

E. MENESINI (*)

ACTINOBALANUS STELLARIS (BROCCHI) (CIRRIPEDIA,
THORACICA). VARIABILITA' MORFOLOGICA E STRUTTURALE
IN FUNZIONE DELL'AMBIENTE (**)

Riassunto — E' stata studiata la variabilità morfologica e strutturale di popolazioni plioceniche di *Actinobalanus stellaris*. Sono state individuate due forme corrispondenti a popolazioni vissute in ambienti diversi, come testimoniato dalle malacofaune a loro associate.

E' stato fatto un tentativo per correlare le principali differenze riscontrate con la diversità ambientale.

Abstract — *Actinobalanus stellaris* (BROCCHI) (*Cirripedia*, *Thoracica*). *Morphological and structural variability in terms of the habitat*. The morphological and structural variability of three Pliocene populations of the Oligo-Pliocene sessile barnacle *Actinobalanus stellaris* has been studied. Two kinds (here called: « Forma I » and « Forma II ») have been recognized, corresponding to populations who lived in different habitats. The associated malacofaunas led us to ascertain that the « Forma I » was restricted to immediate subtidal zone with waved waters, while the « Forma II » was restricted to deeper sublittoral habitat with quiet waters.

The most remarkable differences between « Forma I » and « Forma II » are the following: « Forma I » — Carinal-region of the shell wall broader than rostrum-region, subcentral parietal tubes, narrow alae and radii, high conic shell; « Forma II » — Carinal-region of the shell less broad than rostrum-region, subperipheral parietal tubes, wide alae and radii, low conic or globose shell.

It has been supposed that the different development of the carinal-region is the consequence of a different development of the cirri and of the lateral depressor muscles of the terga. In the « Forma I » which lived in waved waters these soft parts could be more developed, because of the greatest difficulties in the mechanism of opening and closing of the aperture and in the movements of the opercular plates. With regard to the position of the parietal tubes it has been supposed that the inner position observed in the « Forma I » must be considered as a greater ability to withstand dessication of the soft parts. This is based on the hypothesis that the internal water might be lost through the eroded skeletal walls. The different development of alae and radii is thought to result from differences in

(*) Dipartimento di Scienze della Terra - Università di Pisa.

(**) Lavoro eseguito con contributo CNR, n. 82.02526.05.

strength of the junctions of the wall plates, for a positive correlation between habitat and structural resistance to mechanical forces; the « Forma I » must resist damage due to impact by floating objects and to high forces in all directions. Finally, the different ratio between the vertical and diametrical increase during the growth, producing different shapes of the shell, could be caused by the thermal range which varies in terms of the depth.

Key words — Cirripedia; Pliocene; Tuscany (Italy); Variability; Paleocology.

PREMESSA

Lo studio dei caratteri morfologici e della struttura microscopica della muraglia della specie oligo-pliocenica *Actinobalanus stellaris* (BROCCI) (Cirripedia) da me effettuato in passato (MENESINI, 1965, pag. 120), mise in evidenza una certa variabilità, per altro confermata dalla bibliografia; in particolare: DE ALESSANDRI, 1906; DAVADIE, 1963.

Non mi fu possibile allora stabilire eventuali rapporti fra tale variabilità e differenze di facies, in quanto la maggior parte del materiale a mia disposizione era rappresentato da esemplari conservati nel Museo di Paleontologia della Università di Pisa, mancanti di indicazioni precise sulla provenienza (per es., un centinaio di esemplari aveva come unico riferimento: « Pliocene, prov. di Siena »).

Il recente ritrovamento di abbondante materiale compreso in paleocomunità plioceniche abbastanza indicative dal punto di vista ambientale, mi consente adesso di affrontare questo problema. Scopo di questo lavoro è dunque lo studio della variabilità morfologica e strutturale di *Actinobalanus stellaris*, in funzione di differenze ambientali.

Inizialmente sono state esaminate due popolazioni (qui indicate con le lettere A e B; popolazione A: 42 esemplari; popolazione B: 70 esemplari), raccolte in sedimenti riferibili al Pliocene medio, che avevano fatto parte di biocenosi chiaramente diverse. Di queste ultime, come verrà illustrato in seguito, quella comprendente la popolazione A era rapportabile ad una biocenosi di ambiente quasi superficiale fortemente battuto dal moto ondoso; quella comprendente la popolazione B era invece rapportabile ad una biocenosi di ambiente di sabbie fini ben calibrate (SFBC, *sensu* PÉRÈS *et* PICARD, 1964), relativamente tranquillo, situato a profondità non inferiore ad una decina di metri.

Gli esemplari di *A. stellaris* della popolazione A, pur essendo

esternamente ben conservati e quindi utilizzabili per lo studio della variabilità morfologica, non hanno consentito l'analisi della struttura microscopica interna della muraglia, causa la ricristallizzazione di quest'ultima. Per tale motivo è stata analizzata una terza popolazione (qui indicata con la lettera C e costituita da una ottantina di esemplari), anch'essa raccolta in sedimenti riferibili al Pliocene medio, la quale aveva fatto parte di una biocenosi analoga a quella comprendente la popolazione A.

POPOLAZIONI A E B - PROVENIENZA ED ASSOCIAZIONI FAUNISTICHE

Le popolazioni A e B di *Actinobalanus stellaris* sono state raccolte rispettivamente alla base e alla sommità di una serie relativamente fossilifera situata nella zona di Castelnuovo d'Elsa (provincia di Pisa), 500 m ca. a NW di Balconevisi, in una vallecchia percorsa da un affluente di sinistra di Rio della Valle (F° 112 della Carta d'Italia, I NE - Castelnuovo d'Elsa).

La serie è rappresentata da una quarantina di metri di sabbie gialle, sfumanti nella porzione superiore in sabbie argillose grigiastre; è possibile distinguervi quattro livelli, più o meno fossiferi che, procedendo dal basso verso l'alto, sono:

- liv. *a* - strato basale, costituito quasi esclusivamente da un ammasso di gusci di *Ostrea lamellosa* cementati da sabbia grossolana;
- lib. *b* - sabbie grossolane microconglomeratiche, i cui microclotoli si presentano ben classificati;
- liv. *c* - sabbie fini, granulometricamente omogenee: le dimensioni dei granuli si aggirano intorno ai 200 micron;
- liv. *d* - sabbie argillose; la frazione argillosa è ca. il 30-35%; le dimensioni dei granuli sabbiosi in genere non superano i 150 micron.

I quattro livelli sopra citati contengono associazioni faunistiche notevolmente diverse.

Livello a

Lamellibranchi: *Ostrea lamellosa* (predominante), *Anomia ephippium*, *Pseudochama gryphina*.

Cirripedi: *Concavus concavus*, *Actinobalanus stellaris* (Popolazione A).

