

Strutturazione genetica e pattern di flusso genico in quattro specie di Anfipodi Talitridi sopralitorali dell'area egea¹

ELVIRA DE MATTHAEIS, VALERIO KETMAIER,
DOMENICO DAVOLOS, MARINA COBOLLI

*Dipartimento di Biologia Animale e dell'Uomo (Zoologia),
Università di Roma "La Sapienza", Viale dell'Università, 32 - I-00185 Roma (Italia)*

Key words: gene flow, population genetic structure, *Orchestia*, *Platorchestia*, *Talitrus*.

SUMMARY

Allozymic variation was studied at 22 loci in 5 populations of *Talitrus saltator*, 6 populations of *Orchestia montagui*, 5 populations of *Orchestia stephenseni* and 1 population of *Platorchestia platensis* from the Aegean area. These data were compared with the well documented allozymic variation within each species at the scale of the whole Mediterranean. Interspecific mean values of Nei's genetic distance (D ; Nei, 1978) ranged from 0.495 to 1.410, while the intraspecific mean values of D ranged from 0.007 (*P. platensis*) to 0.256 (*T. saltator*). Levels of gene flow (Nm) were calculated by using F_{st} parameter, according to Weir and Cockerham's method (1984). The Slatkin's approach (1993) was used to analyse the relationship between Nm values and geographic distances to test for the presence of an isolation by distance pattern in the spatial genetic variation within each species. Different levels of gene flow were detected within each species both at the scale of the whole Mediterranean and of the Aegean area: Nm values ≥ 1 resulted among *O. montagui* and *P. platensis* populations, while Nm values < 1 were obtained for *T. saltator* and *O. stephenseni* populations. Interestingly, a pattern of isolation by distance is useful to describe the genetic structuring of the study species in all Mediterranean areas but Aegean insular ones.

INTRODUZIONE

Il grado di strutturazione genetica di una specie è strettamente legato ai livelli di flusso genico che intercorrono tra le diverse popolazioni della specie stessa. La struttura genetica di una specie può quindi non essere omogenea nello spazio, ma presentare gradi diversi di eterogeneità a seconda della scala geografica considerata. Utilizzando i modelli matematici di genetica di popolazione, elaborati da Wright (1931; 1943; 1946; 1965) e recentemente riconsiderati da Slatkin (1987; 1993; 1994), è possibile ottenere stime indirette di flusso genico partendo dai dati di frequenze alleliche ai loci allozimici e analizzare il tipo di relazione esistente tra i livelli di flusso genico e la distanza geografica tra le popolazioni in esame. In questo

¹ Ricerche zoologiche dell'Università di Roma nel vicino Oriente: 188, e delle navi oceanografiche del CNR nelle isole del Mediterraneo orientale: 13. Lavoro eseguito con contributi del Ministero dell'Università e della Ricerca Scientifica e Tecnologica (MURST 40%) e del Consiglio Nazionale delle Ricerche, CNR (Comitato Ambiente).

modo la variazione geografica della eterogeneità genetica di una specie viene studiata attraverso la relazione che lega la varianza delle frequenze alleliche all'interno di una specie (F_{st}) e la stima del flusso genico, espressa dal coefficiente Nm (numero di migranti per generazione), calcolato a varie scale geografiche. I risultati ottenuti con questo approccio consentono di verificare il ruolo svolto dalla distanza geografica nel modulare i livelli di flusso genico all'interno di una specie. Due sono i modelli teorici di genetica di popolazione sviluppati nel corso degli anni per descrivere la ripartizione spaziale dell'eterogeneità genetica fra popolazioni suddivise: il modello insulare di Wright (1943; 1946) e il modello stepping-stone di Kimura e Weiss (1964) e Malécot (1969). Nel primo caso non ci si attende una relazione fra i livelli di flusso genico e la distanza geografica fra le popolazioni; ciascuna popolazione è infatti considerata un'isola riproduttiva e i migranti come un campione casuale dell'intera specie. Al contrario, in un modello stepping-stone vi è correlazione tra distanza geografica e livelli di flusso genico, in quanto si assume una maggiore probabilità di scambio di gameti fra popolazioni limitrofe.

I talitridi rappresentano un materiale di studio ideale per tentare verifiche sperimentali dei suddetti modelli teorici. Come tutti i Peracaridi i talitridi mancano di fasi larvali planctoniche; la dispersione su distanze medio-grandi avviene tramite trasporto occasionale di individui su materiale che va alla deriva e che dal sito originale si spiaggia su un sito diverso, soprattutto in occasione di forti mareggiate.

