

## Aspetti faunistici

FABIO STOCH

Nonostante all'apparenza si tratti di un ambiente piuttosto inospitale e, all'osservatore poco attento, nulla sia visibile in genere a occhio nudo, le acque sotterranee sono popolate da un nutrito numero di specie animali appartenenti a svariati gruppi tassonomici. Le dimensioni di questi organismi sono per lo più piccole o molto piccole (dai tre decimi di millimetro a circa un cm); meno frequenti le specie che superano



Larva di chironomide (stygosseno)

il centimetro, e pochissime quelle che raggiungono dimensioni ragguardevoli, come i gamberi sotterranei del genere *Typhlocaris* o il proteo (*Proteus anguinus*). In relazione al loro grado di fedeltà all'ambiente sotterraneo, gli organismi acquatici vengono generalmente suddivisi in tre categorie.

- **Stygosseni.** Non tutti gli organismi rinvenibili in acque sotterranee sono esclusivi di questo ambiente. Anzi, in molti casi, vi si rinvencono frequentemente animali tipici dell'ambiente di superficie, che, per dispersione attiva o passiva, penetrano accidentalmente nel sottosuolo. È evidente che questi organismi sono da considerarsi ospiti occasionali dell'ambiente sotterraneo, ove spesso entrano veicolati dalle acque attraverso le vie di connessione con gli ambiente di superficie. Tale condizione è particolarmente frequente negli acquiferi carsici, superficiali e non, che mostrano importanti vie di infiltrazione efficace (inghiottitoi) o lenta (come le microfessure e le macrofratture della roccia carbonatica). Questi ospiti accidentali delle acque sotterranee sono denominati stygosseni.

Gli stygosseni non mostrano adattamenti che consentano la sopravvivenza nel più ostile ambiente sotterraneo, dove la disponibilità di nutrimento è più limitata rispetto al loro ambiente di origine. Tuttavia, in particolari condizioni, ad esempio nei casi in cui l'acquifero manifesti una condizione di inquinamento organico, gli stygosseni possono trovare le condizioni ottimali per sopravvivere e addirittura riprodursi nell'ambiente ipogeo. In questi casi, le popolazioni stygossene possono raggiungere dimensioni consistenti, tanto da entrare in competizione con quelle autoctone, fino talora a soppiantarle completamente. Gli

*Monolista schottlaenderi* (in alto) e *Monolista racovitzae* (crostacei isopodi, 7x)





*Paracyclops imminutus* (stigofilo)

stigosseni possono svolgere inoltre anche un importante ruolo di prede o predatori di specie sotterranee.

- **Stigofili.** Gli stigofili sono organismi che manifestano un incipiente adattamento alla vita in ambiente acquatico sotterraneo, sono spesso in grado di riprodursi sia in acque superficiali che sotterranee. Il loro ambiente primario è rappresentato da habitat di transizione tra l'ambiente superficiale e quello sotterraneo, quali le sorgenti, ma anche il suolo umido, la lettiera dei boschi, i muschi. Questi habitat condividono

svariate caratteristiche con l'ambiente sotterraneo: fra tutti, la tendenza all'oscurità e spesso la riduzione degli spazi vitali. Per tali ragioni, gli stigofili possiedono spesso caratteristiche definite pre-adattative alla vita sotterranea, che consentono loro di vivere negli ambienti di transizione: mostrano sovente una parziale o totale depigmentazione corporea e la riduzione o l'assenza di organi visivi. Dal punto di vista evolutivo, poiché le acque sotterranee costituiscono un ambiente di colonizzazione secondaria, si ritiene che le specie che oggi sono relegate esclusivamente in questo ambiente siano state stigofile nel passato. Ma non è aprioristicamente vero il contrario, cioè che tutti gli stigofili del passato siano oggi abitatori obbligati delle acque sotterranee. Il destino evolutivo dipende, infatti, dalle occasioni che si sono presentate alle singole specie stigofile di colonizzare le acque sotterranee e di riuscire a sopravviverci e riprodursi con successo.

Gli stigofili che frequentano regolarmente l'ambiente sotterraneo ove si possono riprodurre, ma non presentano caratteristiche adattative marcate, sono detti substigofili. Tra questi annoveriamo ad esempio alcuni insetti acquatici bentonici dei corsi d'acqua, che possono trascorrere le prime fasi dello sviluppo nell'ambiente iporreico fluviale. Si tratta di una strategia adattativa vincente per sfuggire ai predatori, ma il completamento del ciclo vitale avviene sempre nelle acque superficiali e spesso l'adulto è legato all'ambiente subaereo. È il caso di numerosi efemerotteri, plecoteri e ditteri, soprattutto chironomidi. Gli stigofili che mostrano una certa elettività per l'ambiente sotterraneo, dei quali sono ospiti regolari, e marcati pre-adattamenti sono invece detti eustigofili; ne troviamo numerosi esempi tra i molluschi ed i crostacei.

- **Stigobi.** Le specie animali strettamente legate all'ambiente sotterraneo e che ne dipendono imprescindibilmente per il completamento del ciclo vitale sono definite stigobie o stigobionti. Esse mostrano spesso, ma non sempre, eviden-

ti adattamenti alla vita sotterranea (depigmentazione, anoftalmia, sviluppo di organi di senso, riduzione del tasso di fecondità, argomenti ampiamente discussi nel capitolo riguardante gli aspetti ecologici delle acque sotterranee). Si tratta di adattamenti in parte condivisi con i troglobi terrestri (cioè con le specie cavernicole) e con quelli che vivono nel suolo (endogei). Gli stigobi possono essere ubiquitari, cioè vivere in tutti i tipi di acquifero e, a volte, in ambienti marginali (come, ad esempio, sotto le foglie morte delle foreste umide), oppure essere legati ad una determinata categoria di habitat; distinguiamo allora i freatobi, esclusivi degli acquiferi alluvionali saturi, dagli stigobi carsici, la cui distribuzione è ristretta agli acquiferi presenti in rocce carbonatiche o evaporitiche.

La netta delimitazione di queste categorie ecologiche è piuttosto difficile e molte sono le sfumature intermedie tra loro. In alcuni taxa, in cui tutte le specie sembrano essere pre-adattate alla vita nei suoli umidi o nelle acque sotterranee, come ad esempio nei nematodi o in alcune famiglie di oligocheti, le categorizzazioni divengono impossibili su base morfologica, e l'elettività per gli habitat sotterranei di una specie viene stabilita in relazione alla frequenza del suo ritrovamento nell'ambiente ipogeo.

In questo capitolo dedicato alla fauna delle acque sotterranee ci occuperemo dei loro abitatori esclusivi, cioè degli stigobi: scopriremo così una moltitudine affascinante di organismi dai bizzarri adattamenti morfologici che hanno fatto dell'oscurità il loro regno.



*Niphargus steueri* (stigobio)

Poiché i diversi habitat di acqua sotterranea sono di difficile accesso, i ricercatori si sono ingegnati per mettere a punto metodi di studio e di raccolta della fauna sotterranea che, in relazione alla profondità ed accessibilità degli acquiferi, possono essere più o meno complessi, talora costosi e riservati agli istituti specializzati.

Nelle acque carsiche, i metodi di raccolta tradizionali comprendono:

- filtraggio in continuo delle acque di stillicidio, che possono venir convogliate con imbuto o teli in contenitori dotati di dispositivo filtrante e soggetti a svuotatura periodica;
- raccolta con pompette di gomma o siringhe delle acque di percolazione che si fermano nei gours o nei micro-gours;
- filtraggio dell'acqua dei gours attraverso un retino da plancton (vuoto di maglia di 60-100  $\mu\text{m}$ ) svuotando gli stessi mediante un tubo di gomma;

- filtraggio diretto dell'acqua delle vasche di maggiori dimensioni con un retino da plancton immanicato;

- nei ruscelli e nei piccoli corsi d'acqua filtraggio dell'acqua con retino da plancton (bocca a semicerchio, diametro circa 20-25 cm) previa energica agitazione del detrito a monte;

- raccolta diretta con un retino da acquario e con pinzette degli organismi di maggiori dimensioni;

- posizionamento di trappole innescate con carne o salumi (ad esempio barattoli aperti, per evitare morie di organismi intrappolati nel caso di perdita della trappola stessa) per la raccolta dei grossi crostacei predatori (1);

- posizionamento di substrati artificiali (reti di nylon intrecciate e compresse in tubi, oppure tubi riempiti di sedimento raccolto in loco e lavato), svuotati periodicamente, per lo studio della colonizzazione delle diverse tipologie di substrato.

Nei pozzi dei terreni alluvionali, le raccolte possono venir effettuate mediante:

- retino da plancton modificato (detto di Cvetkov) dotato di una valvola per impedire la fuoriuscita del materiale quando questo viene energicamente sollevato e ricalato sul fondo del pozzo per smuovere il sedimento (2);

- pompe di vario tipo (peristaltica, a girante, ad aria compressa) in funzione della profondità della falda (le pompe con girante a maggior gittata purtroppo usualmente rovinano il materiale).

Infine, nelle alluvioni dei corsi d'acqua, ove il prelievo è opportuno si concentri nei tratti di *upwelling* o *outwelling* (così come spiegato nel capitolo dedicato all'Ecologia) si impiegano due metodi:

- metodo Karaman-Chappuis, che consiste nello scavare una buca lungo la riva di un corso d'acqua, raccogliere l'acqua che permea dai sedimenti circostanti e filtrare la stessa mediante retino da plancton;

- metodo Bou-Rouch, che si basa sul-

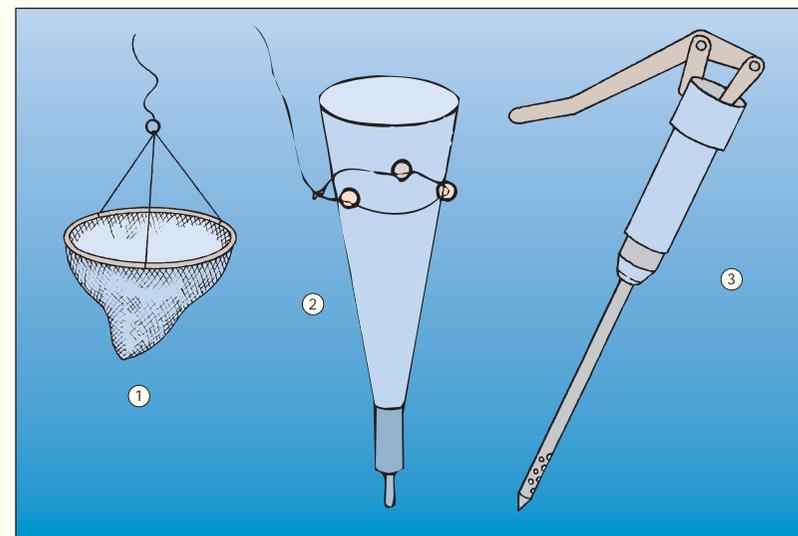
l'uso di una pompa manuale (3) per aspirare l'acqua interstiziale sul fondo dei corsi d'acqua attraverso un tubo forato infisso in profondità nel sedimento (metodo spiegato in dettaglio nel capitolo dedicato alla Didattica).

Gli Istituti più attrezzati utilizzano una trivella per posizionare nei siti alluvionali di maggior interesse un piezometro, di profondità variabile, dal quale l'acqua sotterranea viene estratta mediante pompe e filtrata con retini da plancton.

Altri metodi (*freeze-core*), piuttosto costosi, permettono, usando azoto liquido, di "congelare" una carota di sedimento che viene prelevata e poi esaminata in laboratorio. Metodi di ricerca più avanzati consentono anche di inserire piezometri trasparenti (in *perspex*) che permettono di osservare, con una telecamera a fibre ottiche, gli organismi di maggiori dimensioni nel loro ambiente naturale, senza arrecare alcun disturbo alla comunità sotterranea.



Filtraggio delle acque di stillicidio con retino da plancton



Strumenti per la raccolta di campioni

## ■ Poriferi

Tra tutti gli organismi stigobi, i poriferi o spugne sono i meno frequenti e sicuramente i più primitivi. Si tratta di organismi prevalentemente marini (pochi i rappresentanti nelle acque dolci, appartenenti alla famiglia degli spongillidi) che colonizzano frequentemente le grotte costiere in condizioni di semioscurità. Tuttavia esiste almeno un'eccezione a questa regola: si tratta di *Higginsia ciccaresei*, una spugna raccolta recentemente da alcuni speleosub durante le esplorazioni della Grotta Zinzulusa nel Salento. Il ritrovamento della specie, endemica di questa grotta, è avvenuto a circa 250 m dall'ingresso della cavità e a 12 m di profondità, in condizioni di totale oscurità: le caratteristiche morfologiche, in primo luogo la depigmentazione, hanno indotto i ricercatori a considerare questa specie come stigobia.



*Atrioplanaria morisii*

## ■ Platelminti

I plateminti, o vermi piatti, costituiscono un primitivo *phylum* di organismi che conducono vita libera o parassitizzano altri animali.

Le planarie stigobie sono caratterizzate, in genere, oltre che dalla depigmentazione, dalla scomparsa degli organi visivi e dalla lentezza del ciclo riproduttivo, da un elevato numero di cromosomi.

In Italia poco o nulla si conosce di questi organismi negli ambienti freatici, ove esistono sicuramente molte specie di piccole o minute dimensioni (i cosiddetti microturbellari), mentre sono ben note alcune specie di acque carsiche. *Dendrocoelum collinii* vive nelle grotte prealpine e in Francia, mentre *Dendrocoelum italicum* nelle grotte Lombarde, sebbene la posizione tassonomica delle popolazioni italiane di entrambe le specie necessiterebbe di revisione. Il genere *Atrioplanaria* è noto in grotte della Sardegna e dell'Italia centro-meridionale (*Atrioplanaria racovitza*) nonché del Piemonte meridionale (*Atrioplanaria morisii*); *Polycelis benazzii* è segnalata in grotte liguri. L'incertezza sulla tassonomia di questi generi è dovuta al fatto che le planarie possono venir studiate solo avendo a disposizione esemplari vivi e richiedono metodi di studio (istologici e cariologici) piuttosto complessi. Per questo motivo raramente compaiono nelle liste faunistiche. Il loro ruolo trofico negli ecosistemi sotterranei potrebbe tuttavia essere localmente rilevante, trattandosi di predatori.

Un altro piccolo taxon di incerta collocazione sistematica è costituito dai temnocefali. Si tratta di specie ectoparassite di anfipodi e decapodi stigobi; vivo-

no talora abbondanti sulle branchie di questi crostacei, succhiandone l'emolinfa. Di piccole dimensioni (al massimo raggiungono i 2 mm), sono dotati di tentacoli e dischi adesivi con cui si attaccano all'ospite. In Italia sono stati sinora segnalati solo tre generi (*Bubalocerus*, *Scutariella* e *Troglocaridicola*) parassiti dei gamberetti stigobi del genere *Troglocaris* che popolano le acque carsiche sature del Carso classico (goriziano e triestino).

## ■ Molluschi

I molluschi stigobi italiani appartengono esclusivamente alla classe dei gasteropodi ed in particolare alla numerosa superfamiglia degli idrobioidi. Sebbene diffusissimi nelle acque sotterranee italiane, con una settantina di specie descritte o in corso di descrizione, e frequenti in tutte le tipologie di habitat, ad eccezione della zona vadosa degli acquiferi carsici, gli idrobioidi sono ancora imperfettamente conosciuti da un punto di vista tassonomico. Questa situazione trae origine dal fatto che molte specie sono a tutt'oggi conosciute solamente in base alla sola conchiglia, in quanto spesso dalle sorgenti o dalle acque iporreiche fuoriescono nicchi vuoti, il cui rinvenimento in ambienti subsuperficiali fa ipotizzare che l'habitat elettivo di queste popolazioni sia l'ambiente sotterraneo profondo, poco accessibile.

Numerosi nicchi sono stati inoltre rinvenuti solo nelle posature dei fiumi e pertanto il loro habitat sotterraneo, talora ignoto, potrebbe anche essere localizzato molto lontano dal sito di rinvenimento. Per questo motivo, sia l'inquadramento a livello di genere, sia la validità di molte specie descritte in passato necessitano di una approfondita revisione.

Il nicchio degli idrobioidi ha forma varia: in genere, si presenta turricolato, di aspetto conico, cilindrico, spesso troncato; in taluni generi, tuttavia, prevalgono le forme a spira depressa, talora discoidali. Le dimensioni delle specie stigobie sono in genere modeste, spesso pochi millimetri; le forme a nicchio depresso sono solitamente più piccole (ad esempio, nel genere *Hauffenia*, il diametro massimo nell'adulto è di circa 2 mm e l'altezza di soli 0,7 mm). L'apertura del nicchio, spesso ampia e rotondeggiante, è chiusa da un opercolo; si tratta di un sottile disco ovalare, di aspetto corneo, che serve a proteggere le parti molli dell'animale. L'organo di locomozione è costituito da un complesso insieme di muscoli, detto piede, che, appiattendosi ventralmente, viene utilizzato dall'animale per aderire al substrato e strisciare.



*Hadziella ephippiostoma*



Nicchi dei gasteropodi *Iglica vobarnensis*, *Paladilhopsis virei* e *Hauffenia subpiscinalis* (dall'alto in basso, circa 30x)

L'alimentazione degli idrobioidei stigobi è costituita da microparticelle di materiale organico, microorganismi incrostanti e biofilm batterico, che viene raschiato e triturato da un organo specifico, detto radula, dotato di numerose file di denti.

Ad eccezione di poche specie superficiali di acque salmastre, la totalità degli idrobioidei italiani vive nelle acque dolci e la maggior parte è crenobia o stigobia. Le specie crenobie, cioè strettamente legate alle sorgenti (generi *Bythinella* e *Graziana*) hanno la facoltà di penetrare più o meno profondamente nei corpi idrici ipogei e negli ambienti interstiziali, probabilmente per motivi trofici, trovandovi più abbondante sostanza organica che non nella tazza sorgentizia, e si comportano pertanto da stigofili. Sono, invece, strettamente stigobie numerose specie endemiche che vivono esclusivamente nelle porzioni più interne dei reticoli idrografici sotterranei, carsici o alluvionali, appartenenti a numerosi generi, tra i quali *Bythiospeum*, *Iglica*, *Istriana*, *Hadziella*, *Hauffenia*, *Paladilhopsis* e *Phreatica*, comuni nelle regioni settentrionali. Alcune specie, a gravitazione alpino-dinarica o dinarica, sono esclusive delle Prealpi orientali e spesso si tratta di endemiti localizzati (come *Paladilhopsis robiciana*, *Phreatica bolei*, *Hauffenia tellinii* o *Belgrandia stochi*). Più povero risulta il settore alpino piemontese, con poche specie endemiche dei generi *Alzoniella*, *Iglica* e *Pseudavenionia*. Lungo l'Appennino sono presenti alcuni endemiti ad areale ristretto, appartenenti ai generi *Pezzolia*, *Alzoniella*, *Pauluccinella*, *Orientalina*, *Fissuria* e *Islamia*. Sono esclusive della Sardegna i generi *Sardhoratia* e *Sardopaladilhia*, mentre per la Sicilia è nota una sola specie crenobia (*Islamia cianensis*). Vanno infine ricordate alcune particolari popolazioni di *Bythinella* e *Belgrandia* presenti in acque termali.

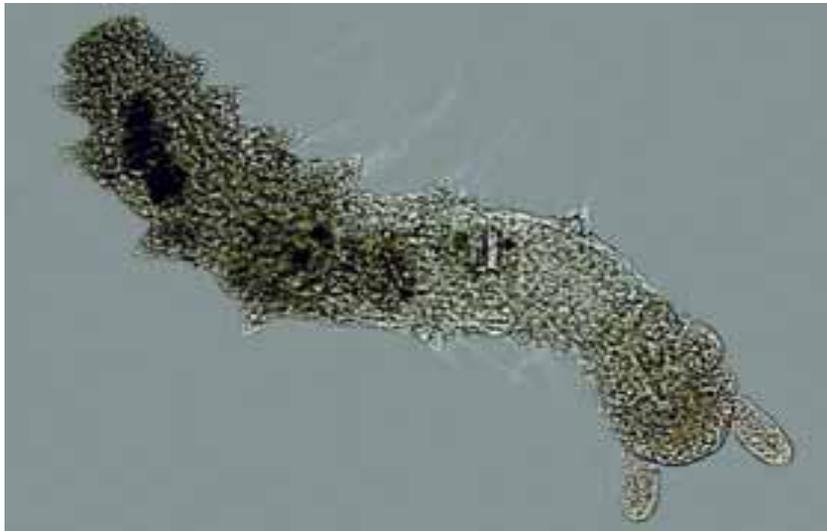
#### ■ Policheti

Gli anellidi policheti fanno essenzialmente parte della fauna marina; poche specie colonizzano le acque anchialine costiere, mentre le specie adattate alle acque dolci sotterranee sono in numero esiguo; tra queste vanno sicuramente citate due specie stigobie di grande interesse biogeografico.