Si tratta indubbiamente di una biocenosi ad alghe fotofile (AP, *sensu* PÉRÈS *et* PICARD, 1964). La predominanza, nei Lamellibranchi, o addirittura la sola presenza (*P. gryphina*) delle valve fisse, la costante assenza nel cirripede *C. concavus* delle valve opercolari, la rarità di queste ultime in *A. stellaris*, nonostante l'apertura stretta che in genere ne facilita la permanenza all'interno della muraglia, inducono ad ipotizzare un ambiente quasi superficiale, in zona fortemente interessata dal moto ondoso.

Livello b

Lamellibranchi: *Glycymeris glycymeris*, *Chlamys varia*, *Astarte fusca*, *Acanthocardia erinacea*, *Trachycardium multicostatum*, *Laevicardium crassum*, *Tellina crassa*, *Gari costulata*, *Venus casina*, *Pelecypora gigas*, *Dosinia exoleta*.

Gasteropodi: *Gibbula magus*, *Cerithium vulgatum*, *Neverita josephina*, *Conus ponderosus*, *C. mercatii*, *Subula fuscata*, *Acteon semistriatus*.

L'associazione faunistica ben concorda con il tipo di sedimento ed indica una biocenosi di sabbie grossolane percorse da correnti di fondo (SGCF, *sensu* PÉRÈS *et* PICARD, 1964). L'elevata frequenza delle specie caratteristiche esclusive *Glycymeris glycymeris*, *Tellina crassa* e *Dosinia exoleta* e di altre specie reofile (es. *Astarte fusca*, *Gari costulata*, *Venus casina*), fanno ritenere che la biocenosi originaria sia vissuta in zona ottimale e cioè a ca. 10 m di profondità. E' noto infatti (PÉRÈS, 1967) che a profondità maggiori questa biocenosi si presenta notevolmente impoverita, sia dal punto di vista qualitativo che quantitativo, mentre a profondità minori sono assenti le specie reofile e si rarefanno specie caratteristiche esclusive, quali *Glycymeris glycymeris* e *Tellina crassa*.

Livello c

Lamellibranchi: *Barbatia mytiloides*, *Glycymeris insubrica*, *Chlamys varia*, *Ostrea lamellosa*, *Codakia leonina*, *Glans intermedia*, *Mactra corallina*, *Spisula subtruncata*, *Ensis ensis*, *Tellina pulchella*, *T. planata*, *Donax venustus*, *Dosinia lupinus*, *Chamelea gallina*, *Corbula gibba*, *Hiatella arctica*.

Gasteropodi: *Serpulorbis arenarius*, *Aporrhais pespelecani*,

Strombus coronatus, *Natica tigrina*, *Neverita josephinia*, *Murex brandaris torularius*, *Ocenebrina imbricata*, *Fusinus rostratus*, *Narona varicosa*, *N. piscatoria*, *Conus ponderosus*, *C. mercatii*, *Subula fuscata*, *Clavatula interrupta*, *C. rustica*, *Acteon semistriatus*, *Ringicula auricolata*.

Scafopodi: *Dentalium rectum*, *D. dentale*.

L'associazione faunistica sopra riportata ben si inquadra in una biocenosi delle sabbie fini ben calibrate (SFBC, *sensu* PÉRÈS *et* PICARD, 1964), in perfetto accordo con il tipo di sedimento. Sono infatti presenti le specie caratteristiche esclusive *Glycymeris insubrica*, *Macra corallina*, *Tellina pulchella*, *T. planata*, *Donax venustus*, *Dosinia lupinus* e le specie caratteristiche preferenziali *Spisula subtruncata*, *Ensis ensis*, *Chamelea gallina*, *Corbula gibba*, *Neverita josephinia* e *Dentalium dentale*.

Livello d

Lamellibranchi: *Nucula nucleus*, *Chlamys varia*, *Pecten flabelliformis*, *Cardium hians*, *Spisula subtruncata*, *Tellina pulchella*, *Donax venustus*, *Timoclea ovata*, *Corbula gibba*, *Hiatella arctica*.

Gasteropodi: *Architectonica simplex*, *Haustator vermicularis*, *Serpulorbis arenarius*, *Aporrhais pespelecani*, *Nassarius mutabilis*, *Hinia reticulata*, *H. musiva*, *H. limata*, *Cancellaria cancellata*, *Narona varicosa*, *Subula fuscata*, *Turricula dimidiata*, *Clavatula interrupta*, *C. rustica*.

Scafopodi: *Dentalium sexangulum*, *D. vulgare*.

Cirripedi: *Actinobalanus stellaris* (Popolazione B).

E' evidente che anche in questo caso, pur essendo il sedimento rappresentato da sabbie argillose, ci troviamo di fronte ad una biocenosi SFBC. Sono infatti presenti le specie caratteristiche esclusive *Tellina pulchella* e *Donax venustus* e le specie caratteristiche preferenziali *Spisula subtruncata*, *Corbula gibba* e *Nassarius mutabilis*.

Il confronto fra le associazioni faunistiche dei livelli c e d, entrambe qui riferite alla biocenosi SFBC, consente di fare le seguenti osservazioni:

1) Nel livello c c'è un'alta frequenza di *Macra corallina*, *Tellina pulchella*, *T. planata*, *Donax venustus* e *Neverita josephinia*, alla quale si contrappone la scarsità di *Spisula subtruncata* e l'assenza di rappresentanti della fam. *Nassaridae*.

2) Nel livello *d* elevata è la frequenza di *Spisula subtruncata* e dei Nassaridi in genere, mentre sono scarsamente rappresentate *Tellina pulchella* e *Donax venustus* e assenti *Macra corallina*, *Tellina planata* e *Neverita josephinia*.

Quanto sopra, in aggiunta alle osservazioni sulla sequenza litologica, induce a ritenere che l'associazione del livello *c* sia vissuta in una zona meno profonda di quella del livello *d*.

A conclusione di quanto fino ad ora esposto, si può affermare che durante la deposizione della serie presa in esame, biocenosi diverse si sono susseguite, secondo l'ordine AP → SGCF → SFBC e si può ipotizzare che ciò sia stato la diretta conseguenza di un graduale aumento di profondità del bacino sedimentario.

Per quanto riguarda lo scopo del presente lavoro, si può affermare che la popolazione A di *Actinobalanus stellaris* è vissuta in un ambiente quasi superficiale fortemente interessato dal moto ondoso, mentre la popolazione B è vissuta a profondità sicuramente maggiore di 10 m, in ambiente relativamente tranquillo, certamente non interessato dal moto ondoso.

In Tab. 1 è riportato l'elenco completo della macrofauna dei quattro livelli (< 5 es.: r; 5-20 es.: f; 21-50 es.: c; > 50 es.: cc).

POPOLAZIONE C - PROVENIENZA ED ASSOCIAZIONE FAUNISTICA

La popolazione C di *Actinobalanus stellaris* è stata raccolta in sabbie gialle grossolane della zona di Bagni di Casciana (provincia di Pisa), lungo la strada Casciana-Lari, 200 m ca. a N della località Croce (F° 112 della Carta d'Italia, IV SE - Lari). Questa popolazione era associata a pochi esemplari di *Concavus concavus* e alla sottoelencata malacofauna:

Lamellibranchi: *Chlamys glabra*, *Spondylus gaederopus*, *Anomia ephippium*, *Ostrea lamellosa*, *Chama placentina*, *Pseudochama gryphina*.

