
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI
RENDICONTI

VALERIO SCALI, MASSIMO MASETTI

**Variazioni intrastagionali dello spotting e selezione in
Maniola Jurtina L. (Lepidoptera, Satyridae)**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 58 (1975), n.2, p. 244–257.*

Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1975_8_58_2_244_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/>

Zoologia. — *Variazioni intrastagionali dello spotting e selezione in Maniola Jurtina L. (Lepidoptera, Satyridae).* Nota di VALERIO SCALI e MASSIMO MASETTI (*), presentata (**) dal Socio M. BENAZZI.

SUMMARY. — Spot-distributions observed in *Maniola jurtina* during the emergence spell of both sexes do not show significant intraseasonal shifts in continental low colonies of central Italy, where an aestivation of the females occurs. Similarly, after the diapause, egg-laying females do not undergo any real spotting shift. Comparisons between the spot-distribution of female samples taken before and after aestivation show however, in certain years, significant spotting differences, the shifts always tending towards lower values. The calculated selection against highly spotted phenotypes during the imaginal diapause amounts in many instances to 65-70%. In mountain colonies, where no diapause occurs, male spotting does not usually show any significant intraseasonal change; female spotting, on the contrary, often shows significant shifts towards lower values as the flying activity precedes. Gonadal ripening analysis shows that egg-laying only starts when the lowering of the spot-distribution has already occurred.

At Poggio, a colony of intermediate altitude, the spotting of the females, flying at different dates, has been correlated with their emergence time through the ascertainment of the gonadal condition of each specimen. It has been possible to detect that the selection against highly spotted adults is responsible for the lowering of the spotting among early emergers, but later on the maintaining of low spot-values or the further lowering is due to the relative increase in frequency of low spotted hatching females. The results here obtained suggest that this second mechanism is at work when intraseasonal shifts are produced in mountain colonies.

The increase of low spotted specimens among late emergers seems rather due to selection activity on pre-imaginal instars than to differential growth-speed of the various presumptive spot-phenotypes.

Intraseasonal shifts, however brought about, indicate the physiological role of the spot-genes and suggest the existence of balancing advantages and disadvantages of the different spot- genotypes during the insect life-cycle.

From the data on the intraseasonal shifts it appears that the female sex is much more selected than the male one; consistently with the sex-ratio changes these findings point out a more direct role of the females in the evolutionary adjustments of this butterfly.

INTRODUZIONE

M. jurtina presenta sulla faccia inferiore delle ali posteriori un numero variabile di macchie dette « spots ». Gli spots sono situati in posizioni ben definite su ciascuna ala posteriore (cfr. Scali, 1971 b) e possono variare di norma da 0 a 5 a seconda che nessuna o tutte le posizioni presentino lo spot. Di tutte le possibili situazioni e combinazioni solo alcune si verificano comunemente, e per di più, con frequenze diverse nei due sessi.

Il numero degli spots mostra una buona ereditabilità, essendo questa dello $0,78 \pm 0,16$ per le femmine e dello $0,47 \pm 0,2$ per i maschi. (McWhirter,

(*) Lavoro eseguito nell'Istituto di Zoologia e Anatomia Comparata dell'Università di Pisa col contributo del C.N.R.

(**) Nella seduta dell'8 febbraio 1975.

citato da Ford, 1971), risultando così ad espressione parzialmente controllata dal sesso.

Ogni campione di maschi e di femmine è caratterizzabile sia dalla distribuzione degli individui nelle sei classi di frequenza (da 0 a 5 spots), sia dallo «spotting medio», ottenuto dividendo la somma degli spots di un'ala (la sinistra per convenzione) per il numero degli individui del campione stesso. Il valore dello spotting è diverso per i due sessi risultando sempre più alto nei maschi che nelle femmine, ma esiste una chiara correlazione positiva fra i due valori (McWhirter, 1957; Scali, 1971 b, 1972).

M. jurtina ha una generazione all'anno e nelle diverse colonie la distribuzione degli spots può essere confrontata sia per la stessa generazione sia per annate successive; in tal modo si ottiene un quadro spazio-temporale della variabilità di questo carattere. Tale tipo di indagine è stato condotto principalmente per le popolazioni delle Isole Britanniche (cfr. Ford, 1971) e dell'Italia centrale (Scali 1971 b, 1972). L'analisi dei dati ha mostrato che esistono vari tipi di distribuzione degli spots, piuttosto stabili nelle diverse parti dell'areale di *M. jurtina*; così, ad esempio, caratteristica dell'Europa centro-settentrionale è la distribuzione unimodale a 2 spots per i maschi e unimodale a 0 spots per le femmine. Tuttavia, nell'ambito della stabilità generale su un'area molto ampia, sono state accertate in singole popolazioni o zone particolari anche distribuzioni diverse dello spotting e, soprattutto, sono stati osservati dei cambiamenti (shifts) che hanno indicato l'azione di forti pressioni selettive. Tali forze selettive raggiungono e spesso superano il 60-70 % a carico di specifici fenotipi in generazioni successive (Ford, 1971; Scali, 1971 b, 1972).

