridionali è risultata una stima di flusso genico notevolmente più elevata rispetto a quella delle popolazioni delle isole settentrionali (Fig. 3 e Tab. IV).

Quanto detto finora non fa che rafforzare l'idea che le correnti superficiali marine svolgano un ruolo importante sulla dispersione dei talitridi sopralitorali. Per giustificare le differenze evidenziate nella struttura genetica di *O. montagui* e *Talitrus saltator* (De Matthaëis *et al.*, 1994; 1995) va considerata anche la diversa probabilità di dispersione tra specie che vivono solo su spiagge sabbiose (*T. saltator*) e specie in grado di colonizzare anche coste rocciose, purché ci siano depositi di *Posidonia* o altro materiale spiaggiato. Nel primo caso gli individui possono nascondersi anche fino a 30-40cm di profondità nella sabbia e, quindi, essere trasportati con minor probabilità in acqua, rispetto a individui di altre specie (*O. montagui*) che, intrappolati tra le foglie di *Posidonia*, più facilmente possono essere trascinati in mare. Queste osservazioni hanno trovato una conferma nel valore diverso della stima di flusso genico ottenuta tra popolazioni di *T. saltator* e *O. montagui* raccolte nella stessa area. In Tab. V è riportato il valore di $N_e m \theta = 5.305$ ottenuto in questo lavoro tra le tre popolazioni di S. Antioco e la popolazione del litorale laziale (MO00) di *O. montagui*. Tale valore appare particolarmente alto se lo confrontiamo con quello ottenuto da De Matthaëis *et al.* (in preparazione) tra una popolazione di S. Antioco e due popolazioni del litorale laziale (Nettuno e Sabaudia) di *T. saltator* ($\theta = 0.332$, $N_e m \theta = 0.502$). Conferme ulteriori potranno venire dall'analisi di un maggior numero di popolazioni delle due specie raccolte nelle stesse aree.

RINGRAZIAMENTI

Le ricerche sono state effettuate nell'ambito di programmi di ricerca finanziati da MURST (40%) e CNR (Comitato Ambiente). Per i campionamenti, realizzati durante le campagne oceanografiche della nave Minerva (CNR), «Progetto Biogeografia insulare del Mediterraneo» (CNR), ringraziamo in particolare Michela Galdieri e Marco Lucarelli. Ringraziamo Sandro Ruffo per la sua cortese disponibilità.