*Troglochaetus beranecki*, della famiglia dei nerillidi, antico elemento talassioide, si è originato da progenitori che facevano parte dello psammon dei mari epicontinentali terziari, da dove hanno presumibilmente invaso le acque dolci sotterranee. La straordinarietà di questa specie sta nel suo vasto areale di distribuzione. In Europa *Troglochaetus beranecki* è diffusa nei grandi bacini fluviali (Rodano, Garonna, Reno, Weser, Danubio, Oder, Elba), in Finlandia e nei torrenti alpini. Vi sono anche segnalazioni per l'interstiziale di corsi d'acqua del Colorado e del Montana (fino a 3050 m di quota), ma la conspecificità delle popolazioni americane ed europee necessita di essere dimostrata con studi

molecolari. Nelle grotte, le segnalazioni sono più sporadiche, ma vanno dalla Svizzera, alla Germania, Polonia, Ungheria e Romania. In Italia la specie è stata riportata solo di recente sia per l'ambiente interstiziale (Trentino) sia per quello di grotta (Monti Lessini e Prealpi Carniche). Si tratta di una distribuzione ampia, che include aree glacializzate, in cui la fauna sotterranea è molto scarsa o addirittura assente, e i rari elementi stigobi presenti sono caratterizzati da una notevole capacità di colonizzazione che ha consentito loro un'espansione post-glaciale in questi habitat.

Nelle acque di base delle grotte del Carso goriziano e triestino ritroviamo il secondo polichete stigobio italiano, *Marifugia cavatica*, che afferisce alla famiglia dei serpulidi, che annovera esclusivamente specie marine che vivono in tubuli più o meno calcificati. *Marifugia cavatica* può formare dense colonie che tappezzano talora estese pareti dei corsi d'acqua sotterranei, con tubuli lunghi talora oltre 1 cm; si tratta con ogni probabilità di un microfiltratore. La "formazione a *Marifugia*" costituisce un microhabitat poco studiato ma ricco di microfauna (protozoi, gasteropodi, oligocheti, copepodi, isopodi e anfipodi) che popola il complesso mosaico costituito dagli spazi tra i tubuli, come accade per i serpulidi marini. La distribuzione della specie è tipicamente dinarica, raggiungendo a Sud l'Albania. Si tratta di un areale che accomuna *Marifugia cavatica* ad altri elementi di origine marina, quali gli isopodi del genere *Sphaeromides* e gli anfipodi del genere *Hadzia*, presumibilmente di antica origine terziaria.



*Troglochaetus beranecki* (circa 50x)

## ■ Oligocheti

Gli oligocheti sono anellidi terrestri, d'acqua dolce e marini, il cui corpo è costituito da una successione di segmenti (metameri) privi di appendici, ma dotati di file di setole trasversali. La forma e la disposizione di tali setole riveste un ruolo importante nella tassonomia del gruppo. Gli oligocheti sono prevalentemente detritivori o microfagi e si ritrovano più abbondantemente in microhabitat ove si assiste ad accumulo di sedimento organico. Nelle acque sotterranee italiane sono frequenti le famiglie dei lumbriculidi e dei tubificidi, accanto a specie acquatiche o semiacquatiche appartenenti agli enchi-treidi.

Solo di recente la posizione tassonomica degli oligocheti delle acque sotterranee italiane è stata in parte chiarita, ma gli studi sono appena agli inizi. Il principale problema nel definire una specie di oligochete come stigobia risiede nel fatto che anche molte specie di superficie (che si ritrovano nei sedimenti delle acque superficiali e talora nel terreno umido) presentano una serie di preadattamenti alla vita nell'ambiente ipogeo (quali la depigmentazione e l'anofthalmia). Nella pratica comune sono pertanto considerate stigobie quelle specie che, allo stato attuale delle conoscenze, sono state rinvenute solamente in acque sotterranee.

Sicuramente gli elementi più interessanti di recente scoperta in Italia sono i rappresentanti della famiglia dei parvidrilidi, diffusi dalle Prealpi alla Sardegna e sinora ascritti all'unica specie *Parvidrilus spelaeus*. Sono da ritenersi esclusivi dell'ambiente vadoso delle nostre grotte, dove popolano il sedimento fangoso o limoso sul fondo dei *gours* e delle pozze di stillicidio, più raramente l'interstiziale di ruscilli ipogei. Si tratta di una famiglia di presumibile antica origine marina.

Tra le numerose specie di tubificidi sinora ritrovate nelle acque sotterranee italiane, vanno ricordati i rappresentanti del genere *Haber* (con *H. monfalconensis*, diffuso in risorgive delle Prealpi Giulie e nel Carso triestino e *H. zavreli* di acque sotterranee dell'Umbria e dell'Emilia Romagna), due rappresentanti endemici del genere *Rhyacodrilus* di recente descrizione (*R. gasparoi* di grotte dell'arco prealpino e *R. dolcei* di piccoli *gours* di una grotta del Carso triestino), *Tubifex pescei*, noto di acque freatiche delle Marche e dell'Umbria, *Abysidrilus cuspsis*, raccolto in acque freatiche dell'Umbria e in grotte della Liguria



*Cernosvitoviella* sp. (circa 40x)

e del Friuli Venezia Giulia, *Sketodrilus flabellisetosus* del Carso triestino ed infine *Aktedrilus ruffoi*, recentemente descritto per l'ambiente interstiziale del Fiume Tione (Verona).

Meno buone sono le conoscenze per quanto attiene gli enchitreidi, per i quali numerose specie del genere *Cernosvitoviella*, raccolte in grotte dell'arco prealpino e ritenute stigobie, sono ancora in corso di studio.

### ■ Ostracodi

Gli ostracodi costituiscono una classe di piccoli crostacei, molto diversificata, il cui corpo è racchiuso in un carapace bivalve impregnato di calcite, caratteristica che li rende inconfondibili (il nome "ostracodi" deriva dal greco e significa "conchiglia"). Il carapace è di forma ovoidale o a fagiolo, talora trapezoidale, sovente ornato da tubercoli o fossette. Si tratta di un gruppo piuttosto conservativo per quanto riguarda il numero e la forma delle loro appendici. Le specie dulciacquicole hanno solitamente otto paia di appendici, delle quali quattro cefaliche (antennule, antenne, mandibole e maxillule), tre toraciche ed una caudale (uropodi). Sono in genere di piccole dimensioni (le specie stigobie raramente superano il millimetro di lunghezza) e diffusi in tutte le tipologie di acque superficiali e sotterranee.

Nonostante la loro abbondanza nelle acque sotterranee, sia nelle grotte che negli acquiferi alluvionali, gli ostracodi stigobi sono poco studiati in Italia e



*Cypria cavernae* (circa 100x)

numerose specie sono ancora in corso di descrizione. Tra le specie più interessanti annoveriamo *Cypria cavernae*, sinora ritenuta endemica delle acque di base delle grotte del Carso goriziano, triestino e sloveno. Altre specie sono legate ad ambienti anchialini, come quelle rinvenute nei laghi sotterranei di grotte costiere del Salento, in Puglia (*Trapezicandona stammeri*, *Pseudolimnocythere hypogea*); rappresentanti del genere *Pseudolimnocythere* sono stati recentemente trovati anche nelle acque salse delle sorgenti carsiche di Poiano, che sgorgano dalle evaporiti triassiche dell'Alta Val Secchia.

Una famiglia di grande interesse per gli studi paleogeografici è quella degli sferomicolidi. Si tratta di specie commensali che vivono esclusivamente su crostacei isopodi stigobi dei generi *Monolitra* (*Sphaeromicola stammeri*, diffusa in tutto l'arco prealpino) e *Sphaeromides* (*Sphaeromicola sphaeromicicola*, presente nel Carso isontino). Allo stesso genere viene ascritta anche una specie commensale su crostacei anfipodi marini, a testimonianza della supposta discendenza da antenati marini sia di questa famiglia di ostracodi sia dei loro ospiti.

L'utilizzo degli ostracodi per le indagini paleogeografiche è rilevante, in virtù della facilità con cui i carapaci si conservano nei sedimenti e fossilizzano: l'elevato numero di specie fossili, accanto alla straordinaria diversità delle specie viventi, permette, infatti, di studiare in dettaglio l'evoluzione dei rappresentanti di questa classe. Le grandi lacune di conoscenza sulle specie stigobie costituiscono purtroppo un impedimento al loro utilizzo nello studio dell'origine ed evoluzione della fauna stigobia.



*Pseudolimnocythere* sp. aff. *hypogea* (circa 100x)

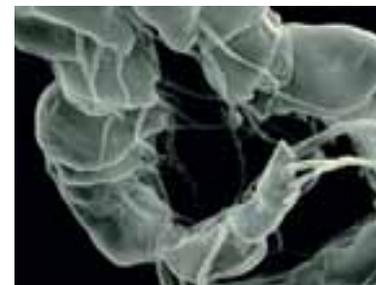
## ■ Copepodi

I copepodi sono uno dei più vasti e diversificati gruppi di crostacei, includendo oltre 13.000 specie descritte, metà delle quali vive come commensale o parassita su altri organismi. I copepodi comprendono dieci ordini, dei quali quattro sono presenti con specie a vita libera nelle acque sotterranee (calanoidi, ciclopoidi, gelieloidi e arpatticoidi). Ad eccezione dei gelieloidi, relegati al Jura svizzero e francese, gli altri tre ordini sono presenti in Italia. Durante la loro lunga storia evolutiva, i copepodi si sono diffusi in tutti i continenti, colonizzando con successo ogni habitat acquatico. Nelle acque dolci sono ampiamente diffusi nelle acque lentiche (dai laghi alle pozze effimere), nei substrati bentici dei corsi d'acqua e in ogni tipologia di acque sotterranee; non mancano nei muschi e nel suolo della lettiera dei boschi e dei prati umidi. I copepodi di superficie hanno un'elevata capacità di dispersione grazie agli stadi di quiescenza, di cui si è ampiamente discusso in altri volumi dei Quaderni Habitat. Nelle specie stigobie, questi stadi, sebbene ipotizzabili, non sono noti con certezza: per questa ragione, le specie esclusive di acque sotterranee usualmente mostrano un basso potere di dispersione ed un elevato tasso di endemismo. Questa caratteristica si manifesta in particolare nei sistemi carsici, mentre le specie degli acquiferi alluvionali occupano areali in genere più ampi, stante la maggiore connettività e connessione di habitat che si manifesta nei sistemi iporreici e freatici.



*Speocyclops* sp. aff. *infernus* (circa 120x)

I copepodi stigobi sono organismi di piccole dimensioni (0,2-1 mm) e, con l'eccezione dei calanoidi, mostrano un'articolazione principale tra il quarto ed il quinto somite toracico che divide il corpo distintamente in due parti (prosoma e urosoma). Il prosoma comprende un cefalotorace e quattro somiti pedigeri. Il cefalotorace porta sei paia di appendici (antennule, antenne, mandibole, maxillule, mascelle e massillipedi), mentre ogni somite ambulacrale porta un paio di arti natatori, conformati a remo (da cui il nome "copepode" che deriva dal greco e significa appunto "piede a remo"). L'urosoma comprende un somite anteriore (che porta il quinto paio di appendici toraciche) e quattro somiti addominali privi di appendici, dei quali l'ultimo, detto somite anale, porta i rami caudali, o furca, che rendono questi organismi inconfondibili.



Antennula prensile di un arpatticoide maschio (circa 850x)

La riproduzione richiede in genere l'intervento di entrambi i sessi e molto rara è la partenogenesi. I maschi si distinguono facilmente dalle femmine per una (calanoidi) o entrambe (ciclopoidi e arpatticoidi) le antennule modificate e conformate a organo di presa per afferrare la femmina. Le uova fertilizzate sono usualmente contenute in una o due sacche ovigere portate dalla femmina. Nelle specie di acque sotterranee il loro numero è spesso molto ridotto; non è raro osservare un solo, grande uovo per sacca. Alcune specie stigobie non producono sacche ovigere, ma rilasciano le uova fertilizzate direttamente nel substrato. Tra i crostacei, i copepodi mostrano uno degli esempi più completi di metamorfosi. Dall'uovo nasce una larva detta nauplio. Vi sono sei stadi naupliari: dopo la quinta muta, il nauplio si trasforma in copepodite, segmentato e simile all'adulto. Seguono quindi altri cinque stadi, definiti copepoditi, prima di raggiungere lo stadio adulto, maturo sessualmente.

Poco è noto circa le esigenze trofiche dei copepodi stigobi. I calanoidi, che conducono vita planctonica, sono filtratori; alcuni ciclopoidi di maggiori dimensioni (*Acanthocyclops*, *Megacyclops*) sono predatori, nutrendosi di altri microorganismi. La maggior parte delle specie è invece onnivora. La principale fonte alimentare per i piccoli copepodi interstiziali (come la quasi totalità degli arpatticoidi e dei ciclopoidi dei generi *Speocyclops* e *Graeteriella*) è la sostanza organica particolata, assieme al biofilm microbico associato.

● **Calanoidi.** L'unica specie stigobia italiana, *Trogloaptomus sketi*, vive nelle grotte del Carso goriziano e triestino, nonché in Slovenia e Croazia. Si ritrova comunemente come planctonico nei laghi sotterranei; quasi nulla è noto sulla sua ecologia.

● *Ciclopoidi*. Sinora, un centinaio di specie sono note per le acque dolci italiane, quasi tutte afferenti alla famiglia dei ciclopidi. Poche si ritrovano in ambiente di acque libere come planctoniche (ad esempio alcuni *Metacyclops* nelle grotte della Venezia Giulia, della Puglia e della Sardegna). La maggior parte vive come epibentonica o interstiziale (ad esempio, i generi *Eucyclops*, *Acanthocyclops*, *Diacyclops*, *Graeteriella* e vari *Metacyclops* e *Speocyclops*). Alcune specie sono legate esclusivamente alla zona vadosa degli ambienti carsici, ove abitano il reticolo di microfessure e le pozze di stillicidio (numerose specie di *Speocyclops*), altre (*Eucyclops*, *Acanthocyclops* e *Metacyclops*) sono esclusive delle acque carsiche freatiche. La segregazione di nicchia è pertanto in genere marcata, anche se l'elettività di habitat può variare in distinte aree geografiche. Sicuramente i ciclopoidi più diffusi e diversificati nelle acque sotterranee italiane appartengono al gruppo *languidoides* del genere *Diacyclops*: si tratta di un complesso di specie, molte delle quali in corso di descrizione, presenti in tutte le regioni italiane. Altre specie di ciclopoidi hanno areali ristretti alle acque carsiche dell'Italia nordorientale (quali *Acanthocyclops troglophilus*, *Acanthocyclops gordani*, *Metacyclops gasparoi*, *Metacyclops postojnae*, *Diacyclops charon*, *Speocyclops infernus* per citarne solo alcuni), o sono più ampiamente distribuite (come *Eucyclops graeteri* lungo l'arco alpino o *Acanthocyclops kieferi* che ha colonizzato le aree prealpine e appenniniche). Degna di nota è la presenza di *Acanthocyclops agamus*, eccezionale specie endemica delle grotte degli Alburni e di aree carsiche dell'Italia centrale, interessante esempio di forma pedomorfica progenetica, fenomeno di cui si parlerà più dettagliatamente nel capitolo dedicato all'ecologia. Anche le specie di acque sotterranee costiere, anchialine, come il ciclopinide *Muceddina multispinosa*, recentemente descritta per grotte della Sardegna, e varie specie di ciclopidi del genere *Halicyclops* presentano indubbio interesse biogeografico. Tutte le specie sotterranee di ciclopidi sinora note sono probabilmente derivate da progenitori che vivevano nelle acque dolci superficiali; anche per quelle di acque salmastre sembra che l'ambiente anchialino (o francamente marino) sia solo un habitat secondario. Per i ciclopinidi l'origine sembra invece marina, ma nessuna specie di questa famiglia si spinge lontano dalle linee di costa.

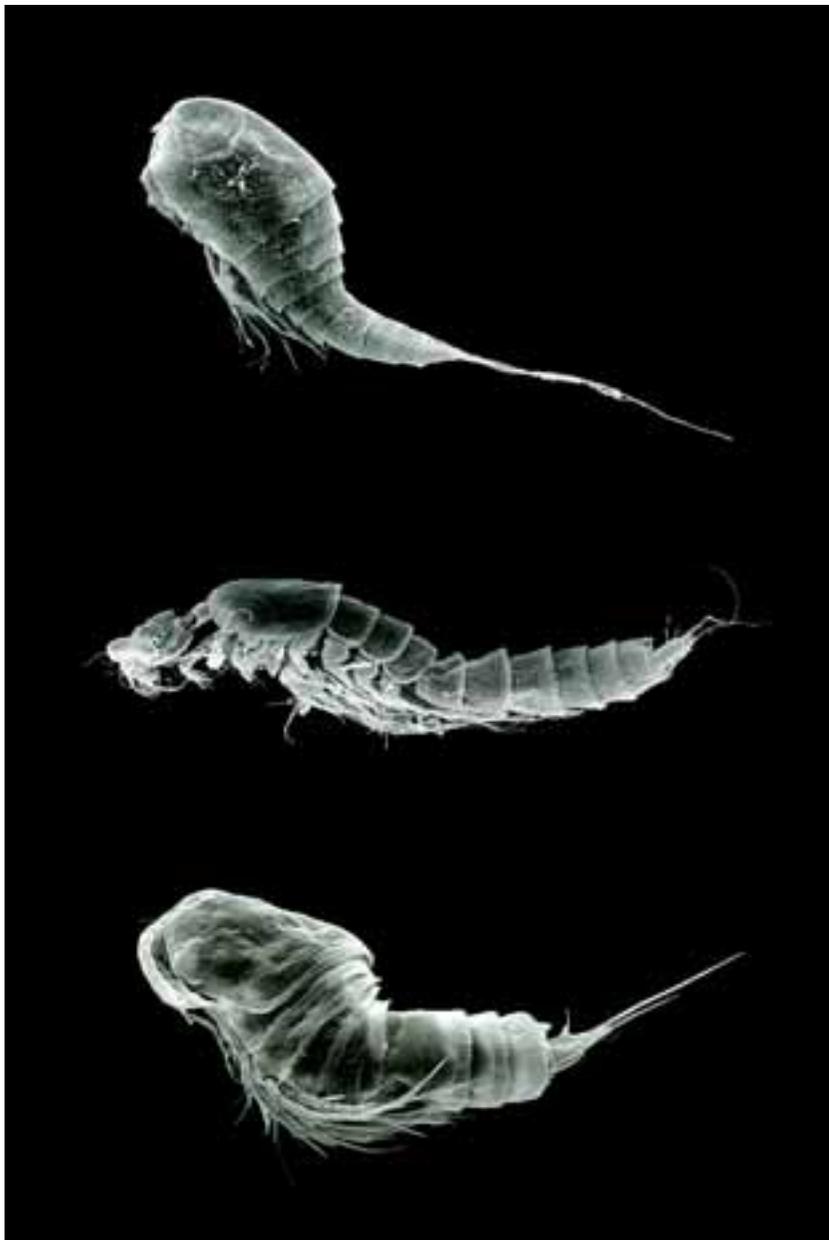
● *Arpatticoidi*. Escludendo le specie delle acque sotterranee marine costiere, che albergano interessanti biocenosi, sono note sei famiglie e circa 160 specie di arpatticoidi nelle acque dolci continentali, delle quali la metà circa è ascrivibile alla famiglia dei cantocamptidi. L'ordine comprende numerose specie bentoniche e interstiziali, molto comuni in tutte le tipologie di habitat sotterranei. L'origine delle specie stigobie degli arpatticoidi è composita: troviamo specie di recente o antica origine marina (come tra gli ameiridi o gli ectinosomatidi) accanto a specie derivate da progenitori dulciacquicoli di superficie (come la maggior parte dei cantocamptidi). Estremamente numerose sono le

specie endemiche, molte delle quali ristrette a singole aree carsiche (come quelle dei generi *Nitocrella*, *Elaphoidella*, *Lessinocamptus*, *Moraria*, *Morariopsis* e *Paramorariopsis*). Numerose sono le specie di recente scoperta o in corso di descrizione, che popolano le microfessure nelle rocce carbonatiche o le piccole vaschette di stillicidio e i rivoletti di percolazione della zona vadosa delle grotte. La natura di questi habitat e l'isolamento dei diversi massicci carbonatici in seguito al progredire del carsismo hanno presumibilmente favorito i meccanismi di speciazione per vicarianza dando origine a un numero elevato di endemiti.