Gasteropodi: *Serpulorbis arenarius*.

La specie di gran lunga più abbondante è *Ostrea lamellosa*, spesso rappresentata da esemplari a valve unite; molto frequenti anche *Anomia ephippium* e *Pseudochama gryphina*, però rappresentate essenzialmente dalle valve fissate. Scarsi gli altri componenti l'associazione.

Il tipo di associazione, costituita da forme epifauniche fisse;

Tab.1	Liv.A	Liv.B	Liv.C	Liv.D
LAMELLIBRANCHI				
NUCULA (N.) NUCLEUS (LINNEO)				C
BARBATIA (B.) MYTILOIDES (BROCCHI)			C	
GLYCYMERIS (G.) GLYCYMERIS (LINNEO)		CC		
GLYCYMERIS (G.) INSUBRICA (BROCCHI)			CC	
CHLAMYS (C.) VARIA (LINNEO)		F	C	F
PECTEN (FLABELLIPECTEN) FLABELLIFORMIS (BROCCHI)				C
ANOMIA (A.) EPHIPIUM LINNEO	C			
OSTREA (O.) LAMELLOSA BROCCHI	CC		R	
CODAKIA (C.) LEONINA (BASTEROT)			CC	
PSEUDOCHEMA (P.) GRYPHINA (LAMARCK)	R			
GLANS (G.) INTERMEDIA (BROCCHI)			CC	
ASTARTE (A.) FUSCA (POLI)		R		
CARDIUM (C.) HIANIS BROCCHI				F
ACANTHOCARDIA (A.) ERINACEA (LAMARCK)		R		
TRACHYCARDIUM (T.) MULTICOSTATUM (BROCCHI)		F		
LAEVICARDIUM (L.) CRASSUM (GMELIN)		F		
MACTRA (M.) CORALLINA (LINNEO)			C	
SPISULA SUBTRUNCATA (DA COSTA)			F	CC
ENSIS ENSIS (LINNEO)			C	
TELLINA (ARCOPIAGIA) CRASSA PENNANT		CC		
TELLINA (TELLINELLA) PULCHELLA LAMARCK			CC	R
TELLINA (PERONIDIA) PLANATA LINNEO			CC	
DONAX (D.) VENUSTUS POLI			CC	R
GARI (PSAMMOBELLA) COSTULATA (TURTON)		C		
VENUS (VENTRICOLOIDEA) CASINA LINNEO		C		
PELECYORA (P.) GIGAS (LAMARCK)		R		
DOSINIA (D.) LUPINUS (LINNEO)			C	
DOSINIA (PECTUNCULUS) EXOLETA (LINNEO)		C		
CHAMELEA GALLINA (LINNEO)			CC	
TIMOCLEA (T.) OVATA (PENNANT)				C
CORBULA (VARICORBULA) GIBBA (OLIVI)			F	CC
HIATELLA (H.) ARCTICA (LINNEO)			C	R
GASTEROPODI				
GIBBULA (G.) MAGUS (LINNEO)		C		
ARCHITECTONICA (A.) SIMPLEX (BRONN)				F
HAUSTATOR (H.) VERMICULARIS (BROCCHI)				CC
SERPULORIS (S.) ARENARIUS (LINNEO)			F	R
CERITHIUM (THERICIUM) VULGATUM BRUGUIERE		CC		
APORRHAIIS (A.) PESPELECANI (LINNEO)			C	F
STROMBUS (S.) CORONATUS DEFRANCE			F	
NATICA (N.) TIGRINA (DEFRANCE)			F	
NEVERITA JOSEPHINIA RISSO		C	CC	
MUREX (BOLINUS) BRANDARIS TORULARIUS LAMARCK			C	
OCINEBRINA IMBRICATA (BROCCHI)			R	
NASSARIUS (N.) MUTABILIS (LINNEO)				C
HINIA (H.) RETICULATA (LINNEO)				CC
HINIA (H.) MUSIVA (BROCCHI)				F
HINIA (UZITA) LIMATA (CHEMNITZ)				F
FUSINUS (F.) ROSTRATUS (OLIVI)			C	
CANCELLARIA (BIVETIELLA) CANCELLATA LAMARCK				C
NARONA (SVELTIA) VARICOSA (BROCCHI)			CC	F
NARONA (SOLATIA) PISCATORIA (GMELIN)			F	
CONUS (CHELYCONUS) PONDEROSUS BROCCHI		C	CC	
CONUS (LITHOCONUS) MERCATII BROCCHI		F	F	
SUBULA (S.) FUSCATA (BROCCHI)		F	CC	F
TURRICULA DIMIDIATA (BROCCHI)				F
CLAVATULA (C.) INTERRUPTA (BROCCHI)			CC	C
CLAVATULA (C.) RUSTICA (BROCCHI)			CC	C
ACTEON (A.) SEMISTRIATUS (BASTEROT)		R	C	
RINGICULA AURICOLATA (MENARD)			CC	
SCAFOPODI				
DENTALIUM SEXANGULUM SCHROETER.				R
DENTALIUM RECTUM GMELIN			C	
DENTALIUM DENTALE LINNEO			F	
DENTALIUM VULGARE DA COSTA				F

la prevalenza numerica, nei Lamellibranchi, delle valve fissate; la totale assenza nei Cirripedi delle valve opercolari, inducono a ritenere che la biocenosi originaria sia vissuta a piccola profondità, in zona interessata da moto ondoso intenso; ambiente, dunque, analogo a quello in cui è vissuta la popolazione A, in precedenza considerata.

VARIABILITÀ MORFOLOGICA

I caratteri presi in esame nelle tre popolazioni di *Actinobalanus stellaris* (popolazioni A, B, C), per l'analisi della variabilità morfologica, sono i seguenti (fig. 1):

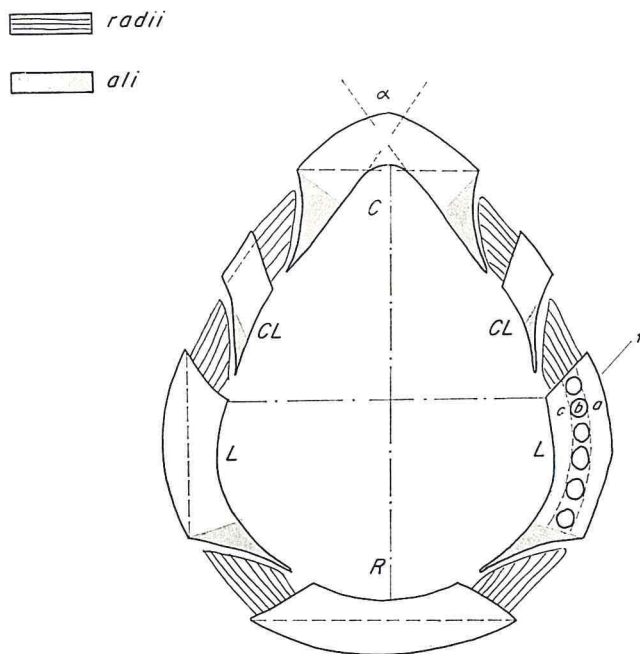


Fig. 1 - Schema della muraglia di un balanide.

