Boll. Malacologico | Milano | **19** | (1-4) | 41-48 | gennaio-aprile 1983

Glauco Grecchi (*)

DISPERSIONE LARVALE DEI MOLLUSCHI (**)

KEY WORDS: Marine Mollusks, Dispersal, Larvae, Sea Currents, Barriers.

Riassunto:

Trattasi di lavoro di sintesi sui meccanismi che consentono a larve di molluschi di attraversare interi oceani, o sulle barriere che si frappongono a queste migrazioni durante i loro spostamenti lungo e con le correnti marine.

Summary:

The present work deals with the mechanisms that allow to larvae of Mollusks to cross the oceans, and with the barriers that interpose themselves during these migrations in parallel and with the sea currents.

Per spiegare la presenza di specie, generi o interi gruppi di molluschi bentonici in località distanti migliaia di chilometri dal loro luogo di origine, si è dovuto ricorrere allo studio dei loro stadi larvali e delle correnti marine, avvalendosi a volte anche dei dati paleontologici raccolti nelle differenti province malacologiche.

La dispersione larvale prevede che gli organismi almeno in uno stadio della loro vita vengano trasportati da qualche fattore indipendente dalla loro volontà come per esempio, le correnti marine. Ma durante il difficile viaggio di una larva libera di mollusco (veliger) attraverso gli oceani, subentrano anche numerosi elementi limitanti e selettivi.

Per gli organismi bentonici con stadio di veliger, che generalmente vivono lungo le coste dei continenti e delle isole fino ad un massimo di —200 metri di profondità, le principali barriere sono rappresentate dalla durata dello stadio larvale, dalle temperature dell'acqua, dalla vastità dell'area da attraversare e dalla variazione del substrato di arrivo. Le barriere fisiche rappresentate dalle masse continentali hanno invece meno valore di quanto non si creda per la dispersione larvale, in quanto che, in tempi geologici queste possono venire aggirate, o modificate dalla tettonica globale.

E' importante ricordare che la direzione della dispersione larvale

(*) Via Cenisio 74, 20154 Milano.
(**) Lavoro accettato il 20 Febbraio 1983.

avviene in modo lineare e in un unico senso, in quanto le larve sono inabili a nuotare attivamente e a muoversi contro il flusso della corrente.

Se la distanza da percorrere è grande, minori dovrebbero essere le possibilità di sopravvivenza per l'organismo trasportato. Nel caso di invertebrati con larve pelagiche questo risulta vero solo in parte. Di maggiore importanza è invece la direzione della corrente. Il significato di distanza come barriera, dipende soprattutto dalla durata dello stadio larvale e dalla velocità della corrente. Fino a tempi recenti si è creduto che il trasporto di larve per lunghe distanze fosse raro (EKMAN, 1953; THORSON, 1961), ma recentemente ROBERTSON (1964) e SCHELTEMA (1966, 1968, 1971, 1972) hanno dimostrato che molti gruppi di invertebrati con larve pelagiche, possono rimanere a far parte del plancton per la durata di un anno.

THORSON 1946 ha sintetizzato le sue osservazioni sullo sviluppo di specie viventi lungo le coste danesi e ha esteso le sue generalizzazioni alle specie di altri mari. Per esempio, le larve di specie tropicali sembrano richiedere un tempo di sviluppo simile a quello delle specie temperate, e la durata dello stadio larvale planctonico di entrambe è alterato da fattori esterni. Infatti in alcune specie, la bassa temperatura e la scarsità di cibo fanno prolungare il periodo di vita larvale, mentre alta temperatura e cibo abbondante la riducono. JORGENSEN (in THORSON, 1946) calcolò per i bivalvi che in media la durata della loro vita pelagica era di 3-4 settimane per quelle specie che si riproducevano in estate e da 4 a 6 settimane per quelle che si riproducevano in inverno. Dunque, il passaggio del periodo riproduttivo dall'estate all'inverno raddoppierebbe quasi la durata dello stadio larvale pelagico e darebbe l'opportunità per grandi espansioni della distribuzione. Le basse temperature fanno durare più a lungo lo stadio larvale, ma non devono, almeno per i *Pecten*, essere inferiori ai 10°C, valore che rappresenta il minimo tollerabile per il loro sviluppo (TANG, 1941, in FLEMING, 1957).

