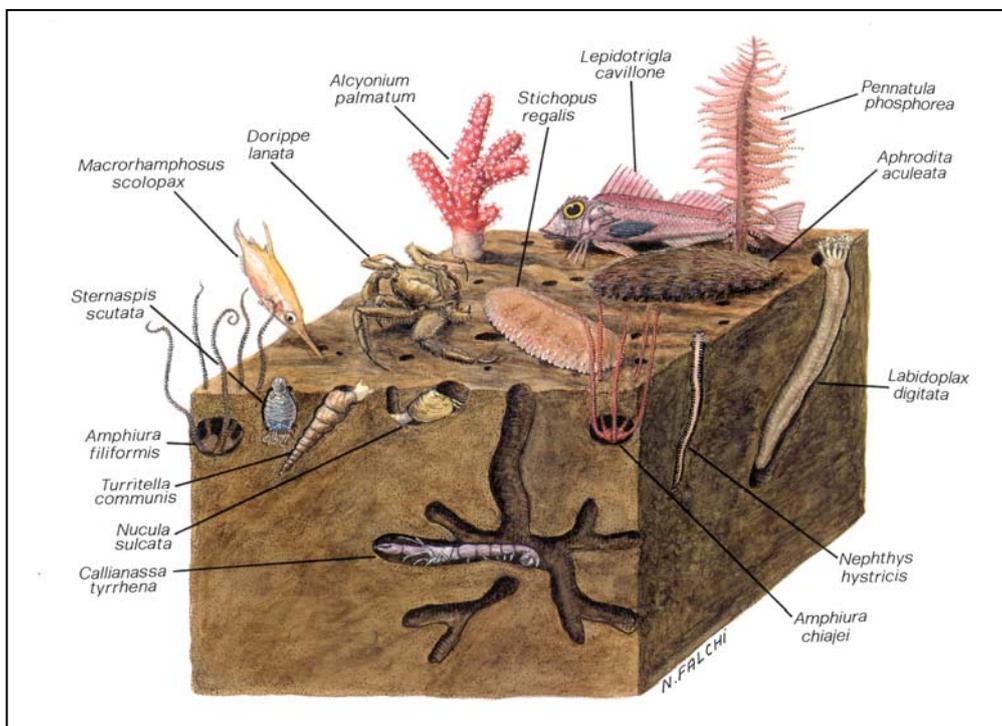


Corso di

STRUTTURA E FUNZIONAMENTO DEGLI ECOSISTEMI MARINI

Parte I



“LA SAPIENZA” UNIVERSITA’ DI ROMA

Laurea Magistrale in Ecobiologia

Prof. G.D. Ardizzone

Premessa con concetti d base

1. La storia della Biologia Marina e dell'Oceanografia Biologica
2. Caratteristiche delle acque marine
 - 2.1 Fisico – chimica delle acque
 - 2.1.1 Luce
 - 2.1.2 Temperatura
 - 2.1.3 Salinità
 - 2.1.4 Gas in soluzione
 - 2.2 I movimenti del mare
 - 2.2.1 Correnti
 - 2.2.1.1 L'effetto di Coriolis
 - 2.2.1.2 I venti e le correnti superficiali
 - 2.2.1.3 Correnti verticali
 - 2.2.1.4. Correnti profonde
 - 2.2.2 Onde
 - 2.2.3 Maree
3. Morfologia dei fondali e distribuzione dei sedimenti
 - 3.1 Formazione e dinamica della crosta oceanica
 - 3.2 Morfologia dei fondali
 - 3.2.1 La piattaforma continentale
 - 3.2.2 La scarpata continentale
 - 3.2.3 La piana batiale
 - 3.3 I sedimenti
4. Il Mediterraneo
5. Il Plancton
 - 5.1 Definizioni e classificazioni
 - 5.2 Adattamenti alla vita planctonica
 - 5.3 Oloplancton
 - 5.4 Meroplancton
 - 5.5 La distribuzione dello zooplancton in mare
6. Il Benthos
 - 6.1 Generalità e classificazioni
 - 6.2 Gli organismi dei fondi mobili
 - 6.3 Gli organismi dei fondi duri
 - 6.4 Il fouling
 - 6.5 I perforatori
 - 6.6 L'alimentazione negli organismi zoobentonici
 - 6.6.1 L'alimentazione nei sedimenti mobili
 - 6.6.2 L'alimentazione sui substrati duri
7. Il Necton
 - 7.1 Introduzione al Necton
 - 7.2 I Pesci
 - 7.2.1 Biodiversità dei pesci
 - 7.2.2 Associazioni di specie
 - 7.2.3 Adattamenti generali: forma del corpo e locomozione
 - 7.2.3.1 Forma del corpo e locomozione
 - 7.2.3.2 Le branchie: struttura e funzione

- 7.2.4. Il sistema sensoriale
 - 7.2.4.1 La visione
 - 7.2.4.2 Il sistema acustico laterale
 - 7.2.4.3 L'udito
 - 7.2.4.4 L'olfatto e il gusto
 - 7.2.4.5 L'elettroreazione dei selaci
- 7.2.5 Il branco: struttura e funzioni
- 7.2.6 Alimentazione e comportamento trofico
 - 7.2.6.1 Adattamenti morfologici
 - 7.2.6.1.1 Organi di senso
 - 7.2.6.1.2 Forma e struttura della bocca
 - 7.2.6.1.3 Dentatura
 - 7.2.6.1.4 Funzione delle branchie per la cattura del cibo
 - 7.2.6.1.5 Forma e dimensione dello stomaco e dell'intestino
 - 7.2.6.2 Adattamenti comportamentali
 - 7.2.6.2.1 Categorie trofiche o strategie alimentari
 - 7.2.6.2.2 Variazioni della dieta durante la crescita
- 7.2.7. Cicli biologici
 - 7.2.7.1 Riproduzione
 - 7.2.7.1.1 Fecondità e dimensioni delle uova
 - 7.2.7.1.2 Periodi riproduttivi
 - 7.2.7.1.3 Aree riproduttive e di nursery
 - 7.2.7.1.4 Ermafroditismo
 - 7.2.7.2 Accrescimento e mortalità
 - 7.2.7.3 Migrazioni

7.3 Cefalopodi

7.4 Crostacei

7.5 Altri taxa

8. Struttura e dinamica delle comunità marine

- 8.1 Struttura tassonomica e diversità
- 8.2 Struttura spaziale
- 8.3 Colonizzazione
- 8.4 Successione
- 8.5 Accrescimento e Mortalità
- 8.6 Interazioni tra organismi
- 8.7 Cicli stagionali
- 8.8 Evoluzione temporale
- 8.9 La Biogeografia marina mediterranea
- 8.10 Il problema del campionamento

9. Produzione primaria

- 9.1 La fotosintesi
- 9.2 La produzione primaria planctonica
- 9.3 La produzione primaria bentonica
- 9.4 Metodi di misura
- 9.5 Livelli di produzione primaria
- 9.6. Fattori che condizionano la produzione primaria
 - 9.6.1 La luce
 - 9.6.2 I nutrienti
 - 9.6.3 Gli upwelling
 - 9.6.4 La latitudine
- 9.7. I cicli di trasformazione della materia organica
 - 9.7.1 La chemiosintesi
 - 9.7.2 Il carbonio
 - 9.7.3 Il fosforo

9.7.4 L'azoto

10. I consumatori in ambiente marino

- 10.1 Catene alimentari nella colonna d'acqua
 - 10.1.1 La componente microbica
 - 10.1.2 La catena alimentare classica
 - 10.1.3 Le migrazioni del plancton
 - 10.1.4 Il ruolo dei grandi carnivori
 - 10.1.5 Produzioni ittiche
 - 10.1.6 Uccelli e mammiferi marini
 - 10.1.7 Variazioni geografiche
- 10.2 Catene alimentari bentoniche
 - 10.2.1. Il ruolo delle alghe bentoniche
 - 10.2.2 Le praterie di *Posidonia oceanica*
 - 10.2.3 Interazioni tra specie
 - 10.2.4 Strategie alimentari
 - 10.2.5 Strategie di insediamento larvale

11. I principali ambienti marini

- 11.1 Acque lagunari e di estuari
 - 11.1.1 Definizioni e caratteristiche
 - 11.1.2 I popolamenti vegetali ed animali
 - 11.1.3 Produzioni e reti alimentari
 - 11.1.4 Specie ittiche eurialine
 - 11.1.5 Lo stato trofico e le crisi distrofiche
- 11.2 Le mangrovie
- 11.3 La barriera corallina
 - 11.3.1 Struttura, morfologia e origine
 - 11.3.2 Fattori limitanti
 - 11.3.3 Il ruolo delle zooxanthelle
 - 11.3.4 Produttività
 - 11.3.5 Cicli biologici
 - 11.3.6 Composizione e zonazione delle barriere
 - 11.3.7 Diversità e interazione tra specie
 - 11.3.8 I pesci della barriera
 - 11.3.9 Regressione e recupero delle barriere
- 11.4 La piattaforma continentale
 - 11.4.1 I sedimenti e la distribuzione degli organismi
 - 11.4.2 La zonazione della piattaforma mediterranea
 - 11.4.2.1 Il piano sopralitorale
 - 11.4.2.2 Il piano mesolitorale
 - 11.4.2.3 Il piano infralitorale
 - 11.4.1.4 Il piano circa litorale
- 11.5 Gli ambienti profondi
 - 11.5.1 La zonazione degli ambienti profondi
 - 11.5.2 Caratteristiche ambientali
 - 11.5.3 Gli adattamenti degli organismi
 - 11.5.4 La bioluminescenza
 - 11.5.5 La fauna profonda
 - 11.5.6 Ambienti atossici
 - 11.5.7 Gli hydrothermal vents

Testi consigliati per ulteriori approfondimenti

Premessa con concetti di base

Nell'ambiente marino, così come in tutti gli altri ambienti, gli organismi viventi interagiscono tra di loro e con l'ambiente fisico e chimico che li circonda. In questo processo gli organismi hanno un'influenza tra di loro e sull'ambiente in cui vivono. Allo stesso tempo le caratteristiche e le modificazioni ambientali influenzano tutti gli organismi. L'ecologia marina studia l'insieme di queste relazioni.

Quale pro-memoria sintetico si richiamano alcune definizioni di base .

Una **specie** è un insieme di individui interfecondi o potenzialmente tali, isolati riproduttivamente da altri insiemi di individui. Lo spazio geografico in cui sono distribuiti gli individui di una specie prende il nome di **areale**. Tutti gli individui di una data specie presenti in una determinata sub-area, all'interno dell'areale della specie, costituiscono una **popolazione**. Esistono specie costituite da molte popolazioni così come specie costituite da un'unica popolazione, a seconda del grado di isolamento genetico che hanno i gruppi di individui. Molte popolazioni di specie diverse possono coesistere in spazi comuni. Ne deriva il concetto di **biocenosi** (termine più usato in ambito mediterraneo) o **comunità**, ovvero l'insieme di individui di specie diverse aventi esigenze ambientali comuni, che coesistono, riproducendosi, in uno spazio comune caratterizzato da parametri ambientali omogenei.

L'insieme di biocenosi e dell'ambiente fisico e chimico costituisce un **ecosistema**.

Gli ecosistemi possono essere considerati a diversa scala a seconda del numero di biocenosi che includiamo. Alla maggiore scala è possibile considerare la terra come ecosistema comprendente le biocenosi terrestri, marine e di acque interne. All'estremo opposto, come esempio, può essere considerato quello di un'entità molto specifica come la fascia litoranea mediterranea di prateria di *Posidonia oceanica*, da alcuni autori considerato quale ecosistema. Entrambi questi casi hanno le componenti biotiche e abiotiche che la definizione di ecosistema richiede.

La corrente utilizzazione terminologica in ecologia marina considera i differenti mari ed oceani come ecosistemi, tuttavia gli ecosistemi sono entità così complesse che generalmente la ricerca si rivolge ai suoi componenti piuttosto che all'insieme .

Con poche eccezioni, di cui parleremo, la sorgente di energia per tutte le forme viventi negli ecosistemi acquatici è il sole. L'energia proveniente dal sole è utilizzata dagli organismi **autotrofi**, i vegetali. L'energia accumulata dagli organismi autotrofi costituisce, sotto forma di alimento, gli organismi non in grado di utilizzare l'energia solare. Si chiamano, infatti, **eterotrofi** quegli organismi che ottengono la loro energia consumando organismi autotrofi o altri organismi che si siano nutriti di vegetali. La struttura che lega organismi autotrofi con i successivi livelli di eterotrofi prende il nome di **struttura trofica** in cui ogni livello di consumatore è detto **livello trofico**.

Il primo livello trofico è quello degli organismi autotrofi in cui l'energia viene catturata e conservata nei composti organici. Man mano che l'energia passa di livello in livello in questa struttura, la maggior parte di questa si perde per le necessità metaboliche degli organismi. La quantità persa è variabile tra l'80 e il 95 per cento. Il sistema diventa quindi autolimitante in quanto ad un certo punto l'energia si riduce a tal punto da non poter essere passata ad un livello successivo. I rapporti tra diversi livelli trofici possono essere rappresentati per mezzo delle così dette piramidi trofiche in cui sono raffigurate le dimensioni relative di **produttori primari**, **consumatori primari** (erbivori), e i differenti livelli di **consumatori secondari** (carnivori) all'interno di una porzione dell'ecosistema. Infatti, essendo ogni ecosistema composto da più comunità ed ogni comunità composta da più popolazioni , con diversi produttori e consumatori, il passaggio di energia attraverso un ecosistema può seguire diverse strade . Ognuna di queste, in cui specifici produttori sono legati a consumatori, prende il nome di **catena alimentare**, mentre l'insieme delle combinazioni di tutte le catene alimentari in una determinata comunità o in un ecosistema prende il nome di **rete alimentare**.

Su tutti i livelli trofici agisce l'ulteriore frazione dei **decompositori**, organismi (normalmente batteri) in grado di scomporre le molecole organiche complesse degli organismi morti, liberando molecole semplici utilizzabili nuovamente dagli autotrofi (**mineralizzazione**) e organicando il carbonio inorganico producono una biomassa batterica utilizzabile: vengono pertanto definiti **produttori para-primari**.

La reintroduzione di queste sostanze nell'ambiente, oltre a quelle normalmente presenti, è fondamentale per il mantenimento della vita in quanto basilari per la sintesi della materia organica. Composti del Carbonio, dell'Azoto e del Fosforo prendono il nome di **nutrienti** in quanto essenziali per la sintesi organica e in assenza dei quali la stessa fotosintesi non potrebbe essere utile.

Queste sostanze hanno quindi un ciclo continuo di utilizzazione e successiva decomposizione ed immissione nell'ambiente ma in ogni ciclo una frazione può andar persa, ad esempio, intrappolata nei sedimenti con ciò determinando rischi di indisponibilità di alcuni elementi (ad esempio i composti dell'Azoto e del Fosforo) che in questo modo possono diventare **fattori limitanti** per la produzione primaria.

Comunità ed ecosistemi hanno gli stessi livelli trofici in tutto il mondo mentre le specie che li costituiscono variano in ogni area geografica e all'interno di ogni area geografica. La struttura in specie delle comunità è quindi altamente variabile anche se la struttura trofica non cambia.

Vi sono molte migliaia di specie che hanno lo stesso ruolo trofico, quale ad esempio quello degli autotrofi. In questo contesto il ruolo della specie è detto **nicchia ecologica** e può essere più o meno ampio a seconda del grado di specializzazione. Ad esempio in un ambiente temperato quale il Mediterraneo può esserci una sola specie dominante di pianta superiore ad occupare la fascia litorale (*Posidonia oceanica*) e quindi quella specifica nicchia, mentre in ambiente tropicale questa è occupata da diverse specie che si suddividono la stessa nicchia divenendo quindi più specializzate. A differenza della nicchia l'**habitat** è il luogo dove vive un organismo. Ad esempio il copepode *Acartia clausi* ha quale habitat le acque superficiali mediterranee ma la sua nicchia è quella di un erbivoro consumatore di alghe unicellulari fitoplanctoniche.

Le biocenosi (comunità) hanno una composizione in specie caratteristica, normalmente costituita da poche **specie dominanti** da un punto di vista quantitativo che caratterizzano la comunità e molte **specie rare**. L'insieme delle specie di una comunità prende il nome di **ricchezza specifica** mentre la **diversità specifica**, calcolata attraverso degli indici matematici, è una misura che unisce il numero di specie con il numero di individui di ogni specie in ogni comunità.

Elevati valori di diversità sono generalmente considerati indicatori di buona condizione ambientale. Popolazioni, comunità ed ecosistemi sono infine regolati da una serie di fattori che possiamo grossolanamente suddividere in abiotici e biotici. I primi sono quelli derivanti dalle caratteristiche fisiche e chimiche dell'ambiente, i secondi dalle interazioni tra gli organismi viventi.

Tra queste ultime ricordiamo la **competizione** intesa come interazione fra organismi per le risorse necessarie alla sopravvivenza, che può essere **intraspecifica** (tra individui della stessa specie) o **interspecifica** (tra individui di specie diverse). Per **predazione** intendiamo l'alimentazione di una specie da parte di un'altra.

L'insieme di queste interazioni biotiche ed abiotiche ha, in condizioni di equilibrio, il fine di mantenere le popolazioni all'interno di limiti quantitativi specifici in quanto tutte le specie marine posseggono potenziali riproduttivi in grado di ampliare di molto la consistenza delle popolazioni rispetto a quanto presente in natura. In condizioni di crisi questa potenzialità permette un più rapido recupero quantitativo della popolazione.

1. LA STORIA DELLA BIOLOGIA MARINA E DELLA OCEANOLOGIA BIOLOGICA

La conoscenza degli organismi del mare ha origini antichissime: il mare è, infatti, pieno di buone cose da mangiare e sin dall'antichità l'uomo si è rivolto a tali risorse. Le osservazioni sui vari organismi e sull'ambiente marino erano, così, una parte dominante delle attività dell'uomo preistorico, dipendendo da esse la possibilità di trovare il cibo. Gli archeologici hanno trovato cumuli di conchiglie risalenti agli insediamenti umani dell'età della pietra, assieme a strumenti per pescare quali arpioni e ami di osso o conchiglia. Con il tempo, l'uomo imparò a riconoscere le prede 'buone' da mangiare da quelle non buone o pericolose. Nella tomba di un faraone egiziano, per esempio, sono stati ritrovati avvisi contro i velenosi pesci palla.

In ogni cultura, gli abitanti delle coste hanno così immagazzinato una gran quantità di conoscenze pratiche circa la vita marina e gli oceani. Queste conoscenze subirono maggior impulso man mano che miglioravano le capacità di navigazione.

E' difficile dire come e dove nacque la navigazione. Gli antichi abitanti delle isole del Pacifico provenivano dalle coste dell'Australia o delle Americhe. Essi navigarono su grandi distanze per raggiungere Polinesia, Melanesia e Micronesia, sfruttando vento, maree e correnti a bordo di canoe o piccole imbarcazioni in balsa. Essi avevano dettagliate conoscenze sulla vita marina. Alcune popolazioni avevano redatto mappe tridimensionali dei mari su conchiglie. Evidenze archeologiche suggeriscono che il New Ireland fu colonizzato a partire dalla Nuova Guinea tra il 4000 e il 5000 a.c., le isole Marquesas intorno al 30 a.c.

I fenici sono conosciuti per essere stati buoni navigatori ed effettuarono viaggi attraverso il Mediterraneo per stabilire colonie e commerciare. Utilizzando l'orientamento con la volta celeste essi navigarono, a partire dal 2000 a.c., lungo le coste di Mediterraneo, Mar Nero Mar Rosso, oceano Atlantico orientale, e oceano Indiano.

Erodoto (fig. 1.1) cartografò quello che gli antichi greci consideravano il 'mondo' nel 450 a.c.. La sua mappa mostra il Mar Mediterraneo circondato da tre continenti, a loro volta circondati da un unico grande oceano. Egli descrisse le maree nel Golfo Persico e usò per la prima volta il termine 'Atlantico' per

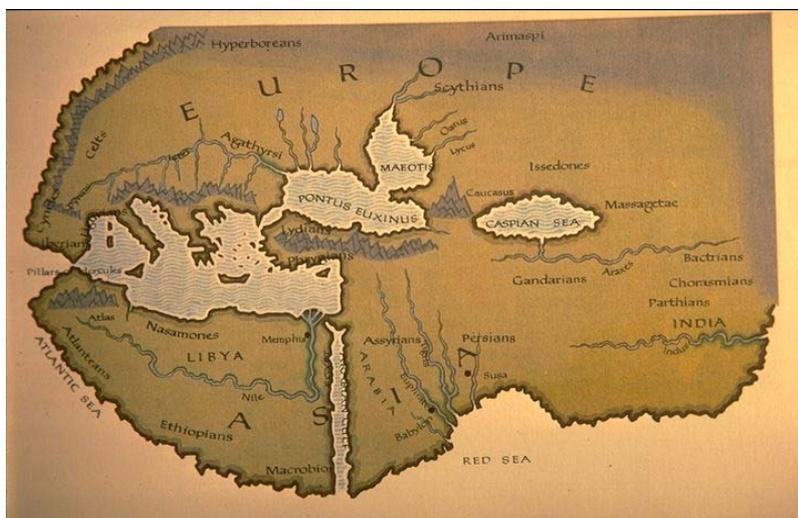


Fig. 1.1 – La mappa del mondo di Erodoto (circa 450 a.c.)



Fig. 1.2 - Un piatto greco con diverse specie di pesci del IV secolo b.c. riflette le buone conoscenze sulla vita marina

descrivere i mari di occidente. Al tempo degli antichi greci una gran quantità di organismi marini costieri del Mediterraneo erano conosciuti (fig. 1.2). **Aristotele** (384-322 a.c.) è considerato da molti il primo biologo marino della storia. Egli fece un importante numero di osservazioni sull'oceanografia e la biologia marina. Considerava la terra come una sfera, intuì la batimetria dei mari e che mari e continenti cambiano lentamente nei tempi.

Aristotele descrisse e nominò 24 specie di crostacei e policheti, 40 specie di molluschi ed echinodermi, e 116 specie di pesci (tutte dal Mar Egeo). Riconobbe che i cetacei sono mammiferi e che i vertebrati marini possono essere ovipari o vivipari e molte delle sue descrizioni sono ancora valide. Egli riconobbe per esempio che le branchie sono l'apparato respiratorio dei pesci. Un grande contributo alle conoscenze della terra, del mare e dei suoi organismi venne da personaggi quali Pytea (trovò tra l'altro un geniale sistema per determinare la latitudine), Alessandro il Grande (istituì la più grande biblioteca del tempo), Eratostene (calcolò la circonferenza della terra), Strabo (intuì le variazioni del livello del mare legate ai fenomeni vulcanici). E' di **Ipparco**, oramai acquisito il metodo di misura della latitudine tramite la misura dell'angolo tra l'orizzonte dell'osservatore e la stella Polare o il Sole, la prima carta correttamente orientata con il nord in alto e l'est a destra (127 a.c.). Un greco - egiziano, **Tolomeo**, produsse una mappa del mondo nel 150 d.c. che rappresentava l'estensione delle conoscenze dei Romani a quel tempo. La mappa includeva i continenti Europa, Asia ed Africa e le linee verticali di longitudine e quelle orizzontali della latitudine, così come sviluppate dalla scuola di Alessandro, ed egli disegnò paralleli e meridiani e fornì le coordinate di migliaia di località..

Furono probabilmente gli arabi ad ereditare le conoscenze di fenici, greci e romani, diventando i navigatori che dominarono il Mediterraneo e mercanteggiarono attivamente con le popolazioni dell'Africa orientale, dell'India e del sud-est dell'Asia. Il loro segreto stava nella perfetta conoscenza del regime dei monsoni che essi usavano come ausilio alla navigazione.

Da allora l'esplorazione dei mari procedette a grandi passi. I vichinghi della Scandinavia nel 995 navigavano per l'Atlantico settentrionale, colonizzarono l'Islanda e scoprirono la Groenlandia e probabilmente il nord America e il Canada. I cinesi della dinastia dei Ming, con l'impiego di grandi navi tecnologicamente molto avanzate, dotate di bussole e carte di navigazione, tra il 1403 e il 1433 commerciavano attivamente con l'Africa.

Nel rinascimento in Europa inizia il periodo dei grandi viaggi di esplorazione. I portoghesi, sotto la spinta del Principe Enrico il Navigatore intrapreso una serie di viaggi al di fuori del Mediterraneo: Bartolomeo Diaz doppiò Capo Agulhas in Africa, Vasco da Gama doppiando Africa ed India, arrivò fino in Asia. Cristoforo Colombo nel 1492 scopre, o riscopre, le isole dei Caraibi e, nei suoi successivi viaggi, le coste del centro e sud America. Nel 1497 Caboto sbarca sulle coste del Nord America. Nel 1519 **Ferdinando Magellano** parte per la prima spedizione di navigazione intorno al mondo passando per l'oceano Atlantico e il Pacifico e raccogliendo le prime informazioni sui diversi oceani.

Molte altre spedizioni contribuirono all'aumentare delle conoscenze sugli oceani, grazie anche all'uso di nuovi strumenti, quale la bussola magnetica (importata dalla Cina in Europa nel 13° secolo) e al miglioramento tecnico delle imbarcazioni. Comparvero in questo periodo le prime carte nautiche dei mari extraeuropei. Gli esploratori cominciarono diventare curiosi circa gli oceani che essi navigavano e gli organismi che vi vivevano. Leonardo da Vinci compiva nel 15° secolo le sue osservazioni sulle correnti e le onde nel Mediterraneo. Nel 1569 **Gerardo Mercatore** realizzò una mappa utilizzando la proiezione geografica messa a punto da lui, con paralleli e meridiani tra loro perpendicolari, le prime vere carte utili per la navigazione in mare. Robert Boyle pubblica nel 1674 i suoi esperimenti sulla chimica dell'acqua del mare.

Nel 1725 **L.F. Marsili** pubblica la "Carte du Golfe du Lion", dove compaiono le curve di livello per segnare il passaggio da una profondità all'altra, e l'opera "Histoire phisique de la mer", dove illustra la morfologia, i movimenti delle acque (onde, correnti, maree), flora e fauna del Golfo del Leone. Questa del Marsili viene considerata la prima opera di oceanografia fisica, chimica e biologica.

Il capitano inglese **James Cook** fu uno di primi ad intraprendere viaggi allo scopo di effettuare osservazioni scientifiche nei mari e ad includere naturalisti a tempo pieno tra i membri dell'equipaggio (fig. 1.3).

In una serie di tre grandi viaggi che egli intraprese tra il 1768 e il 1780 con le navi Endeavour, Resolution e Adventure, egli esplorò praticamente tutti gli oceani. Fu il primo europeo a vedere i ghiacci dell'Antartico, le isole delle Hawaii, la Nuova Zelanda, Tahiti e le isole del Pacifico. Egli fu il primo ad usare il cronometro per una misura del tempo accurata. Questa nuova tecnologia gli permise di determinare accuratamente la longitudine e quindi di preparare mappe accurate e credibili degli oceani. Cook iniziò a raccogliere sistematicamente dati sulla profondità, la temperatura delle acque, le correnti e i venti. Egli ridisegnò la concezione del mondo. Riportò indietro dai suoi viaggi numerose specie di piante e animali dalle terre da lui scoperte.

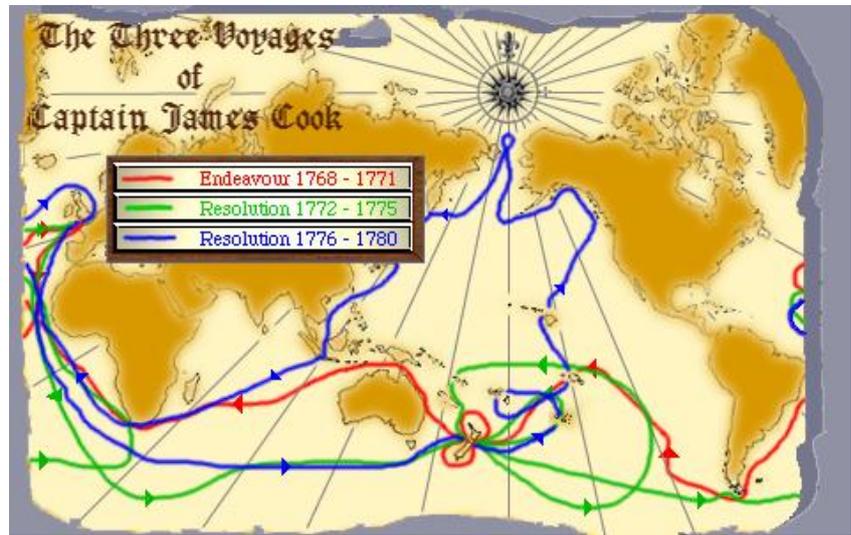


Fig. 1.3 – La rotta delle tre spedizioni scientifiche del Capitano Cook (1768-1780)

Per tutto il 19° secolo era abbastanza normale per le navi nei loro viaggi di esplorazione avere a bordo un naturalista che raccoglieva e studiava le forme di vita che incontrava o analizzava le caratteristiche fisico chimiche dei mari. A metà dell'800 iniziarono le grandi spedizioni finalizzate specificatamente all'esplorazione dei mari: **John Ross** (esplorò la Baia di Baffin in Canada, ne fece la batimetria e mise a punto uno strumento per campionare organismi e sedimenti dal fondale fino a 1800 m di profondità), **James Clark Ross** (estese le misurazioni di profondità nell'Antartico, fino a 7000 m di profondità ed effettuò campionamenti sui fondali; egli trovò che gli animali catturati nelle fredde acque dell'Antartico erano le stesse trovate da suo zio nell'Artico e concluse che le acque degli oceani profondi devono avere una uniforme bassa temperatura e che la vita esiste anche alle massime profondità conosciute). **Edward Forbes** dal 1840 al 1850 effettuò una serie di dragaggi sul fondo del mare, in particolare intorno alla Gran Bretagna ma anche nel Mar Egeo e in altri mari. L'influenza di quest'ultimo sulla biologia marina dei suoi tempi è notevole. Egli scoprì numerose nuove specie e riconobbe che le forme di vita dei fondali marini sono differenti a differenti profondità. Osservò che piante e alghe sono limitate alle luminose acque superficiali, che la concentrazione degli organismi è maggiore in superficie e decresce con l'aumentare della profondità. Fu il primo a tentare una suddivisione del mare in "regioni" caratterizzate ognuna da una differente flora e fauna e dipendenti dalla profondità (4 zone: litorale, circumlitorale, mediana, infra-mediana) e fornisce una mappa della distribuzione dei vari animali del mondo. In seguito, i suoi studi furono però male interpretati, e la conclusione fu che non c'è vita al di sotto dei 500 m di profondità ("azoic theory"), dando luogo ad una furiosa controversia tra gli scienziati dell'epoca.

J. Vaughan Thomson raccolse e studiò il plancton marino al largo delle coste dell'Irlanda, e fu il primo a descrivere i diversi stadi larvali dei granchi nel 1828.

Molti successori di Forbes e colleghi si dedicarono allo studio della vita sui fondali marini, anche se i mezzi per effettuare questo tipo di studio erano ancora limitati.

Il più famoso dei ‘naturalisti viaggianti’ fu sicuramente l’inglese **Charles Darwin**. A partire dal 1831, Darwin navigò intorno al mondo per 5 anni a bordo della nave *Beagle* (fig. 1.4). La missione primaria della *Beagle* era quella di mappare le coste della Patagonia e della Terra del Fuoco ma Darwin usò questa opportunità per compiere dettagliate osservazioni su tutti gli aspetti del mondo naturale. Le sue conoscenze lo portarono negli anni seguenti a suggerire che le “differenze tra le popolazioni sono il risultato dell’adattamento a differenti ambienti e modi di vita” e a pubblicare “L’origine delle specie” e enunciare tra il 1858 e il 1859 la teoria dell’evoluzione attraverso la selezione naturale. Darwin diede inoltre un grande contributo alla biologia marina. Egli spiegò, per esempio, la formazione degli atolli corallini, realizzò un retino da plancton per catturare i piccoli organismi flottanti nelle acque, studiò la biologia dei balani.

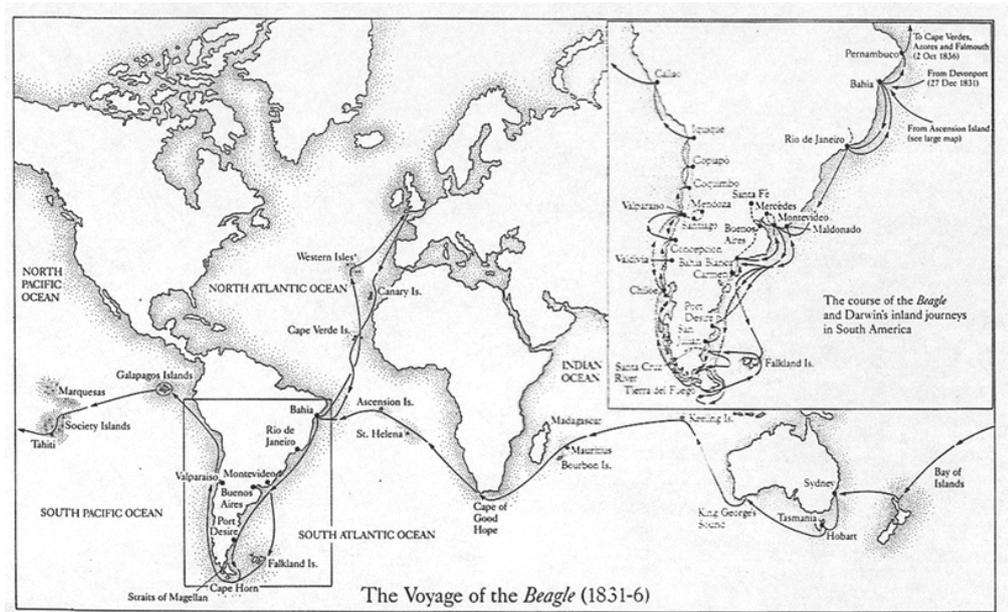


Fig. 1.4 – Il viaggio del *Beagle*

Sotto la spinta della comunità scientifica di allora, guidata da **Charles Wyville Thompson** (1839-1882), il governo britannico finanziò la prima vera missione scientifica per i mari. Una nave da guerra fu appositamente modificata e attrezzata allo scopo: furono aggiunti laboratori ed alloggi per gli studiosi, realizzate draghe e attrezzi per il campionamento dei fondali e dell’acqua anche ad elevate profondità (fig. 1.5). Sebbene primitivi alla luce delle tecnologie moderne, le attrezzature scientifiche di bordo erano le migliori disponibili a quei tempi. Finalmente, nel dicembre 1872 il **Challenger** partì. Nei successivi tre anni e mezzo il *Challenger* e il suo equipaggio navigarono intorno al mondo raccogliendo un’enorme massa di informazioni (batimetrie, temperatura delle acque a diverse profondità, sedimenti, campioni di acqua) e di campioni di vegetali e di animali. Al ritorno in porto ci vollero 20 anni e 50 volumi per pubblicare tutti i risultati conseguiti in 125.500 chilometri di viaggio. Tra i risultati più importanti di quella missione vanno ricordati:

- la scoperta e la classificazione di 4.717 nuove specie marine
- la prima mappatura sistematica con dati di temperatura e correnti degli oceani
- la prova dell’esistenza della vita nelle profondità abissali
- una mappa dei sedimenti dei fondali marini
- la scoperta della cresta dell’Atlantico centrale
- la misura di vari parametri nella colonna d’acqua fino alla profondità di 8.183 m nella fossa delle Marianne.

La spedizione stabilì nuovi standard per lo studio degli oceani. Si può senz'altro dire che la spedizione della Challenger portò alla fondazione della moderna biologia marina. In aggiunta ai rapporti finali, Sir Thomson scrisse anche un libro sul viaggio nel 1877 intitolato "Il viaggio della Challenger" e quello che può essere considerato uno dei primi testi di biologia marina, "The Depths of the Sea" del 1877.

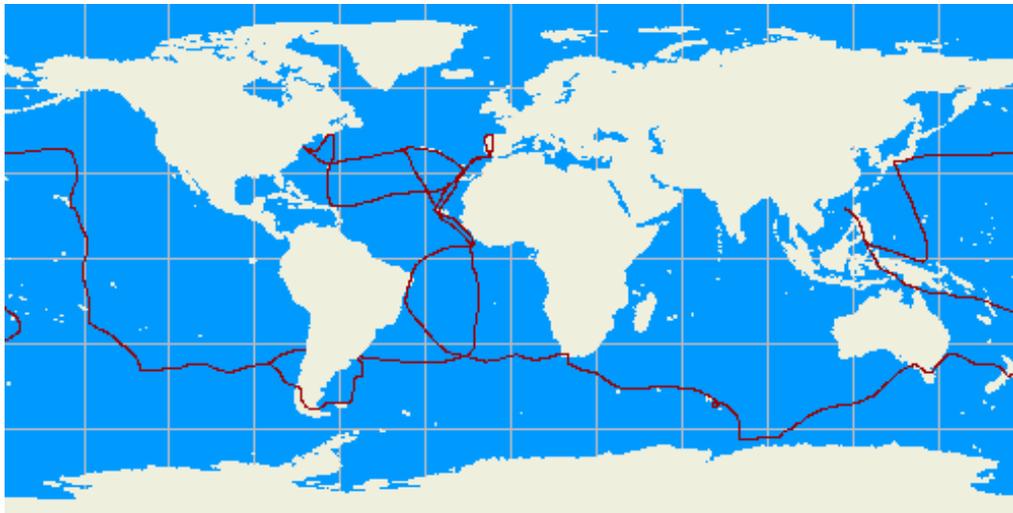


Fig. 1.5 – La spedizione del Challenger (1872-1876)

Negli anni che seguirono numerose altre missioni continuarono il lavoro iniziato dal Challenger. Ricordiamo soltanto le missioni della **Janette** nel 1879 per l'esplorazione dei mari circostanti il Polo Nord; della **Fram** guidata da Nansen intorno ai mari artici, con le importanti osservazioni di Ekman che portarono allo sviluppo della moderna oceanografia fisica.

In America, intanto, nel 1777 Benjamin Franklin disegnava la prima mappa della Corrente del Golfo. **Matthew Fontane Maury** metteva a punto la standardizzazione dei metodi di raccolta ed elaborazione dei dati di navigazione e dei parametri fisico - chimici delle acque. **Alexander Agassiz**, uno dei partecipanti alla missione del Challenger, contribuì alla pubblicazione dei dati raccolti in quella missione e mise a punto una serie di attrezzature per campionare i fondali marini.

Oltre al Marsili (1658-1730), ricordiamo, tra gli italiani, Vitaliano Donati, G. Nardo, G. Ginanni, G. Bianchi, G.V. Vianelli, F. Grisellini, G.A. Scopoli, A. Forti, G. Olivi, Donati, L. Spallanzani per i loro studi in Adriatico tra il 1750 e il 1800. Citiamo ancora A. Vatova, R. Issel, C. Parona, A. Brian, Vinciguerra, Grassi, D'Ancona che operarono tra l'Adriatico e il Tirreno tra metà ottocento e i primi del '90. Tra le spedizioni italiane citiamo quella della fregata Magenta (1865-68), della pirocorvetta Vettor Pisani (1882-85), della nave Washington (1881-83) con a bordo Enrico Giglioli.

Parallelamente all'interesse dei biologi marini per i grandi viaggi attraverso gli oceani, nacque l'interesse in un numero sempre maggiore di scienziati, per lo studio degli organismi marini vivi, inseriti nel loro ambiente. Gli studiosi iniziarono così a lavorare lungo le coste. Tra i primi, i francesi Henri Milne Edwards e Victor Andouin nel 1826. Ma le escursioni effettuate a piedi lungo le coste permettevano di trasportare poco materiale, ed erano scomode per molte osservazioni da ripetere nel tempo. Nacquero così i primi Istituti di ricerca. La prima fu la **Stazione Biologica** di Concarneau, sulle coste nord-occidentali della Francia, nel 1859. Nata per la coltivazione di specie marine quali la sogliola (si trova in prossimità di un estuario, ambiente caratterizzato da una ricca varietà di specie), oggi l'istituto conduce ricerche di biologia molecolare, biochimica e studi

ambientali. Sempre in Francia, seguirono le Stazioni di Biologia Marina di Arcacho (1863), Roscoff (1872), Banyuls (1872) e Villefranche-sur-Mer (1882).

Successivamente fu fondata nel 1872 a Napoli, da un biologo tedesco, Anton Dohrn, la Stazione Zoologica (fig. 1.6), tuttora attiva. Nel 1875 nasce la Stazione Zoologica di Trieste.



Fig. 1.6 – La Stazione Zoologica di Napoli in una incisione del 1873.

Il Marine Biological Laboratory di Woods Hole, Massachusetts, vede la luce nel 1871 per studiare la ricca fauna là presente e gli stock ittici in declino. L'istituto ebbe un forte impulso nel 1873 con Louis Agassiz e vide l'inaugurazione ufficiale nel 1873. Ancora oggi, sotto il nome di Northeast Fisheries Science Center, è una delle più prestigiose istituzioni di ricerca nell'ambiente marino. Il Woods Hole Oceanographic Institute fu creato nel 1930.

Il laboratorio della Marine Biological Society del Regno Unito venne fondato a Plymouth, in Inghilterra, nel 1879.

Altri laboratori istituiti in quel periodo furono la Hopkins Marine Station a Pacific Grove in California e la Scripps Institution of Oceanography a La Jolla, California, un laboratorio biologico indipendente nato nel 1903.

Nel 1903 il principe Alberto I di Monaco fondò il **Museo Oceanografico**, un museo ed acquario che mostra le grandi collezioni di specie marine raccolte dalle sue navi oceanografiche dal 1886 al 1922.

La seconda guerra mondiale portò, paradossalmente, un nuovo impulso allo studio della biologia marina. Una nuova tecnologia, il **sonar** (SOund NAVigation Ranging), fu sviluppata in risposta alla crescente importanza della guerra sottomarina. Il sonar è basato sul rilevamento di echi subacquei riflessi dal fondale in risposta a segnali emessi dallo stesso strumento, posizionato a bordo di una imbarcazione. Con questo strumento aumentarono le conoscenze sulla morfobatimetria dei fondali, ma soprattutto furono scoperte altre fonti di echi, come vedremo in seguito.

Del 1934 è il primo sottomarino per ricerche scientifiche. Guidato dal naturalista William **Beebe**, la batisfera di Beebe (fig. 1.7), collegata via cavo alla superficie, si immerse al largo delle Bermuda fino a 923 m di profondità, permettendo la prima descrizione di questo ambiente. Questo record è durato fino al 1960 quando il batiscafo **Trieste**, costruito da Auguste e Jean **Picard**, si immerse fino a 10.916 m di profondità nella fossa delle Marianne (fig. 1.7).

Con la nascita negli anni '50 dei primi apparati autonomi per la respirazione subacquea per uso non solamente militare, nacquero le osservazioni dirette della vita sottomarina, in immersione. Tra i fondatori di questa nuova attività, i francesi **Emile Gagnan** e **Jacques Cousteau**. Usando queste attrezzature gli scienziati poterono per la prima volta scendere sott'acqua e osservare gli organismi marini direttamente nel loro ambiente naturale.

Nel 1964 il sommergibile da ricerca **Alvin** del Woods Hole Oceanographic Institute, iniziò ad esplorare i mari. Lungo 7,6 m e con 3 persone a bordo, l'Alvin poteva scendere fino a 4000 m di profondità e manovrare indipendentemente sul fondo (fig. 1.7). Sotto la direzione di Robert Ballard, l'Alvin scoprì le forme di vita uniche presenti nei pressi delle sorgenti calde abissali e nel 1977 localizzò il relitto del Titanic. Altri 'storici' sommergibili da ricerca sono l'americano Sea Cliff II e il giapponese Shinkai 6500.

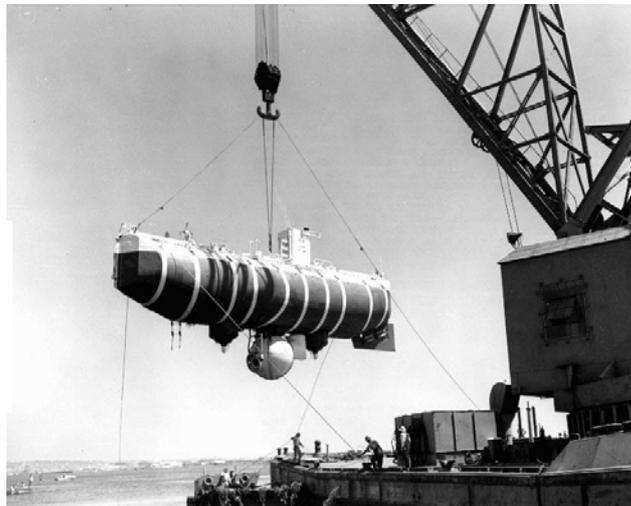


Fig. 1.7 – In alto a sinistra la batisfera di Beebe, in alto a destra l'Alvin e in basso il Trieste.

Lo sviluppo di una grande varietà di strumenti di misura elettronici, di veicoli subacquei muniti di videocamere e braccia manipolatrici filoguidati dalla superficie (ROVs) o autonomi (AUVs), il rilevamento remoto da satellite o da aereo, ha di molto aumentato la capacità di misura e di analisi in ambienti difficili da studiare.

2.0 CARATTERISTICHE DELLE ACQUE MARINE

La maggior parte delle caratteristiche del mare sono determinate dalle proprietà chimiche e fisiche dell'acqua le cui molecole sono polarizzate e legate tra di loro da **legami idrogeno**. La forza dei legami idrogeno permette all'acqua di rimanere allo stato liquido alla pressione e alla temperatura atmosferica tipiche.

Le cariche asimmetriche delle molecole accentuano la capacità dell'acqua di funzionare da **solvente**, combinandosi con ioni o altre molecole polarizzate. Nel fare ciò, le molecole di acqua possono ridurre l'attrazione tra ioni di carica opposta di circa 80 volte, facilitando lo scioglimento di cristalli di sale come il cloruro di sodio (NaCl).

L'acqua di mare è, infatti, una soluzione complessa con una concentrazione media di sali disciolti pari a 35 g/kg.

La forza di coesione tra le molecole d'acqua, determinata dai legami idrogeno, è responsabile della **tensione superficiale** all'interfaccia acqua-aria. Nel punto di contatto con l'aria, l'acqua si comporta come una pellicola tesa ed elastica che può sorreggere corpi leggeri senza che questi affondino.

La coesione è anche responsabile della **viscosità** dell'acqua. La viscosità è una proprietà dei fluidi che indica la resistenza allo scorrimento. Dipende dal tipo di fluido e dalla temperatura diminuendo nei liquidi al crescere di quest'ultima. Negli oceani la viscosità aumenta anche con la salinità delle acque. Essa ha un effetto importante per gli organismi, influenzando la velocità con cui i corpi affondano e il movimento nel mezzo acquatico. Così, ad esempio, organismi planctonici di acque fredde e salate tendono ad affondare nella colonna d'acqua più lentamente di quelli che vivono in acque calde e poco salate. La viscosità ha quindi un effetto importante sulla vita degli organismi marini condizionandone le dimensioni ma anche la forma. Se per gli organismi planctonici, con limitate capacità di movimento, la viscosità delle acque è di aiuto ad evitare la discesa verso il fondo, per organismi di maggiori dimensioni la viscosità costituisce un ostacolo. Pesci e altri organismi pelagici hanno, infatti, sviluppato forme idrodinamiche per ridurre la resistenza al movimento.

Altre proprietà importanti dell'acqua sono connesse alla sua elevata **capacità termica**, cioè alla quantità di calore necessario ad innalzare la sua temperatura. A parità di massa, la quantità di energia necessaria ad incrementare di 1 grado la temperatura dell'acqua di mare è 3.300 volte superiore a quella necessaria ad aumentare la temperatura dell'aria.

Il grafico nella figura 2.1 mostra come la capacità termica dell'acqua influenzi la quantità di energia richiesta per aumentare la temperatura dell'acqua e il suo stato.

La forza di coesione tra le molecole d'acqua si riduce progressivamente all'aumentare della temperatura fino alla loro evaporazione. In questo processo viene assorbita una grande quantità di calore. Partendo da un grammo di ghiaccio, per innalzare la sua temperatura da -40°C a 0°C (punto a del grafico) sono necessarie 20 calorie. Raggiunta la temperatura di 0°C , ci vogliono altre 80 calorie per determinare lo scioglimento del ghiaccio e cominciare a far salire la temperatura dell'acqua (punto b). Questa quantità di energia necessaria per lo scioglimento del ghiaccio (80 calorie per 1 g di ghiaccio) è detta **calore latente di fusione**.

Allo stato liquido l'acqua aumenta velocemente di temperatura se riscaldata fino a raggiungere la temperatura di ebollizione a 100°C (punto c). Sono necessarie altre 100 calorie per portare 1 g di acqua da 0 a 100°C . A questo punto continuando a riscaldare l'acqua la sua temperatura non aumenta ma comincia ad evaporare e sono necessarie altre 540 calorie (punti c-d, **calore latente di vaporizzazione**) per completare il processo di evaporazione.

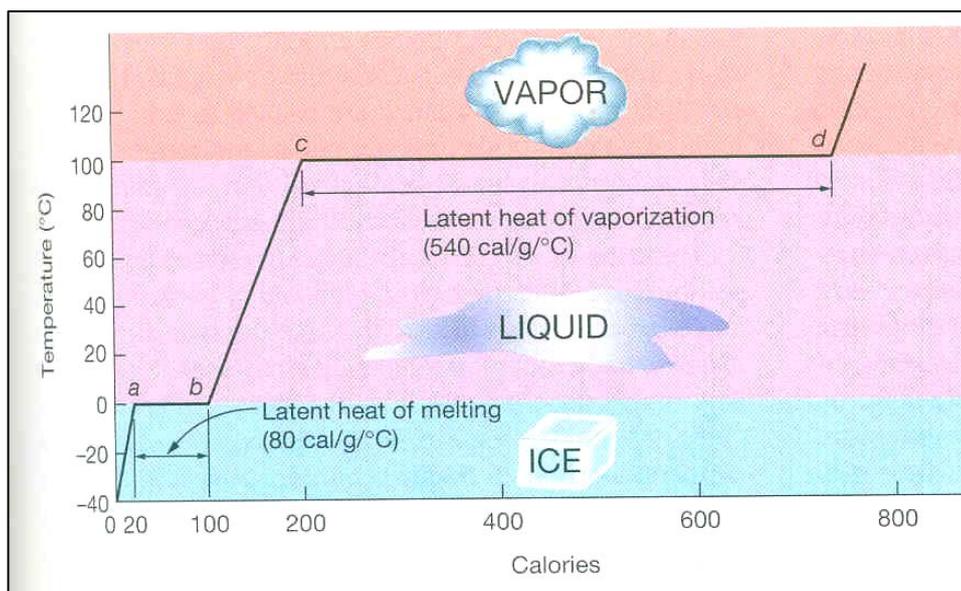


Fig. 2.1 - Cambiamenti di stato e capacità termica dell'acqua (da Thurman e Trujillo, Introductory Oceanography, Pearson Prentice Hall, New Jersey, 2004)

Gli oceani quindi, in virtù dell'elevata capacità termica dell'acqua, incamerano grandi quantità di calore e hanno perciò un effetto importantissimo sul clima, attenuando le oscillazioni termiche che avvengono nell'atmosfera.

Un altro aspetto importante, per i riflessi che ha sulla vita in mare, è la relazione tra **densità** (massa divisa per il volume) e temperatura. La maggior parte dei liquidi allo stato solido sono più densi che allo stato liquido. Ciò non avviene per l'acqua dolce, che raggiunge la massima densità a 4°C. Un ulteriore raffreddamento, riduce infatti la densità dell'acqua che, a 0°C, ghiacciandosi forma uno strato galleggiante. In mare le cose sono leggermente diverse. Il sale contenuto nell'acqua abbassa sia il punto di congelamento dell'acqua di circa 2°C che la temperatura cui l'acqua raggiunge la sua massima densità fino a circa 0°C. Quindi, nelle acque oceaniche i moti convettivi che portano verso il fondo l'acqua più fredda non sono bloccati dalla differenza di densità come nelle acque dolci. Le creature che vivono sul fondo degli oceani artici sono adattate a vivere a temperature prossime a 0°C.

Alla normale salinità dell'acqua di mare l'acqua congela a circa -1,9°C; il ghiaccio che si forma è sostanzialmente privo di sale ed ha densità paragonabile a quella del ghiaccio di acqua dolce. Questo ghiaccio galleggia sulla superficie, mentre il sale che ne è stato "espulso" va ad aumentare salinità e densità dell'acqua vicina, la quale scende per convezione verso il fondo. Ciò spiega il motivo per cui alle alte latitudini gli strati di acqua profonda degli oceani non ghiacciano consentendo la vita al di sotto del ghiaccio superficiale.

2.1 Fisico-chimica delle acque marine

2.1.1 Luce

Quando la luce incontra la superficie del mare una certa quantità è riflessa in funzione dell'angolo di incidenza. Più l'angolo d'incidenza si avvicina ai 90° (ovvero perpendicolare alla superficie

dell'acqua) maggiore sarà la penetrazione e minore la frazione riflessa (fig. 2.2). L'angolo d'incidenza cambia con la latitudine con le ore del giorno e con le stagioni.

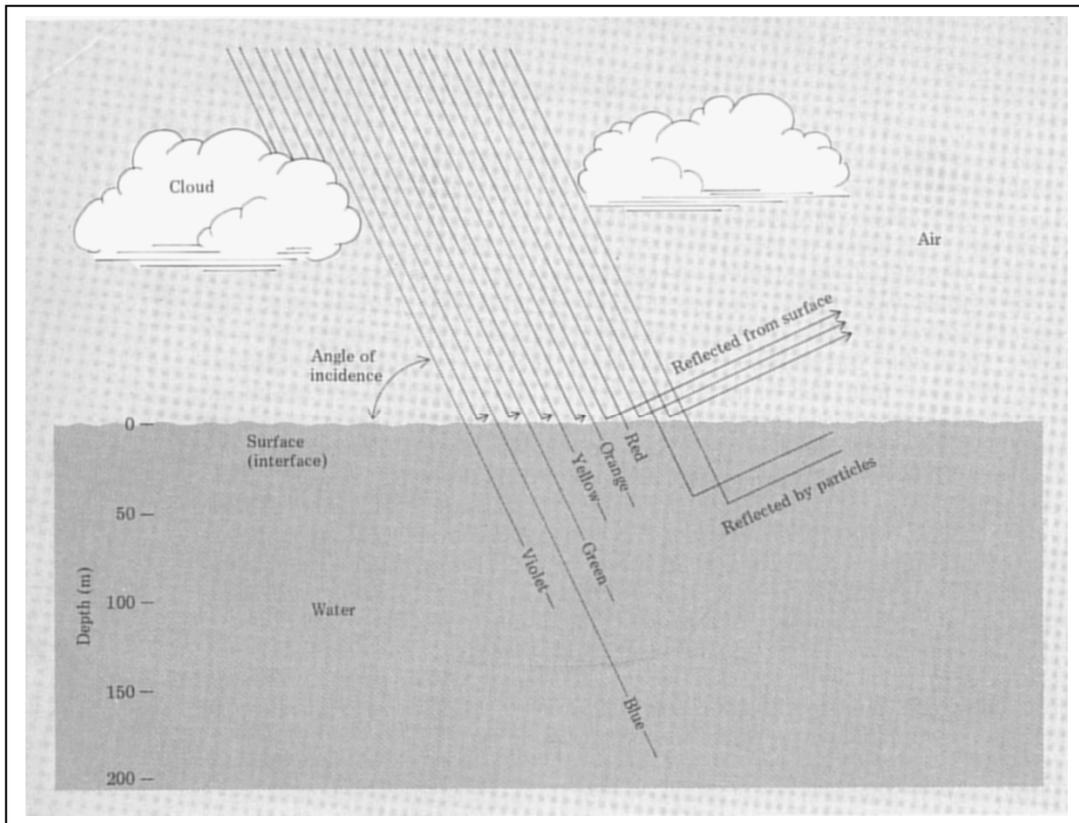


Fig. 2.2 - La penetrazione della luce nell'acqua nelle sue diverse componenti.

La luce che penetra all'interno dell'acqua modifica la sua intensità luminosa (misurata in Lux) e la sua composizione spettrale (lunghezza d'onda) per effetto di diversi tipi di assorbimento (fig. 2.3).

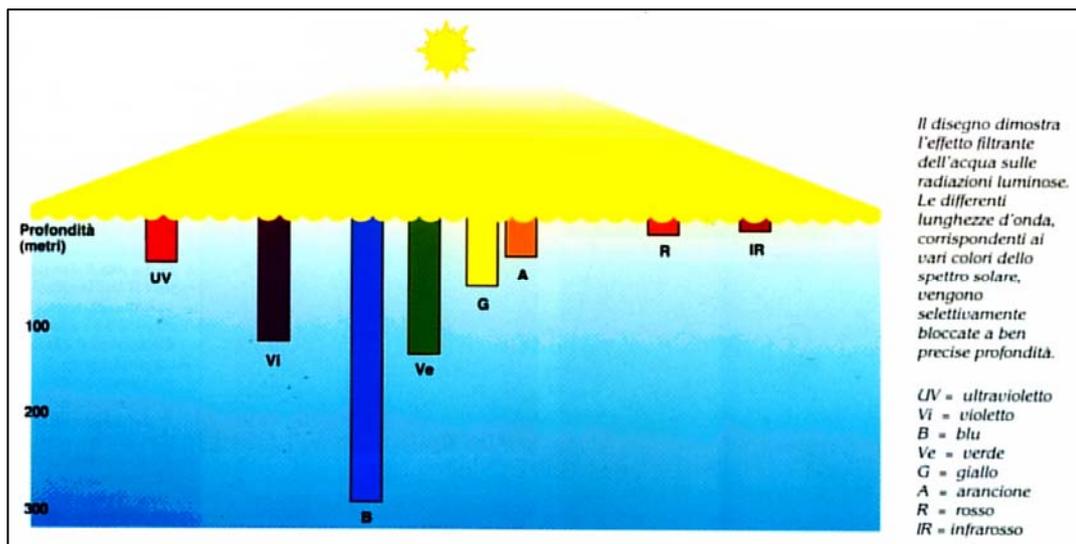


Fig. 2.3 - La penetrazione della luce nell'acqua nelle sue diverse componenti (da Cognetti, Sarà e Magazzù., 1999. *Biologia Marina*, Calderini edit.)

Il primo è legato alla riflessione della luce da parte di particelle (inorganiche e organiche che siano) in sospensione: acque con molto materiale in sospensione hanno una scarsa trasparenza che determina, per riflessione, una estinzione della intensità luminosa molto rapida. In aree temperate a mezzogiorno in Agosto arriva sulla superficie dell'acqua una illuminazione di intensità pari 150.000 LUX. Già a mezzo metro di profondità questa intensità si è dimezzata. Nelle acque oceaniche più trasparenti il 99% della radiazione solare è assorbita nei primi 100-150 m.

Il secondo fenomeno di modificazione della luce penetrata nell'acqua è legato all'assorbimento selettivo da parte dell'acqua delle diverse lunghezze d'onda che compongono lo spettro del visibile. Questo include tutti i colori dal violetto al rosso compresi tra 400 e 700 nm (nm = nanometro = 10^{-6} m). Oltre il rosso e oltre il violetto vi sono due frequenze a noi non visibili ma molto importanti: l'infrarosso che produce il riscaldamento e l'ultravioletto che ha importante azione antibatterica.

L'ultravioletto e l'infrarosso si fermano nei primi centimetri di profondità, successivamente si estinguono il rosso, l'arancione, il giallo, il verde e il violetto mentre il blu e raggiunge le maggiori profondità. Questo è il motivo per cui il mare aperto ha un colore blu intenso.

I veri colori degli oggetti possono quindi essere osservati solo in superficie dove arriva tutta la banda dello spettro, mentre via via che si scende in profondità la colorazione è influenzata dal progressivo assorbimento delle diverse lunghezze d'onda.

Per misurare la profondità cui giunge la luce visibile si utilizza il disco Secchi, che consiste in un disco piatto di circa 30 cm di diametro che viene calato in acqua con una cima metrata. La profondità a cui il disco scompare da una misura della trasparenza delle acque.

La colorazione delle acque marine varia dal blu scuro al giallo al verde, quando ci si sposta da aree più costiere verso le acque del largo. Queste differenze dipendono dalle particelle in sospensione e dall'abbondanza di microrganismi fitoplanctonici. Dove questi ultimi sono particolarmente abbondanti, per esempio in alcune aree costiere o nelle zone di upwelling (vedi par. 2.1.1), le acque tendono al giallo verde, mentre nelle zone meno ricche di fitoplancton e meno influenzate dagli apporti dalla terraferma (es. fiumi), prevale l'azzurro e il blu. Le aree più ricche di fitoplancton e quindi con acque più verdi sono dette **eutrofiche**, mentre le aree più povere e più blu, **oligotrofiche**. Alcuni satelliti muniti di speciali sensori, come ad esempio il SeaStar satellite/SEAWIFS possono rilevare la colorazione dei mari e quindi le differenze di contenuto di clorofilla *a* tra aree diverse e periodi diversi dell'anno.

2.1.2 Temperatura

Il calore che scalda le acque superficiali oceaniche proviene dal sole e varia in intensità con la stagione e la latitudine. L'assorbimento della radiazione solare causa quindi un incremento di temperatura delle acque marine che è proporzionale alla quantità di energia assorbita. Il maggiore aumento di temperatura si ha negli strati superficiali, dove l'assorbimento è maggiore, e diminuisce rapidamente con la profondità.

La variazione della temperatura con la profondità non segue, comunque, in maniera precisa la curva di assorbimento del calore con la profondità come ci si potrebbe attendere. Tale discrepanza è dovuta all'effetto del vento che, soffiando sulla superficie del mare, determina il rimescolamento dello **strato superficiale delle acque**. Questo ultimo ha quindi una temperatura costante, invece che decrescente, fino ad una certa profondità dove si incontra una **zona di transizione** in cui la temperatura decresce in modo repentino (**termoclino**). Sotto alla zona di transizione in cui si incontra il termoclino, le acque hanno una temperatura costante.

La profondità dello strato di acque superficiali dipende dall'intensità del vento. Se il vento continua a soffiare, la turbolenza determinata dalle onde induce un progressivo aumento della profondità delle acque superficiali rimescolate. Ciò avviene però con una riduzione della temperatura superficiale, infatti, l'acqua più calda in superficie si rimescola con acqua fredda più profonda che caratterizza il termoclino.

L'importanza del termoclino per i processi biologici è grandissima. La diminuzione repentina della temperatura (oltre 10° C) che si ha in sua corrispondenza determina una forte variazione della densità delle acque (**picnoclino**) che costituisce uno sbarramento per la diffusione dei nutrienti, tra le acque più calde superficiali e quelle più fredde al di sotto del termoclino, e per i movimenti verticali del plancton. I processi di produzione primaria sono pertanto fortemente condizionati dalla presenza e dalla profondità del termoclino.

La latitudine e quindi la stagionalità influenzano in maniera importante la struttura termica delle acque (fig. 2.4). Nei mari tropicali, dove le variazioni stagionali nell'intensità della radiazione luminosa, sono ridotte o assenti, il termoclino è presente durante tutto l'anno e le acque sono costantemente stratificate. Nelle regioni temperate, la quantità di energia solare che raggiunge le acque marine superficiali si modifica stagionalmente. Di conseguenza la temperatura delle acque superficiali varia nel corso dell'anno dai minimi invernali ai massimi estivi. In estate si forma un termoclino ben definito che separa nettamente uno strato di acque calde superficiali da uno strato inferiore di acque più fredde. In autunno, la radiazione luminosa è meno intensa, mentre i venti sono più forti, la temperatura delle acque superficiali tende a decrescere e il termoclino a indebolirsi. In inverno, l'ulteriore diminuzione della temperatura delle acque superficiali determina la scomparsa del termoclino e il completo rimescolamento delle acque. Infine in primavera la temperatura delle acque aumenta e progressivamente si riforma una stratificazione delle acque.

Ai poli le acque non sono mai rigidamente stratificate come nelle regioni temperate o tropicali. Un termoclino si forma quando si sciolgono i ghiacci, per cui le acque superficiali hanno una temperatura più bassa di quelle più profonde (fig. 2.4).

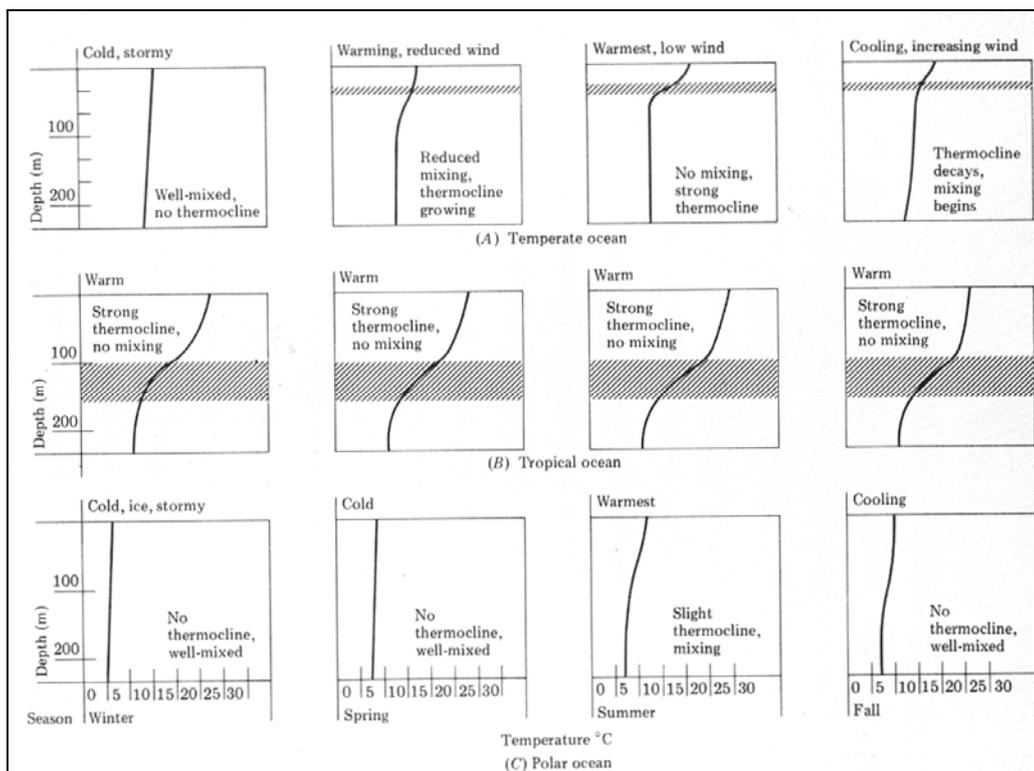


Fig. 2.4 - Termoclino e stratificazione stagionale delle acque alle diverse latitudini

2.1.3 Salinità

La salinità dell'acqua di mare si misura in grammi di sostanze inorganiche disciolte per 1.000 g di acqua ed è espressa in parti per migliaia (‰).

