

A detailed fossil of a fish skeleton, likely a teleost, preserved in a brown, textured matrix. The skull is at the top, showing the eye socket and jaw structure. The vertebral column runs down the center, with numerous ribs branching off. The tail is at the bottom, showing the caudal peduncle and the base of the tail. The fossil is oriented vertically.

Pesci fossili

dai monti friulani

Fischfossilien aus den friaulischen Bergen

PESCI FOSSILI
DAL TRIASSICO DEI MONTI FRIULANI

FISCHFOSSILIEN
DER TRIAS IN DEN BERGEN FRIAULS

Nell'ambito delle iniziative del progetto Interreg **GeoTrAC**, il Museo Friulano di Storia Naturale, in collaborazione con gli altri partner, ha sviluppato alcune linee di ricerca su alcuni interessanti aspetti paleontologici del territorio: quello sui pesci fossili del Triassico delle Alpi Carniche comprende la realizzazione di un volume divulgativo e l'allestimento di una mostra.

Im Rahmen der Initiativen des **GeoTrAC** -Projekts von Interreg hat das Friaulische Naturkundemuseum in Zusammenarbeit mit den anderen Partnern einige Forschungslinien zu interessanten paläontologischen Aspekten des Gebiets entwickelt: Die Forschungsarbeit bezüglich von Trias-Fischfossilien der Karnischen Alpen umfasst eine Veröffentlichung zum Thema und die Vorbereitung einer Ausstellung.

Fotografie / Bildnachweis (il n. è quello della figura)

Archivio Museo Friulano di Storia Naturale: 1, 14, 18, 29, 32, 41, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 54, 55, 56, 57, 59, 61, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 76, 77, 79

Fabio Marco Dalla Vecchia: 23, 78

Cristina Lombardo: 38

Giuseppe Muscio: 52, 65

Ivo Pecile: 3, 5, 19, 20, 24, 27, 58

Roberto Rigo: 22

Corrado Rosenfeld: 40

Andrea Tintori: 4, 9, 13, 15, 16, 17, 33, 34, 35, 36, 37, 39, 42

Elido Turco: 2, 25

Corrado Venturini: 31

Wikimedia Commons: 30

Le foto dei reperti fossili di proprietà dello Stato sono pubblicate su concessione del Ministero per i Beni e le Attività Culturali, Soprintendenza Archeologia, Belle Arti e Paesaggio del Friuli Venezia Giulia, ed è vietata l'ulteriore riproduzione e duplicazione con ogni mezzo senza l'autorizzazione della Soprintendenza.

Disegni / Zeichnungen

Lukas Panzarin: 46, 47, 54, 60, 62, 63, 64, 67, 73, 74, 76, 77

Roberto Zanella: 21, 43, 66

Copertina / Abdeckung

Furio Colman

ISBN

978 88 88192 61 1

Redazione / Redaktion

Giuseppe Muscio, Andrea Tintori

Testi / Texte

Andrea Tintori, con Giuseppe Muscio e Luca Simonetto

Traduzioni / Übersetzung

Punto Lingue, Udine

Allestimento della mostra / Ausstellung Vorbereitung

Delta Studios, Remanzacco, Udine

Acquario virtuale / Virtuelles Aquarium

Zoic, Trieste

Un particolare ringraziamento a / Ein besonderer Dank geht an

Cristiana Agostinis, Romano Azzola, Flavio Bacchia, Marta Boccaletti, Adriano Bonini, Furio Colman, Carlo Corradini, Fabio Marco Dalla Vecchia, Adalberto D'Andrea, Daniela De Prato, Domenico Di Bernardo, Pierluigi Fassetta, Alessandro Fontana, Luca Giusberti, Virgilio Gonano, Enrico Iodice, Evelyn Kustatscher, Luca Ligutti, Cristina Lombardo, Roberto Micheli, Gerlinde Ortner, Cristina Picili, Stefano Piusi, Roberto Rigo, Corrado Rosenfeld, Margherita Solari, Sergio Spizzamiglio, Claudio Trapanotto, Elido Turco, Marco Vaccari, Umberto Venier, Luigi Vidus, Museo Paleontologico ADF di Monfalcone.

a cura di **Andrea Tintori**

PESCI FOSSILI
DAL TRIASSICO DEI MONTI FRIULANI

FISCHFOSSILIEN
DER TRIAS IN DEN BERGEN FRIAULS



INTRODUZIONE

Siamo abituati a definire ‘Alpi Carniche’ l’intera porzione montana compresa fra i fiumi Gail, Tagliamento e Fella: in realtà i geografi preferiscono distinguere la Catena Carnica vera e propria (o Catena Paleocarnica), costituita da depositi paleozoici, dalla Catena Carnica meridionale (o Alpi Tolmezzine) limitata dall’allineamento Torrente Pesarina-Valcalda a Nord e dal Tagliamento a Sud. Quest’ultimo settore montano presenta nella parte più settentrionale affioramenti di rocce del Permiano Superiore, mentre nel rimanente territorio dominano assolutamente i depositi del Triassico, che vengono così a costituire ben più della metà dell’intero settore alpino Friulano (sia le Alpi Carniche che quelle Giulie, Fig. 3).

Il fatto poi che - a livello mondiale - un piano del Triassico si chiami ‘Carnico’ è una ulteriore dimostrazione di quanto siano rilevanti le testimonianze geologiche del nostro territorio per questo periodo e di quale sia il ruolo giocato dal Triassico nell’evoluzione geologica del Friuli e di tutte le Alpi Orientali.

Ma accanto alla geologia del Triassico in questo territorio è molto significativo anche l’aspetto paleontologico; importanti siti ad Ammoniti, per esempio, sono fondamentali per lo studio della stratigrafia a livello globale e, ancor più, i siti a vertebrati del Triassico friulano sono molto ricchi ed importanti. Alcuni giacimenti infatti sono famosi e studiati a livello mondiale, come quelli oramai ‘storici’ di Preone e Raibl (Cave del Predil) che hanno fornito resti sia di pesci che di rettili.

In realtà mentre Raibl è un sito noto da quasi due secoli e ha restituito importanti faune a pesci (in passato studiate soprattutto da geologi di lingua tedesca poiché in territorio Austro-Ungarico), la fauna di Preone e dintorni (Fig. 2) è una scoperta relativamente più recente che però in pochi decenni è divenuta una fra le più famose. Essa infatti contiene alcuni dei più antichi rettili volanti conosciuti al mondo e centinaia di pesci, appartenenti ad almeno una ventina di specie diverse, ora conservati nelle varie collezioni museali.

Resti di pesci fossili sono stati rinvenuti anche in altri siti Triassici, non solo in Carnia e Canal del Ferro-Val Canale, ma anche sul versante austriaco delle Alpi Carniche.

1 > *Saurichthys*, un pesce predatore diffuso nei mari del Triassico, soprattutto di quello Superiore. Questo esemplare supera il metro di lunghezza.

EINLEITUNG

Als „Karnische Alpen“ definiert man gewöhnlich den gesamten Gebirgsteil zwischen den Flüssen Gail, Tagliamento und Fella. In Wirklichkeit ziehen die Geographen es vor, die aus paläozoischen Ablagerungen bestehende Karnische Gebirgskette (oder Paläokarnische Kette), die südkarnischen Kette (oder den Tolmezziner Alpen), d.h. den Teil der Alpen, der nördlich durch die Ausrichtung des Pesarina-Valcalda Torrente und südlich durch den Tagliamento- Fluss begrenzt wird, auseinanderzuhalten. Dieses Berggebiet weist auf seiner nördlichsten Seite Aufschlüsse von Gestein aus dem Oberperm auf, während im übrigen Gebiet die Triasablagerungen vorherrschen, die somit mehr als die Hälfte des gesamten friulanischen Alpengebiets (sowohl die



2 > Dalla Dolomia di Forni (Norico, Triassico Superiore; Preone) proviene una nota fauna fossile.

Karnischen als auch die Julischen Alpen) bilden (Abb. 3). Die Tatsache, dass eine Stufe der Trias weltweit als „Karnium“ bekannt ist, ist ein weiterer Beweis dafür, wie bedeutend die Zeugnisse unseres Gebiets für diese Periode sind und welche Rolle die Trias in der geologischen Evolution unseres Gebiets und der gesamten östlichen Alpen eingenommen hat. Dies ist jedoch nicht der einzige Grund, warum die Trias der friulanischen Alpen für die geologische Geschichte so relevant und bedeutungsvoll ist. Gerade für die Paläontologie der Wirbeltiere ist sie eine besonders interessante Epoche. Einige paläontologische Lagerstätten sind sehr bekannt und werden auf der ganzen Welt untersucht und studiert [Studiengegenstand], wie etwa die „historischen“ von Preone und Raibl (Cave del Predil), die sowohl Reste von Fischen als auch von Kriechtieren ans Tageslicht gebracht hatten. Auch wenn Raibl eine seit fast zwei Jahrhunderten bekannte Lagerstätte ist, die wichtige Fischfauna ans Tageslicht gebracht hat, die in der Vergangenheit gerade bei den deutschsprachigen Geologen Studiengegenstand war (Raibl lag nicht umsonst in österreichisch- ungarischem Hoheitsgebiet) sind Preone und die benachbarten Zonen (Abb. 2) eine relativ neue Entdeckung. Innerhalb weniger Jahrzehnte wurde diese Fauna berühmt, da aus ihr einige der weltweit ältesten fliegenden Reptilien stammen. Die besonders üppige Fischfauna zählt Hunderte, in Museumsausstellungen aufbewahrte Funde und etwa 20 verschiedene Arten. Auch in anderen Trias-Lagerstätten, nicht nur in Karnien und Canal del Ferro-Val Canale, sondern auch auf der österreichischen Seite der Karnischen Alpen wurden Reste von Fischfossilien entdeckt. Die älteste, für das friulanische Gebiet bekannte Wirbeltier-Fossile stammt aus einem kleinen Ort in der Nähe von Tolmezzo. Es handelt sich um einen *kleinen* Fisch, den Michele Gortani „*Pholidophorus*“ *faccii* benannt hat und der erst ein Jahrhundert nach seiner Entdeckung im Vergleich mit Fauna aus Tausenden von Kilometern entfernten Gebieten einer neuen Gattung zugeschrieben werden konnte. Das Wissenswachstum kann jedoch nicht von den Forschungen jener Wissenschaftler abhängig gemacht werden, die bereits vor vielen Jahren als erste das geologische und paläontologische Interesse des karnischen Territoriums erahnt haben.

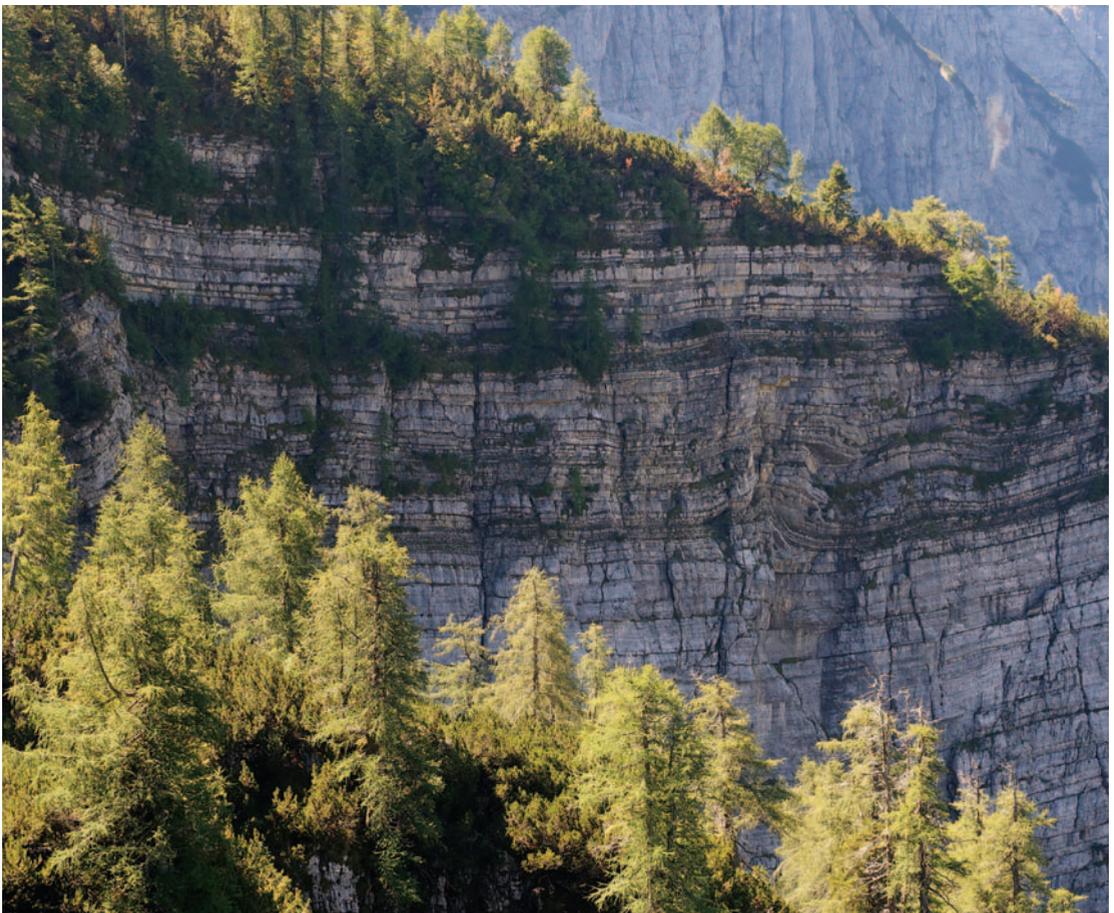
Da Cazzaso, un paesino nei pressi di Tolmezzo, proviene quello che un secolo fa era il più antico vertebrato fossile raccolto nel territorio friulano: un piccolo pesce descritto da Michele Gortani come “*Pholidophorus*” *facii*. Solo un secolo dopo la sua scoperta, grazie al confronto con faune che provengono da migliaia di chilometri di distanza (Cina meridionale) è stato possibile assegnarlo ad un nuovo genere.

La crescita della conoscenza certamente non può prescindere dalle ricerche di quegli studiosi che, in tempi ormai lontani, hanno per

primi intuito l’interesse geologico e paleontologico del territorio carnico.

Perché i pesci

Perché studiare i pesci fossili? Che cosa ci possono raccontare di così interessante? Spesso ci si sente dire ‘ma sì, è solo un pesce’. È vero, i pesci non hanno il fascino di altri fossili, come ad esempio i rettili marini, i dinosauri e i rettili volanti.... Forse perché quasi sempre sono piccoli, molto piccoli se confrontati con i giganti del Mesozoico: pesci triassici più lunghi di un metro sono molto



3 > Una potente successione triassica affiora estesamente nelle Alpi Carniche e Giulie: il Monte Sciober nel Tarvisiano, di fronte a Cave del Predil.



4 > *Legnonotus*, un pesce osseo, appartenente ai Macrosemiidi, dal Triassico Superiore della Lombardia.

Warum die Fische?

Warum soll man die Fossilien der Fische erforschen? Was Interessantes können sie uns erzählen?

Wie oft sagen wir: „Das ist doch nur ein Fisch“. Das ist wahr, denn die Fische sind nicht so faszinierend wie andere Fossilien, wie, zum Beispiel die Meeresreptilien, oder die Dinosaurier und die fliegenden Reptile...Vielleicht, weil sie fast immer klein, sehr klein sind, wenn man sie mit den Riesen des Mesozoikums vergleicht. Triassische Fische, die mehr als ein Meter lang sind, sind eine Seltenheit, während die meisten Meerreptilien dieses Maß übersteigen und oft auch eine Länge von 20 m erreichen, geschweige denn die Dinosaurier. Auch das Aussehen der Fischfossilien ist oft 'normal' und unterscheidet sich nicht von den Fischen, die wir gewohnt sind in den heutigen Meeren und Seen zu sehen. Dennoch gibt es viele Unterschiede, die aber mit der Anatomie verbunden sind und nur von wenigen erkannt werden können.

Aber gerade dieser Aspekt, den wir als negativ erachten, stellt für die Paläoichthyologen ein sehr wichtiges Instrument dar: durch das Studium der heutigen Fische lässt sich, auf relativ einfache Art Lebensweise- und raum der Fischfossilien interpretieren. Bei der Beobachtung der heutigen Fische bemerkt man, dass die Körperform mit der Schwimmart (schnell, gelenkt, ruckartig...) verbunden ist. Auf diese Weise ist es uns möglich, zu erfahren, wie unsere triassischen Fische schwammen, obwohl die anatomischen Unterschiede keine völlige Übereinstimmung ermöglichen. Die Schwimmart hängt vom Lebensraum (zum Beispiel in offenen Gewässern oder auf dem Meeresboden) und von der Ernährung ab. Ein schlanker Fisch (Abb. 1, 4) lebt meistens in der Wassersäule, ist relativ schnell, und ist wahrscheinlich ein Räuber anderer Fische:

hat er dann auch noch spitze Kegelzähne, dann erzielt man eine nahezu wahrheitsgetreue Rekonstruktion. Die Fische mit höherem Körper leben heutzutage nahe zum Meeresboden, sind nicht schnell und haben oft spezialisierte Zähne, manchmal unterschiedlicher Form in verschiedenen Bereichen im Maulinneren. Ihre Beute sind fast immer Lebewesen, die auf oder in den Ablagerungen des Bodens leben; das heißt Lebewesen, die sich nicht bewegen oder sehr langsam sind. Nicht die Geschwindigkeit, sondern die Präzision beim Schwimmen ist wichtig um die Beute zu fangen, aufzunehmen und dann im Maul zu verarbeiten.

Im Rahmen der Ausstellung sind viele Fischfossilien mit sehr unterschiedlicher Körper- und Zahnform zu sehen; grundsätzlich kann man sagen, dass die Knochenfische schon in der Trias eine große Verschiedenheit ökologischer und trophischer Anpassungen aufweisen. Die Artenzahl in der Trias ist im Vergleich zu der heutigen jedoch relativ gering. Auch wenn man die schwierige Fossilisation berücksichtigt, finden sich an den wichtigen triassischen Lagerstätten nicht mehr als 20-30 Meeresfischarten, trotz einer tropenartigen Umgebung und biokonstruierten Riffen, d.h. einer Umwelt in der wir heute die meisten Lebensformen finden. Es ist klar, dass das kein Artefakt der Fossilisation oder der Nichtentdeckung (einige neue chinesische Lagerstätten bringen Zehntausende von Exemplaren ans Licht, eine Zahl die ausreichen sollte um eine angemessene Repräsentativität zu erzielen) ist. Man kann schlussfolgern, dass die wichtigsten Nischen in der Trias schon entdeckt und besetzt worden waren, aber jede mit einer sehr begrenzten Zahl an Arten. Heutzutage dagegen ist die Artenvielfalt viel größer und jede Nische ist von vielen Arten besetzt, die sich untereinander leicht diversifizieren um sich nicht zu überlagern.

rari, mentre la maggior parte dei rettili marini superano abbondantemente questa misura raggiungendo anche i 20 m di lunghezza..., per non parlare poi dei dinosauri.

Anche l'aspetto dei pesci fossili è spesso 'normale', non così diverso dai pesci che siamo abituati a vedere nei mari e nei laghi odierni. In realtà le differenze sono molte, ma poiché riguardano l'anatomia pochi sono in grado di apprezzarle. Questa apparente similitudine diventa uno strumento di grande importanza per i paleoittologi: attraverso lo studio dei pesci attuali è possibile interpretare con relativa facilità il modo e l'ambiente di vita dei pesci fossili. Ad esempio, dalla osservazione dei pesci attuali si è visto come la forma del corpo sia legata al tipo di nuoto (veloce, manovrato, a scatti...): così possiamo ricostruire come nuotavano i nostri pesci triassici, anche se le differenze anatomiche ci dicono che la corrispondenza non sarà al 100%.

Il modo di nuotare è a sua volta collegato all'ambiente di vita (in acque libere o nei pressi del fondale, ad esempio) e alla dieta. Un pesce di forma slanciata (Figg. 1 e 4) vive solitamente nella colonna d'acqua, è relativamente veloce nel nuoto e sarà verosimilmente un predatore di altri pesci; se poi ha denti conici ben appuntiti si raggiunge una ricostruzione verosimile. I pesci a corpo più alto oggi vivono nei pressi dei fondali, non sono veloci e spesso hanno denti specializzati, talvolta con forme diverse nelle diverse regioni della bocca. Le loro prede sono quasi sempre gli organismi che vivono sopra o all'interno del sedimento al fondo, organismi che non si muovono o che comunque sono molto lenti. Non serve quindi velocità ma precisione nel nuoto per poterli raccogliere e poi processare all'interno della bocca.

Nell'ambito della mostra vedremo molti pesci fossili con forme del corpo e dei denti molto diverse tra loro, quindi il senso generale è che già nel Triassico i pesci ossei avevano raggiunto una grande varietà di adattamenti ecologici e trofici. Tuttavia, si deve notare come il numero di specie sia relativamente basso nel Triassico rispetto all'attuale. Certamente la fossilizzazione è un evento piuttosto raro, ma nella maggior parte dei siti Triassici importanti difficilmente si superano le 20-30 specie di pesci marini. Eppure si trattava di ambienti tropicali, spesso con barriere biocostruite, il tipo di ambiente oggi più ricco di forme di vita. È evidente che questa bassa biodiversità non può essere un artefatto della fossilizzazione, o del mancato ritrovamento: alcuni nuovi siti cinesi stanno fornendo decine di migliaia di esemplari, un numero che dovrebbe essere sufficiente a fornire una adeguata rappresentatività.

Possiamo quindi concludere che nel Triassico le principali nicchie erano state scoperte ed occupate, ma ciascuna con un numero molto limitato di specie: oggi la biodiversità è molto maggiore, ciascuna nicchia è occupata da molte specie, leggermente diversificate tra loro così da non sovrapporsi.



IL MONDO NEL TRIASSICO

Il Triassico

Il Triassico, il primo periodo dell'era Mesozoica, rappresenta una fase particolarmente significativa nella storia della Vita sulla Terra.

Fu il geologo tedesco Friederich Von Albert, nel 1834, a coniare questo nome, in riferimento alle tre suddivisioni valide per l'Europa centrale (Buntsandstein, Muschelkalk e Keuper). Si deve considerare che il primo e il terzo sono relativi a rocce che si sono formate in ambiente continentale e solo il Muschelkalk (letteralmente 'Calcare conchigliare') è di origine marina.

La successione alpina, che è invece prevalentemente marina, è stata suddivisa sempre in tre parti: Inferiore, Medio e Superiore; tuttavia i limiti tra di esse non coincidono con quelli della successione centro-europea. I circa 50 milioni di anni della durata del Triassico (tra 252 e 201 milioni di anni fa) sono stati ulteriormente suddivisi in piani: Induano e Olenekiano (Triassico Inferiore), Anisico e Ladinico (Triassico Medio), Carnico, Norico e Retico (Triassico Superiore) su base biostratigrafica, con ammonoidi e conodonti come principali fossili guida. Questa suddivisione dalle Alpi Calcaree Meridionali è stata poi estesa a tutto il mondo (Fig. 6).

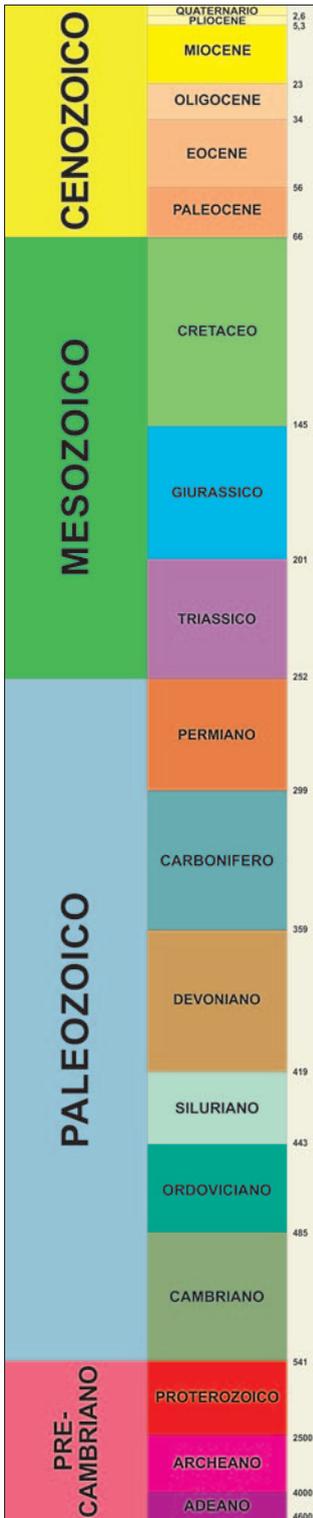
Va sottolineato che il termine 'Carnico' fu istituito da Johann August Georg Edmund Mojsisovics von Mojsvar sulla base di rocce delle Alpi Giulie, più esattamente di aree circostanti le miniere di Raibl, che dal geologo austriaco venivano riferite genericamente alla Carnia.