La maggior parte delle specie endemiche in acque carsiche è nota dalle grotte prealpine e della Sardegna. Nel corso degli ultimi anni sono state però rinvenute nei sistemi carsici profondi del Massiccio del Gran Sasso e in quelli degli Alburni e degli Aurunci specie appartenenti al genere *Pseudectinosoma* che, prima di questa sensazionale scoperta, annoverava una sola specie marina a distribuzione anfiatlantica e una stigobia in acque sotterranee francesi. Il rinvenimento nelle acque sotterranee italiane di membri di questo enigmatico genere di ectinosomatidi è di grande rilevanza biogeografica: il genere è infatti sconosciuto per l'intero bacino mediterraneo e pertanto le specie stigobie d'acqua dolce potrebbero essere elementi relitti, unici sopravvissuti, di una antica fauna scomparsa dall'ambiente marino di origine, durante la crisi di salinità del Mediterraneo nel corso del Miocene. Il sorprendente ritrovamento di *Pseudectinosoma galassiae* in acque sotterranee australiane conferma l'origi-



*Elaphoidella pseudophreatica* (circa 50x)



Copepodi arpatticoidi fotografati al microscopio elettronico a scansione; dall'alto in basso: *Pseudeutinosoma reductum*, *Nitocrella pescei* ed *Elaphoidella elaphoides* (circa 200x)

ne molto antica del genere, probabilmente risalente alla frammentazione del grande mare della Tetide nel Terziario.

Anche nelle acque sotterranee che scorrono in terreni alluvionali non mancano le specie endemiche come ad esempio nei generi *Nitocrella*, *Parapseudoleptomesochra* ed *Elaphoidella*, con areali tuttavia più estesi che non nell'ambiente carsico. Una peculiarità è invece rappresentata dal genere *Parastenocaris*, letteralmente "polverizzato" in una miriade di specie, la maggior parte delle quali nota per una o pochissime località. Solo in Italia si annoverano 35 parastenocaridi (incluso anche le specie ascritte all'affine genere *Simplicaris*), ma molte altre sono in attesa di essere descritte. Si tratta dei copepodi più minuti (raramente superano i tre decimi di millimetro di lunghezza), dal corpo vermiforme e con appendici ridotte, che conferiscono loro la possibilità di muoversi tra i minuti spazi esistenti tra i granelli di sabbia o ghiaia nell'ambiente interstiziale.

#### ■ Batinellacei

I batinellacei sono un ordine di crostacei malacostraci sincaridi interamente stigobio, di origine molto antica, secondo taluni ricercatori diversificatosi già nel Paleozoico nelle acque costiere litorali, nelle lagune e negli estuari, da dove avrebbero colonizzato le acque continentali prima della frammentazione della Pangea, diffondendosi poi nelle acque sotterranee. Questo affascinante scenario, sebbene ancora ipotetico, farebbe ritenere che i batinellacei siano dei veri e propri "fossili viventi" e dimostrerebbe come lo studio della tassonomia di questi organismi stigobi sia indissolubilmente legato ai grandi eventi paleogeografici che hanno modellato la superficie del Pianeta.



*Bathynella skopljensis* (circa 15x)

Sono note circa 170 specie di batinellacei, tutte di piccole dimensioni (da 0,5 a 3,5 mm), anoftalme, diafane, e caratterizzate dal corpo allungato, talora vermiforme. L'assenza di carapace e l'ultimo segmento addominale, detto telson, libero, assieme all'assenza di un marsupio per le uova (presente negli isopodi, anfipodi e termosbenacei) caratterizzano nettamente questo gruppo di malacostraci.

La fauna italiana è ancora poco nota e studiata; il primo batinellaceo in Italia è stato scoperto nel 1954, nell'ambiente interstiziale dell'Adige a Verona (*Anthrobathynella stammeri*); da allora poche altre specie sono state descritte, appartenenti ai generi *Bathynella*, *Hexabathynella*, *Hispanobathynella*, *Meridiobathynella* e *Sardobathynella*. Comprendono esclusivamente specie interstiziali

iporreiche o legate alle acque di percolazione delle grotte. Si tratta di specie stenoterme, talora legate ad acque fredde come testimonia il recente ritrovamento di questi organismi in stazioni di alta quota sulle Alpi.



*Monodella stygicola* (circa 15x)

formato dal carapace differenzia nettamente questo gruppo dagli altri malacostraci.

La storia evolutiva dei termosbenacei è probabilmente legata alle regressioni marine della Tetide; la distribuzione delle specie è spesso puntiforme, e di grande interesse biogeografico. Il nome, che farebbe pensare a specie tipiche di acque termali, trae in inganno: esso deriva infatti dalla prima specie descritta, scoperta, questa sì, proprio in una sorgente termale africana.

In Italia sono presenti quattro specie, tre delle quali endemiche del nostro Paese, tutte viventi in acquiferi saturi. *Limnosbaena finki* è presente in acque carsiche e alluvionali dell'Italia nordorientale (la sua distribuzione si estende sino alla Bosnia); *Monodella stygicola* è presente esclusivamente in ambienti carsici della Puglia, raramente in terreni alluvionali; *Tethysbaena argentarii* è specie endemica delle acque anchialine della Grotta di Punta degli Stretti (Argentario), mentre *Tethysbaena siracusae* è endemica dell'area carsica di Porto Palo nella Sicilia sud-orientale.



*Spelaeomysis bottazzii* (circa 1x)

### ■ Termosbenacei

I termosbenacei, come i batinellacei, sono un ordine di crostacei malacostraci di origine molto antica, diffusi con una trentina di specie, tutte stigobie, d'acqua dolce o lievemente salmastra, distribuite dai Caraibi all'area circum-mediterranea, in Africa orientale, Asia Orientale e Australia. La presenza di un marsupio ovigero dorsale

### ■ Misidacei

I misidacei sono crostacei malacostraci essenzialmente marini o di acque salmastre, presenti in Italia con due specie dei generi stigobie *Stygiomysis* e *Spelaeomysis*, confinate nelle acque dolci o anchialine delle aree carsiche pugliesi. Nel bacino del Mediterraneo esiste un terzo genere stigobio (*Troglomysis*) nel

Carso dinarico. Si tratta di specie di dimensioni cospicue tra gli stigobi (2-3 cm di lunghezza), che si rinvencono frequentemente nei laghetti, più raramente nei siti con acque correnti. Sono organismi detritivori e saprofiti.

*Spelaeomysis bottazzii*, specie eurialina ed euriterma, è stata osservata prevalentemente in ambienti anchialini, dal Gargano al Salento, anche in acque inquinate. *Stygiomysis hydruntina* è invece specie più rara, che popola presumibilmente i sistemi idrici più profondi, poiché è stata sinora raccolta solamente quando la falda idrica era in fase di ricarica; è nota solo per il versante ionico della provincia di Lecce. Le due specie possono localmente convivere. Sebbene alcune ricerche elettroforetiche abbiano suggerito un'origine piuttosto recente delle due specie, forse pliocenica, la presenza di specie affini in Messico, nell'area caraibica e nell'Africa orientale depone a favore di una loro origine ben più antica: si potrebbe trattare di elementi di antica origine tetidiana.



*Proasellus franciscocoli* (circa 6x)

### ■ Isopodi

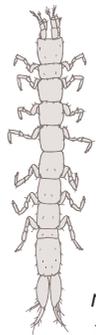
Si tratta di un ordine molto diversificato di crostacei malacostraci, con oltre 10.000 specie note. Si suppone che gli isopodi abbiano colonizzato le acque sotterranee italiane a partire sia da progenitori marini (cirolanidi, microparaselidi, microcerberidi) sia dalle acque dolci superficiali (aselloti e forse sferomatidi).

Ogni famiglia è un microcosmo peculiare ed il loro studio rivela problematiche biogeografiche di grande interesse.

*Asellidi*. Quasi tutte le specie stigobie di questa famiglia sono endemiche italiane. *Asellus cavernicolus* vive nel bacino del Fiume Timavo (Carso triestino); i risultati di recente conseguiti con metodi molecolari fanno ritenere che si tratti di una specie relitta, risalente ad una colonizzazione pre-glaciale dell'area carsica triestina da parte della specie epigea *Asellus aquaticus*. Il genere *Proasellus* annovera invece in Italia, accanto a varie specie di superficie, numerose entità stigobie, sia cavernicole che interstiziali. Il genere si è diversificato in numerose linee filetiche, la cui tassonomia necessita ancora di essere chiarificata: il gruppo *deminutus* nell'Italia nord-orientale; il gruppo *pavani*, nelle Prealpi centro-orientali; il gruppo *cavaticus*, presente in Francia e nelle estreme propaggini occidentali del Piemonte e della Liguria, in ambiente cavernicolo (*P. cavaticus* e *P. franciscocoli*); il gruppo *patrizii*, esclusivo di acque sotterranee della Sardegna. Accanto a questi sono presenti nell'area appenninica numerose specie ad affinità incerte. *P. ligusticus*, distribuito dalla Liguria alle Alpi Apuane e *P. acutianus*, diffuso in Toscana, Lazio e Isola d'Elba, sono le

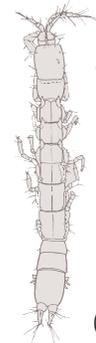
specie a più ampia distribuzione. Altre specie sono note per singole località o aree molto ristrette, come *P. amiterninus*, *P. diana*, *P. adriaticus* e *P. faesolanus*. All'affine genere *Chthonasellus* è ascritta la specie *Chthonasellus bodoni*, endemica di acque carsiche e interstiziali del Cuneese, per la quale sono state ipotizzate affinità filogenetiche col genere francese *Gallasellus*.

**Stenasellidi.** Si tratta di una famiglia che include esclusivamente specie stigobie di origine molto antica, presenti in Toscana (*Stenasellus* gruppo *racovitza*) e Sardegna, sia in grotte che nell'ambiente interstiziale. Utilizzando tecniche di biologia molecolare, è stato possibile individuare in Sardegna varie specie endemiche, delle quali due (sinora attribuite a *S. racovitza*) mostrano affinità con specie francesi, altre due (*S. nuragicus* e *S. assorgia*) rivelano affinità con specie dell'Europa orientale ed altre due ancora, individuate nel Nuorese, sono affini a specie della Penisola Iberica. Una datazione preliminare basata sull'"orologio molecolare" ha suggerito che la separazione tra le diverse linee filetiche risale a circa 28 milioni di anni fa (Miocene superiore). Si tratta di una delle più avvincenti "prove" biologiche della complessa storia della frammentazione della Tirrenide.



**Microparasellidi.** Famiglia di isopodi di piccole dimensioni (pochi mm) che hanno colonizzato gli habitat interstiziali a partire da antichi progenitori di origine marina nel corso di varie fasi regressive del Mediterraneo. La loro distribuzione ricalca, infatti, le antiche linee di costa dei mari terziari. Si conoscono sei specie italiane ascritte al genere *Microcharon* (vedi disegno), quasi esclusivamente interstiziali. Tra queste, solo *Microcharon marinus* è legato ad acque sotterranee di transizione lungo le coste mediterranee; la localizzazione geografica delle altre specie (come *Microcharon novariensis*, rinvenuto in fontanili piemontesi) ne testimonia la relittualità.

**Microcerberidi.** Si tratta di una famiglia comprendente specie prevalentemente marine, nota nelle acque dolci sotterranee italiane con la sola specie relitta *Microcerberus ruffoi* (vedi disegno), rinvenuta nella falda freatica dell'Adige.



**Cirolanidi.** Questa famiglia comprende per lo più specie marine e due sole specie stigobie italiane. *Sphaeromides virei* vive nelle acque di base del Carso goriziano. Di notevoli dimensioni (supera i 3 cm di lunghezza), è un vorace predatore. Il suo areale di distribuzione, tipicamente illirico, e la sua frammentazione in sottospecie endemiche depongono a favore di un antico insediamento nelle acque sotterranee del Carso dinarico. *Typhlocirolana* aff. *mora-guesi* è invece una specie esclusiva dell'area carsica di Porto Palo (Siracusa), distinta con tecniche di biologia molecolare da *T. mora-*

*guesi* (Isola di Maiorca). Si tratta presumibilmente di un elemento paleomediterraneo.

**Sferomatidi.** Numerose specie del genere *Monolistra*, ampiamente diffuso nell'area balcanica, sono distribuite dal confine italo-sloveno al Comasco, ove popolano le acque carsiche sotterranee delle grotte dell'arco prealpino. La loro assenza a Nord della linea che demarca il limite meridionale dei grandi ghiacciai quaternari ne testimonia l'insediamento nelle acque sotterranee probabilmente nel Pliocene, a partire presumibilmente da progenitori dulciacquicoli di superficie, oggi estinti. Ricerche condotte con metodi molecolari, attualmente in corso, permetteranno di chiarirne la storia evolutiva. Ogni specie o sottospecie è endemica di un ristretto massiccio carsico. *Monolistra schottlaenderi*, esclusiva degli acquiferi carsici saturi del Carso isontino e triestino, è l'unico rappresentante italiano del sottogenere *Microlistra*, diffuso in Slovenia e Croazia. Le specie di questo sottogenere sono caratterizzate dalla presenza di tubercoli dorsali, talora robusti e prolungati in lunghe spine, interpretabili come efficaci strutture difensive, in particolare quando l'animale si appallottola. Tra le altre specie, a tegumenti lisci, ricordiamo *Monolistra julia*, endemica delle grotte delle Prealpi Giulie ove popola i ruscelli e rivoletti di stillicidio: è dotata di due appendici caudali, dette uropodi, molto sviluppate. Le altre specie sono prive di uropodi o questi sono atrofici e quasi invisibili; la più occidentale (*Monolistra pavani*) si rinviene nel torrente sotterraneo del Buco del Piombo, in provincia di Como.



*Monolistra racovitzae* (circa 5x)



Specie del genere *Niphargus*; in alto: *N. costozae*; al centro: *N. longicaudatus*; in basso a sinistra: *N. pescei* (sopra) e *N. transitivus* (sotto); in basso a destra: *N. bajuvaricus grandii* (circa 3x)

## ■ Anfipodi

Ordine di crostacei malacostraci ricco di specie marine e d'acqua dolce, talora subterrestri, che hanno colonizzato le acque sotterranee sia direttamente dal mare, sia a partire da progenitori un tempo presenti nelle acque limniche di superficie. L'ordine è presente in Italia con oltre un centinaio di specie stigobie, quasi tutte endemiche.



*Bogidiella* sp. (circa 10x)

**Bogidiellidi.** Famiglia comprendente nelle acque dolci italiane sette specie stigobie, prevalentemente interstiziali, talora eurialine. *Bogidiella albertimagni* (presente nella Pianura Padana) e *Bogidiella aprutina* sono le uniche specie continentali; le altre sono endemiti tirrenici, presenti in Sardegna e nell'Isola d'Elba.

**Gammaridi.** La famiglia comprende quasi esclusivamente specie di superficie. Tra quelle esclusive di acque sotterranee ed endemiche italiane, due specie di *Tyrrhenogammarus* sono presenti in acquiferi carsici della Sicilia sud-orientale (*T. catacumbae*) e della Sardegna (*T. sardous*), una specie di *Longigammarus* (*L. planasiae*) è stata raccolta recentemente in un pozzo dell'isola calcarea di Pianosa (Arcipelago Toscano) ed infine un elemento più specializzato, *Ilvanella inexpectata*, è noto di acquiferi alluvionali dell'Isola d'Elba e della Toscana.

**Hadziidi.** Il genere *Hadzia*, presumibilmente un antico relitto tetidiano, è presente in Italia con quattro specie. *Hadzia fragilis stochi*, sottospecie endemica con appendici molto allungate e delicate, è stata descritta per le acque carsiche di base del Carso triestino e isontino. *Hadzia minuta* è nota per le acque carsiche del Salento, mentre *H. adriatica* è stata raccolta in altri pozzi pugliesi. Una specie ancora in corso di descrizione è stata recentemente rinvenuta nella Sardegna meridionale.

**Nifargidi.** Il genere *Niphargus* (oltre 250 specie note, una settantina delle quali presente in Italia, di dimensioni che vanno da 3 sino a 40 mm) presenta una tassonomia intricata e controversa, in corso di revisione con l'ausilio di tecniche molecolari. L'areale di distribuzione del genere comprende gran parte dell'Europa (Penisola Iberica ed estreme regioni settentrionali escluse) e si estende verso Est sino all'Iran. Sulla base di questa distribuzione è stato supposto che il genere abbia colonizzato le acque dolci superficiali europee a partire dai bacini della Paratetide terziaria, per poi colonizzare le acque sotterranee; il recente rinvenimento di esemplari fossili in ambre baltiche, molto simili alle specie attuali, depone a favore di un'origine ancora più antica. Il

maggior numero di specie, quasi tutte endemiche, è concentrato nell'area alpina e padana; sono qui presenti numerose linee filetiche distinte, ma ancora mal definite (i cosiddetti gruppi *stygius*, *kochianus*, *aquilex*, *bajuvaricus*, per citarne solo i principali). La diversità del genere decresce scendendo lungo l'Appennino, dove ritroviamo principalmente specie afferenti ai gruppi *speziae* (Appennino settentrionale e centrale), *longicaudatus* (diffuso in tutto l'Appennino, in Sicilia, in Sardegna e nelle isole minori) e *orcinus*. Quest'ultimo gruppo comprende numerose specie ad affinità balcaniche (legate esclusivamente ad acquiferi carsici), che sono penetrate in territorio italiano nel Carso giuliano a Nord-Est e, forse per via transadriatica, nei massicci carbonatici dell'Appennino centro-meridionale e della Puglia. Accanto a questi gruppi troviamo numerose specie ad affinità incerte; tra queste riveste interesse *Niphargus stefanellii* (noto per grotte dell'Italia centro-meridionale), che presenta affinità con specie illiriche di acque anchialine e colonizza in Italia anche acque sulfuree.

Le specie di *Niphargus*, molto diversificate per quanto concerne la struttura e le dimensioni corporee, hanno colonizzato tutte le tipologie di habitat sotterranei. Nei grandi laghi delle acque carsiche di base troviamo specie di grandi dimensioni (2-4 cm), con antenne ed appendici allungate e grossi arti anteriori conformati a pinza (gnatopodi), atti alla predazione (ad esempio *Niphargus steuerei*, *N. tridentinus*). All'opposto nell'ambiente interstiziale troviamo specie di minute dimensioni (3-10 mm) con corpo "globuliforme" (*Niphargus pupetta*, *N. transitivus*), oppure allungato e "vermiforme" (*Niphargus bajuvaricus grandii*, *N. italicus*), a regime alimentare probabilmente onnivoro. Altre specie ancora colonizzano acquiferi subsuperficiali, spesso non carsici, o addirittura si ritrovano nei suoli umidi e presentano corpo allungato (*Niphargus dolienensis* e varie specie del gruppo *longicaudatus*). Infine, è presente in Italia l'unica specie dell'affine genere *Carinurella* (*C. paradoxa*), che presenta un corpo globoso con tendenza alla volvazione, con appendici tozze e corte, e vive nelle acque interstiziali del Friuli Venezia Giulia.

*Salentinellidi*. Famiglia di anfipodi ad affinità incerte, forse paleomediterranea, che include solo specie stigobie originatesi da ignoti progenitori marini. La tassonomia delle specie di *Salentinella* è ancora oggetto di revisione; la specie più diffusa, *Salentinella angelieri*, tipicamente interstiziale e frequente in acque salmastre non lontane dalla linea di costa, è, infatti, riportata in letteratura anche per grotte di massicci carsici isolati, in ambiente montano, dove sono presenti probabilmente altre buone specie, come *Salentinella franciscoloi* della Liguria. *Salentinella gracillima* è, invece, un elemento esclusivo delle acque sotterranee pugliesi.