Nel Mediterraneo Orientale, l'area geografica compresa tra le coste greche e le coste anatoliche si presentava ideale per analizzare il grado di strutturazione genetica in specie diverse di talitridi sopralitorali e verificare l'ipotesi che le correnti marine superficiali possano svolgere un ruolo importante nel determinare pattern di eterogeneità genetica (De Matthaëis et al., 1994; 1995; 1996; 1998).

In questo lavoro vengono riportati dati sui livelli di flusso genico e grado di strutturazione genetica in quattro specie di Anfipodi Talitridi (*Orchestia montanui*, *O. stephenseni*, *Platorchestia platensis* e *Talitrus saltator*) campionate in area Egea (isole Sporadi, Cicladi e costa dell'Anatolia). I risultati ottenuti per quest'area vengono confrontati con dati, ottenuti in precedenza sulle stesse specie, campionate in aree diverse del Mediterraneo.

MATERIALI E METODI

Gli esemplari sono stati raccolti tramite aspiratore o manualmente; dettagli sulle popolazioni studiate e sulle località di raccolta sono riportati in Tab. I e in Fig. 1. Le distanze geografiche fra le popolazioni analizzate sono state calcolate seguendo le linee di costa su di una mappa 1:1.000.000 usando un planimetro. Le distanze fra isole sono state determinate sulla base della minore distanza geografica fra le isole stesse, con la limitazione che i talitridi non possono attraversare terre emerse. Gli animali sono stati trasportati vivi al laboratorio e surgelati a -80°C .

Sono stati studiati, tramite elettroforesi su gel d'amido orizzontale (12%), 22 loci enzimatici: *Acp-h-3*; *Ada*; *Ao-2*; *Aph-2*; *Ca-1*; *Ca-2*; *Est-1*; *Est-2*; *Est-3*; *Got-1*; *Got-2*; *Hk*; *Lap-1*; *Lap-2*; *Lap-3*; *Ldh*; *Mpi*; *Pep-1*; *Pep-2*; *Pep-3*; *Pgm*; *Phi*. Dettagli sui sistemi tampone e sulle tecniche di colorazione utilizzate sono riportati in Cobolli Sbordoni et al. (1990) e in De Matthaëis et al. (1994; 1995).

I livelli di differenziamento genetico fra popolazioni e specie studiate è stato quantificato mediante l'indice di distanza genetica *D* (Nei, 1978). I rapporti fra le quattro specie studiate sono stati rappresentati graficamente, sulla base dei relativi valori medi di *D*, mediante neighbor-joining (NJ; Saitou e Nei, 1987), la cui robustezza è stata testata con 1000 repliche bootstrap.

Tab. I - Località di raccolta, in area egea, delle popolazioni e specie studiate.

<i>O. montagui</i>	<i>O. stephenseni</i>	<i>P. platensis</i>	<i>T. saltator</i>
1-Anafi Monasterios	7-Creta, Heraklion	12-Yenikas, Aydinçik	13-Kos, Tigaki
2-Astipalea, Analipsi	8-Khalki, Potamo bay		14-Kos, Marmaris
3-Tilos, Plagio beach	9-Datca, Kumluk		15-Kos, A. Stefanos
4-Tilos, Megalo bay	10-Datca, Marmaris, Cifilik		16-Tilos, Megalo bay
5-Karpathos, Diafani	11-Datca, Marmaris		17-Karpathos, Pigadia
6-Datca, Kumluk			18- Anafi, Monasterios A

