

FABRIZIO BIZZARINI & GIAMPIETRO BRAGA

TENDENZE EVOLUTIVE ED ASPETTI
PALEOECOLOGICI DEI BRIOZOI TRIASSICI
DELLA PALEOTETIDE OCCIDENTALE

ABSTRACT - *Evolutionary trends and paleoecological features of the Triassic Bryozoa in the Western Paleotethys.*

A short analysis of the probable events that gave rise to the biological Permo-Triassic crisis has been done. The Bryozoan living environment, their areal reduction and instability in the same time are also considered. Some paleoecological observations, and the relationships between the Triassic Bryozoa and their habitat, based also to the zoarial growth forms, are deduced. The occurrence of the *Stenolaemata* in the organic reefs, the suffered selective pressure, and their consequent evolutionary trend is emphasized, especially for the first evolutive phase of encrusting Cyclostomata. In an inset of systematics, the new species *Stomatopora illiesi* and a characteristic zoarial growth of a Carnian (Upper Triassic) Trepostomata Bryozoan are described.

KEY WORDS - Bryozoa, P/Tr. crisis, Triassic, Paleoecology, Systematics: n. sp.

RIASSUNTO - *Tendenze evolutive ed aspetti paleoecologici dei Briozoi triassici della Paleotetide occidentale.*

Dopo una breve analisi sulle possibili cause che hanno provocato la crisi biologica Permo-Triassica, sono presi in esame i vari ambienti di vita dei Briozoi e le modifiche e le instabilità che tali ambienti ebbero nello stesso lasso di tempo. Vengono quindi messe in evidenza le nicchie ecologiche dei Briozoi triassici e le relative deduzioni ambientali, rese possibili anche dalle strette relazioni che intercorrono fra il loro ambiente di vita e gli abiti di crescita zoariale posseduti. Si pone inoltre particolare attenzione alla presenza di Briozoi *Stenolaemata* nell'ambiente di scogliera organogena, alle pressioni selettive subite ed alla loro conseguente evoluzione, facendo inoltre alcune considerazioni sui primi stadi evolutivi dei Cyclostomata incrostanti. In una «finestra» di ordine sistematico vengono descritte la nuova specie *Stomatopora illiesi* e la caratteristica crescita zoariale di un Briozoo Trepostomata di età carnica.

PAROLE CHIAVE - Bryozoa, Crisi P/Tr, Triassico, Paleoecologia, Sistematica n. sp.

INTRODUZIONE

Il periodo Permo-Triassico rappresenta anche per il bacino della Paleotetide un momento di profondi mutamenti ecologici che influenzarono nettamente lo sviluppo delle faune bentoniche. Fra le cause di questa crisi ambientale si possono qui ricordare la generale regressione marina che con la riduzione dei mari epicontinentali aumentò la competizione soprattutto fra gli organismi bentonici; l'aumento dei depositi evaporitici, che nel Permiano superiore fu particolarmente intenso con la probabile conseguenza di un forte abbassamento della salinità (4-5 x 1000) sia nella Paleotetide che nei bacini limitrofi (POSENATO, 1990); il fenomeno glaciale che interessò l'area meridionale di questo bacino con una generale diminuzione della temperatura delle acque (STANLEY, 1987) e per ultimo il ringiovanimento continentale che favorì lo svilupparsi di depositi terrigeni e un generale cambiamento eco-sedimentologico del bacino occidentale di questo mare. Questi fattori modificarono profondamente le comunità bentoniche e produssero importanti cambiamenti faunistici ed evolutivi fra i Briozoi.

Le associazioni a Briozoi, molto diffuse nei mari epicontinentali del Carbonifero e del Permiano inferiore, videro via via diminuire il loro habitat di maggior diffusione legato alle acque calde litorali. A questo ambiente si erano adattati, a volte con specializzazioni molto spinte, soprattutto i Fenestellida e i Cryptostomata che nel Permo-Carbonifero ebbero la loro massima diffusione e, forse proprio a causa della loro forte specializzazione, subirono la massima selezione per le mutate condizioni ecologiche.

Durante il Permiano, i fattori ambientali sopra descritti causarono la scomparsa di bacini epicontinentali, come il mare Uraliano nell'emisfero boreale, non sempre accompagnata dalla presenza di aree compatibili con le caratteristiche e le specializzazioni delle faune bentoniche che li popolavano. Ad esempio alla fine del Permiano inferiore il mare Uraliano si evolse verso il termine della sua esistenza e si verificarono ampi abbassamenti di salinità e temperatura con conseguenti drastiche riduzioni della diversità biologica delle sue biocenosi. L'interruzione poi del collegamento con la Paleotetide e fenomeni regressivi fecero infine scomparire questo bacino marino e le sue faune residue. In altre zone, come la Paleotetide meridionale, l'influsso glaciale del Permiano inferiore permetteva la sopravvivenza soltanto a faune a bassa diversità biologica adattate a mari freddi o ad acque profonde. Così, durante il Permiano, vanno via via scomparendo i complessi biohermali a Fenestellida e Cryptostomata che avevano raggiunto notevoli livelli evolutivi e

alta specializzazione specifica, mentre si hanno più facili migrazioni e diffusioni fra i Trepostomata, come nei Discritellidi, che si presentano meno specializzati e perciò più facilmente adattabili alle mutate condizioni ambientali della Paleotetide e dei bacini limitrofi.

Infine si può sottolineare che nella prima parte del Permiano superiore la Paleotetide presenta ancora faune a Briozoi ben diversificate e distribuite in tutti gli ambienti litorali, ma durante il Permiano terminale anche in questo mare si svilupparono condizioni limitanti la diffusione del benthos sessile e dei Briozoi in particolare. Questa crisi ambientale sembra aver colpito soprattutto la Paleotetide occidentale; ad oriente e verso l'oceano aperto gli ecosistemi risentirono meno la crisi permiana tanto che le scogliere organogene a Poriferi, che colonizzarono il bacino occidentale della Paleotetide nel Trias medio, erano in continuità evolutiva con le associazioni sviluppatesi nel Permiano superiore nella Paleotetide orientale.

CENNI GEOLOGICI

La successione stratigrafica delle Dolomiti comprende una sequenza di facies che, senza soluzione di continuità, passa dal Permiano superiore alla fine del Triassico (fig. 1). È così possibile ricostruire, almeno nelle loro linee fondamentali, gli ambienti che hanno caratterizzato questa regione al passaggio fra le ere Paleozoica e Mesozoica.

Questi ambienti non furono sempre favorevoli allo sviluppo delle faune bentoniche e dei Briozoi in particolare, e ciò specialmente alla base della successione. Di questa si possono qui trascurare le Arenarie di Val Gardena, che rappresentano una facies perlopiù continentale, per esaminare i primi depositi di ambiente marino e cioè la Formazione a Bellerophon. In questa formazione si riconoscono due facies, la prima predominante, evaporitica, non presenta tanatocenosi significative. La seconda, sviluppatasi soprattutto ad oriente, manifesta anche ambienti neritici favorevoli al proliferare delle faune bentoniche. Nulla si conosce sui Briozoi che popolavano questi ambienti se si tralascia la segnalazione di OGILVIE GORDON (1927, p. 18, tav. 1, fig. 16), insufficiente per un inquadramento sistematico. La successiva Formazione di Werfen, che comprende il Triassico inferiore, presenta depositi più o meno ciclici di facies subtidale, intertidale e sopratidale. Questi sono dovuti ad una sedimentazione clastica ora siltitica, ora arenaceo ruditica avvenuta in condizioni ambientali sfavorevoli allo sviluppo dei Briozoi. Non vi sono infatti loro segnalazioni in questi strati.

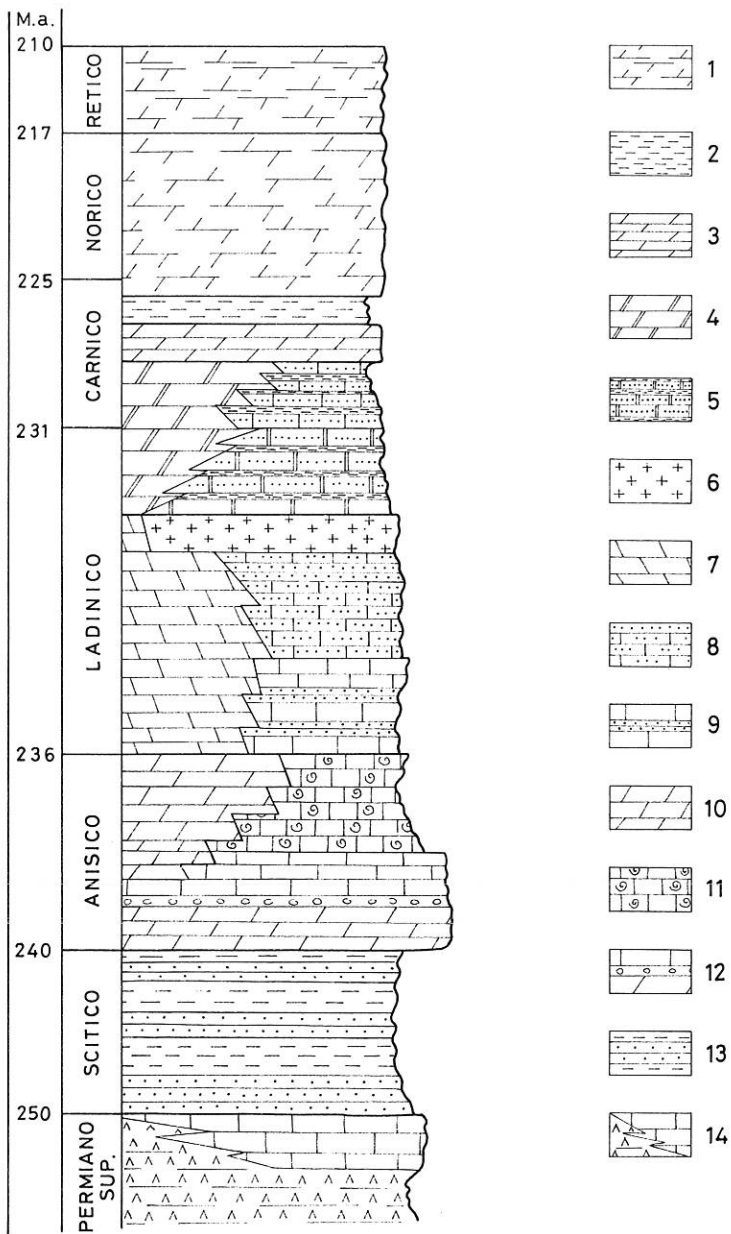


Fig. 1 - Colonna litostратigrafica delle Dolomiti orientali. Simbologia: 1 - Dolomia del Dachstein e Dolomia principale; 2 - «Argille raibliane»; 3 - Formazione del Duerrenstein; 4 - Dolomia cassiana; 5 - Formazione di S.Cassiano e Successione di La Valle; 6 - Formazione del Fernazza; 7 - Dolomia dello Sciliar; 8 - Formazione dell'Acquatona e Arenarie di Zoppè; 9 - Formazione di Livinallongo; 10 - Formazione di Contrin e Formazione del Serla superiore; 11 - Formazioni dell'Ambata, Bivera e Dont; 12 - Formazione a Gracilis e Dolomia del Serla inferiore; 13 - Formazione di Werfen; 14 - Formazione a Bellerophon.

