
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI
RENDICONTI

GIANCARLO FAVA, IVANA LAZZARETTO-COLOMBERA,
MASSIMILIANO CERVELLI

**Carico genetico in Tisbe (Copepoda, Harpacticoida).
II. T. holothuriae e T. bulbisetosa della laguna di
Venezia**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 60 (1976), n.5, p. 699–708.*
Accademia Nazionale dei Lincei

[<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1976_8_60_5_699_0>](http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1976_8_60_5_699_0)

L'utilizzo e la stampa di questo documento digitale è consentito liberamente per motivi di ricerca e studio. Non è consentito l'utilizzo dello stesso per motivi commerciali. Tutte le copie di questo documento devono riportare questo avvertimento.

*Articolo digitalizzato nel quadro del programma
bdim (Biblioteca Digitale Italiana di Matematica)
SIMAI & UMI*

<http://www.bdim.eu/>

Genetica. — *Carico genetico in Tisbe (Copepoda, Harpacticoida)*.
II. *T. holothuriae* e *T. bulbisetosa* della laguna di Venezia. Nota di
GIANCARLO FAVA, IVANA LAZZARETTO-COLOMBERA e MASSIMILIANO
CERVELLI, presentata (*) dal Corrisp. B. BATTAGLIA.

SUMMARY. — Genetic load in *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida). II. *T. holothuriae* and *T. bulbisetosa* from the lagoon of Venice. Two populations of *Tisbe holothuriae* coming from two lagoon localities different as to their environmental heterogeneity but similar in their environmental variability, have been examined. The first station is located near Alberoni at a distance of about 3 kilometers from the sea; the second one is toward the inner part, near Malamocco, at about 6 kilometers from the open sea. The benthic community at the Alberoni locality is richer than at Malamocco.

Several statistics differ in the two populations: the mean number of eggs per female, the minimum developmental time, the mortality and sterility increment due to inbreeding. The last two measures permit an estimate of the "concealed genetic variability".

The genetic load, expressed as the number of lethal equivalents and sterility equivalents, is higher in the Alberoni population: insofar as the genetic load may provide an estimate of the genetic variability, these results suggest the hypothesis that the Malamocco population, more marginal and living in a poorer community, possesses a lower genetic variability. The genetic loads found for *T. bulbisetosa* and *T. holothuriae* from Malamocco are very close to each other.

It is suggested that the higher genetic variability shown by the Alberoni population is maintained by environmental heterogeneity, according to the niche—with gene—variation hypothesis.

INTRODUZIONE

In un precedente lavoro (Lazzaretto-Colombero *et alii*, 1976), confrontando popolazioni di *Tisbe holothuriae* provenienti da acque salmastre (Sigean) e marine (Banyuls-sur-Mer) si è visto come le notevoli differenze che caratterizzano i due ambienti considerati si riflettano sulla struttura genetica delle popolazioni che vi sono inserite.

Con gli esperimenti che verranno riferiti nella presente Nota, si è voluto verificare se ambienti simili da un punto di vista della variabilità temporale, sia a breve che a lungo termine, ma che presentano comunità bentoniche diverse, siano in grado di influire, ed in quale misura, sull'assetto genetico delle popolazioni che li abitano. A tal fine si sono prese in considerazione due zone relativamente vicine della laguna di Venezia, studiando le specie *T. holothuriae* e *T. bulbisetosa*.

MATERIALI E METODI

Gli esperimenti sono stati effettuati alla temperatura di 18 °C usando acqua di mare con una salinità compresa tra 35 e 36 ‰. Le misure di sopravvivenza sono state effettuate con due diverse tecniche. Nei primi due espe-

(*) Nella seduta dell'8 maggio 1976.

rimenti, eseguiti con *T. holothuriae* catturate rispettivamente presso Malamocco e presso la località Alberoni, le femmine ovigere sono state ripartite in tre gruppi: un primo gruppo è stato utilizzato per contare il numero medio di uova emesse; il secondo, per contare il numero medio di nauplii prodotti per ciascun sacco; il terzo, per valutare il numero medio di adulti, dei due sessi, prodotto.