Pur essendo il primo dei tre periodi che compongono il Mesozoico (che letteralmente significa 'vita intermedia'), il Triassico, in realtà, può essere ritenuto all'origine della vita 'moderna'.

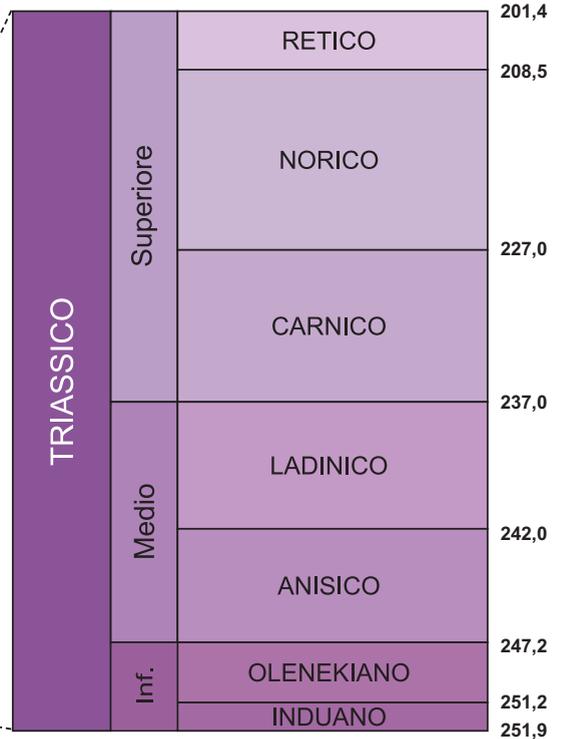
In effetti, tutto deriva da un evento accaduto circa 252 milioni di anni fa e che oggi definiamo come la più grande crisi biologica sulla Terra: la crisi permo-triassica (P/Tr) che, già da tempo riconosciuta, fu utilizzata nel XIX secolo per separare l'era Paleozoica da quella Mesozoica.

La fine del Permiano, infatti, è marcata dalla più grande estinzione conosciuta: il 96-98% delle specie marine scomparve a causa di una serie di cambiamenti climatici, probabilmente legati anche ad una intensa attività vulcanica

5 > Il Monte Bivera (Alpi Carniche) è costituito da una potente successione di rocce del Triassico Medio.



6 > Suddivisioni del tempo geologico con il dettaglio relativo al Triassico.



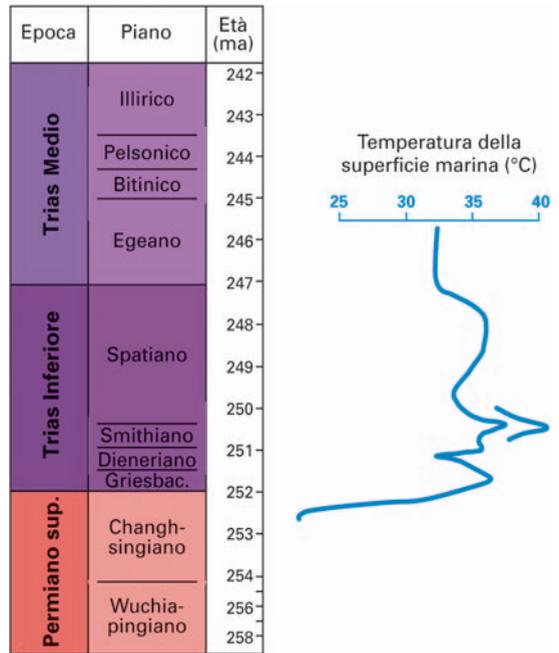
DIE TRIAS

Die Trias, das heißt die erste Zeit des Mesozoikums, stellt eine besonders bedeutungsvolle Phase der Evolutionsgeschichte der Erde dar.

Friederich von Alberti hatte 1834 dieses Wort geprägt, wobei er sich auf die drei, für Mitteleuropa geltenden Untergliederungen (Buntsandstein, Muschelkalk und Keuper) bezog.

Man muss berücksichtigen, dass sich die erste und die dritte Phase auf das Gestein bezieht, das in kontinentalem Umfeld abgelagert und dass nur der Muschelkalk aus dem Meer kommt. Die alpine, überwiegend marine Abfolge wurde immer in drei Teile unterteilt, deren Grenzen jedoch mit der mitteleuropäischen Unterteilung nicht übereinstimmen. Die rund 50 Millionen Jahre dauernde Trias (vor 252 bis 201 Millionen Jahren) wurde ihrerseits in Stufen gegliedert: Indusium und Olenekium (mittlere Trias), Anisium und Ladinium (Obertrias) Karnium, Norium und Rhaetium (Mitteltrias) auf biostratigraphischer

in Siberia, a cui si associò l'innalzamento della temperatura degli oceani, forse anche oltre i 40° (Fig. 7). Sia l'ambiente terrestre che quello marino vennero completamente sconvolti (Fig. 12): interi ecosistemi, ad esempio le fiorenti scogliere coralline (e i loro costruttori), scomparvero totalmente, mentre altri gruppi quali gli ammonoidi e i brachiopodi vennero ridotti a poche specie. Tra i vertebrati, rettili ed anfibi primitivi vennero colpiti pesantemente, tanto che anche per loro la sopravvivenza fu affidata ad un ristretto gruppo di specie. I pesci invece non soffrirono più di tanto per i grandi cambiamenti ambientali. La ripresa della vita dopo la grande crisi non fu omogenea. Alcuni gruppi, come gli ammonoidi, quasi subito tornarono a colonizzare le acque marine superficiali, mentre altri, come molluschi, brachiopodi e coralli, mostrano tempi di recupero più lunghi. Vi furono altre grandi novità, anche se in tempi assai diversi:



7 > Andamento della temperatura della superficie marina al passaggio Permo-Triassico: è evidente l'incremento al limite P/Tr ma anche il piccolo presente durante lo Smithiano.



8 > Mappa paleogeografica con la distribuzione di mari e terre emerse al passaggio fra Permiano Superiore e Triassico Inferiore (da Krobicki & Golonka, 2009 mod.); il pallino rosso indica la posizione delle odierne Alpi Carniche. 1- catene montuose, 2 - terre emerse, 3 - aree coperte da ghiacci, 4 - mari bassi, 5 - oceani.

Grundlage, mit Ammoniten und Conodonten als wichtigste Fossilien. Diese Untergliederung wurde von den südlichen Kalkalpen auf die ganze Welt übertragen (Abb. 6).

Der Von Mojsisovic eingeführte Terminus „Karnium“, der sich auf das Gestein der Julischen Alpen (genauer gesagt, das Gebiet um die Bergwerke von Raibl) basiert, muss hervorgehoben werden. Der deutsche Autor dachte dabei an Karnien: dies ist der Name der ersten Stufe der Obertrias und ist weltweit als solcher anerkannt.

Die Trias kann als Ursprung des modernen Lebens betrachtet werden, obgleich sie zur ersten der drei Epochen gehört, die das Mesozoikum bilden, das wortwörtlich „mittleres Leben“ bedeutet. In Wirklichkeit ist alles auf ein Ereignis zurückzuführen, das sich vor etwa 252 Millionen Jahre zugetragen hat. Heute nennen wir es die größte biologische Krise auf der Erde: die schon seit langem erkannte Perm-Trias Krise (P/Tr), die seit dem 19. Jahrhundert das Paläozoikum vom Mesozoikum trennt.

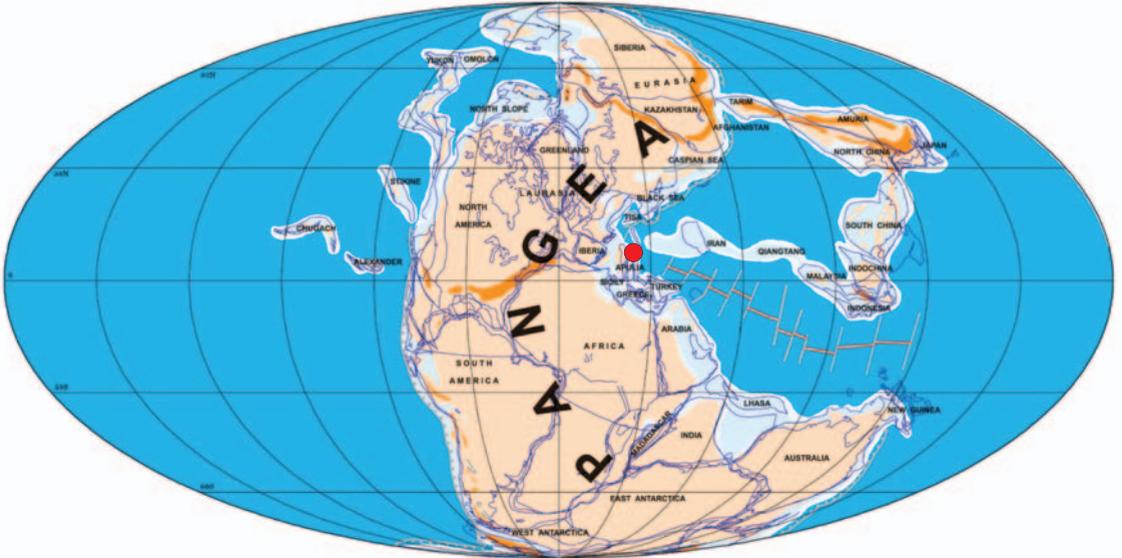
Das Ende der Perm- Stufe ist nämlich vom größten, bekannten Aussterben gekennzeichnet:

96-98 % der Meerestierarten verschwanden aufgrund einer Reihe von Klimawandeln, die wahrscheinlich mit einer intensiven Vulkantätigkeit in Sibirien und mit dem gleichzeitigen Temperaturanstieg der Ozeane (vielleicht auch über 40 Grad; Abb. 7) verbunden sind.

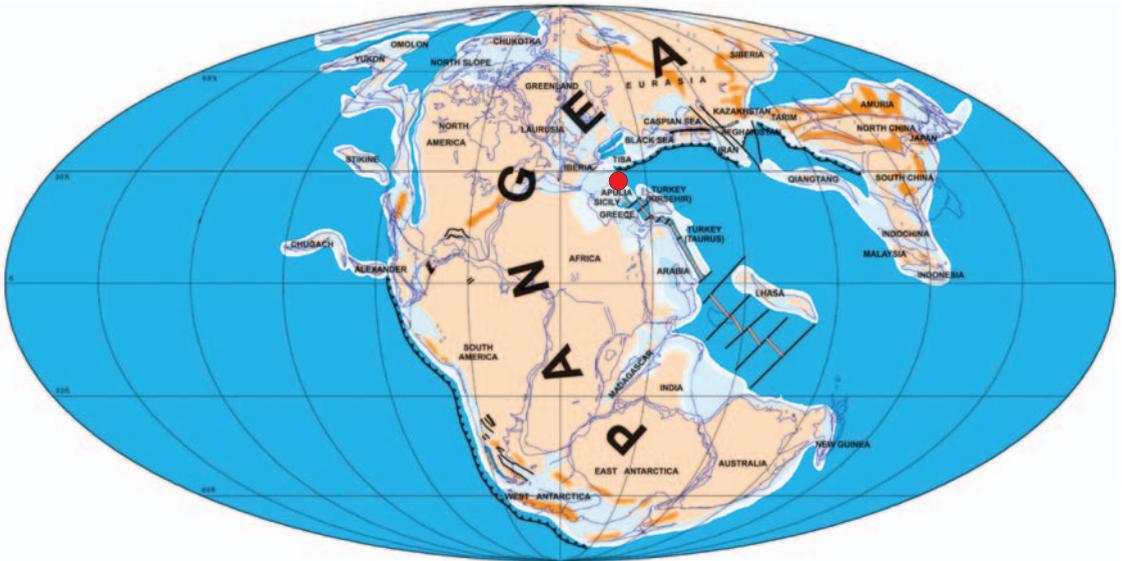
Sowohl die terrestrische als auch die maritime Umwelt wurden erschüttert (Abb. 12): ganze Ökosysteme, wie die florierenden Korallenriffe (und ihre Erbauer), verschwanden vollkommen, während andere Gruppen, wie Ammoniten und Armfüßler, auf einige wenige Spezies reduziert wurden. Bei den Wirbeltieren, wurden die Reptile und primitiven Amphibien so schwer davon betroffen, dass ihr Überleben sich auf nur auf eine Gruppe von Spezies beschränkte. Die Fische hingegen litten weitaus weniger an den Umweltveränderungen Die Wiederaufnahme des Lebens nach der großen Krise war nicht für alle gleich. Einige Gruppen, wie die Ammoniten, haben fast sofort wieder die oberflächlichen Meeressgewässer besiedelt, während andere Gruppen, wie Weichtiere, Armfüßler und Korallen längere Aufholzeiten aufwiesen. Es gab auch



9 > Il Geoparco di Meishan (sopra) con l'obelisco dedicato al conodonte *Hindeodus parvus* la cui comparsa viene usata per stabilire l'inizio del Triassico, e dove vi è la sezione tipo del limite tra Permiano e Triassico (a sinistra in rosso).



10 > Mappa paleogeografica con la distribuzione di mari e terre emerse durante il Triassico Medio, circa 240-230 milioni di anni fa (da Krobicki & Golonka, 2009 mod.).

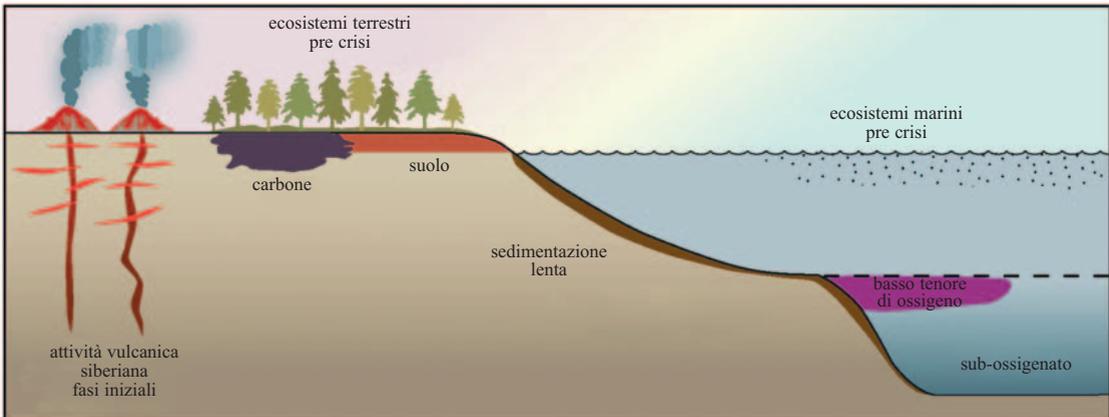


11 > Mappa paleogeografica con la distribuzione di mari e terre emerse durante il Triassico Superiore, circa 200 milioni di anni fa (da Krobicki & Golonka, 2009 mod.).

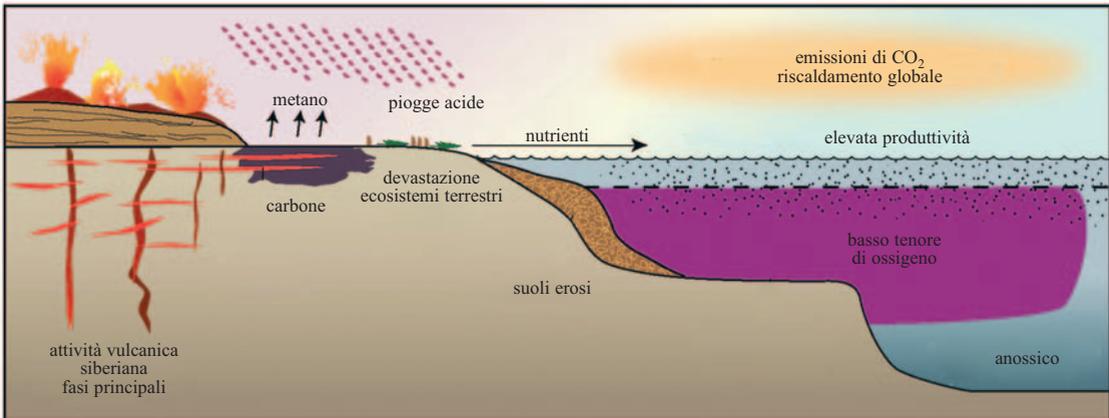
nel mare la comparsa dei rettili marini dopo soli 3 milioni di anni, mentre sulla terraferma, 30 milioni di anni dopo la crisi, iniziò il dominio dei dinosauri, alla cui ombra anche i

mammiferi incominciarono la loro avventura. Purtroppo nelle Alpi il Triassico Inferiore non è particolarmente ricco di fossili importanti e quindi per ricostruire le prime fasi della ripre-

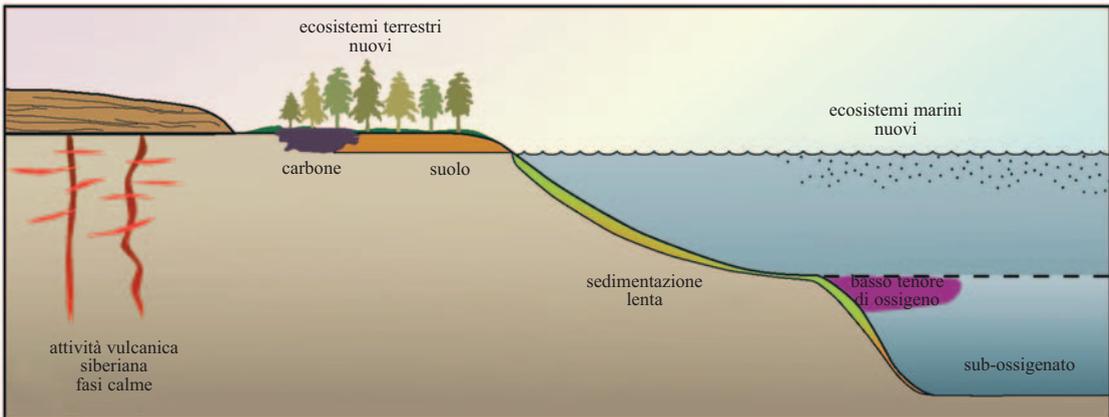
PERMIANO SUPERIORE



PASSAGGIO PERMIANO SUPERIORE / TRIASSICO INFERIORE



TRIASSICO MEDIO



12 > Un modello proposto per spiegare causa ed effetti della ‘crisi’ avvenuta al passaggio fra Permiano e Triassico (da ALGEO et al, 2011, mod.).



13 > Lo scavo “musealizzato” di Nimaigu, Xingyi Fauna (Ladinico, Triassico Medio; Cina): ha restituito, oltre ai pesci, resti di rettili con una forte similitudine con quelli della Tetide occidentale.

sa biologica ci dobbiamo affidare ad altre regioni, in particolare la Cina meridionale, dove sono stati compiuti scavi di grande dettaglio (con il metodo detto ‘strato per strato’). Il risultato è l’individuazione di alcuni eventi molto importanti, per esempio la comparsa e la diversificazione dei rettili marini, che appare molto più rapida di quanto si pensasse fino a pochi anni fa. Per i pesci invece le cose andarono diversamente e solo con l’inizio del Triassico Medio vi fu una vera e propria radiazione evolutiva che portò a una grande biodiversità per tutto il resto del Triassico.

Paleogeografia

All’inizio del Mesozoico le terre sono ancora riunite in un unico grande blocco, il super-

continente Pangea, circondato da un unico grande oceano (Pantalassa; Figg. 8, 10 e 11). Un vasto braccio di mare orientato più o meno Est-Ovest, la Paleotetide, si insinua nella Pangea suddividendola in una porzione settentrionale (Laurasia, che riunisce la futura Eurasia e il Nord America) e una meridionale (Gondwana, che comprende il blocco Africano, la futura Oceania, l’India e l’Antartide).

Il bacino della Paleotetide, che si è espanso per tutto il Paleozoico superiore, si riduce gradualmente a partire dalla fine del Permiano quando la parte settentrionale del Gondwana si muove verso Nord, a causa dell’apertura della Neotetide. Questi grandi blocchi, che i geologi chiamano ‘cimmerici’,



14 > Moria di massa di *Peltopleurus* (Triassico Superiore, Carnico; Canale Klinken, Tarvisio).

andere wichtige Neuigkeiten, wenn auch in verschiedenen Zeiten: zum Beispiel, das Auftreten der marinen Reptilien im Meer nach nur 3 Millionen Jahren. 30 Millionen Jahre nach der Krise lebten die Dinosaurier auf dem Festland, in deren Schatten auch die Säugetiere ihr Abenteuer begannen.

Leider ist die Untertrias in den Alpen nicht besonders reich an wichtigen Fossilien, deshalb müssen wir uns, um die ersten Phasen der biologischen Wiederaufnahme zurückzuverfolgen, anderen Gebieten

anvertrauen, insbesondere denen in Südchina, wo sehr ausführliche detaillierte Grabungen durchgeführt worden sind (mit der sogenannten 'Schicht für Schicht' Methode), die es ermöglicht haben, einige sehr wichtige Ereignisse zurückzuverfolgen, wie das Erscheinen und die Diversifizierung der marinen Kriechtiere, die viel schneller erfolgte, als man noch bis vor wenigen Jahren dachte. Anders war es für die Fische, denn erst Anfang der Mitteltrias kam es zu einer wirklichen Evolutionsradiation die zu der großen Biodiversität für die gesamte Trias führte.

raggiungeranno l'equatore proprio nel Triassico Medio, facilitando una veloce dispersione delle faune a vertebrati marini. Le acque costiere di queste 'isole' infatti fungono da 'rifugio' e probabilmente anche da aree per la riproduzione. I blocchi cimmerici daranno origine, con la chiusura della Paleotetide, all'altopiano del Tibet e alle catene montuose dell'Iran e della Turchia, per poi essere ulteriormente coinvolte nell'orogenesi Alpina a partire dal Cretaceo. Ne nasceranno le grandi catene come l'Himalaya e le Alpi. Questi imponenti movimenti da un lato hanno fatto sì che il golfo della Tetide fosse un ambiente tropicale molto favorevole alla vita e dall'altro che ai due estremi (oggi le Alpi e la Cina meridionale) si verificassero spesso condizioni ambientali ideali per la fossilizzazione di pesci e rettili marini.

Tafonomia

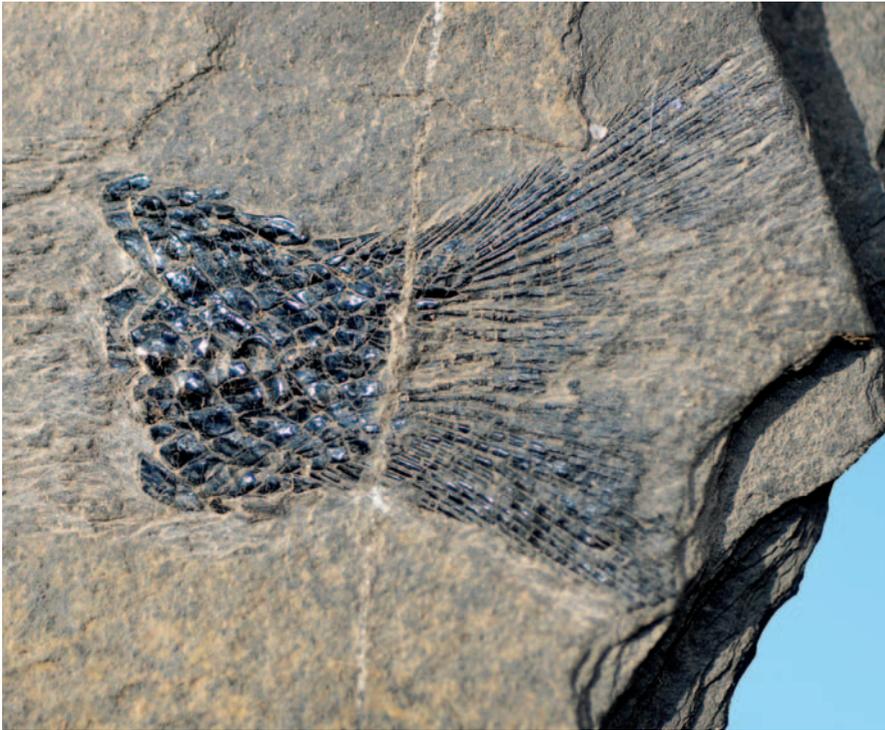
La conservazione dei fossili è strettamente legata alle condizioni ambientali in cui i resti degli organismi vengono a trovarsi dopo la morte.

Oggi sappiamo che la superficie del nostro pianeta non è stabile e le grandi placche si muovono, anche se impercettibilmente alla scala della vita umana. Questo fa sì che localmente le condizioni topografiche ed ambientali possano variare rapidamente a scala geologica. A ciò si aggiungono, ad esempio, le variazioni climatiche globali, che possono essere rapide (come oggi o nel Triassico Inferiore) o molto più lente come nel Triassico Medio e Superiore.

Dall'interazione di tutte queste variabili si possono generare le condizioni ideali per la fossilizzazione, che resta comunque una



15 > Due esemplari di *Paralepidotus* del Norico (Triassico Superiore) di Zogno (Lombardia): entrambi mostrano i segni di una disarticolazione precedente all'arrivo sul fondo.