Con il Trias medio l'area dolomitica presenta ambienti più vari e già nell'Anisico le condizioni ecologiche sono favorevoli allo sviluppo delle barriere organogene e delle biocenosi ad esse associate. Di conseguenza anche i Briozoi ripopolano i mari di quell'area dolomitica. In seguito l'intensa attività vulcanica, che caratterizzò l'inizio del Ladinico e le facies prodotte dallo smantellamento degli edifici vulcanici, limitarono la crescita di organismi bentonici come Briozoi e Poriferi, che prediligono acque limpide e bene ossigenate. Non meraviglia perciò che vi siano poche e incerte segnalazioni di questi organismi nel Ladinico superiore.

Con il Triassico superiore, specialmente nel Carnico, si diffusero nuovamente aree colonizzabili dagli organismi di scogliera.

La Formazione di S. Cassiano ne è un esempio tipico e le sue tanatocenosi indicano una alta variabilità e complessità biologica nella quale convivono fra i Briozoi, come fra gli altri organismi, sopravvivenze paleozoiche insieme ai nuovi taxa che domineranno il Mesozoico.

Questo sviluppo evolutivo non è più seguibile nel Triassico superiore, causa il diffondersi di ampie piane tidali a sedimentazione carbonatica che si prestano meno allo sviluppo e alla fossilizzazione della maggior parte degli organismi. Nessuna specie di Briozoi è stata infatti finora segnalata nella Dolomia principale.

PALEOECOLOGIA E ABITI ZOARIALI

Le ricerche finalizzate alle ricostruzioni paleoecologiche hanno avuto in questi ultimi anni un impulso notevole. Approfonditi studi delle tanatocenosi presenti nei sedimenti (fig. 2) ed appropriate campionature vengono elaborate con analisi statistiche e con sofisticati modelli computerizzati. I risultati che si ottengono sono spesso molto lusinghieri e si avvicinano notevolmente alle biocenosi ed ai relativi biotopi originari. Un prezioso ausilio nelle ricerche paleoecologiche viene dalla sedimentologia, oggi altamente specializzata, con lo studio comparato delle facies e delle sequenze deposizionali.

Senza altro ottimi risultati sono stati raggiunti per aree a sedimentazione recente, di età terziaria, mentre questi talvolta non sono altrettanto attendibili quando ci si trova di fronte a paleoambienti lontani nel tempo quali i triassici, con affioramenti discontinui e dislocati e con organismi per lo più estinti, sui quali non può essere applicato con certezza il principio dell'attualismo, sussistendo il dubbio che l'ecosistema abbia subito modifiche più o meno profonde.

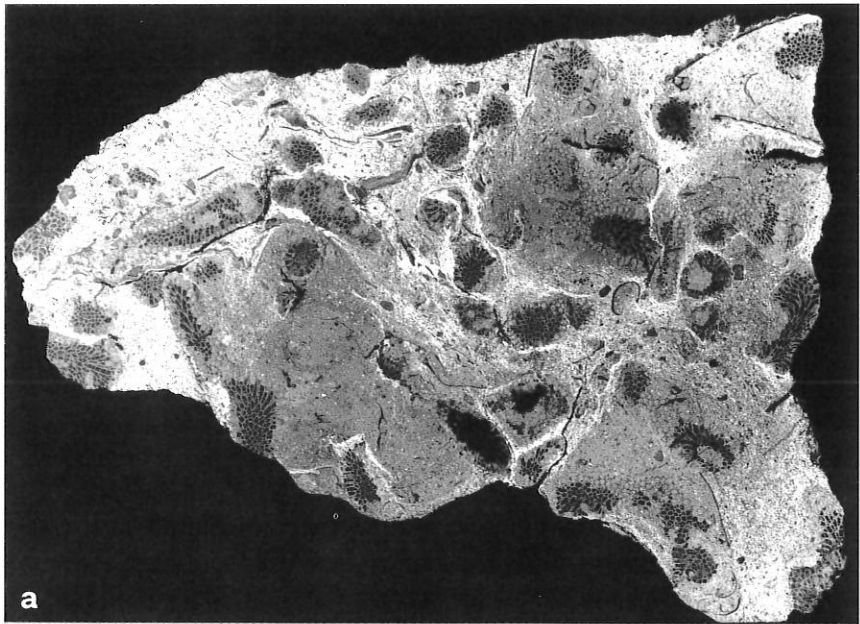


Fig. 2 - Tanatocenosi a Briozoi: a) Oligotipica (Val Pregantale, Recoaro), Anisico, x 4 (stampa negativa); b) Estremamente differenziata (Woodson Bend, Burnside-Kentucky USA), Carbonifero, x 1,8.

Trarre delle conclusioni paleoecologiche dall'analisi dei soli Briozoi risulta nel nostro caso molto aleatorio. Le specie triassiche sono molto poche, alcune di affinità paleozoica, altre agli inizi di un ciclo evolutivo, sempre piuttosto rare e tutte estinte alla fine del Mesozoico.

Questo ostacolo, cioè la difficoltà o l'impossibilità di paragonare l'ambiente di vita di forme estinte con forme affini tuttora viventi, per ricavare utili indicazioni paleoecologiche, sembra possa essere superato se si prescinde dall'età delle faune e si prendono in considerazione le correlazioni che intercorrono fra gli abiti di crescita zoariale e l'ambiente di vita. Sembra infatti che certe forme zoariali siano strettamente legate a fattori ecologici molto importanti quali l'idrodinamismo, la profondità, la natura del fondo, il tasso di sedimentazione, la salinità, la quantità di luce presente e così via.

La «scoperta» di queste importanti relazioni è dovuta al geologo L. W. STACH che, in un breve ma fondamentale lavoro sul Terziario dell'Australia meridionale (1936), ha posto le basi per un tipo d'indagine che, con il passare degli anni, è stato via via perfezionato ed è applicato oggi con successo da ricercatori, non necessariamente specialisti in Briozoi, quali i sedimentologi, i petrografi del sedimentario e gli esperti in geologia marina.

Le forme zoariali introdotte da Stach, riferite ai soli Cheilostomata, furono inizialmente nove. Nei lavori successivi (BROWN, 1952; LAGAAIJ & GAUTIER, 1965; LABRACHERIE & PRUD'HOMME, 1967; SCHOPF, 1969; BRAGA, 1979) tali abiti sono stati integrati e modificati, introducendo anche i Cyclostomata, o adattati alle forme estinte (SPJLDNAES, 1984) quali i Cystoporata, i Cryptostomata e Trepstomata o ai Cyclostomata mesozoici (BROOD, 1972). Si riporta in appendice un quadro abbastanza completo di tali abiti, che tiene conto dei suddetti lavori. Tutti però riconoscono la validità della originaria suddivisione di Stach in due grandi gruppi: le forme stabili, cioè i tipi zoariali che si mantengono inalterati anche con il variare dell'ambiente e le forme instabili, che si adattano ai vari cambiamenti ambientali, mutando la loro forma. Altrettanto importante è il riconoscimento, che si evince dal lavoro di STACH, dell'esistenza di quattro tipi-base di Briozoi: gli incrostanti, gli eretti rigidi, gli articolati e le forme libere. In figura 3 riportiamo un quadro di tali suddivisioni.

Nei sedimenti triassici da noi studiati le forme presenti possono essere associate a pochi abiti zoariali. Fra questi i più importanti sono i Membraniporiformi con crescita uniseriale (*Stomatopora illiesi*, *Corynotrypoides ladina*), unilamellare (*Braiesopora voigti*) e multilamellare (*Reptonoditrypa cautica* e *Cystoporata*) o radiale (*Leioclema* sp.), che si rinvencono come organismi incrostanti nelle cenosi di scogliera e avanscogliera o nel