La composizione chimica dell'acqua del mare è piuttosto stabile nei diversi oceani ed è determinata da almeno 72 elementi chimici diversi, 6 dei quali (Sodio, Cloro, Zolfo, Magnesio, Calcio e Potassio) costituiscono il 99% del totale. La proporzione tra questi elementi chimici principali non varia in maniera significativa tra le diverse aree marine: il Sodio e il Cloro costituiscono insieme circa l'85% dell'insieme dei sali disciolti, seguiti dallo Zolfo (7.7%) e dal Magnesio (3.8%) (fig. 2.5).

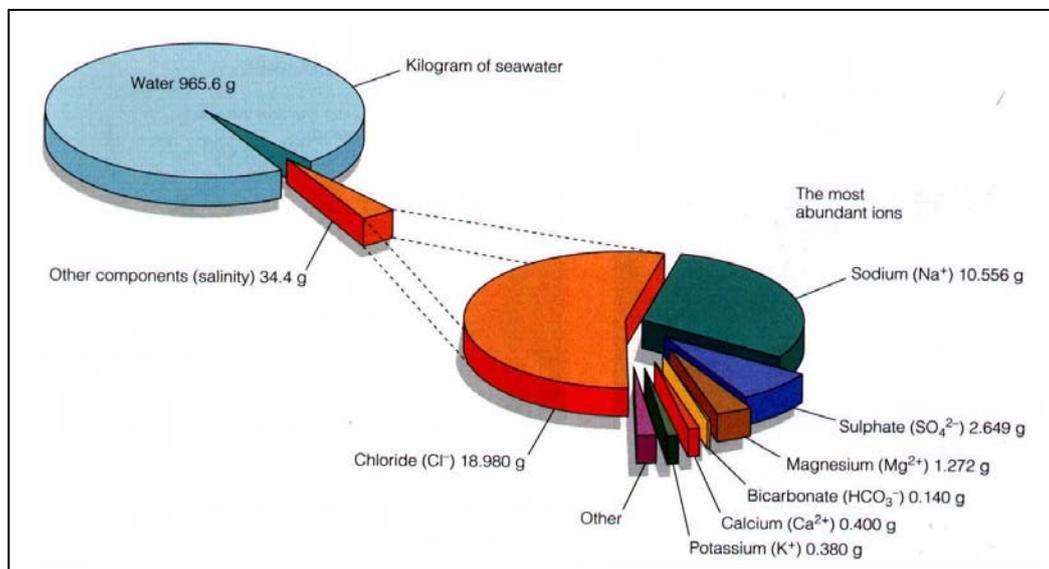


Fig. 2.5 - Composizione salina dell'acqua di mare

La salinità media delle acque oceaniche è attorno a 35 ‰ ma esistono mari ad elevata salinità, come il Mediterraneo (38-39 ‰) e il Mar Rosso (40 ‰), caratterizzati da scarsa comunicazione con gli oceani adiacenti ed da un elevato tasso di evaporazione. Tra gli oceani il più salato è l'Oceano Atlantico (37.9 ‰) e, al suo interno, il Mar dei Sargassi, un'area di circa 2 milioni di miglia quadrate, localizzata 2.000 miglia a ovest delle Isole Canarie. La sua maggiore salinità è dovuta alla più elevata temperatura dell'acqua, e quindi ad un più alto tasso di evaporazione, e al basso apporto di acque dolci data la distanza di questo mare dalla terraferma.

Basse salinità caratterizzano invece gli oceani polari dove l'acqua è diluita dalle continue precipitazioni e dalla scarsa evaporazione. La presenza di sali abbassa la temperatura di massima densità e, quindi, la temperatura di congelamento dell'acqua. In particolare, l'acqua del mare, con il suo contenuto medio in sali di 35 g/litro, gela a circa -2 °C (per 35 g/litro di salinità e alla pressione di 1 atm, il punto di congelamento è esattamente di -1,9 °C).

Anche mari chiusi ma caratterizzati da un elevato apporto d'acque dolci dalla terraferma, possono avere bassi valori di salinità. Il Mar Baltico ad esempio ha una salinità che varia tra 5 e 15 ‰ e ugualmente il Mar Nero non oltrepassa in genere i 20 ‰.

Le salinità maggiori si osservano tra 20° e 30° nord e sud di latitudine, in concomitanza con le aree di massima evaporazione e di ridotte precipitazioni. Intorno all'equatore la salinità diminuisce attorno a 35 ‰ dell'aumento delle precipitazioni che diluiscono le acque.

Un gradiente di salinità si osserva inoltre, a parità di latitudine, da costa verso il largo. Le acque costiere vengono, infatti, maggiormente diluite dagli apporti fluviali e dalle precipitazioni rispetto alle acque del largo (fig. 2.6).

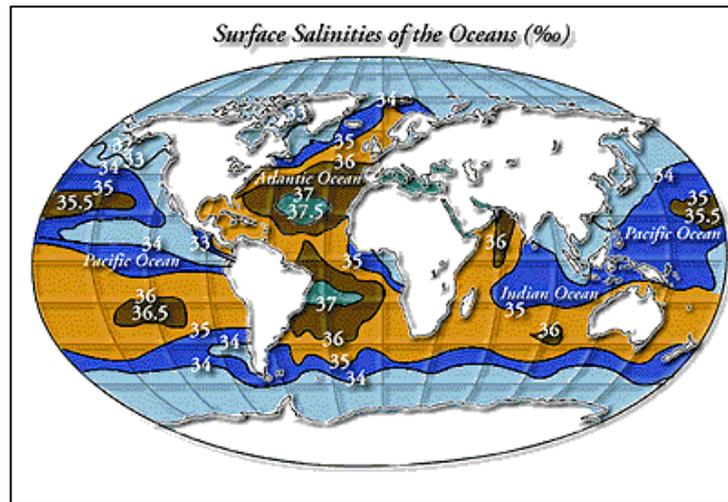


Fig. 2.6 - Salinità media estiva degli oceani

Nei mari temperati e freddi le acque più salate e dense tendono a sprofondare al di sotto di strati d'acqua più diluiti. In Mediterraneo ad esempio uno strato di acqua ad elevata salinità di origine levantina, indicata come LIW (Levantine Intermediate Water) scorre al di sotto delle acque superficiali tra 300 e 500 m di profondità. Una situazione opposta si osserva nelle zone tropicali, come già osservato in precedenza, dove il forte irraggiamento solare e le scarse precipitazioni determinano un'elevata evaporazione delle acque superficiali e quindi un aumento della loro salinità rispetto alle acque più profonde.

Come riportato nella figura 2.7, i profili verticali della salinità alle alte e alle basse latitudini, mostrano un rapido cambiamento della salinità tra 300 e 1000 m. Questo brusco gradiente di variazione della salinità con la profondità è detto **alocline**. Ambedue le curve si stabilizzano al di sotto dei 1000 m attorno a valori di salinità simili (circa a 35 ‰).

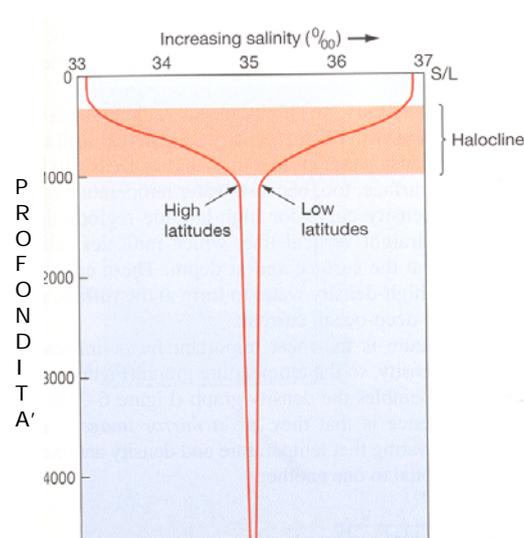


Fig. 2.7 - Andamento della salinità con la profondità alle alte e alle basse latitudini (da Thurman e Trujillo, *Introductory Oceanography*, Pearson Prentice Hall, New Jersey, 2004).

Ma come mai l'acqua del mare è salata? La risposta sta nel processo di accumulo di sali nel mare e nell'evaporazione. I sali disciolti negli oceani provengono dai processi di erosione della crosta terrestre per opera degli agenti atmosferici, dalle rocce e dai sedimenti che costituiscono i fondi oceanici, dal materiale solido e gassoso che fuoriesce dalla crosta terrestre attraverso i vulcani sottomarini e i cosiddetti **thermal vents**.

L'acqua che raggiunge il mare dai fiumi e dalle precipitazioni atmosferiche evapora ritornando nell'atmosfera (**ciclo idrologico**) (fig. 2.8) ma i sali rimangono disciolti negli oceani. Ciò ha lasciato supporre che la salinità degli oceani sia aumentata nel corso delle ere geologiche. L'analisi dei resti fossili e dei sedimenti che ricoprivano i fondali marini, non ha però evidenziato un cambiamento di salinità nel corso del tempo. Ciò evidentemente perché il tasso a cui gli elementi o i sali sono aggiunti alle acque oceaniche è uguale al tasso con cui essi sono rimossi. Diversi processi possono, infatti, sottrarre sali disciolti alle acque marine: le onde, ad esempio, quando si infrangono lungo la costa determinano la formazione di spruzzi di acqua nebulizzata contenente cristalli salini. E' stato calcolato che la quantità di acqua salata che in questo modo entra nell'atmosfera è di 3.3. miliardi di metri cubici all'anno.

Gli organismi viventi, inoltre, influenzano in maniera decisiva la composizione salina del mare con la loro attività fisiologica, estraendo dall'acqua determinate sostanze. Il calcio e i bicarbonato ad esempio, costituiscono più del 50% dei sali disciolti nelle acque fluviali ma solo il 2% di quelli disciolti in mare.

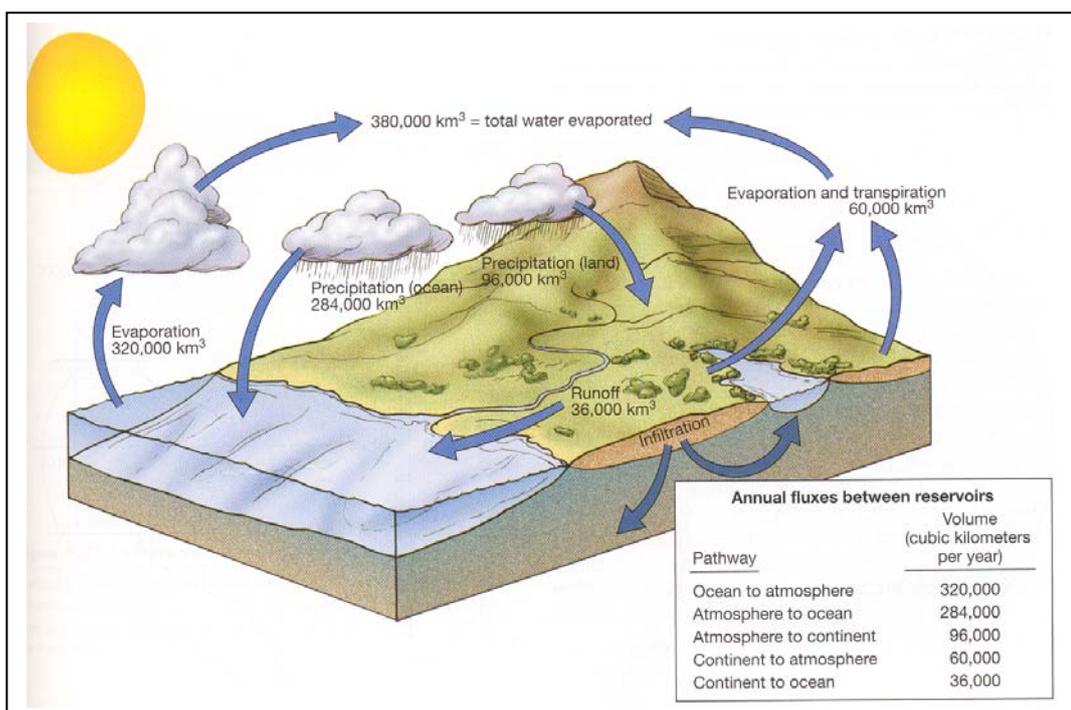


Fig. 2.8 - Il ciclo idrologico terrestre (da Thurman e Trujillo, *Introductory Oceanography*, Pearson Prentice Hall, New Jersey, 2004).

Tale discrepanza è determinata dal ruolo svolto da organismi, come i molluschi bivalvi e gasteropodi, i coralli, i pesci, i foraminiferi, ecc., che estraggono calcio dall'acqua per la costruzione di gusci e scheletri. Ugualmente le diatomee, che sono alghe unicellulari con uno scheletro siliceo esterno, contribuiscono in maniera consistente all'abbassamento della concentrazione di Silicio nell'acqua marina.

La salinità del mare è influenzata inoltre dalla solubilità dei diversi elementi e dalle reazioni fisico-chimiche che si verificano nel mezzo acquatico. La solubilità di un elemento in acqua di mare ne

può limitare la sua concentrazione. Il calcio in eccesso può precipitare e depositarsi sul fondo come carbonato di Calcio; il Manganese precipita, per qualche reazione fisico-chimica non ben nota, formando noduli che sono diffusi sui fondali oceanici; rocce ricche di fosforo (fosforiti) si osservano sui fondali di alcune aree marine (sud California), e così via.

2.1.4 Gas in soluzione

I gas presenti nell'atmosfera (Azoto: 78%, Ossigeno: 21%, Argon: 1%) si diffondono nell'acqua degli oceani in proporzione alla loro **solubilità** e alla loro **pressione parziale** nell'atmosfera. La concentrazione in acqua marina dei gas principali all'equilibrio, cioè quando la concentrazione di ciascun gas nell'acqua è in equilibrio con quella dell'aria (**saturazione**), evidenzia come l'Anidride Carbonica, nonostante abbia una bassa pressione parziale nell'aria (0.03) sia il gas presente a maggiore concentrazione nell'acqua di mare a causa della sua elevata solubilità. La solubilità dei gas in acqua marina è quindi un fattore molto importante ed è correlato in maniera negativa con la temperatura e la salinità.

In particolare, la legge di Henry, regola la solubilità dei gas in un liquido. Essa sostiene a temperatura costante, la solubilità di un gas è direttamente proporzionale alla pressione che il gas esercita sulla soluzione. Raggiunto l'equilibrio, il liquido si definisce saturo di quel gas a quella pressione. Tale stato di equilibrio permane fino a quando la pressione esterna del gas resterà inalterata, altrimenti, se essa aumenta, altro gas entrerà in soluzione; se diminuisce, il liquido si troverà in una situazione di sovrasaturazione ed il gas si libererà tornando all'esterno fino a quando le pressioni saranno nuovamente equilibrate. Una espressione matematica della legge di Henry può essere la seguente:

$$P = kC$$

dove P è la pressione del gas sulla soluzione, C è la concentrazione del gas nella soluzione e k è una costante tipica di ciascun gas (coefficiente di solubilità) che correla la pressione del gas sulla soluzione e la sua concentrazione. Il valore del coefficiente k varia al variare del solvente e della temperatura.

Soluto	Formula	Solubilità (mol ⁻¹ L)
Ammoniaca	NH ₃	57
Anidride carbonica	CO ₂	0,0308
Metano	CH ₄	0,00129
Azoto	N ₂	0,000661
Ossigeno	O ₂	0,00126
Anidride solforosa	SO ₂	1,25

Solubilità di alcuni gas in acqua a 25°C

Un aumento di temperatura, provocando aumento dell'energia cinetica del gas, provoca una diminuzione di solubilità per l'effetto di allontanamento delle molecole gassose dalla fase liquida (fig. 2.9).

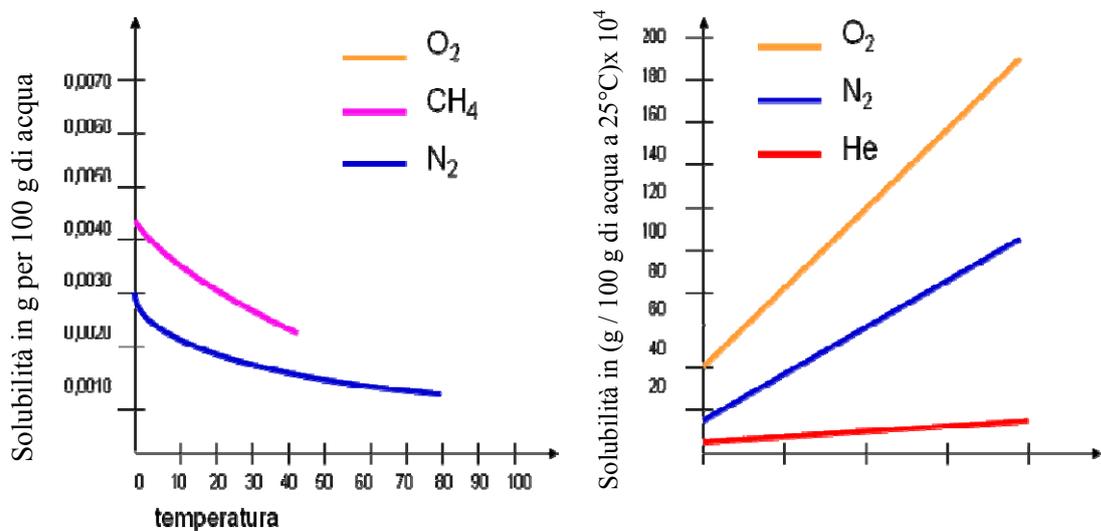


Fig. 2.9 – Andamento della solubilità di ossigeno e anidride carbonica in funzione della temperatura

La velocità, con cui un gas entra in soluzione o si libera, varia quindi in funzione della differenza delle pressioni (esterna e interna) ed è condizionata dalla sua composizione molecolare e dalla natura del liquido solvente (fig. 2.10).

La velocità degli scambi gassosi all'interfaccia acqua-aria è accelerata dalla turbolenza delle acque. In condizioni di mare mosso o agitato aumenta la superficie di scambio e inoltre si formano bolle gassose che possono venir spinte in acque più profonde sottosature arricchendole di gas.

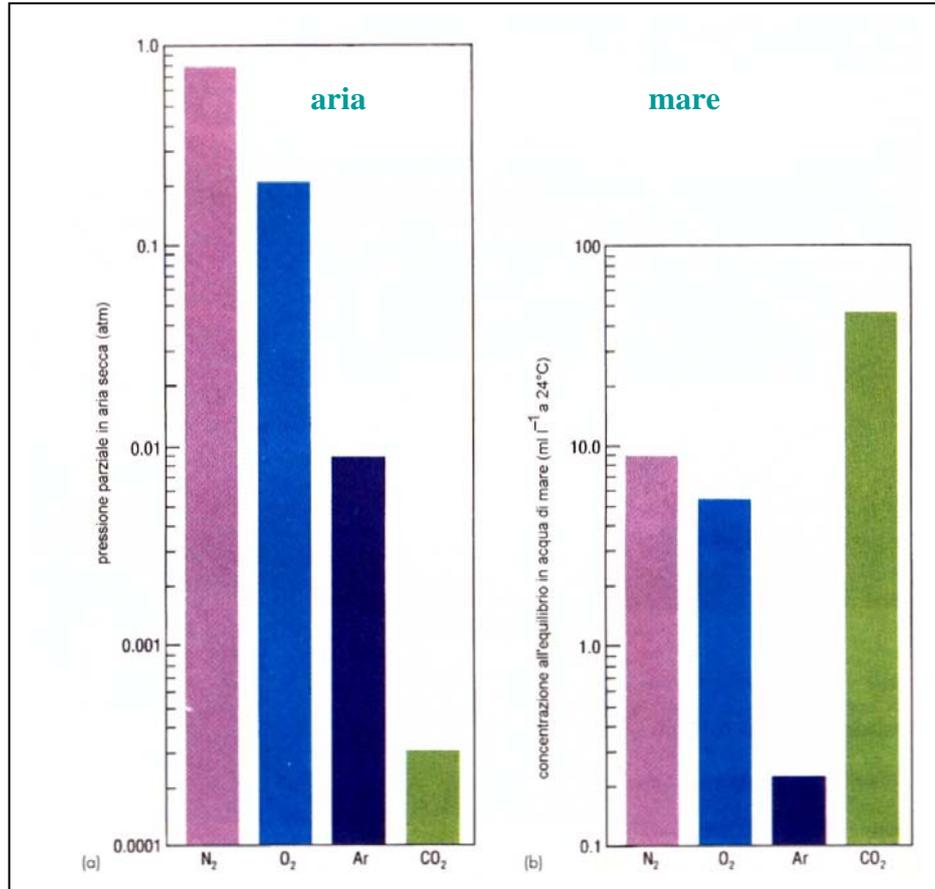


Fig. 2.10 - Concentrazione dei principali gas in aria e in mare (da Cognetti, Sarà e Magazzù., 1999. *Biologia Marina*, Calderini edit.)

La concentrazione dell'ossigeno varia con la profondità in maniera opposta rispetto all'anidride carbonica. L'ossigeno disciolto, infatti, si riduce velocemente all'aumentare della profondità fino a circa 1000 m e riaumenta negli strati d'acqua più profondi. Gli strati di acqua superficiale degli oceani sono infatti arricchiti di ossigeno per effetto dell'attività fotosintetica, limitata allo strato d'acqua illuminato (strato eufotico), e a causa dagli scambi con l'atmosfera. Negli strati più profondi l'ossigeno è consumato dalla respirazione degli organismi eterotrofi.

L'elevata concentrazione di ossigeno alle grandi profondità si spiega con l'origine delle acque profonde. Queste, come vedremo nel capitolo successivo, si formano in superficie nelle regioni polari, dove la temperatura dell'acqua è bassa e il contenuto di ossigeno più elevato di quello delle acque che si trovano a profondità intermedie. Queste acque sprofondando e spostandosi sui fondali oceanici conservano le proprie caratteristiche fisico-chimiche, anche a grandi distanze.

La concentrazione di anidride carbonica, sempre in relazione con i processi di fotosintesi e respirazione, aumenta invece velocemente al di sotto dello strato eufotico fino a 1000 m per poi ridursi al di sotto di questa profondità (fig. 2.11).

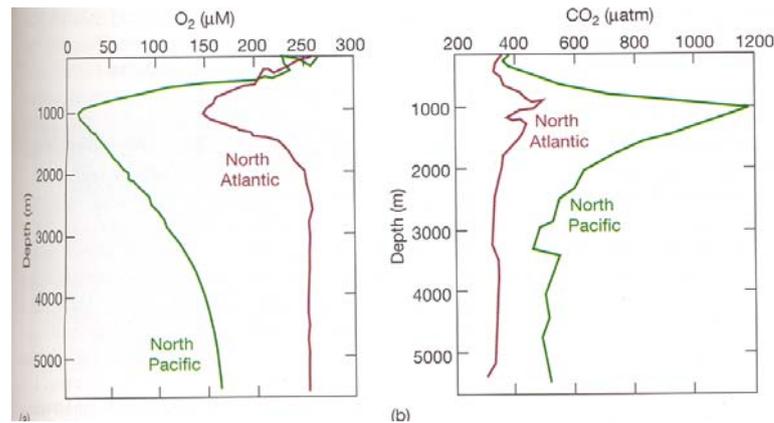


Fig. 2.11 - Andamento dell'ossigeno e dell' anidride carbonica nella colonna d'acqua negli oceani Atlantico e Pacifico. (da Thurman e Trujillo, *Introductory Oceanography*, Pearson Prentice Hall, New Jersey, 2004).

2.2 I movimenti del mare

L'atmosfera e gli oceani sono interdipendenti tra loro e quindi parte di uno stesso sistema. Qualsiasi cambiamento nelle condizioni atmosferiche determina modifiche nel sistema di circolazione dei mari e viceversa. Il "motore" del sistema è l'energia che proviene dal sole che determina la formazione dei venti, a loro volta responsabili delle correnti marine e del moto ondoso.

I venti sono il risultato delle differenze di intensità dell'energia solare tra le regioni polari e quelle equatoriali (fig. 2.12). Queste ultime sono caratterizzate da una maggiore e più intensa radiazione solare rispetto alle regioni terrestri poste verso i poli, come effetto della sfericità della terra e dell'inclinazione del suo asse di rotazione. All'equatore i raggi solari arrivano perpendicolarmente alla superficie terrestre mentre via via che ci sposta latitudini maggiori l'angolo di incidenza diminuisce. Ciò significa che al crescere della latitudine la stessa quantità di energia solare è sempre meno concentrata, interessando porzioni crescenti di superficie terrestre. A questo effetto si sommano altri due fattori importanti, il primo è dato dall'assorbimento di energia solare da parte dell'atmosfera, che è maggiore ai poli perché i raggi solari devono attraversare uno strato maggiore di atmosfera rispetto all'equatore. Il secondo fattore è legato alla riflessione dei raggi solari da parte della superficie terrestre. L'angolo con cui i raggi colpiscono la terra determina quanta parte di loro è assorbita e quanta riflessa nell'atmosfera. Più l'angolo è perpendicolare, come all'equatore, minore sarà la percentuale riflessa. Nelle regioni polari solo il 60% dell'energia solare viene assorbita, mentre alle basse latitudini la percentuale stessa scende al 2%. La riflessione della luce solare cresce ai poli, inoltre, anche per effetto dei ghiacci che hanno scarsa capacità di assorbimento della luce.

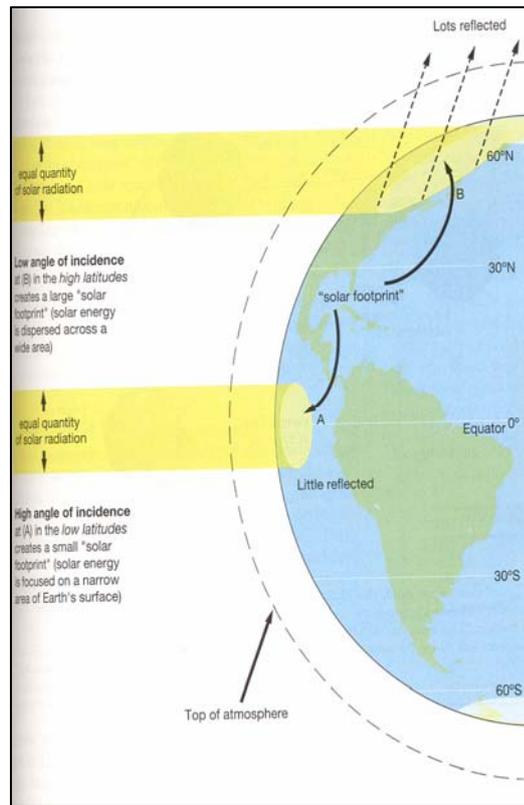


Fig. 2.12 – Il meccanismo della formazione dei venti

2.2.1 Correnti

Le correnti superficiali oceaniche sono determinate da due fattori principali: il sistema di venti e la forza di rotazione della terra.

I venti non sono altro che masse d'aria si muovono da zone di alta pressione verso zone di bassa pressione. La pressione atmosferica è pari 1 atmosfera a livello del mare, decresce all'aumentare dell'altitudine, e aumenta con la densità dell'aria. Quest'ultima dipende a sua volta dalla temperatura. Le zone di alta pressione sono caratterizzate da aria più fredda e quindi più densa, rispetto alle zone a bassa pressione in cui l'aria è più calda e meno densa e tende a salire nell'atmosfera.

I venti sono causati dalla risalita di aria calda e dalla discesa di aria che si raffredda. Questi movimenti sono influenzati dalla rotazione terrestre.

All'equatore, l'aria calda sale nell'atmosfera e tende a spostarsi verso le alte latitudini dove, raffreddandosi, scende di quota. Questo effetto generale produce i venti principali che caratterizzano il globo terrestre e che a loro volta esercitano una forza, per attrito, sulla superficie del mare generando movimento delle acque o correnti.

Il movimento di rotazione terrestre, da ovest ad est, devia le correnti d'aria nel momento della loro salita e discesa nell'atmosfera, modulando la direzione dei venti e quindi, indirettamente, quella delle correnti superficiali.

2.2.1.1 L'effetto di Coriolis

La terra impiega un giorno a compiere una rotazione completa sul proprio asse. Mentre la velocità angolare di rotazione della terra è uguale a tutte le latitudini, perché qualsiasi punto della sua superficie compie un intero giro di 360° , in 23 ore e 56 minuti, la velocità lineare alla superficie della terra è massima all'Equatore (27.8 Km /minuto) e va decrescendo verso i poli (a 50° di latitudine è pari a 18.6 Km /minuto). Infatti, un punto all'Equatore dovrà compiere un percorso maggiore nello stesso arco di tempo.

Tutto ciò produce un effetto sulla direzione delle correnti marine. Nell'emisfero nord le particelle di acqua che si spostano verso nord riducono progressivamente la loro velocità di rotazione al crescere della latitudine. Ciò fa sì che tali particelle di acqua avranno una più elevata velocità lineare verso est, cioè verso destra, rispetto all'acqua in cui si stanno muovendo e quindi tenderanno ad avere una deviazione relativa verso est rispetto alla loro direzione (fig. 2.13).

Muovendosi verso sud, le particelle entreranno invece in zone di crescente velocità lineare verso est, tendendo quindi a "rimanere indietro" rispetto la massa d'acqua circostante e subiranno quindi una deviazione verso ovest. Una situazione speculare si verifica nell'emisfero sud con le particelle d'acqua che, spostandosi a sud, vengono deviate verso est e quindi sinistra, e spostandosi a nord vengono deviate verso ovest. Questo effetto della rotazione terrestre, noto come **Effetto di Coriolis** è dovuto alle differenze di velocità "locali" che ci sono su di un corpo rigido rotante come la Terra. L'effetto di Coriolis è importante perché modifica la direzione delle correnti oceaniche superficiali determinata dai venti.

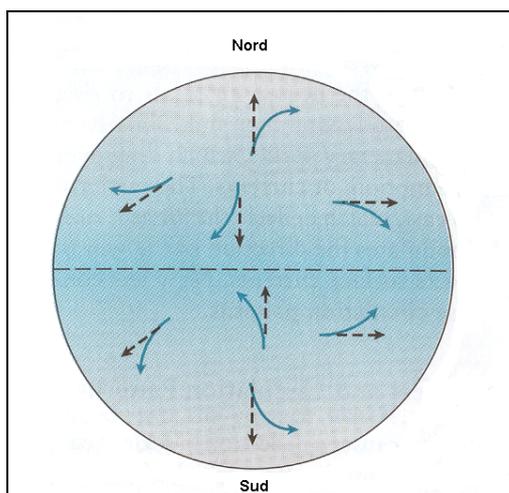


Fig. 2.13 - Deviazione delle correnti per effetto della forza di Coriolis

2.2.1.2 I venti e le correnti superficiali

Tutte le maggiori correnti superficiali oceaniche sono determinate dall'azione del vento. E' quindi indispensabile comprendere il funzionamento generale della circolazione terrestre per capire come funziona il sistema di correnti oceaniche.

I venti, come abbiamo già osservato, sono il risultato delle differenze nell'intensità dell'energia solare tra le regioni polari e quelle equatoriali. Se il sistema fosse semplice, non costituito cioè da un corpo in rotazione, l'aria fredda polare si sposterebbe verso i tropici scorrendo sotto l'aria calda di origine tropicale, che si muoverebbe in direzione opposta. Giunta all'equatore l'aria, di origine polare, scaldandosi si solleverebbe per poi dirigersi in quota verso i poli dove, raffreddandosi, riscenderebbe verso la superficie terrestre per spostarsi di nuovo verso i tropici (fig. 2.14).

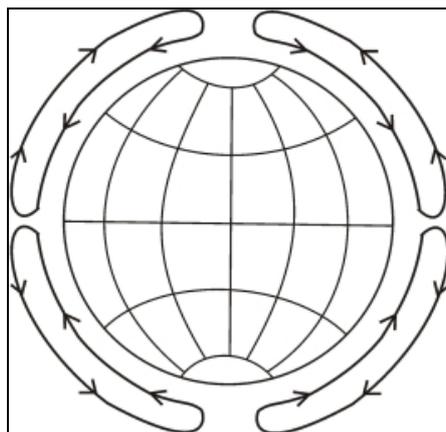


Fig. 2.14 - Circolazione terrestre in assenza di rotazione terrestre

La rotazione terrestre complica però questo ciclo determinando una circolazione generale dell'atmosfera più complessa.

Nelle regioni comprese tra i due tropici (regioni intertropicali), l'aria calda che si solleva all'equatore verso gli strati alti dell'atmosfera viene rimpiazzata da aria che proviene dai tropici e che si sposta in superficie verso destra nell'emisfero nord (boreale) e verso sinistra nell'emisfero sud (australe) (fig. 2.15). Questo sistema di circolazione, noto come **celle di Hadley** (dal nome del meteorologo inglese che le descrisse per primo), determina la presenza di venti costanti, di direzione nord-est nell'emisfero nord e sud-est nell'emisfero sud, noti come alisei.

Oltre alle celle di Hadley, ogni emisfero ha le **celle di Ferrell** tra 30 e 60 gradi di latitudine e le **celle polari** tra 60 e 90 gradi di latitudine.

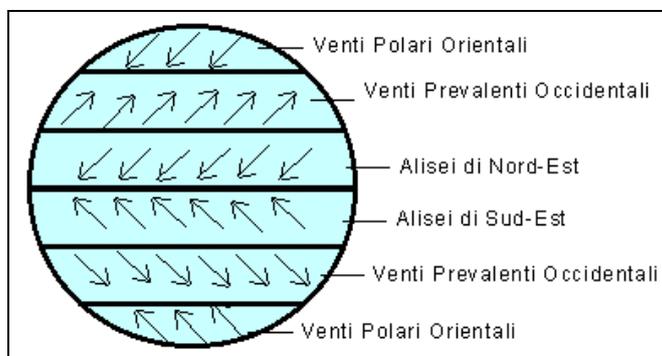


Fig. 2.15 - Venti principali sulla superficie terrestre

Nelle regioni delle latitudini intermedie (tra 30° e 60° gradi N e S) esiste una fascia di basse pressioni verso la quale affluisce, in superficie, aria proveniente dalla fascia delle alte pressioni tropicali e dalle regioni polari (anch'esse ad alta pressione). Il movimento di queste masse d'aria, deviato dalla forza di Coriolis, produce al suolo, venti di SW nell'emisfero Nord e venti di NW in quello Sud nelle zone temperate. Nelle regioni polari, al di sopra di 60° N e S, i venti al suolo sono rispettivamente di NE e SE con tendenza a diventare venti di levante alle alte latitudini. Anche i venti delle zone temperate deviano con l'aumentare della latitudine tendendo a diventare venti di ponente.

L'effetto del vento non interessa solamente lo strato d'acqua superficiale del mare, ma si ripercuote nei primi 100 m di profondità. I fluidi in movimento scorrono infatti come strati sottili uno sull'altro (flusso laminare). A causa della viscosità ciascuno strato trascina quello sottostante fino a una certa profondità dalla superficie. L'effetto di Coriolis fa sì che ogni successivo strato di acqua venga deviato di un certo angolo rispetto allo strato superiore (verso destra nell'emisfero nord, verso

sinistra in quello sud). Teoricamente ciò produce una circolazione spirale (**spirale di Ekman**) all'aumentare della profondità, in pratica però la direzione della maggior parte della massa d'acqua è di circa 90° rispetto a quella del vento. Questo effetto è noto come trasporto di **Ekman** (fig. 2.16).

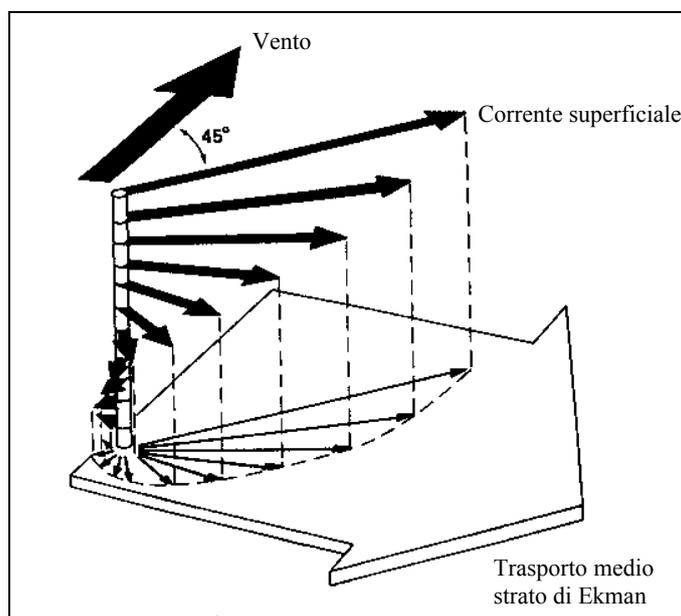


Fig. 2.16 - Spirale di Ekman, la direzione della corrente è circa 90° rispetto a quella del vento

L'effetto dei venti dominanti, assieme alla forza di Coriolis, è quello di spostare enormi volumi di acqua superficiale a formare grandi **sistemi circolari di correnti** (anelli), il cui centro si trova attorno a 30° di latitudine nord o sud e che si muovono in senso orario nell'emisfero nord e anti-orario in quello sud.

All'equatore, dove la forza di Coriolis è nulla, l'acqua si muove nella stessa direzione del vento. Le **correnti equatoriali** dell'Atlantico e del Pacifico, sono, infatti, parallele all'equatore e trasportano acqua verso occidente. Il risultato è un accumulo di acqua sui margini continentali occidentali, tanto che il mare qui è circa 2 m più alto che sui margini orientali. Quest'acqua tende quindi a tornare indietro, per gravità, creando delle strette controcorrenti equatoriali che scorrono verso est, tra le correnti equatoriali.

All'aumentare della latitudine la forza di Coriolis fa sentire il suo effetto, causando una deviazione del vento verso destra nell'emisfero boreale e verso sinistra in quello australe. Gli Alisei inducono ai tropici delle correnti equatoriali che fluiscono verso occidente fino ad incontrare i margini occidentali delle masse continentali che le deviano verso sud o nord.

Un fattore importante coinvolto nella formazione di questi grandi sistemi di correnti è legato alla forza di gravità. Come esempio si può riportare l'anello di corrente che si forma in nord-Atlantico (**North Atlantic Gyre**) (fig. 2.17).

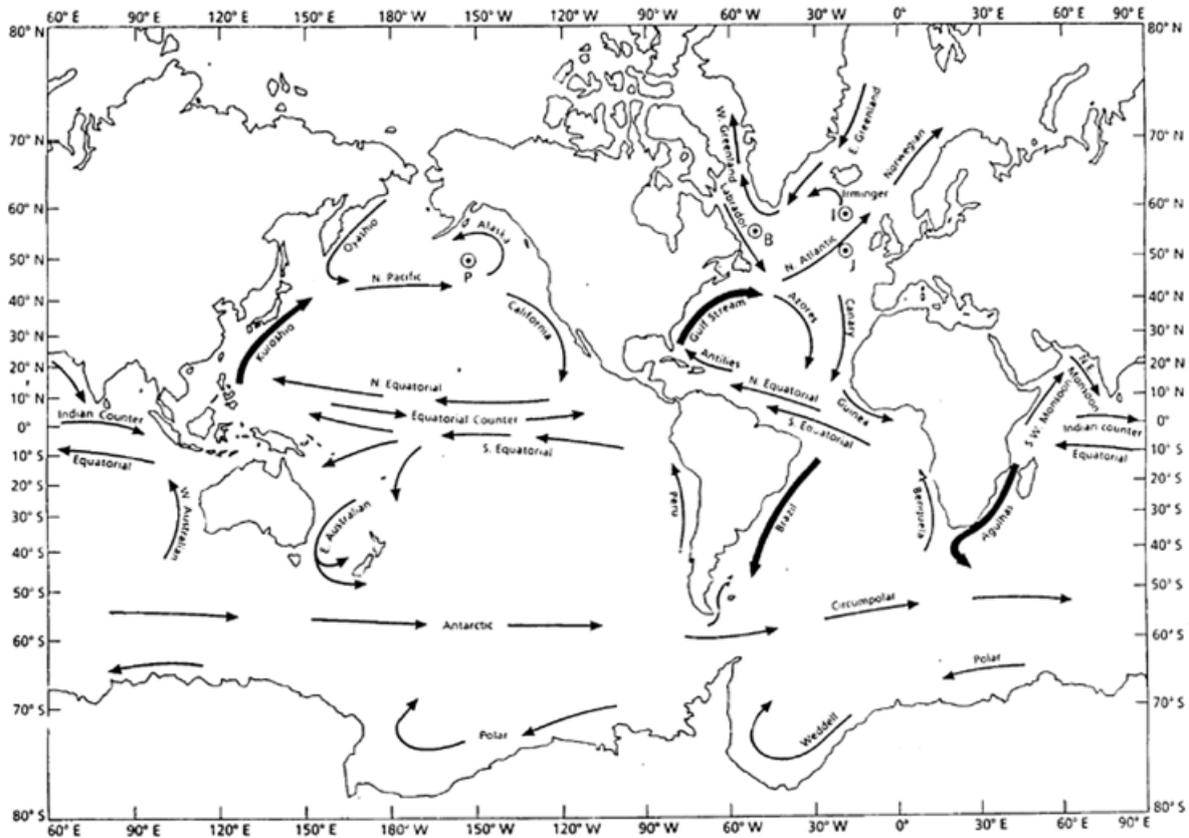


Fig. 2.17 - Principali sistemi di correnti superficiali oceaniche

I venti prevalenti che, come abbiamo visto spirano verso sud-ovest nella fascia tropicale determinano un movimento netto dell'acqua verso nord e cioè in direzione del centro dell'anello per effetto del trasporto di Ekman. Una situazione speculare si verifica alle medie latitudini, dove i venti spirano invece verso est da occidente. Il risultato finale è un accumulo di acqua al centro dell'anello in corrispondenza del Mar dei Sargassi, dove viene a crearsi un rigonfiamento di uno o due metri di altezza (fig. 2.18). Il Mar dei Sargassi è quindi il gorgo stagnante dell'anello del Nord Atlantico. Il suo nome deriva da un'alga galleggiante (*Sargassum*) che ristagna in queste acque.

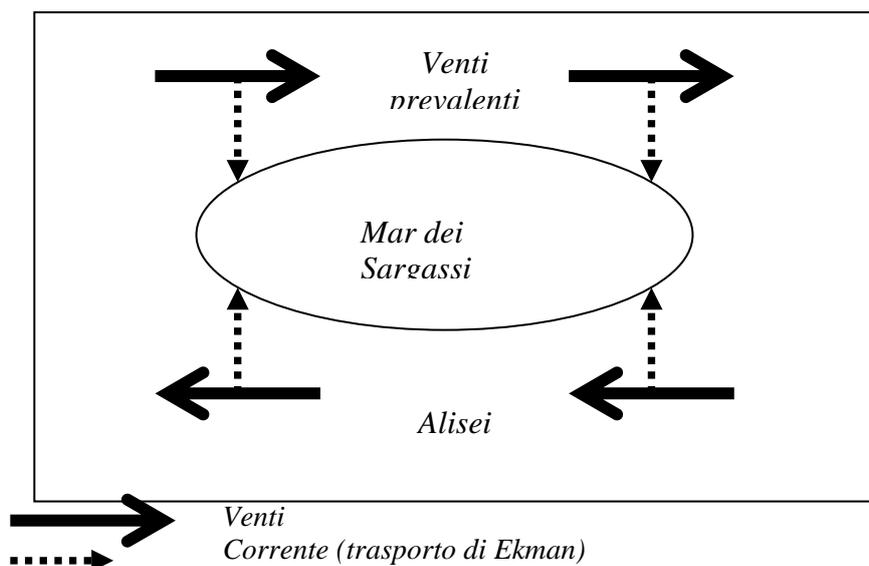


Fig. 2.18 - Meccanismo di accumulo di acqua al centro dell'anello atlantico, in corrispondenza del Mar dei Sargassi.

L'acqua, la cui densità è aumentata al centro dell'anello, è spinta dalla forza di gravità a sprofondare e a muoversi ai lati del rigonfiamento (fig. 2.19). La corrente risultante dalla combinazione dell'effetto del vento e della forza di Coriolis, detta **corrente geostrofica**, ruota in senso orario a formare un grande vortice, come si può vedere dalla figura sottostante.

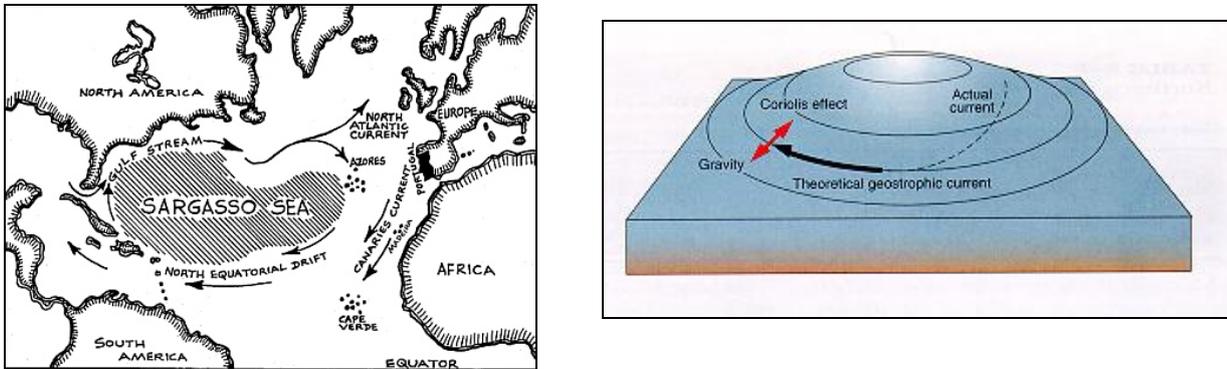


Fig. 2.19 - Corrente geostrofica e circolazione ciclonica in nord Atlantico

Una caratteristica importante di questi sistemi di correnti è l'intensificazione della corrente lungo i margini continentali occidentali. Per esempio la Corrente Kuroshio, che fa parte del giro di corrente presente nel nord Pacifico (vedi oltre), è circa 15 volte più veloce, 20 volte più stretta e 5 volte più profonda della **Corrente della California**, che scorre sull'altro versante (est) del Pacifico subtropicale. Lo stesso fenomeno, che riguarda anche la **Corrente del Golfo** nell'Atlantico occidentale, è dovuto in parte al fatto che il rigonfiamento di acqua che caratterizza i grandi giri di corrente, non si forma al loro centro ma è maggiormente spostato verso i margini continentali occidentali. La corrente geostrofica è pertanto maggiormente circoscritta sul lato occidentale rispetto a quello orientale, pertanto scorre più velocemente, come avviene per un fiume quando il suo letto si restringe.

Le correnti superficiali principali, provenendo dalle regioni equatoriali, hanno forti differenze termiche rispetto all'acqua oceanica circostante e, di conseguenza, importanti ricadute sul clima terrestre. Un esempio è la Corrente del Golfo che si forma dalla Corrente Equatoriale Atlantica quando quest'ultima è costretta a piegare verso NE dal margine continentale americano. Si forma all'altezza del Golfo del Messico e da qui scorre verso nord lungo le coste orientali degli Stati Uniti per spostarsi, in parte verso NE in una corrente più diffusa e lenta che attraversa l'Atlantico raggiungendo prima l'Islanda, poi le isole Faroer e il nord della Norvegia. La corrente racchiude e conserva una grande quantità di calore immagazzinato alla sua origine ed esercita un effetto mitigante sul clima nord europeo.

L'altro grande ramo della corrente del Golfo, spostandosi verso est, viene continuamente deflesso dalla forza di Coriolis verso destra, cosicché le acque scorrono lungo le coste occidentali dell'Europa e dell'Africa chiudendo così il ciclo.

L'altra grande corrente superficiale che scorre nell'emisfero boreale è la **Corrente N-Equatoriale**, nota anche come Kuroshio, che all'altezza dell'Indocina piega a NE lambendo le coste giapponesi Pacifico settentrionale.

Nell'emisfero australe è particolarmente importante il sistema di correnti che si sviluppa tra l'Australia e l'America Meridionale (**Corrente S-Equatoriale**). Gli alisei, spirando verso occidente, accumulano acqua calda nel Pacifico occidentale e la superficie del mare è circa mezzo metro più alta in Indonesia che in Ecuador. La temperatura dell'acqua è di circa 8°C più alta nel Pacifico occidentale rispetto alle coste del sud America a causa della risalita di acque profonde più fredde

specialmente in corrispondenza del Perù. Queste ultime sono ricche di nutrienti e innescano enormi fioriture fitoplanctoniche, che a loro volta sostengono produzioni ittiche elevatissime. Il sistema di correnti non è molto stabile. Periodicamente possono svilupparsi condizioni particolari per cui la forza degli alisei diminuisce, le piogge che sono normalmente sul Pacifico occidentale si spostano verso est e si hanno periodi di siccità in Australia e in Indonesia, mentre la risalita delle acque fredde al largo del Sud America si attenua portando a una decisa diminuzione dell'abbondanza degli organismi marini e quindi della pesca. Queste particolari condizioni, che prevedono acque più calde e più povere di nutrienti lungo le coste peruviane, si hanno spesso nel periodo natalizio e per questa ragione il fenomeno viene chiamato **El Niño**. Questa oscillazione è uno dei fenomeni che ha la maggior rilevanza nel determinare la meteorologia del nostro globo anche in zone distanti dall'Oceano Pacifico.

Alle latitudini temperate, l'azione dei venti occidentali, determina il prevalere di correnti superficiali che si dirigono verso est. Nell'emisfero australe è particolarmente rilevante la **Corrente Circumpolare Antartica** che scorre attorno all'Antartide, senza incontrare ostacoli. Due rami principali di questa corrente deviano verso nord, uno da luogo alla **Corrente del Perù** che costeggia le coste della Patagonia mentre l'altro scorre tra l'Australia e la Nuova Zelanda.

2.2.1.3 Correnti verticali

Il Mar dei Sargassi, come abbiamo visto, rappresenta un'area di sprofondamento delle acque. In tutti quei casi in cui si ha il movimento verticale di acque dalla superficie verso le maggiori profondità si parla di **downwelling**. Il fenomeno opposto, cioè di risalita delle acque profonde verso la superficie è noto come **upwelling**. Vengono quindi detti **upwelling** quei movimenti di acqua in grado di portare in superficie e quindi verso la zona fotica acque ricche di nutrienti (fig. 2.20).

Gli upwelling possono avere diversa origine, ma le principali cause sono i venti costanti che, allontanando le masse d'acqua costiere superficiali, richiamano acque profonde, la presenza di particolari morfologie del fondale con risalite brusche in grado di forzare le correnti di fondo verso la superficie o ancora le correnti di mare aperto divergenti che richiamano acque profonde.

Quando un vento soffia in maniera costante sulla superficie del mare induce lo spostamento dell'acqua superficiale in sua direzione. La forza di Coriolis fa sì che la corrente prodotta dal vento venga deviata, come abbiamo già visto, di 90° verso destra nell'emisfero boreale e verso sinistra in quello australe. Il movimento netto della corrente assume una direzione di 90° rispetto a quella del vento per l'effetto di Ekman (vedi paragrafo precedente).

Vi sono cinque principali correnti costiere associate ad upwelling (fig. 2.10) e sono conosciute come correnti californiana, peruviana, somala, del Bengala e delle Canarie. Tutte queste correnti interessano i margini orientali continentali dove i venti predominanti, paralleli alla costa, sono sufficientemente intensi da determinare lo spostamento verso il largo delle acque superficiali e la risalita di acque profonde e ricche di nutrienti che innescano enormi fioriture fitoplanctoniche. Queste ultime, a loro volta, sostengono enormi produzioni ittiche, costituite soprattutto da pesce pelagico. Le zone di upwelling sono di conseguenza famose per la loro importanza come aree di pesca.

Le aree di downwelling, di cui le aree centrali dei grandi anelli di correnti oceaniche, costituiscono un esempio, sono invece aree a bassa produttività a causa dello sprofondamento del fitoplancton in strati d'acqua poco illuminati e all'assenza di risalita di nutrienti dal fondo.

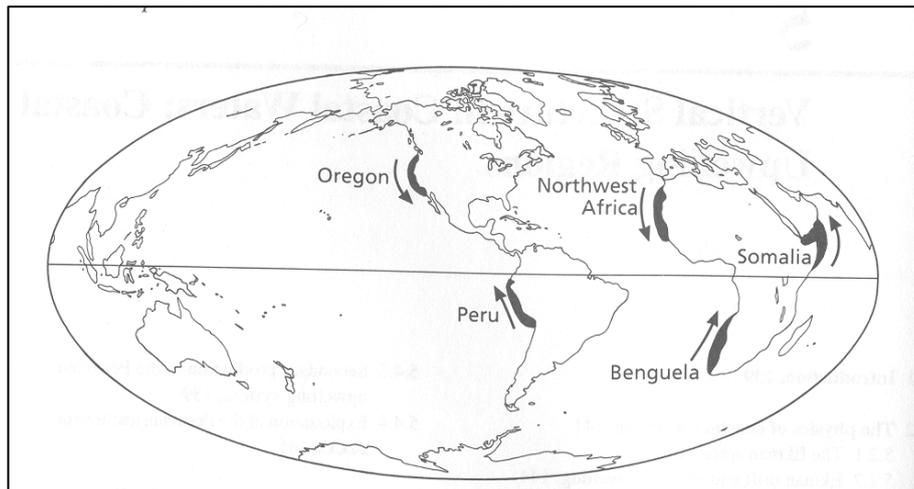


Fig. 2.20 - Principali aree di upwelling del mondo. Le frecce indicano i venti dominanti.

Upwelling locali ed intermittenti si osservano anche in vicinanza di isole del largo che si sollevano da fondali molto profondi (es. isole Seychelles e Galapagos).

Upwelling si possono avere anche in mare aperto. Uno degli esempi più conosciuti è quello della cosiddetta **divergenza equatoriale** che si verifica in quella fascia oceanica tra 10° N e 10° S. Qui gli Alisei, che spirano in direzione occidentale, producono le correnti equatoriali. Queste tendono a divergere dall'equatore a causa della forza di Coriolis che le devia verso nord nell'emisfero settentrionale e verso sud in quello meridionale. Le acque superficiali che si spostano sono rimpiazzate dalla risalita di acque profonde.

2.2.1.4 Correnti profonde

Alle alte latitudini le acque fredde e dense possono sprofondare e spostarsi verso le basse latitudini. La profondità raggiunta da queste masse d'acqua varia in relazione alla loro densità e a quella dei diversi strati d'acqua. Le acque oceaniche sono, infatti, costituite da una serie di strati di acqua sovrapposti in ordine tale che quelli con densità maggiore scorrono sotto gli strati più caldi. Uno schema ideale della struttura verticale dell'Oceano Atlantico mostrerebbe come ci sia una continuità tra le acque superficiali delle alte latitudini con quelle profonde delle basse latitudini (fig. 2.21). Ciò è dovuto al fatto che le acque fredde del **Mare di Weddell** in Antartide, rese ancora più dense dalla formazione dei ghiacci, sprofondano e si spostano verso nord, scorrendo in prossimità del fondo (**Antarctic Bottom Water**: AABW). A latitudini minori, in prossimità del circolo antartico, le acque fredde sono meno dense di quelle del Mare di Weddell e sprofondando scorrono verso nord sotto lo strato di acque superficiali più calde, ma al di sopra dell'Antarctic Bottom Water. In maniera speculare si comportano le acque fredde dell'Atlantico nord orientale, presenti lungo le coste norvegesi e della Groenlandia, che a loro volta formano uno strato d'acqua intermedio e profondo che scorre verso sud (**North Atlantic Deep Water** NADW). Anche in quest'area la discesa è accelerata quando l'acqua di superficie, a bassa salinità, ghiaccia. Il sale nell'acqua di superficie si libera dal ghiaccio e si aggiunge all'acqua proprio sotto il ghiaccio che si è appena formato. L'aumento nella salinità dell'acqua porta anche un aumento di densità di questa ultima, innescando la sua discesa in profondità. L'acqua di superficie che sprofonda si dirige verso sud e richiama l'arrivo di nuova acqua di superficie più salata da sud-ovest. Questa corrente è proprio la Corrente del Golfo. La formazione di acque profonde nel Nord Atlantico costituisce quindi una pompa gigantesca, strettamente connessa al sistema di correnti superficiali a formare un unico grande sistema oceanico di circolazione delle acque (**Conveyor Belt**: nastro trasportatore).

L'acqua profonda atlantica si sposta, infatti, a sud-est per scorrere lungo il versante americano. A sud dell'equatore questa corrente è alimentata dalla corrente profonda che fuoriesce dal Mediterraneo attraverso lo Stretto di Gibilterra. Proseguendo ancora verso sud, scorre al di sopra dell'acqua profonda antartica (ABW), e quindi, dopo aver fluito lungo l'Antartide, penetra negli oceani Indiano e Pacifico, circuitando l'Australia e la Nuova Zelanda. La corrente, che adesso occupa uno strato sub-superficiale, ritorna indietro attraverso l'Arcipelago Indonesiano, doppia il Capo di Buona Speranza e attraversa l'Oceano Atlantico per ricongiungersi alla Corrente del Golfo e ricominciare il ciclo. E' stato calcolato che un'ipotetica molecola d'acqua impiega circa 1000 anni a completare l'intero percorso (fig. 2.22).

Lo sprofondamento delle acque ha, inoltre, un'importanza cruciale per la vita sui fondi più profondi oceanici assicurando il rifornimento di ossigeno alle comunità di organismi presenti. Le acque fredde sono, infatti, sature di ossigeno, che viene consumato in maniera ridotta durante il loro spostamento in profondità e non si determinano quindi fenomeni di **anossia** sui fondi abissali.

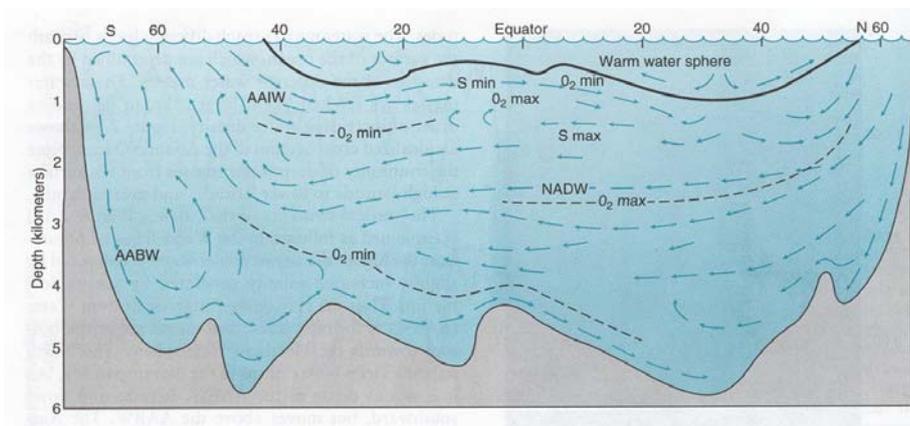


Fig. 2.21 - Struttura verticale dell'Oceano Atlantico e principali correnti profonde

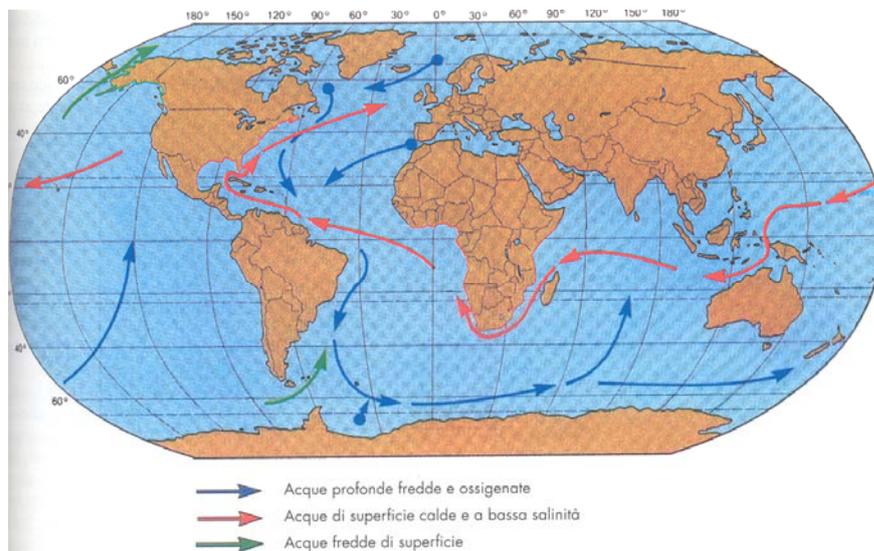


Fig. 2.22 - Circolazione globale oceanica e percorso del Conveyor Belt (da Cognetti, Sarà e Magazzù., 1999. *Biologia Marina*, Calderini edit.)

2.2.2 Onde

Il vento che spira sulla superficie dell'acqua determina il formarsi di onde che appaiono in superficie come una serie di creste (la parte più alta dell'onda) e di cavi o ventri (la parte più bassa) che si muovono in direzione del vento.

Le onde sono perturbazioni del mezzo acqueo che si propagano a grande distanza senza sostanziale trasferimento di massa, con una velocità costante e senza subire significative modificazioni della forma. Sotto l'azione del vento le onde continuano a crescere in rapporto alla velocità, alla persistenza e alla distanza dalla quale il vento spira sull'acqua (Fetch del vento).

In una fase iniziale, il vento che spira sulla superficie del mare determina per attrito il formarsi di increspature di piccole dimensioni, dette anche onde capillari, che si spostano velocemente e scompaiono non appena cessa il vento.

Se il vento si intensifica, raggiungendo velocità superiori a 1 o 2 nodi, comincia ad esercitare sull'acqua oltre che un attrito anche una pressione che determina un abbassamento del punto in cui è maggiormente esercitata e un innalzamento compensativo in corrispondenza del punto in cui lo è di meno. Le onde che si formano sono dette di "gravità" perché si muovono sotto l'azione della forza di gravità. Sono le normali onde, che si spostano nella direzione del vento, e continuano a propagarsi per diverso tempo dopo la fine del vento.

La geometria delle onde di gravità è espressa da poche dimensioni (fig. 2.23):

- Lunghezza d'onda (L): è la distanza tra due creste successive;
- Altezza dell'onda (H): è la distanza verticale tra la cresta e il cavo dell'onda; è proporzionale alla velocità del vento, alla durata del vento e al fetch o distanza dalla quale il vento spira.
- Periodo (T): è il periodo di tempo necessario per il passaggio, rispetto a un punto di riferimento di due creste successive;
- Velocità (V): è la velocità a cui viaggia una cresta o un altro specifico punto dell'onda ed è data dal rapporto L/T .

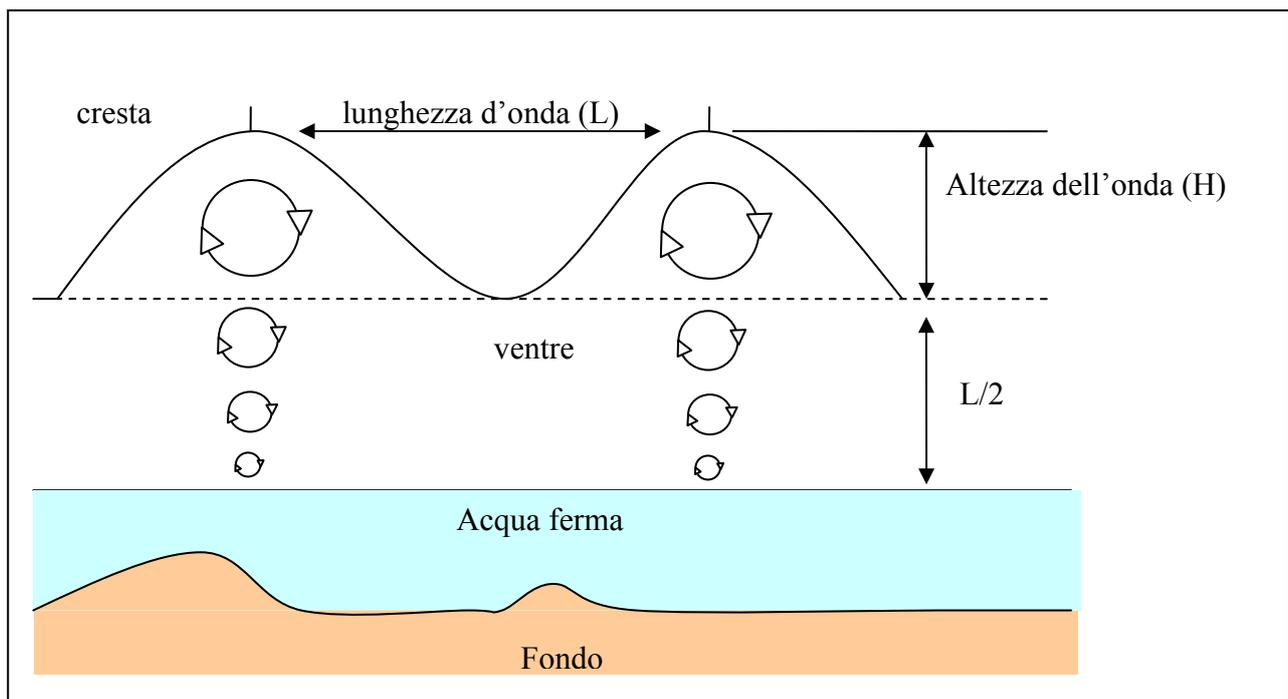


Fig. 2.23 - Dimensioni delle onde e moto delle particelle

Al passaggio dell'onda le particelle d'acqua non sono trasportate, ma si muovono all'interno di un'orbita circolare, il cui diametro è uguale all'altezza dell'onda stessa. All'aumentare della profondità al di sotto dell'onda il diametro dell'orbita entro cui si muovono le particelle diminuisce progressivamente per diventare insignificante ad una profondità pari a $L/2$.

Pertanto il moto dell'acqua è apparente; le sue particelle percorrono solamente traiettorie pressoché circolari, che diventano sempre più piccole verso il fondale (fig. 2.24). A una profondità equivalente a circa la metà della lunghezza dell'onda, il movimento circolare, ormai indebolito, si trasforma in piccolissimi spostamenti su un piano pressoché orizzontale, per esaurirsi subito dopo.

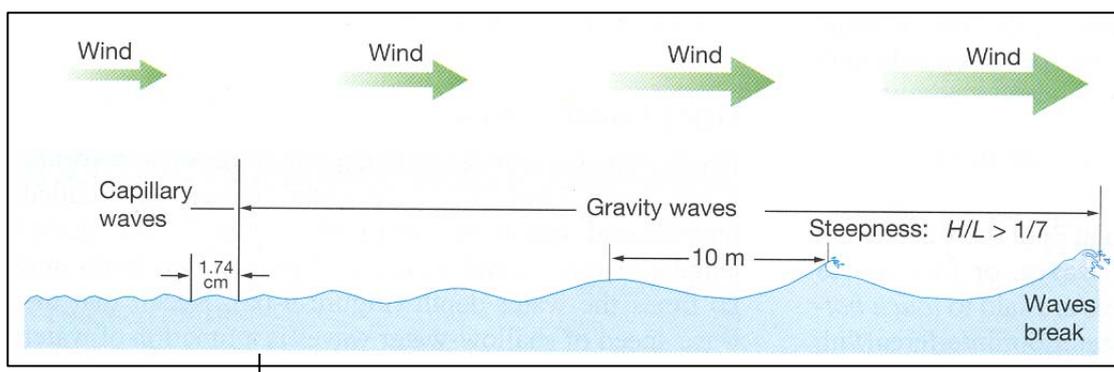


Fig. 2.24 - Formazione delle onde capillari e di gravità (da Thurman e Trujillo, Introductory Oceanography, Pearson Prentice Hall, New Jersey, 2004)

Quando le onde si approssimano alla riva subiscono l'effetto della presenza del fondo. Il fondale interferisce, infatti, con il moto delle particelle d'acqua, a causa dell'attrito che provoca uno schiacciamento graduale dell'orbita delle particelle in ellisse, fino a quando, a contatto con il fondo il moto diventa orizzontale e l'onda frange.

