

INTRODUZIONE ALL'ECOGEOGRAFIA DEGLI UCCELLI. LA DISTRIBUZIONE DELLE SPECIE

MAURO FASOLA

Dipartimento Biologia Animale
Pz. Botta 9, 27100 Pavia

INTRODUZIONE

DINAMISMO DELLA DISTRIBUZIONE

Stagionalità

Fluttuazioni e cambiamenti degli areali

Variazioni faunistiche in Europa

DETERMINISMO DEGLI AREALI

Areografia

Cause che limitano gli areali

Barriere

I fattori limitanti

Adattamenti, energetica e distribuzione

DISTRIBUZIONE ENTRO L'AREALE

Struttura dell'areale

Distribuzione locale

Sistemi di dispersione delle specie

Ringraziamenti

Summary

Resumé

Bibliografia

Appendice. Indice alfabetico dei nomi di animali citati

INTRODUZIONE

La zoogeografia è facilmente definibile come lo studio della distribuzione degli animali; tuttavia i suoi cultori discordano nello specificarne il contenuto, e ne sottolineano di volta in volta solo gli aspetti geografici, o storici, o ecologici a seconda della loro specializzazione (Vuilleumier 1978). Questa discordanza è dovuta al fatto che il semplice concetto di "distribuzione" comprende un'enorme varietà di fenomeni, che spaziano dalla presenza locale degli individui di una specie fino alla composizione delle faune continentali. Entro questa varietà di fenomeni distributivi, gli specialisti incontrano quadri e meccanismi effettivamente diversi ai vari livelli spaziali. Inoltre la zoogeografia non è nettamente delimitabile rispetto alle discipline affini —geografia, paleontologia, evolucionismo, sistematica, ecologia— e attinge a varie discipline "ausiliarie" —climatologia, geologia, fisiologia, etologia— (Udvardy 1969).

Mayr (1972), Vuilleumier (1975) e Udvardy (1969) schematizzano tre stadi di sviluppo delle indagini zoogeografiche:

Stadio descrittivo, compilazione preliminare di liste di specie viventi in determinate zone. Benché la distribuzione delle specie di uccelli sia ormai nota a grandi linee, questo stadio prosegue tuttora, con gli Atlanti ornitologici ad esempio, per definire le distribuzioni con grande dettaglio.

Stadio analitico, esamina la composizione in specie delle faune mediante categorie geografiche (tentando di delimitare le regioni con faune a composizione omogenea), o categorie storiche (indagando da quali zone sono giunte le specie attualmente componenti una fauna, ad esempio mediante i tipi faunistici di Voous, 1960), o categorie ecologiche (comparando le proprietà ecologiche delle specie delle varie faune). L'analisi geografica ha costituito il fulcro della zoogeografia fin dalla sua nascita, alla metà del XIX secolo, con i molti tentativi di delimitare Regioni e Province faunistiche. Questo approccio rigidamente classificatorio e tipologico è però poco efficace nell'approfondire cause e meccanismi della distribuzione, e gode attualmente di poco favore.

Stadio causale, indaga le cause storiche ed ecologiche della distribuzione. È lo stadio più attuale e largamente incompiuto.

L'ambito della zoogeografia è talmente vasto che anche i maggiori testi ne presentano una visione parziale, incentrata ad esempio sulla faunistica regionale (Serventy 1960), sull'eco-fisiologia delle specie (Udvardy 1969), sull'ecologia di comunità e popolazioni (Mac Arthur 1972), sulla sinecologia delle comunità (Blondel 1979), sulla paleobiogeografia (Cox e Moore 1980), sull'areografia quantitativa delle specie (Rapoport 1982). Curiosamente, le faune e le comunità hanno attirato l'attenzione degli zoogeografi molto più che non la distribuzione delle singole specie, benché la specie sia l'unità tassonomica di base. Infatti solo i testi di Udvardy e Mac Arthur, tra quelli prima citati, trattano direttamente le limitazioni di areale delle singole specie, mentre gli altri vi accennano sporadicamente durante le ampie trattazioni delle faune e delle comunità. Inoltre i modelli interpretativi della distribuzione delle singole specie sono meno numerosi e meno sofisticati di quelli elaborati ad altri livelli

di studio ecogeografico. Recentemente Minelli (1973), Vuilleumier e Simberloff (1980) e James *et al.* (1984) hanno raccomandato una maggiore attenzione degli zoogeografi alle specie e alle popolazioni, mediante accurate indagini autoecologiche.

La moltitudine di fenomeni studiati dagli zoogeografi disorienta per la sua eterogeneità; è perciò chiarificatore classificare e visualizzare i vari livelli di studio entro diverse fasce del piano definito dagli assi spazio e tempo, le due principali variabili zoogeografiche (Vuilleumier 1978). La zoogeografia storica e l'analisi delle faune concernono grandi livelli spazio-temporali (Fig. 1 A e B). Invece presso l'origine degli assi, le cause della distribuzione attuale delle specie sono da ricercare entro un tempo "ecologico" breve e a scale spaziali variabili dalla località all'areale (Fig. 1 C e D). A questo ridotto livello spazio-temporale, l'ecogeografia si compenetra con l'ecologia, e un'incerta demarcazione tra le due discipline assegna alla prima lo studio dei fenomeni con maggiori componenti spaziali, e alla seconda le indagini su singole popolazioni e comunità locali.

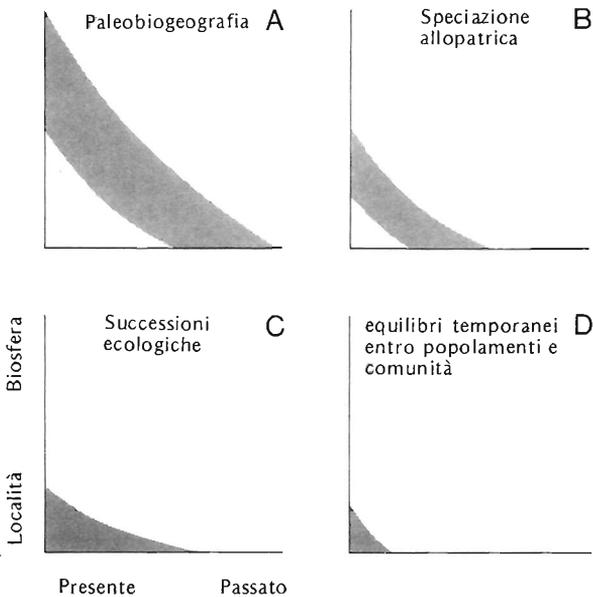


FIGURA 1. Varie branche della zoogeografia concernono fasce diverse (indicate in scuro) del piano spazio-tempo. Le scale spazio-temporali si estendono dal presente al passato, e da una scala grande locale, a una scala piccola continentale. Per ogni fascia è indicato un esempio di argomento studiabile (da Vuilleumier 1978, modificato).

Qualsiasi argomento ecogeografico può essere studiato a diversi livelli di percezione spaziale. Ad ogni livello i fenomeni osservabili, i metodi di studio e i problemi concettuali sono diversi. Strettamente legata alla scala di percezione è ad esempio

la condizione di *simpatria* o *allopatria* (presenza nelle stesse zone o in zone diverse) delle specie (Fig. 2). Analogamente a Blondel (1979), Blondel e Choisy (1983),

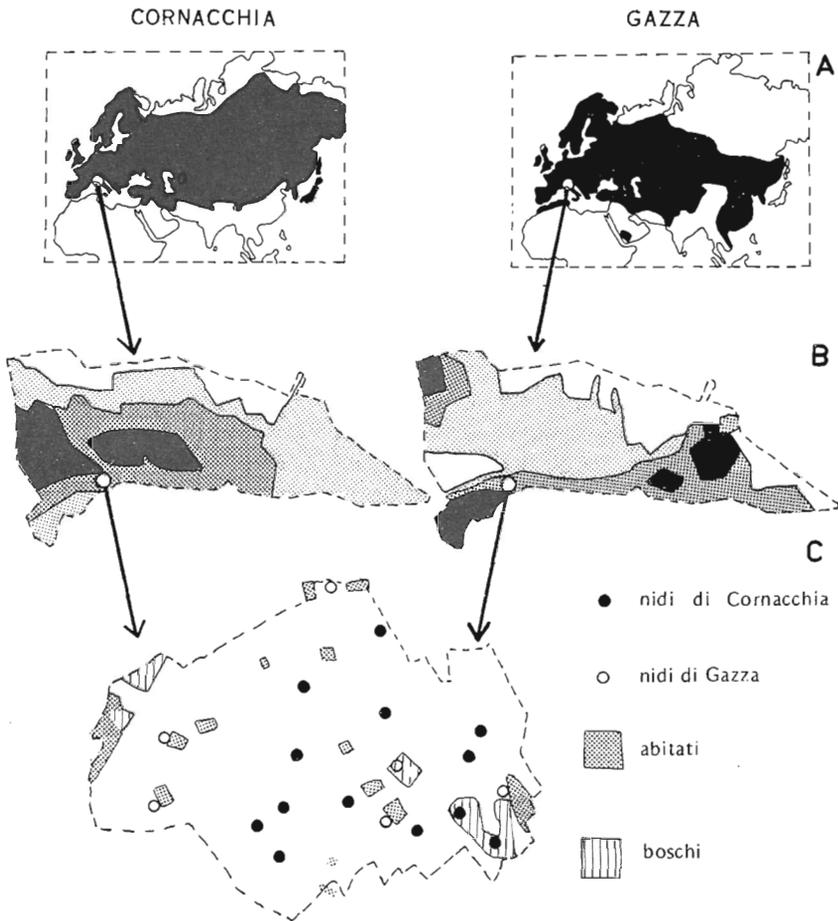


FIGURA 2. Esempio di quadri di distribuzione, che appaiono differenti a diverse scale di percezione. A) scala continentale. Gli areali appaiono uniformi, le cause dei loro limiti sono ignote e probabilmente includono fattori climatici, disponibilità di particolari risorse, presenza di specie competitori; inoltre le due specie sono largamente simpatriche. B) scala regionale. Le densità di popolazione (nero = oltre 1.5 nidi/Km, grigio scuro = 1.5 - 0.5 nidi/Km, grigio chiaro = 0.5 - 0.01 nidi/Km, bianco = meno di 0.01) compongono un mosaico entro l'areale; le densità delle due specie tendono ad essere complementari, probabilmente per la competizione e per la prevalenza di una delle due in certe zone grazie a caratteristiche dell'ambiente. C) scala locale. La presenza delle specie è perfettamente complementare, poiché la predazione della *Cornacchia* sui nidi di *GAZZA*, confina quest'ultima attorno agli abitati ai quali la *Cornacchia* non si avvicina (da Fasola e Brichetti 1983, Fasola *et al.* 1983, modificato).

indicherò come *continentale* ogni caratteristica ecogeografica cartografabile ad una scala dell'ordine dell' $1/10^7$, come *regionale* ogni caratteristica cartografabile allo $1/10^6 - 1/10^5$, e come *locale* ogni caratteristica all' $1/10^4 - 1/10^3$.

Presento qui una sintesi di alcuni temi zoogeografici, focalizzata sulla distribuzione delle singole specie a tutti i livelli spaziali, dai limiti dell'intero areale fino alla presenza locale. Poiché la letteratura ornitologica italiana descrive già ampiamente la distribuzione delle specie, in questa trattazione tenterò invece di discutere le idee di base, i quadri ricorrenti e i modelli esplicativi, di sottolineare i problemi concettuali e gli aspetti meno noti, e di discutere le metodologie di studio. Mi soffermerò in particolare sui modelli formali, cioè sui sistemi di concetti, deliberatamente e chiaramente espressi in forma verbale o grafica o matematica, per rappresentare astrattamente un fenomeno.

Gli esempi e le opere citate privilegiano in primo luogo l'avifauna italiana, poi quella delle zone mediterranee e alpine e delle regioni temperate; solo pochi esempi imprescindibili concernono le regioni tropicali. Alcuni esempi di particolare interesse riguardano anche Vertebrati terrestri diversi dagli uccelli. I termini chiave seguono le definizioni di Fasola e Brichetti (1984), ulteriori termini a significato controverso sono definiti qui alla loro prima menzione.

DINAMISMO DELLA DISTRIBUZIONE

Sebbene le mappe di distribuzione suggeriscano un'idea di fissità, la distribuzione animale è invece in uno stato fortemente dinamico, a tutte le scale spaziali e temporali. Gli individui si disperdono, occupano località diverse e colonizzano nuovi ambienti, le densità di popolazione variano, i limiti degli areali si spostano, le specie si espandono o regrediscono.

Stagionalità

La distribuzione lungo il ciclo annuale è molto meno nota di quella in periodo riproduttivo, perché: 1) molte specie svernano in regioni tradizionalmente meno studiate, come le zone tropicali e mediterranee; 2) le tecniche usuali di rilevamento ecologico, ad esempio di censimento o di studio dell'habitat, sono efficaci per popolazioni stabili nello spazio durante il periodo riproduttivo, mentre sono incerte quando gli individui si raggruppano e si disperdono senza aree vitali definite, sfruttando ambienti diversi in sequenza. Queste difficoltà pratiche in passato hanno limitato la maggioranza delle ricerche al breve periodo riproduttivo e hanno imposto un concetto statico di comunità, che dovrebbe essere superato da una visione più ampia, che contempli la stagionalità delle comunità (Herrera 1980, 1981). Le conoscenze sulla distribuzione stagionale stanno rapidamente aumentando grazie ai lavori di riferimento per le zone africane di svernamento (Moreau 1972, Curry Lindahl 1981); grazie ad Atlanti ornitologici invernali per alcune zone europee (Lack 1983, Bekhuis 1983); grazie ad un numero crescente di studi recenti sulla distribuzione invernale,

ad esempio degli uccelli di zone costiere dell'Europa centro-settentrionale (Evans *et al.* 1984), dei Laridae (Fasola 1984), degli Ardeidae (Barbieri e Fasola 1984) e degli uccelli acquatici in Italia (Chelini 1982, Rallo e Boldreghini 1982), e sull'habitat, cibo e nicchia in periodi non riproduttivi (Hogstad 1978, Alatalo 1980, Rolando 1982, Bairlein 1983). Nuove indagini su distribuzione, fenologia, habitat, nicchia delle specie durante il passo o lo svernamento in zone mediterranee sarebbero di grande interesse perché potrebbero rivelare quadri e meccanismi di regolazione delle popolazioni o di separazione ecologica molto diversi da quelli attualmente noti, che sono stati desunti quasi esclusivamente da studi su popolazioni di zone nordiche-temperate in periodo riproduttivo.

Distribuzione dei migratori

Svariate teorie sull'evoluzione delle migrazioni sono discusse da Gauthreaux (1982). Il significato evolutivo basilare è: migrano le specie e le popolazioni che sopravvivono in numero maggiore migrando piuttosto che risiedendo nella stessa zona tutto l'anno (Lack 1954). Moreau (1952) tra i primi ha ipotizzato in modo esplicito che la periodicità climatica circannuale causi una fluttuazione ciclica di risorse e-suberanti i bisogni delle popolazioni residenti, che non possono sfruttarle per intero. Questa sovrabbondanza di risorse è sfruttata dai migratori. Migrando essi evitano la scarsità invernale di cibo nelle zone a maggiori latitudini (Hansson 1979), sfruttano la disponibilità sovrabbondante nelle zone di svernamento (Karr 1976), e possono utilizzare in sequenza ambienti idonei molto distanti, grazie alla loro mobilità molto maggiore di quella di altri animali. Un'indagine pionieristica di una comunità di garriga mediterranea lungo l'intero ciclo annuale (Blondel 1969), ha descritto le variazioni di specie, abbondanze e biomasse in relazione al cibo; le specie sedentarie hanno nicchie trofiche poco influenzate dalle scarse variazioni circannuali del loro cibo, mentre le specie estive o invernali basano le loro nicchie trofiche su altre fonti di cibo con variazioni stagionali più marcate. L'ecologia dei migratori in ambienti mediterranei è trattata anche da Herrera (1978a) e Blondel e Insenmann (1981). Si può assumere che la porzione migratrice del popolamento di una regione sia determinata dalla proporzione tra gli estremi stagionali della capacità di sostenamento dell'ambiente (Figura 3). In Europa esiste un netto gradiente latitudinale nella porzione migratrice delle comunità; i migratori costituiscono circa il 50% delle comunità in Scandinavia, mentre sono vicini allo zero nel Sud della Spagna. In un campione di 55 comunità europee a diverse latitudini, la sola latitudine spiega il 57% della variabilità tra comunità nella percentuale di individui migratori tra i Passeriformes, con una correlazione altamente significativa Percentuale Migratori = $-47,8 + 1,29$ Latitudine (Herrera 1978 b). Inoltre in Europa i migratori sono più frequenti tra le specie di ambienti a vegetazione aperta, mentre le specie di ambienti boschivi sono in prevalenza residenti (Bilcke 1984).

In generale, i migratori hanno distribuzione flessibile e strategie opportunistiche, per adattarsi a condizioni atmosferiche variabili e per utilizzare vari ambienti e risorse (Gauthreaux 1982, Nichols *et al.* 1983).

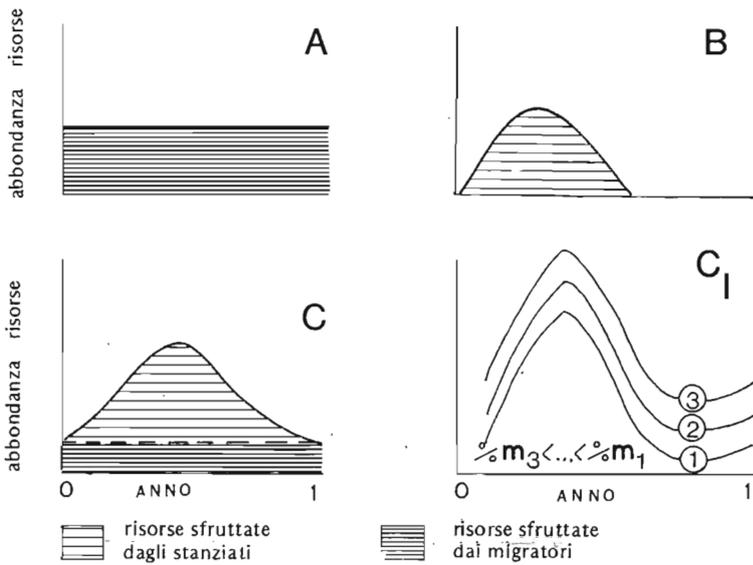


FIGURA 3. Modello grafico ideale delle variazioni stagionali delle risorse, e del loro effetto sulla tendenza a migrare nelle specie che compongono le comunità. A) stagionalità nulla (il livello delle risorse resta costante), migratori assenti o scarsi. B) stagionalità estrema, tutte le specie migrano. C) stagionalità intermedia. C₁ indica l'effetto di variazioni solo relative nell'abbondanza delle risorse tra stagioni (variazioni di uguale valore assoluto ma in proporzione diversa rispetto all'abbondanza delle risorse) nel determinare la percentuale di migratori (%M) nelle comunità 1, 2, 3. La percentuale di migratori è maggiore quando le variazioni relative di risorse sono più marcate, per la comunità 1 (da Herrera 1978 b, 1981, modificato).

Quando e dove una popolazione viene limitata?

Alcune caratteristiche dell'organizzazione delle comunità, della distribuzione e della dinamica di popolazione variano in stretta relazione con le condizioni ambientali locali e momentanee, mentre altre caratteristiche "non seguono" tali variazioni, perché sono effetto delle restrizioni ambientali verificatesi in periodi precedenti o in altre zone ove le specie hanno vissuto. Queste seconde caratteristiche sono spiegabili solo mediante una visione stagionale delle comunità (Herrera 1980, 1981). E' quindi necessario contemplare sempre l'ipotesi che la distribuzione di una specie in una data zona (esempio nell'areale di riproduzione) potrebbe non incontrare fattori limitanti locali o attuali. Varie specie nidificanti nelle zone temperate sono probabilmente limitate dalle condizioni ambientali nelle zone di svernamento (Ulfstrand 1980). Ad esempio i livelli delle popolazioni europee di Sterpazzola (Winstanley *et al.* 1974), di Airone rosso e forse di altri Ardeidae migratori (Den Held 1981, Cavè 1983) sono correlati agli andamenti delle piogge nelle zone di svernamento

dell'Africa tropicale. Le popolazioni di Airone cenerino nidificanti in Inghilterra, che sono stanziali, sono invece regolate dalle temperature minime invernali che determinano la mortalità (Stafford 1971). Il declino delle popolazioni centro-europee di Sterpazzola potrebbe essere dovuto anche alla contaminazione con pesticidi nelle aree di passo e di svernamento (Berthold 1973). Lack (1971) fornisce esempi di specie i cui areali di nidificazione sono ristretti a una parte di ampie zone potenzialmente idonee, perché le loro popolazioni totali sono limitate da ristretti areali di svernamento.

Fluttuazioni e cambiamenti degli areali

I limiti di areale determinati da una barriera fisica sono stabili nel tempo, ma ove la specie è limitata da altre caratteristiche ambientali, che subiscono tutte frequenti fluttuazioni, anche i limiti dell'areale fluttuano localmente di anno in anno indipendentemente dai cambiamenti di lungo periodo. Il modello di Figura 4 collega la distribuzione fluttuante di una specie ai limiti dell'areale con la normale dinamica della sua abbondanza. La comparsa momentanea di specie oltre i limiti dei loro areali è perciò un avvenimento che suscita interesse, ma di scarso significato. Ricordiamo ad esempio la nidificazione del Marangone minore in Romagna (Fasola e Barbieri 1981) e la sua successiva scomparsa, e le sporadiche nidificazioni del Beccaccino in Italia

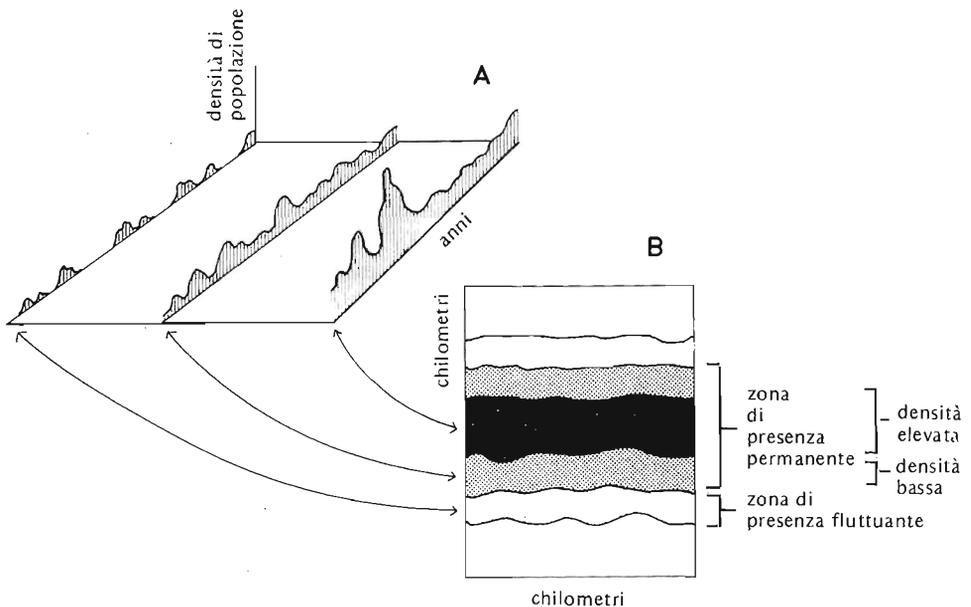


FIGURA 4. Modello delle fluttuazioni di abbondanza tra anni (A) e dell'incostanza della distribuzione spaziale (B) in una specie ipotetica. Il livello di popolazione fluttua di anno in anno entro tutto l'areale, e nelle zone presso i limiti dell'areale ove le popolazioni sono meno abbondanti la presenza della specie è discontinua negli anni (da Andrewartha e Birch 1954, modificato).

settentrionale (Realini 1977) e del Pettazzurro sulle Alpi (Brichetti 1983). Mappare queste zone di nidificazione accidentale come parti dell'areale delle specie sarebbe erroneo, poiché produrrebbe attorno all'areale stabile delle nuvole di punti, i quali segnalerebbero più l'intensità del *bird watching* nelle varie zone che non l'effettiva presenza della specie (Harrison 1982).

