

2. TAFONOMIA*

2.1 – CONSIDERAZIONI GENERALI

2.1.1 – Introduzione

La tafonomia (Evremov, 1940) studia la storia degli organismi dalla morte o dai loro stadi preagonici al loro ritrovamento come fossili. A livello più generale si può dire che studia il processo di trasferimento di materia dalla biosfera alla litosfera (figg. 2.1; 8.1). Dunque, anche la formazione del petrolio e del carbone rientrano tra

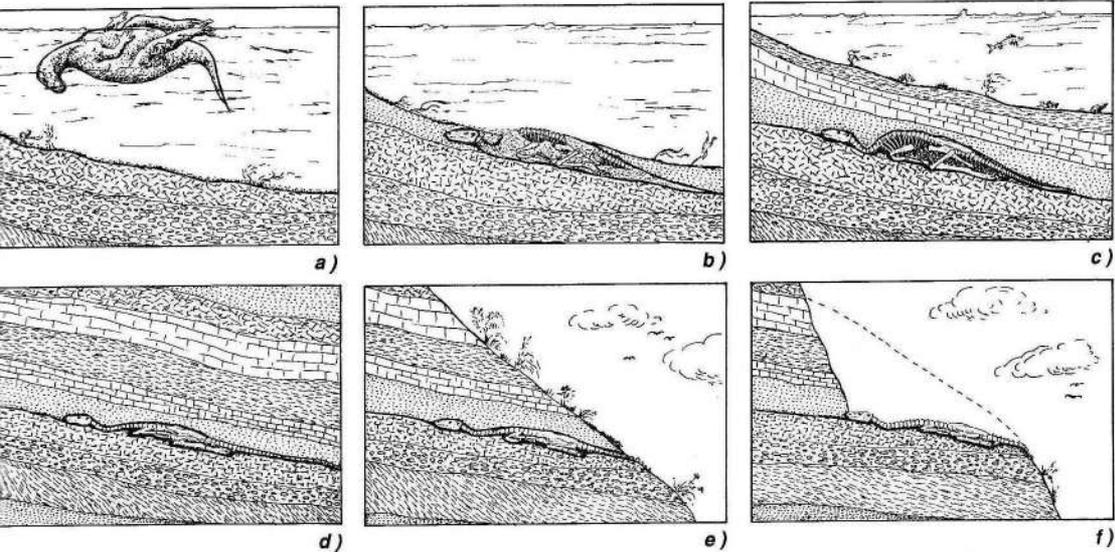


Fig. 2.1 – Successione degli eventi mostrandone come un organismo può diventare fossile ed arrivare fino a noi passando dalla biosfera alla litosfera. *a*) In un bacino lacustre (o marino) del Cretaceo inferiore arriva, probabilmente portato da un fiume, il cadavere di un *Iguanodon* (Dinosauri ornitiscchi). La carcassa galleggia per un certo tempo in quanto i gas di putrefazione dei visceri ne impediscono l'immediato affondamento. *b*) La carcassa dopo essersi deposta sul fondo, adagiandosi probabilmente su di un fianco, potrebbe venire ruotata in posizione prona da correnti di fondo. Successivamente, mentre le parti molli vengono via via distrutte, inizia il ricoprimento rapido di tutto l'organismo. *c*) La sedimentazione continua e il rettile, ormai ridotto al solo scheletro, è ricoperto e isolato in modo totale. *d*) Nuovi strati di sedimento si depongono su quel fondale e con l'aumentare del peso dei sedimenti, la carcassa viene via via compressa e stirata. *e*) L'antico fondo viene sollevato ed oggi ritroviamo quegli stessi strati a costituire il versante di una collina. *f*) L'erosione è molto attiva su quel versante e a poco a poco lo scheletro dell'*Iguanodon* torna ad affiorare (da A. Charig, 1979, con modifiche).

* In collaborazione con G. C. Parea.

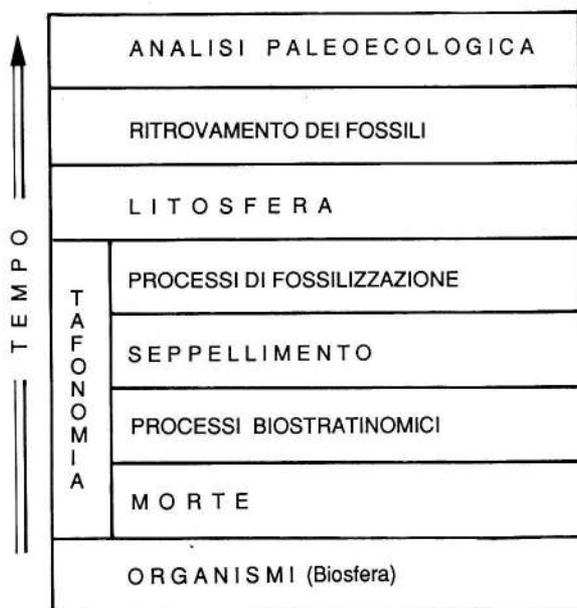


TABELLA 2.1 – La fossilizzazione s.l. trasferisce gradatamente, attraverso il tempo, mediante una serie di processi, i resti di un organismo dalla biosfera alla litosfera. Il suo ritrovamento, poi, permetterà di iniziare l'analisi paleoecologica.

le problematiche tafonomiche. Lo studio tafonomico, come vedremo, costituisce una premessa indispensabile alla analisi paleoecologica.