Nelle popolazioni di pianura ed insulari dell'Italia centrale è stata messa in evidenza una diapausa immaginale delle femmine durante il periodo più caldo (estivazione), della durata variabile di circa 45-60 giorni (Scali, 1971 a; Masetti e Scali, 1972). Alla ripresa dell'attività di volo, in certe annate, le femmine mostrano uno spotting molto più basso e spesso una distribuzione degli spots assai diversa rispetto al periodo pre-estivazione. Tali shifts intrastagionali hanno così permesso di evidenziare l'azione di potenti forze selettive sugli adulti ed è stato possibile calcolare il valore della selezione contro i fenotipi ad alto spotting (2-5 spots), che in alcuni casi è risultato anche dell'80 % (Scali, 1971 b, 1972).

Notevoli cambiamenti intrastagionali dello spotting delle femmine sono stati notati anche in popolazioni della Toscana continentale che non presentano diapausa (Scali, 1971 a, b; Masetti e Scali, 1972). Anche se tali shifts sono molto simili a quelli osservati nelle popolazioni estivanti, si verificano qui in un contesto biologico assai diverso, che fa prevedere quindi modalità di attuazione differenti e pertanto da indagare.

Questa Nota si riferisce appunto all'analisi dettagliata ed alla interpretazione degli «intraseasonal shifts» messi in evidenza nelle popolazioni con e senza estivazione delle femmine, nel periodo 1970-1973.

ANALISI DEI DATI

Nelle colonie di pianura *M. jurtina* presenta un periodo di schiusa che dura 4-5 settimane in media ed il grosso degli sfarfallamenti si ha a partire dall'inizio di Giugno. Alla schiusa i maschi si accoppiano e successivamente muoiono, mentre le femmine, che hanno gonadi immature allo sfarfallamento, dopo la copula smettono di volare ed estivano. Alla fine di Agosto riprendono la loro attività di volo e, divenute ormai mature, depongono le uova (Scali, 1971 a; Masetti e Scali, 1972).

La Tabella I riporta le popolazioni e le annate per le quali è possibile fare confronti per la distribuzione degli spots e lo spotting medio fra raccolte ottenute a date diverse durante il periodo di schiusa e di accoppiamento. Per le femmine possono anche essere effettuati confronti fra campioni raccolti a varie date durante il periodo di deposizione.

Dalla Tabella I si vede che per i maschi si hanno oscillazioni dello spotting medio assai modeste per tutti gli anni di raccolta in tutt'e tre le colonie. Tali shifts, che più frequentemente sono nella direzione di uno spotting più basso, non sono mai risultati così ampi da produrre eterogeneità significativa fra i vari campioni.

Per le femmine gli slittamenti dello spotting medio delle raccolte pre-estivazione sono un po' più marcati che nei maschi, e vanno sempre verso valori più bassi, come si vede chiaramente per S. Maria del Giudice 1970 e Boschetto 1972 e 1973 (Tabella I). Anche per le femmine però, tale abbassamento non ha mai prodotto eterogeneità fra i campioni di date successive di una stessa colonia indicando, analogamente a quanto riscontrato nei maschi, una generale stabilità della distribuzione degli spots durante tutto il periodo di schiusa.

La Tabella I mostra anche che nell'ambito delle popolazioni di femmine estivate si hanno due diverse situazioni: una è quella in cui lo spotting si mantiene costante (o addirittura mostra un leggero aumento, come è accaduto per Boschetto 1971) e l'altra, più frequente, è quella in cui si nota una progressiva diminuzione dello spotting, come si può riscontrare ad esempio a Torre Riccardi 1971. Neppure in questi casi tuttavia, per una data colonia, si rileva eterogeneità nella distribuzione degli spots dei vari campioni di date successive.

L'analisi dello spotting conferma quindi che è pienamente consentito considerare globalmente i lotti di femmine pre- e post-estivazione di ciascuna colonia.

Quando si confrontano nel loro insieme le femmine immature pre-dia-pausa con quelle in deposizione post-dia-pausa, si osserva come, in certi anni, queste differiscano notevolmente per lo spotting medio, essendo i valori dei lotti post-estivazione assai più bassi di quelli pre-estivazione. Inoltre, quasi sempre, con l'abbassamento dello spotting medio si produce anche un nuovo tipo di distribuzione degli spots essendo le femmine in deposizione quasi

TABELLA I

Distribuzione degli spots e spotting medio in colonie con diapausa.

