

VARIAZIONI ALLOMETRICHE E ISOMETRICHE IN APODEMUS SYLVATICUS E
APODEMUS FLAVICOLLIS ITALIANI, RISPETTO ALLE CONDIZIONI DI
ALLOPATRIA E SIMPATRIA

ALLOMETRIC AND ISOMETRIC VARIATIONS IN THE ITALIAN APODEMUS SYLVATICUS
AND APODEMUS FLAVICOLLIS WITH RESPECT TO THE CONDITIONS OF
ALLOPATRY AND SYMPATRY

GIOVANNI AMORI*, MINGINO CONTOLI*

Riassunto

Su Apodemus sylvaticus dell'Italia insulare e su A. sylvaticus ed Apodemus flavicollis dell'Italia peninsulare sono stati studiati alcuni caratteri cranici, evidenziandone l'isometria o l'allometria. Su detti caratteri sono stati verificati e discussi i modelli ecologici: variazione di nicchia, spostamento dei caratteri, convergenza fenotipica e parallelismo di caratteri in condizione di sinpatría e/o allopatría.

Summary

In Italy there are two species of Apodemus (Sylvaenus): Apodemus sylvaticus on the mainland and the main island, and Apodemus flavicollis only on the mainland. The trend of some morphometric characters of the skull (incisive foramen length = FI; interorbital breadth = IO; length of palatal bridge = PP; upper alveolar length = M^1M^3) was analyzed and some theoretical models verified for A. sylvaticus.

If one considers the sympatric population of A. sylvaticus and A. flavicollis simultaneously the characters PP, IO and M^1M^3 appear significantly isometric being directly correlated ($P \leq 0.01$), while FI character results allometric with respect to the previous ones, as expected.

If one considers the sympatric populations of each of the species separately, the scenario is different. For A. sylvaticus only PP and M^1M^3 are isometric ($P \leq 0.05$). For A. flavicollis only M^1M^3 and FI appear to be correlated, although not as significantly as for A. sylvaticus ($P < 0.05$; one tail). The insular populations of A. sylvaticus do not show significant correlations, except for FI and M^1M^3 ($P < 0.05$). On the contrary, considering all populations, sympatric and allopatric, of A. sylvaticus at the same time are significant correlations ($P < 0.05$) in all combinations of characters, except for those involving the IO. We suggest that the isometric relations in sympatric assemblages are confined within a morphological range available to the genus Apodemus. In such a space, the two species are split in two different and innerly homogeneous distributions.

* Centro di Genetica Evoluzionistica, C.N.R. Via Lancisi 29, 00161 Roma.

We found no evidence to confirm the niche variation hypothesis. On the contrary, the variability expressed as SD or CV's appears higher in the sympatric populations than in the allopatric ones, for three of the four characters, confirming previous results.

For the character displacement hypothesis, we found that A. sylvaticus, when not found together with A. flavicollis, shows a dimensional increase of PP up to an intermediate value between the mean values of A. sylvaticus and A. flavicollis sympatric assemblages. Also M^1M^3 , FI and FI + PP increase in allopatry, but to a value greater than that of A. flavicollis; on the other hand, IO growth in allopatry is not significant, as expected, because such character is allometric in the species under study. Lastly, the model was completely inadequate for FI, a character that in sympatry is higher in A. sylvaticus, but increases to a greater extent in the allopatric populations of A. sylvaticus.

As far as the convergence on a given phenotype is concerned, the scarce available data are not in agreement with the model.

The comparison between the sympatric A. sylvaticus and A. flavicollis shows a correlation of the IO and FI + PP value, when considered in the same localities ($P < 0.05$). Similar observations were made by Turtkovic' (1979) on FI and $I-M^3$ (upper tooth length) for several European localities ("character's paralleling").

Moreover, for some isometric and allometric characters, the variability is higher when comparing the interspecific averages between the local and total values. This suggests that the total average of the cumulative dimension of the two species, is more variable than the interspecific homotopic differences.

Possibly, A. sylvaticus, on the islands, where his congener is not present, tends to invade the morphological range of A. flavicollis.

At A. sylvaticus specific level, all characters linked to the skull length appear isometric, whereas IO linked to skull breadth is allometric. Conversely, concerning heterospecific sympatric assemblages, the all pairs of characters linked to skull dimension are isometric, while FI (negatively linked to bones thickness and positively linked to skull length) is allometric.

The intraspecific comparison perhaps reflects a gradient of skull length, whereas the interspecific one a difference in size and thickness between A. sylvaticus and A. flavicollis skull.

On the other hand it appears, from Filippucci et al. (1984) that the importance of genetic factors is highly dependent on the particular character examined and on the species under study.

In such a manner, results which are ecologically rather similar could be obtained with different processes. Conversely, the isometry and allopatry of characters seems to depend on different ways from the taxonomical, evolutive and ecological context taken into account.

Namely, some characters seem to be more subject to the competitive pressure, others to the general structural model of the species. On the other hand, it is not sure that competition can explain all the observed phenomena, some of which may have a multiple base.

More research is needed in order to elucidate such casual aspects of observed phenomena.

Parole chiave: Apodeius, biometria, coevoluzione, Italia.

Key Words: Apodemus, biometry, coevolution, Italy.

Introduzione

A partire da osservazioni che risalgono alla prima metà del secolo (D'ARCY THOMPSON, 1917) la tassonomia numerica confronta, sovente, oltre a caratteri che appaiono direttamente correlati nelle loro variazioni ("isometrici"), anche caratteri non correlati o correlati in maniera inversa con i precedenti ("allometrici").

In Italia le specie note di Apodemus (Sylvæmus) sono due, morfologicamente molto simili ma geneticamente ben differenziate (NASCETTI et al., 1979). Una, A. sylvaticus, ubiquitaria su penisola e isole, l'altra, A. flavicollis, localizzata qua e là sulla penisola, anche se ormai è chiaro che la frammentazione della diffusione è recente e forse legata all'uomo (CRISTALDI, 1984; AMORI et al., 1984a),

A. sylvaticus e A. flavicollis, spesso simpatrici (cfr. AMORI et al., 1984b), condividono almeno in parte le componenti di nicchia per l'habitat (MONTGOMERY, 1981) e ancor di più per il cibo (HOFFMEYER, 1976; CBRTTEL e HOLISOVA, 1979; HOLISOVA e OBRTTEL, 1980). Dal punto di vista comportamentale, A. flavicollis sembra dominante su A. sylvaticus in laboratorio, ma ciò è ancora incerto in natura (MONTGOMERY, 1978). Lo spettro trofico copre una vasta **gamma** di diete, da quelle più strettamente fitofaghe a quelle quasi esclusivamente zoofaghe, in entrambe le specie (OBRTTEL e HOLISOVA, 1979).

Abbiamo pertanto analizzato in dette specie l'andamento di alcuni caratteri morfometrici ed il reciproco grado di correlazione, per valutarne la rispondenza ad alcuni modelli interpretativi, in rapporto alla potenziale competizione interspecifica e ad alcuni fattori macroambientali; tutto ciò come tappa preliminare orientativa per più approfondite ricerche fondate su diagnosi tassonomiche a base genetica, sulla valutazione più approfondita di fattori ambientali nonché su di un maggior numero di località e di individui, e che perciò possano tener conto anche dell'età e del sesso (cfr. KRAPP, 1975, 1984).

