

Substrati, distribuzione areale e interazione competitiva di alcuni Briozoi Cheilostomi della piana deltizia del Fiume Po

Angelo POLUZZI Paolo FORTI

Istituto di Geologia e Paleontologia
Università di Bologna

(manoscritto ricevuto l'8 giugno 1982
accettato il 2 dicembre 1982)

KEY WORDS — Cheilostomatous Bryozoa, Po River Delta plain, Recent, Italy.

RIASSUNTO — L'area da cui provengono i Briozoi studiati si estende a nord del Po di Levante ed è costituito da numerosi bacini contigui chiamati « Paludi » e « Valli ». Le prime sono in comunicazione col mare aperto, mentre le seconde sono invasi di acque chiuse, salmastre e stagnanti. I Briozoi Cheilostomi sono stati raccolti in tre substrati molto diffusi nel Delta quali gli aggregati di *Serpulidi*, i massi degli argini artificiali delle valli e delle paludi, le piante acquatiche *Ruppia spiralis*, *Phragmites communis* e *Cystoseira* sp.

Dai dati di campagna si può notare che il sistema di delta, complessivamente carente di substrati solidi, è caratterizzato da una struttura competitiva in cui i Briozoi, per i loro attributi morfologici e il loro ciclo vitale, dovrebbero essere dominanti nei vari substrati e ricoprire interamente i vari antagonisti spaziali. In realtà la distribuzione e l'abbondanza dei Briozoi appare in larga parte condizionata dall'influenza diretta o mediata dei fattori fisici. Stime di densità effettuate sui massi delle paludi mostrano che in regime di forti apporti sedimentari e di dessiccazioni prodotte dalle basse maree, i Briozoi sono quasi totalmente esclusi dai vari organismi solitari e coloniali. Per contro, nella superficie inferiore dei massi delle valli, ove condizioni riducenti, espresse dal potenziale di ossido-riduzione, precludono la vita alla maggior parte degli organismi sedentari, *Conopeum seurati* ed *Electra monostachys* si insediano formando aggregati e monopolizzando praticamente l'intero substrato. In questo contesto il potenziale di ossido-riduzione dei vari substrati sembra la variabile più appropriata per spiegare sia la dominanza che il successo delle varie specie di Briozoi nella loro interazione competitiva.

ABSTRACT — [Substrata, areal distribution and competitive interaction of some Cheilostomatous Bryozoa from the Po River Delta plain] — The study area extends beyond the distributary channel named Po di Levante and consists of several, closely spaced lagoonal ponds (« Paludi ») and brackish coastal lakes (« Valli »). The former are in contact with the open sea, the latter are closed basins with stagnant waters. Cheilostomatous Bryozoa were gathered in three major hard substrata such as aggregates of tube dwelling Polychaetes, boulders of artificial piers and aquatic weeds (*Ruppia spiralis*, *Phragmites communis* and *Cystoseira* sp.).

Field evidences suggests that the space-limited deltaic system is characterized by competitive framework in which the identified Bryozoa, due to their morphological and life-history attributes, should play a role of dominance overgrowing spatial antagonists of the hard substrata. In contrast, the distributional pattern of Bryozoa appears largely conditioned by direct or mediate influence of physical factors. Density estimates in lagoonal boulders show that under conditions of high sedimentary supply and of desiccation after low tides, there is a nearly complete exclusion of Bryozoa by other solitary and colonial animals. Further, in boulders subsurface of coastal lakes, where reducing conditions, here expressed by the redox potential, act as a threshold against the great majority of sedentary organisms, *Conopeum seurati* and *Electra monostachys* have an aggregative settlement and monopolize almost the entire substrata. In this contest the redox potential of various substrata seems appropriate to account for the dominance and the outcome in the interaction of two or more species of Bryozoa.

INTRODUZIONE

La piana deltizia ed i bacini da cui provengono i Briozoi studiati, è fondamentalmente un area povera di substrati solidi (fig. 1, 2). E' prevedibile dunque che tra organismi sessili solitari e coloniali si sviluppi una forte interazione competitiva volta alla conquista del substrato. Se da un canto gli organismi solitari hanno un elevato tasso di reclutamento (Mc Artur & Wilson, 1967, una più ampia diffusione

ambientale (Jackson, 1974) e sono tra i primi colonizzatori (Margalef, 1958), è altrettanto vero che gli organismi coloniali sono competitori di prim'ordine, in quanto lo sviluppo indeterminato della colonia consente una occupazione continua del substrato senza richiedere stati intermedi di riproduzione sessuale o nuovi reclutamenti; inoltre le colonie paiono complessivamente meno sensibili al « fouling » e al ricoprimento da parte degli altri organismi della biocenosi (Jackson, *ibid.*).

Resta tuttavia da accertare se in un ambiente di delta a forte eterogeneità spaziale e temporale e in presenza di specie opportuniste r-selezionate e di specie K-selezionate (Poluzzi *et al.*, 1982), le colonie dei Briozoi, esclusivamente ad habitus incrostante, eretto-articolato, ed eretto-flessibile, possano partecipare vantaggiosamente alla conquista del substrato. Data inoltre l'elevata plasticità dei fenotipi zoariali negli ambienti instabili (Poluzzi, 1980, 1981), ci si attende che nella stessa colonia il modello di sviluppo astogenetico sia variamente modificato in relazione alla presenza di antagonisti spaziali.

Questo studio può tornare utile per spiegare la distribuzione e l'abbondanza di certe forme di Briozoi che si riscontrano nei depositi di delta del presente e del passato geologico.

MATERIALI E METODI

I materiali raccolti o studiati in loco provengono da tre tipi di substrati solidi, ampiamente diffusi nelle valli e nelle paludi del delta (fig. 1); l'elenco di tali substrati comprende:

a) le massicciate di rinforzo al bordo delle paludi (MDP), delle valli (MDV), e di V.le Capitanina (MVC);

b) l'alga feoficea *Cystoseira* sp. (CYS), le fanerogame alofite *Ruppia spiralis* (RUS) e *Phragmites communis* (PHR),

c) gli aggregati di Serpulidi (AGS).

Il censimento delle specie presenti su tali substrati è stato effettuato secondo le modalità riportate da Peres & Picard (1964); l'inventario sistematico delle specie figura in Tab. 1.

Sigla	Specie	MDP	CYS	PHR	MVC	AGS	RUS	MDV	Morf.
D-1	PORIFERA DEMOSPONGIAE SPP. INDET.	•	•	•	•				C
H-1	HYDROIDEA LAOMEDEA ANGULATA		•						C
A-1	ACTINIARIA PARANEMONIA CINERARIA				•			•	S
P-1	POLYCHAETA HYDROIDES DIANTHUS	•			•				S
P-2	POMATOCEROS TRIQUETER	•			•	•			S-A
P-3	FICOPOMATUS ENIGMATICUS	•	•	•	•	•		•	S-A
P-4	SPIRORBIS CORRUGATUS	•	•	•	•	•			S
P-5	SPIRORBIS SP. INDET.	•				•			S
C-1	CIRRIPEDIA BALANUS EBURNEUS	•		•	•	•		•	S
C-2	BALANUS AMPHITRITE	•			•				S
G-1	GASTROPODA GIBBULA ADRIATICA	•	•	•	•	•	•		S
G-2	HYDROBIA VENTROSA					•			S
L-1	LAMELLIBRANCHIA MYTILUS GALLOPROVINCIALIS	•				•			S
L-2	MYTILASTER LINEATUS	•			•				S
L-3	CRASSOSTREA ANGULATA	•							S
B-1	BRYOZOA CONOPEUM SEURATI	•	•	•	•	•	•	•	C-A
B-2	ELECTRA MONOSTACHYS	•		•	•	•		•	C-A
B-3	SCRUPOCELLARIA BERTHOLETTI		•	•	•	•			C
B-4	BUGULA STOLONIFERA	•	•	•	•	•			C
B-5	SCHIZOPORELLA UNICORNIS	•							C
B-6	CRYPTOSULA PALLASIANA	•	•	•	•	•	•	•	C-A
W-1	ASCIDIACEA BOTRYLLUS SCHLOSSERI	•	•	•					C
W-2	STYELA PLICATA	•							S

Tab. 1 - Elenco dei Briozoi e dei loro antagonisti spaziali comprendenti organismi solitari (S), coloniali (C) e formanti aggregati (A). Il punto indica la presenza delle specie sui vari substrati solidi: MDP (massi delle paludi), CYS (alga *Cystoseira* sp.), PHR (*Phragmites communis*), MVC (massi di Valle Capitanina), AGS (aggregati di Serpulidi), RUS (*Ruppia spiralis*), MDV (massi delle valli). La sigla a sinistra serve a designare gli organismi nelle matrici di contatto.