α : angolo carenale; C: carena; CL: careno-laterale; L: laterale; R: rostro.

1: esempio di struttura interna - a: lamina esterna; b: zona dei canali parietali; c: lamina interna.

- 1) Angolo carenale: α .
- 2) Rapporto fra il diametro rostro-carenale e il diametro trasverso, in corrispondenza della base: D_b RC/ D_b LL.

- 3) Rapporto fra il diametro rostro-carenale e il diametro trasverso, in corrispondenza dell'apertura: $D_a RC/D_a LL$.
- 4) Sviluppo in lunghezza dei compartimenti, in funzione della lunghezza del rostro: C_l/R_l ; CL_l/R_l ; L_l/R_l .
- 5) Spessore dei compartimenti, in funzione dello spessore del rostro: C_s/R_s ; CL_s/R_s ; L_s/R_s . N.B. sono stati considerati i valori medi dei singoli compartimenti in ogni esemplare.
- 6) Lunghezza delle ali (C_a , CL_a , L_a), in funzione della lunghezza del compartimento di appartenenza: C_a/C_l ; CL_a/CL_l ; L_a/L_l .
- 7) Lunghezza dei raggi (R_r , L_r , CL_r), in funzione della lunghezza del compartimento di appartenenza: R_r/R_l ; L_r/L_l ; CL_r/CL_l .
- 8) Forma generale.
- 9) Ornamentazione.

Non è stata presa in esame l'eventuale variabilità delle placche opercolari, causa la loro rarità nella popolazione A ed assenza nella popolazione C.

Angolo carenale: α

Nelle popolazioni A e C il valore dell'angolo α è nettamente inferiore a quello riscontrabile nella popolazione B; ciò conferisce agli esemplari delle due prime popolazioni un aspetto notevolmente più acuminato nella regione carenale.

A	B	C
70°-75°	85°-90°	72°-76°

$D_b RC/D_b LL$

In tutte e tre le popolazioni, in corrispondenza della base, il diametro rostro-carenale è superiore al diametro trasverso. Il rapporto fra i due diametri è comunque pressoché costante; solo nella popolazione B alcuni individui si presentano leggermente più allungati.

A	B	C
1,34-1,36	1,35-1,40	1,34-1,35

$D_a RC/D_a LL$

Nelle popolazioni A e C, in corrispondenza dell'apertura, il diametro rostro-carenale si mantiene superiore, anche se in modo più

limitato, al diametro trasverso; nella popolazione B, invece, il primo tende ad uguagliare il secondo e in alcuni esemplari ne diviene addirittura inferiore. Ciò è la conseguenza di differenze nella forma generale della muraglia, come verrà chiarificato in seguito.

A	B	C
1,20-1,30	0,90-1,10	1,25-1,35

C_l/R_l ; CL_l/R_l ; L_l/R_l

Le popolazioni A e C sono caratterizzate dal notevole sviluppo della carena: la lunghezza di quest'ultima è infatti superiore, uguale o di poco inferiore alla lunghezza del rostro; nella popolazione B, al contrario, la carena è poco sviluppata e la sua lunghezza è circa la metà di quella del rostro.

Nelle popolazioni A e C la lunghezza dei laterali è pressoché uguale o di poco inferiore a quella del rostro; nella popolazione B i laterali sono nettamente meno sviluppati: la loro lunghezza è compresa fra $7/10$ e $3/4$ di quella del rostro.

Le differenze fra le popolazioni A e C da un lato e la popolazione B dall'altro si avvertono anche nello sviluppo relativo dei careno-laterali, la cui lunghezza è nelle prime compresa fra $1/3$ e $2/5$, sempre rispetto a quella del rostro, mentre nella seconda è compresa fra $1/8$ e $1/5$.

	A	B	C
C_l/R_l	0,90-1,20	0,50-0,60	1,00-1,25
CL_l/R_l	0,30-0,40	0,15-0,20	0,35-0,40
L_l/R_l	0,85-1,05	0,70-0,75	0,85-1,00

C_s/R_s ; CL_s/R_s ; L_s/R_s

Nelle popolazioni A e C il maggior spessore della muraglia si verifica in corrispondenza della carena, dove esso è sempre uguale o superiore al doppio di quello del rostro; nei careno-laterali e nei laterali si assiste ad un progressivo assottigliamento della muraglia.

Nella popolazione B la situazione è invertita: lo spessore maggiore della muraglia si ha infatti nel rostro, dove esso può raggiungere un valore doppio rispetto a quello della carena; ovviamente, procedendo dalla carena verso il rostro, nei careno-laterali e nei

lateralali si assiste ad un progressivo ispessimento della muraglia.

	A	B	C
C_s/R_s	2,10-2,50	0,50-0,60	2,00-2,40
CL_s/R_s	1,80-2,10	0,60-0,70	1,80-2,00
L_s/R_s	1,20-1,50	0,75-0,85	1,20-1,40

C_a/C_l ; CL_a/CL_l ; L_a/L_l

Anche per quanto riguarda lo sviluppo in lunghezza delle ali, le popolazioni A e C si presentano fra loro simili e diverse dalla popolazione B: nelle prime tale sviluppo è notevolmente ridotto; nella popolazione B, al contrario, le ali sono abbastanza estese. I compartimenti con ali più sviluppate, in senso relativo, sono i careno-lateralali; ma mentre nelle popolazioni A e C la lunghezza delle ali raggiunge solo 1/3-1/2 di quella compartimentale, nella popolazione B tale lunghezza addirittura uguaglia, o quasi, quella del compartimento di appartenenza.

Le ali carenali hanno nelle popolazioni A e C uno sviluppo in lunghezza compreso fra 1/8 e 1/5 di quello della carena; nella popolazione B tale sviluppo è superiore ed inoltre poco variabile, essendo in tutti gli esemplari pari a circa 1/4.

Per quanto riguarda le ali dei lateralali, si nota che nelle popolazioni A e C il loro sviluppo relativo è uguale o inferiore a quello delle carenali (lunghezza delle ali = 1/10-1/5 della lunghezza del compartimento di appartenenza); nella popolazione B tale sviluppo relativo è uguale o superiore a quello delle carenali (lunghezza delle ali = 1/4-1/3 della lunghezza del corrispondente laterale).

	A	B	C
CL_a/CL_l	0,33-0,50	0,90-1,00	0,35-0,50
C_a/C_l	0,125-0,20	0,25-0,26	0,13-0,20
L_a/L_l	0,10-0,20	0,25-0,35	0,10-0,20

R_r/R_l ; L_r/L_l ; CL_r/CL_l

Lo sviluppo in lunghezza dei raggi presenta nelle tre popolazioni, più o meno, le analogie e le differenze riscontrate nello sviluppo delle ali, anche se in modo più attenuato.