THORSON (1946) ha dimostrato che molte larve planctoniche sono capaci di prolungare il loro stadio larvale più del normale ritardando la metamorfosi, se non trovano un substrato a loro adatto. Il fatto di maggiore rilievo riguardante la dispersione larvale è proprio la capacità delle larve planctoniche di rimandare la metamorfosi fino a che non trovano un substrato adatto e non tanto di avere soltanto la capacità di allungare la durata del loro stadio larvale. Esiste una diretta relazione tra il ciclo metabolico delle larve e la temperatura dell'acqua, infatti esse impiegano più tempo per svilupparsi nelle acque fredde che in quelle calde. Il prolungamento della vita larvale però espone maggiormente le larve ai predatori. Perciò riassumendo, i fatti più importanti sono: 1) che le specie abbiano uno stadio larvale naturalmente lungo, 2) che possano ritardare la metamorfosi per lunghi periodi se non trovano il substrato adeguato, 3) che il loro metabolismo possa essere molto rallentato e quindi lo stadio larvale prolungato durante i periodi in cui l'acqua del mare è particolar-

mente fredda.

SCHELTEMA, tra il 1966 e il 1972, ha pienamente documentato una diffusione trans-atlantica di larve planctoniche di *Tonnacea* tra cui *Charonia tritonis variegata, Cymatium parthenopus, Tonna galea, Semicassis granulata* e di altri gasteropodi di altre superfamiglie e ha coniato il termine « teleplanic » per queste particolari larve a vasta dispersione. Inoltre ha fornito una tabella di comparazione tra la lunghezza del periodo di crescita larvale e il numero dei giorni che le larve hanno passato in una coltura senza metamorfosarsi, arrivando a stimare un periodo di vita larvale di 293 giorni per *Cymatium parthenopus,* 276 giorni per *Charonia tritonis variegata,* 242 giorni per *Tonna galea* e 107 giorni per *Semicassis granulata.* Ciò fatto, ha confrontato questi periodi con i tempi stimati occorrenti per attraversare l'Atlantico seguendo diverse correnti. Ha mostrato così che tutte le larve di *Tonnacea,* tranne una (*Semicassis granulata*), potrebbero attraversare l'Atlantico facilmente sia da est che da ovest servendosi almeno di quattro correnti preferenziali.

BEU (1976) ha notato che tutte quelle specie di gastropodi che hanno avuto origine da forme europee hanno parenti stretti legati filogeneticamente e che occupano nicchie ecologiche simili, viventi nell'Indopacifico occidentale e lungo i margini temperati dell'Indopacifico occidentale tropicale.

I *Pecten* del Pacifico occidentale, ad esclusione del giapponese *Pecten albicans,* sono così simili alle specie mediterranee appartenenti a questo genere e così differenti da quelle americane della costa pacifica, che la loro derivazione dall'ovest sembra incontestabile nonostante ci sia una vasta lacuna geografica nelle testimonianze fossili del loro passaggio attraverso l'oceano Indiano (FLEMING, 1957).

Un altro esempio ci viene fornito dal genere *Semicassis.* Le specie fossili di *Semicassis* rinvenute in Nuova Zelanda fanno la loro prima comparsa nel Pliocene inferiore e le specie più simili a queste sono appunto le specie europee mio-plioceniche a dorso liscio. Si pensa dunque che queste, come pure quelle del genere *Xenophalium* (che è stato riconosciuto come sinonimo di *Semicassis*), si svilupparono in Nuova Zelanda direttamente da quelle europee (BEU, 1976). Più precisamente si ritiene che le specie attribuibili al genere *Semicassis* della Nuova Zelanda si siano sviluppate direttamente dalle specie europee mio-plioceniche *Semicassis miolaevigata* e *Semicassis laevigata.* Poichè la specie fossile *Semicassis pyrum* reperita in Nuova Zelanda in rocce databili al Pliocene inferiore (Nukumaruan) non presenta in sito forme antecedenti, è stato necessario cercare altrove i suoi parenti più stretti. Le sole specie al mondo che siano risultate simili a quest'ultima, in base alle collezioni consultabili e alla monografia di ABBOTT (1968) sono state proprio le succitate *Semicassis miolaevigata* e *Semicassis laevigata.* Queste ebbero il loro sviluppo in Europa e prosumibilmente migrarono lungo l'Atlantico verso il sud Africa per disperdersi in seguito negli oceani meridionali, seguendo la corrente circumpolare durante i primissimi tempi del Pliocene