La presenza nei Briozoi del delta di evidenti fenomeni di ricoprimento « con elevazione nel bordo di una colonia sul bordo di un'altra fino a coprirne le aperture » (Stebbing, 1973), suggeriscono l'esistenza di meccanismi di competizione estendibili anche agli altri organismi sessili della biocenosi e conseguenti in gran parte a restrizioni spaziali e a necessità di ordine alimentare (Buss, 1979).

Buss & Jackson (1979), partendo dal presupposto che la competizione sia un fattore determinante nella composizione delle biocenosi dei substrati solidi, notano che 1) in un ambiente di zona intertidale (quindi fisicamente instabile) le specie presenti formano sequenze di interazioni competitive cosiddette gararchiche « hierarchic sequences », nel senso che se A, B, C, sono tre specie, $A > B > C$ ($A > B$ indica che A vince o ricopre B), ma $A > C$ (Connel, 1961; Lang, 1971, 1973); 2) in ambienti di scogliera corallina (quindi

fisicamente e biologicamente stabili) si attua il « competitive network » ove $A > B > C$, ma $C > A$.

Volendo stabilire il tipo di interazione tra le 10 specie epifite su *Cystoseira* sp. (Tab. 1), si costruisce una matrice di contatto (Buss & Jackson, 1979, p. 227) ove si nota che *Demospongiae* > *Scrupocellaria* > *Bugula* > *Cryptosula*, ma *Cryptosula* > *Demospongia* (fig. 3). Questo autorizza a considerare il sistema in termini di « competitive network » e a predire che la distribuzione delle specie su *Cystoseira* sp. è essenzialmente regolata dalla loro posizione spaziale e dalla velocità colla quale riescono a ricoprire le specie antagoniste (*ibid.*, p. 233). L'analisi degli altri substrati (v. paragrafo successivo) non evidenzia nessuna relazione di questo tipo e induce a pensare che distribuzione ed abbondanza degli organismi sessili siano controllate da una « gerarchia competitiva » e dai vari fattori chimico-fisici dell'ambiente.

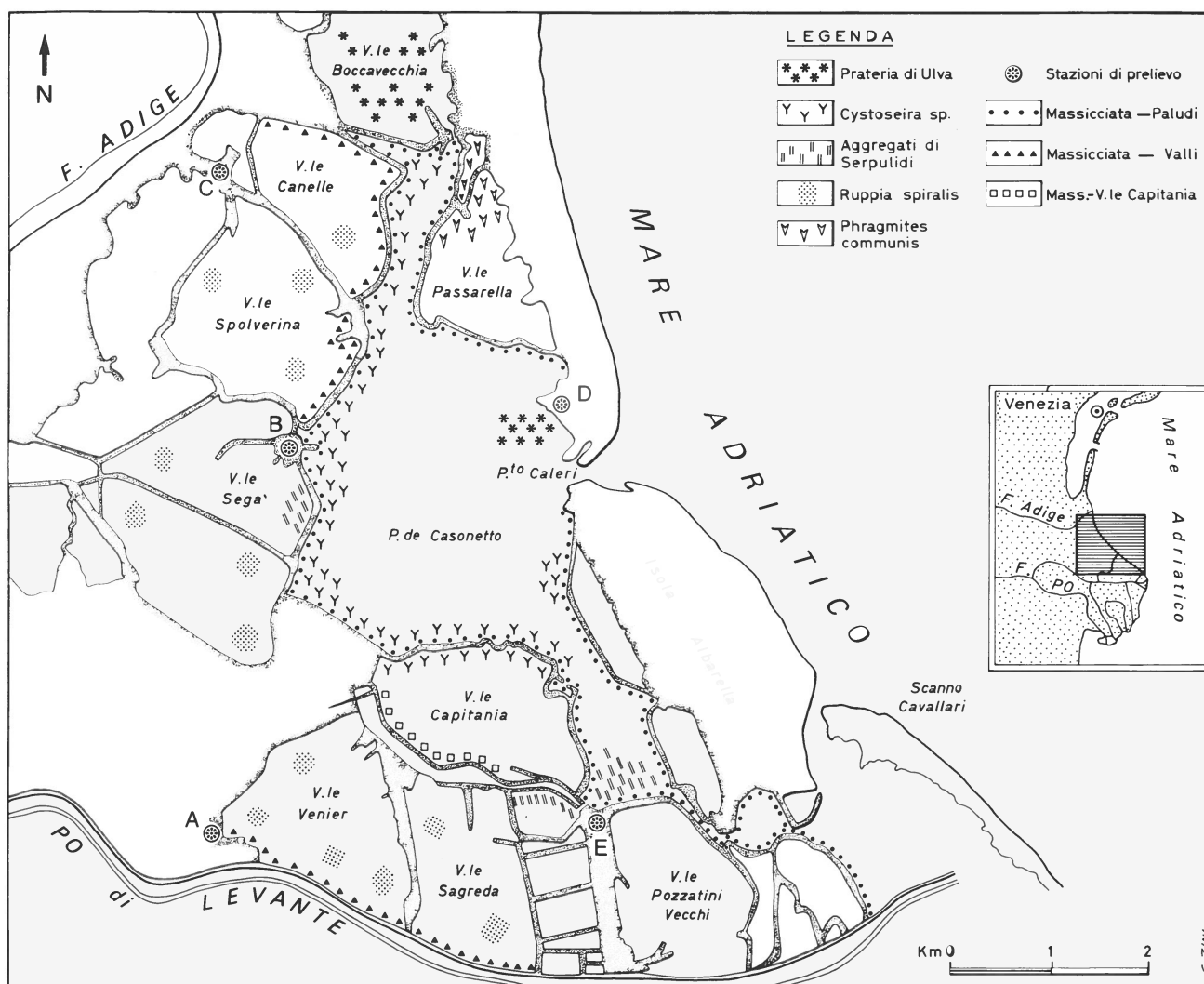


Fig. 1 - Distribuzione areale dei vari tipi di substrato da cui provengono i Briozoi e gli altri organismi sessili antagonisti. Con A, B, C, D, E, sono indicate le stazioni per il prelievo e il monitoraggio dei dati idrologici.

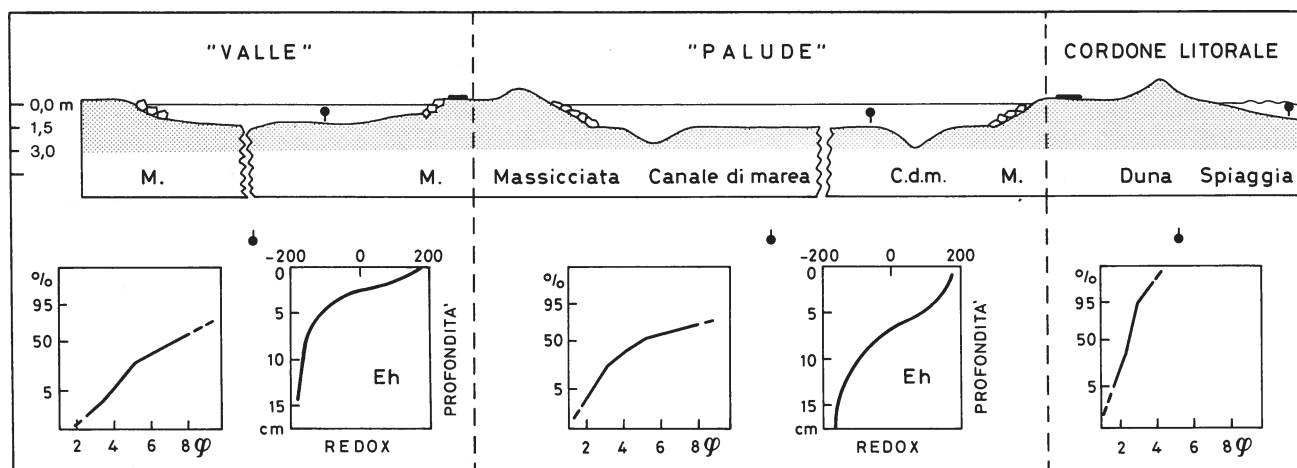


Fig. 2 - Profilo idealizzato passante dalla fronte del delta alle valli chiuse. Nei vari distretti (cordoni litorali, paludi, valli) le curve granulometriche cumulative su diagramma probabilistico indicano sabbie fini poco cernite (spiaggia), loam (palude) e silt argillosi (valli). Nel diagramma dell'Eh (potenziale redox) si nota come in valle lo strato di inversione redox sia più prossimo all'interfaccia acqua-sedimento che nelle paludi. I puntini neri indicano le stazioni di prelievo e i relativi valori di Eh e di ϕ .