BIBLIOGRAFIA

- AGRAWAL V.P. 1962 - A study of the influence of substrate and enzyme concentration on the activity of caecal amylase of *Orchestia gammarella* Pallas. *Enzymologia*, **25**(3): 173-177.
- AGRAWAL V.P. 1963 - Determination of optimum pH for the activity of caecal carbohydrases of the amphipod *Orchestia gammarella*. *P. zool. Soc. London*, **143**: 545-551.
- CHAKRABORTY R. e DANKER-HOPFE H. 1991 - Analysis of population structure: a comparative study of different estimators of Wright's fixation indices. In: *Handbook of statistics*, vol.8 (Rao C.R. and Chakraborty R. eds). Amsterdam: Elsevier; pp. 203-254.
- COBOLLI SBORDONI M., MATTOCCIA M., LA ROSA G., DE MATTHAEIS E. e SBORDONI V. 1990 - Secondary occurrence of sibling species of subterranean shrimps in the Karst. *Int. J. Speleol.*, **19**: 9-27.
- COCKERHAM C.C. 1969 - Variance of gene frequencies. *Evolution*, **23**: 72-84.
- COCKERHAM C.C. 1973 - Analyses of gene frequencies. *Genetics*, **74**: 679-700.
- COCKERHAM C.C. e WEIR B.S. 1986 - Estimation of inbreeding parameters in stratified populations. *Ann. Hum. Genet.*, **50**: 271-281.
- COSTANTINE C.C., HOBBS R.P. e LYMBERY A.J. 1994 - Fortran Programs for analyzing population structure from multilocus genotypic data. *J. Hered.*, **85** (4): 336-337.
- COUGHLAN M.P. 1988 - Staining techniques for the detection of the individual components of cellulolytic enzyme systems. *Method. Enzymol.*, **160**: 135-144.
- DE MATTHAEIS E., COBOLLI M., MATTOCCIA M., SACCOCCIO P. e SCAPINI F. 1994 - Genetic divergence between natural populations of Mediterranean sandhoppers (Crustacea, Amphipoda). In: A.R. Beaumont (ed.), *Genetics and evolution of aquatic organisms*, Chapman and Hall, London, pp. 15-29.
- DE MATTHAEIS E., COBOLLI M., MATTOCCIA M. e SCAPINI F. 1995 Geographical variation in *Talitrus saltator* (Crustacea, Amphipoda): biochemical evidence. *Boll. Zool.*, **62** (1): 77-84.
- ELLIS W.N. 1993. Theta v.2.0, a program for Macintosh computer for the analysis of population structure and the estimation of gene flow levels based on the method of Weir and Cockerham, 1984 (available free of charge from the author, c/o Institute of Taxonomic Zoology, Entomology Department, Plantage Middenlaan 64, 1018 DH Amsterdam).
- HEDGECOCK D. 1986 - Is gene flow from pelagic larval dispersal important in the adaptation and evolution of marine invertebrates? Larval invertebrate workshop. *Bull. Mar. Sci.*, **39**(2): 550-564.
- ISTITUTO IDROGRAFICO DELLA MARINA 1982. Atlante delle correnti superficiali dei mari italiani. I.I. 3068. Genova.
- LONG J.C. 1986 - The allelic correlation structure of Gainj and Kalaman speaking people. I. The estimation and interpretation of Wright's F-statistics. *Genetics*, **112**: 629-647.
- MCDONALD J.H. 1991 - Contrasting amounts of geographical variation as evidence for direct selection: the *Mpi* and *Pgm* loci in eight crustacean species. *Heredity*, **67**: 215-219.
- NEI M. 1977 - F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann. Hum. Genet.*, **41**: 225-233.
- NEI M. 1978 - Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, **89**: 583-590.
- NEI M. and CHESSER R.K. 1983 - Estimation of fixation indices and gene diversities. *Ann. Hum. Genet.*, **47**: 253-259.
- RIDDOCH B.J., MPOLOKA S.W. e CANTRELL M. 1994 - Genetic variation and localized gene flow in the fairy shrimp, *Branchipodopsis wolffi*, in temporary rainwater pools in Southeastern Botswana. In: A.R. Beaumont (ed.), *Genetics and evolution of aquatic organisms*, Chapman and Hall, London, pp. 96-102.
- SLATKIN M. 1994 - Gene flow and population structure. In: Leslie A. Real (ed.), *Ecological Genetics*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp. 3-17.
- SLATKIN M. e BARTON N.H. 1989 - A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution*, **43**(7): 1349-1368.
- SNEATH P.H.A. e SOKAL R.R. 1973 - *Numerical Taxonomy*, W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- SWOFFORD D.L. e SELANDER R.B. 1981 - Biosys-1: a Fortran computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and systematics. *J. Hered.*, **72**: 281-283.
- WAPLES R.S. 1987 - A multispecies approach to the analyzing of gene flow in marine shore fishes. *Evolution*, **41**(2): 385-400.
- WEIR B.S. e COCKERHAM C.C. 1984 - Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, **38**(6): 1358-1370.
- WILDISH D.J. e POOLE N.J. 1970 - Cellulase activity in *Orchestia gammarella* (Pallas). *Comp. Biochem. Physiol.*, **33**: 713-716.
- WRIGHT S. 1931 - Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, **6**: 97-159.
- WRIGHT S. 1965 - The interpretation of population structure by F-statistics with regard to system of mating. *Evolution*, **19**: 395-420.