inferiore. Esemplari provenienti dal Bacino di Vienna confrontati con quelli australiani e neozelandesi dimostrano come sia le specie appartenenti al gruppo delle *Semicassis* a dorso liscio che quelle riferite al genere *Xenophalium*, sono strettamente legate tra loro. Benchè attualmente siano parecchie le specie del Pacifico sudoccidentale appartenenti ai generi *Semicassis* e *Xenophalium*, l'alta variabilità di forme in seno al gruppo europeo della stessa *Semicassis laevigata* sembra giustificare e comprendere abbondantemente tutte le specie recenti del Pacifico sudoccidentale. Ciò può essere interpretato con successive ondate migratorie della linea europea ai diversi stadi evolutivi, della specie in oggetto (BEU, 1976).

Molti studi sono stati compiuti sulla attuale distribuzione di molluschi ai due estremi dell'oceano Pacifico, in quanto l'enorme estensione di mare profondo che ne separa il bordo occidentale dal bordo orientale è risultata essere una barriera alla dispersione larvale, solo relativa alla direzione della corrente e non ai chilometri di mare da attraversare. Si è notato infatti come siano poche le specie comuni tra l'indopacifico occidentale e il Pacifico orientale tropicale, e come tra queste poche, siano notevolmente più numerosi i gastropodi che i bivalvi (EMERSON, 1967). Molte delle specie citate per il Pacifico orientale non sono reperibili sulle coste americane occidentali, ma al massimo arrivano a isole oceaniche quali Galapagos, Cocos, Clipper-

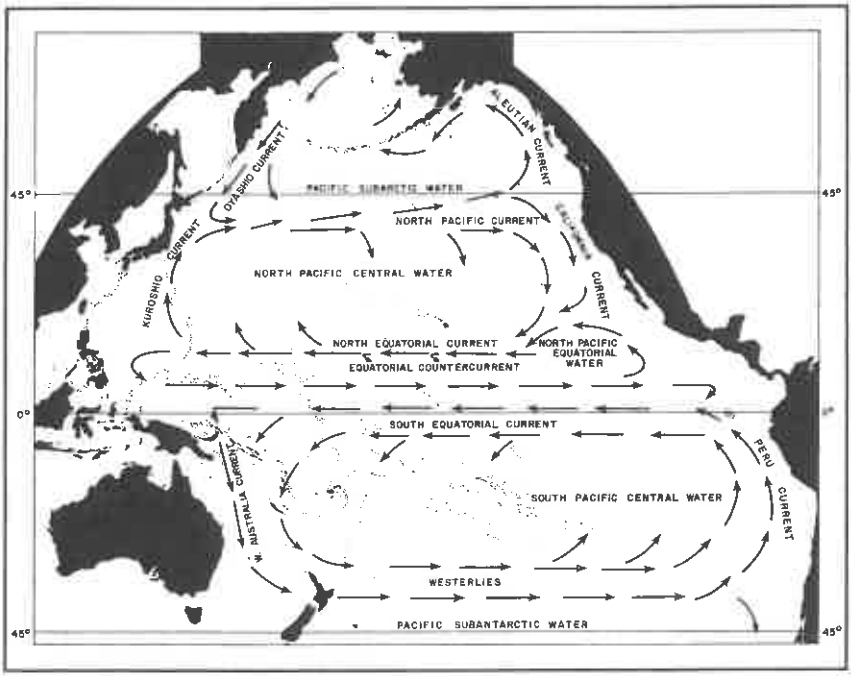

Figura 1 - Principali correnti dell'oceano Pacifico.
(da ZINSMEISTER & EMERSON, 1979).