Materiali e Metodi

Il materiale da noi studiato (959 esemplari: Tab. 1) deriva da borre di Strigiformes. Sono state prese in considerazione località di accertata simpatria nonché popolazioni insulari di A. sylvaticus da lunga data in situazione di allopatria. Infatti, in molte località della penisola la simpatria era provata dalla presenza di uno o pochissimi esemplari di A. flavicollis, per cui l'eventuale assenza di questa specie da campioni anche consistenti non è parsa probante dalla reale assenza della stessa nell'area in esame. Inoltre, è opinione degli scriventi che, in molte zone, l'assenza di A. flavicollis sia di origi

Tabella I

SIII ED ESEMPLARI STUDIATI

LOCATIONS AND SPECIMEN STUDIED

n° ordine (da nord a sud)	quota m.s.l.m.	Provincia	Località	n° individui		Totale
				A. sylvaticus	A. flavicollis	
1	700	LU	Gorfigliano	22	8	30
2	300	FI	S. Piero a Ponti	29	3	32
3	450	MC	Pievebovigliana	82	3	85
4	180	GR	Baccinello	197	38	235
5	500	RI	S. Pastore	34	12	46
6	600	VT	Orioletto	15	9	24
7	100	RM	Macchia del Grottino	33	12	45
8	50	RM	Nazzano	42	6	48
9	1000	AQ	Monte Bove	11	6	17
			Tot.	465	97	562
I		LI	Elba	115		
II		SS	Punta Tramariglio	76		
III		PA	Roccapalumba	17		
IV		CT	Calatabiano	43		
V		SR	Sbriulia	146		
			Tot.	397		

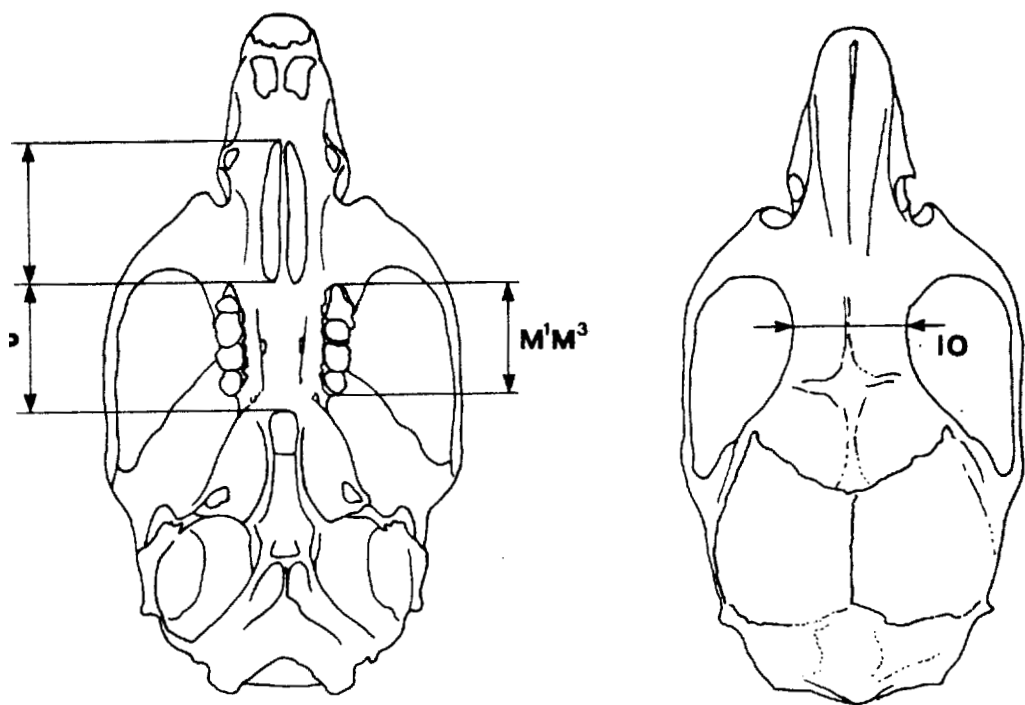


Fig. 1 - Cranio di Apodemus in "norma ventralis" e "dorsalis", per evidenziare i caratteri misurati.

Skull of Apodemus (ventral and dorsal view) showing the studied characters.

ne antropica ed assai recente, tanto da non aver ancora potuto avere effetti rilevabili a livello morfologico sull'altra specie, A. sylvaticus.

Gli esemplari sono stati classificati mediante l'applicazione di un indice complesso, morfologico-morfometrico (FILIPPUCCI et al., 1984), la cui attendibilità, verificata mediante confronto con individui classificati con certezza per via genetica, è di più del 95% (con metodi esclusivamente morfologici non si supera il 90%).

Le misure craniche considerate (Fig. i) sono tra le più espressive delle dimensioni generali del cranio e, nel contempo, tra le più costantemente verificabili su di un materiale sovente frammentario quale quello derivante dalle borre; non a caso, le stesse misure, tre delle quali ritenute isometriche (la lunghezza M^1M^3 , la lunghezza del ponte palatale-PP-, la larghezza interorbitale-IO-) una allometrica (la lunghezza dei foramina incisiva-FI-), sono considerate diagnostiche da vari altri AA. (TOSCHI, 1965; KRAPP, 1975; Van der STRAETEN, 1976; RECCO et al., 1978).

I test statistici sono quelli noti come "U" di Mann-Withney "r" di Kendall, "r" di Spearman.

Secondo l'approccio seguito da PATTERSON (1981) sono state verificate le ipotesi sottese ai modelli: variazione di nicchia (VAN VALEN, 1965); spostamento di caratteri (BROWN e WILSON, 1956); convergenza fenotipica. Alcune delle ipotesi dei suddetti modelli sono alla base anche del parallelismo di caratteri (cfr. CONTOLI, in stampa), al quale si possono ricollegare tra l'altro, alcune osservazioni di TVRKOVIĆ (1979).

Soprattutto a causa della limitata consistenza numerica dei campioni di A. flavicollis, si è ritenuto di utilizzare soltanto le medie di ogni carattere, per ciascuna popolazione, rinviando l'analisi intrapopolazionale ad un successivo lavoro.

Una dettagliata analisi genetica non era nelle possibilità e negli scopi del presente lavoro; tuttavia, sono stati utilizzati i dati citati da FILIPPUCCI et al. (1984) per ricavarne un primo orientamento su alcune ipotesi derivanti dai nostri risultati. A tale scopo, i valori medi degli scarti di ogni singolo carattere per le varie coppie di siti sono stati correlati come variabili dipendenti rispetto alla corrispondente distanza genetica, mediante il test della regressione lineare.

Risultati

Isometria e allometria

I dati ottenuti sono riportati nella Tab. 2 (a, b).

Per quanto riguarda la verifica del tipo di relazioni intercorrenti fra i vari caratteri esaminati (Tab. 3), in linea generale sono state riscontrate alcune correlazioni positive fra coppie di caratteri,

Località	\bar{x}				SD				CV (%)	
	A. sylv.	A. flav.	\bar{x} sylv. + f flav.	2	A. sylv.	A. flav.	A. sylv. + A. flav.	A. sylv.	A. fla	
Gorfigliano	5.74	5.40	5.57	0.21	0.34	0.29	3.66	6.30		
S. Piero a Ponti	5.35	5.10	5.23	0.31	0.06	0.30	5.79	1.18		
Pievebovigliana	5.56	5.42	5.49	0.23	0.08	0.22	4.14	1.48		
Raccinello	5.75	5.67	5.71	0.27	0.32	0.28	4.70	5.64		
S. Pastore	5.32	5.35	5.34	0.29	0.32	0.29	5.45	5.98		
Orioletto	5.57	5.60	5.59	0.28	0.36	0.30	5.03	6.43		
Macchia del Grottino	5.54	5.44	5.49	0.32	0.21	0.29	5.78	3.86		
Nazzano	5.67	5.75	5.71	0.25	0.25	0.25	4.41	4.35		
Monte Bove	5.56	5.37	5.47	0.27	0.12	0.24	4.86	2.23		
(\bar{x} delle \bar{x})	5.56	5.46								
Elba	6.27			0.28			4.46			
Punta Tramarglio	5.72			0.25			4.37			
Roccapalumba	5.93			0.33			5.56			
Calatabiano	6.00			0.35			5.83			
Sbrulua	5.96			0.32			5.37			
(\bar{x} delle \bar{x})	5.96									
10										
Gorfigliano	3.95	4.16	4.06	0.15	0.12	0.17	3.80	2.88		
S. Piero a Ponti	4.00	4.19	4.01	0.17	0.14	0.18	4.50	3.34		
Pievebovigliana	3.83	4.08	3.96	0.18	0.23	0.18	4.70	5.64		
Baccinello	3.95	4.19	4.07	0.17	0.20	0.19	4.30	4.77		
S. Pastore	3.99	4.27	4.13	0.13	0.18	0.19	3.26	4.21		
Orioletto	4.10	4.29	4.20	0.15	0.15	0.17	3.66	3.50		
Macchia del Grottino	3.87	4.10	3.99	0.18	0.14	0.19	4.65	3.41		
Nazzano	3.91	4.26	4.09	0.16	0.10	0.19	4.09	2.35		
Monte Bove	4.01	4.24	4.13	0.14	0.12	0.16	3.49	2.83		
(\bar{x} delle \bar{x})	3.96	4.19								
Elba	4.21			0.17			4.04			
Punta Tramarglio	4.05			0.13			3.21			
Roccapalumba	3.88			0.13			3.35			
Calatabiano	4.07			0.12			2.95			
Sbrulua	3.99			0.15			3.76			
(E delle \bar{x})	4.04									

Tabella 4

Modello variazione di nicchia: test "U".
Niche variation model: "U" test.