Località	Anno	Sesso	Data	Numero Spots						Totale	Spotting medio	
				0	1	2	3	4	5		♂♂	♀♀
BOSCHETTO . .	1971	♂♂	30/6-5/7	0	0	42	23	14	5	84	2,78	
			7/7-22/7	0	0	56	37	9	6	108	2,67	
		♀♀	30/6-5/7	0	0	98	60	23	11	192	2,72	
			7/7-26/7	19	23	19	8	1	0	70		1,27
				23	27	17	10	1	0	78		1,22
				42	50	36	18	2	0	148		1,24
	1972	♂♂	28/8-17/9	24	14	7	2	0	0	47		0,72
			20/9-23/9	27	8	9	2	0	0	46		0,69
			27/9-15/10	19	21	10	1	0	0	51		0,86
				70	43	26	5	0	0	144		0,77
		♀♀	26/5-24/6	0	1	167	127	49	25	369	2,81	
			4/7-17/7	0	0	44	31	11	5	91	2,75	
			26/5-24/6	0	1	211	158	60	30	460	2,80	
			4/7-17/7	27	69	61	25	8	2	192		1,60
				19	30	27	8	3	0	87		1,38
				46	99	88	33	11	2	279		1,53
			16/8-11/9	24	17	12	3	1	0	57		0,95
			12/9-13/9	31	17	16	3	1	0	68		0,91
			14/9-17/9	16	19	19	8	2	0	64		1,39
	1973	♂♂	28/5-29/5	71	53	47	14	4	0	189		1,08
			14/6-28/6	0	0	29	34	17	1	81	2,88	
				0	0	28	18	10	3	59	2,80	
		♀♀	28/5-14/6	0	0	57	52	27	4	140	2,84	
			28/6	6	7	5	3	0	0	21		1,24
				8	6	6	1	0	0	21		1,00
TORRE RICCARDI . . .	1971	♂♂		14	13	11	4	0	0	42		1,14
			24/8	6	5	8	4	0	0	23		1,43
			6/9	35	19	18	5	0	0	77		0,91
				41	24	26	9	0	0	100		1,03
				0	1	74	57	34	18	184	2,97	
	1971	♂♂	17/6	0	1	30	20	11	7	69	2,90	
			22/6-30/6	0	0	29	26	16	10	81	3,08	
			2/7-20/7	0	0	15	11	7	1	34	2,82	
				0	1	74	57	34	18	184	2,97	

Segue: TABELLA I.

Località	Anno	Sesso	Data	Numero Spots						Totale	Spotting medio	
				0	1	2	3	4	5		♂♂	♀♀
S. MARIA DEL GIUDICE . . .	1972	♀♀	17/6-30/6	2	4	5	2	0	0	13		1,54
			2/7-28/7	4	4	4	1	0	0	13		1,15
		♀♀	18/8-17/9	6	8	9	3	0	0	26		1,35
			21/9-24/9	20	17	13	8	2	0	60		1,25
			28/9-4/10	22	17	14	7	1	0	61		1,14
			6/10-21/10	25	17	15	6	0	0	63		1,03
				31	21	11	5	0	0	68		0,85
		♂♂	19/6-24/6	98	72	53	26	3	0	252		1,06
			4/7-14/7	0	2	209	140	52	17	420	2,69	
				0	0	22	13	8	2	45	2,78	
	1970	♀♀	19/6-24/6	0	2	231	153	60	19	465	2,70	
		♀♀	4/7-14/7	7	7	13	11	1	0	39		1,79
				2	2	5	1	0	0	10		(1,50)
		♀♀	16/8-11/9	9	9	18	12	1	0	49		1,73
			12/9-17/9	29	23	19	7	0	0	78		1,05
				25	17	18	7	2	0	69		1,19
		♂♂	21/6	54	40	37	14	2	0	147		1,12
			24/6-26/6	0	0	32	15	9	1	57	2,63	
			17/7-30/7	0	1	76	56	23	10	166	2,79	
				0	0	7	2	2	0	11	2,54	
	1971	♀♀	21/6-26/6	0	1	115	73	34	11	234	2,74	
		♀♀	17/7-6/8	4	13	11	6	1	0	35		1,63
				6	12	6	1	0	0	25		1,08
		♀♀	30/8	10	25	17	7	1	0	60		1,40
			22/9	19	23	11	6	1	0	60		1,12
				8	7	2	1	0	0	18		0,78
		♂♂	17/6-3/7	27	30	13	7	1	0	78		1,04
			13/7-30/7	0	0	45	29	12	4	90	2,72	
				0	2	29	25	12	3	71	2,78	
		♀♀	17/6-3/7	0	2	74	54	24	7	161	2,75	
			13/7-30/7	5	15	9	1	1	0	31		1,29
				8	8	8	3	0	0	27		1,22
			28/8-2/9	13	23	17	4	1	0	58		1,26
			8/9	17	14	8	6	1	0	46		1,13
			18/9-25/9	13	9	10	4	1	0	37		1,22
				16	4	8	3	0	0	31		0,93
				46	27	26	13	2	0	114		1,10

sempre nettamente unimodali a 0, mentre le popolazioni di partenza, prima della diapausa, mostrano patterns distributivi diversi (Tabella I e fig. 1). L'abbassamento dello spotting ha prodotto per Boschetto 1971 e '72, Torre Riccardi 1972 e S. Maria del Giudice 1970 e '71, una eterogeneità significativa fra le distribuzioni delle femmine pre- e post-diapausa. Date le caratteristiche del ciclo vitale di *M. jurtina* in queste colonie e l'andamento della maturazione gonadica, tale abbassamento è imputabile alla eliminazione selettiva delle femmine con due o più spots durante l'estivazione (Scali, 1971 a; Masetti e Scali, 1972). Il valore della selezione contro i vari fenotipi di spots può essere calcolato col metodo di Woolf (1954). Per S. Maria del Giudice 1970 risulta così una eliminazione delle femmine con 1-4 spots rispetto a quelle senza spots del 69 % (con limiti di confidenza del 95 % all'87,7 % e 21,3 %), mentre per il 1971 lo stesso confronto dà una eliminazione del 57 %