16 > Coda isolata di foliifero del Norico (Triassico Superiore) di Zogno (Lombardia): si tratta di un probabile resto di predazione.

Paläogeographie

Am Anfang des Mesozoikums gab es eine große Landmasse, den Superkontinent Pangäa, der von einem großen Ozean umgeben wurde (Panthalassa; Abb. **8, 10, 11**). Ein großer west-ost-verlaufender Meeresarm (Paläotethys) teilte Pangäa in einen nördlichen Teil (Laurussia, das den zukünftigen Kontinent Eurasien und Nordamerika vereinte) und in einen südlichen Teil (Gondwana, das den Afrikanischen Block, das zukünftige Ozeanien, den Indischen Subkontinent und die Antarktis umfasst).

Das Paläotethys-Becken, das sich während des ganzen Paläozoikums ausdehnte, reduzierte sich zum Ende der Trias, als Teile des Gondwana Kontinents sich in die nördliche Richtung bewegten, um Raum für die Tethys zu schaffen. Diese großen Landmassen die von den Geologen „cimmerisch“ bezeichnet werden, erreichen den Äquator in der mittleren Trias und erleichtern die schnelle Ausbreitung der marinen Wirbeltier-Fauna, welche die Küstengewässer als „Unterkunft“ benutzten und wahrscheinlich auch zur Fortpflanzung. Diese Erdreize schaffen nach dem Abschluss der Paläothyde das tibetanische Hochplateau

und die Gebirgsketten von Iran und der Türkei. Sie sind außerdem ab der Kreide in der alpinen Orogenese mit der Entstehung des Himalayas und der Alpen verwickelt. Diese großen Bewegungen haben dazu geführt, dass einerseits der Golf der Tethys ein sehr lebensfreundliches tropisches Umfeld war, und andererseits, dass an beiden Enden (jetzt die Alpen und Südchina) sich häufig ideale Bedingungen für die Selbsterhaltung von Fischen und marinen Kriechtieren ergaben.

Taphonomie

Die Fossilienkonservierung ist eng mit den Umweltbedingungen verbunden, in denen die Überreste der Organismen sich nach dem Tod befinden. Jetzt weiß man, dass die Oberfläche unseres Planeten nicht stabil ist, und dass die großen Platten sich, auch wenn unmerklich, bewegen. Diese führt dazu, dass die topographischen und Umweltbedingungen schnell variieren können (immer im geologischen Sinn!). Hinzu kommt, dass die globalen Klimaschwankungen, die sehr schnell (wie heutzutage oder in der Untertrias) oder sehr langsam (wie in der

eccezione rispetto al numero di organismi che vivono ad ogni momento sulla Terra.

Il passaggio dal pesce vivo al fossile dipende anche dai fattori anatomico/strutturali: è evidente che denti e ossa sono più facilmente conservabili della cartilagine. Però, se può essere relativamente facile che denti e ossa si conservino sparsi nel sedimento, la fossilizzazione di uno scheletro di pesce intero e ben articolato necessita di condizioni ambientali molto particolari, che possiamo definire veramente eccezionali.

In condizioni ‘normali’, anche se la carcassa del pesce arriva sul fondo completa, le sue parti organiche verranno più o meno rapidamente decomposte, mentre le parti dure inorganiche necessiteranno di tempi più lunghi, ma alla fine saranno a loro volta distrutte. In un ambiente con poco o nullo ossigeno al fondo la decomposizione, invece, è molto rallentata; se anche la velocità di sedimentazione è alta, il seppellimento della carcassa è rapido e questa ha le condizioni ideali per potersi conservare al meglio, cioè con le sue



17 > Il picnodonte *Brembodus ridens* dal Triassico Superiore (Norico) di Zogno (Lombardia). È un pesce dal corpo appiattito.



18 > Pesci in noduli (Triassico Inferiore, Madagascar): questo tipo di conservazione consente lo studio dell'anatomia con grande dettaglio.

parti in connessione anatomica. Il peso dei sedimenti che si accumulano, poi, fa sì che lo scheletro, ormai privo delle connessioni organiche, si appiattisca totalmente. La mancanza di ossigeno al fondo può essere locale (dovuta alla presenza di bacini profondi circondati da soglie che impediscono una normale circolazione delle acque) o globale (legata ad eventi particolari come il riscaldamento globale o un intenso vulcanesimo). Nel Triassico abbiamo entrambe le situazioni: eventi globali nel Triassico Inferiore e situazioni topografiche locali nel Triassico Medio/Superiore.

Una particolarità del Triassico Inferiore è la conservazione dei pesci fossili in noduli: tutto intorno alle carcasse giunte sul fondo si depositano immediatamente veli concentrici di carbonato di calcio, di origine biochimica, che proteggono il resto. Si forma così un nodulo calcareo inserito in rocce argillose più tenere che, in seguito all'erosione, lasceranno poi libero il nodulo stesso. Questo tipo di conservazione offre la possibilità di studiare l'anatomia con grande dettaglio, anche perché l'appiattimento della carcassa è ridotto e talvolta si ritrovano addirittura fossili in 3D (Fig. 18).

Mittel- und Obertrias) erfolgen können. Aus dem Zusammenwirken all dieser Variablen entstehen die idealen Bedingungen für die Fossilisation, die jedenfalls eine Ausnahme darstellte, wenn wir sie mit der Anzahl der auf der Erde lebenden Organismen vergleichen.

Der Übergang vom lebenden Fisch zum Fossil hängt auch von diesen anatomischen und strukturellen Faktoren ab: es ist offensichtlich, dass Zähne und Knochen besser haltbar sind als Knorpel. Obgleich es möglich ist, dass Zähne und Knochen in der Ablagerung erhalten bleiben, erfordert die Fossilisation eines strukturierten Fischskelettes sehr besondere Umweltbedingungen, die wir als außergewöhnlich definieren können. Obwohl der Fischkadaver nach dem Tod des Fisches noch vollständig auf dem Meeresboden angelangt, werden seine organischen Stoffe unter normalen Bedingungen mehr oder weniger schnell abgebaut, während die harten Teile mehr Zeit erfordern, aber am Ende werden auch sie zerstört. In einer Umwelt, in der wenig oder gar kein Sauerstoff am Meeresboden vorhanden ist, erfolgt die Zersetzung sehr langsam. Bei hoher Sedimentationsgeschwindigkeit, erfolgt die Einlagerung des Kadavers schnell und bietet folglich die ideale Voraussetzung für die Konservierung, d.h. wenn seine Teile anatomisch verbunden sind.

Das Gewicht der sich anhäufenden Sedimente führt dazu, dass sich das Knochengerüst ohne organische Verbindung völlig abflacht. Der Mangel an Sauerstoff am Meeresboden ist entweder lokal aufgrund der Anwesenheit oder dem Fehlen tiefer, von Schwellen umgebener Becken, die die normale Zirkulation des Wassers verhindern oder global im Zusammenhang mit der Erwärmung des Globus oder dem intensiven Vulkanismus. In der Trias finden wir beide Situationen: globale Ereignisse in der Untertrias und topographische Situationen in der Mittel- und Obertrias. Eine Besonderheit der Untertrias ist die Erhaltung der Fische in Klümpchen. In diesem Fall lagern rund um das auf den Meeresboden angelangte Gerippe gleich konzentrische Schleier aus Natriumcarbonat biochemischen Ursprungs ab, die die Überreste schützen.

Auf diese Weise bildet sich ein Klümpchen, das in weicheren lehmigen Gesteinen

eingefügt ist, welche die Klümpchen dann infolge der Erosion wieder freigeben. Diese Art von Erhaltung bietet die Möglichkeit, die Anatomie sehr ausführlich zu erforschen, auch weil das Abflachen des Gerippes verringert wird und man manchmal sogar 3D Fossilien findet (Abb. **18**).



IL TRIASSICO FRIULANO

Al passaggio fra Permiano e Triassico, circa 250 milioni di anni fa, l'attuale area friulana si trovava ai margini del megacontinente Pangea. Proprio in quel periodo l'oceano della Paleotetide, che si insinuava profondamente nel continente, inizia a contrarsi per dare luogo alla (Neo)Tetide, che in gradualmente prenderà il suo posto, separando la Laurasia a Nord e il Gondwana a Sud (Fig. 8).

Il Friuli era situato al bordo meridionale del blocco settentrionale, al passaggio fra le terre emerse e l'oceano, quindi dove le acque erano mediamente poco profonde. Il risultato di questa situazione è una successione di rocce, potente alcune migliaia di metri (Fig. 28), spesso ricca di fossili, che testimonia una significativa e continua modificazione degli ambienti in una fascia climatica comunque tropicale.

Triassico Inferiore: Induano e Olenekiano

Questi due piani, in passato riuniti nello 'Scitico', sono rappresentati nell'area alpina dalla Formazione di Werfen, unità costituita in prevalenza da arenarie, siltiti e calcari: è il risultato della sedimentazione in un ambiente di mare basso, come testimoniato dai *ripple marks* (increspature della sabbia che si formano quando l'acqua è profonda solo fino a pochi metri), con aree lagunari e presenza di aree emerse a sud. Il Triassico inferiore è mediamente caratterizzato dalla povertà di organismi fossili, anche come conseguenza della grande crisi P/Tr (Fig. 19). In particolare sulle Alpi, l'ambiente marino poco profondo era piuttosto uniforme e caratterizzato da alta energia e buona ossigenazione, perciò decisamente sfavorevole alla fossilizzazione soprattutto dei pesci, al contrario di molti altri siti che allora si trovavano attorno alla Pangea.

Le rocce del Werfen sono presenti in tutta l'area carnica e nel pontebbano.

Triassico Medio: Anisico e Ladinico

Durante questa decina di milioni di anni, il territorio friulano mostra una marcata e continua variabilità ambientale con un susseguirsi nel tempo di ampie aree di piattaforma carbonatica (con condizioni quindi di mare basso)

19 > La successione di Araseit (Arta Terme) mostra, in alto, il passaggio fra Permiano Superiore e Triassico Inferiore.

FRIULANISCHE TRIAS

Zur Zeit des Übergangs des Perms auf die Trias, vor ca. 250 Millionen Jahren, befindet sich das heutige Gebiet Friaul am Rande des Superkontinents Pangäa, der von einem riesigen Meeresgolf durchquert wird, der Paläotethys, woraus sich zum Ende der Trias Stufe das Thetys-Meer formt (Abb. 8).

Das heutige Friaul befindet sich genauer gesagt (so wie der größte Teil der Alpenkette) am südlichen Rand des Laurussia Kontinents (nördlich von Pangäa) im Bereich eines flachen Meeres, das den Übergang zwischen Landemersionen und Ozean markiert (Abb. 28). Resultat dieser Situation ist eine oft auch fossilienreiche Sequenz tausender Meter aufeinanderfolgender Felsen, die von einer bedeutenden und andauernden Modifizierung der Umwelt berichten.

Untertrias: Indusium und Olenekium

Diese zwei Stufen, die in der Vergangenheit in der „Scythia“ vereint waren, werden im

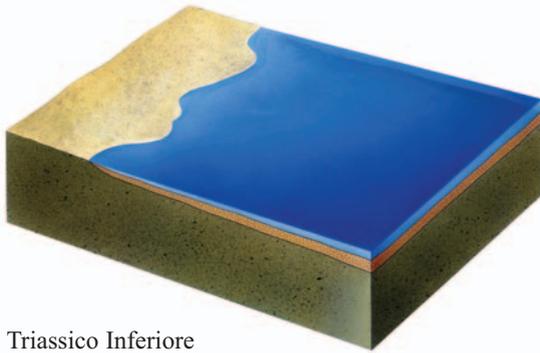
Alpenraum von der Werfen- Formation dargestellt. Diese Felseinheit besteht Großteils aus Sand-, Siltit- und Kalkgestein (Abb. 19). Dies ist das Ergebnis des flachen Meeres, das durch *ripple marks* (Kräusel- Strömungen, die zustande kommen, wenn das Wasser nur wenige Meter tief ist), Lagunenzonen und Landemersionen im Süden bezeugt wird. Der Werfen - Fels ist im gesamten karnischen Gebiet und in der Umgebung von Pontebba vorhanden.

Mitteltrias: Anisium und Ladinium

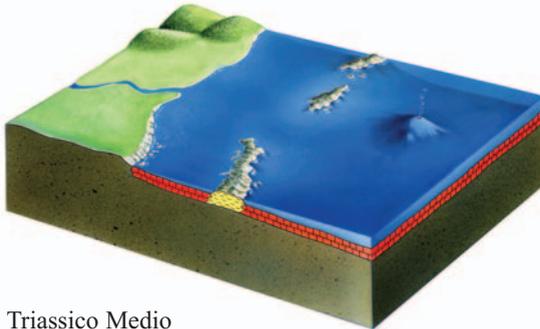
Während dieser zwanzig Millionen Jahren präsentiert das friulanische Gebiet eine ausgeprägte und andauernde umweltbedingte Variabilität mit aufeinanderfolgenden großen Karbonat-Plattformen (bei flachem Meer) und marinen Becken unterschiedlicher Tiefe. Weniger alltäglich sind Flächen mit Flachmeer mit terrigenen Ablagerungen, die auf in der Nähe befindliche Emersionen oder sogar Überflutungsgebiete hinweisen. Durch die vorwiegende Ausbreitung dieses Zustandes



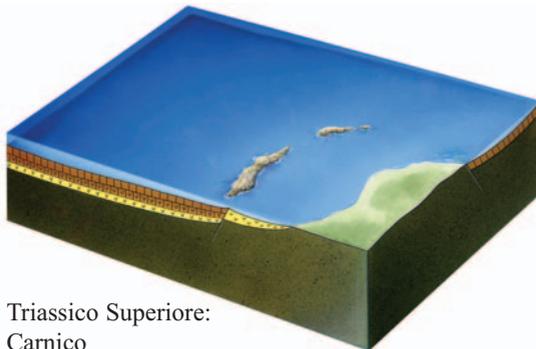
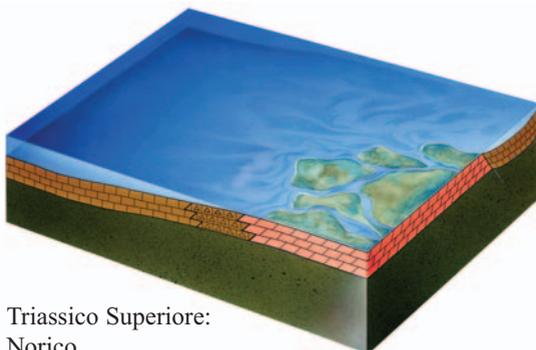
20 > Al Col Gentile (Alpi Carniche) affiora la successione del Triassico Inferiore, con la Formazione di Werfen. Alla base affiorano i livelli del Permiano Superiore.



Triassico Inferiore



Triassico Medio

Triassico Superiore:
CarnicoTriassico Superiore:
Norico

21 > Ricostruzioni ambientali del settore carnico durante il Triassico.

e bacini marini di profondità variabile ma comunque di almeno qualche decina di metri. Più raramente si formavano aree di mare basso con depositi terrigeni (che indicano la vicinanza di terre emerse) o persino piane alluvionali. Le forze tettoniche in atto al tempo in effetti erano prevalentemente di tipo distensivo per cui spesso le piattaforme sprofondavano trasformandosi in aree bacinali oppure si creavano fenditure nei fondali marini dalla quali fuoriuscivano magmi. Il tutto avveniva in una condizione di clima tropicale.

La situazione era quindi particolarmente dinamica e può essere riassunta come segue. Il mare basso dell'Anisico inferiore è rappresentato dalla Formazione del Serla e la stessa condizione di piattaforma prosegue con la Dolomia del Popera (Anisico superiore). Nello stesso momento alcune aree sono emerse (Conglomerati di Piz da Peres, di Voltago e di Richtofen), mentre dove la piattaforma sprofonda si depositano sedimenti marini di tipo bacinale (Formazioni di Dont, del Bivera, dell'Ambata). Fra Carnia orientale e Canal del Ferro si sedimentano depositi silicoclastici di mare profondo (Torbiditi d'Aupa; Fig. 22).

Durante la parte finale dell'Anisico Val Canale e Canal del Ferro sono caratterizzate dall'emersione della 'Dorsale Paleocarnica' che si estende - seppure in maniera assai discontinua - fino a tutta l'area carnica. Limitati episodi vulcanici marcano il passaggio fra Anisico e Ladinico (Rio Freddo).

Anche se i bacini permangono durante il Ladinico, in tutta l'area domina la piattaforma carbonatica della Dolomia dello Sciliar/Schlern, estesa anche al Tarvisiano e al Pontebbano. Ove la piattaforma sprofonda o nelle



22 > Le “Torbidity d’Aupa” (Alpi Carniche, Friuli; Anisico, Triassico Medio) hanno restituito alcuni frammenti ossei di pesci, accanto a più numerosi resti di rettili.

aree che la circondano si depositano sedimenti di mare aperto come i Calcari del Clapsavon, a cui si associano, nel Ladinico superiore, episodi vulcanici sottomarini.

I bacini intra-piattaforma carbonatica che si formano nel Triassico Medio (ma, come vedremo, anche nel Triassico Superiore) sono gli ambienti più adatti alla fossilizzazione dei pesci poiché talvolta nelle parti più profonde manca la circolazione dell’acqua che dalla superficie porta l’ossigeno al fondo: si sviluppa così un ambiente anossico, favorevole alla conservazione.

Le rocce che hanno origine in questo tipo di bacino, generalmente di colore grigio scuro o nero, sono ben stratificate. Ne consegue che quando interessate dalla tettonica si comportano in modo più plastico rispetto a rocce

massicce e anche l’erosione e l’eventuale copertura vegetale hanno effetti più incisivi. Rimanendo più coperte rispetto ai carbonati di piattaforma sono le più difficili da scoprire.

Triassico Superiore: Carnico

Alcune aree di piattaforma emergono al passaggio Ladinico-Carnico e quindi la Carnia e la Valle del Fella vengono a trovarsi in ambienti diversi: a occidente aree di laguna e mare basso (calcari della Formazione di Val Degano) con settori più profondi o aree emerse fino a dar luogo anche a livelli evaporitici; nel Tarvisiano (Figg. 23 e 24), invece, i sedimenti testimoniano un mare che se dapprima è più profondo in seguito diminuisce di profondità (Calcare del Predil, Formazione di



23 > I livelli del Carnico affioranti lungo il Rio Pontuz (Dogna, Alpi Giulie).



24 > Il sito del Carnico (Triassico Superiore) di Raibl (Cave del Predil, Tarvisio) corrisponde all'area sfruttata dalla miniera.

kommt es häufig zur Versenkung der Plattformen, die sich dann in Beckenzonen verwandeln, oder in Risse im Meeresboden mit austretendem Magma. All dies geschieht in einem tropischen Klima. Demzufolge erscheint die Situation besonders dynamisch und kann wie folgt zusammengefasst werden: das seichte Meer des unteren Anisiums wird von der Sarkofen-Formation dargestellt; der Popera- Dolomit setzt den Plattformzustand fort (oberes Anisium). Gleichzeitig kommt es zur Emersion von Gebieten wie die der Konglomerate von Piz da Peres, Voltago und Richtofen. Dort, wo die Plattform versinkt lagern sich marine Becken ab (Formation des Dont, Bivera und Ambata). Zwischen dem östlichen Karnien und dem Canal del Ferro befinden sich siliziklastische

Sedimente (Torbiden von d'Aupa) aus der Meerestiefe (Abb. **22**). Val Canale und Canal del Ferro werden während des Endes der Anisium Stufe von der Emersion eines „Panorama-Rückens“ gekennzeichnet, der sich, wenn auch nicht durchgehend, über das gesamte karnische Gebiet erstreckt. Begrenzte vulkanische Episoden markieren den Übergang vom Anisium auf das Ladinium (Rio Freddo). Auch während des Ladiniums bleiben die Becken erhalten, obwohl auf dem gesamten Gebiet die Karbonat-Plattform der Schlern-Dolomiten dominiert. Diese Plattform reicht auch bis nach Tarvis und Pontebba. An der Stelle, wo die Plattform versinkt oder auf den, sie umgebenden Gebieten lagern Sedimente des offenen Meeres ab, wie das Kalkgestein von Clapsavon und die im oberen

Rio del Lago e Formazione di Conzen). Condizioni di mare costantemente aperto caratterizzano invece il vicino Bacino Sloveno.

Il passaggio al Norico è marcato da rocce che indicano un mare basso con possibili fasi di emersione (Formazione di Monticello).

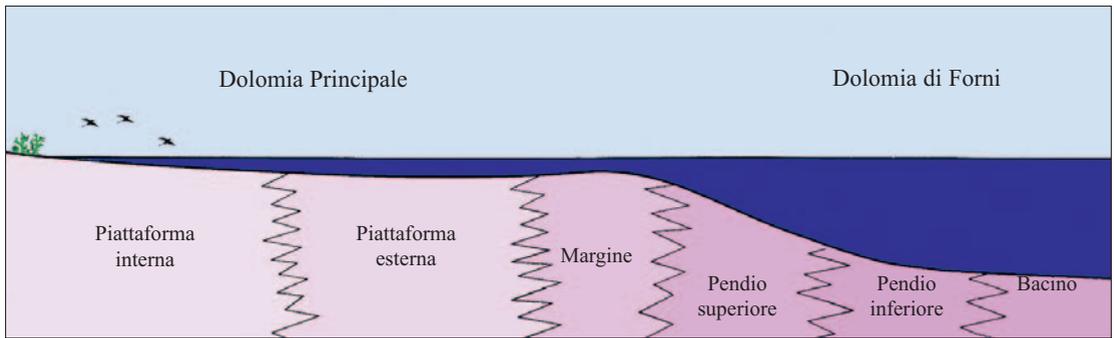
Triassico Superiore: Norico e Retico

In un'area marina estremamente estesa si sviluppa una piattaforma carbonatica che caratterizza tutta l'area alpina, quella della Dolo-

mia Principale. Nella zona di piattaforma che corrisponde alla odierna Carnia si apre un bacino relativamente poco profondo nel quale si deposita la Dolomia di Forni (Fig. 26). Qui, probabilmente in maniera non continuativa, si creano condizioni di fondo anossico (ovvero senza ossigeno) che rendono impossibile la vita degli organismi ma consentono a quelli che vi giungono morti di non essere distrutti da necrofagi e saprofagi, favorendo così la loro fossilizzazione.



25 > Lungo la valle del Rio Seazza (Preone) affiora l'intera successione della Dolomia di Forni del Norico (Triassico Superiore).



26 > Ricostruzione degli ambienti di deposizione durante il Norico e la loro transizione laterale lungo la sezione dell'area del Monte Pramaggiore (cfr. Fig. 66).

Ladinium erfolgten unterseeischen vulkanischen Ereignisse.

Obertrias: Karnium

Einige Plattform- Flächen entstehen beim Übergang vom Ladinium ins Karnium,. Die sich daraus ergebende Umwelt- Differenzierung zwischen Karnien und dem Fella- Tal ist bedeutend: westlich finden wir Lagunengebiete und seichtes Meer (Kalkgestein des Val Degano) mit tieferen Sektoren und herausgebildeten Flächen, die bis zu Evaporit Lagen reichen.

Im Gebiet um Tarvis hingegen zeugen (Abb. **23**, **24**) die Ablagerungen von einem tiefen Meer, mit aufeinanderfolgenden Lagen, die von der Verringerung der Meerestiefe zeugen (Kalkgestein von Predil, Rio del Lago Formation und Conzen Formation). Das neben dem nahen slowenischen Becken befindliche Meer war ein immer offenes Meer. Felsen, die von seichten Meeren und möglichen Emersionen berichten markieren den Übergang auf das Norium.

Obertrias: Norium und Rhaetium

Der Hauptdolomit, *Dolomia Principale*, eine Karbonat-Plattform, die den gesamten Alpenraum kennzeichnet und an dessen Rand sich eine Hangfläche an ein relativ tiefes Becken anschließt, worin das Dolomitgestein von Forni, *Dolomia di Forni* (Abb. **26**), abgelagert entsteht in einem ausgedehnten marinen Bereich. In diesem, nicht sehr tiefen Becken waren die Bedingungen wahrscheinlich nicht immer anoxisch, d.h. auf dem Meeresboden herrschte nicht immer Sauerstoffmangel, was einerseits das Leben auf dem Meeresboden verhinderte, aber andererseits den dort bereits

tot angelangten Organismen gestattete nicht von Aasfressern zerstört zu werden und sich somit zu konservieren.

Um die Lage der Paläoumwelt der Karbonat-Plattform, wo sich der Hauptdolomit abgelagert zu verstehen, wird diese mit den heutigen Bahamas verglichen. Der Zusammenhang der Formationen ist am nördlichen Rand der karnischen Voralpen deutlich erkennbar. Wir befinden uns immer am Pangaea- Rand, in tropischem Klima, wo die entstandenen Landmassen indirekt durch den Fund zahlreicher Dinosaurierpisten der Hauptdolomit belegt und durch die Fossilienreste terrestrischen und fliegender Reptilien (die ältesten der Welt) im Dolomitgestein von Forni (Abb. **25**, **27**) dokumentiert werden. In den friulanischen Bergen ist die letzte Triasphase durch Kalkablagerungen, wie der Kalkstein von Dachstein im Osten , oder der von Chiampomano im Westen gekennzeichnet.