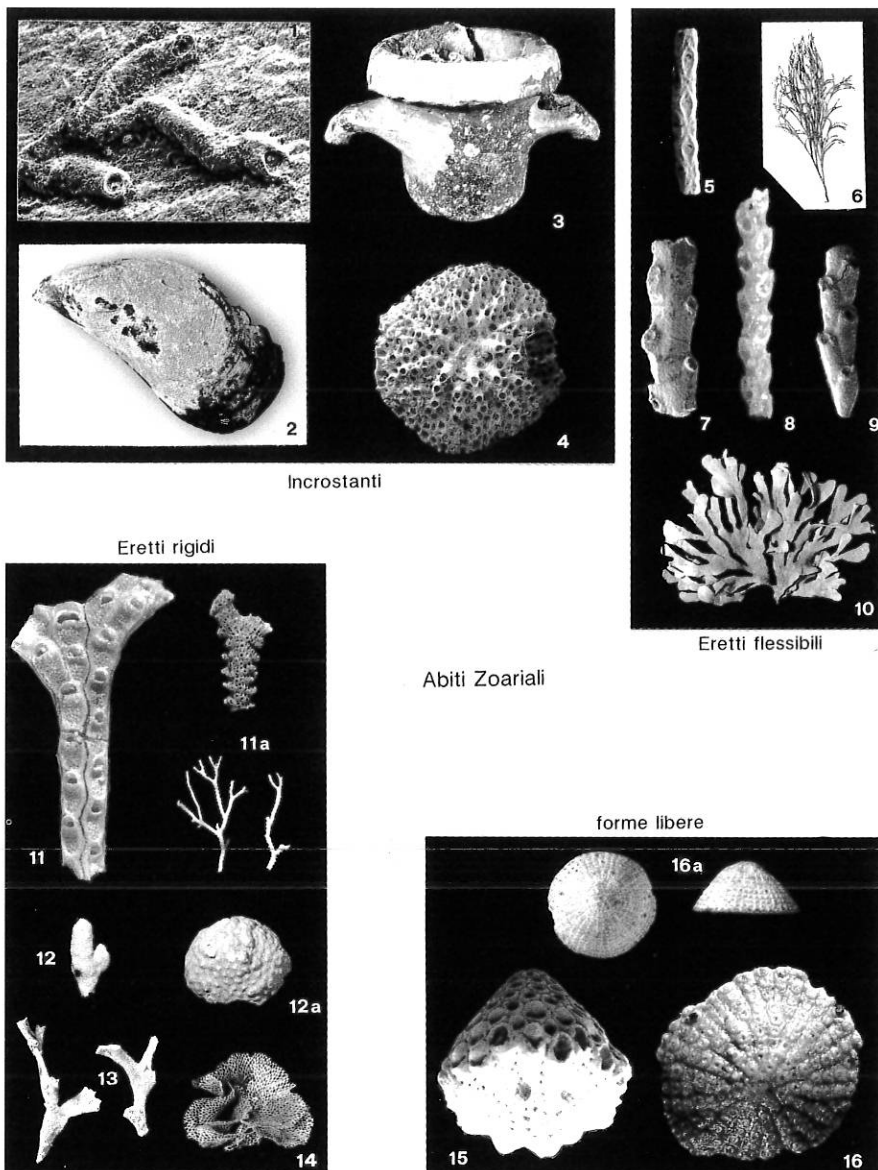


Fig. 3 - Gli abiti di crescita zoariale con le suddivisioni principali (Incrostanti, Eretti flessibili, Eretti rigidi e viventi liberi) e le forme principali: 1 - Membraniporiforme uniseriale (*Corynotrypoides*), 2 - Membr. unilamellare (*Conopeum*) e 3 - (*Calpensia*), 4 - Membr. radiale (*Lichenopora*); 5-8 - Cellariiforme (*Cellaria*)-(*Bugula*)-(*Crisia*)-(*Scrupocellaria*), 9 - Catenicelliforme (*Ditaxipora*), 10 - Flustriforme (*Flustra*), 11 - Vinculariiforme (*Stegionoporella*) e 11a (*Hornera*), 12 - Celleporiforme ramoso e 12a massiccio («*Cellepora*»), 13 - Adeoniforme (*Adeonella*). 14 - Reteporiforme (*Sertella*), 15 - Conescharelliniforme (*Lacrimula*), 16 e 16a - Lunulitiforme (*Lunulites*).

detritico costiero. Questo insediamento, prevalentemente su Porifera o su gusci di molluschi, è tipico di ambiente neritico con basso tasso di sedimentazione, caratterizzato da acque limpide temperato-calde.

Un altro gruppo ben rappresentato è quello dei Celleporiformi, eretti rigidi massicci, più o meno arborescenti o sferoidali (*Arcticopora recubariensis* - *Vysokella* - *Zozariella*), che si presentano perciò come forme instabili che rispondono al mutare delle condizioni ambientali con modificazioni più o meno marcate dei loro abiti zoariali. Ad esempio predominano abiti arborescenti in ambiente protetto, e con acque calme, di retroscogliera e forme massicce o appiattite in ambienti ad alto idrodinamismo.

Infine, anche se poco diffuse nel Triassico, possiamo citare le Reterporiformi (Fenestellida), presenti con qualche rara forma nello Scitico, frequenti e caratterizzanti il Permo-Carbonifero.

Nei complessi rocciosi della Paleotetide questi Briozoi sono indicatori di facies in cui essi giocano il ruolo di catalizzatori per l'accumulo di sedimenti (*bafflestone*).

ASSOCIAZIONI BIOERMALI

Mentre nel Permiano i Briozoi rappresentano ancora gli elementi dominanti di varie associazioni faunistiche, nel Triassico la loro presenza è più sfumata e spesso rappresentata da associazioni oligospecifiche. Ciò vale soprattutto per il bacino occidentale della Paleotetide (fig. 4). Nei

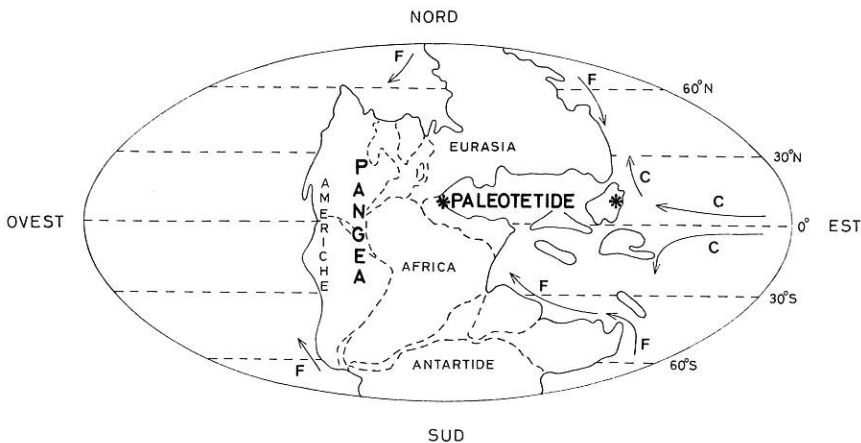


Fig. 4 - Ricostruzione paleogeografica delle aree continentali nel Permo-Triassico. Con l'asterisco sono indicate l'area dolomitica e quella di Xiangbo.

suoi sedimenti, oggi affioranti nelle Alpi orientali, sono rare le tanatoce-nosi dominate da Briozoi; più spesso essi rappresentano elementi faunistici secondari di associazioni complesse come quelle di scogliera organo-gena, dove già nel Permiano superiore erano in pieno declino. Comunque sopravvivenze permiane e faune endemiche erano presenti nelle scogliere anisiche delle Alpi orientali e in quelle carniche delle Dolomiti.

Fuori dell'ambiente di scogliera i Briozoi triassici sono ancora più rari e sembrano abitatori saltuari di svariati habitat, come quelli svilup-patisi nelle acque basse bacinali della formazione di S. Cassiano o negli ambienti lagunari anisici della Formazione a Gracilis della Val Pregan-tale presso Recoaro.

Per questi motivi abbiamo rivolto la nostra attenzione principalmente alla composizione delle scogliere organogene permo-triassiche (fig. 5) e alla presenza dei Briozoi al loro interno, e secondariamente all'evolu-zione permo-triassica di questo taxon nelle aree bacinali.

I bioherma a Poriferi rappresentano strutture recifali di grande im-portanza nel Permo-Triassico. Queste biocenosi ad alta produttività e diversità biologica durante la crisi di vita dell'ultimo Paleozoico migra-rano in aree rifugio nella Paleotetide orientale, e senza modificare il lo-ro assetto ecologico ricolonizzarono la Paleotetide occidentale nel Trias-sico medio. Non mancano tuttavia in un così lungo lasso di tempo pro-cessi evolutivi e innovativi all'interno di queste biocenosi.

Per evidenziare la loro continuità biologica possiamo confrontare due diversi bioherma a Poriferi: quello permiano di Xiangbo in Cina e quello triassico dell'Alpe di Specie nelle Dolomiti. Va ricordato che durante il Permiano medio-superiore nella Paleotetide orientale e ai con-

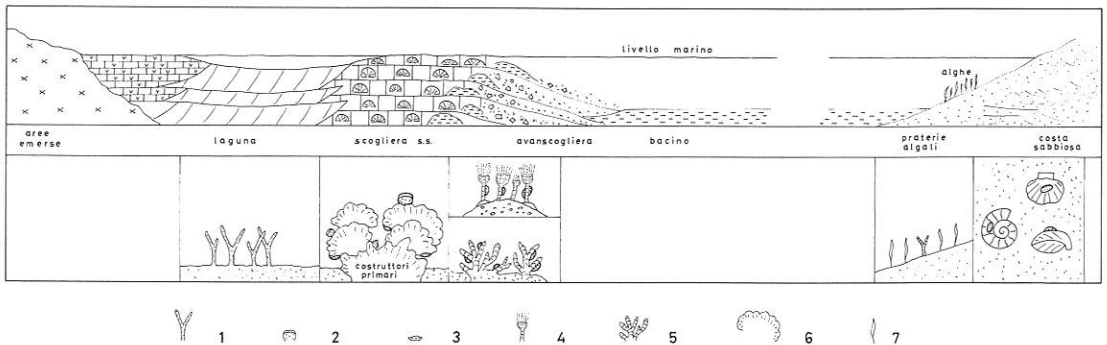


Fig. 5 - Profilo schematico degli ambienti sedimentari colonizzati dai Briozoi. Simbologia: 1 - Briozoi Celleporiformi arborescenti, 2 - Cellep. massicci, 3 - Briozoi incrostanti, 4 - Crinoidea, 5 - Porifera, 6 - Costruzioni biohermali, 7 - Alghe.

fini fra questa e l'Oceano (Pantalassa) si mantennero, almeno localmente, fattori ambientali favorevoli agli organismi recifali, mentre nel bacino uraliano e nella Paleotetide occidentale la comparsa di vari fattori limitanti impedì lo sviluppo di strutture bioermali.