*Ingolffiellidi*. Famiglia comprendente numerose specie stigobie dal corpo allungato, presenti prevalentemente nell'ambiente interstiziale, sia marino che

d'acqua dolce. Una sola specie è stata sinora rinvenuta in Italia in acque dolci sotterranee: *Ingolffiella (Tyrrhenidiella) cottarellii*, di una grotta dell'Isola di Tavolara (Sardegna).

*Metaingolffiellidi*. Famiglia comprendente la sola specie *Metaingolffiella mirabilis*, di cospicue dimensioni (3 cm), raccolta una sola volta, in numero elevato di esemplari, nell'acqua pompata da un profondo pozzo carsico del Salento, descritta nel 1969 e mai più ritrovata. Si tratta probabilmente di uno dei più antichi paleoendemiti della fauna italiana. La struttura del corpo e la conformazione dei gnatopodi fanno ritenere che si tratti di un predatore.

*Pseudoniphargidi*. Famiglia che annovera solo specie stigobie, particolarmente diversificata nel bacino del Mediterraneo. In Italia sono note poche specie, presenti sia in ambiente interstiziale che in grotte non lontane dalla linea di costa, in relazione alla probabile diretta origine marina. Due di queste (*Pseudoniphargus africanus italicus* e *P. sodalis*) sono presenti in Sicilia ed una (*Pseudoniphargus planasiae*) nell'Arcipelago Toscano; *Pseudoniphargus adriaticus*, raccolto in pozzi nei dintorni di Bari, è segnalato anche per le Isole Pelagie (ma lo status tassonomico di tali popolazioni è incerto). Esemplari ancora in corso di studio sono stati infine raccolti in Sardegna.

*Metacrangonictidi*. Famiglia a distribuzione anfiatlantica, che include solo specie stigobie di origine marina, ben diversificata nel bacino del Mediterraneo. In Italia è presente solo *Metacrangonyx ilvanus*, endemico dell'Isola d'Elba, ove è stato recentemente rinvenuto in un unico pozzo, in terreni alluvionali.



*Salentinella angelieri* (circa 30x)



*Troglolaris anophthalmus*



*Typhlocaris salentina*

## ■ Decapodi

Nella fauna italiana i decapodi stigobi sono rappresentati solamente da due generi presenti in acque carsiche di base: *Troglolaris* (Carso isontino e triestino) e *Typhlocaris* (Puglia).

Secondo le più recenti ricerche, esistono in Italia due specie di gamberetti afferenti al genere *Troglolaris* appartenenti al gruppo *anophthalmus*, di difficile distinzione morfologica, ma nettamente separabili con metodi di biologia molecolare e conviventi in alcune grotte. Queste potrebbero essere riferibili a *T. anophthalmus* (Carso goriziano) e *T. planinensis* (Carso triestino), ma la posizione tassonomica del materiale italiano necessita ancora di essere chiarita. Per le specie stigobie del genere *Troglolaris* era stata postulata una diretta origine da progenitori

marini. Un recentissimo studio di biologia molecolare condotto dall'Università di Lubiana ha permesso di datare la divergenza del gruppo *anophthalmus*, più occidentale, da quello dinarico-caucasico a 6-11 milioni di anni fa e l'inizio della speciazione all'interno del gruppo *anophthalmus* tra 3,7 e 5,3 milioni di anni fa, postulando pertanto un'origine marina molto antica ed una colonizzazione delle acque sotterranee da parte di popolazioni già presenti nelle acque dolci superficiali.

La terza specie italiana di decapodi stigobi, *Typhlocaris salentina*, è, invece, endemica di grotte pugliesi. Scoperta per la prima volta nella Grotta Zinzulusa a Castro Marina nel 1922, è stata trovata successivamente in varie altre grotte del Salento, delle Murge e del Gargano. L'eccezionalità di questo gambero, cieco e depigmentato, risiede nelle sue dimensioni (può raggiungere una lunghezza di ben 13 cm). Si tratta di un predatore che si nutre di misidacei o organismi stigosseni.

Al genere *Typhlocaris* appartengono altre due specie stigobie presenti in acque sotterranee di Israele e Libia: si tratta forse di un antico elemento paleo-mediterraneo, relitto di una fauna superficiale pre-pleiocenica, legata a climi sub-tropicali, ormai estinta. Per questo genere purtroppo non esistono ancora dati molecolari.

## ■ Anfibi

Il proteo (*Proteus anguinus*) è l'unico anfibio stigobio della fauna paleartica. Il *pétit dragon* delle grotte di Postumia (Slovenia), scoperto dal Valvasor nel lontano 1689 e descritto dal Laurenti nel 1768, è il più noto degli animali sotterranei sinora descritti e forse, per certi versi, il più affascinante. Il corpo è anguilliforme; gli occhi negli adulti sono atrofici e nascosti sotto la pelle; il colore è biancastro tendente al rosato.

Il proteo, però, è noto soprattutto per la neotenia, obbligatoria ed irreversibile: raggiunge infatti la maturità sessuale pur mantenendo caratteri larvali, tra cui spiccano le appariscenti branchie esterne rosse, che conserverà per tutta la vita. Il proteo è un predatore e si ciba prevalentemente di altri organismi acquatici, anche stigosseni.

Il proteo è oviparo: le uova vengono deposte in natura una alla volta nell'arco di circa un mese, in numero di 20-80, attaccate sulle rocce e sotto le pietre. Le larve, grigiastre, possiedono occhi ben distinti sino all'età di circa due mesi e fino a 3 si nutrono esclusivamente delle riserve del sacco vitellino. In natura la riproduzione avviene raramente prima del decimo anno di età.

L'origine ed antichità del proteo è spesso dibattuta. Resti fossili di proteidi sono stati trovati a Bernissart in Belgio assieme a quelli degli iguanodonti e risalgono al Cretaceo inferiore: in quel periodo vivevano nelle acque superficiali. La colonizzazione delle acque carsiche sotterranee dell'area dinarica ove



Le acque carsiche di base del Carso goriziano ospitano il proteo



Proteo (*Proteus anguinus*)

il proteo oggi vive dovrebbe essere iniziata a partire dal Pliocene, con il progredire del carsismo. La scoperta, avvenuta nel Carso sloveno nel 1994, di una sottospecie (*Proteus anguinus parkelj*) oculata e pigmentata, geneticamente affine alle popolazioni stigobie della stessa area, deporrebbe a favore di una origine delle popolazioni sotterranee più recente, almeno in certe aree. Recenti studi molecolari inducono infatti a supporre che vi siano più specie stigobie di proteo.

In Italia il proteo è noto solo per le acque di base di grotte del Carso isontino e triestino. Una popolazione isolata esiste nella Grotta Parolini ad Oliero, in provincia di Vicenza: si tratta di una immissione, effettuata nel 1850, di esemplari provenienti dalla Slovenia.

Il proteo è l'unica specie stigobia italiana inclusa nell'allegato II della Direttiva Habitat, dove è considerata come prioritaria; la specie è inserita anche nell'allegato IV ed è pertanto sottoposta ad un rigido regime di protezione.

### ■ Le province stigofaunistiche italiane

Come abbiamo potuto osservare analizzando i singoli gruppi tassonomici, l'attuale distribuzione geografica delle specie stigobie in Italia è principalmente il prodotto di una serie di eventi che hanno operato in tempi antichi (i cosiddetti fattori storici) e, in minor misura, dei fattori ecologici, che si usa dire agiscano in "tempo reale". Il ruolo di entrambi i fattori verrà discusso in dettaglio nel capitolo riguardante gli aspetti ecologici.

Poiché più gruppi tassonomici mostrano storie evolutive comuni che sono state plasmate dalle vicissitudini paleogeografiche del nostro Paese, il territorio italiano può essere suddiviso in aree che presentano una certa omogeneità faunistica per quanto attiene gli endemiti che le popolano. Questi territori prendono il nome di province stigofaunistiche. Si tratta di generalizzazioni che non possono predire la composizione attuale della fauna in un singolo acquifero, che è influenzata anche da eventi locali, ma permettono tuttavia di illustrare l'attuale assetto della stigofauna italiana e spiegare la localizzazione dei più importanti centri di endemismo.



Nel complesso delle Grotte di Oliero (Veneto) sono stati introdotti, nel 1850, alcuni esemplari di proteo provenienti dalla Slovenia



Le province stigofaunistiche italiane

● **Provincia dinarica.** Si tratta di un'area che interessa solo marginalmente l'estrema propaggine orientale del nostro Paese. Si tratta del cosiddetto Carso classico, un ellissoide di circa 200 km<sup>2</sup> di superficie, la cui stigofauna è comune a quella del Carso dinarico sloveno, istriano e dalmato. Interessata da un carsismo molto antico (le cui origini vengono fatte risalire al tardo Miocene), l'area presenta un elevato numero di paleoendemiti. Esclusivi della zona carsica insatura sono i copepodi arpaticoidi del genere *Morariopsis*, il batinellaceo *Bathynella skopljensis* e l'anfipode *Niphargus stygius*. Ma è soprattutto nelle ampie cavità occupate dalle acque carsiche di base che risiede una fauna eccezionale, che trova nel Carso classico il limite occidentale del suo areale di distribuzione. Si tratta di policheti (*Marifugia cavatica*), gasteropodi (*Belgrandia stochi*), ostracodi (*Cypria cavernae*), copepodi calanoidi (*Trogliadipomus sketi*), numerosi ciclopoidi e arpaticoidi (quali *Acanthocyclops troglophilus* e *Nitocrella stochi*). Tra gli isopodi troviamo in quest'area gli unici rappresentanti stigobi italiani del genere *Asellus*, del sottogenere *Microlistra*, e i grossi *Sphaeromides*. Estremamente diversificati sono anche gli anfipodi, con numerosi endemiti (*Niphargus stochi*, *Hadzia fragilis*) ed eccezionale è la presenza dei decapodi del genere *Troglocaris* per finire con lo stigobio più noto di tutti, il proteo (*Proteus anguinus*). Gli acquiferi nelle rocce marnoso - arenacee di quest'area ospitano anch'essi una fauna endemica di notevole interesse, che non presenta alcuna specie in comune con quella degli adiacenti acquiferi carsici. Tra i principali "marcatori" biogeografici troviamo il gasteropode *Istriana mirnae* e i grossi anfipodi *Niphargus spinuliferum* e *Niphargus krameri*.

*Sphaeromides virei* (circa 1x)

● **Provincia alpina.** Per provincia stigofaunistica alpina viene indicata in realtà una compagine territoriale molto complessa, legata alle vicissitudini dell'orogenesi alpina, suddivisibile in una porzione settentrionale (alpina in senso stretto), che si sviluppa a Nord del limite meridionale delle grandi glaciazioni quaternarie, ed in una porzione meridionale prealpina, delimitata a Sud dalle alluvioni recenti della Pianura Padana. L'area alpina ha una fauna stigobia molto povera; gli elementi caratterizzanti sono costituiti da specie frigidostenoterme, che hanno seguito il ritiro dei grandi ghiacciai quaternari, ricolonizzando

gli acquiferi, in rocce carbonatiche o cristalline, dell'arco alpino. Vi annoveriamo, in particolare, alcuni anfipodi (*Niphargus forelii*, *Niphargus similis*, *Niphargus strouhali*) presenti anche a quote elevate, oltre i 2000 m s.l.m. Ad essi si accompagnano poche specie di copepodi e batinellacei. Completamente diversa la situazione nell'area prealpina, caratterizzata da un elevato numero di endemiti localizzati nei diversi massicci carsici nei quali è frammentata. Il principale contingente biogeografico è di origine orientale e raggiunge ad Ovest gli ultimi lembi calcarei delle Prealpi comasche, con qualche genere che arriva al Monte Fenera, in Piemonte (idrobioidei del genere *Iglica*, arpatticoidi del genere *Paramorariopsis*). Generi-guida di quest'area sono numerosi gasteropodi idrobioidei (*Bythiospeum*, *Hauffenia*, *Hadziella*, *Iglica*, *Paladilhropsis*), arpatticoidi (*Lessinocamptus*, *Paramorariopsis* accanto a vari gruppi di specie del genere *Elaphoidella*), crostacei anfipodi (*Niphargus* del gruppo *stygius*) e isopodi (*Monolistra*, *Proasellus*). Le Prealpi occidentali e liguri sono più povere di specie stigobie e presentano maggiori affinità con la fauna francese d'oltralpe (*Proasellus* del gruppo *cavaticus*) o con la Provincia appenninica (*Alzoniella*, *Niphargus* del gruppo *longicaudatus*).

● **Provincia padana.** Le alluvioni della pianura Padano-Veneta, che si spingono nelle vallate alpine e appenniniche, sono ben caratterizzate da numerose specie endemiche. Anche in quest'area, come nell'adiacente provincia alpina, prevalgono, pertanto, elementi ad affinità orientali, come l'isopode *Proasellus intermedius* e le numerose specie endemiche di anfipodi (*Niphargus italicus*,



*Diacyclops* gruppo *languidus*, femmine ovigere (circa 70x)

*N. pupetta*, *N. transitivus*, *N. longidactylus*, *Carinurella paradoxa*). Altre specie sembrano, invece, legate alle faune delle grandi pianure dell'Europa centro-orientale, di penetrazione forse più recente; vi annoveriamo vari ciclopoidi dei gruppi *languidus* e *languidoides* del genere *Diacyclops*, il batinellaceo *Anthrobathynella stammeri*, gli anfipodi *Bogidiella albertimagni* e *Niphargus bajuvaricus grandii*. Non mancano infine elementi più antichi, pre-quadernari e di origine marina, relitti forse di regressioni marine plioceniche o forse mioceniche, come gli arpatticoidi ectinosomatidi (di recente scoperta) e gli isopodi dei generi *Microcerberus* e *Microcharon*.

● **Provincia appenninica.** Nonostante la sua ampia estensione, che dall'area del Colle di Cadibona arriva alle Madonie in Sicilia (escludendo la Puglia), la fauna di quest'area si presenta ben caratterizzata. Pur non mancando aree con presenza di specie endemiche (in particolare Appennino Ligure, Monti Alburni, Massiccio del Gran Sasso), troviamo altri settori dove gli endemiti sono, con poche eccezioni, ad ampia distribuzione appenninica. La monotonia faunistica che si può rilevare in alcune componenti della fauna appenninica potrebbe avere spiegazioni soprattutto storiche; il carsismo dell'area è infatti recente, poiché le rocce carbonatiche che oggi affiorano frammentate lungo l'Appennino sono state prevalentemente sepolte da coltri terrigene poco permeabili per tutto l'intervallo mio-pliocenico e sono tornate in esposizione prevalentemente durante il Quaternario. Questi eventi paleogeografici non sono stati dissimili dal Lazio alla Calabria, dove troviamo elementi endemici, non solo ad ampia distribuzio-



Arpatticoidi dei generi *Lessinocamptus* (a sinistra) e *Paramorariopsis* (a destra) (circa 100x)



*Stygiomysis hidruntina* (circa 2x)

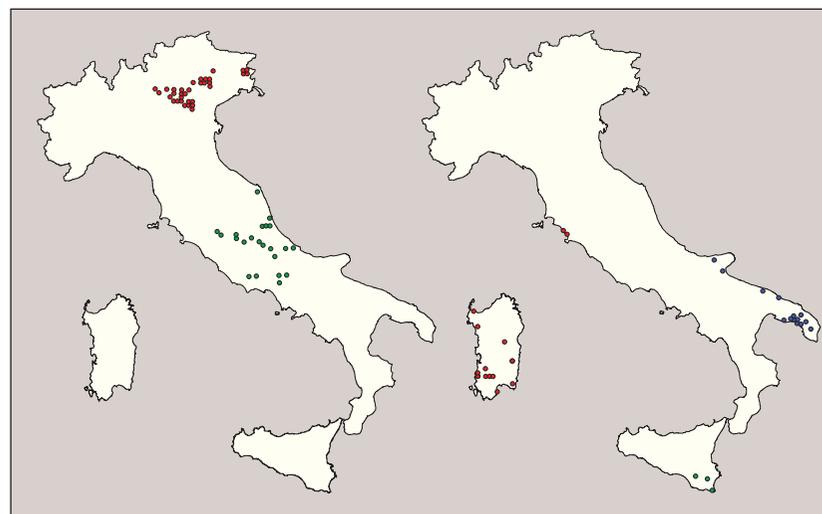
ne geografica lungo l'Appennino, ma anche senza marcate preferenze di habitat (si pensi ai copepodi ciclopoidi del genere *Diacyclops*, agli arpatticoidi quali *Attheyella paranaphtalica* e *Nitocrella stammeri* o agli anfipodi come *Niphargus longicaudatus* che troviamo sia nei recenti acquiferi tufacei dei Monti Sabini come nelle acque carsiche del Cilento o nelle evaporiti calabre). Questo popolamento recente si instaura però sopra un nucleo di paleoendemiti, che caratterizzano diverse aree appenniniche. Così nelle acque sotterranee che scorrono nelle evaporiti triassiche dell'Emilia troviamo *Niphargus poianoi*; nei massicci carsici degli Aurunci, Gran Sasso, e Alburni gli eccezionali copepodi *Acanthocyclops agamus* e specie del genere *Pseudectinosoma*, probabili relitti messiniani. Per quanto riguarda i gasteropodi, delimitano l'Appennino settentrionale i generi *Alzoniella*, *Avenionia* e *Fissuria*, l'Appennino centrale i generi *Arganiella*, *Orientalina* e *Pauluccinella*, mentre il genere *Islamia* si frammenta in specie endemiche settentrionali e centro-meridionali.

● **Provincia pugliese.** Le acque sotterranee pugliesi sono, da un punto di vista faunistico, nettamente distinte da quelle appenniniche e ricche di endemiti specializzati, in particolare nell'ambiente carsico saturo, spesso salmastro. Questo fatto è in relazione, oltre che con l'estensione ed antichità del carsismo, anche con la storia geologica dell'area pugliese, considerata dai paleogeografi come appartenente ad una microzolla di origine distinta da quelle che hanno dato origine alla restante porzione peninsulare dell'Italia. In queste acque sono presenti alcuni eccezionali elementi specializzati, di antica origine marina: tra questi, il porifero *Higginsia ciccaresei*, il gasteropode *Salenthydrobia ferrerii*, gli ostracodi *Trapezicandona stammeri* e *Pseudolimnocythere hypogea*, il termosbenaceo *Monodella stygicola*, l'eccezionale anfipode metaingolfiellide *Metaingolfiella mirabilis*, l'anfipode hadziide *Hadzia minuta* ed il salentinellide *Salentinella gracillima*, i misidacei dei generi *Spelaeomysis* e *Stygiomysis*, il grosso decapode *Typhlocaris salentina*.

● **Provincia tirrenica e sarda.** Si tratta di un'area comprendente la Sardegna, parte dell'Arcipelago Toscano ed isolate aree costiere della Penisola derivate dalla frammentazione della Tirrenide, iniziata a partire già dall'Oligocene. Gli endemiti paleotirrenici presentano affinità filogenetiche con linee evolutive presenti nell'area provenzale e pirenaica, nonché in Corsica. Tra gli

elementi endemici sardi, molto numerosi, ricordiamo i generi di gasteropodi *Sardohoratia* e *Sardopaladilhia*, numerose specie di copepodi ciclopoidi e arpatticoidi, il batinellaceo *Sardobathynella*, l'intera linea filetica di isopodi afferente a *Proasellus patrizii*, gli isopodi del genere *Stenasellus* che contano rappresentanti anche lungo la costa toscana. Sono presumibilmente paleotirrenici il termosbenaceo *Tethysbaena argentarii* del Monte Argentario in Toscana e l'anfipode *Metacrangonyx ilvanus* dell'Isola d'Elba. Altri elementi legati ad acque anchialine in quest'area sono numerosi anfipodi di diretta origine marina, afferenti ai generi *Bogidiella* e *Pseudoniphargus*, nonché il sottogenere *Thyrrhenidiella* del genere *Ingolfiella*. Più dubbie sono le affinità di alcuni generi di gammaridi, come *Longigammarus*, *Tyrrhenogammarus* e l'enigmatica *Ilvanella*.

● **Provincia iblea.** Biogeograficamente composita, la fauna stigobia della Sicilia è ancora poco nota, in particolare per alcuni acquiferi carsici, che si sviluppano talora nei gessi, e per le piane alluvionali. Un'area molto ben caratterizzata da un punto di vista paleogeografico è quella iblea, ed in particolare la falda acquifera dei lembi carsici che si trovano intorno a Porto Palo. In questa piccola area, fortemente compromessa dall'antropizzazione, troviamo eccezionali endemiti, forse paleomediterranei, tra i quali il termosbenaceo *Tethysbaena siracusae*, l'isopode cirolanide *Typhlocirolana* aff. *moraguesi*, gli anfipodi *Tyrrhenogammarus catacumbae* e *Pseudoniphargus duplus*.