Nella tafonomia si distinguono quattro fasi fondamentali che si susseguono in ordine temporale (tab. 2.1): la morte degli organismi (§ 2.3), la storia dei loro resti fino al seppellimento (*biostratinomia*) (§ 2.4), il seppellimento definitivo (§ 2.5) e la loro successiva trasformazione diagenetica (§ 2.6).

La *fossilizzazione*, intesa in senso stretto, studia la storia dei resti degli organismi dal loro seppellimento al loro ritrovamento e analizza dunque i processi fisici, chimici e biologici che modificano tali resti e li trasformano in quel «prodotto» che viene definito un «fossile» (§ 1.1.4). Il termine «fossilizzazione s.l.» è spesso utilizzato per evidenziare la possibilità di conservazione dei resti di un organismo senza entrare in dettagli biostratinomici o diagenetici.

In generale è molto improbabile che le tracce o i resti di un organismo possano fossilizzare. Secondo Nicol (1977) solo l'8% delle specie animali attuali ha la possibilità di essere conservata nelle rocce sedimentarie come fossili; secondo altre valutazioni solo una specie su 5000 vissute nel passato ha potuto subire la fossilizzazione ed avere qualche probabilità di venire a far parte della documentazione paleontologica. Si tratta ovviamente di valutazioni teoriche e di numeri puramente indicativi che possono variare in relazione a numerosi fattori. È stato infatti calcolato che delle 3000 specie, con e senza parti dure, che popolano mediamente una scogliera corallina solo 50-75 hanno buone possibilità di fossilizzare; il rapporto è ancora inferiore se si considera un ambiente continentale come la sponda di un grande fiume dove, su 10.000 specie ivi viventi, solo 10-15 sono potenzialmente passibili di fossilizzazione.

Requisito fondamentale per la conservazione allo stato fossile delle spoglie di un organismo è che esse vengano sottratte il più rapidamente possibile a tutta una serie di agenti biologici, meccanici e chimici che tendono a distruggerle. È assolutamente necessario, cioè, che i resti di un organismo, dopo la sua morte, vengano sepolti più velocemente di quanto possano agire i processi distruttivi.

A parte casi eccezionali (depositi eolici, frane, coltri piroclastiche, ecc.) il seppellimento dei resti organici e la loro fossilizzazione avviene sempre in ambiente acquoso, dove i processi di sedimentazione possono frequentemente prevalere su quelli distruttivi; questo fatto limita grandemente le possibilità di conservazione degli organismi continentali.

Animali e piante che possiedono «parti dure» sia mineralizzate (ossa, gusci) sia non mineralizzate (lignina, chitina, collagene, ecc.) hanno migliori probabilità, rispetto a quelle che non le possiedono, di superare l'intervallo di tempo critico tra la morte e l'inclusione nel sedimento.

Le parti molli, costituite da carboidrati e proteine, di solito dopo la morte scompaiono rapidamente o subiscono radicali trasformazioni, soprattutto se hanno un alto contenuto in acqua. Di una medusa, costituita da oltre il 98% di acqua, non rimane nulla o, nella migliore delle ipotesi, solo la sua impronta costituita da un impalpabile velo carbonioso, mentre, ad esempio, le conchiglie dei molluschi, gli esoscheletri chitinofosfatici dei trilobiti o gli elementi scheletrici di molti vertebrati, resistono per un tempo considerevole alle aggressioni biologiche, meccaniche e chimiche (§ 2.4). Ne consegue che la documentazione paleontologica di specie o di gruppi provvisti di

TABELLA 2.2 - *La possibilità che i rappresentanti di un certo gruppo sistematico possano essere presenti allo stato fossile dipende, salvo casi eccezionali, dalla presenza di parti dure.*

GRUPPI	Presenza di parti dure	Frequenza allo stato fossile
FLAGELLATI	molto frequente	molto frequente
DIATOMEE	molto frequente	molto frequente
FORAMINIFERI	molto frequente	molto frequente
PROTILCIATI	molto frequente	molto frequente
SPOROZOI	molto frequente	molto frequente
CILIATI	molto frequente	molto frequente
PORIFERI	molto frequente	molto frequente
CELENERATI	molto frequente	molto frequente
CTENOFORI	molto frequente	molto frequente
FORONIDI	molto frequente	molto frequente
BRIOZOI	molto frequente	molto frequente
BRACHIOPODI	molto frequente	molto frequente
PLATEMINTI	molto frequente	molto frequente
NEMERTINI	molto frequente	raro
ECTOPROCTI	molto frequente	molto frequente
NEMATELMINTI	molto frequente	raro
PRIAPULIDI	molto frequente	molto frequente
ECHIURIDI	molto frequente	molto frequente
SIPUNCULIDI	molto frequente	raro
MOLLUSCHI	molto frequente	molto frequente
ANELLIDI	molto frequente	raro
POGONOFORI	molto frequente	raro
ONICOFORI	molto frequente	raro
TARDIGRADI	molto frequente	molto frequente
PENTASTOMIDI	molto frequente	molto frequente
ARTROPODI	molto frequente	molto frequente
CHETOGNATI	molto frequente	raro
ECHINODERMI	molto frequente	molto frequente
EMICORDATI	molto frequente	molto frequente
CEFALOCORDATI	molto frequente	molto frequente
CORDATI	molto frequente	molto frequente

= molto frequente = frequente
 = raro = assente

parti dure, sia mineralizzate sia non mineralizzate, è enormemente più ricca di quella dei taxa che ne sono privi i quali, solo occasionalmente (es. vari tipi di vermi, pogonofori, ecc.), possono fossilizzare (tab. 2.2). Ad esempio, in un gruppo relativamente recente come i mammiferi, si conosce circa lo stesso numero di specie fossili e di specie attuali, mentre in un gruppo molto più antico come gli insetti il numero delle specie fossili conosciute rappresenta solo una frazione minima del numero di quelle attuali.