Carattere	CV		Rispondenza al modello	Significatività	Rispondenza al modello	Significatività
	+	-				
FI	+	-	+	$-(P \gg 0.1)$	+	$-(P > 0.05)$
IO	-	-	-	$+(P < 0.05)$	-	$-(P > 0.05)$
PP	-	-	-	$-(P > 0.05)$	-	$-(P \gg 0.1)$
M ¹ M ³	-	-	-	$+(P < 0.05)$	-	$-(P \gg 0.1)$

Località	x		SD		CV (%)	
	A. sylv.	A. flav.	A. sylv.	A. flav.	A. sylv.	A. flav.
	$\frac{x_{\text{syly.}} + x_{\text{flav.}}}{2}$					
	$\frac{M^3}{2}$					
Gorgigliano	4.28	4.43	0.17	0.14	0.17	3.97
S. Piero a Ponti	4.18	4.43	0.15	0.29	0.17	3.56
Pievebovigliana	4.15	4.42	0.14	0.11	0.15	3.37
Baccinello	4.30	4.56	0.16	0.43	0.20	4.19
S. Pastore	4.16	4.43	0.13	0.14	0.17	3.12
Orioletto	4.13	4.51	0.20	0.22	0.27	4.84
Macchia del Crostino	4.29	4.51	0.16	0.18	0.19	3.73
Mezzano	4.22	4.62	0.15	0.18	0.20	3.55
Monte Bove	4.40	4.53	0.15	0.11	0.14	3.41
(\bar{x} delle \bar{x})	4.23	4.49				2.43
Elba	4.70		0.16			3.40
Punta Tranariglio	4.39		0.13			2.96
Roccapalumba	4.46		0.15			3.36
Calatabiano	4.54		0.12			2.64
Sbrivulla	4.49		0.16			3.56
(\bar{x} delle \bar{x})	4.54					
	$\frac{p}{p}$					
Gorgigliano	4.47	5.06	0.13	0.23	0.30	2.90
S. Piero a Ponti	4.41	4.95	0.19	0.37	0.26	4.31
Pievebovigliana	4.25	4.84	0.19	0.23	0.22	4.47
Baccinello	4.40	4.96	0.23	0.28	0.31	5.23
S. Pastore	4.29	4.74	0.20	0.28	0.30	4.66
Orioletto	4.29	4.86	0.22	0.22	0.37	5.13
Macchia del Grotтино	4.38	4.82	0.22	0.22	0.29	5.02
Mezzano	4.38	5.07	0.18	0.29	0.30	4.11
Monte Bove	4.55	5.00	0.21	0.11	0.28	4.61
(\bar{x} delle \bar{x})	4.38	4.92				2.20
Elba	4.62		0.18			3.90
Punta Tranariglio	4.55		0.22			4.83
Roccapalumba	4.52		0.16			3.54
Calatabiano	4.53		0.19			4.19
Sbrivulla	4.49		0.18			4.00
(\bar{x} delle \bar{x})	4.54					

Tab. 2 (a,b) - Valeri delle quattro grandezze morfologiche studiate nelle varie località e nelle due specie di *Apodemus*. \bar{x} = media; SD = deviazione standard; CV = coefficiente di variazione = $\frac{SD}{\bar{x}}$ espresso in percentuale.

Values of the four skull measurements studied at various locations for two species of *Apodemus*. \bar{x} = mean; SD = standard deviation; CV = coefficient of variation = $\frac{SD}{\bar{x}}$ expressed in percent.

Tabella 3

Significatività delle correlazioni positive tra le varie coppie di caratteri esaminati. *Correlazioni non negative ($P \leq 0.05$).
 Significance of positive correlations between each couple of considered characters. *Non negative correlation ($P < 0.05$)

Coppie di caratteri	A. sylvaticus		A. flavicollis	A. sylvaticus + A. flavicollis
	Sinpatrici	Allopatrici		
FI/IO	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
FI/PP	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
FI/M ¹ M ³	n.s.	P < 0.05	n.s.*	n.s.
IO/M ¹ M ³	n.s.	n.s.	n.s.	P < 0.01
IO/PP	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
M ¹ M ³ /PP	P < 0.05	n.s.	P < 0.01	P < 0.01

i quali pertanto appaiono fra loro isometrici; in altri casi, l'assenza di tali correlazioni può indicare invece un rapporto in prevalenza allometrico.

Comunque, non sono mai state evidenziate correlazioni significativamente negative, come era peraltro da attendersi, essendo sottoposto a verifica uno stesso modello strutturale, quello del genere Apodemus. Più in particolare, se si considerano assieme le popolazioni simpatriche di A. sylvaticus e A. flavicollis risultano significativamente isometrici tra loro ($P \leq 0.01$) i caratteri PP, IO e M^1M^3 ; FI risulta allometrico verso i precedenti. Ciò coincide con quanto noto dalla letteratura (Van der STRAETEN e Van der STRAETEN-HARRIE, 1977). Tuttavia se si considerano separatamente le popolazioni simpatriche di ciascuna delle due specie, il quadro è differente: in A. sylvaticus soltanto PP e M^1M^3 risultano isometrici ($P < 0.05$).

In A. flavicollis nessuna coppia di caratteri ci mostra positivamente correlata in modo significativo, anche se M^1M^3 e FI appaiono non negativamente correlati ($P < 0.05$; 1 coda).

Le popolazioni insulari di A. sylvaticus, non esprimono correlazioni significative, salvo che per la coppia FI e M^1M^3 ($P < 0.05$).

Al contrario, se si considerano contemporaneamente tutte le popolazioni, simpatriche-continentali e allopatriche-insulari, di A. sylvaticus, si ottengono correlazioni significative ($P < 0.05$) in tutte le combinazioni di caratteri, tranne quelle riguardanti IO (cfr. anche Figg. 4-9).

Sembra così che la correlazione fra i caratteri cambi dal livello interspecifico a quello intraspecifico a quello interpopolazione.

Modelli interpretativi

I modelli interpretativi della variazione dei caratteri sottoposti a verifica erano:

- variazione di nicchia per A. sylvaticus, in simpatría con A. flavicollis o in allopatría; secondo l'ipotesi che popolazioni allopatriche fossero più variabili;
- spostamento di caratteri per A. sylvaticus, in simpatría con A. flavicollis o in allopatría, secondo l'ipotesi che, in presenza del con genere, A. sylvaticus presentasse dimensioni minori;
- convergenza fenotipica per A. sylvaticus in simpatría con A. flavicollis o in allopatría, secondo l'ipotesi che la variabilità complessiva dei popolamenti bispecifici A. sylvaticus + A. flavicollis (simpatrici) o di quelli (allopatrici) monospecifici di A. sylvaticus non fosse maggiore di quella di singoli popolamenti monospecifici di A. sylvaticus delle isole.

Circa la variazione di nicchia (cfr. Tab. 4), non sono emerse evidenze in favore del modello, anzi la variabilità espressa come CV (coefficiente di variazione) risulta significativamente incompatibile

Tabella 5

Modello spostamento di caratteri: test "U".