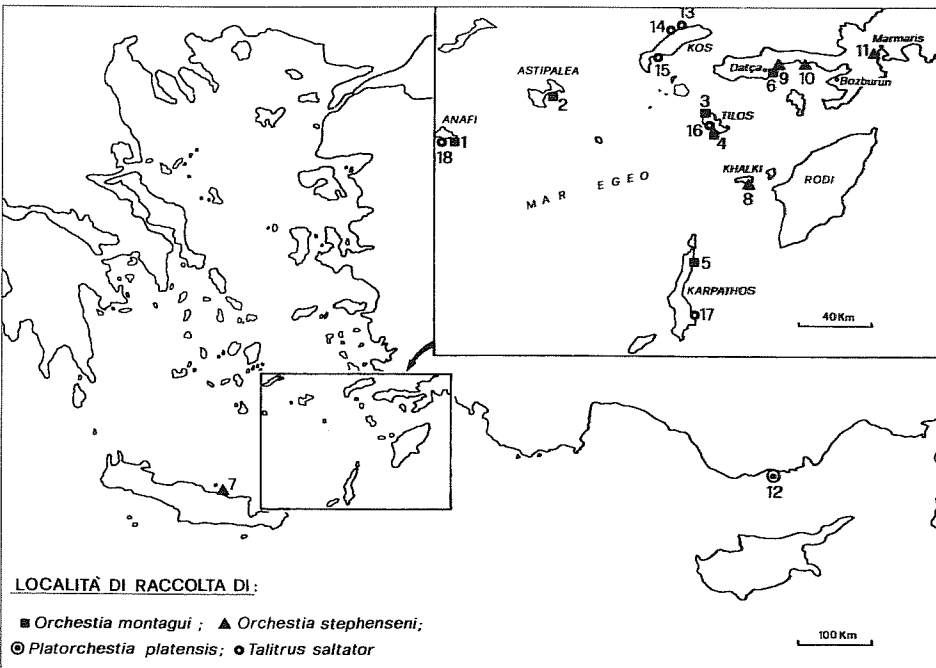


Fig. 1 - Località di raccolta delle popolazioni e specie studiate nell'area egea. I numeri corrispondono all'elenco delle popolazioni riportate in Tab. I.

I livelli di flusso genico (Nm) fra le diverse coppie di popolazioni all'interno di ciascuna specie sono stati stimati applicando la statistica F di Wright (1951) sulla base della seguente relazione: $Nm = 1/4((1/F_{st}) - 1)$ (Wright, 1931). F_{st} è stato sostituito, in questo lavoro, dai rispettivi valori di θ , calcolati secondo Weir e Cockerham (1984). Dai valori per coppie di popolazioni è stato quindi calcolato il valore medio di flusso genico per specie fra le popolazioni campionate nell'area in studio.

Per determinare la presenza di isolamento per distanza (Slatkin, 1993) nelle quattro specie studiate, abbiamo condotto un'analisi di regressione fra i valori logaritmici di flusso genico e di distanza geografica ($\log Nm$ e $\log Km$, rispettivamente), calcolando il coefficiente di regressione (R^2). È stato inoltre calcolato l'indice dei ranghi di Spearman (R), per determinare in che percentuale la varianza nelle frequenze alleliche (θ) fra coppie di popolazioni conspecifiche fosse spiegabile sulla base della sola distanza geografica (Km).

La significatività statistica di R^2 e di R è stata valutata mediante F -test e R -test, rispettivamente.

I seguenti programmi sono stati utilizzati per le analisi dei dati: Biosys-1 (Swofford e Selander, 1981), Fstat (Goudet, 1995) e Statistica 4.5 per Windows.

RISULTATI

L'analisi elettroforetica ha evidenziato 22 zone di attività enzimatica, interpretate come altrettanti loci. La distribuzione delle frequenze alleliche nelle varie popolazioni e specie analizzate è disponibile, su richiesta, dal primo autore. Sei loci sono risultati monomorfici in tutte le popolazioni saggiate (*Est-1*; *Est-3*; *Lap-2*; *Ldb*; *Pep-1*; *Pep-2*), i rimanenti 16 loci sono risultati polimorfici (criterio del 99%) in almeno una popolazione.

In Tab. II sono riportati, per *O. montagui*, *O. stephenseni* e *T. saltator*, il valore medio di Nm rilevato per l'area in studio e i rispettivi valori di R^2 e R . Poiché è stato possibile campionare una sola popolazione di *P. platensis* non possiamo disporre di una stima media di flusso genico per questa specie nell'area in studio. I livelli di flusso genico nell'area egea sono risultati differenti per ordine di grandezza nelle specie studiate: elevati in *O. montagui* ($Nm = 4.991$), notevolmente più bassi in *O. stephenseni* ($Nm = 0.225$) e in *T. saltator* ($Nm = 0.223$). Indipendentemente dai livelli medi di flusso genico, non è stato possibile per nessuna specie evidenziare una relazione significativa tra Nm , θ e distanza geografica ($R^2 = 0.015$ n.s., $R = -0.333$ n.s. per *O. montagui*; $R^2 = 0.008$ n.s., $R = -0.238$ n.s. per *O. stephenseni*; $R^2 = 0.008$ n.s., $R = 0.211$ n.s. per *T. saltator*).