La geometria di un'onda che si approssima alla riva si modifica profondamente: l'altezza aumenta progressivamente e la cresta si inclina sempre più in avanti, allo stesso tempo diminuisce la lunghezza d'onda mentre il periodo rimane costante (fig. 2.25). Il risultato è che l'onda si rompe (frangente) quando la profondità dell'acqua è circa $1/3$ della sua altezza. In questa situazione il moto ondoso determina anche il trasporto di masse di acqua che si frangono sulla battigia.

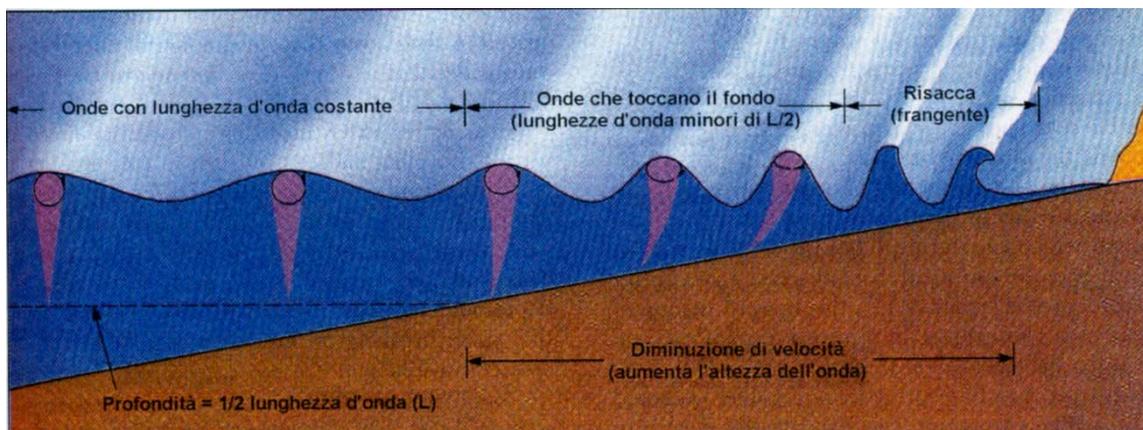


Fig. 2.25 - Comportamento di un'onda al suo approssimarsi verso riva (da Cognetti, Sarà e Magazzù., 1999. Biologia Marina, Calderini editore.)

Correnti lungo costa

Generalmente le onde arrivano sulla costa con un certo angolo rispetto alla linea di riva, ciò determina il formarsi di correnti parallele alla costa (“**longshore currents**”), responsabili del trasporto di sedimenti lungo riva e di fenomeni erosivi e di **ripascimento** delle spiagge (fig. 2.26). In alcuni punti lungo la costa queste correnti possono essere improvvisamente deviate da irregolarità e ostacoli verso il largo dando luogo alle cosiddette “**rip currents**”.

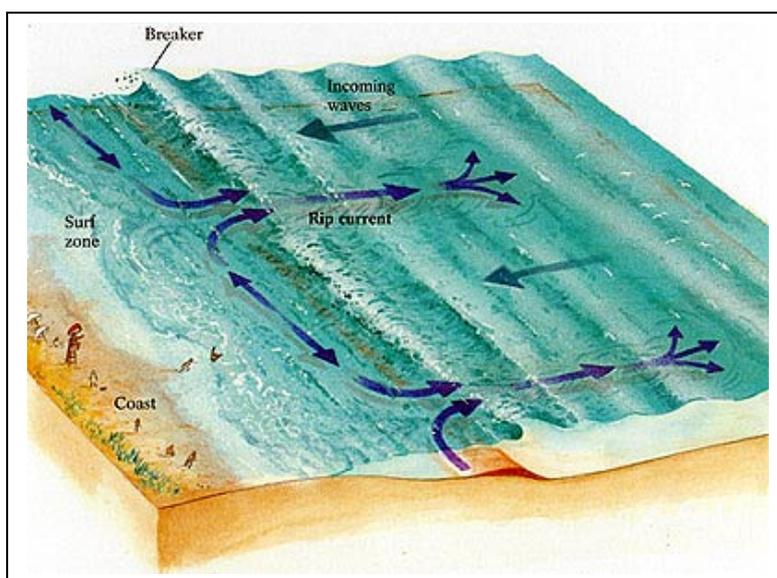


Fig. 2.26 - Trasporto di acqua in prossimità di una spiaggia esposta

2.2.3 Maree

Le maree sono movimenti periodici di innalzamento e abbassamento del livello delle acque causati dagli effetti gravitazionali della luna e del sole, modulati dalla rotazione terrestre e dalla morfologia dei fondali (fig. 2.27).

Sia la luna che il sole esercitano un'attrazione significativa sugli oceani, la luna ha, però, un effetto maggiore essendo molto più vicina alla terra del sole.

La forza di gravità che agisce tra due corpi è, infatti, direttamente proporzionale al prodotto della loro massa e inversamente proporzionale al quadrato della distanza tra essi. Benché il sole abbia una massa molto maggiore di quella della luna, la sua distanza dalla terra è tale che l'effetto sulle maree si riduce al 50% di quello esercitato dalla luna.

L'escursione delle maree è in gran parte determinato dalla differenza di attrazione gravitazionale sugli oceani, dovuto al differente allineamento del sole e della luna rispetto alla terra. L'attrazione gravitazionale è massima sul lato della terra più vicino alla luna, dove l'acqua viene attirata verso la luna stessa, producendo maree alte. Lo stesso effetto sulle maree si verifica sul lato diametralmente opposto della terra. Qui l'attrazione gravitazionale è minima e si combina con la forza centrifuga, determinata dal movimento rotazionale della terra, per indurre un “rigonfiamento” delle acque. Basse maree si verificano invece in quelle aree della terra, tra le aree di alta marea, dove non c'è un eccesso di spinta indotta dalla forza centrifuga.

In ogni area marina si dovrebbero verificare teoricamente due basse e due alte maree ogni giorno perché la luna “passa” in corrispondenza di ogni punto della terra ogni 24 ore e 50 minuti. La luna ha quindi un “ritardo” rispetto alla rotazione terrestre di 50 minuti che fa sì che fra una marea e l'altra vi sia appunto un ritardo di 50'. Le maree che si ripetono due volte al giorno sono dette

maree semidiurne. Alcune località della terra hanno soltanto un'alta e una bassa marea al giorno (**maree diurne**), mentre molte aree dell'Oceano Indiano e dell'Oceano Pacifico hanno maree miste. Le maggiori escursioni di marea si verificano quando alla forza di attrazione gravitazionale della luna si aggiunge quella del sole. Ciò accade in corrispondenza della luna piena e nuova, quando luna e sole vengono a trovarsi allineati in modo tale che le forze di attrazione che essi esercitano sulla terra si sommano dando luogo ai massimi di marea (**maree di sizigie**). Le **maree di quadratura** si hanno invece quando la luna è in prossimità del primo e terzo quarto e la forza gravitazionale esercitata dei due corpi stellari è sfasata in modo tale che quella relativa al sole riduce le maree prodotte dalla luna (fig. 2.27).

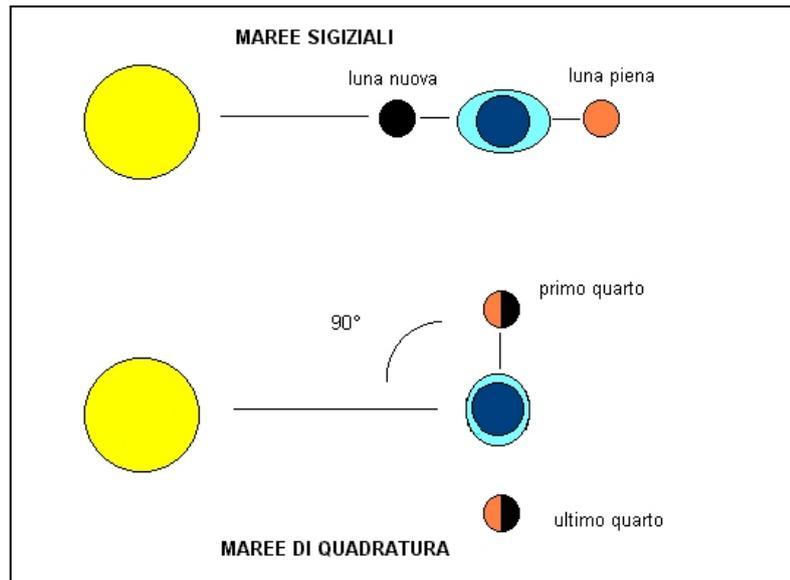


Fig. 2.27 - Maree sizigiali e di quadratura.

3.0 MORFOLOGIA DEI FONDALI E DISTRIBUZIONE DEI SEDIMENTI

3.1 Formazione e dinamica della crosta oceanica

La teoria della **tettonica a zolle**, originalmente proposta nel 1912 dallo scienziato tedesco A. Wegener, ci dice che la parte superiore della terra (**litosfera**) è composta da un mosaico di placche sottili fluide della sottostante **astenosfera** (fig. 3.1).

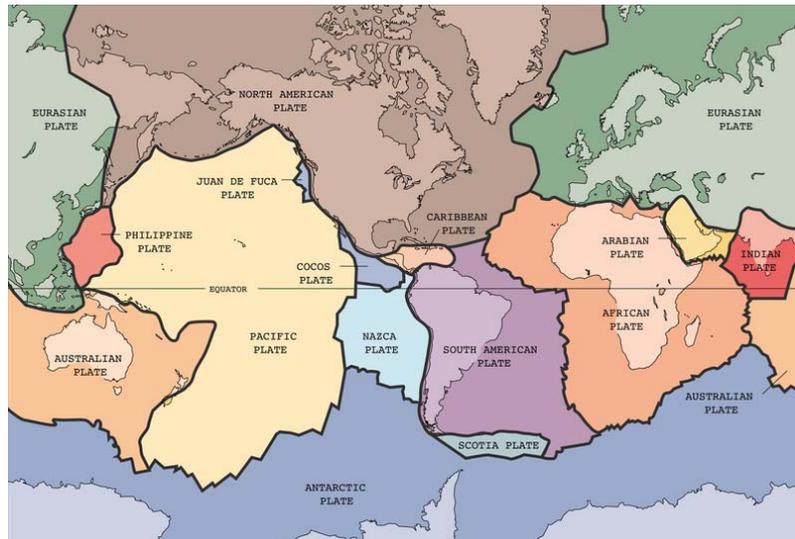


Fig. 3.1 - Placche continentali

I margini tra le placche (o zolle) sono classificati in tre differenti categorie a secondo se le placche convergono, divergono o scorrono orizzontalmente una rispetto all'altra.

I limiti di due placche convergenti sono costituiti dalle **fosse oceaniche**, si parla invece di **dorsali** se le placche sono divergenti; nel caso di due placche che si muovono orizzontalmente l'una rispetto all'altra si parla di **faglie trasformi**.

I margini divergenti sono particolarmente importanti per la formazione e il rinnovo dei fondali oceanici. Sono caratterizzati dalla presenza delle dorsali medio-oceaniche, sollevamenti, più o meno continui (sistema delle dorsali medio-oceaniche) che raggiungono i 2.000 m di altezza rispetto al fondo oceanico circostante e di una larghezza, perpendicolare alla direzione della dorsale, pari a circa 1.000 km. In alcuni casi le dorsali emergono per formare isole vulcaniche, come nel caso delle Azzorre dell'Islanda, situate lungo l'allineamento della dorsale medio-atlantica (fig. 3.2).



Fig. 3.2 - Dorsali oceaniche

Lungo la linea centrale delle dorsali è presente una depressione, nota come rift valley, attraverso cui fuoriescono rocce fluide dall'astenosfera che, sospinte ai lati e verso l'alto formano delle catene parallele da ambedue i lati. La datazione delle rocce basaltiche disposte in fasce parallele ai lati delle dorsali, ha dimostrato come l'età delle rocce aumenti man mano che ci si allontana dalle dorsali, a dimostrazione del ruolo che esse hanno nell'espansione della crosta oceanica.

La velocità di allontanamento delle masse crostali sui due lati della dorsale è stata valutata dell'ordine dei 2 cm all'anno circa, ma è variabile da oceano ad oceano.

Lungo le dorsali è dunque prevalentemente concentrata l'attività vulcanica sottomarina. Essa consiste essenzialmente in eruzioni nelle quali i magmi sono emessi attraverso lunghe fratture. Anche l'attività sismica è frequente ed è concentrata nella fascia centrale, caratterizzata da fenomeni di tettonica distensiva.

Il nuovo materiale che si forma a livello della rift valley entra a far parte di una zolla rigida e, siccome l'area della superficie terrestre rimane invariata nel tempo, le zolle devono venir distrutte da qualche parte con la stessa velocità con cui vengono create.

Ciò avviene per **subduzione** a livello delle zone di convergenza che sono costituite dalle fosse abissali (fig. 3.3). Queste sono depressioni lunghe e strette con pareti relativamente ripide che superano generalmente i 6000 m di profondità e possono superare gli 11.000 m come nel caso della fossa delle Marianne. Quando una placca oceanica molto densa collide, a livello di una fossa oceanica, con una placca continentale meno densa, si forma tipicamente una zona di subduzione ove il materiale oceanico scende in profondità lasciando il materiale continentale in superficie. Questo è ciò che avviene nell'area lungo la costa ovest del Sud America, ove la Placca di Nazca viene subdotta dalla placca continentale del sud America. Subducendo, questo materiale viene notevolmente scaldato e produce materiale fluido e gassoso che tende a risalire in superficie formando vulcani o catene vulcaniche costiere (es. Ande).

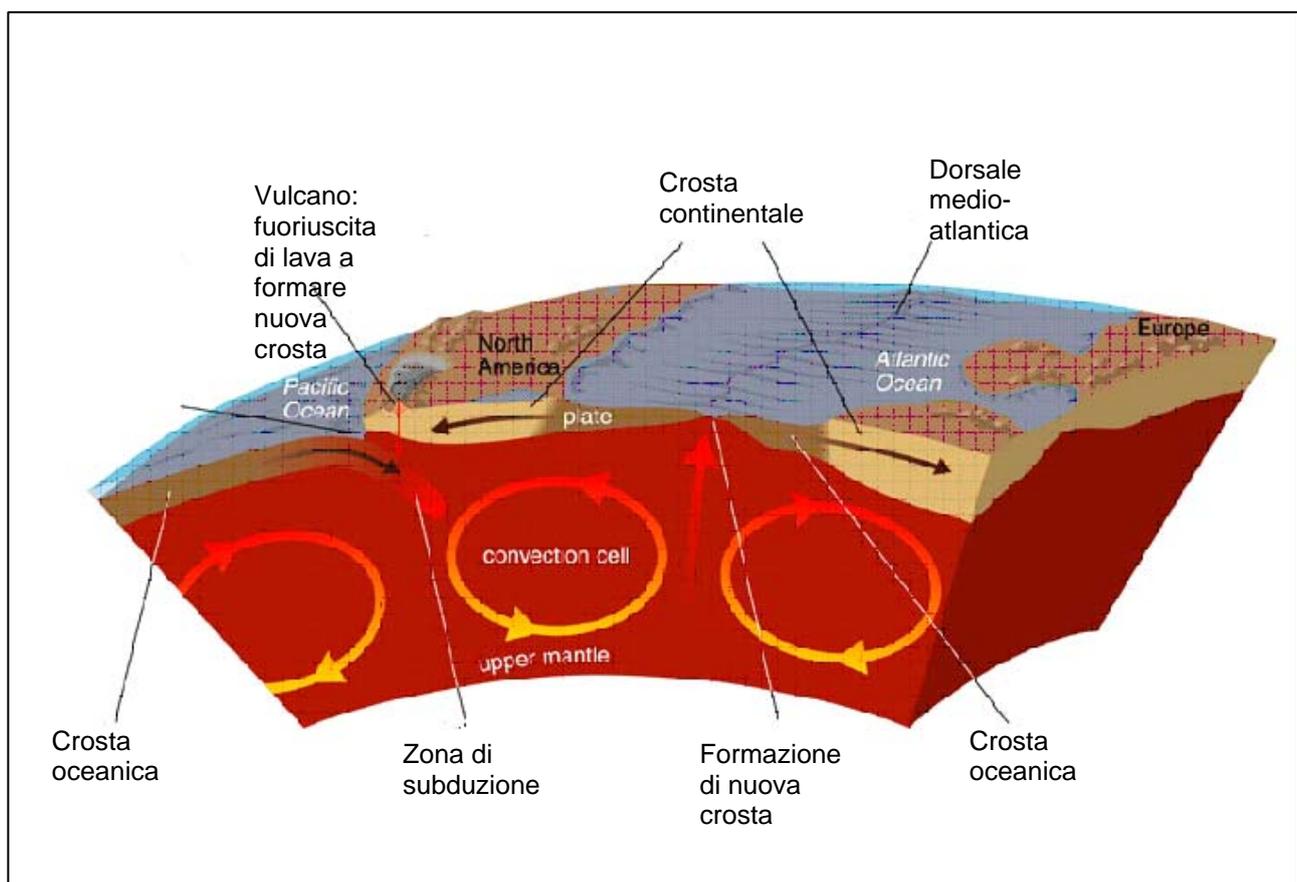


Fig. 3.3 - Formazione di nuova crosta oceanica a livello della dorsale medio-atlantica e subduzione lungo il margine continentale sud americano (placca di Nazca)

3.2 Morfologia dei fondali

La topografia dei fondali oceanici si presenta estremamente varia e tormentata, tuttavia è possibile schematizzare un profilo geomorfologico esemplificativo in cui si riconoscono 4 zone fondamentali: la **piattaforma continentale**, la **scarpata continentale**, la **piana batiale** e le **fosse oceaniche** (fig. 3.4).

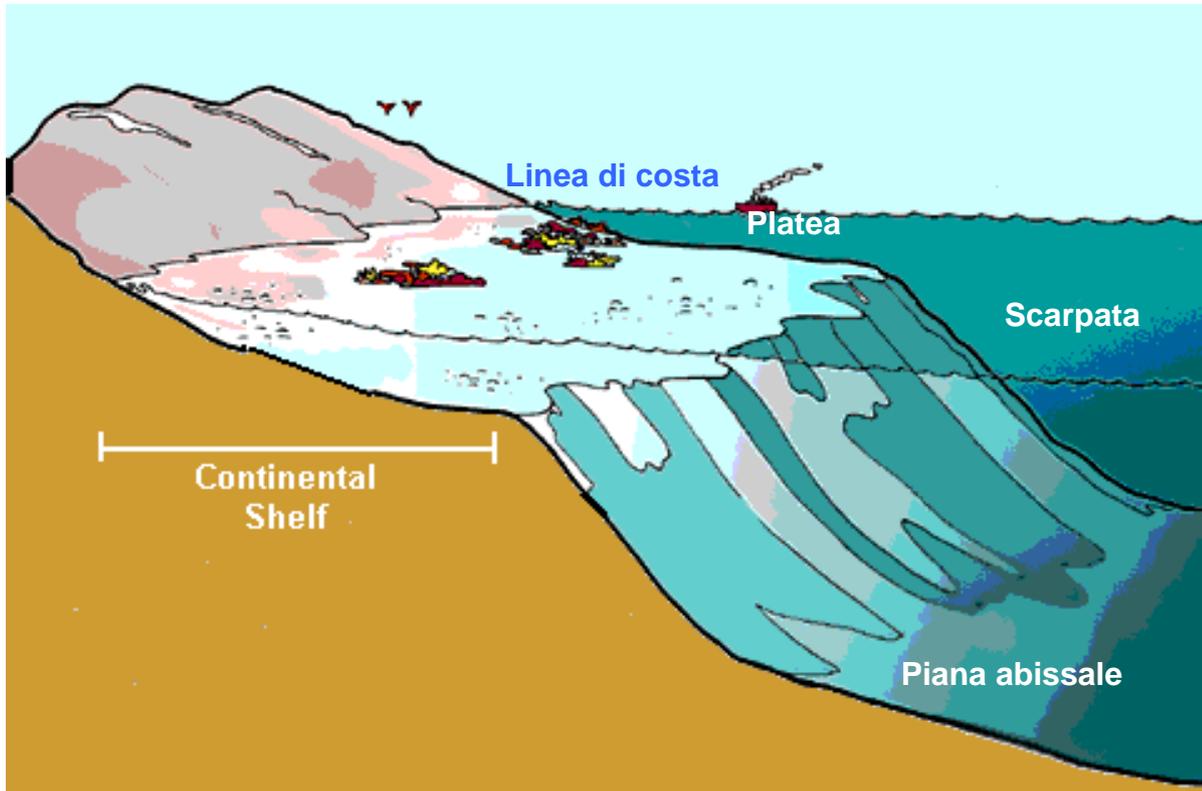


Fig. 3.4 - Morfologia del fondo oceanico

3.2.1 La piattaforma continentale

La piattaforma continentale o platea è definita come quella porzione sommersa di continente caratterizzata da bassi fondali e deboli pendenze del fondo marino (tra 0.1° e 1°) ed è associata, alle medie latitudini, a una sedimentazione limoso-argillosa. Essa è delimitata verso largo da un bordo esterno o ciglio (*shelf break*), ubicato a una profondità di circa 150 m e identificato da un brusco aumento della pendenza del fondo; si distinguono una piattaforma interna, estesa fino a una profondità di 40-50 m e una piattaforma esterna, da 40-50 m fino al ciglio.

La piattaforma, così come la scarpata che ne determina il ciglio esterno, è un elemento strutturale, legato cioè all'evoluzione tettonica dei continenti. Al motivo strutturale si sono poi sovrapposti gli effetti prodotti dalle **oscillazioni glacioeustatiche** del livello marino, responsabili di importanti modificazioni sui margini continentali.

Nella maggior parte dei casi la **sedimentazione** attuale che interessa la piattaforma è per lo più di natura terrigena, essendo alimentata dal carico solido trasportato dai corsi d'acqua; al contrario, nel caso di piattaforme isolate, che bordano per esempio piccole isole, la sedimentazione è fortemente controllata dall'attività biologica (**sedimenti biogenici**), come nel caso dei sedimenti calcarei delle piattaforme tipo Bahamas e Golfo Persico, per i quali sono stati riconosciuti evidenti fenomeni di biomineralizzazione.

La distribuzione dei sedimenti superficiali lungo le piattaforme continentali è generalmente controllata dall'azione del moto ondoso che opera una separazione abbastanza netta tra carico di

fondo (sabbia) e carico sospeso (fango). Il primo è concentrato sottocosta, nelle spiagge, nelle barriere, ecc.; il secondo è disperso più al largo dall'inerzia della stessa corrente fluviale (pennacchi torbidi), da onde di tempesta, correnti di marea e correnti costiere, e forma la cosiddetta lente o coltre di fango. Lungo la piattaforma è però possibile trovare anche sedimenti grossolani depositi in condizioni diverse da quelle attuali (sabbie relitte). Essi sono interpretati come depositi continentali e litorali pleistocenici non in equilibrio con le condizioni attuali e ricoprono ben il 70% delle piattaforme continentali.

La piattaforma continentale si caratterizza inoltre per la presenza, spesso consistente di fondi rocciosi. Da un punto di vista ambientale è la zona in cui sono più intense le oscillazioni di temperatura e salinità e dove l'azione del mare (onde, maree e correnti) ha un effetto considerevole sulle comunità di organismi.

I fondi della piattaforma, almeno fino alla profondità di penetrazione della luce, possono essere poi colonizzati dagli organismi bentonici vegetali, alghe e piante marine (fig. 3.5).



Fig. 3.5 - Prateria di *Posidonia oceanica*

Per quanto riguarda il bordo della piattaforma continentale, questo decorre per oltre 300.000 Km lungo i margini della piattaforma terrestre separando due distinte province: la piattaforma continentale e la scarpata continentale. In corrispondenza di questa fascia di transizione la pendenza del fondale si accentua bruscamente e il declivio forma un angolo più o meno ottuso che generalmente varia tra 5 e 10°.

La conformazione del margine e la natura del sedimento che lo caratterizza sono stati poi profondamente condizionati durante i periodi glaciali, dal Pliocene in poi, quando, grazie all'abbassamento del livello delle acque formava o era prossima alla linea di costa. La natura "relitta" del bordo della piattaforma delle regioni temperate appare in maniera chiara dall'origine organogena del sedimento.

Da un punto di vista morfodinamico, il margine della piattaforma costituisce un'area ad elevata energia innescata dal gioco delle correnti e dalle turbolenze prodotte in prossimità del fondale dai fronti che separano le acque di scarpata da quelle di piattaforma.

Per quanto riguarda la linea di costa questa può essere alta, costituita cioè da falesie rocciose, o bassa, cioè che degrada dolcemente verso il mare e costituita generalmente da sabbie. L'evoluzione delle coste, e quindi dei profili della linea di riva, è il risultato dell'azione del moto ondoso, delle correnti e delle maree a cui si aggiungono le variazioni nel tempo del livello del mare.

Il moto ondoso esercita un'azione differente sulle coste a secondo del profilo. Sulle spiagge il flusso della risacca asporta i sedimenti dal fondo e li trascina alternativamente verso la riva e verso il largo, levigandoli e assottigliandoli nel tempo.

L'azione del moto ondoso sulle coste alte determina il progressivo sgretolamento delle rocce con un'intensità che dipende dall'energia meccanica che le onde sono in grado di liberare durante il flusso e anche dalla composizione delle rocce stesse.

I sedimenti, che derivano sia dall'azione erosiva del mare sulla costa che di quella degli agenti atmosferici sulla crosta terrestre vengono trasportati dal moto ondoso e dalle correnti lungo costa, dando luogo alle **spiagge** e ai **cordoni litorali**.

Le spiagge sono accumuli di sedimento che si estendono dalla linea di bassa marea verso l'entroterra. La granulometria del sedimento è variabile, anche se generalmente predominano le sabbie, ma sono anche frequenti le ghiaie e i ciottoli.

Quando il sedimento si deposita al centro di una baia, e ciò avviene perché l'energia di trasporto viene bilanciata da quella di risacca, si forma una barriera che, per accumulo di nuovo materiale, può emergere dando luogo ad un cordone litorale. Questo finisce per separare il mare aperto da un bacino retrostante. Quando i cordoni litorali sono caratterizzati da dune sviluppate che forniscono loro una maggiore stabilità si parla di **tomboli**. Un esempio è dato dalla **laguna** di Orbetello racchiusa da tomboli ben sviluppati. I bacini costieri vengono definiti lagune quando sono presenti ampie bocche di collegamento con il mare e sono quindi le maree a determinarne il regime idrico. Si parla di **stagni costieri** e **laghi costieri**, nel caso di bacini isolati da un cordone litoraneo, che presentano collegamenti occasionali o periodici con il mare aperto e che sono quindi poco influenzati dalle maree. La distinzione tra questi due corpi idrici è spesso confusa: gli stagni, a differenza dei laghi costieri, presentano una maggiore fluttuazione del livello delle acque, che è condizionato in alcuni casi anche dalle piogge.

La morfologia costiera è in equilibrio dinamico con l'ambiente, le spiagge per esempio possono arretrare od avanzare a secondo del prevalere dei fenomeni erosivi o di deposizione.

3.2.2 La scarpata continentale

La scarpata continentale ha inizio oltre il margine della piattaforma e prosegue fino a 3.000 - 4.000 m di profondità terminando in corrispondenza delle piane abissali con una pendenza del fondale che può arrivare fino al 10°. E' spesso solcata da profondi canyon, risultato dell'azione erosiva di correnti fangose (correnti di torbidità) che si generano quando burrasche o terremoti smuovono i sedimenti incoerenti alla testata dei canyon. Avendo densità maggiore di quella dell'acqua circostante, queste correnti scorrono velocemente verso il basso lungo la scarpata continentale e poi, espandendosi sui fondali profondi, rallentano e depositano i materiali in sospensione. Nel corso di milioni di anni le correnti di torbidità hanno deposto estesi e spessi strati di sedimenti che mascherano la topografia irregolare dei fondali, costituendo delle piane abissali ampie e piatte.

I sedimenti della scarpata sono essenzialmente fanghi e silt, derivanti dai processi di erosione delle terre emerse, che vengono trasportati attraverso la piattaforma, per poi venire depositi oltre il margine di quest'ultima.

3.2.3 La piana batiale

La piana batiale, estesa e piatta, occupa l'83% dei fondi oceanici. Al di sopra della sua superficie emergono isole vulcaniche talvolta in attività, come le Hawaii, e talvolta estinte e coperte quasi completamente di barriere coralline, come nel caso degli atolli dell'Oceano Pacifico. Dai fondali oceanici, inoltre, si innalzano rilievi sottomarini isolati di forma generalmente conica (**seamount**);

molti di essi hanno sommità appiattite per l'erosione della parte superiore durante periodi di emersione, e prendono il nome di **guyot**. Al centro della piana abissale si estende la **dorsale medio-oceanica**, una grande catena montuosa sommersa che si prolunga attraverso tutti gli oceani.

3.3 I sedimenti

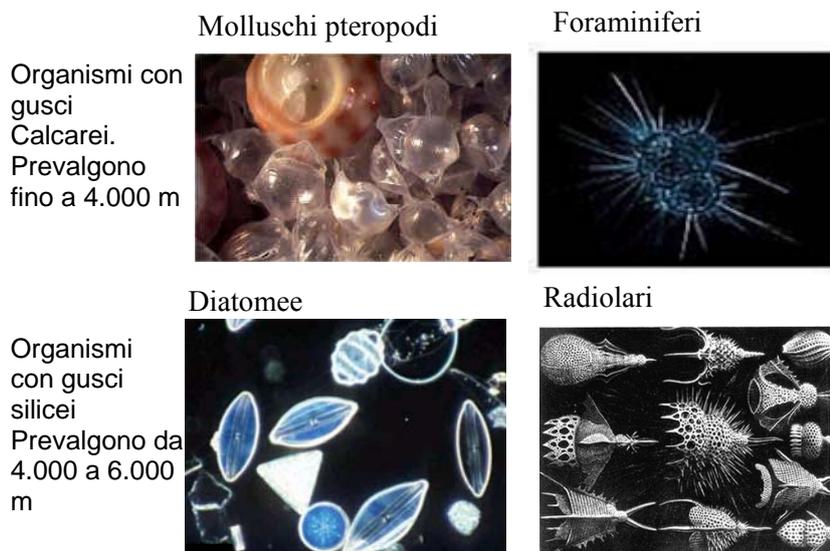
I sedimenti possono essere distinti in due grandi gruppi principali: terrigeni e organogeni. I primi, come già accennato, derivano dall'azione erosiva degli agenti atmosferici e del mare sulle terre emerse e caratterizzano i fondali della piattaforma continentale e della scarpata.

Sono prevalentemente silicei e la loro distribuzione è in funzione dell'energia idrodinamica che diminuisce dalla riva verso il largo. All'aumentare dell'energia aumentano le dimensioni dei granuli che si depositano sul fondo, così si hanno ciottoli, ghiaie e sabbie in prossimità della costa e fanghi sempre più fini verso il largo.

Una classificazione dei sedimenti si basa sulle loro dimensioni:

- Ghiaie: diametro >2 mm
- Sabbie: 2 mm < diametro < 0.062 mm
- Limo: 0.062 mm < diametro < 0.004 mm
- Argilla: diametro < 0.004 mm

I sedimenti organogeni derivano dagli scheletri di organismi animali e vegetali come evidenziato nella figura sottostante. Quelli di natura calcarea, costituiti da organismi come dai Molluschi pelagici **Pteropodi** ed **Eteropodi** e dai **Foraminiferi**, prevalgono fino a 4.000 metri di profondità, mentre i sedimenti silicei, costituiti da scheletri di **Diatomee** e **Radiolari**, sono predominati oltre i 6.000 m di profondità, secondo il seguente schema:



4.0 IL MEDITERRANEO

Il Mar Mediterraneo è un bacino semichiuso con caratteristiche oceanografiche e biogeografiche del tutto peculiari rispetto all'adiacente Oceano Atlantico, con cui è in comunicazione attraverso lo stretto di Gibilterra (fig. 4.1).

Le sue coste si estendono per 22.500 chilometri, circoscrivendo una superficie di circa 3 milioni di chilometri quadrati, mar Nero compreso. La profondità media è di 1.430 m mentre la profondità massima, raggiunta nel mar Ionio, di fronte al Peloponneso (Grecia) è di poco superiore a 5.000 m.

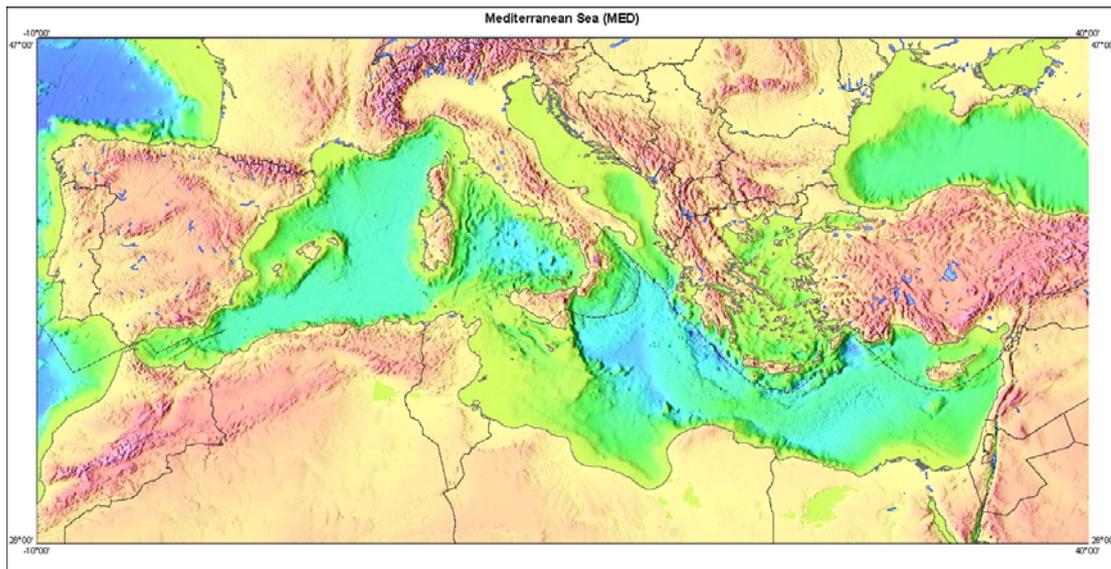


Fig. 4.1 - Bacino del Mediterraneo

La topografia dei fondali del Mediterraneo è estremamente complessa con dorsali, avvallamenti, fosse e canyons che si susseguono da Gibilterra al Bosforo. E' un mare profondo con un ridotto sviluppo della piattaforma continentale, quella porzione di crosta terrestre che si estende fino a 150-200 m di profondità, che costituisce circa il 20% dei fondali. Le aree in cui la piattaforma raggiunge le maggiori estensioni sono l'Adriatico centro-settentrionale, le coste tunisine (Golfo di Gabes), il Tirreno settentrionale (piattaforma Toscana) e il Golfo del Leone. Invece le piane abissali maggiori sono costituite a occidente dai bacini balearico e tirrenico separati tra loro dal complesso delle isole della Sardegna e della Corsica, e a oriente dalla Piana della Sicilia in mar Ionio.

In relazione a questa complessità morfologica del Mediterraneo è possibile distinguere, da un punto di vista climatico e biologico, due bacini principali separati a livello dello stretto di Sicilia: il **Mediterraneo occidentale** e il **Mediterraneo orientale**. Il primo si caratterizza per ampie piane abissali, mentre il secondo appare morfologicamente più complesso e caratterizzato dal sistema della **dorsale mediterranea** che si prolunga a sud del Peloponneso, di Creta e della Turchia.

All'interno di ciascuno dei due bacini principali si possono poi distinguere ulteriori unità distinte che si possono considerare bacini semichiusi.

Il bacino occidentale comprende il **mare di Alboran**, tra Gibilterra e le Baleari; il **Bacino Algero-Provenzale**, tra il mare di Alboran, le coste algerine e il mar Ligure; il **Bacino Tirrenico**, delimitato da Corsica, Sardegna e Sicilia; il **mar Adriatico**, tra la penisola italiana e le coste del ex Jugoslavia.

Il bacino orientale è invece formato dal **mar Ionio**, tra le coste libiche e tunisine e quelle di Italia e Grecia; il **mare Egeo**, tra la Grecia e la Turchia. L'Egeo comunica con il Mar Nero attraverso lo stretto dei Dardanelli. Il Mar Nero è un mare chiuso costituito da una vasta piana batiale che raggiunge i 2.500 m di profondità,

La parte sud-orientale del Mediterraneo orientale è costituita dal **mare di Levante**, delimitato a nord da Creta e dall'arcipelago del Dodecaneso, a sud dalle coste egiziane e siriane e ad est da quelle turche.

Una delle principali peculiarità del Mediterraneo, dal punto di vista delle caratteristiche fisico-chimiche, riguarda il profilo termico verticale. La temperatura al di sotto di 100-150 m di profondità è costante attorno a 13° C al contrario di quanto avviene in Oceano Atlantico, dove la temperatura degli strati più profondi è molto inferiore, raggiungendo un minimo di 2 °C a 5.000 m di profondità. Inoltre il Mediterraneo è caratterizzato da una situazione di **omeotermia** invernale. La temperatura in questa stagione è, infatti, costante a 13°C dal fondo fino alla superficie e ciò, consentendo un completo rimescolamento delle acque, favorisce la risalita negli strati superficiali dei nutrienti e l'ossigenazione dei fondali.

In estate, invece, si forma un termoclino a 20-30 m di profondità, come avviene nelle aree marine temperate (vedi cap. 2).

Un ruolo importante nel determinare le peculiarità termiche del Mediterraneo è svolto dalle acque atlantiche che entrano attraverso lo stretto di Gibilterra (fig. 4.2). Si tratta di una corrente superficiale costituita da acque la cui temperatura non scende sotto a 13-14°C anche in inverno. La scarsa profondità della soglia di ingresso (350 m) impedisce alle acque fredde e profonde atlantiche di penetrare nel bacino mediterraneo e di abbassarne la temperatura.

L'entrata di acqua superficiale atlantica compensa il **deficit idrico** del Mediterraneo dovuto al bilancio negativo che si ha tra perdita di acqua per evaporazione e input di acqua dalle precipitazioni e dagli apporti fluviali (fig. 4.3).



Fig. 4.2 - Caratteristiche generali del sistema di scambio idrico tra Atlantico e Mediterraneo

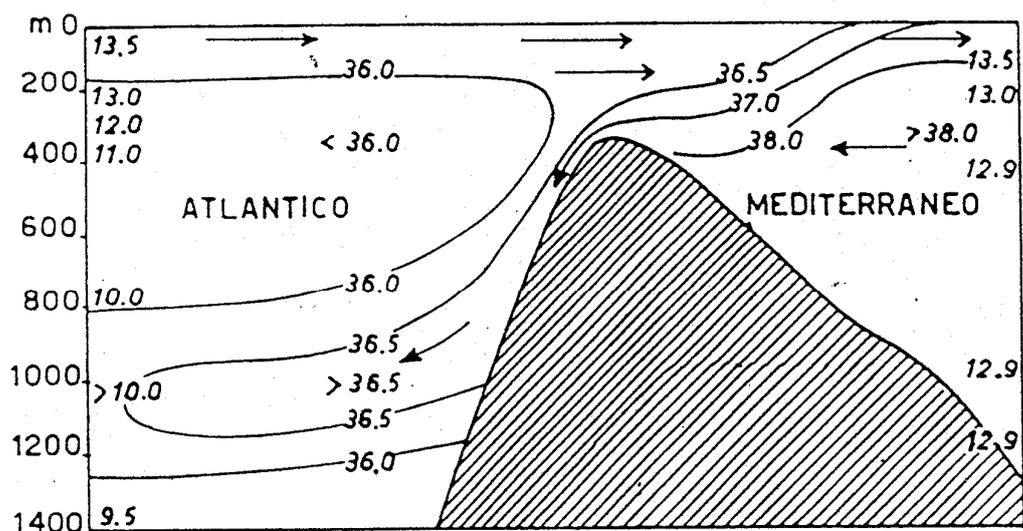


Fig. 4.3 - Scambio delle masse d'acqua attraverso lo Stretto di Gibilterra. Sono indicate le isoaline e la temperatura delle acque alle diverse profondità

Le acque superficiali atlantiche (1.5 milioni di metri cubi al secondo) scorrono in Mediterraneo verso est, attraverso il Mare di Alboran e lungo le coste del nord Africa (**Corrente Algerina**) per biforcarsi in due a sud della Sardegna (fig. 4.4). Uno dei 2 rami scorre nel Tirreno formando un grande vortice ciclonico tra la Sardegna e l'Italia centro-meridionale. Il secondo ramo procede, invece, attraverso lo Stretto di Sicilia, formando una serie di vortici ciclonici (Ionio centro-settentrionale) e anticiclonici (Golfo della Sirte), per interessare poi, nel bacino orientale, il Mar Egeo fino alle coste turche (fig. 4.4).

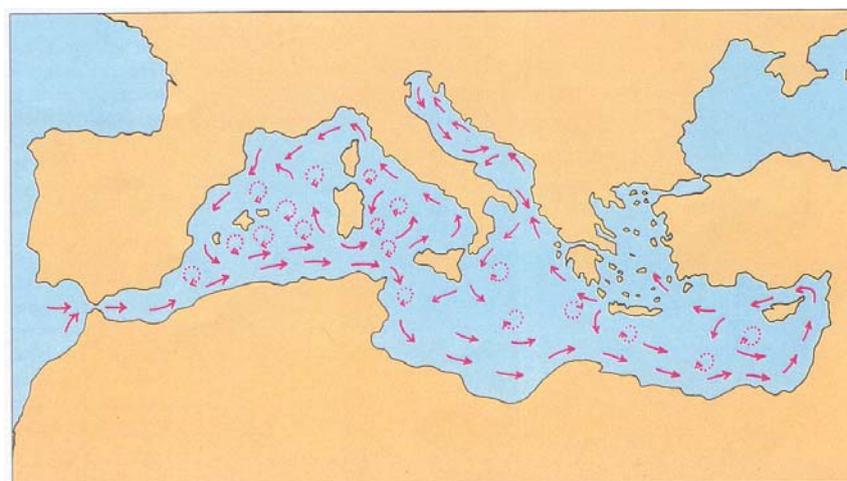


Fig. 4.4 - Correnti superficiali del Mediterraneo

Il bacino orientale ha una grande importanza per la circolazione del Mediterraneo perché è la sede di formazione delle **Acque Levantine**, generalmente indicate come LIW (Levantine Intermediate Waters). Queste ultime sono acque che scorrono a profondità intermedie (250-500 m) ripercorrendo a ritroso, verso occidente, il cammino della corrente atlantica entrata da Gibilterra.

La loro formazione è determinata dall'incremento di salinità delle acque atlantiche dovuto al processo di evaporazione. In estate l'elevata temperatura atmosferica determina un forte tasso di evaporazione delle acque, la cui salinità aumenta da 36.5 ‰ fino a 38.8-38.9 ‰ nel momento in

cui esse raggiungono il bacino orientale. In inverno, quando la temperatura atmosferica diminuisce, le acque raffreddandosi diventano più dense, quindi più pesanti, e pertanto sprofondano.

La figura 4.5 riporta il percorso effettuato da questa corrente che spostandosi verso ovest, si divide in 2 rami all'altezza del Mar Ionio. Uno di essi penetra in Adriatico attraverso il canale di Otranto, mentre l'altro attraversa il Canale di Sicilia e quindi scorre nel Tirreno dove si biforca ulteriormente. La corrente levantina raggiunge quindi il Golfo del Leone e le Baleari prima di spostarsi verso Gibilterra e disperdersi nell'Oceano Atlantico.

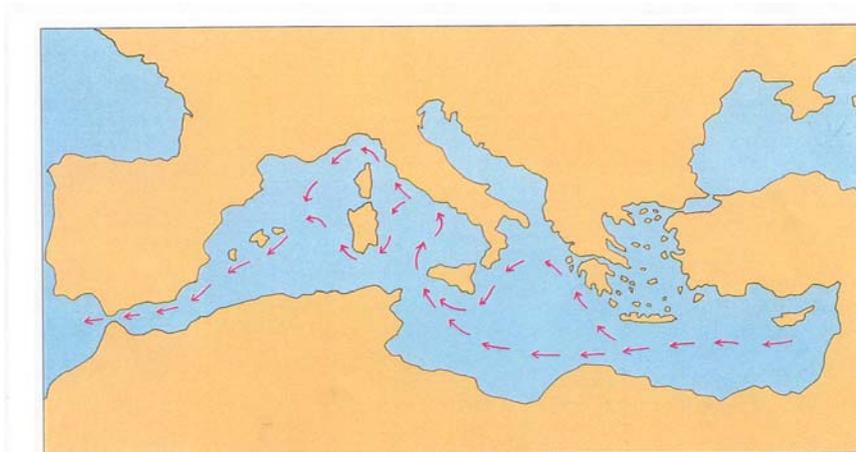


Fig. 4.5 - Correnti profonda levantina (LIW) del Mediterraneo

Le acque levantine sono ancora riconoscibili in Atlantico, per la loro elevata salinità, a centinaia di chilometri di distanza da Gibilterra. Studi recenti hanno evidenziato come loro costituiscano una delle "forze" che guidano la circolazione profonda oceanica, contribuendo, tra l'altro, alla formazione delle acque profonde nel mar di Norvegia.

Il Mediterraneo è anche un'area di formazione di acque profonde, in maniera simile a quanto avviene attorno ai poli (fig. 4.6) . Uno delle principali zone di formazione di correnti verticali discendenti è il mar Ligure. Qui l'acqua superficiale, in inverno a causa dell'effetto dei venti freddi che soffiano da nord-ovest, si raffredda e aumenta di densità al punto di sprofondare a grandi profondità. Questa acqua, nota come Tyrrhenian Deep Water (TDW), scorre verso Gibilterra. In parte entra nell'Oceano Atlantico e in parte torna indietro lungo il margine africano e risale in mar Tirreno.

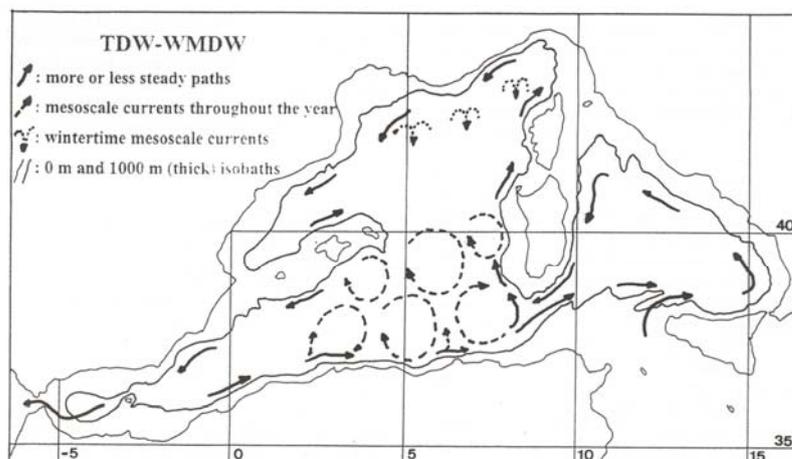


Fig. 3. Circulation of the Tyrrhenian Deep Water (TDW) and the Western Mediterranean Deep Water (WMDW). Symbols meanings as in Fig. 1 except for //: 0 and 1000 m (thick) isobaths.

Fig. 4.6 - Corrente profonda tirrenica (Tyrrhenian Deep Water: TDW)

La formazione di acqua profonda in inverno è stata riscontrata anche nel basso Adriatico e in mar Egeo.

Un altro aspetto importante del Mediterraneo, determinato in parte dal sistema di scambio con l'Atlantico, è costituito dalla bassa produttività delle sue acque che sono in una condizione di **oligotrofia**. Le acque profonde levantine che fuoriescono dal Mediterraneo sono più ricche di nutrienti (azoto e fosforo) delle acque atlantiche che entrano da Gibilterra e ciò contribuisce a ridurre la concentrazione di nutrienti delle acque mediterranee.

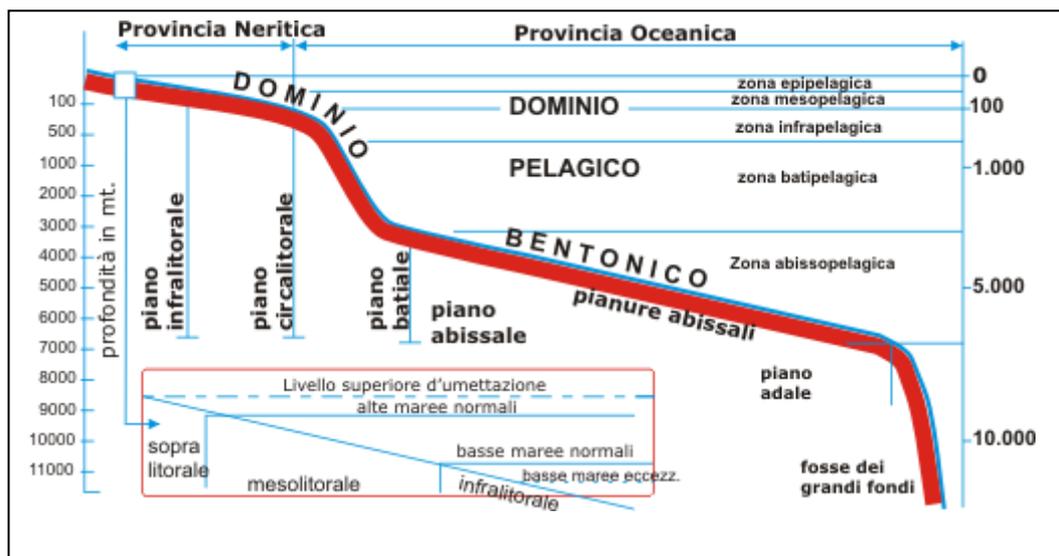
In relazione a questa caratteristica le acque del Mediterraneo sono particolarmente trasparenti e consentono la presenza di organismi vegetali bentonici fino a profondità di 40-50 m. Le aree dove si osserva una maggiore produttività sono quelle interessate da consistenti apporti fluviali (es. alto Adriatico, foce del Nilo) e da fenomeni di eutrofizzazione legati alle attività umane.

GLI ORGANISMI MARINI

Definizioni e classificazioni

Tutti i viventi sono distribuiti in un complesso insieme di habitat marini.

Una prima, generale, classificazione degli habitat marini, è basata sulla profondità alla quale essi si trovano. Avremo così una zona **intertidale**, o mesolitorale, la cui profondità è compresa nel range di variazione tra la più alta e la più bassa escursione della marea. In alcune parti del mondo tale escursione è molto limitata o addirittura assente, ed è il vento a mantenere una zona verticale periodicamente emersa o immersa. In altri parti del mondo tali escursioni possono essere notevoli, nell'ordine di qualche metro. La zona **subtidale** ovvero la **platea continentale**, include tutti gli habitat dei fondali marini e delle acque aperte comprese tra la zona di alta marea e la base della piattaforma continentale. Essa è anche detta **zona neritica**. La zona di mare aperto che parte dal termine della piattaforma include una serie di **habitat oceanici** o **pelagici**: la **zona epipelagica** comprende le acque dalla superficie fino a 200 m di profondità, la **zona mesopelagica** arriva fino a 1000m di profondità, la **zona batipelagica** varia tra i 1000 e 4000 m di profondità e la **zona abissopelagica** varia tra 4000 e 6000 m di profondità. I fondali sono analogamente classificati in **batiale** e **abissale**. L'ambiente **adale** include gli habitat delle acque e dei fondali al di sotto dei 6000 m di profondità.



Suddivisione dell'ambiente marino in base alla profondità

Sebbene le classificazioni e le distinzioni nell'ambiente marino presentino molti limiti ed eccezioni, tutti gli organismi marini appartengono ad una delle tre categorie: Plancton, Benthos e Necton.

5. IL PLANCTON

5.1 Definizioni e classificazioni

Con il termine “**plancton**” si indica l’insieme degli organismi che vivono in sospensione nel mezzo acqueo, incapaci di vincere, con movimenti propri, i moti del mare (correnti, onde, ecc.) e che pertanto vengono da questi trasportati passivamente. Questo non significa però, come vedremo in seguito, che tutti gli organismi del plancton non sono in grado di eseguire, su piccola o media scala, movimenti di locomozione o spostamenti verticali nella colonna d’acqua.

Gli organismi del plancton si distinguono da quelli dotati di movimenti propri, in grado di opporsi e vincere i movimenti dell’acqua e che vivono in acqua libera (gli organismi del **necton**) da quelli invece che vivono in contatto con il fondo (gli organismi del **benthos**).

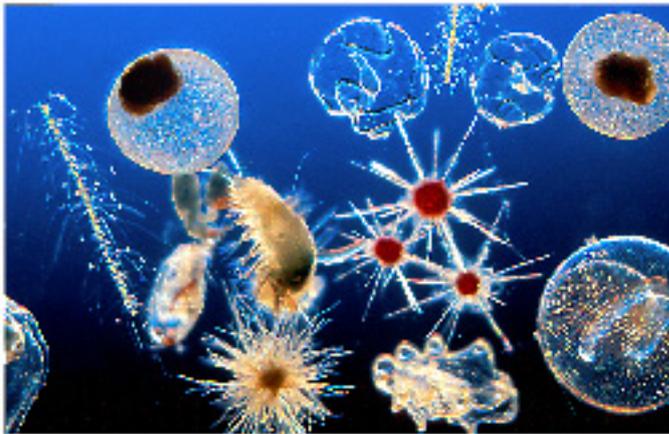


Fig. 5.1 - In alto a sinistra: I microscopici organismi del Plancton, si lasciano trasportare dai movimenti del mare

In alto a destra: Gli organismi capaci di movimento autonomo del Necton

A sinistra: Gli organismi del fondo del Benthos

All’interno del plancton si distinguono, tradizionalmente, gli organismi del **fitoplancton** e quello dello **zooplancton**.

Il **fitoplancton** è composto da organismi a metabolismo autotrofo, protisti e vegetali, generalmente unicellulari o catene di cellule, dotati o meno di organi locomotori quali flagelli. Il loro movimento nell’acqua è completamente controllato dalla circolazione delle acque e dalla densità dell’organismo stesso.

La maggior parte dei vegetali marini è rappresentata proprio da questi organismi unicellulari o coloniali microscopici e, analogamente all’ambiente terrestre, anche nell’ambiente marino la vita

dipende dalla fotosintesi da essi effettuata. La **fotosintesi** è, in estrema sintesi, il processo che utilizza l'energia del sole per trasformare il biossido di carbonio in carboidrati, con liberazione di ossigeno. La fotosintesi è compiuta dagli organismi **autotrofi**. I carboidrati e l'ossigeno prodotti sono utilizzati per le funzioni vitali dei vegetali (accrescimento, riproduzione). Gli organismi che non sono in grado di utilizzare l'energia del sole e che ottengono la loro energia consumando organismi sia autotrofi che no, sono detti **eterotrofi**.

I gruppi principali che costituiscono il fitoplancton sono Diatomee, Dinoflagellati, Coccolitoforidi, Crisoficee, Cianoficee. Le **Diatomee**, spesso dominanti in acque superficiali temperate e alle alte latitudini, sono unicellulari e le loro dimensioni variano da 2 a 1000 μm . Hanno scheletro esterno (frustule) di silice, composto da due valve, alcune formano catene. Con la caduta delle frustule sul fondo danno origine ai Fanghi a Diatomee. I **Dinoflagellati** sono principalmente unicellulari, mobili, con due flagelli a frusta utilizzati per la propulsione in acqua. Possono essere autotrofi, eterotrofi, parassiti o simbiotici (con zooxantelle). Spesso sono responsabili di vere e proprie esplosioni nel numero di individui di una o due specie (blooms).

I **Coccolitoforidi** sono piccole alghe unicellulari (< 20 μm) dotate di placche esterne calcaree. Sono abbondanti nelle luminose acque tropicali; si accumulano nei sedimenti e danno origine a marmi. Le **Silicoflagellate** hanno uno scheletro interno di spicole silicee e dimensioni di 10 – 250 μm . Sono abbondanti nelle acque più fredde. Le **Cianoficee** sono alghe blu-verdi, frequentemente coloniali, filamentose

Gli organismi dello **zooplancton** hanno metabolismo eterotrofo, variano da semplici organismi unicellulari alle larve di pesci, sono capaci di piccoli movimenti, ma sono le correnti marine e le turbolenze dell'acqua a determinarne i principali movimenti. Alcuni organismi del plancton non rientrano però in nessuna di queste due classificazioni: alcuni protisti e batteri per esempio, possono essere fotosintetici, altri protisti e batteri possono essere eterotrofi. Questi organismi erano chiamati **mixoplancton**.

Le classificazioni più recenti dello zooplancton utilizzano criteri funzionali, dimensionali (includendo così organismi appartenenti a gruppi sistematici diversi) e strutturali (con una classificazione di tipo tassonomica).

Una prima classificazione può essere così fatta in base alla sua distribuzione spaziale, in un plancton che predilige le acque costiere (plancton **neritico**) o le acque del largo (plancton **pelagico**), anche se le correnti e altri movimenti del mare possono alterare tale modello.

In base alla profondità che esso occupa nella colonna d'acqua, il plancton può essere ulteriormente diviso in **pleuston** (animali che abitano la superficie del mare, il loro trasporto è determinato principalmente dal vento), **neuston** (specie che vivono subito al di sotto della superficie, entro i primi mm di profondità), **epipelagico** (specie che vivono nella zona tra la superficie e i 200 m di profondità) e **mesopelagico** (al di sotto dei 200 m e fino a 1000 m, dove vivono forme molto particolari di plancton. Oltre questa profondità ritroviamo gli organismi del plancton profondo, della zona batipelagica (fino a 3000-4000 m), della abissopelagica (fino a 6000 m) e della adipelagica.

Le correnti profonde e le onde possono anche trasferire organismi generalmente bentonici per le loro funzioni trofiche (anfipodi, isopodi, misidacei) nella colonna d'acqua; essi sono chiamati **picoplancton**.

Abbiamo accennato in precedenza alla difficoltà di assegnare alcuni gruppi di protisti e di batteri, per le loro diverse abitudini, al gruppo degli autotrofi organismi del fitoplancton o a quello degli eterotrofi organismi dello zooplancton. Nuove complicazioni sono sorte man mano che si è andato sviluppando lo studio dei batteri (organismi unicellulari procarioti eterotrofi) nell'ambiente marino, dei virus (entità sub-cellulari dalla ancora incerta classificazione) e dei funghi unicellulari. I batteri

sono molto più abbondanti di quanto si pensava in passato e il loro ruolo nell'ambiente marino è oggi considerato fondamentale.

Una ulteriore classificazione degli organismi del plancton viene fatta in base alle loro **dimensioni** (tab 5.1). Queste variano dalle grandi meduse o catene di salpe, che possono arrivare al metro di lunghezza, ai batteri e ai protisti le cui dimensioni sono nell'ordine del micron.

Dimensioni	Categoria	Organismi
< 2 μm	Picoplancton	Batteri, Cianobatteri, Prasinoficee
2-20 μm	Nanoplancton	Fitoflaggelati, Coanoflagellati
20-200 μm	Microplancton	Diatomee, Peridinee, Tintinnidi, Radiolari
0,2-20 mm	Mesoplancton	Copepodi, Eufasiacei, Cladoceri,
2-20 cm	Macroplancton	Meduse, Salpe, Sifonofori, Pteropodi, Chetognati
20-200 cm	Megaplancton	Meduse, Colonie di Tunicati

Tab . 5.1 – Suddivisioni del plancton in base alle dimensioni

Il plancton si può poi suddividere in base al tempo trascorso nell'ambiente pelagico. Avremo quindi un **oloplancton**, composto da quei organismi che trascorrono tutta la loro vita nella colonna d'acqua, e un **meroplancton**, composto da organismi (uova, stadi larvali e giovanili, spore o gameti) che passano una parte più o meno breve del loro ciclo vitale nella colonna d'acqua ma sono bentonici o nectonici da adulti.

5.2 Adattamenti alla vita planctonica

Gli organismi del plancton hanno un peso specifico superiore a quello dell'acqua di mare. La densità del citoplasma animale è compreso tra 1,03 e 1,10 g/cm^3 , la densità delle pareti cellulari è maggiore, quella delle diatomee per esempio è pari a circa 2,60 g/cm^3 , quella dei coccolitoforidi con placche di calcite o aragonite è pari a 2,70 – 2,90 g/cm^3 mentre la densità dell'acqua di mare è compresa tra 1,021 e 1,029 g/cm^3 , e questo valore varia con la temperatura e la salinità. Molte specie del plancton avendo una densità maggiore di quella dell'acqua di mare, tendono quindi ad affondare naturalmente per gravità in acque calme. Questo può essere pericoloso sia per il fito che per lo zooplancton. Il fitoplancton potrebbe affondare sotto la zona luminosa del mare, in una zona cioè dove non può svolgere la fotosintesi; lo zooplancton potrebbe affondare al di sotto dell'area dove è presente il fitoplancton, il suo cibo. Gli organismi del plancton hanno così adottato una serie di meccanismi per ridurre la loro velocità di affondamento, quali: 1) densità del corpo minore rispetto l'acqua di mare, 2) forma del corpo che aumenta la galleggiabilità e riduce la velocità di affondamento, 3) il nuoto, 4) lo sfruttamento dei movimenti delle acque.

Il primo meccanismo consiste nella riduzione del proprio peso, ovvero della propria densità, e questo può avvenire, ad esempio, attraverso la variazione della composizione chimica degli ioni nei fluidi del corpo. Ecco quindi la sostituzione di ioni pesanti con altri più leggeri. Ciò permette all'animale di mantenere le stesse condizioni osmotiche ma di essere più leggero rispetto all'acqua di mare. Un esempio è il dinoflagellato *Noctiluca* (fig. 5.2) che accumula ioni di basso peso specifico, quale il cloruro d'ammonio, per ridurre il proprio peso. Analogamente il cloruro d'ammonio è presente in molte specie di totani e calamari, concentrato in appositi organi grassi e bulbosi. Alcune salpe, ctenofori e eteropodi escludono attivamente dal loro corpo i pesanti ioni

zolfo SO_4^{-2} e magnesio Mg^{+2} e li sostituiscono con i più leggeri ma osmoticamente uguali ioni cloruro Cl^- e ammonio NH_4^+ .

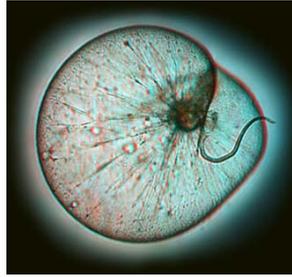


Fig. 5.2 – Meccanismi dello zooplancton per ridurre il proprio peso: *Noctiluca* sostituisce ioni pesanti con ioni più leggeri.

La secrezione di gas è un altro meccanismo usato per mantenere un galleggiamento neutrale. Essendo il gas meno denso dell'acqua rispetto ad un simile volume di acqua, il galleggiamento è assicurato. L'esempio più famoso è quello del sifonoforo caravella portoghese (*Physalia*) (fig. 5.3) che usa un vero e proprio sacco galleggiante (un individuo modificato, lungo da 10 a 30 cm) riempito di aria il cui volume può essere regolato a piacere al fine di variare la sua posizione nella colonna d'acqua. La *Velella* (fig. 5.3) ha un'apposita struttura specializzata per il galleggiamento sulla superficie dell'acqua che agisce da vera e propria vela sotto la spinta del vento. La base allargata di questa struttura funge da stabilizzatore quando il vento agisce sulla vela.



Fig. 5.3 – *Physalia* (a sinistra) e *Velella* (a destra)

Porpita porpita, un altro sifonoforo (fig. 5.4), manca della vela, e ha una corona di tentacoli che pendono dalla campana con funzione di stabilizzatore. Il mollusco *Janthina* (fig. 5.4) secerne una serie di bolle d'aria sulla superficie dell'acqua che permette all'animale di galleggiare, capovolto, sotto la superficie stessa. Un altro mollusco, il nudibranco pelagico *Glaucus* (fig. 5.5), galleggia appeso ad una bolla d'aria, grazie anche alle espansioni del suo corpo. Le diatomee hanno cavità e vacuoli ripieni di aria (fig. 5.5).



Fig. 5.4 – a sinistra: *Porpita*; a destra: *Janthina*.

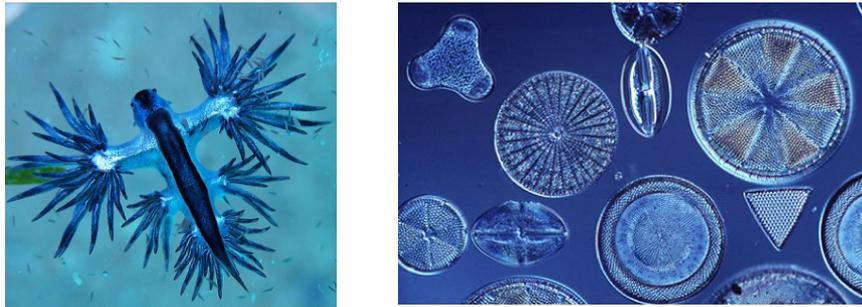


Fig. 5.5 – a sinistra: *Glaucus*; a destra: diatomee

L'accumulo di oli o grassi nell'organismo è un altro metodo per diminuire la densità del corpo, oltre che un metodo per accumulare riserve per l'organismo. I lipidi, infatti, essendo meno densi dell'acqua, tendono a galleggiare. I copepodi per esempio spesso conservano gocce di olio al di sotto del carapace, le diatomee accumulano gocce d'olio e bolle di anidride carbonica nel citoplasma. Le uova di pesci contengono gocce di olio (fig. 5.6).

Ancora, si ha la riduzione di parti scheletriche, quali ad esempio la conchiglia in alcuni molluschi planctonici, al fine di trasformarla in un leggero organo di galleggiamento.



Fig. 5.6 – uova di pesci con gocce di olio

Un altro meccanismo si basa sulle dimensioni dell'animale. Un'osservazione generica del plancton rivela come le dimensioni del corpo degli organismi planctonici siano piccole. Una regola della fisica vuole che è il rapporto della superficie totale di un corpo sul volume totale dell'organismo, in altre parole il rapporto superficie / volume o S/V che determina quanto velocemente un corpo affonda. Una cosa che determina il rapporto S/V è la dimensione dell'organismo. Infatti, la superficie di un corpo aumenta al quadrato delle dimensioni lineari del corpo stesso, mentre il volume aumenta al cubo. Questo significa che più piccolo è l'organismo più grande è la sua superficie in rapporto al volume. Rimanendo piccoli, gli organismi del plancton presentano così una superficie più ampia e quindi una resistenza maggiore all'affondamento, per unità di volume, di organismi più grandi (fig. 5.7). Inoltre, organismi di piccole dimensioni, specialmente unicellulari, possono effettuare lo scambio di sostanze varie semplicemente per diffusione attraverso la propria superficie mentre quelli più grossi hanno la necessità di mettere a punto meccanismi supplementari come sistemi respiratori ed escretori.