- Chirrcrter displacement model: "U" test.

Carattere	Premessa	Ipotesi		Rispondenza al modello
	A. flav. ≠ A. sylv. simpatrici	A. flav. > allopatrici A. sylv.	A. sylv. allopatrici > A. sylv. simpatrici	
FI	-			-
IO	+(P < 0.001)	+(P = 0.02)	+ n.s.	(+)
PP	+(P < 0.001)	+(P > 0.002)	+(P < 0.05)	+
¹ ₃ M ³	+(P < 0.001)	- n.s.	+(P < 0.01)	-
FI+PP	+(A.flav. > A. sylv. simpatrici, P < 0.002)	-(A. flav. < A. sylv. allopatrici, n.s.)	+(P < 0.002)	-

Tabella 6

Modello convergenza fenotipica: test "U".

Convergence on a given phenotype: "U" test.

Carattere	Rispondenza al modello	
	sec. Patterson (1981)	con singole popolazioni
FI	-n.s.	+n.s.
IO	-n.s.	-(P < 0.002)
PP	-n.s.	-(P < 0.002)
M ¹ M ³	-n.s.	-(P < 0.02)

con le attese del modello, risultando cioè non minore nelle popolazioni simpatriche che in quelle allopatriche, in due caratteri su quattro (M^1M^3 e IO). Tutto questo riconferma, del resto, quanto già rilevato al proposito tra i Vertebrati (cfr. PATTERSON, 1981).

Circa lo spostamento dei caratteri (cfr. Tab. 5) si conferma che A. sylvaticus, in presenza del congenere mostra dimensioni significativamente inferiori per IO, PP, M^1M^3 , mentre in assenza di A. flavicollis mostra un aumento nelle dimensioni di PP, M^1M^3 , FI e FI + PP; ciò non si nota per IO, come era da attendersi vista l'allometria di questo carattere per la specie in questione, né a maggior ragione per FI, carattere che in simpatría è maggiore in A. sylvaticus. Per quanto riguarda FI, FI + PP e M^1M^3 , si deve osservare che questi caratteri, negli A. sylvaticus allopatrici, superano il valore trovato in A. flavicollis, anche se solo nel caso di FI in maniera significativa. Ciò appare in contrasto con le ipotesi del modello, in quanto ci si dovrebbe attendere che, in simpatría, fosse la specie più piccola in allopatría a diminuire ulteriormente, e viceversa la più grande ed aumentare ancora, sino al raggiungimento di una differenza adeguata alla coesistenza di entrambe le specie. Tuttavia, non è da escludere che, sui caratteri considerati, agiscano anche ed in maniera indipendente altre spinte: ad esempio, quelle legate all'insularità o meno dei popolamenti di A. sylvaticus. Si può infatti pensare che gli A. sylvaticus delle isole siano non più minori o addirittura maggiori di quelle di A. flavicollis a causa di un fenomeno generale di aumento delle dimensioni in condizioni insulari, come è ben noto per il genere Apodemus (KOTSARKIS, 1984) ma anche per altri taxa di muridi (cfr. CRISTALDI et al., 1985). È' chiaro tuttavia che la scarsa entità dei campioni di A. flavicollis ha impedito di verificare l'eventuale asimmetria delle distribuzioni dei valori; manca inoltre l'analisi della tendenza di A. flavicollis in allopatría; ciò non ha consentito una verifica compiuta del modello.

Circa la convergenza fenotipica (cfr. Tab. 6), le pur scarse evidenze non sembrano in favore delle attese teoriche.

Nel confronto di A. sylvaticus e A. flavicollis simpatrici (Tab. 7), si nota una correlazione dei valori di tutti i caratteri (significativa però soltanto per IO e FI + PP (Figg. 2, 3) quest'ultima espressione, in sostanza, della lunghezza dello splancnocranio; $P < 0.05$) in rapporto alle medesime località. Osservazioni analoghe emergono già dai lavori di TVRTKOVIĆ (1979), su FI e $I-M^3$ (fila dentale superiore) in varie località europee. Inoltre, al contrario di quanto prevedibile nel caso di oscillazioni indipendenti nelle due specie, negli isometrici come negli allometrici la variabilità è maggiore nel confronto fra le medie intraspecifiche locali e quella eterospecifica totale, rispetto al confronto fra le coppie di medie intraspecifiche locali. Ciò suggerisce che le medie omotopiche delle dimensioni cumula

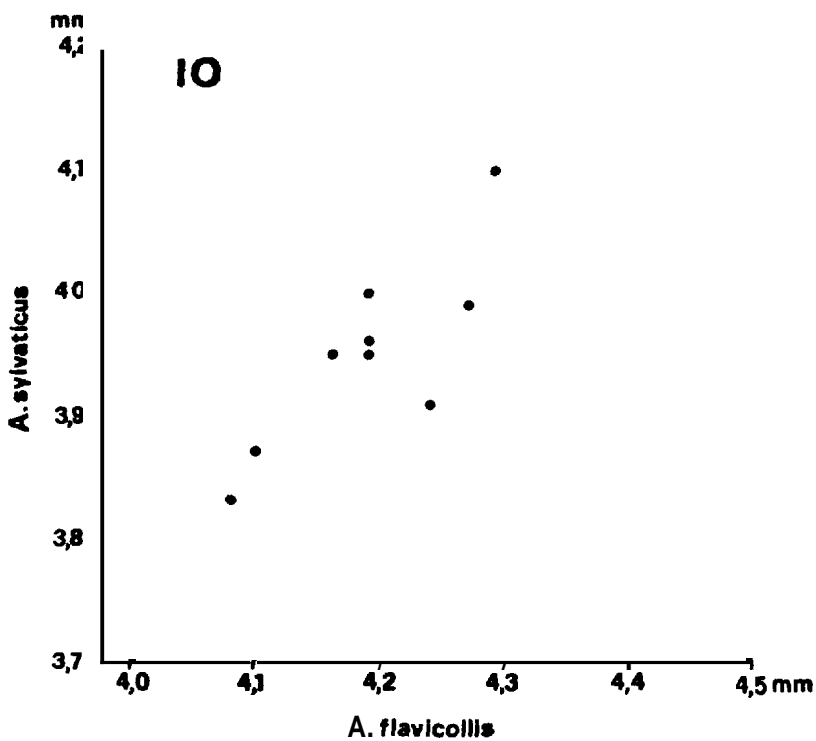


Fig. 2 - Correlazioni del carattere IO tra le popolazioni siapatriche di A. sylvaticus e A. flavicollis. (Tests: Kendall, Spearman; $P < 0.05$).

Correlation between IO character of A. sylvaticus and A. flavicollis in the syipatric populations. (Tests: Kendall, Spearman; $P < 0.05$).

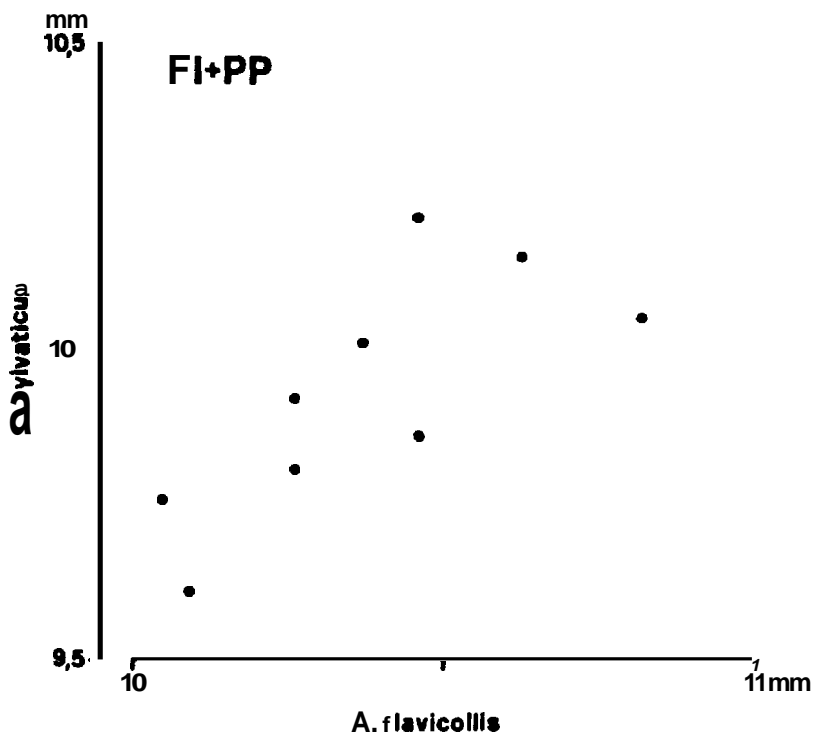


Fig. 3 - Correlazioni del carattere FI + PP tra le popolazioni simpatiche di A. sylvaticus e A. flavicollis (tests: Kendall, Spearman; $P \leq 0.05$).