A questa generazione prodotta dalle femmine fecondate in natura si è attribuito il coefficiente di inincrocio $F = 0$. In ogni singola discendenza le femmine potevano venir fecondate solo da fratelli. Da ogni capsula si sono isolate le prime tre femmine ovigere comparse: la prima è servita per la stima del numero medio delle uova per sacco (si è sempre utilizzato il primo sacco ovigero), la seconda per la stima del numero medio di nauplii e la terza per il conteggio degli adulti. A questa progenie, derivante dall'incrocio fratello x sorella, si è attribuito il coefficiente $F = 1/4$. Anche in queste discendenze gli accoppiamenti avvenivano tra fratelli e quindi è stato possibile ottenere, nel modo appena descritto, una successiva generazione con $F = 3/8$ e, da questa, un'ultima con $F = 1/2$.

Per ogni generazione i valori della sopravvivenza da nauplio e da uovo ad adulto sono stati ottenuti dal rapporto tra il numero medio di adulti sopravvissuti ed il numero medio di nauplii e uova prodotti per femmina. Negli stessi esperimenti è stato anche possibile calcolare la percentuale di incroci sterili e stimare, misurando il tempo medio tra la nascita dei nauplii e la comparsa della terza femmina ovigera, la velocità di sviluppo.

Per altri tre esperimenti, eseguiti l'anno successivo con *T. holothuriae* catturate a Malamocco e ad Alberoni e con *T. bulbisetosa* catturata a Malamocco, rispettivamente contrassegnati con E 3, E 4 ed E 5, si è preferito seguire la tecnica suggerita da Malogolowkin-Cohen *et alii* (1964). In questo caso la discendenza delle femmine pescate è servita per eseguire vari tipi di incrocio che consentissero di ottenere progenie con $F = 0$, $F = 1/8$, $F = 1/4$. Ad ogni livello di inincrocio, per ottenere la misura della sopravvivenza, sono state preparate un certo numero di capsule ponendo in ognuna 30 nauplii provenienti dalla prole di due-tre femmine: il numero di adulti sopravvissuti è stato contato dopo 12 giorni dalla nascita per *T. holothuriae* e dopo 14 per *T. bulbisetosa*, cioè dopo un tempo prossimo all'intervallo minimo di generazione. La differenza massima di età tra i nauplii usati era inferiore alle 12 ore.

Un analogo procedimento si è usato per *T. holothuriae* pescate ad Alberoni (E 6) ed a Malamocco (E 7) nel 1975; in questo caso, tuttavia, si è preso in considerazione il grado di inincrocio pari a $F = 3/8$ in luogo di $F = 1/8$.

RISULTATI

A) ESPERIMENTI 1 E 2.

Velocità di sviluppo. Il tempo che intercorre tra la nascita dei nauplii e la comparsa della terza femmina ovigera non è molto diverso per i vari gradi di inincrocio (Tabella I). Ciò potrebbe però dipendere, almeno in parte,

TABELLA I.

Numero medio di uova e nauplii per femmina, numero medio di adulti sopravvissuti in ogni capsula, media dei giorni tra nascita dei nauplii e comparsa della terza femmina ovigera, percentuale di incroci sterili e sopravvivenza da uovo e da nauplio ad adulto a vari livelli di incrocio.

	F	N	Media uova	s _x	N	Media nauplii	s _x	N	Media adulti	s _x	N	Giorni	s _x	N	% ♀ sterili	Sopravvivenza	
																Uovo-adulto	Nauplio-adulto
<i>T. holothuriae</i> Malamocco (E 1)	0	98	42,44	0,90	76	27,53	1,39	84	25,29	1,32	84	12,98	0,41	163	1,8	0,596	0,919
	1/4	59	36,39	2,48	70	30,67	2,08	71	19,59	1,34	70	12,86	0,44	156	9,6	0,538	0,639
	3/8	45	31,40	2,49	47	24,87	2,01	57	20,49	1,33	57	12,11	0,42	125	16,8	0,652	0,824
	1/2	34	32,15	2,58	34	21,21	1,84	44	15,05	1,39	44	13,07	0,32	87	10,3	0,468	0,709
<i>T. holothuriae</i> Alberoni (E 2)	0	71	58,42	1,65	87	50,43	1,55	85	47,89	1,96	84	14,79	0,24	173	0,6	0,820	0,950
	1/4	77	32,76	1,21	76	22,92	1,17	81	22,76	1,36	81	14,17	0,42	167	5,9	0,695	0,993
	3/8	55	43,36	2,18	51	30,15	2,24	61	20,18	1,74	52	13,94	0,39	133	15,8	0,465	0,670
	1/2	35	38,91	2,46	29	27,76	2,50	50	18,28	1,91	48	15,64	0,39	94	15,9	0,470	0,658

dal fatto che prendendo la terza femmina ovigera di ogni discendenza per ottenere la generazione successiva si è operata una certa selezione in favore degli individui con una più rapida velocità di sviluppo. Tuttavia se confrontiamo le due popolazioni possiamo rilevare che i relativi tempi di sviluppo sono sempre maggiori per la popolazione di Alberoni. La differenza, saggiata col test t , è significativa per ogni valore di F ($F = 0$, $F = 1/2$ $P < 0,001$; $F = 1/4$ $P < 0,05$; $F = 3/8$ $P < 0,01$).