A Dianquianguì, una regione della Cina corrispondente all'area sopra menzionata, si riconosce anche oggi la barriera organogena esterna della Piattaforma carbonatica che dal Carbonifero superiore alla fine del Permiano si sviluppò in questa zona. A meridione essa confinava col bacino di Nanpanjiang che la separava dall'oceano. Nel margine meridionale della Piattaforma carbonatica si sviluppò, soprattutto nel medio e tardo Permiano, una associazione a spugne calcaree e alghe estesa per oltre 100 chilometri dove sono ben rappresentati i principali biotopi di scogliera organogena. Gli studi più dettagliati sono stati fatti a Xiangbo (WU YA SHENG, 1991) e hanno illustrato una associazione faunistica in continuità evolutiva con quella dei successivi bioherma a Poriferi sviluppatasi nel margine «Apulo» della Paleotetide occidentale nel Triassico medio-superiore, cioè nelle attuali Dolomiti. A Xiangbo i principali organismi costruttori di scogliera sono le Sclerosponge e gli Stromatoporoidi unitamente, anche se con minore importanza, agli Inozoa e agli Sphinctozoa, che fra gli organismi stabilizzatori dei sedimenti (*baffled facies*) assumono insieme alle Sclerosponge una crescente importanza a spese dei Briozoi. Negli spazi lasciati liberi dalla impalcatura principale si sviluppano elementi secondari quali medio-piccoli Inozoa, Sphinctozoa, Sclerosponge, Alghe calcaree, Idrozoi e più raramente Briozoi.

Nelle scogliere carniche dell'Alpe di Specie la struttura recifale non è mutata. I costruttori primari sono ancora rappresentati da spugne a scheletro calcareo e più precisamente si rinvencono: gli Stromatoporoidi, che costruiscono prevalentemente impalcature massicce a duomo, le Sclerosponge, le Ceratoporelle e Chaetetida, che formano impalcature elevate e turricolate, e gli Inozoa, *Sestrostomella* e *Peronidella*, con impalcature più digitate e complesse. Associata a questi si sviluppò una cenosi di costruttori secondari molto varia e caratterizzata dal predominio dei Poriferi (Inozoa, Sphinctozoa, piccole Sclerosponge e Stromatoporoidi), associati alle Alghe calcaree e agli Esacoralli, che in alcune biocenosi diventano predominanti. Sono anche presenti, ma meno diffusi, Idrozoi, Briozoi e Crinoidi. In questi bioherma poi, come in quelli permiani, viveva una grande varietà di organismi, e fra gli incrostanti i Briozoi acquistarono una discreta diffusione.

Dal confronto di queste due scogliere appare una medesima struttura di base e perciò non meraviglia che molti generi di Poriferi siano presenti e/o dominanti in ambedue i bioherma, come ad esempio: *Reticu-*

locoelia, *Keriocoelia*, *Peronidella*, *Stellispongia*, *Precorinella*, *Colospongia*, *Dictyocoelia* e *Sollasia* per nominare i più noti, anche se è evidente che nei 30 milioni di anni che separano le due costruzioni recifali molti taxa si sono evoluti e altri sono scomparsi; all'interno però di una bioce-nosi che nel suo complesso ha superato il limite Permo-Triassico in costante evoluzione e senza subire fenomeni di estinzioni di massa.

In questo contesto appare interessante esaminare le nicchie occupate dai Briozoi. DUNCAN (1957, p. 783-84) mise in evidenza la scarsa importanza assunta da questo taxon nelle scogliere organogene permiane dove divenne via via sempre meno competitivo.

Ciò non significa però che i Briozoi non siano presenti e a volte importanti in alcuni biotopi di scogliera. A Xiangbo, per esempio, essi sono presenti in due diverse facies, (*baffled* e *framed facies*) corrispondenti alla fascia di progradazione e crescita della scogliera.

Fenestellida e Rhabdomesonida erano diffusi nella prima fase di sviluppo della scogliera, cioè la colonizzazione dei bassifondi caratterizzati da una certa idrodinamicità delle acque e apporto di sedimento (*baffled facies*). Essi determinarono, insieme ad altri organismi, l'accumulo dei fanghi bioclastici lì trasportati da deboli correnti e la loro solidificazione, creando così il substrato adatto alla crescita della scogliera vera e propria. Tuttavia la loro competitività è ormai bassa e nelle cenosi di Xiangbo essi sono già secondari rispetto alle Sclerospongie e agli Sphinctozoa che nel Triassico li sostituiranno completamente.

Nella scogliera organogena matura (*framed facies-framestone*), cioè nello stadio di massima diversificazione biologica, i Briozoi permiani sono ancora presenti e abbastanza diversificati fra gli organismi incrostanti e ciò grazie alle colonie massicce dei Cystoporata, ancora competitive con quelle delle Sclerosponge. Queste nel successivo Triassico avranno il sopravvento. Non sono invece segnalati a Xiangbo i Cyclostomata nastriformi che nel Triassico attraverseranno un importante momento evolutivo. I Trepostomata, anche se rari, sono ancora abitatori delle cavità e degli spazi liberi fra i costruttori principali, habitat che continueranno a colonizzare, anche se con crescente difficoltà, per tutto il Triassico.

Le scogliere organogene ricolonizzano la Paleotetide occidentale nell'Anisico; in esse il ruolo dei Briozoi è modesto. Se si tralasciano le sopravvivenze di Trepostomata paleozoici, come Dyscritellidae, ancora presenti fra gli abitatori poco specializzati di varie costruzioni bioermali, le più importanti faune a Briozoi sono composte da forme incrostanti. Queste sviluppano due diversi abiti zoariali: quello multilamellare, che ripropone il modello di zoarium incrostante massiccio già presente

nei Cystoporata permiani; e quello unilamellare o nastriforme dei Cyclostomata che nel Triassico completarono l'evoluzione dai Paleotubuliporina ai Tubuloporina.

Fra il primo gruppo la specie anisica più nota è *Reptonoditrypa cautica*, un Trepostomata diffuso nelle stesse nicchie occupate dai Cystoporata incrostanti permiani. Quest'ultimi presentano rare sopravvivenze triassiche rinvenute in ambienti idrodinamici simili a quelli occupati oggi dai membraniporiformi.

Reptonoditrypa cautica è presente in vari bioherma recifali dolomiti, fra questi quello del Piz de Peres è stato studiato da BECHSTAEDT & BRANDNER (1970) e da SENOWBARI-DARYAN *et al.* (1993). I primi Autori hanno descritto tre diverse facies di scogliera, che, studiate in blocchi erratici, non sono state collegate in una successione naturale.

Reptonoditrypa cautica presenta uno sviluppo esplosivo in una sola biocenosi, mentre nelle altre è assente. Questa è una associazione dominata da spugne calcaree subsferiche, come *Peronidella*, e da Sphinctozoa. Nei campioni da noi esaminati *R. cautica* incrosta quasi esclusivamente le impalcature a Sphinctozoa in competizione con piccoli Sphinctozoa e Foraminiferi sessili, come *Tulypamma*. Si notano a volte incrostazioni multiple in cui vari organismi si sormontano in competizione reciproca. Forse per risposta alle pressioni selettive di questo ambiente i zoaria di *R. cautica* si sono evoluti verso una elevata capacità di rigenerazione e riconquista dello spazio e una rapida maturazione degli autozooecia sempre accompagnata dallo sviluppo di numerosi mesozooecia.

È possibile che ciò permettesse da un lato una difesa contro l'insediamento di altri organismi sulla superficie della colonia, e dall'altro la capacità di sormontare e soffocare insediamenti appena iniziati. È anche probabile che la capacità di rigenerare l'intero zoarium da pochi zooecia sopravvissuti permettesse a questa specie di resistere in ambienti a forte stress fisico, come si potrebbe dedurre anche dalla associazione oligospecifica presente in queste tanatocenosi.

Nelle altre due tanatocenosi del Piz de Peres, a «Tabulati» e a «Calamophylla», *R. cautica* è assente (fig. 6); sono invece presenti Trepostomata isolati con ecologia simile a quelli permiani.

Il secondo gruppo è rappresentato da Briozoi adnati a zoario unilamellare o nastriforme (fig. 7). Nei già citati bioherma carnici dell'Alpe di Specie e di Stolla i due zoaria si rinvencono comunemente. Colonie di Briozoi a sviluppo nastriforme, come Hederellidae e Corynotrypidae, erano diffuse già nel Paleozoico superiore e sembrano essersi evolute in ambienti con una certa idrodinamicità, incrostando Bivalvi,