Correlation between FI + PP character of A. sylvaticus and A. flavicollis in the sympatric populations (Test: Kendall, Spearman; $P \leq 0.05$).

Tabella 7

Μελέτη της διαφοράς μεταξύ των

Character's paralleling model.

Carattere	Δ f, s		Δ f, s		Δ f, s		Rispondenza al modello
	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	
FI	0.11	0.14	0.10	0.15	0.10	0.09	+
IO	0.24	0.05	0.23	0.08	0.24	0.07	+
PP	0.54	0.08	0.54	0.09	0.54	0.11	+
1.3 M _M	0.26	0.09	0.26	0.09	0.26	0.07	-

Δ = differenza (sf per fi; fs per fi; f-s for fi; f-s for the other characters)

f = media per i caratteri di A. flavicollis.

s = media per i caratteri di A. sylvaticus.

f = media per tutte le località di A. flavicollis.

s = media per tutte le località di A. sylvaticus.

x = media dei Δ.

σ = deviazione standard dei Δ.

- diff. per 1 località di A. flavicollis.

- mean for 1 locality of A. sylvaticus.

- mean of all localities of A. flavicollis.

- mean of all localities of A. sylvaticus.

- mean of Δ.

- standard deviation of Δ.

tive delle due specie varino, rispetto alla media generale delle dimensioni cumulative delle due specie, di più di quanta non varino le differenze interspecifiche omotopiche. Quanto sopra sembra inquadrabile nel parallelismo di caratteri riscontrato da CONTOLI (in stampa) per il genere Crocidura (Insectivora).

Influsso ambientale

Una dettagliata analisi degli influssi ambientali sui fenomeni osservati esulava dal nostro lavoro; tuttavia, soprattutto come verifica del modello del parallelismo di caratteri, abbiamo esaminato l'eventuale correlazione di ciascuno dei caratteri considerati (FI, IO, M¹M³, PP, FI + PP con la quota s.l.m. e la latitudine del sito di reperimento del materiale (cfr. Tabb. 1 e 2). Non sono emerse correlazioni significative ($P > 0.05$), ma ciò non è da ritenersi definitivamente probante sull'assenza di un ruolo dell'ambiente nelle variazioni "parallele" osservate; sarà soprattutto interessante prendere in considerazione le fluttuazioni stagionali e pluriennali, in rapporto anche alla gestione del territorio.

Discussione

Come è noto (FELTEN e STORCH, 1970; KAHMANN e NIETHAMMER, 1971), A. sylvaticus, nelle condizioni insulari di allopatria, è rappresentato sovente da popolazioni plus-varianti, mentre in simpatria con A. flavicollis è a questo costantemente inferiore per dimensioni, salvo che per il carattere FI. Tuttavia, i dati di FILIPPUCCI et al. (1984), pongono in dubbio che la componente morfometrica dell'indice diagnostico adottato sia correlata con la variabilità genetica intraspecifica, mentre lo è significativamente con la variabilità genetica interspecifica. D'altra parte, dagli stessi dati appare che la dipendenza genetica delle variazioni fenetiche di ciascun carattere varia non poco nelle due specie ed in maniera differente da carattere a carattere (Tab. 8). Anche da questo nostro lavoro sembra emergere in primis una certa eterogeneità tra i vari caratteri esaminati, sia per ciò che concerne il grado di correlazione reciproca (o isometria) sia per quanto attiene all'aderenza o meno ai vari modelli sottoposti a verifica; così, ad esempio, PP esprime sia una componente di lunghezza cranica, sia una componente di robustezza ossea; essa infatti può aumentare anche per la diminuita lunghezza dei FI, dovuta a sua volta all'aumento dello spessore delle ossa palatali. Questi due tipi di effetto possono forse sommarsi o sottrarsi in vario modo.

M¹M³ mostra il maggior numero di correlazioni significative con gli altri caratteri, giustificando in tal senso il ruolo centrale un tempo attribuitogli dai tassonomi, che però non può valere a scopi diagnostici nel caso di popolazioni insulari plus-varianti di A. sylvaticus.

Tabella 8

Tipo di confronto	Numero di confronti	C o r r e l a t i				
		FI	IO	M ³	PP	FI + PP
Intraspecifici						
A. sylv. S x A. sylv. S	3	+(n.s.)	-(n.s.)	+(n.s.)	+(n.s.)	+(0.05)
A. sylv. (S o A) x A. sylv. (S o A)	10	+(n.s.)	+(n.s.)	+(n.s.)	+(n.s.)	+(n.s.)
A. flav. I A. flav.	3	+(n.s.)	-(n.s.)	+(n.s.)	+(0.05)	+(0.05)
Interspecifici						
A. sylv. S x A. flav.	9	-(0.05)	-(n.s.)	+(0.05)	+(0.01)	+(n.s.)
A. sylv. A x A. Flav.	6	+(n.s.)	-(n.s.)	+(n.s.)	+(n.s.)	+(n.s.)
A. sylv. (S o A) x A. flav.	15	+(n.s.)	-(n.s.)	+(n.s.)	+(0.01)	+(n.s.)

Significatività (P^m test) della correlazione fra distanza genetica e differenza fenotipica fra le medie di ciascuna coppia di popolazioni (n.s. = $V > 0.05$).

S = popolazioni di *A. sylvaticus* biapatriche con *A. flavicollis*;

A = popolazioni di *A. sylvaticus* allepatriche (insulari) rispetto ad *A. flavicollis*.

(Dati dati di FILIPPUCCI et al., 1984, con esclusione degli individui "juv").

Significance (P^m test) of correlation between genetic distance and phenetic difference between to the averages of each couple of populations (n.s. = $P > 0.05$).

S = *A. sylvaticus* sympatric population with *A. flavicollis*;

A = allopatric population of *A. sylvaticus* and *A. flavicollis*.

(data from FILIPPUCCI et al., 1984, with the exception of "juv" samples).

I FI esprimono anch'essi una componente di lunghezza cranica (pur se differente, in quanto rostrale, da quella espressa da PP), ma pure una maggiore gracilità delle ossa palatali. Nella loro variabilità, la componente genetica sembra tra le più elevate, a livello intraspecifico in A. sylvaticus ed in A. flavicollis in condizione di simpatria, nell'ambito dei caratteri analizzati; non così, invece, nei confronti eterospecifici.

L'IO, infine, che esprime una componente di larghezza cranica, è il carattere meno correlato con gli altri, tutti più o meno legati all'asse antero-posteriore del cranio. IO sembra pure il carattere meno legato alla distanza genetica, sia a livello inter- che intraspecifico in entrambe le specie.

Già altri AA. (ATCHLEY et al., 1981) avevano rilevato come i raggruppamenti di caratteri covarianti possano essere differenti tra generi differenti, pur se affini, come Rattus norvegicus e Mus domesticus; nel nostro caso, tale fenomeno sembra estendersi non solo al confronto intragenerico fra A. sylvaticus e A. flavicollis, ma pure, nel caso di A. sylvaticus, al confronto intraspecifico tra popolazioni simpatri che o allopatriche rispetto ad A. flavicollis.