Nella conservazione delle parti dure riveste un ruolo essenziale anche la loro composizione chimico-mineralogica e la loro struttura (architettura, microstruttura e ultrastruttura) che può essere molto varia anche all'interno di uno stesso taxon (fig. 2.2). Molto importante, ai fini della fossilizzazione, è inoltre la relazione tra le parti dure mineralizzate e quelle non mineralizzate. Quando, ad esempio, uno scheletro è costituito da parti connesse da tessuto organico che è soggetto ad una rapida disgregazione *post-mortem*, solo in casi di rapido seppellimento, si può arrivare alla sua completa conservazione. Nella maggior parte dei casi invece le singole parti vengono ritrovate isolate nei sedimenti come nel caso delle placchette delle coccosfere (coccoliti) e degli echinodermi (piastrine, ossicoli) (fig. 2.3). Dunque, solo le strutture scheletriche costituite da parti elementari distinte come le singole ossa, le singole valve dei brachiopodi e dei pelecipodi, i gusci dei gasteropodi e dei foraminiferi, ecc., anche se permeati da sostanza organica, presentano una elevata probabilità di conservarsi come «parti intere». In linea di principio quanto più è accentuata la mineralizzazione di una parte scheletrica, tanto più questa ha buone possibilità di conservarsi allo stato fossile. Il grado di mineralizzazione ha anche importanza nel deter-

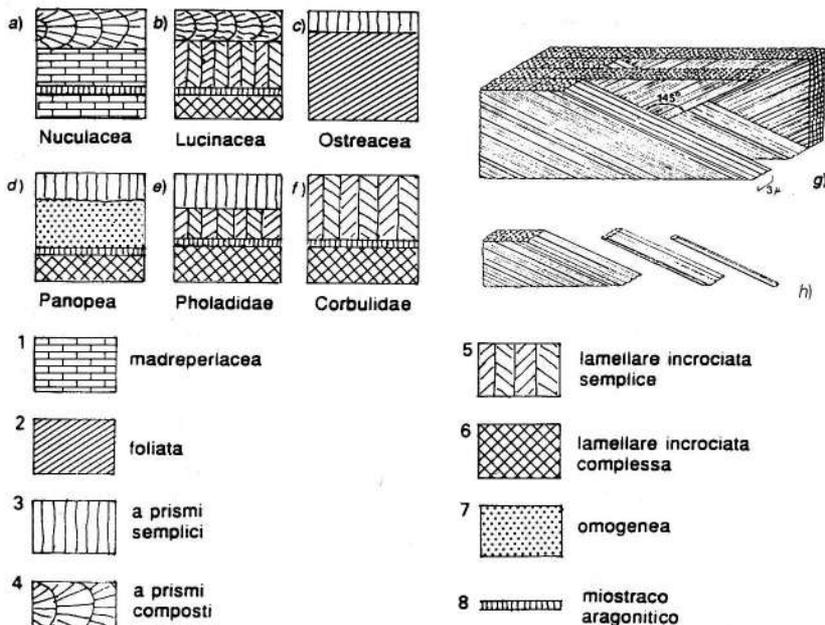
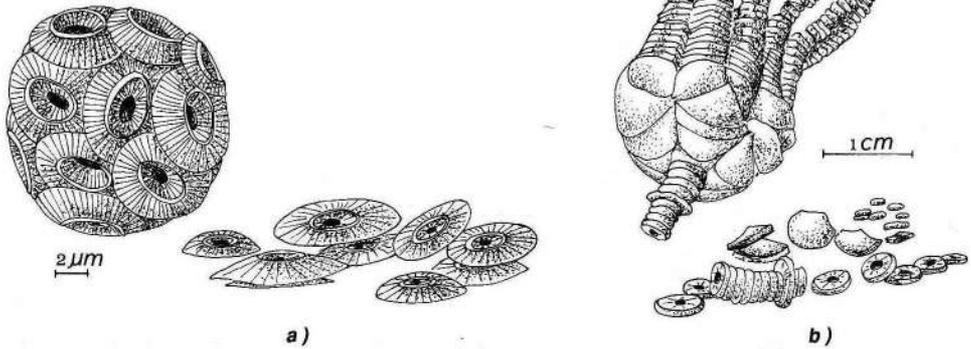


Fig. 2.2 – Architettura (a-f), microstruttura (1-8; g) e ultrastruttura (h) del guscio di alcuni gruppi di bivalvi. Visualizzazione tridimensionale della microstruttura lamellare incrociata (g) e dell'ultrastruttura delle singole lamelle con evidenziati i singoli cristalliti (h) (a-f da J.D. Taylor, 1973, con modifiche; g, h da G.F. Laghi & F. Russo, 1980, con modifiche).

Fig. 2.3 – Gli elementi che compongono lo «scheletro» di un fossile, piccolo o grande che sia, possono subire una rapida degradazione *post-mortem* e trovarsi dispersi nei sedimenti. Gli esempi riguardano (a) una coccosfera (*Crystallolithus hyalinus*) e (b) un crinoide (*Encrinurus liliformis*).



minare la conservazione preferenziale delle parti di uno stesso organismo. Così, ad esempio, tra gli artropodi, i trilobiti, che hanno un guscio ad elevata mineralizzazione rispetto a granchi ed aragoste, sono molto più comuni allo stato fossile. Nell'ambito dei vertebrati, ad esempio, gli otoliti (ossicini dell'apparato uditivo dei pesci) e i denti, essendo più mineralizzati, hanno maggiori possibilità di conservarsi delle altre parti scheletriche. Come conseguenza, nella documentazione paleontologica si ha la prevalenza non solo di certi tipi di organismi ma anche di certe parti degli organismi stessi.