I PRINCIPALI TIPI DI SUBSTRATO

Sono esaminati con maggior dettaglio e con l'aggiunta di osservazioni utili alle conclusioni finali.

PRATERIE DI ULVA SP. (*Ulva lactuca*? L.) — Ricostruiscono le zone stagnanti delle paludi e gran parte delle valli chiuse (fig. 1). I grandi talli laminari si accrescono con estrema rapidità ed occupano tutto lo spazio fisico disponibile. Nel corso dei loro processi metabolici e putrefattivi, le macrofite creano condizioni di anossia (Sacchi, 1961a; Torelli & Cerizza, 1981) letali per la maggior parte dei Briozoi Cheilostomi. Sui substrati duri delle praterie sono presenti esclusivamente colonie di *Conopeum seurati*. In questo biotopo non sono state censite né le colonie di *Conopeum*, né le specie in lotta per il substrato; viene pertanto escluso dagli elenchi faunistici e dalla analisi delle interazioni competitive.

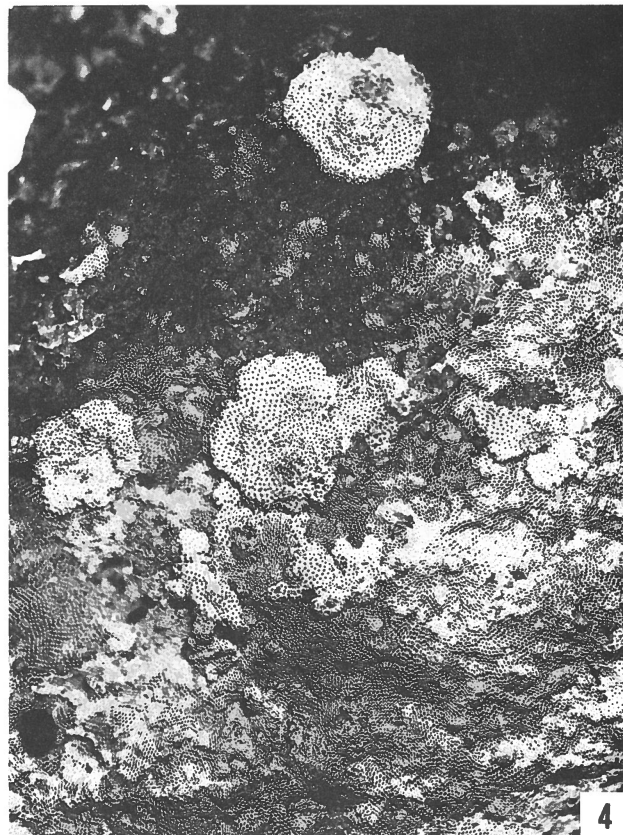
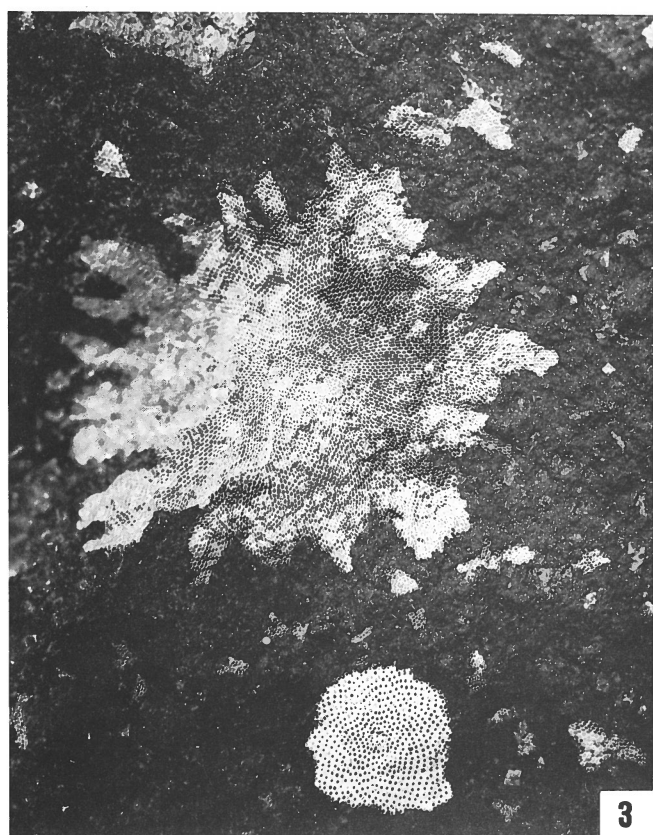
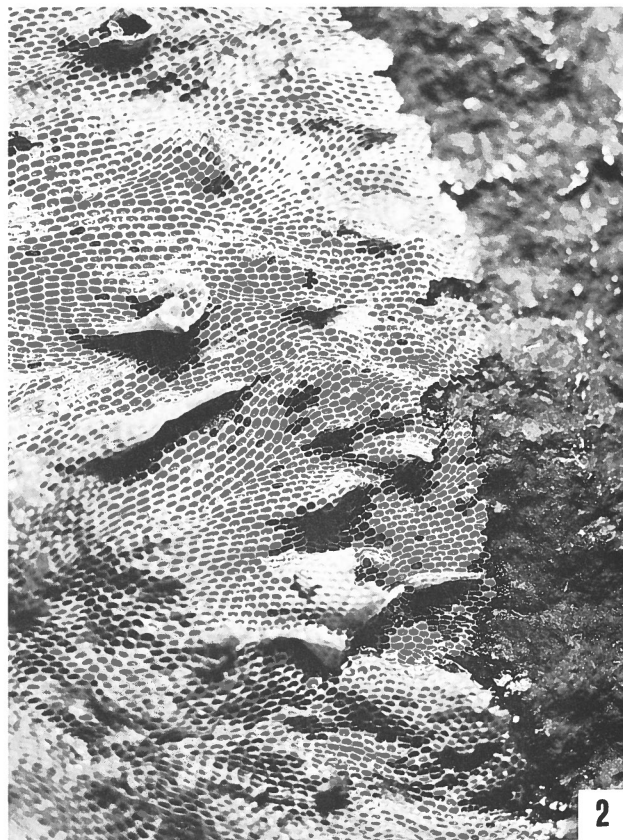
CYSTOSEIRA SP. (CYS) — Le praterie di questa feoficea vegetano in prevalenza al bordo dei canali di marea ove il ricambio idrico ha un ritmo semidiurno.

Spesso sul fondo permane un cuneo salino su cui sovrascorrono le acque più diluite dei canali distributori (cf. Nelson, 1970). Vari organismi epifiti si insediano su *Cystoseira* sp. secondo una disposizione seriale: sul tallo basale si associano le Demospongiae, l'ascidia *Botryllus schlosseri* e i Briozoi articolati e flessibili *Bugula* e *Scrupocellaria*; sulle fronde ramificate mediane domina *Cryptosula pallasiana*, mentre sulla zona distale e sugli aerocisti si accrescono le esili idrorize di *Laomedea angulata*. La biomassa degli epifiti decresce sostanzialmente dalla base alla sommità dell'alga (Tav. 1, fig. 1).