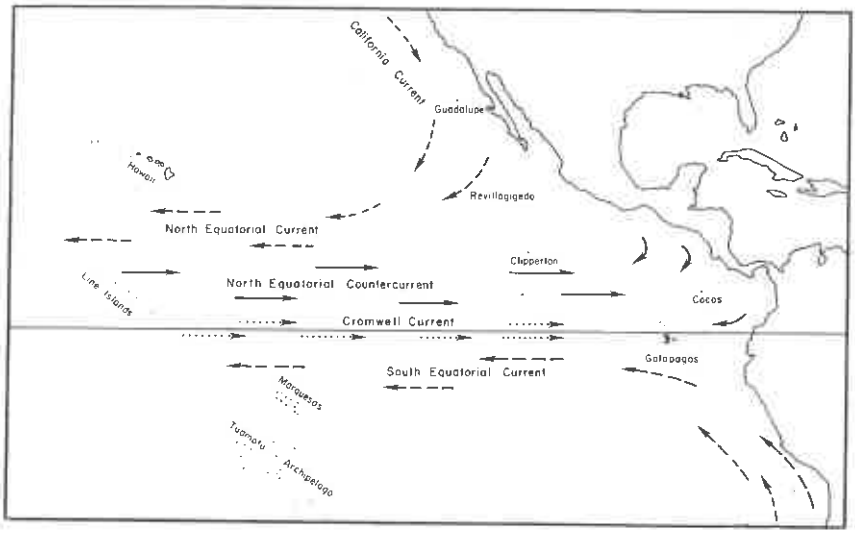

Figura 2 - Oceano Pacifico centro-orientale.
(modificata da ZINSMEISTER & EMERSON, 1979).

ton, Tres Marias e Revillagigedo.

Quindi da una prima osservazione sembra che l'America occidentale abbia ricevuto più specie simili o analoghe a quelle dei Caraibi. Mentre attualmente, la malacofauna ad elementi indopacifici nel pacifico orientale tropicale è molto ridotta e distribuita solo in poche isole oceaniche che fanno da frangia alla costa occidentale americana. L'isola di Clipperton, che è l'unico atollo corallino del Pacifico orientale, presenta invece circa il 50% di specie di molluschi che hanno affinità con i rappresentanti della fauna indopacifica (EMERSON, 1967). La malacofauna della Provincia Panamica confrontata con quella esuberante dell'Indopacifico risulta molto ridotta soprattutto per ciò che riguarda quelle specie che vivono associate al biotopo delle barriere coralline.

EMERSON (1967) ha anche sottolineato che molti gastropodi dell'Indopacifico, che sono presenti anche nel Pacifico orientale, sono noti per avere un lungo stadio larvale come per esempio il gruppo delle Cipree, dei Coni, delle Burse e dei Cimazi.

Le Isole Line che sono l'arcipelago polinesiano posto più ad est del Pacifico centro-occidentale, lungo il corso della Controcorrente Nord-equatoriale, sono popolate da specie di Coni e di Cipree che si trovano anche lungo i bordi delle isole oceaniche del Pacifico orientale. Al contrario nessuna specie originaria della Provincia Panamica è conosciuta in Polinesia. Considerando l'alta percentuale di specie dell'Indopacifico occidentale nell'Isola di Clipperton e considerando il fatto che la Controcorrente Equatoriale arriva fino alle coste americane, è difficile spiegare perchè non siano più numerose le specie

indopacifiche occidentali diffuse lungo la piattaforma continentale dell'America occidentale.

Analizzando quale barriera si opponga ad una maggiore distribuzione larvale, risulta evidente che essa è determinata da un complesso di fattori che si sovrappongono fra loro: la causa principale è la mancanza di nicchie ecologiche in cui le larve possono stabilirsi lungo le coste occidentali americane, soprattutto per il biotopo della barriera corallina. Infatti, sebbene la composizione della fauna coralligena del Pacifico orientale abbia avuto una evoluzione più affine alla regione indopacifica piuttosto che a quella dei Caraibi fin dalla fine del Miocene e dopo la chiusura delle comunicazioni trans-americane, nell'America occidentale le barriere coralline non risultano ben sviluppate. I dati disponibili fino a questo momento suggeriscono che l'attuale impoverimento delle barriere coralline nel Pacifico orientale tropicale sia il principale fattore limitante la moderna composizione della fauna della Provincia Panamica.