La fossilizzazione è quindi un processo molto complesso influenzato dalla interazione di molteplici parametri ed in particolare controllato dalla composizione chimico-mineralogica e dalla struttura delle parti scheletriche degli organismi, da fattori biostratinomici (aggressioni biologiche, chimiche e meccaniche) e dall'ambiente in cui avviene la diagenesi.

2.2 – SOSTANZE CHE COSTITUISCONO GLI ORGANISMI VIVENTI

2.2.1 – Generalità

Da un punto di vista generale le spoglie degli organismi potenzialmente fossilizzabili sono costituite da *materia organica* e da *sostanze minerali* che sono sempre più o meno intimamente associate. La materia organica è costituita da una grande varietà di composti del carbonio. Immediatamente dopo la morte di un organismo, i processi putrefattivi (§ 2.4.1a) e ossidativi demoliscono le complesse molecole di materia organica riducendole ai singoli elementi chimici o a composti molto semplici come per esempio la CO_2 .

Dal punto di vista paleontologico, ossia da quello della fossilizzabilità, è opportuno distinguere fra *parti molli* e *parti dure* degli organismi. Le prime, che sono composte

essenzialmente di acqua, costituiscono la muscolatura, i tessuti adiposi e connettivi, e in genere gli organi interni degli animali, mentre nei vegetali solo i liquidi cellulari e la linfa possono considerarsi «parti molli». Le seconde rappresentano invece i tessuti più consistenti che costituiscono, quando presenti, le impalcature portanti e le strutture scheletriche degli organismi.

2.2.2 – Le parti non mineralizzate

Nell'insieme, tutte le sostanze organiche si possono riunire in due grandi gruppi: *idrati di carbonio*, composti essenzialmente da carbonio, ossigeno e idrogeno, e *grassi* e *proteine* che oltre a questi elementi contengono azoto ed in alcuni casi tracce di zolfo e di pochi altri elementi del tutto accessori.

Nell'ambito delle sostanze non mineralizzate che costituiscono gli organismi rientrano sia parti molli sia parti dure. Le parti molli sono costituite essenzialmente da idrati di carbonio, proteine e grassi. Altre particolari sostanze organiche, come la *chitina* e le *scleroproteine* oppure la *lignina* o la *cutina*, fanno invece parte delle parti dure. Queste sono insolubili e non sono facilmente distrutte dalla putrefazione. La chitina, un polisaccaride azotato a lunga catena lineare, si rinviene negli artropodi (trilobiti, crostacei e insetti), nei brachiopodi, negli anellidi, nei celenterati e nei briozoi (tab. 2.3). Essa è spesso associata a calcite (artropodi, anellidi, briozoi) o a fosfato di calcio (brachiopodi, celenterati, artropodi). Nei protisti (esempio foraminiferi) è spesso presente un composto pseudochitinoso, la *tectina*, che ha la capacità di agglutinare particelle detritiche organogene o inorganiche. Le scleroproteine, o proteine fibrose, sono un gruppo di sostanze complesse, come il *collagene*, la *cheratina* e la *conchiolina*, formate da catene di aminoacidi.

Il *collagene*, che generalmente assume diverse denominazioni a seconda del gruppo in cui è presente, è molto abbondante negli anellidi e nei cordati ed è presente con una certa frequenza nei poriferi, nei brachiopodi e negli echinodermi. Esso costituisce inoltre la quasi totalità delle parti dure di certi organismi esclusivamente fossili e di notevole importanza stratigrafica quali chitinozoi e Graptolithina (emicordati) (tab. 2.3). Nei graptoliti il collagene si riduce, il più delle volte, ad una replica di carbone (Palmer & Rickards, 1991) (§ 2.6.1b). La *cheratina* si trova solo nei cordati dove è presente in grande quantità nei peli e nelle unghie. La *conchiolina* è secreta dai molluschi ed entra nella composizione dei loro gusci assieme ai carbonati di calcio.

La *cellulosa* è il costituente principale della parete cellulare delle piante superiori (Spermatofite) ma anche di molte alghe (Clorofite) (tab. 2.3). Altre sostanze come *suberina*, *lignina* e *cutina* entrano a far parte di tronchi e foglie e sono più resistenti della cellulosa. Il componente vegetale più resistente di tutti è tuttavia la *sporopollenina*, una sostanza ad alto peso molecolare e ad alta polimeria simile alla suberina e alla cutina che conferisce grande potenzialità di fossilizzazione a pollini, dinoflagellati, tasmanitidi e acritarchi.

2.2.3 – Le parti mineralizzate

Gli organismi del passato e quelli attuali hanno prodotto e producono una notevole varietà di sostanze organiche e inorganiche per costruire le loro parti dure, scheletriche e non, come è riassunto schematicamente nella tabella 2.3 (Lowenstam & Wei-

TABELLA 2.3 – Distribuzione dei principali minerali biogenici e delle più comuni sostanze organiche nei principali gruppi di organismi di importanza paleontologica (Compilato su dati di Lowenstam & Weiner, 1989, con modifiche).