27 > Affioramento di Dolomia di Forni del Norico (Triassico Superiore) nella valle del Rio Rovadia (Forni di Sopra, Prealpi Carniche).

Se vogliamo farci un'idea di come poteva essere l'ambiente in cui si è formata la Dolomia Principale, possiamo pensare che la sua piattaforma carbonatica è considerata simile a quella delle odierne Bahamas. I rapporti geometrici fra queste due formazioni sono bene riconoscibili al bordo settentrionale delle Prealpi Carniche.

Ci troviamo sempre ai margini della Pangea, in fondo al grande golfo della Tetide, con un clima tropicale probabilmente abbastanza arido.

La presenza di terre emerse, forse solo isolotti temporanei, è documentata in maniera indiretta da numerose piste di dinosauri rinvenuti nella Dolomia Principale e dai resti fossili

di rettili terrestri e volanti (questi ultimi i più antichi al mondo) raccolti nella Dolomia di Forni (Figg. 25 e 27). Troviamo anche rari resti di piante terrestri, per lo più conifere simili alle attuali araucarie, che si ritiene potessero vivere anche in ambienti salmastri: un po' l'equivalente triassico delle attuali foreste a mangrovie. Il vero e proprio ambiente continentale si trova in corrispondenza dell'attuale Europa centrale, dove è oggi rappresentato dalle rocce del Keuper superiore.

La parte finale del Triassico nelle montagne friulane è caratterizzato da depositi calcarei come il Calcarea del Dachstein a oriente e quello di Chiampomano a occidente.



I PESCI DEL TRIASSICO E LA LORO EVOLUZIONE

I pesci

I pesci sono organismi molto complessi dal punto di vista scheletrico e nella loro storia evolutiva, lunga oltre 400 milioni di anni, hanno presentato una serie di variazioni sia nella composizione (tessuto osseo o cartilagineo) che nella morfologia del cranio e dello scheletro post-craniale (colonna vertebrale e pinne). Il massimo della diversificazione nei pesci si ebbe nel Devoniano, in pieno Paleozoico, quando tutti i grandi gruppi di pesci furono presenti contemporaneamente (Fig. 33).

Poi, via via, nel Paleozoico superiore alcuni gruppi (Placodermi, Acanthopterygii; Fig. 30) si estinsero, mentre altri si ridussero drasticamente (Agnati, Celandentati). I pesci cartilaginei (Condritti), continuarono senza grandi variazioni almeno fino al Triassico, mentre i pesci ossei (Osteitti) furono gli unici a differenziarsi gradualmente fino alle grandi radiazioni triassiche e poi ancora circa 50 milioni di anni fa, quando l'ultima grande radiazione portò alla incredibile differenziazione odierna dei Teleostei (Osteitti) con circa 30.000 specie, più di tutti gli altri vertebrati messi insieme. La grande diversificazione del Triassico trae origine dalle crisi attorno al limite tra Paleozoico e Mesozoico. Secondo uno schema piuttosto frequente nella fase iniziale dell'evoluzione dei gruppi, anche gli Osteitti dapprima si differenziarono in molti rami, la maggior parte dei quali declinò poi durante il Giurassico e il Cretacico, lasciando spazio ai Teleostei, che vissero la loro grande radiazione solo dopo l'altra grandissima crisi, quella di 65 milioni di anni fa.

Come vedremo, i teleostei più primitivi compaiono tra la fine del Triassico Medio e l'inizio del Triassico Superiore e questi eventi sono molto ben documentati nelle località Friulane.

29 > *Sargadon tomicus* dal Norico (Triassico Superiore) di Preone: presenta peculiari denti a scalpello atti a 'staccare' le 'prede' e denti sferici atti a triturarle.

Le associazioni Triassiche

I pesci ossei del Triassico possono essere raggruppati in tre grandi associazioni i cui limiti temporali tuttavia non corrispondono alle classiche suddivisioni stratigrafiche. L'associazione più antica (definita TEFF - *Triassic Early Fish fauna*) compare addirittura nel Permiano e passa pressoché indenne attraverso la grande crisi di 252 milioni di anni fa. Troviamo qui

Agnatha (Agnati)

Gnathostomata (Gnatostomi)

†Placodermi (Pesci corazzati, Devoniano)

Chondrichthyes (Pesci cartilaginei)

Elasmobranchii

Holocephali

†Acanthodii (“Squali spinosi”, Paleozoico)

Actinopterygii (Actinopterigi)

Paleopterygii (Chondrostei)

Neopterygii

Holostei

Teleostei

Sarcopterygii (Sarcopterigi)

Coelacanthiformes (Celacanti)

Dipnoi (Pesci polmonati)

Tetrapodomorpha



Placodermi



Agnatha: Lampreda di mare



Elasmobranchii: Squalo



Holocephali: Chimera



Acanthodii



Paleopterygii: Storione



Holostei: Amia



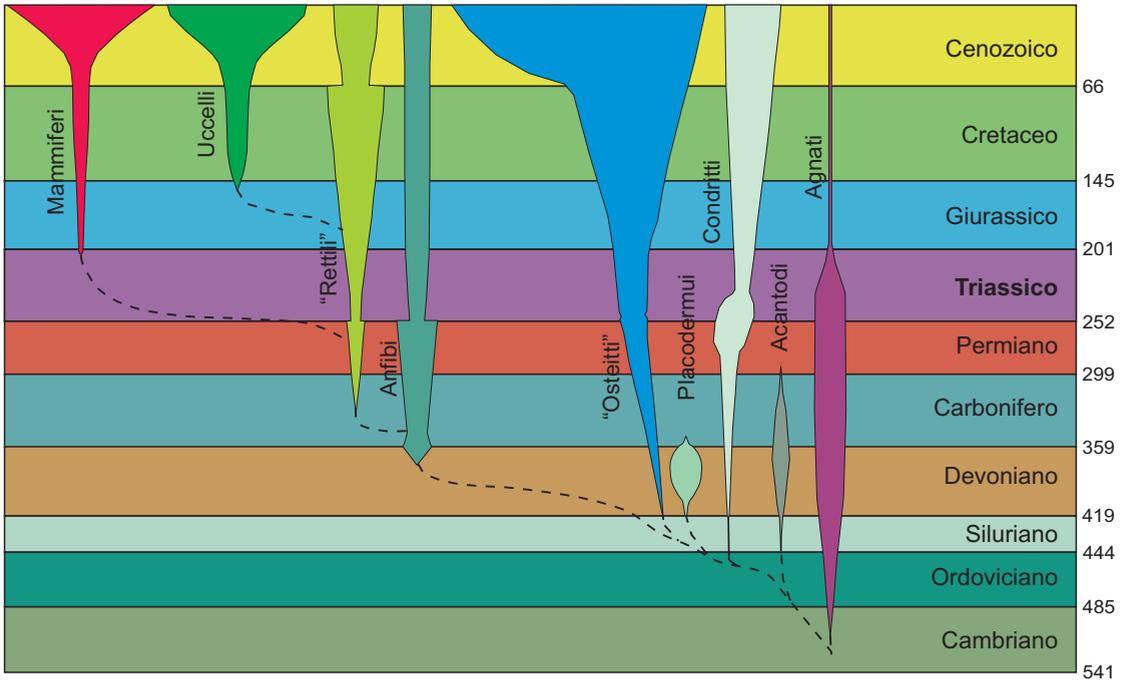
Teleostei: Trota



Coelacanthiformes: Latimeria



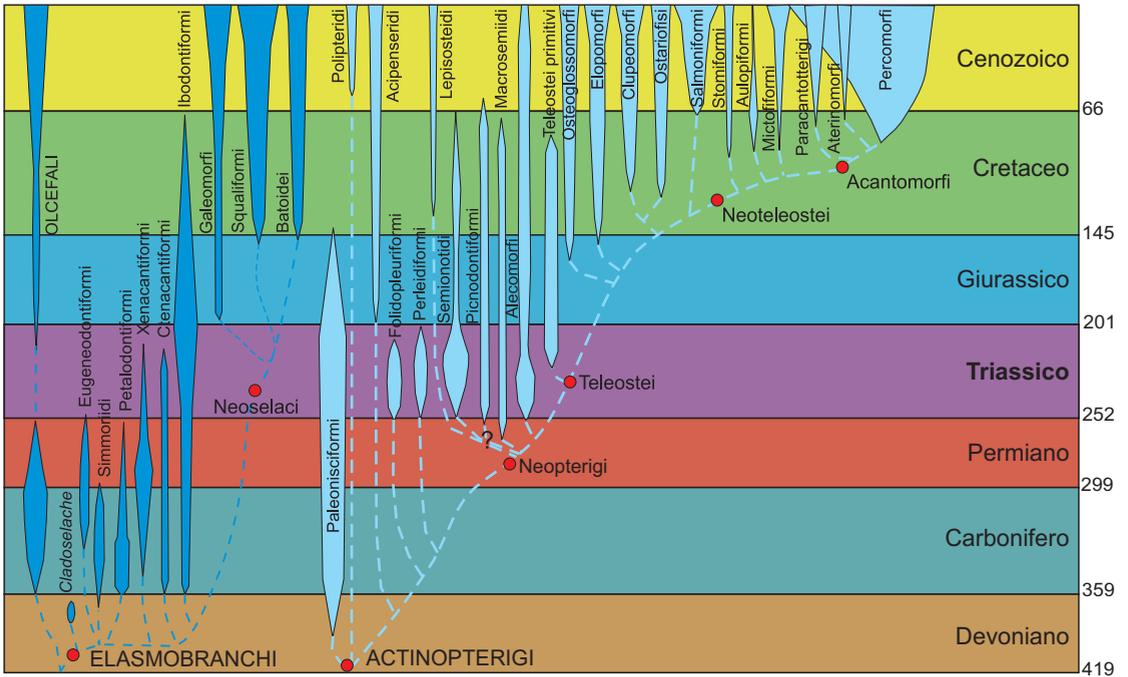
Dipnoi: Neoceratodo



31 > La diversificazione dei principali gruppi di vertebrati. Alcuni termini non sono più considerati corretti dal punto di vista tassonomico (ad esempio i Rettili dovrebbero comprendere gli Uccelli) ma sono entrati nell'uso comune e vengono mantenuti (da BENTON, 2005 mod.).



32 > Un esemplare di *Bobasatrania* conservato in nodulo dal Triassico Inferiore del Madagascar. Questo pesce mostra un corpo compresso lateralmente con bocca piccola e denti trituranzi. La lunghezza massima non supera i 30 cm.



33 > Diversificazione nel tempo dei pesci cartilaginei (in blu) e dei pesci ossei (in azzurro; da BENTON, 2005 mod.).

anche alcuni generi che poi saranno molto diffusi nel Triassico come *Saurichthys* (Fig. 1), *Birgeria* e *Bobasatrania* (Fig. 32). L'associazione (o meglio l'insieme di associazioni) intermedia (TMFF - *Triassic Middle Fish Fauna*) compare già nel Triassico Inferiore con un limite apparentemente netto dovuto all'importante crisi al limite Smitiano/Spatiano, mentre poi sfuma nell'associazione più avanzata (TLFF - *Triassic Late Fish Fauna*) probabilmente nel Carnico superiore o nel Norico inferiore.

Le TMFF sono caratterizzate da pesci di piccolissime dimensioni, meno di 4 cm, chiamati 'pesci-miniatura': *Peltopleurus*, *Habroichthys*, *Prohalecites* e altri ancora. Questa particolare situazione, pressoché unica nella storia evolutiva dei pesci, non ha ancora una spiegazione certa. Contemporaneamente

compaiono le linee filetiche che poi si svilupperanno nel resto del Mesozoico, anche se spesso non mostrano buone specializzazioni né trofiche né per il nuoto, sempre con le dovute eccezioni (ad esempio *Felberia*, *Polzbergia* o i pesci volanti). Da ultimo, nelle TLFF, oltre all'esplosione di Folidofori e Semionotidi, abbiamo la comparsa di altri pesci che poi domineranno per il resto del Mesozoico, ma anche oltre, come i Macrosemi e i Picnodonti. Si ribadisce che i grandi predatori, quali *Saurichthys* e *Birgeria* sono presenti in tutte le associazioni, indipendentemente dal variare delle loro prede.

I pesci nel Triassico Inferiore

Dopo la grande crisi biologica, nei primi tre-quattro milioni di anni del Triassico le condizioni ambientali dei mari sono state molto

FISCHBESTAND DER TRIAS

Fische

Die Fische sind aus der Sicht des Skeletts und ihrer, mehr als 400 Millionen Jahre alten, Evolutionsgeschichte komplexe Lebewesen, die eine Reihe von Änderungen, sowohl in der Zusammensetzung (Knochengewebe oder Knorpel) als auch in der Morphologie des Schädels und des Schädelhinterteils (Wirbelsäule und Flossen) aufweisen. Im Devon, in vollem Paläozoikum erreicht die Diversifizierung der Fische ihren Höhepunkt, als alle große Fischgruppen gleichzeitig vorhanden waren (Abb. 33). Mit der Zeit, im Altpaläozoikum, starben einige Gruppen (Placodermi, Acanthodii; Abb. 30) aus, während andere (Kieferlose, Quastenflosser) sich drastisch verminderten. Die Knorpelfische (Chondrichthyes) lebten ohne große Änderungen mindestens bis zur Trias weiter, während die Knochenfische (Osteichthyes) die Einzigen waren, die sich in Stufen bis zu den großen triassischen Strahlungen allmählich differenzierten. Vor etwa 50 Millionen Jahren kam es zur unglaublichen heutigen Differenzierung der Echten Knochenfische (Osteichthyes), mit etwa 30.000 Spezies, d. h. mehr als alle anderen Wirbeltiere zusammen. In der Trias kam es zu einer Diversifizierung infolge der Krise an der Grenze zwischen Paläozoikum und Mesozoikum. Wie so oft, entstanden und entwickelten sich anfänglich verschiedene Gruppen von Knochenfischen, von denen ein Großteil während des Juras und der Kreide untergingen und folglich den Echten Knochenfische Lebensraum verschafften, die jedenfalls ihre große Strahlung erst nach der anderen enormen Krise, die vor 65 Millionen Jahren stattgefunden hatte, erlebten. Wie wir sehen werden, erscheinen die primitiveren Echten Knochenfische ab Ende der Mitteltrias bis zum Anfang der Obertrias und diese Ereignisse sind in den friaulischen Gegenden sehr gut dokumentiert.

Trias - Verbände

Die Knochenfische der Trias können in drei große Verbände zusammengeschlossen werden, deren Zeitgrenzen den typischen stratigraphischen Unterteilungen jedoch nicht entsprechen. Der älteste Verband (der TEFF - Triassic Early Fish Fauna genannt wird) scheint sogar im Perm auf und überlebt schier schadlos die große Krise vor 252 Millionen Jahren. Hier findet man auch einige Arten, die später in der Trias sehr verbreitet sein werden, wie *Saurichthys* (Abb. 1), *Birgeria* und *Bobasatrania*

(Abb. 32). Der mittlere Verband (oder besser gesagt eine Gesamtheit von Verbänden - TMFF - Triassic Middle Fish Fauna) tritt schon in der Untertrias aufgrund der bedeutenden Smitianum/Spantianum Krise mit einer klaren Abgrenzung auf, während er sich dann im fortschrittlichsten Verband (TLFF - Triassic Late Fish Fauna) im Laufe des Oberkarniums oder Unternoriums auflöst. Der TMFF besteht aus sehr kleinen Fischen, die weniger als 4 cm lang sind und 'Minifische' genannt werden: *Peltopleurus*, *Habroichthys*, *Prohalecites*, u.s.w.. Diese besondere Situation, die in der Evolutionsgeschichte der Fische nahezu einzig ist, kann noch nicht eindeutig geklärt werden. Zur gleichen Zeit erscheinen die phyletischen Linien, die sich im restlichen Mesozoikum weiterentwickeln werden, auch wenn sie oft keine guten, weder trophische noch Schwimm-Spezialisierungen besitzen. Davon ausgenommen sind (*Felberia*, *Polzbergia*...) oder die fliegenden Fische. Zuletzt erscheinen im TLFF, neben der Explosion von Pholidophorus und Semionotiformes, auch andere Fische, die für den Rest des Mesozoikums und noch später vorherrschend werden, wie die Macrosemiden und Pflasterzahnfische. Es wird hervorgehoben, dass die großen Räuber wie *Saurichthys* und *Birgeria* in allen Verbänden, unabhängig von ihrer Beute vorhanden sind.

Fischbestand der Untertrias

Infolge der großen biologischen Krise waren die Umweltbedingungen der Meere in den ersten 3-4 Millionen Trias- Jahren ausgesprochen gestört. Der wiederkehrende Sauerstoffmangel auf dem Meeresboden schuf an vielen Stellen um Pangaea ideale Bedingungen für die Konservierung der Fische. In diesem Zeitfenster sehen wir eine außergewöhnliche Reihenfolge fossiler Schichten, die uns im Einzelnen berichten, was nach der Krise passiert ist. In Wirklichkeit ergeben die unterschiedlichen Gegenden untereinander relativ ähnliche Ichthyofaunen, sodass die einzigen erfassten Unterschiede die Ausmaße der verschiedenen Taxa betreffen. Ein Problem, das sich in Bezug auf diese Faunen herausgestellt hat, ist die übermäßige Vermehrung von Spezies und Arten, die sich im letzten Jahrhundert im Laufe der Studien angehäuft hat. Daher ist es möglich, dass diese Verbände in Wirklichkeit etwas ärmer sind, vor allem was die Gruppe der Parasemionotiformes angeht. Die fossilen Felsen sind heute in den kanadischen Rocky Mountains, im östlichen Grönland, in Spitzbergen, auf der Halbinsel Svalbard, in China

33 > Le rocce triassiche dell'isola di Spitsbergen nell'arcipelago delle Svalbard.



disturbate. L'assenza ricorrente di ossigeno sui fondali oceanici ha fatto sì che in molte località attorno alla Pangea si sviluppassero le condizioni ideali per la conservazione dei pesci. In questo lasso di tempo abbiamo così una straordinaria successione di livelli fossiliferi che ci raccontano in modo dettagliato quello che avvenne dopo la crisi. In realtà, le diverse località hanno fornito ittiofaune relativamente simili tra loro tanto che spesso le uniche differenze riscontrate riguardano le proporzioni dei diversi taxa. Un problema che si sta evidenziando a proposito di queste faune è l'eccessivo numero di specie e generi istituiti nel corso degli studi nel secolo scorso. È possibile che in realtà queste associazioni siano un po' meno diversificate di quanto appaia, soprattutto riguardo al gruppo dei Parasemionotiformi.

Oggi ritroviamo queste rocce fossilifere nelle Montagne Rocciose canadesi, in Groenlandia

orientale, a Spitsbergen nell'arcipelago delle Svalbard, in Cina e in Madagascar. Le faune nelle diverse località citate sono simili, ad eccezione dei siti cinesi. Qui infatti la diversificazione è molto bassa perché le rocce si sono deposte quando era in atto un'altra importante crisi biologica, intorno al limite Smitiano/Spatiano. La crisi Sm/Sp, che questa volta coinvolge anche i pesci, sembra essere legata ad un notevole aumento delle temperature nei mari tropicali. Secondo alcuni autori queste raggiunsero i 40° rendendo impossibile la vita; la presenza di queste ittiofaune cinesi proprio in corrispondenza di quella che doveva essere la fascia più calda smentisce tuttavia questa ipotesi. Attualmente, comunque, i pesci non sono in grado di riprodursi in acque la cui temperatura sia superiore ai 36°. In ogni caso l'impatto di questa crisi sulle faune marine fu certamente notevole, portando tra l'altro alla scomparsa



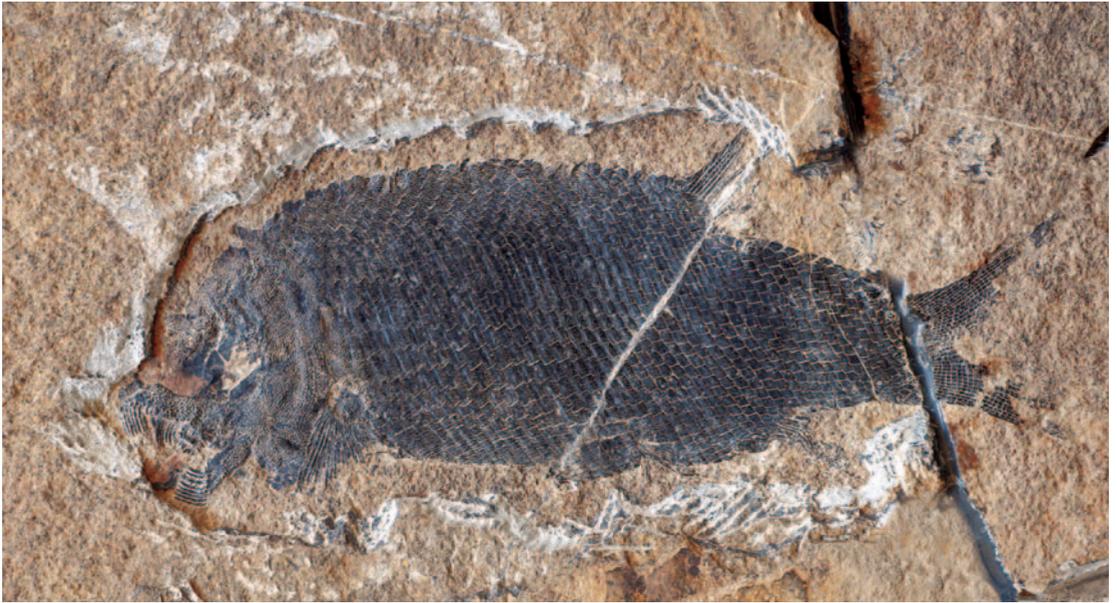
34 > Il pesce *Archaeolepidotus leonardii* dal Permiano Superiore della Val Gardena (Alto Adige), testimonia la comparsa dei Parasemionotidi già alla fine del Paleozoico.

und in Madagaskar zu finden. Diese Gegenden weisen ähnliche Faunen, mit Ausnahme der chinesischen Stätten auf, die an die Smitiano/Spatiano Grenze reichen, d.h. zu dem Zeitpunkt, an dem eine weitere biologische Krise stattgefunden hat und der somit eine sehr geringe Anzahl an Spezies präsentiert. Die Sm/Sp Krise, die diesmal auch die Fische betraf, scheint mit einem beachtlichen Temperaturanstieg der tropischen Meere verbunden zu sein. Laut einiger Autoren erreichten sie die 40 °C und verhinderten somit das Leben. Das Vorhandensein dieser chinesischen Ichthyofaunen an der heißesten Breite beweist, dass die Temperatur nicht so hoch war, denn derzeit können Fische sich bei Wassertemperaturen, die höher als 36 °C sind, nicht vermehren. Die Auswirkung auf die Meeresfauna war jedoch bemerkenswert und führte unter anderem zum Aussterben der Vertreter der TEFF, jedoch nicht aller. Der folgende Aufschwung mit der Ansiedlung der TMFF erfolgt relativ langsam, denn sie ist wahrscheinlich von den hohen Temperaturen der Tethys beeinflusst. Allgemein sind die TEFF- Fische nicht besonders spezialisiert mit Ausnahme des *Bobasatrania* der wahrscheinlich in der Lage war kleine Mollusken aufzusaugen um sie dann mit den Zahnplatten der

Rachenhöhle zu zertrümmern. Die meisten dieser Fische der Untertrias sind Raubfische, wie man vom Gebiss der *Saurichthys* und *Birgeria*, erkennen kann. Verschiedene andere Gattungen, die primitiven Formen angehören, ist der TEFF der letzte Zeitpunkt ihrer Verbreitung. Im REFF finden wir auch die die alltäglichen Parasemionotiformes, die ersten Neuflosser, d.h. jene Formen, die vor allem durch wesentliche Abänderungen der Mund-Rachenhöhle in nächsten Millionen von Jahren eine Reihe von trophischen Anpassungen erlauben, die zu ihrer Entwicklung beitragen. Auch die Parasemionotiformes erscheinen bereits im Perm, wie in den Dolomiten und im Grödentäl (*Archaeolepidotus leonardii*; Abb. 34) und im Canyon von Blätterbach aufscheint.

Fischbestand der Mitteltrias

Die Fischfaunen in der Mitteltrias sind gänzlich im TMFF inbegriffen, da letztere gegen Ende der Untertrias-Stufe (Spatiano) auftreten und wahrscheinlich im Oberkarnium/Unternorium auf den TLFF übergehen. Die Verteilung der Orte an marine Wirbeltieren konzentriert sich dort, wo es früher die Tethys gab, dem Ozeangolf, der in den Pangaea Superkontinent reichte. Heute finden wir noch Überreste der Tethys- Meerböden, die später von den Alpen bis zum südlichen China und



35 > *Ctenognathichthys bellottii*, perleidiforme del Ladinico inferiore (Triassico Medio) della Grigna settentrionale (Lombardia).

di molti dei rappresentanti delle TEFF. La successiva ripresa con l'instaurarsi delle TMFF è relativamente lenta, forse ancora influenzata dalle alte temperature delle acque della Tetide.