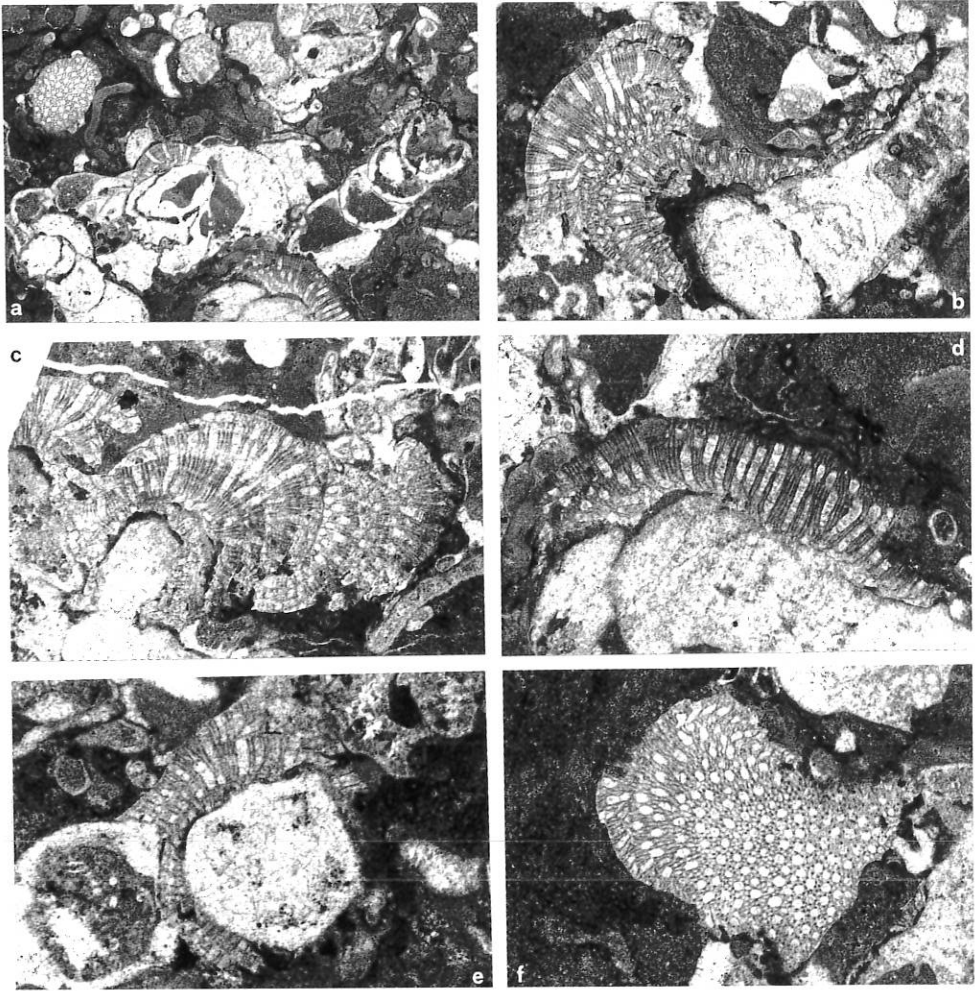


Fig. 6 - a) Associazione a Porifera e Bryozoa, x 6; b-e) *Reptonoditrypa cautica* incrostante Porifera Sphinctozoa, b-d x 15, e x 20; f) *Reptonoditrypa cautica* in sezione tangenziale, x 15 : materiale depositato presso l'Inst. f. Geol. u. Pal. Univ. Innsbruck.

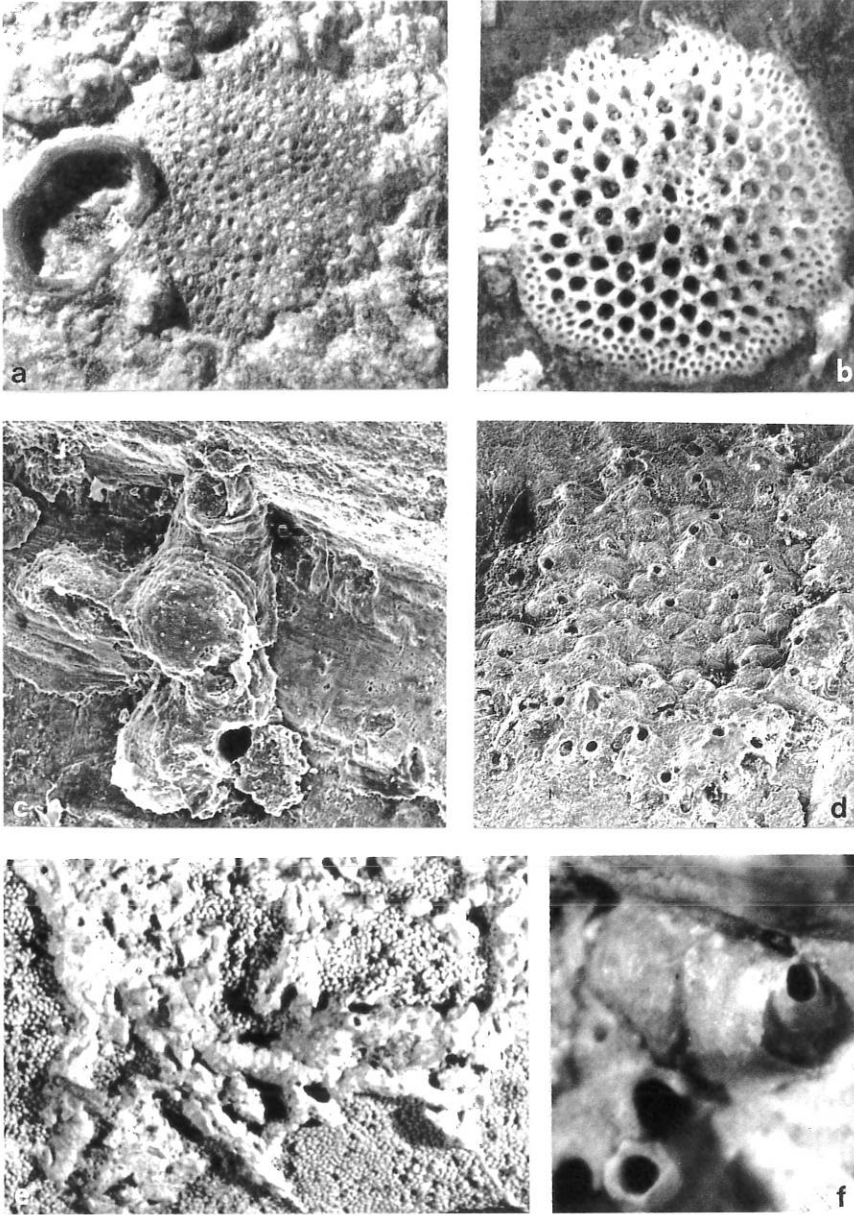


Fig. 7 - a) Cystoporata, Rio Piccol (Pralongià), x 11- Esemplare depositato presso il Bayer. Staats. f. Pal. u. hist. Geol. Munchen; b) *Leioclema?* sp., Prati di Stuares (Pralongià), x 22, esemplare depositato presso lo Staatl. Mus. Natur kunde Stuttgart, n. cat. 26625; c) ancestrula di *Braiesopora voighti*, Alpe di Stolla (Braies), x 140; d) *Braiesopora voighti*, Alpe di Stolla (Braies), x 20-Mus. Dip. Geol. Univ. Padova, n. cat. 26315; e) *Stomatopora illiesi* n. sp., Alpe di Specie (Braies), x 10 - olotipo depositato presso il Mus. Civ. Rovereto n. Inv. Tipi 241; f) *Stomatopora illiesi* n. sp., Alpe di Stolla (Braies), particolare di due rami zoariali nella duplicazione, x 60 - Esempl. depositato presso il Mus. Civ. di Rovereto n. Inv. Tipi 242-3.

Cefalopodi e Brachiopodi spiaggiati o sviluppandosi sui bioherma a Fenestellida.

Le forme carniche da noi esaminate mantengono in parte queste caratteristiche; esse incrostano, spesso in competizione con i Policheti, le superfici di Poriferi e Esacoralli sia in *framed* che in *baffled facies*. Possiamo riconoscere nello sviluppo del loro zoarium tre diverse strategie evolutive che si possono ricondurre alle tre specie *Corynotrypoides ladina*, *Braiesopora voighti* e *Stomatopora illiesi* n. sp.. La prima, *C. ladina*, ripropone il modello di crescita paleozoico, con uno zoarium formato da zooecia tubulari, aderenti al substrato e con sviluppo di nuovi individui da gemme laterali. Questo tipo di gemmazione non sviluppa zoaria lineari, ma produce invece colonie caratterizzate da serie di ramificazioni, spesso fra loro perpendicolari che, incrociandosi, danno origine a zoaria complessi, a volte caotici e con parziali sovrapposizioni e senza ottimizzare l'occupazione degli spazi. Un altro limite nello sviluppo di queste colonie è che zooidi allungati e distinti si prestano a facili predazioni, nè possono proteggere efficacemente le gemme in formazione. È forse una parziale soluzione a questo problema la notevole capacità di rigenerazione di questi organismi, messa in evidenza anche da TAYLOR (1985).

SISTEMATICA

Phylum Bryozoa Ehrenberg, 1831

Subordo Tubuloporina Milne-Edwards, 1838

Familia Stomatoporidae Pergens & Meunier, 1886

Genus *Stomatopora* Bronn, 1925

Stomatopora illiesi sp. n.
fig. 7, e-f e fig. 8

1981 *Stomatopora* sp., BIZZARINI & BRAGA, p. 139-141, figg. 2-6

Derivatio nominis: la specie è dedicata a Gisela Illies, grande studiosa di questa famiglia di Briozoi.

Materiale esaminato: 11 zoaria provenienti dalle scogliere cassiane dell'Alpe di Specie (6), dell'Alpe di Stolla (4), di Misurina-Rimbianco (1).

Holotypus: n. Inv. Tipi Mus. Civ. Rovereto 241

Paratypi: n. Inv. Tipi Mus. Civ. Rovereto 242-3

Stratum typicum et locus typicus: Alpe di Specie, Formazione di S. Cassiano *Auct.*, Formazione del Duerrenstein (sec. Russo *et al.*).

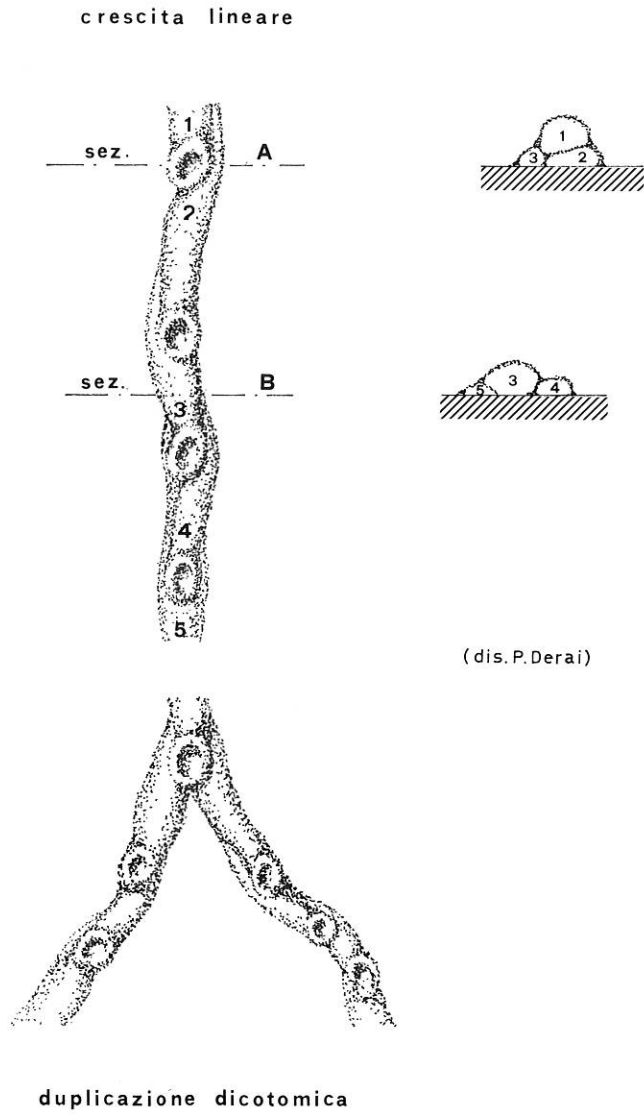


Fig. 8 - Schema della crescita zoariale di *Stomatopora illiesi*.