TAXA		SOSTANZE INORGANICHE				SOSTANZE ORGANICHE			ALTRE SOSTANZE
		Calcite	Aragonite	Fosfati	Silice	Chitina	Cellulosa	Collagene	
Monera	CIANOFITE		•••••				•••••	•••••	
P R O T I S T I	ACRITARCHI								
	DINOFAGELLATI	•••••			•••••				
	TASMANITIDI								
	COCCOLITOFORIDI		•••••						
	EBRIIDI								
	SILICOFAGELLATI								
	FORAMINIFERI				•••••			•••••	
	CALPIONELLIDI			•••••					
	CHITINOZOI								
	DIATOMEE								
	RADIOLARI							•••••	
Piante	CLOROFITE	•••••						•••••	
	CAROFITE								
	RODOFITE		•••••						
	SPERMATOFITE	•••••			•••••				
	RECEPTACULITIDI							•••••	
A N I M A L I	PORIFERI		•••••					•••••	
	ARCHEOCIATIDI							•••••	
	CELENERATI (+ CONUL.)							•••••	
	MOLLUSCHI					•••••		•••••	
	IOLITI								
	TENTACULITI								
	ANELLIDI		•••••					•••••	
	ARTROPODI				•••••			•••••	
	BRIZOI		•••••					•••••	
	BRACHIOPODI		•••••					•••••	
	ECHINODERMI			•••••	•••••			•••••	
	POGONOFORI								
	CONODONTOFORIDI								
	EMICORDATI								
CORDATI	•••••					•••••	•••••		

Molto frequente Frequente Raro Assente

ner, 1989). Alcune di queste sostanze, riportate nell'ultima colonna della tabella citata, sono molto rare (es. solfato di stronzio, barite e ossidi di ferro) oppure sono presenti solo in gruppi poco numerosi. Fra le sostanze inorganiche, tre sono i composti di notevole importanza: carbonato di calcio (CaCO_3), silice (SiO_2) e fosfato di calcio $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH}$.

Il carbonato di calcio è certamente il materiale scheletrico più abbondante e diffuso sia negli organismi viventi sia nei fossili. In effetti le parti dure mineralizzate degli organismi marini, inclusi molti protisti (foraminiferi, coccolitoforidi) e molte alghe (Clorofite, Carofite, Rodofite), sono costituite di carbonato di calcio. Il carbonato di calcio viene depositato dagli organismi in tre differenti forme cristallografiche: calcite, aragonite e vaterite, che differiscono per la disposizione geometrica degli atomi nel

reticolo cristallino. La vaterite¹ è poco diffusa e viene sporadicamente segnalata solo in molluschi, artropodi e cordati. La calcite è senz'altro la fase cristallina più frequentemente usata dagli organismi; quella fissata dagli organismi marini intrappola spesso nel reticolo cristallino piccole quantità, variabili da caso a caso, di ioni magnesio per cui si parla di calcite bassomagnesiaca (LMC) ed altomagnesiaca (HMC). Normalmente le parti dure sono composte o di calcite o di aragonite, ma alcuni molluschi (gasteropodi e bivalvi) e briozoi possono presentare entrambe le fasi mineralogiche. Nella maggior parte dei gruppi tassonomici sono presenti rappresentanti sia con gusci aragonitici sia calcitici (tab. 2.3).

La silice è molto meno frequente e costituisce il guscio solo di alcuni gruppi primitivi come certi taxa dei protisti (diatomee, silicoflagellati, radiolari, ebridi), e dei poriferi (esactinellidi, demosponge). Eccetto che per poche spugne di grandi dimensioni, gli scheletri di silice sono molto sottili.

Il fosfato di calcio costituisce la parte mineralizzata più importante delle ossa e dei denti dei vertebrati (cordati) e forma i gusci di una classe di brachiopodi (i Lingulata), le teche dei conularidi, i conodonti ed è inoltre presente nei carapaci dei trilobiti. Negli invertebrati la frequenza del fosfato di calcio è apparentemente maggiore nelle forme fossili che non in quelle attuali (vedi anche § 5.8). Tutte le parti dure in fosfato di calcio sono relativamente stabili, insolubili e si conservano facilmente allo stato fossile. I resti fosfatici e silicei sono facilmente estraibili, senza danno alcuno, dalle rocce carbonatiche con attacchi chimici particolari (acido acetico, acido cloridrico opportunamente diluiti).

2.3 — MORTE DEGLI ORGANISMI

La *morte degli organismi* è un processo che si colloca al limite tra l'indagine paleoecologica e quella biostratinomica. In ogni caso la morte degli organismi rappresenta l'inizio della loro storia come fossili potenziali.

È statisticamente improbabile che gli organismi giungano alla fine del loro ciclo biologico. Le cause di «morte prematura» (figg. 2.4; 6.33 *a*) sono molto varie (predazione, soffocamento, avvelenamento, azione di parassiti, variazioni dei parametri ambientali, ecc.) e rivestono una importanza fondamentale sia per il processo di fossilizzazione sia per la ricostruzione paleoambientale. Solo raramente, tuttavia, è possibile risalire nei fossili alle cause della morte come accade per gli insetti o i piccoli rettili inglobati nell'ambra (fig. 2.41), per i mammiferi intrappolati nell'asfalto (fig. 2.40) o quando sono evidenti le tracce di predazione. L'esempio più classico e più comune di morte per predazione è rappresentato dalle perforazioni da parte di gasteropodi predatori sui gusci di altri gasteropodi e di bivalvi (fig. 2.5); oppure dalle tipiche figure di predazione prodotte dai granchi sulle conchiglie dei gasteropodi (fig. 7.43). Più rari, ma certamente più famosi, sono gli esempi dell'ammonite del Cretacico del Sud Dakota con i fori lasciati dai denti di un mosasauro (fig. 2.6) e del pesce fossilizzato nella cavità addominale di un pesce gigante del Cretacico del Kansas. È noto anche il caso di un predatore che non ha saputo valutare correttamente le possibilità del proprio tubo digerente ed è morto assieme alla sua preda (fig. 2.7).