Emerson (1978) segnala che nel Pacifico orientale si trovano 7 specie di bivalvi con affinità indopacifiche e 41 specie di gasteropodi, di cui 38 sono stanziati nell'Isola di Clipperton. Solo 10 di questi taxa sono presenti lungo la piattaforma del continente americano occidentale. Quindi nell'ambito della malacofauna panamica solamente 48 specie tra bivalvi e gasteropodi sono riconosciuti come aventi affinità indopacifica e inoltre sono limitati ai dintorni delle isole oceaniche eccetto pochi rari ritrovamenti sulla piattaforma continentale dal Messico all'Ecuador. La presenza di elementi indopacifici nella Provincia Panamica è in netto contrasto con l'apparente assenza di taxa tipicamente panamici nella Provincia Indopacifica. I 7 bivalvi sopra ricordati, sono tutti abitatori di acque basse e sono rappresentati da forme sessili facenti parte dell'epifauna, eccetto *Codakia thaanumi* che fa parte dell'infauna. Molti dei gasteropodi rappresentano dei gruppi con forme larvali che possono rimanere nel plancton per lungo tempo, fino a 10 mesi. Quasi tutti questi molluschi sono potenzialmente capaci di essere trasportati per grandi distanze in mare aperto sotto forma di larve libere, o come uova o anche adulti attaccati a detriti galleggianti.

Questi meccanismi di dispersione sono stati postulati come il principale mezzo per spiegare la presenza di elementi indopacifici nella fauna della Provincia Panamica (Emerson, 1978).

D'altra parte la dispersione larvale nel Pacifico orientale dalla regione caraibica prima della chiusura delle vie trans-americane nel Pliocene è convalidata dalla antecedente comparsa nell'Atlantico occidentale, piuttosto che nel Pacifico orientale, della maggior parte dei taxa comprendenti la fauna caraibica, e dalla presenza di numerosi casi di specie gemelle separate dallo stretto di Panama e presenti nelle moderne Province Caraibica e Panamica. (Woodring, 1966).

Brevi periodi di circolazione atipica possono influire sulla distribuzione della vita marina. Alcuni episodi di trasporto anomalo concomitanti a periodi di dispersione larvale possono infatti contri-

buire allo stabilirsi di popolazioni lontane centinaia di chilometri dalla normale area di diffusione della specie. E quindi ciascuna di queste presenze straordinarie possono essere attribuite a periodi di circolazione oceanica anomala. Ciò che segue servirà ad illustrare i principi della dispersione passiva, legati apparentemente a distribuzioni anomale di alcuni molluschi recenti nell'Oceano Pacifico.

La regione indopacifica comprende il Pacifico centro-occidentale ed è separata dalla Provincia Panamica (che si estende circa dal Golfo della California all'Ecuador) del Pacifico orientale da circa 5000 chilometri di oceano aperto. Della Provincia Panamica fa parte una fauna di molluschi di almeno 3300 specie e nell'ambito di questa grande popolazione, l'elemento indopacifica è molto scarso, meno dell'1%. E' particolarmente significativo che queste specie indopacifiche, eccetto rari ritrovamenti sulle coste dal Messico all'Equador, spesso sono limitate alle isole di mare aperto, come già detto.

Che cosa ha dunque impedito alle specie panamiche di spostarsi dal Pacifico orientale al Pacifico centrale e perchè in gran parte tutte le specie indopacifiche sono limitate alle isole di mare aperto?

Il prevalere di un flusso di corrente verso est è il più plausibile meccanismo per il trasporto di specie attraverso il Pacifico orientale, sia sotto forma di larve libere o attaccate ai rifiuti galleggianti o anche di uova o di adulti. Questa asserzione può essere spiegata esaminando la circolazione oceanica del Pacifico centro-orientale. Le sole correnti calde esistenti nel Pacifico centro-orientale sono la Controcorrente Nord Equatoriale e la Corrente Cromwell, entrambe dirette verso est lungo l'equatore.

Queste due correnti sono eccellenti corridoi di dispersione per le larve che vanno verso il Pacifico orientale. E' evidente che solo quelle specie con periodo larvale molto lungo sono in grado di attraversare una così vasta distesa d'acqua. L'assenza di numerose specie indopacifiche sulle isole di mare aperto è probabilmente dovuta alla mancanza di nicchie adeguate, di cibo adatto e alle pressioni competitive degli organismi già presenti. Inoltre anche se le larve degli organismi che vivono associati alle barriere coralline dell'Indopacifico riuscissero a raggiungere le coste occidentali americane, l'impoverimento di questo tipo di ambiente lungo le coste dell'America occidentale sarebbe un ulteriore fattore limitante per lo stabilirsi delle suddette specie, legate alla barriera corallina. Mentre l'assenza di correnti calde dirette verso ovest ha impedito alle specie panamiche anche con lungo stadio larvale di raggiungere il Pacifico centrale. Dunque l'assenza di fauna pacifico-orientale nel Pacifico centrale sembra dovuta alla mancanza di correnti calde dirette a ovest partendo da Panama e alla assenza di nicchie idonee (ZINSMEISTER & EMERSON, 1979).