Nello studio della distribuzione spaziale dell'eterogeneità genetica uno dei principali problemi riguarda la scala geografica da considerare: specie che non risultano strutturate a una determinata scala lo possono essere a una maggiore, può inoltre essere differente il ruolo svolto dalla distanza geografica nel deter-

minare la ripartizione spaziale dell'eterogeneità genetica. Per verificare quindi se il tipo di variazione evidenziato per le specie in esame nell'area egea rimanesse costante anche considerando scale geografiche differenti, abbiamo confrontato i dati oggetto del presente lavoro con quelli disponibili, per le medesime specie, su raggruppamenti geografici organizzati gerarchicamente fino a considerare l'intero Mediterraneo (per dettagli vedi De Mattheis et al., 1994; 1995; 1996; 1998); questi dati sono riportati in Tab. III. Considerando l'intero Mediterraneo, i livelli di flusso genico variano da 0.046 in *T. saltator* a 3.246 in *P. platensis*; *O. stephenseni* mostra valori medi piuttosto bassi di Nm (0.302), mentre *O. mon-*

Tab. II - Valori medi di θ e livelli medi di flusso genico (Nm) su tutti i loci, coefficiente di regressione (R^2) fra valori logaritmici di flusso genico e distanza geografica ed indice dei ranghi di Spearman (R) fra valori di θ e distanza geografica nell'area egea.

Specie/ Area geografica	N.° pop.	θ_{medio}	Nm_{medio}	R^2	R
<i>O. montagui</i> Egeo-costa Turca	6	0.047	4.991	0.015	-0.333
<i>O. stephenseni</i> Creta-Khalki-costa Turca	5	0.526	0.225	0.008	-0.238
<i>T. saltator</i> Egeo	6	0.528	0.223	0.008	0.211

Tab. III - Valori medi di θ e livelli medi di flusso genico (Nm) su tutti i loci, coefficiente di regressione (R^2) fra valori logaritmici di flusso genico e distanza geografica e indice dei ranghi di Spearman (R) fra valori di θ e distanza geografica per differenti gruppi geografici all'interno di ciascuna specie.

Specie/ Gruppi geografici	N.° pop.	θ_{media}	Nm_{media}	R^2	R
<i>O. montagui</i> Corsica-Sardegna-costa Laziale-Lampedusa	17	0.076	3.001	0.189**	0.351**
Tutte le popolazioni	23	0.198	1.007	0.456**	0.656**
<i>O. stephenseni</i> Corsica-Sardegna-Alicudi	8	0.331	0.504	0.503**	0.679**
Tutte le popolazioni	13	0.452	0.302	0.279**	0.257*
<i>P. platensis</i> isole Ponziane-costa Laziale	4	0.035	6.851	0.564*	0.085
Tutte le popolazioni	5	0.071	3.246	0.705**	0.656*
<i>T. saltator</i> costa Tirrenica	12	0.397	0.379	0.342**	0.819**
Corsica-Sardegna-costa Tirrenica	15	0.530	0.221	0.405**	0.716**
costa Adriatica	7	0.238	0.800	0.537**	0.827**
costa Tirrenica-Egeo	21	0.769	0.075	0.645**	0.854**
costa Tirrenica-costa Adriatica	22	0.803	0.061	0.537**	0.827**
costa Adriatica- Egeo	13	0.892	0.030	0.501**	0.781**
Tutte le popolazioni	28	0.843	0.046	0.586**	0.697**

* $p < 0.05$; ** $p < 0.001$

Tab. IV - Valori medi di distanza genetica D (Nei, 1978) inter- e intraspecifici. Per ciascuna specie è riportato inoltre l'intervallo di variazione di D . I valori sono stati calcolati sulla base dei confronti fra 23 popolazioni di *O. montagui*, 13 popolazioni di *O. stephenseni*, 5 popolazioni di *P. platensis* e 28 popolazioni di *T. saltator* (per dettagli vedi De Mattheis et al., 1994; 1995; 1996; 1998).

Specie	<i>O. montagui</i>	<i>O. stephenseni</i>	<i>P. platensis</i>	<i>T. saltator</i>
<i>O. montagui</i>	0.028 (0.000-0.076)			
<i>O. stephenseni</i>	0.505 (0.435-0.644)	0.050 (0.000-0.120)		
<i>P. platensis</i>	0.941 (0.867-1.086)	1.247 (1.169-1.452)	0.007 (0.000-0.019)	
<i>T. saltator</i>	0.936 (0.710-1.306)	0.876 (0.600-1.134)	1.410 (1.347-1.465)	0.256 (0.000-0.660)

tagui appare meno strutturata ($Nm_{\text{medio}} = 1.007$). È interessante notare come, indipendentemente dalla scala geografica considerata, è sempre possibile evidenziare, nelle quattro specie, una relazione significativa fra Nm e distanza geografica (Tab. III), a eccezione dell'area dell'Egeo (Tab. II).

In Tab. IV sono riportate le distanze genetiche medie (D ; Nei, 1978) fra le quattro specie studiate. *P. platensis* è risultata la specie maggiormente differenziata, con valori di D che variano da 0.941 a 1.410 per i confronti con *O. montagui* e *T. saltator*, rispettivamente. Sulla base di questi valori è stato costruito l'albero NJ di Fig. 2, risultato ampiamente supportato dai valori di bootstrap ai singoli nodi.