A tale situazione fanno seguito alcune osservazioni: a) la dominanza di *Cryptosula* sulle altre forme (fig. 4) è forse favorita dal ricambio e dall'ossigenazione delle acque. La forma tubolare (pseudovinculairiforme) assunta dalla lamina zoariale sulle fronde, aumenta la resistenza dei materiali scheletrici alle forze flettenti generate dal flusso delle acque (la resistenza alla rottura dipende essenzialmente dal « design » della colonia, Cheetham & Thomsen, 1981). L'elevato numero di zoari di *Cryptosula*, può infine servire da zavorra all'alga stessa in condizio-

SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA 1

- Fig. 1 - *Cystoseira* sp. ed organismi epifiti. Sulla parte basale del tallo si notano colonie di *Bugula stolonifera* e di *Scrupocellaria bertholletti*; sulla parte mediana compaiono numerose colonie di *Cryptosula pallasiana* con habitus tubulare e dicotomico. (X 0.35)
- Fig. 2 - *Conopeum seurati* su un masso di V.le Venier. I bordi della colonia ricoprono un substrato ricco di materia organica decomposta e in condizioni ambientali fortemente riducenti (X 3)
- Fig. 3, 4 - Due fasi dell'interazione competitiva tra *Conopeum* e *Cryptosula* sui massi delle valli (MDV). In fig. 3 una grande colonia di *Conopeum* sta per venire in contatto con *Cryptosula*. In fig. 4 numerose colonie di *Conopeum* formanti un aggregato, attaccano e ricoprono colonie isolate di *Cryptosula*. (X 1)



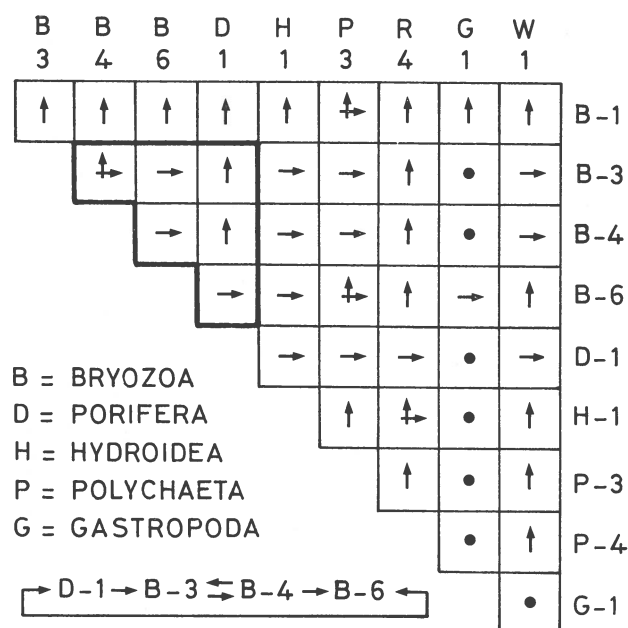


Fig. 3 - Matrice di contatto per l'analisi delle interazioni competitive tra le coppie delle 10 specie epifite su *Cystoseira* sp. (CYS). Le frecce puntano nella direzione della specie dominante (la specie che riesce a ricoprire l'antagonista). I punti neri indicano assenza di interazione. Le sigle degli organismi sono quelle riportate in Tab. 1.

ni di turbolenza di fondo; b) *Bugula stolonifera* e *Scrupocellaria bertholletti* vivono a pochi centimetri dal substrato, fissate con fasci di rhizoidi e di stoloni alla base della *Cystoseira*. La densità dei popolamenti segue ritmi stagionali con massimi molto pronunciati in Giugno ed assenza quasi totale nell'intervallo che va da Ottobre a Maggio (cf. Barbaro & Francescon, 1976). La mortalità è spesso catastrofica ed è causata dal ricoprimento di materiali detritici fini. Il carico sedimentario maggiore deriva probabilmente dalle acque tidali di origine fluviale.

Schopf (1973) ha formulato una interessante teoria secondo cui il polimorfismo della colonia (esemplificato dagli avicularia e dai vibracula), come nelle caste degli insetti sociali, ha carattere ergonomico ed

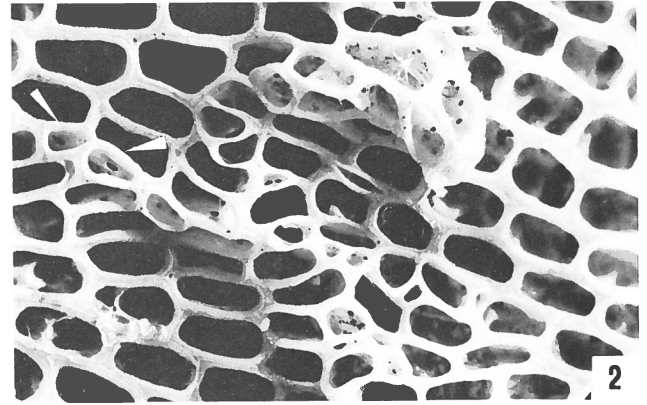
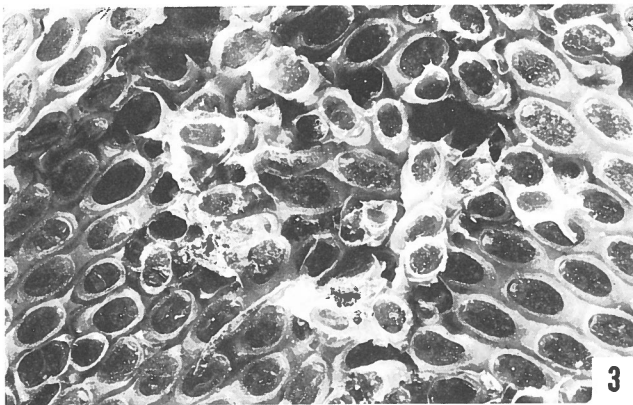
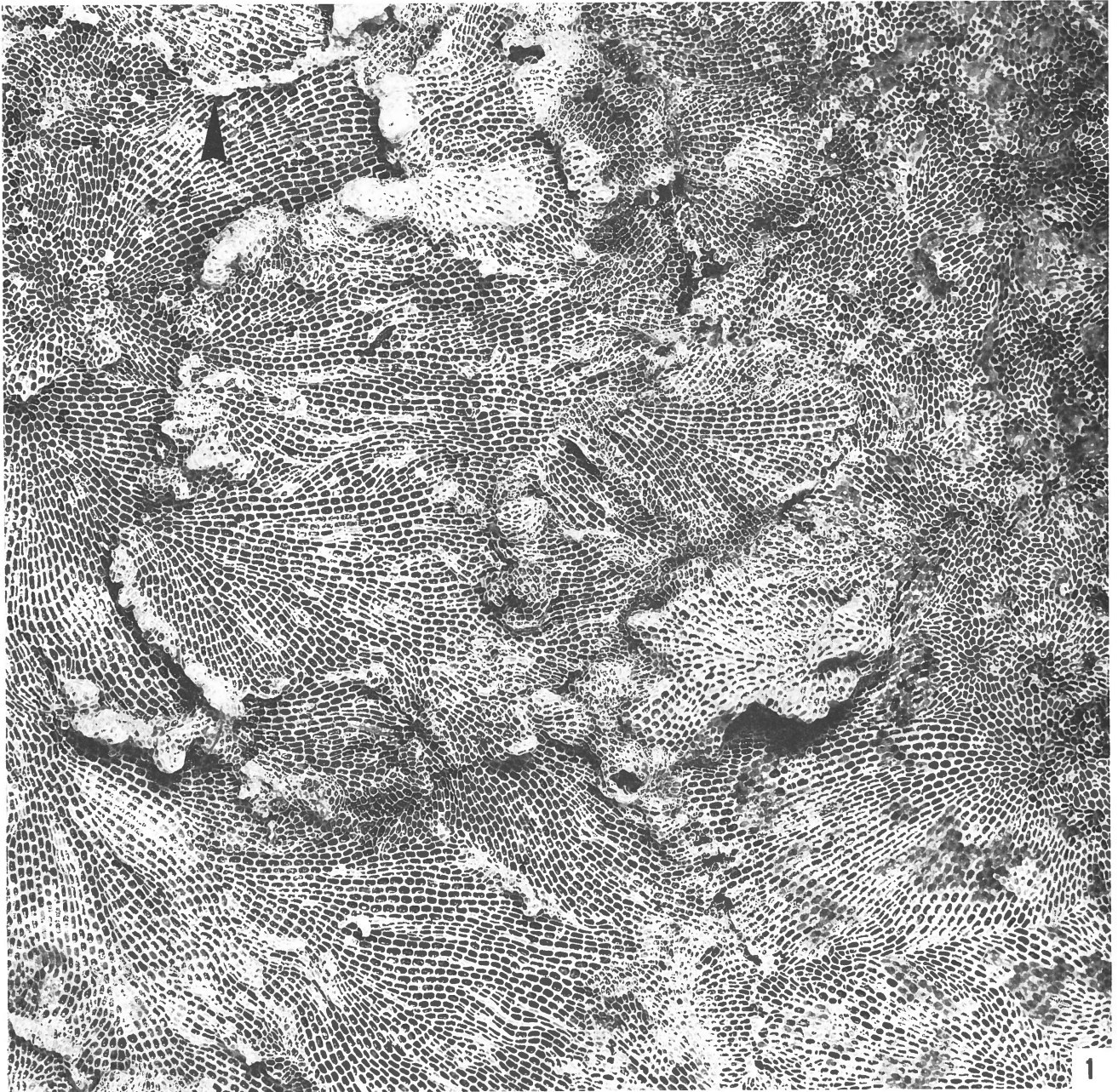
è favorito nelle specie K-selezionate; negli ambienti stabili e nelle aree instabili di delta è invece fortemente contrastato e perde ogni sua connotazione funzionale. *B. stolonifera* e *S. bertholletti* sono peculiarmente delle specie opportuniste con attributi di r-selezione (cf. Pianka, 1970) e, contrariamente alla teoria di Schopf, sono provviste di numerosi zoidi polimorfici quali avicularia sessili laterali e frontali, e vibracula sulla faccia basale (cf. Ryland & Hayward, 1977).

