

Stato attuale delle conoscenze sulle popolazioni autoctone di trota in Italia: necessità di un approccio integrato.

Present knowledge on the native trout populations in Italy: needs of an integrated approach.

Giunto in redazione il 24/02/2005

MASSIMO LORENZONI

Dipartimento di Biologia Cellulare e Ambientale.
Università degli Studi di Perugia

GIUSEPPE MAIO

Aquaprogram s.r.l. - Vicenza

FRANCESCO NONNIS MARZANO

Dipartimento di Biologia Evolutiva e Funzionale.
Università degli Studi di Parma

Keywords

Italian native trout populations, systematic, morphology, genetic, perspectives, *Salmo trutta*.

Summary

In this paper, the present knowledge on the distribution of autochthonous trout populations in the Mediterranean basin is presented on the basis of a synthesis of the available scientific literature. The authors illustrate a detailed analysis of both the morpho-phenotypic and the molecular genetics approaches, with the aim of demonstrating that in spite of several improvements in the methodologies, many doubts and uncertainties still remain on the taxonomic identification and the phylogeny of Italian trouts. In this review particular emphasis has been dedicated to the evaluation and fixation of basic aspects to stimulate a future discussion and a common approach to the solution of strictly connected management and scientific issues.

Riassunto

In questo lavoro è presentata una sintesi delle attuali conoscenze scientifiche sulla distribuzione delle popolazioni autoctone di trota nel bacino del Mediterraneo. Gli autori, partendo da un'analisi dettagliata dell'evoluzione degli approcci morfologico-fenotipico e genetico molecolare, hanno voluto evidenziare come, a fronte di notevoli risultati raggiunti in campo metodologico, permangano ancora oggi incertezze e dubbi nell'identificazione sistematica e nella filogenesi delle trote italiane. Lo scopo di questa review è di fissare alcuni aspetti fondamentali in grado di stimolare una discussione su problematiche scientifiche e gestionali, strettamente connesse, per cercare di intraprendere un percorso organico verso la loro soluzione.

Introduzione

Negli ultimi decenni si è assistito, da parte degli Enti gestori della fauna ittica, ad un aumento della sensibilità verso i temi della conservazione e del sostegno a endemismi o autoctonie ittiche, sia nelle zone in qualche modo adibite alla protezione della fauna (Parchi, Riserve) sia nei territori dove la pesca rappresenta un'attività sviluppata.

Tale attenzione, sollecitata da vari studiosi, ha trovato terreno fertile presso gli Enti gestori anche per le evidenti situazioni di degrado faunistico che si stanno sempre più estendendo sul territorio naturale, a causa dell'introduzione sempre più frequente delle specie alloctone e la contrazione di areale e di consistenza delle popolazioni autoctone. Questi elementi, uniti al peggioramento morfologico dei corsi d'acqua e qualitativo delle acque, hanno portato alla luce squilibri faunistici molto consistenti che hanno avuto ripercussioni dirette sulla pesca (soprattutto dilettantistica), comportando la necessità da parte dei gestori territoriali di sopperire alla scarsità di certa fauna con l'introduzione di quantità sempre maggiori di materiale proveniente da allevamento. Nonostante gli sforzi economici ed organizzativi, tali pratiche raramente consentono di esercitare un'azione efficace di sostegno alle popolazioni compromesse nel rispetto degli equilibri instauratisi in millenni di evoluzione. In alcune situazioni, invece, questo tipo di azioni gestionali ha addirittura provocato il collasso delle popolazioni locali esistenti, a favore dei ceppi o delle specie immesse massicciamente che, in competizione spaziale, alimentare e riproduttiva, hanno avuto negli anni la meglio sulle ridotte popolazioni stanziali, senza per altro sostituirle in maniera equilibrata nel territorio. Il risultato negativo induce i gestori, almeno in certe aree, a continue immissioni di materiale ittico per surrogare la mancanza di riproduzione naturale, entrando così in un circolo vizioso e poco costruttivo.

Proprio per evitare la generalizzazione di queste situazioni e prendendo spunto dalle analisi territoriali che si sono intensificate negli ultimi decenni, molti Enti gestori hanno sostenuto progetti di recupero di popolazioni autoctone o ritenute tali e, comunque, in grado di automantenersi, nella speranza di intervenire in modo stabile sull'ambiente a ripristinare l'originaria diversità biologica.

Molti interventi in questo senso sono stati orientati nei confronti della trota fario (*Salmo trutta*), uno degli elementi di pregio della nostra fauna ittica e su cui si concentra una grande attenzione e pressione da parte del mondo della pesca. Sono stati avviati così, a partire dagli anni '80, una serie di progetti che prevedevano l'identificazione ed il sostegno di popolazioni locali di vari salmonidi autoctoni come la trota marmorata, la trota fario, la trota macrostigma ed il carpione.

Sulla base di tali esperienze è risultata evidente una serie di problemi di carattere sistematico che introducevano elementi di incertezza anche nelle operazioni gestionali, nel senso che la determinazione certa della specie o del ceppo da recuperare o proteggere era limitata dalle tecniche e dalle conoscenze acquisite. Le ripercussioni di tali incertezze sono facilmente intuibili e per questo motivo sono iniziati numerosi studi basati sulle caratteristiche morfologiche e genetiche che potessero portare ad una definizione chiara degli elementi di identificazione specifica e alla messa a punto di tecniche analitiche certe su base genetica (anche mutate da altri rami della zoologia).

In questa nota vengono ripercorsi gli approcci morfologico e genetico per l'individuazione e la caratterizzazione delle popolazioni autoctone di trota "di torrente", tracciando negli anni l'evoluzione dello stato delle conoscenze sia a livello internazionale che italiano. Lo sforzo compiuto dagli autori non è quello di presentare una review completa e critica delle pubblicazioni sull'argomento, quanto di riassumere la situazione e il percorso storico-scientifico che l'ha generata, al fine di stimolare una discussione su queste problematiche (scientifiche e gestionali, strettamente connesse) per cercare di intraprendere un percorso futuro e organico verso la soluzione di tali problemi.

L'approccio morfologico

Uno dei maggiori vantaggi offerti dalle metodiche morfologiche consiste nel fatto che i dati morfometrici, le caratteristiche della livrea ed in parte anche alcuni caratteri meristici possono essere raccolti in un numero molto elevato di soggetti, in modo abbastanza rapido e senza necessariamente richiedere il sacrificio degli esemplari esaminati. Oggi, grazie soprattutto all'ausilio delle tecniche di analisi delle immagini, le possibilità di raccolta incruenta dei dati sono notevolmente aumentate (Cadrin e Friedland, 1999; Cadrin, 2000). Gli svantaggi maggiori connessi all'uso dei

marcatori morfologici sono soprattutto conseguenza del fenomeno della plasticità fenotipica e cioè della capacità di un genotipo di produrre fenotipi diversi in risposta ai gradienti ambientali (Swain *et al.*, 2005). Diffomità osservabili nelle caratteristiche fenotipiche di gruppi diversi di individui possono riflettere la presenza di differenze genetiche, di differenze indotte dall'ambiente o da una combinazione a vari livelli delle due. Tale considerazione è maggiormente vera nel caso di organismi come i salmonidi in cui la plasticità dei tratti fenotipici è particolarmente elevata (Benke, 1992). Sebbene spesso sia stata considerata come non adattativa, ricerche condotte su organismi diversi hanno evidenziato la possibilità che la plasticità fenotipica rappresenti una risposta favorita dalla selezione naturale all'eterogeneità ambientale (Via *et al.*, 1995; Holopainen *et al.*, 1997). Quando si utilizzano le caratteristiche morfologiche per effettuare dei confronti fra gruppi di individui eterogenei nella composizione (provenienza, taglia, struttura per età, sesso) sorgono altre difficoltà a causa della presenza della variabilità legata ai cambiamenti che avvengono nell'ontogenesi, alla presenza di dimorfismo sessuale o per cause diverse; affinché le informazioni raccolte possano essere di validità generale tale variabilità deve necessariamente essere minimizzata (Beacham, 1985; Reist, 1985).

Nel caso del problema del riconoscimento dei ceppi autoctoni della trota fario le caratteristiche fenotipiche che maggiormente hanno attirato l'attenzione dei ricercatori in Italia sono essenzialmente tre: i caratteri meristici, i caratteri morfometrici e le caratteristiche della livrea.