I pesci della TEFF sono generalmente poco specializzati, con l'eccezione di *Bobasatrania*, che sembra fosse in grado di risucchiare piccoli molluschi per poi triturarli con placche dentali faringee. La maggior parte di questi pesci dell'inizio del Triassico Inferiore sono predatori, a cominciare da *Saurichthys* e *Birgeria*, come facilmente si deduce dalle loro dentature. Diversi altri generi appartenenti a forme primitive, quali i Paleonisciformi, hanno nel TEFF l'ultimo momento di grande diffusione. Nelle TEFF troviamo anche comunemente i Parasemionotiformi (i primi Neopterigi), cioè le forme che, soprattutto tramite modificazioni sostanziali dell'apparato oro-faringeo, permetteranno nei

successivi milioni di anni di sviluppare tutta una serie di adattamenti trofici che saranno di supporto al successivo sviluppo. Anche i Parasemionotiformi compaiono già nel Permiano, come è ben testimoniato anche nelle Dolomiti, sia in val Gardena (*Archaeolepidotus leonardii*; Fig. 34) che nel canyon del Bletterbach (Alto Adige).

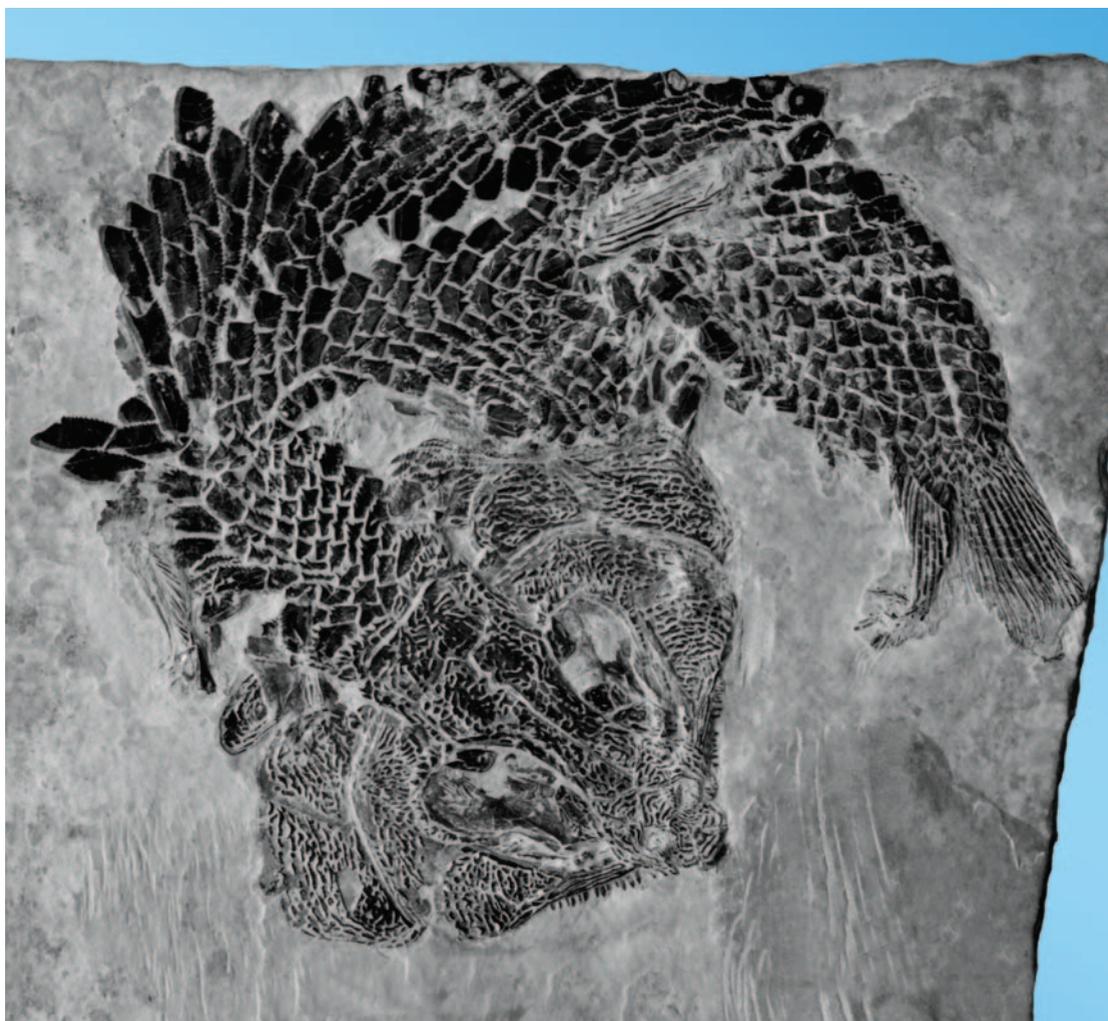
I pesci nel Triassico Medio

Le ittiofaune del Triassico Medio sono totalmente comprese nelle TMFF, poiché queste ultime compaiono verso la fine del Triassico Inferiore (nello Spatiano) e passano alle TLFF probabilmente nel Carnico superiore-Norico inferiore. La distribuzione delle località a vertebrati marini del Triassico Medio è concentrata in quella che era la Tetide, il grande golfo oceanico che si insinuava nel megacontinente di Pangea. Oggi troviamo quello che resta dei fondali tetidei, successi-

vamente coinvolti nelle orogenesi, dalle Alpi fino alla Cina Meridionale, passando per le grandi catene asiatiche. Le località fossilifere principali si concentrano, invece, nelle Alpi Calcaree Meridionali e nel sud della Cina.

Come nel Triassico Inferiore, anche in quello Medio, che dura circa 10 milioni di anni, osserviamo una sequenza di livelli fossiliferi a vertebrati marini. Anche qui perciò riusciamo a seguire in dettaglio l'evoluzione dei

pesci. Fino ad una ventina di anni fa le conoscenze erano limitate alle località alpine, alcune delle quali, come Monte San Giorgio, Perledo e Raibl/Cave del Predil, erano note sin dalla metà del XIX secolo. Le ricerche paleontologiche a quel tempo non venivano condotte con grande dettaglio, ci si limitava a raccogliere quanti più esemplari possibili in una certa area. In questo modo purtroppo ora mancano molti dati relativi al punto esatto di rinvenimento, e alla reale posizione stratigra-



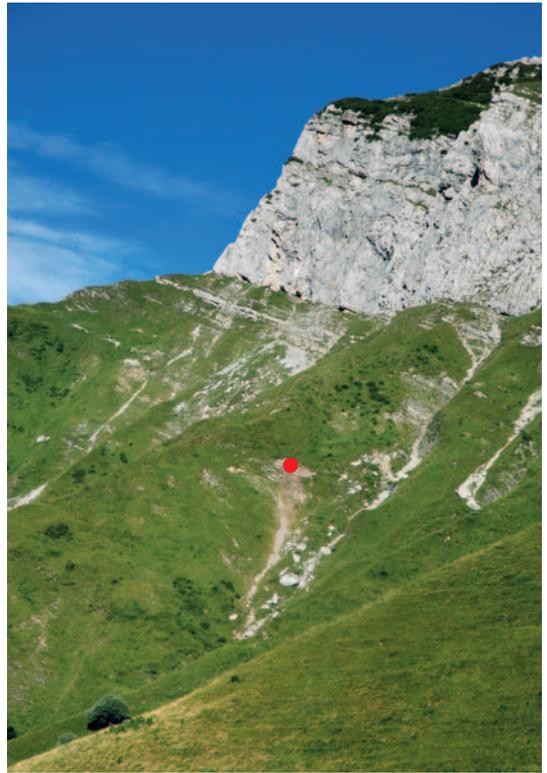
36 > *Perleidus sinensis*, dal Triassico Medio (Ladinico) della Cina.

fica. Alcune di queste faune storiche si sono poi dimostrate composte da più associazioni dato che in totale possono coprire anche intervalli temporali di cinque milioni di anni.

Gli scavi sistematici compiuti verso la fine del secolo scorso hanno fornito dati abbastanza precisi, tali da individuare nella biocenosi associazioni la cui durata è di centinaia o migliaia di anni. Ora possiamo ricostruire con maggior dettaglio l'evoluzione dei pesci in questo momento topico ma anche la loro relazione con l'ambiente di vita.

Oggi abbiamo un aiuto ulteriore dalle ittiofaune della Cina meridionale (Fig. 36), dove, nell'arco di soli 20 anni, è stato raccolto un numero incredibile di esemplari, spesso molto ben conservati. Non sempre, purtroppo, i metodi di scavo sono stati appropriati dato che di solito la ricerca di fossili è condotta dagli abitanti locali, che poi commerciano i fossili. Tuttavia negli ultimi anni sono stati eseguiti anche alcuni scavi di livello scientificamente corretto. Il confronto con queste faune evidentemente è sempre relativo considerando che il numero di esemplari non è confrontabile con quello delle collezioni alpine, anche quando queste ultime sono il risultato di 100-150 anni di ricerche. Ciò nonostante, la similitudine riscontrata almeno a livello generico è innegabile.

Risulta infatti che molti generi (*Perleidus*, *Peltopleurus*, *Habroichthys*, *Colobodus*, *Marcopoloichthys*, *Placopleurus*, etc.) fossero comuni a tutta la Tetide mentre in entrambe le regioni ai due estremi si svilupparono anche degli endemismi. In particolare si nota come nelle località alpine (Monte San Giorgio, Grigna Settentrionale - Fig. 37 -, Braies/Pra della Vacca, Civetta/Pelsa, Slovenia) siano i Subholosteii (Peltopleuriformi e Perleidifor-



37 > Il versante sud della Grigna Settentrionale (Lombardia): il sito di scavo nella Formazione di Buchenstein (Ladinico, Triassico Medio) è indicato dal pallino rosso.

mi, Fig. 35) a differenziarsi maggiormente, mentre in Cina siano i più avanzati Neopterigi a presentare le forme più specializzate. È vero che nel Triassico Medio i rettili marini presentano una notevole diversificazione e sono molto comuni in tutti i siti fossiliferi, ma *Saurichthys* e *Birgeria* sono sempre presenti. Sembra addirittura che *Saurichthys* raggiunga il massimo della variabilità, con la presenza contemporanea di forse più di cinque specie (Formazione di Besano al Monte San Giorgio - Figg. 38 e 39 - o Fauna di Luoping in Cina) alcune delle quali raggiungono anche i 150 cm di lunghezza. Resti frammentari raccolti nel Ladinico superiore cinese ci

entlang der großen asiatischen Gebirgsketten von der Orogenese betroffen waren. Die bedeutendsten, Fossilien enthaltenden Gegenden befinden sich in den Südlichen Kalkalpen und im Süden Chinas.

In der etwa 10 Jahre dauernden Mitteltrias können wir, so wie in der Untertrias eine Sequenz Fossilenschichten mit marinen Wirbeltieren erkennen. Auch hier lässt sich die Entwicklung der Fische im Detail verfolgen. Bis vor ungefähr 20 Jahren waren die Kenntnisse auf die Berggegenden begrenzt, von denen einige (Monte San Giorgio, Perledo, Raibl/Cave del Predil) bereits seit dem XIX. Jh. bekannt sind. Damals wurden die paläontologischen Forschungen nicht sehr detailliert ausgeführt, aber man sammelte so viele Exemplare wie möglich auf einem gewissen Gebiet. Aufgrund dessen fehlen folglich viele Daten hinsichtlich des genauen Fundortes und folglich auch zur reellen stratigraphischen Position. Diese historischen Faunen bestanden meistens aus mehreren Verbänden, die auch 5 Millionen lange Zeitfenster decken. Nur die systematischen Grabungen Ende des letzten Jahrhunderts haben es gestattet diese Verbände zu erhalten. Auch wenn sie nur ein bestimmtes Zeitfenster decken (Hunderte oder Tausende Jahre) sind sie in der Lage die Biozönose genau nachzukonstruieren, was uns heute ermöglicht dank der Details die Evolution der Fische zu diesem trophischen Zeitpunkt zu rekonstruieren und sie besser mit ihrer Lebensumgebung in Verbindung zu bringen. Heute können wir auch die Fischfaunen (Abb. 36) Südchinas in Erwägung ziehen, wo in einer Zeitspanne von nur 20 Jahren eine unglaubliche Anzahl von gut erhaltenen Exemplaren gesammelt worden sind. Nicht immer werden die Grabungen mit der geforderten Sorgfalt ausgeführt, denn oft wird die Grabung von den Bewohnern des Ortes vorgenommen, die die Fossilien dann vermarkten, aber zum Glück sind einige Grabungen auch wissenschaftlich korrekt vorgenommen worden. Ein Vergleich mit diesen Faunen kann offensichtlich nicht komplett sein, denn die Anzahl der Exemplare ist nicht vergleichbar mit denen der alpinen Sammlungen, auch wenn die letzteren öfters Ergebnis von 100-150 Forschungen sind. Das Hauptergebnis ist gerade die Ähnlichkeit zwischen den Faunen der Alpen und denen Südchinas, die man allgemein feststellen konnte. Es scheint, dass zahlreiche Arten (*Peltopleurus*, *Habroichthys*, *Marcopoloichthys*, *Placopleurus*, *Perleidus*, usw.) in der gesamten Tethys zu finden sind, während



38 > Scavi sistematici nel sito del Triassico Medio (Ladinico) di Cà del Frate (Monte San Giorgio, Viggiù, Lombardia).

sich in den beiden Regionen an den jeweiligen Enden auch einige Endemiten entwickelten. Insbesondere sind in den alpinen Gegenden (Monte San Giorgio, Nördlicher Grigna (Abb. 37), Prags/Kühwiesen, Civetta, Slowenien) mehr Subholostei (Formen des *Peltopleurus* und *Perleidus*, Abb. 35) zu erkennen, während es in China die weiter entwickelten Neuflosser, in spezifischeren Formen, gibt. Obwohl die marinen Wirbeltiere in der mittleren Trias sehr differenziert und in allen Lagerstätten sehr häufig vorkommen, sind *Saurichthys* und *Birgeria* immer vorhanden und es scheint, dass gerade *Saurichthys* seine maximale Variabilität mit der gleichzeitigen Anwesenheit mehr als fünf Gattungen (Besano - Formation auf dem Monte San Giorgio (Abb. 38, 39) oder die Fauna von Luoping in China) erreicht, von denen einige auch 150 cm Länge aufweisen. *Brigeria* aus fragmentarischen Resten aus dem oberen chinesischen Ladinium konnte sogar bis zu 4 m mit einem Schädel von 70 cm Länge und Zähnen von der vier Zentimeter erreichen. In den letzten Jahren war das Studium der chinesischen Lagerstätten für die Nachkonstruktion dieses Evolutionsmoments von grundlegender Bedeutung. Einerseits wird deutlich, dass die Anisium-Strahlung nicht am Ende, sondern frühestens in der Mitte des Anisiums stattgefunden hat und identifiziert andererseits das Oberladinium (die Fauna von Xingyi, aber nun auch die neue zeitgenössische Lagerstätte M. Civetta in den Dolomiten von Belluno) als weiteren ausschlaggebenden



39 > Il sito fossilifero del Triassico Medio (Ladinico) di Meride (Monte San Giorgio, Canton Ticino, Svizzera).

dicono che *Birgeria* poteva addirittura misurare attorno ai 4 m, con il cranio lungo più di 70 cm e denti di tre-quattro cm. Negli ultimi anni lo studio dei nuovi siti cinesi è stato fondamentale nella ricostruzione di questo momento evolutivo. Da un lato ci prova che la radiazione anisica, che si riteneva avvenuta alla fine del piano, è iniziata quantomeno a metà dell'Anisico stesso. Dall'altro lato le nuove ricerche identificano il Ladinico superiore (Fauna di Xingyi, ma ora anche il nuovo coevo sito del M. Civetta/ Pelsa nelle Dolomiti Bellunesi) come un altro momento tipico, con la comparsa dei primi pesci volanti e dei Folidofori. Questi sono i diretti antenati dei Teleostei, e avranno la massima diffusione nel Norico.

Le future ricerche, che sulle Alpi si concentreranno soprattutto in Slovenia, nelle Dolomiti Bellunesi e in Friuli, ci aiuteranno a capire meglio gli eventi evolutivi e anche come collegarli ai cambiamenti ambientali legati alla ripresa degli organismi bentonici e (soprattutto) delle barriere biocostruite dopo la grande crisi P/Tr.

I pesci nel Triassico Superiore

Con il Triassico Superiore (che dura 35 milioni di anni), i siti con rocce di origine marina ricche di pesci fossili diventano molto più rari e se nel Carnico inferiore ne troviamo ancora sia sulle Alpi (Raibl-Cave del Predil, Lunz) che in Cina (Guanling), nel Norico tutto si concentra nelle Alpi: a Sud in Lombardia e Friuli, a Nord a Seefeld e Hallein.

Le ittiofaune del Carnico inferiore, ancora simili nella composizione a quelle del Triassico Medio, vengono comprese nelle TMFF. I subholostei come *Peltopleurus*, *Thoracopterus*, *Felberia* e *Pholidopleurus* sono infatti molto abbondanti, benché i Folidofori e altri Neopterigi avanzati inizino a diventare relativamente comuni.

Nel Carnico le ittiofaune di Raibl sono le più importanti al mondo, sia per numero di esemplari che per varietà. Il sito cinese di Guanling effettivamente è molto famoso per i grandi rettili marini, ma finora sono ben pochi i pesci ritrovati. Le recenti ricerche a Raibl hanno permesso di individuare più associazioni a pesci. Le collezioni storiche del XIX secolo sono infatti differenti da quelle raccolte in recenti piccoli scavi di dettaglio, mai facili a causa dell'asprezza delle montagne. Una approfondita ricerca sul terreno potrebbe portare a nuovi risultati insperati anche perché l'esperienza recente ci suggerisce che si tratta spesso di strati molto ricchi di pesci fossili per cui, superate le difficoltà logistiche, bastano pochi metri quadrati di scavo per ottenere buoni risultati.

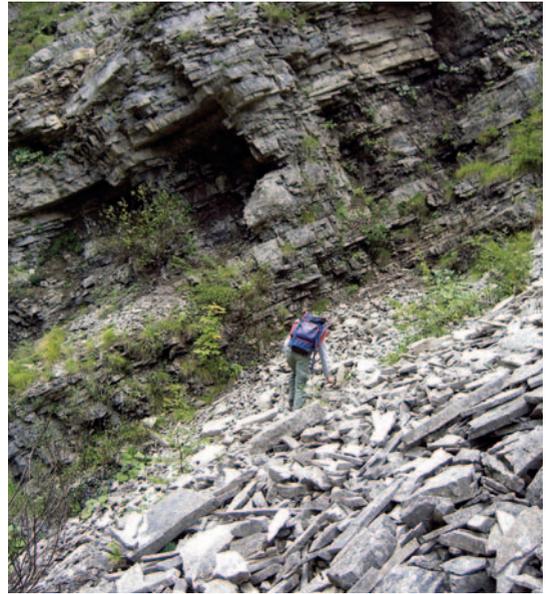
Nel Norico abbiamo il nuovo vero grande cambiamento. Purtroppo, a causa della mancanza di livelli fossiliferi intermedi, l'evento appare come improvviso, ma la grande quantità di fossili (Fig. 41) della Dolomia di Forni

Zeitpunkt für das Auftreten der ersten fliegenden Fische und des Pholidophorus. Es sind die direkten Vorfahren der Teleostei, die ihre maximale Verbreitung im Norium verzeichneten. Die zukünftigen Studien auf den Alpen, vor allem in Slowenien, den Belluneser Dolomiten und im Friaul erlauben es die Evolutionsereignisse besser nachzukonstruieren und sie auch mit den klimatischen Veränderungen nach dem Wiederaufleben nach der P/Tr Krise der benthonischen Organismen und vor allem der biokonstruierten Barrieren in Verbindung zu setzen.

Fischbestand in der Obertrias

In der 35 Millionen Jahren lange dauernden Obertrias werden die an Fischfossilien reichhaltigen Lagerstätten mariner Abstammung immer seltener. In der Untertrias sind sie noch in den Alpen (Raibl-Cave del Predil, Lunz) und in China (Guanling) zu finden. Im Norium konzentriert sich alles in den Alpen: südlich in der Lombardei und im Friaul nördlich in Seefeld und Hallein. Die in ihrer Komposition noch den Faunen der Mitteltrias ähnlichen Fischfaunen des Unterkarniums, werden in den TMFF erfasst. Subholostei wie *Peltopleurus*, *Felberia*, *Thoracopterus* und *Pholidopleurus* sind sehr zahlreich, obgleich Pholidophori und weitere fortschrittliche Neuflosser nun verhältnismäßig alltäglich werden.

Im Carnium sind die Raibl - Fischfaunen weltweit die wichtigsten, sowohl aufgrund ihrer Stückzahl, als auch der Artenvielfalt. Die chinesische Lagerstätte von Guanling ist sehr berühmt für die großen Meereskriechtiere, obwohl bis heute dort wurden nur wenige Fische gefunden wurden. Bei den jüngsten Forschungen in Raibl konnte man mehrere Zusammenhänge zu den Fischen ausfindig machen. Die geschichtsträchtigen Sammlungen des 19. Jahrhundert unterscheiden sich von denen, die vor kurzem bei kleinen Detailausgrabungen erhalten wurden und die aufgrund Unzugänglichkeit des Gebiets nie einfach sind. Gründliche Gebietserforschungen könnten unverhofften neuen Aufschluss verschaffen, denn die jüngste Erfahrung beweist das Vorhandensein sehr aufschlussreicher, fischfossilienreicher Schichten, wofür, von den logistischen Schwierigkeiten abgesehen, auch wenige Quadratmeter Grabung ausreichen um gute Ergebnisse zu erzielen. Im Norium kam es jedoch zu einer neuen, großen Veränderung. Aufgrund der mangelnden mittleren

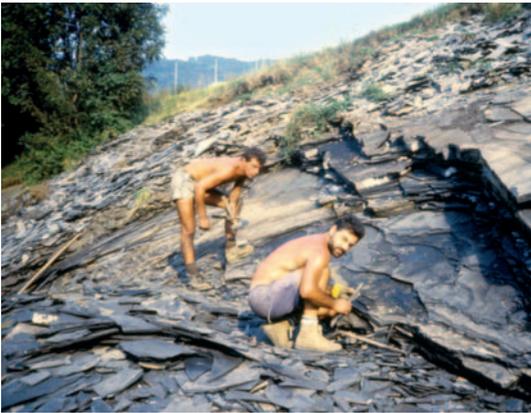


40 > Le rocce del Norico (Triassico Superiore) nel Rio Forchiar (Enemonzo).

Fossilisichten scheint dieses Ereignis unvorhergesehen zu sein, obwohl große Menge an Fossilien (Abb. 41) im Dolomitgestein von Forni im Friaul (Abb. 40) und im Kalkgestein von Zorzino (Abb. 42) in der Lombardei auf unmissverständliche Weise davon zeugen. Diesbezüglich lässt sich eine latitudinale Verteilung der Lagerstätten (im Gegensatz zu den longitudinalen der TMFF) erkennen, die vom Norden Österreichs (Hallein, Salzburg) bis nach Sizilien 1200 km entlang eines longitudinalen Bandes von ca. 300 Km vom Como See bis nach Karnien verläuft. Im Norium zeigt die Fischfauna des Dolomitgesteins von Forni wenige Unterschiede zur Fauna des Kalkgesteins von Zorzino in der Lombardei auf. Der Mangel an fossilienreichen Zwischenschichten im Friaul und der Mangel an systematischen Grabungen könnte diesen Unterschied erklären: In der Lombardei wurden ausgedehnte wissenschaftliche Grabungen auf einzelnen Horizonten durchgeführt, die große Mengen an Fossilien bergen. Je mehr Exemplare gesammelt werden, desto grösser die Wahrscheinlichkeit, auch seltener Gattungen zu finden. Auch im Friaul erwarten uns weitere Neuigkeiten, vor allem Richtung Westen, wo die Funde um Claut sehr interessant sind.



41 > Un esemplare di *Saurichthys* dal Norico (Triassico Superiore) della Dolomia di Forni di Preone (Alta Val Tagliamento); sulla destra si nota un crostaceo del genere *Dusa*.