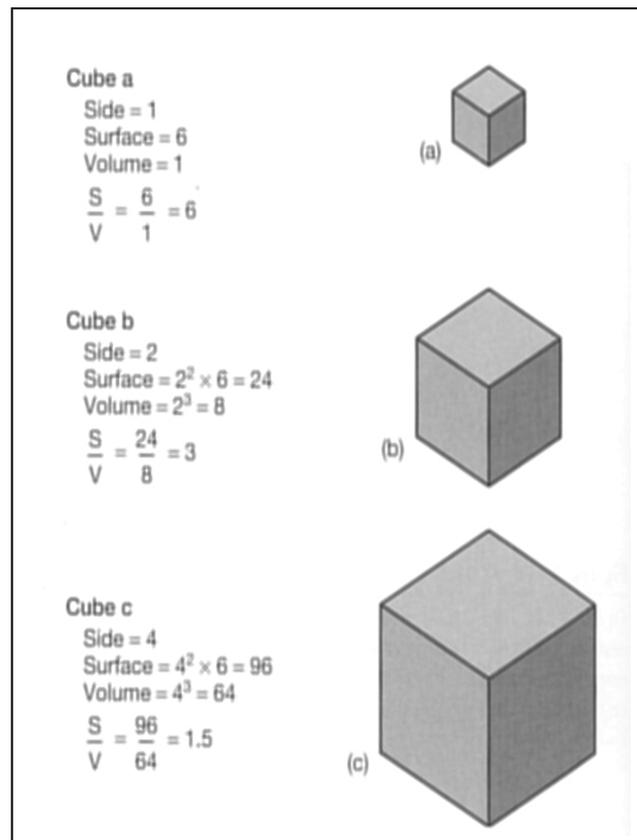


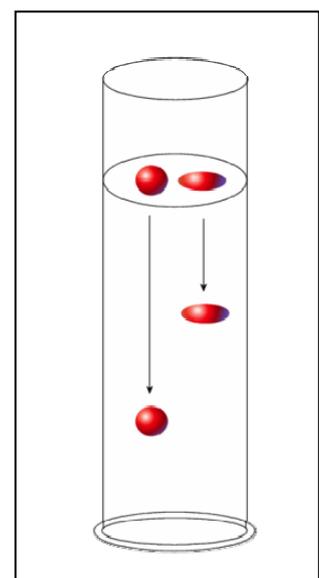
Fig. 5.7 –Gli organismi più piccoli hanno un miglior rapporto S/V che permette loro di galleggiare più facilmente

Animali con massa simile ma di forma diversa tenderanno ad affondare con velocità diversa: una maggiore superficie corporea tende, infatti, ad avere una maggiore resistenza ed una minore velocità di affondamento.

La forma del corpo aiuta quindi a ritardare l'affondamento. Se si prova ad affondare nell'acqua una sfera e una moneta piatta di uguale peso, si vede la sfera affondare più velocemente a causa della sua minore superficie di resistenza al fluido (fig. 5.9). Questa resistenza dipende sulla quantità di acqua che un organismo che si muove spinge davanti a se e dalla quantità di "attrito" tra l'acqua e la superficie dell'organismo stesso. Per piccoli organismi la resistenza dipende principalmente dalla superficie del corpo: più è alta la superficie più è alta la resistenza dell'acqua è più lentamente l'organismo affonda.

Gli organismi del plancton hanno così evoluto forme del corpo appiattite e vere e proprie strutture di galleggiamento, strutture che permettono cioè di ridurre la velocità di affondamento aumentando la superficie del corpo rispetto al volume (fig. 5.8).

Fig. 5.8 – A parità di massa, un corpo di forma sferica affonda più velocemente di un corpo di forma piatta



La forma a campana delle meduse è un evidente esempio. La contrazione ritmica espelle l'acqua dalla campana e spinge verso l'alto la medusa, ma la forma stessa della campana e dell'insieme dei tentacoli creano una resistenza all'affondamento. Il corpo appiattito della larva *Phyllosoma*, dei Palinuridi (aragoste) (fig. 5.9) è un vistoso esempio di appiattimento funzionale del corpo. Il polichete planctonico *Tomopteris* (fig. 5.9) presenta, oltre ad un appiattimento del corpo, un appiattimento anche dei parapodi laterali, trasformati in veri e propri organi di galleggiamento. Ancora, da ricordare, la forma appiattita del corpo delle diatomee e di molti copepodi.

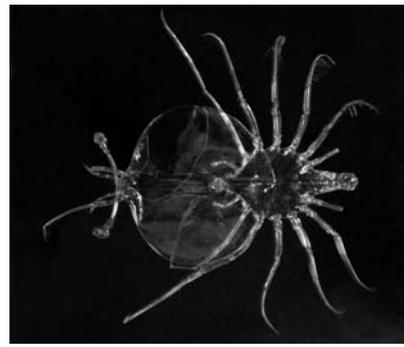
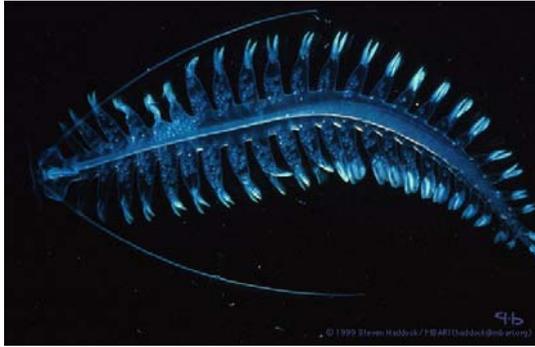


Fig. 5.9 – A sinistra: il polichete pelagico *Tomopteris*, a destra: larva fillosoma di aragosta.

Molti organismi hanno sviluppato spine ed espansioni del corpo per galleggiare. Esempi in questo senso sono le spine del carapace delle larve dei crostacei e gli pseudopodi in foraminiferi e radiolari (fig. 5.10)

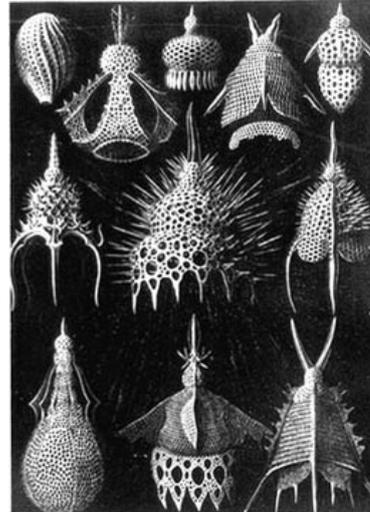


Fig. 5.10 – A sinistra: larva zoea di crostacei, a destra: foraminiferi e radiolari

Il nuoto è un altro efficace metodo di limitare l'affondamento. Nei pteropodi, per esempio, il piede ha due espansioni laterali a forma di ali che l'animale usa per "planare" nell'acqua. La medusa si muove attraverso rapide compressioni dei muscoli circolari che comprimono la campana e forzano l'acqua all'indietro. Crostacei quali i copepodi utilizzano le appendici per spingersi all'indietro e muoversi nell'acqua. Alcuni policheti nuotano attraverso ondulazioni del corpo. Contrazioni del corpo permettono anche il movimento ai chetognati. Le ciglia presenti sulle larve trocofore o sui ctenofori permettono a questi organismi una certa possibilità di movimento. Analoga funzione hanno i flagelli dei flagellati (fig. 5.11).



Fig. 5.11 – Adattamenti per il nuoto. A sinistra: un copepode con le sue antenne, al centro: uno ctenoforo con le bande di ciglia, a destra: un ciliato con il ciglio

Il quarto metodo, infine, non ha a che fare direttamente con gli organismi, ma con la natura dei movimenti dell'acqua. In mare, la turbolenza generalmente generata dal vento mescola la colonna d'acqua e previene l'affondamento del plancton, più denso dell'acqua di mare. Celle di convezione, create dal riscaldamento dell'acqua durante il giorno e dal suo raffreddamento durante la notte, cambiano la densità dell'acqua, spostando verso il basso o verso l'alto le masse d'acqua e trasportando gli organismi.

Tutti questi meccanismi combinati impediscono al plancton di affondare rapidamente verso profondità maggiori di quelle alle quali essi possono sopravvivere.

Più avanti, descrivendo i principali gruppi di organismi zooplanctonici vedremo ulteriori adattamenti al galleggiamento.

5.3 Oloplancton

Abbiamo detto che appartengono all'**oloplancton** gli organismi che compiono tutto il loro ciclo vitale nell'ambiente pelagico e che possiamo distinguere ulteriormente uno **protozooplancton**, composto da microscopici animali unicellulari eterotrofi e un **metazooplancton**, composto da organismi pluricellulari animali.

Tra i gruppi principali che compongono il **protozooplancton** ritroviamo:

Protisti. Sono animali unicellulari tra i più comuni e abbondanti nel plancton (fig. 5.13). Essi sono grandi consumatori di piccoli organismi, quali i batteri, non direttamente utilizzabili da altre specie dello zooplancton. I protisti sono consumati dagli organismi dello zooplancton più grandi e sono quindi il maggior legame tra le forme microbiche e il resto della catena alimentare planctonica.

I **Ciliati**, membri del phylum Ciliophora, sono ubiquitari nel plancton e spesso molto abbondanti (fig. 5.12). Sono di forma allungata e spesso ricoperti da fila di ciglia che, con il loro movimento coordinato, spingono l'acqua e ne permette il movimento. I ciliati hanno una apertura orale circondata da ciglia che muovono particelle di cibo verso il corpo dove esse vengono inglobate da vacuoli alimentari e digeriti. Si cibano di batteri e fitoplancton. Alcune specie si cibano di fitoplancton ma ne trattengono i cloroplasti, che rimangono funzionali all'interno del ciliato.



Fig. 5.12 – a sinistra: Protista; a destra: Ciliata

I **Foraminiferi** sono comuni attraverso tutti gli oceani (fig. 5.13). Le loro dimensioni variano da meno di 1 mm a pochi millimetri; normalmente secretano uno scheletro esterno di carbonato di calcio, diviso in camere. Il citoplasma occupa le camere e fuoriesce da perforazioni nella conchiglia a formare pseudopodi contrattili che servono alla cattura di fitoplancton e batteri. Le specie che vivono alle alte latitudini (acque fredde, più dense) hanno forma normalmente semplice, una spirale formata da un insieme di camere sferiche, le forme che vivono a basse latitudini (acque più calde e meno dense) hanno spesso elaborate sculture con spine. La riproduzione generalmente prevede diversi cicli di divisione asessuale delle cellule, alternate con un ciclo di formazione di gameti. Alcune specie tropicali hanno alghe intracellulari simbionti, che contribuiscono alla digestione del cibo. I Foraminiferi sono abbondanti nelle acque aperte e certe specie sono buone indicatrici delle diverse masse d'acqua. I Foraminiferi, quando muoiono, affondano in gran numero sui fondali e, a profondità superiori ai 2000 m, dove il carbonato di calcio non si dissolve, danno luogo a sedimenti profondi noti con il nome di “fanghi a Globigerina”, dal nome di un genere di Foraminiferi molto comune. Il 35% degli oceani del mondo sono coperti da questi “fanghi” e il materiale usato per costruire le grandi piramidi d'Egitto fu estratto da depositi di calcare costituiti da gusci di un foraminifero del Terziario inferiore.



Fig. 5.13 - Scheletri di Foraminiferi

I **Radiolari** hanno dimensioni che variano da meno di 50 μm fino a pochi millimetri e forme coloniali che possono arrivare fino a diversi centimetri (fig. 5.14). Sono comuni, specialmente nelle acque tropicali pelagiche. Una membrana di pseudochitina separa il corpo in una capsula centrale e un citoplasma extracellulare, la calimma. Dritti e rigidi pseudopodi (axopodi) si irradiano dalla capsula centrale. Lo scheletro silicico è normalmente una combinazione di spine radiali e di sfere che producono un complesso di grande bellezza. Sebbene spine ed aculei siano un buon meccanismo di difesa contro i predatori, esse aumentano la superficie del corpo dell'animale, rallentandone l'affondamento nella colonna d'acqua. I Radiolari mangiano molto attivamente, e alcune specie hanno delle alghe simbiotiche, le zooxantelle, all'interno della calimma

Anche i Radiolari sono molto abbondanti e in alcuni mari la loro forte sedimentazione produce dei veri e propri fondi a Radiolari.

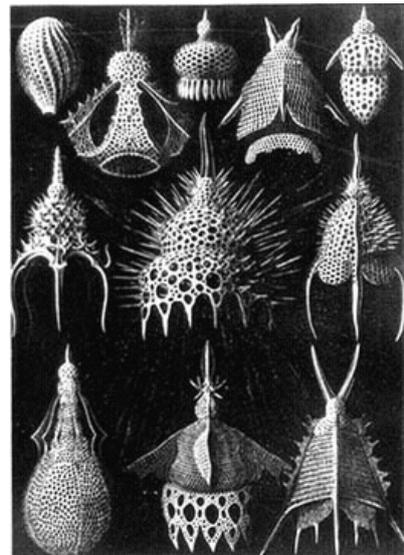


Fig. 5.14 - Scheletri di Radiolari

All'interno del gruppo del **metazooplankton**, alcuni Autori usano distinguere uno zooplankton gelatinoso (formato da meduse, salpe, ecc.) da uno zooplankton animale, in genere dominato dai crostacei. Nello zooplankton gelatinoso ritroviamo:

Celenterati o Cnidari: da ricordare in questo phylum gli Scifozoi e gli Idrozoi Sifonofori (fig. 5.15). Le meduse vere e proprie (classe Scifozoi) (fig. 5.15) “nuotano” attraverso la ritmica contrazione della campana che permette loro piccoli movimenti verso l'alto o in avanti. L'adattamento al galleggiamento è dato, oltre che dalla campana, dallo sviluppo di una mesoglea gelatinosa che riduce il peso del corpo. Esse catturano zooplankton attraverso i loro tentacoli dotati di strutture urticanti e adesive chiamate nematocisti o cnidocisti. Alcune nematocisti possono paralizzare pesci, altre, quali quelle di alcune Cubomeduse (*Chironex*, la vespa di mare) (fig. 5.15) possono essere molto pericolose anche per l'uomo. Le meduse propriamente dette sono tipicamente planctoniche e alternano la forma medusoide a quella polipoide, bentonica, ma ridotta. Agli Scifozoi appartengono le note e grosse meduse dei nostri mari. Ricordiamo la *Rhizostoma pulmo* (fig. 5.15), che raggiunge i 50 cm di diametro, la *Pelagia noctiluca* (fig. 5.16) rossastra con macchie viola lungo i tentacoli, estremamente urticanti, e luminescente di notte, la *Cotylorhiza tuberculata* (fig. 5.15), con l'ombrello di colore giallastro e i tentacoli che terminano con un bottoncino violaceo.

I Sifonofori sono un gruppo di cnidari specializzati e polimorfici. Individui di differente morfologia servono le funzioni di alimentazione, riproduzione e galleggiamento. Nella caravella portoghese *Physalia physalis* (fig. 5.3) un individuo è una pneumatofora, una vescica piena di gas (azoto, ossigeno e ossido di carbonio) deputata al galleggiamento, e può essere lunga da 10 a 30 cm. I tentacoli, lunghi fino ad una decina di metri, pendono verso il basso e comprendono gli individui che compongono la colonia: gastrozoidi (specializzati per l'alimentazione), gonozoidi (vi maturano gli elementi sessuali), dattilozoidi (muniti di nematocisti atte a paralizzare la preda), nectocalici (polipi natanti). La veleva *Veleva veleva* (fig. 5.3) è più piccola, ma ha un'evidente struttura verticale a forma di vela inserita in un disco orizzontale che serve a farla galleggiare e trasportare dal vento. Alla base del disco vi è un gastrozoide centrale circondato da vari individui della colonia. La base prominente intorno alla vela è ripiena di aria racchiusa in camere d'aria concentriche che

serve a stabilizzare l'animale quando esso viene sospinto dal vento. Questi organismi possono essere visti a milioni galleggiare sull'acqua e possono spesso essere spiaggiati lungo le coste. *Porpita porpita* (fig. 5.4) sembra utilizzare una serie di tentacoli radiali quali stabilizzatore. *Forskalia* possiede numerose campane natatorie disposte in serie che permettono all'intera colonia di galleggiare nell'acqua. Dell'ordine dei Trachilini fanno parte idrozoi provvisti della sola forma medusoide. La medusa è piccola, trasparente ed è provvista di velo al margine del mantello.

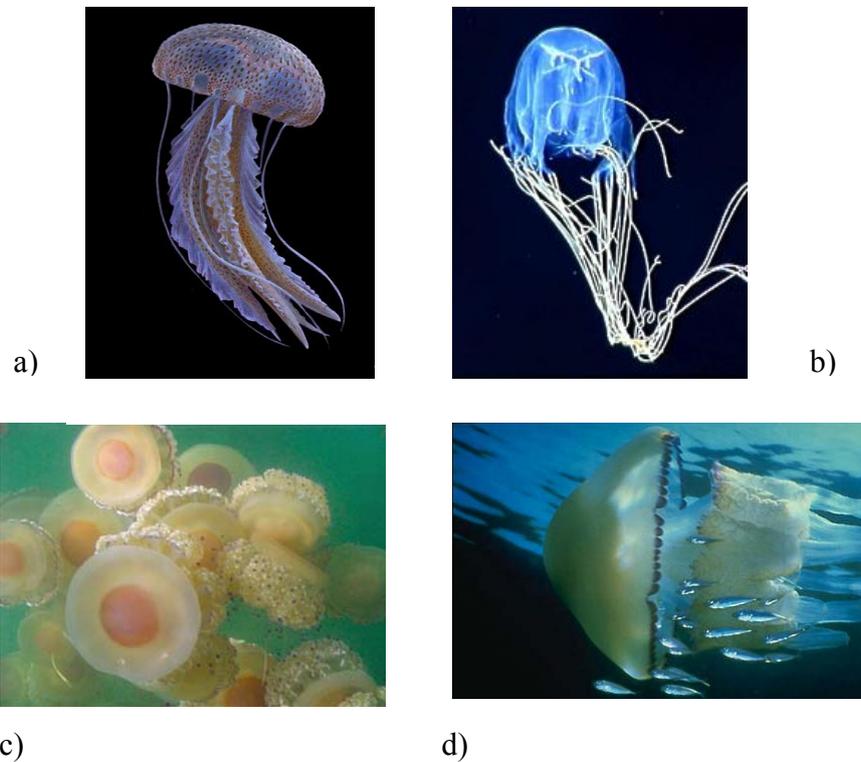


Fig. 5.15 – a) lo scifozoo *Pelagia noctiluca*; b) la cubo medusa *Chironex*; c) gli scifozoi *Cotylorhiza tuberculata* e d) *Rhizostoma pulmo*.

Ctenofori: phylum esclusivamente marino, è composto da animali simili alle meduse, gelatinosi, trasparenti, vivono in acqua libera e posseggono 8 file esterne di pettini detti cteni, costituiti da ciglia agglutinate (fig. 5.16). Alcuni hanno anche lunghi tentacoli, senza nematocisti. Nell'acqua riescono a nuotare solo debolmente e quindi le maree e le correnti possono concentrarli in gran numero. Sono carnivori e consumano soprattutto Copepodi. Alcune specie sono forti predatrici di larve di pesci. Molti sono bioluminescenti ed emettono lampi di luce quando disturbati. Nel Mediterraneo sono comuni *Cestus veneris*, il cinto di Venere, a forma di nastro trasparente, lungo sino a 2 metri, con la bocca situata al centro su di un lato e l'organo di senso (statocisti) sul lato opposto; *Beroe ovata* ha forma più o meno ovale.



Fig. 5.16– Ctenofori. A sinistra: il cinto di Venere *Cestus veneris*, a destra: *Beroe ovata*

Chetognati, organismi a forma di siluro, allungati, lunghi da 1 mm a 10 cm, con uno o due paia di pinne laterali (fig. 5.17). Nuotano rapidamente per mezzo di rapide contrazioni dei muscoli del tronco. Armati di spine sulla testa e con una testa adattata per afferrare le prede, si nutrono voracemente di zooplancton. Alcune specie sono spesso confinate in ben specifiche masse d'acqua e possono essere utilizzate per distinguere le acque pelagiche da quelle neritiche.



Fig. 5.17 – A sinistra: un Chetognato, a destra: il polichete *Tomopteris*

Molluschi. Ai Molluschi planctonici appartengono Pteropodi e Eteropodi (fig. 5.18). I Pteropodi (Opisthobranchia) sono dei molluschi oloplanctonici che nuotano per mezzo di espansioni laterali del piede modificato. A volte possono essere ben abbondanti; catturano le prede nell'acqua mediante una rete di muco che essi stessi producono. Gli pteropodi tecosomi hanno una sottile conchiglia di carbonato, conica in *Creseis* o spiralata come in *Limacina*, che, alla morte degli animali, precipita sul fondo e produce i “fanghi a Pteropodi”. Gli pteropodi gimnosomati sono privi di conchiglia e hanno braccia con ventose (*Cliona*, *Cliopsis*). Gli Eteropodi, altro gruppo di molluschi pelagici, sono simili alle lumache, hanno il piede modificato a formare una unica pinna e nuotano col piede rivolto verso l'alto, hanno occhi e sono buoni predatori. Ricordiamo tra i Carinaroidea i generi *Carinaria* e *Atlanta*. Infine, da citare il nudibranchio Glaucidae *Glaucus*, con le ceratie adibite a strutture di galleggiamento, vive appeso sotto la superficie del mare in caccia delle meduse di cui si nutre (Fig. 5.18).

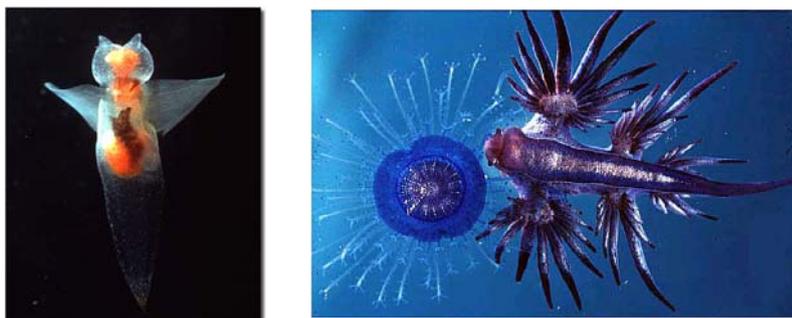


Fig. 5.18 – da sinistra a destra: Molluschi planctonici: l'Eteropode *Carinaria*, gli Pteropodi *Creseis*, *Cavolinia*, *Clione*, il Nudibranchio *Glaucus*.

Policheti. Alcune famiglie di policheti (*Tomopteris* spp.) sono oloplanctonici e hanno ben sviluppati appendici locomotorie (parapodi, larghi e appiattiti) e organi di senso (fig. 5.17).

Tunicati, con due classi esclusivamente marine: Taliacei e Appendicularie (fig. 5.19). I Taliacei sono specializzati per la vita in acque pelagiche, posseggono sifoni inalanti ed esalanti ai lati opposti del corpo e una tunica permanente. *Salpa* ha il corpo a forma di barile e può essere solitaria o formare per gemmazione colonie di decine di individui che rimangono uniti fra loro a formare una catena. *Pyrosoma* è coloniale, di forma cilindrica, chiusa ad una estremità. Le colonie raggiungono 2 metri di lunghezza. *Thalia democratica* è una specie comune nel Mediterraneo, anche essa in grado di dare luogo a lunghe catene di individui. *Doliolum* a forma di barilotto, lunghi da pochi mm a 5 cm., ampiamente distribuiti nei mari temperati. I Taliacei si nutrono di fitoplancton e particolato inorganico che trattengono con una rete di ciglia mucose. Le Appendicularie sono di piccole dimensioni (fino a 5 mm), hanno un corpo ovoide che continua ventralmente in una coda munita di corda dorsale. Per mezzo di ghiandole secernono un involucro trasparente e gelatinoso che li avvolge completamente, il nicchio, provvisto di orifizi conformati a griglia attraverso i quali vengono filtrati gli organismi del plancton. I nicchi vengono periodicamente abbandonati ed essi forniscono una importante sorgente di carbonio per i batteri. Si nutrono di nanoplancton. I generi più frequenti sono *Oikopleura* e *Appendicularia*.

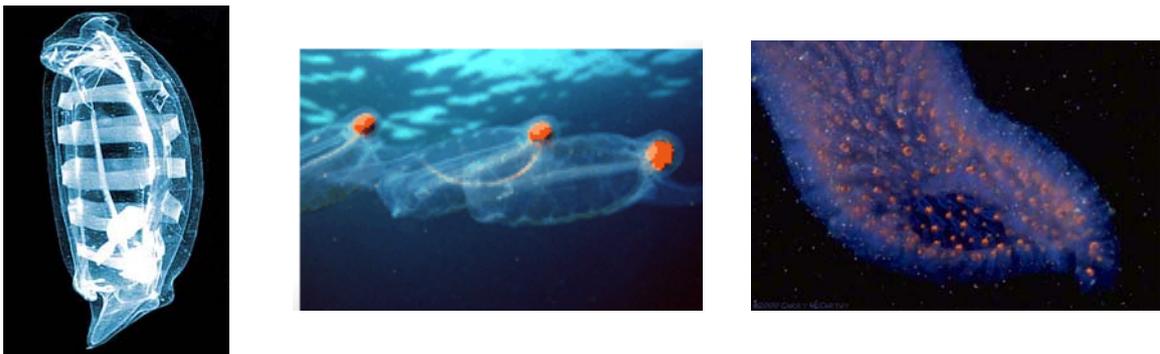


Fig. 5.19 – A sinistra: un tunicato pelagico, al centro: una catena di *Salpa*, a destra: *Pyrosoma*.

I **Crostacei** costituiscono il gruppo zooplanctonico più numeroso, costituendo circa il 90 % in peso dello zooplancton di praticamente tutti i mari. Questa classe del phylum degli Artropodi presenta alcune caratteristiche distintive: 1) uno scheletro esterno di chitina, un materiale flessibile ma rigido, relativamente impermeabile all'ambiente esterno, 2) un certo grado di segmentazione, con appendici pari (antenne, zampe). I crostacei possiedono antenne, mandibole e maxille quali appendici del capo, e generalmente hanno occhi composti.

Appartengono a questa classe molti gruppi oloplanctonici, tra questi ricordiamo: cladoceri, copepodi, anfipodi, eufausacei.

Copepodi. L'ordine dei Copepodi è il più grande gruppo di crostacei nello zooplancton (7500 specie) e il principale costituente in biomassa del metazooplancton. I Copepodi variano nelle dimensioni da meno di 1 mm a pochi mm di lunghezza. Sono privi di occhi composti ma sono provvisti di un unico occhio mediano semplice. Antennule o prime antenne lunghe e cospicue. I Copepodi Arpacticoidi hanno generalmente adulti che conducono vita bentonica ma le larve di molte specie possono essere molto abbondanti nelle zone costiere. I Misidacei (fig. 5.20) presentano delle tasche incubatrici in cui si sviluppano le uova, situate centralmente alla base delle zampe toraciche. I Copepodi Calanoidi (5.20) sono i più abbondanti in biomassa, hanno generalmente una

forma del corpo a barile e il corpo è composto da testa, torace e addome. Essi nuotano per mezzo di ritmiche battute del primo paio di antenne e delle 5 paia posteriori di appendici toraciche. I Calanoidi hanno un occhio mediano naupliare. Nel genere *Calanus* la femmina porta, ogni 10-14 giorni, le uova in sacchi ovigeri situati inferiormente. Le larve attraversano una serie di stadi naupliari e copepodite prima dello stadio adulto. I Calanoidi si nutrono principalmente di fitoplancton, particolato organico e piccolo zooplancton. La ricerca del cibo è effettuata con il primo paio di antenne che sono ricoperte con peli sensoriali. Essi intrappolano le particelle con le loro setole maxillari. Per favorire il flusso d'acqua verso la bocca, l'animale muove le 4 paia di appendici; quando la particella giunge vicino il Copepode, i massillipedi la raggiungono e la catturano. *Calanus finmarchicus* è presente in tutti gli oceani dalla superficie fino alla profondità di 400 m e costituisce la principale fonte di cibo per le aringhe del Mare del Nord.



Fig. 5.20 – a sinistra: copepode mididaceo; a destra il calanoide *Calanus*

Eufausiacei. L'ordine degli Eufausiacei (fig. 5.21) è composto di crostacei a forma di gamberi della lunghezza fino a 5 cm e in grado di formare densi sciame; dominano lo zooplancton della maggior parte dell'oceano Antartico, ma sono comuni nelle acque pelagiche ad alta produttività di tutto il mondo. Essi costituiscono il krill, e sono il principale cibo delle balene e di molte specie di pesci di interesse commerciale. Il krill si nutre attivamente di fitoplancton e piccoli organismi dello zooplancton attraverso 6 lunghi arti attaccati al cefalotorace e utilizzati come un cestino. La specie Antartica, *Euphausia superba*, è una componente chiave della rete alimentare degli oceani meridionali. Compie pronunciate migrazioni verticali. La femmina emette da 2000 a 5000 uova che affondano fino a 800 – 1000 m prima di svilupparsi in larva nauplio. Questa larva muta e gradualmente acquista maggiori capacità natatorie e le caratteristiche dell'adulto. La risalita verso la superficie dagli stadi larvali a krill richiede poche settimane e questa ascesa viene favorita da correnti ascensionali. Nel Mediterraneo la specie più abbondante è *Meganyctiphanes norvegica*, che forma un vero e proprio krill mediterraneo (fig. 5.21), e che riveste un ruolo fondamentale nell'alimentazione soprattutto della balenottera comune, ma anche di pesci e cefalopodi.



Fig. 5.21 – A sinistra: l'eufausaceo *Meganyctiphanes norvegica*

Cladoceri. Hanno un carapace che assume forma di un guscio aperto centralmente, con pochi segmenti spesso non distinguibili e da 4 a 6 paia di appendici. Il primo paio di antennule è piccolo mentre il secondo è grande e ramificato e funziona da organo di propulsione. Sono abbondanti soprattutto nelle zone di estuari; sei specie marine (*Podon* spp., *Evadne* spp.) (fig. 5.22), caratterizzate da una veloce riproduzione per eterogonia, alternano cioè alla riproduzione anfigonica quella partenogenetica. Si nutrono di zooplancton. *Penilia avirostris* è soprattutto costiera e può sopportare ampie variazioni di salinità.



Fig. 5.22 – I Cladoceri *Podon* (a sinistra) e *Penilia* (a destra).

Ostracodi. Sono racchiusi in un guscio formato da due valve che si uniscono dorsalmente e che possono aprirsi e chiudersi (fig. 5.23).

Anche alcuni Anfipodi, caratteristici per il corpo compresso lateralmente, sono oloplanctoni. *Themisto libellula* (fig. 5.23) è presente nei mari artici con un gran numero di individui e rappresenta una importante fonte di cibo per i merluzzi. *Gammarus oceanicus* è presente nelle acque a ridotta salinità (foce dei fiumi, ecc.). Comune nel Mediterraneo, la *Phronima*, (fig. 5.23) con il capo fuso con il primo toracomero ingrandito, è dotata di occhi; completamente trasparenti, attaccano meduse, ctenofori e salpe. Hanno sviluppo diretto, senza stadi larvali distinti.



Fig. 5.23 – Un Ostracode (a sinistra); gli Anfipodi *Themisto* (al centro) e *Phronima* (a destra).

Altri Crostacei zooplanctonici sono alcuni Misidacei e Cumacei.

Forme adulte di Crostacei Decapodi che conducono vita pelagica sono, nel Mediterraneo, le due specie di *Pasiphaea*, *P. sivado* e *P. multidentata*.

5.4 Meroplancton

Il **meroplancton** è composto da organismi che temporaneamente fanno parte del plancton. Molti invertebrati bentonici o organismi del necton hanno larve che nuotano in acqua libera per un periodo di tempo variabile prima di insediarsi sul substrato ed effettuare la metamorfosi o di trasformarsi in specie del necton. Le larve **lecitotrofiche** sono larve il cui nutrimento dipende dal tuorlo presente in uova relativamente grandi; queste larve non hanno strutture digestive e non si nutrono. Esse sono capaci di movimenti limitati e passano poche ore al giorno per muoversi nella colonna d'acqua prima insediarsi o effettuare la metamorfosi. Questo modo di sviluppo larvale non permette la dispersione delle larve se non per brevi tratti, richiede la produzione di poche uova e larve di grandi dimensioni. Esse sono un bersaglio facile per i predatori. Il loro vantaggio è però quello di passare poco tempo nel plancton, e quindi di ridurre le possibilità di essere predate, inoltre esse non dipendono dal plancton per la loro alimentazione e la sopravvivenza. Le larve **planctotrofiche** invece si alimentano mentre si trovano nel plancton. Generalmente esse hanno strutture specializzate per una alimentazione larvale e un sistema digestivo; si nutrono di batteri planctonici, alghe, altri piccoli zooplanctonti e generalmente si fanno trasportare dalle correnti anche per diverse settimane. Per questa loro capacità di sopravvivere a lungo nelle acque aperte, esse hanno una gran capacità di dispersione.

In molti gruppi animali lo sviluppo passa attraverso un numero variabile di stadi larvali e, normalmente, la larva è in grado di ritardare la metamorfosi finale e l'insediamento fino a che non trova che le condizioni adatte. Gli animali che producono questo tipo di larva generalmente producono un grande numero di uova, con il vantaggio di aumentare le possibilità di sopravvivenza e di dispersione, ma anche con lo svantaggio di dipendere dal plancton per la loro alimentazione e di aumentare le possibilità di essere predate. Un classico esempio di larva di questo tipo è quella del mitilo (*Mytilus*): in questa specie i sessi sono separati e gli animali rilasciano uova e spermatozoi nell'acqua; entro una decina di ore dalla fertilizzazione le larve sono completamente ciliate e sono forti nuotatrici. Entro 5-7 giorni si sviluppa una larva veliger in grado di alimentarsi. Normalmente la vita larvale è di circa 4 – 5 settimane.

Appartengono al meroplancton le larve degli animali bentonici quali:

Poriferi, con larve **amfiblastula** (caratteristica di alcune spugne calcaree) e **parenchimella** (con l'intera superficie esterna flagellata) (fig. 5.24) che conducono una breve vita pelagica.

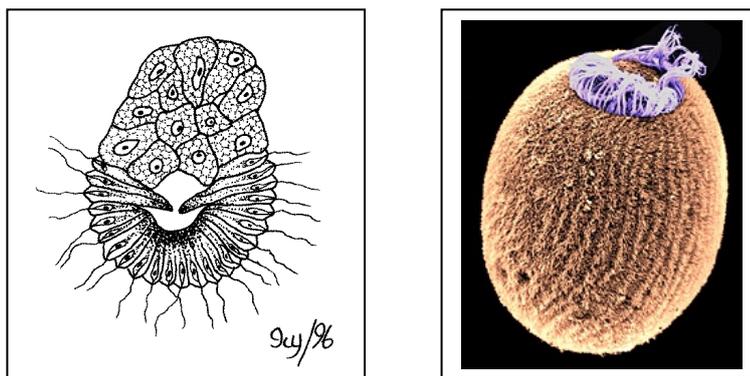


Fig. 5.24 – Larve amfiblastula (a sinistra) e parenchimella di Poriferi (a destra).

Cnidari, sono presenti nel plancton le **meduse** degli Idroidi (piccole meduse dotate di velo, prodotte per gemmazione dalle forme polipoidi sessili) e le **planule** degli Antozoi (coralli e madrepora hanno questa larva planctonica) (fig. 5.25).

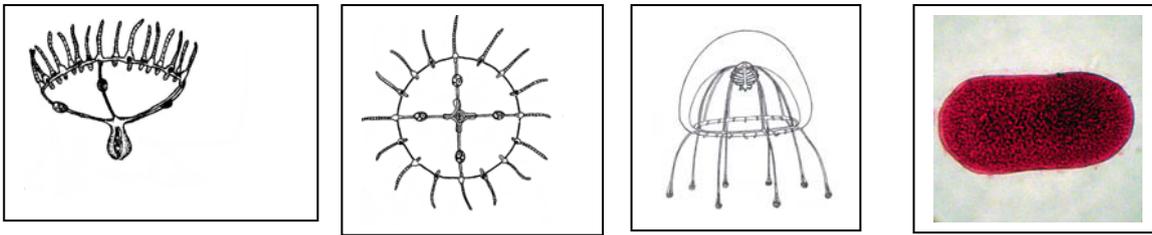


Fig. 5.25 – Meduse di Idrozoi e larva planula di Antozoi (a destra).

Molluschi, bivalvi e gasteropodi producono la larva trocofora che evolve in **veliger** (fig. 5.26), dotata di conchiglia e di due lobi ciliati (velum) che serve per la locomozione e la raccolta del cibo.

Policheti, molti gruppi producono una larva **trocofora** (fig.5.26), a forma di barile con diverse bande di ciglia, priva di segmentazione. Questa larva successivamente si trasforma in larva **metatrocofora** e **nectocheta** (fig. 5.26). Alcune specie bentoniche diventano planctoniche durante la fase della riproduzione: la forma sessuale, nota come epitoca, ha adattamenti per il nuoto (allargamento degli occhi, parapodi muscolari, espansioni setose). Molto note sono le attività del palolo del Pacifico, il polichete *Eunice viridis* al largo delle Isole Samoa. Ogni ottobre e novembre durante due giorni dell'ultimo quarto di luna in superficie si accumula una massa sciamante di porzioni posteriori epitocche del verme del palolo. Le porzioni anteriori non modificate, atocche, si ritirano in anfratti tra i coralli del fondo. I pescatori locali raccolgono i vermi sciamanti con un grosso cesto e si procurano una volta all'anno una prelibatezza.

Briozoi, producono una larva **cifonauta**, di forma conica, munita di ciglia sull'orlo inferiore della base e racchiusa da due piccole valve cornee (fig. 5.26).

I Crostacei hanno nel plancton molte forme larvali (figg. 5.26 e 5.27). I cirripedi (balani) producono **nauplii** (tre paia di appendici, corpo ovale e unico grosso occhio situato anteriormente) che evolvono in **cypris**, forma bivalve contenente globuli di grasso, che dopo un periodo di vita pelagica si posa sul fondo e si trasforma nell'individuo adulto che è sessile. Nei decapodi (gamberi) la vita larvale può essere molto lunga. Lo stadio di nauplio (corpo non segmentato, un occhio mediano semplice, 3 paia di appendici) può essere attraversato nella tasca incubatrice all'interno del guscio dell'uovo. Le uova schiudono generalmente con una forma larvale planctonica, la **zoea**, a forma di gamberetto con occhi pedunculati. La zoea evolve in larva **megalopa** nei granchi prima di insediarsi sul substrato o in larva fillosoma, con corpo fogliaceo, nelle aragoste; nei peneidi il nauplio si trasforma in **protozoea**, poi in **mysis** e finalmente nella forma giovanile simile all'adulto. I Caridei hanno la larva zoea che attraversa diversi stadi "palemonidei", con occhi sessili composti, tre paia di appendici toraciche natatorie, un telson molto sviluppato e nuotano rovesciati con gli arti in alto e portando avanti la coda. Dopo la metamorfosi la larva perde le appendici natatorie, sviluppa i pleopodi addominali che verranno usati per il nuoto e nuota con gli arti verso il basso e la testa in avanti. I granchi spesso hanno una vita larvale corta, con solamente due fasi: zoea e megalopa (figg. 5.26 e 5.27).

Echinodermi quali ricci, stella marine e oloturie producono una larva dipleurula, con simmetria bilaterale, dalla quale si svilupperanno le forme larvali caratteristiche delle varie classi (**doliolaria**

nei crinoidei, auricularia nelle oloturie, **bipinnaria** e **brachiolaria** negli asteroidei, **echinopluteo** negli echinodermi, **ofiopluteo** negli ofiuroidei) (fig. 5.26). Tutte queste larve hanno una lunga vita planctonica.

Pesci, moltissimi producono uova pelagiche e larve, denominate da molti Autori come “**ittioplancton**”. Le uova sono generalmente trasparenti e di forma sferica, più raramente ovale, spesso con rilievi caratteristici. L’uovo è ricco di tuorlo che serve a nutrire l’embrione per tutto il suo sviluppo. Alcune larve trattengono parte del tuorlo dell’uovo in un sacco sotto il corpo fino a che la bocca e lo stomaco sono completamente formati (fig. 5.26).

Il significato di queste larve è legato principalmente a due motivi. Il primo è quello della dispersione della specie. Le larve planctoniche assicurano soprattutto alle specie bentoniche sessili il mantenimento degli spazi e delle aree occupate dagli adulti, il mantenimento cioè del proprio areale di distribuzione e di cercare nuovi substrati da colonizzare. La dispersione larvale assicura anche il mantenimento di una popolazione nel caso in cui una catastrofica alterazione ambientale provochi la scomparsa degli altri individui già presenti sul substrato.

Il secondo motivo è legato al rimescolamento genetico che si ha grazie al trasporto di uova e larve all’interno dell’areale di distribuzione della specie.

Difesa contro la predazione e tecniche di cattura

La mortalità nel plancton è molto alta, potendo arrivare al 99 % delle uova prodotte. Ad esempio, in Olanda, per le larve delle ostriche, sono state stimate perdite del 14 % per ciclo di marea. Dei tre milioni di uova prodotte da un bivalve (*Mya arenaria*) solamente lo 0,001 % arriva all’insediamento (che significa circa 10 animali !). La mortalità è dovuta alla predazione, a perdite nella colonna d’acqua, a carenza di nutrimento, a malattie. Le specie planctoniche devono quindi risolvere anche i problemi legati all’evitare di essere predati, oltre che all’assicurarsi cibo sufficiente.

Le strategie per minimizzare i rischi delle predazione comprendono, tra i diversi adattamenti, i deterrenti e il mimetismo.

I deterrenti sono spesso meccanici. Lo sviluppo di spine del corpo e armature in molte specie zooplanctoniche è un adattamento (oltre che per risolvere il problema del galleggiamento, rallentando la velocità di affondamento) anche per aumentare le difficoltà di cattura e ingestione da parte dei predatori. Molti crostacei sono armati con lunghe e a volta elaborate spine che hanno lo scopo di mettere l’animale fuori dalla portata del range di predazione di altre specie o che possono renderne difficile la cattura e la manipolazione. Molti organismi planctonici sono trasparenti: meduse, ctenofori, chetognati e altri gruppi sono difficili da avvistare in mare. La larva fillosoma delle aragoste è talmente trasparente che essa è molto difficile da individuare in un campione di plancton anche dopo averla catturata.

Per quanto riguarda la ricerca del cibo, i potenziali predatori possono essere rilevati dalle cellule nervose associate con le antennule, come nei copepodi. La velocità di un copepode che fugge da un predatore poi è impressionante. Confrontando la velocità di un jet da guerra, della lunghezza di 17 m che vola a circa 597 m al secondo, con un rapporto lunghezza del corpo/secondo pari a 34,95, un piccolo copepode lungo circa 1 mm può viaggiare a circa 300 mm al secondo o 0,3 m al secondo, che corrisponde ad un rapporto lunghezza del corpo/secondo pari a 300 !

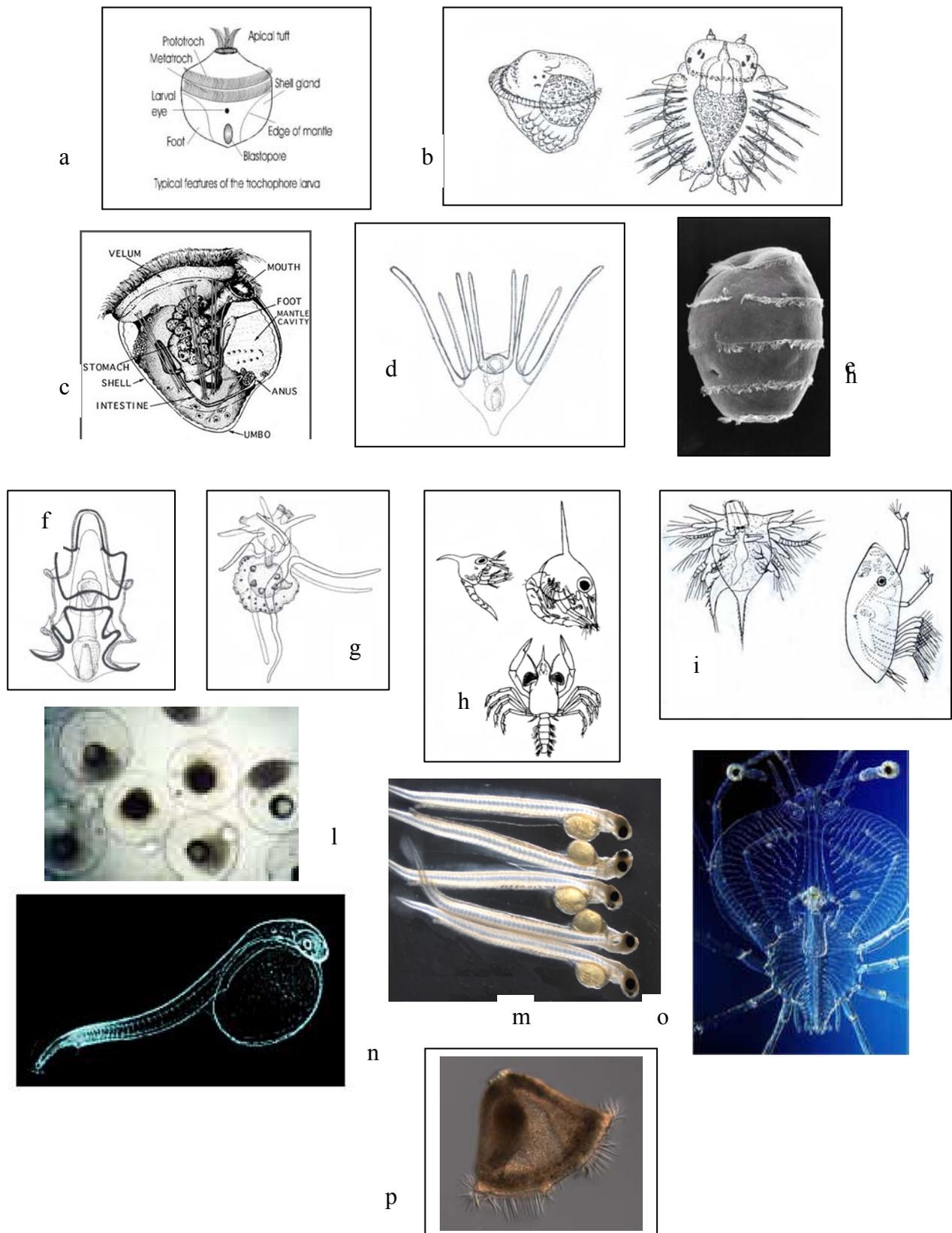


Fig. 5.26 – Meroplankton: a) larva trocofora di policheti; b) larve metatrocofra e nectocheta di policheti; c) larva veliger di molluschi; d) larva ophiopluteus di ofiuroidi; e) larva doliolaria di crinoidei; f) larva bipinnaria di asteroidei; g) larva brachiolaria di asteroidei; h) larve zoea e megalopa di crostacei; i) larve nauplius e cypris di cirripedi; l) larva fillosoma di aragosta; m) uova di pesci; m-n) larve di pesci; o) larva phyllosoma di aragosta; p) larva cifenauta di briozoi

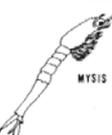
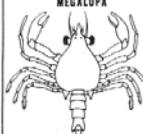
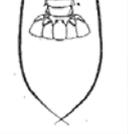
COPEPODI	CIRRIPEDI	MISIDACEI	PENEIDI	PALINURIDI	BRACHIURI
NAUPLIUS 	NAUPLIUS	NAUPLIUS	NAUPLIUS	NAUPLIUS	NAUPLIUS
METANAUPLIUS 	METANAUPLIUS		METANAUPLIUS		
COPEPODITE 	CYPRIS 				
ADULTO 	ADULTO 		PROTOZOE 	PROTOZOE 	PROTOZOE 
			ZOE 	ZOE 	ZOE 
			ADULTO 	PHYLOSOMA 	
			MYSIS 	ADULTO 	MEGALOPA 
			ADULTO 	ADULTO 	ADULTO 

Fig. 5. 27 - Stadi di sviluppo larvale di Crostacei

5.5 La distribuzione dello zooplancton in mare

La distribuzione del plancton nel mare è molto variabile sia nello spazio che nel tempo. Spesso fitoplancton e zooplancton si presentano sotto forma di densi gruppi, di vere e proprie macchie (“**patches**”) sia in senso verticale che orizzontale. Queste macchie hanno dimensioni variabili da pochi centimetri fino a centinaia di chilometri, e questo rende difficile campionare il plancton con i tradizionali metodi quali i retini in quanto quello che si ottiene è una media lungo la lunghezza del percorso di traino.

Numerosi sono i meccanismi che concorrono alla formazione delle “patches” di zooplancton. Tra questi ricordiamo i) le variazioni spaziali nelle condizioni fisiche, quali luce, temperatura e salinità, ii) la turbolenza dell’acqua e il trasporto delle correnti e iii) il rapporto tra lo zooplancton e il suo cibo, il fitoplancton, iv) aree localizzate di riproduzione.

Le **variazioni spaziali nelle condizioni fisiche** (quali luce, temperatura e salinità) e chimiche (nutrienti) delle acque sono in grado di condizionare in particolare la distribuzione del fitoplancton.

Il movimento delle acque, ad esempio, regola il rimescolamento delle acque più profonde, ricche di nutrienti, con le più povere acque superficiali. Le zone ove questi scambi sono più accentuati sono generalmente le zone di maggiore concentrazione del plancton (zone di upwelling, ecc.). I fiumi trasportano in mare grandi quantità di nutrienti; questi nutrienti arricchiscono le acque costiere ed aumentano la produttività delle zone circostanti la foce del fiume. Luce e nutrienti sono fattori vitali per la crescita delle popolazioni di fitoplancton.

La turbolenza dell'acqua e il trasporto delle correnti. Come abbiamo visto in un paragrafo precedente, il movimento del vento sulla superficie del mare genera delle correnti di risalita dal fondo verso la superficie e correnti di discesa dalla superficie verso il fondo. Nel caso di vortici ciclonici, con venti che ruotano in senso antiorario, si formano delle zone di risalita di acque profonde che portano in superficie nutrienti, favorendo la crescita del fitoplancton. Vortici anticiclonici (che ruotano in senso orario) provocano invece un accumulo di acqua al centro del vortice e un suo successivo inabissamento, causando una concentrazione di plancton.

Le correnti possono produrre una serie di linee di aggregazione di plancton parallele alla superficie del mare, che possono essere divergenti o convergenti a secondo del tipo di corrente (Fig. 5.28). Il fitoplancton in particolare può essere concentrato in queste zone. Anche gli animali dello zooplancton tendono a concentrarsi in tali zone. Analogamente, particelle galleggianti, quali bolle, alghe e residui vari possono concentrarsi in queste aree (fig. 5.29).

Anche le correnti interne possono contribuire alla concentrazione del plancton. Le correnti interne sono delle correnti subacquee che si propagano lungo il picnoclino; si formano quando le correnti di marea scorrono sopra salti vistosi delle batimetrie, quale ad esempio il limite della piattaforma continentale o di un banco sottomarino. Dalla superficie, in condizioni di mare calmo, si possono vedere gli effetti di queste correnti interne come una serie di zone di mare liscio sulla superficie dell'acqua alternate a zone di mare più mosso. Le zone lisce rappresentano zone di discesa delle acque mentre le aree rugose tra esse sono zone di risalita. Lo zooplancton può essere concentrato in queste zone lisce nello stesso modo in cui esso è concentrato nelle zone di discesa viste prima (Fig. 5.28).

Anche le correnti superficiali possono creare persistenti pattern di distribuzione spaziale nella circolazione. Ostruzioni quali isole o la foce di fiumi possono fortemente alterare il flusso dell'acqua stessa.

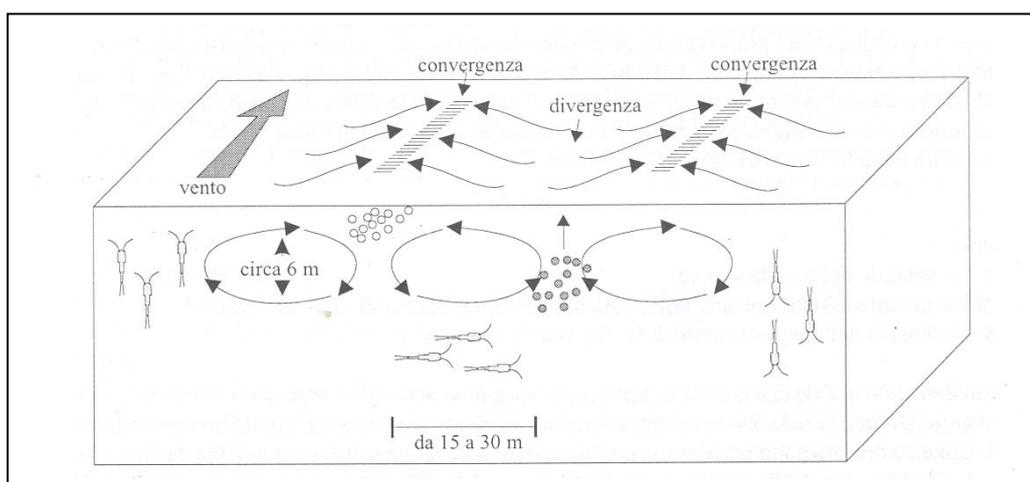


Fig. 5.28 – Spinte dal vento, le masse di acqua possono dare origine a zone di convergenza e divergenza all'interno delle quali il plancton tende ad accumularsi



Fig. 5.29 – Accumuli di plancton, detriti e schiume nelle zone di divergenza e convergenza

Il rapporto tra lo zooplancton e il suo cibo può influenzare la distribuzione dello zooplancton stesso. Su piccola scala temporale o su limitate aree geografiche, dense aggregazioni di fitoplancton e di zooplancton erbivoro tendono ad essere mutuamente esclusive. Questo può essere legato al pesante “brucare” dello zooplancton che riduce il numero del fitoplancton. Può essere anche legato a differenze nel tasso di crescita tra alghe e zooplancton: dove il fitoplancton può moltiplicarsi velocemente grazie a favorevoli condizioni di luce e nutrienti, l’incremento del numero dello zooplancton può essere ritardato a causa del suo più lento ritmo di crescita. Di conseguenza, quando il fitoplancton raggiunge il suo picco di abbondanza e i nutrienti iniziano a diminuire di concentrazione perché consumati, la biomassa zooplanctonica può essere ancora a bassi livelli in quanto solo ora, in risposta ad una alta concentrazione di cibo, essi iniziano a crescere.

Anche la riproduzione può giocare un ruolo importante nel causare una distribuzione a patches del plancton. Aggregazioni di zooplancton su piccola scala si formano, infatti, per alcune specie nel momento della riproduzione, così come le larve che schiudono da una emissione di massa tendono a rimanere insieme prima di disperdersi.

6. IL BENTHOS

6.1 Generalità e classificazioni

Gli organismi del **benthos** sono quelli che vivono sul fondo o all'interno di esso, che nuotano nelle sue immediate vicinanze o che contraggono con il substrato relazioni di tipo alimentare (trofico). Il rapporto con il fondo può essere più o meno stretto, più o meno costante, e a volte il margine che divide questi organismi da quelli del plancton e del necton è piuttosto sfumato.

Essendo il benthos a contatto con il fondo, esso è condizionato dalle caratteristiche fisiche del substrato stesso. Altri fattori che svolgono un ruolo fondamentale nello strutturare il benthos sono la luce, l'idrodinamismo, il contenuto di sali minerali, di ossigeno e di sostanze nutritive. A questi bisogna poi aggiungere i fattori di tipo “**biotico**”, legati alla presenza di altre specie vegetali o animali in grado di condizionare il popolamento bentonico.

Il substrato presenta una considerevole varietà di aspetti: può essere **duro**, cioè formato essenzialmente da roccia, scogli, opere portuali, pali, imbarcazioni, oppure **mobile** (detto anche **molle**) come la sabbia e il fango. Il substrato può avere una differente struttura e costituzione mineralogica e, se mobile, una differente granulometria, cioè un diverso diametro dei granuli. Il substrato duro è caratterizzato dalle irregolarità delle superfici le quali determinano piccoli ambienti molto variabili. I substrati mobili sono quelli i cui elementi costitutivi sono spostabili gli uni rispetto agli altri. A seconda della loro granulometria si distinguono elementi che vanno dai ciottoli (da qualche centimetro a 25 cm) fino alle argille colloidali più fini (meno di un micron), passando attraverso le ghiaie, le sabbie, le melme. Questi substrati, chiamati sedimenti, si presentano spesso mescolati in una stessa area (sabbia melmosa, ghiaia melmosa, ecc.). Molto schematicamente, si può dire che le dimensioni medie degli elementi costitutivi di un sedimento decrescono via via che ci si allontana dalla riva, nel senso che a partire da questa si incontreranno successivamente, andando verso il largo, ciottoli, ghiaie, sabbie, melme. Questo è legato principalmente alle caratteristiche idrodinamiche dell'area. Nella zona più costiera, soggetta ad un maggior moto ondoso, il sedimento è continuamente rimescolato, e la frazione più fine asportata. Più al largo, in condizioni di moto ondoso ridotto, la frazione più fine del sedimento, trasportata dalle correnti, ha la possibilità di depositarsi e accumularsi sul fondo.

Una prima fondamentale suddivisione degli organismi bentonici è quella che divide il **fitobenthos**, a cui si ascrivono i vegetali (e talora anche i batteri, ad esempio i cianobatteri) dallo **zoobenthos** che comprende gli animali. I protisti profiti sono ascritti al fitobenthos e i protozoi allo zoobenthos.

I vegetali che costituiscono il fitobenthos sono rappresentati dai grandi gruppi di alghe pluricellulari quali clorofite o alghe verdi, feofite o alghe brune, rodofite o alghe rosse, oltre ad alghe a struttura unicellulare come diatomee e fitoflagellati. Inoltre, importanti vegetali bentonici sono le zosteracee, un gruppo di monocotiledoni affini alle graminacee, che costituiscono le grandi praterie di *Posidonia* e i prati di *Zostera* e di *Cymodocea*. Gruppi di minore importanza sono i funghi e i licheni. Abbondantissimi e molto importanti sono invece i batteri bentonici, tra cui i cianobatteri autotrofi.

Gli animali costituiscono lo zoobenthos, in cui sono rappresentati con tutti i phyla. Nel benthos sono quindi presenti le tre grandi categorie ecologiche dei produttori (vegetali), consumatori (animali) e decompositori (batteri).

Dal punto di vista dimensionale, si usa distinguere un **macrobenthos**, un **meiobenthos** e un **microbenthos**. Recenti classificazioni (Nybakken, 1993) fissano i limiti dimensionali del meiobenthos fra 0,5 e 0,062 mm (cioè gli organismi che passano attraverso il filtro di 0,5 mm ma non attraverso quello di 0,062 mm). Pertanto il macrobenthos comprende gli organismi superiori a

0,5 mm e il microbenthos quelli inferiori a 0,062 mm. E' ancora possibile ritrovare vecchie classificazioni in cui il limite delle dimensioni del macrobenthos è posto a 1 o 2 mm. Il microbenthos comprende sia organismi unicellulari (Batteri, Funghi, Alghe unicellulari, Protozoi) sia organismi pluricellulari, rappresentati da piccolissimi metazoi e da larve di metazoi del macrobenthos.

Il substrato e l'acqua immediatamente sovrastante, formano l'ambiente dove vivono gli organismi bentonici. Questi possono essere ulteriormente suddivisi (fig. 6.1) in **endobentonici** (**endofauna** o **infauna** se animali oppure **endoflora** o **inflora** se vegetali) (gli organismi che vivono all'interno del substrato e presentano caratteristici adattamenti a tale ambiente) ed **epibentonici** (**epifauna** o **epiflora**) (quelli che vivono sulla superficie del substrato e che si proiettano nello strato d'acqua vicino il substrato per la respirazione, l'alimentazione, ecc.) (fig. 6.1). Esistono ovviamente delle specie intermedie, come molti molluschi e policheti che vivono infossati nel substrato ma emergono da esso verso l'acqua sovrastante attraverso sifoni o reti tentacolari e alcuni crostacei che alternano periodi di tempo in cui si trovano infossati nel sedimento con altri in cui nuotano nell'acqua sovrastante. In linea di massima, lo sviluppo dell'epifana è maggiore sui fondi duri, quello dell'endofauna prevale sui fondi mobili.

I due tipi di substrato, duro e mobile, ospitano faune e flore molto diverse nella loro fisionomia complessiva: il substrato duro consente l'impianto della maggior parte delle alghe, di invertebrati quali spugne, gorgonacei, madreporari, tunicati, ecc. Il substrato molle ospita un gran numero di invertebrati a comportamento fossorio quali policheti, lamellibranchi, gasteropodi e, inoltre, costituisce la sede di impianto delle fanerogame marine.

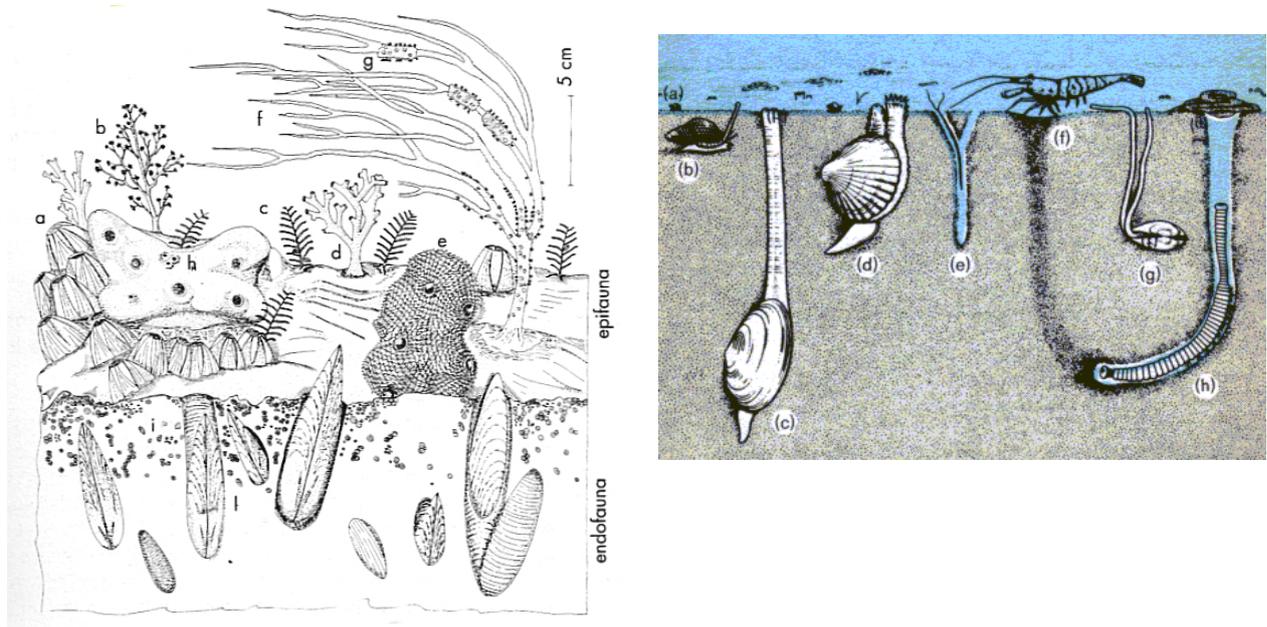


Fig. 6.1 – Epifauna e endofauna su fondo duro (a sinistra) e molle (a destra) (da: Cognetti, Sarà, Magazzù, 1999).

Oltre che dal substrato, gli organismi bentonici sono condizionati nella loro distribuzione dalla latitudine e dalla profondità. L'influenza della latitudine si manifesta in rapporto alle differenti zone climatiche e dipende in primo luogo dalla temperatura. L'influenza del clima si fa sentire particolarmente sull'epifauna e sull'epiflora litorale mentre l'infauna litorale, vivendo all'interno del sedimento, ne risente in misura minore. Esempi classici di formazioni bentoniche essenzialmente legate alla latitudine sono quelle delle mangrovie e delle barriere coralline, limitate ai tropici.

Altro importante elemento di differenziazione della vita bentonica è rappresentato dalla **profondità**. Questa comporta la variazione di tutta una serie di fattori ecologici che influenzano in modo significativo le caratteristiche del benthos. In primo luogo è da considerare la **luce**. Abbiamo visto in un paragrafo precedente come, all'aumentare della profondità, diminuisce l'intensità luminosa e varia la composizione dello spettro luminoso. In relazione al grado di luminosità vi possono essere ambienti ben illuminati o ambienti scarsamente illuminati. A causa di un diverso adattamento all'intensità della luce gli animali ed i vegetali si distinguono in **fotofili** (che amano la luce) e **sciafili** (che preferiscono l'ombra) (fig. 6.2). La scarsa penetrazione della luce sotto i 200 m rende la vita vegetale impossibile, influenzando in modo essenziale sulle caratteristiche dell'ecosistema marino.

Altro fattore importante di differenziamento dei popolamenti bentonici legato alla profondità è rappresentato dall'**idrodinamismo**, che nella zona superficiale è intenso a causa del ritmo delle maree e del moto ondoso mentre in profondità i movimenti delle acque sono dovuti esclusivamente alle correnti. Anche in questo caso avremo organismi adattati a vivere in condizioni di forte moto ondoso (organismi **cumatofili**) o di forti correnti (organismi **reofili**) oppure organismi amanti delle zone a minore idrodinamismo (organismi **galenofili**). Alcuni adattamenti degli organismi bentonici a queste condizioni ambientali saranno descritti più avanti.

In profondità la **temperatura** decresce, diminuiscono le oscillazioni termiche e aumenta la pressione. Avremo così organismi in grado di sopportare ampie escursioni di temperatura (organismi **euritermi**), quali ad esempio le specie che vivono nelle zone più superficiali, nelle pozze di scogliera, nei laghi salmastri, oppure specie non in grado di sopportare variazioni di temperatura (specie **stenoterme**), quali le specie che vivono negli abissi. Analogamente avremo specie in grado di sopportare ampie variazioni di pressione (**euribate**) e specie invece che hanno bisogno di valori di pressione ben precisi e stabili (**stenobate**).

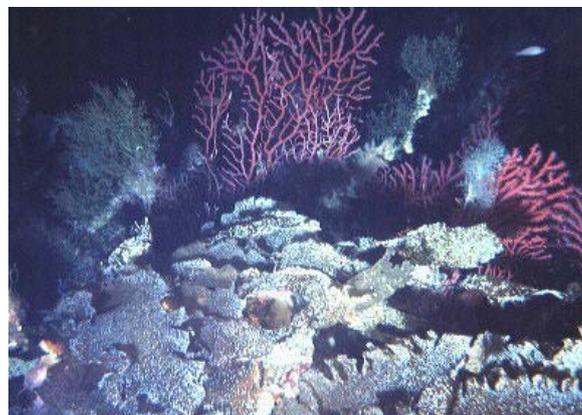


Fig. 6.2 – Un ambiente superficiale luminoso, caratterizzato dalla presenza di specie fotofile (a sinistra) e uno più profondo, con una intensità luminosa inferiore, popolato da specie sciafile.