I caratteri meristici riguardano i numeri di alcuni caratteri discreti, serialmente ripetuti e che possono essere contati, come vertebre, raggi delle pinne, scaglie, branchiospine, ecc. (Lagler *et al.*, 1962; Waldman, 2005). La plasticità fenotipica dei caratteri meristici è stata studiata in modo molto dettagliato e molti fattori ambientali (salinità, luminosità, ossigeno disciolto, ecc.) sono risultati determinanti nel condizionarne i valori (Lindsey, 1988). Tra questi l'influenza della temperatura è stata analizzata in modo particolare ed i risultati indicano la presenza di una norma di reazione che nella maggior parte dei casi è di tipo negativo: ad esempio a temperature più basse corrisponde un numero delle vertebre e dei raggi delle pinne più elevato (Taning, 1952; Lindsey, 1988; Swain *et al.*, 2005). L'ambiente di sviluppo può esercitare un'influenza determinante sui valori raggiunti da molti caratteri meristici, anche se nell'ontogenesi il numero delle parti è molto spesso fissato precocemente e rimane invariato senza più risentire dei successivi cambiamenti ambientali; in tali parametri la variabilità legata alla taglia degli esemplari è quindi un fenomeno meno importante rispetto a quanto avviene per i parametri morfometrici (Swain *et al.*, 2005). Nel caso delle appendici piloriche, carattere al quale è stato attribuito un elevato valore discri-

minante nel riconoscimento delle popolazioni autoctone di trota (Guyomard e Krieg, 1986; Olivari e Brun, 1988; Gandolfi e Zerunian, 1986; Giovinazzo *et al.*, 1991; Forneris *et al.*, 1996), alcune ricerche hanno tuttavia evidenziato come il loro numero possa essere correlato alla lunghezza dei soggetti esaminati (Carletti *et al.*, 2003).

I caratteri morfometrici descrivono gli aspetti della forma di un organismo e, diversamente dai caratteri meristici, rappresentano delle variabili continue e non discrete. L'obiettivo di un'analisi morfometrica è la descrizione della forma (Schaefer, 1991), che subisce generalmente dei cambiamenti ontogenetici associati alla presenza di un accrescimento allometrico; per essere efficacemente utilizzate nella caratterizzazione e discriminazione delle popolazioni, nelle misure morfometriche deve essere necessariamente ridotta l'influenza della taglia (Beacham, 1985; Reist, 1985; Schaefer, 1991). Tale influenza può essere eliminata mediante una standardizzazione dei valori misurati in funzione della lunghezza dei soggetti esaminati; in genere l'utilizzo di formule che tengano conto delle relazioni allometriche esistenti è ritenuto un metodo più efficace della semplice trasformazione percentuale delle misure (Giovinazzo *et al.*, 1991; Forneris *et al.*, 1996; Carletti *et al.*, 2003). In alternativa è possibile usare tecniche di statistica multivariata, come l'analisi delle componenti principali (Schaefer, 1991).

A differenza dei caratteri meristici che sono fissati precocemente nello sviluppo, i parametri morfometrici possono subire l'influenza dell'ambiente durante tutta la vita degli individui e varie ricerche hanno evidenziato come numerosi siano le condizioni ambientali in grado di modificarne i valori: temperatura, velocità della corrente, alimentazione (quantità, tipo di cibo e modo di alimentarsi) (Swain *et al.*, 2005). Recenti esperienze hanno dimostrato che allevando trote nate da uova provenienti da località diverse, alcune differenze nella forma persistevano in modo marcato anche in condizioni ambientali costanti; ciò suggerisce che la loro variabilità morfometrica sia in parte genetica, riflet-

tendo un adattamento alle condizioni locali (Pakkasmaa e Piironen, 2001). In genere, anche come conseguenza delle problematiche associate all'influenza della taglia e dell'ambiente, i parametri morfometrici si prestano meno di altri a generalizzazioni valide per ambiti territoriali molto estesi ed appaiono quindi meno utili (Delling *et al.*, 2000) per riuscire a delineare un insieme di caratteristiche comuni che possano servire da riferimento per tutte le popolazioni autoctone italiane. In questo settore di ricerca, come altrove, è indispensabile utilizzare procedure condivise e standardizzate: nella morfometria "classica" le misure che tradizionalmente vengono usate per descrivere la forma di un pesce sono generalmente scelte per convenzione, spesso senza criteri di ordine tassonomico. Bookstein (1982) e Strass e Bookstein (1982) hanno criticato tale approccio metodologico per diversi motivi: primo, queste distanze di solito tendono generalmente ad essere allineate lungo l'asse longitudinale, sottovalutando spesso le altre differenze; secondo, di solito si usano misure che raggiungono valori generalmente elevati e ciò può aumentare l'errore associato alle misure stesse. In alternativa alle misure tradizionali Strauss e Bookstein (1982) propongono l'utilizzo del "truss network", un protocollo geometrico ("morfometria geometrica") per selezionare i caratteri effettuato a partire da alcuni punti (landmark), in genere collocati sul profilo del pesce ed aventi significato biologico.

I landmark sono identificati mediante regole convenzionali di omologia biologica (congruenza spaziale, ontogenetica e filogenetica) e la loro posizione riferita ad un sistema di coordinate può essere trasformata nei dati di partenza per le successive analisi. Nel truss network il corpo del pesce viene diviso in quadrilateri e ciò presenta il vantaggio di includere distanze oblique e verticali per una più ampia copertura della forma (Fig. 1); inoltre si deve aggiungere la maggiore capacità del metodo nel ricostruire la forma partendo dai dati originali e la compensazione dell'errore causale associato alle singole misure (Schaefer, 1991).

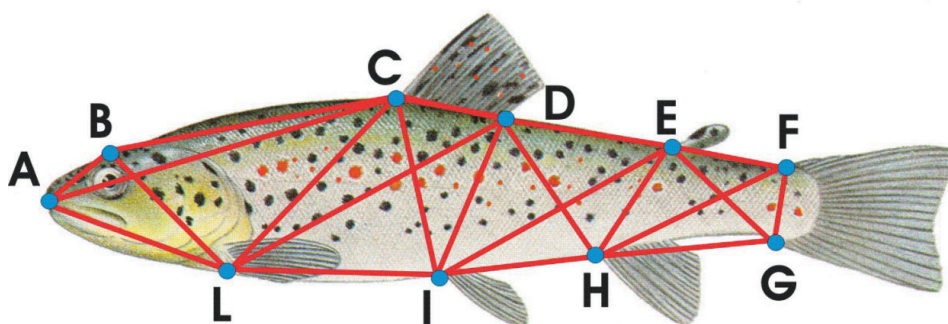


Fig. 1 - Truss network: landmark e distanze geometriche.

Fig. 1 - Truss network: landmark and geometric distances.

In Italia varie caratteristiche associate alla livrea sono state proposte per discriminare le popolazioni autoctone di trota. Esperienze condotte all'estero hanno utilizzato alcuni marcatori morfologici associati alla livrea per individuare con successo le popolazioni autoctone: ad esempio nel Fiume Doubs, nel bacino del Rodano, il numero e la forma delle macchie "parr" (Mezzera *et al.*, 1997) ed altre caratteristiche della livrea (Largiader e Scholl, 1996) rappresentano degli elementi diagnostici che consentono di discriminare le trote indigene da quelle immesse provenienti dagli allevamenti e dai loro ibridi. In Norvegia, Skaala e Jorstad (1988) e Skaala (1992) hanno individuato una popolazione autoctona di trota fario sulla base delle caratteristiche dei punti neri presenti sui fianchi degli esemplari. Non sempre è tuttavia possibile generalizzare le osservazioni effettuate nelle singole situazioni specifiche (Gandolfi, 1999), soprattutto a causa dell'elevato grado di adattamento alle condizioni locali che caratterizza i salmonidi anche a scala microgeografica (Taylor, 1991).