Esempi di distribuzione di specie stigobie endemiche; a sinistra, gasteropodi del genere *Paladilhiospis* (prealpino-orientale, cerchi rossi) e *Arganiella* (appenninico, cerchi verdi); a destra, crostacei dei generi *Stenasellus* (tirrenico, cerchi rossi), *Spelaeomysis* (pugliese, cerchi blu) e *Tyrrhenogammarus* (*T. catacumbae*, ibleico, cerchi verdi)

## Aspetti ecologici

DIANA MARIA PAOLA GALASSI

La stigobiologia, cioè la disciplina scientifica che si occupa della biologia delle acque sotterranee, è nata già nel diciottesimo secolo. Tuttavia, la dimensione ecologica di questi ambienti è stata definitivamente riconosciuta e descritta in un esaustivo quadro organico (la monografia *Groundwater Ecology*, riportata in bibliografia) solo nel 1994. Le scoperte nell'ecologia delle acque sotterranee sono pertanto storia recente. Questo fatto può lasciare perplessi; ma la perplessità diviene stupefatta se si pensa che le misure di protezione e gestione della risorsa idrica sotter-

rana, così importante per la sopravvivenza umana, non tengono in alcun conto l'ecologia di questi ambienti. Questo fatto deriva presumibilmente proprio dalle caratteristiche delle acque sotterranee: invisibili ai più, fuori della percezione comune del territorio, completamente al buio, con una fauna costituita (a parte rare eccezioni) da organismi di dimensioni minute.

La biodiversità di questi ambienti è veramente "nascosta", come dice il sottotitolo di questo volume. Questa situazione spiega forse, ma non giustifica, il fatto che l'Uomo, sia nella cultura che nella legislatura, abbia sempre anteposto una visione delle acque sotterranee di tipo utilitaristico a quella ecologica. Si tratta di una visione limitante, come si sarà potuto comprendere leggendo il precedente capitolo, che illustra la complessità, la diversità e l'importanza scientifica della stigofauna.

Non lascia pertanto stupiti se pochi sono i libri italiani dedicati a questi ambienti, soprattutto di carattere geologico e speleologico, e se nessun libro di ecologia sotterranea è stato sinora pubblicato in lingua italiana. In questo capitolo si cercherà di superare questa visione antropocentrica delle acque sotterranee, illustrandone il funzionamento come ecosistemi, ed esaminando i fattori ecologici che regolano la struttura delle loro comunità e ne determinano la biodiversità.



Il fondo di un pozzo artificiale, scavato per l'approvvigionamento idrico

La cascata che fuoriesce dalla risorgiva carsica del Col del Sole (Friuli)

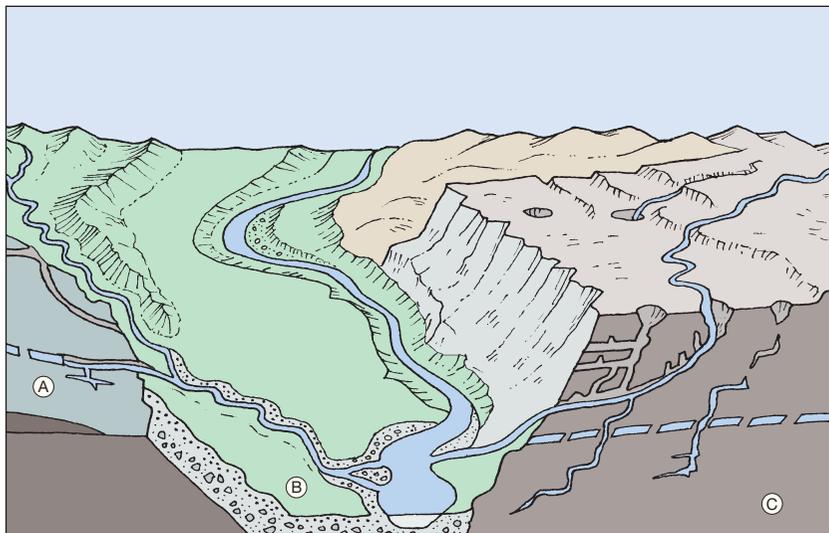


## ■ Gli acquiferi visti dall'ecologo

Sulla base delle caratteristiche idrogeologiche e idrologiche, illustrate nel primo capitolo di questo volume, è possibile distinguere tre grandi tipologie di acquiferi.

Gli acquiferi carsici sono i più studiati da un punto di vista biologico, presumibilmente perché direttamente accessibili all'uomo attraverso le grotte. Essi sono, infatti, definiti da ampie cavità nella roccia madre, di regola carbonatica, accanto ad un complesso sistema di microfessure, formate dalla dissoluzione dei carbonati. A questa tipologia si ascrivono anche le acque che circolano nelle cavità che si sviluppano nei gessi e in quelle che si aprono nei conglomerati, in cui la dissoluzione agisce rispettivamente sulle evaporiti o sulla matrice cementante breccie e puddinghe.

Gli acquiferi carsici sono caratterizzati da importanti variazioni di portata nel ciclo idrologico e, per questa ragione, da un punto di vista ecologico, sono considerati sistemi meno prevedibili. La stabilità è inferiore nel sistema carsico insaturo (vadoso), più direttamente influenzato dall'intensità delle precipitazioni atmosferiche, rispetto al sistema carsico saturo. Tuttavia, la stabilità e prevedibilità di un sistema carsico saturo sono a loro volta funzione dell'antichità e della profondità dell'acquifero. In generale, acquiferi antichi e profondi sono ecologicamente più stabili di acquiferi giovani e superficiali.



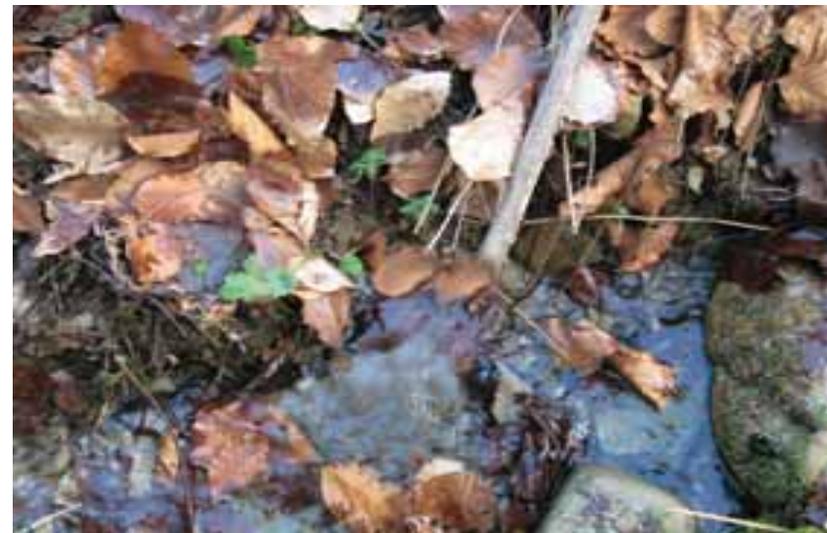
Schema illustrante le tre principali tipologie di acquiferi: litoidi fratturato (A), poroso (B) e carsico (C)

Gli acquiferi porosi o alluvionali sono invece definiti da sedimenti inconsolidati ove gli spazi (detti spazi interstiziali) tra le singole particelle di sedimento variano in funzione del grado di classazione dello stesso. È possibile anche in questo caso distinguere gli acquiferi porosi insaturi o semi-saturi da quelli saturi (falde freatiche).

Gli acquiferi porosi a granulometria medio-fine sono caratterizzati da una maggiore inerzia fisica e un più lungo tempo di residenza dell'acqua rispetto agli acquiferi carsici e, per tali ragioni, sono considerati ecologicamente più stabili e prevedibili.

Gli acquiferi litoidi non carsici presentano in genere una circolazione idrica in fratture (come ad esempio nel caso delle rocce cristalline), in interstrato (come nei terreni marnoso arenacei in facies di flysch) o in cavità di altra origine (come nelle colate laviche dell'Etna). L'acqua circola in fratture le cui dimensioni dipendono dagli eventi che le hanno generate e dal grado di solubilità o erodibilità della roccia. Poco studiati dal punto di vista ecologico, questi acquiferi si comportano in maniera più simile a quelli carsici, quando le fratture o cavità (come nei tubi di lava) sono di ampie dimensioni, o presentano comportamenti intermedi o spesso simili a quelli porosi nel *cortex* superficiale, dove il terreno e la roccia disgregata albergano comunità tipiche dei sistemi porosi.

Un caso particolare è infine costituito dall'ambiente ipotelminorreico. Questo difficile termine non sta ad indicare un vero e proprio acquifero, ma acque che



Ambiente ipotelminorreico

scorrono nello strato superficiale dei terreni, sino a poche decine di centimetri di profondità. Insaturo per definizione, presenta un'ecologia simile a quella degli acquiferi porosi più superficiali, ma con un alto grado di instabilità ed imprevedibilità. In esso possono migrare, per motivi trofici, organismi provenienti dagli acquiferi sottostanti o adiacenti.

Spesso in uno stesso acquifero sono presenti più di una di queste categorie; ad esempio ritroviamo corsi d'acqua in cavità che si aprono al contatto tra flysch e calcare (come in Friuli), o tra calcare e conglomerato (come nelle Prealpi Venete), nel travertino a contatto con rocce tufacee (nel Lazio), tra calcare e gesso (come nelle Grotte di Frasassi), o ancora tra calcare e rocce laviche (come nei Monti Lessini) o tra calcare e rocce granitiche (come in Sardegna). Inoltre, le acque degli acquiferi carsici vengono frequentemente drenate nei materassi alluvionali di fondovalle, con rapporti idrogeologici, e pertanto ecologici, complessi.

#### ■ Gli habitat sotterranei

L'aspetto ecologico saliente che deriva dallo schema classificatorio, descritto nel paragrafo precedente, indica che le diverse tipologie di acquifero offrono in primo luogo una diversa disponibilità di spazio vitale per la fauna, una maggiore o minore complessità strutturale, un diverso grado di disponibilità di risorse alimentari, una maggiore o minore stabilità delle condizioni idrauliche



Habitat carsico insaturo (*microgours*)

che e del chimismo delle acque. In sostanza, le diverse tipologie di acquiferi corrispondono ad altrettante tipologie di habitat e possono, pertanto, albergare faune anche completamente diverse. Ad esempio, gli acquiferi carsici localmente o estensivamente saturi sono spesso caratterizzati dalla presenza di ampi *spazi idrici* (fiumi sotterranei o laghi): non a caso vi si rinvencono gli organismi di maggiori dimensioni (dell'ordine di alcuni centimetri), come i grossi isopodi cirolanidi, i misidacei, i decapodi ed il proteo, l'unico vertebrato stigobio italiano.

L'ambiente carsico insaturo alberga invece organismi di dimensioni più piccole, poiché le raccolte d'acqua in grotta (*gours*, pozze e anche laghetti di stillicidio di cospicue dimensioni) sono solo ambienti di transizione per una fauna che vive prevalentemente in microfessure nelle rocce carbonatiche sovrastanti, adiacenti o sottostanti la raccolta idrica.

Gli acquiferi porosi a granulometria medio-fine offrono, invece, un ridotto spazio vitale e solo organismi animali di piccole dimensioni (in genere inferiori al centimetro, spesso inferiori al millimetro, in funzione della granulometria), e con peculiari adattamenti, hanno avuto, e hanno tuttora, la possibilità di colonizzare questo ambiente. Gli acquiferi fratturati, secondo la loro natura, mostrano una certa polivalenza dimensionale, ospitando sia animali di dimensioni relativamente grandi (sino a 4 cm nei grossi anfipodi del genere *Niphargus* dei sistemi flyschoidi), sia organismi microscopici tipici dei sistemi porosi.



Habitat poroso con, nel dettaglio, un *Niphargus* ripreso nel suo ambiente

La scoperta dei primi ambienti anchialini si fa risalire al 1966 quando lo scienziato austriaco Rupert Riedl li descrisse, per la prima volta, come "grotte marginali". Sin dalla loro scoperta nacque una dia-triba accademica in merito alla più corretta definizione di sistema anchialino. Oggi si è abbastanza concordi nel definire questi ambienti come grotte o altri habitat acquatici sotterranei interni alle attuali linee di costa di isole e continenti, con connessioni sotterranee con l'ambiente marino e alimentate nello stesso tempo da acque dolci continentali. Conseguentemente, le acque dei sistemi anchialini sono salmastre e spesso si assiste a una stratificazione delle acque dolci, più leggere, su quelle marine più pesanti.

La connotazione più caratteristica di un ambiente anchialino è l'assenza di una connessione superficiale con il mare, che giunge sino alle aree interne delle terre emerse attraverso vie d'infiltrazione, più o meno profonde, sia in substrati carbonatici che di origine vulcanica. I più classici esempi di ambienti anchialini sono le grotte create dalla dissoluzione dei carbonati e i tubi di lava, originatisi in aree vulcaniche.

Tra gli esempi più straordinari e affascinanti è impossibile non ricordare i famosi *cenotes* messicani, piccoli specchi d'acqua cristallina, dolce e salata nel contempo, a seconda della profondità, grandi occhi azzurri che si aprono nelle foreste tropicali del Messico e del Belize, non molto lontano dalle attuali linee di costa. In Italia, gli esempi più classici di ambienti anchialini si ritrovano nella Grotta Zinzulusa, L'Abisso e il Buco dei Diavoli (Salento) accanto ad altre falde pugliesi, le acque sotterranee di Porto Palo in Sicilia, la Grotta Verde, la Grotta di Nettuno e la Grotta del Bue Marino in Sardegna, la Grotta di Punta degli Stretti sull'Argentario (Toscana).

Gli ambienti anchialini sono caratteriz-

zati da scarsa disponibilità trofica, totale oscurità e presenza di un gradiente verticale di salinità e concentrazione di ossigeno. In passato si riteneva che l'ecosistema anchialino si mantenesse a spese della sola sostanza organica alloctona (proveniente dal suolo sovrastante e dalle acque marine); oggi è noto, invece, che parte della sostanza organica viene sintetizzata *in situ* da organismi chemioautotrofi.

L'aspetto più affascinante, che rende questi ambienti delle vere e proprie miniere di biodiversità, è l'esclusiva fauna che vi abita: basti pensare che la primitiva classe dei crostacei remipedi è stata scoperta in grotte anchialine delle Bahamas e poi ritrovata anche nei tubi di lava dell'isola di Lanzarote e più recentemente in Australia. Sono fossili viventi, come molti altri gruppi animali scoperti in questi ambienti, con distribuzione enigmaticamente disgiunta in disparate regioni del globo, la cui origine si fa risalire alla frammentazione dell'antico mare della Tetide.

A questi elementi unici, si aggiungono altri animali straordinari, tra cui figurano anche endemiti italiani, a distribuzione ristretta, quali la spugna *Higginsia ciccaresei*, il termosbenaceo *Monodella stygicola*, il misidaceo *Stygiomysis hydruntina*, il decapode *Typhlocaris salentina*.

Degno di menzione è il recente rinvenimento del copepode *Muceddina multispinosa* nella Grotta Verde (Capo Caccia, Alghero), specie a distribuzione disgiunta nota anche per ambienti anchialini delle isole di Mallorca e Lanzarote (Spagna). In linea generale, gli ambienti anchialini ospitano una fauna eterogenea, in cui ad elementi propriamente marini si aggiungono, sebbene meno rappresentati, elementi di acqua dolce.

Le specie tipicamente anchialine sono invece strettamente legate all'ambiente

peculiare in cui vivono e non sono state mai rinvenute in ambienti sotterranei di altra natura. Anche queste specie sono stigobie e possiedono caratteri specializzati molto evidenti.

La loro origine si fa risalire a varie epoche geologiche, dal più antico Terziario

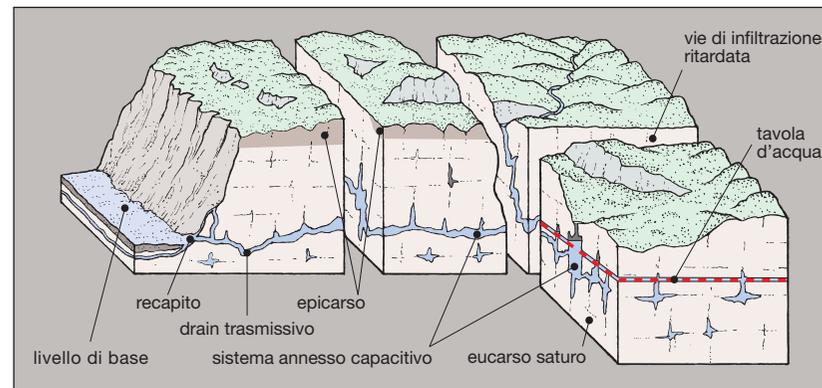
al più recente Pleistocene. Secondo alcuni ricercatori, i loro antenati sarebbero stati specie marine di mari profondi; secondo altri, invece, i progenitori avrebbero vissuto nelle acque marine poco profonde della piattaforma continentale.



L'ingresso a mare della Grotta Zinzulusa (Salento, Puglia)



Il Fontanon di Goriuda drena l'altipiano carsico del Monte Canin (Alpi Giulie, Friuli)



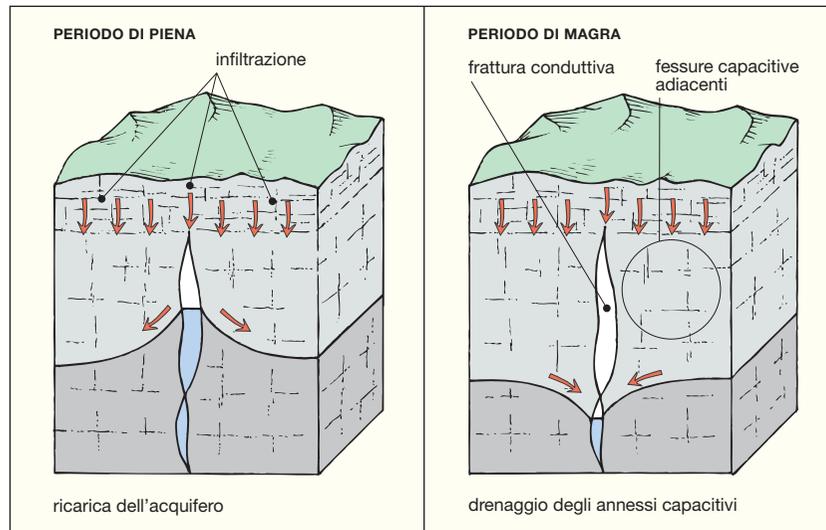
Schema esemplificativo di un acquifero carsico

### ■ Ecologia degli acquiferi carsici

All'interno di un reticolo carsico possiamo distinguere due diverse componenti che offrono un distinto grado di abitabilità alla fauna: la componente trasmissiva dell'acquifero e la componente capacitiva. La componente trasmissiva, tipica dei sistemi fortemente carsificati, presenta elevata conducibilità idraulica e velocità di corrente, ed è caratterizzata dal punto di vista ecologico da una biodiversità piuttosto bassa. Quale specie sarebbe in grado di sopravvivere in un ambiente così ostile? Eppure, qualche specie ce la fa: anzi ha trovato in un ambiente simile la ragione del suo successo evolutivo. È il caso di alcuni crostacei anfipodi del genere *Niphargus* che hanno adottato strategie adattative volte a sfruttare i vantaggi di una forte velocità di corrente, in un habitat in cui anche la competizione interspecifica è piuttosto bassa. Da studi condotti in Francia, è stato osservato che queste specie, che vivono probabilmente nelle fessure adiacenti alla condotta trasmissiva, depongono le proprie uova nelle vicinanze della stessa e usano la corrente per la dispersione dei loro stadi giovanili. In altri termini, esse hanno sincronizzato il loro ciclo biologico al regime di portata dell'acquifero e, nello stesso tempo, hanno sviluppato strategie di crescita tipiche di ambienti fortemente variabili, producendo una densa progenie, di cui solo pochi individui raggiungeranno la fase adulta: una strategia per molti versi tipica delle specie di superficie e non di quelle sotterranee. Anche alcune specie di crostacei isopodi del genere *Monolistra* traggono vantaggio da elevate velocità di corrente: appallottolandosi, questi isopodi si lasciano trasportare dalle acque anche a grandi distanze.