Diagnosis: zoarium nastroiforme, adnato, a ramificazioni dicotomiche. Parete esterna granulare e microstruttura aciculare. I nuovi zooidi si generano dall'area apico-basale dello zooide precedente, hanno crescita suborizzontale protetta all'interno del ramo zoariale. Lo zooide maturo si sviluppa lateralmente o perpendicolarmente al ramo zoariale formando un cono più o meno allungato.

Descrizione: *Stomatopora illiesi* sp. n. presenta uno zoarium adnato, ampiamente ramificato, con parete esterna granulare, leggermente ondulata e microstruttura interna aciculare. Il materiale esaminato non presenta né ancestrula né ovicella. Lo zoarium si sviluppa per la gemmazione di un nuovo zooide dall'area apico-basale del precedente. Gli zooidi, terminata la crescita suborizzontale in endozona, deviano o lateralmente, più o meno inclinati verso il substrato, a volte quasi adagiati su di esso, o sempre lateralmente ma verso l'alto e quasi perpendicolari al piano di sviluppo zoariale. In questa fase lo zooide sporge dal nastro zoariale formando un cono con base circa doppia rispetto all'apice. Quando lo zooide inizia la sua crescita verso l'esterno germoglia alla sua base, in posizione laterale, un nuovo individuo che riprende il ciclo. Si ha così normalmente uno sviluppo alternato degli zooecia, ora a destra, ora a sinistra rispetto al piano di crescita del ramo zoariale. All'interno di questo si possono così sempre trovare uno zooecium in fase avanzata o terminale di crescita ed uno appena germinato. Nella fase che precede la divisione dicotomica del ramo zoariale questo si ingrossa fino ad acquistare un diametro quasi raddoppiato (da mm 0.3 si passa a mm 0.6 di diametro), al cui interno si sviluppano contemporaneamente due zooecia, che poi allontanandosi danno origine a due nuovi rami zooeciali. Durante la crescita del ramo gli zooidi non sembrano svilupparsi a distanza regolare, ma variano da una distanza minima di 0.3 mm ad una massima di 0.8 mm; in alcuni casi però tale valore può superare il millimetro. In genere quanto più il substrato è irregolare o con asperità tanto più decresce la distanza interzooeciale.

Dimensioni medie:

diametro apertura zooeciale mm	0.08 (apice) -	mm 0.15 (base)
distanza interzooeciale		mm 0.3 - 0.6
larghezza ramo zoariale		mm 0.25 - 0.30
larghezza ramo zoariale in duplicazione		mm 0.60

Osservazioni: il materiale esaminato proviene da tre località delle Dolomiti orientali (Alpe di Specie, di Stolla e Misurina-Rimbianco) attribuite tradizionalmente alla Formazione di S. Cassiano. Nell'ultima di queste località la suddetta formazione si presenta senza soluzione di continuità, con una successione in facies tipica del suo membro superiore. Non esistono perciò dubbi sulla sua attribuzione a tale formazione. Le prime due località presentano una successione che rientra negli Seelandschichten (*sensu* Pia, 1937), attribuibile ad una sequenza di transizione fra bacino e piattaforma carbonatica, recentemente considerata da Russo *et alii* (1991) come rientrante nella Dolomia di Duerrenstein. Da un punto di vista biostratigrafico le tre località, sulla base dei rari ammoniti rinvenuti, appartengono alla parte alta della zona ad Austriacum.

Nel Triassico sono segnalate altre due specie di *Stomatopora*: *S. dubia* Papp, pure carnica, e *S. cfr. dichotomodes* (d'Orbigny) del Retico. Con quest'ultima *S. illiesi* si distingue per le caratteristiche più evolute della crescita zoariale che la avvicina notevolmente alle Stomatopore liassiche. *S. dichotomoides*, almeno dalle descrizioni di TAYLOR (1991, p. 288, fig. 1) presenta una crescita decisamente più primitiva e quasi intermedia con le Paleotubuloporine. La specie figurata da PAPP (1901, p. 22 - 23, fig. 4) è di difficile interpretazione non mettendo in risalto alcune caratteristiche importanti per la tassonomia attuale, ma influenti in quella di novantanni fa. Essa sembra più vicina per sviluppo zoariale alla specie descritta da Taylor, piuttosto che alla nostra a cui è coeva.

Leioclema ? sp.

fig. 7b

Osservazioni: Fra i Trepostomata incrostanti presentano caratteristiche peculiari tre piccoli zoaria attaccati ad un *Megaphyllites*, rinvenuti da URLICHS nell'ultimo orizzonte della successione dei Prati di Stuores (orizzonte 23: stratotipo del Cordevolico in URLICHS, 1974). Si tratta di tre colonie, appartenenti ad un'unica specie, caratterizzate da un disco basale che funge da zona immatura da cui si origina una zona matura cupuliforme. Non ci sono noti simili sviluppi zoariali nel Permo-Trias; abbiamo attribuito dubitativamente questi esemplari al genere paleozoico *Leioclema*, a cui sembrano legati dal punto di vista evolutivo.

Il materiale studiato è depositato presso lo Staatliches Museum f. Naturkunde di Stuttgart con numero di catalogo 26625.

Descrizione: Zoario incrostante, emisferico, con un disco basale dove si sviluppano zooecia tubulari immaturi. Questi crescono radialmente, disponendosi in più file parallele sovrapposte al substrato. In un secondo stadio i tubi zooeciali si piegano verso l'alto dando origine agli autozooidi. Nel disco basale i nuovi zooidi si accrescono per gemmazione antero-basale. Sopra tale disco, zona matura, si sviluppano fra gli autozooidi numerosi tubuli secondari; questi, nella prima fase di crescita, si formano nelle pareti intermedie fra tre autozooidi, ma in seguito si estendono tutto attorno ai margini dei tubi autozooidali. In alcune zone della superficie zoariale, come all'apice, questi tubi minori presentano uno sviluppo a fasci che fa pensare ad una zona immatura secondaria. L'unica sezione che ci è stato possibile effettuare non ha permesso di chiarire la funzione di questi zooidi.

I tubi zooeciali, principali e secondari, non presentano diaframmi e sembrano avere un limitato accrescimento verticale.

Sulla superficie della colonia si sono inoltre notate rare strutture spiniformi disposte irregolarmente fra le aperture.

Dimensioni:	diametro autozooidi	mm 0.18 - 0.20
	diametro zooidi secondari	mm 0.06 - 0.08
	diametro stili	mm 0.03

Accanto a questo tipo di crescita nel Carnico appaiono due nuove strategie zoariali. Quella di *Braiesopora voigti* appare una evoluzione della precedente. *B. voigti* sviluppa zoaria unilamellari con zooidi che crescono strettamente addensati e a volte più o meno sovrapposti gli uni agli altri. Gli zooidi gemmano ancora lateralmente da quelli precedenti, ma sono più corti ed ingrossati, così che la colonia non ha mai un aspetto nastriforme, ma anzi presenta zooidi a stretto contatto fra loro.

La presenza inoltre di zooidi di dimensioni maggiori sembra indicare la formazione di individui specializzati, forse con funzione ovicellare, che rappresenterebbero un importante progresso evolutivo, che si svilupperà in seguito e indipendentemente fra i Cyclostomata post-triassici. In altre parole con *B. voigti* si tentano nuove soluzioni evolutive ai problemi di predazione e protezione delle gemme zooidali che erano rimasti aperti nelle Paleotubuliporina paleozoiche. Tuttavia non sono soluzioni ottimali visto che questo modello zoariale non ha seguito nelle forme post-triassiche.

In *Stomatopora illiesi* n. sp. si osserva un più efficace progresso evolutivo e una gemmazione zooidale più protetta. Vi è ancora una crescita nastriforme dello zoarium, ma questo presenta un ramo zoariale non più formato da un singolo zooide, ma con una zona immatura e una matura. Come si vede nella fig. 8 le gemme zooidali si formano alla base di uno zooide maturo e danno origine a uno zooide immaturo che si presenta nella prima fase di crescita disposto inferiormente e lateralmente a quello maturo. Infine, a sviluppo completo, lo zooide si sposta al centro del ramo, staccandosi più o meno perpendicolarmente con la sua parte apicale. Si ottiene così una valida protezione delle gemme zooidali e uno zoarium più compatto. Questa struttura zoariale si è dimostrata particolarmente efficace ed è alla base della successiva evoluzione post-triassica delle Tubuloporina. Una descrizione più dettagliata è evidenziata nella 'finestra' con la descrizione della nuova specie *Stomatopora illiesi*.

CONCLUSIONE

Le briofaune del Carnico delle Dolomiti e quelle del Retico dei Carpazi (TAYLOR *et alii*, 1991) possono far ipotizzare che nel corso del Triassico superiore si siano realizzate, come risposte adattative alla crescente predazione e alla competizione in alcuni biotopi co-

me quello di scogliera organogena, quelle soluzioni strutturali dello zoarium che sono alla base dello sviluppo esplosivo dei Cyclostomata post-triassici.