Per le trote presenti in Italia, l'evidenza attuale sembra sempre più confermare quanto già segnalato da Forneris *et al.* (1996): alcune popolazioni delle Alpi occidentali, presumibilmente autoctone, mostrano di possedere delle caratteristiche in comune con la trota macrostigma dell'Italia centrale ed insulare (Gandolfi, 2003). Il riconoscimento delle forme autoctone italiane deriva originariamente da alcune osservazioni che evidenziavano la presenza di soggetti con due fenotipi molto diversi: al gruppo di esemplari caratterizzato dalla presenza sui fianchi di un numero molto elevato di punti rossi e neri di piccole dimensioni veniva attribuito lo "status" di trote autoctone (Pascale e Nonnis Marzano, 2003).

Negli anni successivi la possibilità di effettuare una distinzione fra soggetti autoctoni ed alloctoni si è affer-

mata sulla base delle osservazioni condotte sulle popolazioni presenti in alcuni corsi d'acqua dell'Appennino settentrionale (Ielli e Alessio, 1991 e 1994; Ielli e Gibertoni, 1999), in cui sono stati descritti due diversi fenotipi, uno dei quali è stato considerato di ceppo autoctono. Le caratteristiche che permettono la discriminazione dei soggetti autoctoni (Fig. 2) si basano essenzialmente sulle caratteristiche dei punti neri e rossi presenti sui fianchi, che appaiono molto numerosi e di piccole dimensioni, in genere senza la presenza di un contorno di colore bianco (alone). Altri caratteri distintivi sono dati dalla presenza di alcune grandi macchie "parr" trasversali sui fianchi ed una macchia rotondeggiante sul preopercolo; entrambi questi caratteri permangono anche nei soggetti adulti.

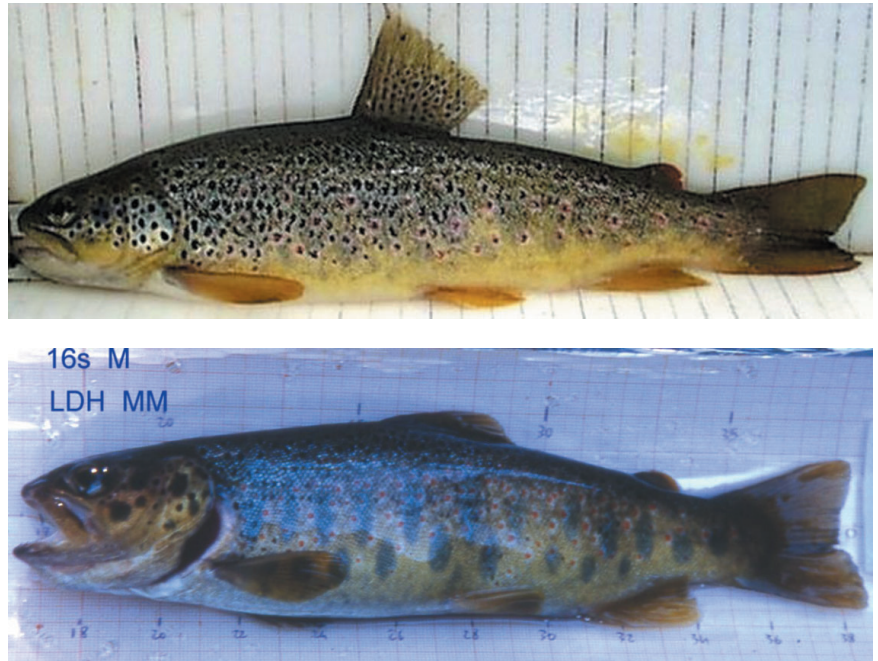


Fig. 2 - Variabilità delle caratteristiche fenotipiche del ceppo mediterraneo.
 Fig. 2 - *Variability of phenotypic pattern of Mediterranean stock.*

I soggetti di origine alloctona (Fig. 3) hanno una livrea che può essere così descritta: i punti presenti sui fianchi sono più grandi e meno numerosi di quelle del fenotipo autoctono, di regola sono contornati da un alone biancastro e sono distribuiti con geometria molto regolare, con i punti rossi presenti lungo la fascia laterale, i neri sul dorso; le macchie parr e preopercolari sono assenti soprattutto negli individui adulti.



Fig. 3 - Esemplare con le caratteristiche tipiche del ceppo atlantico.
 Fig. 3 - *Typical specimen of Atlantic stock.*

Alcuni problemi nel riconoscimento morfologico delle popolazioni indigene appaiono non ancora risolti e limitano la possibilità di estendere questa impostazione a tutte le popolazioni italiane. Per il polimorfismo della livrea vale quanto già detto in precedenza a proposito dei parametri meristici e morfometrici e prima di generalizzare l'importanza di un carattere bisogna considerare l'influenza dell'ambiente e della taglia sul carattere stesso e quindi è possibile che le variazioni osservate non riflettano sempre necessariamente l'esistenza di differenze genetiche. Nelle trote anche la livrea si modifica durante l'ontogenesi e per quanto riguarda le macchie parr è stato osservato che il loro numero tende inizialmente ad aumentare con le dimensioni degli esemplari (Bianco, 1993), ma poi tale carattere scompare con l'età e quindi può essere assente negli adulti (Carletti *et al.*, 2003); anche le macchie preopercolari tendono a ridursi con l'accrescimento fino a sparire (Bianco, 1993; Carletti *et al.*, 2003; Marconato *et al.*, in stampa). In genere nei salmonidi le macchie parr favoriscono il mimetismo degli stadi giovanili: negli ambienti in cui la profondità è ridotta e la superficie dell'acqua si presenta increspata, si creano zone di luce e di ombra in cui una bandeggiatura sui fianchi può essere un carattere adattativo (Donnelly e Dill, 1984); è stato anche osservato che i soggetti prelevati nei corsi d'acqua di maggiori dimensioni tendono a non presentare le macchie parr e preopercolari (Northcote e Hartman, 1988; Marconato *et al.*, in stampa). È anche probabile che la livrea che è stata descritta come tipica del ceppo mediterraneo non risulti comprensiva dell'intera variabilità fenotipica delle popolazioni autoctone italiane. Ad esempio per quanto riguarda l'abbondanza dei punti presenti sui fianchi, sono state descritte alcune popolazioni sicuramente autoctone del Lazio, della Sicilia e della Sardegna che risultano spesso caratterizzate dalla presenza esclusiva di punti neri, spesso di grandi dimensioni, presenti in numero limitato ed in parte provvisti di alone chiaro (Pomini, 1940a; Duchi, 1988, 1991 e 2002; Gandolfi e Zerunian, 1986; Zerunian, 1996; Zerunian e Gandolfi, 1986). Lorenzoni *et al.*, (2003) hanno osservato la presenza di due distinti fenotipi in soggetti che da un punto di vista genetico sono stati caratterizzati come di ceppo mediterraneo (Panara e Lucentini, 2003); soltanto uno dei due gruppi aveva le caratteristiche morfologiche indicate come tipiche delle trote indigene. Già Pomini (1940a, 1940b e 1941) e Sommani (1951) avevano indicato per alcune popolazioni considerate autoctone la presenza di fenotipi molto differenziati da un corso d'acqua all'altro, con soggetti che in alcuni casi venivano descritti morfologicamente con caratteri non dissimili da quelli indicati come tipici dei soggetti di ceppo atlantico. Infine altre ricerche sembrano indicare una scarsa correlazione fra livelli di differenziamento morfologico e genetico: nell'Appennino settentrionale a fronte dell'assenza di ca-

ratteri morfologici discriminanti, le analisi biochimiche e molecolari hanno evidenziato una dicotomia fra la forma atlantica e quella mediterranea (Maresi *et al.*, 1999). Nei corsi d'acqua della provincia di Pescara è stata condotta una ricerca che rappresenta uno dei pochi esempi in Italia in cui le analisi morfologiche sono state effettuate su esemplari caratterizzati dal punto di vista genetico: i risultati evidenziano come alcuni individui geneticamente di ceppo mediterraneo non presentino tutti i tratti tipici che dovrebbero caratterizzarli (le variabili analizzate sono: presenza delle macchie preopercolari e parr, numero elevato di punti neri e assenza dell'alone in corrispondenza dei punti rossi), mentre uno o più di tali caratteri potevano contraddistinguere gli esemplari di ceppo atlantico (Marconato *et al.*, in stampa).