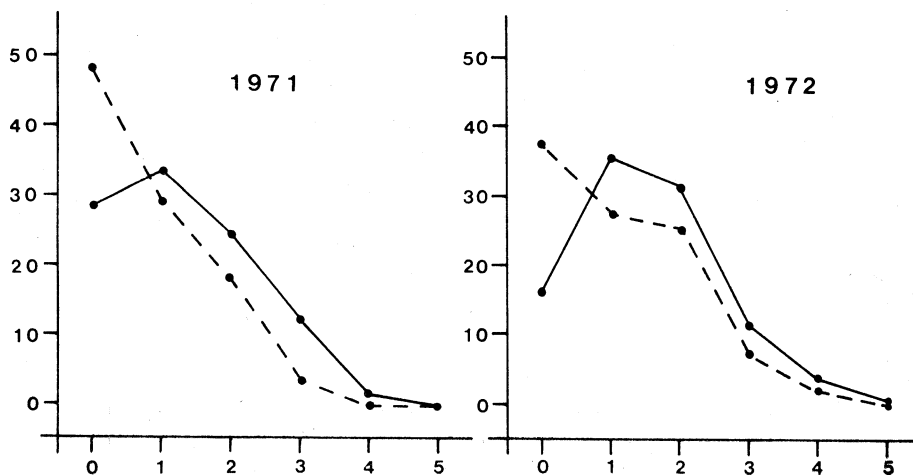


Fig. 1. - Distribuzione degli spots delle femmine di *Maniola jurtina* nella colonia di Boschetto per il 1971 e 1972. In ascisse è riportato il numero degli spots ed in ordinate sono indicate le frequenze percentuali di ogni classe. La linea continua dà la distribuzione pre-estivazione, la linea tratteggiata quella post-estivazione.

(con l.d.c. del 95 % al 71,2 e 12,1 %). Similmente per la colonia di Boschetto si è avuta sia nel 1971 sia nel 1972 una selezione del 67 % (con l.d.c. del 95 % all'81,0 e 41,0 % per il 1971 e al 79,0 e 47,0 % per il 1972) contro le femmine con 2-5 spots rispetto a quelle con 0 spots, essendo risultato che in questa colonia la classe con 1 spot non è stata selettivamente eliminata nelle annate in esame. Inoltre anche a Torre Riccardi la selezione verificatasi durante l'estivazione del 1972 ha prodotto una diminuzione delle femmine con 2-4 spots, rispetto a quelle con 0-1, del 67 % (con l.d.c. del 95 % all'83,0 e 36,0 %).

Esaminiamo ora la situazione riscontrata in due colonie montane, S. Marcello e Prunetta (Tabella II).

TABELLA II

Distribuzione degli spots e spotting medio in colonie senza diapausa.

Località	Anno	Sesso	Data	Numero Spots						Totale	Spotting medio	
				0	1	2	3	4	5		♂♂	♀♀
S. MARCELLO .	1970	♂♂	4/7-11/7	0	0	14	18	9	5	46	3,19	
			15/7-21/7	0	0	54	45	10	2	111	2,64	
			1/8-27/8	0	0	20	14	5	0	39	2,61	
		♀♀	4/7-11/7	0	0	88	77	24	7	196	2,74	
			15/7-1/8	4	13	11	6	1	0	35		1,63
			4/8-27/8	11	11	20	3	0	0	45		1,33
	1971	♂♂	4/8-27/8	15	10	11	4	0	0	40		1,10
				30	34	42	13	1	0	120		1,34
			14/7	0	0	17	10	2	1	30	2,57	
		♀♀	24/7-22/8	0	0	31	25	9	5	70	2,83	
				0	0	48	35	11	6	100	2,75	
			14/7-24/7	10	13	6	3	0	0	32	1,06	
PRUNETTA . .	1972	♂♂	22/8	11	2	4	2	0	0	19	0,84	
			1/9-17/9	43	31	19	4	2	0	99	0,90	
				64	46	29	9	2	0	150		0,93
		♀♀	2/7	8	10	13	3	1	0	35	1,40	
			22/8	23	11	10	4	0	0	48	0,90	
				31	21	23	7	1	0	83		1,11
	1970	♂♂	4/7-11/7	0	0	19	11	8	6	44	3,02	
			21/7	0	1	13	6	6	4	30	2,97	
			1/8-4/8	0	0	12	15	3	2	32	2,84	
		♀♀		0	1	44	32	17	12	106	2,95	
			11/7-1/8	4	7	7	7	3	1	29	2,03	
			4/8	2	5	5	2	1	0	15	1,66	
PRUNETTA . .	1971	♂♂	27/8	10	11	9	3	0	0	33	1,15	
				16	23	21	12	4	1	77		1,58
			14/7	0	0	26	17	7	3	53	2,75	
		♀♀	24/7	0	1	22	11	8	1	43	2,67	
				0	1	48	28	15	4	96	2,72	
			14/7-24/7	0	5	4	1	0	0	10	(1,60)	
PRUNETTA . .		♀♀	22/8-1/9	12	16	8	1	0	0	37	0,90	
				12	21	12	2	0	0	47		1,08

Segue: TABELLA II.