I sistemi carsici capacitivi, il cui sviluppo è molto variabile da un acquifero all'altro, sono caratterizzati da una circolazione idrica in fratture medie o pic-

cole, con varie ramificazioni e anastomosi, spesso adiacenti al sistema trasmissivo, dove formano piccole sacche di acqua calma, connesse tra loro e confluenti nel sistema principale trasmissivo. Questa rete laterale, spesso di estensione e volume maggiori del sistema trasmissivo, prende il nome di sistema annesso capacitivo. Se il sistema trasmissivo pone forti limiti alla sopravvivenza delle specie sotterranee, la situazione è completamente diversa nel sistema annesso capacitivo, dove la velocità di corrente è bassa, l'accumulo di sostanza organica importante, la sedimentazione di materiale particellare inorganico considerevole, tutte caratteristiche che rendono questo habitat vivibile per molte specie sotterranee. Quando il sistema capacitivo dispone di spazi abitabili ampi e diversificati, come nei laghi sotterranei, allora anche la biodiversità aumenta ulteriormente. Troviamo solo in questi habitat gli organismi planctonici (i copepodi calanoidi) accanto a quelli bentonici e interstiziali, ed i grossi predatori, come gli isopodi cirolanidi, i grandi crostacei decapodi ed il proteo. Molto diversificato è anche il reticolo di microfratture capacitive dei sistemi carsici insaturi, dove l'elevata abitabilità dovuta alla complessità tridimensionale del sistema, e la diversificazione dei substrati nelle raccolte d'acqua (pozze e vaschette: limo e argilla, sabbia, materiale organico veicolato dalla superficie, o complesse microstrutture calcitiche) determinano una elevata diversificazione della fauna, nonostante la circolazione idrica temporanea imponga alle specie strategie adattative per superare i periodi avversi in piccole fratture localmente sature.



Schema illustrante le connessioni fra sistema trasmissivo e annesso capacitivo in regime di magra e piena

## ■ Ecologia degli acquiferi alluvionali

L'acquifero poroso saturo (o freatico) è definito da una ridotta eterogeneità di habitat e le soluzioni di continuità riscontrabili sono definite dal livello di classificazione dei sedimenti inconsolidati. La disponibilità di nutrienti è bassa, poiché gran parte della sostanza organica proveniente dalla superficie viene intrappolata dagli strati sub-superficiali dell'acquifero. Situazione opposta è osservabile nei sedimenti inconsolidati superficiali, generalmente insaturi, ove, stante la continuità e l'adiacenza con l'ambiente acquatico superficiale e terrestre, l'eterogeneità di habitat può essere più elevata, sia per la natura ecotona di tali ambienti che per la maggiore disponibilità di sostanza organica. La maggiore vicinanza alla superficie, sia essa umida o secca, comporta una maggiore concentrazione di sostanza organica rispetto agli strati saturi più profondi, in netta contraddizione con la povertà di nicchie e di habitat, tanto enfatizzata nella ormai desueta concezione dell'ambiente sotterraneo.

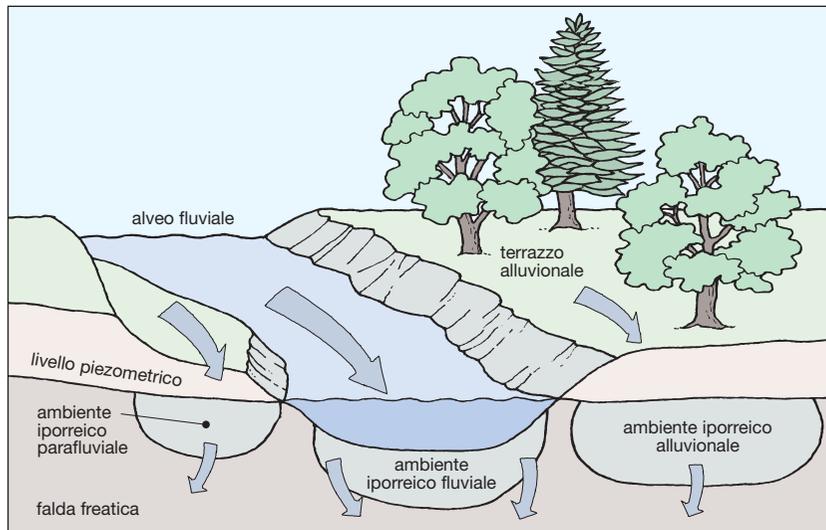
L'ambiente iporreico rappresenta forse il più tipico esempio di acquifero alluvionale sub-superficiale e sicuramente è, tra gli ambienti sotterranei, uno dei più studiati dal punto di vista ecologico. L'ambiente iporreico è un ecotono, zona di transizione tra l'habitat superficiale di un'acqua corrente (ruscello, torrente o fiume) e l'habitat sotterraneo saturo sottostante (falda freatica). Esiste in letteratura una moltitudine di definizioni di questo ambiente, ognuna sfumatura dell'altra, ove la differenza sostanziale poggia sul diverso spessore attri-



Il letto ghiaioso del Fiume Tagliamento (Friuli Venezia Giulia)

buito da autori diversi alla fascia iporreica. Gli ecotoni acquatici sono zone in cui avvengono intensi scambi idraulici e in cui l'attività biogeochimica, più intensa rispetto agli habitat confinanti, influenza la qualità dell'acqua che fluisce attraverso l'interfaccia. Come tali, essi svolgono un ruolo di regolazione dei flussi d'acqua, di immagazzinamento temporaneo o permanente di sostanza organica e minerale e talora anche di contaminanti; la componente microbica ed animale ivi presente modifica attivamente i tempi e l'entità del flusso di nutrienti e di contaminanti. Dal punto di vista strutturale, la zona iporreica è una matrice di spazi interstiziali saturi di acqua, caratterizzati da oscurità permanente, basse velocità di corrente, ridotte variazioni giornaliere di temperatura e alta stabilità del substrato. La zona iporreica agisce quale filtro fisico, meccanico e biogeochimico tra i due sistemi idrici superficiale e sotterraneo, garantendone la depurazione e il mantenimento.

Un contributo importante alla conoscenza di questi ambienti è stato fornito dai ricercatori americani Stanford e Ward nel 1993, con la formulazione del concetto di *corridoio iporreico*, definito via di connessione e interazione tra la zona iporreica e l'intero bacino. Il ruolo che il corridoio iporreico riveste in un bacino idrografico è fondamentale per molti dei processi ecologici legati ai comparti idrici adiacenti: 1) la produttività primaria nel corso d'acqua che sovrasta l'ambiente iporreico è fortemente influenzata dalla distribuzione e frequenza lungo l'asta fluviale delle zone di *upwelling* (zone in cui la falda freatica alimenta l'alveo), di *outwelling* (zone in cui l'acqua di scorrimento sub-superficiale alimenta l'alveo



Natura spaziale tridimensionale del sistema fluviale (longitudinale, trasversale e verticale)

lateralmente) e di *downwelling* (zone in cui l'acqua superficiale alimenta la falda freatica) poiché queste ultime due sono solitamente più ricche di nutrienti algali, quali i nitrati e fosfati, rispetto alle acque superficiali; 2) la variabilità temporale e spaziale dei processi di scambio idrico determinano un aumento della biodiversità nella zona iporreica rispetto ai valori riscontrabili negli ambienti adiacenti, superficiale e freatico.

Se i fiumi italiani sono abbastanza conosciuti sia dal punto di vista idrologico che da quello biologico ed ecologico, manca ancora, a livello nazionale,



Sorgente alla base di un deposito di origine glaciale (Pederù, Alto Adige)

l'interpretazione integrata dell'ecosistema fluviale. Nelle ricerche si enfatizza l'approccio trasversale, ovvero i rapporti che l'alveo intrattiene con la piana circostante e la fascia riparia in particolare, l'approccio longitudinale, cioè i cambiamenti che il fiume manifesta nella sua lunghezza, dalla sorgente alla foce, ma c'è ancora un pesante silenzio sull'approccio verticale, ovvero sui rapporti che il fiume ha con l'acquifero sottostante. E ancor meno queste scale spaziali sono lette nel loro divenire temporale. Questa visione spaziale tridimensionale, cui si aggiunge una quarta dimensione temporale, costituisce la cosiddetta "natura quadridimensionale dell'ecosistema fluviale" (termine coniato da Ward).

## ■ Ecologia delle sorgenti

Le sorgenti sono delle finestre aperte sull'ambiente sotterraneo (Botosaneanu, un ricercatore rumeno, le aveva definite come "le porte dello Stige") e spesso rappresentano anche l'unica via per poter studiare un acquifero: si tratta infatti di affioramenti superficiali di acque sotterranee, che si sono infiltrate in tempi diversi nelle zone di ricarica e che, sotto l'effetto della gravità, sono pervenute fino ai punti di emergenza. Esse possono pertanto essere osservate "dall'esterno", per studiare gli organismi superficiali che colonizzano la tazza sorgentizia (*crenal*, da cui il termine crenobiologia), oppure "dall'interno" per studiare la fauna dell'acquifero che le alimenta (*stygai*, da cui il termine stigobiologia).

Le sorgenti rappresentano un ambiente fisico peculiare, caratterizzato dalla costanza temporale della temperatura, che può tuttavia accompagnarsi ad una variazione del chimismo delle acque in funzione della natura dell'acquifero che le alimenta. Talora questi parametri definiscono situazioni naturali estreme. Ad

Le Fonti di Poiano sono le più grandi sorgenti carsiche dell'Emilia Romagna (portata media superiore ai 400 l/s), costituendo il principale punto di recapito delle acque sotterranee che scorrono nei gessi triassici dell'Alta Val Secchia. Le sorgenti presentano la peculiarità rispetto alle altre scaturigini dell'area di essere "salate", rivelando concentrazioni di cloruro di sodio comprese tra i 5 e i 7 g/l.

Nell'ambito del cosiddetto "Progetto Trias" (ricerca condotta dalla Società Speleologica Italiana per conto dell'Ente Parco Nazionale dell'Appennino Tosco-Emiliano), dall'autunno 2005 alla primavera 2007 è stata svolta una ricerca integrata sull'acquifero di Poiano basata su acquisitori automatici dei

principali parametri ambientali (temperatura, conducibilità elettrica, pH e portata) e su una raccolta in continuo della fauna mediante un retino filtrante posizionato alle scaturigini.

Sulla base delle indagini geologiche e idrochimiche, è stato possibile ipotizzare che l'affioramento gessoso da cui scaturiscono le sorgenti sia la parte sommitale di un diapiro ancora attivo, cioè di una massa gessosa che per la sua bassa densità si solleva portando con sé lenti di salgemma che rendono "salato" l'acquifero di Poiano. Le acque salate si mescolano con acque superficiali assorbito qualche chilometro a monte, con tempi di percorrenza, dagli inghiottitoi alle sorgenti, di pochi giorni. Questo fatto aveva indotto i geologi a postulare la

presenza di un semplice sistema conduttivo nel massiccio gessoso, come di regola si riscontra nelle evaporiti.

L'elevato tenore di cloruro di sodio costituisce un fattore limitante per la biodiversità dell'acquifero di Poiano. Tra i crostacei solo tre specie, tutte stigobie, sono state raccolte alle bocche sorgive: l'arpaticcoide *Nitocrella psammophila* e l'ostracode *Pseudolimnocythere* sp., entrambi di antica origine marina, accanto all'anfipode endemico *Niphargus poianoi*.

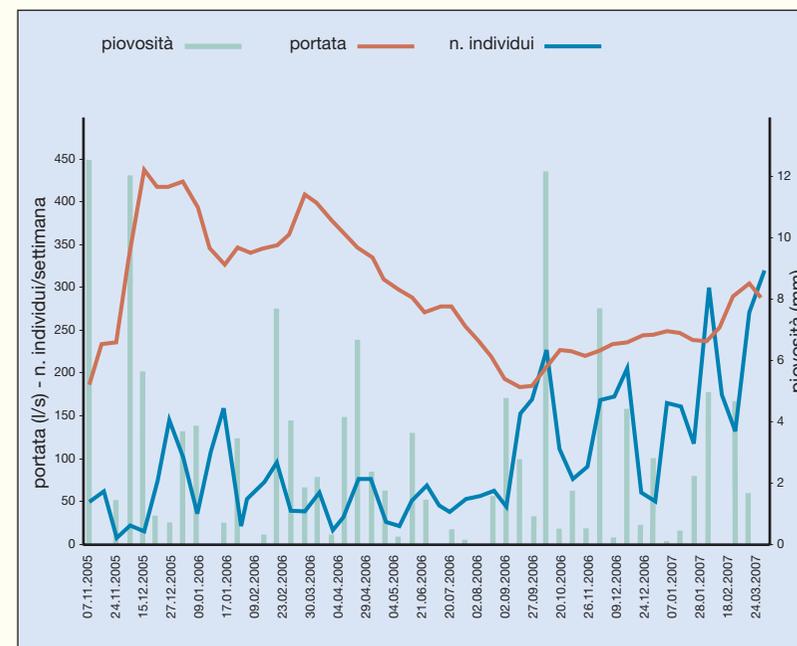
Contrariamente a quanto ipotizzato dagli idrogeologi, lo studio biologico ha evidenziato che il sistema conduttivo non trasporta affatto alle sorgenti gli organismi, stigosseni e stigobi, presenti nei torrenti a monte degli inghiottitoi,

nessuno dei quali è stato raccolto alle Fonti di Poiano. Inoltre, il numero di esemplari di arpaticcoidi e ostracodi che fuoriescono dalle bocche sorgive è risultato maggiore nei periodi di magra che non nei periodi di ricarica dell'acquifero: questo fatto ha consentito di ipotizzare l'esistenza, accanto al sistema conduttivo, di un importante sistema annesso capacitivo.

L'integrazione dei metodi geologici con quelli biologici ha pertanto consentito di ottenere un quadro più completo dell'idrodinamica dell'acquifero studiato, rivelando anche l'insospettata presenza di specie, endemiche e di antico insediamento nelle acque sotterranee, di indubbio valore come bioindicatori per la conservazione.



*Nitocrella psammophila* (a sinistra, 100 x), *Niphargus poianoi* (a destra in alto, 6 x) e *Pseudolimnocythere* sp. (a destra in basso, 100 x)



Andamento, nel corso del periodo di indagine, della portata, della piovosità e del numero di individui stigobi driftati alle sorgenti di Poiano



Il torrente sotterraneo perenne della grotta Pod Lanisce (Prealpi Giulie, Friuli Venezia Giulia)

esempio, sulla base del regime termico, si distinguono le sorgenti termali (come quelle delle Terme Euganee che ospitano una specie endemica di gasteropodi del genere *Heleobia*) e quelle glaciali (come quelle dell'Adamello-Brenta, ove esistono specie stigofile endemiche di copepodi arpatticoidi); la salinità caratterizza le sorgenti salse (come quelle di Poiano, in Emilia Romagna, di cui è esclusivo il crostaceo anfipode stigobio *Niphargus poiano*) e, assieme al pH e al contenuto di acido solfidrico, quelle sulfuree (che costellano la nostra Penisola e le isole).



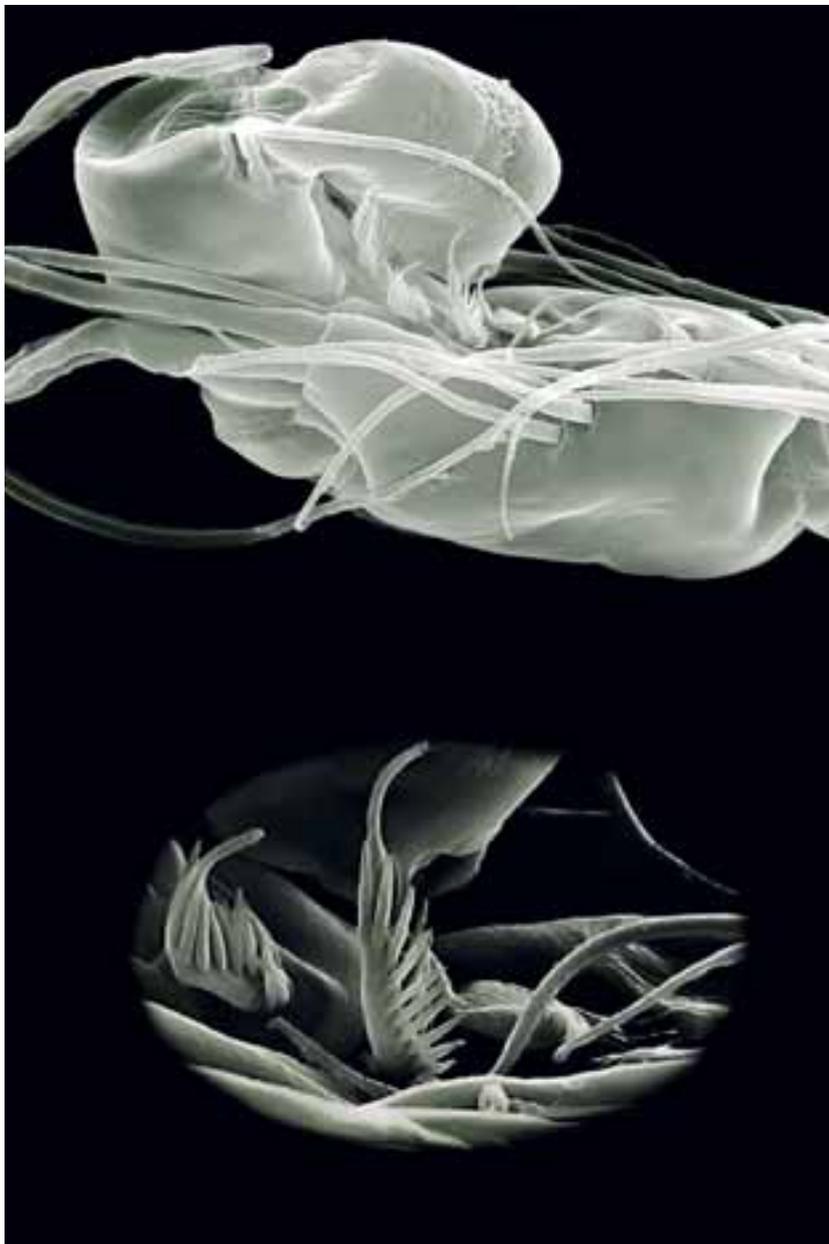
Sorgente sulfurea: le salse di Nirano (Emilia Romagna)

#### ■ Gli abitanti delle acque sotterranee

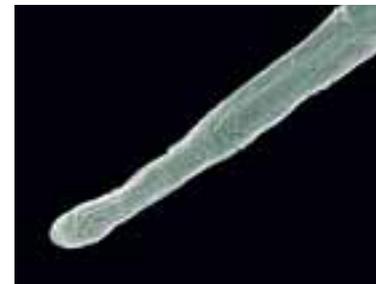
**La sindrome dell'oscurità.** L'ambiente sotterraneo ospita, contrariamente a quanto si riteneva nel passato, una notevole biodiversità. Come già descritto nel capitolo precedente, è possibile distinguere le specie rinvenibili nelle acque sotterranee in stigosseni, stigofili e stigobi sulla base della differente affinità e del grado di dipendenza da questo ambiente per la loro sopravvivenza.

Gli organismi che sono esclusivi delle acque sotterranee e presentano peculiari adattamenti alla vita in questi ambienti sono gli stigobi. L'insieme di questi attributi adattativi va a definire la cosiddetta "sindrome dell'oscurità", una condizione descritta da una serie di caratteristiche adattative morfologiche, fisiologiche e comportamentali, che le specie sotterranee hanno conquistato nel più o meno lungo cammino evolutivo che dalle acque di superficie portò, nel passato geologico, i loro progenitori nell'ecoregno sotterraneo. In base alle risposte delle specie all'ambiente sotterraneo, si deve distinguere il concetto di adattamento da quello di specializzazione. L'adattamento consiste nell'insieme delle strategie adattative sviluppate dalle specie come risposta ai macrodescrittori ambientali dell'ambiente sotterraneo, quali oscurità permanente e scarsa disponibilità di sostanza organica. La specializzazione consiste invece nella risposta delle specie ai microdescrittori dei diversi tipi di habitat riscontrabili nell'ambiente ipogeo nel suo complesso.