In questa panoramica generale sullo stato delle conoscenze sulle caratteristiche morfologiche delle popolazioni autoctone italiane il quadro che emerge è che allo stato attuale le informazioni raccolte appaiono molto frammentarie e localizzate. In tale contesto è quindi molto difficile delineare in modo chiaro ed esaustivo l'insieme delle caratteristiche morfologiche che possano servire da riferimento per tutte le popolazioni italiane e che forniscano le indicazioni utili per discriminare senza ambiguità gli esemplari autoctoni: alcune caratteristiche che possono risultare valide in una situazione non è detto che possano essere trasferite altrove. Già Sommani (1951) aveva indicato come il polimorfismo della livrea nelle trote italiane sia da mettere in relazione al grado di isolamento geografico dei corsi d'acqua, mentre per Connelly e Dill (1984) la base del polimorfismo dei salmonidi risiederebbe in parte nella loro tendenza all'homing, altro fenomeno che limita gli scambi genici tra popolazioni, ed in parte nell'inclinazione ad assumere livree mimetiche determinate dalle condizioni ambientali dei luoghi di nascita e di sviluppo (Bianco, 1993).

L'approccio genetico

La necessità di un corretto inquadramento sistematico e zoogeografico delle forme mediterranee di trota fario ha portato gli studiosi di salmonidi ad estendere le ricerche classiche di tassonomia morfologica anche alla genetica molecolare, proponendo nel corso degli anni marcatori biochimici e molecolari per la caratterizzazione in modo sempre più fine e particolareggiato delle diverse popolazioni. L'approccio genetico è stato spesso considerato l'unico in grado di risolvere radicalmente la problematica circa la distribuzione delle possibili popolazioni autoctone del genere *Salmo* nel bacino del Mediterraneo. Tuttavia, se si esclude qualche buon lavoro in grado di portare un contributo scientificamente valido alla definizione soprattutto degli aspetti zoogeografici, le ricerche di genetica molecolare sono risultate spesso limitate alla semplice identificazione di

marcatori, con scarso coordinamento e collaborazione tra i diversi gruppi, nonché del tutto svincolate dalla vasta mole di risultati già disponibili da precedenti studi di sistematica morfologica. Si è osservato quindi nel corso degli anni un proliferare continuo di marcatori parallelamente all'ampliamento del numero di gruppi di ricerca attratti da questa problematica.

Esiste oggi un'ampia letteratura sulla genetica della trota di torrente; esiste persino un sito internet specifico, denominato TroutConcert, che contempla le attività dei maggiori centri di ricerca europei coinvolti nella problematica. Districarsi in questo marasma letterario diventa a volte difficile, pertanto in questo lavoro cercheremo di presentare ed analizzare in modo sintetico alcune pubblicazioni, tra quelle più rappresentative proposte negli ultimi anni a livello nazionale ed internazionale, ponendo particolare attenzione alla discussione critica dei risultati.

La disamina parte da una prima analisi tecnica dei diversi marcatori ritenuti diagnostici per l'identificazione di popolazioni autoctone di trota fario, per poi proseguire con l'analisi dettagliata di aspetti zoogeografici relativi alla distribuzione di questo taxon nell'area del Mediterraneo.

Il primo ricercatore a sottolineare l'importanza di un'integrazione degli studi di morfologia sistematica con le nuove tecnologie proprie della genetica fu Pomini nel 1939 il quale presentò il primo studio approfondito dei fenotipi e dei genotipi dei *Salmo* italiani (Pomini, 1939). Quest'autore accostò i fenotipi della trota fario, della lacustre, della marmorata e del carpione del Garda ai rispettivi profili cariologici (numero e struttura dei cromosomi) rilevando una stretta similarità tra l'assetto cromosomico della trota fario e quello della marmorata, ma marcate differenze tra questi due taxa e le altre specie (Fig. 4).

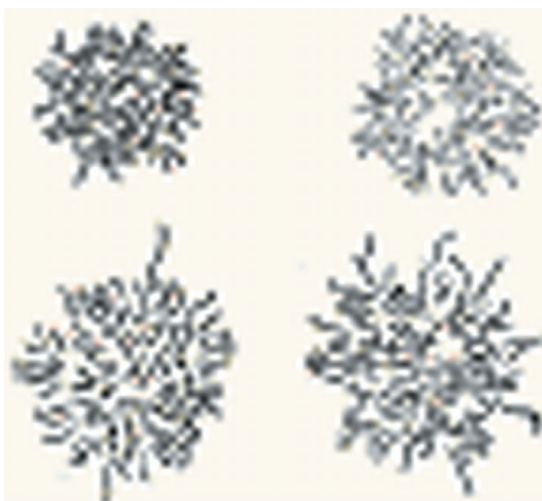


Fig. 4 - Piastre diploidi di trota lacustre, carpione del Garda, trota fario e trota marmorata illustrate da Pomini (1939).

Fig. 4 - Karyotypes of lake trout, "carpione del Garda", brown trout and marble trout illustrated by Pomini (1939).

L'autore non esclude tuttavia il fatto che nell'ambito della trota fario vi potessero essere differenze consistenti tra le popolazioni alpine, rispetto a quelle appenniniche e a quelle insulari ma gli strumenti di quel tempo, fondamentalmente basati solo sulla citogenetica, non consentivano una valutazione più precisa.

I primi studi elettroforetici mirati all'identificazione di popolazioni mediterranee di trota fario risalgono agli anni '80 ed erano basati sull'analisi di proteine ad attività enzimatica. In quegli anni un gruppo di ricercatori francesi (Krieg e Guyomard, 1985; Guyomard, 1989) identificò in trote del bacino del Rodano un particolare allele dell'enzima lattico deidrogenasi, espresso nel tessuto dell'occhio e in grado di discriminare i due diversi ceppi, atlantico e mediterraneo. In particolare negli esemplari mediterranei la migrazione elettroforetica di questo allele fisato (denominato LDH-5 105) risultava maggiore rispetto all'allele presente nelle forme atlantiche (Fig. 5). Questa scoperta portò un primo contributo importante per la definizione di una dicotomia tra trote atlantiche e mediterranee nei bacini francesi (Krieg e Guyomard, 1985). Ricordiamo peraltro che i francesi hanno sia bacini che sfociano in Atlantico sia bacini mediterranei e quindi l'inquadramento zoogeografico dei due ceppi e la caratterizzazione delle diverse popolazioni su base biochimica non fu difficile, nonostante fosse già evidente il problema dell'introggressione dovuto ai ripopolamenti.

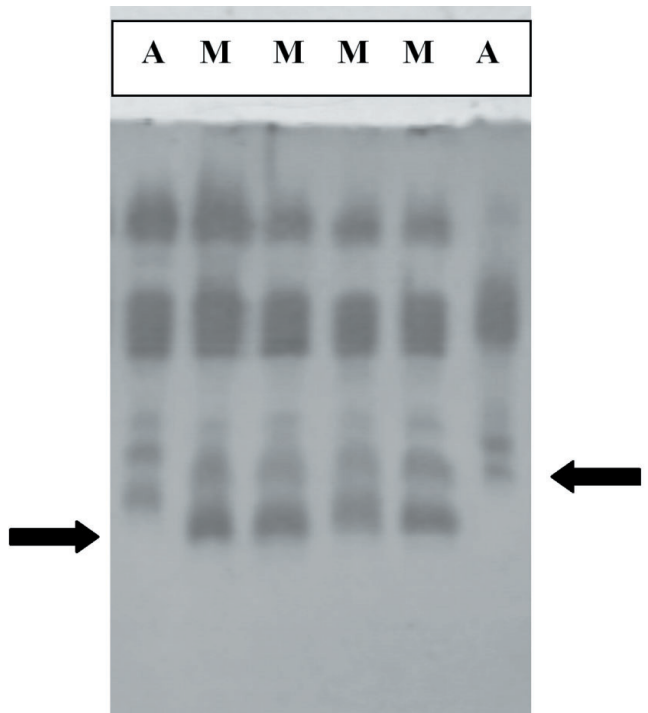


Fig. 5 - Differente migrazione elettroforetica (vedi freccia) dell'allele mediterraneo (M) e atlantico (A) della lattico deidrogenasi espressa nell'occhio.

Fig. 5 - Different electrophoretic mobility (see arrows) of Mediterranean (M) and Atlantic (A) alleles of lactic-dehydrogenases in the eye tissue.