Spostamenti stabili e direzionali possono originare invece veri cambiamenti dei limiti degli areali. Nowak (1975) ha esaminato le recenti espansioni verso il Nord-Ovest dell'Europa di 28 specie animali tra cui per gli uccelli: Tortora dal collare, Moretta, Moriglione, Svasso piccolo, Picchio rosso di Siria, Verzellino, Luì verdastrò, Zigolo dal collare), tentando di scoprire quadri comuni. Le specie espansive hanno in genere ampia valenza ecologica, le espansioni procedono a velocità molto difformi e spesso iniziano e terminano improvvisamente. Alcune caratteristiche della specie favoriscono la tendenza all'espansione o alla contrazione dell'areale, entro una data zona e periodo. Un'analisi del ricambio in specie del Nord Europa dal 1850 al 1970 (Jarvinen e Ulfstrand 1980) ha mostrato che in generale le specie in espansione erano di taglia piccola, avevano strategia riproduttiva *r* (maggiori energie dedicate ad un elevato tasso di riproduzione) ed erano tollerate o favorite dall'uomo; le specie in contrazione tendevano ad essere più grandi, con strategia *k* (maggiori energie dedicate all'adattamento a condizioni stabili), e perseguitate dall'uomo.

Il grado di variabilità dei popolamenti può differire tra zone geografiche. Ad esempio le comunità di uccelli dell'Europa centrale sono state più stabili di quelle dell'Europa del Nord nelle ultime decine di anni, probabilmente in relazione alla maggiore imprevedibilità ambientale (climatica) nelle zone nordiche (Jarvinen 1979).

I cambiamenti di areale sono inquadrabili in un ciclo di nascita, espansione, regressione ed estinzione, che ogni specie subisce, durante una vita dell'ordine del milione di anni, a seguito dell'evoluzione dell'ambiente fisico e biotico. Dillon (1966) descrive un teorico "ciclo evolutivo" di una specie distinguendo le fasi di 1) *neospecie* con areale in espansione, popolazioni abbondanti e senza sottospecie, 2) *mesospecie* con areali stabili, popolazioni abbondanti e numerose sottospecie, 3) *euspecie* con areali stabili, ma con sottospecie scarse o assenti, 4) *telospecie* con areali in contrazione, popolazioni poco abbondanti e senza sottospecie. Durante le fasi centrali della sua vita una specie può mostrare espansioni e contrazioni alternate del suo areale (Fig. 5). In pratica è arduo distinguere in quale stadio vitale si trovi una data specie e come si debbano interpretare le attuali variazioni del suo areale, e non mi è noto nessun tentativo di classificazione per tale caratteristica. Rapoport (1982) propone i seguenti indizi per distinguere se una specie si trova in fase giovanile, senescente, o se attraversa periodi di fluttuazione della maturità: grado di sottospeciazione e di disgiunzione dell'areale, dimensione dell'areale della specie in toto e delle sottospecie periferiche, distribuzione di densità. Le fasi di espansione e contrazione possono produrre spostamenti e disgiunzioni degli areali come mostrato in Fig. 6.

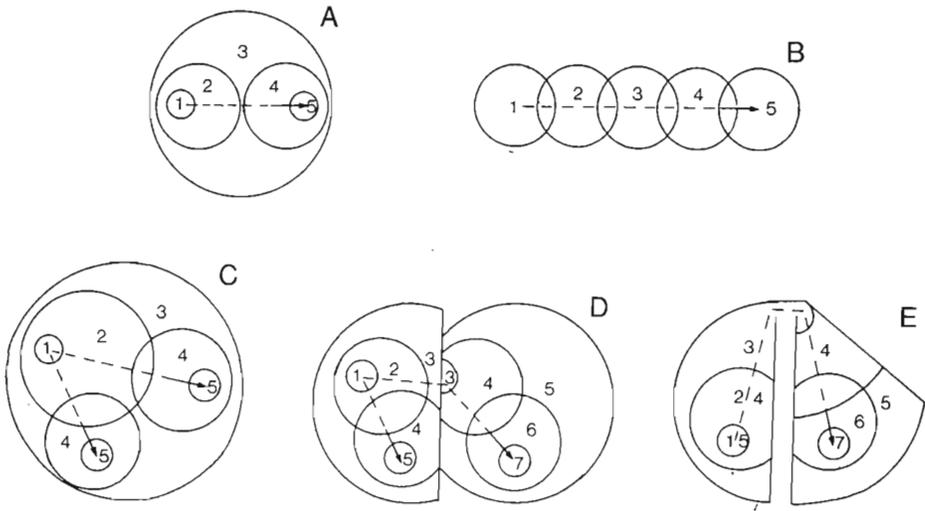


FIGURA 6. Ipotetici risultati dell'espansione e contrazione di un areale. Le fasi successive nel tempo sono indicate da numeri. A) spostamento, B) spostamento senza espansione, C) disgiunzione, D) attraversamento di una barriera, E) diffusione lungo un corridoio (da Darlington 1959, modificato).

L'attività umana è così diffusa e penetrante che probabilmente tutte le specie animali ne hanno subito qualche influenza, ed è considerata causa preponderante del rischio di estinzione di molte specie. Il suo effetto più rilevante per gli uccelli è stata l'ampia alterazione della vegetazione; si sono rarefatte le specie adatte ad ambienti forestali e acquatici, mentre sono aumentate le specie frugivore e di ambienti aperti che possono vivere nelle zone coltivate (Goodwin 1978, Harrison 1982). Pur esercitando una enorme influenza indiretta, solamente per poche specie l'attività umana determina direttamente la distribuzione attraverso meccanismi di competizione diretta, predazione o commensalismo.

Competizione. I rapaci sono stati considerati competitori o comunque sgraditi, e sono stati attivamente perseguitati; in Italia varie specie sono scomparse da larghe zone come nidificanti, e sono diminuiti numericamente (Chiavetta 1977). Anche la diffusione di Corvidae è fluttuata in tempi storici in dipendenza dall'atteggiamento umano di benevolenza o persecuzione (Sharrock 1976).

Predazione. In Italia la caccia preleva attualmente una porzione eccessiva, rispetto alla produttività naturale delle popolazioni di molte specie selvatiche, ed ha perciò causato indubbiamente una riduzione di vari stanziali e migratori (Baldaccini e Frugis 1981). I ripetuti tentativi della Cicogna bianca di ricolonizzare l'Italia settentrionale come nidificante sono stati frustrati da uccisioni illegali (Boano 1981 b). Tuttavia l'effettivo impatto venatorio sull'avifauna italiana non è stimabile a causa della carenza di dati.

Commensalismo. Un ampliamento della distribuzione è avvenuto invece nelle specie commensali dell'uomo che sfruttano gli edifici per porvi i nidi (rondoni, rondini, e altri); queste specie, prima ristrette come nidificanti alle zone rocciose, hanno occupato nuove zone grazie a una lenta invasione degli abitati durata forse centinaia di anni (Udvardy 1969, Goodwin 1978).

Tuttavia l'uomo non è il "colpevole" unico delle variazioni di distribuzione, che si manifesterebbero anche in sua assenza per processi naturali. I motivi della minaccia di estinzione di varie specie di uccelli a livello mondiale sono stati così stimati: distruzione dell'ambiente idoneo per il 65.3% delle specie, caccia 24.9% disturbo e raccolta di uova 10.6%, inquinamento 2.8%, più altri motivi minori (Temple 1978).

Un'analisi dell'avifauna italiana (Frugis e Schenk 1981), indica i seguenti fattori della rarità o vulnerabilità delle specie: 84% dei casi distruzioni e modificazioni di ecosistemi, 45% inquinamento, 69% altre influenze indirette, 48% caccia, 62% distruzione di nidi o raccolta di uova, 45% altre influenze dirette, 48% motivi indipendenti dall'attività umana. Poiché sono indicati più fattori influenzanti per ogni specie, la frequenza totale è superiore a 100.

Le variazioni climatiche modificano interi biomi e fissano le tendenze generali dei mutamenti faunistici. Molti dati geologici, paleontologici e paleoclimatici, testimoniano le drammatiche variazioni del clima durante la storia della terra e i corrispondenti mutamenti della fauna, come riassumono con efficacia Cox e Moore (1980). Variazioni climatiche di lungo periodo sono tuttora in corso, con fluttuazioni minori (frazioni di grado nella temperatura media annua), ma in grado di influenzare la biosfera su vasta scala. Williamson (1975) ha riassunto gli spostamenti dei limiti di areale attribuibili alle variazioni climatiche degli ultimi decenni. Durante il XX secolo, il clima è divenuto più caldo fino al 1940-50, dopodiché le estati sono divenute in media più fredde e piovose e gli inverni più rigidi. Durante la fase di riscaldamento, molte specie dell'Europa centro-meridionale hanno espanso a Nord il loro areale (es. Fiorrancino, Verzellino, Salciaiola) mentre specie nordiche si sono ritirate ancora più a Nord (es. Zigolo delle nevi, Fanello nordico, Piviere tortolino). Una tendenza inversa si sta verificando negli anni '70 e '80 per il peggioramento climatico in atto. In Italia gli spostamenti del Beccamoschino (un'espansione in gran parte della pianura Padana agli inizi degli anni '70 e una successiva regressione) sono correlabili alle fluttuazioni climatiche (Fratelli 1981): basse temperature invernali sembrano determinare il limite Nord di questa specie, una delle poche *Sylviinae* strettamente sedentarie che spingono il loro areale fino all'Europa centrale. La diminuzione delle averle in Italia settentrionale nello scorso decennio può essere dovuta almeno in parte alle estati più fredde e umide con minore abbondanza di insetti, come è stato ipotizzato per la Francia (Lefranc 1980).

E' difficile separare le singole cause da un complesso di fattori interagenti della dinamica della distribuzione. Ad esempio Jarvinen e Waisanen (1979) hanno studiato in dettaglio l'espansione a Nord di Fringuello e Cincia dal ciuffo, ed il concomitante arretramento di Peppola e Cincia siberiana durante questo secolo in Finlandia, concludendo che gli effetti dei cambiamenti ambientali dovuti alle pratiche

forestali e al bestiame e del miglioramento del clima sono strettamente intrecciati, con probabile maggior influenza dei cambiamenti dovuti all'uomo.

Variazioni faunistiche in Europa

Le vaghe notizie sulla dinamica storica della fauna europea prima del XIX secolo (spesso di origine letteraria o pittorica) non lasciano intravedere grandi mutamenti, eccetto la scomparsa dell'Alca impenne (Violani 1974) e dell'Ibis eremita (Dorst 1972). Le variazioni più recenti sono discusse da Yeatman (1971), Dorst (1972) e Parslow (1973). In Scandinavia le variazioni faunistiche sono state registrate più accuratamente che nel resto d'Europa durante gli ultimi 100 anni: solo una minoranza delle specie è rimasta stabile, mentre altre hanno fluttuato, oltre 1/3 delle specie sono aumentate in abbondanza o hanno esteso l'areale, meno di 1/3 sono diminuite (Von Haartman 1973, Jarvinen e Vaisanen 1977).

Per l'Italia le notizie descrittive degli autori del XIX e XX secolo sono sufficienti a discernere solo le variazioni delle specie più cospicue. Durante l'ultimo secolo sono scomparsi come nidificanti Aquila di mare, Falco pescatore, Francolino, Quaglia tridattila, Gru, Gipeto e Avvoltoio monaco (Frugis e Schenk 1981). Inoltre l'evoluzione storica e lo status attuale in Italia sono stati discussi per il Capovaccio (Bologna 1976), per varie specie della Sardegna (Schenk 1976, Mocchi Demartis 1980) e per le famiglie da Podicipedidae a Ardeidae (Brichetti 1979, 1982a, Brichetti e Fasola 1985), ma solo in poche specie è stato possibile individuare nette variazioni. Ad esempio la Garzetta, rara come nidificante durante il XIX secolo è aumentata notevolmente a partire dagli anni '30; la Sgarza ciuffetto invece è divenuta più scarsa. L'areale di svernamento del Corvo in Italia si è notevolmente ridotto dal secolo scorso (Bogliani 1985).

Le enormi quantità di nuovi dati disponibili, grazie agli Atlanti Ornitologici e alle altre indagini quantitative che forniscono dati confrontabili grazie alle metodiche standardizzate, renderanno possibili nei prossimi anni approfondimenti di gran lunga maggiori della dinamica della distribuzione.

Tendenze attuali

Un'analisi globale del dinamismo attuale della fauna europea, tentata da Yeatman (1971), indica che le specie stabili sono una minoranza; tra i Passeriformes prevalgono le specie in espansione, tra i non-Passeriformes quelle in regressione (Tab. I). In Italia varie specie sono attualmente in espansione, come lo Storno (Brichetti 1976), il Basettino (Brichetti e Di Capi 1980), la Pavoncella (Boano 1981a), il Mignattino piombato (Boldregghini *et al.* 1981), alcuni Laridae (Brichetti e Isenmann 1981), la Cesena (Brichetti 1982b), il Cavaliere d'Italia (Tinarelli 1983), o in regressione, come il Mignattino (Brichetti e Martignoni 1981) e la Bigia grossa (Pazuconi com. pers.). Mancano dati globali per altre specie, ma si può presumere che molte abbiano subito variazioni che sono passate inosservate. Per la Sardegna, Schenck (1976) analizza le variazioni subite durante il decennio 1965-1975 da uccelli e Mammiferi; molte specie di uccelli paiono in diminuzione, 9 specie sono estinte o prossime all'estinzione locale, 10 specie nuove sono immigrate. Un *indice di*

minaccia esprime che anche in Sardegna le specie minacciate sono in gran prevalenza non-Passeriformes.

TABELLA I. Tendenze dinamiche dell'avifauna europea all'inizio degli anni '70 (dati da Yeatman 1971). I punti interrogativi sottolineano l'incertezza delle cause.

espansione			regressione		
cause	numero specie		cause	numero specie	
	non Passeri- formes	Passerifor- mes		non Passeri- formes	Passerifor- mes
Attività umane dirette (introduzioni, protezione, covatoi)	17	1	Attività umane dirette (caccia, bracconaggio)	75	5
Attività umane indirette (modo focazioni ambiente)	20	23	Attività umane indirette (inquinamento)	10	2
			Attività umane indirette (distruzione ambienti naturali)	51	8
Rioccupazione Europa da parte di specie orientali (recupero post-glaciale)	9	15	Regressione verso E di specie orientali (competizione?)	3	4
Espansione verso N di specie centro europee (per miglioramento clima)	1	11	Regressione verso N di specie nordiche (per miglioramento clima)	18	6
Espansione di specie mediterranee (?)	4	7	Regressione verso S di specie mediterranee (?)	3	17
Espansione di specie specialiste (?)	3	10	Regressione di specie ad ampia distribuzione (?)	5	2
Espansioni improvvise (per evoluzione genetica?)	3	1	Diminuzione di specie con popolazioni molto ridotte (?)	6	4
NO. TOTALE SPECIE	57	68	Regressione limite S in specie meridionali (?)	0	1
			NO. TOTALE SPECIE	171	49
stabilità					
no. specie non Passeriformes			no. specie Passeriformes		
24			38		

DETERMINISMO DEGLI AREALI

Carte di distribuzione, Atlanti ornitologici e liste faunistiche locali, delimitano con buona precisione gli areali delle specie di uccelli, almeno nel Palearctico. Questa abbondanza di dati descrittivi contrasta però con la scarsa comprensione delle cause che limitano gli areali. Insufficienti sono i modelli generali esplicativi delle limita-

zioni di areale, rari gli esempi di specie le cui limitazioni sono note, e poco sofisticate sono le tecniche di delimitazione oggettiva degli areali.

Areografia

La diversità degli areali come ampiezza, forma, grado di frammentazione, estensione latitudinale e longitudinale è enorme e apparentemente caotica. Esiste una ricca terminologia descrittiva per le categorie di areali (Tab. II). Udvardy (1969) fornisce per ogni categoria vari esempi, e illustra le tecniche per raffigurare le mappe degli areali. Queste tecniche sono tutte variazioni di pochi schemi basilari: rappresentazione dell'areale come presenza della specie nei quadretti di un reticolo geografico di riferimento (tipo Atlante); con confini a linee curve approssimate; a punti corrispondenti alle singole località di ritrovamento della specie, distinguendo o no gli areali di riproduzione e svernamento, distinguendo con vari simboli le località di presenza storica, attuale, saltuaria, le carenze di conoscenze e altre particolarità. L'areografia (studio sistematico e comparativo delle caratteristiche degli areali) ha suscitato finora scarsi interessi; recentemente Rapoport (1982) l'ha innovata con approcci quantitativi.

Come delimitare un areale

Il concetto di limite di areale è intuitivo ma raramente si è tentato di definirne gli incerti contorni e di oggettivare le tecniche di delimitazione. Gli esperti, soggettivamente, tendono a includere le località ove una specie è stata osservata in un unico areale ampio se la specie ha buona capacità di disperdersi, se tra le località vi sono ambienti idonei, e se è probabile che esistano altre località di presenza non note per scarsità di informazioni. Altrimenti le località sono ripartite in più aree disgiunte. Si può definire il *limite di un areale* come la linea che include le estreme località ove la specie si riproduce, e che distano meno dello spazio coperto dagli individui della specie, durante i normali movimenti dispersivi (Udvardy 1969). Le località fuori dalla portata di tali movimenti costituirebbero areali separati. Questa definizione non considera le seguenti difficoltà. 1) I limiti fluttuano. Le mappe di distribuzione non sono né una "fotografia" né un "filmato" della reale presenza della specie, ma piuttosto l'immagine somma di alcune situazioni istantanee successive (Rapoport 1982), e tendono a rappresentare la presenza media lungo un periodo pluriennale ragionevole (5 anni per gli Atlanti Ornitologici, o un periodo maggiore se le informazioni per una zona sono scarse, ad esempio 10 o 20 anni in Brichetti, 1979, 1982a). 2) Presso i limiti degli areali la densità di popolazione sfumano gradualmente. Sarebbe possibile tracciare il limite ove la densità si abbassa sotto una data frazione, stabilita arbitrariamente, della densità massima raggiunta dalla specie (Mac Arthur 1972). 3) Le popolazioni marginali possono essere scarsamente vitali. Categorie di vitalità, utilizzate spesso in fitogeografia (Dansereau 1957), possono essere riconosciute anche negli animali; Udvardy (1969) riporta le seguenti categorie applicabili agli uccelli: popolazioni a riproduzione regolare, a riuscita rara, a nidificazione occasionale senza riuscita, non riproducentesi. Il limite dovrebbe includere solo le popolazioni che si automantengono, ma in genere la carenza di informa-

zioni sulla riproduzione costringe a considerare la semplice presenza delle specie.

I limiti degli areali sono di solito tracciati "a occhio", con approssimazione buona se l'esperto conosce bene le preferenze ambientali della specie ed il territorio, ma con risultati soggettivi (Fig. 7 A, B, C). Rapport (1982) discute i seguenti metodi per oggettivare la procedura di accorpamento degli areali. 1) Cerchio con centro nel centro geografico delle località di osservazione della specie e raggio uguale alla media delle distanze dei punti dal centro, oppure cerchio minimo includente i punti (Fig. 7 D). 2) Minimo poligono convesso includente i punti (Fig. 7 E). 3) Reticolo a maglie regolari, usato negli Atlanti ornitologici (Fig. 7 F); l'interpretazione delle distribuzioni mappate con questo metodo dipende fortemente dall'ampiezza delle

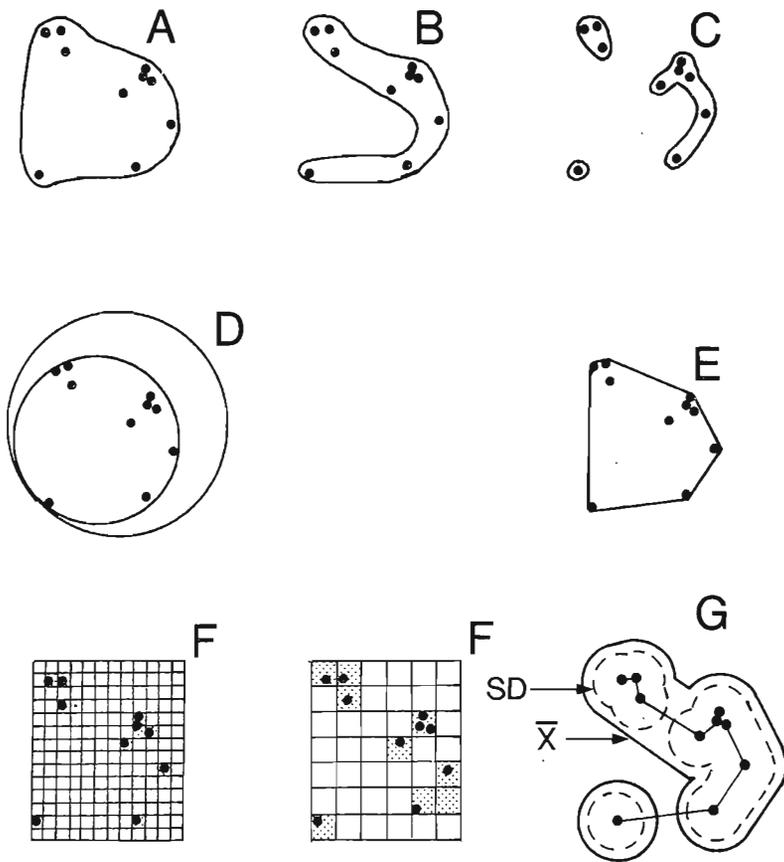


FIGURA 7. Differenti metodi per accorpare un areale, sulla base di 10 osservazioni della specie. A, B, C) tre possibili accorpamenti soggettivi, D) cerchio minimo e cerchio con raggio medio, E) minimo poligono convesso, F) reticolo a quadrati con due esempi di maglie di dimensioni diverse, G) metodo della vicinanza media (da Rapoport 1982, modificato).

maglie (Bezzel 1983). 4) Metodo della vicinanza media: l'areale è formato dall'insieme dei cerchi aventi centro in ogni punto e raggio uguale a una statistica descrittiva delle distanze di ogni punto dal più vicino (Fig. 7 G). Come statistica si può utilizzare la media. Utilizzando la deviazione standard (σ) l'areale costruito con raggi 1σ conterrà teoricamente il 68,3% dei futuri ritrovamenti della specie, mentre l'areale con raggio 3σ ne conterrà il 99,7%, se le distanze hanno la distribuzione gaussiana, grazie alle note proprietà di tale distribuzione.