Località	Anno	Sesso	Data	Numero Spots						Totale	Spotting medio	
				0	1	2	3	4	5		♂♂	♀♀
	1972	♂♂	8/7	0	1	57	19	15	3	95	2,60	
			25/7-22/8	0	0	25	13	8	3	49	2,77	
		♀♀	8/7	0	1	82	32	23	6	144	2,66	
			25/7	12	20	21	9	1	0	63		1,47
	1973	♀♀	28/8	6	12	6	3	0	0	27		1,22
				11	23	17	5	2	0	58		1,31
				29	55	44	17	3	0	148		1,39
			12/7	6	5	6	7	0	0	24		1,58
			28/8-29/8	20	14	10	2	0	0	46		0,87
				26	19	16	9	0	0	70		1,11

Per S. Marcello 1972 e Prunetta 1973 le raccolte dei maschi non si prestano ad una suddivisione in campioni di date successive.

A S. Marcello la schiusa dura circa 5-6 settimane ed inizia generalmente alla fine di Giugno, mentre a Prunetta dura solo 4 settimane in media ed inizia entro la prima decade di Luglio. Comune alle due colonie è il fatto che non si assiste mai ad una interruzione dell'attività di volo in quanto le femmine non estivano (Scali, 1971 a; Scali e Masetti, 1972) e che l'evoluzione del rapporto sessi è la stessa nelle due colonie (Scali e Masetti, 1973).

Analizzando lo spotting di campioni successivi si nota che nei maschi le variazioni intrastagionali sono di piccola entità e perfettamente paragonabili a quelle segnalate per le colonie di pianura. Unica eccezione al riguardo è rappresentata dal progressivo abbassamento riscontrato nel 1970 a S. Marcello. L'eterogeneità dei tre campioni a disposizione (Tabella II) raggiunge la significatività essendo $\chi^2_{(4)} = 11,16$ con $0,05 > P > 0,02$.

Nelle femmine la situazione è diversa perché esse, pur in assenza di diapausa, mostrano come situazione comune ampi slittamenti dello spotting, man mano che la schiusa procede, sempre verso valori inferiori. Particolarmente significative risultano al proposito le diminuzioni di S. Marcello 1970 e Prunetta 1970 e 1973. L'abbassamento riscontrato nelle due colonie per il 1970 rasenta la significatività ($0,1 > P > 0,05$ in ambedue i casi) e la raggiunge per Prunetta 1973 ($\chi^2_3 = 9,66$; $0,05 > P > 0,02$).

L'analisi della maturazione gonadica delle femmine adulte rivela che a S. Marcello le prime femmine mature si hanno solo all'inizio di Agosto e che soltanto nella seconda metà del mese sono in deposizione (Tabella III). Anche a Prunetta la situazione è simile: si hanno le prime femmine mature

alla fine di Luglio e la deposizione delle uova avviene dai primi di Agosto in poi, con alcuni giorni di anticipo rispetto a S. Marcello, nonostante che la chiusa a Prunetta cominci più tardi.

In conclusione si può affermare quindi che, almeno per le annate in esame, soltanto le femmine presenti nella seconda metà di Agosto depongono in massa le uova e contribuiscono quindi alla generazione successiva. Tali femmine, soprattutto nelle annate di forte shift, hanno spotting piuttosto basso con distribuzione spesso unimodale a zero.

TABELLA III

Evoluzione della condizione gonadica nelle femmine di M. jurtina di due colonie montane.

Località	Altezza	Data	♀♀ Esaminate	Condizione delle femmine		
				Immature	Mature	In deposi- zione (*)
S. MARCELLO .	700 m s.l.m.	6/7/69	11	11	0	0 (**)
		11/7/70	1	1	0	0
		1-4/8/70	12	9	3	0
		22/8/72	15	0	0	15
		27/8/70	13	0	0	13
PRUNETTA . .	1000 m s.l.m.	8/7/72	23	23	0	0
		20/7/69	6	6	0	0 (**)
		25/7/72	27	25	2	0
		4/8/70	9	5	3	1
		22/8/72	22	0	0	22
		27/8/70	10	0	0	10

(*) Le femmine mature vengono distinte da quelle in deposizione in base al fatto che in queste ultime l'ovidotto comune è pieno di uova mentre esso risulta ancora vuoto nelle prime. (**) Da Scali, 1971 a.

Per poter chiarire attraverso quali meccanismi si producono gli shift intrastagionali dello spotting nelle popolazioni montane del centro Italia, è necessario conoscere lo spotting degli individui che ogni giorno sfarfallano; in tal modo si può decidere se uno shift è dovuto ad un aumento delle femmine con più basso spotting negli sfarfallamenti più recenti, oppure se alla schiusa lo spotting è costante ma si abbassa durante l'attività immaginale. Nel primo caso lo shift è imputabile ad una diversa eliminazione oppure ad un diverso tasso di crescita (rispetto allo spotting presuntivo) negli stadi pre-imma-

ginali (Creed *et al.*, 1959, 1962, 1970; Dowdeswell, 1961, 1962; Beaufoy *et al.*, 1970) nel secondo caso invece lo shift è imputabile ad una sopravvivenza differenziale delle femmine adulte con diverso numero di spots (Scali, 1971 b, 1972). Poiché non è possibile stabilire con sicurezza l'età delle femmine con una semplice osservazione, sarebbe necessario applicare estesamente il metodo di cattura, marcamento, rilascio e ricattura (Fisher e Ford, 1947; Dowdeswell *et al.*, 1949; Ford, 1953; Masetti e Scali, 1972). Tale metodica richiederebbe peraltro una mole di lavoro ingente, ed è stato allora assunto quale criterio distintivo di schiusa più o meno recente il grado di maturazione degli ovaroli, che è direttamente accertabile in ogni femmina (Scali, 1971 a; Masetti e Scali, 1972). Tale criterio, pur con minore precisione, permette di stabilire una correlazione fra data di schiusa e spotting. Un'analisi preliminare di questo tipo è stata condotta per la popolazione di Poggio nel 1970 ed i dati ottenuti hanno fornito indicazioni utili circa i meccanismi con cui si producono gli shifts intrastagionali.