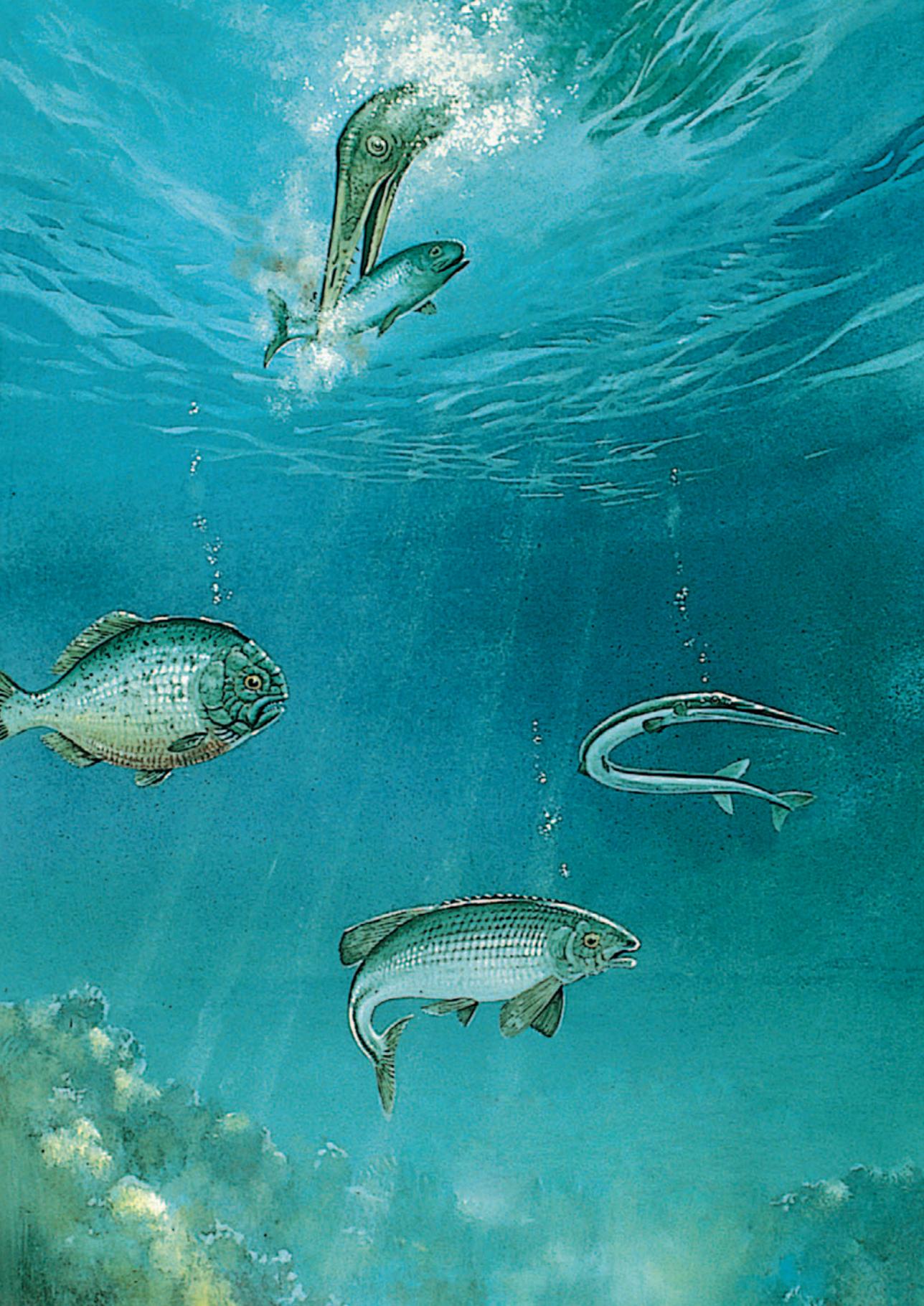
42 > Il sito di Poscante (Norico, Triassico Superiore; Zogno, Alpi Lombarde) ha restituito numerosi resti di pesci.

in Friuli (Fig. 40) e del Calcarea di Zorzino in Lombardia (Fig. 42) lo testimonia in modo inequivocabile. Se per le TMFF la distribuzione dei siti era longitudinale, per le faune TLFF la disposizione è allineata lungo i meridiani. dal Nord dell'Austria (Hallein, Sali-

sburgo) fino alla Sicilia per oltre 1200 km, in una fascia larga circa 300 km, compresa tra il Lago di Como e la Carnia.

L'ittiofauna norica della Dolomia di Forni appare meno diversificata di quella del Calcarea di Zorzino in Lombardia. L'assenza di livelli ricchi di fossili in Friuli e la conseguente mancanza di scavi sistematici potrebbe spiegare questa differenza: in Lombardia si sono portati avanti scavi scientifici estesi in singoli orizzonti che risultavano contenere grandi quantità di fossili. Più sono gli esemplari raccolti maggiore è la probabilità di trovare anche specie più rare.

Anche in Friuli ci possiamo comunque aspettare altre novità, soprattutto verso Ovest, dove i ritrovamenti nei dintorni di Claut appaiono particolarmente accattivanti.



I PESCI DEL TRIASSICO FRIULANO

I pesci del Triassico Inferiore e Medio

In Friuli, i livelli della Formazione di Werfen (Triassico Inferiore) hanno restituito pochi frammenti di pesci, soprattutto denti (Fig. 44). Questo è legato all'ambiente di deposizione ossigenato e con energia per cui i resti di pesci si decomponivano e disarticolavano rapidamente e solo le parti più resistenti, come i denti appunto, potevano raramente essere sepolti. Presso Sauris è stato rinvenuto un frammento osseo con alcuni denti millimetrici, di forma conica allungata, mentre da Arta Terme proviene un frammento con alcuni denti emisferici, probabilmente appartenenti a un pesce durofago.

Estremamente scarsi anche i resti riferibili all'Anisico e al Ladinico, limitati a pochi frammenti. Si tratta di resti riferibili a *Saurichthys*, provenienti dal Monte Bivera (Formazione del Dont, Anisico). *Saurichthys* è come sempre tra i primi ritrovamenti in quanto essendo di grandi dimensioni e dotato di decine di denti conici, qualche frammento, spesso solo i denti, può riuscire a conservarsi. Altri resti indeterminabili provengono dalla Val Aupa (Torbiti d'Aupa, Anisico-Ladinico, Fig. 45): uno è riferibile ad un grande pesce, probabilmente un celcantide. Più significative le testimonianze del sito di Fusea, datato al passaggio fra Ladinico e Carnico: molti denti (Fig. 49), riferibili soprattutto a pesci cartilaginei (*Paleobates*), cui si accompagnano alcuni frammenti ossei craniali di pesci polmonati (Dipnoi), questi ultimi di acqua dolce (Fig. 46).

I pesci del Triassico Superiore

Interessanti sono i resti di pesci cartilaginei (denti e una spina che sorreggeva la pinna dorsale) e ossei del Carnico inferiore di Dogna (Formazione del Rio del Lago; Fig. 47).

Gli squali comuni all'epoca appartengono principalmente agli Ibodonti, un gruppo di squali durofagi specializzati nel cibarsi di molluschi che erano in grado di schiacciare tramite batterie di denti poligonali che ricoprivano entrambe le mascelle, come nelle attuali razze. Questi denti, essendo molto robusti, si possono evidentemente conservare con relativa facilità. I resti di pesci ossei sono riferiti a *Saurichthys* (già segnalati a fine Ottocento) e a

43 > Un rettile volante preda un pesce nel mare del Triassico Superiore.



44 > Formazione di Werfen (Triassico Inferiore): osso dentigero di pesce dal Rio Felempecle (Sauris) e, a destra, una serie di denti di pesce durofago dal Rio Randice (Arta Terme).



45 > Dal Triassico Medio della Val Aupa, assieme a numerosi resti di rettili, proviene questo resto osseo appartenente a un grande pesce, probabilmente un celacantide.

FISCHFAUNEN DES FRIAULISCHEN TRIAS

Fische der Ober- und Mitteltrias

Die Schichten der Werfen-Formation (Untertrias) haben im Friaul nur wenige Fischfragmente, insbesondere Zähne, ans Licht gebracht (Abb. 44). Dies hängt mit der oxygenierten Umwelt der Ablagerungen und mit der Energie zusammen, aufgrund deren die Fischreste schnell vermoderten und sich zersetzten. Nur besonders hartnäckige Teile, wie die Zähne, konnten selten verschüttet werden. Bau Sauris wurde ein Knochenstück mit einigen millimeterlangen, länglichen, kegelförmigen Zähnen gefunden und ein Fragment aus Arta Terme mit halbkugelförmigen Zähnen, das wahrscheinlich einem Hartfresser gehörte. Auch die Reste, die dem Anisium und dem Ladinium zugeordnet werden können, sind extrem spärlich und nur auf wenige Fragmente beschränkt. Es handelt sich hierbei um Reste, die dem, vom Monte Bivera (Dont- Formation, Anisium) stammenden Saurichthys angehören. Saurichthys, findet man so wie immer zuerst, da er sehr groß ist und Dutzende von kegelförmigen Zähnen besitzt; nur einzelne Fragmente, oft nur die Zähne, können erhalten bleiben. Andere, unbestimmbare Reste stammen aus dem Aupatal (Torbite d'Aupa, Anisium-Ladinium, Abb. 45). Einer der Reste könnte dem Praeopercolare eines großen Strahlenflossers zugeordnet werden. Die Überreste der Lagerstätte von Fusea sind wesentlich bedeutender und fallen zeitlich zwischen das Ladinium und Karnium: die vielen Zähne (Abb. 49) verweisen hauptsächlich auf



46 > Ossa craniche di dipnoi provenienti dal sito di Fusea datato al passaggio fra Ladinico e Carnico (Triassico Medio-Superiore). Sotto a destra disegno di un dipnoo attuale (*Neoceratodus*).



47 > Denti di *Paleobates* dalla Val Dogna e una spina della pinna dorsale di ibodontiforme; in basso una sua ricostruzione.

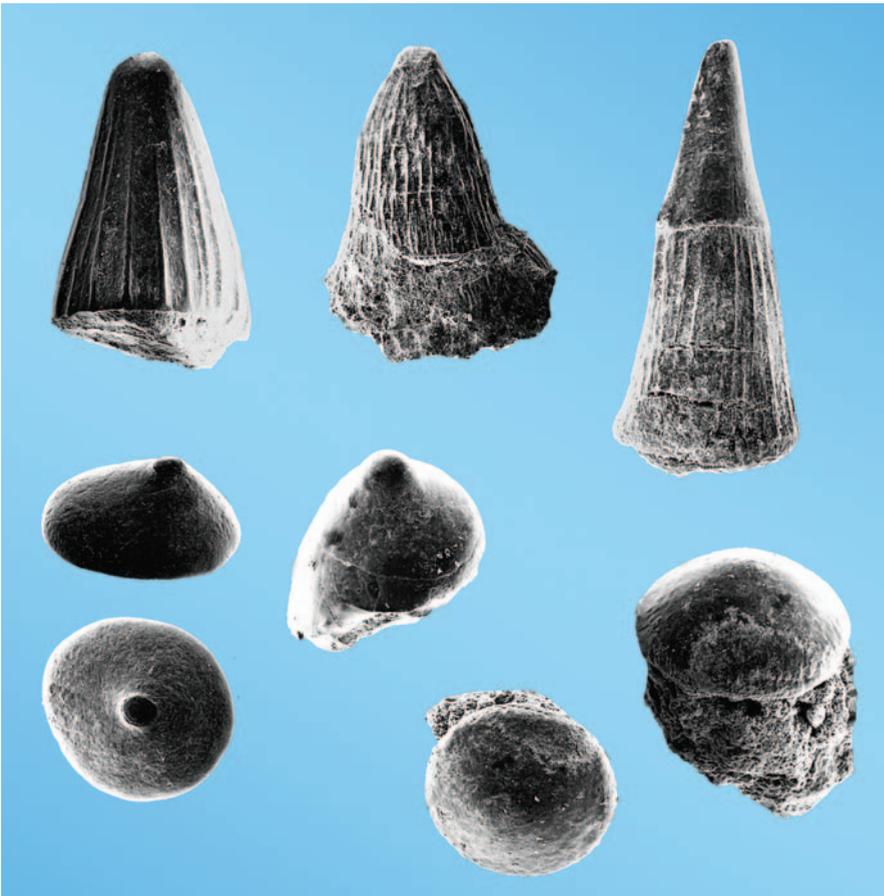


Colobodus, un pesce durofago al quale appartiene anche un particolare reperto: un cranio quasi completo (Fig. 48), conservato ‘a tutto tondo’ e quindi con le ossa non schiacciate, diversamente da quanto avviene quasi sempre con la fossilizzazione. In questi livelli è stato rinvenuto anche un frammento attribuibile a *Pletopleurus*.

Michele Gortani ha descritto, nel 1907 (Fig. 50) un piccolo pesce raccolto nei pressi di Cazzaso, poco a Nordovest di Tolmezzo, da livelli datati al Carnico inferiore, nominandolo “*Pholidophorus*” *faccii*. Questo genere era allora un ‘contenitore’ per qualsiasi piccolo pesce triassico o giurassico, anche se solitamente dotato di una copertura di scaglie ganoidi, mancanti invece in questo esemplare. Studi recenti ne hanno permesso l’attribuzione a *Marcopoloichthys*.



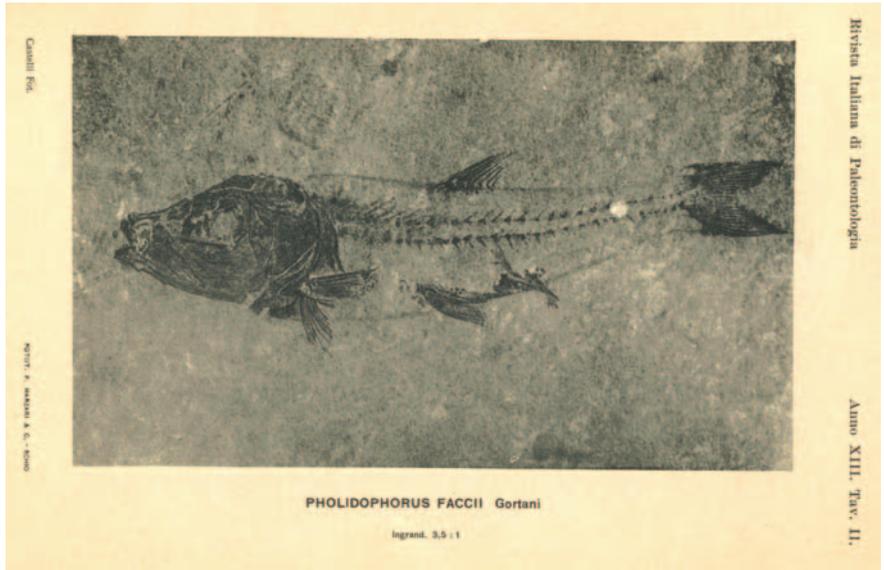
48 > Cranio di un colobodontide (probabilmente *Colobodus*), rinvenuto a Dogna, datato al Carnico (Triassico Superiore). Il fossile è conservato 'a tutto tondo'.



49 > Denti di actinopterigi dal sito di Fusea (Ladinico-Carnico) fotografati al microscopio elettronico. Quelli conici sono riferibili a *Saurichthys*, quelli emisferici a pesci durofagi.

50 > La tavola di Gortani (1907) che illustra il 'tipo' di "*Pholidophorus*" *faccii*.

Pholidophorus era allora un 'genere contenitore' per i piccoli pesci del Trias e Giura: di solito mostra una copertura di scaglie ganoidi, mancanti in questo esemplare. Il nome è stato recentemente rivisto in *Marcopoloichthys* *faccii*.



Dalla stessa zona - e anch'essi datati al Carnico inferiore - provengono anche resti di *Peltopterus*, *Saurichthys* e di un altro pesce, di grandi dimensioni, simile a *Paralepidotus*, ma la cui frammentarietà impedisce una corretta determinazione.

Dal Carnico del Monte Arvenis proviene un interessante reperto costituito da una piccola batteria dentaria lunga un paio di cm, certamente riferibile ad uno squalo ibodontiforme ma con caratteristiche diverse da quelle del già citato *Paleobates*.

Il Carnico di Raibl

Da Raibl... a Cave del Predil

Nel XIX secolo i principali giacimenti fossiliferi furono scoperti in seguito alle ricerche minerarie: Raibl (oggi Cave del Predil, Tarvisio) non fa eccezione (Figg. 50 e 52).

Le collezioni originarie sono ora conservate a Vienna e, in piccola parte, al Museo di Klagenfurt, mentre le raccolte più recenti sono suddivise tra i Musei di Udine, Padova e Monfalcone.

L'ittiofauna di Raibl necessita di una revisione in quanto, dopo gli studi originali che risalgono alla seconda metà dell'Ottocento, solo alcune specie sono state riviste secondo una concezione più moderna. Questo certamente dipende anche dal fatto che gran parte del materiale originale sembrava scomparso dopo la II Guerra Mondiale, quindi a disposizione degli studiosi era rimasto ben poco. Solo recentemente nei depositi del Servizio Geologico austriaco sono stati ritrovati molti esemplari che, verosimilmente, erano stati imballati nelle casse durante la II Guerra Mondiale e poi dimenticati. Oggi sono conservati al Museo di Storia Naturale di Vienna.

Ora, con l'aggiunta delle nuove raccolte e alla luce anche dei nuovi ritrovamenti in Cina, si spera di riprendere la revisione di questa importante ittiofauna. Come già accennato in precedenza, il materiale scoperto recentemente in Friuli è concentrato in pochi strati in posto e contiene anche pesci diversi da quelli raccolti nel XIX secolo attor-



51 > Ricostruzione di *Thoracopecterus niederristi*, proposta da Abel nel 1906, basata sugli esemplari di Raibl e Lunz.

Knorpelfische und Schädelknochenfragmente von Süßwasser- Lungenfischen (Dipnoi) (Abb. 46).

Fischbestand der Obertrias

Interessant sind die Knorpel- (Zähne und eine Gräte, welche die Rückenflosse stützte) und Knochenfischreste aus dem Unterkarnium von Dogna (Rio del Lago - Formation, Abb. 47). Die zur damaligen Zeit alltäglichen Haie gehören hauptsächlich den Hybodontiformes an, einer Gruppe von Hartfresserhaien, die sich hauptsächlich von Weichtieren nährten. Dank einer Reihe polygonaler Zähne auf beiden Kiefern, wie bei den heutigen Gattungen, konnten sie die Beutetiere zermalmen. Diese sehr starken Zähne konnten relativ leicht erhalten bleiben. Knochenfischreste beziehen sich auf *Saurichthys* (bereits Ende des 19. Jh. erwähnt) und auf *Colobodus*, einen Hartfresser-Fisch, dem auch ein besonderes Fundstück angehört: ein nahezu vollständiger Schädel (Abb. 48), der „noch ganz rund“ erhalten ist, dessen Knochen also nicht zerdrückt sind, wie es nahezu immer bei der Fossilisation geschieht. In diesen Schichten wurde auch ein Fragment gefunden, das dem *Peltopleurus* zugeordnet wird.

1907 fand Michele Gortani einen kleinen Fisch bei Cazzano in der Nähe von Tolmezzo, der dem Unterkarnium zugeordnet wird und nannte ihn „*Pholidophorus*“ *faccii* (Abb. 50). Diese Art war damals ein „Behälter“ für alle kleinen Fischen der Trias oder Jura, auch wenn diese Art nicht die üblichen Ganoidschuppen besaßen. Jüngste Studien haben es ermöglicht, sie den *Marcopoloichthys* zuzuordnen.

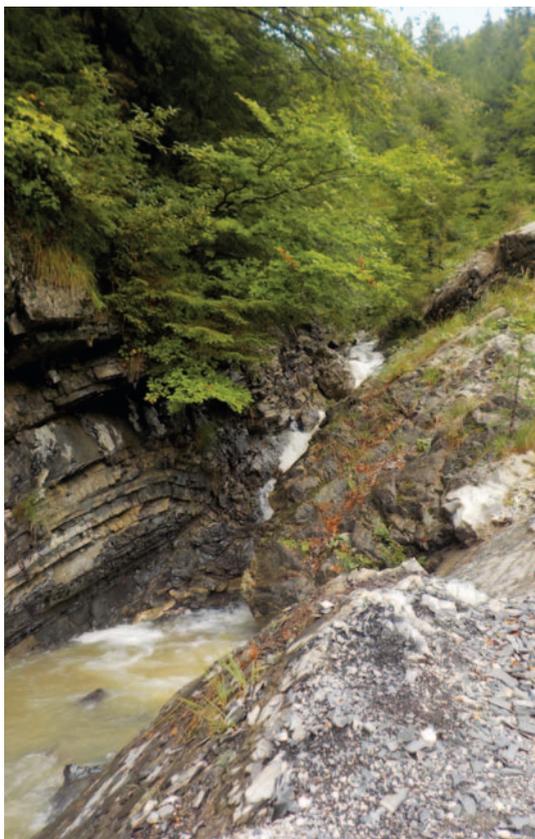
Aus demselben Gebiet und aus dem unteren Carnium stammen die Reste, von *Peltopleurus*, *Saurichthys* und einem anderen, dem *Paralepidotus* ähnlichen, großen Fisch, der aber so fragmentarisch ist, dass er nicht korrekt eingeordnet werden kann.

Aus dem Karnium des Monte Arvenis stammt ein interessanter Fund, der aus einer kleinen, ein paar Zentimeter langen Zahnreihe (2 cm) besteht, die gewiss auf einen Hybodontiformes Hai schließen lässt, aber im Vergleich zu dem bereits erwähnten *Paleobates* unterschiedliche Merkmale besitzt.

Karnium von Raibl

Von Raibl... bis Cave del Predil

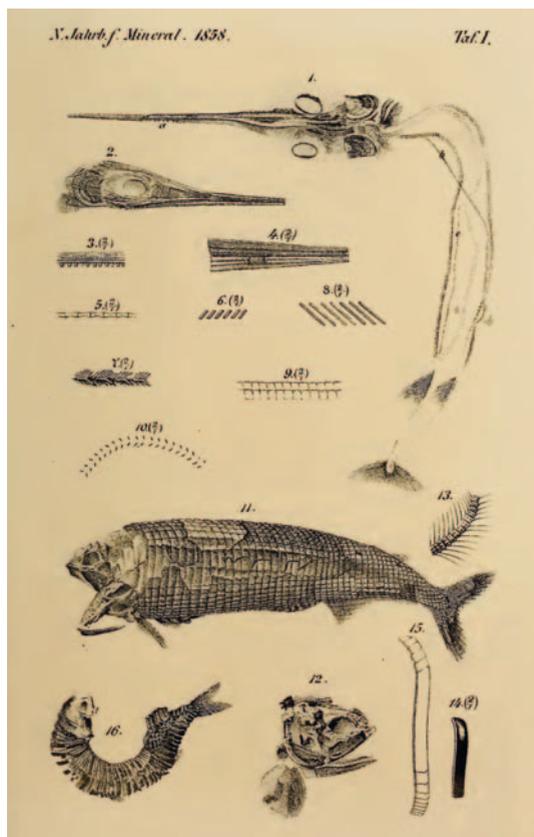
Im 19. Jahrhundert entdeckte man die



52 > Saggio di scavo nel Carnico, subito a monte di Raibl (Cave del Predil, Tarvisio, Alpi Giulie).

no alle miniere. Anche in questo caso quindi la 'Fauna di Raibl' sembra essere composta in realtà da più associazioni che si succedono nell'arco di un tempo relativamente breve, geologicamente parlando, forse anche solo un milione di anni. Poiché l'ambiente di sedimentazione non ha subito grandi variazioni in questo arco di tempo, le differenze tra le associazioni di pesci possono essere prevalentemente attribuite all'evoluzione biologica.

I pesci volanti rappresentano una delle peculiarità dell'ittiofauna di Raibl. *Thoracopterus niederristi* è stata la prima specie ad essere descritta oltre 150 anni fa (Figg. **51** e **61**): già allora riconosciuta come 'volante' sulla base



53 > Una tavola della pubblicazione di BRONN (1858) che illustra l'ittiofauna fossile di Raibl.

del confronto con i pesci volanti attuali, è poi rimasta fino a pochi anni fa il più antico 'pesce volante' conosciuto.

Peltopleurus splendens, un parente prossimo dei pesci volanti, è la specie tipo di questo genere (Fig. **57**), che ormai è conosciuto in quasi tutte le località del Triassico medio-superiore della Tetide. I recenti scavi a Cave del Predil hanno portato alla luce un'altra specie di *Peltopleurus*, molto più piccola, che contribuisce ulteriormente a suggerire la presenza di più di una ittiofauna a Raibl.

Saurichthys striolatus (Fig. **55**) appartiene al genere di predatore più diffuso in tutto il Triassico, rappresentato da altre decine di



54 > Parte del cranio di *Birgeria* dal Carnico di Raibl (Cave del Predil, Tarvisio). Sotto, ricostruzione di *Birgeria*.





55 > *Saurichthys striolatus* dai dintorni di Raibl (Carnico, Triassico Superiore; Cave del Predil, Tarvisio).



56 > Impronta e controimpronta di un piccolo *Eosemionotus* sp. dal Rio dei Combattenti (Carnico, Triassico Superiore; Tarvisio).



57 > *Peltopleurus* sp. e *Pholidopleurus typus* dai dintorni di Raibl (Carnico, Triassico Superiore; Cave del Predil, Tarvisio).

specie, che potevano anche raggiungere i 150 cm di lunghezza. *S. striolatus* è una delle specie più piccole, spesso lungo meno di 15 cm. Dotato di un rostro esile e di minutissimi denti, è ben lontano dallo stereotipo di grande predatore che, di norma, *Saurichthys* incarna.