La tecnica applicata presentava però uno svantaggio fondamentale: il pesce doveva essere soppresso per poter condurre l'analisi sul tessuto dell'occhio e questo aspetto, dal punto di vista ecologico-conservazionistico, era un dettaglio non del tutto trascurabile, in considerazione anche del fatto che le popolazioni mediterranee risultavano numericamente ridotte.

Con l'avvento delle metodiche della genetica molecolare basate sulla PCR (Reazione di polimerizzazione a catena del DNA) inizia l'epoca dei campionamenti non invasivi, riferibili alla possibilità di eseguire analisi del DNA ottenuto da piccoli frammenti di pinna prelevati senza la necessità di sacrificare il pesce. Ciò aprì, agli inizi degli anni novanta, nuove frontiere all'applicazione della genetica molecolare non soltanto ad aspetti sistematici, ma anche a prospettive gestionali, soprattutto per quanto concerne la genotipizzazione di riproduttori da utilizzare in pratiche ittogeniche e del materiale da semina.

Vengono quindi proposti a partire da quegli anni sia marcatori mitocondriali (Bernatchez *et al.*, 1992; Patarnello *et al.*, 1994; Giuffra *et al.*, 1994; Aurelle e Berrebi, 2001) sia nucleari (Estoup *et al.*, 1998; McMeel *et al.*, 2001).

La scelta di un marcatore molecolare rispetto ad un altro è eseguita considerando vantaggi e svantaggi tecnici che vengono valutati in relazione alla problematica biologica da affrontare. Non affronteremo in questa sede ulteriori dettagli tecnici che possono essere analizzati su articoli scientifici specifici, desideriamo solo sottolineare che in relazione ad aspetti favorevoli offerti dall'analisi del DNA mitocondriale (mtDNA), molti gruppi di ricerca hanno privilegiato lo studio di polimorfismi della D-loop, del 16S rDNA e del Cyt b per ricerche di sistematica, di filogenesi e di filogeografia dei salmonidi autoctoni italiani. L'approccio mitocondriale sino ad un paio di anni orsono si presentava anche come quello elettivo per la selezione di riproduttori da avviare a pratiche ittogeniche (Nonnis Marzano *et al.*, 2003).

Spesso però è stato tralasciato un aspetto fondamentale caratteristico del genoma mitocondriale, ossia le sue particolari modalità di trasmissione ereditaria. Il DNA mitocondriale è infatti a trasmissione matrilineare, viene cioè trasmesso dalla madre alla progenie e il contributo paterno è praticamente nullo. L'utilizzo dei soli marcatori mitocondriali a supporto di pratiche ittogeniche deve quindi essere valutato molto attentamente in considerazione del fatto che trote ottenute da femmine mediterranee e da maschi atlantici risultano geneticamente (a livello mitocondriale) mediterranee pur essendo in realtà ibridi. In campo gestionale, tale problema è stato in parte superato negli ultimi due anni dopo la scoperta del polimorfismo al locus LDH-C1 rilevato da McMeel *et al.* (2001). Questo marcatore consente di applicare a livello del DNA nucleare (la cui trasmissione mendeliana risolve il problema

dell'ereditarietà mitocondriale), mediante l'analisi con PCR, quanto già proposto da Guyomard (1989) relativamente al polimorfismo della lattico deidrogenasi nell'occhio (di cui abbiamo parlato in precedenza). Utilizzando la PCR viene superato il problema della soppressione dell'animale in quanto l'analisi è eseguita su campioni prelevati con metodo mini invasivo (sangue o frammenti di pinna) in animali vivi. In questo approccio un allele fissato, definito LDH-C1*100, consente di identificare trote di ceppo mediterraneo rispetto a quelle di provenienza nord Europea caratterizzate dalla presenza dell'allele LDH-C1*90 (100 e 90 sono valori indicativi della differente mobilità elettroforetica. E' oltremodo possibile identificare gli ibridi (eterozigoti) evidenziati dalla presenza contemporanea di entrambi gli alleli (Fig. 6).

Sulla base della differenza riscontrata nella sequenza nucleotidica dei due alleli e nei rispettivi aminoacidi codificati, gli autori hanno formulato alcune considerazioni evolutive. Rispetto alla trota atlantica, la trota mediterranea manterrebbe nella sequenza del gene alcune caratteristiche più ancestrali che consentirebbero parallelismi con l'evoluzione di altri vertebrati (ciclostomi, anfibi e mammiferi). Filogeneticamente l'origine della trota di ceppo mediterraneo sarebbe quindi antecedente alla differenziazione del ceppo atlantico e ciò risulterebbe sia da analisi del DNA nucleare (McMeel *et al.*, 2001) sia dall'analisi di proteine (Hamilton *et al.*, 1989). Ciò sarebbe confermato anche dall'analisi di specie affini balcaniche (Snoj *et al.*, 2002).

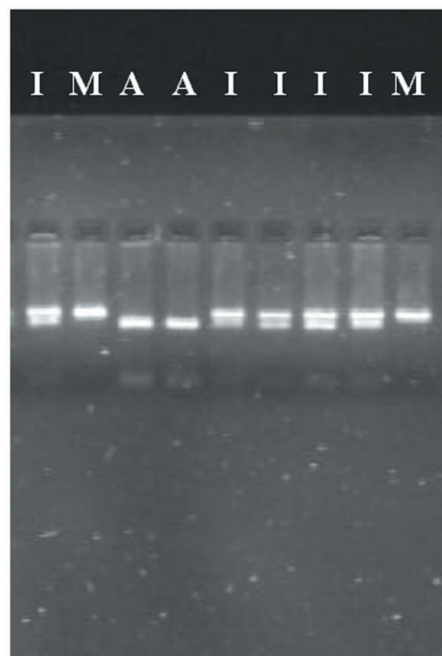


Fig. 6 - Analisi PCR-RFLP del gene LDH-C1 per l'identificazione di esemplari mediterranei (M), atlantici (A) e ibridi (I).

Fig. 6 - PCR-RFLP analysis of gene LDH-C1 for the identification of Mediterranean (M), Atlantic (A) and hybrids (I) genotypes.

Vediamo a questo punto, dopo aver analizzato i vari marcatori proposti in campo scientifico per la diagnosi sistematica, di cercare di delineare i principali percorsi evolutivi e l'origine delle trote mediterranee sulla base delle attuali conoscenze scientifiche. Per capire meglio cosa si intende per maggiore antichità della trota mediterranea rispetto a quella atlantica possiamo partire da una delle review (Bernatchez, 2001) più interessanti di questi ultimi anni. In questo lavoro l'autore ha proposto, sulla base delle caratteristiche del mtDNA analizzato in 174 popolazioni, la presenza in Europa e in Nord Africa di 5 linee evolutive principali definite Atlantica, Danubiana, Adriatica, Mediterranea e Marmorata (Fig. 7).

Questo lavoro evidenzia la netta separazione tra aplotipi atlantici rispetto a quelli dell'Europa mediterranea e danubiana (Fig. 7). La linea danubiana sarebbe associata a trote caratteristiche dei bacini che sfociano nei mari Nero, Caspio, d'Aral, nonché nel Golfo Persico, mentre le linee marmorata, adriatica e mediterranea mantengono una propria identità mitocondriale, solo in parte sovrapponibile a quella dei ceppi atlantici e danubiani. Le tre linee evolutive più pertinenti al territorio italiano (mediterranea, marmorata e adriatica) sono considerate caratteristiche rispettivamente dei bacini che sfociano nell'alto Adriatico (marmorata), nel Mediterraneo occidentale (mediterranea) e nei bacini levantini (adriatica).