Nelle popolazioni A e C il maggior sviluppo dei raggi si ha nei careno-lateralali, dove la loro lunghezza si aggira intorno a 1/4 di quella dei compartimenti di appartenenza; poco dissimile è la

lunghezza relativa dei raggi del rostro, mentre notevolmente inferiore è lo sviluppo dei raggi laterali (lunghezza dei raggi = ca. $1/8$ della lunghezza dei compartimenti corrispondenti).

Anche nella popolazione B il maggior sviluppo dei raggi è presentato dai careno-laterali, ma con valori superiori ($> 1/2$); abbastanza simile è lo sviluppo relativo dei raggi del rostro e dei laterali, pur essendo il primo, nella maggioranza degli esemplari, leggermente superiore al secondo.

	A	B	C
CL_r/CL_l	0,27-0,28	0,60-0,80	0,25-0,27
R_r/R_l	0,24-0,27	0,17-0,25	0,24-0,26
L_r/L_l	0,12-0,13	0,22-0,26	0,125-0,12

N.B. - Niente vi è da segnalare sullo spessore delle ali e dei raggi, che si presenta sempre pressoché direttamente proporzionale a quello della porzione di muraglia in cui essi sono ubicati.

Forma generale

Nella descrizione della variabilità dei rapporti: diametri rostro-carenali/diametri trasversi, è già emersa una differenza fra le popolazioni A e C da un lato e la popolazione B dall'altro.

Come è già stato specificato, presso la base tale rapporto è abbastanza simile in tutte e tre le popolazioni; l'analoga fra le popolazioni A e C e la differenza fra queste e la popolazione B si riscontra valutando lo stesso rapporto presso l'apertura.

Nelle popolazioni A e C, fatta eccezione per il rostro, i compartimenti si presentano, nella loro inclinazione, dritti o leggermente concavi; il rostro al contrario presenta una convessità che, pur essendo minima, determina, in corrispondenza dell'apertura, una limitata diminuzione relativa del diametro rostro-carenale rispetto al diametro trasverso.

Nella popolazione B si nota una generale minore inclinazione dei compartimenti, la bombatura del rostro è più accentuata ed una leggera convessità è presentata anche dalla carena. Ne consegue una maggiore diminuzione relativa del diametro rostro-carenale presso l'apertura, dove il suo valore può uguagliare od essere inferiore a quello del diametro trasverso. Quanto sopra determina una differenza nella forma generale della muraglia: slanciata e fortemente carenata nelle popolazioni A e C; più tozza e in alcuni casi leggermente globosa nella popolazione B.

Ornamentazione

L'ornamentazione di *Actinobalanus stellaris* è costituita da numerose e robuste coste longitudinali, spesso bifide e talora trifide, in particolare presso la base; non è infrequente il caso di irregolarità, più o meno marcata, nel decorso, sviluppo e distribuzione delle coste.

Non esistono differenze sostanziali fra le tre popolazioni; si può solo notare nella popolazione B una frequenza maggiore di individui presentanti un'irregolarità ornamentale più accentuata.

VARIABILITÀ STRUTTURALE

In *Actinobalanus stellaris* la struttura microscopica della muraglia è relativamente semplice. I canali parietali sono di regola assai grandi, abbastanza ravvicinati e, in ogni singolo compartimento, più o meno uguali fra loro. Le figure interlaminari hanno stelo assiale rettilineo e ben delineato. I prolungamenti laterali non sono mai molto numerosi, si distaccano ortogonalmente dallo stelo assiale in posizione opposta e sono fra loro subuguali. Ne deriva una figura interlaminare da subquadrata a subrettangolare.

Come è stato specificato all'inizio di questo lavoro, gli esemplari della popolazione A non hanno consentito l'analisi della struttura microscopica della muraglia essendo ricristallizzati. Pertanto il confronto qui viene fatto solo fra le popolazioni B e C.

Per quanto riguarda la forma e la frequenza dei canali parietali e le caratteristiche delle figure interlaminari, non si apprezzano rimarchevoli differenze fra gli esemplari delle due popolazioni prese in esame. Ciò che invece risulta diverso è il rapporto fra le tre porzioni che costituiscono lo spessore dei compartimenti: 1) lamina esterna; 2) zona dei canali parietali; 3) lamina interna (fig. 1).

Nella popolazione B si osserva in ogni compartimento una notevole riduzione della lamina esterna; la zona dei canali parietali è pertanto subperiferica; la lamina interna di conseguenza risulta molto sviluppata e contribuisce a formare, in quasi tutti i punti della muraglia, più del 50% dell'intero spessore.

Nella popolazione C in ogni compartimento le tre porzioni hanno sviluppo pressoché uguale e di conseguenza la zona dei canali parietali occupa il terzo mediano dello spessore globale.

La ricristallizzazione della muraglia degli individui appartenenti alla popolazione A non ha impedito di valutare, in alcuni di essi, il rapporto fra le tre porzioni costituenti lo spessore dei compartimenti, le quali sono risultate subuguali. Anche per questo carattere, pertanto, sembra esistere una spiccata analogia fra le popolazioni A e C.

CONCLUSIONI

Da quanto fino ad ora esposto risulta che *Actinobalanus stellaris* presenta una variabilità morfologica e strutturale che consente di suddividere tutti gli esemplari qui presi in esame in due gruppi chiaramente separati, che indico come « Forma I » (comprendente gli esemplari delle popolazioni A e C) e « Forma II » (comprendente gli esemplari della popolazione B).

La variabilità di *A. stellaris*, qui messa in evidenza, non contrasta con quanto da me osservato in passato (MENESINI, 1965), nè con la bibliografia, purtroppo assai limitata, relativa a questa specie. Sulla base dell'esperienza personale e dell'iconografia esistente, la forma che sembra essere stata più diffusa è la « Forma I », alla quale è tra l'altro riferibile l'olotipo (*Lepas stellaris*, BROCCHI 1814, pag. 599, tav. XIV, fig. 17), nuovamente descritto e figurato da ROSSI RONCHETTI (1952, pag. 13, fig. 1). Bisogna tuttavia aggiungere che la « Forma II » era presente già nel Miocene: ad essa sono infatti sicuramente riferibili esemplari del Burdigaliano algerino figurati da DAVADIE (1963, tav. XXXV, figg. 2 e 4).

A mio avviso non esistono dubbi sul diretto rapporto, in *A. stellaris*, fra ambiente e forma; testimoniano in tal senso infatti: 1) il limitato campo di variabilità riscontrato in ognuna delle tre popolazioni esaminate; 2) le strette e costanti affinità esistenti fra gli individui delle popolazioni A e C (« Forma I »), vissute in ambienti analoghi, caratterizzati da intenso moto ondosio; 3) le notevoli differenze presentate dagli esemplari della popolazione B (« Forma II »), vissuta in ambiente di acque calme, differenze che immediatamente li distinguono da quelli delle altre due popolazioni.