Media del numero di uova per femmina. Per entrambe le popolazioni il numero medio di uova per femmina è risultato massimo per $F = 0$, diminuendo con l'aumentare del grado di inincrocio (Tabella I). La popolazione di Alberoni differisce da quella di Malamocco per avere una maggior produzione globale di uova per femmina. La differenza tra le due popolazioni è significativa per $F = 0$ ed $F = 3/8$ (test t , $P < 0,001$). Inoltre negli animali provenienti da Alberoni la diminuzione del numero di uova con l'aumentare di F è più sensibile rispetto a quelli pescati a Malamocco.

Percentuale di incroci sterili. La percentuale degli incroci sterili è stata calcolata sia dalle femmine isolate per il conteggio dei nauplii sia da quelle utilizzate per il conteggio degli adulti. In entrambe le popolazioni il progredire dell'inincrocio ha determinato un notevole aumento della percentuale di sterilità e l'aumento è risultato maggiore nella popolazione di Alberoni (Tabella I). Poiché la sterilità è stata stimata in base al numero di femmine che non ha prodotto discendenza, non è possibile specificare se i geni che influenzano la fertilità abbiano un effetto diverso nei due sessi.

Sopravvivenza. Come si è già detto le due misure della sopravvivenza sono state stimate in base al rapporto tra i valori medi degli adulti sopravvissuti, per ogni F , e la media relativa al numero di uova e di nauplii per femmina ad ogni corrispondente livello di inincrocio. Entrambi i valori di sopravvivenza diminuiscono sensibilmente con l'aumentare di F , con una diminuzione più sensibile nella popolazione proveniente da Alberoni (Tabella I).

I dati di sopravvivenza sono stati usati per calcolare il carico genetico in termini di A e B come suggerito da Morton, Crow e Müller (1956).

I valori ottenuti stimando la sopravvivenza da nauplio e da uovo sono sensibilmente diversi e ciò potrebbe dipendere dal fatto che la sopravvivenza non è misurata direttamente ma ricavata da un rapporto tra medie. È probabile che ciò abbia determinato una maggiore dispersione dei valori con conseguente scostamento dalla linearità. Per tale ragione nei successivi esperimenti si è ritenuto preferibile calcolare solo la sopravvivenza da nauplio ad adulto. In questo modo è infatti possibile ottenere una misura diretta operando in condizioni più omogenee dal momento che si utilizza un numero di nauplii costante per ogni capsula.

Sembra comunque significativo che per entrambe le stime della sopravvivenza i valori di B per gli animali pescati ad Alberoni abbiano un valore superiore al doppio di quelli relativi alla popolazione di Malamocco (Tabella II).

TABELLA II.

Stime del carico genetico, in termini di A e B, ottenute dagli esperimenti 1 e 2.

	A	B	B/A
<i>T. holothuriae</i> Malamocco			
uovo-adulto	0,4962	0,3018	0,6083
nauplio-adulto	0,1530	0,4068	2,6587
<i>T. holothuriae</i> Alberoni			
uovo-adulto	0,1715	1,2416	7,2388
nauplio-adulto	-0,0161	0,8371	-51,9409

B) ESPERIMENTI 3 E 4.

Sopravvivenza da nauplio ad adulto. I valori calcolati per la sopravvivenza nelle discendenze con coefficiente $F = 0$, $F = 1/8$, $F = 1/4$ per entrambe le popolazioni di *T. holothuriae* sono riassunti nella Tabella III. Anche in queste misure l'inincrocio deprime la sopravvivenza, ed i valori minimi corrispondono al massimo valore di F . Tuttavia il valore della sopravvivenza ottenuto per $F = 0$ nella popolazione di Alberoni è risultato particolarmente

TABELLA III.

Numero medio di adulti sopravvissuti per capsula e sopravvivenza negli esperimenti 3 e 4.