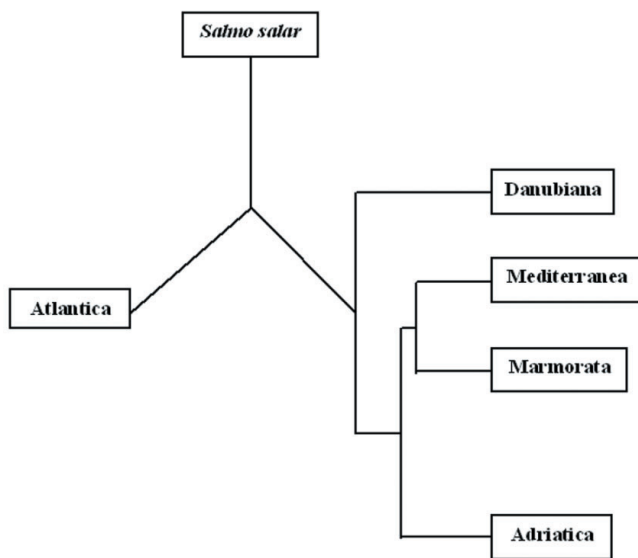


Fig. 7 - Principali linee evolutive di trota fario definite sulla base degli aplotipi mitocondriali riscontrati in popolazioni dell'Europa e del nord Africa (modificato da Bernatchez, 2001).

Fig. 7 - Main evolutionary lineages of brown trout defined on the basis of mitochondrial aplotypes founds in European and North-African populations (modified from Bernatchez, 2001).

In linea generale le 5 diverse linee evolutive sarebbero derivate da un processo di speciazione allopatrica conseguente alla separazione di 5 diverse popolazioni ancestrali che avrebbero seguito percorsi evolutivi indipendenti. La frammentazione delle popolazioni ancestrali, definita sulla base della taratura di un orologio molecolare, è riferita ad eventi climatici ed ambientali pleistocenici (tra 2 e 0,5 milioni di anni fa) che avrebbero portato alla separazione di tre bacini principali: Atlantico, Ponto-Caspico (Danubiano) e Mediterraneo (Garcia Marin *et al.*, 1999; Bernatchez, 2001). All'interno del bacino del Mediterraneo l'ulteriore separazione di linee mitocondriali differenziate viene posta in relazione alla presenza di tre principali rifugi glaciali: 1. Ibero-Mediterraneo (bacini del Tirreno Sud-Occidentale), 2. Adriatico-Mediterraneo (Mediterraneo centrale), 3. Balcanico-Anatolico (Mediterraneo orientale). Persat e Berrebi (1990) e Bernatchez (2001) mettono in relazione l'origine del cosiddetto aplotipo mediterraneo e di altri teleostei con il rifugio Ibero-Mediterraneo e l'origine dell'aplotipo adriatico presumibilmente nel rifugio Balcanico-Anatolico. Giuffra *et al.* (1996) sostengono che la separazione tra fario e marmorata sia iniziata tra 3 e 1 milione di anni fa nei bacini adriatici. Questo però è in disaccordo con il dendrogramma della figura 4 dal quale emerge che la marmorata ha maggiore affinità con la linea mitocondriale mediterranea (originata nel rifugio Ibero-Mediterraneo) rispetto a quella adriatica.

Ma dal punto di vista della distribuzione delle popolazioni, qual è la situazione italiana e quale dovrebbe essere l'approccio gestionale più corretto alla luce delle attuali conoscenze nel campo della genetica molecolare dei salmonidi?

Riteniamo plausibile pensare che nell'area mediterranea si sia originato in epoca Miocenica-Pleistocenica un unico progenitore delle attuali popolazioni, la trota macrostigma, dalla quale successivamente si sarebbero differenziate popolazioni con caratteristiche proprie in base ai diversi ambienti colonizzati (tirrenici o adriatici, insulari o peninsulari). Sebbene Bernatchez (2001) evidenzi due diversi aplotipi mitocondriali nelle trote del Mediterraneo ciò non sminuisce il fatto che esistano razze o ceppi diversi da quello macrostigma nell'area mediterranea. Lo stesso lavoro sopracitato dimostra che gli areali dell'aplotipo Mediterraneo ed Adriatico sono ampiamente sovrapponibili, con una rilevante presenza di trote definite adriatiche in Corsica, in Sardegna e nei bacini italiani tirrenici, nonché trote di aplotipo mediterraneo in Grecia e nei bacini padani. Lo stesso Berrebi (1995) aveva già dimostrato che le popolazioni corse sono ascrivibili sia all'aplotipo Mediterraneo sia a quello Adriatico, mentre Giuffra *et al.* (1994) rileva la presenza contemporanea di aplotipi adriatici e mediterranei nello stesso corso d'acqua sulle Alpi Marittime. In sintesi, indipendentemente dall'aplotipo mitocondriale, nel-

l'area mediterranea è presente la trota macrostigma, nettamente differenziata dalla forma atlantica di trota fario, e tale dovrebbe essere considerata come ESU (Evolutionary Significant Unit) da un punto di vista pratico.

I dati derivati da ricerche di genetica molecolare condotte su popolazioni di salmonidi in Italia sono comunque decisamente scarsi. Ad eccezione dei lavori di Giuffra *et al.* (1994 e 1996), limitati ad un breve settore delle Alpi Marittime e ad un'osservazione sporadica desumibile da Patarnello *et al.* (1996) sulle Alpi Orientali, non esistono pubblicazioni sulle differenze tra trota fario di ambienti alpini e trota di torrente appenninica e insulare. Un aspetto fondamentale emerge comunque in modo incontrovertibile dalle varie pubblicazioni: la situazione italiana appare oggi gravemente compromessa dall'inquinamento genetico apportato da ceppi di provenienza nord-Europea; i fenomeni di introgressione rendono oltremodo difficoltoso riuscire a risalire a quella che poteva essere la distribuzione originale dei popolamenti autoctoni sia nell'Italia insulare sia in quella peninsulare (Bobbio *et al.*, 1996; Giuffra *et al.*, 1996; Ketmaier e Bianco, 2003; Nonnis Marzano *et al.*, 2003). Ceppi domestici di origine atlantica sono stati rinvenuti addirittura in ambiente marino nel Golfo di Trieste (Snoj *et al.*, 2002).

A tal riguardo è bene chiarire che, indipendentemente dall'elevata plasticità fenotipica dei salmonidi, l'ampia gamma di livree che si riscontrano nella trota di torrente derivano spesso dalla frequente e ripetuta ibridazione, in allevamento e in ambiente naturale, tra materiale autoctono ed alloctono delle più svariate provenienze. La genetica ha ormai ampiamente dimostrato come la maggior parte delle trote presente in ambiente appenninico sia di immissione e l'ibridazione tra ceppi atlantici e quello mediterraneo sia la regola da oltre un secolo. La situazione appare comunque migliore lungo il versante appenninico tirrenico rispetto a quello adriatico (Nonnis Marzano *et al.*, 2003).

Conclusioni

Come è stato possibile verificare, esiste a tutt'oggi una notevole serie di incertezze sui caratteri diagnostici morfometrici, meristici e di livrea risolutivi nella discriminazione dei ceppi. Al contempo le tecniche di analisi genetica messe a punto, pur evolvendosi e tenendo in considerazione sia la componente matrilineare (DNA mitocondriale) che quella di entrambi i genitori (DNA nucleare), necessitano di ulteriori ampliamenti ed affinzioni per garantire maggiori probabilità esplicative e dirimere le questioni residue.

L'interesse per le analisi morfometriche e meristiche risiede nel fatto che esse possono contribuire a chiarire alcuni aspetti ancora irrisolti della sistematica del genere *Salmo*, inoltre i tratti morfologici possono rivelarsi particolar-

mente utili a livello pratico per la gestione e la conservazione delle popolazioni, rappresentando dei marcatori complementari a quelli genetici per discriminare gli esemplari di ceppo autoctono. La presenza di un diffuso inquinamento genetico rende, tuttavia, assai complicato interpretare i risultati delle ricerche che anche in campo morfologico sono state condotte in Italia, in quanto nella maggior parte dei casi manca una caratterizzazione di tipo genetico delle popolazioni esaminate.

Porre un rimedio a tale situazione richiede oggi uno sforzo notevole sia agli enti gestori sia ai ricercatori impegnati nella prosecuzione delle indagini. Alla luce di quanto presentato in questa review è comunque possibile affermare che alcune metodiche della genetica molecolare, applicate contestualmente alla selezione morfologica degli animali, sono in grado di fornire un valido contributo alla gestione delle popolazioni di salmonidi e alla salvaguardia della trota macrostigma. In particolare l'approccio basato sull'identificazione di genotipi omozigoti mediterranei per il locus LDH-C1 e la contemporanea valutazione del DNA mitocondriale con lo scopo di evidenziare eventuali fenomeni di ibridazione avvenuti lungo la via materna, rappresenta una strategia meritevole di attenzione soprattutto per la tipizzazione di riproduttori da avviare a pratiche ittogeniche. Il coordinamento tra enti e la rigida applicazione di protocolli di ripopolamento basati sulla identificazione morfologico-genetica degli animali sarebbe un grande passo avanti rispetto a quanto fatto sino ad oggi.