Le numerose isometrie riscontrate nei popolamenti ("assemblages" sensu PATTERSON, 1981) simpatrici esprimono forse l'ambito morfologico (cioè un insieme di rapporti fra i vari caratteri morfometrici) a disposizione del genere Apodemus in caso di simpatria. All'interno di tale ambito morfologico, le due specie si separano in due distribuzioni tra di loro distinte, ma internamente omogenee, di caratteri quasi sempre allometrici.

Nelle isole, in assenza del congenere, A. sylvaticus tende evidentemente ad occuparne l'ambito morfologico. Così, in A. sylvaticus analizzato come specie, considerando, cioè, sia le popolazioni simpatriche con A. flavicollis che quelle insulari, aumentano le coppie di caratteri isometrici, pur trattandosi di coppie per lo più differenti rispetto a quelle riscontrate nei popolamenti simpatrici di A. sylvaticus ed A. flavicollis; infatti, a livello di specie, risultano isometrici tutti i caratteri legati alla lunghezza del cranio, mentre è allometrico IO, che ne esprime la larghezza. A livello di popolamenti simpatrici, invece, sono isometrici i caratteri legati alle dimensioni del cranio, mentre è allometrico FI, legato in negativo allo spessore delle ossa ed in positivo alla lunghezza del cranio. Il confronto intraspecifico potrebbe esprimere un gradiente di allungamento cranico; quello interspecifico, un irrobustimento del cranio ed ispessimento delle ossa differenti da A. sylvaticus ad A. flavicollis.

Risultati ecologicamente abbastanza analoghi (occupazione dell'ambito morfologico potenziale) si otterrebbero così con meccanismi evolutivi differenti nel caso di popolamenti simpatrici o allopatrici (Figg. 4-9). Ciò si può visualizzare meglio nel diagramma di coordinazione

Figg. 4, 5, 6, 7, 8, 9 -

Relazioni tra le varie coppie dei quattro caratteri esaminati. I poligoni retinati, campiti, sono costituiti dalle congiungenti dei punti esterni di ciascuna "nuvola", costituita dalle medie di ogni singola località.

Tratteggio verticale stretto: popolazioni allopatriche insulari di Apodemus sylvaticus.

Tratteggio verticale largo: popolazioni sinpatriche continentali di A. sylvaticus.

Puntinato: popolazioni di A. flavicollis.

Poligoni perimetrati a tratto continuo: insieme delle popolazioni di A. sylvaticus.

Poligoni perimetrati a tratto interrotto: insieme delle popolazioni continentali sinpatriche di A. sylvaticus e di A. flavicollis.

Le rette corrispondono ai poligoni perimetrati e passano per due punti corrispondenti alle medie delle medie di ciascun insieme di popolazioni rappresentato dai poligoni retinati.

La differenza tra i coefficienti angolari delle due rette di ciascuna figura è la seguente:

Fig. 4: $5.25 - (-0.44) = 5.69$;

Fig. 5: $2.62 - (-0.19) = 2.81$;

Fig. 6: $1.45 - (-0.38) = 1.83$;

Fig. 7: $0.89 - 0.28 = 0.61$;

Fig. 8: $0.50 - 0.43 = 0.07$;

Fig. 9: $1.21 - 0.48 = 1.33$.

Relations between each pair of studied characters. Filled areas are delimited by straight lines joining the peripheric elements of each area made by the ensemble of average values of every studied locality.

Areas with narrow stripes: allopatric insular populations of Apodemus sylvaticus.

Areas with wide stripes: sympatric, continental populations of A. sylvaticus.

Ootted areas: populations of A. flavicollis.

Polygons delimited by solid line: all populations (sympatric or allopatric ones) of A. sylvaticus.

Polygons delimited by broken line: all sympatric continental populations of both species.

For each polygon a straight line runs across two points corresponding to the averages of each ensemble of the average values of the single populations, represented by the areas of the polygons.

Absolute differences between angular coefficient of each couple of straight lines are:

Fig. 4: $5.25 - (-0.44) = 5.69$;

Fig. 5: $2.62 - (-0.19) = 2.91$;

Fig. 6: $1.45 - (-0.38) = 1.83$;

Fig. 7: $0.89 - 0.28 = 0.61$;

Fig. 8: $0.50 - 0.43 = 0.07$;

Fig. 9: $1.21 - 0.48 = 1.33$.