DISCUSSIONE

I valori medi di distanza genetica fra le quattro specie studiate hanno evidenziato un notevole grado di differenziamento di *P. platensis* ($D_{\text{medio}} = 1.199$), avvalorando l'esclusione di questo taxon dal genere *Orchestia* (Bousfield, 1982). La distanza genetica media fra le due specie di *Orchestia* analizzate ($D_{\text{medio}} = 0.505$) è risultata comparabile con i valori riportati in letteratura fra specie congeneriche di Crostacei (Hedgecock et al., 1982) ed è prossimo al valore ($D = 0.594$) riportato in De Mattheis et al. (1998) fra *O. gammarellus* e *O. montagui*.

Per l'area egea i valori di θ riportati in Tab. II evidenziano differenti gradi di strutturazione genetica fra le specie in esame; θ è risultato piuttosto basso in *O. montagui*, mentre è notevolmente più elevato sia in *O. stephenseni* che in *T. saltator*.

È possibile evidenziare un andamento analogo nei pattern di distribuzione dell'eterogeneità genetica considerando finestre geografiche su scala via via crescente (Tab. III). *P. platensis* e *O. montagui* risultano sempre caratterizzate da bassi valori di θ , al contrario di quanto osservabile in *O. stephenseni* e *T. saltator*: l'analisi dei valori di θ indica come in queste specie la principale componente della variazione genetica sia da ascrivere a differenze fra popolazioni. Uno degli aspetti più interessanti nell'analisi dei polimorfismi enzimatici consiste nella possibilità di stimare, a partire dalle frequenze alleliche ai vari loci studiati, i livelli di flusso genico fra popo-

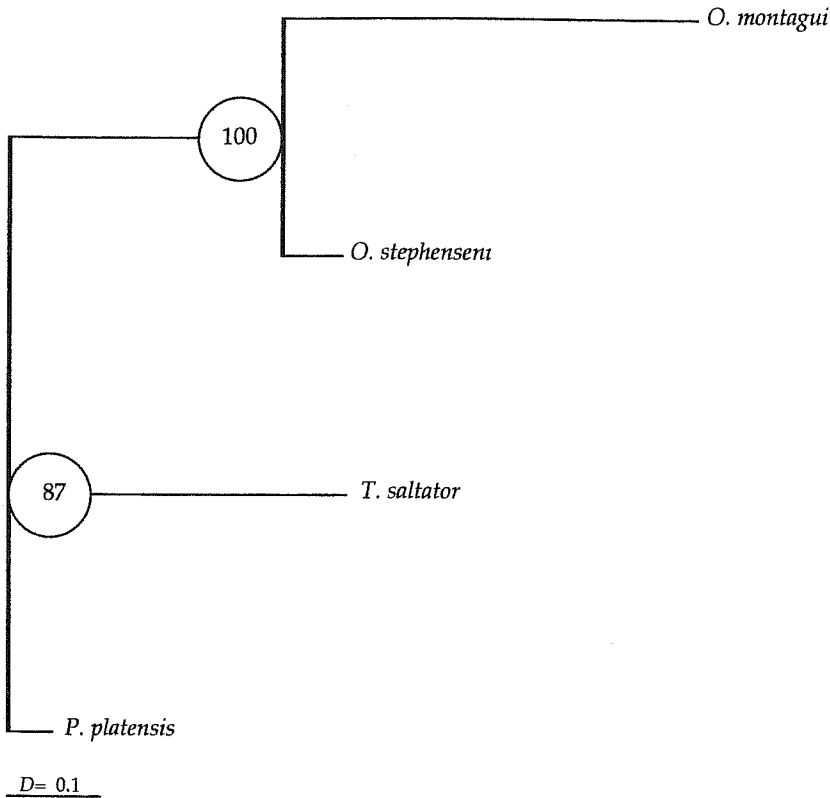


Fig. 2 - Albero NJ costruito sui valori di distanza genetica media D (Nei, 1978) fra le quattro specie di talitridi studiate; i valori ai nodi indicano le percentuali di supporto ottenute mediante 1000 repliche bootstrap.