	F	N	Media adulti soprav.	$s_{\bar{x}}$	Soprav- vivenza
<i>T. holothuriae</i>					
Malamocco	0	105	27,43	0,37	0,914
(E 3)	1/8	66	22,26	0,69	0,742
	1/4	105	21,36	0,58	0,712
<i>T. holothuriae</i>					
Alberoni	0	100	23,99	0,72	0,800
(E 4)	1/8	70	23,10	0,64	0,770
	1/4	101	18,89	0,54	0,630

basso, sensibilmente inferiore a quelli ottenuti sia nel primo esperimento che in altre analoghe misure effettuate in precedenza; inoltre la varianza, calcolata dopo aver applicato ai dati la trasformazione angolare, è molto alta e significativamente superiore a quelle calcolate per $F = 1/8$ e per $F = 1/4$. Tale risultato fa ritenere probabile che qualche fattore, sfuggito al controllo sperimentale, abbia determinato un aumento della mortalità in parte delle capsule.

Il test t , effettuato dopo aver applicato ai dati la trasformazione angolare, indica una differenza significativa per $F = 0$ ($P_t < 0,001$) e per $F = 1/4$ ($P_t < 0,001$) mentre non differiscono significativamente le sopravvivenze per $F = 1/8$.

Anche in questo caso i dati sono stati usati per ottenere una stima di A e B (Tabella IV). In questa seconda serie di esperimenti i valori di B per le due popolazioni sono risultati molto simili mentre differiscono quelli di A.

TABELLA IV.

Stime del carico genetico, in termini di A e B, ottenute dagli esperimenti 3, 4 e 5.

	A	B	B/A
<i>T. holothuriae</i> Malamocco	0,1177	0,9990	8,4810
<i>T. holothuriae</i> Alberoni	0,1960	0,9555	4,8736
<i>T. bulbisetosa</i> Malamocco	0,1051	1,1433	10,8723

C) ESPERIMENTO 5.

Sopravvivenza da nauplio ad adulto. Anche in *T. bulbisetosa* la sopravvivenza ottenuta nelle condizioni di esincrocio ($F = 0$) è notevolmente superiore a quella relativa al massimo grado di inincrocio ($F = 1/4$) (Tabella V).

TABELLA V.

Numero medio di adulti sopravvissuti per capsula e sopravvivenza nell'esperimento 5.

	F	N	Media adulti sopravv.	$s_{\bar{x}}$	Soprav- vivenza
<i>T. bulbisetosa</i>	0	103	27,15	0,29	0,905
Malamocco	1/8	103	23,16	0,49	0,772
(E 5)	1/4	82	20,40	0,66	0,680

I valori ricavati per A e B sono riportati in Tabella IV e sono molto simili a quelli ottenuti per *T. holothuriae* proveniente dalla medesima stazione di prelievo.

D) ESPERIMENTI 6 E 7.

Sopravvivenza da nauplio ad adulto. I valori ottenuti per i diversi gradi di inincrocio sono riportati in Tabella VI. L'andamento è simile a quello degli esperimenti precedenti (E₃, E₄) ma in questo caso i valori della sopravvivenza in corrispondenza di $F=0$ sono « normali » per entrambe le popolazioni.

TABELLA VI.

Numero medio di adulti sopravvissuti per capsula e sopravvivenza negli esperimenti 6 e 7.

	F	N	Media adulti sopravv.	$s_{\bar{x}}$	Soprav- vivenza
<i>T. holothuriae</i>	0	70	27,40	0,38	0,913
Alberoni	1/4	60	14,98	0,69	0,499
(E 6)	3/8	69	14,61	0,53	0,487
<i>T. holothuriae</i>	0	64	26,73	0,39	0,891
Malamocco	1/4	65	17,98	0,53	0,599
(E 7)	3/8	65	17,12	0,67	0,571

TABELLA VII.

Stima del carico genetico, in termini di A e B, ottenute dagli esperimenti 6 e 7.

	A	B	B/A
<i>T. holothuriae</i> Alberoni	0,1309	1,7786	13,5874
<i>T. holothuriae</i> Malamocco	0,1366	1,2437	9,1046

Anche in questi due esperimenti le differenze tra le sopravvivenze medie di Alberoni e Malamocco sono state saggiate col test *t* dopo aver applicato la trasformazione angolare. Per $F=0$ la differenza non è significativa; lo è invece per $F=1/4$ e $3/8$ (rispettivamente $P<0,001$ e $P<0,01$). Si sono stimati i valori di A e B (Tabella VII): quest'ultima statistica è risultata più alta per la popolazione di Alberoni, confermando i dati dei primi esperimenti.