MASSI DELLE PALUDI (MDP) — Sono grandi blocchi di rocce andesitiche bitumati o in parte cementati. Presentano una superficie superiore ricoperta da densi strati di Clorofite (*Ulva* spp., *Enteromorpha intestinalis*, *Cladopora* sp., *Chaetomorpha linum*..), di Ostreidi, di Mitili, di Cirripedi e superficie inferiore completamente in ombra e a contatto con fondo. Quest'ultima ospita Cirripedi, Policheti tubicoli, Ascidie solitarie e coloniali e rari Briozoi membraniporiformi. L'assenza e/o la povertà dei Briozoi dalle due superfici può ricercarsi nelle seguenti cause: a) le alghe macrofite sono forse tra le più irriducibili antagoniste degli organismi coloniali (sono avvantaggiate dalla luce, hanno riproduzione asessuata, sviluppo rapido ed indeterminato) e ne diminuiscono notevolmente la superiorità competitiva (Foster, 1975; Jackson, 1977); b) le basse maree (particolarmente le sizigiali, fig. 5) espongono i Briozoi ad elevate temperature e ad essiccazione (cf. Sacchi, 1961b). Essendo questi ultimi organismi sprovvisti di dispositivi per l'intrappolamento delle acque (come ad es. Bivalvi e Cirripedi), subiscono un collasso rapido e totale; c) la maggioranza dei competitori spaziali è rappresentata dagli ostreidi che hanno un lungo ciclo vitale (carattere K-selezionato), un guscio molto spesso e formato da lamelle sporgenti, tendono a formare aggregati e ad occupare il substrato senza soluzione di continuità.

Per quanto attiene la competizione tra le specie di Briozoi incrostanti (fig. 4), si segnala una leggera dominanza di *Cryptosula*, (forse favorita dalle correnti di marea). Tra *Electra* e *Schizoporella* si nota un curioso effetto (fig. 6): *Schizoporella* quando è ricoperta da *Electra*, erige un forte umbone suborale,

SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA 2

- Fig. 1 - Aggregati di colonie di *Conopeum seurati* sui massi delle valli (MDV). La freccia nera in alto indica un episodio di omosindrome (fusione di parti appartenenti a differenti colonie) simile a quello riportato con maggior ingrandimento in fig. 2. (X 3)
- Fig. 2 - Omosindrome di due colonie di *Conopeum seurati*; le due frecce bianche indicano la presenza di pori di comunicazione (septula) sui muri degli zoeci posti lungo la linea di contatto delle colonie. Visibile anche un nucleo di zoeci rigenerati sopra la lamina primaria. (X 20)
- Fig. 3 - Contatto tra due colonie di *Electra monostachys*. Si nota l'assenza completa di fusione tra le parti, caoticizzazione e deformazione degli zoidi. (Massi delle valli, MDV). (X 30).



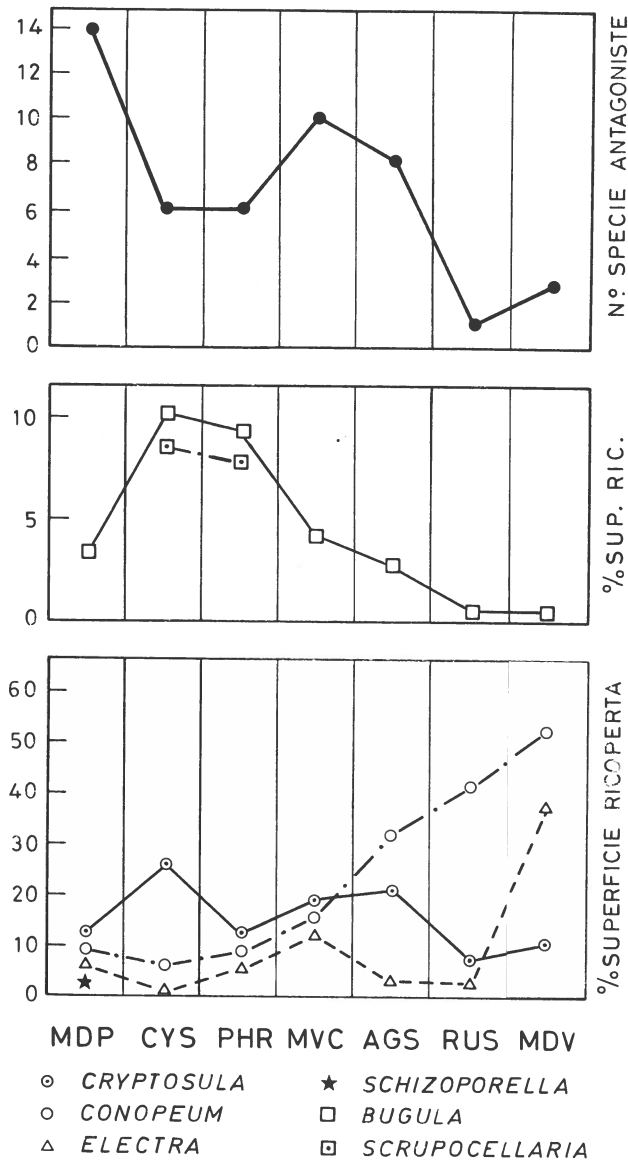


Fig. 4 - Percentuale di superficie ricoperta da Briozoi incrostanti (*Cryptosula*, *Conopeum*, *Electra*, *Schizoporella*), eretti-flessibili (*Bugula*), eretti-articolati (*Scrupocellaria*) e numero di specie antagoniste dei Briozoi nei vari substrati esaminati. Le sigle dei substrati sono quelle riportate in Tab. 1.

avicularia peduncolate ed un grosso processo acuminato alla sommità dell'ovicella. *Electra* gemma serie unilineari di zoidi che si intercalano, seguendo direzioni diverse, tra le apofisi della colonia sottostante.

AGGREGATI DI SERPULIDI (AGS) — Sono costituiti prevalentemente dal polichete tubicolo *Ficopomatus enigmaticus* e prediligono acque a debole regime di marea. Ricoprono vaste estensioni dei fondi mobili (fig. 1) e formano dei veri e propri « reefs » (Bianchi, 1981). Il meccanismo di aggregazione è

quello descritto da Bosence (1979) e da Wilson (1968). I tubicoli incrostanto una parte concrezionata del fondo; le larve si insediano sincreticamente sugli adulti della stessa specie perpetuando l'aggregazione ed innalzando una struttura a forma di cespuglio. Le parti senescenti cadono a lato e contribuiscono ad estendere il reef. In taluni casi queste ricoprono popolazioni di organismi pre-esistenti (Wilson, 1971). L'accrescimento dei Serpulidi è tale che la faccia esterna dell'aggregato presenta innumerevoli peristomi; le attività nutrizionali dei Policheti limitano le possibilità di insediamento di larve di altre specie ed impediscono il ricoprimento da parte di piante ed animali adiacenti (Jackson, 1979). L'impalcatura tridimensionale dei Serpulidi accoglie numerosi Briozoi incrostanti. Le relazioni non sono mai antagonistiche, ma reciprocamente vantaggiose (cf. Sacchi, 1961). Infatti *Conopeum* avvolge i tubicoli senza mai ricoprirne le aperture; le varie parti scheletriche dello zoario migliorano la coesione della struttura (cf. Cuffey, 1974, p. 350 e segg.); gli zoidi prevengono la fissazione di altre larve. *Electra* e *Cryptosula* sono ristrette a parti morte ed ossidate dell'aggregato ove possono espandersi liberamente. Tra i fattori che favoriscono l'aggregazione dei Serpulidi, Bosence (*ibid.*) cita una competizione spaziale molto debole.