Quella di Poggio è una colonia di collina e nel 1970 ha mostrato un andamento particolare dello sfarfallamento che, iniziato come di regola a Giugno, si è prolungato per tutto Luglio e la prima metà di Agosto. Le femmine schiuse precocemente hanno avuto la diapausa, mentre quelle a schiusa tardiva no; la ripresa dell'attività delle femmine che hanno estivato è avvenuta prima della fine delle schiuse, cosicché non si è avuto nessun periodo di interruzione completa dell'attività di volo (Masetti e Scali, 1972). Al momento della cattura le femmine sono state sezionate e suddivise in base allo sviluppo degli ovari in immature e mature (cfr. Scali, 1971 a).

Di ciascuna femmina è stato ovviamente registrato anche il numero degli spots, cosicché di ogni raccolta è stata ottenuta la distribuzione degli spots sia globale sia in base alla alternativa condizione gonadica (Tabella IV). Se consideriamo lo spotting globale dei lotti raccolti alle varie date, si può vedere che nel corso della stagione si è verificato un chiaro shift poiché dalla distribuzione a flat-top (all'incirca uguali frequenze di individui con 0,1 e 2 spots) osservata a Giugno-Luglio, si è passati ad un pattern chiaramente unimodale a zero in Agosto; pattern di unimodalità a zero che si è accentuato ancor più a Settembre.

Lo spotting medio è passato così da un valore di 1,41 per le raccolte di fine Giugno-inizio di Luglio, a quello di 0,56 dei campioni di fine stagione (Tabella IV). Se si confronta adesso lo spotting delle femmine catturate a Giugno-Luglio, risultate tutte immature in quanto sfarfallate di recente e non ancora entrate in estivazione, con quelle schiuse più di un mese dopo e cioè con quelle immature del 13 Agosto (Tabella IV), si vede che lo spotting ha un valore diverso e la distribuzione è già passata dal flat-top a unimodale a zero. Fra le femmine schiuse tardivamente vi sono così più individui con 0 spots e l'eterogeneità di due campioni è misurata da un $\chi^2_{(3)} = 11,01$ risultando così $0,02 > P > 0,01$. Si può quindi affermare che l'abbassamento intrastagionale dello spotting è sicuramente associato ad un cambiamento relativo delle frequenze dei vari fenotipi già alla schiusa.

TABELLA IV

*Spotting e condizione gonadica delle femmine di M. jurtina
a Poggio 1970.*

Data	Condiz. gonadica	Numero degli Spots						Totale	Spotting medio
		0	1	2	3	4	5		
29/6-12/7		10	16	19	6	0	0	51	1,41
	Immature .	10	16	19	6	0	0	51	1,41
	Mature . . .	0	0	0	0	0	0	0	—
13/8		31	24	12	3	0	0	70	0,81
	Immature .	22	13	7	3	0	0	45	0,80
	Mature . . .	9	11	5	0	0	0	25	0,84
31/8		41	25	16	4	0	1	87	0,85
	Immature .	4	0	0	0	0	0	4	—
	Mature . . .	37	25	16	4	0	1	83	0,89
25/9		19	9	3	1	0	0	32	0,56
	Immature .	0	0	0	0	0	0	0	—
	Mature . . .	19	9	3	1	0	0	32	0,56

Anche il fatto che le quattro femmine immature del 31 Agosto sono tutte a 0 spots è in accordo con tale conclusione.

Pare tuttavia che in questa colonia anche un'altra componente contribuisca all'abbassamento dello spotting e cioè l'eliminazione selettiva di femmine adulte, a schiusa precoce e con alto spotting, durante il periodo di estivazione e maturazione gonadica. Sembra infatti ragionevole ritenere, in base alla caratteristica evoluzione delle gonadi degli individui estivanti (Scali, 1971 a, b, 1972; Masetti e Scali, 1972) che le femmine completamente mature alla data del 13 Agosto derivino da esemplari sfarfallati intorno alla fine di Giugno-inizio di Luglio, se non addirittura da sfarfallamenti precedenti. Il confronto fra la distribuzione degli spots nelle femmine, immature, di Giugno-Luglio e quella delle femmine mature del 13 Agosto indica che c'è stata una notevole selezione contro gli individui ad alto spotting. Tale diminuzione ha prodotto una eterogeneità significativa fra i due campioni, essendo il $\chi^2_{(2)} = 6,14$, con $0,05 > P > 0,02$. Se si confrontano nei due lotti gli individui con 0-1 spots rispetto a quelli con 2-3, secondo il solito metodo di Woolf (1954), si può inoltre calcolare una selezione del 74 % (con l.d.c. del 95 % al 91,6 e 20,0 %) contro questi ultimi. È da osservare anche che man mano che la schiusa procede e la distribuzione degli spots delle femmine