È presente anche l'altro grande predatore di questi mari, *Birgeria* (Fig. 54)

Rari resti di *Colobodus* sono pure stati trovati. Purtroppo il materiale non è molto ed è di difficile interpretazione tassonomica. Questi resti sono la testimonianza più recente di questo genere: alcuni esemplari di grandi dimensioni sono stati rinvenuti anche in Cina nella località di Guanling, coeva a Cave del Predil. *Polzbergia* (Fig. 59) e *Felberia* (il primo piccolo, il secondo lungo fino a 30 cm) sono



58 > Raibl (ora Cave del Predil) in una stampa dell'Ottocento. Sotto vista attuale della valle con gli evidenti segni dell'attività mineraria.

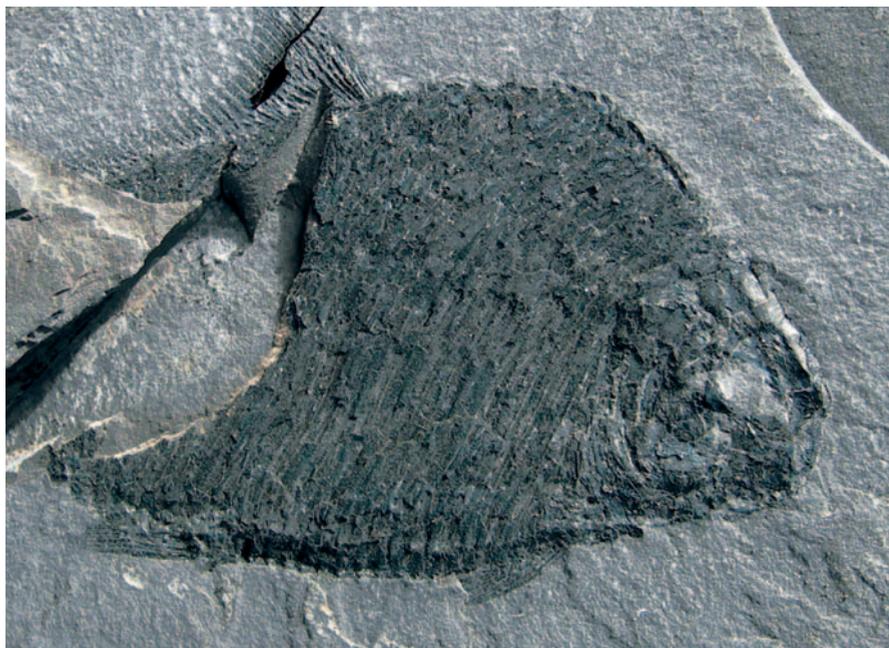


wichtigsten, Fossilien enthaltenden Lagerstätten infolge von Schürfungen: Auch Raibl (jetzt Cave del Predil) ist keine Ausnahme (Abb. **50**, **52**). Die ursprünglichen Sammlungen werden jetzt in Wien und ein kleiner Teil in Klagenfurt aufbewahrt, während die jüngsten Sammlungen unter Udine, Padua und Monfalcone verteilt sind. Nach den ursprünglichen Forschungen, die auf die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts zurückgehen, benötigt die Fischfauna von Raibl nun eine Revidierung, denn nur einige, wenige Arten wurden nach neuester Auffassung revidiert. Das hängt sicher davon ab, dass ein Großteil des ursprünglichen Materials nach dem Zweiten

Weltkrieg als verschwunden galt und demzufolge den Wissenschaftlern auch wenig Material zur Verfügung stand. In den Lagern des österreichischen Geologischen Dienstes wurden kürzlich zahlreiche Exemplare wiedergefunden, die wahrscheinlich während des Zweiten Weltkriegs in Kisten verpackt und dann vergessen worden waren. Heute werden sie im Naturhistorischen Museum von Wien verwahrt. Mit den neuen Sammlungen und angesichts der neuen Funde in China erhofft man sich die Revidierung dieser bedeutenden Fischfauna wieder aufnehmen zu können.

Wie bereits erwähnt, konzentriert sich das kürzlich im Friaul entdeckte Material in wenigen Schichten vor Ort und enthält auch andere, als die im 19. Jh. um die Bergwerke herum gesammelten Fische. Auch in diesem Fall scheint es, dass die Fauna von Raibl aus mehreren Verbänden zusammengesetzt ist, die im Laufe einer, aus dem geologischen Gesichtspunkt relativ kurzen Zeit, aufeinanderfolgen, wahrscheinlich auch nur eine Million Jahre. Da die Sedimentierungsumwelt in dieser Zeitspanne keine großen Veränderungen erfahren hat, können die Unterschiede unter den Fisch-Verbänden hauptsächlich der biologischen Evolution zugemessen werden. Die fliegenden Fische sind eine der

59 > *Polzbergia* dal Canale Klinken (Carnico, Triassico Superiore; Val Saisera, Tarvisio).



molto rari e specializzati nella forma del corpo e nella dentatura e rappresentano le forme che vivevano nei pressi del fondale. Caratteristica è anche l'ornamentazione delle scaglie di *Felberia*, tipica di molti pesci triassici a corpo alto e compresso lateralmente: recenti studi hanno collegato la presenza di questo tipo di ornamentazione alla vita in acque agitate.

L'ittiofauna di Raibl contiene anche alcune forme di neoptterigi più evolute e specializzate ma pur sempre di dimensioni relativamente piccole, come quasi tutte le specie



60 > Ricostruzione di *Polzbergia*.

appartenenti a queste associazioni del Carnico inferiore.

Knerrichthys bronni era il più antico folidoforo conosciuto prima della recente scoperta di specie del Ladinico superiore in Cina. L'importanza dei folidofori triassici è notevole in quanto sono attualmente considerati i diretti antenati dei Teleostei, ovvero della gran parte dei pesci attuali.

Nella fauna di Raibl i folidofori sono ancora poco comuni, come lo è anche *Marcopoloichthys*, genere dedicato al grande esploratore veneziano perché eretto su una specie cinese e una italiana. Si tratta di una forma molto specializzata nell'apparato boccale e nel corpo privo di scaglie, di cui sono stati raccolti esemplari in molte località triassiche. Purtroppo la maggior parte delle specie, tra le quali quella di Raibl, non è ancora stata descritta.

Nelle recenti ricerche sono venuti alla luce anche molti esemplari di *Eosemionotus* (Fig. 56), un altro piccolo pesce noto prevalentemente



61 > *Thoracopterus niederristi* da Sella Prasnig (Carnico, Triassico Superiore; Cave del Predil, Tarvisio). Sono evidenti le grandi pinne che gli consentivano di 'volare' fuori dall'acqua.

Eigenheiten der Fischfauna von Raibl. *Thoracopterus niederristi* (Abb. **51**, **61**) war die erste Art, die vor 150 Jahre beschrieben worden ist. Bereits damals wurde sie im Vergleich zu den heutigen fliegenden Fischen als „fliegend“ anerkannt und blieb bis vor wenigen Jahren der älteste bekannte fliegende Fisch.

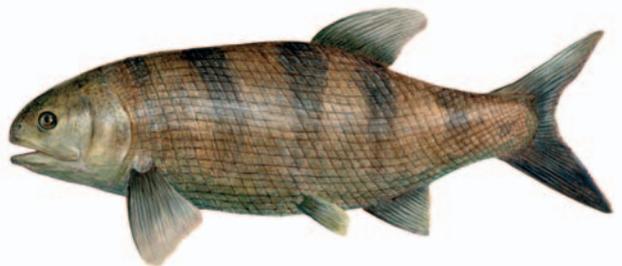
Peltopleurus splendens, ein naher Verwandter der fliegenden Fische, ist die typische Art dieser Gattung, die bereits in allen triassischen Gegenden der Tethys bekannt war. Jüngste Grabungen in Cave del Predil haben eine weitere, etwas kleinere Art des *Peltopleurus* ans Licht gebracht, die auf das Vorhandensein von mehr als einer Fischfauna in Raibl schließen lässt.

Saurichthys striolatus (Abb. **55**) gehört zu jener Art von Raubtieren, die während der Trias am meisten verbreitet war und von Dutzenden von Arten vertreten ist, die bis zu 150 cm lang sein konnten. *S. striolatus* ist eine der kleineren Arten, oft nicht länger als 15 cm. Mit seinem feinen Maul und den winzigen Zähnen passt er nicht so recht zum Klischee des großen Raubtiers, mit dem normalerweise der *Saurichthys* in Verbindung gebracht wird.

Auch seltene Reste von *Colobodus* wurden gefunden. Leider ist das Material spärlich und taxonomisch nur schwer zu deuten. Diese Reste sind das jüngste Zeugnis dieser Gattung: einige sehr große Exemplare konnten jedoch in China, in Guanling, das gleichaltrig zu Cave del Predil ist, ausfindig gemacht werden.

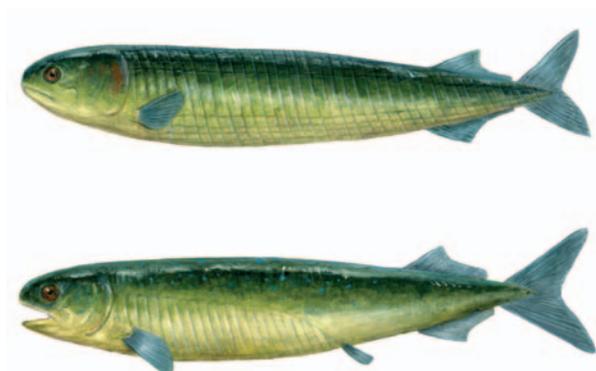


62 > Ricostruzione di *Peltopleurus*.



63 > Ricostruzione di *Colobodus*.

Polzbergia (Abb. **59**) und *Felberia* (der erste ist klein und der zweite 30 cm lang) sind sehr seltene Fische und in Körperform und Gebiss spezialisiert. Sie vertreten die Formen, die nahe am Meeresboden lebten. Besonders typisch sind die charakteristischen Schuppen von *Fiberia*, den triassischen Fischen die einen hohem Körper aufweisen und seitlich eingedrückt sind. Jüngste Studien haben diese Art von Schuppen-Schmuck



64 > Ricostruzione di *Pholidopleurus* del Carnico (sopra) e del Norico (sotto): la differenza è evidente, per la riduzione nel numero delle scaglie e per la loro distribuzione.

mente nel Triassico Medio. Il fatto che si trovi insieme ai nuovi piccoli *Peltopleurus* fa pensare ad una associazione più simile a quelle del Ladinico, composte da pesci molto piccoli, che a quella classica del Carnico inferiore.

Il Norico di Preone

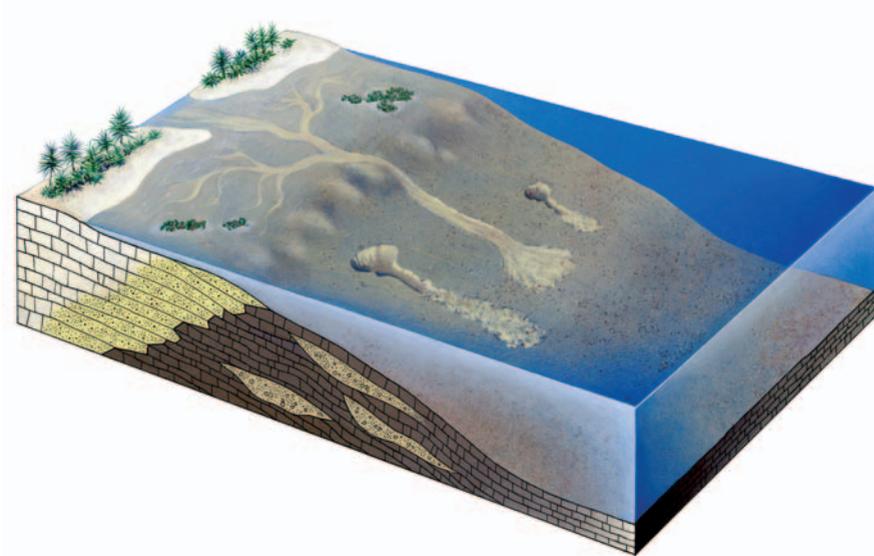
Le ittiofaune del Norico marino sono conosciute da Salisburgo fino alla Sicilia e la loro composizione varia molto, soprattutto in funzione della quantità del materiale raccolto e di come è stato raccolto.

Le ricerche a Preone e dintorni (Fig. 65), benché intensive, sono state prevalentemente condotte in piccoli affioramenti o in blocchi di roccia franati o trasportati da torrenti, perché in apparenza non ci sono livelli particolarmente ricchi di fossili in cui portare avanti uno scavo estensivo.

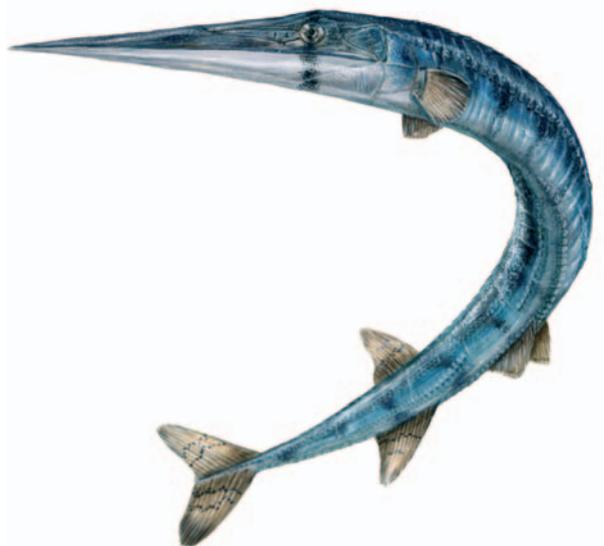
La conservazione dei fossili, pur se favorita dalle condizioni anossiche del fondo marino, non è però ottimale a causa della dolomitizzazione che tende a cancellare i dettagli dello scheletro. Tuttavia si può affermare che, nell'ambito del Norico, quanto è stato finora raccolto a Preone è secondo solo alla fauna del



65 > Un affioramento di Dolomia di Forni lungo la valle del Rio Seazza (Preone).



66 > Ricostruzione paleoambientale dell'area friulana durante il Norico (Triassico Superiore): sono evidenti i rapporti (cfr. Fig. 26) fra aree emerse, piattaforma carbonatica (Dolomia Principale) e depositi di bacino (Dolomia di Forni).



67 > Esempri di *Saurichthys* dal Norico della valle del Rio Seazza (Preone) con la relativa ricostruzione.

Calcare di Zorzino in Lombardia, dove diversi scavi scientifici sistematici hanno consentito la raccolta di molte migliaia di esemplari. Dagli altri siti in Austria e in Italia meridionale si hanno ritrovamenti più o meno casuali, con l'eccezione di alcuni scavi recenti ad Hallein, nei pressi di Salisburgo, che hanno portato alla luce alcune incredibili superfici di mortalità di massa dove innumerevoli esemplari, per lo più appartenenti al genere *Paralepidotus*, ricoprono letteralmente la superficie dello strato.

I predatori

Come in tutte le ittiofaune triassiche, *Saurichthys* (Fig. 67) e *Birgeria* (Fig. 68) rappresentano i principali predatori piscivori. I più grandi esemplari del Norico superano abbondantemente il metro di lunghezza e quindi

possono essere ritenuti i predatori apicali, probabilmente assieme a qualche raro esponente dei Celacantidi (Fig. 69), gli antenati dell'attuale *Latimeria*.

Si deve anche considerare che nei bacini norici mancano i grandi rettili marini che in mare aperto dominavano la catena alimentare. In Lombardia è stato rinvenuto un unico grande esemplare di *Mystriosuchus*, un fitosauro di circa 4 metri di lunghezza, ma nessun resto ad esempio dei grandi ittiosauri conosciuti nel resto del mondo. È poi curioso notare come tutti questi pesci predatori siano primitivi dal punto di vista evolutivo benché la loro alta specializzazione avesse permesso ad ognuno di occupare una nicchia trofica specifica.

Tra i predatori dobbiamo ricordare anche *Pseudodalatias*, un piccolissimo 'squalo' del quale conosciamo solo la dentatura (Fig. 70),



68 > Parte di cranio e mandibole di *Birgeria* dal Norico della valle del Rio Seazza (Preone).



69 > Impronta e controimpronta di Celacantiformi (cfr. *Holophagus*), rinvenuto dallo nella valle del Rio Seazza (Preone).

mit dem Leben im kalten Wasser verbunden. Die Fischfauna von Raibl enthält auch weiterentwickelte und hochspezialisierte Arten von Neuflossern, auch wenn diese immer relativ klein sind, so wie fast alle Gruppen, die zu den Verbänden der unteren Trias gehören.

Vor der jüngsten Entdeckung der Arten des Oberladiniums in China war *Knerrichthys bronni* der älteste bekannte *Pholidophorus*. Die Wichtigkeit der triassischen Pholidophori ist bemerkenswert, da sie als direkte Vorfahren der Pholidophori erachtet werden, d.h. der Großteil der heutigen Fische.

In der Fauna von Raibl sind die Pholidophori jedoch nur wenig verbreitet, so wie der *Marcopoloichthys*, eine Gattung, die nach dem bekannten venezianischen Entdecker benannt wurde, da sie auf einer chinesischen und einer italienischen Spezies gründet. Es handelt sich hier um eine sehr spezialisierte Art, was die Maulhöhle und den schuppenlosen Körper angeht. Zahlreiche Exemplare dieser Art

wurden in vielen triassischen Gegenden gefunden. Leider sind die meisten Arten, so wie die von Raibl, noch nicht beschrieben worden. In den jüngsten Untersuchungen wurden auch zahlreiche Exemplare von *Eosemionotus* (Abb. **56**), einem anderen kleinen Fisch, der überwiegend in der Mitteltrias vorhanden war ans Tageslicht getreten. Aufgrund der Tatsache, dass man ihn zusammen mit den neuen kleinen *Peltopleurus* findet, kann man, anstatt an den klassischen Verband des Unterkarniums, an einen dem Ladiniums ähnlicheren denken, der auch aus sehr kleinen Fischen gebildet wird.

Das Norium von Preone

Die Fischfaunen des marinen Noriums sind von Salzburg bis Sizilien bekannt und ihre Zusammensetzung ist sehr unterschiedlich, insbesondere hinsichtlich der Menge des gesammelten Materials und der Sammelmethode. Obgleich die Forschungen in Preone und Umgebung sehr intensiv waren,



70 > La piccola batteria dentaria di *Pseudodaltias*.

costituita da una serie di 11 denti strettamente articolati tra loro. Cosa sia veramente *Pseudodaltias* resta, per ora, un mistero. Le molte centinaia di esemplari raccolti tra Friuli e Lombardia sono sempre rappresentati da un'unica fila di denti, mentre sappiamo che negli squali sono sempre presenti diverse generazioni di denti. La speranza di trovare un esemplare completo purtroppo è molto ridotta perché la conservazione della cartilagine è veramente problematica.

Le prede

Le principali prede erano i piccoli foliodofori (Figg. 71 e 72) e *Marcopoloichthys* (Fig. 77), che verosimilmente vivevano in banchi, un po' come le sardine attuali. Purtroppo i foliodofori friulani, anche a causa della scarsa qualità di conservazione, non sono stati studiati a fondo come quelli lombardi. Tuttavia abbiamo ragione di pensare che anche nel materiale raccolto in Carnia siano presenti diverse altre specie oltre a *Eopholidophorus forojuliensis*, descritto diversi anni fa.

Tra i piccoli pesci vi sono rari Peltopleuridi, che a quel tempo erano ormai prossimi alla scomparsa dopo aver dominato nel Triassico medio e nel Carnico inferiore.



71 > Folidoforide del Norico (valle del Rio Seazza).



72 > Folidoforide del Norico (valle del Rio Seazza).

Ancora diffusi erano invece i pesci volanti, con la specie *Thoracopterus martinisi* (Fig. 73), la cui alta specializzazione è riconoscibile nella totale mancanza di scaglie allo scopo di un estremo alleggerimento. Tutti questi piccoli pesci vivevano nelle acque superficiali, nutrendosi di plancton, di stadi larvali di crostacei e di piccoli pesci.

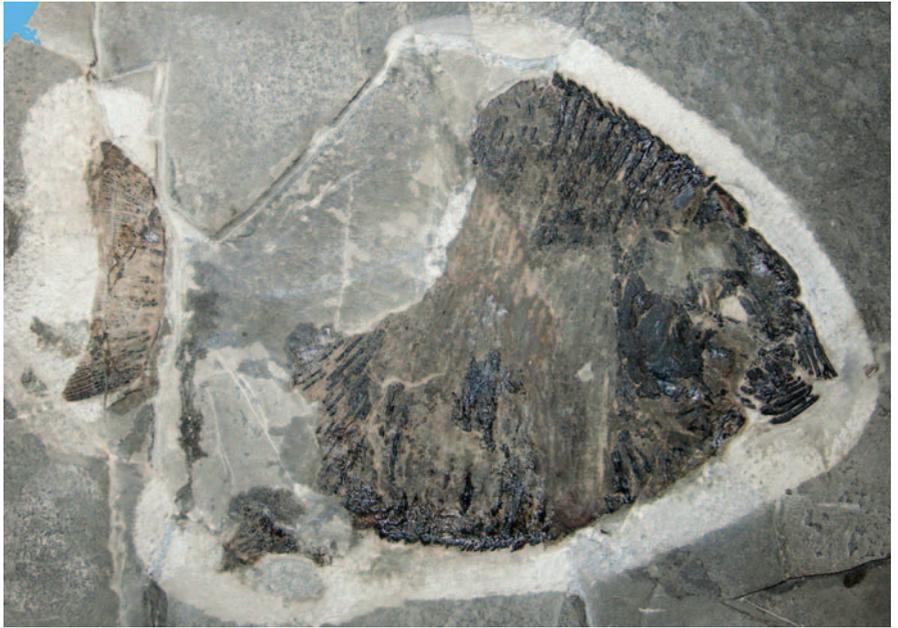
Alcuni dei pesci relativamente comuni nelle ittiofaune noriche della Lombardia, come *Legnonotus* e *Pholidopleurus*, sono invece assenti nella Dolomia di Forni. Questa differenza, assieme ad alcune altre che verranno sottolineate più avanti, deve essere ancora spiegata.



73 > *Thoracopterus martinisi*, un 'pesce volante' del Norico, proveniente dal Rio Spisulò presso Enemonzo. Sotto, una ricostruzione di *Thoracopterus*.



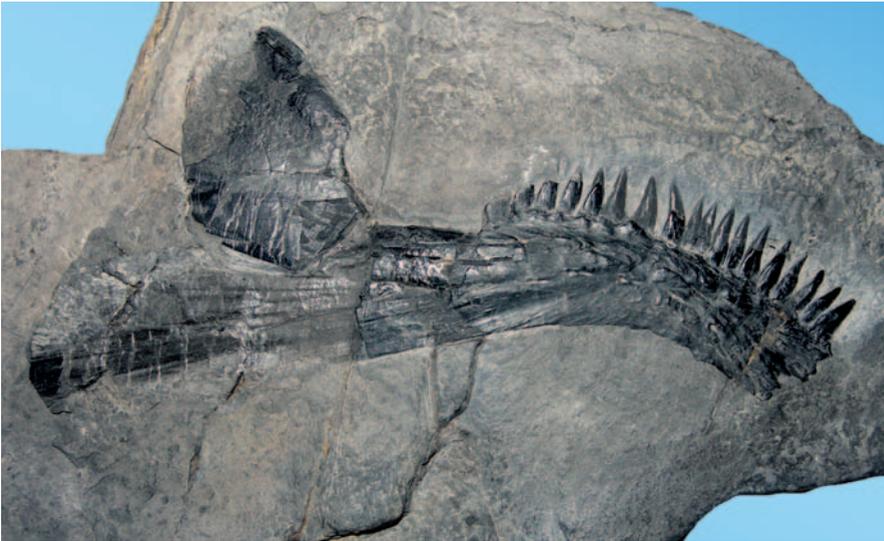
74 > Un esemplare del durofago *Sargodon tomicus* dal Norico della valle del Rio Seazza. Sotto, la sua ricostruzione.



I durofagi

Un altro gruppo di pesci è composto dalle forme a corpo più o meno alto e contraddistinte da dentature atte ad afferrare e poi schiacciare prede a esoscheletro duro (crostacei e molluschi). Ne fanno parte dai piccoli Picnodonti (*Eomesodon*, *Gibbodon*) al grande *Sargodon* (Figg. 74 e 79) che poteva superare il metro di lunghezza. Tutti erano dotati di denti a scalpello anteriormente e denti emi-

sferici all'interno della bocca. Anche all'interno di questo gruppo notiamo alcune differenze con la fauna lombarda: il più comune dei Picnodonti, *Brembodus ridens* (Fig. 17), ad esempio, non è mai stato trovato in Carnia. Un altro genere tra quelli della Carnia, ancora senza nome perché in fase di studio, si era specializzato come durofago, ma in più ha sviluppato una drastica riduzione dell'area coperta da scaglie: solo poche ne sono rimaste sull'addome, mentre tutta la parte posteriore del corpo è priva di scaglie. *Paralepidotus*, più simile a una orata attuale, è munito solo di denti trituranti (Fig. 76). La forma del corpo suggerisce che questi pesci abitavano fondali poco profondi, cibandosi di organismi che vivevano sopra o dentro la fanghiglia. *Paralepidotus* non è comune in Carnia, mentre lo è in Lombardia e ad Hallein in Austria. Nelle collezioni pubbliche di materiale proveniente da Seefeld (Innsbruck) o da Giffoni (Salerno), i resti di questo genere sembrano i



75 > Mandibola di un Furide (Amiiformes) dalla valle del Rio Seazza (Preone).