Il benthos presenta quindi aspetti e composizione diversi a seconda della profondità: si determina pertanto una **zonazione** in fasce verticali il cui numero e la cui ampiezza varia a seconda dei criteri di descrizione adoperati (fig. 5.1). Un criterio che è stato largamente utilizzato è quello di Ekman che fissa nell'isobata di 200 m la separazione fra le formazioni litorali e quelle profonde. Secondo Ekman questa profondità rappresenta tanto il limite della piattaforma continentale quanto quello che separa la zona illuminata dalla radiazione solare o **fotica** dalla zona oscura o **afotica**. Pérès considera tale limite eccessivo sia dal punto di vista biologico, in quanto l'isobata di 200 m è superiore alla profondità di compensazione legata all'efficienza del processo fotosintetico sia da quello geomorfologico, dato che la variazione (il pendio che separa la piattaforma dalla scarpata continentale) si ha in genere intorno ai 150 m di profondità. Oggi si considera in generale che il

limite fra la zona fotica e quella afotica oscilla fra i 100 e i 200 m. Talora si riconosce una zona di transizione, situata fra questo limite e i 1.000 m. In questa zona, detta **disfotica**, la luce può essere sufficiente per la visione ma non per la fotosintesi.

Il benthos è così separato in due sistemi: 1) **fitale** o **litorale** caratterizzato dalla presenza di vegetali autotrofi. Esso corrisponde nel dominio pelagico alla zona neritica o epipelagica; 2) **afitale** o **profondo** in cui i vegetali autotrofi mancano. Esso corrisponde nel dominio pelagico alla zona oceanica. E' generalmente riconosciuto nel sistema fitale una suddivisione in zona **sopratidale** o **sopralitorale** (raggiunta occasionalmente dagli spruzzi e dalle onde, con organismi quindi che sopportano lunghi periodi di emersione), una zona **intertidale** (talora detta impropriamente **litorale**, compresa tra il limite superiore della alta marea e quello inferiore della bassa marea e quindi con emersioni periodiche più o meno brevi) ed una zona **sublitorale** o **subtidale** (sempre immersa).

Il sistema profondo comprende i seguenti piani: a) **batiale**, in rapporto sia alla scarpata continentale sia alla zona immediatamente sottostante a tale scarpata; b) **abissale**, in rapporto alla grande pianura che va dalla base della scarpata continentale fino all'orlo delle grandi fosse oceaniche; e) **adale**, in rapporto alle grandi fosse oceaniche (fig. 5.1). Questi tre piani corrispondono nel dominio pelagico al batipelagico, all'abissopelagico e all'adopelagico.

Naturalmente i piani si distinguono anche per i fattori biotici essendo caratterizzati da diversi tipi di popolamenti.

E' difficile assegnare ai piani dei limiti batimetrici precisi, data la variazione dei fattori sopra indicati. Il piano sopralitorale può avere un'altezza di 50 cm sul livello del mare in tratti di costa riparati (moda calma) e di 3-4 m in tratti di costa esposti (moda battuta); l'ampiezza del piano litorale varia a seconda dell'ampiezza dell'escursione di marea, che è diversa, com'è noto, sia in località differenti che nei vari periodi dell'anno. Nel Mediterraneo, ad esempio, dove l'escursione di marea è piccola, il piano litorale non supera in media i 30-50 cm, mentre nel Mar del Nord può avere anche un'estensione di 10 m. Il limite inferiore del piano sublitorale oscilla fra i 100 e i 200 m, quello del piano batiale è posto in genere a 4.000 m mentre quello del piano abissale a 6000 m. Il piano adale va da tale livello fino alle massime profondità oceaniche (fossa Challenger, presso le Marianne, più di 11.000 m).

Per quanto riguarda la posizione nei confronti del substrato, si usa distinguere, oltre all'epibenthos che vive sul substrato e all'endobenthos che vive all'interno del substrato, un **meiobenthos**, che vive negli spazi interstiziali fra i granelli di sabbia.

A seconda della capacità di movimento, l'epifauna è detta **sessile**, come nel caso di poriferi, antozoi, briozoi, ascidiacei, balanidi, ecc. quando è fissa al substrato per tutta la durata di vita dell'adulto (fig. 6.3), **sedentaria** quando, pur aderendo al substrato è capace di compiere brevi spostamenti, come nel caso delle patelle e **vagile** quando si muove strisciando (come in vari gruppi di policheti e molluschi) oppure deambulando grazie ad appendici articolate (crostacei). Altri organismi, detti **pivotanti**, vivono normalmente infossati nel substrato mobile, ma sono in grado di staccarsi dal fondo, farsi trasportare dalle correnti e infossarsi nuovamente in un luogo più idoneo. E' il caso, ad esempio, dei pennatulacei.

Esiste anche un benthos "**natante**", rappresentato da quei pesci, crostacei, molluschi, ecc. che si spostano nuotando sul fondo, pur stazionando saltuariamente su di esso, e ne dipendono strettamente per l'alimento, il rifugio e la riproduzione (fig. 6.4).



Fig. 6.3 - Specie sessili (a sinistra: poriferi, al centro: gorgonacei) e pivotanti (a destra: pennatulacei)



Fig. 6.4 - Specie sedentarie (a sinistra: un attiniario) e vagili (al centro: un asteroideo, a destra: un decapode).

6.2 Gli organismi dei fondi mobili

Il sedimento mobile è una mistura di particelle inorganiche, organiche, acqua interstiziale e batteri, e gli organismi del benthos sono fortemente influenzati dalle variazioni di questi costituenti. Le dimensioni delle particelle di sedimento, ovvero la loro granulometria, sono una buona misura dell'energia idrodinamica: in linea di principio, i sedimenti più fini vengono asportati dalle correnti forti o dal moto ondoso (in grado di smuovere anche sabbie grossolane e ghiaie) mentre vengono depositati sul fondale in presenza di acque più calme (fig. 6.5). La capacità di adattamento ad una diversa granulometria del sedimento e a differenti regimi delle correnti coinvolgono le maggiori differenze nella morfologia degli organismi bentonici e nelle loro abitudini alimentari. Le dimensioni delle particelle del sedimento mobile influenzano, infatti, lo stile di vita degli organismi bentonici. Così, i sedimenti consistenti di sole pietre, ad esempio, mancheranno delle particelle fini richieste dagli organismi che ingeriscono il sedimento per filtrarlo e quindi alimentarsi. Al contrario, sedimenti composti di sole particelle fini possono essere troppo instabili per sostenere animali grandi e pesanti.

Animali che vivono in zone di forti correnti, in grado di smuovere le particelle più grandi, sono soggetti a continua asportazione dal substrato e devono essere capaci di un rapido reinsediamento per ristabilire la loro posizione. Sedimenti presenti in aree con debole corrente hanno diametro delle particelle molto piccolo. In questo caso, la quantità del sedimento che può essere ingerito dagli animali può aumentare notevolmente, soprattutto con l'aumentare del materiale organico e dei piccoli organismi presenti.

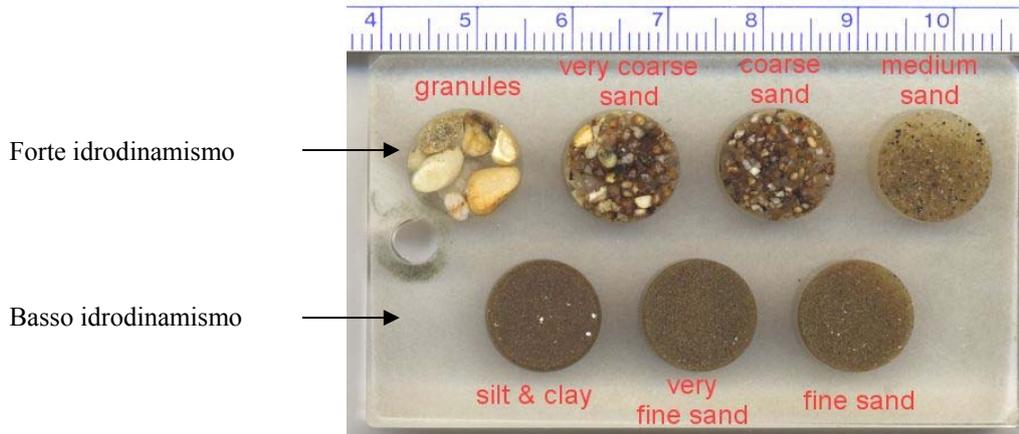


Fig. 6.5 – Sedimenti di diversa granulometria caratterizzano aree a forte (in alto) o basso (in basso) idrodinamismo, condizionando i popolamenti bentonici.

Raramente un fondale sabbioso appare completamente piatto. In aree sottoposte a corrente o moto ondoso, la superficie del sedimento è smossa di continuo, creando “barre”, “banchi” e “secche mobili”. Su piccola scala, i “**ripple marks**” (6.6), ovvero quelle ondulazioni della sabbia che si possono facilmente notare in bassa profondità su fondali sabbiosi, si sviluppano dove il sedimento è in movimento. In aree dove le correnti sono unidirezionali, i ripple marks in sezione appaiono asimmetrici, con il lato ripido rivolto verso la corrente. Le onde possono produrre un movimento oscillatorio e generare così ripple marks simmetrici. I ripple marks creano un microambiente essi stessi. Il materiale più fine tende, infatti, ad accumularsi negli avvallamenti dei ripple e le specie che si nutrono di particelle sul fondo si concentreranno proprio in questa zona. Al contrario, le creste dei ripples sono relativamente povere di questi materiali e sono zone di maggiore erosione (fig. 6.6).



Fig. 6.6 – Ripple marks su fondi mobili

Proprio per l’instabilità dei substrati, sui fondi mobili le forme **sessili** non sono molto diffuse, e queste devono essere dotate di idonee strutture di ancoraggio. Talune ascidie (*Molgula*, ad esempio) (fig. 6.7) si fissano al sedimento per mezzo di rizoidi ramificati formati dalla base della tunica. Le forme fisse, dette a *fittoni*, sono ancorate al substrato con la parte inferiore del corpo oppure con peduncoli affondati nel sedimento su cui appoggiano gli individui di una colonia: è il caso di alcune spugne, delle pennatule (*Pennatula phosphorea*) (fig. 6.7), delle attinie (fig. 6.7), di rare alghe, e, soprattutto, delle fanerogame marine. Per queste, la presenza di radici è indispensabile, poiché, al contrario delle alghe, che traggono tutti i loro sali minerali dall’acqua, le fanerogame dispongono di radici assorbenti fisse nel substrato marino.

La vita all’interno del substrato mobile, che rappresenta un elemento importante di protezione nei confronti di predatori o di condizioni ambientali sfavorevoli, è molto diffusa. La fauna dei fondi molli è quindi essenzialmente rappresentata dall’endofauna.

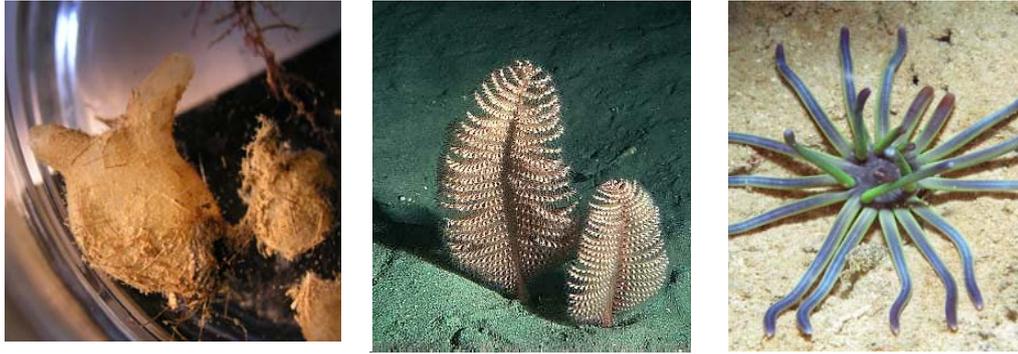


Fig. 6.7 – Organismi bentonici di fondo mobile infossati nel substrato mediante il loro peduncolo pedale: a sinistra il tunicato *Molgula*; al centro il pennatulaceo *Pennatula*; a destra un'attiniario.

Per poter penetrare nel sedimento, gli organismi della endofauna devono essere in grado di smuovere le particelle di sedimento. Lo spostamento iniziale dei granuli richiede che una struttura rigida sia spinta nel sedimento con una forza sufficiente. Molti organismi scavatori, quali alcuni policheti o i molluschi bivalvi, hanno una struttura molle la cui forma può essere modificata variando la pressione idrostatica al suo interno. Per permettere il funzionamento di questo organo tale struttura può essere irrigidita per mezzo di un fluido. Nel caso dei molluschi bivalvi, il piede diventa così un potente attrezzo per penetrare nel sedimento. Dopo essere stato inserito nel sedimento, la parte distale del piede, sotto la pressione idrostatica, si allarga per divenire una vera e propria ancora. Una contrazione della restante parte del corpo porta l'animale verso la base del piede stesso (fig. 6.8). Una serie di dilatazioni ed estensioni permette all'animale di muoversi all'interno del sedimento. Questo principio generale è applicato anche da altri animali scavatori quali policheti, sipunculidi, oloturie scavatrici.

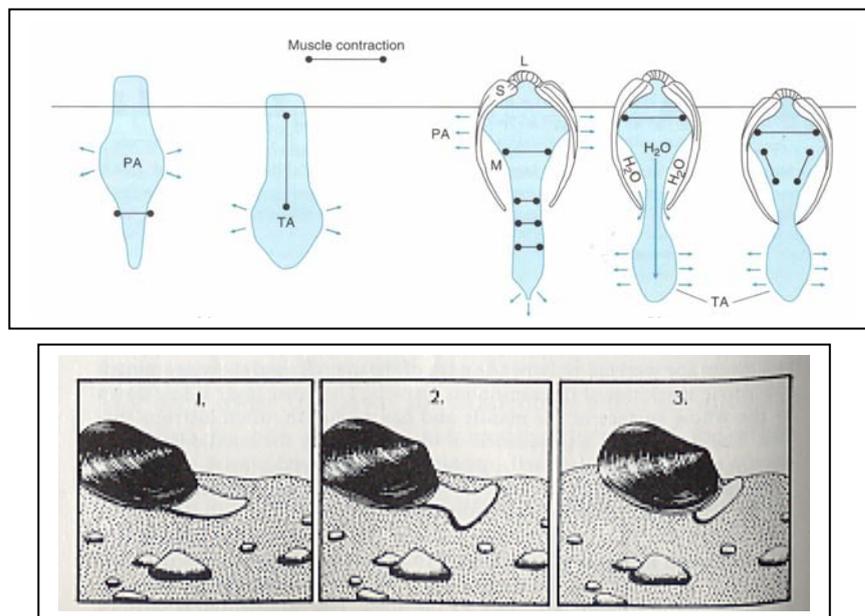


Fig. 6.8 – Meccanismo di penetrazione nel sedimento molle degli organismi scavatori. A sinistra in alto, si nota l'inturgidimento del piede a formare uno strumento di penetrazione (in alto a sinistra, PA) e la dilatazione della parte distale del piede a formare una ancora terminale (TA). La contrazione di muscoli longitudinali "tirano" l'animale nel sedimento, verso l'ancora terminale. In alto a destra, il meccanismo di penetrazione nel sedimento dei molluschi bivalvi. L'animale nel sedimento allarga le valve formando un'ancora, allo stesso tempo, contraendolo, spinge il piede verso il basso; il piede viene riempito di fluido e si rigonfia alla base a formare una nuova ancora; la contrazione dei muscoli all'interno delle valve richiudono le valve e tirano l'animale verso il basso (da: Levinton, 1995).

Un altro sistema di movimento nel sedimento prevede l'uso di dispositivi meccanici, cioè di strutture rigide che agiscono come veri e propri remi o palette, mossi da azione muscolare. Una gran varietà di crostacei si muovono nel substrato per mezzo di appendici specializzate per lo scavo. Per esempio, il granchio *Emerita talpoida*, ha una appendice posteriore a forma di spada (fig. 6.9).

I Policheti si muovono per mezzo di ondulazioni del corpo e movimenti dei parapodi (fig. 6.10). I Crostacei si avvalgono dei loro pereopodi, mentre i pleopodi creano una corrente d'acqua per sgombrare il sedimento (fig. 6.10); gli Echinoidi regolari scavano coi movimenti degli aculei e lo stesso si verifica negli Asteroidei (ad esempio *Astropecten*) che scavano per catturare la preda (fig. 6.10).

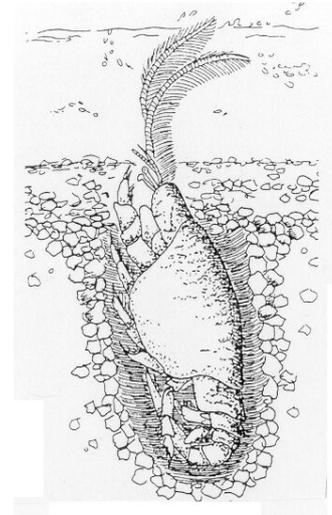
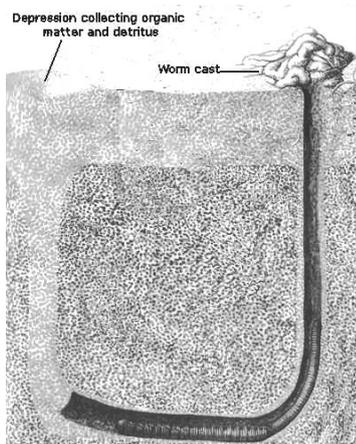


Fig. 6.9 – Il Decapode *Emerita talpoida*



Fig. 6.10 – Un Polichete che si muove sul substrato (a sinistra); un Crostaceo con evidenti pereopodi e pleopodi (al centro); l'Asteroideo *Astropecten* su un fondo sabbioso (a destra).

Per le specie scavatrici dell'infauna, specialmente durante il movimento, il sedimento si comporta come vera e propria carta vetrata. Sono quindi abbastanza rare le specie il cui tegumento è a contatto diretto col sedimento (ad esempio Oloturie Sinaptidi o Gasteropodi Naticidi) e si tratta in generale di scavatori più o meno temporanei. Le specie scavatrici vere e proprie vivono in un nicchio o in una galleria che comunica con la superficie del sedimento, le cui pareti possono essere più o meno consolidate, ad esempio da muco, ed essere sempre mantenute integre da una corrente d'acqua prodotta dall'animale (movimenti ciliari, appendici). Talune specie passano praticamente tutta la loro esistenza nella stessa tana, mentre altre escono più o meno frequentemente dal sedimento per tornare a nascondersi a distanza.



Il polichete *Arenicola* (fig. 6.11), ad esempio, che vive sui fondi sabbiosi della zona di marea, scava una galleria tubolare a forma di U le cui pareti vengono cementate da una secrezione mucosa prodotta dall'animale, secrezione che si indurisce a contatto con l'acqua di mare.

Fig. 6.11 – Il Polichete *Arenicola* all'interno del tubo scavato nella sabbia

I Bivalvi scavatori sono in contatto con il sedimento attraverso la loro conchiglia. I bivalvi vivono infossati nella sabbia o nel fango emergendo dal substrato solo con i due sifoni con i quali inalano l'acqua all'interno della conchiglia (sifone inalante) per filtrarla dal particolato alimentare e per ossigenarsi, e la ributtano verso l'esterno dal secondo sifone, esalante (fig. 6.12).

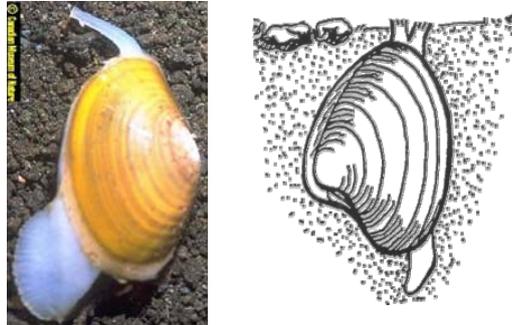


Fig. 6.12 – I Bivalvi filtratori rappresentano un buon esempio di organismi della infauna: sono dotati di conchiglia di protezione e sifoni inalanti ed esalanti per filtrare l'acqua, respirare e alimentarsi.

Questi adattamenti isolano l'organismo da condizioni sfavorevoli legate alla povertà di ossigeno ed alla presenza di sostanze tossiche o di altri composti nocivi derivanti dalla degradazione della sostanza organica nel primo strato di sedimento.

In caso di estrema instabilità sedimentaria molte specie della infauna possono continuamente riposizionarsi nel fondale. Bivalvi quali *Spisula solidissima* (fig. 6.13) sono continuamente scalzati dal sedimento nella zona di onda e sono rapidi scavatori per riposizionarsi.



Fig. 6.13 – *Spisula solidissima*, continuamente scalzata dal sedimento, si riposiziona rapidamente nel substrato

Le specie **mobili** che strisciano o camminano sul fondo possono colonizzare substrati incoerenti purché siano di una certa compattezza. Talvolta la loro forma rispecchia un adattamento volto ad evitare lo sprofondamento nel fango, come ad esempio i lunghi aculei dell'Echinoideo *Cidaris cidaris* (fig. 6.14) utilizzati come trampoli; le ampie superfici di appoggio della stella *Anseropoda placenta* (fig. 6.14), e i lunghi radii delle pinne dei pesci *Trigla* (fig. 6.14).



Fig. 6.14 – Adattamenti delle specie vagili di fondo mobile: il riccio *Cidaris cidaris* (a sinistra), la stella *Anseropoda placenta* (a destra) e il pesce osseo *Trigla* (in basso).

Dal punto di vista della quantità di biomassa, i Bivalvi ed i Policheti sono sicuramente i più abbondanti abitanti dei fondi mobili.

Sui fondi molli l'**epiflora** è rappresentata essenzialmente dalle praterie di zosteracee, le quali, al contrario delle alghe che assorbono attraverso il tallo, tutti gli elementi minerali necessari, devono trarli direttamente dal fondo attraverso vere radici. Le zosteracee modificano profondamente le condizioni ambientali e anche quelle del substrato determinando la formazione di un ambiente particolare. Ricordiamo solamente in questa sede le praterie di *Posidonia oceanica* (fig. 6.15).



Fig. 6.15 – Prateria di *Posidonia oceanica* su fondi mobili

Una particolare categoria dell'endofauna dei fondi molli è data dal **meiobenthos**, animali di piccole dimensioni che vivono negli interstizi presenti fra granello e granello di sabbia. Questa particolare fauna è nota anche come **interstiziale**. Questi organismi hanno caratteri morfologici molto specializzati: il capo in generale è molto allungato e appiattito, sono scarsamente pigmentati; gli occhi possono essere ridotti o assenti, vi sono spesso papille adesive; molte forme hanno anche ghiandole secernenti liquidi che solidificano a contatto con l'acqua. Gli animali caratteristici del mesopsammon appartengono a vari gruppi: ciliati, turbellari, nematodi, policheti, tardigradi, nemertini, crostacei ecc. Il nutrimento di questi animali consiste di minuto detrito organico, di alghe unicellulari e di altri microrganismi.

6.3 Gli organismi dei fondi duri

I substrati duri includono roccia, massi, conchiglie, scheletri di coralli, ma anche materiali artificiali realizzati dall'uomo (manufatti in cemento, scogliere frangiflutti, pali e navi di legno, ecc.). Gli organismi che vivono su questi fondali possono essere fissi, "cementati" sulla superficie dura, come i balani o attaccati per mezzo di filamenti o strutture di adesione, come i mitili o le alghe (organismi sessili), oppure mobili, quali gasteropodi, ricci di mare, ecc. (specie vagili).

Analogamente ai substrati mobili, anche i substrati duri possono essere abitati da specie che vivono sopra il substrato (epifauna) e specie che invece vivono all'interno del substrato duro (endofauna). Anche queste specie hanno sviluppato una vasta serie di adattamenti per poter vivere su tali substrati.

Le modalità di fissazione al substrato sono molto varie: alcune specie come quelle incrostanti tendono al massimo ricoprimento possibile, con una superficie di adesione che può essere pari alla metà della superficie corporea. In altri casi sono presenti forme cilindriche o colonnari, come in alcune ascidie ed in alcune Spugne, oppure mammellonari come in altre Ascidie. Alcune specie hanno una minuscola superficie di impianto, rappresentata da peduncoli od altre strutture, ed un notevole sviluppo in altezza, per esempio negli Idrozoi, in alcuni Briozoi e nelle Gorgonie (fig. 6.16).

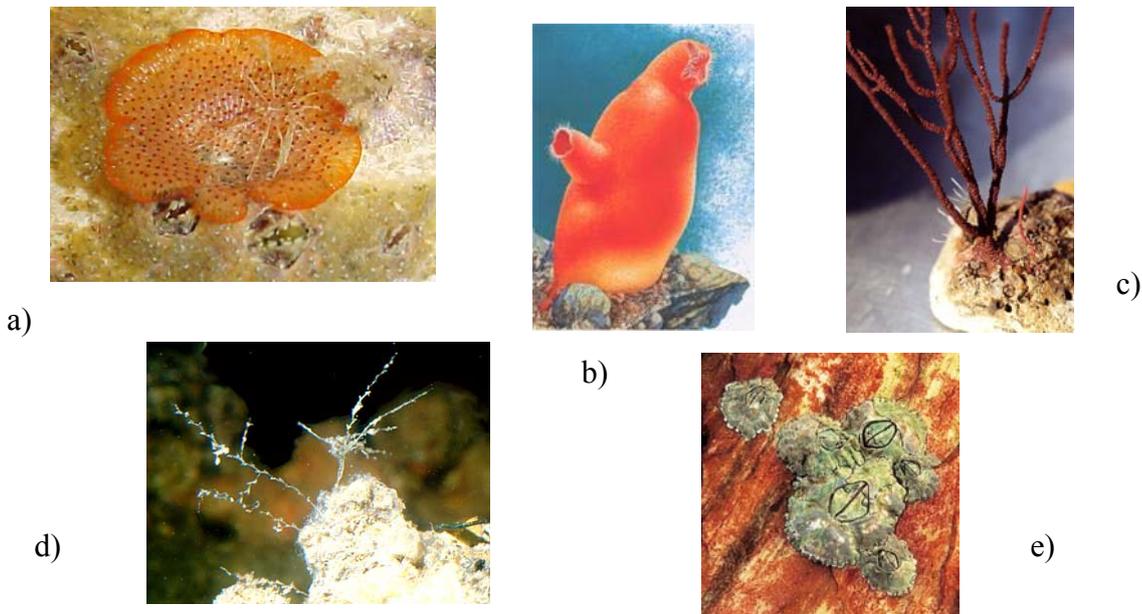


Fig. 6.16 - a) l'ampia superficie di colonizzazione del substrato da parte di un Briozoo incrostante; b) un tunicato fissato con la parte basale del corpo al substrato; c) una colonia di gorgonacei fissata al substrato mediante il peduncolo basale; d) la grande base di appoggio di alcuni balani, cementata sul substrato roccioso; e) piccoli idrozoi fissati al substrato mediante il peduncolo basale.

Per proteggere e sostenere il loro corpo, gli organismi marini sono provvisti di particolari strutture come scheletri, gusci, conchiglie in cui sono concentrate varie sostanze inorganiche. Queste strutture possono essere interne (endoscheletro) oppure esterne (esoscheletro).

Molti animali sessili hanno strutture di sostegno composte di spicole di varia natura immerse in matrici proteiche, come le Spugne (spicole di calcite e a volte di aragonite nelle Calciosponge, spicole silicee nelle Esattinelle, spicole silicee e struttura di spongina nelle Demosponge) e nelle Ascidie. Ancora, un esoscheletro costituito da piastre calcaree comprese nel derma è presente negli Echinodermi.



Fig. 6.17 – Le spicole dei Poriferi (a sinistra), le spicole e la tunica delle Ascidie (al centro) e le piastre fuse degli echinodermi (a destra) formano strutture di sostegno.

Molti Celenterati hanno un esoscheletro secreto dall'epidermide. Le *Millepora* (fig. 6.18) producono uno scheletro calcareo costituito soprattutto da aragonite attraversata dagli stoloni dei polipi. Anche le colonie degli ottocoralli hanno uno scheletro secreto dalle cellule della mesoglea che può essere calcareo, corneo o di entrambi i tipi. Ad esempio, in *Alcyonium* (fig. 6.18) lo scheletro consiste di spicole che contengono un asse organico sul quale si depositano cristalli di calcite. In altri casi sono presenti scheletri assili di consistenza elastica (il componente principale è la gorgonina, una proteina affine al collagene ad alto contenuto di tiroxina) come nella gran parte dei Gorgonacei oppure duro e calcareo come nel corallo rosso *Corallium rubrum* (fig. 6.18) (le cellule ectodermiche secernono spicole calcaree che si cementano insieme mediante carbonato di calcio). Fra gli Esacoralli, i Madreporari hanno uno scheletro calcareo secreto dall'epidermide e costituito prevalentemente da carbonato di calcio nella forma di aragonite (fig. 6.19). I Crostacei sono muniti di una cuticola chitinoso che riveste come uno scheletro l'epidermide che la secerne; essa protegge le parti molli (fig. 6.19). La cuticola presenta fra i suoi costituenti la chitina, un polisaccaride azotato, che, impregnata di calcare e sostanze proteiche, la rende una sostanza impermeabile e rigida. In altri crostacei l'esoscheletro è fortemente impregnato di calcare, come ad esempio nei Cirripedi (fig. 6.19). Un altro sistema di protezione degli organismi del benthos è rappresentato dalle conchiglie. La conchiglia dei Molluschi è formata da tre strati, che andando dall'esterno verso l'interno sono: il periostraco (formato da una sostanza simile alla chitina), l'ostraco (costituito da una sostanza di natura organica, la conchiolina e da carbonato di calcio, con una struttura a lunghi prismi normali alla superficie) e l'ipostraco (la madreperla, lamelle organiche che si alternano a strati calcarei). Come vedremo anche più avanti, la forma della conchiglia assume aspetti molto diversi nelle varie classi di Molluschi.



Fig. 6.18 – I Celenterati Milleporini *Millepora* (a sinistra), l'alcionario *Alcyonium* (al centro) e il corallo rosso *Corallium* (a destra).



Fig. 6.19 – Lo scheletro calcareo secreto dai celenterati madreporari (a sinistra); lo scheletro chitinoso a protezione dei Crostacei decapodi (al centro); lo corazza calcarea di protezione dei Crostacei Cirripedi (a destra).

Altri organismi vivono all'interno di tubi calcarei secreti dagli animali stessi. E' il caso dei Policheti Serpulidi che possono vivere in tubi singoli come in *Serpula* (fig. 6.20) o dare luogo a masse compatte composte da numerosi individui, come in *Salmacina*. I tubi sono costituiti da carbonato di calcio depositato sotto forma di aragonite. In questi casi il tubo non è intimamente unito all'animale (fig. 6.20).

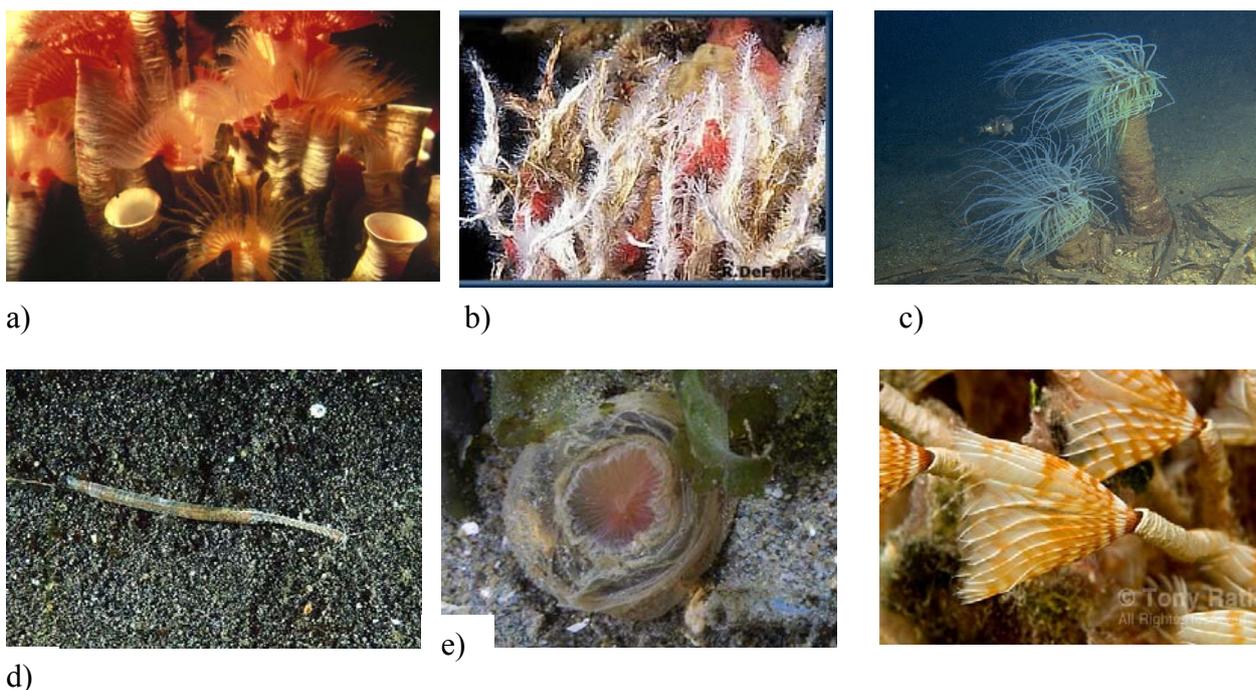


Fig. 6.20 - Tubi calcarei dei Policheti *Salmacina* (a) e *Serpula* (b); tubo mucoso di *Cerianthus* (c), tubo corneo di *Hyalinoecia* (d); tubo mucoso di *Myxicola* (e), tubo dei Sabellidi (f).

Tubi costituiti di solo materiale organico si riscontrano in molti altri Policheti e anche nei Celenterati Ceriantari (fig. 6.20) e in certi Crostacei Anfipodi. Si tratta di tubi mucosi di varia consistenza secreti da cellule ghiandolari epidermiche; tali tubi vanno da quelli di aspetto mucillagginoso tipici di *Myxicola* (fig. 6.20) a quelli molto resistenti di aspetto corneo come nell'Eunicide *Hyalinoecia* (fig. 6.20). In certe specie su un substrato mucoso viene depositato del materiale estraneo, quali granuli di sabbia, di fango, ecc. che cementati insieme costituiscono una valida protezione per l'animale (Sabellidi per esempio) (fig. 6.20).

Gli organismi sessili del benthos di fondo duro possono vivere in diverse condizioni di correnti e intensità del moto ondoso.

Il benthos sessile tenderebbe ad essere trascinato via dalla corrente quando esso si protende dal fondale nella direzione di una forte corrente. Per ridurre questo problema, gli organismi sessili devono essere in grado di minimizzare il trascinamento per mezzo di particolari adattamenti nel comportamento e nella forma del corpo. Possiamo distinguere due tipi di situazioni. Gli animali passivi sono orientati da una forte corrente unidirezionale fino a che una forma di equilibrio viene raggiunta. In molti casi tale orientamento non è differente da quello raggiunto da un oggetto inanimato della stessa forma e densità. Al contrario, gli animali attivi possono esercitare una azione muscolare, mettere in atto comportamenti o utilizzare altri mezzi per orientarsi attivamente in un flusso d'acqua. Questo aggiustamento attivo minimizza il trascinamento e contemporaneamente assicura l'accesso al cibo. Partiamo proprio da questo tipo di adattamento.

Una corrente direzionale può essere più o meno irregolare nell'interfaccia substrato – acqua e ciò può influenzare le specie più piccole o i giovanili di specie che da adulte sono di grandi dimensioni. Questo può essere visto nelle gorgonie. Piccole colonie hanno una forma irregolare e non presentano un orientamento preferenziale; al contrario le colonie più grandi sono orientate di preferenza in modo trasversale alle correnti unidirezionali. Probabilmente le correnti più prossime al fondo hanno direzione variabile, seguendo le irregolarità del fondo. Come le colonie crescono, esse si protendono più direttamente verso la corrente principale.

Questo diverso orientamento secondo la direzione della corrente può essere osservato anche in alcune specie di echinodermi crinoidei. I crinoidei che vivono nelle cavità della roccia preferiscono le zone con correnti multidirezionali e hanno le pinnule dei loro tentacoli posizionate su quattro file ad angolo retto, cosa che massimizza la possibilità di cattura del cibo da diverse possibili direzioni. Per contrasto, il crinoideo eretto caraibico *Nemaster grandis* estende le braccia verso la corrente unidirezionale ed ha le pinnule sistemate su un unico piano, cosa che massimizza la cattura sotto questo tipo di corrente (fig. 6.21). Nella ofiura *Ophiothrix fragilis* (fig. 6.21), ad ogni lato del tentacolo sono presenti dei pedicelli che hanno il compito di compattare le particelle di cibo catturate in un bolo mucoso e trasportarle, lungo, i tentacoli verso la bocca.



Fig. 6.21 – Il Crinoideo *Nemaster* (a sinistra) e l'Ofiuroido *Ophiothrix* (a destra).

In posizione di forte flusso è difficile mantenere una posizione eretta. La pressione esercitata dall'acqua su un corpo cilindrico è massima se l'asse maggiore del cilindro è mantenuto perpendicolare al flusso e minima se il cilindro è mantenuto con l'asse maggiore parallelo alla corrente. Così, per esempio, il corallo madreporario caraibico *Acropora palmata* (Fig. 6.22) forma grandi strutture ramificate erette, a volte più grandi di 2 m di diametro. In situazioni di forti correnti nei reef più esposti, una ramificazione che cresce perpendicolare al flusso di acqua può essere facilmente spezzata. Le colonie allora si sviluppano nel senso di una forte corrente unidirezionale,

tendendo a posizionare i loro rami orizzontalmente rispetto la corrente, al fine di minimizzare la forza d'urto della corrente stessa. Ovviamente questo corallo è duro e non può spostarsi o piegarsi nel caso di una modificazione della corrente.

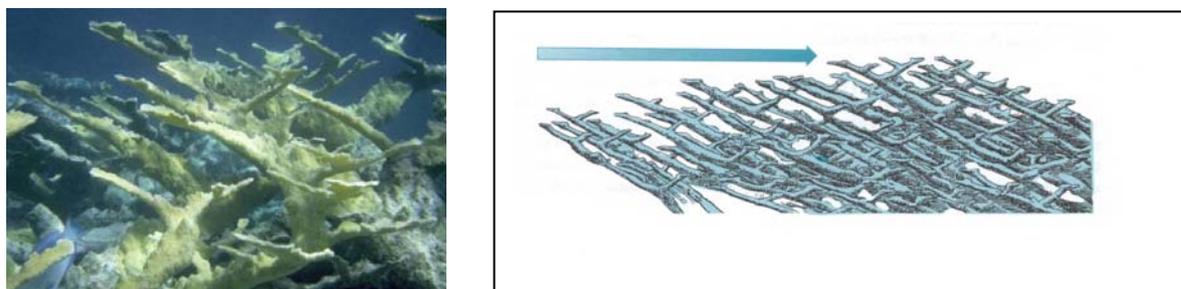


Fig. 6.22 – Il corallo *Acropora palmata* ha uno scheletro duro. In condizioni di forte corrente unidirezionale o di flusso bidirezionale, la colonia cresce con i rami sub-paralleli alla corrente, cosa che minimizza la possibilità che il corallo sia strappato via (da: Levinton, 1995).

Gli animali sessili possono essere flessibili per ridurre la forza di trascinamento della corrente. L'anemone *Metridium senile* (fig. 6.23) può crescere fino a raggiungere dimensioni di 1 m di larghezza. L'animale è molto flessibile, così in forti correnti il corpo si piega nel senso della corrente. In questa posizione, i tentacoli dell'anemone possono raccogliere il cibo nella scia della corrente, sebbene la corona dei tentacoli possa essere retratta nel caso di velocità molto alte della corrente (fig. 6.18a). Alcune alghe sono egualmente flessibili, e il gambo può essere flesso e piegato secondo la corrente per minimizzare la forza della corrente. Il kelp *Nereocystis luetkeana* ha una serie di fibrille nella parete delle cellule corticali che hanno un angolo medio di 60 gradi rispetto l'asse dello stipite. Questo aumenta l'estensibilità dello stipite e previene le rotture provocate dalla corrente (fig.6.23).

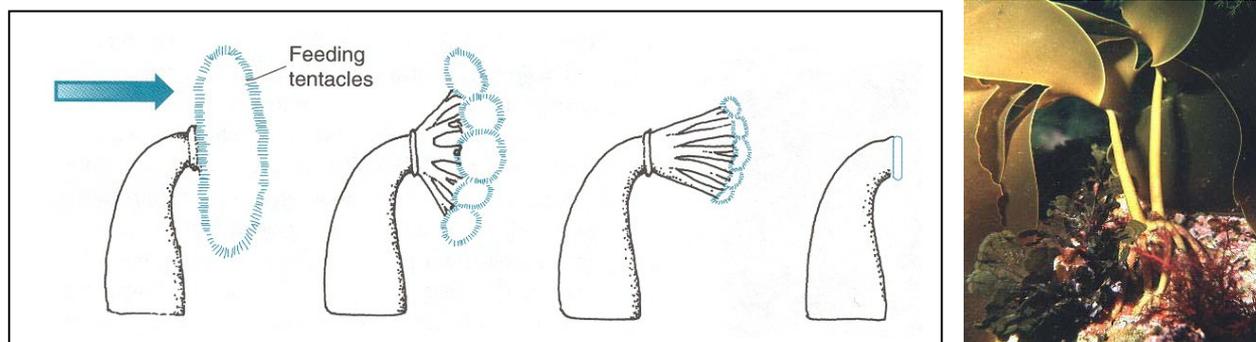
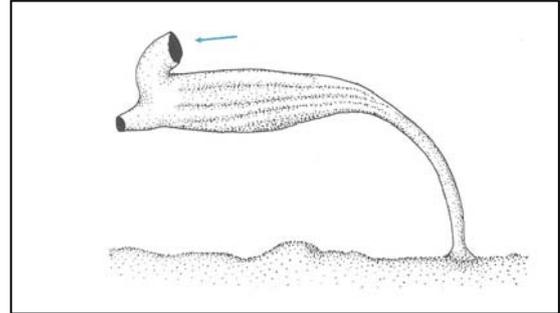


Fig. 6.23 – a) L'anemone *Metridium senile* modifica la propria forma sotto correnti crescenti (da sinistra verso destra); b) Il kelp *Nereocystis* o la *Laminaria* hanno uno stipite elastico ancorato sul fondo (da: Levinton, 1995).

L'ascidia del Pacifico *Styela montereyensis* (fig. 6.24) va ricordata perché si ritrova in una grande varietà di ambienti lungo le coste della California, dalle coste battute dal mare alle baie più riparate. Nelle acque calme questa specie ha l'aspetto tipico dell'ascidia solitaria, con il sifone inalante orientato lateralmente. Nelle zone rocciose la maggior parte degli animali è attaccata tramite un esile peduncolo e si muove in accordo al movimento della corrente (Fig. 6.24). In questo caso il sifone inalante è inclinato di circa 180 gradi e quando l'animale è piegato dalla corrente l'acqua può entrare facilmente al suo interno, trasportando le particelle alimentari.

Fig. 6.24 – Orientamento dell'ascidia *Styela montereyensis*. La corrente causa il piegamento dell'animale, ma in questa situazione il sifone inalante viene piegato e orientato controcorrente per favorire l'afflusso di acqua e particelle alimentari (da: Levinton, 1995).



Il ruolo della corrente non è molto diverso per il benthos vagile. L'orientamento che minimizza l'asportazione dal substrato è generalmente preferito. Gasteropodi mobili si ritrovano spesso nelle zone di forte corrente, e un orientamento che pone l'asse della conchiglia parallelo alla corrente minimizzerà l'impatto dell'onda. Il gasteropode di fango *Ilyanassa obsoleta* spesso si ritrova nella zona di marea con flussi di acqua superiori a 30 cm/sec, orientato con l'apice della conchiglia in direzione della corrente (fig. 6.25). Un'altra possibilità è quella di avere un basso profilo per permettere alla forza d'urto dell'onda (o della corrente) di smorzarsi sulla conchiglia. Per questo le patelle (*Patella* spp.), che vivono in zone di marea o con onde molto forti, hanno adottato una conchiglia bassa e appuntita, irrobustita da numerose costolature (fig. 6.25).



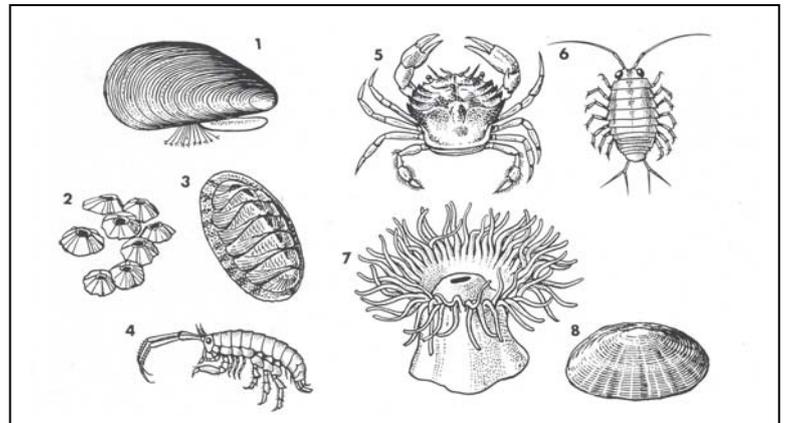
Fig. 6.25 - Il Gasteropode *Ilyanassa obsoleta* (a sinistra) orienta la sua conchiglia con l'asse maggiore e la punta verso la direzione di provenienza della corrente; la patella *Patella* (a destra) ha una conchiglia robusta e di forma idonea a sopportare il moto ondoso.

Animali che non sono sessili hanno la possibilità di movimenti relativamente rapidi e possono allontanarsi da situazioni di correnti limitanti. Il già citato crinoideo caraibico *Nemaster grandis* (fig. 6.21) vive su promontori corallini e sembra preferire forti flussi di corrente. Ciononostante, in condizioni occasionali di corrente molto forte, il crinoideo non può più aprire le sue braccia alla ricerca del cibo. In questi casi esso attivamente si sposta verso zone riparate. Il gasteropode *Ilyanassa obsoleta* (fig. 6.25) risponde ad un forte flusso nascondendosi nella sabbia; questo è molto importante durante una forte marea ascendente, quando l'azione erosiva della corrente è molto forte.

Adattamenti particolari, che coinvolgono tutte le problematiche fino ad ora affrontate, sono quelli adottati dagli organismi che vivono sui fondi duri nella zona del sopralitorale e del mediolitorale, come definiti all'inizio di questo paragrafo. In questa zona, infatti, gli organismi devono sopportare periodi più o meno lunghi di emersione, il moto ondoso, il riscaldamento del sole. In questa particolare zona ritroviamo quindi (fig. 6.26) specie la cui forma del corpo è idonea a resistere al moto ondoso dirompente, quali *Patella* o *Chtamalus* (conchiglie e gusci robusti, saldamente ancorati sulla roccia e con la forma a cono), il mitilo (saldamente ancorato tramite il bisso). Queste specie sono anche in grado, serrando le valve o gli opercoli, di resistere alla mancanza di acqua durante la bassa marea. Analogamente l'attinia *Actinia equinia* è in grado di richiudere i tentacoli

intorno alla cavità orale per evitare l'essiccamento in attesa del ritorno dell'acqua. Gli animali vagili qui presenti sono capaci di rapidi spostamenti e in grado di ancorarsi sul fondale durante il passaggio di onde non di forte intensità.

Fig. 6.26 – Forme caratteristiche dei piani sopralitorale (*Chtamalus*, *Ligia*) e mediolitorale. I Molluschi *Mytilus* (1), *Chiton* (3), *Patella* (8), i Crostacei *Chtamalus* (2), *Gammarus* (4), *Pachygrapsus* (5), *Ligia* (6), il Celenterato *Actinia* (7) (da: Cognetti, Sarà, Magazzù, 1999).



6.4 Il fouling

Un aspetto particolare del benthos dei fondi duri è quello rappresentato dai cosiddetti organismi del **fouling**. Si tratta di quegli organismi sessili che si insediano su qualsiasi substrato immerso prodotto dall'uomo, quali tubature, cavi, moli, scafi delle imbarcazioni, ecc. Questo fenomeno è spesso dannoso, in quanto le incrostazioni appesantiscono gli scafi (possono portare di conseguenza ad un aumento del consumo di carburante del 40 %), possono ostruire le tubazioni di industrie che utilizzano l'acqua di mare per i sistemi di raffreddamento, portano a fenomeni di alterazione dei materiali immersi. Ricordiamo tra i principali organismi del fouling i Balanidi (varie specie del genere *Balanus*, crescono molto rapidamente, distruggono la verniciatura delle chiglie delle navi), i Policheti Serpulidi, i Briozoi, i Molluschi Bivalvi (*Mytilus* e *Ostrea*), gli Idroidi (*Tubularia*), i Tunicati (*Ciona*, *Botryllus*, *Zoobothryon*) (fig. 6.27 e 6.28).

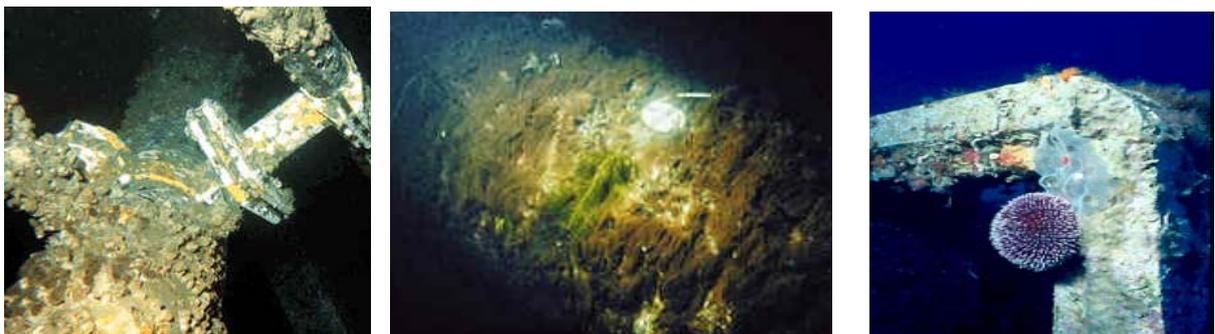


Fig. 6.27 – Organismi sessili del fouling su tubature o substrati artificiali realizzati dall'uomo

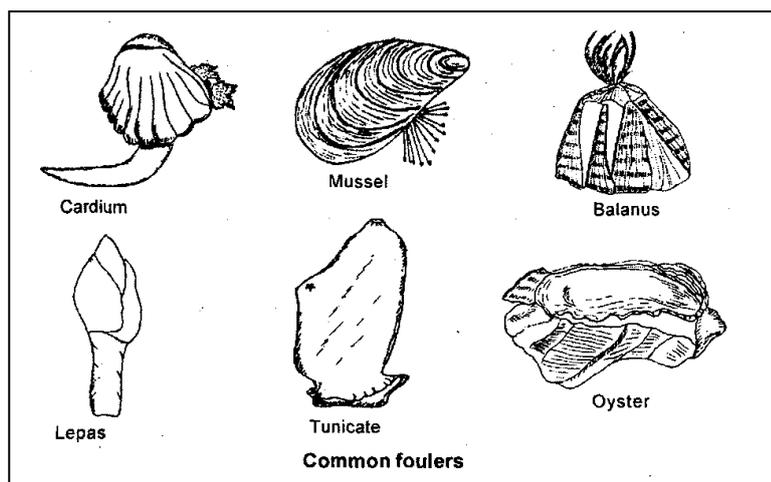


Fig. 6.28 – Tipici organismi del fouling

6.5 I perforanti

Gli organismi endobionti dei substrati duri sono i cosiddetti **perforanti** o **boring**. Questi sono presenti soprattutto nei substrati calcarei o argillosi, meno duri di altri tipi di rocce, o nel legno e vivono in gallerie o fori da essi stessi scavati. La perforazione può essere puramente meccanica, come nei Molluschi Bivalvi Pholadidae (foladi) che scavano grazie a dei movimenti di va e vieni delle loro valve, parzialmente munite di denti simili a quelli di una lima (fig. 6.29). Lo stesso avviene in taluni Policheti (*Polydora*), che si avvalgono di setole speciali molto forti, portate dal quinto setigero per perforare la roccia (fig. 6.29).



Fig. 6.29- Le gallerie scavate nel legno dai Molluschi Bivalvi Foladidi (*Pholas*) (a sinistra e al centro) e dal Polichete *Polydora*, scavatore nella roccia (a destra).

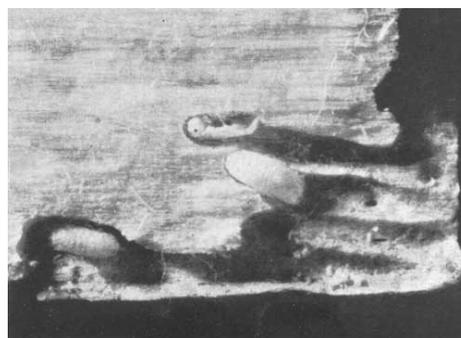
Altre specie, quali *Teredo* (bivalvi, Teredinidae o terenidi) formano un labirinto di gallerie nel legno immerso a lungo nell'acqua (fig. 6.30). Le valve, degli opercoli anteriori calcarei, sono usate per grattare il legno e viene usato un enzima (cellulasi) per la digestione del legno. Il corpo è protetto in un tunnel di calcare che esso stesso secerne, ed è dotato di sifoni posteriori per il riciclo dell'acqua. Provocano gravi danni alle strutture immerse.



Fig. 6.30 – Gli effetti dell’insediamento delle teredini sul legno (a sinistra); le valve anteriori della teredine (al centro); i tubi calcarei nel legno (a destra).

Anche l’isopode *Limnoria* è un perforatore del legno. Misura da 3 a 5 mm, crea le sue gallerie sulla superficie del legno (fig. 6.31).

Fig. 6.31 – L’isopode scavatore *Limnoria*



Gli Isopodi della Famiglia Sphaeromidae lunghi da 0,5 a 1 cm, perforano meccanicamente il legno, anche se non è chiaro se si nutrono del legno o del sedimento presente nelle gallerie (fig. 6.32). Alcune specie bucano rocce morbide e, quando presenti in gran numero, contribuiscono all’erosione delle zone costiere.

Fig. 6.32 – L’isopode scavatore *Sphaeroma*



Altro perforatore della roccia è il piccolo gambero *Upogebia ancyloactyla* che scava meccanicamente usando le chele, creando una rete di tunnel. Esso filtra piccoli organismi aspirati nei tunnel, ed è lungo fino a 4 cm.



Fig. 6.33 – Il Crostaceo *Upogebia* nel suo tunnel nella roccia.

La perforazione può essere anche chimica, come nel caso di Cianofite e Clorofite perforanti, spugne del genere *Cliona*, (fig. 6.34), diversi bivalvi (*Saxicava*, *Gastrochaena*, *Lithophaga*) (fig. 6.35), ecc. Il meccanismo chimico, poco conosciuto, sembra comportare frequentemente, non l'elaborazione di un acido, ma una secrezione mucoproteica che formerebbe un complesso con lo ione Ca^{++} ; nei Bivalvi interverrebbe anche l'alternanza dell'apertura e chiusura delle valve.

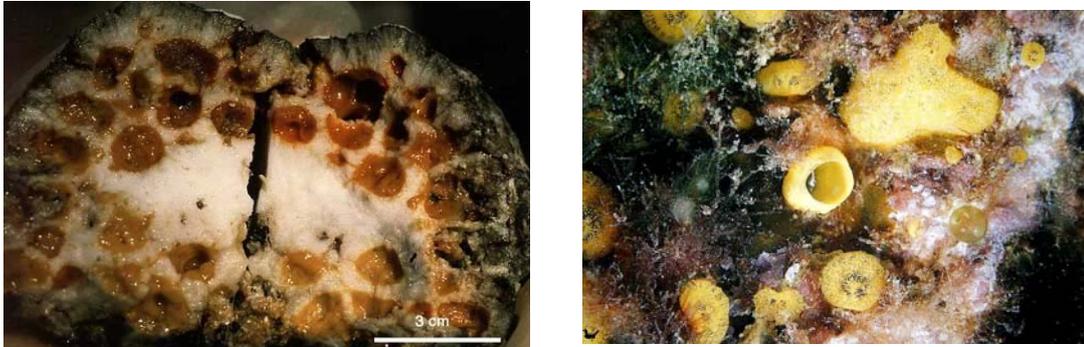


Fig. 6.34 – Poriferi Clionidae (marroni a sinistra, gialli a destra) perforatori nella roccia

Lithophaga (Lithophagidae) o dattero di mare, è un filtratore lungo fino a 8 cm e scava la roccia per mezzo di secrezioni acide (fig. 6.35). Protegge la propria conchiglia da queste secrezioni acide attraverso uno strato corneo esterno (periostraco) molto spesso. Vive tra la zona di marea e i primi metri di profondità.



Fig. 6.35 – Il dattero di mare *Lithophaga lithophaga*

Vi è poi una ricca endofauna che vive all'interno delle gallerie prodotte dalle forme perforatrici o nelle cavità, fessure e gallerie presenti nel substrato per fenomeni di erosione. Si tratta di poriferi, turbellari, nematodi, policheti, crostacei, ofiuroidi, ecc.

La corrosione delle rocce o degli organismi da parte dei perforanti porta ad una loro frammentazione in ghiaie e sabbie calcaree; queste possono essere eventualmente concrezionate da altri organismi.

6.6 L'alimentazione negli organismi zoobentonici

Una specie o una popolazione può sopravvivere fino a che dispone di risorse trofiche sufficienti per qualità e quantità. La conoscenza delle esigenze trofiche delle specie, delle competizioni interspecifiche sul piano trofico e dei rapporti di predazione, è indispensabile per comprendere, non solamente la distribuzione della specie, ma anche la composizione dell'intera comunità bentonica. Tratteremo in questa sede solamente i principali adattamenti morfologici e comportamentali relativi alle attività di alimentazione delle specie bentoniche, lasciando al corso di "Ecologia Marina" gli approfondimenti legati alle competizioni intra e interspecifiche e agli aspetti energetici.

Molto schematicamente, secondo i rapporti dimensionali tra l'animale e il nutrimento che questo consuma, si distinguono due grandi categorie: i **microfagi**, il cui cibo è costituito da Batteri, Protisti, piccoli Invertebrati, da aggregati particellati, ecc., le cui dimensioni sono inferiori di quelle del consumatore e i **macrofagi** le cui prede sono voluminose. Questa classificazione è evidentemente imperfetta perché non tiene conto di altre modalità di assunzione del cibo. E' stato pertanto utile introdurre una categoria supplementare, quella dei **brucatori** (dei vegetali – o **erbivori** -o di Invertebrati sessili coloniali). Secondo che le particelle di piccole dimensioni raccolte dall'animale siano in sospensione nell'acqua, o deposte a livello del film superficiale del sedimento, i microfagi sono chiamati rispettivamente **sospensivori** (sestonofagi) o **detritivori**; mentre quando la raccolta delle particelle deposte interessa globalmente il sedimento, si parla di **limivori**.

Infine, ci sono gli organismi che si nutrono di altri organismi, i cosiddetti **carnivori**, spesso classificati come **predatori**.

Come spesso detto a proposito delle altre classificazioni, anche il limite tra una categoria trofica e l'altra è spesso sfumata, ed è difficile attribuire un organismo in una ben precisa collocazione. Così ad esempio, spesso un organismo mette in atto diverse strategie alimentari secondo le condizioni ambientali, lo stato del ciclo vitale, ecc.

6.6.1 L'alimentazione nei sedimenti mobili

I **detritivori** ("Deposit Feeders") sono quei animali che ingeriscono materiale sedimentario e derivano la loro nutrizione da alcune frazioni di questo materiale. Il sedimento è una complessa mistura di materiale inorganico, microrganismi, sostanza organica in decomposizione, acqua interstiziale con costituenti disciolti. I meccanismi di alimentazione di questi organismi sono quindi molto complessi. I Detritivori tendono ad essere abbondanti nei sedimenti fini, ed essi si alimentano in una grande varietà di modi che sono associati con le origini filogenetiche degli organismi e con l'ambiente in cui essi vivono.

La maggior parte dei microfagi detritivori non opera alcuna scelta tra le particelle del sedimento (**limivori**). Rappresentanti dei vari phyla possono, infatti, ingerire sedimento in maniera non selettiva, con l'eccezione del limite superiore che esiste riguardo le dimensioni delle particelle che possono ingerire. Altri invece eseguono una selezione del cibo.

All'interno del gruppo dei detritivori possiamo distinguere alcune modalità di alimentazione specializzate. I "cercatori" o "esploratori" della superficie del sedimento usano tentacoli o sifoni per raccogliere il sedimento superficiale, che è ricco di microrganismi quali le diatomee. Per esempio alcuni policheti del genere *Polydora* hanno tentacoli che sono spinti sulla superficie del sedimento e con i quali raccolgono sia le particelle che i microrganismi attaccati (fig. 6.36).

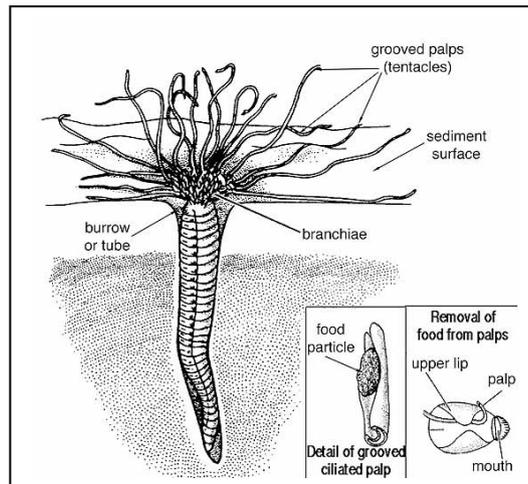


Fig. 6.36 – Il Polichete *Polydora hobsonia*

I Bivalvi detritivori (Tellinidi, Garidi, Scrobicularidi) hanno un sifone esalante molto corto e sottile (idoneo per il lancio dell'acqua a distanza) mentre il sifone inalante lungo e flessibile è utilizzato come un vero e proprio aspirapolvere. L'animale rimane affossato nel sedimento, mentre il lungo sifone raccoglie il materiale depositato sulla superficie circostante (fig. 6.370). La selezione del particolato avviene a livello dei palpi e spesso del tratto digestivo.



Fig. 6.37 – Il Bivalve sifonato *Macoma*

In altri gruppi il sedimento viene manipolato e lavorato prima della sua ingestione. La raccolta può essere così meccanica, come in alcuni anfipodi del genere *Corophium* che raschiano il sedimento intorno all'apertura del loro tubo, selezionano il particolato e ingeriscono le particelle più piccole. (Fig. 6.38). Alcuni decapodi (soprattutto Anomuri) maneggiano il sedimento a lungo: lo trattengono con i massillipedi del 3° paio (fig. 6.38) e poi tritano il materiale così raccolto con quelli del secondo paio e ingeriscono solo il particolato organico più fine, rigettando le particelle inorganiche. Diversi Echiuridi (*Echiurus*) raschiano il sedimento con la loro proboscide, disegnando un cerchio perfetto intorno all'apertura del loro tubo.

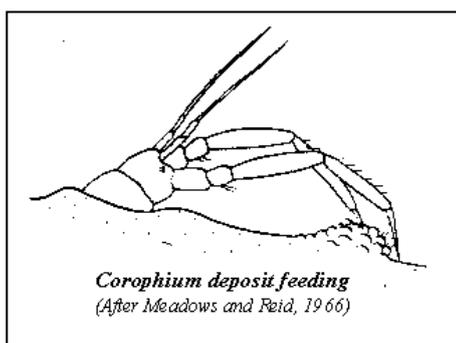


Fig. 6.38 – A sinistra, l'anfipode *Corophium*, a destra crostacei decapodi

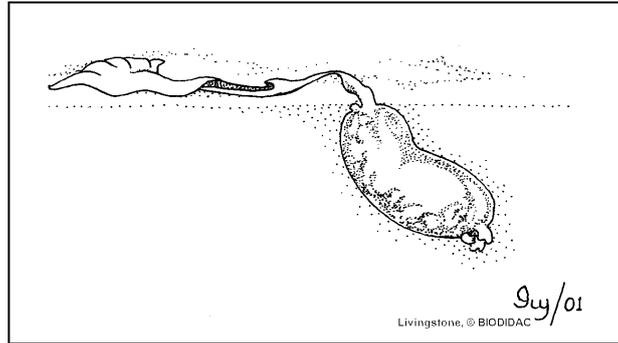


Fig. 6.39 – L'Echiuride *Echiurus*

Alcuni organismi hanno meccanismi di raccolta che si basano sul mantenimento di una corrente d'acqua per il trasporto del sedimento superficiale. Così il Polichete *Arenicola marina* (Fig. 6.40), che vive all'interno di una galleria a forma di U. Le gallerie sono rivestite di muco protettivo e sono facilmente individuabili per la presenza di pseudofeci deposte in prossimità di una delle uscite. L'animale, per mezzo di movimenti a pistone effettuati dal corpo, espelle l'acqua dall'orificio anteriore del suo tubo, ciò provoca, alla sua periferia, una controcorrente che trascina le particelle in sospensione sul fondo o nei suoi pressi, all'interno del tubo stesso. Le particelle vengono ingerite per assorbirne le sostanze organiche e, dopo il passaggio nel lume intestinale, i residui fecali sono respinti verso l'orificio posteriore del tubo da movimenti di rinculo.

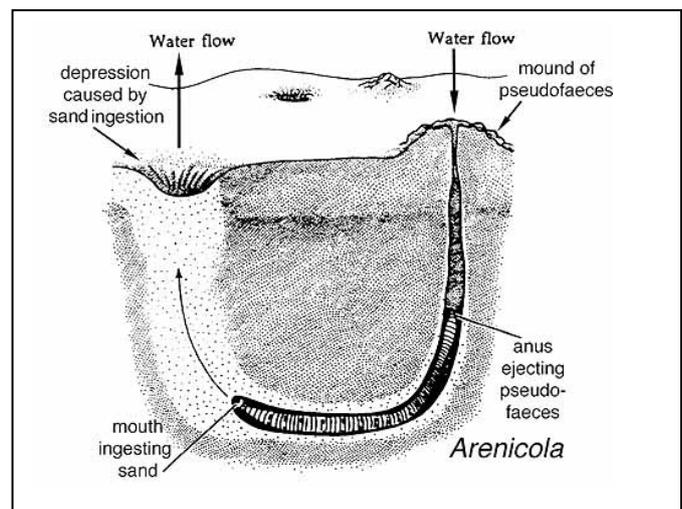


Fig. 6.40 – Il Polichete *Arenicola marina*

I Policheti Pectinari (Fig. 6.41) dotati di un tubo di sabbia agglomerata, procedono in maniera analoga, e l'intensità della corrente di uscita determina nel sedimento una camera in cui le particelle sono captate dai tentacoli.