¹ La vaterite è una fase metastabile del carbonato di calcio avente simmetria esagonale, la cui formazione è essenzialmente dovuta ad azioni biochimiche (è stata trovata in gusci giovanili di alcuni gasteropodi).

Fig. 2.4 – La mortalità in una comunità a *Cardium edule* delle pianie di marea del Mare del Nord è molto più elevata tra gli individui giovani che non negli adulti (da Ziegler, 1983 con modifiche).

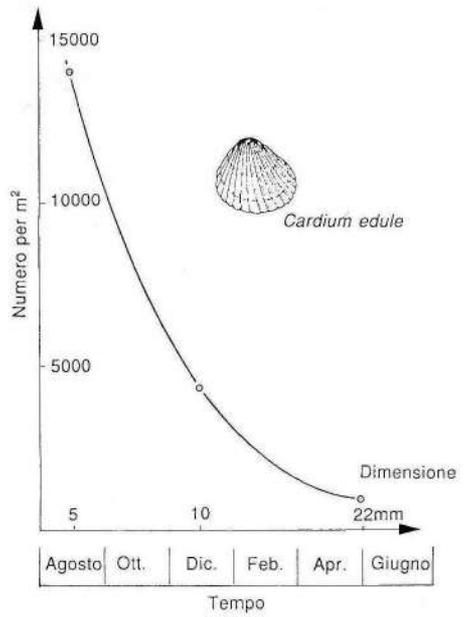
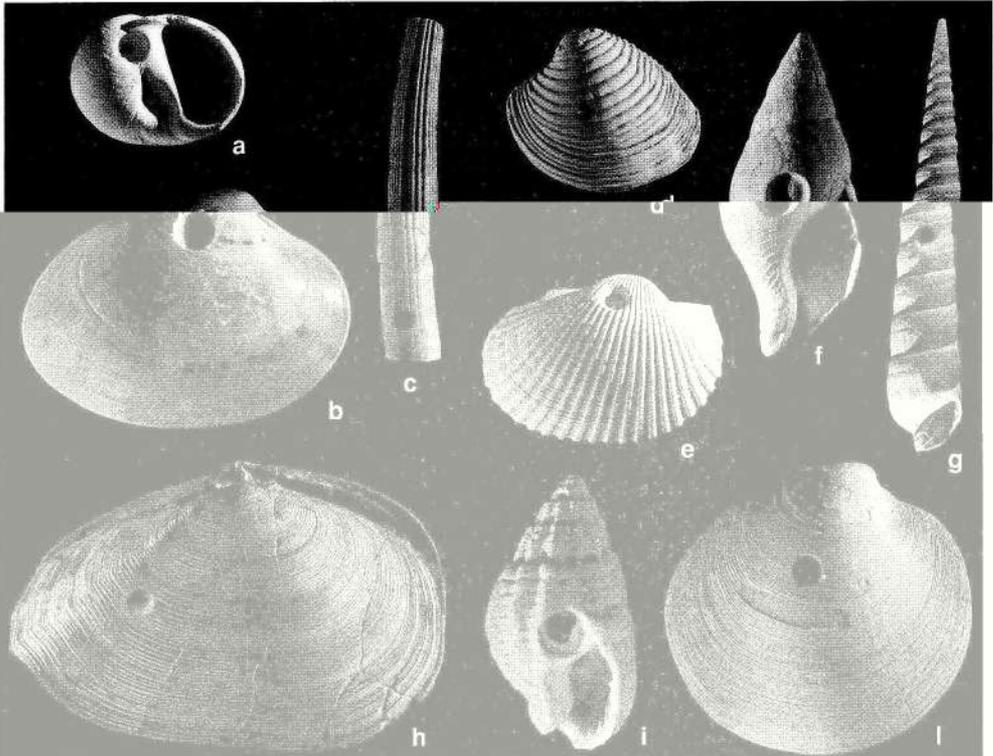


Fig. 2.5 – Fori di predazione in alcuni molluschi (bivalvi, gasteropodi, scafopodi) del Plio-Pleistocene italiano: a) *Lunatia helicina*; b) *Callista chione*; c) *Dentalium sexangulum*; d) *Chamelea gallina*; e) *Anadara diluvii*; f) *Buccinulum (Euthria) corneum*; g) *Terebra acuminata*; h) *Tellina planata*; i) *Nassa reticulata*; l) *Dosinia* sp. (Foto Istituto di Paleontologia, Modena).