neosfarfallate ha acquisito il pattern di unimodalità a zero, la selezione sulle femmine adulte durante la maturazione gonadica sembra diminuire o addirittura annullarsi. La distribuzione degli spots delle femmine immature del 13 Agosto e quella delle femmine mature delle raccolte successive sono chiaramente omogenee, essendo $P > 0,9$ rispetto al campione del 31/8 e di $0,5 > P > 0,3$ rispetto a quello del 25 Settembre. A Poggio quindi, le femmine che sfarfallano precocemente e che hanno uno spotting medio piuttosto alto, subiscono una selezione delle classi a più spots durante la maturazione gonadica, analogamente a quanto già notato per le colonie di pianura, mentre le femmine che schiudono più tardivamente e che già alla schiusa mostrano uno spotting chiaramente basso, non sembrano subire una selezione ulteriore da adulte per quanto riguarda lo spotting. Anche a Poggio il risultato dello shift intrastagionale è quello di produrre una popolazione di femmine in deposizione con uno spotting piuttosto basso sia che esse derivino da schiuse precoci che da schiuse tardive.

Se si considera a questo punto la situazione riscontrata a Prunetta e S. Marcello alla luce delle precedenti osservazioni, per analogia con la situazione di Poggio, si può ritenere che anche nelle colonie montane lo shift intrastagionale dello spotting sia correlato con lo sfarfallamento di femmine a spotting più basso man mano che la schiusa procede. Alcune osservazioni in proposito, riferentisi alla colonia di S. Marcello, indicano infatti che fra le schiuse tardive aumentano gli individui con 0 e 1 spots. L'altra componente dello shift, e cioè la selezione delle femmine adulte, non può essere esclusa ma, in mancanza di prove dirette, non può esser senz'altro accettata per le colonie montane, anche perché nella colonia di Poggio essa è risultata principalmente associata all'estivazione.

CONCLUSIONI

L'analisi fin qui condotta sui cambiamenti intrastagionali dello spotting ha mostrato che si hanno situazioni diverse nei due sessi.

I dati relativi ai maschi mostrano che di solito sia nelle colonie di pianura sia in quelle montane non si hanno cambiamenti intrastagionali significativi. Tale stabilità indica che per quanto riguarda lo spotting non si ha selezione durante lo stadio immaginale e che gli adulti sfarfallati in tempi successivi hanno frequenze relative degli spots assai costanti. L'unica eccezione a questa situazione è rappresentata dallo shift riscontrato a S. Marcello nel 1970; tale eccezione però è imputabile al fatto che i maschi del primo lotto (4-11 Luglio) contengono sicuramente le primissime schiuse che, come già notato anche in altre colonie, sono rappresentate da individui con spotting nettamente più alto di quello riscontrabile nei giorni immediatamente successivi e per tutto il restante periodo della schiusa.

Per le femmine la situazione è assai diversa e, inoltre, bisogna distinguere la condizione delle colonie estivanti da quella che si ha nelle colonie senza estivazione. Le femmine di popolazioni che estivano non mostrano slittamenti dello spotting tali da produrre eterogeneità né durante il periodo

di schiusa né durante il periodo di deposizione; si può quindi escludere che durante l'attività di volo si operi una selezione per lo spotting. Poiché in base alla condizione gonadica si può pure escludere l'apporto determinante di nuovi sfarfallamenti dopo l'estivazione, la notevole differenza rilevabile in certi anni fra lo spotting delle popolazioni prima e dopo la diapausa è perciò attribuibile alla selezione contro le femmine ad alto spotting durante questo periodo.

Si può rilevare a questo proposito che, anche se gli spots possono essere importanti di per sé, questi dati sulla selezione delle femmine in estivazione suggeriscono pure un diverso valore di sopravvivenza dei vari genotipi regolanti lo spotting.

Lo shift intrastagionale non è però legato all'estivazione in sé dato che cambiamenti simili si hanno anche nelle popolazioni le cui femmine non estivano. Nella popolazione di Poggio, e con ogni probabilità anche in quelle di Prunetta e S. Marcello, è causato dalla concentrazione di individui con basso spotting nelle schiuse tardive. Tale fatto può avere una duplice origine e realizzarsi cioè sia attraverso una selezione sugli stadi preimmaginali sia attraverso un tasso di sviluppo differenziale, più lento per le larve e pupe di femmine con basso spotting presuntivo.

Il fatto che gli shifts intrastagionali si verifichino solo in certi anni si accorda però meglio con l'ipotesi selettiva, dato che la eventuale regolazione del tasso di crescita in base allo spotting dovrebbe essere valida generalmente e non variamente operante di anno in anno nella stessa popolazione. Essa inoltre dovrebbe realizzarsi in maniera assai diversa nei due sessi dato che gli shifts nei maschi sono inesistenti o limitati alle primissime schiuse. L'ipotesi selettiva sembra quindi più probabile.