DISCUSSIONE E CONCLUSIONI

Le due popolazioni di *T. holothuriae* prese in considerazione provengono da due stazioni lagunari con caratteristiche ecologiche piuttosto dissimili. La stazione di Alberoni è situata in prossimità della bocca di porto di Alberoni e dista circa tre chilometri dal mare aperto, mentre quella di Malamocco, più interna, è a circa sei chilometri dal mare. L'associazione bentonica della prima stazione si presenta molto più varia rispetto alla seconda essendo presenti un maggior numero di specie animali e vegetali; inoltre l'abbondanza relativa delle varie specie di *Tisbe* differisce nelle due stazioni, mentre per quanto riguarda l'andamento della temperatura e della salinità i valori rilevati sono molto simili (Fava e Volkmann, 1975).

I risultati sopra esposti sembrerebbero riflettere tali differenze ecologiche. Particolarmente dai primi due esperimenti si può rilevare come le due popolazioni di *T. holothuriae* differiscono per il numero medio di uova per femmina, il tempo medio di sviluppo, l'incremento della sterilità e della mortalità in conseguenza dell'inincrocio. Queste due ultime misure, in particolare, sembrano indicare l'esistenza di una maggiore « concealed genetic variability » nella popolazione più esterna per la quale i valori stimati del carico genetico, in termini di B, sono circa doppi rispetto a quelli della popolazione di Malamocco e ciò considerando la sopravvivenza sia da uovo che da nauplio ad adulto.

Per avere un ulteriore termine di confronto si sono calcolati un « A » ed un « B » introducendo la percentuale di incroci fertili, al posto della sopravvivenza, nella formula per il calcolo di A e B: in tal modo « B » non rappresenta il numero di equivalenti letali ma eventualmente il numero di « equivalenti di sterilità » (Temin, 1966). Per la popolazione di Alberoni si è ottenuto un « B » = 0,369 e per quella di Malamocco « B » = 0,239. Quindi, anche prendendo in considerazione i geni che influenzano la fertilità, la popolazione di Alberoni sembra presentare un carico genetico maggiore.

Gli esperimenti 3 e 4 non hanno confermato tali risultati, se non nel senso che le due popolazioni sono diverse: queste infatti presentano una notevole differenza nella statistica A mentre i valori di B sono molto prossimi. Tuttavia, come si è già detto, la sopravvivenza della generazione F = 0 per la popolazione di Alberoni è risultata eccezionalmente bassa, probabilmente per cause accidentali, portando così a sottostimare il valore di B. Le prove ripetute su animali pescati nel 1975 hanno invece pienamente confermato i primi esperimenti.

In ogni caso, tutti i dati concordano nell'indicare che le due popolazioni presentano caratteristiche dissimili: ciò suggerisce l'ipotesi che nell'interno della laguna di Venezia la popolazione di *T. holothuriae* sia suddivisa in un certo numero di subpopolazioni parzialmente isolate tra loro. Il fatto che i campionamenti siano stati fatti a soli tre chilometri circa di distanza induce a ritenere che, pur essendoci un continuo « gene flow » all'interno della laguna,

la velocità di migrazione sia piuttosto bassa e, forse, in parte legata al casuale trasporto di alghe che si staccano dal fondo (Fava e Volkmann, 1975).

I risultati, nei limiti in cui il carico genetico espresso come « equivalenti letali » può essere preso a misura della variabilità genetica, sono in favore dell'ipotesi che la popolazione più esterna sia caratterizzata da una variabilità genetica maggiore rispetto alla più interna. Ciò potrebbe in parte dipendere dal fatto che la popolazione di Malamocco può essere considerata, e non solo geograficamente, come marginale: la possibile esistenza di un rapporto tra basso carico genetico e marginalità è stata suggerita e discussa per una popolazione di *Drosophila pseudoobscura*, da Dobzhansky *et coll.* (1963). Ma sembra più probabile che il fenomeno possa essere attribuito alle differenze ecologiche esistenti tra le due stazioni. Si è già precisato che da un punto di vista chimico-fisico, includendo anche la variabilità in corrispondenza del ciclo tidale diurno, le due aree campionate non presentano differenze sostanziali, mentre l'eterogeneità ambientale è molto maggiore nella stazione più vicina al mare: in questa, cioè, vi è un maggior numero di nicchie disponibili o, se si vuole, una più elevata « ampiezza di nicchia » per la specie esaminata. La variabilità genetica sarebbe quindi legata all'eterogeneità ambientale in accordo con l'ipotesi « ampiezza di nicchia-variazione genetica » (si veda Levinton, 1975 e riferimenti bibliografici ivi riportati).