In conclusione la dinamica della dispersione passiva delle forme larvali marine tramite correnti è riconducibile alla inabilità di queste larve di controllare attivamente i loro movimenti. La loro dispersione può avvenire solo lungo e parallelamente alla direzione delle

correnti. Le correnti possono essere viste come una via di dispersione a senso unico. La direzione della circolazione e non la distanza spaziale è il fattore più critico che determina la distribuzione di queste larve nel mare. Anche la lunghezza dello stadio larvale e la distanza tra habitat adeguati serve a limitare la dispersione larvale. La distribuzione biogeografica degli invertebrati bentonici con larve pelagiche va dunque vista come riflesso di una circolazione oceanica operante temporaneamente come meccanismo di dispersione.

Il ruolo della dispersione passiva come veicolo per l'introduzione di fauna in associazioni di organismi attuali e del passato deve anche essere interpretato alla luce degli eventi geologici. In quanto l'utilizzazione dei principi di diffusione passiva potrebbero permettere una migliore comprensione della paleobiologia e della paleogeografia.

BIBLIOGRAFIA

ABBOTT R. T., 1968 - The helmet shells of the world (Cassidae). Part. 1. *Indo-Pacific Mollusca,* **2**, (9).

BEU A.G., 1976 - Arrival of *Semicassis pyrum* (LAMARCK) and other Tonnacean Gastropods in the Southern Ocean during Pleistocene time. *Journ. Royal Soc. N. Zeland,* **6**, (4).

EKMAN S., 1953 - Zoogeography of the Sea Sidwick & Johnson, London.

EMERSON W.K., 1967 - Indo-Pocific faunal elements in the tropical eastern Pacific with special reference to the Mollusks. *Venus,* Tokyo, **25**, (3/4).

EMERSON W.K., 1978 - Mollusks with Indo-Pacific faunal affinities in the eastern Pacific Ocean. *The Nautilus,* Greenville, Delaware, **92**, (2).

FLEMING C.A., 1957 - The genus *Pecten* in New Zealand. *N. Zealand Geol. Survey Paleont. Bull.,* Wellington.

HERTLEIN L.G., 1937 - A note on some species of marine mollusks occurring in both Polynesia and the Western Americas. *Proc. Amer. Phil. Soc.,* Philadelphia, **78**, (2).

ROBERTSON R., 1964 - Dispersal and wastage of larval *Philippia krebsii* (Gastropoda: Architectonididae) in the north Atlantic. *Proc. Acad. Nat. Sci,* Philadelphia, **116**, (1).

SCHELTEMA R.S., 1966 - Evidence for trans-Atlantic transport of gastropod larvae belonging to the genus *Cymatium. Deep Sea Research,* **13**.

SCHELTEMA R.S., 1968 - Dispersal of larvae by equatorial ocean currents and its importance to the zoogeography of shoalwater tropical species. *Nature,* London, **217**, (5134).

SCHELTEMA R.S., 1971 - Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of shallow-water benthic marine gastropods. *The Biological Bull.,* **140**, (2).

SCHELTEMA R.S., 1972 - Dispersal of larvae as a means of genetic exchange between widely separated populations of shoalwater benthic invertebrate species. (in Piccin Ed.), *Fifth European Marine Biological Symposium,* Padova.

THORSON G., 1946 - Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund). *Meddelelser fra Danmark Fiskeri-og HavundersØgelser, Plankton* ser. 4, n. 1.

THORSON G., 1961 - Length of pelagic larval life in marine bottom invertebrates as related to larval transport by ocean currents. In M. Sears, ed. *Am. Assoc. Adv. Sci Oceanogr. Pub.,* **67**.

WOODRING W.P., 1966 - The Panama land bridge as a sea barrier. *Proc. Amer. Philos. Soc.,* v. **110**, (6).

ZINSMEISTER W.J. & EMERSON W.K., 1979 - The role of passive dispersal in the distribution of Hemipelagic Invertebrates, with examples from the Tropical Pacific Ocean. *The Veliger,* Berkeley, California, **22**, (1).