Le principali differenze fra le due forme sono schematizzate in fig. 2 e possono essere così riassunte:

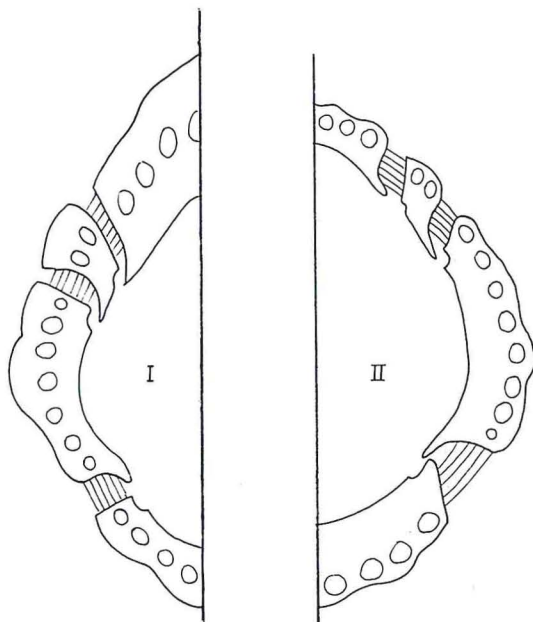


Fig. 2 - Aspetto generale delle due forme di *Actinobalanus stellaris*, a livello del limite inferiore del terzo superiore della muraglia. La sinuosità del contorno esterno è dovuta alla presenza delle coste. La forma e la frequenza dei canali parietali sono puramente indicative.

« Forma I » - Metà carenale della muraglia più sviluppata della metà rostrale; canali parietali occupanti la porzione centrale dello spessore; ali e raggi poco sviluppati.

« Forma II » - Metà carenale della muraglia meno sviluppata della metà rostrale; canali parietali in posizione subperiferica; ali e raggi ben sviluppati.

Prima di tentare di interpretare le differenze sopra evidenziate, ritengo necessari brevissimi cenni su taluni aspetti dell'anatomia e della fisiologia di un balanide.

All'interno della muraglia sono contenute le parti molli (fig. 3), comprendenti fra l'altro il complesso dei cirri, situato nella porzione carenale. Le parti molli sono superiormente protette dall'apparato opercolare, costituito da 2 scuta, situati nella porzione rostrale, e da 2 terga, situati nella porzione carenale. Queste quattro placche sono mobili e sollevandosi ed abbassandosi determinano

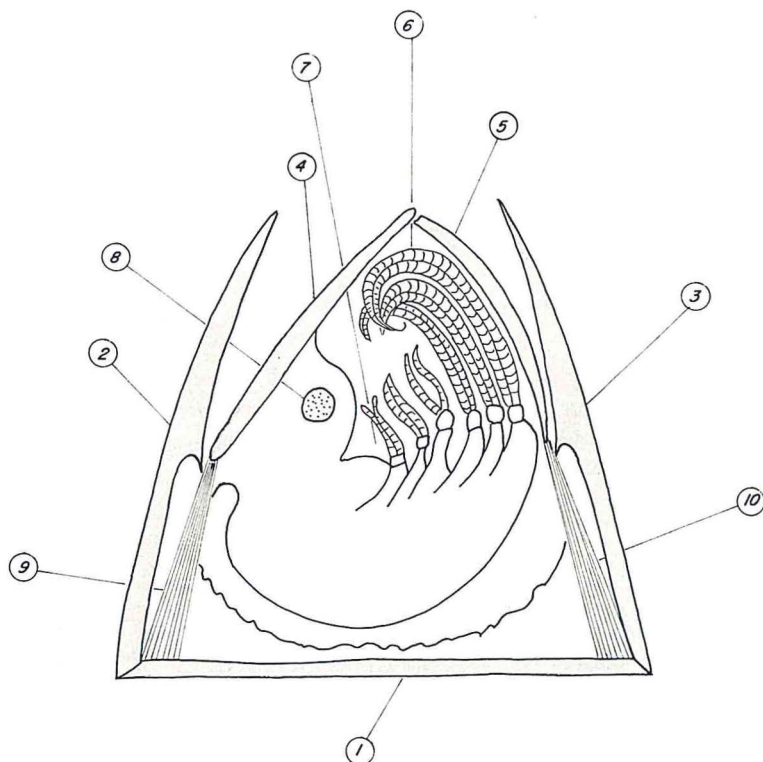


Fig. 3 - Sezione schematica di un balanide. 1: base; 2: rostro; 3: carena; 4: scutum; 5: tergum; 6: cirri; 7: regione orale; 8: muscolo adduttore degli scuta; 9: muscolo depressore dello scutum; 10: muscolo depressore del tergum.

rispettivamente l'apertura e la chiusura dell'intero apparato. Gli scuta sono dotati di un muscolo adduttore che li connette e di un muscolo depressore che collega il loro margine inferiore con la porzione rostrale della base della muraglia; i terga sono dotati del solo muscolo depressore che collega il loro margine inferiore con la porzione carenale della base della muraglia (ZULLO, 1979).

Durante l'alimentazione dell'animale gli scuta si sollevano per azione del muscolo adduttore; ciò permette lo srotolamento e il sollevamento dei cirri che estroflettendosi spostano verso l'alto i terga. I cirri, dopo la cattura di particelle alimentari, si arrotolano verso l'interno delle muraglia, indirizzando il cibo verso la bocca; i terga si abbassano per azione del muscolo depressore e subito dopo si abbassano gli scuta, anch'essi per azione del proprio muscolo depressore.

I movimenti sopra descritti sono assai veloci: circa 140 cicli apertura-chiusura al minuto (*fide* BARNES, 1972). Non è illogico presupporre che un'intensa agitazione della massa dell'acqua sia di notevole ostacolo al ciclo apertura-chiusura e che rappresenti un agente selettore drastico nei confronti di individui con massa cirrica poco sviluppata.

Un maggior sviluppo, da un lato, della massa globale dei cirri, un particolare irrobustimento, dall'altro, del muscolo depressore dei terga, il cui rapido abbassamento può garantire una valida protezione alle parti molli, potrebbero essere i responsabili, nella « Forma I », del maggior sviluppo della porzione carenale della muraglia.

Nei balanidi, in particolare in quelli la cui muraglia presenta una struttura tri-zonata (lamina esterna, zona dei canali parietali, lamina interna), l'accrescimento dei singoli compartimenti è molto complesso ed è stato oggetto di numerosi recenti studi (COSTLOW, 1956; DAVADIE, 1963; NEWMAN, ZULLO *et* WAINWRIGHT, 1967; NEWMAN *et* ROSS, 1971; BOURGET, 1977 *etc.*). Mi limito qui a ricordare che, presso la base, l'accrescimento dei compartimenti avviene per secrezione della matrice dalle due opposte superfici del mantello e che, pertanto, lo sviluppo in spessore delle due lamine, interna ed esterna, che articolandosi mediante denticoli determinano la formazione della zona dei canali parietali, è indipendente.