Le associazioni triassiche presentano Briozoi anche al di fuori dell'ambiente di scogliera organogena. I taxa segnalati appartengono a forme paleozoiche in generale colonizzanti, con associazioni oligospecifiche, biotopi lagunari o bacinali a forti fattori limitanti. Associazioni oligospecifiche sono state rinvenute soprattutto nell'Anisico; si possono ricordare quella a *Arcticopora recubariensis* della formazione a Gracilis della Val Pregantale presso Recoaro e quelle a *Vysokella* o a *Zozariella* dei Malé Karpaty nella Slovacchia.

Nel descrivere quest'ultime associazioni ZAGORSEK (1993) segnala alcune analogie con i Cyclostomata post-triassici quali la scarsa distinzione fra endozona ed exozona, carattere però poco diffuso fra i Trepostomata triassici, il raro sviluppo dei mesozooecia, gli autozooecia a pareti sottili e le larghe dimensioni zooeciali. Quest'ultimi caratteri non sembrano però sufficienti per ipotizzare una evoluzione di questi taxa triassici verso le successive Cerioporine anche se certamente le osservazioni di Zagorsek portano nuovi dati a sostegno della ipotesi formulata da Boardman nel 1984 di una origine delle Cerioporine post-triassiche dai Trepostomata a parete con ispessimenti anulari. Senz'altro condivisibile è invece l'osservazione che la progressiva riduzione degli acantostili nei Briozoi anisici sia dovuta ad una evoluzione filogenetica verso ambienti poco ambiti e a bassa competizione. Infine vanno ricordate le rare segnalazioni di Briozoi in ambienti litorali ad alto idrodinamismo e a basso tasso di sedimentazione. Si rinvengono qui le ultime forme note di *Cystoporata* incrostanti multilamellari e *Trepostomata* ad abito zoariale cupuliforme.

Gli uni e gli altri non sembrano avere una evoluzione post-triassica.

RINGRAZIAMENTI

Esprimiamo i più vivi ringraziamenti al dr. Claudio Brogiato e al tecnico Fulvio Todesco che, con la consueta perizia, hanno curato la parte iconografica del presente lavoro.

Ricerca finanziata con i fondi M.U.R.S.T. - 60% (Resp. G. Piccoli).

APPENDICE

SCHOPF (1969) fa una accurata rassegna delle 18 forme zoariali in cui sono state suddivise le colonie di Bryozoa Ectoprocta dai veri autori. In questa Appendice vengono riportate le definizioni delle principali forme (da BIANCHI *et alii*, 1990), accompagnate da alcuni brevi cenni sul loro significato ecologico, ricavato dalla letteratura.

1) *Adeoniforme*: BROWN (1952); LAGAAIJ & GAUTIER (1965); LABRACHERIE & PRUD'HOMME (1967). Colonia eretta, rigida, bilamellare, lobata e fortemente attaccata ad un substrato solido con una base calcarea. Questo tipo rappresenta, con la sua forma cilindrica appiattita, una via di mezzo fra il tipo *Eschariforme* (vedi) e quello *Vinculariiforme* (vedi). Secondo LAGAAIJ & GAUTIER (l.c., p. 52) questo fenotipo raggiunge una considerevole percentuale solo su fondi sabbiosi coralligeni, fra i 40 e i 50 m di profondità, ma si trova anche, meno numeroso, in sabbie carbonatiche di mari più profondi.

2) *Catenicelliforme*: STACH (1936); LAGAAIJ & GAUTIER (1965). Colonia flessibile, articolata, attaccata al substrato per mezzo di radice; internodi con pochi zoocci. STACH (l.c., p. 63) afferma che questo tipo è adattato ad una vita in zona litorale dove l'azione delle onde è fortemente sentita. Tali Briozoi si trovano principalmente attaccati alle alghe rosse, alle quali aderiscono con speciali apparati radicolari. Dall'esame di numerosi dragaggi si sa che abbondano ad una profondità variabile fra i 20 e i 40 metri, profondità che costituisce l'optimum per lo sviluppo delle Rodoficee stesse. Le Catenicellida si trovano solo raramente al di fuori dei limiti batimetrici suddetti. Sempre LAGAAIJ & GAUTIER (1965), affermano, in base ad osservazioni effettuate alle bocche del Rodano, che queste forme si trovano in associazioni formatesi sotto condizioni di deposizione moderata fra gli 8 e i 35 m.

3) *Cellariiforme*: STACH (1936); BROWN (1952); LAGAAIJ & GAUTIER (1965); LABRACHERIE & PRUD'HOMME (1967). Colonia eretta, flessibile, articolata, subcilindrica, attaccata al substrato con apparati radicolari; internodi provvisti di molti zoocci. STACH (l.c., p. 63) indicò questo tipo come adattato alla vita in zone litorali dove le alghe offrono abitualmente la base per l'attacco e l'effetto dell'azione delle onde è neutralizzato dall'articolazione dei lunghi internodi. Questo tipo si estende occasionalmente a maggiori profondità. Esso può resistere ad un moderato apporto terrigeno, associando la sua crescita eretta ad una grande flessibilità e capacità di scrollarsi di dosso le particelle in sospensione (LAGAAIJ & GAUTIER, l.c., p. 56).

4) *Celleporiforme*: CANU & BASSLER (1920); BROWN (1952); LAGAAIJ & GAUTIER (1965); CHEETHAM (1966); LABRACHERIE & PRUD'HOMME (1967). Abito zoariale di forma variabile in rapporto al modo d'accumulo per incrostazioni sovrapposte su o attorno substrati flessibili. Secondo LAGAAIJ & GAUTIER (l.c., p. 52) questa forma è maggiormente rappresentata in ambiente litorale e sublitorale dove non sussiste un trasporto ed una attiva risedimentazione di elementi sabbiosi. Tali Briozoi indicano mari piuttosto bassi e i loro accumuli sono caratteristici del margine litorale con un massimo di 20-30 m di profondità (Caulet in Pouyet, p. 204).

5) *Conescharelliniiforme*: LABRACHERIE & PRUD'HOMME (1967); COOK & LAGAAIJ (1976). Colonie sferiche, coniche, allungate od a forma di ventaglio. Vivono sospese su diversi supporti od ancorate al fondo per mezzo di tubi chitinosi. La batimetria varia da pochi metri fino ad un massimo di 2000 m, ma il loro ottimale è quello infracircolatoriale non più profondo di 100 metri con un fondo molle, composto, ad esempio, da fanghi carbonatici o sabbie più o meno argillose (BRAGA, 1986, p. 380).

6) *Eschariforme*: CANU & BASSLER (1920); STACH (1936); BROWN (1952); LABRACHERIE

& PRUD'HOMME (1967). Simile all'*Adeoniforme* (vedi), a cui spesso viene associato. Colonie molto calcificate, foliacee, bilamellari aderenti al substrato sia con un apparato radicolare sia direttamente con una base calcarea. Questo tipo è adattato ad una vita sublitorale, ad una profondità di circa 20 metri (STACH, l.c., p. 62). Può estendersi a maggiori profondità, ma non nella zona litorale (STACH, 1937 in SCHOPF, 1969, p. 243). Certe specie *eschariformi* sono caratteristiche di fondali sabbiosi, a cui si ancorano per mezzo di speciali filamenti lunghi parecchi centimetri, sviluppantisi dall'ancestrula.

7) *Flustriforme*: STACH (1936); SCHOPF (1969). Colonie erette, molto flessibili, poco calcificate. Abito zoariale molto ben adattato ad ambienti litorali.

8) *Lunulitiforme*: LABRACHERIE & PRUD'HOMME (1967). Colonie libere a forma di disco più o meno depresso. STACH (1936, p. 63) afferma che il loro modo di vita inibisce la loro esistenza nella zona litorale dove l'azione delle onde è molto attiva. Secondo la distribuzione nei mari attuali questo fonotipo è comune in fondi sabbiosi con forti correnti e con un optimum di circa 30 m di profondità.

9) *Membraniporiforme*: STACH (1936); BROWN (1952); CHEETHAM (1963). Vengono qui raggruppate le forme A e B distinte da LAGAAIJ & GAUTIER (1965, p. 51) e LABRACHERIE & PRUD'HOMME (1967, p. 103). Zoario unilamellare, normalmente ma non necessariamente incrostante un substrato solido, piatto e flessibile (forma B su vegetali). Parete dorsale degli zoeci non o poco calcificata. La più elevata percentuale di queste forme si ha in aree dove la deposizione è bassa o nulla. È un tipo adattato ad una vita in zone litorali o sublitorali ed in acque più profonde le percentuali sono molto basse (STACH, 1936, p. 61). La forma B, vivente su piante marine sessili, si ritrova con elevate percentuali nelle acque basse della zona neritica interna e solo nelle aree dove manca il trasporto e la sedimentazione di materiale sabbioso.

10) *Petraliiforme*: STACH (1936); BROWN (1952); LAGAAIJ & GAUTIER (1965); LABRACHERIE & PRUD'HOMME (1967). Colonia unilamellare, attaccata per mezzo di radicele chitinose poste sulla superficie dorsale. Questo tipo si trova nella zona litorale, ma è particolarmente abbondante in quella sublitorale.

11) *Reteporiforme*: STACH (1936); BROWN (1952); LAGAAIJ & GAUTIER (1965); LABRACHERIE & PRUD'HOMME (1967). Colonia eretta, rigida, fortemente calcificata, fenestrata o reticolata, saldamente attaccata ad un substrato solido mediante una base calcarea. In STACH (l.c., p. 62) si legge che questo tipo è adattato per una vita in zone dove l'azione delle correnti è forte, essendo la loro azione controllata dalle numerose fenestrazioni. Studi recenti hanno dimostrato che la forte calcificazione e le fenestrazioni delle colonie non sono una valida risposta alle forti correnti. Anzi quando le correnti sono forti le colonie tendono a divenire meno erette o incrostanti. HASS (1944 in SCHOPF, 1969) ha osservato che una colonia di *Sertella septentrionalis* ha ampie fenestrazioni in acque calme e sottili fenestrazioni in acque agitate. Le fenestrazioni sembrano invece avere un ruolo importante nell'indurre correnti nutrizionali verso le pareti zoeciali della colonia (BIGEY, 1981, p. 9-10).