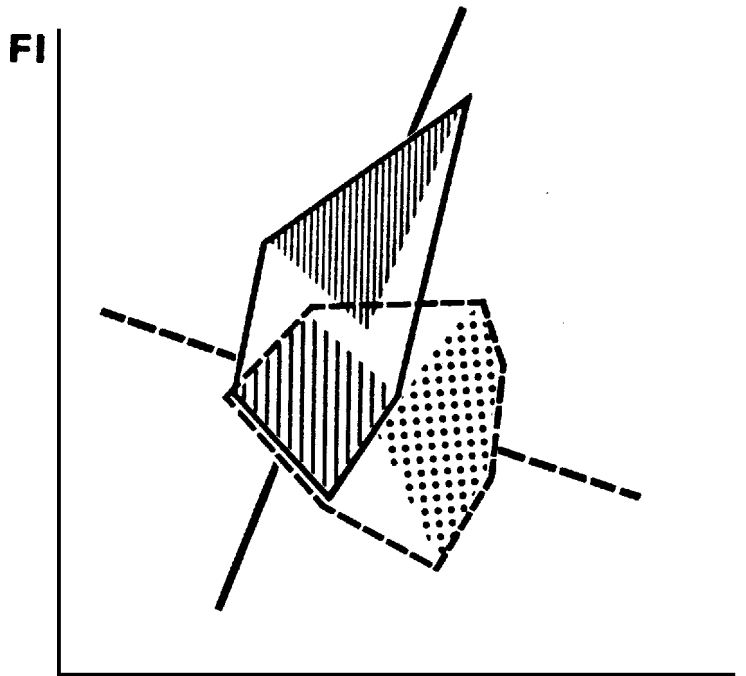


Fig. 4

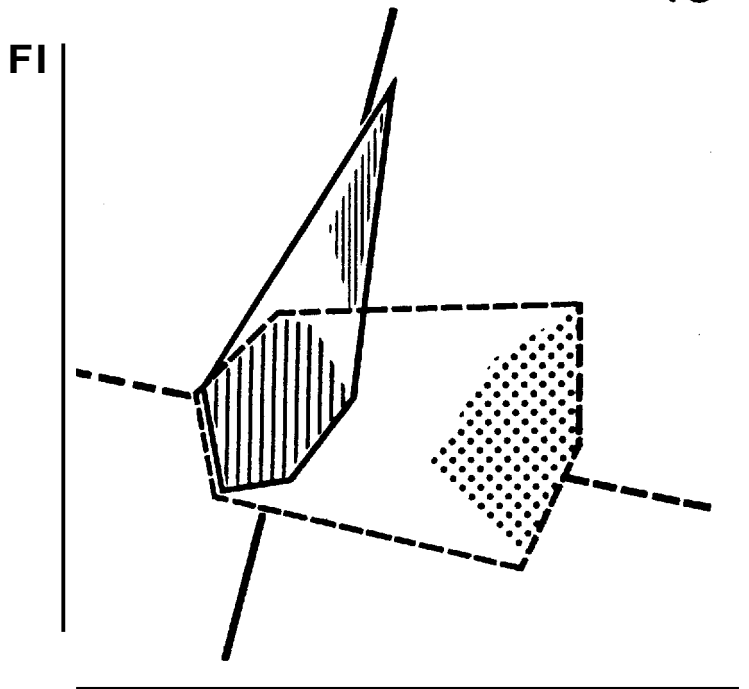


Fig. 5

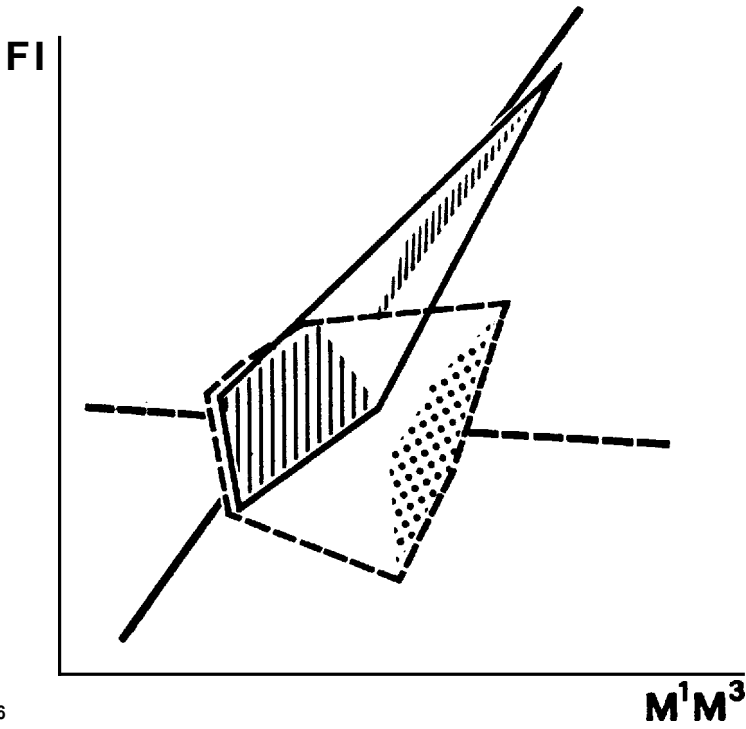


Fig. 6

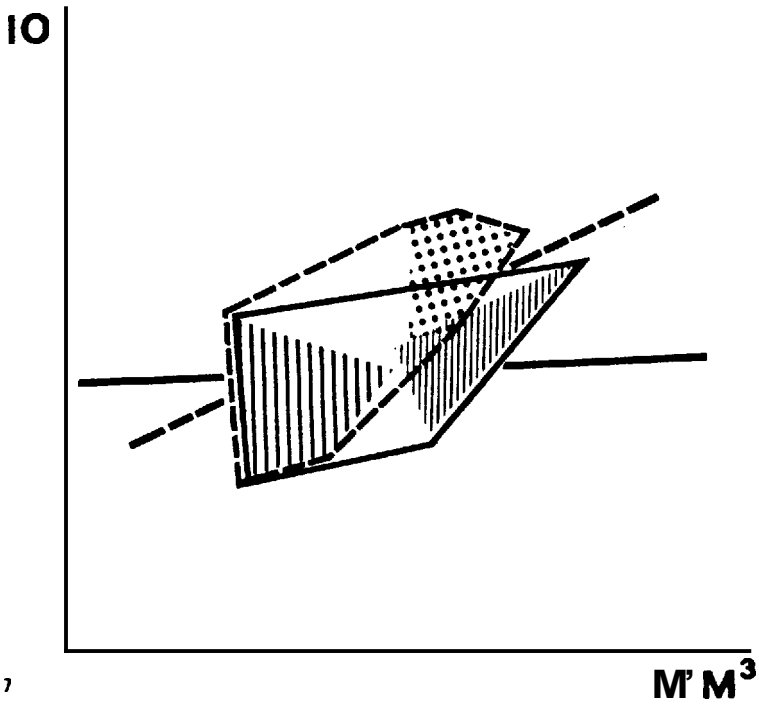


Fig. 7

IC

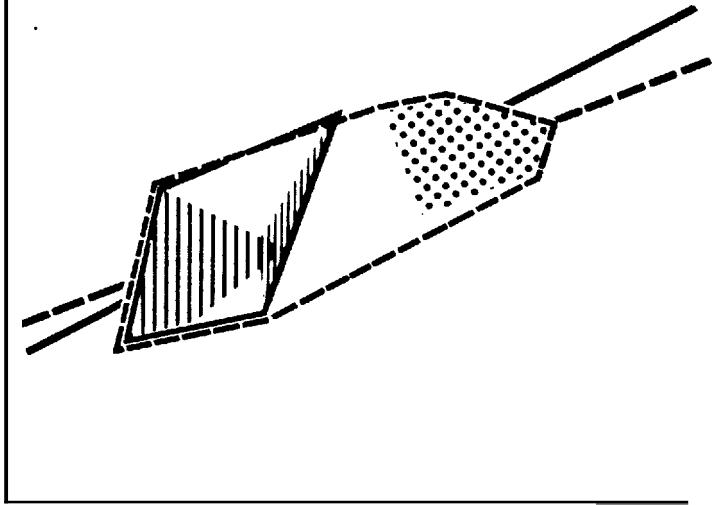


Fig. 8

PP

M^1M^3

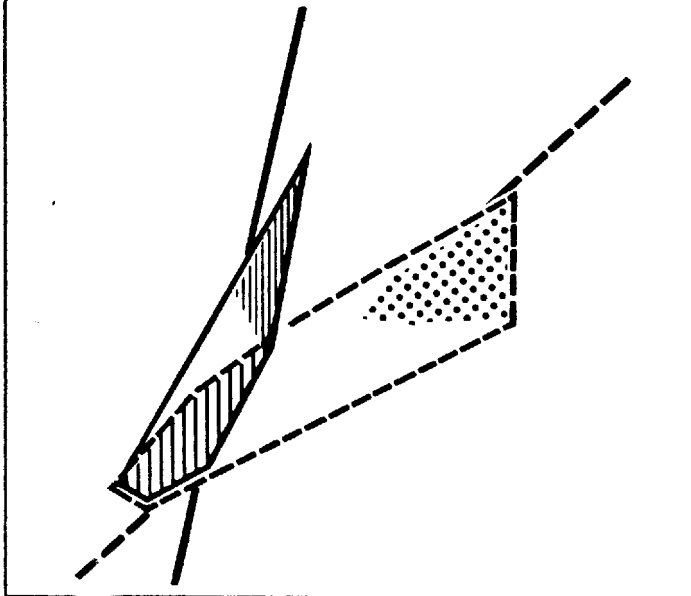


fig. 9

PP

IO/PP, ove si vede come i tre poligoni relativi, rispettivamente alle popolazioni allopatriche o simpatriche di A. sylvaticus ed a quelle di A. flavicollis siano ben distinti, senza quasi sovrapposizioni. Al contrario, i due poligoni rispettivamente, dal complesso delle popolazioni monospecifiche di A. sylvaticus o dal complesso dei popolamenti simpatici ad A. sylvaticus ed A. flavicollis sono quasi completamente sovrapposti. Inoltre, le due rette aventi in comune il punto medio delle popolazioni simpatiche di A. sylvaticus e passanti, l'una per il punto medio delle popolazioni di A. flavicollis, l'altra per il punto medio delle popolazioni allopatriche di A. sylvaticus, hanno pendenza quasi uguale (Fig. 3). Ciò evidenzia in sintesi un ambito morfologico a disposizione del genere, legato alle dimensioni generali (lunghezza, larghezza e robustezza) del cranio e influenzato da fenomeni di spostamento di caratteri (PP) e parallelismo morfometrico (IO), forse direttamente legati agli influssi ambientali ed alla affinità genetica.

Al contrario, nei diagrammi di coordinazione comprendenti FI (Figg. 4, 5, 6) si nota una netta divaricazione dei poligoni A. sylvaticus simpatici + A. sylvaticus allopatrici ed A. sylvaticus simpatici + A. flavicollis, come conseguenza della spiccata allometria di FI in quest'ultimo poligono. Ciò è confermato dalla divergenza molto maggiore dei coefficienti angolari delle rette costruite come nel caso del precedente.

La relativa carenza numerica di siti utilizzabili e di esemplari di una delle specie esaminate (A. flavicollis) impone di considerare come preliminari e problematici i risultati ottenuti, i quali tuttavia sembrano suggerire perlomeno alcune ipotesi di lavoro.