Gli organismi delle acque sotterranee appaiono depigmentati (bianchi, traslucidi o trasparenti), talvolta rosati (poiché per trasparenza sono osservabili i pigmenti ematici) e presentano di solito organi visivi ridotti (microftalmia) o assenti (anoftalmia).



Setole sensoriali modificate sull'antennula di un maschio di arpatticoide (sopra: circa 2000x; sotto: circa 4000x) viste al SEM (microscopio elettronico a scansione)



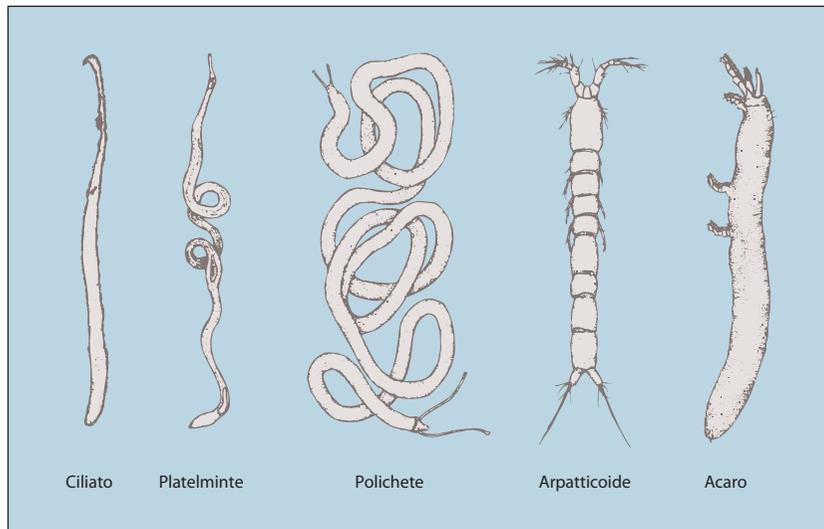
Estetasco presente sull'antennula di un arpatticoide (circa 8000x, foto al SEM)

È, infatti, evidente che in un ambiente privo di luce non c'è alcun vantaggio a possedere un organo della visione funzionante e, alla stessa stregua, manifestare colorazioni vistose. Più complesso è invece comprendere quale potrebbe essere lo svantaggio nel mantenere questi attributi, svantaggio che ne ha determinato la scomparsa nel corso dell'evoluzione. In linea generale, se il possedere una struttura non è vantaggioso o svantaggioso, è probabile che

una mutazione casuale neutra, che ne determini la scomparsa, si assesti nell'individuo. Se a ciò si aggiunge il vantaggio energetico, in base al quale durante l'ontogenesi di tali strutture l'energia disponibile può venir dirottata verso lo sviluppo di strutture sensoriali compensatorie, allora la perdita di organi inutili potrebbe avere anche una logica adattativa. Nessuno stigobio, infatti, ha sviluppato quelle complesse strutture tipiche ad esempio degli animali che vivono negli abissi marini (quali la bioluminescenza) presumibilmente per carenza di risorse. Non si può escludere, inoltre, una dinamica pre-adattativa: in popolazioni di superficie, in cui coesistono individui ciechi e individui provvisti di occhi, la segregazione spaziale dei fenotipici ciechi in acque sotterranee e la permanenza degli individui con occhi in acque superficiali potrebbero aver determinato nel tempo la stabilizzazione di due genotipi differenziati ed ecologicamente isolati. Tuttavia, la dinamica evolutiva che porta alla scomparsa dell'organo della visione negli organismi stigobi è ancora oggetto di discussione, poiché è stato osservato che all'interno di una stessa specie possono coesistere differenti gradi di rudimentazione dell'organo della visione, come avviene, ad esempio, in alcuni crostacei isopodi, anfipodi e decapodi.

L'assenza dell'organo della visione o la sua atrofia funzionale si accompagna all'ipertrofia di strutture sensoriali alternative in un mondo senza luce, dove "annusare" o "toccare" il mondo circostante è l'unico modo per accorgersi dell'avvicinarsi di un predatore o di una preda potenziale, per trovare il partner, per orientarsi in uno spazio tridimensionale, sia questo angusto o ampio. Proliferano, allora, sulla superficie corporea degli stigobi una moltitudine di strutture sensoriali, diversamente conformate nei diversi gruppi animali. Ad esempio nei crostacei troviamo gli estetaschi, setole trasformate che ospitano un gran numero di chemiocettori, sensibili agli stimoli chimici, e di tigmocettori, che consentono all'organismo di orientarsi, fornendo la sensazione del contatto con il fondo di un lago sotterraneo o delle singole particelle di sabbia di un habitat interstiziale. I crostacei stigobi che vivono in acque libere possiedono

talora antennule più lunghe dei loro parenti di superficie: queste appendici cefaliche modificate hanno la funzione di "tastare il terreno", in questo caso l'acqua, a distanza; è meglio accorgersi della presenza di un predatore prima che questo sia arrivato tanto vicino da rendere inutile la fuga! In netto contrasto con l'allungamento "compensatorio" delle appendici sensoriali corporee, molti stigobi mostrano una netta rudimentazione strutturale delle appendici ambulatoriali. Queste sono più corte di quelle dei loro parenti prossimi di superficie e in generale costituite da un ridotto numero di segmenti e di setole e spine che ornano la loro superficie. In realtà, tale adattamento andrebbe catalogato tra le specializzazioni, poiché è tipico, se non esclusivo, delle specie interstiziali. L'ambiente interstiziale dell'iporreico fluviale, delle risorgive e fontanili, di molte sorgenti carsiche tamponate da alluvioni, manifesta il grande limite dei ridotti spazi vitali. In questi habitat è difficile muoversi, rari sono i camminatori, ancor più rari i nuotatori e gran parte della vita viene spesa muovendosi sui singoli granelli di sabbia, sulla cui superficie l'individuo trova anche il nutrimento nel biofilm batterico che ricopre le singole particelle inorganiche. Possedere lunghe zampe sarebbe solo un intralcio. A tale adattamento morfologico si accompagna la miniaturizzazione corporea: le specie stigobie hanno, in generale, dimensioni inferiori rispetto ai parenti prossimi di superficie. E non è un caso che accorciamento delle zampe e miniaturizzazione corporea siano spesso associati. L'ipotesi più accreditata è che tali adattamenti siano il prodotto di eventi eterocronici di sviluppo.



L'allungamento corporeo facilita il movimento alle specie interstiziali

**L'eterocronia di sviluppo.** L'eterocronia è uno sfasamento della maturazione delle diverse parti del corpo, rispetto allo sviluppo negli antenati o nei parenti prossimi della specie.

Si distinguono vari tipi di eterocronia, ma i più rappresentati in ambiente sotterraneo sono la pedomorfosi progetnetica (nota anche come progenes) e la neotenia.

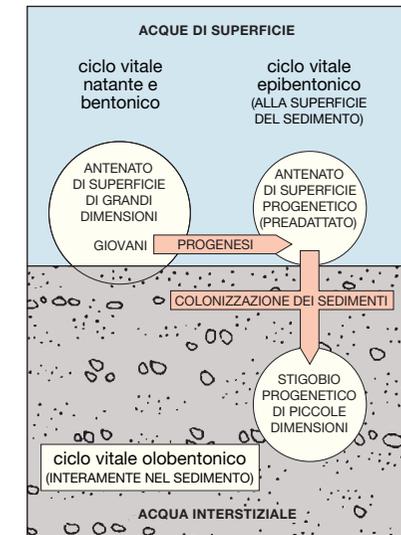
Qual è la ragione del successo dell'eterocronia nella colonizzazione delle acque sotterranee?

La progenes è un processo attraverso il quale alcuni tratti dell'adulto vengono "anticipati" nello sviluppo; conseguentemente, il prodotto finale di questo sfasamento è un individuo adulto, cioè maturo sessualmente ed in grado di riprodursi, che conserva ancora caratteristiche morfologiche e/o fisiologiche tipiche di uno stadio giovanile o larvale. Questo adulto spesso assomiglia a una larva, è di piccole dimensioni e, se si tratta di organismo metamerico o con appendici corporee segmentate, avrà meno metameri e meno segmenti delle zampe di quanti ne avrebbe avuti se il suo sviluppo avesse seguito il cammino "ortodosso".

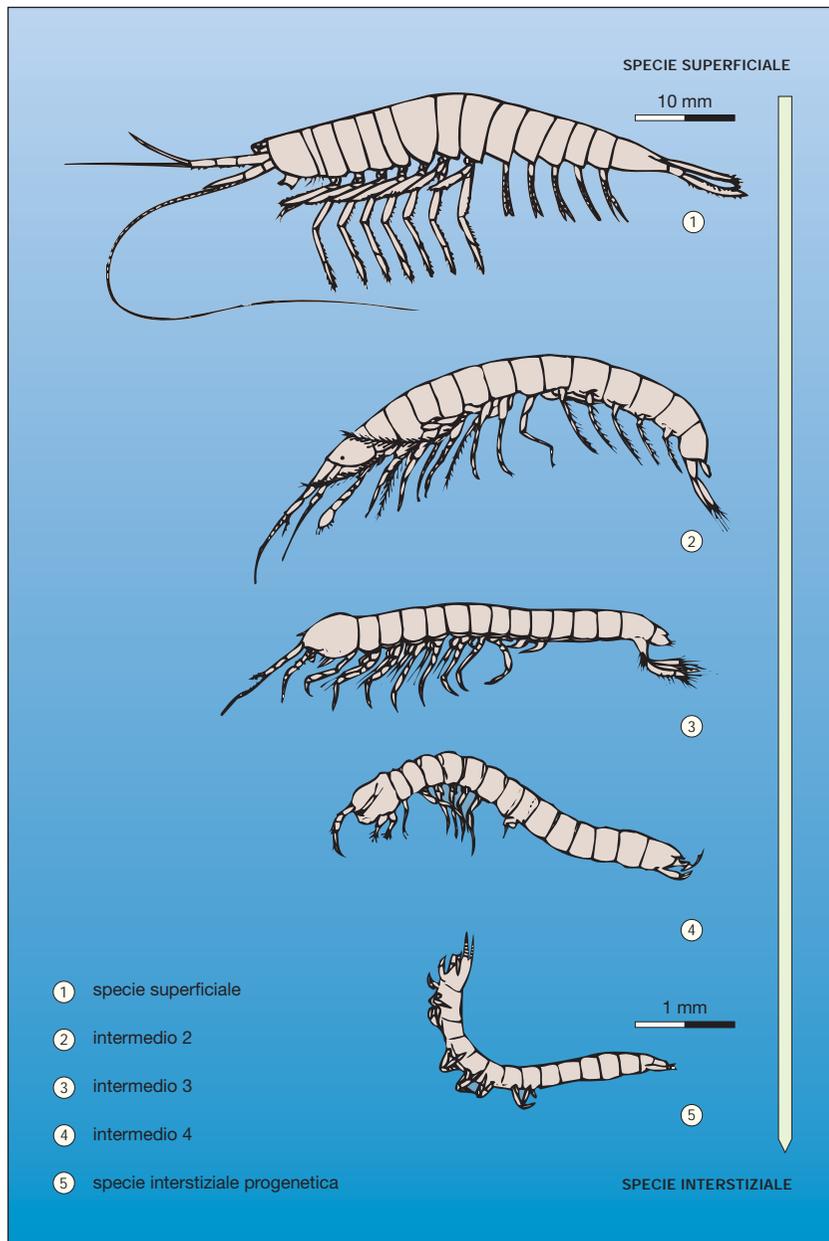
Ma che vantaggio c'è ad essere piccoli? Sicuramente il vantaggio di poter entrare e muoversi in spazi angusti, offerti dall'ambiente interstiziale. L'eterocronia di sviluppo è il prodotto di mutazioni; queste alterazioni del genoma sono disadattative nella maggior parte dei casi, ma possono rappresentare il "biglietto vincente" per l'ingresso nell'ambiente interstiziale. In altri termini, si potrebbe trattare di un pre-adattamento, cioè di un carattere o set di caratteri non adattativi, talvolta neutri, acquisiti nell'ambiente di origine (cioè quello delle acque superficiali), che possono secondariamente "tornare utili" in nuovi ambienti che l'organismo si trovi ad esplorare.

Molte linee evolutive di crostacei stigobi (copepodi, ostracodi, batinellacei, termosbenacei, isopodi asellidi e anfipodi ingolfiellidi e bogidiellidi) si sono originate in questo modo.

Un altro caso di eterocronia di sviluppo è la neotenia. Il prodotto finale è sempre lo stesso: un adulto, maturo sessualmente e quindi in grado di riprodursi, con sembianze larvali. In questo caso, però, la dinamica è diversa: lo sviluppo larvale è talmente lento che l'individuo arriva alla maturità sessuale senza



Dinamica evolutiva della comparsa della progenes nelle specie stigobie



Sequenza evolutiva teorica, che da un antenato di superficie di grandi dimensioni (1), attraverso intermedi evolutivi (2-4), potrebbe aver condotto alla specie interstiziale progenetica (5)

aver completato la sua vita di larva. L'adulto, in questo caso, potrà raggiungere dimensioni uguali o anche maggiori rispetto ai parenti più prossimi non-eterocronici. L'esempio classico di neotenia in ambiente sotterraneo è quello del proteo.

Gli organismi stigobi manifestano inoltre una serie di adattamenti fisiologici alla vita sotterranea, tra cui bassi tassi metabolici, cui si accompagnano un lento accrescimento corporeo, longevità, ridotta fecondità, uova di maggiori dimensioni e più ricche di vitello (in grado di garantire la sopravvivenza degli embrioni per un tempo più lungo), riproduzione meno frequente e, il più delle volte, non sincronizzata con le stagioni, ma continua nell'arco dell'anno. Come ogni generalizzazione, anche questa si accompagna a importanti eccezioni. Ad esempio, in ambienti carsici "aperti", alcune specie di *Niphargus* mostrano una certa dipendenza dalla stagionalità dell'ambiente superficiale. In particolare, il ciclo biologico è temporizzato in maniera tale che, in primavera, quando la portata dell'acquifero aumenta a causa dello scioglimento delle nevi, e l'acqua superficiale porta con sé una maggiore quantità di sostanza organica, compaiono gli stadi giovanili che, in questo modo, hanno maggiori possibilità di nutrirsi e accrescersi.



Allungamento della prima antenna nell'anfigode *Hadzia fragilis stochi* (circa 8x)

**Altre strategie adattative.** Un'altra caratteristica condivisa dagli organismi interstiziali è l'allungamento corporeo, che spesso porta a una morfologia comune di tipo vermiforme in molti taxa anche filogeneticamente lontani (come turbellari, anellidi, crostacei e acari); il vantaggio è quello di possedere un corpo più idoneo ad insinuarsi tra i piccoli spazi interstiziali.

Sono note solo poche strategie etologiche finalizzate alla sopravvivenza in particolari habitat sotterranei. Nell'ambiente iporreico, dove, principalmente negli strati più superficiali dei sedimenti fluviali, la velocità di corrente può non essere trascurabile, alcuni organismi, privi di organi adesivi con cui ancorarsi ai sedimenti, si arrotolano intorno alle singole particelle di sedimento per sfuggire alla corrente; questo accade ad esempio negli oligocheti, in alcuni copepodi arpattoidei e negli anfigodi con il corpo allungato. Altri invece



Femmina ovigera dell'arpaticcoide *Morariopsis* aff. *scatenophila* con due sole grandi uova (circa 100x)

assumono una forma globosa (alcuni isopodi e anfipodi) e si lasciano veicolare dalla corrente per colonizzare nuovi habitat.

Altra strategia adottata da alcune specie di crostacei è la segregazione sessuale della nicchia spaziale, che permette di evitare la competizione intraspecifica. Non è raro, infatti, che nel campionare un particolare habitat sotterraneo, sia più facile catturare maschi anziché femmine, o viceversa. Oltre al rapporto sessi, notoriamente sfalsato in natura a favore delle femmine, è stato possibile osservare che spesso, principalmente negli ambienti interstiziali, i due sessi occupano microhabitat a profondità diverse. Sebbene si conosca poco sull'etologia delle specie sotterranee, in alcuni

copepodi si assiste sporadicamente al processo di *re-clasping* (accoppiamento ripetuto con la stessa femmina) da parte del maschio, che si assicura la paternità della prole.

**Strategie riproduttive.** Fino a non molti anni fa, l'ecosistema sotterraneo era pensato semplice, stabile e prevedibile. Di fatto, la ricerca scientifica ha dimostrato che questo "assioma" non è sempre valido, almeno non per tutti gli habitat.

In generale, in habitat fisicamente prevedibili, ma ecologicamente sfavorevoli, le specie adottano una strategia di crescita demografica di tipo A (*Adversity selection*): lenta crescita e bassa fecondità in un ambiente povero di risorse, ma con cambiamenti prevedibili. Se però l'habitat è ancora fisicamente prevedibile e le risorse trofiche sono più disponibili, le specie possono manifestare una crescita demografica di tipo K, ovvero la popolazione si accresce fino alla capacità portante del sistema ambientale. In questa condizione, possono diventare importanti anche la competizione interspecifica e la predazione per il controllo delle dinamiche di crescita. Se, invece, l'ambiente è fisicamente imprevedibile e, nello stesso tempo, c'è disponibilità di risorse, si può assistere a crescite esponenziali delle popolazioni, seguite da crolli demografici quando la disponibilità si esaurisce: è la strategia di crescita demografica di tipo r. È evidente che non esiste un unico modello applicabile a tutte le specie sotterranee.

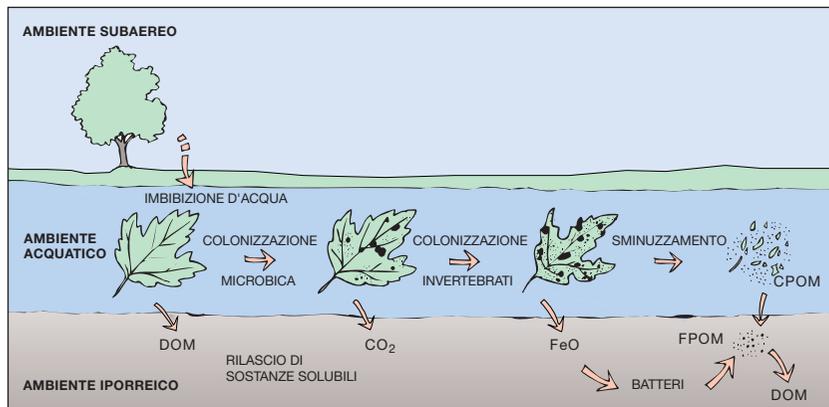
## ■ La rete alimentare

La descrizione classica dell'ambiente sotterraneo nasce all'origine in chiave comparativa, mettendo rispettivamente a confronto la diversa organizzazione fisica e biologica dell'ambiente acquatico sotterraneo e di quello superficiale. In chiave esemplificativa, le acque sotterranee sono caratterizzate da oscurità permanente e assenza del ciclo nictemerale; le acque superficiali, invece, dalla presenza di luce solare, cui si accompagna l'alternanza giorno/notte. Tale condizione si riflette sulle caratteristiche biologiche dell'ecosistema e, fatto non meno importante, sulla sua energetica. L'assenza di luce impone, infatti, catene alimentari di detrito, poiché mancano per autotomia organismi fotosintetizzanti (le piante verdi) e, solo di rado, è stata dimostrata l'esistenza di organismi chemioautotrofi. Si tratta di batteri che, sfruttando l'energia chimica al posto dell'energia solare, sono in grado di sintetizzare carbonio organico: uno degli esempi più classici e noti è quello delle acque della Grotta Mobile, in Romania, dove l'intera rete alimentare si basa su questi microorganismi. Ma esistono alcuni esempi anche in acque sotterranee italiane: sono noti i casi di un corso d'acqua ipogeo del complesso delle Grotte di Frasassi (Marche) e dei bacini sulfurei della Grotta del Fiume Sotterraneo, ai piedi dei Monti Lepini (Lazio), che attendono ancora studi ecologici dettagliati.