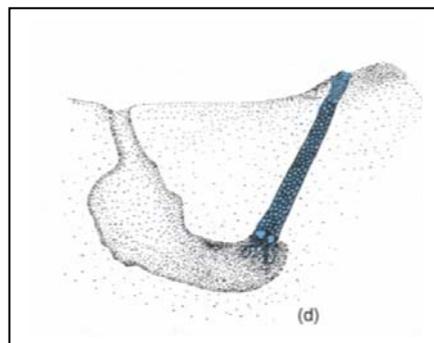


Fig. 6.41 – Il Polichete *Pectinaria*

La selettività è più spinta ancora nei molluschi Scafopodi che, sebbene abbiano tutta la parte anteriore del loro corpo affondata nel sedimento, all'interno di questo catturano Foraminiferi, piccoli Molluschi e a volte le Diatomee, delle quali si nutrono grazie alla ventosa adesiva che orna l'estremità dei captacoli retrattili che circondano la bocca (fig. 6.42).

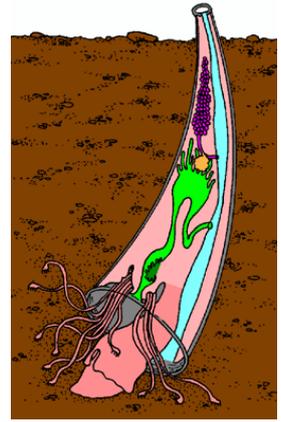


Fig. 6.42 – Molluschi Scafopodi (*Dentalium*)

I limivori veri e propri ingeriscono brutalmente grandi quantità di sedimento per assorbirne il materiale organico ancora indecomposto e i batteri. Esempi di specie che hanno un comportamento non selettivo sono il Polichete *Ophelia* (6.43), che digerisce la flora epifita dei granuli di sabbia, staccata da questi per strofinamento nell'intestino, l'Oloturia *Chiridota*, l'Echinoide *Brisaster*, l'Asteroide *Ctenodiscus*. I meccanismi di ingestione del cibo sono diversi, e vanno dalla semplice ingestione a bocca aperta all'impiego di una grande corona di tentacoli che spinge il sedimento nella bocca, quale quella dell'Oloturia *Parastichopus*.



Fig. 6.43 – Alcuni limivori non selettivi: il Polichete *Ophelia* (in alto a sinistra); l'oloturia *Chiridota* (in alto al centro); l'echinoide *Brisaster* (in alto a destra); l'asteroide *Ctenodiscus* (in basso a sinistra); l'Oloturia *Parastichopus* (in basso al centro e a destra).

Alcuni animali considerati detritivori possono ricadere nella categoria dei limivori quando la capacità di scelta non è molto accentuata. Ecco quindi alcuni limivori che esercitano una certa selezione grazie ai pedicelli boccali, come gli Oloturoidi *Elpidia* o *Psychropotes*, dotati di una specie di vomere dietro la bocca, che sembra eserciti una certa scelta all'interno del sedimento, alla ricerca soprattutto di Foraminiferi.

In alcune specie più della metà del peso corporeo può essere costituito dal fango ingerito; il rapporto del peso del contenuto stomacale / peso corporeo può essere considerato un buon criterio di separazione tra detritivori e limivori (1 / 3). Questi ultimi, infatti, non avendo capacità selettive, devono ingerire notevoli quantità di sedimento.

Le strutture di alimentazione usate dai detritivori sono modificate o usate per altre modalità di alimentazione anche nello stesso gruppo. E' il caso dei tentacoli boccali delle oloturie detritivori spesso usate per una alimentazione di tipo sospensivoro in altre specie di oloturie.

Certi Bivalvi possono presentare sia il comportamento detritivoro sia il comportamento filtratore di materiale in sospensione nell'acqua, tipico della maggior parte dei Molluschi bivalvi. *Macoma balthica* per esempio è sospensivora durante l'alta marea, detritivora durante la bassa marea (fig. 6.44). Diversi Molluschi gasteropodi (*Turritella*, *Aporrhais*) che vivono seminfossati, raccolgono le particelle grazie ad una corrente d'acqua che attraversa la cavità palleale dall'avanti all'indietro (fig. 6.44). Anche gli Echinodermi ofiuroidi che presentano braccia mobili solamente nel piano orizzontale (*Ophiura*) sembrano essere detritivori. Analogamente si comportano gli Echinoidei *Spatangus* ed *Echinocardium* (fig. 6.44).



Fig. 6.44 – Detritivori: Il Mollusco bivalve *Macoma balthica* (in alto a sinistra); i Molluschi gasteropodi *Turritella* (in alto al centro) e *Aporrhais* (in alto a destra); gli Echinodermi *Ophiura* (in alto a sinistra), *Spatangus* (in alto al centro) ed *Echinocardium* (in alto a destra).

I **Sospensivori** o “Suspension Feeders” traggono il loro cibo filtrando l'acqua sovrastante il fondale mediante particolari organi di alimentazione. Essi quindi trattengono semplicemente le particelle messe in movimento dall'acqua, il che esige evidentemente che questa sia costantemente agitata. Così, nella zona di battente d'onda delle spiagge, i Crostacei Anomuri del genere *Emerita*, parzialmente infossati nella sabbia, drizzano le loro antenne plumulose per raccogliere le particelle, e in seguito le introflettono per portarle a contatto con l'apparato boccale che recupera il cibo (fig. 6.45). Le Ofiure epigee (*Ophiothrix*) o endogee (Anfiuridi) drizzano le loro braccia perpendicolarmente al substrato per captare (a volte con l'aiuto di filamenti mucosi) le particelle trasportate dalle correnti (fig. 6.45).



Fig. 6.45 – Sospensivori: il Crostaceo *Emerita* (a sinistra). Le Ofiure epigee (*Ophiothrix*) (a sinistra) ed endogee (Anfiuridi) (a destra) utilizzano le braccia per la cattura del cibo.

Ancora, alcuni Gasteropodi sessili della famiglia dei Vermetidi (fig. 6.46) secernono uno strato di muco che si sparge nell'acqua come una rete da pesca; quando la rete di muco si è sufficientemente caricata l'animale la ritira verso la bocca e ingerisce le particelle alimentari. Il processo richiede evidentemente, per essere proficuo, che l'energia rappresentata dal cibo sia superiore a quella necessaria per la secrezione del muco.



Fig. 6.46 – Molluschi Vermetidi

Più elaborati sono i meccanismi secondo i quali l'animale supplisce all'insufficienza del rinnovo dell'acqua e quindi del materiale in sospensione, creando una corrente d'acqua, la quale assicura anche il rinnovo dell'ossigeno necessario alla respirazione. Il sistema acquifero delle spugne è un buon esempio: i flagelli dei coanociti assicurano la circolazione dell'acqua e le particelle sono intrappolate dalla palizzata dei filamenti molto fini che costituisce il collareto.

I filtratori molti specializzati uniscono quindi un meccanismo di messa in movimento dell'acqua con un organo di filtrazione, questo ultimo completato spesso da una parte da secrezioni mucose che agglomerano le particelle, dall'altra da dispositivi che eliminano le particelle giudicate indesiderabili. Molto schematicamente si può dire che queste due tendenze sembrano avere dominato l'evoluzione di questo tipo di raccolta: l'una consiste, per l'animale, nel generare correnti deboli e nel realizzare una filtrazione molto grossolana e altresì compensare questa doppia insufficienza con una vasta superficie di raccolta; l'altra riunisce l'esistenza di correnti energiche con una filtrazione spinta sul filtro branchiale. Il primo tipo è quello che corrisponde all'apparato tentacolare dei Policheti Serpulidi e Sabellidi, al lofoforo dei Briozoi e dei Foronidei (fig. 6.47), ai tentacoli boccali ramificati delle Oloturie Aspidochirote, all'insieme delle braccia dei Crinoidei, ecc. (fig. 6.48). Il secondo tipo corrisponde soprattutto ai Bivalvi sospensivori (Mitilidi, Ostreidi, Cardidi, Veneridi, Mactridi, ecc), ai Poriferi e alle Ascidie (fig. 6.49).

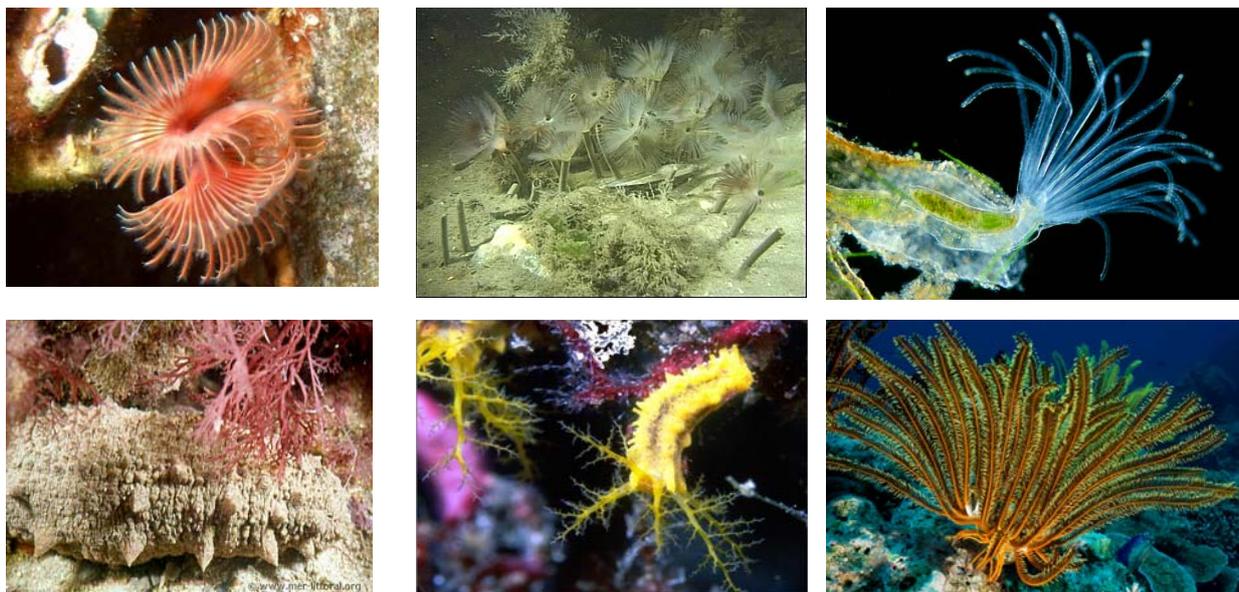


Fig. 6.47 – Esempi di sospensivori passivi: i Policheti Serpulidae (in alto a sinistra) e Sabellidae (in alto al centro) e Briozoi (in alto a destra). Oloturie (in basso a sinistra e al centro) e Crinoidei (in basso a destra).

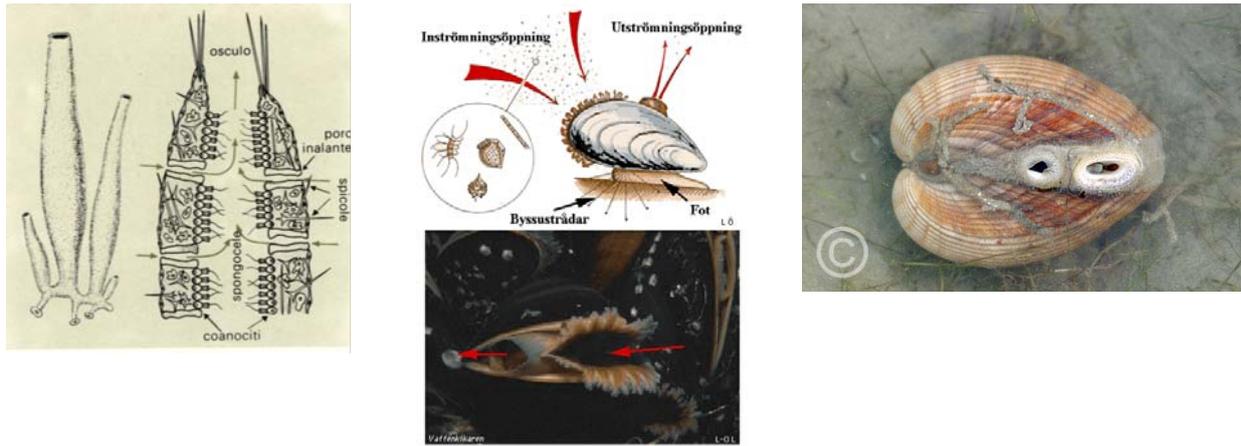


Fig. 6.48 - Schema del meccanismo di filtrazione attiva di alcuni sospensivori: Poriferi (a sinistra) e Molluschi Bivalvi (al centro e a destra).

Molti dei sospensivori più specializzati vivono all'interno del sedimento mobile (infauna). Si tratta dei molluschi bivalvi che filtrano l'acqua attraverso le branchie. Queste funzionano come un setaccio che trattiene le particelle sopra di un certo diametro (nei mitili 2 micron). L'acqua affluisce tramite sifoni, o direttamente nelle specie che ne sono prive, nella cavità del mantello dove è filtrata dalle branchie. Il materiale di scarto, non utilizzato per l'alimentazione, viene espulso tramite le pseudofeci, piccole pallottole che contengono muco, sedimento e altro materiale. Queste sono evacuate tramite le correnti esalanti e disperse nell'acqua.

Anche le ascidie raccolgono il loro nutrimento tramite la filtrazione operata dal cestello branchiale. Il polichete *Chaetopterus* (6.49) vive in un buco a forma di U scavato nel sedimento, e parapodi specializzati a forma di pistone spingono una corrente inalante nel tubo. Una rete di muco stesa tra un altro paio di parapodi specializzati cattura le particelle, e questa rete periodicamente è ritirata e passata attraverso la bocca (fig. 6.49).

Gli Echiuridi del genere *Urechis* hanno alla base della tromba un anello di cellule mucose che secernono una specie di guaina conica, attraverso la quale fanno circolare l'acqua con movimenti a pistone all'interno del loro tubo; una volta caricato di particelle, il filtro viene staccato e ingerito (fig. 6.50).

La maggior parte dei sospensivori che vivono nei sedimenti mobili si rivolgono al fitoplancton quale fonte di cibo.

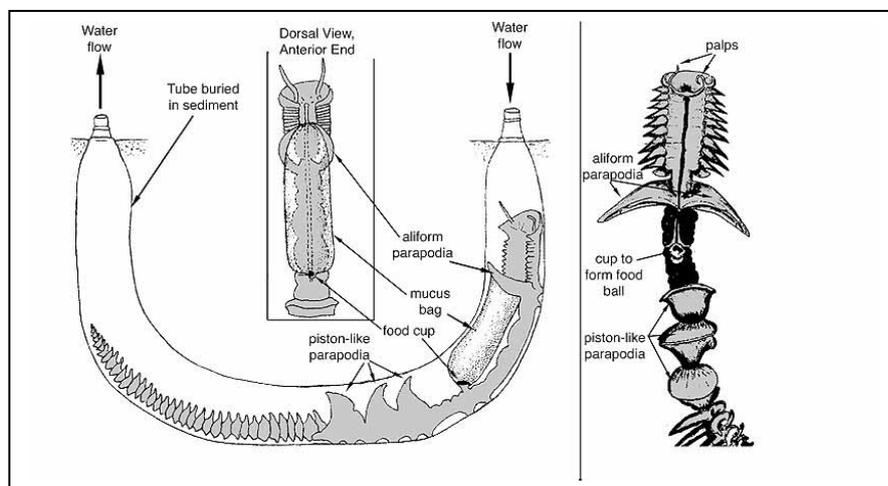


Fig. 6.49 – Meccanismo di filtrazione del Polichete sospensivoro *Chaetopterus*.

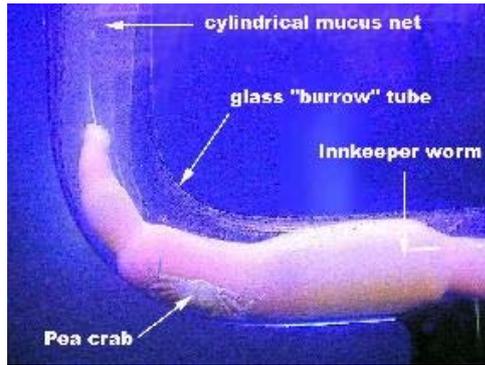


Fig. 6.50 – Meccanismo di filtrazione dell'Echiuride *Urechis*.

Quando l'acqua si muove sopra il sedimento, il potere di erosione del fluido può rimettere in circolazione le particelle presenti sul fondo. Questo processo mescola il cibo (ad es. il plancton) presente, mescolandolo con particelle inerti, quali il sedimento. La presenza di queste particelle di maggiori dimensioni assieme al veloce flusso dell'acqua, può mettere in difficoltà i sistemi di filtrazione del cibo dei sospensivori, oltre che creare problemi anche per la stabilità degli organismi presenti sul o nel sedimento. Gli animali dell'endofauna hanno messo a punto diversi sistemi per continuare la filtrazione in situazione di un forte flusso di acqua e sedimento. Alcuni bivalvi sifonati sospensivori hanno un anello di papille all'apertura del sifone inalante, che può agire come una rete protettiva contro il sedimento grossolano. I bivalvi eulamellibranchi possono "starnutire" e rapidamente espellere acqua e sedimento in eccesso attraverso il sifone inalante.

Se l'azione delle onde è sufficientemente forte, i detritivori possono cambiare il loro comportamento. Nelle acque battute dalle onde o nella zona di marea, alcuni bivalvi tellinacei, normalmente detritivori, cambiano verso una dieta sospensivora. Questa può essere una reazione al movimento delle particelle alimentari, comune durante il passaggio dell'onda. Policheti Spionidi hanno tentacoli che, in acque calme, raccolgono le particelle alimentari dalla superficie del sedimento. Se aumenta la velocità della corrente in maniera tale da smuovere le particelle sopra il sedimento, questi policheti dispiegano i loro tentacoli in una spirale eretta che serve come un organo di filtrazione dell'acqua. Se si sviluppano dei ripples marks nel sedimento, questi animali possono spostarsi nelle cavità, così che essi possono alimentarsi con maggiore efficacia.

6.6.2 L'alimentazione sui substrati duri

I sospensivori che vivono sui substrati duri predano le particelle prevalentemente mediante strutture di cattura quali tentacoli e ciglia. Intuitivamente si pensa alla cattura delle particelle come ad un processo di setacciamento nell'acqua. In realtà il processo è ben più complesso, e legato al comportamento idrodinamico delle particelle in prossimità dell'organismo. La cattura può quindi avvenire per setacciamento, per intercettamento, per impatto.

In presenza di strutture di cattura molto fitte, dove la velocità dell'acqua che le attraversa è molto bassa, è l'intercettamento diretto il più importante meccanismo di cattura. In animali quali coralli, crinoidi e ofiure, i tentacoli catturano particelle grazie all'impatto diretto delle particelle su di essi. Lo zooplankton che si deposita sui tentacoli dei grandi anemoni è un esempio di cattura del cibo per deposizione gravitazionale.

Analogamente a quanto abbiamo visto per i sospensivori dei fondi mobili, anche i sospensivori dei fondi duri si possono suddividere in passivi ed attivi.

I sospensivori passivi comunemente protendono un sistema di cattura verso la corrente d'acqua. In una corrente unidirezionale moderata la strategia migliore è quella di dispiegare una rete o un filtro con il piano perpendicolare al flusso d'acqua. Questo massimizza l'opportunità di intercettare le particelle di cibo. Le gorgonie (fig. 6.51) sono colonie di polipi alimentari ramificate e poste perpendicolarmente ad una corrente unidirezionale. I rami della colonia crescono su un piano che è perpendicolare alla corrente.



Fig. 6.51 – Colonia planare di una gorgonia

Non tutti i sospensivori passivi bentonici adottano una forma planare verticale, o hanno le loro strutture alimentari orientate nel senso di provenienza della corrente. Molti sospensivori sono coloniali e hanno forma di cespuglio (p.e. i celenterati idroidi) o sono semplicemente un sottile strato incrostante sul substrato (p.e. alcune spugne e coralli). Un orientamento multidirezionale funziona bene quando il flusso della corrente è complesso. In queste circostanze, una forma arborea raccoglierà più cibo e ossigeno di quello che potrà raccogliere una struttura planare. Tentacoli variamente conformati sono tipici dei Briozoi e dei Brachiopodi. Questi presentano una corona di tentacoli, detta lofoforo, in prossimità della bocca, mentre alcune Oloturie presentano strutture tentacolari originate da pedicelli ambulacrali trasformati. Le branchie pettinate dei Policheti Serpulidi e le braccia dei Crinoidi sono da interpretare come adattamenti alle abitudini filtratorie (fig. 6.52).



Fig. 6.52 – Meccanismi di filtratori di sospensivori “passivi” di fondo duro: a) colonie di Celenterati Idroidi; b) polipi pinnati del Celenterato corallo rosso; c) e d) tentacoli di Celenterati anemoni e) branchie pettinate di Serpulidi f) lofoforo di Briozoi

Diversamente dai sospensivori passivi, i sospensivori attivi creano una corrente per catturare il cibo presente nell'acqua. In molti molluschi bivalvi e policheti anellidi, correnti create da sistemi di ciglia trasportano le particelle verso le ciglia stesse che catturano le particelle e le trasportano verso la bocca. Molti balanidi (Crostei Cirripedi) dell'infralitorale usano una differente strategia attiva: i cirri toracici si muovono attivamente e catturano le particelle che sono trasportate e lavorate dalle appendici che circondano la bocca (fig. 6.53). I Balani possono aggiustare l'orientamento delle appendici toraciche a differenti velocità del flusso d'acqua. A bassa velocità i cirri si muovono verso la corrente e catturano le particelle, Se la corrente passa a velocità elevate, i cirri sono rapidamente orientati sotto corrente al fine di minimizzare il trascinarsi.



Fig. 6.53 – Cirri toracici di un Crostaceo Cirripede (Balano)

Carnivori

Gli animali **carnivori** cacciano e mangiano altri animali. La definizione di carnivori bentonici non è completamente chiara, poiché quegli animali che mangiano zooplancton sono sia carnivori sia sospensivori. Per necessità, la maggior parte dei carnivori è mobile ed ha una gran varietà di mezzi per trovare le prede. Molte specie sono capaci di riconoscere sostanze solubili emanate dalla preda. La stella di mare *Astropecten irregularis* si muove sulla superficie del sedimento ma può identificare prede presenti anche all'interno del sedimento (fig. 6.54). Molti carnivori si orientano verso la preda secondo la direzione di provenienza della corrente. In un prossimo paragrafo saranno descritti alcuni sistemi di ricezione degli stimoli tipici degli organismi bentonici.

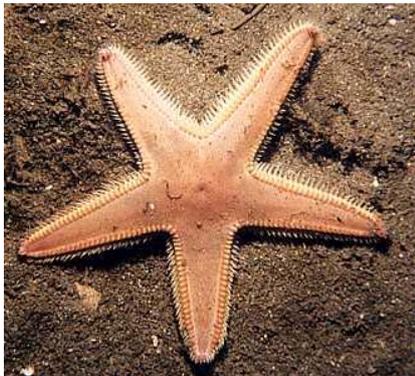


Fig. 6.54 – Echinoderme Asteroideo *Astropecten irregularis*

La visione è un mezzo comune per trovare la preda. Granchi, pesci e cefalopodi quali la seppia scovano la preda visivamente. La ricerca visiva è normalmente accompagnata da un sofisticato e rapido coordinamento occhio – movimento. Aragoste e granchi usano sia la scoperta chimica che la visione nella predazione, e possono rapidamente attaccare e immobilizzare la preda (fig. 6.55).



Fig. 6.55 - Granchi e gamberi usano l'olfatto e la vista e attaccano la preda rapidamente

Le diverse strategie per attaccare e trattenere la preda sono correlate al modo in cui la preda viene avvistata. Molti predatori sono essenzialmente sessili, e devono aspettare che la preda gli arrivi vicino. Gli anemoni generalmente rimangono fissi sul substrato e hanno accesso solo alle prede che nuotano o cadono a contatto con i tentacoli. Il grande anemone del Pacifico orientale, *Anthopleura xanthogrammica*, vive nelle pozze di scogliera della zona intertidale e dipende per il cibo dai mitili che cadono dalla parte più alta della falesia (fig. 6.56). Questo è molto aiutato dalle stelle di mare che predano i mitili nella zona sovrastante e spesso ne fanno cadere alcuni sugli anemoni sottostanti. Molti carnivori mobili hanno una varietà di raffinati comportamenti di ricerca, aiutati dalla visione e dall'olfatto. Alcuni pesci e crostacei sono predatori "fermo e aspetta" laddove molti altri si muovono continuamente fino a scovare una preda.



Fig. 6.56 – L'anemone *Anthopleura xanthogrammica*

La manipolazione della preda varia a secondo della storia filogenetica del predatore, e le morfologie sono disparate. L'afferrare la preda coinvolge molte appendici, come le chele dei granchi o i tentacoli delle stelle di mare. Molte specie di granchi hanno grandi chele idonee a spezzare con dentelli che servono a trattenere la preda. Alcuni granchi, come *Menippe mercenaria*, hanno chele e muscolatura robuste e possono rompere le conchiglie dei molluschi di cui si cibano (fig. 6.57). Altri, come il granchio *Carcinus maenas*, maneggiano i bivalvi fino a che non trovano una fessura nelle conchiglie.



Fig. 6.55 –I Crostacei decapodi *Menippe mercenaria* (a sinistra) ha chele robuste per spaccare le valve dei molluschi di cui si nutre mentre *Carcinus maenas* maneggia con le chele i bivalvi fino ad aprirli (a destra).

Alcuni carnivori utilizzano per immobilizzare la preda sostanze neurotossiche. Alcuni gasteropodi conidi del genere *Conus* hanno una proboscide molto mobile e lunga, e una radula con denti uncinati (fig. 6.58). La proboscide è estesa molto rapidamente uno o pochi denti bloccano la preda e un veleno è iniettato lungo un solco. Altri possono tramortire la preda lanciando un dardo anch'esso collegato ad una ghiandola del veleno. La velocità dell'attacco e la virulenza del veleno permettono ad alcune specie di immobilizzare e uccidere piccoli pesci che sono ingeriti interi (fig. 6.58). Alcuni nemertini possono tagliare le prede con stilette, dopo aver iniettato un veleno.

Policheti quali alcune specie di *Glycera* hanno una proboscide estensibile con denti a forma di amo per afferrare la preda, denti che sono in collegamento con una ghiandola del veleno che tramortisce

definitivamente la preda (fig. 6.58).

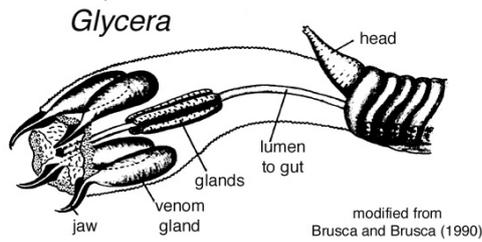


Fig. 6.58 – Il polichete *Glycera*, con la sua proboscide estensibile armata di denti ad uncino collegati ad una ghiandola del veleno (a sinistra); Molluschi gasteropodi del genere *Conus* immobilizzano la preda per mezzo di un dardo velenoso (a destra).

I celenterati quali anemoni e idroidi tramortiscono la preda che capita a contatto con i tentacoli per mezzo di sostanze neurotossiche contenute nelle cnidocisti (fig. 6.59).

Nei gasteropodi, la perforazione è un modo specializzato per penetrare le prede che hanno un esoscheletro. Questo sistema si ritrova nella famiglia di prosobranchi Muricidae (fig. 6.60) (*Urosalpinx*, *Murex*), Naticidae (*Polinices*), e Thaiidae (*Miicella*), e coinvolge una alternanza di raschiamento meccanico tramite una radula modificata con la secrezione chimica da una ghiandola secernente accessoria, fino a provocare un foro nelle conchiglie dei bivalvi di cui si nutrono.

Questa ghiandola del piede funziona come organo accessorio nella perforazione grazie ad una secrezione non acida, che facilita l'azione della radula dislocando le strutture calcaree della conchiglia con la distruzione della sostanza organica che è loro associata (fig. 6.60).

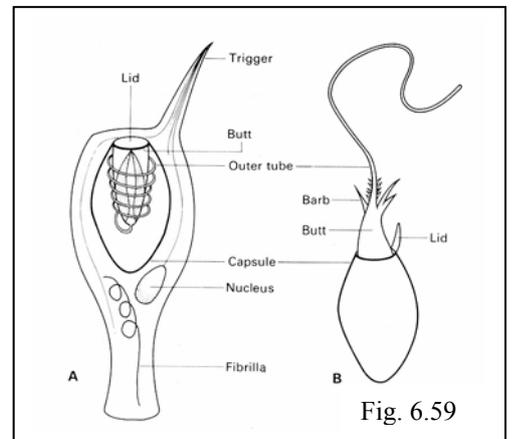


Fig. 6.60 – Molluschi gasteropodi predatori: a sinistra: *Murex* e al centro *Polinices*; a destra conchiglie di bivalvi forate dai gasteropodi predatori.

Erbivori bentonici o brucatori

Il cibo degli erbivori bentonici può essere suddiviso per classe di taglia in due grandi categorie. Le microalghe bentoniche, che includono una varietà di gruppi quali diatomee, cianobatteri, e stadi

microscopici di alghe. Questi organismi possono formare un sottile strato sulla superficie della roccia o sulla superficie del sedimento. Gli erbivori hanno una varietà di modificazioni morfologiche che permettono loro di “brucare” efficientemente su questo strato. Poliplacofori (*Chiton*), Prosobranchi (*Patella*) e altri molluschi brucatori utilizzano la radula, una cintura di denti che gratta sulla superficie del substrato. Il movimento della membrana subradulare su una porzione cartilaginea della massa boccale causa l’erezione dei denti e il loro grattaggio sulla superficie. La radula e la massa boccale sono ritirati e il cibo intrappolato sui denti viene trasportato nella cavità boccale. Questo strumento può essere usato sulla roccia, e vedere le patelle che grattano è piuttosto comune sui fondi rocciosi costieri. Il grattaggio mediante la radula è impiegato anche da altri gasteropodi che si nutrono sulla superficie del sedimento (fig. 6.61). Anche alcuni policheti possono grattare sul sedimento le microalghe e lo fanno pressando i loro tentacoli sulla superficie e raccogliendo particelle e microalghe che sono poi trasportate alla bocca per mezzo di ciglia.

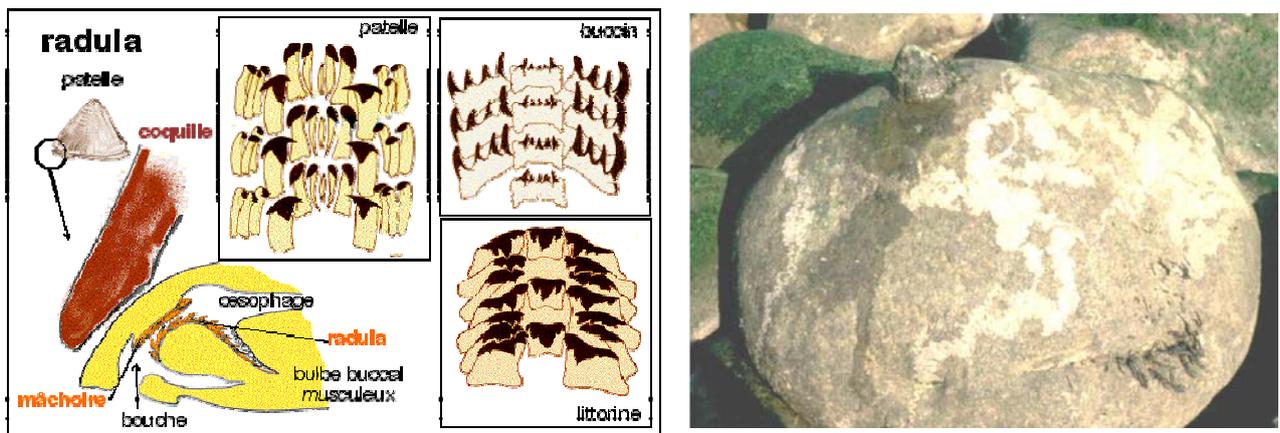


Fig. 6.61 – La radula, struttura idonea a grattare microalghe dal substrato, tipica di molti molluschi (a sinistra) ed effetto dell’azione di grattaggio di un masso da parte di una patella (a destra).

Invece, i Saccoglossi (Gasteropodi Opistobranchi) si nutrono del citoplasma delle cellule vegetali che succhiano dopo aver perforato la parete cellulare con uno stiletto radulare. I ricci di mare possiedono la lanterna di Aristotele, che è un complesso di denti calcarei, legamenti e muscoli. Questo strumento può grattare le microalghe presenti sul substrato, e i ricci hanno talvolta un’azione desertificante sui substrati rocciosi (fig. 6.62).

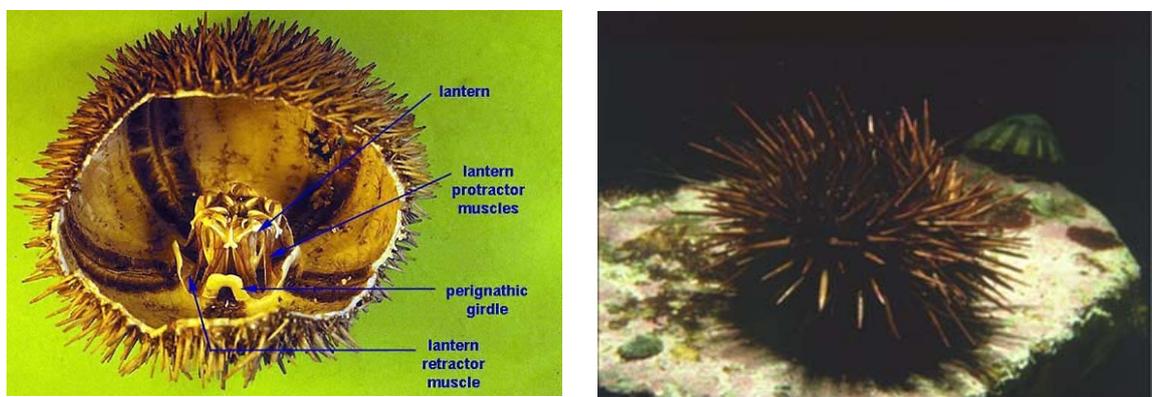


Fig. 6.62 – La lanterna di Aristotele, complessa struttura idonea a grattare microalghe dal substrato, tipica degli Echinoidei (a sinistra) ed effetto dell’azione di denudamento del substrato da parte di un riccio (a destra).

Una grande varietà di animali erbivori possono tagliare e consumare macroalghe e piante marine superiori (fig. 6.63). L'apparato della radula di molti molluschi è adattato per tagliare alghe e piante. Questa possibilità, comunque, è spesso ristretta a quelle alghe che hanno strutture più delicate, quali la lattuga di mare del genere *Ulva* e *Enteromorpha*. Alcuni ricci sono capaci di frammentare anche i vegetali marini meno digeribili, quali la tropicale *Thalassia testudinum*. Le lepri di mare (Gasteropodi, *Aplysia*) possono strappare ed ingerire grossi pezzi di alghe. Molti crostacei sono erbivori. Infatti, piccoli anfipodi e isopodi si nutrono di alghe relativamente soffici o su microalghe che crescono sulla superficie di alghe e piante. Anche molti pesci sono efficienti erbivori. Il pesce pappagallo (Scaridae) ha denti mascellari fusi in due placche, capaci di tagliare materiale dalla superficie dello scheletro dei coralli. Anche il pesce chirurgo (Acanthuridae) può grattare alghe dai coralli. Anche i più piccoli invertebrati quali isopodi e policheti hanno parti boccali sufficientemente forti per tagliare parti di alghe (fig. 6.63). Gli ami boccali di alcune specie di policheti *Nereis* sono impiegati per tagliare parte di alghe verdi soffici (fig. 6.63).



Fig. 6.63 – Un Echinoderma echinoideo mangia tanerogame in bassa profondità (in alto a sinistra); Gasteropode *Aplysia* mentre mangia alghe (in alto al centro); Teleostei Scaridae (in alto a destra) e Acanthuridae (in basso a sinistra) mentre mangiano coralli; il Polichete *Nereis* e il suo apparato boccale (in basso al centro e a destra).

La maggior parte degli erbivori si alimentano solamente su alghe soffici e microalghe, che contengono un minimo di carboidrati complessi relativamente indigeribili, quale la cellulosa. Solo un piccolo numero di specie quindi ha adottato tale difficile risorsa di cibo.

Fanerogame marine, quali la *Zostera*, o alcune alghe, sono relativamente indigeribili per la maggior parte dei consumatori marini a causa della cellulosa che esse contengono. Alcuni piccoli brucatori consumano allora lo strato superficiale di microalghe (come i Prosobranchi Rissoidi), ma relativamente poche specie possono consumare, digerire e assimilare materiale dalle piante stesse. Come detto prima, poche specie di ricci di mare possono cibarsi direttamente su fanerogame.

Accanto a questi brucatori erbivori a dominanza vegetale, ci sono anche brucatori di Invertebrati sessili quali Spugne, Idroidi, diversi Antozoi, Briozoi. Ritroviamo tra questi brucatori Nudibranchi e Asteroidei. Tra i Molluschi nudibranchi, quali ad esempio *Flabellina*, (fig. 6.64) si nutre

attivamente dei polipi degli Idroidi, a volte con una preferenza specifica su determinate specie. L'asteroide *Acanthaster planci* si nutre dei polipi di molti coralli che digerisce per estroflessione dello stomaco (fig. 6.64).

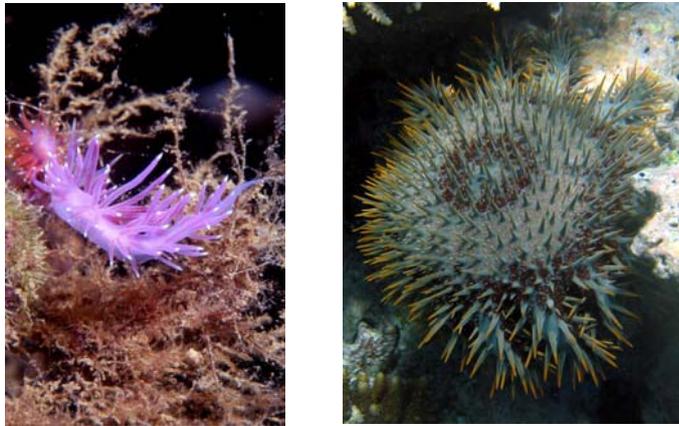


Fig. 6.64 – “Brucatori” su invertebrati sessili: a sinistra il nudibranchio *Flabellina* su Idroidi: a destra la stella *Acanthaster planci* mentre bruca su un corallo.

7 IL NECTON

7.1 Introduzione al Necton

Con il termine “**necton**” si intendono tutte quelle specie animali in grado di compiere movimenti indipendenti dalle masse d’acqua, ed in particolare ampi spostamenti orizzontali. Si tratta quindi di animali in grado di “nuotare”, di resistere e di opporsi alle correnti e ai movimenti delle acque e, a differenza degli organismi del plancton, di “scegliere dove andare”.

Appartengono al necton una grande varietà di specie appartenenti a diversi phyla: pesci, cefalopodi, crostacei, mammiferi marini, rettili, uccelli (fig. 6.1). Tutti questi animali sono quindi in grado di sostenere una propulsione attiva nell’acqua e la struttura generale del loro corpo è determinata dallo sviluppo di complessi adattamenti funzionali associati con la diminuzione della resistenza idrodinamica e l’aumento della capacità di una propulsione attiva con il minimo dispendio di energia. Il grado di convergenza adattativa verso una ben precisa organizzazione funzionale – morfologica dei diversi gruppi animali appartenenti al necton è altissima.

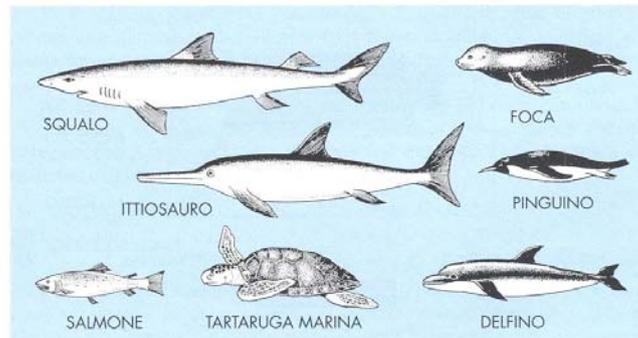


Fig. 7.1 - Convergenza adattativa di vari animali appartenenti al necton

Vivere continuamente in mare aperto richiede lo sviluppo di tutta una serie di adattamenti associati con il mantenimento di un galleggiamento neutrale o quasi neutrale e di caratteristiche specifiche legate al mimetismo, alla ricezione e trasmissione di informazioni, alla ricerca del cibo, ecc. Da qui l’adozione di caratteristiche morfologiche e funzionali simili tra animali appartenenti a differenti, e a volte lontani, gruppi sistematici. Questa similarità appare soprattutto attraverso lo sviluppo dei complessi adattamenti legati al movimento (quali la forma del corpo, idrodinamica, adatta ad un nuoto veloce e a ridurre la creazione di ombre), alla colorazione (permette di mimetizzarsi nell’ambiente pelagico, di essere confusi con il fondo se visti dall’alto o con il cielo se visti dal basso), agli accorgimenti per alleggerire il corpo (come la sostituzione di ioni pesanti quali il sodio con quelli leggeri quale l’ammoniaca o la possibilità di variare la quantità di aria presente in apposite sacche di galleggiamento nei polmoni, il grasso nel fegato dei selaci), o ad adattamenti comportamentali, quali la formazione di branchi, e così via.

Una distinzione che si usa fare riguardo gli organismi del necton è basata sulla loro distribuzione, soprattutto batimetrica. Avremo così un **epinecton** (presente nella zona più costiera, fino ad una cinquantina di metri di profondità), un **mesonecton** (presente fino a 400 m di profondità), un **batinecton** (oltre i 400 m di profondità) e un **abissonecton** oltre i 4000 m. L’epinecton a sua volta è caratterizzato da una porzione costiera e una continentale nell’ambiente neritico (cioè al di sopra della piattaforma continentale) e da una porzione oceanica nelle acque oltre la platea continentale.

Anche la zona mesonectonica si divide in una zona continentale, sopra la platea, e una zona oceanica mentre la batinectonica e la abissonectonica presenta solamente la zona oceanica.

L'insieme delle specie che hanno un rapporto più o meno costante con il fondale è conosciuto sotto il nome di specie *demersali*.

7.2 I Pesci

7.2.1 Biodiversità dei Pesci

Le specie conosciute di pesci ossei sono circa 25.000, 13.500 delle quali (circa il 60% del totale) sono distribuite in acque marine e salmastre. I pesci cartilaginei formano un raggruppamento più circoscritto con circa 1000 specie di squali, razze e chimere. La ricchezza di specie e la biodiversità mostrano forti differenze a livello geografico: le aree marine con il maggior numero di specie sono costituite dalle zone costiere delle regioni tropicali e subtropicali (8.500 specie), specialmente quelle caratterizzate da barriere coralline, mentre le regioni più povere sono quelle fredde poste in prossimità dei poli. I fondali costieri e della piattaforma continentale delle regioni temperate ospitano circa 2000 specie mentre è assai ridotto il numero di specie neotoniche che vive in acque **epipelagiche** (300-350 specie), dalla superficie fino a 200 m di profondità. Il rimanente numero di specie è distribuito o sui fondi profondi dalla scarpata continentale fino alle fosse oceaniche, o conduce vita **mesopelagica** (tra 200 e 1000 m) o **batipelagica** (tra 1000 fino a circa 3000 m). In Mediterraneo sono conosciute 532 specie di teleostei e 81 specie di pesci cartilaginei, pari rispettivamente al 4.1% e 9.5% del numero totale di specie descritte per questi due gruppi. Queste proporzioni danno la misura dell'elevata biodiversità del Mediterraneo se si tiene conto del fatto che questo mare occupa appena lo 0.32% del volume d'acqua totale degli oceani.

7.2.2 Associazioni di specie

Tutti gli organismi presenti in una determinata area, che interagiscono direttamente o indirettamente tra loro, formano una comunità. La fauna ittica è generalmente descritta in termini di **associazioni di specie** intendendo con questo ultimo termine l'insieme delle specie ittiche presenti in una determinata area marina.

E' stato evidenziato come la distribuzione delle specie e delle associazioni ittiche presenti in corrispondenza dei fondali marini sia determinato in primo luogo da fattori ambientali. La profondità, insieme ai diversi parametri oceanografici e ambientali (es.: temperatura, salinità, luce, correnti, sedimenti) che variano con essa, costituisce generalmente il fattore più importante per la distribuzione delle specie ittiche.

In Mediterraneo la distribuzione delle associazioni ittiche demersali, presenti cioè in corrispondenza dei fondali, è correlata non solo ad un gradiente di profondità, ma anche alla distribuzione dei sedimenti e delle biocenosi bentoniche (fig. 7.2). Alcuni studi condotti hanno evidenziato una sostanziale differenza nella composizione faunistica della piattaforma rispetto alla scarpata continentale. Con l'eccezione di poche specie euribate (es. *Merluccius merluccius*) distribuite in ambedue questi piani, la grande maggioranza delle specie è limitata solamente ad uno di essi.

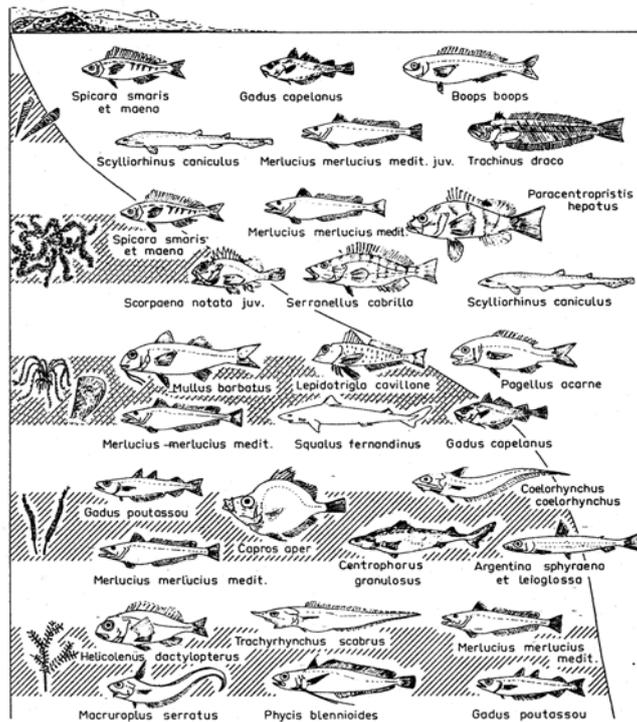


Fig. 7.2 – Esempio di una rappresentazione di associazioni di specie ittiche in Mediterraneo

7.2.3 Adattamenti generali. Forma del corpo e locomozione

Gli adattamenti dei pesci alla vita nelle acque e al movimento sono determinati dalle caratteristiche del mezzo acquatico. La densità e la viscosità in primo luogo, superiori rispettivamente di 800 e 100 volte rispetto all'aria, che favoriscono il galleggiamento e hanno permesso ai pesci di evolvere strutture interne di sostegno leggere non essendoci la necessità di sostenere il loro peso contro la forza di gravità. Inoltre i pesci sono muniti di vescica natatoria che rende loro neutri rispetto al galleggiamento, consentendogli di mantenere una determinata posizione nella colonna d'acqua senza dover far ricorso ad intensi movimenti attivi e quindi ad un elevato consumo di energia.

I pesci presentano un'ampissima varietà di adattamenti al nuoto e tipologie di movimenti che comportano in alcuni casi azioni differenti dal nuoto stesso come effettuare salti, infossarsi nel substrato, volare e planare. La forma del corpo e il tipo di locomozione sono strettamente correlati e dipendenti dal modo di vita di ciascuna specie. Le specie che vivono in prossimità del fondo e in ambienti eterogenei, come le barriere coralline, le coste rocciose o le praterie di fanerogame, hanno spesso forma del corpo appiattita e arrotondata per poter compiere giravolte strette tra le anfrattuosità del fondo. All'altro estremo ci sono le specie strettamente pelagiche che presentano corpo allungato e una serie di adattamenti che favoriscono l'idrodinamismo e il nuoto in acque libere. Ad un altro estremo ancora possono essere poste le specie particolarmente adatte all'accelerazione e quindi a un modo di vita che prevede la caccia all'agguato (es. Luccio, Barracuda) attraverso scatti repentini verso la preda. Queste specie hanno il corpo tipicamente a forma di dardo con le pinne impari spostate posteriormente, in modo da aumentare anche la precisione nella direzione dello spostamento. La correlazione tra forma del corpo e nuoto è semplificata nella figura 7.3 dove sono evidenziate le tre specializzazioni morfo - funzionali dei pesci ai vertici di un triangolo al cui interno possono essere poste tutte le specie che presentano

forme del corpo e quindi adattamenti al nuoto intermedi che le rendono quindi maggiormente versatili rispetto agli specialisti.

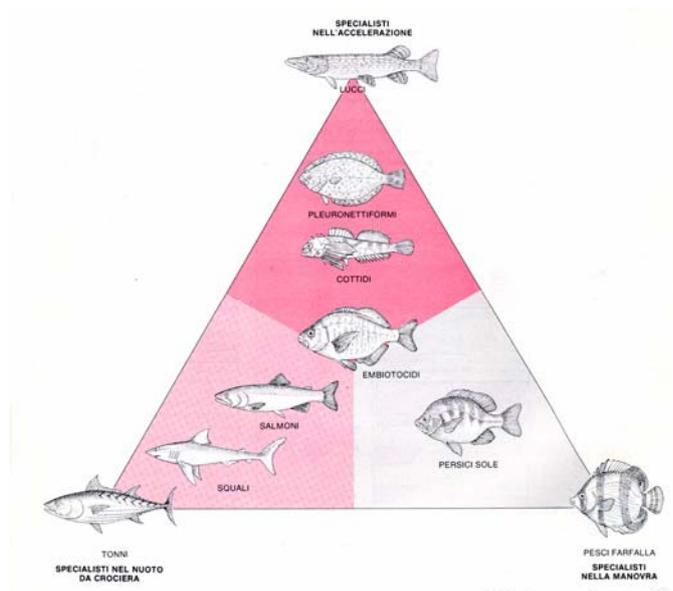


Fig. 7.3 – Le 3 specializzazioni morfo-funzionali al nuoto ai vertici di un triangolo

I movimenti natatori sono stati classificati in due categorie generiche in base alla loro estensione temporale:

- i) nuoto periodico, caratterizzato da ripetizioni cicliche dei movimenti propulsivi. Viene impiegato per spostamenti relativamente lunghi e condotti a velocità costante.
- ii) movimenti temporanei (transienti), che includono gli scatti brevi, le manovre di fuga e altri piccoli movimenti più o meno occasionali.

Un'altra classificazione viene effettuata tenendo in considerazione le caratteristiche del movimento che può essere ondulatorio o oscillatorio.

Movimento ondulatorio

Nel nuoto ondulatorio (fig. 7.4) le onde propulsive attraversano il corpo o le pinne a base lunga (es. pinna dorsale) in direzione opposta a quella del movimento e a una velocità maggiore di quella del pesce.

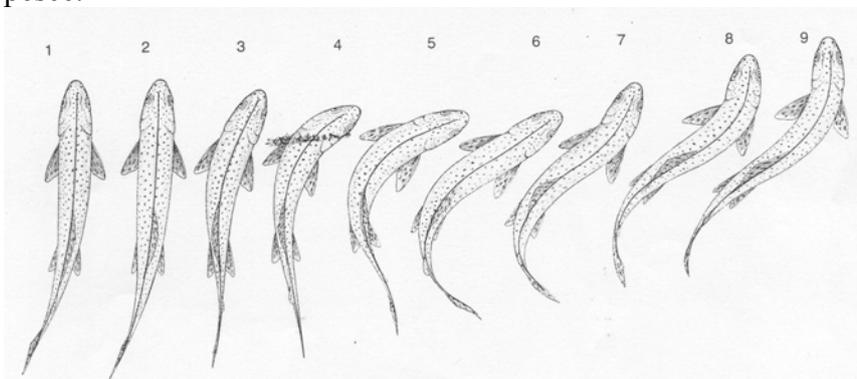


Fig. 7.4 - Nuoto ondulatoria di una trota

Ogni piccolo segmento del corpo (elemento propulsivo), si muove lateralmente rispetto alla testa e via via che l'onda passa, accelera l'acqua vicina. L'elemento è orientato verso la coda e così anche l'acqua viene accelerata verso la coda. Una forza uguale e contraria, detta forza di reazione è esercitata dall'acqua stessa sull'elemento propulsivo. Tale forza ha due componenti, una parallela

(forza longitudinale) e l'altra perpendicolare alla direzione del moto (forza laterale). La spinta congiunta di tutti gli elementi propulsivi fa spostare in avanti l'animale (fig. 7.5).

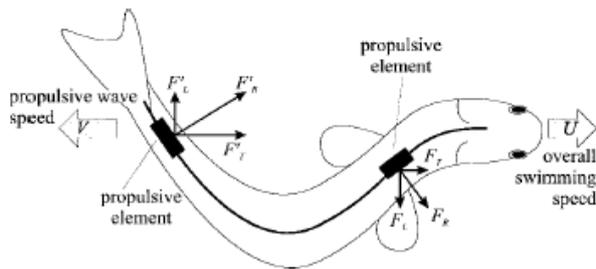


Fig. 7.5 - Forze che agiscono nel nuoto ondulatorio.

I quattro principali modi di locomozione ondulatoria, descritti nei pesci, riflettono cambiamenti principalmente nell'ampiezza di tali onde propulsive ma anche nel modo di spinta generato (fig. 7.6).

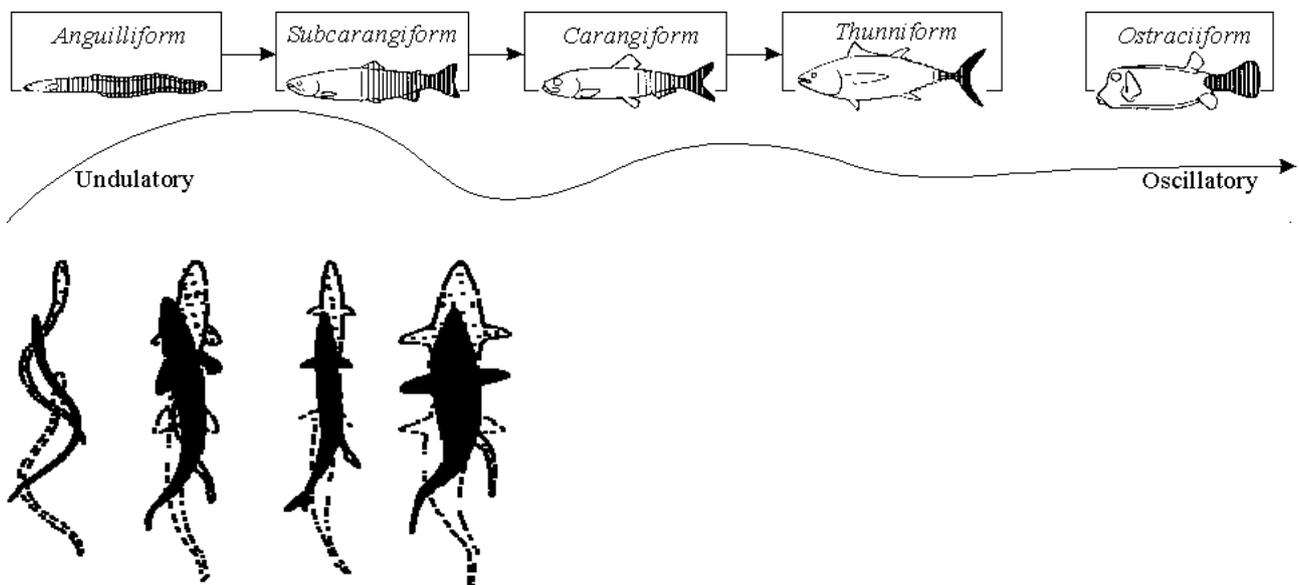


Fig. 7.5 - Tipi di nuoto ondulatorio (da Lindsey, 1978 C.C. Lindsey, "Form, function and locomotory habits in fish", in Fish Physiology Vol. VII Locomotion, edited by W.S. Hoar and D.J. Randall. New York: Academic Press, 1978)

Anguilliformi

Negli anguilliformi (es. Anguille, Lamprede) la forza che sposta il pesce in avanti è determinata dalle onde che attraversano in direzione posteriore il corpo e la pinna dorsale. In questi pesci è la maggior parte o tutto il corpo a partecipare al movimento attraverso la formazione, da un lato all'altro, di onde la cui ampiezza aumenta in direzione della coda (fig. 7.5). Il corpo di questi pesci è lungo e sottile e la pinna caudale è tipicamente arrotondata o manca del tutto.

Subcarangiformi

I movimenti del corpo nei nuotatori subcarangiformi (es. Trota, Salmone, Spigola) sono molto simili a quelli degli anguilliformi, le principali differenze sono dovute sia all'ampiezza delle onde

che attraversano il corpo, le quali si riducono di ampiezza in direzione della coda, sia alla porzione di corpo che partecipa al movimento (nelle trote solo la metà posteriore) (fig. 7.5).

Carangiformi

Nei nuotatori carangiformi (es. Sugherelli, Carangidi) (fig. 7.5) le ondulazioni del corpo sono ulteriormente confinate al terzo posteriore del corpo e la spinta è data dal peduncolo caudale che è piuttosto rigido. In questi pesci una quantità minore di energia è dispersa dal rimescolamento laterale dell'acqua e dalla formazione di vortici. L'efficienza del movimento e la velocità di nuoto dei carangiformi è quindi superiore rispetto a quella degli anguilliformi e dei subcarangiformi anche se la relativa rigidità del loro corpo ne compromette la capacità di accelerare e girare.

Inoltre, le forze laterali concentrate nella parte posteriore causano, nei carangiformi, la tendenza del corpo a rinculare posteriormente. Due principali adattamenti morfologici aiutano questi pesci a ridurre le forze responsabili di questo fenomeno: i) la riduzione della profondità del corpo nel punto in cui la pinna caudale si attacca al tronco (peduncolo caudale); ii) la concentrazione della massa corporea verso la parte anteriore del pesce.

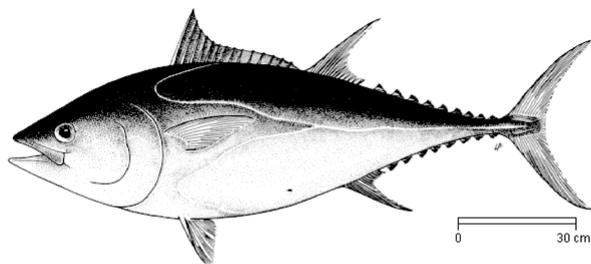
Tunniformi

Il nuoto dei tonni è considerato di gran lunga il più efficiente sistema di locomozione evolutosi nell'ambiente acquatico e consente loro di mantenere consistenti velocità di crociera per periodi lunghi di tempo. La spinta è generata quasi esclusivamente a livello della pinna caudale (oltre il 90% della spinta totale), rigida e con la forma di un'ampia mezza luna, e del peduncolo caudale. La distribuzione della massa corporea e la forma del corpo di questi pesci consente loro di minimizzare le oscillazioni laterali nonostante la potenza di spinta esercitata dalla coda (fig. 7.5).

Nell'insieme questi adattamenti consentono ai tonni il nuoto veloce con basso dispendio di energia in acque calme. Viceversa questi pesci hanno bassa capacità di accelerazione da fermi, bassa efficienza per il nuoto lento e per le manovre in spazi ristretti e l'efficienza del nuoto veloce si riduce in acque turbolente.

Il tonno: un esempio di adattamento al nuoto pelagico

- Corpo fusiforme
- Peduncolo caudale sottile e carenato
- Squame piccole
- Pinne dorsali depressibili in un solco medio-dorsale
- Ampia pinna caudale
- Pinne pari ripiegabili in apposite depressioni
- Vescica natatoria ridotta
- Masse di muscolo rosso
- Temperatura del corpo maggiore di quella esterna



FAO

7.2.3.1 Le pinne come organi locomotori

La figura 7.6 mostra le diverse modalità di impiego delle pinne per il movimento. Le razze ad esempio si muovono sul fondo attraverso i movimento ondulatori delle grandi pinne pettorali, i labridi effettuano piccoli movimenti attraverso l'oscillazione delle pinne pettorali e i balistidi utilizzano sia la pinna anale che la dorsale. In tutti questi pesci la propulsione, determinata dai movimenti delle pinne, costituisce un adattamento al nuoto lento e alla manovrabilità in ambienti strutturalmente complessi, come ad esempio quelli costituiti dai fondi rocciosi o dalle praterie di fanerogame marine. Molte specie che fanno uso delle pinne per piccoli movimenti sono comunque in grado di effettuare spostamenti veloci e accelerazioni brusche attraverso i movimenti ondulatori del corpo.

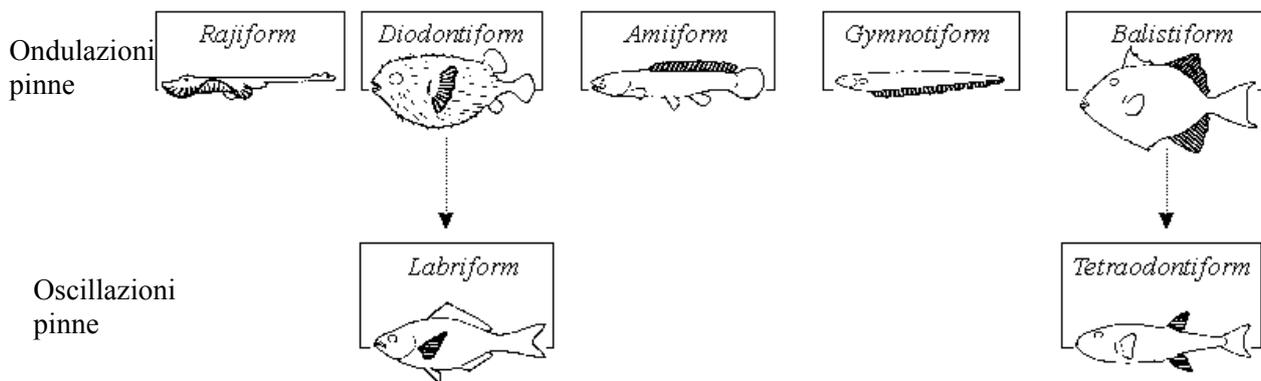


Fig. 7.6 - Impiego delle pinne come organi di propulsione

Gli adattamenti al nuoto implicano oltre che determinate caratteristiche nella forma del corpo anche adattamenti del sistema muscolare. Nei pesci i muscoli sono organizzati in segmenti successivi, i miomeri, che decorrono lungo ciascun fianco e che possono essere costituiti da due tipi di fibre muscolari con funzioni differenti.

La fibra muscolare prevalente è la fibra bianca, caratterizzata da una bassa percentuale di mioglobina, da un basso volume mitocondriale e da una scarsa vascolarizzazione. Sono cioè fibre che lavorano prevalentemente in condizioni anaerobiche e per questo poco adatte a sforzi prolungati come quelli associati al nuoto periodico dei pesci pelagici.

L'altro tipo di fibre presente nei muscoli dei teleostei sono le fibre muscolari rosse che, al contrario delle fibre bianche, sono vascolarizzate, hanno un'elevata concentrazione di mioglobina che accresce la velocità di trasferimento dell'ossigeno dal sangue ai muscoli, un elevato volume mitocondriale e sono perciò adatte al lavoro prolungato aerobico.

La loro percentuale nei tessuti varia a secondo degli adattamenti al nuoto, raggiungendo le maggiori percentuali nei tonni e in altri grandi pesci migratori pelagici. Nella maggior parte dei pesci demersali, che vivono in prossimità del fondo, e che tendono a compiere piccoli spostamenti (nuoto transitorio) la percentuale di muscolo rosso è bassa, in alcuni casi nulla (es. pesci farfalla), e le fibre rosse sono disposte al di sotto della pelle. Questi pesci possono compiere scatti veloci e spostamenti brevi ma non sono in grado di prolungare il nuoto oltre un certo tempo.

Nei tonni i muscoli rossi formano delle masse consistenti interne al muscolo bianco e sono vascolarizzati da rete di vasi (**rete mirabilis**) (fig. 7.7) che consente di conservare il calore prodotto dall'attività muscolare in prossimità dei muscoli stessi, accrescendone l'efficienza di lavoro.

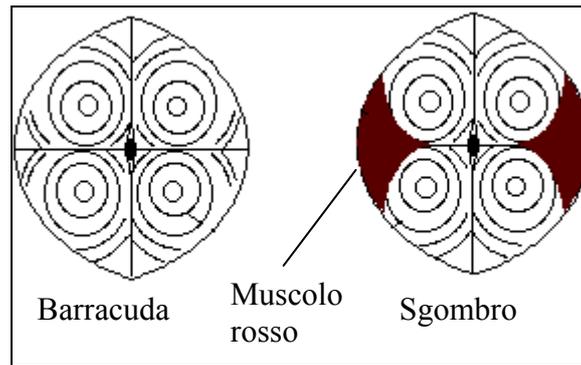


Fig. 7.7 - Posizione delle fibre muscolari rosse nello Sgombro (Carangiformi). In molte specie di teleostei (es. Barracuda) la percentuale di fibre rosse nei muscoli è ridotta o nulla.

7.2.3.2 Le branchie: struttura e funzione

La grande maggioranza delle specie di pesci utilizza le branchie per la respirazione. Poche specie sono in grado di estrarre ossigeno dall'aria, e possono impiegare a tale scopo le branchie, la vescica natatoria ed altri organi respiratori accessori inclusa la pelle. Le branchie sono composte essenzialmente da un complesso sistema di vasi sanguigni, contornati da un epitelio che fornisce una sottile barriera tra il sangue e l'ambiente acquatico. L'intero flusso sanguigno entra nel sistema vascolare branchiale, si ossigena, e ritorna nel sistema circolatorio attraverso l'aorta dorsale. Le caratteristiche morfo - funzionali delle branchie ne fanno degli organi molto efficienti non solo per la respirazione ma anche per altre funzioni fisiologiche.

L'apparato branchiale è posto ai lati della faringe. Nei selaci la faringe su ciascun lato presenta una serie di fessure, quelle del primo paio, sono di piccole dimensioni e formano lo **spiracolo**, seguono altre 5 **fessure branchiali** di maggiori dimensioni. Le branchie sono poste sulle pareti delle fessure. L'acqua fluisce dalla bocca alla faringe e fuoriesce dalle fessure branchiali, durante questo passaggio avvengono gli scambi gassosi con il torrente sanguigno.

Nei teleostei le branchie, poste in una camera branchiale, ai due lati della faringe, sono protette da un **opercolo**, formato da lamine ossee. Nella respirazione gli opercoli si chiudono e la cavità boccale si dilata, aspirando acqua nella bocca. Contemporaneamente, le camere branchiali si dilatano in modo da far fluire l'acqua sulle branchie facendola fuoriuscire dagli opercoli.