Cause che limitano gli areali

Le barriere al disperdersi degli individui sono poco efficaci per gli uccelli, perciò la maggior parte di essi deve essere limitata da fattori ambientali che, pur senza fermare fisicamente gli individui, impediscono alle specie di compiere il ciclo vitale fuori dai rispettivi areali. La molteplicità, complessità e variabilità geografica dei fattori limitanti rendono difficile spiegare le cause ultime della distribuzione delle specie. Sebbene localmente molte specie sembrano ristrette dalla disponibilità di habitat, entro l'intero areale ognuna può frequentare habitat diversi, e persino i margini dei biomi sono poco efficaci nel limitare gli areali (Fig. 8). Perciò l'ovvia

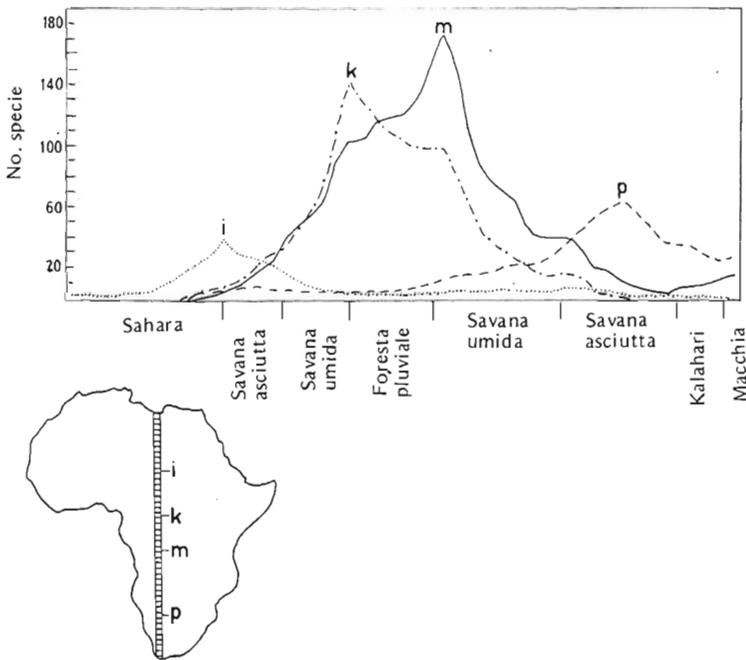


FIGURA 8. Perdita di specie di Passeriformes lungo un asse latitudinale in Africa, espressa con il numero assoluto di specie perse a varie distanze, rispetto alle specie presenti in un quadrato centrale di riferimento. Sotto l'ascissa sono indicati i margini dei biomi attraversati dall'asse. I numeri delle specie non mostrano brusche variazioni passando da un bioma all'altro, perciò i margini dei biomi raramente limitano gli areali delle specie (da Rapoport 1982, modificato).

relazione specie-habitat deve essere approfondita individuando i reali fattori limitanti. Anche clima e cibo sembrano limitare direttamente poche specie; più limitante pare la presenza di specie simili e competitori. In pratica per nessuna specie è stato compreso in dettaglio come valenza ecologica, fisiologica e comportamento interagiscono con le condizioni ambientali per determinarne l'areale.

Modelli esplicativi

La comprensione delle limitazioni degli areali ha compiuto progressi relativamente scarsi, da quando Grinnell (1914) propose la suggestiva similitudine dell'areale con un bacino d'acqua in una valle: l'acqua (la popolazione) preme contro le pareti, impermeabili in alcuni luoghi (barriere) e porose in altri (fattori limitanti), e può riuscire a sfuggire, penetrando lentamente oppure sgorgando da una fessura (superamento di barriera e colonizzazione). Il limite di distribuzione coincide con un momentaneo equilibrio tra la tendenza a disperdersi della specie e una sorta di resistenza ambientale (Udvardy 1969). La limitazione ultimativa dell'areale di una specie è che gli individui che si insediano fuori di esso non sopravvivono (Lack 1971).

I modelli formalizzati proposti per interpretare le limitazioni degli areali (tuttora insoddisfacenti, perché sono generici o parziali, o scarsamente verificati) sono esposti qui di seguito.

Un modello generale. Le idee di basi di vari autori (Udvardy 1969, Mac Arthur 1972, Krebs 1978, Cox e Moore 1980) sulle cause della distribuzione delle specie singole coincidono largamente e sono riassumibili nello schema seguente. Ogni specie è adattata a una limitata variazione di fattori ambientali. Dal momento che la tolleranza al gradiente di un fattore fisico da parte di un organismo, e lo sfruttamento di un gradiente di risorse da parte di una popolazione, avvengono in vari casi secondo una curva a campana, è ragionevole assumere che anche la densità di popolazione della specie lungo un gradiente ambientale assuma questo andamento (Fig. 9). I fattori ambientali, influenti sulla specie, variano geograficamente e determinano i limiti del suo *areale potenziale*, definibile come la zona geografica ove la specie potrebbe autopertuarsi in base alle condizioni ambientali favorevoli, non considerando per il momento l'effetto di specie simili competitori. In zone diverse, diviene effettivamente *fattore limitante* quel fattore che è presente in quantità minima alla specie nello stadio vitale più sensibile ad esso (concetto noto anche come "legge del minimo", espressa per la prima volta da Liebig, 1840). La Fig. 9 A mostra due fattori limitanti lungo gli assi del piano spaziale. Poiché i loro effetti sono interdipendenti, l'areale è ellittico e non rettangolare. L'areale reale si estende in genere solo in una parte del potenziale, per la presenza di barriere che impediscono il disperdersi degli individui verso nuove zone colonizzabili (Fig. 9 B), e di specie competitori (Fig. 9 C, D). Specie competitori possono consistere in simpatria con livelli di popolazione ridotti se sono ecologicamente separate (Fig. D); se le loro nicchie sono molto simili l'esclusione competitiva può causare allopatria (Fig. 9 C), il modello di Fig. 9 è analogo alle raffigurazioni della nicchia multidimensionale (Hutchinson 1957, Pianka 1976), ma contrariamente ad esse attribuisce un significato geografico agli assi del piano. Questo modello è generico, ha scarso

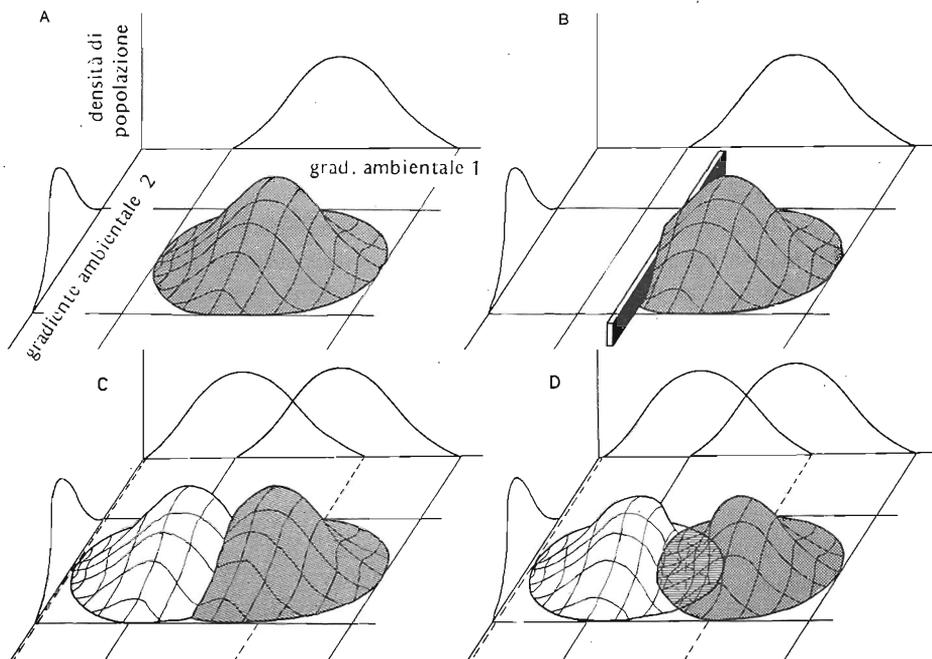


FIGURA 9. Schema dell'areale di una specie e delle cause che lo limitano. Le due curve sui piani verticali mostrano le tolleranze a due fattori ambientali. A) areale potenziale della specie, limitata unicamente dai due fattori ambientali che variano con gradienti lungo gli assi geografici. L'areale attuale può essere ulteriormente limitato da B) una barriera, C) dalla presenza di una specie competitiva (superficie più chiara) con ampia sovrapposizione di nicchia, D) oppure da una specie con scarsa sovrapposizione di nicchia. Nei casi B), C) e D) gli areali attuali sono inferiori alle potenzialità raffigurate dalle curve sui piani verticali.

valore euristico, ed è poco realistico nell'assumere una regolare variazione geografica delle caratteristiche ambientali che invece spesso mutano in modo complesso.

Effetti combinati di fattori. Fattori diversi, ognuno a distribuzione normale (a campana) possono delimitare irregolarmente un areale, come schematizzato nel modello grafico di Fig. 10. La maggior densità della specie si trova nella zona del suo optimum sinecologico. E' un modello molto generale, e non mi risulta che sia stato riconsiderato in seguito.

Modi d'azione dei fattori causali. Terborgh (1971) ipotizza che la distribuzione di densità di popolazione delle singole specie e la somiglianza faunistica (numero di specie in comune tra due zone, mostrino variazioni diverse se determinate da: 1) cambiamenti graduali di fattori ambientali lungo un gradiente, 2) esclusione competitiva, 3) presenza di un ecotono, cioè di una brusca variazione ambientale (Fig. 11). Questo modello ha valore euristico, poiché prevede per ogni fattore effetti di-

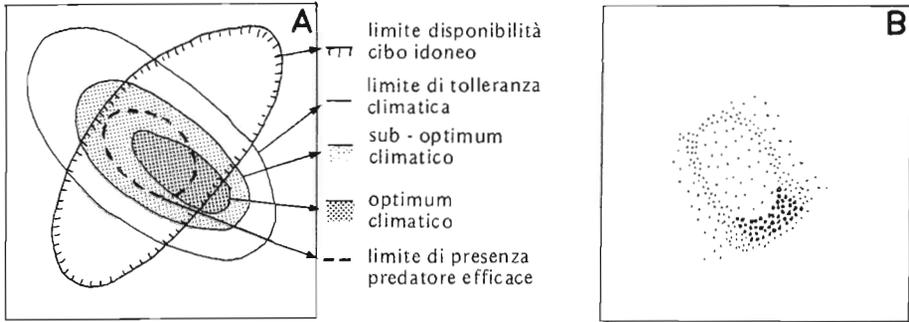


FIGURA 10. A) zonazione dei fattori limitanti un'ipotetica specie monofaga. B) corrispondente areale della specie, la cui densità è indicata dall'intensità dell'ombreggiatura (da Udvardy 1969, modificato).

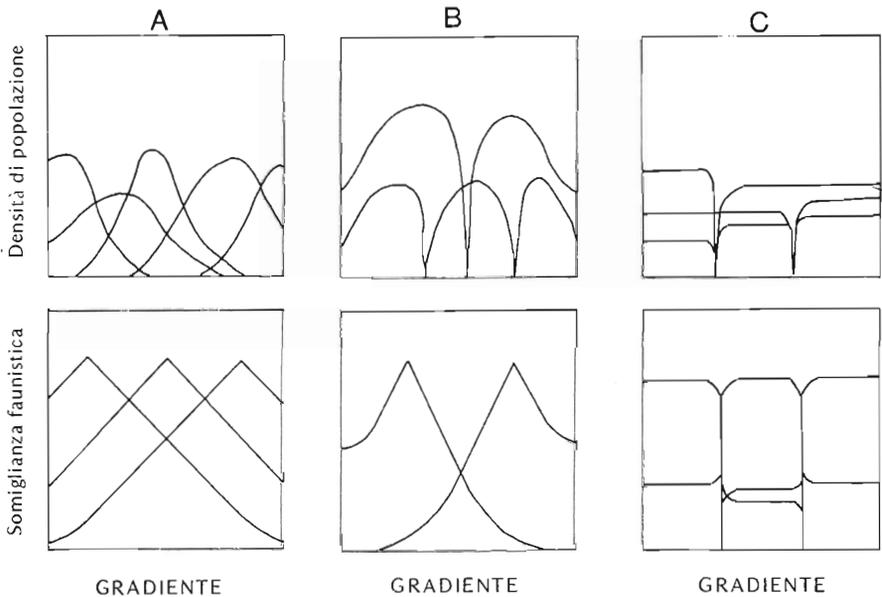


FIGURA 11. Variazioni spaziali della densità di popolazione delle specie, e della somiglianza faunistica tra località, determinate da A) gradiente ambientale, B) esclusione competitiva, C) ecotoni (da Terborgh 1971, modificato).

stinti su varie caratteristiche osservabili (Tab. III). Terborgh stesso confronta con tale modello la distribuzione dell'avifauna lungo l'esteso gradiente altitudinale di una montagna tropicale, e conclude che circa metà delle specie sono limitate da cambiamenti graduali dell'ambiente, circa un terzo dell'esclusione competitiva,

TABELLA III. Ipotesi degli effetti di tre fattori causali su caratteristiche della fauna presente lungo un gradiente ambientale (da Terborgh 1971, modificato).

CARATTERISTICHE	FATTORI CAUSALI		
	gradiente	competizione	ecotono
Curva di densità di popolazione	normale	interazione con repulsione	troncata
Mutua esclusione tra specie	nessuna	sì	nessuna
Compressione ampiezza distribuzione	nessuna	sì	nessuna
Curve di somiglianza faunistica	regolare e simmetrica	regolare e simmetrica	discontinua
Curve ampiezza distribuzione	normale	asimmetrica verso destra	variabile
Numero specie presso il limite del gradiente	ridotto	non ridotto	non ridotto
Perdita specie presso il limite	non ridotta	ridotta	ridotta
Acquisto specie presso il limite	ridotto	ridotto	ridotto
Ampiezza media distribuzione presso il limite	ridotta	costante	ridotta

e solo il 20% dagli ecotoni. Un analogo esame condotto su un gradiente altitudinale del Nord America temperato (Able e Noon 1976) ha mostrato invece che i limiti di metà delle specie coincidono con ecotoni, senza trovare casi di specie chiaramente limitate dalla competizione diretta. E' possibile che nelle zone temperate la competizione si traduca in scelta specifica di habitat, più spesso che nelle zone tropicali ove si esprime direttamente come esclusione spaziale (Noon 1981). Questo modello, e le verifiche compiute, si riferiscono però ai limiti di distribuzione locale; studiare con approccio analogo i limiti degli areali e le densità delle varie specie su scala geografica è impossibile attualmente, per la carenza di dati sulla distribuzione di densità.

Ampiezza dell'areale. In termini generali, dipende dalla valenza ecologica della specie, dalla sua capacità di disperdersi, e dalla distribuzione degli ambienti specifici, come suggerito dal modello di Fig. 12. Udvardy (1969) esemplifica il tipo di distribuzione "vDa" con Codone e Civetta capogrosso, il tipo "VDA" con Falco pescatore e Rondine; altri esempi sono tratti da Classi animali diverse.

Modelli dinamici. Le teorie dell'equilibrio dinamico o della biogeografia insulare (recentemente riassunti da Blondel 1979, Abbott 1980, Massa 1982) spiegano la composizione faunistica delle isole come equilibrio tra estinzione locale e ricoloniz-

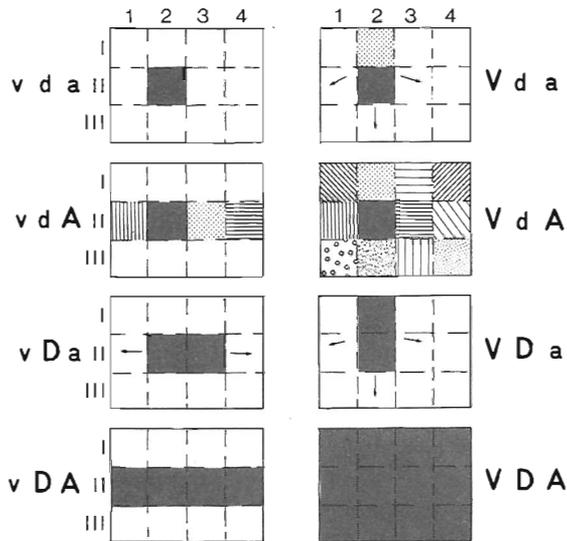


FIGURA 12. Modello dell'ampiezza di distribuzione di specie in varie regioni geografiche (indicate da 1, 2, 3, 4) e in diversi ambienti (I, II, III). L'ampiezza è in relazione alla valenza ecologica (v = bassa, V = alta), e alla capacità di disperdersi (d = bassa, D = alta) della specie, e alla disponibilità di ambienti idonei (a = localizzati, A = diffusi). Tra le regioni esistono barriere minori al disperdersi. I tipi v - D - a , V - d - a , V - D - a , sono transitori e si modificano in qualcuno degli altri tipi più stabili (da Udvardy 1969, modificato).

zazione delle specie, e comprendono vari modelli delle relazioni tra numero di specie, isolamento geografico, competizione, diversità ambientale, tassi di ricolonizzazione ed estinzione e altri fattori. Questi modelli sono stati usati come schemi interpretativi delle faune sia di isole vere, sia di "isole continentali" come montagne o formazioni boschive; anche molti biotopi nella pianura Padana sono tanto frammentari e isolati almeno per le capacità di dispersione degli Invertebrati, da costituire isole ambientali (Minelli 1973). Pur essendo elaborate per interpretare particolari faune insulari, queste teorie possono assumere una posizione centrale nella comprensione dei fenomeni zoogeografici, perché identificano i processi fondamentali di dispersione, invasione, competizione, adattamento ed estinzione delle specie, come sottolineano i primi formalizzatori di queste teorie (Mac Arthur e Wilson 1967: 4). Tuttavia sono ancora controversi l'applicabilità generale dei modelli di equilibrio dinamico e in particolare l'importanza dei processi di colonizzazione/estinzione, in confronto all'importanza della diversità ambientale, del caso e dei fattori storici (Vuilleumier e Simberloff 1978, Abbott 1980, Gilbert 1980).

Barriere

Alcuni zoogeografi (es. Darlington 1959, Udvardy 1969, Cox e Moore 1980, Rapoport 1982) chiamano genericamente barriere sia gli ostacoli fisici al disperdersi degli individui in ulteriori zone adatte, sia i fattori limitanti dell'areale che però non impediscono il disperdersi degli individui. Tuttavia distinguere tra "barriere visibili" per gli individui e "barriere invisibili" per le specie (termini di Grinnell 1914) è necessario per evitare errori di impostazione dei problemi. Ad esempio erronea è l'interpretazione di Rapoport (1982), il quale ha misurato "la porosità di una barriera naturale" calcolando la percentuale di specie di Uccelli i cui areali si estendono a Nord e a Sud del Sahara, e ha concluso che questa "barriera" ha un'efficacia del 97% perché solo il 3% delle specie è presente da entrambi i lati. Invece la scarsità di specie a cavallo tra Europa e Africa tropicale è dovuta molto più alle differenze ambientali che a qualsiasi effetto di barriera del Sahara, che infatti è comunemente attraversato dai migratori. E' quindi preferibile restringere il significato di *barriera* agli ostacoli fisici che impediscono o limitano il disperdersi degli individui di una specie dall'areale attuale in parti dell'areale potenziale. L'esistenza di un areale potenziale è verificabile con certezza solo mediante esperimenti di trapianto delle specie in nuove aree (Krebs 1978). Ad esempio Passera domestica e Storno sono stati introdotti dall'uomo sulla costa orientale del Nord America e si sono poi estesi a tutte le zone temperate del continente (Goodwin 1978,) mostrando che queste regioni erano aree di distribuzione potenziale, e che l'Atlantico era una barriera per queste specie. L'Airone guardabuoi ha invece colonizzato autonomamente gran parte delle Americhe, probabilmente grazie ad un gruppo di individui giunti dall'Africa all'America del Sud attraversando in volo l'Atlantico (Siegfried 1978). Tuttavia la maggior parte degli areali deve essere limitata da fattori diversi dalle barriere, poiché la maggioranza dei tentativi di introdurre specie di uccelli da un continente all'altro non ha avuto successo (solo il 20-30% circa delle specie si è insediata, Krebs 1978). Anche l'esistenza degli "accidentali" dimostra che gli individui di molte specie raggiungono zone al di fuori del proprio areale, ma non vi si stabiliscono. Per gli uccelli possono essere efficaci solo le grandi barriere, ad esempio oceani e catene montuose per specie terrestri e di pianura.

Capacità di disperdersi

Il disperdersi degli individui permette a una specie di mantenere il proprio areale ripristinando popolazioni locali estinte, e di ampliarlo. Può attuarsi mediante processi di graduale penetrazione, o ad opera di individui pionieri su lunghe distanze, o per irruzione, erratismo o emigrazione (Udvardy 1969). I pochi modelli del disperdersi di specie da un centro di diffusione sono discussi da Hengeveld e Haeck (1981). Nowak (1975) presenta alcuni modelli schematici dell'espandersi di areali, e ne calcola parametri quali la nuova area occupata per anno e il fronte di avanzamento. Le diverse capacità di disperdersi di ogni specie sono determinate da differenze di comportamento, molto più che dai caratteri morfologici e dalla velocità raggiungibile dai singoli individui (Udvardy 1969). Anzi Rapoport (1982) ha mostrato una forte correlazione inversa tra dimensioni corporee e velocità nel disperdersi delle popola-

zioni, in vari organismi vertebrati, invertebrati e in fitopatogeni. Le specie più grandi, pur molto più rapide negli spostamenti individuali, sono più lente nell'espandere l'areale, mentre le più piccole coprono grandi distanze, spesso grazie al trasporto passivo. L'attitudine a disperdersi può differire anche entro una specie; nelle Balie nere del Nord Europa le femmine adulte che cambiano di anno in anno il luogo di nidificazione su lunghe distanze, sono più numerose che nel Sud Europa, forse in relazione al fatto che l'areale della Balia si è espanso nel Nord Europa dopo la recente glaciazione (Von Haartmann 1960). L'attitudine al disperdersi pare quindi un carattere variabile geneticamente, e adatto al mantenimento delle popolazioni; quelle che vivono in zone di espansione e in ambienti marginali sono avvantaggiate da una maggior tendenza al disperdersi.

I fattori limitanti

E' utile concettualmente in ecologia distinguere tra fattori *remoti* e *prossimi*, cioè tra meccanismi fisiologici e cause evolutive, o in altri termini tra il "come" e il "perché" di un evento (Pianka 1974). I primi sono le cause remote dell'evoluzione di un adattamento biologico, ad esempio l'abbondanza di cibo è il fattore remoto per cui gli uccelli delle regioni temperate si riproducono solo in primavera. I secondi innescano attualmente una risposta eco-etologica adattiva, ad esempio l'attività riproduttiva è innescata ogni anno dal fotoperiodo, un fattore prossimo che agisce spesso prima che il cibo (il fattore ultimo) diventi abbondante. Inoltre in fattore può agire *direttamente* diminuendo la sopravvivenza degli individui, o *indirettamente* aumentando l'efficacia limitante di un secondo fattore.

Come individuarli?

I fattori della distribuzione sono analizzabili come diversi metodi, complementari tra loro.