Si può dunque presupporre che il diverso sviluppo della lamina esterna riscontrabile nelle due forme, il quale determina differenze nella ubicazione della zona dei canali parietali e nei reciproci rapporti di spessore, sia del tutto indipendente dallo sviluppo in spessore della lamina interna.

E' noto che la zona dei canali parietali conferisce una certa elasticità ai compartimenti, ma non è responsabile della maggiore o minore resistenza agli urti dell'intera muraglia (BOURGET, 1977), la quale dipende più che altro, come verrà specificato in seguito, dal tipo di incernieramento dei compartimenti. Non ritengo pertanto che l'ubicazione dei canali parietali nelle due forme sia da collegare ad una eventuale diversa resistenza meccanica alla dinamica ambientale.

A mio avviso, ciò di cui si deve tener conto è:

- 1) anche varie forme di balanidi sub-intertidali possono provvisoriamente sopportare l'emersione, trattenendo acqua all'in-

terno della muraglia, grazie ai meccanismi di perfetta chiusura dell'apparato opercolare;

- 2) durante la vita di un balanide porzioni di muraglia possono venir erose da agenti meccanici e/o biologici; ciò determina nelle forme con pareti tri-zonate la messa in luce di tratti più o meno estesi di uno o più canali parietali;
- 3) attraverso canali parietali, comunicanti per erosione con l'esterno, si ha, in ambiente subaereo, perdita d'acqua (NEWMAN, 1967; STANLEY *et* NEWMAN, 1980).

Si può dunque presupporre che individui che si trovino saltuariamente in condizioni di emersione a causa del moto ondoso (popolazioni A e C: « Forma I ») rispondano, fin dagli stadi giovanili, alle sollecitazioni meccaniche ambientali con uno sviluppo maggiore dello spessore della lamina esterna, come protezione contro il pericolo di disidratazione delle parti molli.

Come ho brevemente accennato in precedenza, la resistenza della muraglia di un balanide alle sollecitazioni meccaniche dell'ambiente dipende essenzialmente dal modo in cui sono incernierati i compartimenti. Interessanti esperimenti sono stati condotti in tal senso da BARNES, READ *et* TOPINKA (1970) su varie specie di *Balanus s.l.*, su *Chthmalus stellatus* e su *Elminius modestus*. I tipi principali di incernieratura illustrati dai sopracitati AA. sono quattro: « butt » (giunto a contatto semplice), « scarf » (giunto ad ammorsatura), « lap » (giunto a sovrapposizione), « dado » (giunto a scanalatura) (fig. 4).

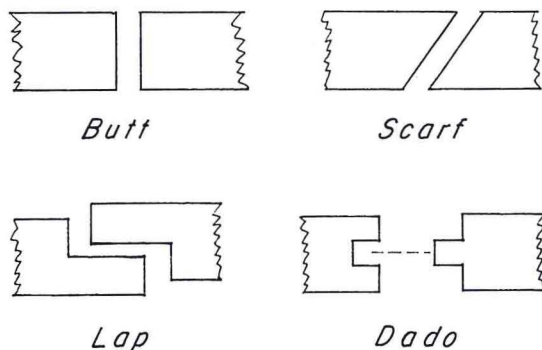


Fig. 4 - Nomenclatura per i più comuni tipi di giunzione compartimentale (da: BARNES, READ *et* TOPINKA, 1970).

La giunzione più adatta a ben resistere in ambiente ad alta energia è il tipo « dado » (es. *Balanus perforatus perforatus* [MENESINI, 1967]), la meno adatta è il tipo « butt », che infatti caratterizza molte specie di ambiente con acque calme. I tipi « scarf » e « lap » sono abbastanza resistenti, a condizione però, come ho potuto anche io osservare in varie forme attuali, che l'area partecipante alla giunzione sia poco estesa; in altre parole, a condizione che siano poco sviluppati in lunghezza radii ed ali (es. *Semibalanus balanoides* e *Balanus crenatus* [BARNES *et All.*, op. cit.]).

In *Actinobalanus stellaris* la forma di giunzione dei compartimenti è riconducibile al tipo « scarf »; non meraviglia dunque la riduzione di sviluppo dei radii e delle ali nelle popolazioni della « Forma I ».

Vorrei fare, infine, qualche brevissima considerazione sulla forma generale della muraglia.

Gli esoscheletri caliculari, qualunque sia il gruppo sistematico a cui appartengono, devono la loro forma al rapporto, variabile nelle varie fasi ontogenetiche, fra la velocità di accrescimento diametrale e quella di accrescimento verticale.

E' chiaro che nelle due forme di *Actinobalanus stellaris* i valori di tali rapporti non sono uguali: un aspetto più slanciato nella « Forma I », conseguenza di una velocità di accrescimento verticale superiore a quella di accrescimento diametrale ed un aspetto più tozzo nella « Forma II », conseguenza di velocità di accrescimento verticale e diametrale meno dissimili.

Se teniamo presente la brevità del ciclo ontogenetico di un balanide, si può ipotizzare che responsabile, almeno in parte, di questa differenza sia l'escursione termica, variabile in funzione della profondità, che potrebbe avere un'influenza negativa sulla velocità di accrescimento diametrale.

OPERE CITATE

- BARNES R.D. (1972) - Zoologia: gli Invertebrati. 940 pp., Piccin Edit., Padova.
 BARNES H., READ R., TOPINKA J.A. (1970) - The behaviour on impaction by solids of some common Cirripedes and relation to their normal habitat. *Journ. Exper. Mar. Biol.*, 5 (1), 70-87, 8 ff.
 BOURGET E. (1977) - Shell structure in sessile Barnacles. *Natur. Canad.*, 104 (4), 281-323, 68 ff.