Ciascuna branchia è sostenuta da un arco osseo branchiale che porta quattro **olobranchie**. Queste sono costituite da filamenti sottili detti **filamenti branchiali** sui quali sono allineate in modo ordinato delle formazioni trasversali a forma di semiluna dette **lamelle secondarie** (fig. 7.8). Ciascun filamento è rifornito di sangue a basso tenore di ossigeno attraverso un'arteria afferente, che si estende lungo tutto il filamento. Il sangue da questa arteria fluisce in rete di capillari presenti all'interno delle lamelle secondarie e una volta ossigenato, dal flusso d'acqua che scorre negli spazi tra le lamelle, ritorna in circolo attraverso un'arteria afferente che decorre lungo il filamento branchiale, parallelamente all'arteria efferente. Le lamelle aumentano enormemente l'area superficiale delle branchie incrementandone l'efficienza come organi respiratori (fig. 7.9). La capacità delle branchie di estrarre ossigeno dall'acqua è inoltre aumentata dal fatto che il sangue nelle lamelle scorre controcorrente rispetto al flusso d'acqua.

Il sangue che entra nei filamenti branchiali e quindi nelle lamelle ha una minore pressione parziale di ossigeno rispetto all'acqua. Questa ultima scorrendo controcorrente, cede gradualmente O_2 al sangue ossigenandolo. Nel momento in cui il sangue lascia la lamella secondaria la sua pressione parziale di O_2 ha quasi raggiunto quella dell'acqua.

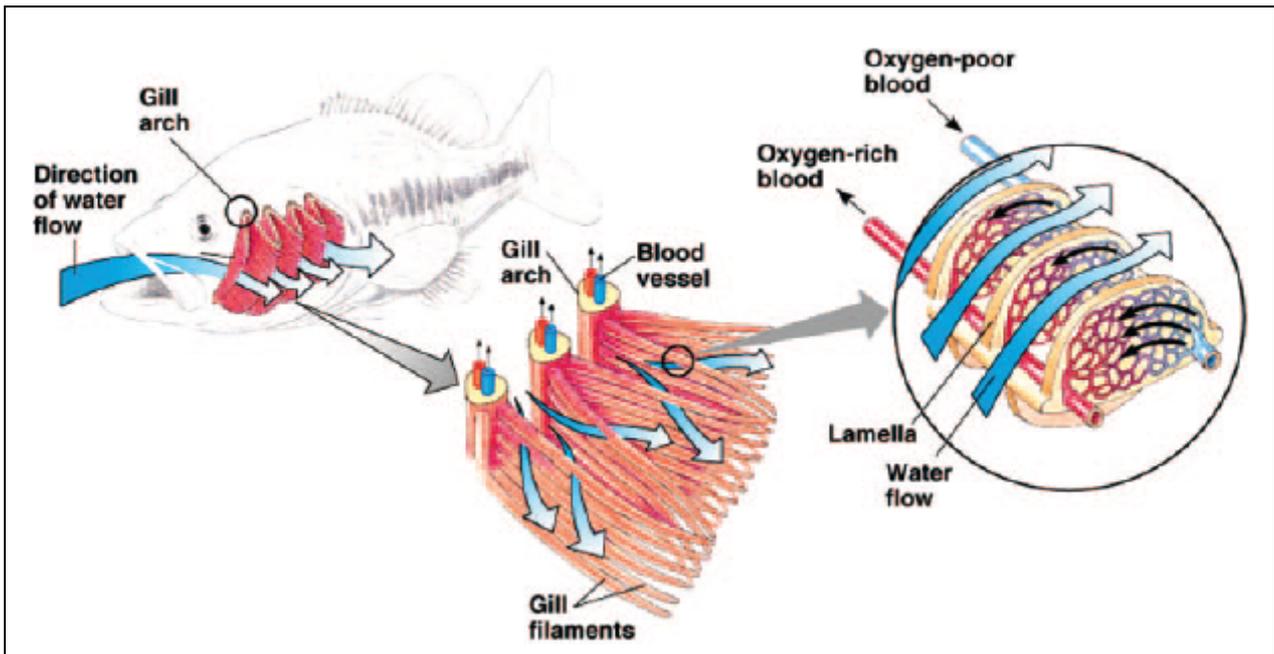


Fig. 7.8 - Struttura e funzione delle branchie dei pesci ossei per la respirazione (da Evans D.H., Piermarini P.M., Choe K.P., 2005. The multifunctional fish gill: dominant site of gas exchange, osmoregulation, acid-base regulation, and excretion of nitrogenous waste. *Physiol Rev* 85: 97–177)

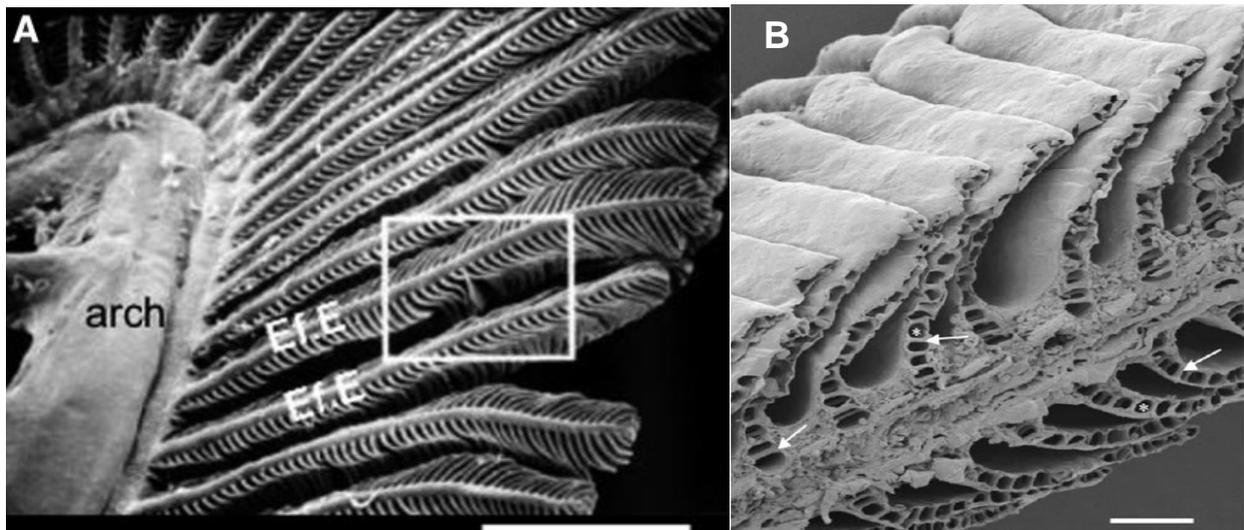


Fig. 7.9 - Filamenti branchiali (A) e lamelle secondarie (B) di un teleosteo (da Evans D.H., Piermarini P.M., Choe K.P., 2005. The multifunctional fish gill: dominant site of gas exchange, osmoregulation, acid-base regulation, and excretion of nitrogenous waste. *Physiol Rev* 85: 97–177)

L'epitelio branchiale non svolge solamente un ruolo per gli scambi gassosi ma ha una funzione fondamentale per l'osmoregolazione e l'escrezione di cataboliti azotati.

I pesci che vivono in mare sono iposmotici rispetto all'acqua marina, la loro concentrazione osmotica è infatti 1/3 rispetto a quella dell'acqua di mare e tendono quindi a disidratarsi. Teleostei e elasmobranchi hanno evoluto strategie differenti per bilanciare la perdita di acqua e l'acquisizione per diffusione di NaCl attraverso le branchie. I teleostei evitano la disidratazione ingerendo acqua marina, che viene poi assorbita dall'epitelio intestinale, determinando in questo modo un aumento del carico di sali che va a sommarsi a quello che penetra per diffusione dalle branchie. L'eccesso di sali assorbito è successivamente eliminato per trasporto attivo di Na^+ , Cl^- e forse K^+ attraverso l'epitelio delle branchie (**cellule cloruro**) e per escrezione di sali bivalenti operata dal rene.

Negli elasmobranchi l'ingestione di acqua non è necessaria perché il plasma è reso iperosmotico rispetto all'acqua marina da una elevata ritenzione di urea. Ciononostante, squali e razze, sono costretti ad espellere l'eccesso di NaCl che entra attraverso le branchie per mezzo di una ghiandola rettale che deriva dall'intestino posteriore.

Nei pesci, le branchie sono inoltre il principale sito di escrezione di cataboliti azotati, ammoniaca e urea in primo luogo. Oltre l'80% di queste sostanze vengono escrete attraverso le branchie. Quasi tutti gli actinopterigi e gli agnati, espellono l'azoto in eccesso come ammoniaca e sono detti **ammoniotelici**. L'ammoniaca è, infatti, altamente tossica e non può essere "conservata" nei tessuti. Il principale effetto dell'ammoniaca è quello di sbilanciare i gradienti elettrochimici a livello del sistema nervoso centrale, per l'abilità della sua forma ionica, lo ione ammonio NH_4^+ di sostituirsi allo ione potassio K^+ nei trasportatori ionici.

Gli elasmobranchi, i celacanti e alcuni teleostei producono urea e sono detti **urotelici**. Questo adattamento, come abbiamo visto, sembra essersi evoluto sia come un meccanismo di osmoregolazione in acqua di mare che per la detossificazione dell'ammoniaca.

7.2.4 Il sistema sensoriale

I pesci, come tutti gli altri animali, recepiscono e rispondono continuamente ad una varietà di stimoli esterni. Quest'ultimi possono determinare risposte immediate o fornire informazione che inducono a cambiamenti fisio - ecologici nel lungo periodo. Ad esempio le migrazioni di molte specie o la riproduzione sono spesso correlate alle variazioni stagionali del fotoperiodo. I pesci hanno evoluto quindi un sistema sensoriale capace di ricevere stimoli visivi (fotorecettori), tattili (meccanorecettori), chimici (chemorecettori) e in alcuni casi elettrici (elettrorecettori) che consente loro di recepire informazioni dall'ambiente esterno e modificare il proprio comportamento in maniera adattativa.

7.2.4.1 La visione

La visione consente ai pesci di ottenere informazioni da oggetti posti nelle vicinanze mentre la sua utilità si riduce all'aumentare della distanza, ciò a causa del contrasto visivo che decresce rapidamente nell'acqua. In acque molto trasparenti la capacità visiva di un pesce non oltrepassa generalmente i 40 m.

La vista è sicuramente importante in ambienti costieri, come dimostra la diffusione di colorazioni appariscenti in molte specie di teleostei, spesso legate al loro comportamento sociale e riproduttivo. I pesci sono in grado di distinguere pattern di colorazioni differenti e forme diverse. La vista però nei pesci funziona in maniera diversa rispetto a quella degli esseri umani. Gli occhi sono in posizione distanziata ai lati del capo e da ciò risulta che ciascun occhio ha un suo campo di visione separato, ad eccezione di una piccola area posta davanti al muso del pesce dove questi due campi di visione si sovrappongono. Quindi solo in questa piccola area i pesci riescono a percepire la prospettiva (fig. 7.10). Rispetto all'occhio umano, inoltre, l'occhio si adatta più lentamente ai cambiamenti dell'intensità luminosa. La messa a fuoco avviene muovendo il cristallino avanti e indietro (non possono dilatare le pupille).

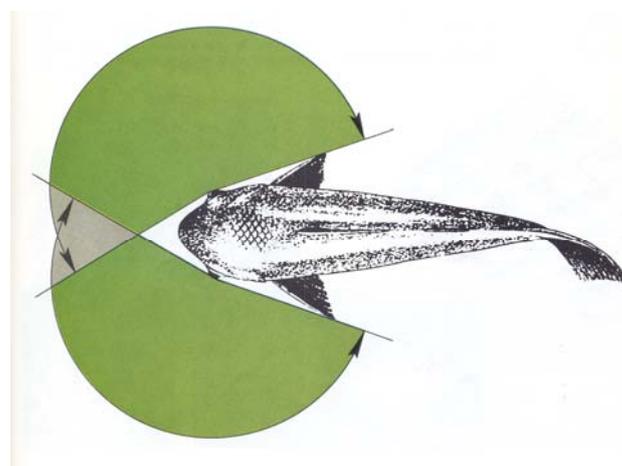


Fig. 7.10 - Il campo visivo dei pesci

Il problema della visione subacquea è legato sostanzialmente alla bassa intensità di luce e al cambiamento dello spettro luminoso che avviene all'aumentare della profondità. In relazione a queste due caratteristiche ambientali i pesci hanno evoluto fotorecettori particolarmente sensibili e capaci di catturare fotoni a basse intensità luminose. Inoltre i pigmenti visivi predominanti nelle cellule fotorecettive dell'occhio variano da specie a specie in relazione con l'habitat in cui queste vivono. In generale esiste, infatti, una corrispondenza tra distribuzione spettrale della luce ambientale e la capacità di assorbimento luminoso dei pigmenti presenti nell'occhio.

I pesci che conducono vita pelagica in acque oceaniche e che vivono in acque profonde hanno pigmenti visivi (rodopsina) con il massimo di assorbimento in un intervallo dello spettro luminoso tra 450-550 μm , che corrisponde al verde e al blu. I pesci che vivono in acque superficiali costiere tendono ad avere fotorecettori il cui massimo di assorbimento varia da 450 μm (blu) a 650 μm (arancione - rosso). I pesci che effettuano migrazioni verticali e che quindi si spostano tra ambienti con caratteristiche luminose differenti, hanno un complesso di pigmenti per poter vedere in condizioni luminose differenti.

In altre specie è stato però evidenziato che questa corrispondenza tra pigmenti visivi e luce ambientale non si verifica ma che, anzi, la capacità massima di assorbimento della luce dell'occhio avviene ad una lunghezza d'onda più o meno distante da quella predominante nell'ambiente. Questo fenomeno è stato spiegato con la necessità da parte di queste specie di poter accentuare il contrasto visivo degli oggetti rispetto allo spazio circostante. In questa situazione, infatti, aumenta la capacità di distinguere oggetti che hanno un'elevata capacità di assorbimento luminoso. I pesci abissali (fig. 7.11) sono in grado di produrre luce (**bioluminescenza**) che viene emessa da speciali organelli (**fotofori**), distribuiti sul corpo, e in alcune specie sul capo. In genere il fenomeno è prodotto da batteri simbiotici bioluminescenti. Il sistema coinvolto è quello della luciferina-luciferasi. Gli occhi di questi pesci hanno fotorecettori in grado di recepire la luce nella banda luminosa prodotta dai fotofori.

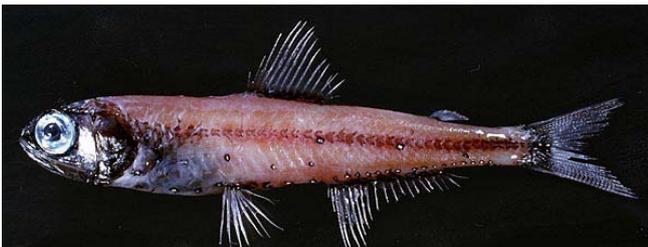


Fig. 7.11 – Pesci abissali Mictophidae (a destra : *Phoblepharon* sp.)

7.2.4.2 Il sistema acustico-laterale

L'orecchio interno e la linea laterale funzionano come un unico sistema nei pesci che è fondamentale per la ricezione di stimoli pressori e acustici dall'ambiente circostante.

Il sistema della linea laterale è presente in quasi tutti i vertebrati inferiori, compresi gli Agnati e Condrotti, era presente nei progenitori dei pesci attuali e ha probabilmente un'origine monofiletica. La sua funzione principale è quella di permettere all'individuo la ricezione di stimoli pressori sulla superficie del corpo.

Negli Osteitti il sistema laterale è ben sviluppato ed è costituito da un canale che corre lungo ciascun fianco e che continua in avanti sul capo, dove si ramifica in modo complicato (Fig. 7.12). Tale canale è ben riconoscibile sui fianchi perché coperto da una fila di scaglie cutanee laterali. Ciascuna scaglia è perforata da un orifizio attraverso il quale decorre un tubulo che si apre in un poro alla superficie cutanea. I canali della linea laterale contengono a loro volta meccanorecettori, noti come neuromasti, che costituiscono l'unità base del sistema meccanorecettivo della linea laterale. I neuromasti sono organi a forma di cupola, costituiti da un gruppo di cellule sensoriali cigliate generalmente con una cupola gelatinosa che include i fasci di ciglia che si estendono in alto al di sopra dell'epitelio. Le cellule sensoriali sono contornate da cellule di sostegno e trasmettono gli stimoli al sistema nervoso.

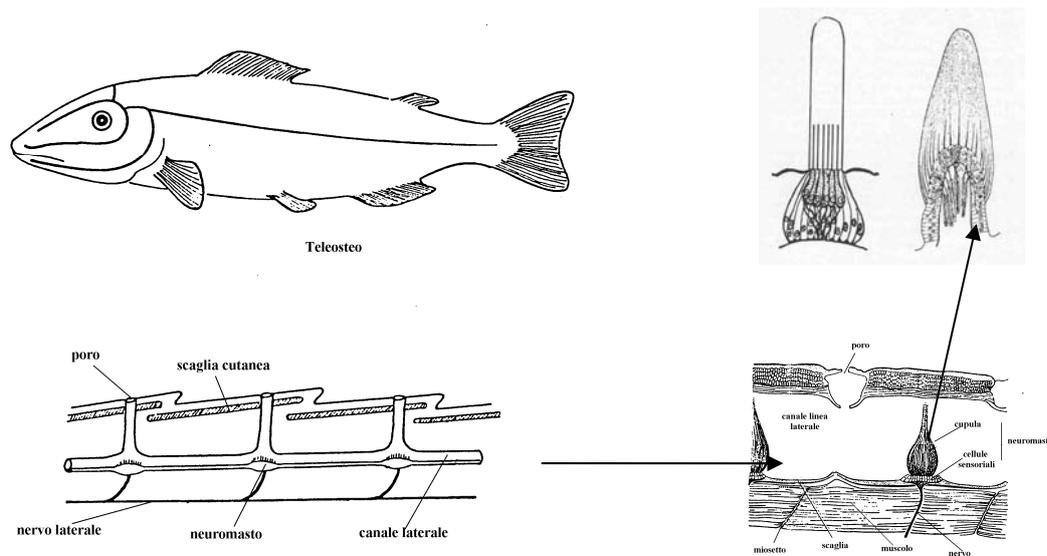


Fig. 7.12 - Il sistema della linea laterale. In alto a sinistra: disposizione sul corpo; in basso a sinistra.: struttura del canale della linea laterale che perfora le scaglie aprendosi ad intervalli sulla superficie del corpo; in basso a destra: posizione dei neuromasti; in alto a destra: struttura dei neuromasti della linea laterale e dell'orecchio interno.

Il sistema della linea laterale si ramifica inoltre in più canali che decorrono da ambo i lati della testa. Il sistema informa l'animale fermo o in nuoto dello scorrere dell'acqua sopra la pelle e, in accordo con la sensibilità del labirinto membranoso dell'orecchio interno, contribuisce a determinarne il comportamento, ad esempio quello legato alla formazione dei branchi, al mantenimento della distanza individuale tra pesci di uno stesso branco, alla cattura delle prede o all'individuazione dei predatori. I neuromasti sono inoltre in grado di captare altri stimoli meccanici come i suoni, l'accelerazione laterale o lineare e la gravità.

7.2.4.3 L'udito

I suoni in ambiente acquatico sono generati dal movimento o dalla vibrazione di corpi immersi e sono il risultato dell'elasticità intrinseca del mezzo. La velocità di propagazione del suono nell'acqua è circa quattro volte superiore a quello nell'aria: infatti il suono nell'acqua compie 1500 metri al secondo.

I suoni variano nelle proprie caratteristiche (es. lunghezza d'onda, frequenza, intensità) a secondo della fonte che li emette e pertanto possono fornire informazioni all'individuo sulla presenza nell'ambiente di determinati oggetti, come ad esempio una preda o un predatore. Inoltre l'individuo può determinare la distanza da cui proviene il suono e la direzione in cui questo si sposta e ciò nel mezzo acquatico è particolarmente importante considerando la scarsa funzionalità della visione a distanza.

Numerose famiglie di teleostei hanno evoluto la capacità di emettere suoni con funzione di segnale all'interno del repertorio comportamentale della specie. Questi suoni sono in grado quindi di determinare una risposta nel ricevitore e forniscono un vantaggio adattativo al segnalatore (es. comportamento riproduttivo). Generalmente i suoni emessi sono a bassa frequenza (al di sotto di 3 kHz) e in molti casi prodotti dallo sfregamento di parti del corpo tra di loro. Specie della famiglia Pomadasyidae ad esempio, producono un suono acuto sfregando una placca di denti faringei contro alcune placche ventrali denticolate più piccole. Nei Balistidae suoni particolari sono prodotti sfregando le spine anteriori fuse della pinna dorsale. Alcune specie del genere *Mycteroperca* battono l'opercolo contro il corpo per produrre piccoli tonfi.



Fig. 7.13 – Un Balistidae (a sinistra) e una specie del genere Mycteroperca (a destra).

Il meccanismo più specializzato per la produzione di suoni si osserva, comunque in quelle specie che hanno evoluto muscoli striati che comprimono la vescica natatoria. Negli Sciaenidae, Triglidae e Gadidae la compressione del gas presente nella vescica natatoria consente loro di produrre suoni brevi e di bassa intensità. In alcuni Gadidi come *Melanogrammus aeglefinus* sequenze di suoni stereotipate sono emessi dal maschio nel corso del comportamento nuziale (fig. 7.14).



Fig. 7.14 – Da sinistra a destra: uno Sciaenidae, un Triglidae, un Gadidae, *Melanogrammus aeglefinus*.

Per la recezione dei suoni nei Teleostei svolgono in generale un ruolo primario gli otoliti dell'orecchio interno (fig. 7.15). Questi sono costituiti da tre coppie di ossicini posti in corrispondenza delle **macule**, aree ovali formate da epitelio sensoriale associato ad alcuni rami del nervo acustico, che si trovano su delle strutture sacciformi, l'**utricolo** e il **sacculo**, e su una depressione a forma di tasca, situata sul pavimento del **sacculo** stesso, chiamata **lagena** (vedi figura). Con il termine otolite si indica, generalmente la **sagitta** che è il più grande degli ossicini e viene deposto nel **sacculo**; nell'**utricolo** avviene la formazione del **lapillo**, mentre nella **lagena** si forma l'**asterisco**. Le dimensioni della **sagitta** possono superare anche il centimetro, mentre **asterisco** e **lapillo** sono più piccoli misurando soltanto pochi millimetri con il primo più grande del secondo.

La **sagitta** possiede un corpo ellittico lateralmente compresso e concavo distalmente con l'asse lungo orientato in direzione antero-posteriore. Il lato convesso o prossimale, orientato verso l'asse centrale, è diviso in due aree da un solco profondo, il **sulcus acusticus**, sul quale si inseriscono le fibre nervose provenienti dalle pareti del **sacculo** (fig. 7.15).

Dal punto di vista chimico, gli otoliti sono composti da cristalli di carbonato di calcio (CaCO_3), sotto forma di aragonite, e da una matrice organica, a sua volta costituita in gran parte da una proteina ricca di aspartato e glutammato chiamata otolina.

La macula dell'utricolo e, in minor grado, quelle del sacco e della lagena registrano, attraverso l'inclinazione dell'otolite e dei prolungamenti sensitivi in esso inclusi, l'inclinazione della testa e l'accelerazione lineare. La sagitta e l'asterisco sembrano essere principalmente coinvolti nella percezione dei suoni. Le onde sonore fanno vibrare queste strutture e ancor di più l'epitelio sensoriale delle rispettive *macule* provocando la trasmissione di stimoli nervosi al centro acustico del cervello.

Negli Elasmobranchi gli otoliti consistono di una matrice gelatinosa contenente numerosi piccoli cristalli di carbonato di calcio.

In alcuni ordini di Teleostei tra cui i Siluriformes e i Cypriniformes (pesci ostariofisi), la parte cefalica della vescica gassosa è collegata con il labirinto dell'orecchio interno attraverso l'apparato di Weber (fig. 7.16) costituito da una serie di piccole ossa derivate da parti delle prime vertebre. Questa interdipendenza funzionale tra vescica gassosa e labirinto è finalizzata oltre che alla regolazione dell'equilibrio e della posizione del pesce; anche alla ricezione e alla produzione di suoni. Diversi altri gruppi di teleostei possiedono modificazioni della parte cefalica della vescica natatoria che interessano l'orecchio interno e possono influenzare la capacità di ricevere ed emettere suoni.

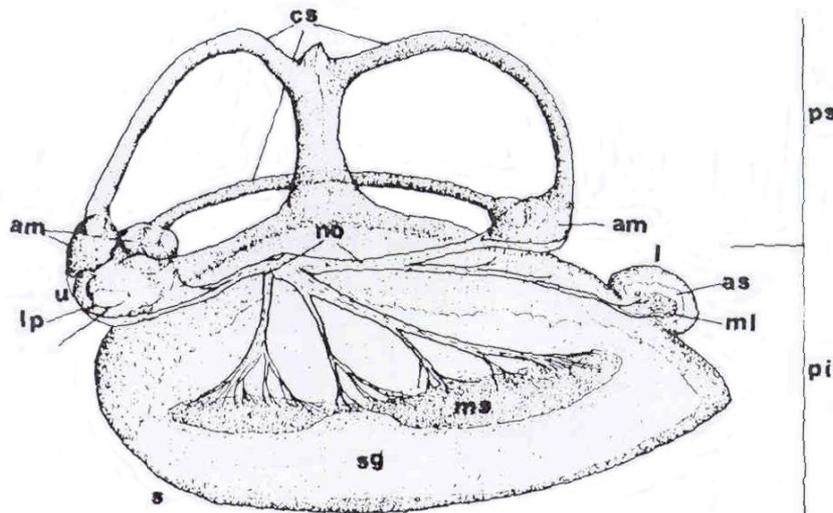


Fig. 7.15 - Sezione trasversale dell'orecchio interno destro (da Morales-Nin, 1992). am: ampolla as: asterisco, cs: canali semicircolari, l: lagena, lp: lapillo, ml: macula della lagena, ms: macula del sacco, mu: macula dell'utricolo, no: nervo acustico, pi: parte inferiore, ps: parte superiore, s: sacco, sg: sagitta, u: utricolo.

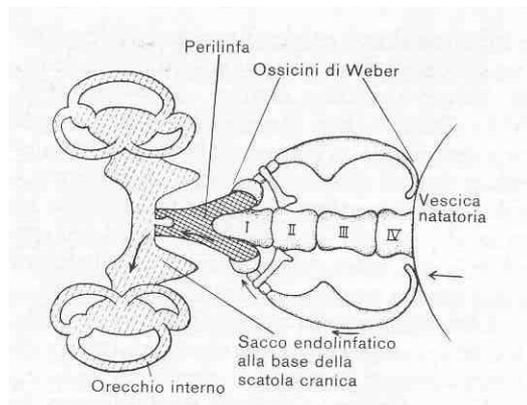


Fig. 7.16 - Apparato di Weber (da Romer, 1978)

7.2.4.4 L'olfatto e il gusto

I pesci recepiscono stimoli chimici attraverso due diversi canali chemorecettivi, l'olfatto e il gusto. La distinzione tra questi due sensi è comunque difficile poiché, diversamente da quanto avviene nei vertebrati terrestri, nei pesci sia l'olfatto che il gusto sono mediati da molecole disciolte nell'acqua. La solubilità e non la volatilità costituisce di conseguenza la proprietà determinante delle sostanze per la chemorecezione in ambiente acquatico. La principale differenza tra questi due sensi è legata allo spettro di sostanze a cui essi sono sensibili. In generale i recettori olfattivi, in quasi tutte le specie studiate, rispondono ad un ampio spettro di sostanze organiche, mentre i recettori gustativi mostrano una maggiore variabilità interspecifica.

Nei pesci l'olfatto è il mediatore più diffuso di segnali chimici coinvolti nel comportamento. Gli organi olfattivi mostrano nei teleostei una grande diversità in relazione al loro grado di sviluppo e all'ecologia delle specie. Le narici, generalmente poste in posizione dorso-laterale sulla testa, una per lato, hanno un'apertura anteriore e un'apertura posteriore e, contrariamente ai vertebrati terrestri, non sono connesse al sistema respiratorio. L'acqua penetra dall'apertura anteriore e fuoriesce da quella posteriore durante il nuoto del pesce, attraversando un epitelio olfattivo che si sviluppa dal pavimento delle cavità nasali in forma di rosette. Queste sono formate a loro volta da una complessa serie di pieghe dell'epitelio che hanno la funzione di aumentarne la superficie (fig. 7.17). Diversi tipi di cellule olfattive sono presenti nei pesci e possono essere distinte in base alla loro struttura. Generalmente queste cellule sono caratterizzate dalla presenza, sulla loro superficie superiore di microvilli o cilia.

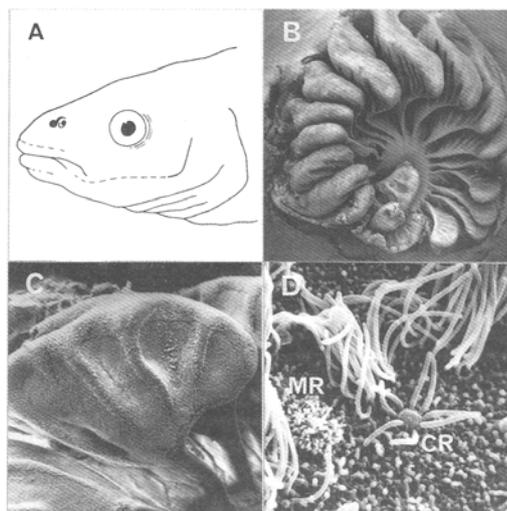


Fig. 7.17 - Epitelio olfattivo dei Teleostei

Diversi studi hanno evidenziato un'elevata sensibilità dei pesci agli aminoacidi che costituiscono per essi dei potenti stimoli olfattivi, in particolare gli L- α -aminoacidi, in grado di indurre reazioni fisiologiche e comportamentali anche se presenti a bassissime concentrazioni.

E' stato poi evidenziato il ruolo determinante dell'olfatto per la recezione di feromoni riproduttivi, steroidi e prostaglandine, che hanno una funzione determinante nel mediare il comportamento riproduttivo.

In generale l'olfatto svolge un ruolo importante in una serie di attività comportamentali e tra queste si possono ricordare le seguenti:

- **Migrazioni:** il caso più noto è quello dei salmoni dove i giovani nelle prime fasi della loro vita subiscono un imprinting olfattivo dell'"odore" dell'acqua del fiume in cui sono nati. Al momento della riproduzione si avvicinano alla costa e riconoscono l'odore del proprio fiume che viene così scelto per la risalita.

- **Riproduzione:** come già accennato, gli ormoni sessuali giocano un ruolo importante nella regolazione del comportamento riproduttivo in numerose specie di teleostei, dall'attrazione iniziale, al riconoscimento dello stato sessuale, allo sviluppo sessuale dei giovani. Nei salmoni un ormone specifico (Ostradiolo 17 β) e il testosterone aumentano in maniera significativa durante la migrazione riproduttiva accrescendo la sensibilità olfattiva degli individui.
- **Alimentazione:** l'olfatto ha una funzione importante per l'individuazione del cibo, soprattutto per le specie che mostrano un comportamento alimentare notturno. Anche in predatori che individuano le prede a vista come i tonni è stato evidenziato un ruolo non trascurabile di questo senso.
- **Fuga:** Von Frish (1938) casualmente si accorse che quando un individuo ferito di *Phoxinus phoxinus* veniva introdotto in un branco questo ultimo si disperdeva e i singoli individui tendevano a fuggire in direzioni diverse. Il fenomeno è determinato dal rilascio di sostanze di allarme contenute in cellule epidermiche speciali (club cells) dal tessuto danneggiato che innescano reazioni di fuga tra i membri del branco.

Anche il gusto ha per i pesci un ruolo importante nella ricezione di segnali chimici. Ad esempio è stato evidenziato il ruolo dei recettori gustativi per l'individuazione di ossido di carbonio e tossine e quindi per evitare le zone caratterizzate dalla presenza di sostanze tossiche. Molte specie di pesci posseggono poi bottoni gustativi su strutture anatomiche specializzate per l'individuazione delle prede, come ad esempio barbigli (triglie, gadidi, etc.), raggi delle pinne ventrali o pettorali (triglidi, gadidi, etc.).

7.2.4.5 L'elettrorecezione dei selaci

La sensibilità a campi elettrici deboli è considerato nei pesci un carattere primitivo che ha caratterizzato gruppi estinti, come i primi Agnati, gli Acanthopterygii e i Condrostei e che persiste nei Selaci, nei Dipnoi, nelle Lamprede, nella Latimeria e in poche specie di Teleostei. Sono stati descritti due tipi diversi di **elettrorecettori**, a forma di ampolla (**ampolle di Lorenzini**) (fig. 7.18) e tubulari. Le prime sono costituite da un'ampolla epidermica che contiene un epitelio sensoriale connesso con la superficie del corpo da un canale ripieno di un mucopolisaccaride gelatinoso che è un buon conduttore elettrico. Le ampolle di Lorenzini costituiscono un'estensione del sistema della linea laterale e come quest'ultimo si basano sullo stesso tipo di cellule sensoriali (hair cells). Queste ultime non sono però sensibili alle vibrazioni ma a deboli campi elettrici e rispondono a inversioni locali della polarità elettrica. Una polarità negativa all'interno del lume dell'ampolla causa un cambiamento elettrico delle cellule sensoriali e il rilascio da parte di queste ultime di un neurotrasmettitore che stimola la trasmissione nervosa verso il cervello dove il segnale viene interpretato.

La sensibilità delle ampolle ai campi elettrici è sorprendente se si considera che alcuni squali, come *Sphyrna tiburo*, sono sensibili a frequenze comprese tra 0.5 e 8 Hertz che corrispondono a un campo elettrico di 5 nanovolts per cmq.

L'elettrorecezione può assolvere diverse funzioni nei selaci. Questo senso è sicuramente importante per l'identificazione delle prede come dimostrato in esperimenti effettuati in acquario, ad esempio sul gattuccio (*Scyliorhinus canicula*), il quale ha evidenziato la capacità di identificare elettrodi nascosti sotto la sabbia. Tutti gli animali producono, infatti, campi elettrici, la cui intensità e caratteristiche variano da specie a specie, e questa proprietà viene sfruttata da squali e razze per localizzare le proprie prede.

Un'altra funzione importante dell'elettrorecezione è legata all'orientamento e agli spostamenti. Studi di campo su *Sphyrna lewini* nel mar di Cortez hanno evidenziato la capacità di questi squali di seguire "piste elettromagnetiche" lungo il fondo marino per spostarsi tra siti di alimentazione e siti di socializzazione.

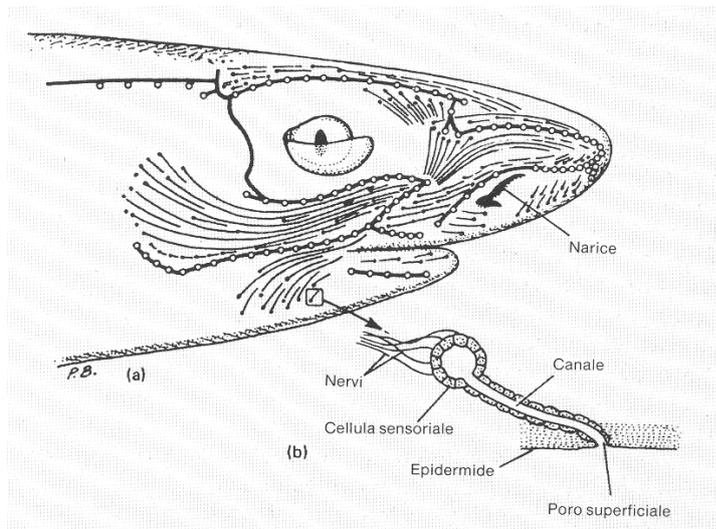


Fig. 7.17 - Disposizione sulla testa di un squalo delle Ampolle di Lorenzini. I cerchi vuoti rappresentano la posizione dei pori superficiali e i trattini scuri la posizione delle cellule sensoriali. *Da Pough et al. Biologia Evolutiva e Comparata dei Vertebrati, Casa editrice Ambrosiana, Milano.*

7.2.5 Il branco: struttura e funzione

Le diverse specie ittiche svolgono la maggior parte del loro ciclo vitale (riproduzione, alimentazione, ecc.) solitari e in gruppi. I gruppi possono avere diverse caratteristiche (fig. 7.18). Abbiamo quindi gruppi “non polarizzati”, dove la distanza tra gli individui, l’orientamento e la velocità è variabile; a volte gli individui sono lenti o fermi. In questo caso si parla di “**aggregazione**” o “shoal”. In alcuni casi la distanza tende virtualmente a zero e tutti gli individui del gruppo si stringono a formare una massa (“pod” o “ball”). Con il termine aggregazione si intende quando gli individui si riuniscono in risposta ad un comune stimolo esterno (attrazione per una sorgente luminosa, p.e.). Nei gruppi “polarizzati” tutti gli individui nuotano paralleli tra loro, mantenendo una distanza fissa e cambiando velocità e direzione all’unisono. In generale, i pesci del gruppo polarizzato si comportano come un grande, singolo organismo. Questi sono detti “**branchi**” o “school”.

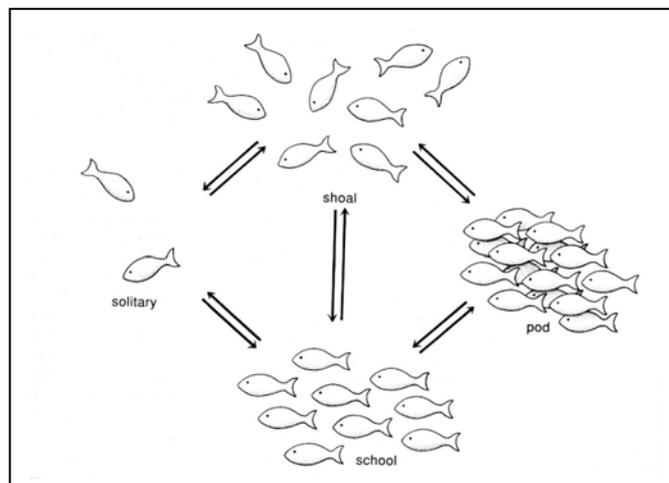


Fig. 7.18 - Da: Bond, *Biology of Fishes*. 2nd Ed. Saunder College Publishing, Orlando, Florida, 750 pp.

Quello della formazione dei branchi è un comportamento molto diffuso tra i pesci. A vari livelli tassonomici più di 10.000 specie di pesci formano branchi, almeno nel corso di una certa parte della loro vita. Il branco è un insieme di individui senza una apparente differenziazione comportamentale tra i componenti, senza un capo, senza rapporti di sudditanza. Esso può essere formato da pochi fino a milioni di individui.

Il branco si muove come un unico organismo più che come un insieme di organismi, cioè tutti i membri di un branco tendono a fare le stesse attività insieme. Il cambiamento di direzione all'interno del branco sembra essere un'azione concertata, istantanea da parte di tutti i membri, azione che può partire anche da individui ben all'interno del branco.

In ogni specie, all'interno del branco, un pesce ha una sua distanza e una sua angolatura preferenziale rispetto al più stretto vicino. La tendenza del pesce a mantenere una precisa distanza e l'angolatura ottimale rende possibile la conservazione della struttura del branco, che è una complessa struttura tridimensionale.

La vista, ma soprattutto la linea laterale, permettono il mantenimento della posizione all'interno del branco e il controllo della velocità.

Ma quali sono i vantaggi adattativi per le specie che vivono in branco o in gruppo?

Per le specie "preda" il branco aumenta la protezione dal predatore: il branco, infatti, è più vigile nell'avvertire la presenza di un predatore.

Il branco è meno visibile in acqua: ogni singolo individuo ha, infatti, una certa probabilità di essere avvistato dal predatore, probabilità che può essere visualizzata come una sfera intorno al pesce stesso (vedi figura 7.19). Se tre pesci sono isolati l'uno dall'altro, la probabilità che un predatore ne scopra almeno uno è abbastanza elevata. Ma, messi vicini a formare un branco, gli stessi tre pesci hanno una minore probabilità di essere visti, in quanto la probabilità di essere avvistato di ognuno si sovrappone a quella degli altri, riducendo ad un terzo la capacità del predatore di avvistarli.

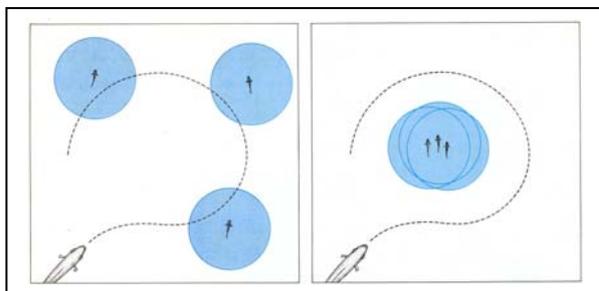


Fig. 7.19 - (da Partridge, 1982)

Inoltre, la reazione di fuga del branco, con i pesci che fuggono in varie direzioni disperdendosi crea un "effetto confusione" che disorienta il predatore. In queste condizioni il predatore perde il suo obiettivo e non sa più chi colpire. Il branco poi è in grado di mettere in atto tutta una serie di manovre evasive per sfuggire ad un attacco. Può, infatti, aprirsi a ventaglio, disorientando il predatore, può aprirsi a fontana e richiudersi alle spalle del predatore, ecc.

Ma quali sono i vantaggi adattativi per le specie che cacciano in branco ?

Il branco aumenta l'efficienza nella ricerca del cibo: facilita la localizzazione della preda visto che un maggior numero di predatori ha una maggiore possibilità di individuare le prede e "comunicarlo" agli altri (soprattutto nei planctivori), il branco può circondare o manovrare un gruppo di prede (alcune specie di delfini spingono branchi di pesci verso l'acqua bassa per diminuire le loro possibilità di fuga), il branco è meno sensibile all'effetto confusione (fig. 7.20).

Anche la riproduzione può essere avvantaggiata dal comportamento del branco o dalla aggregazione. Branchi di animali di diverso sesso, nella giusta stagione, possono rilasciare i propri gameti in massa in modo da raggiungere un alto tasso di fertilizzazione.

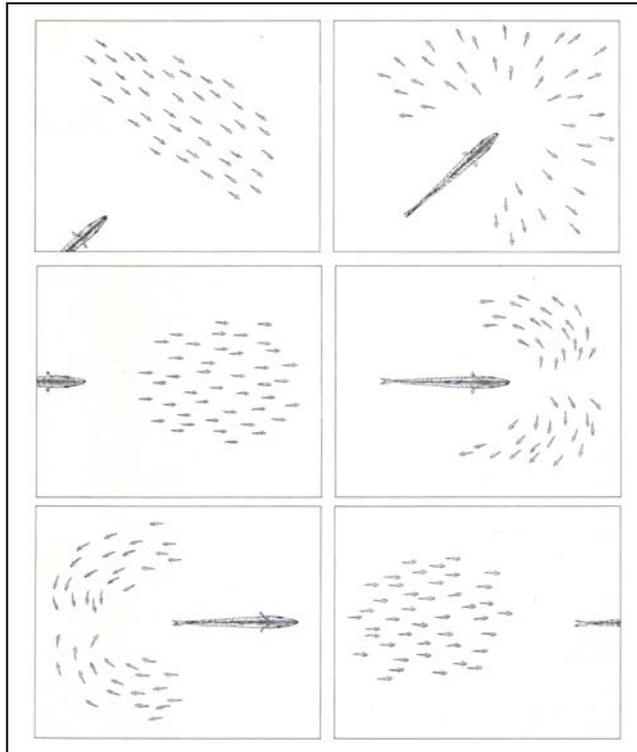


Fig. 7.20 - L'improvvisa espansione del branco è una tattica per eludere l'attacco del predatore. Nel corso di questa manovra non avvengono collisioni, ogni pesce "sa" dove si dirigeranno i suoi vicini.

L'effetto fontana permette l'aggiramento di un predatore che non può essere superato in velocità da parte di un branco di pesci piccoli che si muovono lentamente. Quando attaccato, il gruppo si divide e gira intorno il pesce più grosso, ricongiungendosi dietro di

(da Partridge, 1982)

Nel Mediterraneo tra le principali specie che formano branchi si possono ricordare quelle appartenenti agli ordini dei Clupeiformi (sardina, alice) e degli Sgombriiformi (tonni, sugarelli) (fig. 7.21).



Fig. 7.21 - Branco di tonni (a sinistra) e di Clupeiformi (a destra)

7.2.6 Alimentazione e comportamento trofico

Il regime alimentare dei pesci è altamente differenziato e presenta di conseguenza una grande varietà di adattamenti morfologici (forma della bocca e dei denti, recettori gustativi, innervazioni sensoriali nel capo, lunghi barbigli, raggi delle pinne modificati) e comportamentali (strategie di alimentazione). Questi adattamenti interessano tutte le fasi del processo di acquisizione del cibo: dalla ricerca all'individuazione, dalla cattura alla digestione.

In rapporto alle abitudini alimentari delle varie specie si notano delle variazioni di notevole importanza nella forma e grandezza della bocca, dei denti, delle branchie e del sistema digestivo.

7.2.6.1 Adattamenti morfologici

7.2.6.1.1 Organi di senso

I principali organi di senso dei pesci sono stati descritti nelle sezioni precedenti. Ricordiamo qui brevemente quelli che entrano direttamente in gioco per la ricerca del cibo.

La vista e la linea laterale svolgono un ruolo importante soprattutto per i predatori pelagici mentre nelle specie demersali e bentoniche diventano predominanti i bottoni gustativi, che possono essere localizzati sulle pinne, nella bocca e sui barbigli (importanti in questo senso quelli di molti Gadidi).

7.2.6.1.2 Forma e struttura della bocca

La struttura della bocca di un pesce ne rivela le abitudini alimentari (fig. 7.22). La bocca si è, infatti, estremamente diversificata nelle varie specie secondo la dieta adottata e delle modalità di acquisizione del cibo. Avremo così bocche con mascelle superiori prominenti rispetto all'inferiore o viceversa, come capita in molti predatori, mascelle allungate e di forma tubolare, bocca tipica delle specie che si nutrono di piccoli organismi presenti negli anfratti delle rocce, dei coralli o nella sabbia. La bocca poi può essere protrudibile in avanti per afferrare meglio le prede, o apribile a dismisura per poter ingoiare con un colpo solo prede più grandi del predatore (fig. 7.22).

La posizione della bocca può essere terminale (posta cioè in avanti, al centro della testa, adottata da quelle specie che cercano attivamente il cibo e lo catturano direttamente), subterminale (quando posta leggermente al di sotto della parte centrale della testa) o inferiore (quando posta nella parte inferiore della testa). Queste due posizioni sono idonee per la ricerca del cibo sul fondo. Altre specie di predatori bentonici, che cacciano all'agguato (es. pesce prete *Uranoscopus scaber*) (fig. 7.23), hanno la bocca in posizione superiore.

Un caso particolare è quello della bocca della lampreda (Ciclostomi), di forma circolare, che agisce come una vera e propria ventosa con la quale l'animale aderisce alla preda per succhiarne il sangue e i tessuti.

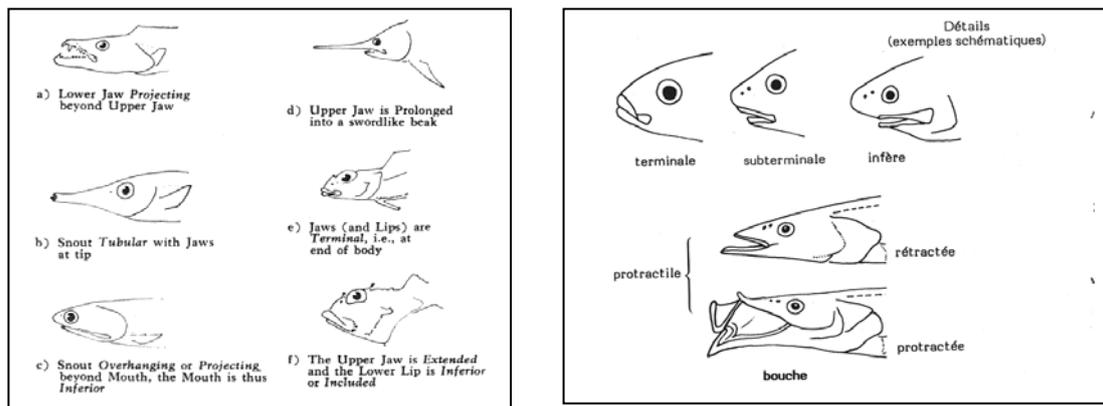


Fig. 7.22 - Esempi di forma e posizione della bocca in diverse specie di pesci.



Fig. 7.23 - Esempi di adattamenti nella forma della bocca: la bocca del pesce trombetta, idonea a catturare invertebrati nel sedimento sabbioso (in alto a sinistra); la bocca del pesce ago, idonea a catturare piccoli invertebrati tra le foglie della *Posidonia* (in alto al centro); la bocca della triglia, idonea a scavare e catturare piccoli organismi presenti nel fango (in alto a destra); la bocca di un pesce abissale che, grazie alla particolare conformazione delle ossa, è in grado di ingoiare prede di grandi dimensioni (in basso a sinistra); nel pesce prete (*Uranoscopus scaber*), che vive mimetizzato nel substrato, la bocca è rivolta verso l'alto per catturare prede che nuotano nelle vicinanze (in basso al centro); apparato boccale di una lampreda (in basso a destra).

Un esempio di adattamento morfologico nella dimensione, forma e posizione della bocca in funzione della dieta è dato dalle specie del genere *Chaetodon* (pesci farfalla tropicali). Nello stesso ambiente della barriera corallina possono convivere una decina di specie diverse, caratterizzate da piccole differenze nella struttura della bocca, ognuna adattata ad un particolare tipo di alimentazione: dalla specie che caccia invertebrati tra i coralli o quella che si nutre dei polipi dei coralli, da quella onnivora a quella che caccia invertebrati sul sedimento sabbioso.

7.2.6.1.3 Dentatura

Anche in rapporto alla dentatura si osservano grandissime variazioni. I denti possono mancare o essere molto numerosi. Possono essere presenti su entrambe le mascelle, sul vomere, sulle ossa palatine e su quelle faringee; talvolta (Ciprinidi) i denti faringei sono molto sviluppati, mentre sulle mascelle mancano completamente.

I denti servono per afferrare le prede e, se occorre, per strappare parti dei tessuti (denti caniniformi). Nelle specie che inseguono la preda e devono afferrarla e fermarla, i denti possono essere taglienti a filo di rasoio o seghettati (squali, pesce serra), in quelle che cacciano all'aspetto dove la preda deve essere bloccata, i canini sono a pugnale o aghiformi, spesso con la punta rivolta indietro (cernia, rana pescatrice). Altre specie usano raschiare o strappare alghe o altri organismi dal substrato (denti incisiviformi).

Gli Sparidi (figg. 7.24 e 7.25) rappresentano un esempio di adattamento tra forma dei denti ed alimentazione. In questa famiglia, infatti, sono presenti specie predatrici con canini ben sviluppati (dentici), onnivori con incisivi e molari (saraghi), erbivori con incisivi sviluppati (salpa) o trituratori di crostacei e molluschi del fondo con molari sviluppati (marmora, orata) (figg. 7.24 e 7.25).

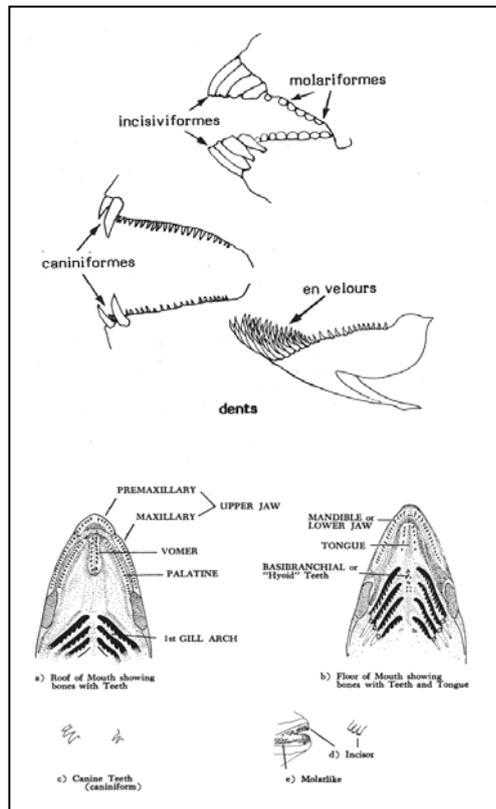


Fig. 7.24 - Denti incisiviformi, molariformi, caniniformi e loro posizione sulle mascelle

Nel caso della salpa, i denti taglienti sono disposti su una unica fila. Nel caso dei saraghi che si nutrono di invertebrati nascosti tra le anfrattuosità del fondo, gli incisivi sono grossi e a scalpello per sgretolare la roccia e sono presenti anche dei molari per schiacciare le parti dure e per rompere gusci e corazze di conchiglie o crostacei (denti molariformi ai lati delle mascelle). In maniera simile l'orata si nutre prevalentemente di bivalvi che sgretola grazie ad una dentatura caratterizzata da denti molariformi molto sviluppati (fig.. 7.24 e 7.25).

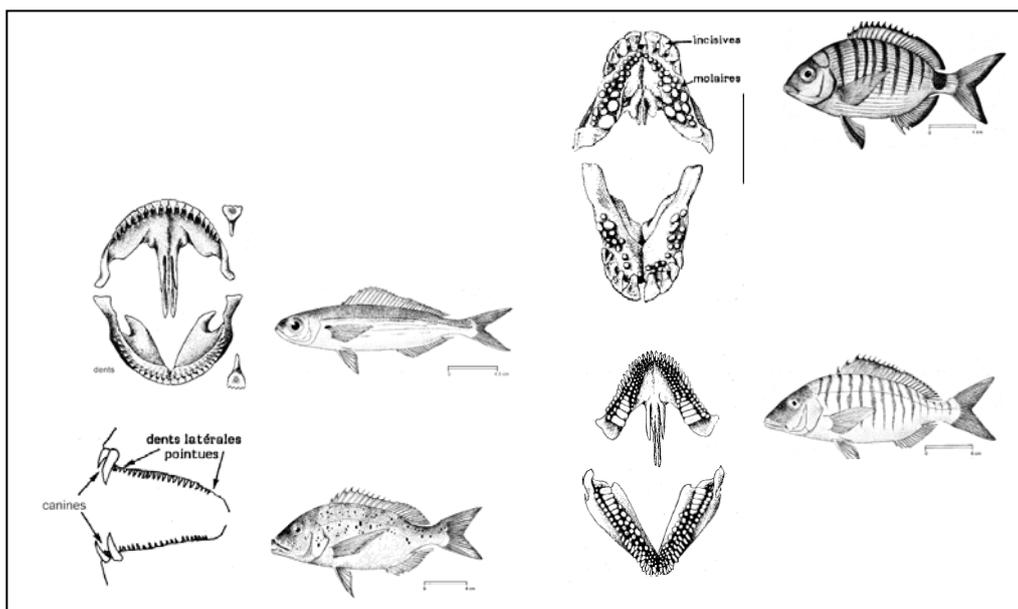


Fig. 7.25 - Esempi di diverse dentature negli Sparidi

I pesci pappagallo dei mari tropicali hanno trasformato i denti mascellari in un robusto becco per demolire i coralli e sono muniti di denti faringei che hanno la forma e la funzione di una macina per tritare tutte le parti calcaree non commestibili. Lo stesso becco è utilizzato dalla specie mediterranea (*Sparisoma cretense*) per raschiare le alghe dal substrato roccioso. Alcuni labridi, detti pulitori, hanno piccoli dentini conici acuminati con i quali strappano gli ectoparassiti dalla pelle di altri pesci.



Fig. 7.26 – Labridae con il robusto becco per tritare i coralli (a sinistra); *Sparisoma cretense* (al centro); labride pulitore su un pesce (a destra).

I Condroitti hanno la bocca posta ventralmente e munita, negli squali, di molte file di denti, a forma triangolare e seghettati ai margini (fig. 7.27); solo la prima fila è funzionante, le altre file servono per sostituire, circa ogni due settimane, i denti caduti o lesionati. Le razze e le chimere possiedono denti piatti che servono per schiacciare le conchiglie dei molluschi di cui si nutrono (fig. 7.27). I due squali più grandi, lo squalo balena e lo squalo elefante, che si alimentano di plancton non usano i denti per catturare il cibo. Per trattenere il plancton, fanno passare un grande volume d'acqua sulle branchie, munite di piccolissime spine (le "branchiospine") dove i piccoli organismi restano impigliati.

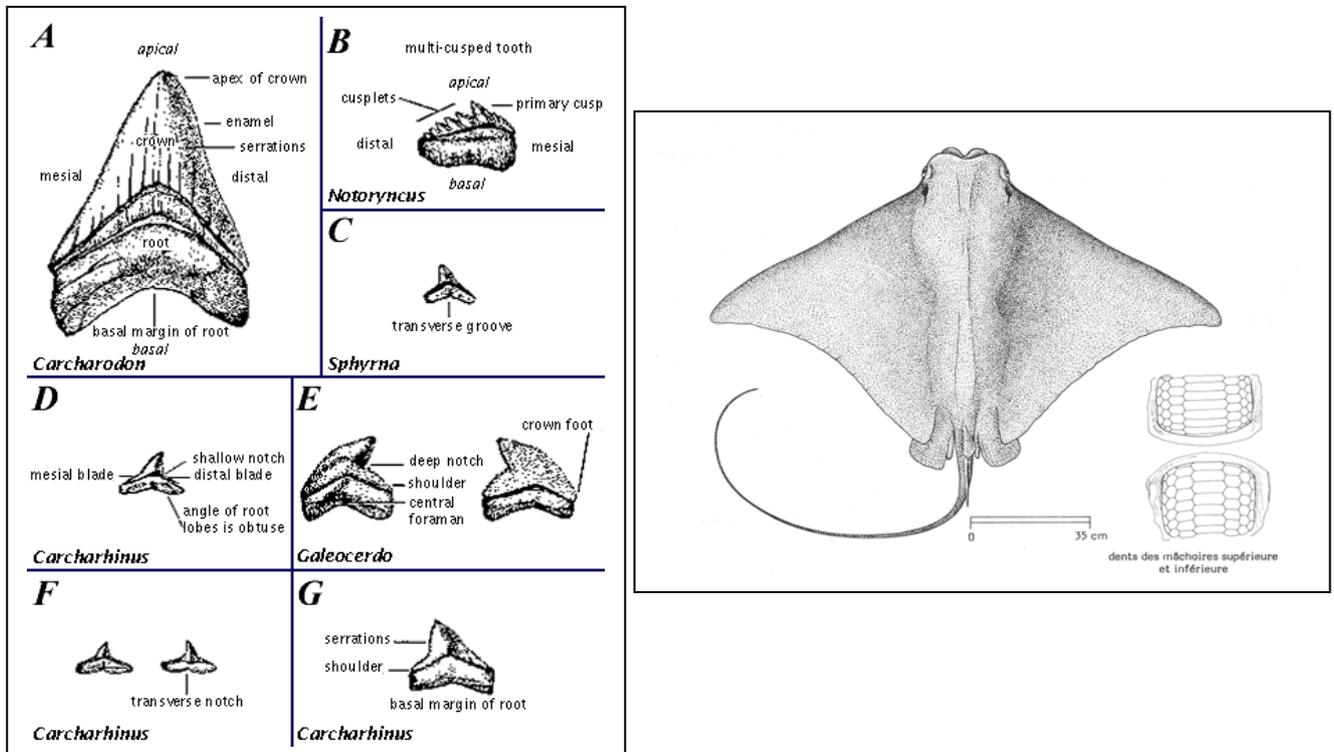


Fig. 7.27 - Denti di squaliformi (a sinistra) e denti a mola per tritare dell'aquila di mare (a destra)

7.2.6.1.4 Funzione delle branchie per la cattura del cibo

Le branchie sono sostenute da appositi supporti denominati archi branchiali. Questi archi posseggono delle appendici speciali in vario numero e forma dette branchiospine. Queste, formando una griglia di protezione interna alle branchie, hanno forma e sviluppo differente in funzione del sistema di alimentazione del pesce. Nei pesci planctofagi, ad esempio, la corrente d'acqua che convoglia nella faringe i minuscoli organismi del plancton deve essere filtrata prima di passare attraverso le branchie, sia per accumulare il nutrimento sia per impedire che gli organismi planctonici vadano ad insediarsi tra i filamenti branchiali producendo lesioni.

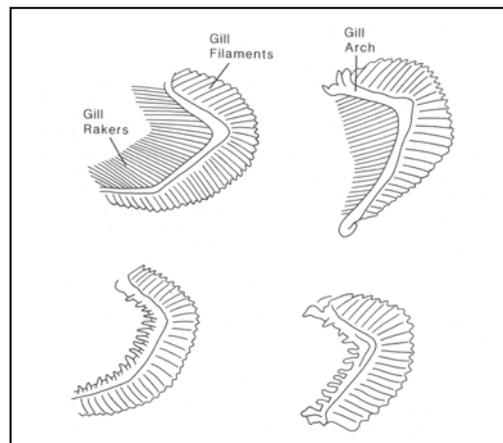


Fig. 7.28 - Differente morfologia delle branchie in specie filtratrici di plancton e in specie macrofaghe

7.2.6.1.5 Forma e dimensione dello stomaco e dell'intestino

La cavità boccale si apre nella faringe che prosegue con un esofago molto elastico contenente cellule secernenti una sostanza mucosa che favorisce l'avanzamento del bolo verso lo stomaco. Esso può assumere forme diverse (a sifone, fusiforme, a sacco, ripiegato ad U, ecc.) (fig. 7.28) ed essere talvolta dotato di una sviluppata muscolatura, simile al ventriglio degli uccelli, oppure di una sorta di "cieco" che funge da deposito per il cibo. In alcune famiglie (Ciprinidi, Scaridi per esempio) lo stomaco è completamente assente, così che l'esofago sbocca direttamente nell'intestino dove si svolge tutta la digestione. Nel caso degli erbivori lo stomaco ha una muscolatura sottile e mantiene un pH basso per favorire la digestione delle fibre. Nei detritivori lo stomaco ha una muscolatura sviluppata idonea a macinare quanto ingerito.

I processi digestivi iniziati nello stomaco proseguono quindi nell'intestino medio, dove avviene il riassorbimento dei prodotti ultimi della digestione. È interessante notare come anche il tubo digerente risenta del tipo di dieta adottata: generalmente è di dimensioni maggiori e più circonvoluto nelle specie erbivore rispetto a quelle carnivore (anche 10 volte più lungo), poiché la digestione del materiale fibroso è più difficoltosa rispetto a quello proteico; i pesci predatori hanno invece un tubo digerente piuttosto corto e diritto, lungo quanto il pesce stesso. Questa disposizione è tipica dei Pesci Cartilaginei (fig. 7.28), come gli squali, in cui si osserva inoltre la "valvola spirale", ossia la mucosa intestinale che si avvolge in numerose spire per aumentare la superficie assorbente. Soluzione del resto generalizzata nelle forme ancestrali e che si ritrova ancor oggi nei pesci ossei più primitivi, quali i Dipnoi e gli Acipenseridi, mentre è scomparsa nei Teleostei, nei quali, invece, sono frequenti in numero variabile a seconda delle specie, le appendici piloriche, cioè dei diverticoli della parete intestinale che, aumentando la capacità assorbente dell'intestino, contribuiscono anche a tamponare la reazione acida del bolo alimentare in uscita dallo stomaco (fig. 7.29).

Infine, nell'intestino terminale i residui non assorbiti vengono avviati verso l'apertura anale, che in tutti gli Osteitti è separata dalle vie urogenitali. Negli elasmobranchi, gonodotti e intestino si aprono invece in una cloaca.

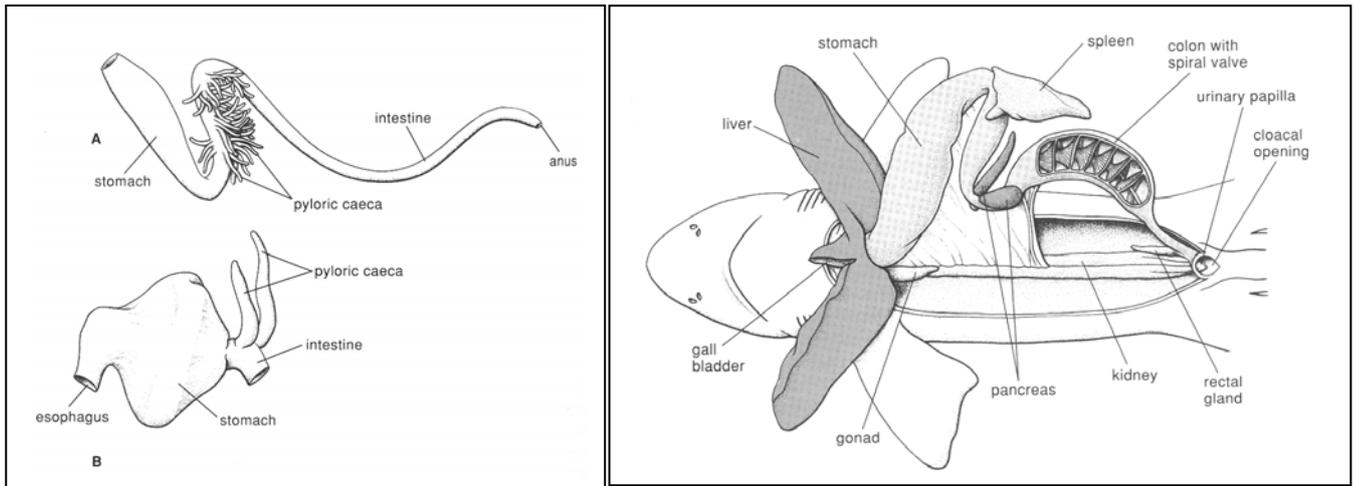


Fig. 7.29 - Stomaci di pesci ossei (a sinistra) e stomaco dei selaci, con la valvola a spirale (a destra).

7.2.6.2 Adattamenti comportamentali

A causa della grande varietà nella dieta dei pesci, molti autori ritengono conveniente analizzare i diversi comportamenti alimentari descrivendo le maggiori categorie trofiche. In questo tipo di approccio una certa enfasi è data alla descrizione delle strategie di alimentazione, alle modalità sensoriali usate e alla relazione tra comportamento alimentare e habitat.

7.2.6.2.1 Categorie trofiche o strategie alimentari

Detritivori. In genere bentonici, sono pesci che si nutrono dei detriti organici che si depositano sul fondo (materiale accumulato sul fondo: particolato organico animale o vegetale, sedimento, batteri, protozoi, muco dei coralli) tramite un meccanismo di smistamento a livello bucco-faringeo. Nei detritivori è presente spesso una certa eterodonzia, cioè i denti sono di forma diversa, probabilmente in relazione alle loro varie abitudini alimentari che li portano a cacciare prede, come pure a cibarsi di invertebrati più o meno coriacei. Il cefalo (*Mugil cephalus*) nuota in prossimità del fondo aspirando all'interno della cavità buccale (ampia con il labbro superiore particolarmente pronunciato e munita di piccoli denti) piccoli organismi (molluschi) ed alghe, incluso detrito. Detritivori sono anche alcuni blennidi e gobidi delle barriere coralline.

Erbivori. Possono essere riconosciute tre categorie di erbivori, Filtratori, Raschiatori, Brucatori.