1) indagare l'ecologia della specie con approfondimento sufficiente e con copertura geografica adeguata a svelare i fattori limitanti. Cioè studiare la "nicchia spaziale" o "nicchia di Grinnell" della specie. Il concetto di nicchia spaziale (Grinnell 1914, 1917) ha goduto un successo molto minore del concetto di nicchia funzionale, definibile come insieme delle funzioni d'uso delle risorse ambientali da parte di una specie entro una comunità (Hutchinson 1958, Pianka 1974, 1976, Rolando 1985), definizione adottata anche nel presente lavoro, per "nicchia". Il concetto di nicchia funzionale è stato finora favorito da una maggiore praticità operativa e dall'elegante formalizzazione teorica. Il concetto di nicchia spaziale manca di questi pregi, e propone l'arduo compito di studiare l'autoecologia della specie nell'intero areale. James *et al.* (1984) propugnano il concetto di nicchia grinnelliana e ne tentano l'applicazione. Essa non è semplicisticamente egualabile alla descrizione dell'habitat; dovrebbe consistere in una combinazione astratta delle risorse essenziali che assegnano l'esistenza della specie a un dato areale, e dovrebbe includere sia fattori ambientali che caratteristiche della specie. Purtroppo nessuno studio di un sistema tanto complesso è stato compiuto finora. La nicchia grinnelliana andrebbe studiata comparando l'ecologia della specie in varie parti dell'areale. Non potendo (per definizio-

ne) studiare la specie fuori del suo areale, è interessante assistere a tentativi naturali di colonizzazione, che purtroppo sono rari. Le introduzioni sperimentali controllate potrebbero essere tecnica utile, anche se laboriosa.

2) Correlare i limiti di distribuzione con le variazioni geografiche dei possibili fattori. Purtroppo è difficile reperire dati ambientali da correlare ai limiti degli areali. Le carte geologiche o climatiche sono facilmente disponibili ma illustrano fattori remoti che agiscono indirettamente. Le carte della vegetazione sono disponibili solo per poche zone (per l'Italia). Soprattutto, non esistono in genere dati sulla distribuzione dei fattori più specifici e più strettamente rilevanti per le specie, quali l'abbondanza di particolari tipi di cibo e di rifugi efficaci. Inoltre, molte caratteristiche ambientali sono spesso inter-correlate tra loro, e se la distribuzione di una specie è statisticamente correlata a più caratteristiche, non si riesce a distinguere quale sia il vero fattore causale.

3) Corrispondenza della distribuzione a modelli. Se un modello prevede effetti distinti, osservando uno di questi effetti è possibile confermare o confutare una delle ipotesi alternative poste all'inizio, secondo un metodo che procede per ipotesi e deduzioni. Alcuni modelli e studi di conferma sono stati discussi prima.

4) Analisi geografica della somiglianza faunistica. Nelle fasce geografiche ove i limiti di più areali si sovrappongono, qualche notevole fattore limitante deve essere operante. Rapoport (1982) ha analizzato la percentuale di specie di Passeriformes in comune tra zone dell'Africa delimitando su una carta del continente le zone con una uguale percentuale di specie in comune con una zona presa come riferimento; queste carte della "resistenza ambientale" hanno mostrato analogie con gli areali di irruzione di organismi come le Locuste.

Sistemi di fattori

Nei capitoli seguenti sui vari fattori ambientali si mostrerà che i singoli fattori non spiegano compiutamente gli areali delle specie. Infatti è presumibile che in natura ogni areale sia limitato da un sistema di molti fattori interagenti in modo complesso, e variabili nello spazio col variare degli ambienti.

L'effetto combinato dei fattori limitanti è poco conosciuto e Udvardy (1969) elenca alcuni modelli generici: 1) fattori ambientali diversi possono avere identico effetto su una specie (sostituzione); 2) l'azione di ogni fattore è di solito influenzata da quella degli altri (compensazione o moderazione); 3) anche se il successo adattativo di una specie resta uguale attraverso il suo areale, i fattori che determinano tale adattamento possono cambiare entro l'areale, con una variazione anche della valenza ecologica della specie da condizione di euriecia e stenoecia (relatività della valenza ecologica). Hengeveld e Haeck (1981) discutono la variabilità dei fattori influenzanti una specie nell'intero areale sottolineando però che la specie mantiene costanti le sue esigenze ecologiche; ad esempio una specie mediamente igrofila può occupare le parti umide di ambienti aridi, e le parti relativamente più secche in ambienti molto umidi. Hengeveld e Haeck assimilano l'areale e una "superficie ottimale" su scala geografica. L'ottimalità consisterebbe in un certo grado di adattamento, risultante dall'uso di risorse ambientali diverse, purché soddisfino le esigenze della specie.

Questo concetto di ottimalità permetterebbe un approccio unificante nello studio degli areali delle specie; tuttavia presenta nella pratica, le difficoltà comuni a tutti i problemi di ottimizzazione delle strategie ecologiche (Schoener 1971), e in particolare i seguenti: 1) come misurare l'adattamento? Una misura rigorosa dell'"adattamento complessivo" dovrebbe includere le possibilità di sopravvivenza e il successo riproduttivo sia degli individui che della loro progenie (Davies e Krebs 1978). 2) Come esprimere il bilancio costi-benefici, mettendo in relazione la variabile dipendente adattamento con le numerose variabili ambientali? Sarebbe necessario creare una serie di indici biologici appositi, del tipo di quelli suggeriti in termini generali da Malcevski e Fasola (1983), e misurare molte variabili ambientali su scala geografica.

In mancanza di un approccio operativo che consideri i fattori limitanti come sistema, alcuni studi su singole specie identificano gruppi di fattori e ne intravedono le relazioni. Ad esempio, clima arido e particolari tipi di suolo influenzano la vegetazione steppica e l'abbondanza di prede, determinando la distribuzione dell'Otarda in Ungheria (Sterbetz 1976); la durata del fotoperiodo in relazione al ciclo di attività diurno e notturno, la pressione predatoria e la disponibilità di terreni adatti al nido limitano areali diversi in due specie simili di Alcidae del Pacifico settentrionale (Vermeer 1979).

Liste di fattori

La Tab. IV paragona i fattori limitanti generali, ipotizzati da alcuni autori per le

TABELLA IV. Fattori limitanti la distribuzione delle specie animali, ipotizzati da alcuni autori. Sono omesse le barriere fisiche al disperdersi degli individui.

Grinnell (1914)	Udvardy (1969)	Krebs (1978)
Temperatura	Fattori estrinseci:	Comportamento:
Umidità	cibo	selezione habitat
Disponibilità cibo	clima	Altre specie:
Disponibilità ambiente	spazio e ripari	predazione
idoneo alla riproduzione	altre specie animali	parassitismo
Disponibilità rifugi	e vegetali	competizione
temporanei	temporizzazione dei fattori	malattie
	durata dei fattori	Fattori fisici:
	Fattori intrinseci alla specie:	temperatura
	grado di eurecia o stenoecia	luce
	degli individui	struttura del suolo
	acclimatazione	fuoco
	adattamenti strutturali,	correnti
	morfologici, comportamentali
	longevità	Fattori climatici:
	stagionalità del ciclo vitale	acqua
	mobilità nel tempo	ossigeno
		salinità
		pH
		nutrienti del suolo
	

specie dell'intero regno animale. Per gli uccelli alcuni fattori (fisici o climatici) hanno certamente influenza scarsa o comunque indiretta. Alcuni dei fattori elencati indicano singole caratteristiche fisiche misurabili direttamente nell'ambiente come la temperatura (approccio analitico), altri indicano il risultato di interazioni biologiche complesse come la competizione (approccio sintetico). L'approccio analitico è usato più di frequente per interpretare la distribuzione di specie invertebrate che paiono limitate direttamente da fattori fisici. Per gli uccelli i fattori sintetici sono più efficaci nell'esprimere l'effetto complessivo di un insieme di caratteristiche ambientali elementari, ma pongono a loro volta problemi di analisi; ad esempio dopo aver accertato che la competizione è un fattore limitante ci si deve chiedere in quali condizioni e in base a quali fattori la competizione diviene limitante.

Clima. Sugli uccelli, animali omeotermi, esercita un'azione per lo più indiretta e mediata da una catena di altri fattori ambientali, quali la vegetazione e il cibo idonei. Il clima ha un'efficacia generale nel limitare le distribuzioni, come confermano anche gli spostamenti di areali concomitanti alle variazioni climatiche; tuttavia i limiti degli areali non sono determinati strettamente da fattori climatici e non coincidono precisamente con il loro andamento geografico (Lack 1971, Mac Arthur 1972). Bisogna inoltre usare cautela nel tentare di correlare limiti e clima, poiché i parametri climatici sono così numerosi che è facile trovarne uno pressoché coincidente con qualunque limite di areale, ma la semplice coincidenza non dimostra l'effetto causale del clima. Ad esempio le coincidenze del limite nord di specie europee con alcune isoterme, segnalate da Mortensen (1970) non mi paiono significative. Uno dei pochi esempi convincenti di limitazione climatica è la distribuzione della Cappellaccia nell'Europa del Nord-Est: la specie, stanziale e che cerca il cibo a terra, è limitata dalla linea isometrica della durata dell'innevamento inferiore a 140 giorni (Udvardy 1969).

Ogni specie supera le difficoltà poste da particolarità del clima con adattamenti eto-ecologici. Mancato adattamento ed efficace azione limitante del clima possono essere dovuti alla recente introduzione della specie da parte dell'uomo. Ad esempio la Maina crestata è stata introdotta in Nord America, ma la sua espansione è stata limitata dalle temperature più basse che nella zona d'origine perché la specie ha l'abitudine di interrompere spesso l'incubazione delle uova, che di conseguenza nel clima temperato del Nord America hanno un basso successo di schiusa. Una specie molto simile, lo Storno, anch'esso introdotto nell'America del Nord, si è invece diffuso ampiamente; esso proviene da zone con clima analogo e incuba con maggiore costanza (Johnson 1971 in Drent 1974). Certamente il clima limita direttamente la distribuzione nelle estreme zone artiche e antartiche. Ad esempio l'areale di svernamento dei trampolieri di ambienti costieri dell'emisfero boreale è limitato a Nord da basse temperature e da periodi di luce troppo corti, che impediscono agli uccelli di pareggiare il bilancio energetico tra calore speso per termoregolamentazione e assunzione di cibo (Evans 1976).

Cibo. Sebbene la disponibilità di cibo idoneo e peculiare sia indispensabile per l'automantenimento di ogni specie, i casi documentati di areali limitati dal cibo sono rarissimi. Anche nella selezione dell'habitat vi sono poche indicazioni che il cibo sia

un fattore remoto o prossimo (Hilden 1965), e persino come limitante prossimo delle popolazioni il cibo è solo uno dei numerosi fattori (Newton 1980). La scarsa importanza del cibo nel limitare gli areali dipende in parte dalla capacità delle specie di sfruttare cibi diversi, cosicché gli areali corrisponderebbero più alla produttività generale dell'ambiente che alla presenza di un cibo particolare. Può anche darsi che le relazioni tra cibo e areali siano più strette di quanto appare, perché per documentarle è necessario conoscere la distribuzione e la disponibilità di vari tipi di cibo e l'efficacia di alimentazione di una specie su di essi, tutte informazioni difficili da ottenere su scala geografica. E' comprensibile che una stretta relazione cibo-areale sia stata trovata solo per gli uccelli specialisti dell'alimentazione. Ad esempio il limite del Picchio delle ghiande nel Nord America è determinato dal numero di specie di quercia, dei cui frutti si ciba, presenti in ogni zona (Bock e Bock 1974); il numero di specie di quercia ha un effetto soglia sulla densità del Picchio, probabilmente perché le mancate fruttificazioni si verificano in anni diversi in ogni specie, e la regolarità del cibo e quindi la possibilità di sussistenza del Picchio sono assicurate da almeno 4 o 5 specie. L'abbondanza di alberi di querce ha invece un effetto lineare sulla densità della specie (Fig. 13). Analoga relazione esiste nel Solitario di Town-

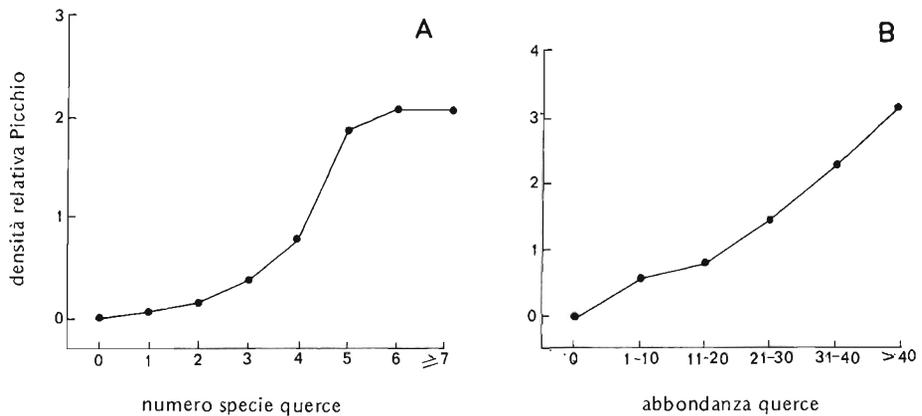


FIGURA 13. Abbondanza di Picchi delle ghiande in relazione al numero di specie di querce (A), e all'abbondanza di alberi di querce (B). Il limite dell'areale, espresso come caduta di densità del Picchio, coincide con le zone ove il numero di specie di querce si abbassa al di sotto di 4 (da Bock e Bock 1974, modificato).

send, che si nutre esclusivamente di frutti di ginepri (Bock 1982). E' nota anche l'associazione tra le distribuzioni delle nocciolaie e dei crocieri e quella delle specie di pini (Tomback 1983). Più che nelle singole specie, l'effetto del cibo è riscontrabile nelle comunità. Ad esempio il numero di Strigiformes diminuisce in Europa gradualmente da Nord a Sud perché scompaiono gli abbondanti Microtinae predati a nord;

gli Strigiformes rimasti nelle regioni meridionali riaggiustano le loro nicchie trofiche in base a diete in gran parte insettivore (Herrera e Hiraldo 1976).

Habitat. Sebbene localmente la presenza di una specie coincida spesso con un habitat particolare, nell'intero areale le specie mostrano in genere una capacità di frequentare habitat diversi. Un noto esempio è lo Spioncello, ristretto alle praterie alpine in Europa centrale e invece nelle zone rocciose costiere in Europa settentrionale. Recenti analisi dell'habitat di varie specie in zone diverse dei loro areali (Collins 1983a, 1983b, James *et al.* 1984, non hanno individuato caratteristiche fisse e ricorrenti, che fungano da "filo conduttore" della presenza della specie.

Varie specie frequentano una maggiore varietà di habitat al centro del loro areale, e solo un particolare habitat ai bordi (Udvardy 1969), ma le notizie sulla variabilità dell'habitat entro l'areale sono scarse ed aneddotiche, e studi ben documentati rivestirebbero notevole interesse. Perciò solo raramente, e in zone ristrette, gli areali sono limitati dalla netta preferenza delle specie per un habitat presente in una regione definita. Ad esempio Allocco e Allocco degli Urali in Scandinavia sono nettamente parapatrici e i limiti dei loro areali coincidono con il margine tra le zone coltivate miste a boschi decidui, e le foreste di conifere: queste due specie, nutrendosi delle stesse prede, evitano la competizione separando gli habitat frequentati, che sono distribuiti in due regioni distinte (Lundberg 1980). Il limite meridionale della Pernice bianca sulle Alpi coincide con un ambiente artico alpino, presente nelle vette più a Sud che raggiungono almeno i 2100 m s.l.m. (Fasel e Zbinden 1983). Pochissime specie sono legate ovunque a una particolare essenza vegetale, come lo è ad esempio il Basettino alla cannuccia palustre *Phragmites* (Harrison 1982).

Presenza di competitori. Limita direttamente la distribuzione delle specie con esigenze simili, quando non esistono le condizioni favorevoli alla coesistenza mediante isolamento ecologico (Lack 1971, Cody 1974). MacArthur (1972) attribuisce alla competizione un'importanza preponderante in ecogeografia, osservando che nelle zone temperate i limiti Nord delle specie sono facilmente spiegati dal clima, mentre i limiti Sud sono spiegabili spesso solamente con la presenza di competitori, perché gli altri fattori ambientali non pongono evidenti ostacoli.

Sviluppando la teoria della competizione Mac Arthur (1972) conclude che:

- 1) più competitori possono eliminare una specie più facilmente che uno solo:
- 2) più simili sono i competitori, minore è la sovrapposizione dei loro areali:
- 3) la coesistenza di competitori diventa rapidamente più precaria ove la distanza tra le medie delle loro funzioni di uso delle risorse è inferiore a $\sqrt{2DS}$ (DS è la deviazione standard). Infatti le nicchie delle specie entro una comunità sono distribuite in modo ottimale quando le medie delle funzioni d'uso distano $\sqrt{2DS}$, come illustrato anche da Rolando (1985).
- 4) lungo un gradiente geografico, due competitori possono trovarsi nella sequenza: specie 1, zona d'assenza, specie 2; oppure specie 1, poi entrambe, poi specie 2. La Fig. 14A mostra graficamente come l'abbondanza delle risorse possa determinare queste sequenze. Slade e Robertson (1977) hanno puntualizzato che l'assenza di due competitori può verificarsi per effetto della sola competizione, anche in zone con risorse sufficienti all'esistenza se la competizione non avvenisse (Fig. 14B). La zona di

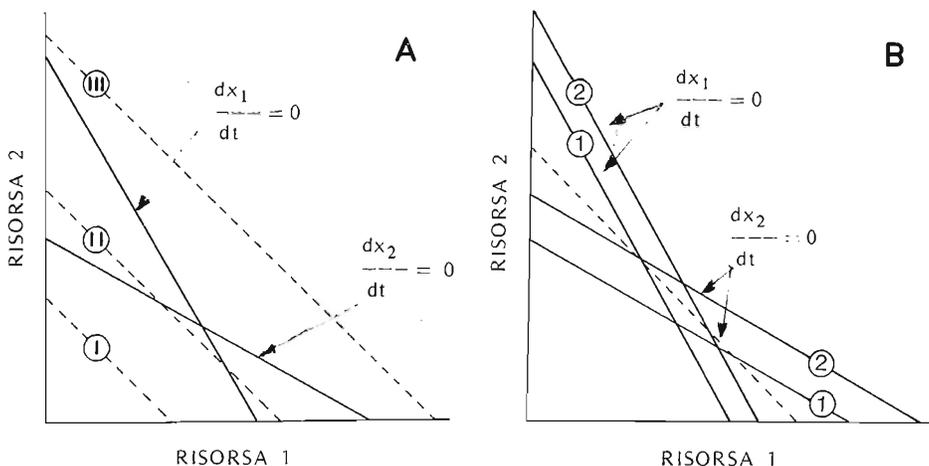


FIGURA 14. Isocline ($\frac{dx}{dt} = 0$) di due specie X1 e X2 in funzione della disponibilità di due risorse. Lungo le isocline l'incremento della popolazione è zero, perciò la presenza è stabile a lungo termine. Le linee tratteggiate raffigurano gradienti geografici con una data disponibilità di risorse. A) Lungo la linea (I) le specie sono assenti perché le risorse sono al di sotto delle necessità delle loro popolazioni stabili. Lungo (II) si ha: specie 2, assenza, specie 1. Lungo (III) si hanno entrambe le specie, che si escludono agli estremi del gradiente. B) isocline per ogni specie da sola (1), e isocline per la presenza di entrambe le specie (2). Queste ultime isocline sono ad un livello di risorse maggiore, per l'effetto della competizione tra le due specie. Lungo il gradiente geografico (linea tratteggiata) rimane una zona di assenza di entrambe le specie, dovuta alla loro competizione diretta (da Slade e Robertson 1977, modificato).

assenza di entrambe le specie in Fig. 14A (linea II) è dovuta alla scarsità di risorse, mentre quella di Fig. 14B è dovuta solo al costo della competizione poiché le risorse ambientali sarebbero sufficienti all'automantenimento di entrambe le specie. Questa prevista assenza competitiva sembra paradossale, perché entrambe le specie sono assenti da una certa zona, ma l'assenza persiste grazie alla presenza almeno potenziale di entrambe le specie. Questo paradosso è spiegato considerando che le isocline $\frac{dx}{dt} = 0$ indicano solo il limite della possibilità di automantenersi delle specie; individui accidentali o tentativi di insediamento possono però superare questo limite producendo il necessario livello di competizione.

Lack (1971) elenca i casi più frequenti di separazione paraptrica di areali:

- 1) specie frugivore dello stesso genere, le quali si nutrono sovente dello stesso tipo di semi;
- 2) specie terrestri in isole oceaniche, in cui la minore diversità ambientale favorisce l'esclusione competitiva.

Tuttavia il credito goduto dalla competizione come fattore ecogeografico è dovuto ai numerosi dati sulla sua efficacia nel determinare la distribuzione locale delle specie,

mentre i suoi effetti nel limitare vaste porzioni di areali sono scarsamente verificati. Alcuni casi di specie simili con areali quasi perfettamente complementari sono suggestivi. Nel Paleartico ne sono esempi Fringuello – Peppola, Zigolo nero – Zigolo giallo, Passera sarda – Passera mattugia (Lack 1971), e inoltre Cannaiola -- Cannaiola di Blyth, Cannaiola verdognola – altre cannaiole orientali, Pispola e Prispolone -- altri Motacillidae orientali, gruppi di specie che Harrison (1982) chiama complementi ecologici, o specie rimpiazzo. Vari esempi di areali complementari esistono anche per l'America (Cody 1974). Tuttavia un'analisi completa delle coincidenze dei limiti degli areali in un continente non è mai stata compiuta, e probabilmente non avrebbe successo, perché i competitori variano da zona a zona, e perché il grado di competizione tra le stesse specie varia seguendo condizioni ambientali locali, col risultato che la presenza di un particolare competitore non provoca una variazione costante della resistenza ambientale. Si può immaginare che gli areali delle specie siano limitati da un complesso di competitori, che creano una "competizione diffusa" (concetto introdotto da Mac Arthur 1972).

Si noti però che gli effetti, le modalità di espressione e la frequenza della competizione tra specie in natura, sono attualmente oggetto di contrastanti interpretazioni (vedi Roughgarden 1983, e altri contributi nello stesso fascicolo); molti autori denunciano un uso troppo diffuso e acritico della competizione per spiegare l'organizzazione delle comunità. Comunque nelle analisi biogeografiche non è giustificato invocare l'effetto della competizione senza aver considerato e verificato i possibili fattori storici, l'influenza del caso, e le differenze ambientali tra zone.

Altre interazioni tra specie. Predazione, parassitismo e malattie dovrebbero raramente condurre all'estinzione della specie che le subisce, poiché la coevoluzione delle comunità tenderebbe a favorire la coesistenza tra predatori o parassiti e prede (Mac Arthur 1972, Krebs 1978, Cox e Moore 1980). Infatti negli uccelli non è noto nessun caso di areale limitato da interazioni negative con altre specie, eccettuato l'uomo. Un raro esempio di interazione positiva (commensalismo) che influenza la distribuzione è suggerito da Burger e Gochfeld (1982): l'Airone guardabuoi occupa un areale ampio e in espansione perché per ricercare insetti può seguire diverse specie di ungulati nelle varie regioni. L'ungulato deve possedere requisiti di abbondanza, facile reperibilità, adeguato ritmo di locomozione, attitudine di restare per lunghi periodi nella stessa zona. L'estendersi dell'allevamento di bestiame avrebbe favorito l'espansione dell'Airone guardabuoi.