lazioni, superando le limitazioni implicite in metodiche basate sull'osservazione diretta in natura (Slatkin, 1994). Secondo Wright (1931) per valori di $Nm > 1$ non si può avere evoluzione indipendente delle singole popolazioni per azione della sola deriva genetica. Nonostante il valore soglia di $Nm = 1$ sia stato proposto su base teorica, esso è stato applicato con successo nello studio dei livelli di strutturazione genetica in svariate specie animali (Avise, 1994; Hellberg, 1994; De Mattheis et al., 1994; 1995; 1996; 1998; Cobolli Sbordoni et al., 1997). Utilizzando quindi un approccio analogo si può evidenziare come le popolazioni di *O. montagui* e *P. platensis* siano sempre caratterizzate da elevati livelli di flusso genico ($Nm > 1$), mentre in *O. stephenseni* e *T. saltator* Nm si mantiene sempre al di sotto di 1 (Tab. III). Le quattro specie in esame sembrano quindi essere caratterizzate da tassi di migrazione fra le popolazioni piuttosto differenti, indipendentemente dalla scala geografica considerata. Queste evidenze non sembrano essere immediatamente spiegabili, considerando la relativa similitudine delle caratteristiche ecologiche delle specie in esame

(Elkaim et al., 1984; Moore e Schembri, 1986; Bellan Santini et al., 1993). I diversi fattori che concorrono nel modulare i pattern di distribuzione dell'eterogeneità genetica (deriva, selezione, tassi di migrazione etc.) non sono indipendenti l'uno dall'altro, ma intimamente connessi. In particolare, un ruolo chiave sembra essere svolto dalla capacità e/o probabilità di dispersione degli organismi, unitamente alla probabilità che i migranti si accoppino con successo con i residenti, determinando un effettivo movimento di gameti (Lessios e Weinberg, 1993). Nel caso in studio le differenze messe in luce potrebbero essere interpretate sia sulla base delle caratteristiche intrinseche alle diverse specie, che ne determinano le potenzialità di dispersione, sia considerando l'azione di eventuali barriere geografiche. I talitridi mancano di fasi larvali planctoniche e la dispersione è affidata essenzialmente al trasporto occasionale di individui su ammassi di detriti alla deriva. Secondo Elkaim et al. (1984), Moore e Schembri (1986) e Bellan Santini et al. (1993) tre delle quattro specie studiate (*O. montagui*, *O. stephenseni* e *P. platensis*) possono colonizzare vari ambienti, quali spiagge sabbiose e rocciose, con la tendenza a localizzarsi fra gli ammassi spiaggiati di alghe in decomposizione o di *Posidonia*. Al contrario, *T. saltator* è esclusivo di spiagge sabbiose nella zona al di sopra del limite di alta marea; questa specie, durante il giorno, tende inoltre a infossarsi, scavando fino a 30-40 cm di profondità. Queste caratteristiche potrebbero determinare quindi una maggiore probabilità per gli individui delle prime tre specie di essere trascinati via, in occasioni di mareggiate, insieme al materiale di accumulo in cui essi trovano rifugio. Tale fenomeno sembra essere meno probabile in *T. saltator*, stante sia la tendenza di questa specie a localizzarsi nella fascia di spiaggia più arretrata che il particolare comportamento fossorio manifestato. Il diverso grado di strutturazione genetica osservato fra *O. stephenseni* da una parte e *O. montagui* e *P. platensis* dall'altra, potrebbe essere legato a una minore capacità di sopravvivenza di *O. stephenseni* durante la dispersione e/o a differenze nella densità relativa delle popolazioni di questa specie durante il loro ciclo di vita semi-annuale (Wildish, 1970; 1988).

Per tutte le specie appare comunque evidente il ruolo giocato dalle correnti marine superficiali nell'influenzare la probabilità di scambio di migranti fra popolazioni. La possibilità di disporre di campioni provenienti dall'intero bacino del Mediterraneo ci ha permesso di sottoporre tale ipotesi a verifica sperimentale, utilizzando i due modelli di genetica di popolazione sviluppati per descrivere la strutturazione spaziale dell'eterogeneità genetica: il modello insulare di Wright (1943; 1946) e il modello stepping-stone di Kimura e Weiss (1964) e Malécot (1969). I risultati, espressi sinteticamente come presenza o meno di una relazione significativa tra distanza geografica, Nm e θ , sono riportati in Tab. III. È evidente come nella maggior parte dei confronti considerati vi sia sempre tra flusso genico e distanza geografica una relazione significativa, che individua in quest'ultima la principale responsabile della variazione genetica evidenziata. Sembrerebbe quindi che un modello stepping-stone sia, in linea generale, più adatto a descrivere la struttura-