76 > Palato di *Paralepidotus* dai dintorni di Forni di Sotto. Si notano i denti emisferici tipici di un pesce durofago. Sotto, ricostruzione di *Paralepidotus*.



wurden sie hauptsächlich auf abgestürzten oder von Wildbächen mitgerissenen Steinblöcken durchgeführt, denn anscheinend gibt es keine fossilienreichen Schichten, auf denen eine ausgedehnte Grabung durchgeführt werden könnte. Aufgrund der Dolomitisierung werden Skeletteinzelheiten oft gelöscht und die Konservierung der Fossilien ist nicht optimal, trotz der begünstigenden anoxischen Bedingungen am Meeresboden. Es lässt sich jedoch behaupten, dass das bisher in Preone im Rahmen des Norikums Gesammelte gleich der Fauna des Kalksteins von Zorzino in der Lombardei folgt, wo verschiedene systematische wissenschaftliche Grabungen das Sammeln Tausender Exemplaren ermöglicht haben. In anderen Lagerstätten, in Österreich und Südtalien, wurden wir mehr oder weniger zufällig Funde gemacht. Davon ausgenommen sind einige, unlängst vorgenommene Grabungen in Hallein neben Salzburg, wo unglaubliche Lagen eines Massensterbens aufgedeckt werden konnten und wobei unzählige Exemplare, die zum größten Teil der *Paralepidotus* Art angehören, wortwörtlich die Lagenoberfläche bedecken.

Raubtiere

Wie in allen triassischen Fischfaunen sind *Saurichthys* (Abb. 67) und *Birgeria* (Abb. 68) die Hauptraubtiere von Fischen. Die gewaltigen Exemplare des Norikums sind mehr als 1 Meter lang und können daher als Spitzenprädatoren betrachtet werden, wahrscheinlich zusammen mit anderen seltenen Vertretern der Quastenflosser, der Vorfahren der heutigen *Latimeria* (Abb. 69). Es muss außerdem berücksichtigt werden, dass in den großen Becken des Norikums die großen marinen Kriechtiere fehlen, welche auf dem offenen Meer die Nahrungskette beherrschten. In der Lombardei wurde zwar ein großes Exemplar des *Myriosuchus*, ein 4 Meter langer Phytosaurium, aber keine Reste der weltweit bekannten großen Phytosauria gefunden. Es ist merkwürdig, wenn man bedenkt, wie primitiv alle diese Fisch-Raubtiere aus der evolutionären Perspektive sind, obgleich ihre hohe Spezialisierung es ihnen erlaubte, eine spezifische trophische Nische einzunehmen. Bei den Raubtieren muss auch *Pseudodalatias* erwähnt werden, ein sehr kleiner Hai, von dem wir nur das Gebiss kennen, das aus einer Reihe von 11 eng miteinander verbundenen Zähnen besteht (Abb. 70). Was *Pseudodalatias* wirklich ist, bleibt uns derzeit noch verborgen. Hunderte in Friaul oder in der Lombardei gesammelten Exemplare

werden immer von einer einzigen Zahnreihe dargestellt, aber man weiß, dass die Haie immer unterschiedliche Zahngenerationen aufweisen. Die Hoffnung, ein vollständiges Exemplar zu finden, ist leider sehr schwach, weil die Haltbarmachung des Knorpels sehr problematisch ist.

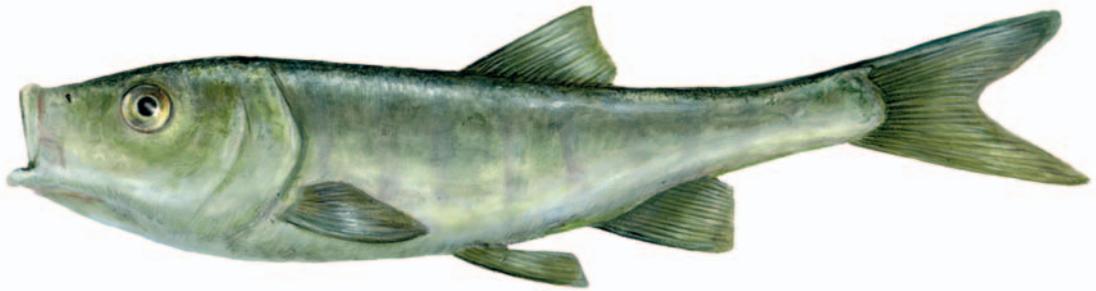
Beutetiere

Hauptbeutetiere waren die kleinen Pholidophori (Abb. 71, 72) und *Marcopoloichthys* (Abb. 77), die wahrscheinlich so wie die heutigen Sardinen in Fischschwärmen lebten. Wegen der schlechten Konservierung konnten die friulanischen Pholidophori, sie wie die lombardischen leider nicht erforscht werden. Dennoch haben wir gute Gründe anzunehmen, dass sich unter dem, in Karnien gesammelten Material auch noch andere Arten außer dem *Eopholidophorus forojuliensis* befinden, der bereits vor Jahren beschrieben worden ist. Unter den kleinen Fischen gab es die seltenen, in der Mitteltrias und im Unterkarnium dominierenden Peltopleuri, die kurz vor dem Aussterben waren.

Auch die fliegenden Fische der *Thoracopterus martinisi* (Abb. 73) waren noch sehr verbreitet. Ihre totale Schuppenlosigkeit aufgrund einer extremen Schwimmfähigkeit zeugen von einer beträchtlichen Spezialisierung. Alle diese kleinen Fische lebten im Oberflächenwasser und ernährten sich von Plankton, Larvenstadien von Krebstieren und kleinen Fischen. Im Dolomit von Forni fehlen einige Fische, und der *Legnonotus*, die relativ häufig in den Noriumsfischfaunen der Lombardei vorkommen. Dieser und andere Unterschiede, die später hervorgehoben werden, sind noch zu klären.

Hartfresser

Eine weitere Fischgruppe kennzeichnete sich durch einen mehr oder weniger hohen Körper und einem geeigneten Gebiss aus, das den Fischen erlaubte Beutetiere mit hartem Exoskelett (Krebs- und Weichtiere) zu erfassen und zu zermürben. Dazu zählen auch die kleinen Pflasterzahnfische und der große *Sargodon* (Abb. 74, 79), der größer als ein Meter sein konnte. Ihre charakteristischen Merkmale waren die vorderen Meißel- und halbkugelförmigen Zähne im Maul. Auch innerhalb dieser Gruppe bemerkt man einige Unterschiede zur lombardischen Fauna. In Karnien hat man z. B. nie ordinäre Exemplare von Pycnodontiformes, *Brembodus ridens* (Abb. 17) gefunden.



77 > Ricostruzione di *Marcopoloichthys* ed un esemplare rinvenuto nel Norico del Rio Forchiar (Enemonzo). È stato di recente possibile definire nel dettaglio le caratteristiche di questo piccolo pesce 'nudo' solo grazie al confronto con altri numerosi esemplari scoperti in Cina. Nel Triassico Superiore i siti di rinvenimento degli esemplari - oggi così lontani e in province biogeografiche diverse - erano sì lontani ma sullo stesso parallelo e al bordo dello stesso oceano.

Eine weitere Art aus Karnien, die noch in der Phase des Studiums ist, hat noch keinen Namen. Als Hartfresser spezialisiert, reduzierte sie die von Schuppen bedeckte Körperfläche extrem: es blieben nur wenige am Unterbauch übrig und der gesamte Hinterteil war vollkommen schuppenlos. Die Zähne (Abb. 76) des einer Goldbrasse ähnlichen *Paralepidotus* konnten nur zermahlen. Die Körperform lässt darauf schließen, dass diese Fische im flachen Meeresboden lebten, wo sie Organismen fraßen, die in oder auf dem Schlamm lebten. *Paralepidotus* ist in Karnien nicht geläufig, sondern in der Lombardei oder in Hallein (Österreich). In den öffentlichen Sammlungen, der aus Seefeld (Innsbruck) oder Giffoni (Salerno) stammenden Materialien kommen Reste dieser Art am häufigsten vor. Dies könnte jedoch auch von ihrem großen Ausmaß (über 1 Meter) und den sehr robusten Schuppen abhängen, die auch die Konservierung erleichtern. Fragmente dieses Fisches werden häufig in den Ablagerungen an den Berghängen, oder in den Resten von Schürfungen gefunden. In der Evolutionsgeschichte der Knochenfische ist es das erste Mal, dass es so viele Hartfresser-Formen gibt. Dies bezeugt, dass wir am Anfang einer wahrlich bedeutenden Veränderung in der trophischen Struktur des tropischen Meeresökosystems in geringer Tiefe stehen.

Schlussfolgerungen

Der Reichtum und die Bedeutung der friulanischen Lagerstätten im Hinblick auf die Fischfossile, insbesondere jene der Obertrias ist unumstritten. Wenn sie mit anderen Alpenorten und chinesischen Gegenden in Beziehung gebracht werden, ermöglichen sie es, Evolutionsphasen der Fische zu einem gewissen Zeitpunkt der Geologie ausführlich zu rekonstruieren. Insbesondere zeigen uns die Fischfauna des Noriums von Preone und der Lombardei das letzte verfügbare Abbild der triassischen Fischfauna. Leider ist der Zeitraum, der zwischen diesen und den folgenden wichtigen Faunen liegt, beträchtlich, mindestens 20 Millionen Jahre. Die Fischfaunen des Unterjura (Lyme Regis in England, Osteno in Lombardei, Holzmaden in Deutschland) weisen einen sehr unterschiedlichen Verband im Vergleich zu denen der Trias auf. Tatsächlich herrschen die Neuflosser bereits über die primitiven Fischarten, welche die gesamte Trias durchlebten. Aber wie und wann dieser Wechsel erfolgt ist, bleibt noch ein Geheimnis. Bedauerlicherweise ist uns bis heute noch kein Ort bekannt, der uns Daten zu überliefern vermag um die Lücke dieses, auch aus geologischer Sicht, sehr langen Zeitraums zu schließen.



78 > Affioramento di Dolomia di Forni (Norico, Triassico Superiore) nella valle del Rio Seazza (Preone).

più comuni, ma ciò potrebbe essere dovuto alle sue grandi dimensioni (anche più di mezzo metro di lunghezza) e alle sue scaglie molto robuste e perciò facilmente conservabili. Frammenti di questo pesce vengono frequentemente raccolti nei depositi di pendio o nei resti di scavi minerari.

Nella storia evolutiva dei pesci ossei è la prima volta che si trovano così tante forme durofaghe. Questo testimonia che siamo di fronte all'inizio di un vero grande cambiamento nella struttura trofica dell'ecosistema marino tropicale di bassa profondità.

Conclusioni

La ricchezza e l'importanza dei siti friulani per quanto riguarda i pesci fossili, soprattutto del Triassico Superiore, sono fuori discussione. Associati alle altre località alpine e ora anche cinesi, consentono di ricostruire con grande dettaglio alcune fasi dell'evoluzione

dei pesci in un momento geologico veramente tipico. Soprattutto le ittiofaune noriche di Preone e della Lombardia ci mostrano l'ultima immagine disponibile delle ittiofaune triassiche. Purtroppo l'intervallo di tempo che intercorre tra queste e le successive faune altrettanto significative è davvero notevole, almeno 20 milioni di anni. Peraltro, le faune a pesci del Giurassico inferiore (Lyme Regis in Inghilterra, Osteno in Lombardia, Holzmaden in Germania) mostrano ormai una associazione molto diversa da quelle triassiche. Infatti i Neopterigi sono già dominanti sulle forme ittiche più primitive che hanno attraversato gran parte del Triassico, ma come e quando sia avvenuta la sostituzione resta al momento un mistero. Sfortunatamente a tutt'oggi non disponiamo di alcuna località che fornisca dati per colmare la lacuna di questo lasso di tempo che è molto lungo anche geologicamente parlando.



BIBLIOGRAFIA

- ARRATIA G. & TINTORI A., 2003. Early radiation of “pholidophoriform” fishes, with special reference to the Italian forms. *Riv. Mus. Civ. Sci. Nat. “E. Caffi”*, 22: 67-68, Bergamo.
- BASSANI F., 1892. Avanzi di vertebrati inferiori nel calcare marnoso triassico di Dogna in Friuli. *Rend. R. Acc. dei Lincei, Cl. Sc. Fis.*, s. 5, 1: 284-287, Roma.
- BRAGA G.P., 1966. Resti di pesci rinvenuti nel Trias superiore a sud di Ampezzo Carnico (Alto Tagliamento). *Atti e Mem. Acc. Patav. Sc. Lett. ed Arti*, 78 (II): 329-337, Padova.
- BRONN H.G., 1858. Beiträge zur triasischen Fauna und Flora der bituminösen Schiefer von Raibl. *Neues Jahrb. F. Min. Geol. Palaeont. Stuttgart*, 1: 1-32 e 129-42, Stoccarda.
- CARULLI G.B., COZZI A., LONGO SALVADOR G., PERNANCIC E., PODDA F. & PONTON M., 2000. *Geologia delle Prealpi Carniche. Note illustrative alla carta geologica delle Prealpi Carniche*. Mus. Friul. St. Nat., Pubbl. 44: 47 pp. e carta geologica alla scala 1:50.000, Udine.
- COZZI A., FANTONI R., MUSCIO G., PODDA F., PONTON M., SCOTTI P. & SIMONETTO L., 2000. Escursione B1 - Rapporti tra piattaforme e bacini naftogenici: esempi del Triassico superiore. In: CARULLI G.B. (a cura), *Guida alle escursioni, 80° Riun. Estiva Soc. Geol. It.*, Soc. Geol. It.: 147-188, Trieste.
- DALLA VECCHIA F.M., 1991. Note sulla stratigrafia, sedimentologia e paleontologia della dolomia di Forni (Triassico superiore) della valle del Rio Seazza (Preone, Carnia, Friuli - Venezia Giulia). *Gortania - Atti Mus. Friul. St. Nat.*, 12 (1990): 7-30, Udine.
- DALLA VECCHIA F.M., 2008. *Vertebrati fossili del Friuli*. Mus. Friul. St. Nat., Pubbl. 50: 302 pp, Udine
- DALLA VECCHIA F.M., MUSCIO G. & TINTORI A., 1990. Le ittiofaune del Norico delle Prealpi Carniche. In: TINTORI A., MUSCIO G. & BIZZARINI F. (a cura), *Pesci fossili italiani. Scoperte e riscoperte*: 49-60, Milano.
- D'ERASMO G., 1922. Catalogo dei pesci fossili delle Tre Venezie. *Mem. Ist. Geol. Univ. Padova*, 6: 1-181, Padova.
- FARABEGOLI E., JADOUF F. & MARTINES M., 1985. Stratigrafia e paleogeografia anisiche delle Alpi Giulie Occidentali (Alpi Meridionali, Italia). *Riv. It. Paleont. Strat.*, 91 (2): 147-196, Milano.
- GAETANI M. et al., 2000a. Map 5 - Early Ladinian (238-235 Ma). In: DERCOURT J. et al. (a cura), *Atlas Peri-Tethys, Palaeogeographical Maps*, CCGM/CGMW, Parigi.
- GAETANI M. et al., 2000b. Map 6 - Late Norian (215-212 Ma). In: DERCOURT J. et al. (a cura), *Atlas Peri-Tethys, Palaeogeographical Maps*, CCGM/CGMW, Parigi.
- GARBELLI C. & TINTORI A., 2015. A preliminary study of the ornamentation pattern of ganoid scales in some Mesozoic actinopterygian fishes. *Boll. Soc. Paleont. It.*, 54/3: 219-228. Doi: 10.4435/BSPI.2015.14
- GORTANI M., 1907. *Pholidophorus Faccii* n. f. nel Raibliano di Cazzaso in Carnia. *Riv. It. Paleont.*, 13: 117-122, Perugia.
- GRIFFITH J., 1959. On the anatomy of two saurichthyid fishes, *Saurichthys striolatus* Bronn and *Saurichthys curioni* (Bellotti). *Proc. Zool. Soc. London*, 132: 587-606, Londra.
- GRIFFITH J., 1977. The Upper Triassic fishes from Polzberg bei Lunz, Austria. *Zool. Journ. Linn. Soc.*, 60: 1-93, Londra.
- HECKEL J.J., 1847. Fossile Fische von Raibl. *Heidingers Ber. d. Freunde d. Naturwiss.*, 3: 328 e sgg., Vienna.
- KNER R., 1866. Die Fische der bituminösen Schiefer von Raibl in Kärnten. *Sitzungsber. k. Ak. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl.*, 53: 152-197, Vienna.

79 > Esemplare di *Sargodon tomicus* dalla valle del Rio Seazza (Norico, Triassico Superiore; Preone).

- KROBICKI M. & GOLONKA J., 2009. Paleogeography of South-East Asia and its connection with distribution of Early Jurassic *Lithiopsis*-type bivalve builtup. *Geologia*, 35 (3/1): 79-90.
- JADOUL F. & NICORA A., 1979. L'assetto stratigrafico-paleogeografico del Trias medio-superiore della Val Aupa (Carnia orientale). *Riv. Ital. Paleont. Strat.*, 85 (1): 1-30, Milano.
- JADOUL F. & NICORA A., 1986. Stratigrafia e paleogeografia ladino-carnica delle Alpi Carniche orientali (versante nord della Val Canale, Friuli). *Riv. Ital. Paleont. Strat.*, 92 (1): 201-238, Milano.
- JADOUL F. & NICORA A., 2000. La discontinuità stratigrafica del Ladinico sommitale del Rio di Terra Rossa (Pontebbano-Tarvisiano, Alpi Giulie). *Riassunti com. orali e posters - 80° Riunione Estiva S.G.I.*, Soc. Geol. It.: 287-288, Trieste.
- LOMBARDO C. & TINTORI A., 2003. The ichthyofauna of the Zorzino Limestone. *Riv. Mus. Civ. Sci. Nat. "E. Caffi"*, 22: 59-61, Bergamo.
- MOJSISOVICS E.M. VON MOJSVÄR, 1869. Über die Gliederung der oberen Triasbildungen der ostlichen Alpen. *Jahrb. K.k. Geol. Reichsanst.*, 19 (1): 91-150, Vienna.
- MUSCIO G., 1988. *Sargodon tomicus* Plieninger, 1847 from the Norian of Val Preone (Udine, Italy). *Gortania. Atti Mus. Friul. St. Nat.*, 9: 57-66, Udine.
- MUSCIO G. & VENTURINI S., 1990. I giacimenti a pesci fossili nel Friuli orientale. In: TINTORI A., MUSCIO G., BIZZARINI F. (a cura), *Pesci fossili italiani scoperte e riscoperte*: 67-72, Milano.
- MUTTER R.J., 2002. Revision of the Triassic Family Colobodontidae sensu Andersson 1916 (emended) with a tentative assessment of Perleidiform interrelationships (Actinopterygii: Perleidiformes). Tesi inedita di Dottorato di Ricerca in Scienze Naturali, Università di Zurigo, Zurigo.
- PATTERSON C., 1964. A review of Mesozoic acanthopterygian fishes, with special reference to those of the English Chalk. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 247 (B): 213-242, Londra.
- RIEPEL O., 1981. The hybodont sharks from the Middle Triassic of Mte. San Giorgio, Switzerland. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 161 (3): 324-353, Stoccarda.
- ROGHI G., MIETTO P. & DALLA VECCHIA F.M., 1995. Contribution to the conodont biostratigraphy of the Dolomia di Forni (Upper Triassic, Carnia, NE Italy). *Mem. Sci. Geol.*, 48: 125-133, Padova.
- RÖHL H.-J., SCHMID- RÖHL A., FURRER H., FRIMMEL A., OSCHMANN W. & SCHWARK L., 2001. Microfacies, geochemistry and palaeoecology of the Middle Triassic Grenzbitumenzone from Monte San Giorgio (Canton Ticino, Switzerland). *Geol. Insubr.*, 6 (1): 1-13, Lugano.
- RUSCONI M.R., LOMBARDO C. & TINTORI A., 2007. Colobodontidae from the Upper Triassic (Carnian) of Friuli Venezia Giulia (Udine, NE Italy). *Gortania. Atti Mus. Friul. St. Nat.*, 28 (2006): 59-72, Udine.
- SCHWARZ W., 1970. *Birgeria stensioi* Aldinger. *Schweiz. Paläont. Abhandl.*, 89: 1-93, Basilea.
- SIRNA G., DALLA VECCHIA F.M., MUSCIO G. & PICCOLI G., 1994. Catalogue of Paleozoic and Mesozoic Vertebrates and Vertebrate localities of the Tre Venezie area (North Eastern Italy). *Mem. Sci. Geol.*, 46: 255-281, Padova.
- TINTORI A., 1982. Hypsisomatic Semionotidae (Pisces, Actinopterygii) from the Upper Triassic of Lombardy. *Riv. It. Paleont. Strat.*, 88 (3): 417-442, Milano.
- TINTORI A., 1990a. Le faune carniche di Raibl e Dognana. In: TINTORI A., MUSCIO G., BIZZARINI F. (a cura di), *Pesci fossili italiani. Scoperte e riscoperte*: 37-48, Milano.
- TINTORI A., 1990b. The vertebral column of the Triassic fish *Saurichthys* (Actinopterygii) and its stratigraphical significance. *Riv. It. Paleont. Strat.*, 96 (1): 96-102, Milano.
- TINTORI A., 2003. The Norian (Late Triassic) Calcare di Zorzino fauna from Lombardy (northern Italy): the state of the art. *Riv. Mus. Civ. Sci. Nat. "E. Caffi"*, 22: 52-57, Bergamo.
- TINTORI A., AVANZINI M., DALLA VECCHIA F.M., LOMBARDO C., RENESTO S. & RONCHI A., 2005. Il permotriassico marino - siti minori. In: BONFIGLIO L. (a cura), *Paleontologia dei Vertebrati in Italia*, *Mem. Mus. Civ. St. Nat. Verona, Sez. Scienze della Terra*, s. 2, 6: 29-40, Verona.
- TINTORI A., HITIJ T., JIANG D.Y., LOMBARDO C. & SUNG Z.Y., 2013. Triassic actinopterygian fishes: the recovery after the end-Permian crisis. *Integrative Zoology*. On-line 10/2013; DOI: 10.1111/1749-4877.12077.
- TINTORI A. & LOMBARDO C., 2018. The Zorzino Limestone Actinopterygian Fauna from the Late Triassic (Norian) of the Southern Alps. In TANNER, L. (ed.) *The Late Triassic World*: 315-50, Springer Verlag. DOI10.1007/978-3-319-68009-5_9. Stoccarda.
- TINTORI A., LOMBARDO C., JIANG D.Y. & SUNG Z.Y., 2011. "*Pholidophorus*" *faccii* GORTANI 1907: nuovi dati tassonomici. *Gortania. Geologia, Paleontologia, Paleontologia*, 32: 45-52, Udine.
- TINTORI A., LOMBARDO C. & KUSTATSCHER E., 2016. The Pelsonian (Anisian, Middle Triassic) fish assemblage from Monte Prà della Vacca/Kühwiesenkopf (Braies Dolomites, Italy). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 282/2: 181-200, Stoccarda.
- TINTORI A., MUSCIO G. & NARDON S., 1985. The triassic fossil fishes localities in Italy. *Riv. It. Paleont. Strat.*, 91 (2): 197-210, Milano.
- TINTORI A. & SASSI D., 1992. *Thoracopterus* Bronn (Osteichthyes: Actinopterygii): a gliding fish from the Late Triassic of Europe. *Journ. Vert. Paleont.*, 12 (3): 265-283, Lawrence.

- TOMMASI A., 1890. Rivista della fauna raibliana del Friuli. *Ann. R. Ist. Tecnico Udine*, s. 2, 8:1-78, Udine.
- ZAMBELLI R., 1980. Note sui Pholidophoriformes. IV contributo: *Pholidorhynchodon malzannii* n. g., n. sp. *Riv. Mus. Civ. Sci. Nat. "E. Caffi"*, 2: 129-160, Bergamo.
- ZAMBELLI R., 1990. Note sui Pholidophoriformes: VII contributo *Eopholidophorus forojuliensis* n. g., n. sp. *Gortania. Atti Mus. Friul. St. Nat.*, 11: 63-76, Udine.

Interreg
Italia-Österreich
European Regional Development Fund



ISBN 978 88 88192 611



**Geoparco delle
Alpi Carniche**
**Geopark
Karnische Alpen**



UDINE
MUSEI

**MUSEO FRIULANO
DI STORIA
NATURALE**