Adattamenti, energetica e distribuzione

E' ragionevole supporre che molte proprietà morfologiche e fisiologiche delle specie siano adattate all'ambiente dei rispettivi areali, ma i casi documentati sono finora episodici. Alcune specie si rimpiazzano da Sud a Nord, in accordo con le regole ecologiche (formulate in origine per le sottospecie) dell'aumento di dimensioni, riduzione proporzionale delle appendici esterne, schiarirsi della colorazione, man mano che si procede a Nord: ad esempio Fringuello e Peppola, Uria e Uria di Brünick (Lack 1971). Altri esempi di adattamenti riguardano la deambulazione: particolarità morfologiche hanno conferito alle specie del genere *Locustella* l'abilità di

spostarsi nella densa vegetazione presso il suolo, e la possibilità di occupare alcuni ambienti non sfruttati, irradiandosi nell'Eurasia temperata (Leiser 1977). Riguardo al volo, le capacità di volo battuto e manovrabile permettono a due specie di Procellariidae antartici (*Pagodroma nivea* e *Talassoica antarctica*) di risiedere nella zona dei venti imprevedibili e dei ghiacci vaganti, dalla quale sono escluse le specie simili con volo planato (Griffiths 1983). Riguardo all'alimentazione, mandibole e muscolatura annessa di due scoiattoli americani (*Tamiasciurus hudsonicus* e *T. douglasii*) hanno diverso sviluppo, in relazione alla durezza delle pigne disponibili alle specie nei rispettivi areali. Gli areali sono parapatrici, perché la specie con mandibole più robuste è superiore nella capacità di aprire un tipo di pigne abbondanti nel suo areale; l'altra specie è superiore nell'areale ove queste pigne mancano perché è più agile (Mac Arthur 1972). Un esempio di relazione fisiologia-distribuzione è la maggiore capacità di resistenza al freddo dei pulcini nelle specie di anatre presenti a latitudini più elevate (Fig. 15). Le specie più nordiche hanno anche areali più

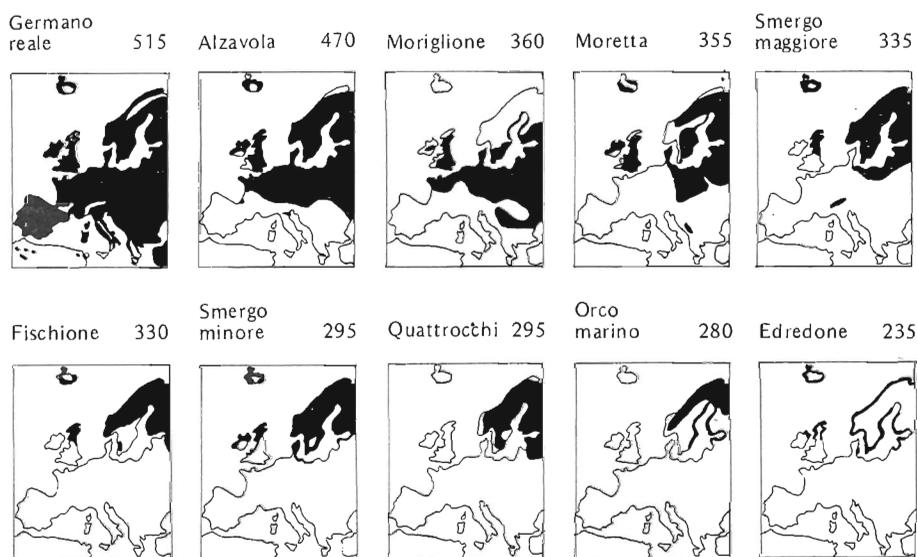


FIGURA 15. Areali di nidificazione in Europa di 10 specie di anatre, disposte in ordine di crescente resistenza al freddo dei pulcini. Accanto al nome di ogni specie è indicato lo sforzo metabolico relativo che è necessario a mantenere l'equilibrio termico a 10°C (da Koskimies e Lahti 1964, modificato).

ristretti verso Sud, probabilmente perché la capacità di termoregolare a basse temperature è un adattamento energeticamente anti-economico che pur assicurando la sopravvivenza alle latitudini elevate, è però dannoso nelle zone più meridionali; qui ha maggiore successo adattivo il Germano, che risparmia energia poiché supplisce alle scarse capacità di termoregolazione dei pulcini incubandoli temporaneamente (Koskimies e Lahti 1964).

Teoricamente ogni specie può automantenersi solo ove pareggia il bilancio tra assunzione e dispendio di energia, ma sono state tentate finora scarse interpretazioni sintetiche della distribuzione in termini di bilancio energetico in relazione alle condizioni ambientali. Purtroppo le conoscenze sull'energetica in natura delle specie in relazione ai fattori ecologici sono vaghe (Paynter 1974). Nella Passera domestica in Nord America, le spese energetiche (per termoregolazione, metabolismo e mantenimento, attività, riproduzione) sono state confrontate con la massima energia mobilizzabile lungo tutto il gradiente latitudinale del continente (Kendeigh 1976). La specie è limitata verso Nord dall'incapacità di mobilizzare sufficiente energia quando la temperatura si abbassa sotto un certo limite, eccetto dove può utilizzare ripari e cibo forniti dall'uomo. Verso Sud vi è un limite per il clima troppo caldo nelle zone desertiche, ma in zone più favorevoli dell'America centro-meridionale non esistono limitazioni energetiche, ed infatti la specie si sta ancora espandendo. Evans (1976) esamina il sistema di fattori ambientali che regolano il fabbisogno energetico delle comunità di trampolieri svernanti lungo le spiagge del Nord Europa ed individua alcuni fattori ultimi della distribuzione.

DISTRIBUZIONE ENTRO L'AREALE

Ogni specie dispiega entro l'areale una moltitudine di variazioni, di densità di popolazione, distribuzione locale degli individui, morfologia e fisiologia, strategie adattive, nicchia ecologica. Purtroppo queste caratteristiche sono difficili da studiare e comparare su vaste zone, perciò tra la massa di dati qualitativi di distribuzione a livello continentale e le numerose e dettagliate indagini sull'ecologia a livello di biotopo, si incontra uno iato di informazioni a livello regionale.

Le informazioni stanno aumentando rapidamente, ma solo sulla presenza qualitativa delle specie, grazie ai progetti Atlante nazionali il cui stato di avanzamento è discusso da Sharrock (1975) e Udvardy (1981). Anche i più precisi di questi Atlanti si limitano però a descrivere le distribuzioni delle specie, senza riuscire ad interpretarle; ad esempio Sharrock (1976) esplicitamente vi rinuncia e lascia al lettore i tentativi di correlare le presenze ad alcune caratteristiche ambientali, cartografate su trasparenti allegati all'Atlante stesso e sovrapponibili alle mappe delle specie. Scarse interpretazioni della distribuzione locale sono fornite anche dagli Atlanti regionali, nonostante la loro scala grande (presenza delle specie entro una griglia cartografica, a quadrati di 1 km di lato in Geroudet *et al.* 1983 e in Wink 1983, ed entro i limiti di biotopi di Lebreton 1977), la quale dovrebbe favorire l'individuazione di legami tra fattori ambientali puntuali e presenze locali delle specie. Quindi, le cause ultime della presenza locale della specie sono scarsamente note, una carenza di comprensione già notata a proposito dei limiti degli areali.

Struttura dell'areale

Si può presumere che gli stessi fattori che impongono i limiti agli areali, si facciano gradualmente sentire ai loro margini, determinando nelle specie un quadro generale di densità massima al centro e decrescente verso i margini. In pochissime specie

la distribuzione di densità è nota entro l'intero areale: mappe totali di densità di due specie sono pubblicate da Robbins e Van Velzen (1974) e da James *et al.* (1984), in base al programma di censimento degli uccelli nidificanti in atto negli Stati Uniti. Le densità di nidificazione di queste due specie effettivamente decrescono verso i margini, anche se con distribuzione di densità irregolare e frammentata. Le densità di molte specie di uccelli in Finlandia, mappate da Merikallio (1958), decrescono gradualmente verso Nord nelle specie meridionali e viceversa. Inoltre varie misure indirette in uccelli, insetti e piante (Hengeveld e Haeck 1982) confermano che una densità più elevata al centro dell'areale è un quadro molto generale per i viventi. Gli schemi ipotetici suggeriti dagli scarsi dati disponibili sono semplici (Fig. 16).

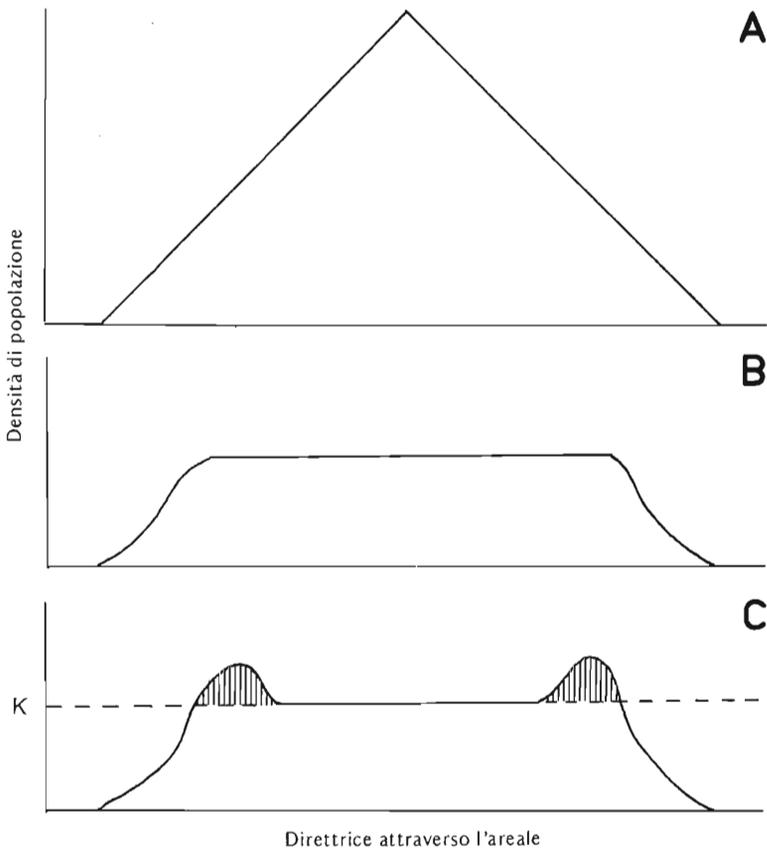


FIGURA 16. Schemi ideali della variazione di densità di una specie entro l'areale. A) densità decrescente (da Hengeveld e Haeck 1982). B) densità livellata alla capacità di sostentamento dell'ambiente e decrescente presso i margini, in una specie con areale stabilizzato. C) come la precedente, in una specie in espansione, la cui densità ai margini dell'areale eccede temporaneamente la capacità di sostentamento K (da Rapoport 1982, modificato).

La densità al margine dell'areale potrebbe diminuire perché la specie diviene uniformemente meno abbondante, oppure perché diviene meno diffusa cioè permane solo in poche aree favorevoli dove però è molto abbondante; una combinazione di entrambi i meccanismi è ipotizzata nel modello di Fig. 17. Tuttavia per gli uccelli non esistono analisi quantitative dei quadri di diminuzione di densità ai margini dell'areale. Piccole popolazioni isolate (S.O.S. in Fig. 17) non sarebbero in grado

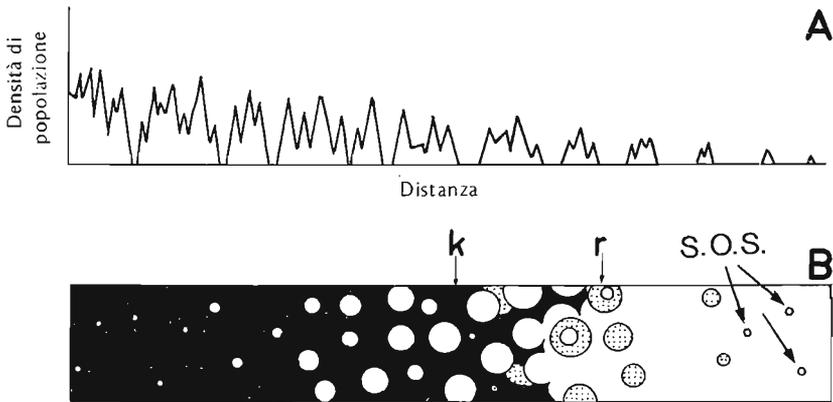


FIGURA 17. Modello della diminuzione di densità ai margini dell'areale in una specie stabilizzata. A) profilo di densità, B) "veduta aerea". In nero popolazioni con prevalente strategia k , in grigio con strategia r ; S.O.S., piccole popolazioni non automantenentisi. La zona di presenza con alcuni vuoti, a sinistra, è stata fantasiosamente denominata "gruviera +", la zona a destra di prevalente assenza "gruviera -" (da Rapoport 1982, modificato).

di automantenersi e potrebbero essere ripristinate regolarmente dall'arrivo di individui da altre zone più produttive. Piccole aree isolate di nidificazione esistono in molte specie, ad esempio nell'Occhiocotto e nella Bigia padovana, in pianura Padana (Cambi 1979, Bricchetti e Cambi 1979, Mingozzi 1981), ed uno studio della dinamica geografica di tali popolazioni isolate sarebbe di notevole interesse. Anche per le aree di maggiore diffusione della specie è stata ipotizzata una dinamica demografica tra zone (Fig. 18).

Distribuzione di densità

Una distribuzione a mosaico di differenti densità di popolazione è mostrata dai rari esempi di specie ad ampia diffusione, che sono state mappate accuratamente a livello regionale. Tali mappature sono state possibili solo impiegando mezzi notevoli, come per il censimento delle anatre nidificanti in Fennoscandia mediante rilievi aerei (Haapanen e Nilsson 1979); oppure dedicando enorme impegno, come per il conteggio delle specie di *Sylvia* nel Sud-Ovest della Francia (Afre 1975); oppure sfruttando tecniche favorevoli, come per la mappatura delle densità di Cornacchia e

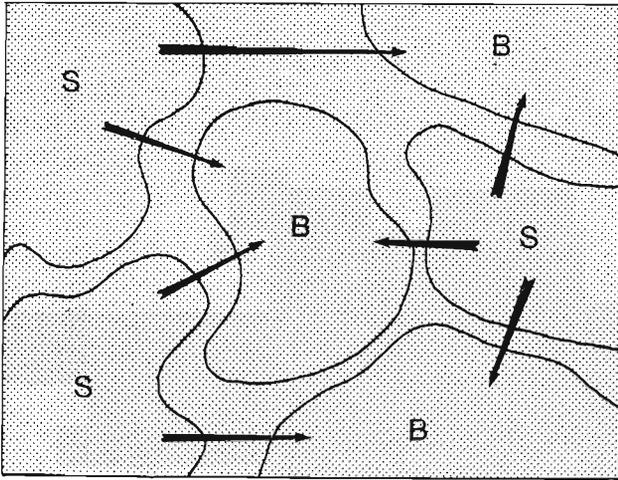


FIGURA 18. Ipotetica struttura di una popolazione a sorgenti (S) e bacini (B). Le zone ove la riproduzione fa aumentare la popolazione oltre le capacità di sostentamento dell'ambiente, esportano individui (freccie) verso le zone ove la riproduzione sarebbe insufficiente all'auto-mantenimento. Ne risulta una densità uniforme, anche se la produttività delle zone varia (da Wiens e Rotenberry 1981, modificato).

Gazza nella pianura Padana mediante conteggio standardizzato dei nidi sugli alberi privi di foglie in inverno (Fasola e Brichetti 1983). Nessuno degli studi citati è riuscito ad individuare differenze ambientali che possano spiegare pienamente le variazioni di densità osservate. Nella pianura Padana le distribuzioni di densità di Cornacchia e Gazza sono complementari, probabilmente perché ognuna delle due specie competitive prevale in zone diverse, grazie a sottili differenze di microambiente nell'uniforme pianura coltivata. Quando la difforme abbondanza di una specie non trova un riscontro causale in nessuna difformità evidente dell'ambiente, si può ipotizzare l'azione diffusa di qualche gradiente regionale e non immediatamente visibile. Ad esempio la produttività del suolo e l'elevazione sul mare influenzano le densità di Sparviere in Gran Bretagna, probabilmente determinando l'abbondanza delle sue prede (Newton *et al.* 1977).

Tecniche di analisi delle distribuzioni di densità

Sono poco sviluppate, come poco diffusi sono gli studi di densità a livello regionale. Jarvinen e Vaisanen (1981) propongono tecniche rapide per censimenti su larga scala. Jarvinen e Vaisanen (1978) calcolano punto medio e deviazione standard delle densità lungo gli assi longitudinale e latitudinale, per specie di trampolieri in Finlandia. Blondel e Huc (1978) categorizzano la distribuzione di ogni specie mediante baricentri e indici di diffusione calcolati dalla frequenza di presenze delle specie in su-

perfici di uguale estensione, e desumendo i dati dall'Atlante Ornitologico francese.

Generalmente la densità geografica di una specie è calcolata nel territorio complessivo, mentre sarebbe preferibile escludere le parti non idonee. Negli uccelli acquatici la densità è stata calcolata per superficie d'acqua o per chilometro lineare di sponda (ad esempio da Nilsson 1978, Haapanen e Nilsson 1979). Negli uccelli coloniali i calcoli di densità sono problematici, dal momento che la localizzazione aggregata dei nidi non corrisponde al territorio utilizzato complessivamente. Per gli Ardeidae in Italia ho calcolato la densità dividendo il numero totale dei nidi di un gruppo di colonie, per una presumibile area complessiva frequentata dai nidificanti per l'alimentazione, assimilabile a un poligono convesso racchiudente cerchi di 10 km di raggio intorno alle colonie (Fasola *et al.* 1981, Fasola 1983). I raggruppamenti delle colonie possono essere individuati visivamente, o mediante analisi della distanza tra colonie (Mac Crimmon 1981).

Distribuzione locale

Anche ove una popolazione è presente con densità uniforme, gli individui sono dispersi localmente in modo irregolare, a causa di fattori intrinseci (sistema di dispersione territoriale o coloniale) e di fattori estrinseci dovuti alla frammentazione geografica dell'ambiente in zone di qualità differente per la specie (Udvardy 1969). Gli individui selezionano attivamente zone, ambienti e microambienti in cui vivere, distribuendosi in modo da rendere massime le loro possibilità di sopravvivenza e il successo riproduttivo (Lack 1966, 1968). Una distribuzione discontinua direttamente correlabile alla frammentazione dell'ambiente è distinguibile concettualmente da una "vera" discontinuità dovuta all'esclusione competitiva da habitat o zone altrimenti idonei, oppure dovuta a fattori storici quali mancata colonizzazione o mancata ricolonizzazione di un'area dopo eventi glaciali (Vuilleumier e Simberloff 1980).

Frammentazione dell'ambiente. La causa ultima della difforme distribuzione locale è una frammentazione dell'ambiente, diffusa a tutte le scale spaziali. In ecologia, il concetto di frammentazione ha senso solo in riferimento a un particolare organismo, poiché va definita come l'esistenza di unità ambientali di cui la prospettiva di sopravvivenza dell'organismo è differente (Wiens 1976). Perciò lo stesso ambiente può risultare frammentato in modo molto diverso, rispetto ai bisogni di due differenti organismi. La frammentazione restringe una specie alle unità ambientali preferite, ma offre anche la possibilità di utilizzare le varie unità in tempi e modi diversi, e Hansson (1979) propone un approccio di studio che consideri l'eterogeneità del paesaggio in aggiunta alle preferenze di habitat.

Selezione di habitat. Ogni specie tende ad occupare zone con peculiari caratteristiche, cioè seleziona un habitat preferito, come mostrano numerosissimi studi, riassunti da Hilden (1965) e Partridge (1978). Le cause ultime che guidano la selezione sono le necessità a) di cibo, b) di riparo da specie competitive, predatrici e nocive, c) di ambiente strutturalmente idoneo alla locomozione o in genere alla morfologia della specie. Le cause prossime possono essere molto diverse, e possono consistere in particolari elementi del paesaggio, caratteristiche dell'ambiente, presenza

di altri individui o di altre specie di uccelli. Le preferenze di habitat di ogni specie sono mediate dalla competizione prima di tradursi in scelta effettiva.

Ogni specie può adattarsi in diversa misura a più tipi di habitat, e l'opportunità di occupare ogni tipo dipenderà dalla densità di conspecifici che già lo utilizzano, poiché la competizione entro la specie diminuisce il grado di opportunità dell'habitat inizialmente più favorevole. Il modello di Fig. 19 propone un'occupazione differen-

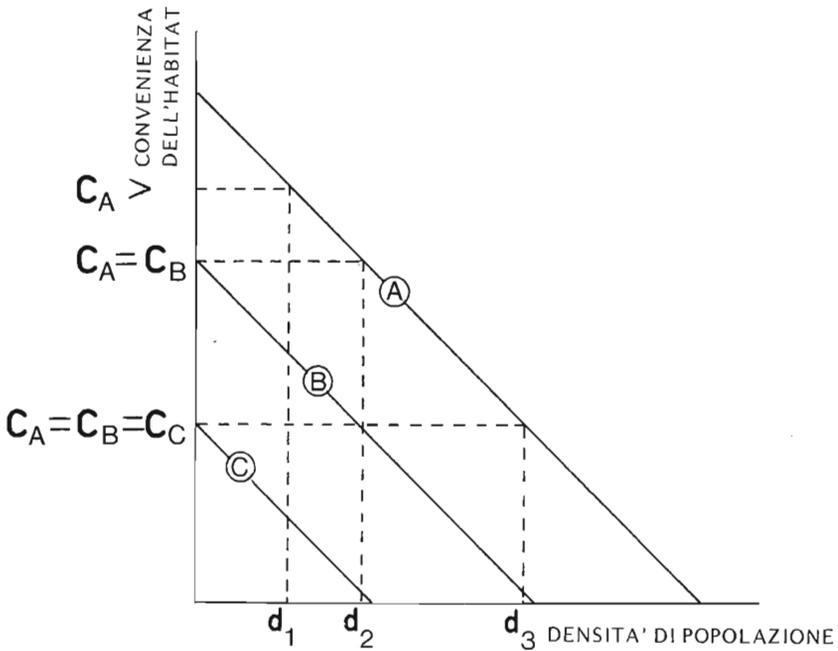


FIGURA 19. Occupazione di diversi habitat in funzione della densità di popolazione di una specie, secondo il modello della distribuzione ideale libera. Alla densità d_1 è occupato solo l'habitat A. Quando la popolazione totale aumenta, la densità nell'habitat A raggiunge la soglia (d_2) alla quale la convenienza per la specie di occupare l'habitat A o l'habitat B è pari ($C_A = C_B$), e perciò inizia l'occupazione dell'habitat B. Alla densità d_3 , con opportunità $C_A = C_B = C_C$, inizia l'occupazione dell'habitat C. Le densità nei tre habitat sono sempre differenti (da Fretwell 1972, modificato).

ziale di habitat diversi ed è noto come modello di Fretwell (1972), o della distribuzione ideale libera, quale si realizzerebbe per effetto delle sole preferenze ambientali senza altre limitazioni. L'opportunità di insediarsi (o l'adattamento della specie, o il successo riproduttivo, o altra funzione analoga) in un dato habitat diminuisce con l'aumentare della densità degli individui. Quando l'opportunità del primo habitat è diminuita fino a pareggiare quella del secondo, non ancora occupato, la specie inizia ad occupare questo secondo habitat, e così via. Questo chiaro modello è stato più

volte ripreso (Mac Arthur 1972, Wiens 1976, Partridge 1978), ma non è stato finora confermato da uno studio completo della densità e del successo riproduttivo di una specie in diversi habitat. A parziale conferma, è stato notato che in Gran Bretagna varie specie occupano una maggiore varietà di habitat negli anni in cui le densità di popolazione sono elevate, mentre si restringono a un solo habitat con basse densità (O' Connor 1981, 1982, O' Connor e Fuller 1983).