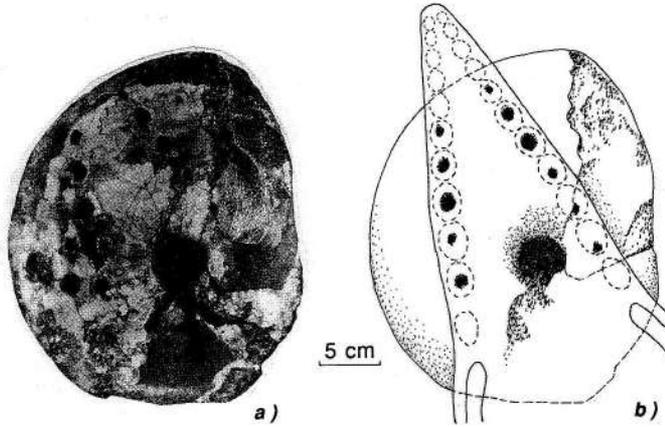


Fig. 2.6 – Una ammonite (a) appartenente al genere *Placentieras* che viveva nei mari cretacei del Sud Dakota (USA) ha costituito la preda di un mosasauro. La disposizione e le dimensioni dei fori lasciati dai denti sulla conchiglia hanno permesso di stabilire il profilo della mascella superiore (b) e quindi l'identità del predatore (da Kauffmann & Kesling, 1960).

Altre volte la morte è sopraggiunta durante il parto come per la femmina di ittiosauro appartenente al genere *Stenopterygius* (Giurassico inferiore di Holzmaden, Germania) che si è fossilizzata con alcuni embrioni ancora nel ventre e un «piccolo» in via di espulsione² (fig. 2.8). Considerando lo stato di conservazione ottimale dei reperti si può tuttavia ipotizzare che il «parto», o almeno la parte rimasta incompiuta di esso e testimoniata dal reperto fossile, sia avvenuto in acque anossiche e che la morte sia dunque sopravvenuta per asfissia. È inoltre classico il caso di morte per malattie del tessuto osseo riscontrato in diversi esemplari di *Ursus spelaeus* del Pleistocene delle Prealpi (Fabiani, 1903; Cadeo, 1956).

La competizione ecologica è certamente una causa comune di morte ma è molto difficile, nei fossili, risalire ad un rapporto di causa ed effetto. Le variazioni ambientali rappresentano infine una delle più frequenti e prevedibili causa di morte. Eventi eccezionali come avvelenamenti da alghe dinoflagellate, variazioni repentine del tenore di ossigeno, apporti sedimentari istantanei che causano il seppellimento ed il soffocamento dell'organismo, sono tra le cause più comuni. È classico, ad esempio, il caso degli artropodi (limuli, decapodi, ecc.) trovati fossilizzati alla fine delle loro tracce nel calcare litografico di Solnhofen. Secondo le ultime interpretazioni (Viohl, in Boucot, 1990) questi organismi potrebbero essere morti in seguito ad avvelenamento delle acque causato da proliferazione abnorme di dinoflagellati o altre alghe microscopiche (fig. 2.9).

La rapidità con cui si manifesta una variazione ambientale e la eventuale possibilità di adattamento o di fuga degli organismi costituiscono le due varianti principali da prendere in considerazione. È evidente infatti che gli organismi sessili (fig. 2.10) o dotati di movimenti limitati non hanno la possibilità di abbandonare rapidamente l'ambiente divenuto improvvisamente sfavorevole fino al punto da determinarne la morte. Per valutare il rapporto di interazione tra la rapidità dell'evento e la capacità di reazione di un organismo si può citare il caso classico della scogliera corallina. Nel caso in cui l'innalzamento del livello marino sia più veloce della crescita della barriera

² Gli ittiosauri, rettili marini estinti col Mesozoico, erano *ovovivipari*, cioè partorivano i piccoli nati da uova, simili a quelle degli *ovipari*, ma trattenute dentro l'ovidotto fino al completo sviluppo dell'embrione.

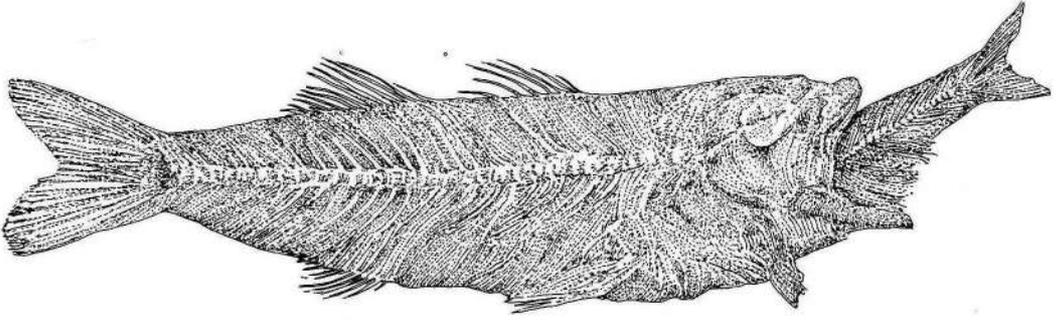


Fig. 2.7 – Un raro caso di documentazione paleontologica: la preda (un'aringa, *Knighitia eocena*) ha provocato la morte per «soffocamento» del predatore (un pesce persico, *Mioplosus labracoides*). Eocene inferiore dello Wyoming (USA) (ridisegnato da una foto di L. Grande).

corallina allora si arriva alla morte dell'intera colonia; ma se invece l'innalzamento del livello del mare è lento allora la colonia può sopravvivere accrescendosi in senso verticale. Anche nel caso di una diminuzione del livello del mare la colonia può sopravvivere, sviluppandosi orizzontalmente, solo se la variazione eustatica non è molto rapida.

La morte degli organismi è quindi la condizione iniziale che permette ai processi tafonomici di agire sulle spoglie degli organismi stessi. Questi processi dipendono in gran parte da fattori esterni ma sono prima di tutto condizionati dalla composizione e dalla struttura dell'organismo stesso.