Ad avviso degli autori, l'unico modo per superare tale situazione di incertezza e frammentarietà delle conoscenze è quello di pianificare una serie di ricerche che interessino il maggior numero di popolazioni ed un numero congruo di individui, effettuate con criteri uniformi e standardizzati ed in cui la caratterizzazione fenotipica venga affiancata da analisi genetiche in grado di discriminare gli esemplari di origine alloctona da quelli indigeni. Ciò allo scopo di riuscire a correlare in modo non ambiguo i marcatori morfologici con quelli molecolari, sicuramente agevolati in questo senso dai progressi avvenuti rispetto a pochi anni fa nelle tecniche di analisi.

Bibliografia

- AURELLE D., BERREBI P., 2001. Genetic structure of brown trout (*Salmo trutta*) populations from South Western France: data from mitochondrial control region variability. *Molecular Ecology*, 10: 1551-1661.
- BEACHAM T.D., 1985. Meristic and morphometric variation in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in southern British Columbia and Puget Sound. *Can. J. Zool.*, 63: 366-372.
- BEHNKE R.J., 1992. Native trout of Western North America. American Fisheries Society, Bethesda, 275 pp.
- BERNATCHEZ L., 2001. The evolutionary history of brown trout (*Salmo trutta*) inferred from phylogeographic, nested clade, and mismatch analyses of mitochondrial DNA variation. *Evolution*, 55: 351-379.
- BERREBI P., 1995. Etude génétique des truites de Corse. Laboratoire Génome et Populations. Université de Montpellier.
- BIANCO P.G., 1993. L'ittiofauna continentale dell'Appennino umbro-marchigiano, barriera semipermeabile allo scambio di componenti primarie tra gli opposti versanti dell'Italia centrale. *Biogeographia*, 17: 427-485.
- BOBBIO L., CANNAS R., CAU A., DEJANA A.M., DUCHI A., GANDOLFI G., TAGLIAVINI J., 1996. Variabilità mitocondriale in trote italiane con particolare riferimento alle forme *macrostigma*. Atti VI Convegno Nazionale AIIAD. Varese Ligure: 42-49.
- BOOKSTEIN F.L., 1982. Foundations of morphometrics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 451-470.
- CADRIN S.X., FRIEDLAND K.D., 1999. The utility of image processing techniques for morphometric analysis and stock identification. *Fisheries Research*, 43: 129-139.
- CADRIN S.X., 2000. Advances in morphometric identification of fishery stocks. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10: 91-112.
- CARLETTI S., CAROSI A., CORBOLI M., FAINA L., GIOVINAZZO G., LA PORTA G., LORENZONI M., MEARELLI M., PEDICILLO G., 2003. Caratterizzazione morfologica della popolazione di trota fario presente nel torrente Monterivoso. In Lorenzoni M., Carosi A., Panara F. (eds.): Il recupero del ceppo autoctono della trota fario nel bacino idrografico del fiume Nera. Provincia di Terni, 182 pp.
- DELLING B., CRIVELLI A.J., RUBIN J.F., BERREBI P., 2000. Morphological variation in hybrids between *Salmo marmoratus* and alien *Salmo* species in the Volarja stream, Soca River basin, Slovenia. *Journal of Fish Biology*, 57: 1199-1212.
- DONNELLY W., DILL L., 1984. Evidence for crypsis in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* Walbaum parr: substrate color preference and achromatic reflectance. *Journal of Fish Biology*, 25: 183-195.
- DUCHI A., 1988. Dati preliminari sulle trote del torrente Tellesimo (Ragusa, Sicilia) (*Pisces, Salmonidae*). Atti Soc. Ital. Sci. Nat. Museo Civ. Storia Nat. Milano, 129 (2-3): 167-172.
- DUCHI A., 1991. Prime indagini per la conservazione della trota macrostigma, *Salmo (trutta) macrostigma* Dum., in provincia di Ragusa. Atti IV Convegno AIIAD, Riva del Garda (TN), 423-434.
- DUCHI A., 2002. Progetto macrostigma. Conservazione dei popolamenti di trota macrostigma in provincia di Ragusa. Provincia regionale di Ragusa. 16 pp.
- ESTOUP A., ROUSSET F., MICHALAKIS Y., CORNUET J.M., ADRIAMANGA M., GUYOMARD R., 1998. Comparative analysis of microsatellite and allozyme markers: a case study investigating microgeographic differentiation in brown trout (*Salmo trutta*). *Molecular Ecology*, 7: 339-353.
- FORNERIS G., PASCALE M., SICURO B., PALMEGIANO G., 1996. Analisi biometrica di tre popolazioni di *Salmo (trutta) trutta*. Atti IV Convegno AIIAD, Montecchio Maggiore (VI), 3-16.
- GANDOLFI G., ZERUNIAN S., 1986. Caratteri morfometrici e meristici delle trote del Lago di Posta Fibreno. *Boll. Zool.*, 53 (suppl.):97.
- GANDOLFI G., 1999. Problemi aperti sulla tassonomia delle trote italiane. Atti del convegno: La trota fario, *Salmo (trutta) trutta* L. di ceppo mediterraneo. Esperienze gestionali a confronto, Reggio Emilia, 7-13.
- GANDOLFI G., 2003. Problemi aperti sulla tassonomia delle trote italiane. Atti Workshop. Selezione e recupero della trota fario di ceppo mediterraneo, Villalago (TR), 3-8.
- GARCIA-MARIN J.L., UTTER F.M., PLA C., 1999. Postglacial colonization of brown trout in Europe based on distribution of allozyme variants. *Heredity*, 82: 46-56.
- GIOVINAZZO G., BALLERINI M., LORENZONI M., MEARELLI M., 1991. Variabilità morfometrica e meristica in *Salmo trutta* L. del bacino del F. Nera. Atti IV Convegno AIIAD, Riva del Garda (TN), 447-458.
- GIUFFRÀ E., BERNATCHEZ L., GUYOMARD R., 1994. Mitochondrial control region and protein coding genes sequence variation among phenotypic forms of brown trout *Salmo trutta* from Northern Italy. *Molecular Ecology*, 3: 161-171
- GIUFFRÀ E., GUYOMARD R., FORNERIS G., 1996. Phylogenetic relationships and introgression patterns between incipient parapatric species of Italian brown trout (*Salmo trutta* L. complex). *Molecular Ecology*, 5: 207-220.
- GUYOMARD R., KRIEG F., 1982. Electrophoretic variation in six population of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Can. J. Genet. Cytol.*, 25: 403-413.
- GUYOMARD R., 1989. Diversité génétique de la truite commune. *Bulletin Française Pêche Pisciculture*, 314: 118-135.
- HOLOPAINEN I.J., AHO J., VORNANEN M., HUUSKONEN H., 1997. Phenotypic plasticity and predator effects on morphology and physiology of crucian carp in nature and in the laboratory. *Journal of Fish Biology*, 50: 781-798.
- IELLI F., ALESSIO G., 1991. Recupero e conservazione di piccole popolazioni di trota di torrente, *Salmo (trutta) trutta* L., dell'Appennino Reggiano. Atti IV Convegno AIIAD, Riva del Garda (TN), 459-466.
- IELLI F., ALESSIO G., 1994. L'ambiente e le trote, *Salmo (trutta) trutta* L., del torrente Riarbero (Appennino Reggiano). Atti IV Convegno AIIAD, Montecchio Maggiore (VI), 129-138.