Metodi di studio delle correlazioni presenza-ambiente. L'habitat preferito da ogni specie si determina usualmente correlandone la presenza locale alle caratteristiche del sito. Densità di popolazione e qualità dell'ambiente occupato dalla specie tuttavia possono non essere correlati, specialmente in ambienti molto stagionali, imprevedibili, frammentati, e in specie generaliste, ad elevata capacità riproduttiva, a forti interazioni sociali di dominanza; perciò la riuscita della riproduzione o altri parametri demografici sarebbero indicatori più precisi dell'idoneità di un ambiente (Van Horne 1983).

Le tecniche di descrizione dell'ambiente sono elencate da Farina (1983 a, 1983 b) e una tecnica generale è esposta in *Avocetta* (1981).

Wiens e Rotenberry (1981) discutono le tecniche di censimento delle popolazioni e distinguono tre principali approcci allo studio delle relazioni specie-habitat. Un primo approccio, sintetico, relaziona specie e comunità a poche caratteristiche complesse, come la diversità strutturale della vegetazione o il profilo verticale della densità del fogliame (ad esempio Mac Arthur e Mac Arthur 1961, Cody 1974). Un secondo approccio tende a identificare le caratteristiche principali e facilmente rilevabili visivamente o da foto aeree, e ad ideare con esse indici della presenza di alcune specie per scopi pratici di valutazione dell'idoneità ambientale, di stima della produttività di selvaggina o di gestione. Un terzo approccio considera analiticamente tutte le variabili ambientali misurabili, in particolare caratteristiche strutturali della vegetazione, potenzialmente influenti sulle specie; le caratteristiche significativamente correlate alla presenza della specie ne definiscono l'habitat (James 1971, Whitmore 1975, Cody e Walter 1976, Conner e Adkisson 1977, Tournier e Lebreton 1979, Fasola e Brichetti 1983, Reynolds *et al.* 1982). L'approccio analitico può individuare le necessità delle singole specie con la massima precisione, ma presenta varie difficoltà. Le caratteristiche ambientali da considerare e misurare sarebbero infinite, e non è facile prevedere quali hanno maggiori probabilità di influenzare la specie; d'altra parte una scelta preventiva delle caratteristiche è indispensabile per adattare le tecniche di rilevamento ambientale agli scopi della ricerca e per evitare di registrare una caterva di dati inutili.

L'analisi delle correlazioni è ora facilitata dalle tecniche di statistica multivariata (disponibili presso i centri di calcolo elettronico, ad esempio lo SPSS, Nie *et al.* 1975), che considerano, valutano simultaneamente ed esprimono sinteticamente l'effetto di molti parametri ambientali sulla presenza di una specie. Tuttavia un loro uso indiscriminato è criticabile (Green 1980, Karr 1980), perché la stessa potenza e facilità d'uso delle tecniche multivariate sono una tentazione a raccogliere ed elaborare quantità sproporzionate di dati, per mostrare fenomeni già ovvii da osservazioni più semplici, corroborando così la sarcastica definizione secondo la quale l'ecologia

è "l'arte di descrivere l'ovvio". Perciò il loro uso va ristretto a quando effettivamente evidenziano relazioni non apparenti nei dati bruti e conducono a conclusioni innovative. E' necessario inquadrare l'ipotesi da verificare e tener conto dell'elaborazione dei dati prima di iniziare il lavoro di campagna, per evitare che l'elaborazione statistica si riduca ad un mezzo di salvataggio per dati difformi ed inutili. Alcuni ricercatori (Smith 1977, White e James 1978) hanno paragonato la descrizione multivariata dell'habitat alla nicchia multidimensionale di una specie: anche se entrambe sono multidimensionali e sono un insieme di parametri di uso dell'ambiente da parte di una specie, è erroneo farle coincidere (Karr 1980).

Distribuzione locale in ambienti terrestri

La presenza delle specie è solitamente messa in relazione a un habitat preferito, il cui maggior componente in ambienti terrestri è la vegetazione. Di solito le opere faunistiche di riferimento tentano di precisare la distribuzione delle specie con descrizioni solo verbali e generiche dell'habitat. Cheylan & Cheylan (1976) hanno tentato una tipizzazione schematica, assegnando ogni specie ad un ambiente ove è *tipica* (vi è confinata) o *caratteristica* (vi si trova con densità maggiore che in altri tipi). Blondel (1978) ha suddiviso le specie in base al "baricentro" e all'"ampiezza" del loro habitat, calcolati in base alla frequenza di presenze nelle diverse formazioni vegetali. Più sovente gli habitat delle specie sono stati studiati analiticamente, misurando singoli componenti dell'habitat ed elaborandoli con le statistiche multivariate, descritte precedentemente. Gli habitat in periodo riproduttivo sono stati intensamente studiati (opere citate nel capitolo precedente). Poco note sono invece le preferenze di habitat nel periodo post-nuziale (Leruth 1977) o durante la migrazione (Bairlein 1983); un'analisi dettagliata dell'habitat lungo un intero ciclo annuale ha mostrato preferenze più strette durante lo svernamento (Meents *et al.* 1981). Tuttavia le relazioni locali specie-habitat possono essere diverse e anche contraddittorie a scala regionale (Wiens 1981), perciò la loro utilità predittiva della presenza di determinate specie è limitata. Ognuno può constatare che una buona esperienza della fauna locale permette di "prevedere" empiricamente le specie presenti con un semplice sguardo al paesaggio; in un'altra regione però la stessa esperienza non sarà più efficace e dovrà essere riaggiustata alle nuove preferenze delle specie. Previsioni più accurate si potrebbero forse ottenere combinando le variabili dell'habitat con fattori geografici e climatici regionali (Robbins 1978).

Varie indagini paragonano la distribuzione locale e l'habitat di specie simili e ne interpretano le particolarità in termini di competizione e separazione di nicchie (ad es. Ohlendorf 1976, Cody e Walter 1976). Questi ultimi autori hanno studiato in Sardegna 6 specie di *Sylvia*. La dispersione locale dei loro territori è determinata congiuntamente da 1) preferenze specifiche di habitat, pur ampiamente sovrapposte (Fig. 20), 2) competizione tra le specie, la quale diminuisce la frequenza di territori sovrapposti di specie diverse anche dove l'habitat sarebbe idoneo a più specie. Le indagini più dettagliate su distribuzione e habitat però sono state condotte nei piccoli mammiferi, integrando dati eco-etologici di distribuzione, ambiente preferito in natura, comportamento in laboratorio. Heller (1971), Heller e Gates (1971) hanno

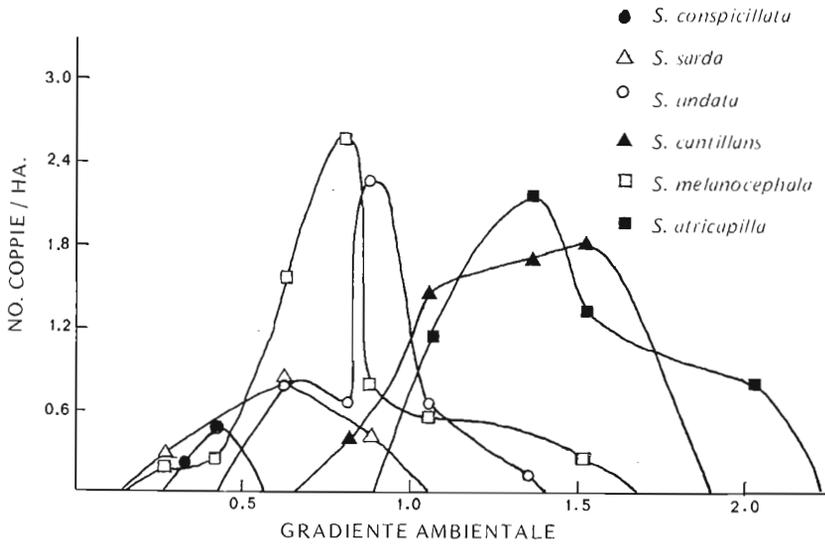


FIGURA 20. Distribuzione di 6 specie simpatriche di *Sylvia*, in Sardegna, lungo un gradiente ambientale. I valori sull'asse delle ascisse sono un indice di struttura della vegetazione. La distribuzione di ogni specie è approssimativamente a campana. Per *S. undata* e *S. melanocephala* una campana risulta dalla somma delle loro distribuzioni (da Cody e Walter 1976, modificato).

studiato quattro specie del genere *Eutamias*, distribuite a fasce lungo un gradiente altitudinale (Fig. 21). Una specie è limitata alla zona più bassa perché è dominata

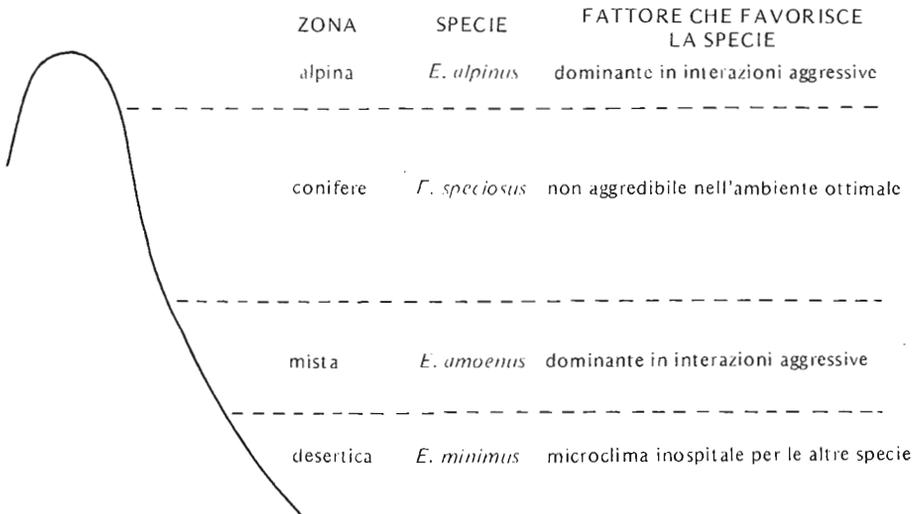


FIGURA 21. Zonazione altitudinale della vegetazione dominante, e della distribuzione di 4 specie del genere *Eutamias* in California (da Heller 1971, modificato).

dalle altre, e può persistervi perché adattata al microclima arido di tale zona, inospitale per le altre specie. Le altre tre specie sarebbero fisiologicamente in grado di occupare tutte le restanti zone, ma *E. speciosus* è limitato ad una zona altitudinale intermedia dalla dominanza delle specie vicine: queste non invadono la zona di *E. speciosus* perché la loro dominanza è inefficace nelle zone intermedie con densa vegetazione arborea, ove *E. speciosus* si rifugia più agilmente e ove l'aggressività di *E. alpinus* ed *E. amoenus* diviene dannosa per loro stessi perché li distoglie senza successo dalle altre attività vitali. Dienske (1979) ha studiato la distribuzione di *Microtus agrestis* e *M. arvalis*, influenzata da aggressività tra specie, tendenza a ritirarsi nell'ambiente ove la specie è in vantaggio competitivo, umidità del suolo, e adattamenti all'ambiente preferito.

Alcuni fattori della distribuzione locale sono individuabili solo con osservazioni metodiche che registrino dettagli locali dell'ambiente su zone abbastanza vaste. Ad esempio studiando la distribuzione dell'Usignolo in quadrati di 1 km di lato in Canton Ticino in relazione a numerose caratteristiche, Schifferli *et al.* (1982) hanno trovato correlazioni tra presenza della specie e temperature medie, larghezza minima della valle e date di fioritura di *Taraxacum officinale*. Queste caratteristiche sono legate al microclima locale, ma non è chiaro attraverso quali meccanismi determinino la presenza della specie.

Le componenti topografiche dell'habitat, come la morfologia e il tipo di suolo, esercitano sulla distribuzione locale degli effetti mediati della vegetazione che essi stessi determinano. Un raro caso di influenza diretta è la distribuzione del Topino, limitata dalle presenze di zone sabbiose o di scarpate in alluvioni fluviali che forniscono il substrato necessario per l'escavazione dei nidi (Billen e Tricot 1977). Caratteristiche particolari di struttura del paesaggio sono determinanti per singole specie, come le dimensioni degli appezzamenti boschivi che determinano la presenza di specie con esigenze di superficie minima continua di bosco (Galli *et al.* 1976), e come la lunghezza del margine dei canneti, più importante dell'area nel determinare la densità di Cannaiole (Milsom 1982). Altri esempi singolari sono le relazioni tra nidificazione di Rondini in fattorie e l'esistenza di allevamenti di bovini, che assicurano abbondanza di insetti (Selmi 1982, Pape Moller 1983), e l'associazione tra varie specie nordiche e le colonie di Cesene che assicurano maggior protezione dai predatori (Slagsvold 1980).

La dispersione locale degli individui entro l'habitat idoneo può essere determinata direttamente dall'abbondanza di cibo. Ad esempio la densità di alcuni rapaci è in relazione con l'abbondanza di roditori predati, e inoltre una copertura vegetale che renda poco disponibili le prede abbassa la densità dei predatori (Baker e Brooks 1981). La distribuzione invernale di Passeriformi di bosco è in relazione all'abbondanza di semi, ma è modificato dalla necessità di evitare i predatori (Nilsson 1979). La densità di una specie può dipendere sottilmente dalle proprietà nutritive più che dall'abbondanza del cibo, come nella Pernice bianca di Scozia i cui territori hanno dimensioni legate al contenuto in azoto dei germogli di brugo più che alla quantità di brugo (Lance 1978).

Distribuzione locale in ambienti acquatici

La vegetazione è importante nel determinare l'habitat delle specie palustri (Pages 1984), ma ha poca importanza per le specie propriamente acquatiche, che sono influenzate soprattutto dalle caratteristiche chimiche, fisiche e topografiche dei corpi d'acqua. Ad esempio la presenza di Strolaghe minori è in relazione alla porzione di acque basse (Merrie 1978); la densità di anatre allo sviluppo della costa, la densità di Svassi maggiori al grado di entrofizzazione delle acque (Nilsson 1978); la nidificazione di gabbiani alle dimensioni dei laghi (Nilsson 1983); la presenza di varie specie alle caratteristiche fisiche dei fiumi (Round e Moss 1984). Caratteristiche topografiche di struttura del corpo d'acqua e delle terre emerse determinano l'abbondanza di sterne nidificanti in zone costiere (Burger e Lesser 1978, Buckley e Buckley 1980 a) e lungo il fiume Po (Fasola e Bogliani 1984). Lungo il Po le colonie aumentano nei

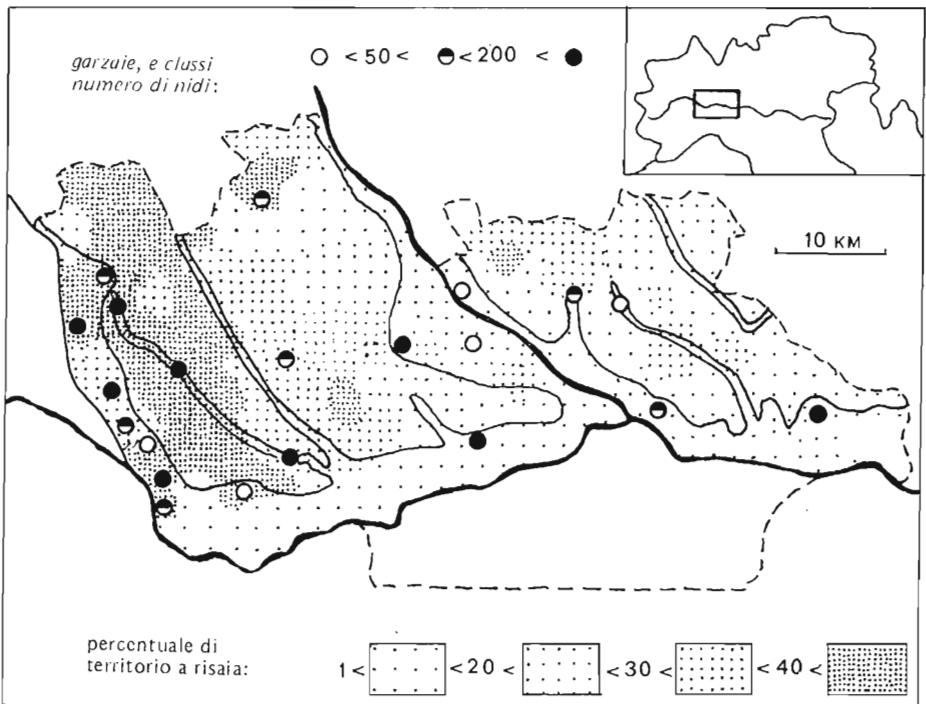


FIGURA 22. Principali caratteristiche ambientali che determinano la distribuzione delle garzaie nella pianura della provincia di Pavia: 1) densità di risaie, il prevalente ambiente di alimentazione (la scala di percentuali di territorio coltivato a risaia è in figura), e 2) limiti delle parti più basse della pianura scavate da fiumi in tempi recenti e limitate da bassi terrazzi fluviali (linee sortili). Nelle zone con più risaie le garzaie sono più numerose e grandi. Le garzaie sono localizzate nelle parti più basse della pianura ove esistono zone umide (da Fasola e Barbieri 1978, modificato).

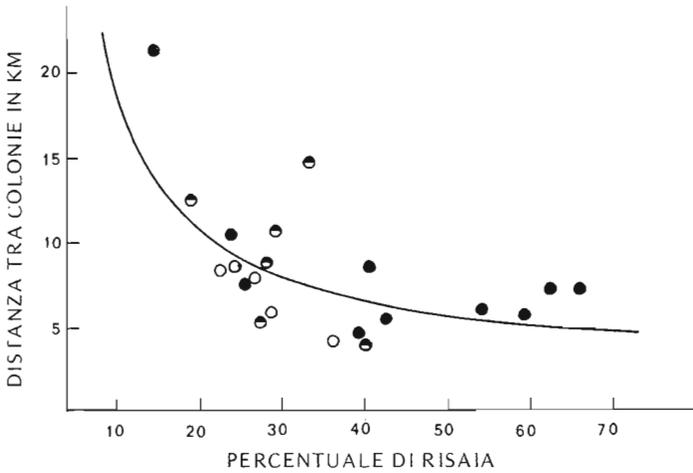


FIGURA 23. Relazione tra densità delle garzaie (espressa come distanza di ogni colonia dalle più vicine), e percentuale di territorio a risaia entro l'areale di foraggiamento della garzaia, nella stessa zona di Fig. 22. Le colonie sono più ravvicinate nelle zone con più risaie. La curva di regressione è tale per cui ogni colonia tende ad avere un'estensione uguale di risaia entro la sua area, poiché distanze tra colonie e abbondanza di risaie si compensano. Le garzaie più grandi (●) sono sopra, e quelle più piccole (○) sotto la curva, cioè tendono ad essere rispettivamente più lontane e più vicine tra loro (da Fasola e Barbieri 1978, modificato).

tratti in cui vi sono maggiori estensioni d'acque basse e lentiche ove le sterne pescano più facilmente, e in cui vi è un maggior numero di isole di dimensioni ottimali per l'insediamento delle colonie, cioè né troppo vaste (per non ospitare ratti e altri predatori) né troppo piccole (per non essere sommerse dalle piene). In generale la distribuzione delle colonie di Uccelli acquatici è legata alla disponibilità sia di zone idonee per l'alimentazione entro un raggio utile per i voli di foraggiamento, che di siti idonei per i nidi, al sicuro dai predatori terrestri. Ad esempio l'abbondanza delle 5 specie di Ardeidae in diverse zone d'Italia è riconducibile alla presenza dei tipi di ambiente acquatico preferiti per l'alimentazione da ogni specie, mentre la localizzazione precisa delle colonie è legata alla presenza di appezzamenti con vegetazione seminaturale palustre (Fasola *et al.* 1981, Fasola 1983). Il determinismo della distribuzione delle garzaie è ben riconoscibile nella pianura risicola (Fig. 22 e 23). L'abbondanza delle garzaie in ogni zona è determinata dalla quantità di risaie disponibili; entro ogni zona le garzaie sono localizzate nelle fasce alluvionali recentemente scavate dai fiumi nella pianura, poiché gli ambienti palustri con vegetazione idonea alle colonie permangono, nella Padania coltivata, solo in queste fasce. Ove le zone idonee all'alimentazione variano geograficamente per grandi eventi idrologici, le colonie di uccelli acquatici si spostano di anno in anno per seguirle, come avviene nelle paludi della Florida (Kushlan 1976).

A scala locale, le differenze di microhabitat, studiate con statistiche multivariate

e interpretate come effetto della competizione tra specie, hanno mostrato che varie specie di anatre (White e James 1978), svassi e folaghe (Nudds 1982), trampolieri (Baker 1979, Zwartz 1980) si separano ecologicamente e si differenziano in base alla profondità dell'acqua e al tipo di vegetazione emergente delle zone preferite.

La dispersione locale degli individui entro il loro habitat idoneo è determinata in genere dall'abbondanza di cibo (Bryant e Leng 1975, Goss-Custard *et al.* 1977, Eriksson 1983), e più precisamente dalla sua disponibilità (Evans e Dugan 1984). Una sola specie preda dominante può essere decisiva, ad esempio la presenza di Spinarelli determina la nidificazione dello Smergo minore nei laghi norvegesi (Rad 1980). L'effetto del cibo sulla dispersione può essere modificato dal disturbo umano e dalla presenza di predatori (Swennen e Buijn 1980).

Negli ambienti marini la selezione dell'habitat è determinata principalmente dalla disponibilità di cibo, influenzata a sua volta da caratteristiche quali profondità dell'acqua, correnti, caratteristiche fisiche e chimiche dell'acqua (Buckley e Buckley 1980 b, Briggs *et al.* 1981).

Sistemi di dispersione della specie

In un teorico ambiente completamente omogeneo, la dispersione degli individui dipenderebbe dall'organizzazione sociale propria della specie (individui solitari o riuniti in stormi, colonie di nidificazione o dormitori) e dal loro uso dello spazio (essi possono difendere un territorio fisso, frequentare una zona abituale meno definita e non difesa, o vagare in modo erratico, Brown e Orians 1970). Tuttavia solo alcune delle possibili combinazioni tipo di aggregazione/tipo di uso dello spazio sono frequenti negli uccelli. Durante la riproduzione i sistemi di dispersione più diffusi sono a individui solitari (o coppie) che difendono territori, e a colonie con zone abituali di alimentazione non difese. Queste dispersioni corrispondono a spaziature, rispettivamente, regolare o a gruppo, mentre una spaziatura perfettamente casuale degli individui non è mai stata osservata in natura. Durante migrazione e svernamento, i sistemi di dispersione sono più diversificati, comprendono anche vari gradi di nomadismo e di aggregazione in stormi, e sono anche meno conosciuti.