- **Filtratori.** Si nutrono principalmente di fitoplancton, comprese diatomee, dinoflagellati alghe brune e verdi. I denti sono del tutto assenti oppure ridotti. La bocca terminale funziona da imbuto, filtrando, dalla corrente d'acqua che passa attraverso le branchie, il nutrimento. Appartengono a questo gruppo i cosiddetti piccoli pelagici, Clupeiformi (sardine, acciughe etc.) che come descritto precedentemente, hanno evoluto particolari filamenti a livello degli archi branchiali (branchiospine) a formare un efficace filtro in grado di trattenere il plancton.

- **Raschiatori.** Specie che si nutrono delle alghe epilitiche, tappezzanti le rocce e la vegetazione sommerse, come *Pseudotropheus tropheops* e *Tilapia mossambica*, che raschiano le alghe incrostanti con le mascelle munite di sottili denti conici disposti in otto file, di cui quelli più esterni sono brevi e a due punte, gli altri a tre punte. Alcuni pesci d'acqua dolce hanno evoluto caratteristiche particolari per meglio adattarsi a questo genere di alimentazione come nel genere *Plecostomus*. Questi presentano un disco ventrale adesivo con il quale si ancorano saldamente al

substrato e poi con i loro denti “raschiano” le alghe dalla superficie delle rocce circostanti. Tra le specie marine, ricordiamo *Sparisoma cretense*, presente anche nelle acque italiane e *Siganus luridus*, presente nel Mediterraneo orientale.

- Brucatori. Le specie che mangiano regolarmente fanerogame marine e alghe presentano un’ampia varietà di adattamenti nella forma della bocca e nei denti atti a migliorare le capacità di presa. Le specie più conosciute sono presenti nelle acque, dolci e marine tropicali. La carpa (*Ctenopharyngodon idella*) non ha denti nella bocca, ma, dopo aver afferrato le alghe dal substrato, le strappa con violenti e rapidi movimenti della testa. I pesci erbivori, quali *Tilapia rendalli*, *T. zillii* e *Hoplochromis similis*, si nutrono dei germogli e delle piante dalle foglie tenere. La loro dentatura è costituita allo scopo da tre - quattro serie di denti a tre punte, con cui afferrano saldamente i vegetali fluttuanti, recidendoli poi con un’altra serie di grandi denti posti all’esterno a forma di lama. Il “pascolo” preferito può essere costituito esclusivamente da alghe, come avviene per la specie marina mediterranea salpa (*Sarpa salpa*), che possiede una bocca piccola, con labbra spesse, munita di sottili denti taglienti atti a falciare.

Carnivori: Numerosi pesci sono carnivori, nutrendosi di animali vivi con una grande varietà di modalità e adattamenti. Possiamo così distinguere planctofagi, cacciatori all’agguato, cacciatori mimetici (o all’inganno), cacciatori all’inseguimento, trituratori e bentofagi.

- Planctofagi. Le branchie di numerosi pesci pelagici hanno funzione filtrante. Alcuni selaci provvisti di branchie strettamente ravvicinate trattengono il plancton sulle appendici spinose delle arcate branchiali (branchiospine). Lo squalo elefante si nutre esclusivamente di piccoli organismi planctonici, che trattiene nella bocca filtrando l’acqua (circa 1000 tonnellate d’acqua per ora, nuotando a 2 nodi) attraverso le lamelle ossee branchiali. Tra i pesci ossei, le aringhe (*Clupea arengus*) hanno branchie lunghe e sottili che fuoriescono dalle aperture opercolari e trattengono gli organismi planctonici. Nei nostri mari anche l’acciuga (*Engraulis encrasicolus*) e la sardina (*Sardina pilchardus*) sono filtratori, nutrendosi sia di zooplancton (piccoli crostacei, larve di molluschi, ecc.) che di fitoplancton.

Specie timide e mimetiche, come i Signatoidei (pesce ago, pesce trombetta, cavalluccio marino) si nutrono di organismi dello zooplancton; essi hanno una bocca di dimensioni ridotte munita di denti piccolissimi, oppure priva di denti, all’estremità del muso allungato e tubiforme. Altra specie zooplanctonica è la castagnola, *Chromis chromis*, che caccia di giorno in gruppi di numerosi individui.

- Cacciatori all’agguato. Sono pesci particolarmente modificati per mimetizzarsi sul fondo ed attaccare ingannando in varie maniere la preda. Negli Scorpenidi, perfettamente mimetizzati sui fondali rocciosi grazie alle pinne, ad escrescenze presenti sul capo e sul corpo e ai colori, la bocca si fa grande e telescopica per protendersi a scatto e risucchiare la preda. La rana pescatrice (*Lophius* spp.), si mimetizza sul fondale presentando delle caratteristiche peculiari: delle due pinne dorsali la prima è costituita da 6 lunghi raggi dei quali il primo, mobile e molto lungo, recando all’estremità una espansione carnosa che simula una potenziale “esca”, serve ad attirare le prede; la seconda, localizzata nella metà posteriore del corpo, è costituita da 11-12 raggi riuniti; le pinne pettorali sono evidenti e molto robuste mentre quelle ventrali, di inserzione giugolare, rimangono totalmente nascoste quando l’animale è posato sul fondo (queste ultime servono, sui fondi molli, a scavare una buca per adagiarsi e mimetizzarsi meglio). Numerose le protuberanze sulla superficie del corpo e di rilievo la frangia di appendici carnose, intorno al corpo, che contribuiscono a renderne indefiniti i contorni e a esasperare il mimetismo.

Gli Stomatidi, fra i più comuni abitanti delle profondità marine, presentano sotto la mandibola un barbiglio luminescente con funzione di esca. Il muso degli appartenenti a questa famiglia è corto

con mascelle lunghe, e con notevole capacità di apertura, munite di denti aguzzi sia brevi che lunghi.

Un predatore come il pesce pietra (*Synanceia verrucosa*) affida la sua sopravvivenza alla capacità di catturare le prede mimetizzandosi sul fondale roccioso e alla repentinità dell'attacco, lasciando così poche possibilità l'ignara preda. D'altra parte nulla potrebbe fare nel caso venisse individuato da un predatore più grosso: la sua forma goffa e per nulla idrodinamica non gli permetterebbe certo di fuggire veloce; la sua spiccata territorialità, che lo spinge ad allontanare i suoi simili, consente in tal modo al cacciatore di concentrarsi unicamente su di lui, lasciandogli ben poche vie di scampo.

La sogliola e gli altri Pleuronettiformi, che hanno la parte del corpo rivolta verso l'alto pigmentata, mutano colorazione a seconda del fondale su cui si posa. Il muso è leggermente prominente con la bocca piccola ed arcuata; i denti di piccole dimensioni sono presenti solo sulle mascelle del lato cieco (sinistro) mentre sono assenti o rudimentali sul lato destro dell'animale. La specie si nutre di piccoli organismi bentonici, vermi e molluschi.

- Cacciatori all'aspetto. Sono predatori che basano la loro strategia sulla sorpresa, ma senza adottare particolari modificazioni morfologiche. Rimangono immobili vicino al substrato o si nascondono in anfratti del fondo. La cernia bruna, così come le specie congeneri, è una specie solitaria e sedentaria. Ha una mandibola prominente con denti piccoli e acuti su entrambe le mascelle. Vivendo solitaria si annidano spesso fra le rocce, cacciando durante il giorno e risucchiando con un rapido scatto della bocca una notevole varietà di prede (crostacei, piccoli pesci, seppie e polpi). Altri esempi di cacciatori di questo tipo sono *Serranus* spp., alcuni Gobidi e, in acque dolci, il luccio.

- Cacciatori all'inseguimento. Appartengono a questo gruppo efficaci ed abili nuotatori, rapidi nei movimenti. Lo squalo smeriglio, per esempio, presenta un corpo fusiforme ed affusolato con il muso appuntito. Ha la coda muscolosa dai lobi quasi uguali e una piccola seconda pinna dorsale. Nuota rigido flettendo soltanto la coda rinforzata dai muscoli delle chiglie ed è capace di raggiungere velocità consistenti. I denti inferiori sono spesso stretti e più aguzzi, usati per forare e trattenere la preda, mentre i larghi e seghettati denti superiori si spingono in avanti e la testa ruota in modo da rimuovere un pezzo di carne dalla preda. Gli squali hanno sviluppato una particolare capacità di "sentire" anche a grande distanza la preda grazie a stimoli di tipo chimico (*Carcharinus melanopterus*), alle vibrazioni da essa prodotte (*C. falciformis*) o grazie ad una sofisticata capacità di sentire i campi elettrici (*Sphyrna* spp., *Scyliorhinus canicola*).

Tra i pesci ossei, la ricciola *Seriola dumerilii*, il più grande dei carangidi del Mediterraneo, ha corpo affusolato, agile e slanciato. La bocca è munita di denti piccoli e appuntiti disposti su di una sola fila. E' una specie spiccatamente piscivora che si spinge fino in bassi fondali per inseguire cefali e altri pesci. Altri predatori pelagici sono la leccia (*Lichia amia*) che presenta un corpo slanciato e compresso lungo i fianchi, con un profilo particolarmente appuntito, il tonno, gli sgombri. Anche i dentici (*Dentex dentex*) hanno una bocca, grande e protrattile, armata su entrambe le mascelle di denti ben sviluppati, che fanno di questa specie un attivo predatore di pesci e molluschi.

- Bentofagi. Le specie che si cibano di prede che vivono sul o nel fondo si distinguono diverse categorie trofiche: quelle che disturbano la preda sul fondo (Triglidae *Mullus* spp.), quelle che aspirano il substrato e lo filtrano (*Lethrinops furcifer*), quelle che attaccano direttamente la preda (i labridi *Thalassoma pavo* e *Labrus merula*, o gli sparidae *Sparus aurata* e *Diplodus vulgaris*). Il primo gruppo presenta dei bottoni sensoriali di cellule con funzione gustativa distribuiti non soltanto nella cavità boccale e faringea, ma anche sul muso, sulle guance e sui barbigli particolarmente sviluppati. I barbigli sono organi a funzione prevalentemente tattile, che si trovano presso la bocca in vario numero (la triglia ne ha due) brevi lunghi, semplici o ramificati. Il genere *Mullus* esplora il fondo con i suoi barbigli sottili e con questi individua le prede. Possiede piccoli denti conici nella mandibola e non ha quasi denti nella mascella superiore, mentre sul vomere e sui

palatini ve ne sono molteplici che formano una superficie irta di piccole punte, atte a trattenere i policheti e gli altri organismi che trova sul fondo. Analogo comportamento di ricerca attiva nel substrato mobile hanno le specie della famiglia dei Triglidae.

Alcuni pesci come ad esempio i muggini ispezionano continuamente il fondo, ingerendo lo strato più superficiale del substrato; le branchie di questi animali sono munite di particolari appendici che trattengono il materiale organico quando il flusso di fango passa attraverso le branchie.

- Trituratori. Come già riferito in precedenza le specie che adottano questa strategia alimentare hanno bocche munite di dentature specializzate a tritare alimenti duri (molluschi, coralli, alghe calcaree, echinodermi etc.). Una specializzazione a questa particolare forma di alimentazione è data dalla presenza di potenti muscoli mandibolari e di un cranio raccorciato e robusto.

Necrofagi: alcuni pesci si nutrono di organismi morti o feriti, inclusi quelli catturati da altri pesci o intrappolati in rete o ami. La ricerca di questo cibo è legata a recettori chimici, olfattivi e pressori. Fra queste specie *Squalus acanthias* riesce a sentire da grandi distanze il pesce rimasto intrappolato nelle reti e a predarlo. Tra le specie che si cibano di pesci morti o feriti nei pressi del fondo, solo i Myxinidae (Agnati) sono però “necrofagi” abituali. Sono prettamente bentonici con occhi assenti o ridotti, e il cibo (pesci morti o feriti ma anche gasteropodi) viene individuato grazie a recettori chimici e attaccato tramite la bocca modificata.

Succhiatori: a questa categoria appartengono le lamprede caratterizzate da una bocca a ventosa e da una struttura a forma di pistone (lingua) armata di tre o quattro piastre dentarie. La lampreda marina si nutre in modo caratteristico fissandosi con la ventosa orale al corpo di un pesce e con i movimenti della lingua robusta, ne erode la pelle cibandosi del sangue e dei muscoli delle vittime. Durante questa operazione, il sangue delle ferite è mantenuto fluido da una sostanza anticoagulante contenuta nella saliva.

Altre strategie alimentari sono quelle sviluppate dai pulitori e dagli onnivori. Tra i primi troviamo dei labridi che grazie a dei piccoli dentini conici acuminati strappano gli ectoparassiti dalla pelle di altri pesci.

Gli onnivori poi non hanno una dieta mirata, e si cibano di qualsiasi cosa capitino loro a tiro. La bocca e la dentatura di queste specie sono poco specializzate ma idonee alla cattura, alla triturazione, a strappare.

7.2.6.2.2 Variazioni della dieta durante la crescita

La dieta delle diverse specie varia con la taglia dell'animale e quindi con l'età. E' il caso ad esempio del nasello (*Merluccius merluccius*). Questa specie, molto abbondante nelle nostre acque, ha una dieta basata, nell'età giovanile, soprattutto su piccoli crostacei planctonici, quali *Meganyctiphanes norvegica*, *Lophogaster typicus* e *Pasiphaea* spp. In una fase intermedia, in seguito ad un aumento delle dimensioni della bocca e ad un cambiamento delle abitudini di vita, la dieta si sposta su crostacei bentonici di dimensioni maggiori quali *Alpheus glaber* e *Chlorotocus crassicornis*, e su pesci quali sardine e alici. Da adulto la dieta è mirata soprattutto ai pesci, quali sardine e alici, ma anche centracantidi e giovanili di nasello (cannibalismo). Altre evidenti variazioni della dieta sono legate alla stagione.

7.2.7 Cicli biologici

I cicli biologici, cioè la successione di fasi di vita dalla nascita alla morte, sono estremamente vari e complessi nei pesci. Ogni individuo segue delle modalità di accrescimento, differenziamento e riproduzione nel corso della propria vita che sono caratteristici della specie di appartenenza: la fase iniziale di differenziamento e di accrescimento che precede la riproduzione può essere più o meno lunga, la riproduzione stessa può avvenire una volta sola o più volte, ad ogni evento riproduttivo possono essere prodotte poche uova grandi o molte uova piccole, ecc.

Ogni fase o carattere del ciclo biologico mostra quindi un'elevata variabilità e il possesso di un carattere può limitare il campo di variazione di qualche altro carattere anche perché essi hanno dei costi in termini energetici e quindi quanto utilizzato per una funzione (es. riproduzione) non è più disponibile per un'altra funzione (es. accrescimento somatico).

Inoltre, la morfologia generale di un organismo, risultato della sua storia evolutiva, può limitare il campo di variazione di tutti i caratteri del ciclo biologico.

Le diverse specie hanno quindi di fronte un'ampia gamma di cicli biologici possibili, l'adozione dell'uno rispetto all'altro è il risultato di fattori legati alle caratteristiche ambientali, ai vincoli filogenetici (la storia evolutiva della specie) e probabilmente al caso.

La selezione naturale favorisce quei caratteri che danno agli individui che li posseggono un maggior successo riproduttivo nel corso della propria vita, inteso come contributo relativo alle generazioni successive. Quindi le diverse componenti del ciclo biologico, influenzando la fecondità e la sopravvivenza degli individui sono "controllate" dalla selezione naturale.

L'effetto di questa ultima sarà quello di favorire quei cicli biologici che massimizzano il successo riproduttivo (fitness) degli individui attraverso il raggiungimento di compromessi vantaggiosi tra le diverse fasi del ciclo vitale.

Nei prossimi paragrafi verranno descritte le diverse componenti dei cicli biologici e le strategie adottate dai pesci ossei e cartilaginei.

7.2.7.1 Riproduzione

La grande variabilità nei cicli vitali dei pesci è in buona parte in relazione con aspetti che riguardano la riproduzione.

Il periodo pre-riproduttivo può essere più o meno lungo: alcune specie iniziano a riprodursi precocemente (ad esempio *Mullus barbatus* alla fine del primo anno, mentre altre adottano una strategia che prevede di ritardare la riproduzione in una fase più avanzata (ad esempio specie del genere *Sebastes* si riproducono a partire dai 10 anni di età). Le specie precoci hanno una minore longevità e quindi un tasso di accrescimento delle popolazioni maggiore rispetto alle specie tardive. Le specie come quelle sopra citate che si riproducono più volte nel corso della loro vita sono dette **iteropare** ed è questa la condizione più frequente tra i Teleostei e i condroitti. Nelle specie dette **semelpare** la riproduzione è spostata al termine del ciclo vitale e la prole viene prodotta simultaneamente in un unico evento riproduttivo, come avviene ad esempio nei salmoni del genere *Oncorhynchus*.

7.2.7.1.1 Fecondità e dimensioni delle uova

L'energia disponibile per la riproduzione può essere allocata in maniera diversa in un range di possibilità che va dalla produzione di un numero elevatissimo di uova piccole e pelagiche (da alcune migliaia fino a diversi milioni), che è la condizione più diffusa nei Teleostei, fino alla fecondazione interna e alla **viviparità**, che prevede il contributo materno allo sviluppo degli embrioni.

I pesci cartilaginei hanno bassa fecondità ma un'elevata quantità di riserve alimentari allocate per singolo embrione. La quantità di uova o embrioni prodotta ogni anno da un singolo individuo può variare, a seconda della specie, tra una decina fino a qualche centinaio. La gestazione nelle specie vivipare varia da 6 mesi a 2 anni, mentre le uova schiudono nel giro di 2-12 mesi.

La **fecondazione** è interna, i maschi sono, infatti, dotati di organi copulatori, i **gonopodi** per il trasferimento degli spermatozoi negli ovidotti delle femmine. Alcune specie producono poche uova bentoniche (es. gattuccio, tutte le razze) e questa sembra essere la condizione ancestrale, altre hanno adottato la ovoviviparità, le uova vengono trattenute negli ovidotti fino alla schiusa (es. squalo balena) e infine, altre specie ancora sono vivipare, le femmine danno alla luce individui autosufficienti. Nella viviparità, diffusa in 40 famiglie di elasmobranchi, si distinguono due condizioni differenti, a seconda del tipo di contributo materno al nutrimento degli embrioni. Nei Lamnidi (es. *Lamna nasus*, *Isurus oxyrinchus*, *Alopias vulpinus*) non c'è connessione tra placenta ed embrioni e quest'ultimi vengono alimentati attraverso la secrezione di sostanze nutritive che sostituiscono il tuorlo (latte uterino), oppure i giovanili si alimentano di uova morte, di altri embrioni o di tessuti materni (es. squalo martello).

Nei Carcarinidi (*Carcharinus spp.*, *Mustelus spp.*, etc.) e negli Sfirnidi (*Sphyrna spp.*) si forma una placenta per il nutrimento diretto degli embrioni. Esiste quindi nei Selaci un continuum di condizioni che prevedono un contributo crescente di **cure parentali** da parte della femmina.

Nei Teleostei viceversa predomina la fecondazione esterna e la produzione di numeri elevati di uova piccole e planctoniche da cui si originano larve anch'esse planctoniche. La strategia di molte specie è quella di massimizzare la fecondità attraverso la riduzione delle dimensioni medie delle uova. Questa strategia prevede un cospicuo dispendio energetico a causa della notevole produzione di gameti che si rende necessaria per far fronte all'alto tasso di mortalità che caratterizza le fasi planctoniche. A questo svantaggio, però, si contrappongono alcuni vantaggi poiché una larva pelagica può:

- sfuggire ai predatori, se cresce lontano da essi (es. i pesci di scogliera o delle barriere coralline depongono uova pelagiche in zone dove sono presenti forti correnti che le trasportano a largo, evitando così alle larve che ne fuoriescono di entrare in contatto con i potenziali predatori);
- sfruttare l'alta produttività biologica dell'ambiente pelagico;
- favorire un migliore sfruttamento delle risorse, qualora queste siano scarse, evitando fenomeni di competizione tra giovani e adulti;
- permettere alla specie una maggiore dispersione incrementando le possibilità che i giovani possano giungere in tutte le aree colonizzabili dalla specie stessa.

Meno diffuse tra i pesci ossei sono le strategie riproduttive che prevedono la deposizione di poche uova, relativamente grandi, da cui si sviluppano larve o giovani ben formati o la viviparità. La produzione di uova bentoniche è comunque diffusa in alcune famiglie anche mediterranee: Centranchidae (es. Spicara: *Spicara smaris*), Pomacentridae (es. Castagnola: *Chromis chromis*) (fig. 7.30), Balistidae (es. Pesce balestra: *Balistes carolinensis*).

Re di triglie (*Apogon imberbis*):
fecondazione interna, il maschio cova le
uova in bocca



Castagnole (*Chromis chromis*): uova
bentoniche



Cavalluccio marino (*Hippocampus hippocampus*):
il maschio cova le uova in una tasca incubatrice



Sebastes spp.: viviparità



Fig. 7.30 – Diverse strategie riproduttive

Nei Teleostei marini vi è una vasta gamma di comportamenti adottati dai genitori per salvaguardare la prole. Alcune specie depongono le uova al riparo, in anfratti del substrato o in nidi precedentemente costruiti dagli stessi genitori, altre adottano una vera e propria cura parentale con un genitore, di solito il maschio, che sorveglia le uova o addirittura le trasporta con sé (es. *Apogon imberbis*, *Hippocampus hippocampus*, etc.) (fig. 7.29).

La fecondità aumenta con la taglia secondo una relazione del tipo $F=aL^b$, dove F è la fecondità L è la lunghezza del pesce e a e b sono costanti (fig. 7.31).

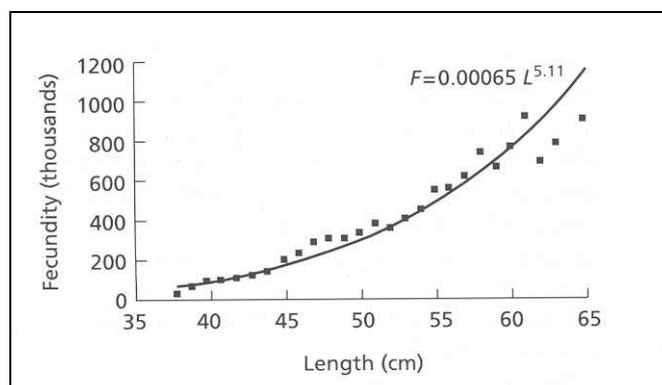


Fig. 7.31 - Relazione tra fecondità e lunghezza per *Micromesistius australis* (Gadidae)

Nei cosiddetti **depositori parziali** le uova possono essere rilasciate a gruppi (batch) un pò per volta (episodi successivi) nel corso del periodo riproduttivo. Un esempio ben conosciuto è quello del merluzzo atlantico (*Gadus morhua*) le cui femmine emettono ad intervalli di 3 giorni 50.000-

250.000 uova per un periodo di circa 50 giorni. In questo modo aumenta la probabilità che almeno un gruppo di uova e larve incontrino condizioni ambientali vantaggiose per accrescersi. La strategia opposta è quella dei **depositori totali** che si riproducono in un solo evento nella propria stagione riproduttiva.

Le larve hanno adattamenti anatomici che favoriscono il galleggiamento e quindi la vita pelagica. In particolare sono molto sviluppate le pinne e spesso sono presenti spine e altre strutture che aumentano la superficie del corpo (fig. 7.32).

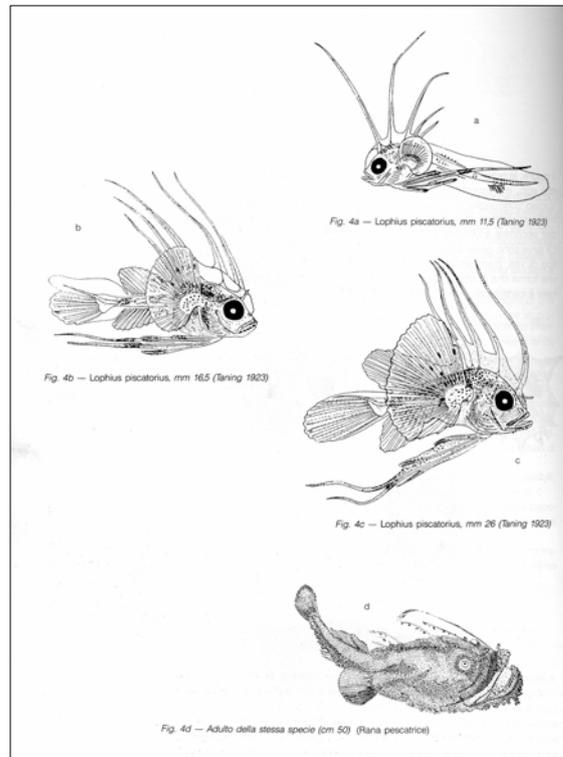


Fig. 7.32 - Larve di rana pescatrice *Lophius piscatorius* (Lophiidae)

7.2.7.1.2 Periodi riproduttivi

Nelle regioni temperate la riproduzione avviene durante un periodo ben definito dell'anno (periodo riproduttivo) che può durare alcuni mesi. In Mediterraneo la maggior parte delle specie si riproduce nei mesi invernali e primaverili, altre hanno periodi che si prolungano fino ai mesi estivi con picchi di riproduzione concentrati però in periodi più circoscritti. Nelle aree tropicali le specie evidenziano periodi riproduttivi generalmente più estesi nel corso dell'anno. Queste differenze sono probabilmente determinate dalle differenze latitudinali nel ciclo di produzione fitoplanctonica (p. primaria) e zooplanctonica. Nelle aree temperate si hanno due picchi di produzione nel corso dell'anno, in primavera e autunno, mentre nelle aree tropicali la produzione non mostra variazioni nel corso dell'anno. Il vantaggio adattativo per le specie temperate con uova pelagiche di riprodursi in inverno-primavera, cioè in concomitanza o appena prima dei periodi di picchi di produzione planctonica, è quello di garantire alla propria prole nella fase larvale, generalmente zooplanctofaga, disponibilità trofica sufficiente a ridurre i rischi di mortalità per denutrizione. Per diverse specie atlantiche (aringa, platessa, merluzzo) la data in cui si ha il picco riproduttivo, e cioè la percentuale massima di individui in fase riproduttiva, può variare di anno in anno nell'arco di pochissimi giorni. Nelle aree tropicali questo potenziale vantaggio viene meno e si riduce la stagionalità nella riproduzione (fig. 7.33).

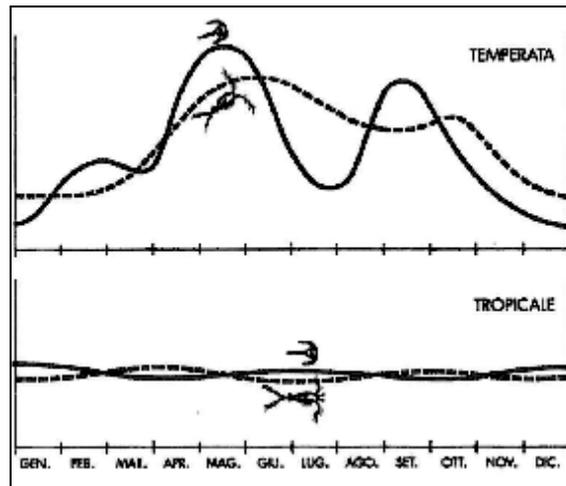


Fig. 7.33 - Picchi di produzione fitoplanctonica e zooplanctonica nei mari temperati e tropicali

7.2.7.1.3 Aree riproduttive e di nursery

Le aree di riproduzione delle diverse popolazioni nelle aree marine temperate sono ben definite e vengono riutilizzate ad ogni stagione riproduttiva. Le uova e le larve pelagiche vengono trasportate dalle correnti, spesso per distanze considerevoli verso le cosiddette aree di nursery dove i giovanili, completata la metamorfosi, trascorrono il primo periodo di vita. Le aree di nursery si trovano in corrispondenza di zone particolarmente favorevoli per l'accrescimento in relazione alle caratteristiche delle acque e alla disponibilità di risorse trofiche. In generale le aree di distribuzione dei giovanili sono ben separate dalle zone di distribuzione del resto della popolazione, ciò riduce anche la possibile competizione per le risorse tra generazioni diverse. Con la crescita i giovanili abbandonano le aree di nursery per riunirsi progressivamente con la popolazione di appartenenza. La posizione delle aree di riproduzione e di nursery è quindi determinata dal sistema di correnti prevalente nell'area geografica in cui è distribuita la popolazione e tende a rimanere stabile nel tempo.

Un esempio è quello costituito dal ciclo biologico della triglia di fango *Mullus barbatus*, riportato nella figura 7.34, in cui le aree di nursery sono poste sulle sabbie costiere e le aree riproduttive nella zona profonda della piattaforma continentale. Le uova e le larve sono pelagiche e vengono trasportate nei mesi estivi verso costa dalle correnti. Nel corso di questa dispersione le larve subiscono una metamorfosi in cui si possono riconoscere vari stadi. A circa 30 mm di lunghezza assumono una colorazione argentea, aumenta la loro efficienza nel nuoto, e migrano attivamente verso le aree costiere sabbiose dove avrà inizio la loro vita bentonica.

In autunno le giovani triglie si spostano progressivamente in profondità all'aumentare della taglia e man mano che le gonadi si sviluppano finché non raggiungono le aree riproduttive nella primavera successiva per la loro prima riproduzione.

Questo ciclo di migrazione costa-largo dei giovanili è caratteristico della maggior parte delle specie demersali mediterranee in cui si hanno aree riproduttive poste generalmente a maggiore profondità rispetto alle aree di nursery.

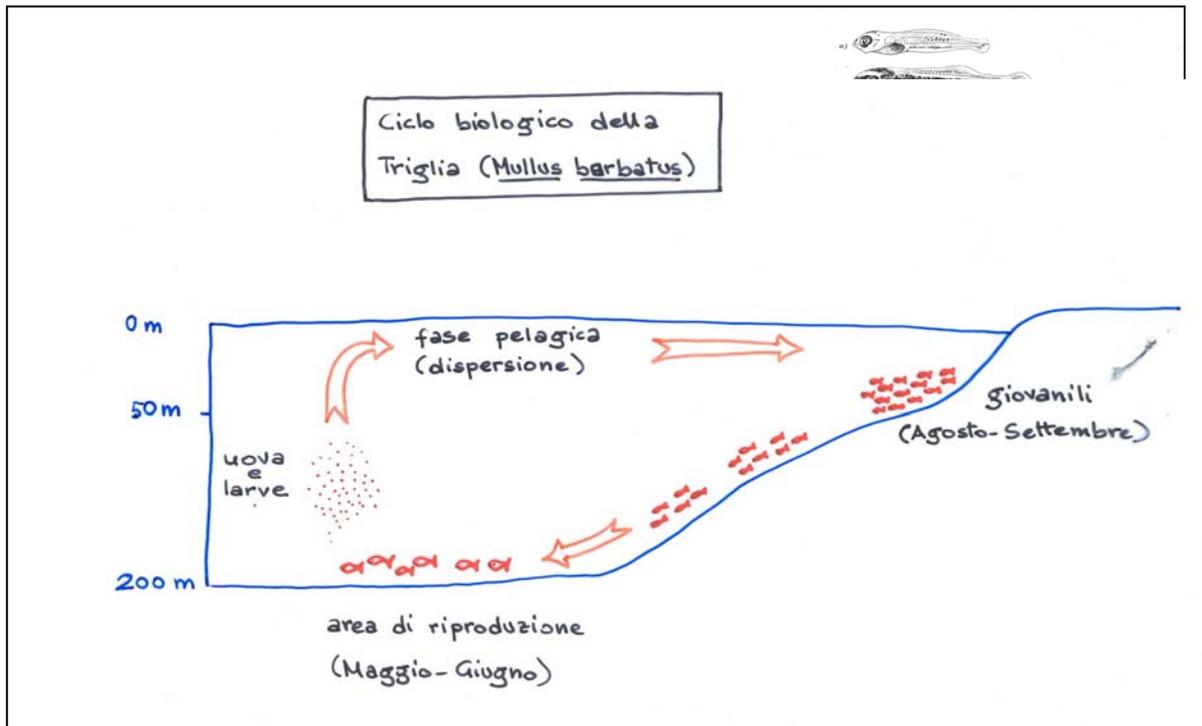


Fig. 7.34 – Ciclo riproduttivo e migrazioni della triglia *Mullus barbatus*

7.2.7.1.4 Ermafroditismo

La maggior parte delle specie di Teleostei e tutti i Condrotti presentano sessi separati, sono cioè **gonocoriche**, ciascun individuo nasce maschio o femmina e non cambia sesso per tutta la durata della propria vita.

Tuttavia nei teleostei l'ermafroditismo, cioè quella condizione sessuale che riguarda tutti o la maggior parte degli individui di una specie, in cui le gonadi dei due sessi coesistono o si sviluppano una dopo l'altra, è diffusa tra le specie di numerose famiglie. Secondo dati recenti sono oltre un centinaio le specie di teleostei ermafrodite, diffuse soprattutto tra le barriere coralline e gli ambienti mesopelagici e batipelagici. In questi habitat l'ermafroditismo manifesta i suoi vantaggi selettivi che sono riassumibili in due punti principali:

- incremento del numero di zigoti prodotti;
- aumento delle opportunità di riprodursi.

L'ermafroditismo funzionale è riscontrato in specie appartenenti ad ordini, quali i Perciformes, i Mictophyformes, etc., che non possiedono caratteristiche primitive; questo conferma come l'ermafroditismo nei teleostei abbia avuto un'origine secondaria dal gonocorismo. Inoltre, le differenze osservate nella struttura delle gonadi, insieme al fatto che l'ermafroditismo si riscontri in ordini non strettamente imparentati tra loro, suggeriscono che questa strategia si sia originata più volte e in modo indipendente.

L'ermafroditismo funzionale può essere distinto in **ermafroditismo sincrono** ed **ermafroditismo sequenziale** o consecutivo. Il primo rappresenta la condizione in cui le gonadi si sviluppano contemporaneamente e non sono, di regola, separate tra loro da tessuto connettivo. L'ermafroditismo sincrono è particolarmente diffuso nella famiglia dei Serranidi e segnalato anche in specie mediterranee come *Serranus cabrilla*, *Serranus hepatus* e *Serranus scriba*

L'ermafroditismo sequenziale o consecutivo prevede che, durante il ciclo vitale di una specie, un sesso si sviluppi prima dell'altro e si manifesti quindi il processo dell'inversione sessuale. Questa strategia riproduttiva, tra i Teleostei, si presenta in tutte e due le forme: l'ermafroditismo **proterandrico**, in cui la gonade maschile matura prima di quella femminile, e l'ermafroditismo

proteroginico, in cui è, invece, la gonade femminile a svilupparsi e funzionare prima della maschile.

La proterandria è stata osservata in almeno 8 famiglie tra cui gli Sparidi e i Pomacentridi del genere *Amphiprion*, mentre la proterogenia, la forma di ermafroditismo funzionale più diffusa tra i teleostei, è stata riscontrata in specie appartenenti a 14 famiglie, fra le quali vi sono i Labridi, i Centracantidi, gli Scaridi, i Serranidi e anche Sparidi.

Nelle specie proterandriche il cambio di sesso avviene in un intervallo di taglie od età ben definito quando i testicoli cominciano a trasformarsi in ovari. Nella figura seguente è riportato un grafico che evidenzia la percentuale di femmine e maschi di *Sarpa salpa* (fig. 7.35) per classe di taglia, in cui è evidente la taglia di inversione sessuale. In questa fase gli individui hanno spesso gonadi intermedie in parte maschili e in parte femminili.

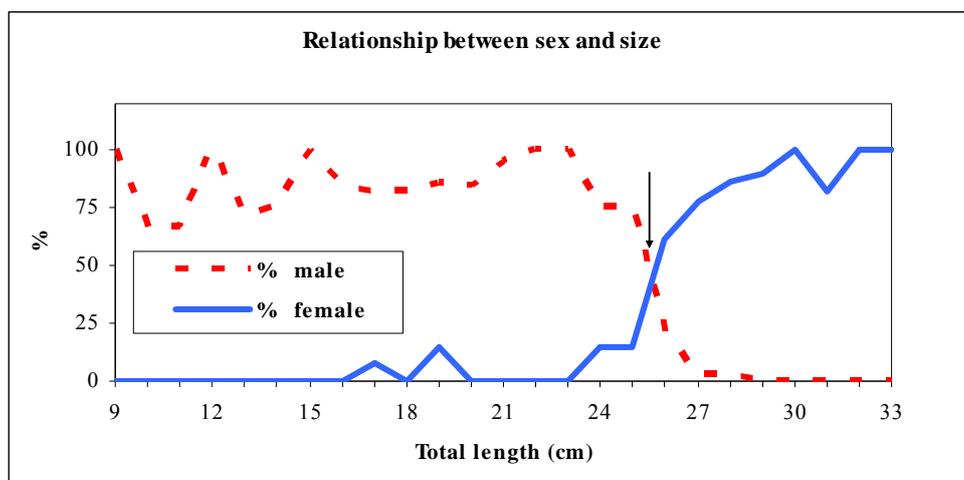


Fig. 7.35 - Percentuale di individui maschili e femminili per classe di taglia dello sparide *Sarpa salpa* lungo il litorale laziale

Un caso particolare di proterandria è quello del Barramundi (*Lates calcarifer*), un teleosteo distribuito lungo le coste australiane, in cui maschi e le femmine vivono rispettivamente in acque dolci e in mare utilizzando risorse ambientali differenti. I due sessi si incontrano solo al momento della riproduzione che avviene, nella stagione delle piogge, in aree di mangrovie e di estuario caratterizzate perciò da acque salmastre. Le uova e le larve sono pelagiche e vengono spinte dalle maree dentro gli stagni costiere retrodunali, i giovanili successivamente risalgono le acque interne dove si accrescono fino all'età di prima maturazione sessuale (3-4 anni) quando ridiscendono i fiumi per la riproduzione. Ad un'età di 6-8 anni cambiano sesso e migrano definitivamente in mare.

Nelle specie proteroginiche la taglia di inversione sessuale può essere più variabile, dipendendo spesso da fattori di tipo sociale. Spesso la sequenza femmina-maschio è associata al territorialismo e alla difesa di harem di femmine (poliginia). E' questo il caso di molte specie di labridi, anche mediterranee che vivono in ambienti costieri rocciosi, come la donzella *Coris julis* e la donzella pavonina *Thalassoma pavo*, nella quale il maschio dominante controlla un harem di individui ermafroditi sincroni che possono accoppiarsi tra di loro oltre che con il maschio. La proterogenia riguarda anche labridi di ambienti sabbiosi come il pesce pettine *Xyrichtys novacula*, nel quale il maschio controlla territori sulle sabbie costiere, in cui vive un certo numero di femmine. L'inversione sessuale avviene a 4 anni di età e le diverse classi di età presentano colorazioni diverse (vedi fig. 7.36). Questo probabilmente "aiuta" sia il maschio a selezionare le femmine più anziane e quindi con maggiore capacità riproduttiva, sia le femmine a riconoscere i maschi dominanti.

Il cambiamento di sesso è spesso associato a cambiamenti consistenti di livrea (7.36): i maschi segnalano il proprio stato sociale “dominante” attraverso una colorazione particolarmente brillante rispetto alle femmine.

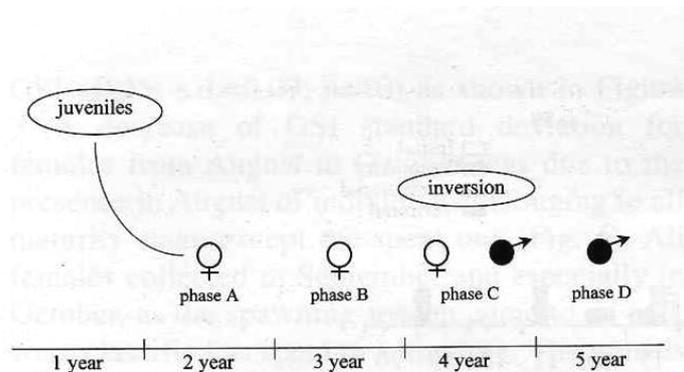


Fig. 7.36 - Ciclo biologico di *Xyrichthys novacula* nel mar Tirreno (da Cardinale et al., 1998)



Femmina : 1 anno

Femmina : 2 anni

Intermedio : 3 anni

Maschio : 4 anni

Fig. 7.36 - Livree diverse di *Xyrichthys novacula* nel mar Tirreno corrispondenti a classi di età differenti

In molte specie ermafrodite consecutive ci sono degli individui che rimangono sempre nella stessa fase sessuale. Questi sono definiti “maschi primari” o “femmine primarie” se appartengono, rispettivamente, a specie proteroginiche o proterandriche. Tale fenomeno è stato osservato in alcune specie di Sparidi, di Labridi e di Centracantidi (Fig. 7.37).



Fig. 7.37 - *Serranus cabrilla* (specie ermafrodita sincrona) (in alto a sinistra), *Serranus scriba* (specie ermafrodita sincrona) (in alto a destra), maschio di *Coris julis* (specie ermafrodita proteroginica) (in basso a sinistra), Femmina di *Thalassoma pavo* (specie ermafrodita proteroginica) (in basso a destra).

Alcune teorie spiegano il vantaggio adattativo di strategie riproduttive che prevedono l'ermafroditismo. Le più conosciute sono il **low density model** e il **size advantage model**.

Il low density model spiega la comparsa dell'ermafroditismo sincrono, che si manifesta soprattutto tra gli organismi sessili, gli animali che vivono nelle profondità marine e i parassiti. Questo modello sottolinea, per un individuo, il vantaggio di essere capace di riprodursi con un qualsiasi altro membro della propria specie, nel caso la probabilità di incontro tra due organismi di sesso opposto sia molto bassa. Negli ermafroditi sincroni i prodotti sessuali maturano contemporaneamente, consentendo, dall'incontro tra due esemplari maturi, la fecondazione di due gruppi di uova. Questa strategia riproduttiva è vantaggiosa soprattutto se la densità di individui in una popolazione è bassa oppure nel caso in cui la capacità di un organismo di produrre uova sia limitata da altri fattori. L'ermafroditismo sincrono favorisce anche l'autofecondazione, evento raro, ma particolarmente vantaggioso negli ambienti dove i contatti tra individui maturi sono piuttosto scarsi. L'autofecondazione, tranne in *Rivulus marmoratus*, è esterna ed è stata accertata mediante esperimenti condotti su esemplari di *Serranus scriba* e di *Serranus subligarius* mantenuti in acquario.

La scarsità di incontri riproduttivi è un argomento sicuramente valido per spiegare le origini dell'ermafroditismo sincrono nelle profondità marine, ma non è altrettanto efficace nel chiarirne la presenza nei pesci delle barriere coralline o delle scogliere. Queste specie, infatti, hanno popolazioni piuttosto numerose, perciò il singolo individuo non dovrebbe trovare difficoltà nel riprodursi. Generalmente, nel periodo riproduttivo, si formano delle coppie in cui ogni membro si

riproduce manifestando prima un sesso e poi l'altro. Questo stratagemma, in concomitanza di bassi costi energetici, sembra incrementarne notevolmente il potenziale riproduttivo.

Il size advantage model spiega la comparsa dell'ermafroditismo sequenziale come un fenomeno che si manifesta se un individuo si riproduce più efficientemente prima come membro di un sesso e poi dell'altro. Il modello prevede la proterogenia quando c'è una selezione sessuale che favorisce il sesso maschile nelle taglie più grandi (maggiore competitività nella riproduzione, nell'acquisire o difendere risorse etc.), mentre predice la proterandria se, invece, questa selezione avvantaggia il sesso femminile (maggiore produzione di uova).

L'inversione sessuale, tipica dell'ermafroditismo sequenziale, è un fenomeno abbastanza comune tra i Teleostei ed è da un punto di vista adattativo vantaggiosa quando, l'individuo trascorrendo parte del suo ciclo vitale come maschio e parte come femmina, ottiene un potenziale riproduttivo più elevato rispetto agli individui gonocorici, senza dover far fronte a costi energetici eccessivi dovuti al processo di inversione sessuale.

Generalmente il periodo di inversione sessuale è indotto da fattori ambientali e sociali.

7.2.7.2 Accrescimento e mortalità

I pesci sono caratterizzati da crescita indeterminata, aumentano cioè di dimensioni per tutto il corso della loro vita e cominciano a riprodursi prima del raggiungimento della loro taglia massima. L'accrescersi in maniera continua conferisce agli individui alcuni vantaggi che in definitiva ne aumentano il successo riproduttivo e cioè il numero di discendenti che vengono prodotti da essi nell'arco dell'intera vita. Può valere la pena investire le riserve di energia disponibili per accrescersi se questo determina un incremento del contributo riproduttivo futuro.

Al crescere delle dimensioni corporee diminuisce, infatti, il rischio di predazione, perché si riduce lo spettro di predatori potenziali, aumenta la fecondità e la capacità di competere per la riproduzione, si ha una maggiore tolleranza alle fluttuazioni ambientali e delle risorse trofiche e quindi in definitiva si ha un aumento del tasso di sopravvivenza e della fecondità.

L'accrescimento avviene in maniera rapida nel corso delle fasi iniziali di vita fino al raggiungimento della maturità sessuale (taglia di prima maturità) allorché il tasso di crescita si riduce bruscamente (fig. 7.38). Lo sviluppo delle gonadi, sottraendo energia disponibile per l'accrescimento somatico, riduce, infatti, il tasso di crescita.

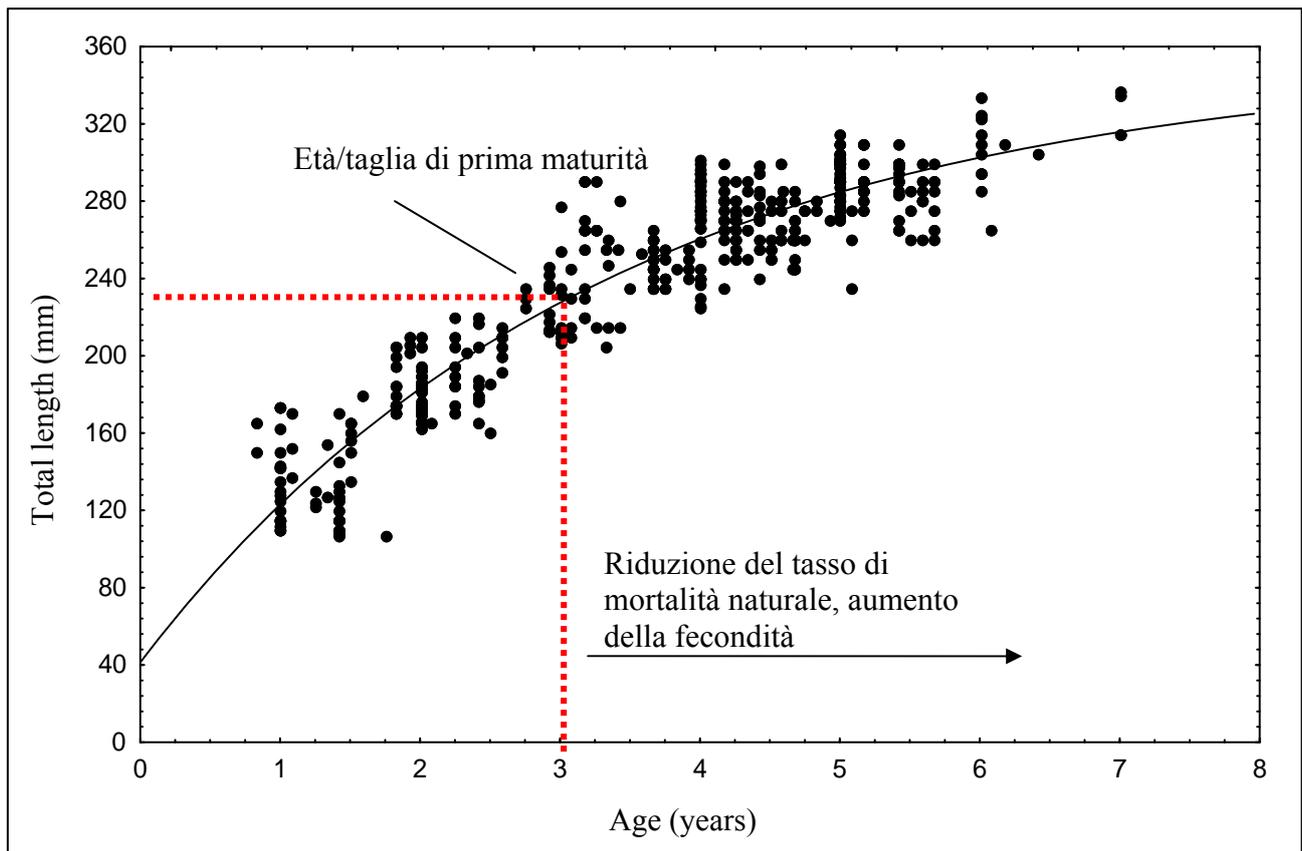


Fig. 7.38 - Curva di crescita dello sparide *Sarpa salpa*. Sono evidenziate la taglia e l'età di prima maturità

7.2.7.3 Migrazioni

Sono poche le specie ittiche in cui gli individui rimangono in una stessa area per tutto il corso della loro vita (**specie sedentarie**). La maggior parte delle specie effettua movimenti su scala diversa nel corso del ciclo vitale. Questi possono essere piccoli spostamenti locali e legati ad attività che contribuiscono alla crescita, sopravvivenza e riproduzione, oppure possono essere vaste migrazioni oceaniche o tra ambienti differenti.

Con il termine **migrazione** si intende ogni movimento direzionale di massa da un'area a un'altra, che abbia caratteristiche di regolarità nel tempo o in relazione con la fase biologica.

La maggior parte delle specie ittiche compie migrazioni in relazione al ciclo riproduttivo (**migrazioni genetiche**), all'accrescimento e in alcuni casi all'alimentazione (**migrazioni trofiche**). Queste migrazioni sono stagionali e legate al tipo di strategia riproduttiva che prevede la produzione di uova pelagiche.

Affinché le larve e successivamente i giovanili abbiano possibilità di incontrare risorse sufficienti per sopravvivere è necessario che le aree in cui avviene il loro accrescimento abbiano caratteristiche idonee. La dispersione delle larve è quindi un momento cruciale nell'ambito del ciclo vitale di una specie e non avviene in maniera casuale. Ogni popolazione si riproduce in aree ben delimitate in relazione alla distribuzione delle correnti locali, in modo da assicurare che le larve vengano trasportate in una direzione ben determinata verso le aree marine in cui si concentreranno i giovanili (aree di nursery). Queste sono aree che presentano condizioni ambientali idonee e risorse trofiche abbondanti che consentono ai giovanili di accrescersi velocemente. Questi ultimi, con l'aumentare delle dimensioni tendono ad abbandonare le aree di nursery per riunirsi progressivamente con la popolazione di origine, compiendo una migrazione controcorrente. Il ciclo vitale della triglia,

mostrato precedentemente, riassume bene questo schema di migrazioni associate alla riproduzione e alla crescita. La maggior parte delle specie ittiche demersali, distribuite nelle aree temperate, si contraddistinguono, infatti, per la presenza di aree di riproduzione e di nursery, queste ultime poste generalmente a minore profondità.

Sono anche ben conosciute le migrazioni, spesso su larga scala, effettuate da alcune specie pelagiche di Teleostei, come il tonno (*Thunnus thynnus*) (vedi scheda che segue).

Alcune specie, dette **diadrome**, compiono migrazioni riproduttive dal mare alle acque interne o viceversa.

Si riconoscono quindi 2 tipi di migrazioni:

- **migrazioni anadrome**, se la specie migra e dal mare verso le acque interne (es. salmoni, alosa,)
- **migrazioni catadrome**, se la specie migra dalle acque interne verso il mare (es. anguilla).

La migrazione del tonno

Il tonno rosso è presente in Atlantico con due sottopopolazioni, una composta da individui che migrano lungo le coste orientali del sud e nord America e che si riproducono nel Golfo del Messico e l'altra distribuita lungo le coste occidentali atlantiche, dal Marocco alla Norvegia, che si riproduce in Mediterraneo. Le due popolazioni non sono separate ma viceversa sono frequenti le migrazioni attraverso l'Atlantico.

La migrazione da una sponda all'altra dell'Atlantico dura circa 4 mesi per compiere 9.000 Km. La media è quindi di 40 miglia al giorno.

Il tonno rosso è un animale gregario che forma branchi numerosissimi composti da individui di dimensioni simili che quindi condividono le stesse esigenze alimentari e la stessa velocità di nuoto.

La formazione di branchi riguarda soprattutto i giovanili e gli adulti in fase riproduttiva.

La riproduzione in Mediterraneo avviene a Maggio-Giugno, quando i grandi tonni di peso superiore a 100 Kg e 10 anni di età, detti "tonni di corsa" entrano da Gibilterra e seguono le diramazioni della corrente di ingresso atlantica per raggiungere le aree di riproduzione, situate nella parte occidentale del bacino, soprattutto tra Sardegna, Sicilia e penisola italiana ma anche nel mar Ionio e nell'Adriatico centro-meridionale. Al momento della deposizione dei gameti i pesci iniziano a nuotare vorticosamente e formano un enorme cilindro rotante da cui i pesci scattano a turno verso il centro. Addome contro addome, emettono i loro prodotti sessuali che la forza centripeta prodotta dal turbini di pesci concentra lungo l'asse verticale, facilitandone l'incontro e la fusione. La girandola deve aver luogo più di una volta perché gli animali non emettono tutti i loro gameti (le femmine producono decine di milioni di uova per stagione) contemporaneamente. Al termine della riproduzione questi tonni possono ritornare in Atlantico o rimanere ancora in Mediterraneo.

I tonni appena nati si accrescono rapidamente e raggiungono la maturità sessuale dopo circa tre anni ad un peso di 30 kg. A questo punto compiono grandi spostamenti all'interno del Mediterraneo e, nel periodo riproduttivo si accodano ai branchi di tonni giganti, senza però avvicinarli: anche nel momento della riproduzione di gruppo i più piccoli si mantengono alle estremità dell'assembramento. Conclusa la riproduzione i tonni fra i cinque e gli otto anni circa (130-170 cm di lunghezza), si accodano ai tonni giganti e li seguono fino in Atlantico.

7.3 Cefalopodi

I molluschi che appartengono ai cefalopodi nectonici sono i calamari, i totani e le seppie (fig. 7.39). Si tratta di organismi che vanno dai 2 cm di lunghezza dei piccoli Sepiolidi ai 20 m dell'*Architeuthis*.

Il nome dei Cefalopodi è legato alla presenza di braccia munite di ventose e tentacoli sul capo: 8 braccia nel caso degli Ottopodi, 10 (8 braccia più 2 tentacoli) nel caso dei Decapodi.

Tipici cefalopodi pelagici sono i calamari (Decapodi) che presentano corpo allungato, terminante con due lunghe pinne laterali di forma triangolare.

Il mantello delimita un'ampia cavità palleale in cui si trovano le branchie; l'acqua penetra dai margini liberi del mantello, ossigena le branchie e viene poi espulsa tramite l'imbuto, che corrisponde alla parte posteriore del piede degli altri Molluschi. Espellendo l'acqua dall'imbuto con una forte contrazione, l'animale si spinge rapidamente all'indietro realizzando così una sorta di meccanismo di propulsione a reazione. I Cefalopodi posseggono una ghiandola dell'inchiostro che secerne un liquido nero che espulso nell'acqua circostante serve a nascondere l'animale da eventuali aggressori. Ancora, da segnalare la presenza di cromatofori che consentono all'animale di variare rapidamente la propria colorazione, di un efficiente apparato boccale (provvisto di radula e di robuste mascelle cornee, aiutate dalle braccia e dai tentacoli per la cattura del cibo), di un sofisticato sistema nervoso e di organi di senso. Il risultato di tutti questi adattamenti è una categoria di ottimi predatori pelagici.

Talvolta si riuniscono in gruppi numerosi per seguire i branchi di pesci nectonici di cui si nutrono. A loro volta i calamari sono predati da numerose specie di pesci e di odontoceti.

I cefalopodi pelagici appartengono all'ordine dei Teuthoide (Decapodi) e degli Octopoda.

I Teuthoidea comprendono i Myopsidae, con l'ordine dei Loliginidae. Questi calamari hanno corpo allungato e un paio di pinne di forma ovoidali che dalla coda si spingono in avanti fino alla metà del corpo. Comuni nelle nostre acque sono il calamaro comune *Loligo vulgaris* (presenta tra la costa e i 200 m di profondità, può arrivare fino a 40 cm di lunghezza) e *L. forbesi*, più comune tra i 200 e i 700 m di profondità (può arrivare fino a 90 cm di lunghezza). Sempre ai Loliginidae appartiene *Allotheuthis*, un gruppo di calamari di piccola taglia (pochi cm) ma molto abbondanti. Agli Oegopsida appartiene invece l'ordine degli Ommastrephidae, cui appartengono i totani. Questi presentano due pinne di forma triangolare o cuoriforme al termine del corpo allungato. Nelle nostre acque sono comuni *Todares sagittatus* (specie di acque aperte, presente tra 100 e 800 m di profondità, taglia massima fino a 40 cm) e *Illex coindetii* (specie costiera, comune sulla piattaforma dalla superficie fino 200 m di profondità, con taglia fino a 30 cm).

All'ordine degli Octopodae ritroviamo i polpi, dotati di 8 braccia. Gli ottopodi sono perlopiù bentonici, ma alcune famiglie si sono adattate alla vita pelagica, come i Tremoctopodidae. Raro nel Mediterraneo la specie di polpo con il velo *Tremoctopus gracilis*.

Altro gruppo di specie di cefalopodi nectonici è quello dei Sepioidea, le seppie, dal corpo più tozzo e meno adattate ad una vita in acque aperte. Esse vivono, infatti, in prossimità del fondale dove predano pesci, crostacei e altri cefalopodi. Comune nel Mediterraneo la seppia *Sepia officinalis*, che raggiunge le maggiori dimensioni (circa 35 cm, vive in acque costiere). Altre seppie di dimensioni minori sono *Sepia elegans* e varie specie appartenenti alla famiglia dei Sepiolidae.

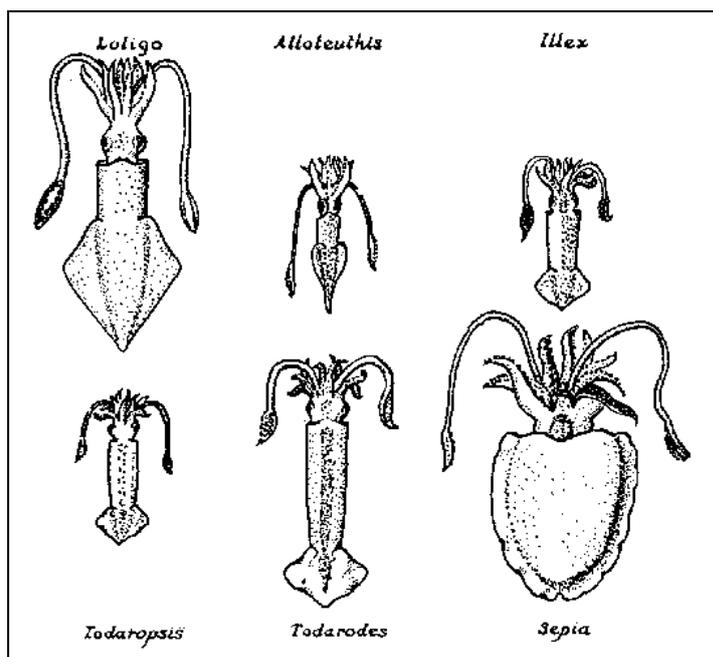


Fig. 7.39 - Calamari (*Loligo* e *Alloteuthis*), totani (*Illex*, *Todaropsis*, *Todarodes*) e seppie (*Sepia*).

7.4 Crostacei

Nel Necton ritroviamo numerose specie di Crostacei Malacostraci Decapodi ascritte nel passato sottordine (*Natantia*) che hanno in comune forme dal corpo allungato e compresso lateralmente, con carapace leggero, spesso trasparente e prolungato anteriormente in un rostro e zampe sottili, allungate e bifide; hanno il primo segmento addominale sviluppato ugualmente ai successivi e nuotano per mezzo degli arti addominali, grossi e setolosi (fig. 7.40). Conducono per lo più vita nectonica in acque marine, sia costiere che pelagiche, dove costituiscono una parte importante della biomassa totale. Notevoli sono, fra i Natanti di acque profonde, i fenomeni di bioluminescenza.

Tra le Famiglie più comuni e abbondanti ricordiamo i Sergestidae, con le specie del genere *Sergia* e *Sergestes*, tutti di pochi centimetri di dimensioni e i Pasiphaeidae, con le 2 specie *Pasiphaea sivado* e *P. multi dentata*. Queste specie svolgono una importante funzione negli ambienti pelagici. Essendo capaci di compiere ampie migrazioni verticali (da diverse centinaia di metri di profondità fino a quasi la superficie), essi contribuiscono al trasferimento di energia dalle acque più profonde a quelle più superficiali e viceversa. Esse costituiscono inoltre il cibo per moltissime specie ittiche, di cefalopodi e di mammiferi marini.

Assumono uno stile di vita più demersale le famiglie dei Pandalidae e dei Penaeidae, vivendo in prossimità del fondale, ma essendo anche essi di ampi spostamenti nella colonna d'acqua. Tra i Pandalidae ritroviamo le specie *Plesionika acanthonutus*, *P. antigai*, *P. heterocarpus*, *P. edwardsii*, *P. gigliolii*, *P. martia* e *P. narval*, distribuiti da costa verso il largo con una ben precisa segregazione legata alla batimetrica. Infine, tra i Penaeidae troviamo gamberi di grandi dimensioni e interesse economico per la pesca, in grado non solo di spostamenti verticali (i gamberi rossi *Aristeus antennatus* e *Aristaemorpha foliacea* e il gambero rosa *Parapenaeus longirostris*) ma anche di notevoli migrazioni orizzontali legate alla riproduzione (la mazzancolla *Penaeus kerathurus*).

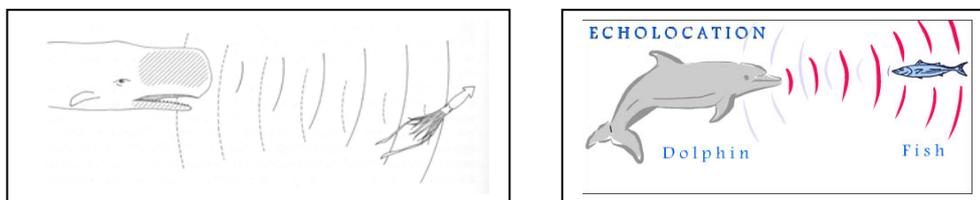


Fig. 7.40 – Crostacei natanti appartenenti alla famiglia dei Sergestidae (in alto a sinistra e al centro) e dei Pasiphaeidae (in alto a destra) e crostacei natanti-demersali appartenenti alle famiglia Pandalidae (*Plesionika edwardsii*, in basso a sinistra) e Penaeidae (*Parapenaeus longirostris*, in basso al centro) e *Penaeus kerathurus* (in basso, a destra).

7.5 Altri taxa

I **cetacei** sono dei mammiferi marini che hanno subito, in rapporto al loro ritorno al mare, profonde modificazioni dell'architettura e dell'organizzazione del corpo. Essi sono perfettamente adattati alla vita pelagica: il corpo è allungato, fusiforme, con collo accorciato e immobile, coda slargata con pinne espanse orizzontalmente, arti conformati a pinne, polmoni ampi per consentire lunghe immersioni, narici situate alla sommità del capo per poter respirare quando sono in superficie. Essi si sono completamente svincolati dall'ambiente terrestre per la riproduzione: si accoppiano, partoriscono e allattano i propri piccoli nell'acqua.

La produzione e la ricezione dei suoni sono altamente sviluppati e rappresentano un importante strumento di adattamento alla vita pelagica. Le onde sonore prodotte da questi animali permettono un rapido riconoscimento sia degli individui della stessa specie sia di altre specie o di determinate situazioni. Permettono inoltre di valutare le distanze e la velocità degli oggetti in movimento.



Il sistema di ecolocalizzazione nel capodoglio e nei delfini

I cetacei si dividono in **Misticeti** (o balene con fanoni), dotati appunto dei fanoni, lamine cornee verticali impiantati nella mascella superiore, idonee a filtrare grandi quantitativi di acqua e trattenere il plancton (in particolare i piccoli crostacei del krill) ma anche pesci gregari di piccole dimensioni come sardine, alici, stadi giovanili di specie pelagiche. Nel Mediterraneo abbiamo 1

famiglia di Balenidae (balene, pelle del ventre liscia, muso lungo e convesso) e 6 famiglie di Balaenopteridae (pelle del ventre con solchi longitudinali, muso appiattito).

Tra le specie comunemente segnalate in Mediterraneo ricordiamo *Balaenoptera acutorostrata* e *B. physalus*.

Gli **Odontoceti** (o balene con denti), presentano da 2 a 250 denti uguali, conici. Presentano modificazioni particolari sulla testa e nel sistema respiratorio che permettono loro di emettere e ricevere onde sonore con una vasta gamma di frequenze. I suoni, prodotti dal movimento dell'aria attraverso sfiatatoio e sacchi aerei, grazie all'azione di una loro speciale muscolatura, sono utilizzati sia per la ecolocalizzazione che per i rapporti sociali (richiami, canti, ecc.). Nel Mediterraneo sono presenti 10 famiglie di Delphinidae (delfini), 2 di Ziphiidae e 1 di Physeteridae (capodoglio).

La maggior parte delle specie si nutre di calamari e di piccoli pesci gregari (alici, sardine, sgombri). Tra le specie comunemente segnalate in Mediterraneo ricordiamo: *Delphinus delphis*, *Globicephalus melaena*, *Grampus griseus*, *Stenella coeruleoalba*, *Tursiops truncatus*, *Physeter macrocephalus*, *Ziphius cavirostris*.

Ai **Pinnipedi** appartengono le otarie (con arti posteriori per sollevarsi e camminare a terra, dotate di padiglioni auricolari), le foche (con arti posteriori immobili, senza padiglioni auricolari), i trichechi (con arti posteriori per camminare a terra, senza padiglioni auricolari e con sviluppati canini) e i Sirenidi (dugonghi e lamantini). Nel Mediterraneo l'unica specie presente è la foca monaca *Monachus monachus*.

Oltre ai cetacei e ai pinnipedi ci sono altri animali di origine terrestre che si sono adattati a vivere nelle acque aperte, subendo una serie di modificazioni e adattamenti. Si tratta di serpenti e tartarughe che, a differenza dei cetacei, non si sono mai completamente svincolati dall'ambiente terrestre.

I serpenti marini (**idrofidi**), dal corpo anguilliforme, dotati di grandi polmoni che permettono all'animale di stare a lungo sott'acqua senza respirare e di regolare il proprio assetto. Presenti nelle acque tropicali della zona indo-pacifica, sono predatori, alcuni anche molto velenosi.

Anche le tartarughe (**Chelonidae**) nuotano agilmente in mare nonostante le dimensioni e il peso grazie a modificazioni degli arti in pinne e alla capacità di immagazzinare aria nei sacchi polmonari. Non sono completamente indipendenti dall'ambiente terrestre sicché devono tornare a riva, sulle spiagge, per la deposizione delle uova. La più grande tartaruga marina che si incontra nel Mediterraneo è la *Dermochelis coriacea*, che arriva fin ad un peso di 5 q. La più comune è invece la *Caretta caretta*.