- IELLI F., GIBERTONI P.P., 1999. Recupero e reintroduzione di ceppi autoctoni di trota fario, *Salmo (trutta) trutta* L., nel bacino del Fiume Secchia. Atti del convegno: La trota fario, *Salmo (trutta) trutta* L. di ceppo mediterraneo. Esperienze gestionali a confronto, Reggio Emilia, 21-28.
- KETMAIER V., BIANCO P.G., 2003. Monitoraggio genetico e ibridazione tra popolazioni Atlantiche e Mediterranee di *Salmo trutta* in Abruzzo e Campania. Atti S.It.E. XXVII.
- KRIEG F., GUYOMARD R., 1985. Population genetics of French brown trout (*Salmo trutta*): large geographical differentiation of wild populations and high similarity of domesticated stocks. *Génétique, Selection et Evolution*, 17: 225-242
- LAGLER K.E., BARDACH J.E. & MILLER R.R., 1962. Ichthyology the studies of fishes. Wiley and sons, New York, 545 pp.
- LARGIADER C.R., SCHOLL A., 1996. Genetic introgression between native and introduced brown trout *Salmo trutta* L. populations in the Rhône River Basin. *Molecular Ecology*, 5: 417-426.
- LINDSEY C.C., 1988. Factors controlling meristic variations. In Hoar W.S. & Randall D.J. (eds.): *Fish Physiology*. Academic Press, New York, 197-274.
- LORENZONI M., CARLETTI S., CORBOLI M., PEDICILLO G., MEARELLI M., CAROSI A., 2003. Caratterizzazione morfometrica e meristica delle trote del T.Monterivoso. Atti Workshop. Selezione e recupero della trota fario di ceppo mediterraneo, Villalago (TR), 9-17.
- MANARESI S., MANTOVANI B., ZACCANTI F., 1999. DNA mitocondriale in trote fario dell'Appennino settentrionale. Atti del convegno: La trota fario, *Salmo (trutta) trutta* L. di ceppo mediterraneo. Esperienze gestionali a confronto, Reggio Emilia, 15-20.
- MARCONATO E., KETMAIER V., RIVA M. A., BUSATTO T., MAIO G., SALVIATI S., in stampa. Identificazione, conservazione e recupero del popolamento autoctono di *Salmo trutta* nella provincia di Pescara. Atti X Congresso Nazionale AIAD, Pescara.
- MCMEEL O.M., HOEY E.M., FERGUSON A., 2001. Partial nucleotide sequences, and routine typing by polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism, of the brown trout (*Salmo trutta*) lactate dehydrogenase, LDH-C1*90 and *100 alleles. *Molecular Ecology*, 10: 29-34.
- MEZZERA M., LARGIADER C.M., SCHOLL A., 1997. Discrimination of native and introduced brown trout in the River Doubs (Rhône drainage) by number and shape of parr marks. *Journal of Fish Biology*, 50: 672-677.
- NONNIS MARZANO F., CORRADI N., PAPA R., TAGLIAVINI J., GANDOLFI G., 2003. Molecular evidence for introgression and loss of genetic variability in *Salmo trutta macrostigma* as a result of massive restocking of Apennine populations. *Environmental Biology of Fishes*, 68: 349-356.
- NORTHCOTE T.G., HARTMAN G.F., 1988. The biology and significance of stream trout populations (*Salmo spp.*) living above and below waterfalls. *Polish Archiwum of Hydrobiology*, 35 (3-4): 409-422.
- OLIVARI G., BRUN G., 1988. Le nombre de caeca pyloriques dans les populations naturelles de truites communes, *Salmo trutta*, L. en corse. *Bull. Ecol.*, 19 (2-3): 197-200.
- PAKKASMAA S., PIIRONEN J., 2001. Morphological differentiation among local trout (*Salmo trutta*) populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72: 231-239.
- PANARA F., LUCENTINI L., 2003. Analisi del polimorfismo genetico di trota fario (*Salmo trutta fario*) nell'ambito del "progetto Monterivoso" per il recupero del ceppo autoctono di trota fario nel bacino idrografico del Fiume Nera. Atti Workshop. Selezione e recupero della trota fario di ceppo mediterraneo, Villalago (TR), 18-24.
- PASCALE M., NONNIS MARZANO F., 2003. La gestione delle popolazioni autoctone di salmonidi in alcuni bacini idrografici dell'Appennino settentrionale. Atti Workshop. Selezione e recupero della trota fario di ceppo mediterraneo, Villalago (TR), 26-30.
- PATARNELLO T., BARGELLONI L., CALDARA F., COLOMBO L., 1994. Cytochrome b and 16S rRNA sequence variation in the *Salmo trutta* (Salmonidae, Teleostei) species complex. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 8: 69-74.
- PERSAT H., BERREBI P., 1990. Relative ages of present populations of *Barbus barbus* and *Barbus meridionalis* in Southern France: preliminary considerations. *Aquatic Living Resources*, 3: 253-263.
- POMINI F. P., 1939. Fenotipi e genotipi nei salmo italiani. *Scientia Genetica* 1: 204-218.
- POMINI F.P., 1940a. Ricerche sul *Salmo macrostigma*. *Bollettino di Pesca, Idrobiologia e Piscicoltura*, 16 (3): 3-63.
- POMINI F.P., 1940b. La livrea delle trote ed il reale significato del suo polimorfismo. *Atti Soc. Ital. Scienze Nat. Milano*, 29: 69-84.
- POMINI F.P., 1941. Ricerche sui *Salmo* dell'Italia peninsulare. *Atti Soc. Ital. Scienze Nat. Milano*, 80 (1): 3-49.
- REIST J., 1985. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data. *Can. J. Zool.*, 63: 1429-1439.
- SCHAEFER S.A., 1991. Morphometric investigations in cyprinid biology. Winfield I.J. & Nelson S. (eds.): *Cyprinid Fishes*. Chapman & Hall, London, 55-82.
- SKAALA O., JORSTAD K.E., 1988. Inheritance of the fine spotted pigmentation pattern of brown trout. *Polish Archiwum of Hydrobiology*, 25 (3-4): 295-304.
- SKAALA O., 1988. Genetic variation in brown trout *Salmo trutta* L., and application of genetic markers in studies on gene flow from cultured populations. Department of Fisheries and Marine Biology, Bergen, 30 pp.
- SNOJ A., MARCETA B., SUSNIK S., MELKIC E., MEGLIC V., DOVC P., 2002. The taxonomic status of the sea trout from the north Adriatic Sea, as revealed by mitochondrial and nuclear DNA analysis. *Journal of Biogeography*, 29: 1179-1185.
- SNOJ A., MELKIC E., SUSNIK S., MUHAMEDAGIC S., DOVC P., 2002. DNA phylogeny supports revised classification of *Salmothymus obtusirostris*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 77: 399-411.

- SOMMANI E., 1951. Osservazioni sulla sistematica ed ecologia delle trote dell'Italia meridionale. Bollettino di Pesca, Idrobiologia e Piscicoltura, 5(2): 1-20.
- STRAUSS R.E., BOOKSTEIN F.L., 1982. The truss: body for reconstructions in morphometrics. Systematic Zoology, 31 (2): 113-135.
- SWAIN D.P., HUTCHINGS J.A., FOOTE C.J., 2005. Environmental and genetic influences on stock identification characters. In Cadrin S.X., Friedland K.D. e Waldman J.R. (eds.): Stocks identification methods. Elsevier, Amsterdam, 45-85.
- TANING A.V., 1952. Experimental study of meristic characters in fishes. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 27: 169-193.
- TAYLOR E.B., 1991. A review of local adaptation in *Salmonidae*, with particular reference to Pacific and Atlantic salmon. Aquaculture, 98: 185-207.
- VIA S., GOMULKIEWICZ R., DE JONG G., SCHEINER S.M., SCHLICHTING C.D., VAN TIENDEREN P.H., 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. Trends in Ecology and Evolution, 10: 212-217.
- WALDMAN J.R., 2005. Meristics. In Cadrin S.X., Friedland K.D., Waldman J.R. (eds.): Stocks identification methods. Elsevier, Amsterdam, 197-207.
- ZERUNIAN S., 1996. Considerazioni sui caratteri tassonomici della trota macrostigma in relazione a programmi di ripopolamento e reintroduzione (*Osteichthyes, Salmonidae*). Atti VI Convegno AIIAD, Varese Ligure (SP), 424-428
- ZERUNIAN S. E GANDOLFI G., 1986. Considerazioni preliminari sulle trote presenti nel L. di Posta Fibreno (Lazio) (*Pisces, Salmonidae*). Acta naturalia de "l'Ateneo Parmense", 22 (3): 53-63.