Spesso il tipo di spaziatura è facilmente distinguibile in natura, ma si possono incontrare casi incerti; ad esempio alcuni Charadriiformes nidificano territorialmente, ma a volte avvicinano i nidi fino a formare colonie lasse. I casi dubbi possono essere saggiati statisticamente, con tecniche basate sulla misura delle distanze dal più vicino o sul confronto tra frequenze di densità e modelli teorici di dispersione (Southwood 1966, Poole 1974). E' però difficile distinguere con queste tecniche l'effetto della socialità da quello della frammentazione ambientale nel raggruppare gli individui. Perciò l'analisi statistica della dispersione è applicabile agli uccelli solo in rare situazioni favorevoli, ad esempio in ambienti coltivati artificialmente uniformi (Fasola 1982 a).

Il sistema di dispersione e l'organizzazione sociale hanno precise funzioni adattive. Ogni individuo può difendere territorialmente una quantità sufficiente di risorse quando queste sono distribuite regolarmente; invece l'uso di risorse imprevedibili nel tempo e nello spazio e perciò indefinibili favorisce il colonialismo, mentre l'e-

strema aleatorietà delle risorse favorisce il nomadismo (Fig. 24). Davies (1978) riassume l'ecologia del territorialismo negli animali, discutendo in particolare le differenze di dimensioni tra ed entro le specie in relazione alle risorse disponibili. I

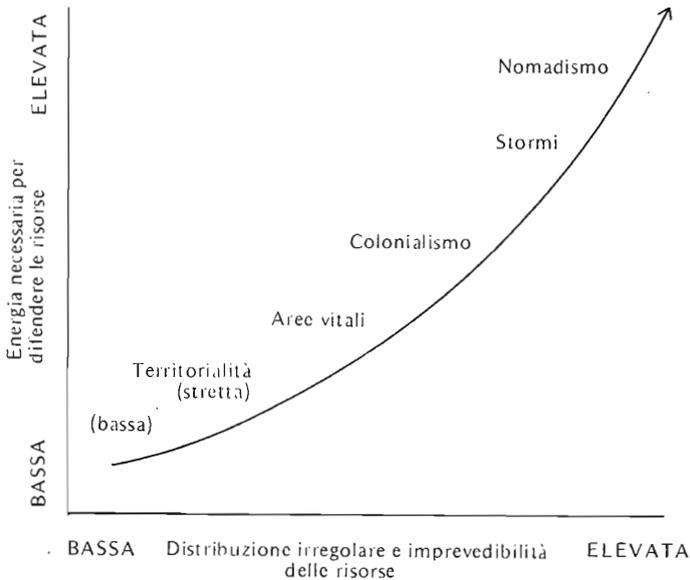


FIGURA 24. I sistemi sociali delle specie di uccelli sono determinati dal grado di difendibilità e di regolare reperibilità delle risorse (da Wiens 1976, modificato).

vantaggi del colonialismo negli uccelli consisterebbero nella difesa collettiva dai predatori e nella facilità di reperimento del cibo (Veen 1980, Burger 1981, Bayer 1982, Fasola 1982 b);

Poiché i sistemi di dispersione sono determinati dalle risorse ambientali, ci si può attendere che essi mutino geograficamente entro una stessa specie in differenti condizioni, ma gli studi ben documentati di tale variabilità sono scarsi. Alcuni Laridae, anatre e rapaci possono essere coloniali o solitari in relazione alla produttività dell'ambiente e difendibilità delle risorse (Brown e Orians 1970). Plesants (1979) ha studiato la dispersione di *Icterus galbula* che può nidificare in territori per nido e alimentazione, territori solo per nido con alimentazione al di fuori, o colonie: l'aumento di densità del cibo favorisce il territorialismo, mentre all'opposto l'aumento di densità dei siti di nidificazione favorisce il colonialismo.

Ringraziamenti. Sono grato a N.E. Baldaccini, B. Massa, P. Bricchetti, G. Bogliani e M. Caldonazzi per i consigli migliorativi della prima bozza del lavoro, e a R. Borgato per la paziente battitura del manoscritto.

SUMMARY

AN INTRODUCTION TO BIRD ECOGEOGRAPHY. THE DISTRIBUTION OF SPECIES

The ideas, the patterns sought and the explanatory models proposed on the distributional ecology of birds are discussed. All the spatial levels from continental to local are considered, taking the examples mainly from the Italian and the Mediterranean fauna. Attention is focused on the distribution of single species, this having received much less attention than the zoogeography of faunas and communities. The topics treated include: dynamic aspects of distribution (seasonality, fluctuations and changes of range, faunal changes in Europe), factors limiting range (areography, barriers, limiting factors), presence within the range (range structure, local distribution).

RESUME'

INTRODUCTION A' L'ECOGEOGRAPHIE DES OISEAUX. LA DISTRIBUTION DES ESPECES

Les idées et les modèles explicatifs sur l'écologie de la distribution des oiseaux sont discutés. Tous les niveaux spatiaux du niveau continental à celui local sont considérés: les exemples regardent surtout l'avifaune italienne et méditerranéenne. On a traité surtout la distribution individuelle des espèces, qui jusqu'à présent a reçu beaucoup moins d'attention que la zoogéographie des faunes e des communautés. Les sujets traités sont: dynamisme de la distribution (caractère saisonnier, fluctuations et changements des aires, variations faunistiques en Europe), causes qui limitent les aires (aréogéographie, barrières, facteurs limitants), distribution dans l'aire (structure de l'aire, présence locale).

BIBLIOGRAFIA

- Abbott, I. 1980. Theories dealing with the ecology of landbirds on islands. *Adv. Ecol. Res.* 11: 329-371.
- Able, K.P. e Noon, B.R. 1976. Avian community structure along elevational gradients in the Northeastern United States. *Oecologia* 26: 275-294.
- Affre, G. 1975. Dénombrement et distribution géographique des fauvettes du genre *Sylvia* dans une région du midi de la France. II. Résultats. *Alauda* 43: 229-262.
- Alatalo, R.V. 1980. Seasonal dynamics of resource partitioning among foliage gleaning passerines in Northern Finland. *Oecologia* 45: 190-196.
- Andrewartha, H.G. e Birch, L.C. 1954. The distribution and abundance of animals. University Chicago Press, Chicago.
- Avocetta 1981. Un metodo per descrivere e confrontare gli habitat degli Uccelli. C.I.S.O. Guida Pratica no. 2.
- Bairlein, F. 1983. Habitat selection and associations of species in European Passerine birds during Southward, post breeding migrations. *Ornis Scand.* 14: 239-45.

- Baker, M.C. 1979. Morphological correlates of habitat selection in a community of shorebirds (Charadriiformes). *Oikos* 33: 121-6.
- Baker, J.A. e Brooks, R.J. 1981. Distribution patterns of raptors in relation to density of Meadow Voles. *Condor* 83: 42-47.
- Baldaccini, N.E. e Frugis, S. 1981. Il patrimonio faunistico italiano e l'attività venatoria. Touring Club Italiano, Milano, Quaderno no. 1: 21-112.
- Barbieri, F. e Fasola, M. 1984. Wintering Little Egrets and Night Herons in Italy. Proc. Conference Birds Wintering Mediterranean Region, Aulla (in stampa).
- Bayer, R.D. 1982. How important are bird colonies as information centers? *Auk* 99: 31-40.
- Bekhuis, J. 1983. All-year atlas work in the Netherlands. International Conference Bird Census and Atlas Studies, Chalfont (in stampa).
- Berthold, P. 1973. Über starken der Dorngrasmücke *Sylvia communis* und anderer Singvogelarten in westlichen Europa. *J. Orn.* 114: 348-60.
- Bezzel, E. 1982. Vogel in der Kulturlandschaft. Verlag E. Ulmer, Stuttgart.
- Bezzel, E. 1983. Zur Interpretation von Verteilungsmustern (Rasterkarten) bei Sommervögeln. *J. Orn.* 124: 47-63.
- Bilcke, G. 1984. Residence and non-residence in passerines: dependence on the vegetation structure. *Ardea* 72: 223-227.
- Billen, G. e Tricot, J. 1977. Recensement des Hirondelles de rivage (*Riparia riparia*) dans la partie sud de la Belgique en 1972 et 1973. *Aves* 14: 101-113.
- Blondel, J. 1969. Sédentarité et migration des oiseaux dans une garrigue méditerranéenne. *Terre Vie* 23: 269-313.
- Blondel, J. 1978. L'avifaune du mont Ventoux. Essai de synthèse biogéographique et écologique. *Terre Vie Suppl.* 1 (1978): 111-45.
- Blondel, J. 1979. Biogéographie et écologie. Masson, Paris.
- Blondel, J. e Huc, R. 1978. Atlas des oiseaux nicheurs de France et biogéographie écologique. *Alauda* 46: 107-129.
- Blondel, J. e Isenmann, P. 1981. La Camargue et ses oiseaux. Delachaux et Niestlé, Paris.
- Blondel, J. e Choisy, J.P. 1983. Biogéographie des peuplements d'oiseaux à différentes échelles de perception: de la théorie à la pratique. *Acta Oecologica* 4: 89-110.
- Boano, G. 1981 a. Note sull'espansione della Pavoncella in Piemonte. Atti I Convegno Italiano Ornitologia, Aulla: 23-26.
- Boano, G. 1981 b. La Cicogna bianca in Piemonte. Presenza, nidificazione e problemi di conservazione. *Riv. piem. St. Nat.* 2: 59-70.
- Bock, C.E. 1982. Factors influencing winter distribution and abundance of Townsend's solitaire. *Wilson Bull* 94: 297-302.
- Bock, C.E. e Bock, J.H. 1974. Geographical ecology of the Acorn Woodpecker: diversity versus abundance of resources. *Am. Nat.* 108: 694-698.

- Bogliani, G. 1985. Distribuzione ed ecologia del Corvo *Corvus frugilegus* svernante in Italia. Riv. Ital. Orn. (in stampa).
- Boldregghini, P., Montanari, F. e Spina, F. 1981. Distribuzione e stato del Mignattino piombato (*Chlidonias hybrida* Pallas) in Emilia-Romagna. Atti I Convegno Italiano Ornitologia, Aulla, pp. 31-36.
- Bologna, G. 1976. Annotazioni sulla situazione attuale del Capovaccaio o Avvoltoio degli Egizi in Italia. pp. 43-65 in Pedrotti, F. (ed.) S.O.S. Fauna. World Wildlife Fund, Roma.
- Brichetti, P. 1976. Sull'ampliamento degli areali di nidificazione dello Storno *Sturnus vulgaris* L. Uccelli d'Italia 1: 93-94.
- Brichetti, P. 1979. Distribuzione geografica degli uccelli nidificanti in Italia, Corsica e isole Maltesi. 1. Parte introduttiva; Famiglie Podicipedidae, Procellariidae, Hydrobatidae. Natura Bresciana 16: 82-158.
- Brichetti, P. 1982 a. Distribuzione geografica degli uccelli nidificanti in Italia, Corsica e isole Maltesi. 2. Famiglie Phalacrocoracidae, Ciconiidae, Treskiornitidae. Natura Bresciana 19:97-157.
- Brichetti, P. 1982 b. Atlante degli uccelli nidificanti sulle Alpi italiane. I. Riv. ital. Orn. 52: 3-50.
- Brichetti, P. 1983. Atlante degli uccelli nidificanti sulle Alpi italiane. II. Riv. ital. Orn. 53: 101-144.
- Brichetti, P. e Cambi, D. 1979. L'Occhiocotto *Sylvia melanocephala* (Gmelin) nell'Italia settentrionale. Uccelli d'Italia 4: 68-78.
- Brichetti, P. e Di Capi, C. 1980. Ricomparsa del Basettino (*Panurus biarmicus*), come nidificante, nel Lago Superiore di Mantova (Lombardia, Italia). Riv. ital. Orn. 50: 26-34.
- Brichetti, P. e Isemmann, P. 1981. Studio preliminare sull'evoluzione degli effettivi nidificanti di Laridae e Sternidae nelle Valli di Comacchio (Italia) e nella Camargue (Francia) Riv. ital. Orn. 51: 133-161.
- Brichetti, P. e Martignoni, C. 1981. Accertata nidificazione di Mignattino (*Chlidonias nigra*) sul lago Inferiore di Mantova (Lombardia) ed attuale distribuzione in Italia. Riv. ital. Orn. 51: 113-120.
- Brichetti, P. e Fasola, M. 1985. Distribuzione geografica degli uccelli nidificanti in Italia, Corsica e isole Maltesi. 3. Sottofamiglia Ardeinae. Natura Bresciana 22 (in stampa).
- Briggs, K.T., Lewis, D.B., Tyler, W.B. e Hunt G.L. 1981. Brown Pelicans in Southern California: habitat use and environmental fluctuations. Condor 83: 1-15.
- Brown, J.L. e Orians, G.H. 1970. Spacing patterns in mobile animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1: 239-262.
- Bryant, D.M. e Leng, J. 1975. Feeding distribution and behaviour of Shelduck in relation to food supply. Wildfowl 26: 20-30.
- Buckley, P.A. e Buckley F.G. 1980 a. Population and colony site trends in Long Island, New York's colonial waterbirds: a five year study in the mid 1970's. Trans. Linn. Soc. N.Y. 9: 23-56.

- Buckley, F.G. e Buckley, P.A. 1980 b. Habitat selection and marine birds. Pp. 69-112, Burger, J., Olla, B.L. e Winn, H.E. Behaviour of marine animals. Plenum Press.
- Burger, J. 1981. A model for the evolution of mixed-species colonies of Ciconiiformes. Quart. Rev. Biol. 56: 143-167.
- Burger, J. e Lesser, F. 1978. Selection of colony sites and nest sites by common Terns *Sterna hirundo* in Ocean Country, New Jersey. Ibis 120: 433-449.
- Burger, J. e Gochfeld, M. 1982. Host selection as an adaptation to host-dependent foraging success in the Cattle Egret (*Bubulcus ibis*). Behaviour 79: 212-29.
- Cambi, D. 1979. Contributo allo studio sulla biologia riproduttiva e sulla distribuzione di *Sylvia nisoria* (Bigia padovana) in Italia. Riv. ital. Orn. 49: 208-229.
- Cavé, A.J. 1983. Purple Heron survival and drought conditions in tropical West Africa. Ardea 71: 217-224.
- Chelini, A. 1982. Esperienze di sei anni di censimento degli Anseriformi e Folaghe in Italia. Atti I Seminario ital. Censimenti faunistici, Urbino (in stampa).
- Cheylan G. e Cheylan M. 1976. Biogéographie d'une montagne méditerranéenne la Sainte Victoire (Bouches du Rhone). Alauda 44: 23-45.
- Chiavetta, M. 1977. Diurnal birds of prey ringed in Europe and North Africa, shot in Italy from 1969 to 1973. Considerations of the effects of shooting and status of the Italian breeding population. Proc. World Conference Birds of Prey. ICBP, Vienna, pp. 272-274.
- Cody, M.L. 1974. Competition and the structure of bird communities. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Cody, M.L. e Walter, H. 1976. Habitat selection and interspecific interactions among Mediterranean sylviid warblers. Oikos 27: 210-238.
- Collins, S.L. 1983 a. Geographic variation in habitat structure of the Black-throated Green Warbler (*Dendroica virens*). Auk 100: 382-389.
- Collins, S.L. 1983 b. Geographic variation in habitat structure for the wood warblers in Maine and Minnesota. Oecologia 59: 246-252.
- Conner, R.M. e Adkisson, C.S. 1977. Principal component analysis of woodpecker nesting habitat. Wilson Bull. 89: 122-9.
- Cox, C.B. e Moore, P.D. 1980. Biogeography. An ecological and evolutionary approach. Blackwell, Oxford.
- Curry-Lindahl, K. 1981. Bird migration in Africa: movements between six continents. Academic Press, London.
- Dansereau, P. 1957. Biogeography: an ecological perspective. Ronald Press, New York.
- Darlington, P.J. 1959. Zoogeography: the geographical distribution of animals. Wiley, New York.
- Davies, N.B. 1978. Ecological questions about territorial behaviour. Pp. 317-350 in Krebs, J.R. e Davies, N.B. Behavioural ecology. Blackwell, Oxford.

- Davies, N.B. e Krebs, J.R. 1978. Introduction: ecology, natural selection and social behaviour. Pp. 1-18 in Krebs, J.R. e Davies, M.E. (eds.) Behavioural ecology. Blackwell, Oxford.
- Den Held, J.J. 1981. Population changes in the Purple Heron in relation to drought in the wintering area. *Ardea* 69: 185-191.
- Di Carlo, E.A. e Heinze, J. 1979. Il Piviere tortolino *Eudromias morinellus* (L.) come uccello di passo e nidificante in Italia. *Uccelli d'Italia* 4: 47-67, 159-177.
- Dienske, H. 1979. The importance of social interactions and habitat in competition between *Microtus agrestis* and *M. arvalis*. *Behaviour* 71: 1-126.
- Dillon, S.L. 1966. The life cycle of the species: an extension of current concepts. *Syst. Zool.* 15: 112-126.
- Dorst, J. 1972. L'évolution du status des oiseaux en Europe au cours des temps récents. *Gerfaut* 62: 9-26.
- Drent, R. 1974. Adaptive aspects of the physiology of incubation. *Proc. XV Int. Orn. Congr.*: 225-282.
- Eriksson, M.O.G. 1983. The rôle of fish in the selection of lakes by nonpiscivorous ducks: Mallard, Teal and Goldeneye. *Wildfowl* 34: 27-32.
- Evans, P.R. 1976. Energy balance and optimal foraging strategies in shorebirds: some implications for their distribution and movements in the non breeding season. *Ardea* 64: 117-139.
- Evans, P.R. e Dugan, P.J. 1984. Coastal birds: numbers in relation to food resources. Pp. 8-28 in Evans, P.R., Goss-Custard, J.D., Hale, W.G. (eds.) Coastal waders and wildfowl in winter. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Evans, P.R., Goss-Custard, J.D., Hale, W.G. 1984. Coastal waders and wildfowl in winter. Cambridge Univ. Press, Cambridge
- Farina, A. 1983 a. Quantitative methods of habitat description: a review. *International Conference Bird Census and Atlas Studies, Chalfont* (in stampa).
- Farina, A. 1983 b. Parametri impiegati nello studio della struttura delle comunità ornitiche. *Atti II Convegno italiano Ornitologia* (in stampa).
- Fasel, M. e Zbinden, M. 1983. Kausalanalyse zum Verlauf der südlichen Arealgrenze des Alpenschneehuhns (*Lagopus mutus*) im Tessin. *Orn. Beob.* 80: 231-246.
- Fasola, M. 1982 a. Feeding dispersion in the Night Heron *Nycticorax nycticorax* and Little Egret *Egretta garzetta* and the information centre hypothesis. *Boll. Zool.* 49: 177-186.
- Fasola, M. 1982 b. Perché alcune specie di Uccelli nidificano in colonie? Ipotesi e conferme. *Boll. Zool.* 49 (Suppl.): 74.
- Fasola, M. 1983. Nesting population of herons in Italy depending on feeding habitats. *Boll. Zool.* 50: 21-24
- Fasola, M. 1984. Censimento preliminare dei Laridae svernanti in Italia. *Avocetta* 8: 57-63.
- Fasola, M. e Barbieri, F. 1978. Factors affecting the distribution of heronries in Northern Italy. *Ibis.* 120: 537-540.

- Fasola, M. e Barbieri, F. 1981. Prima nidificazione di Marangone minore *Phalacrocorax pygmaeus* in Italia. Avocetta 5: 155-156.
- Fasola, M., Barbieri, F., Prigioni, C. e Bogliani, G. 1981. Le garzaie in Italia, 1981. Avocetta 5: 107-131.
- Fasola, M. e Brichetti, P. 1983. Mosaic distribution and breeding habitat of the Hooded Crow *Corvus corone cornix* and the Magpie *Pica pica* in Padana plain (Northern Italy). Avocetta 7: 67-84.
- Fasola, M., Pallotti, E., Chiozzi, G., Prigioni, C. 1983. Preferenze nell'ambiente di nidificazione in Cornacchia e Gazza. Atti II Convegno Italiano Ornitologia (in stampa).
- Fasola, M. e Bogliani, G. 1984. Habitat and distribution of nesting Common and Little Terns on the Po river (Northern Italy). Colonial Waterbirds 7: 127-133.
- Fasola, M. e Brichetti, P. 1984. Proposte per una terminologia ornitologica. Avocetta 8: 119-125.
- Fratlicelli, F. 1981. Riconquista di territori da parte del Beccamoschino, *Cisticola juncidis*, nel Lazio meridionale. Riv. ital. Orn. 51: 126.
- Fretwell, S.D. 1972. Populations in a seasonal environment. Princeton Univ. Press., Princeton.
- Frugis, S. e Schenk, H. 1981. Red list of Italian birds. Avocetta 5: 133-141.
- Galli, A.E., Leck, C.F. e Forman, R.T.T. 1976. Avian distribution patterns in forest islands of different sizes in Central New Jersey. Auk 93: 356-364.
- Gauthreaux, S.A. Jr. 1982. The ecology and evolution of avian migration systems. Pp. 93-168, Farmer, D.S., King, J.R. e Parkes, K.C. (eds) Avian biology. Vol. VI.
- Géroudet, P., Guex, C., Maire, M. 1983. Les oiseaux nicheurs du Canton de Genève. Muséum d'Histoire naturelle de Genève.
- Gilbert, F.S. 1980. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? J. Biogeogr. 7: 209-235.
- Goodwin, D. 1978. Birds of man's world. Cornell Univ. Press. Ithaca.
- Goss-Custard, J.D., Jones, R.E. e Newbery, P.E. 1977. The ecology of the Wash. I Distribution and abundance of wading birds (Charadrii). J. Appl. Ecol. 14: 681-700.
- Green, R.H. 1980. Multivariate approaches in ecology: the assessment of ecologic similarity. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 1-14.
- Griffiths, A.M. 1983. Factors affecting the distribution of the Snow Petrel (*Pagodroma nivea*) and the Antarctic Petrel (*Thalassoica antarctica*). Ardea 71: 145-150.
- Grinnell, J. 1914. Barriers to distribution as regards birds and mammals. Am. Nat. 48: 248-254.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. Auk 34: 427-433.
- Haapanen, A. e Nilsson, L. 1979. Breeding waterfowl populations in Northern Fennoscandia. Ornis Scand. 10: 145-219.
- Hansson, L. 1979. On the importance of landscape heterogeneity in northern regions for breeding population densities of homeotherms: a general hypothesis. Oikos 33: 182-189.