zione spaziale dell'eterogeneità genetica nelle quattro specie di Anfipodi prese in considerazione. A questo andamento generale fanno però eccezione i gruppi geografici che considerano le popolazioni campionate nell'area egea: non si ritrova mai, infatti, una relazione significativa tra distanza geografica, Nm e θ , né in *O. montagui*, né in *O. stephenseni* né in *T. saltator*. In tutti e tre i casi un modello insulare sembra essere il più adatto a descrivere il pattern di variazione genetica per quest'area geografica, indipendentemente dai livelli di flusso genico evidenziati, risultati piuttosto elevati in *O. montagui* ($Nm_{\text{medio}} = 4.991$) e notevolmente più bassi e simili fra loro in *O. stephenseni* e *T. saltator* ($Nm_{\text{medio}} = 0.225$ e 0.223 , rispettivamente). È interessante notare come per le quattro specie siano disponibili confronti fra popolazioni provenienti da altre aree insulari: l'area sardo-corsa per *O. montagui*, *O. stephenseni* e *T. saltator* e le isole Ponziane per *P. platensis*. La relazione tra Nm , θ e distanza geografica è risultata sempre significativa per tutti i confronti considerati, con la sola eccezione per il confronto θ vs. Km riguardante il gruppo di popolazioni di *P. platensis* (Tab. III). Ancora una volta le correnti marine superficiali potrebbero fornire una chiave di lettura per questi risultati. In particolare l'andamento di tali correnti risulta essere relativamente costante intorno alle coste sarde, mentre viene considerato piuttosto variabile e soggetto a notevoli cambiamenti stagionali intorno alle varie isole dell'Egeo considerate (Millot, 1987; Georgopoulos et al., 1989; Malanotte-Rizzoli e Bergamasco, 1989; Artale et al., 1994; Astraldi e Gasparini, 1994; Theodorou et al., 1997). Le isole Ponziane sono localizzate alla confluenza fra il moto circolatorio antiorario che interessa il Tirreno centrale e la corrente che lambisce in direzione Sud-Nord le coste dell'Italia centrale (Malanotte-Rizzoli e Bergamasco, 1989), ciò potrebbe tradursi in un pattern di migrazione non costante fra le popolazioni di *P. platensis*, da cui la mancanza di correlazione fra variazione genetica e distanza geografica.

In conclusione, dai dati presentati sembrerebbe che, alla scala dell'intero Mediterraneo, la strutturazione spaziale dell'eterogeneità genetica per le quattro specie analizzate sia modulata essenzialmente dalla distanza geografica fra i siti di campionamento con tassi di migrazione che riflettono caratteristiche intrinseche specie-specifiche, responsabili delle differenti capacità e/o probabilità di dispersione. Su scala geografica più fine anche il sito di campionamento (insulare vs. continentale) sembra giocare un ruolo importante nel determinare il pattern di variazione genetica, unitamente alla maggiore o minore regolarità nell'andamento delle correnti marine superficiali.

BIBLIOGRAFIA

- ARTALE V., ASTRALDI M., BUFFONI G., GASPARINI G.P. 1994 - Seasonal variability of gyre-scale circulation in the northern Tyrrhenian sea. *J. Geoph. Res.*, **99**: 127-137.
- ASTRALDI M., GASPARINI G.P. 1994 - The seasonal characteristics of the circulation in the Tyrrhenian sea. Seasonal and interannual variability of the western Mediterranean sea. *Coast. Estuar. Studies*, **46**: 115-134.
- AVISE J.C. 1994 - Molecular markers, natural history and evolution. Chapman & Hall. New York.