RUPPIA SPIRALIS (RUS) — È una fanerogama alofita tipica dei fondi siltoso-argillosi delle valli, fig. 2 (Ferrari, 1980). Le piccole foglie lineari sono coper-

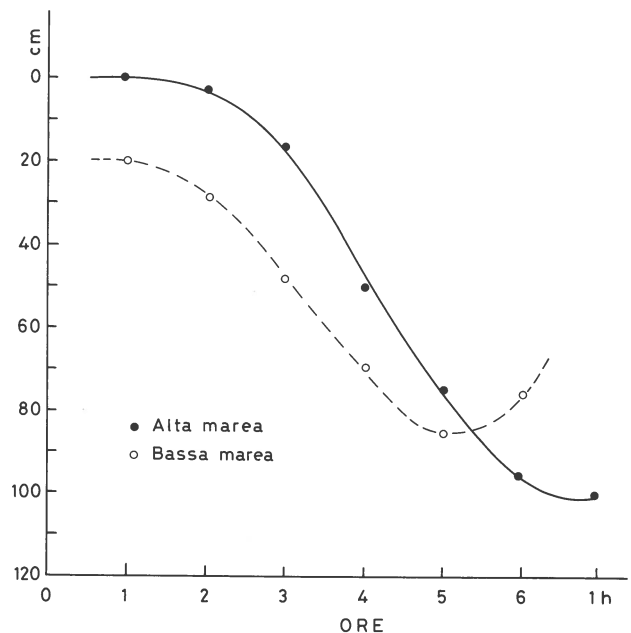


Fig. 5 - Curve di marea misurate alle sizigie (P.de Casonetto, staz. B). I livelli 0 e 20 cm rappresentano due massimi di marea (Primavera del 1980).

te quasi interamente da *Conopeum seurati* che in molti casi assume un habitus pseudoadeoniforme (cilindrico-cavo, molto appiattito). La qualità del substrato è incompatibile con la quasi totalità degli organismi antagonisti; la stagnazione e la stratificazione delle acque (cf. Torelli e Cerizza, *ibid.*) privilegiano *Conopeum* rispetto *Cryptosula*; l'esiguo spessore della lamina zoariale, consentono a *Conopeum* di inflettersi su se stessa e di sopravanzare *Electra*, molto più calcificata e con una criptocisti ben pronunciata.

PHRAGMITES COMMUNIS (PHIR) — Sui fusti di tali piante si hanno popolamenti estivi molto rigogliosi di *Bugula* e *Scrupocellaria*. I substrati lignei a disposizione sono ricoperti per il 18% (fig. 4) da gruppi di zoari delle due specie menzionate. Da notare che le *Phragmites* studiate provengono tutte dalle valli e che quindi le due forme erette e flessibili non hanno difficoltà a riprodursi in acque chiuse e stagnanti.

MASSI DI VALLE CAPITANIA (MVC) — Sono caratterizzati da una biocenosi con attributi di diversità tassonomica, densità delle popolazioni ecc. intermedi tra quelli delle paludi e delle valli (fig. 4). Il fatto accentua la dipendenza delle biocenosi dai parametri fisico-chimici e riflette probabilmente un gradiente che si sviluppa a partire dalle lagune costiere, attraverso V.le Capitanìa e termina nelle valli chiuse dell'entroterra.

MASSI DELLE VALLI (MDV) — Accolgono nella superficie inferiore una fauna composta quasi esclusivamente di Briozoi incrostanti e pochi individui solitari (fig. 4). L'Eh (il potenziale di ossido-riduzione che esprime la tendenza di un sistema redox reversibile ad essere ossidato o ridotto, Zobell, 1946) nel sedimento tocca i valori più bassi di tutta l'area. Il ricambio forzato delle acque avviene quasi esclusivamente ad opera dei maricultori ed è in concomitanza con le fasi distrofiche più spinte. I Briozoi dominanti sono *Conopeum* ed *Electra*, mentre *Cryptosula* compare in subordine. Rilevando l'Eh per punti sulla superficie inferiore dei massi (fig. 8), si ha un gradiente che tocca valori fortemente negativi al contatto con il substrato. In questo punto *Conopeum* è l'unico organismo presente e raggiunge il suo massimo sviluppo; le colonie diminuiscono di frequenza (con un minor numero di colonie/unità di superficie), ma aumentano nettamente il loro diametro zoariale. In molti casi le colonie di *Conopeum* e quelle di *Electra* formano singoli aggregati (Tav. 2, fig. 1, fig. 3), collegati tra loro per omosindrome (gli organi di comunicazione, come ad es. le septule, tra zoidi contigui di colonie diverse, sono in comune e perfettamente collegate tra di loro, Tav. 2, fig. 2). I vantag-

gi che derivano dalle aggregazioni sono di evitare le interazioni negative col substrato al bordo della colonia particolarmente vulnerabile al ricoprimento di altri organismi sessili, alla predazione... (Jackson, 1979). Le varie branche, al contatto con le colonie adiacenti, possono anche erigersi dal substrato piatto, beneficiando maggiormente delle acque ricche in nutrienti.

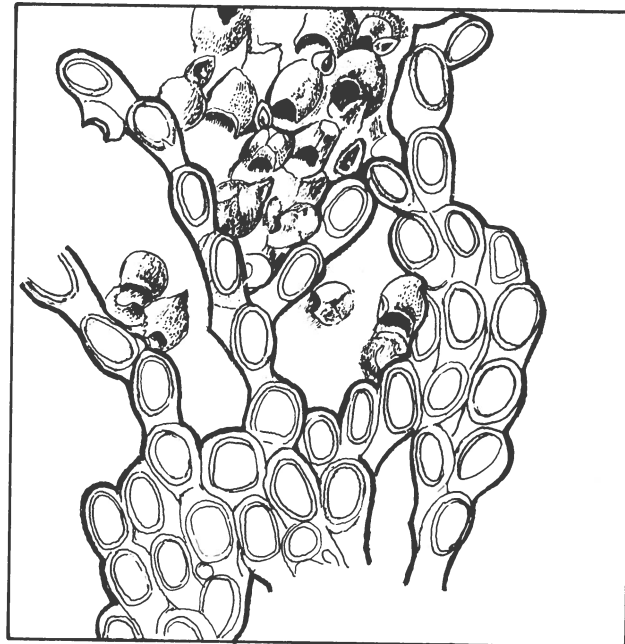
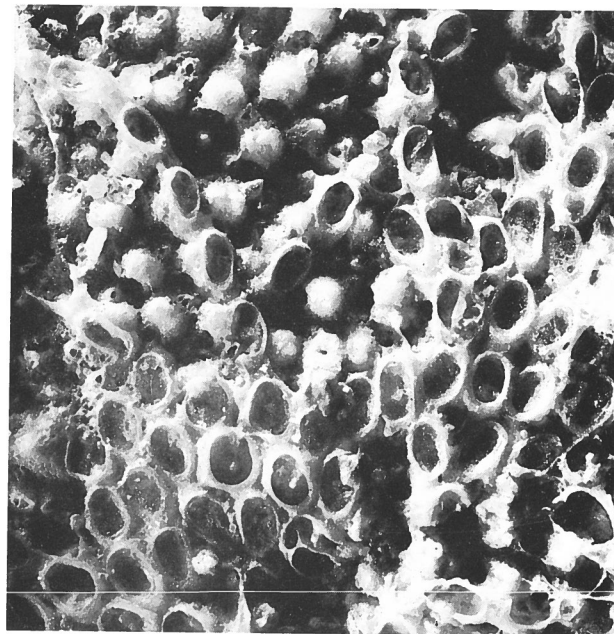


Fig. 6 - Interazione competitiva tra *Schizoporella* ed *Electra* sui MDP (massi delle paludi). *Schizoporella* ricoperta da *Electra*, erige numerose apofisi a livello dell'ovicella, dell'umbone e delle avicularia. *Electra* gemma file uniseriali di zoidi negli spazi ove mancano tali strutture. (X 20)