A parte rarissime eccezioni, quindi, l'ecosistema acquatico sotterraneo non è in grado di auto-mantenersi e dipende dagli input di sostanza organica prove-



La grotta solfurea di Cala Fetente (Capo Palinuro, Campania)



Schema illustrante le fasi di degradazione del POM e il suo ingresso in ambiente iporreico

niente dagli ambienti superficiali sia terrestri che acquatici, quella che il ricercatore francese Rouch definiva come "manna epigea". Proprio per la mancanza, spesso totale, di produttori primari, l'ambiente acquatico sotterraneo è classicamente considerato *oligotrofico*, cioè povero di nutrienti e, per tale ragione, incapace di mantenere lunghe catene alimentari. Raramente è possibile riconoscere ambienti sotterranei definibili *distrofici*, caratterizzati ciclicamente o occasionalmente da elevate concentrazioni di acidi umici provenienti dalla superficie. Talora si manifesta invece una condizione *eutrofica*, legata a un repentino aumento del carico organico, conseguenza dell'inquinamento. È il caso, ad esempio, di alcuni ambienti carsici saturi, in cui, in alcuni momenti stagionali di forte piovosità, la sostanza organica di origine superficiale entra con l'acqua piovana negli acquiferi attraverso le vie di infiltrazione efficace, determinando un incremento significativo, sebbene di breve durata, della sostanza organica disponibile per il biota. Simili situazioni occorrono anche negli ambienti carsici insaturi, quali i *gours* e le pozze di stillicidio, in sorgenti o nell'ambiente iporreico fluviale, in cui la disponibilità di sostanza organica pulsa in sincronia con le stagioni. È quindi evidente che la tipologia di acquifero può influenzare in maniera rilevante il trofismo delle comunità sotterranee e determinare assetti di comunità distinti.

La maggior parte degli organismi sotterranei sono pertanto detritivori e si cibano di sostanza organica particolata, proveniente dalla decomposizione di organismi animali e vegetali morti. Questa sostanza, ingerita come tale, perviene a due diverse categorie dimensionali: la sostanza organica particolata grossolana (*CPOM - Coarse Particulate Organic Matter*, dimensioni della singola particella  $>1$  mm) e quella fine (*FPOM - Fine Particulate Organic Matter*, dimensioni della singola particella  $<1$  mm e  $>0,5$   $\mu\text{m}$ ). Occasionalmente, alcu-

ni piccoli organismi sono in grado di ingerire la sostanza organica disciolta (*DOM - Dissolved Organic Matter*, dimensioni della singola particella  $<0,5$   $\mu\text{m}$ ) sotto forma di proteine, amminoacidi, zuccheri semplici. La grande maggioranza degli organismi interstiziali si nutre di biofilm batterico, composto da batteri e funghi, da cui ricava non solo proteine, grassi e zuccheri, ma anche vitamine e oligoelementi. Il biofilm batterico si accresce sulla superficie delle singole particelle di sedimento, utilizzando la sostanza organica disciolta proveniente dall'esterno; i batteri, quindi, sono anch'essi eterotrofi nella maggior parte dei casi. Piccoli crostacei, nematodi e oligocheti raschiano il biofilm e lo ingeriscono tal quale o insieme a frammenti di sostanza organica particolata presente in acqua. Numerosi crostacei e oligocheti sono limivori: il limo, composto di argille, intrappola nella sua matrice inerte batteri e sostanza organica, di cui questi organismi si nutrono.

La predazione è comune, sia in ambiente interstiziale che carsico; tra i predatori si annoverano ad esempio alcuni copepodi, gli isopodi cirolanidi, molti anfipodi, i decapodi ed il proteo. Non sono rari i casi di cannibalismo, in cui gli adulti predano gli stadi giovanili, processo che si ipotizza possa rappresentare un meccanismo di controllo della crescita demografica. Negli ecotoni acqua superficiale/acqua sotterranea, come pure negli ambienti sotterranei ricchi di stigosseni, si può assistere ad una massiccia presenza di idrozoi, larve di chironomidi tanipodine e di altri insetti che predano copepodi e anfipodi, e di microturbellari, che inghiottono la preda per intero (spesso piccoli



Vaschette nella Grotta dell'Acqua (Carso triestino, Friuli Venezia Giulia)



Approccio gerarchico nello studio degli ecosistemi sotterranei: dalla grande scala regionale, alla piccola scala dei microhabitat

copepodi), visibili per trasparenza all'interno del loro corpo diafano e appiattito. Rara è la ridondanza funzionale negli ecosistemi, cioè ogni ruolo trofico è assolto in generale da una o poche specie e non esiste quindi forte competizione a ogni anello della catena alimentare. Certamente, per questa stessa ragione, l'ecosistema è molto vulnerabile, perché le comunità sono caratterizzate da bassa inerzia (capacità della comunità di resistere inalterata a seguito di un disturbo antropico) e bassa resilienza (capacità di recupero dopo il disturbo). È sufficiente, infatti, la scomparsa di una singola specie dalla comunità per interrompere la catena alimentare, con conseguenze spesso irreversibili per il funzionamento dell'ecosistema. Molte delle specie sotterranee sono pertanto "specie chiave", per utilizzare una terminologia cara ai biologi conservazionisti.



Acque sotterranee in una cavità della Toscana

### ■ Stigodiversità, la biodiversità delle acque sotterranee

I fattori che più direttamente determinano le distribuzioni spaziali e temporali della cosiddetta "stigodiversità" sono svariati e possono essere sia storici (le vicissitudini paleoclimatiche, paleogeografiche e paleoecologiche verificatesi nell'area) che ecologici. Tuttavia la struttura e il funzionamento di un ecosistema acquatico sotterraneo sono determinati da processi complessi che possono agire in modo diverso a scale spaziali (e pertanto anche temporali) diverse. Si studiano pertanto tali fattori a scala continentale o regionale (scala vasta, che gli anglosassoni chiamano "mega-scale" o "macro-scale"), a livello di acquifero (scala intermedia o "meso-scale") o di microhabitat (scala fine o "micro-scale" o "fine-scale"). Queste scale sono una serie di configurazioni spaziali annidate l'una nell'altra: ciascun livello integra tutti i processi in atto ai livelli inferiori ed è legato agli altri dello stesso livello dal livello superiore. L'approccio a scala regionale, continentale e, talvolta, anche quello a livello di acquifero, permettono di studiare gli eventi paleogeografici e paleoclimatici che hanno esercitato un controllo importante sull'origine della biodiversità nelle acque sotterranee.

Le sorgenti di Presciano, una delle tre grandi risorgive che danno origine al fiume Tirino in Abruzzo, alla base del più imponente acquifero carsico dell'Appennino, si sono rivelate un eccellente laboratorio naturale per la ricerca scientifica sui fattori ambientali che governano la distribuzione spaziale della biodiversità sotterranea a scala fine (la superficie dell'area sorgiva è inferiore ai 2000 m<sup>2</sup>).

Questo sistema sorgivo è strutturalmente complesso, poiché su una roccia madre carbonatica fortemente carsificata si impianta un materasso alluvionale eterogeneo, che tampona l'acquifero carsico sottostante.

Tale condizione ha consentito di analizzare come la differente tipologia dei sedimenti possa influenzare la composizione delle comunità sotterranee.

I campionamenti di dettaglio eseguiti hanno dimostrato che le specie stigossene, stigofile e stigobie non si distri-

buiscono affatto in modo omogeneo nell'area sorgiva. All'aumentare della profondità cresce l'importanza relativa delle specie stigobie a scapito delle altre, mentre le specie stigofile sono prevalenti alle profondità intermedie (a 30 e 70 cm in subalveo).

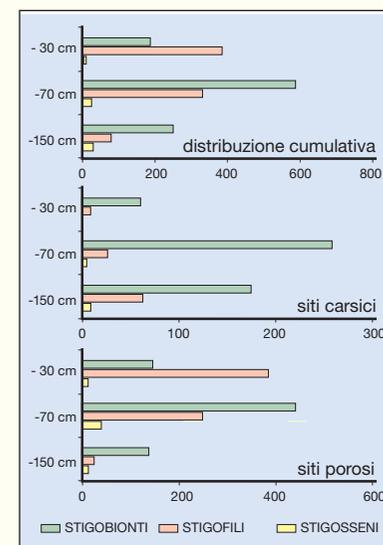
Tale ripartizione verticale è diretta conseguenza delle caratteristiche ecologiche degli stigobi, adattati morfologicamente e fisiologicamente ad abitare gli habitat più profondi, e degli stigofili, categoria di "transizione" con chiara elettività per le zone ecotonali. Le specie stigossene si rinvenivano invece in modo sporadico, in particolare nei siti sub-superficiali, probabilmente limitate dalle basse temperature e dall'oligotrofia dell'ambiente sorgivo.

Un'ulteriore analisi condotta distinguendo la fauna dei siti carsici da quella dei siti alluvionali ha consentito di evidenziare come gli stigofili siano presenti quasi esclusivamente in questi ultimi.

Inoltre, i siti con spesso materasso alluvionale e granulometria composta, con una chiara alternanza temporale di fasi *upwelling* e *downwelling*, mostrano i valori più elevati di biodiversità, offrendo un maggior numero di nicchie spaziali rispetto ai siti carsici e rendendo disponibili più elevate concentrazioni di sostanza organica trattenuta negli interstizi (effetto *trapping*).

La taxocenosi a copepodi, gruppo focale nel sistema sorgivo indagato, è presente nei siti alluvionali con 15 delle 17 specie raccolte nell'intero sistema sorgivo. I siti carsici ospitano invece biocenosi più monotone, con una specie di copepodi arpatticoidi (*Nitocrella pescei*) che costituisce circa il 90% del popolamento.

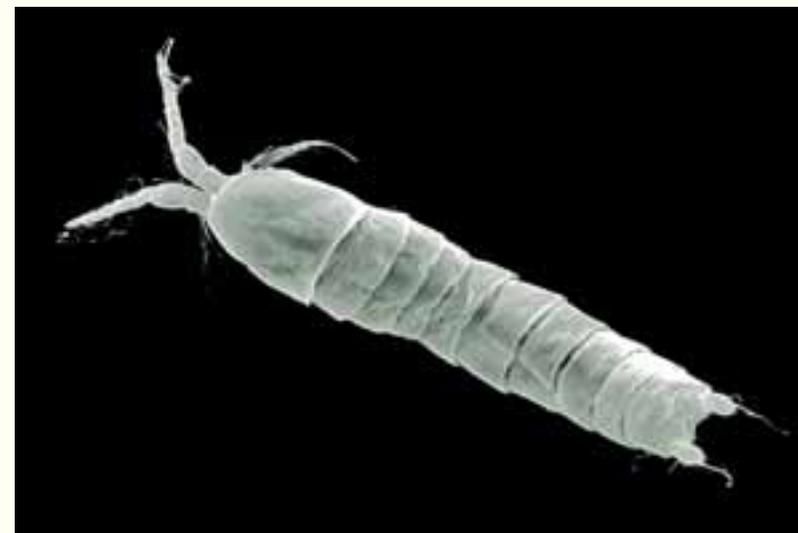
Va tuttavia rimarcato che sono proprio i siti carsici ad ospitare le specie di maggior interesse biogeografico, come *Pseudectinosoma reductum*, relitto di antica origine marina.



Distribuzione delle categorie ecologiche (in numero di individui) alle profondità indagate (in cm)



Le sorgenti di Presciano (Abruzzo)



*Nitocrella pescei*

L'origine degli stigobi che vivono in acque dolci sotterranee è duplice. Un certo numero di questi deriva da antenati superficiali di acqua dolce (lacustri o fluviali) continentale (la maggior parte dei gasteropodi idrobiidi, i copepodi ciclopoidi e molti arpattoicoidi cantocampoidi, isopodi asellidi e anfipodi nifargidi, nonché il proteo): sono detti limnicoidi. Altri invece (come i policheti, gli oligocheti parvidrilidi, i nostri anfipodi dei generi *Hadzia* e *Salentinella*, gli isopodi microcerberidi, microparasellidi e cirolanidi, i copepodi arpattoicoidi ameiridi ed ectinosomatidi, i misidacei), sono più o meno strettamente imparentati a taxa che vivono tuttora in ambiente marino e vengono definiti talassoidi. La distribuzione attuale delle specie stigobie è un mosaico mutevole di comunità succedutesi durante le passate ere geologiche, la cui composizione è ancora oggi in continuo cambiamento.

Un aspetto particolarmente interessante che riguarda la scala evolutiva della stigodiversità e su cui molto si è dibattuto nella letteratura scientifica è l'alta incidenza nelle comunità sotterranee di elementi "relitti". Alcuni sistemi sotterranei conservano infatti specie o interi gruppi tassonomici che sono la testimonianza di antiche faune di superficie oggi estinte (non a caso un libro di Jeannel parla dei "fossili viventi" delle caverne). Eventi quali le glaciazioni pleistoceniche, le regressioni e le trasgressioni marine o la crisi di salinità del Mediterraneo hanno per lungo tempo dominato il dibattito scientifico sull'origine della fauna sotterranea. Questo dibattito contrapponeva chi considerava gli stigobi come i "sopravvissuti" di popolazioni superficiali rifugiatesi nell'am-



Risorgiva carsica (Friuli Venezia Giulia)

biente sotterraneo per sfuggire alle condizioni avverse (ipotesi del "rifugio" che risale addirittura a Charles Darwin) da chi riteneva la colonizzazione un processo continuo ed ancor oggi in atto (ipotesi della "colonizzazione attiva"). In base alla teoria del "rifugio", le regioni tropicali, non interessate da catastrofici eventi, avrebbero dovuto essere molto povere di fauna sotterranea e, aspetto sostanziale, l'estinzione delle popolazioni di superficie, parenti di quelle stigobie, avrebbe dovuto essere la regola. Con il progredire delle



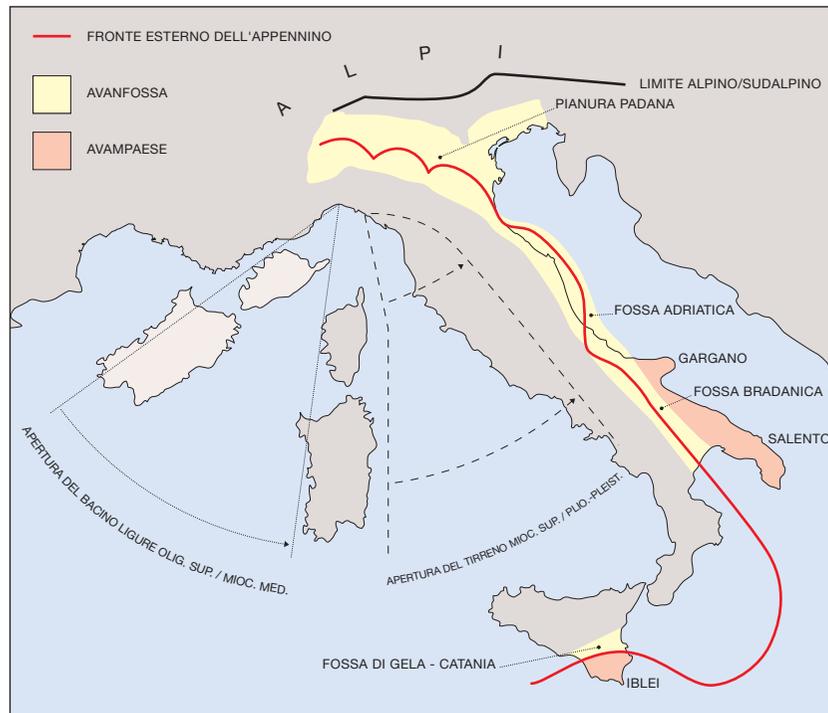
Il gasteropode endemico *Bythiospeum calepii*

conoscenze, tali previsioni sono state in parte smentite, aprendo un nuovo scenario evolutivo, depositario delle molteplici cause che hanno portato all'attuale configurazione della stigodiversità. In primo luogo, l'estinzione delle popolazioni superficiali non è un prerequisito obbligatorio per la speciazione in ambiente sotterraneo. Ne abbiamo già parlato ricordando la coesistenza di popolazioni pigmentate e oculate con altre depigmentate, microftalme o cieche, in vari generi di crostacei (in Italia sono noti e studiati casi, soprattutto tra crostacei dei generi *Proasellus*, *Synurella* e *Gammarus*). Si tratta in questo caso di esempi di colonizzazione attiva delle acque sotterranee ancora in corso, in assenza di drastici mutamenti dell'ambiente di superficie. Inoltre, la scoperta di stigobi in numerose aree tropicali (quali i tubi lavici delle isole vulcaniche, i "cenotes" messicani, le grotte somale, i sistemi anchialini dei deserti australiani e delle grotte nelle piccole isole caraibiche, le grotte brasiliane con la loro moltitudine di pesci ciechi) ha smentito definitivamente l'ipotesi del "rifugio" come unica spiegazione dell'origine delle comunità sotterranee.

Se è vero che la colonizzazione delle acque sotterranee può avvenire indipendentemente dalla comparsa di una condizione sfavorevole nell'ambiente esterno, è tuttavia anche vero che drastici mutamenti (climatici o geologici) negli ambienti superficiali possono portare ad una repentina interruzione del flusso genico tra popolazioni ipogee ed epigee. In questo senso va interpretata l'origine dei "relitti", sia eco-geografici (separati dai parenti più prossimi di superficie, ancora viventi e talora ben diversificati, da un evento di vicarianza) sia filetici (o filogenetici, ultimi sopravvissuti di una linea evolutiva estinta in superficie).

I relitti, soprattutto se filetici, sono di grande interesse scientifico; interi gruppi tassonomici (come i batinellacei e i termosbenacei) appartengono a questa categoria e i loro parenti più prossimi non sono più "rintracciabili" in alcuna delle linee filogenetiche ancora esistenti in superficie. Tuttavia, argomentare la cro-

nologia degli eventi di colonizzazione e speciazione è impresa ardua, ed una risposta sta arrivando in alcuni casi dai cosiddetti "orologi molecolari", metodo che tenta di sincronizzare le mutazioni nel DNA delle specie con antichi eventi paleogeografici o paleoclimatici. Ne è un esempio significativo lo studio delle specie sarde, provenzali e toscane di isopodi stenassellidi, che rappresentano la prova vivente dell'antica frammentazione, a partire dall'Oligocene, della Tirrenide e della migrazione della zolla continentale sardo-corsa e dei suoi frammenti dalla Provenza verso l'attuale penisola italiana. L'evento di vicarianza (cioè della separazione dell'areale di una specie ad opera di "barriere"), necessario in genere per la speciazione, non è però legato solo a questi antichi eventi di vaste proporzioni; esso può avvenire a qualunque scala, da quella delle piccole e isolate fratture di un sistema carsico fino alla scala continentale. Gli agenti di vicarianza possono essere geo-climatici ma anche ecologici: ovviamente, l'efficienza di tali "barriere" è strettamente dipendente dall'ecologia delle specie, in primo luogo dalla loro capacità di dispersione (il concetto di "dispersal" della letteratura scientifica anglosassone). Molte specie stigobie mostrano



Le affinità tra faune provenzali, sardo-corse e tirreniche costiere sono supportate da una comune storia paleogeografica



*Niphargus similis*, presente in stazioni relitte nelle aree glacializzate dell'arco alpino

scarsa attitudine alla dispersione, presentando anche una distribuzione geografica ristretta (sono cioè endemiti ristretti); inoltre, la bassa fecondità e lo sviluppo larvale bentonico, a scarso potenziale dispersivo, di molti crostacei interstiziali suggeriscono che la dispersione, continua o a salti ("jump dispersal") sia oggettivamente rara in questi gruppi. Per tale ragione, gli stigobi possono essere utilizzati quali eccellenti indicatori storici (paleogeografici), avendo quindi realmente un potere descrittivo del tutto analogo a quello dei veri fossili.

Tra gli antichi eventi che hanno plasmato l'attuale stigofauna italiana, i più studiati sono le glaciazioni e le regressioni marine. Le glaciazioni quaternarie hanno depauperato le faune sotterranee in vaste aree del nostro Paese; basti pensare alla totale assenza a Nord del limite delle glaciazioni würmiane di interi generi stigobi di gasteropodi, copepodi, isopodi e anfipodi. Le regressioni marine, legate all'eustatismo glaciale, hanno "lasciato" intrappolati nei sedimenti costieri numerosi taxa divenuti stigobi. Ma sono noti anche eventi regressivi molto antichi, che hanno portato alla relittualizzazione di faune di origine marina, enigmaticamente confinate nelle acque sotterranee continentali molto lontano dalle attuali linee di costa, spesso con distribuzioni geografiche disgiunte (anfiatlantiche, caraibico-mediterranee, caraibico-mediterraneo-australiane). In questi casi, la tettonica a placche rappresenta il principale agente causale di relittualizzazione, portando alla formazione dei cosiddetti relitti tetidiani, databili ai tempi della frammentazione dell'antico mare della Tetide nell'Oligocene.