L'interpretazione sopra esposta sembra concordare anche con le misure effettuate su *T. bulbisetosa* di Malamocco, pur premettendo che il confronto tra specie diverse richiede una certa cautela. Questa specie vive nel medesimo ambiente di *T. holothuriae*, gli esemplari delle due specie vengono sempre catturati assieme e probabilmente le loro nicchie sono in gran parte sovrapposte; infatti, le statistiche A e B per entrambe le specie catturate a Malamocco differiscono solo lievemente.

Nelle Tabelle II, IV e VII sono dati anche i valori del rapporto B/A che Morton, Crow e Müller (1956) hanno suggerito come misura adatta a valutare quanta parte del carico genetico sia mutazionale e quanta segregazionale (o bilanciata). Tuttavia la validità di questa discriminazione è stata discussa criticamente da vari Autori (Dobzhansky, Spassky e Tidwell, 1963; Malogolowkin-Cohen *et alii*, 1964; Mettler *et alii*, 1966, Tobari e Murata, 1970; Dobzhansky, 1970; Kosuda, 1972) e nel caso di *Tisbe* è per lo meno difficile stabilire l'attendibilità di stime basate su tale rapporto, anche in considerazione del fatto che non è noto sino a che punto l'epistasi possa operare nelle specie considerate.

Riteniamo comunque che la differenza riscontrata tra le popolazioni esaminate sia attribuibile a differenze nella componente segregazionale del carico e ciò sia perché appare per lo meno strano pensare che le due popolazioni presentino tassi di mutazione diversi, sia perché le differenze ecologiche agiscono su quei geni dotati di una qualche adattatività.

Ringraziamenti. Gli Autori ringraziano vivamente il prof. Bruno Battaglia per i suggerimenti e consigli avuti durante la preparazione del manoscritto.

BIBLIOGRAFIA

- DOBZHANSKY TH. (1970) – *Genetics of the evolutionary process*, Columbia University Press, N. York, 505 pp.
- DOBZHANSKY TH., HUNTER A. S., PAVLOVSKY O., SPASSKY B. e WALLACE B. (1963) – *Genetics of natural populations*. XXXI. *Genetics of an isolated marginal population of Drosophila pseudoobscura*, «Genetics», 48, 91–103.
- DOBZHANSKY TH., SPASSKY B. e TIDWELL T. (1963) – *Genetics of natural populations*. XXXII. *Inbreeding and the mutational and balanced genetic loads in natural populations of Drosophila pseudoobscura*, «Genetics», 48, 361–373.
- FAVA G. e VOLKMANN B. (1975) – Tisbe (*Copepoda: Harpacticoida*) species from the lagoon of Venice. I. *Seasonal fluctuations and ecology*, «Marine Biology», 30, 151–165.
- KOSUDA K. (1972) – *Synergistic effect of inbreeding on viability in Drosophila virilis*, «Genetics», 72, 461–468.
- LAZZARETTO-COLOMBERA I., FAVA G. e GRADENIGO-DENES M. (1976) – *Carico genetico in Tisbe (Copepoda, Harpacticoida)*. I. *Tisbe holothuriae di due popolazioni del Mediterraneo occidentale*, «Accad. Naz. Lincei, Rc.» (in stampa).
- LEVINTON J. S. (1975) – *Levels of genetic polymorphism at two enzyme encoding loci in eight species of the Genus Macoma (Mollusca: Bivalvia)*, «Marine Biology», 33, 41–47.
- MALOGOLOWKIN-COHEN CH., LEVENE H., DOBHANSKY N. P. e SOLIMA SIMMONS A. (1964) – *Inbreeding and the mutational and balanced loads in natural populations of Drosophila willistoni*, «Genetics», 50, 1299–1311.
- METTLER L. E., MOYER S. E. e KOJIMA K. (1966) – *Genetic loads in cage populations of Drosophila*, «Genetics», 54, 887–898.
- MORTON N. E., CROW J. F. e MÜLLER H. J. (1956) – *An estimate of the mutational damage in man from data on consanguineous marriages*, «Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.», 42, 855–863.
- TEMIN R. G. (1966) – *Homozygous viability and fertility loads in Drosophila melanogaster*, «Genetics», 53, 27–46.
- TOBARI I. e MURATA M. (1970) – *Effects of X rays on genetic loads in a cage population of Drosophila melanogaster*, «Genetics», 65, 107–119.