- BROCCHI G. B. (1814) - Conchiologia fossile subappennina. 2 voll., 712 pp., 16 tt., Edit. Stamperia Reale, Milano.
- COSTLOW J. D. (1956) - Shell development in *Balanus improvisus* DARWIN. *Journ. Morphology*, **99** (2), 359-415, 8 tt.
- DAVADIE C. (1963) - Etude des Balanes d'Europe et d'Afrique. 146 pp., 55 tt., 57 ff., Edit. Cent. Nat. Rec. Sc., Paris.
- DE ALESSANDRI G. (1906) - Studi monografici sui Cirripedi fossili d'Italia. *Palaeont. It.*, **12**, 207-324, 6 tt., 9 ff.
- MENESINI E. (1965) - Caratteri morfologici e struttura microscopica di alcune specie di Balani neogenici e quaternari. *Palaeont. It.*, **59** (N.S. **29**), 83-129, 21 tt., 22 ff.
- MENESINI E. (1976) - Studio della variabilità di *Balanus perforatus perforatus* BRUGUIÈRE (Cl. Cirripedia, Ord. Thoracica) in popolazioni fossili e viventi. *Atti Soc. Tosc. Sc. Nat., Mem.*, Ser. A, **83**, 15-52, 10 tt., 6 ff.
- NEWMAN W. A. (1967) - On physiology and behaviour of estuarine barnacles. *Proc. Symp. Crustacea, Mar. Biol. Assoc. India*, Pt. III, 1038-1066, 3 tt., 9 ff.
- NEWMAN W. A., ROSS A. (1971) - Antarctic Cirripedia. *Antar. Res. Ser., Am. Geoph. Un.*, **14**, 257 pp., 48 tt., 90 ff.
- NEWMAN W. A., ZULLO V. A., WAINWRIGHT S. A. (1967) - A critique on recent concepts of growth in Balanomorpha (Cirripedia, Thoracica). *Crustaceana*, **12** (2), 167-178, 3 tt., 1 f.
- PÉRÈS J. M. (1967) - Les biocenoses bentiques dans le système phytal. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, **42** (58), 113 pp.
- PÉRÈS J. M., PICARD J. (1964) - Nouveau manuel de Bionomie Bentique de la Mer Méditerranée. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, **31** (47), 137 pp.
- ROSSI RONCHETTI C. (1952) - I tipi della « Conchiologia fossile subappennina » di G. BROCCHI. *Riv. It. Pal. Strat.*, Mem. **5**, Pt. I, 89 pp., 37 ff.
- STANLEY S. M., NEWMAN W. A. (1980) - Competitive exclusion in evolutionary time: the case of the acorn barnacles. *Paleobiol.*, **6** (2), 173-183, 4 ff.
- ZULLO V. A. (1979) - Marine Flora and Fauna of the Northeastern United States. Arthropoda: Cirripedia. *NOAA Tech. Rep. NMFS*, Circular **425**, 1-29, 40 ff.

(ms. pres. il 16 dicembre 1982; ult. bozze il 10 luglio 1983)

TAVOLE

TAVOLA I

Actinobalanus stellaris (BROCCHI)

Fig. 1 - Popolazione A $\times$ 0,80.

Fig. 2 - Popolazione C $\times$ 1 ca.

Fig. 3 - Popolazione B $\times$ 1 ca.

Fig. 4 - Popolazione B $\times$ 1,20.

Fig. 5 - Popolazione B $\times$ 2 ca.

Fig. 6 - Popolazione C $\times$ 1,20.

Fig. 7 - Popolazione A $\times$ 3 ca.

Fig. 8 - Popolazione C $\times$ 1 ca.

Fig. 9 - Popolazione A $\times$ 1 ca.

Fig. 10 - Scuta di un esemplare della popolazione B $\times$ 8 ca.

a: faccia esterna; b: faccia interna.

Fig. 11 - Tergum di un esemplare della popolazione B $\times$ 10 ca.

a: faccia esterna; b: faccia interna.

TAVOLA I

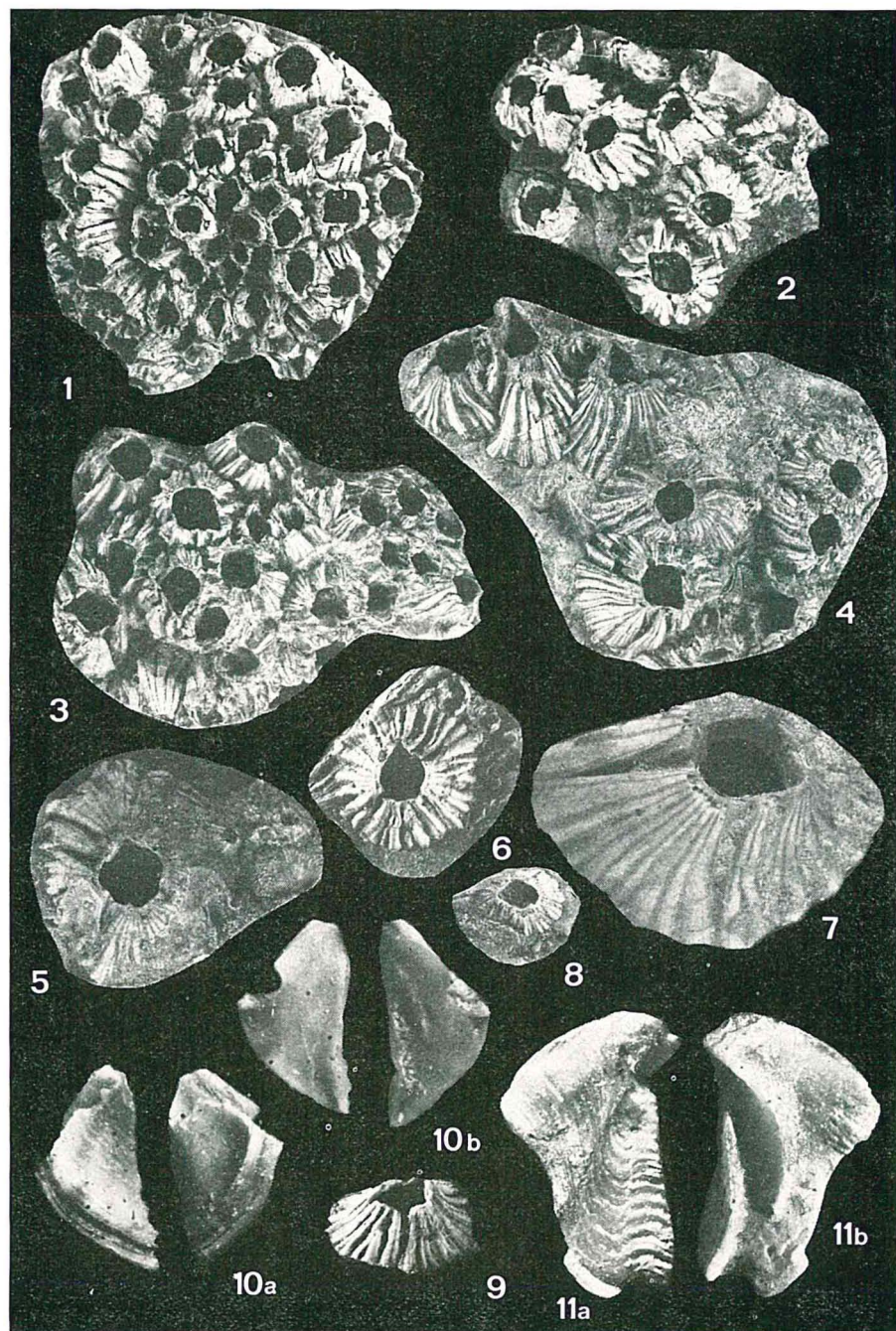


TAVOLA II

Actinobalanus stellaris (BROCCHI)

Fig. 1 - Careno-laterale: popolazione B $\times$ 30 ca.

Fig. 2 - Laterale: popolazione B $\times$ 43 ca.

Fig. 3 - Careno-laterale: popolazione B $\times$ 43 ca.

Fig. 4 - Rostro: popolaizione C $\times$ 20 ca.

Fig. 5 - Laterale: popolazione B $\times$ 20 ca.

Fig. 6 - Laterale: popolazione B $\times$ 40 ca.

TAVOLA II