12) *Vinculariiforme*: CANU & BASSLER (1920); STACH (1936); BROWN (1952); LAGAAIJ & GAUTIER (1965); LABRACHERIE & PRUD'HOMME (1967). Colonie erette, rigide, consistenti in branche dicotomiche subcilindriche, solidamente attaccate ad un substrato solido tramite una base calcarea. STACH (l.c., p. 62) osservava che questo gruppo è adattato per una vita in acque profonde e riparate dove l'azione delle onde è assente e le correnti poco attive. Questo gruppo caratterizza la crescita in acque calme. LAGAAIJ & GAUTIER (l.c., p. 52) osservano, per le bocche del Rodano, che la più alta percentuale si riscontra nelle acque più profonde su fondali sabbioso-calcarei.

BIBLIOGRAFIA

- BECHSTÄDT T. & BRANDNER R., 1970 - Das Anis Zwischen St. Vigil und dem Hohlensteintal (Prager und Olang Dolomiten, Südtirol). *Festband Geol. Inst. Innsbruck*: 9-103.
- BIANCHI M., BRAGA GP., FINOTTI F. & MANFREDI M., 1990 - Ruolo dei Briozoi nelle interpretazioni paleoambientali. *Atti IV Simp. Ecol. e Paleoecol. Com. Bentoniche*, 21-33.
- BIZZARINI F. & BRAGA GP., 1981 - Prima segnalazione del genere *Stomatopora* (Bryozoa Cyclostomata) nel Trias superiore delle Dolomiti orientali (Italia). *Lavori Soc. Ven. Sc. Nat.*, 6:135-144.
- BIZZARINI F. & BRAGA GP., 1982 - The Triassic Bryozoa of the Western Tethyan basin. *Boll. Soc. Paleont. Ital.*, 21:223-234.
- BIZZARINI F. & BRAGA GP., 1985 - *Braiesopora voighti* n. gen. n. sp. (cyclostome bryozoan) in the S. Cassiano Formation in the Eastern Alps (Italy). In NIELSEN C. & LARWOOD G. P. (ed.), *Bryozoa: Ordovician to Recent*: 25-33. *Olsen & Olsen*, Fredensborg.
- BIZZARINI F., BRAGA GP. & MIETTO P., 1990 - Ridescrizione di *Arcticopora recubariensis* (Schauroth) sulla base di un nuovo ritrovamento nell'Anisico di Recoaro (Italia N.E.). *Ann. Mus. civ. Rovereto*, 5:85-99.
- BOARDMAN R. S., 1984 - Origin of the post-Triassic Stenolaemata (Bryozoa): a taxonomic oversight. *J. Paleont.*, 58:19-39, Tulsa.
- BRAGA GP., 1979 - Tentativo di interpretazione del paleoambiente in una serie oligomiocenica di Follina (Trevigiano orientale) per mezzo delle forme zoariali dei Briozoi. *St. Trent.*, 54:125-138.
- BROWN D. A., 1952 - The Tertiary Cheilostomatous Polyzoa of New Zealand. *British Museum N. H.*, pp. XII+399.
- CUFFEY R. S., 1972 - The Roles of Bryozoans in Modern Coral Reefs. *Geol. Rdsch.*, 61:542-550.
- DUNCAN H., 1957 - Bryozoans. In *Treatise on marine Ecology and Palaeocology. Geol. Soc. America, Mem.* 67, pp. 783-800.
- FINOTTI F., 1984 - Significato paleoambientale di alcuni ritrovamenti di Briozoi nei terreni terziari del Monte Baldo Settentrionale. *Natura alpina*, 35 (1):21-29.
- GAUTIER Y. V., 1962 - Recherches écologiques sur les Bryozoaires cheilostomes en Méditerranée occidentale. *Stat. Mar. d'Endoume*, 434 pp.
- HARMELIN J. G., 1975 - Relations entre la forme zoariale et l'habitat chez les Bryozoaires cyclostomes. Conséquences taxonomiques. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon*, H. S. 3 (fasc. 2):369-384.
- HARMELIN J. G., 1976 - Evolutionary trends within three Tubuloporina families (Bryozoa, Cyclostomata). *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, H. S. 3 (2):607-616.
- ILLIES G., 1963 - Ueber *Stomatopora dichotoma* (Lamx) und *St. dichotomoides* (d'Orb.) (Bryozoa, Cycl.) aus der Dogger des Oberrheingebietes. *Oberrhein. geol. Abh.*, 12:45-80.
- ILLIES G., 1973 - Different budding pattern in the genus *Stomatopora* (Bryozoa Cyclostomata). In G. P. LARWOOD (ed.): *Living and Fossil Bryozoa*: 301-315., *Academic Press London*.
- ILLIES G., 1976 - Budding and branching patterns in the genera *Stomatopora* Bronn, 1825 and *Voigttopora* Bassler, 1952 (Bryozoa, Cyclostomata). *Oberrhein. geol. Abh.*, Karlsruhe; 25:97-110.
- ILLIES G., 1981 - Evolutionary trends in budding patterns of stomatoporidae cyclostomatous Bryozoa and *Stomatoporopsis* n. gen. *Oberrhein. geol. Abh.*, 30:27-42.

- LABRACHERIE M. & PRUD'HOMME J., 1966 - Essai d'interprétation de paléomilieux grace à la méthode de distribution des formes zoariales chez les Bryozoaires. *Bull. Soc. Géol. France*, 8 (7):102-106.
- LAGAAIJ R. & GAUTIER Y. V., 1965 - Bryozoan assemblages from marine sediments of the Rhone delta France. *Micropaleontology*, 11:39-58.
- OGILVIE GORDON M., 1927 - Das Groedener-Fassa und Ennberg-Gebiet in den Sudtiroler Dolomiten (I, II Stratigraphie und Tektonik; III Palaeontologie). *Abhandl. Geol. R. Anst.*, 24 (1):23-376.
- PAPP K., 1901 - Trias Korallen aus dem Bakony. *Resultete Wiss. Erforsch. Balatonsees. Palaeont.* 1:1-23.
- POSENATO R., 1990 - La crisi biologica permo-triassica nelle Dolomiti occidentali. *Atti IV Simp. Ecol. e Paleoecol. comunità bentoniche*: 69-93.
- PRANTL F., 1938 - Erster Fund von Bryozoa in dem Karpatischen Rhät. *Zentbl. Miner. Geol. Palaeont., Abt. B.*, Stuttgart, 7:262-264.
- POUYET S., 1973 - Révision systématique de Céllepores (Bryozoa, Cheilostomata) et des espèces fossiles européennes. Analyse de quelques populations à Céllepores dans le Néogène du Bassin Rhodanien. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, 55:266.
- ROSS J. R. P., 1978 - Biogeography of Permian ectoproct Bryozoa. *Palaeontology*, 21 (2):341-356.
- SCHÄFER P. & FOIS E., 1987 - Systematics and evolution of Triassic Bryozoa. *Geol. et Paleont.* (Marburg), 21:173-225.
- SCHOPF T. J. M., 1969 - Paleocology of Ectoprocts (Bryozoans). *J. Pal.*, 43:234-244.
- SPJELDNAES N., 1984 - Upper Ordovician Bryozoans from Ojl Myr, Gotland Sweden. *Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala*, 10:1-66.
- STACH L. W., 1936 - Correlation of zoarial form with habitat. *J. Geol.*, 44:60-65.
- STANLEY S. M., 1984 - Temperature and biotic crisis in the marine realm *Geology*, 12 (4):205-208.
- STANLEY S. M., 1987 - Extinction. *Scientific American Library*. :1-242.
- TAYLOR P. D., 1976 - Multilamellar growth in two jurassic cyclostomatous Bryozoa. *Palaeontology*, 19:293-306.
- TAYLOR P. D., 1980 - *Stomatopora voigtiana* (King, 1850): a cyclostome bryozoan from the Permian of County. *Durham.-Proc. Yorkshire geol. Soc.*, 42:621-626.
- TAYLOR P. D., 1985 - Carboniferous and Permian species of the cyclostome bryozoan *Corynotrypa* Bassler, 1911 and their clonal propagation. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.)*, 38:359-372.
- TAYLOR P. D. & FURNESS R. W., 1978 - Astogenetic and environmental variation of zooid size within Jurassic colonies of *Stomatopora* (Bryozoa, Cyclostomata). *J. Paleont.*, Tulsa, 52:1093-1102.
- TAYLOR P. D. & LARWOOD G. P., 1988 - Mass extinction and the pattern of bryozoan evolution. In: LARWOOD G. P. (ed.): Extinction and survival in the fossil record. Oxford: 99-119.
- TAYLOR P. D. & LARWOOD G. P., 1990 - Major evolutionary radiations in the Bryozoa. In: TAYLOR P. D. & LARWOOD G.P. (eds.): Major evolutionary radiations. Oxford: 209-235.
- TAYLOR P. D. & MICHALIK J., 1991 - Cyclostome bryozoans from the late Triassic (Rhaetian) of the West Carpathians, Czechoslovakia. *N. Jb. Geol. Palaeont. Abh.*, Stuttgart, 182:285-302.

- ZAGORSEK K., 1993 - New Anisian (middle Triassic) Bryozoa (Trepotomata) from the Vysoka Formation (Malé Karpaty Mts., Western Carpathians) Slovakia. *Geol. Carpathica*, Bratislava, 1:49-58.
- URLICHS M., 1974 - Zur Stratigraphie und Ammonitenfauna der Cassianer Schichten von St. Cassian (Dolomiten/Italien). In: Die Stratigraphie der alpinen-mediterranen Trias, 2:207-222.
- WU YA SHENG, 1991 - Organisms and Communities of Permian Reef of Xiangbo, China. *International Academic Publishers*, Beijing, China, pp. 192.

Indirizzi degli autori:

- prof. Fabrizio Bizzarini - Museo Civico di Storia Naturale di Venezia -
S. Croce 1730 - 30135 Venezia (Italia)
- prof. Giampietro Braga - Dipartimento di Geologia, Paleontologia e Geofisica
dell'Università - Via Giotto 1 - 35137 Padova (Italia)
-