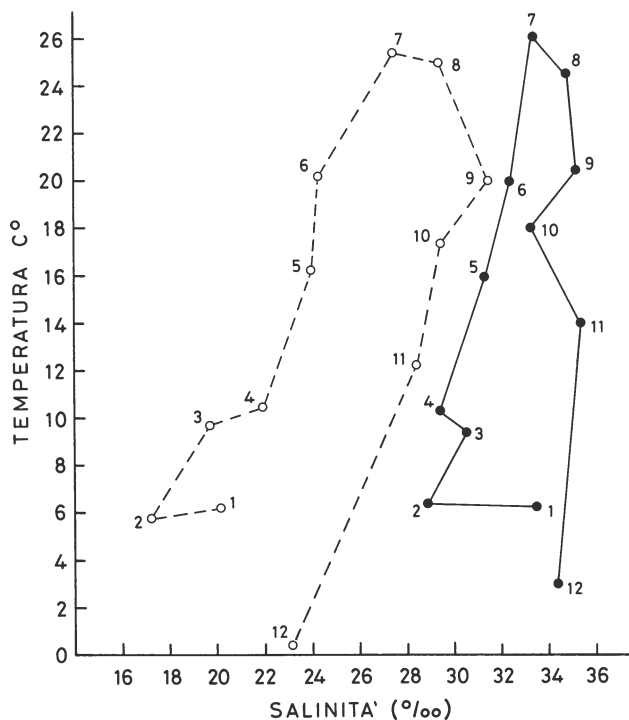


Fig. 7 - Alotermogrammi delle temperature e delle salinità di superficie rilevate in valle (linea tratteggiata) e in palude (linea continua) nei mesi 1-12 dell'anno 1980. I 24 punti rappresentano le medie tra i singoli valori delle stazioni di valle A, B, C, E, e delle stazioni di palude D, B, E (v. fig. 1).

OSSERVAZIONI CONCLUSIVE

Nell'epifauna dei substrati solidi si sviluppa un'interazione competitiva di tipo « gerarchico » in cui gli organismi coloniali (e in particolare i Briozoi) dovrebbero conseguire una netta supremazia sugli organismi solitari. In realtà l'eterogeneità dell'ambiente fisico modifica sensibilmente tale modello, tanto che in generale si riscontra una correlazione negativa tra diversità biotica degli organismi solitari e densità popolazionistica dei Briozoi antagonisti (qui supposta direttamente proporzionale alla superficie ricoperta, fig. 4); i massimi di diversità si hanno nelle paludi a contatto col mare aperto, dominate da Ostreidi, Balanidi, Mitili..., mentre i massimi di densità si riscontrano nelle valli chiuse ove i Briozoi formano aggregati di colonie e monopolizzano praticamente l'intero substrato.

Tra i fattori limitanti la diffusione dei Briozoi citiamo:

— i fenomeni di surriscaldamento e di dessicazione legati alle basse maree (part. quelle sizigiali) da cui sono immuni solo gli organismi solitari, provvisti di meccanismo di intrappolamento delle acque (questo effetto è particolarmente sensibile nella mas-

siccata delle paludi);

— l'elevato apporto di materiali detritici, per lo più d'origine tidale, che risulta critico anche per gli zoari eretti di *Bugula* e *Scrupocellaria*, insediati sui talli basali delle *Cystoseira*;

— il ruolo negativo svolto dalle macrofite presenti sui fondi mobili, responsabili di forti sottosaturazioni dell'ossigeno disciolto, tollerate esclusivamente da *Conopeum seurati*.

I due fattori salinità e temperatura delle acque, frequentemente associati alla distribuzione delle varie specie dei Cheilostomi, in questo caso non esercitano alcuna influenza di rilievo. Lo stesso contingente di specie presenti in laguna (fatta eccezione per *Schizoporella unicornis*, forma di dubbia affinità salmastra, cf. Ryland, 1965), lo si ritrova nei laghi costieri più interni, ove le due variabili fluttuano in modo erratico e toccano valori stagionali estremi (fig. 7).

Per quanto attiene la competizione interspecifica dei Briozoi, si è detto che questa si manifesta col ricoprimento dei margini delle colonie. Alla sovrapposizione segue un immediato arresto dello sviluppo e la necrosi dei tessuti ricoperti. Anche se i meccanismi che governano i processi di ricoprimento sono virtualmente sconosciuti, studi recenti hanno documentato che l'esito favorevole di un incontro può dipendere dall'età dello zoide, dall'angolo di incontro delle due colonie (Jackson, 1979) e dall'area relativa della colonia stessa (Buss, 1981). Sulla base di questi tre parametri, l'interazione competitiva del-

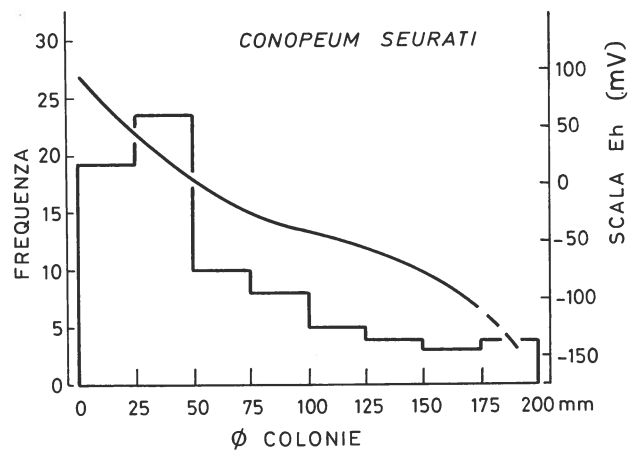


Fig. 8 - Diametro e frequenza delle colonie di *Conopeum seurati* sulla superficie inferiore dei massi delle valli (MDV). Il censimento delle colonie, effettuato parallelamente alla lettura dei valori del potenziale di ossido-riduzione, inizia per punti dalla parte più esterna della superficie e termina nella zona di contatto dei massi col fondo. In tale zona si riscontrano i valori negativi estremi dell'Eh. (Eh-metro DO 950-1 ad elettrodo puntiforme. Valori riferiti al calomelano saturo).

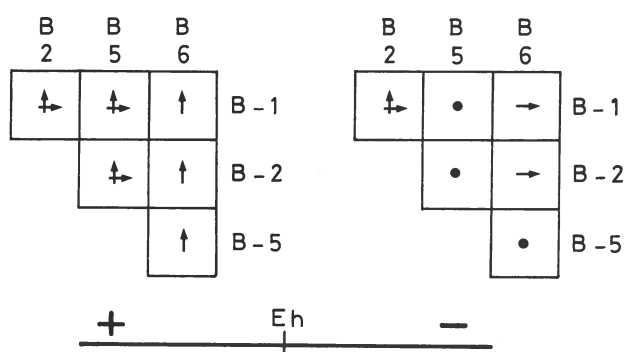


Fig. 9 - Matrici di contatto tra le quattro specie di Briozoi membraniporiformi del delta (sigle come in Tab. 1). Al variare dell'Eh cambia nettamente l'esito dell'interazione tra le varie specie.

le quattro specie membraniporiformi presenti nel delta (Tab. 1), dovrebbe risultare particolarmente favorevole a *Conopeum* e ad *Electra*.

Infatti: a) gli zoari di *Electra* e *Conopeum* sono fondamentalmente delle unità modulari costituite dalla fusione, sotto differenti angoli, da varie branche originate da un comune nucleo di zoidi periancistrulari; al di fuori del normale sviluppo quinconcia- le, lo zoide acquista la facoltà di gemmare lungo tutto il perimetro dei muri esterni e formare file uni-pluriseriali allungate in tutte le direzioni (cf. fig. 6). In questo contesto le due forme incrostanti possono attaccare un potenziale antagonista sotto qualsiasi angolo compreso tra 0° e 360°; b) interi distretti della colonia sono soggetti a cicli regressivi (*sensu* Gordon, 1977), ma uno o più zoidi possono vistosamente rigenerare nuovi zoidi (Tav. 2, fig. 2), dando luogo a grandi lamine caotiche giacenti al di sopra della lamina basale primaria (Poluzzi, 1980, 1981); c) le aree occupate dagli zoari di *Electra* e *Conopeum* sono infine complessivamente superiori a quelle dei restanti Briozoi (Tav. 1, fig. 2).

Dall'analisi dei vari substrati si ha invece che nelle aree vivificate dai circuiti di marea, le popolazioni specifiche di *Cryptosula* sono esuberanti e ricoprono tutti i Briozoi membraniporiformi antagonisti; nelle aree distrofiche o prive di ossigeno (es. valli chiuse) le *Cryptosula* presenti soccombono all'attacco coordinato degli zoari contigui di *Electra* e *Conopeum*, presenti in tal caso sotto forma di aggregati (Tav. 1, fig. 3 e 4). Quest'ultima situazione trova una immediata rappresentazione in due piccole matrici di contatto, costituite dalle specie di Briozoi ora menzionati, ove l'interazione competitiva cambia completamente a seconda dei valori positivi o negativi del potenziale di ossidoriduzione (fig. 9).