È da notare tuttavia che, qualunque sia la spiegazione degli shifts intrastagionali delle colonie montane, essi provano ancora una volta l'azione pleiotropica dei geni che negli adulti regolano gli spots, poiché tali geni risultano correlati con caratteristiche fisiologiche influenzanti la diversa fitness e/o la velocità di crescita di larve e pupe. Nonostante la forte selezione contraria, operante sugli adulti o sugli stadi preimmaginali, i geni che determinano alto spotting non vengono eliminati; il ripetersi, anche in annate successive, degli stessi shifts intrastagionali sta a dimostrare quindi che se in alcuni stadi del ciclo vitale sono favoriti i genotipi «basso spotting», in altri, devono essere avvantaggiati i genotipi «alto spotting». Si evidenzia così nelle femmine una «balance» di vantaggi e svantaggi selettivi che promuove il pattern di selezione endociclica già segnalato per *M. jurtina* (Beaufoy *et al.*, 1970; Scali 1971 b, 1972). I maschi, per la maggiore stabilità del loro spotting, sembrano meno sensibili alle pressioni selettive microambientali anche se, ovviamente, rispondono alle condizioni ecoclimatiche delle varie zone dell'areale di distribuzione ed, in maniera particolare, degli habitats insulari (Dowdeswell *et al.*, 1967; Ford, 1971; Scali, 1971 b, 1972). Quali siano le precise caratteristiche fisiologiche correlate allo spotting è però attualmente sconosciuto.

La conclusione che le femmine sono più soggette dei maschi alla selezione è suffragata anche dai cambiamenti della sex-ratio nei vari stadi del ciclo vitale. Risulta infatti che gli individui di sesso femminile sono assai più numerosi di quelli di sesso maschile allo stadio embrionale mentre sono più scarsi di questi dal quinto stadio larvale in poi (Scali e Masetti, 1973; Masetti e Scali, 1974). Si può concludere quindi che in *M. jurtina* i processi evolutivi sembrano esser portati avanti prevalentemente attraverso la selezione delle femmine.

BIBLIOGRAFIA

- BEAUFOY E. M., BEAUFOY S., DOWDESWELL W. H. and MCWHIRTER K. G. (1970) - *Evolutionary studies on* *Maniola jurtina* (Lepidoptera, Satyridae), The Southern English Stabilisation, 1961-68, «Heredity» (Lond.), 25, 105-112.
- CREED E. R., DOWDESWELL W. H., FORD E. B. and MCWHIRTER K. G. (1959) - *Evolutionary studies on* *Maniola jurtina*. The English Mainland, 1956-57, «Heredity» (Lond.), 13, 363-391.
- CREED E. R., DOWDESWELL W. H., FORD E. B. and MCWHIRTER K. G. (1962) - *Evolutionary studies on* *Maniola jurtina*. The English Mainland, 1958-60, «Heredity» (Lond.), 17, 237-265.
- CREED E. R., DOWDESWELL W. H., FORD E. B. and MCWHIRTER K. G. (1970) - *Evolutionary studies on* *Maniola jurtina* (Lepidoptera, Satyridae). The «boundary phenomenon» in Southern England, 1961 to 1968. «Essays in evolution and genetics in honor of Theodosius Dobzhansky», Suppl. to «Evolutionary Biology» (Amsterdam), North Holland Publ. Co. xv+594 pp.
- DOWDESWELL W. H. (1961) - *Experimental studies on natural selection in the butterfly* *Maniola jurtina*, «Heredity» (Lond.), 16, 39-52.
- DOWDESWELL W. H. (1962) - *A further study of the butterfly* *Maniola jurtina* in relation to natural selection by *Apanteles tetricus*, «Heredity» (Lond.), 17, 513-523.
- DOWDESWELL W. H., FISHER R. A. and FORD E. B. (1949) - *The quantitative study of populations in the Lepidoptera*. 2. *Maniola jurtina* L., «Heredity» (Lond.), 3, 67-84.
- FISHER R. A. and FORD E. B. (1947) - *The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth* *Panaxia dominula* L., «Heredity» (Lond.), 1, 143-174.
- FORD E. B. (1953) - *The experimental study of evolution*, «Rep. Aust. Ass. Adv. Sci.», 28, 143-154.
- FORD E. B. (1971) - «Ecological Genetics», 3rd. edn. Chapman and Hall (London).
- MASETTI M. and SCALI V. (1972) - *Ecological adjustments of the reproductive biology in* *Maniola jurtina* from Tuscany, «Acc. Naz. Lincei Rend. Sci. fis. mat. e nat.», ser. VIII, 53, 460-70.
- MASETTI M. and SCALI V. (1974) - *Ciclo vitale e sex-ratio in* *Maniola jurtina*, «Atti XLII Convegno U.Z.I. Boll. Zool.» (in stampa).
- MCWHIRTER K. G. (1957) - *A further analysis of variability in* *Maniola jurtina* L., «Heredity», (Lond.), 11, 359-371.
- SCALI V. (1971 a) - *Imaginal diapause and gonadal maturation of* *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Satyridae) from Tuscany, «J. Anim. Ecol.», 40, 467-72.
- SCALI V. (1971 b) - *Spot-distribution in* *Maniola jurtina* (Lepidoptera, Satyridae); Tuscan Mainland 1967-69, «Monitore Zool. Ital., n.s.», 5, 147-63.
- SCALI V. (1972) - *Spot-distribution in* *Maniola jurtina*, Tuscan Archipelago, 1968-1970, «Heredity» (Lond.), 29, 25-36.
- SCALI V. and MASETTI M. (1973) - *The population structure of* *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Satyridae), the sex-ratio control, «J. Anim. Ecol.», 42, 773-778.
- WOOLF E. (1954) - *On estimating the relation between blood group and disease*, «Ann. Hum. Gen.», 19, 251-253.