- BELLAN-SANTINI D.G., KARAMAN G., KRAPP-SCHICKEL G., LEDOYER M., RUFFO S. 1993 - Gammaridea (Melphidippidae to Talitridae), Ingolfiellidea, Caprellidea. In: S. Ruffo (ed.), *The Amphipoda of the Mediterranean*, Part 3. Monaco: Mém. Inst. Océan., 13: 577-813.
- BOUSFIELD E.L. 1982 - The amphipod superfamily Talitroidea in the Northeastern Pacific region. 1. Family Talitridae: systematics and distributional ecology. *Publ. Biol. Oceanogr. Nat. Mus. Canada*, 11: 1-73.
- COBOLLI SBORDONI M., MATTOCCIA M., LA ROSA G., DE MATTHAEIS E., SBORDONI V. 1990 - Secondary sympatric occurrence of sibling species of subterranean shrimps in the Karst. *Int. J. Speleol.*, 19: 9-27.
- COBOLLI SBORDONI M., KETMAIER V., DE MATTHAEIS E., TAITI S. 1997 - Biochemical systematics and evolutionary relationships in the *Trichoniscus pusillus* complex (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Heredity*, 79: 463-472.
- DE MATTHAEIS E., COBOLLI M., MATTOCCIA M., SACCOCCIO P., SCAPINI F. 1994 - Genetic divergence between natural populations of Mediterranean sandhoppers. In: A.R. Beaumont (ed.), *Genetics and Evolution of aquatic organisms*. Chapman & Hall. London: 15-29.
- DE MATTHAEIS E., COBOLLI M., MATTOCCIA M., SCAPINI F. 1995 - Geographical variation in *Talitrus saltator* (Crustacea, Amphipoda): biochemical evidence. *Boll. Zool.*, 62: 77-84.
- DE MATTHAEIS E., COBOLLI M., DAVOLOS D., MATTOCCIA M. 1996 - Stime di flusso genico tra popolazioni di *Orchestia montagu* (Amphipoda, Talitridae) delle isole circumsarde. *Biogeographia*, 18: 249-260.
- DE MATTHAEIS E., DAVOLOS D., COBOLLI M. 1998 - Genetic divergence between populations and species of talitrids from Aegean islands. *J. Hered.*, 89: 37-43.
- ELKAIM B., IRLINGER J.P., PICHARD S. 1984 - Dynamique de la population d'*Orchestia mediterranea* dans l'estuaire du Bou Regreg (Maroc). *Can. J. Zool.*, 63: 2800-2809.
- GEORGOPOULOS D., THEOCHARIS A., ZODIATIS G. 1989 - Intermediate water formation in the Cretan sea (south Aegean sea). *Oceanol. Acta*, 12: 353-359.
- GOUDET J. 1995 - FSTAT version 1.2: a computer program to calculate *F*-statistics. *J. Heredity*, 86: 485-486.
- HEDGECOCK D., TRACEY M.L., NELSON K. 1982 - Genetics. In: D.E. Bliss (ed.), *The biology of Crustacea*. Vol. 2. Academic Press, New York.
- HELLBERG M.E. 1994 - Relationships between inferred levels of gene flow and geographic distance in a philopatric coral, *Balanophyllia elegans*. *Evolution*, 48: 1829-1854.
- KIMURA M., WEISS G.H. 1964 - The stepping-stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics*, 49: 561-571.
- LESSIOS H.A., WEINBERG J.R. 1993 - Migration, gene flow and reproductive isolation between and within morphotypes of the isopod *Excirolana* in two oceans. *Heredity*, 71: 561-573.
- MALANOTTE-RIZZOLI P., BERGAMASCO A. 1989 - The circulation in the eastern Mediterranean. Part I. *Oceanol. Acta*, 12: 335-351.
- MALÉCOT G. 1969 - *The mathematics of heredity*. Freeman. San Francisco.
- MILLOT C. 1987 - Circulation in the western Mediterranean sea. *Oceanol. Acta*, 10: 143-149.
- MOORE P.G., SCHEMBRI P.G. 1986 - Notes concerning the semi-terrestrial and freshwater amphipods (Crustacea: Peracarida) of the maltese islands. *Animalia*, 13: 65-75.
- NEI M. 1978 - Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89: 583-590.
- SAITOU N., NEI M. 1987 - The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.*, 4: 406-425.
- SLATKIN M. 1987 - Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236: 787-792.
- SLATKIN M. 1993 - Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*, 47: 264-279.
- SLATKIN M. 1994 - Gene flow and population structure. In: A.R. Leslie (ed.), *Ecological Genetics* Princeton, New Jersey: Princeton University Press: 3-17.
- SWOFFORD D.L., SELANDER R.B. 1981 - BIOSYS-1: a computer program for the analysis of allelic variation in genetics. University of Illinois. Urbana.
- THEODOROU A., THEOCHARIS A., BALOPOULOS E. 1997 - Circulation in the Cretan sea and adjacent regions in late winter 1984. *Oceanolog. Acta*, 20: 585-596.
- WEIR B.S., COCKERHAM C.C. 1984 - Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38: 1358-1370.
- WILDISH D.J. 1970 - Some factors affecting the distribution of *Orchestia* (Crustacea, Amphipoda) in estuaries. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 5: 276-284.
- WILDISH D.J. 1988 - Ecology and natural history of aquatic Talitroidea. *Can. J. Zool.*, 66: 2340-2359.
- WRIGHT S. 1931 - Evolution in mendelian populations. *Genetics*, 16: 97-159.
- WRIGHT S. 1943 - Isolation by distance. *Genetics*, 28: 114-138.
- WRIGHT S. 1946 - Isolation by distance under diverse systems of mating. *Genetics*, 31: 39-59.
- WRIGHT S. 1951 - The genetical structure of populations. *Ann. Eugen.*, 15: 323-354.
- WRIGHT S. 1965 - The interpretation of population structure by *F*-statistics with regard to system of mating. *Evolution*, 19: 395-420.