- Harrison, C. 1982. An atlas of the birds of the Western Palearctic. Collins, London.
- Heller, H.C. 1971. Altitudinal zonation of Chipmunks (*Eutamias*): interspecific aggression. *Ecology* 52: 312-319.
- Heller, H.C. e Gates, D.M. 1971. Altitudinal zonation of Chipmunks (*Eutamias*): energy budgets. *Ecology* 52: 424-432.
- Hengeveld, R. e Haeck, J. 1981. The distribution of abundance. II Models and implications. *Proc. Kon. Med. Akad. Wetensch., C.* 84: 257-284.
- Hengeveld, R. e Haeck, J. 1982. The distribution of abundance. I Measurements. *J. Biogeogr.* 9: 303-16.
- Herrera, C.M. 1978 a. Ecological correlates of residence and non-residence in a Mediterranean passerine bird community. *J. Anim. Ecol.* 47: 871-890.
- Herrera, C.M. 1978 b. On the breeding distribution pattern of European migrant birds: MacArthur's theme reexamined. *Auk* 95: 496-509.
- Herrera, C.M. 1980. Seasonal patterns in bird community organization. Local and global approaches. *Proc. XVI Int. Orn. Congr.*: 1082-1087.
- Herrera, C.M. 1981. Organización temporal en las comunidades de aves. Doñana. *Acta Vertebrata* 8: 79-101.
- Herrera, C.M. e Hiraldo, F. 1976. Food-niche and trophic relationships among European owls. *Ornis Scand.* 7: 29-41.
- Hilden, O. 1965. Habitat selection in birds. *Ann. Zool. Fenn.* 2: 53-75.
- Hogstad, O. 1978. Differentiation of foraging niche among Tits, *Parus* spp. in Norway during winter. *Ibis* 120: 139-46.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22: 415-427.
- James, F.C. 1971. Ordinations of habitat relationships among breeding birds. *Wilson Bull.* 83: 215-236.
- James, F.C., Johnston, R.F., Wamer, N.O., Niemi, G.J., Boecklen, W.J. 1984. The grinnellian niche of the Wood Thrush. *Am. Nat.* 124: 17-30.
- Jarvinen, O. 1979. Geographical gradients of stability in European land bird communities. *Oecologia* 38: 51-69.
- Jarvinen, O., Vainansen, R.A. 1977. Long term changes of the North European land bird fauna. *Oikos* 29: 225-228.
- Jarvinen, O. e Vaisanen, R.A. 1978. Ecological zoogeography of North European waders, or why do so many waders breed in the North? *Oikos* 30: 496-507.
- Jarvinen, O. e Vaisanen, R.A. 1979. Climatic changes, habitat changes, and competition: dynamics of geographical overlap in two pairs of congeneric bird species in Finland. *Oikos* 33: 261-271.

- Jarvinen, O. e Ulfstrand 1980. Species turnover a continental bird fauna: Northern Europe 1850-1970. *Oecologia* 46: 186-195.
- Jarvinen, O. e Vaisanen, R.A. 1981. Methodology for censusing land bird faunas in large regions. *Studies Avian Biology* 6: 145-151.
- Karr, J.R. 1976. On the relative abundance of migrants from the North temperate zone in tropical habitats. *Wilson Bull.* 88: 433-58.
- Karr, J.R. 1980. History of the habitat concept in birds and the measurement of avian habitat. *Proc. XVII Int. Orn. Congress*: 991-997.
- Kendeigh, S.C. 1976. Latitudinal trends in the metabolic adjustments of the House Sparrow. *Ecology* 57: 509-519.
- Koskimies, J. e Lahti, L. 1964. Cold-hardiness of the newly hatched young in relation to ecology and distribution in ten species of European ducks. *Auk* 81: 281-307.
- Krebs, C.J. 1978. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance.* II ed. Harper, New York.
- Kushlan, J.A. 1976. Site selection for nesting colonies by the American White Ibis *Eudocimus albus* in Florida. *Ibis* 118: 590-593.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers.* Oxford Univ. Press. Oxford.
- Lack, D. 1966. *Population studies of birds.* Clarendon, Oxford.
- Lack, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds.* Methuen, London.
- Lack, D. 1971. *Ecological isolation in birds.* Blackwell, Oxford.
- Lack, P. 1983. *The Winter Bird Atlas of Britain and Ireland.* International Conference Bird Census and Atlas Studies, Chalfont (in stampa).
- Lance, A.M. 1978. Territories and the food plant of individual Red Grouse. II. Territory size compared with an index on nutrient supply in heather. *J. Anim. Ecol.* 47: 307-13.
- Lebreton, P. 1977. *Atlas ornithologique Rhône-Alpes.* Centre Ornithologique Rhône-Alpes, Lyon.
- Lefranc, N. 1980. Biologie et fluctuations des populations de Laniidés en Europe occidentale. *Oiseau* 50: 89-116.
- Leiser, B. 1977. Die ökologische Bedeutung der Lokomotion mitteleuropäischer Schwirle (*Locustella*). *Egretta* 20: 1-25.
- Leruth, Y. 1977. Relations entre la physionomie végétale et la repartition spatiale des populations post-nuptiales d'oiseaux forestiers. *Terre Vie* 31: 177-224.
- Liebig, J. 1840. *Chemistry in its applications to agriculture and physiology.* Taylor, London.
- Lundberg, A. 1980. Why are the Ural Owl *Strix uralensis* and the Tawny Owl *Strix aluco* parapatric in Scandinavia? *Ornis Scand.* 11: 116-20.
- Mac Arthur, R.H. 1972. *Geographical ecology. Patterns in the distribution of species.* Harper, New York.

- Mac Arthur, R.H. e Mac Arthur, J.W. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- Mac Arthur, R.H. e Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Mac Crimmon, D.A. Jr. 1981. Status and distribution of the Great Blue Heron (*Ardea herodias*) in New York State: results of a two-year census effort. *Colonial Waterbirds* 4: 85-90.
- Malecvschi, S. e Fasola, M. 1983. Indici ambientali applicabili allo studio della fauna ornitica. *Avocetta* 7: 95-104.
- Massa, B. 1982. Il gradiente faunistico nella penisola italiana e nelle isole. *Att. Soc. ital. Sci. nat.* 123: 353-374.
- Mayr, E. 1972. Causal ornithogeography. *Proc. XV Int. Orn. Congr.* : 449-450.
- Meents, J.K., Anderson, B.W. e Ohmarth, R.D. 1981. Vegetation characteristics associated with Albert's Towhee numbers in riparian habitats. *Auk* 98: 818-27.
- Merikallio, E. 1958. Finnish birds. Their distribution and numbers. *Fauna fennica* 5: 1-181.
- Merie, T.D.H. 1978. Relationship between spatial distribution of breeding divers the availability of fishing waters. *Bird Study* 25: 119-22.
- Milsom, T.P. 1982. Edge effect in breeding Reed Warblers in North Humberside. *Bird Study* 29: 167-8.
- Minelli, A. 1973. Riflessioni sull'endemismo e la vicarianza nel regno animale. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.* 4: 77-100.
- Mingozzi, T. 1981. L'Occhiocotto *Sylvia melanocephala* (Gmelin) nidifica in Piemonte. *Riv. ital. Orn.* 51: 121-125.
- Mocci Demartis, A. 1980. Nuove segnalazioni dalla Sardegna di specie ornitiche accidentali, o migratrici irregolari, o nidificanti, comunque in diminuzione. *Riv. ital. Orn.* 50: 203-220.
- Moltoni, E. 1969. La comparsa in Italia del Beccofrusone *Bombycilla garrulus garrulus* (L.) nel 1963-64, 1965-66 e 1967-68. *Riv. ital. Orn.* 39: 1-25.
- Moreau, R.E. 1952. The place of Africa in the Palaearctic migration system. *J. Anim. Ecol.* 21: 250-271.
- Moreau, R.E. 1972. The Palearctic-African bird migration system. Academic Press, New York.
- Mortensen, P.H. 1970. Nordgraensen for flugearter med en sydlig eller sydostlig udbredelse i forhold til Danmark. *Flora Fauna* 76: 135-40.
- Newron, I. 1980. The role of food in limiting bird numbers. *Ardea* 68: 11-30.
- Newton, I., Marquiss, M., Weir, D.N., Moss, D. 1977. Spacing of Sparrowhawk nesting territories. *J. Anim. Ecol.* 46: 425-441.
- Nichols, J.D., Reinecke, K.J., Hines, J.E. 1983. Factors affecting the distribution of Mallards wintering in the Mississippi alluvial valley. *Auk* 100: 932-946.
- Nie, N.H., Hull, C.H., Jenkins, J.G., Steinbrenner, K., Bent, D.H. 1975. Statistical Package for the Social Sciences, Mc Graw-Hill, New York.

- Nilsson, L. 1978. Breeding waterfowl in eutrophicated lakes in South Sweden. *Wildfowl* 29: 101-110.
- Nilsson, S.G. 1979. Seed density, cover, predation and the distribution of birds in a beech wood in Southern Sweden. *Ibis* 121: 177-185.
- Nilsson, S.G. 1983. Utbredning, Bestandsstorlek, häckningsfrekvens och biotopval för hackande havstrut *Larus marinus* och grästrut *L. argentatus* i sydöstra Småland. *Var Fågelvärld* 42: 1-10.
- Noon, B.R. 1981. The distribution of an avian guild along a temperate elevational gradient: the importance and expression of competition. *Ecol. Monogr.* 51: 105-24.
- Nowak, E. 1975. The range expansion of animals and its causes. *Zeszyty Naukowe*, 164 pag.
- Nudds, T.D. 1982. Ecological separation of grebes and coots: interference competition on microhabitat selection? *Wilson Bull* 94: 505-14.
- O' Connor, R. 1981. Habitat correlates of bird distribution in British census plots. *Studies Avian Biology* 6: 533-537.
- O' Connor, R.J. 1982. Habitat occupancy and regulation of clutch size in the European Kestrel *Falco tinnunculus*. *Bird Study* 29: 17-26.
- O' Connor, R. e Fuller, R. 1983. Bird population responses to habitat. *International Conference Bird Census and Atlas Studies* (in stampa).
- Ohlendorf, H.M. 1976. Comparative breeding ecology of Phoebes in trans-Pecos Texas. *Wilson Bull.* 88: 255-271.
- Pages, J.M. 1984. Application de la notion de niveau de perception à l'étude des peuplements d'oiseaux palustres méditerranéens. *Terre Vie* 39: 297-336.
- Pape Møller, A. 1983. Breeding habitat selection in the Swallow *Hirundo rustica*. *Bird Study* 30: 134-42.
- Parslow, J.L.F. 1973. Breeding birds of Britain and Ireland. A historical survey. Poiser, Berkhamsted.
- Partridge, L. 1978. Habitat selection. Pp. 351-376 in Krebs, J.R. e Davies, N.B. (Eds.) *Behavioural Ecology*. Blackwell, Oxford.
- Paynter, R.A. (ed.) 1974. *Avian energetics*. Publ. Nuttall Orn. Club no. 15 Cambridge, Mass.
- Pianka, E.R. 1974. *Evolutionary ecology*. Harper, New York.
- Pianka, E.R. 1976. Competition and niche theory. Pp. 114-141, May, R.M. (ed.) *Theoretical ecology*. Blackwell, Oxford.
- Pleasant, B.Y. 1979. Adaptive significance of the variable dispersion pattern of breeding Northern Orioles. *Condor* 81: 28-34.
- Poole, R.W. 1974. *An introduction to quantitative ecology*. Mc Graw-Hill, Tokio.
- Rad, O. 1980. Breeding distribution and habitat selection of Red-breasted Mergansers in fresh-water in western Norway. *Wildfowl* 31: 53-56.

- Rallo, G. e Boldreghini, P. 1982. I censimenti dell'avifauna acquatica nelle zone umide dell'alto Adriatico. Atti I Seminario italiano Censimenti faunistici (in stampa).
- Rapoport, E.H. 1982. Areography: geographical strategies of species. Pergamon Press, Oxford.
- Realini, G. 1977. Nidificazione del Beccaccino *Capella gallinago* (L.) in Lombardia. Riv. ital. Orn. 47: 291-292.
- Reynolds, R.T., Meslow, E.C., Wight, H.M. 1982. Nesting habitat of coexisting *Accipiter* in Oregon. J. Wildl. Mgmt. 46: 124-138.
- Robbins, C.S. 1978. Determining habitat requirements of nongame species. Trans. 43 rd. North Amer. Wildl. Nat. Res. Conf. 57-68.
- Robbins, C.S. e Van Velzen, W.T. 1974. Progress report on the North American breeding bird survey. Acta Ornithol. 14: 170-191.
- Rolando, A. 1982. Ecological isolation in the genus *Parus* in natural and modified habitats in Northern Italy. Boll. Zool. 49: 155-164.
- Rolando, A. 1985. La teoria della nicchia: problemi e prospettive in ornitologia. Avocetta 9 (in stampa).
- Roughgarden, J. 1983. Competition and theory in community ecology. Am. Nat. 122: 583-601.
- Round, P.D. e Moss, M. 1984. The waterbird populations of three Welsh rivers. Bird Study 31: 61-68.
- Sharrock, J.T.R. 1975. Dot-distribution mapping of breeding birds in Europe. Ardeola 21: 797-810.
- Sharrock, J.T.R. 1976. The atlas of the breeding birds in Britain and Ireland. British Trust Ornithol.
- Schenk, H. 1976. Analisi della situazione faunistica in Sardegna. Uccelli e mammiferi. Pp. 464-556 in Pedrotti, F. (ed.) S.O.S. Fauna. World Wildlife Fund, Roma.
- Schifferli, L., Schifferli, A. e D'Alessandri, P. 1982. Die Brutverbreitung der Nachtigall *Luscinia megarhynchos* im Tessin und im Misox. Orn. Beob. 79: 273-281.
- Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2: 369-404.
- Selmi, E. 1982. Nidificazione della Rondine *Hirundo rustica* presso Nonantola (Modena). Avocetta 6: 183-186.
- Serrenty, D.L. 1960. Geographical distribution of living birds. Pp. 95-126 in Marshall, A.J. (ed.), Biology and comparative physiology of birds. Academic Press, New York.
- Siegfried, W.R. 1978. Habitat and modern range expansion of the Cattle Egret. Pp. 315-324 in Sprunt, A., Ogden, J.C., Winckler, S. (eds.) Wading birds. National Audubon Soc. Res. Rep. no. 71.
- Slade, N.A. e Robertson, P.B. 1977. Comments on competitively-induced disjunct allopatry. Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Kansas 65: 1-8.
- Slagsvold, T. 1980. Habitat selection in birds: on the presence of other bird species with special regard to *Turdus pilaris*. J. Anim. Ecol. 49: 523-536.

- Smith, K.G. 1977. Distribution of summer birds along a forest moisture gradient in an ozark watershed. *Ecology* 58: 810-9.
- Southwood, T.R.E. 1966. *Ecological methods*. Methuen, London.
- Stafford, J. 1971. The Heron population of England and Wales 1928-1970. *Bird Study* 18: 218-221.
- Sterbetz, I. 1976. The environment of the Great Bustard (*Otis tarda*) in Hungary. *Aquila* 83: 53-73.
- Swennen, C. e Brujn, L.L.M. 1980. De dichtheid van broedterritoria van de Scholekster *Haematopus ostralegus* op Vlieland. *Limosa*, 53: 85-90.
- Temple, S.A. 1978. *Endangered birds*. Croom Helm, London.
- Terborgh, J. 1971. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52: 23-40.
- Tinarelli, R. 1983. Distribuzione e stato dei Recurvirostridi nell'Emilia-Romagna orientale. *Atti II Convegno italiano Ornitologia* (in stampa).
- Tomback, D.F. 1983. Nutcrackers and pines: coevolution or coadaptation? Pp. 179-223 in Nitecki, M.H. (ed.) *Coevolution*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Tournier, H. e Lebreton, P. 1979. Une approche syncologique des milieux humides savoyards et de leur avifaune. *Terre Vie* 33: 275-305.
- Udvardy, M.D.F. 1969. *Dynamic zoogeography*. Van Nostrand, New York.
- Udvardy, M.D.F. 1981. An overview of grid-based atlas works in ornithology. *Studies Avian Biology* 6: 103-109.
- Ulfstrand, S. 1980. Avifaunistic enrichment and bird community saturation. *Proc. XVII Int. Orn. Congr.* 1078-81.
- Van Horne, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *J. Wildl. Mgmt.* 47: 893-901.
- Veen, J. 1980. Waarom broeden vogels in kolonies? *Limosa* 53: 37-48.
- Vermeer, K. 1979. Nesting requirements, food and breeding distribution of Rhinoceros Auklets *Cerorhinca monocerata*, and Tufted Puffins *Lunda cirrhata*. *Ardea* 67: 101-10.
- Violani, C. 1974. Ecologia di un'estinzione: l'Alca impenne. *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Venezia* 25: 49-60.
- Von Haartman, L. 1960. The Ortstreue of the Pied Flycatcher. *Proc. XII Int. Orn. Congr.* : 266-273.
- Von Haartman, L. 1973. Changes in the breeding bird fauna of North Europe. Pp. 448-481. in Farner, D.S. (ed.) *Breeding biology of birds*. Natl. Acad. Sci. Washington D.C.
- Voos, K.H. 1960. *Atlas of European birds*. Nelson, London.
- Vuilleumier, F. 1975. Zoogeography. Pp. 421-496 in Farner, D.S. e King, J.R. (eds.). *Avian biology*. Academic Press, New York.

- Vuilleumier, F. 1978. Qu'est-ce que la biogéographie? C.R. Soc. Biogéogr. 475: 41-66.
- Vuilleumier, F. e Simberloff, D. 1980. Ecology versus history as determinants of patchy and insular distributions in high andean birds. in Hecht, M.K., Steere, W.C. e Wallace, B. Evolutionary biology, vol. 12: 235-247.
- White, D.H. e James, D. 1978. Differential use of freshwater environments by wintering waterfowl of coastal Texas. Wilson Bull. 90: 99-111.
- Whitmore, R.C. 1975. Habitat ordination of Passerine birds of the Virgin river valley, Southwestern Utah. Wilson Bull 87: 65-74.
- Wiens, J.A. 1976. Population responses to patchy environments. Ann. Rev. Ecol. Syst. 7: 81-120.
- Wiens, J.A. 1981. Scale problems in avian censusing. Studies Avian Biology 6: 513-521.
- Wiens, J.A. e Rotenberry, J.T. 1981. Censusing and evaluation of avian habitat occupancy. Studies Avian Biology 6: 522-532.
- Williamson, K. 1975. Birds and climatic change. Bird Study 22: 143-64.
- Wink, M. 1983. The breeding atlas of the Rhineland: aspects its interpretation. International Conference Bird Census and Atlas Studies (in stampa).
- Winstanley, D., Spencer, R., Williamson, K. 1974. Where have all the Whitethroats gone? Bird Study 21: 1-14.
- Yeatman, L.J. 1971. Histoire des oiseaux d'Europe. Bordas, Paris.
- Zwarts, L. 1980. Intra- and interspecific competition for space in estuarine bird species in one prey situation. Proc. XVII Int. Orn. Congr. 1045-50.

APPENDICE

INDICE ALFABETICO DEI NOMI DI ANIMALI CITATI NEL TESTO CON IL SOLO NOME ITALIANO, E LORO NOME LATINO

Airone cenerino	<i>Ardea cinerea</i>	Gipeto	<i>Gypactus barbatus</i>
Airone guardabuoi	<i>Bubulcus ibis</i>	Gru	<i>Grus grus</i>
Airone rosso	<i>Ardea purpurea</i>	Ibis eremita	<i>Geronticus eremita</i>
Alca impenne	<i>Pinguinus impennis</i>	Lui verdastro	<i>Phylloscopus trochiloides</i>
Allocco	<i>Strix aluco</i>	Maina crestata	<i>Sturnus cristatellus</i>
Allocco degli Urali	<i>Strix uralensis</i>	Marangone minore	<i>Phalacrocorax pygmeus</i>
Alzavola	<i>Anas crecca</i>	Mignattino	<i>Chlidonias niger</i>
Aquila di mare	<i>Haliaeetus albicilla</i>	Mignattino piombato	<i>Chlidonias hybridus</i>
Avvoltoio monaco	<i>Aegypius monachus</i>	Moretta	<i>Aythya fuligula</i>
Balia nera	<i>Ficedula hypoleuca</i>	Morigione	<i>Aythya ferina</i>
Basertino	<i>Panurus biarmicus</i>	Occhiocotto	<i>Sylvia melanocephala</i>
Beccaccino	<i>Gallinago gallinago</i>	Orco marino	<i>Melanitta fusca</i>
Beccamoschino	<i>Cisticola juncidis</i>	Otarda	<i>Otis tarda</i>
Becco frusone	<i>Bombycilla garrulus</i>	Passera domestica	<i>Passer domesticus</i>
Bigia grossa	<i>Sylvia hortensis</i>	Passera mattugia	<i>Passer montanus</i>
Bigia padovana	<i>Sylvia nisoria</i>	Passera sarda	<i>Passer hispaniolensis</i>
Cannaiola	<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	Pavoncella	<i>Vanellus vanellus</i>
Cannaiola di Blyth	<i>Acrocephalus dumetorum</i>	Peppola	<i>Fringilla montifringilla</i>
Cannaiola verdognola	<i>Acrocephalus palustris</i>	Pernice bianca	<i>Lagopus mutus</i>
Capovaccaio	<i>Neophron perenopterus</i>	Pernice bianca nordica	<i>Lagopus lagopus</i>
Cappellaccia	<i>Galerida cristata</i>	Pettazzurro	<i>Luscinia svecica</i>
Cavaliere d'Italia	<i>Himantopus himantopus</i>	Picchio delle ghiande	<i>Melanerpes formicivorus</i>
Cicogna bianca	<i>Ciconia ciconia</i>	Picchio rosso di Siria	<i>Dendrocopos syriacus</i>
Cincia dal ciuffo	<i>Parus cristatus</i>	Pispola	<i>Anthus pratensis</i>
Cincia siberiana	<i>Parus cinctus</i>	Piviere tortolino	<i>Eudromias morinellus</i>
Civetta capogrosso	<i>Aegolius funereus</i>	Prispolone	<i>Anthus trivialis</i>
Cesena	<i>Turdus pilaris</i>	Quaglia tridattila	<i>Turnix sylvatica</i>
Codone	<i>Anas acuta</i>	Quattroocchi	<i>Bucephala clangula</i>
Cornacchia	<i>Corvus corone</i>	Rondine	<i>Hirundo rustica</i>
Corvo	<i>Corvus frugilegus</i>	Salciaiola	<i>Locustella luscinioides</i>
Edredone	<i>Somateria mollissima</i>	Sgarza ciuffetto	<i>Ardeola ralloides</i>
Falco pescatore	<i>Pandion haliaetus</i>	Smergo maggiore	<i>Mergus merganser</i>
Fanello nordico	<i>Carduelis flavirostris</i>	Smergo minore	<i>Mergus serrator</i>
Fiorrancino	<i>Regulus ignicapillus</i>	Solitario di Townsend	<i>Alyadestes townsendi</i>
Fischione	<i>Anas penelope</i>	Sparviere	<i>Accipiter nisus</i>
Francolino	<i>Francolinus francolinus</i>	Spinarello	<i>Gasterosteus aculeatus</i>
Fringuello	<i>Fringilla coelebs</i>	Spioncello	<i>Anthus spinoletta</i>
Garzetta	<i>Egretta garzetta</i>	Sterpazzola	<i>Sylvia communis</i>
Gazza	<i>Pica pica</i>	Storno comune	<i>Sturnus vulgaris</i>
Germano reale	<i>Anas platyrhynchos</i>	Storno roseo	<i>Sturnus roseus</i>

Strolaga minore	<i>Gavia stellata</i>
Svasso maggiore	<i>Podiceps cristatus</i>
Svasso piccolo	<i>Podiceps nigricollis</i>
Topino	<i>Riparia riparia</i>
Tortora dal collare orientale	<i>Streptopelia decaocto</i>
Uria	<i>Uria aalge</i>
Uria di Brünnick	<i>Uria lomvia</i>
Usignolo	<i>Luscinia megarhynchos</i>
Verzellino	<i>Serinus serinus</i>
Zigolo dal collare	<i>Emberiza aureola</i>
Zigolo delle nevi	<i>Plectrophenax nivalis</i>
Zigolo giallo	<i>Emberiza citrinella</i>
Zigolo nero	<i>Emberiza cirius</i>

Riceruto marzo 1984