RINGRAZIAMENTI

Al Prof. Mario Ciabatti per aver contribuito in parte all'onere finanziario della ricerca; a Paolino Ferrieri e Gino Zini per aver curato la parte iconografica del lavoro. Un ringraziamento particolare al Prof. Bruno Sabelli dell'Istituto di Zoologia di Bologna e al Prof. Victor Ugo Ceccherelli dell'Istituto di Zoologia di Ferrara per le utili discussioni sui temi trattati nel presente lavoro.

OPERE CITATE

- BARBARO, A. & FRANCESCON, A., 1976, I periodi di insediamento dei principali organismi del fouling nelle acque di Venezia: Archiv. Ocean. Limn., v. 18, n. 3, pp. 195-216, 12 figg. testo, Venezia.
- BIANCHI, C. N., 1981, Policheti serpuloidi. Guide C.N.R. per il riconoscimento delle specie animali delle acque lagunari e costiere italiane, AQ/1/96, pp. 1-187, Genova.
- BOSENCE, D. W. J., 1979, The factors leading to aggregation and reef formation in *Serpula vermicularis*. In Larwood & Rosen (Eds.). Biology and systematic of colonial organisms: System. Ass. Spec. v. 11, pp. 229-318, Acad. Press, London and New York.
- BUSS, L. W., 1979, Bryozoan overgrowth interactions, the interdependence of competition for space and food: Nature, v. 281, pp. 475-477.
- , 1981, Mechanism of competition between *Onychocella alula* (Hasting) and *Antropora tinctoria* (Hasting) on an eastern pacific shoreline. In Larwood & Nielsen (Eds.). Recent and fossil Bryozoa: Durham, Vth. Int. Conf. Bryozoa, pp. 39-49, Olsen & Olsen, Fredensberg.
- , & JACKSON, J. B. C., 1979, Competitive networks. Non-transitive competitive relationships in cryptic coral reefs environments: Amer. Natural., v. 113 (2), pp. 223-234, Lancaster.
- CHETHAM, A. H. & THOMSEN, E., 1981, Functional morphology of arborescent animals: strength and desing of Cheilostome Bryozoan skeletons: Paleobiology, v. 7 (3), pp. 355-383, Chicago.
- CONNEL, J. H., 1961, The effects of competition, predation by *Thais lapillus* and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*: Ecol. Monogr., v. 31, pp. 61-104.
- CUFFEY, R. J., 1974, Delineation of Bryozoan constructional roles in reefs from comparison of fossil bioherms and living reefs. In Proceedings of the Second Internat. Coral Reef Symp. 1. Great Barr. Reef Comm., pp. 357-364, Brisbane.
- FERRARI, C., 1980, La vegetazione, Parte 1a. In Flora e Vegetazione dell'Emilia-Romagna: pp. 17-43, Edizioni Regione Emilia-Romagna.
- FOSTER, M. S., 1975, Regulation of algal community development in a *Macrocystis pirifera*, Forest: Marine Biol., v. 32, pp. 331-342.
- GORDON, D. P., 1977, The aging processes in Bryozoans. In Woollacot & Zimmers (Eds.). Biology of Bryozoans: pp. 335-376, 21 figg.-testo, Acad. Press, New York and London.
- JACKSON, J. B. C., 1974, Biogeographic consequences of eurytopy and stenotopy among marine bivalves and their evolutionary significance: Amer. Natur., v. 108, pp. 541-560, Lancaster.
- , 1977, Competition on marine hard substrata; the adaptive significance of solitary and colonial strategies: Amer. Natur., v. 111, pp. 743-767, Lancaster.

- , 1979, Morphological strategies of sessile animals. In Larwood & Rose (Eds.). Biology and systematics of colonial organisms: pp. 499-555, 13 figg. testo, 13 tabb., Acad. Press, London and New York.
- LANG, J. C., 1971, Intraspecific aggression by scleractinian corals. I. The rediscovery of *Scolymia cubensis* (Miln.-Edw. & Haime): Bull. Mar. Sc., v. 21, pp. 952-959.
- , 1973, Intraspecific aggression by scleractinian corals. II. Why the race is not only to the swift: Bull. Mar. Sc., v. 23, pp. 220-260.
- MARGALEF, R., 1958, Temporal succession and spatial heterogeneity in natural phytoplankton. In Buzzati-Traverso (Ed.). Perspectives in marine biology: pp. 323-349, University of California Press, Berkeley.
- Mc ARTUR, R. H. & WILSON, E. O., 1967, The theory of island biogeography: pp. 1-203, Princeton University Press, Princeton.
- NELSON, B. W., 1970, Hydrography, sediment dispersal and recent historical development of the Po river delta, Italy. In Sedimentation modern and ancient: Soc. Econ. Pal. Miner., Special Publ., n. 15, pp. 152-184, 27 figg. testo, Morgan Ed., Tulsa.
- PERES, J. M. & PICARD, J., 1964, Nouveau manuel de biologie benthique de la Mer Méditerranée: Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume, Bull., v. 31 (47), pp. 1-137, 7 figg. testo, Marseille.
- PIANKA, E. R., 1970, On r- and K-selection: Amer. Natur., v. 104, pp. 592-597, Lancaster.
- POLUZZI, A., 1980, I Briozoi membraniporiformi del delta settentrionale del Po: Atti Soc. It. Sc. Nat. Mus. Civ. St. Nat. Milano, v. 121 (1-2), pp. 101-120, Milano.
- , 1981, *Electra monostachys* (Busk), un Cheilostoma Anasca nelle acque costiere del Mare Adriatico: Atti Soc. It. Sc. Nat. Mus. Civ. St. Nat. Milano, v. 122 (1-2), pp. 3-20, Milano.
- , SABELLI, B. & TAVIANI, M., 1982, Auto-sinecologia dei Molluschi dei fondi mobili del delta settentrionale del Po (Estate 1980): Boll. Soc. Paleont. It., v. 20 (2), pp. 169-178, Modena.
- RYLAND, J. S., 1965, Bryozoaires des eaux européennes: Catalogue des principales salissures marines, v. 3, pp. 1-82, 38 figg. testo, Publications O.C.D.E., Paris.
- , & HAYWARD, D. P. J., 1977, British Anascan Bryozoans: Linn. Soc. London, v. 10, pp. 1-188, Kermack Ed., Acad. Press, London and New York.
- SACCHI, C., 1961a, Ritmi nictemerali di fattori ambientali e frequenza dello zoobenthos mobile in un microambiente salmastro: Boll. Zool., v. 28, pp. 13-30, Napoli.
- , 1961b, Note ecologiche sui Briozoi del lago salmastro litoraneo di Patria (Napoli): Boll. Pesca Piscic. Idrobiol., v. 16 (1), pp. 25-39, Roma.
- SCHOPF, T. J. M., 1973, Ergonomics of Polymorphism: its relations to the colony as the unit of natural selection in species of the phylum Ectoprocta. In Boardman, Cheetham & Oliver Jr. (Eds.). Animal Colonies: pp. 247-297, 3 figg. testo, Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. Stroudsburg.
- STEBBING, A. R. D., 1973, Competition for space between epiphytes of *Fucus serratus* L.: J. Marine Biol. Ass. U.K., v. 53, pp. 247-261, Cambridge.
- TORELLI, A. R. & CERIZZA, M., 1981, Ritmi di fattori ambientali in una valle da pesca, S. Erasmo e loro significato biologico: Atti Soc. It. Sc. Nat. Mus. Civ. St. Nat. Milano, v. 122 (1-2), pp. 67-79, Milano.
- WILSON, D.P., 1968, The settlement behavior of the larvae of *Sabellaria alveolata* (L.): J. Marine Biol. Ass. U.K., v. 48, pp. 387-435, Cambridge.
- , 1971, *Sabellaria* colonies at Duckpool, North Cornwall, 1961-1970: J. Marine Biol. Ass. U.K., v. 51, pp. 509-580, Cambridge.
- ZOBELL, C. E., 1964, Studies on redox potential of marine sediments: Bull. Amer. Ass. Petrol. Geologists, v. 30 (4), pp. 477-511, Tulsa.