L'iso- o allometria dei caratteri sembra dipendere in modo assai vario dal contesto tassonomico, evolutivo ed ecologico considerato. Alcuni caratteri sembrano più sottoposti a pressioni competitive, altri più legati al modello strutturale generale della specie.

I fattori che influenzano tali fenomeni e le loro basi genetiche costituiscono argomento per future ricerche; in particolare, il caso relativo delle fluttuazioni ambientali, anche di breve periodo, dovrà essere confrontato con quello delle interazioni di tipo competitivo, sia entro il genere, sia a livello intergenerico o diffuso. Inoltre riteniamo opportuno affiancare alle osservazioni condotte su materiale proveniente da borre di Strigiformi altre osservazioni, realizzate su materiale raccolto con trappole per poter verificare ulteriormente i dati e le ipotesi prese in esame e stiamo già lavorando in questa direzione.

Un'indicazione della possibilità che sui caratteri considerati non agiscano solo spinte competitive intrageneriche sembra emergere dai valori piuttosto bassi del rapporto dimensionale rispetto all'attesa, accettata da molti, di valori ≥ 1.3 (cfr. Tab. 9) (size ratio: cfr. HUTCHINSON, 1959; ma pure, d'altra parte SIMBERLOFF e BOECKLEN, 1981).

Tabella 9

Rapporto dimensionale medio tra popolazioni siipatriche di
A. sylvaticus e di A. flavicollis.

Average size ratio of the sympatric populations of
A. sylvaticus and A. flavicollis.

	IO	$M^1 M^3$	PP		FI
\bar{x} <u>A. flavicollis</u>	1.06	1.06	1.12	\bar{x} <u>A. sylvaticus</u>	1.02
\bar{x} <u>A. sylvaticus</u>				\bar{x} <u>A. flavicollis</u>	

Ringraziamenti

Il Prof. V. Sbordonì, il Dott. C. Di Russo e la Dott.ssa E. Rota hanno agevolato l'analisi dei dati. I Dott. F. Aste, V. Calandra, M. Cristaldi, B. Massa, B. Ragonese, A. Torre e il Prof. A. Vigna Taglianti hanno contribuito al reperimento del materiale. Il Dott. O. Locasciulli ha cortesemente riveduto le parti in lingua inglese. Il tecnico V. Salviati ha curato la parte grafica.

Bibliografia

- AMORI G., CRISTALDI M. & CONTOLI L., 1984a. Sui Roditori (Gliridae, Arricolidae, Muridae) dell'Italia peninsulare ed insulare in rapporto all'ambiente bioclimatico mediterraneo. *Animalia*, XI: 217-269.
- AMCRI G., FEDERICI R. & PIRAS D. 1984b. Utilizzazione di una banca dati per la distribuzione del sottogenere Sylvaenus nell'Italia centro meridionale. *Suppl. Ric. Biol. Selv.* IX, numero unico: 65-73.
- ATCHLEY W.R., RUTLEDGE J.J. & COWLEY D.E. 1981. Genetic components of size and shape. 11. Multivariate covariance patterns in the Rat and Mouse skull. *Evolution*, 35: 1037-1055.
- BROYN W.L. Jr. & YILSON E.D. 1956. Character displacement. *Cyst. Zool.* 5: 49-64.
- CRISTALDI M., 1984.- Problematiche di ricerca sui Roditori del genere Apodemus in Italia. *Suppl. Ric. Biol. Selv.* IX, numero unico: 13-23.
- CRISTALDI M., SIMEONE G. & D'ARCANGELO E., 1985. Un approccio biometrico ai processi microevolutivi in Rattus rattus (L.) *Atti Soc. Ital. Sci. Nat. Museo Civ. Stor. Nat. Milano.* 126 (1-2): 3-42.
- FELTEN H. & STORCH G. 1970. Kleinsäuger von den italienischen Mittelmeer-Inseln Pantelleria und Lampedusa. *Senckenberg. Biol.* 51 (3/4): 159-173.
- FILIPPUCCI M.G., CRISTALDI M., TIZI L. & CONTOLI L., 1984. Dati morfologici e morfometrici in popolazioni di Apodemus (Sylvaenus) dell'Italia centro-meridionale determinati elettroforeticamente. *Suppl. Ric. Biol. Selv.* IX, numero unico: 85-126.
- HOFFMEYER L., 1976. Experiments on the selection of food and foraging site by the mice Apodemus sylvaticus (Linnè, 1758) and A. flavicollis (Melchior, 1834). *Säugetierk. Mitteil.* 2: 112-124.
- HOLISOVA V. & OBRETEL R., 1980. Food resource partitioning among four monophyletic rodent populations coexisting in a spruce forest. *Folia Zoologica* 29(3): 193-207.
- HUTCHINSON G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Amer. Nat.* 93: 145-159.
- KAHMANN H. & NIETHAMMER J. 1971. Die Yaldnaus (Apodemus) von der Insel Elba. *Senckenberg. Biol.* 52: 381-382.
- KOTSAKIS I., 1984. Gli Apodemus (Muridae, Rodentia) fossili delle isole Mediterranee. *Suppl. Ric. Biol. Selv.* IX, numero unico: 25-49.
- KRAPP E. 1975. Säugetiere (Mammalia) aus den Nordlichen und Zentralen Apennin im Museo Civico di Storia Naturale di Verona. *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona* II: 193-216.
- KRAPP E., 1984. Gli Apodemus d'Italia in rapporto alla situazione europea del genere. *Suppl. Ric. Biol. Selv.* IX, numero unico: 51-63.
- MONTGOMERY W.L., 1978. Intra- and interspecific interactions of Apodemus sylvaticus (L.) and A. flavicollis (Melchior) under laboratory conditions. *Animal. Behav.* 26: 1247-1254.

- MONTGOMERY W.I., 1981. A re-oval experiment with sympatric populations of Apodenus sylvaticus (L.) and A. flavicollis (melchior) (Rodentia: Muridae). *Oecologia* 51: 123-132.
- NASCETTI G., IZZI L., & BULLINI L. 1979. Differenziazione biocinica e variabilita genetica in due popolazioni sinpatriche di Apodeius sylvaticus (L., 1758) e Apodeius flavicollis (melchior, 1834) (Aodentia, Muridae). *Acc. Nar. Lincei, Ser. VIII, LXVII*: 131-136.
- OBRIEL R., & HOLISOVA V.. 1979. The food eaten by Apodenus sylvaticus in a spruce monoculture. *Folia Zoologica* 28 (4): 299-310.
- PATTERSON B.O., 1981. - Morphological shifts of some isolated populations of Eutamias (Aodentia, Scuridae) in different congeneric assenblages. *Evolution*. 35 (1): 53-66.
- RECCO MA., FEDERICI R., & CRISTALDI M., 1978. Presenza simpatica di Apodenus flavicollis e di Apodenus sylvaticus nelle zone di Tolfa e Manziiana: considerazioni critiche. *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona*. V: 313-353.
- SIMBERLOFF D., & BOECKLEN W., 1981. Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. *Evolution*, 35 (6): 1206-1228.
- STRAETEN van der E. 1976. Maatgegevens van Apodenus sylvaticus (Linnaeus, 1758) en Apodenus flavicollis (melchior, 1834) in Belgie. *Lutra*, 18: 15-22.
- STRAETEN van der E., & STRAETEN-HARRIE van der B., 1977. Etude de la biometrie cranienne et d'Apodemus flavicollis (melchior, 1834) en Belgique. *Acta Zool. et Pathol. antverpiensia*, 69: 169-182.
- THOMPSON O'ARCY W., 1917. *On growth and fora*. Cambridge.
- TOSCHI A., 1965 - Fauna d'Italia. Vol. VII (Mammalia Rodentia): 48-261. Ed. Calderini, Bologna: 263 pp.
- TVRJKOVIC N., 1979. Unterscheidung und Determination der "Zwillings-Arten" aus Subgenus Sylvaenus (Ognev E Vorobier, 1923) (Rodentia, Mammalia). *Rad. Jug. Akad. Znan. Urjetn*. 383: 155-186.
- VALEN van L, 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *Pner. Natur*. 99: 377-390.