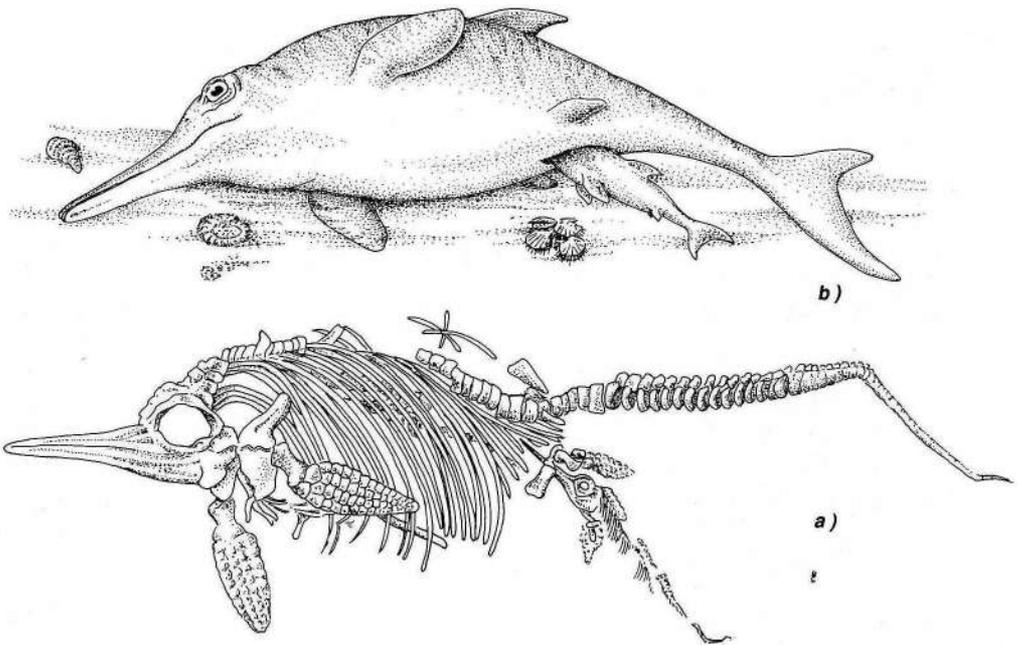


Fig. 2.8 – a) Femmina di ittiosauro (gen. *Stenopterygius*) morta mentre stava dando alla luce un piccolo. Alcuni embrioni si intravedono all'interno della cavità addominale. b) Ricostruzione dell'animale completo sulla base della figura precedente. Lunghezza dell'esemplare, circa 2 metri. Giurassico inferiore, Toarciano (Schwarzjura della Germania, Zell presso Holzmaden) (disegno G. Leonardi).

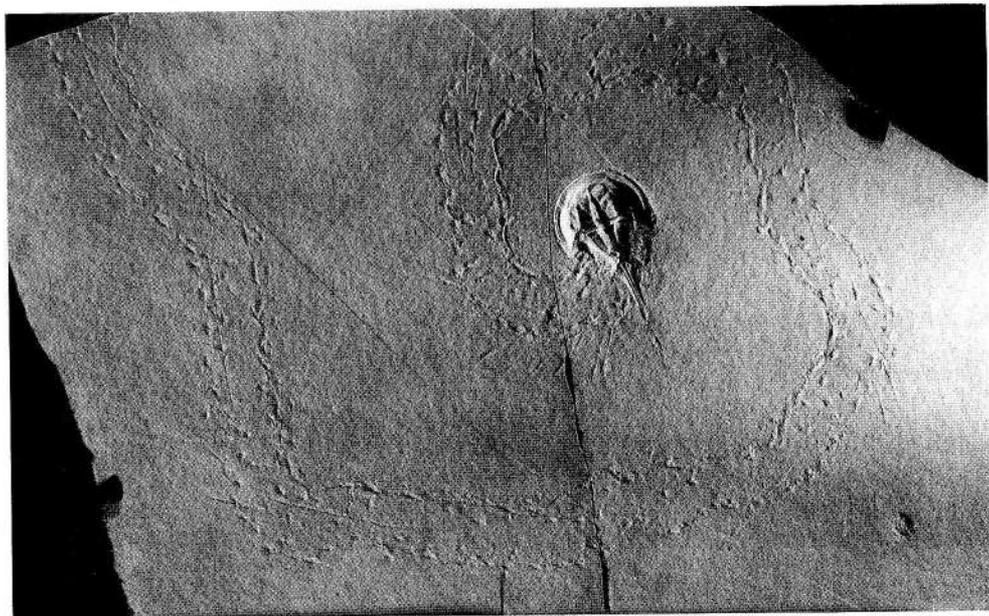


Fig. 2.9 – Esempio di *Kouphichnium walchi* Nopsca, 1923 fossilizzato al termine della sua traccia («Solnhofener Plattenkalke», Giurassico sup. della Baviera, Germania). Larghezza dello scudo cefalico 92 mm. (Per gentile concessione del Dr G. Viohl, Jura Museum, Eichstätt – Campione esposto nel Solnhofener Aktievereiner Museum).



Fig. 2.10 – Piante fossili in posizione di vita appartenenti al genere *Taxodioxylon*. Foresta fossile di Dunarobba (Perugia). Pleistocene inferiore (foto E. Serpagli).

2.4 — PROCESSI BIOSTRATINOMICI

La *biostratinomia* analizza la storia sedimentaria delle spoglie degli organismi, vale a dire prende in considerazione tutti quei processi che avvengono tra la morte e il seppellimento definitivo (Weigelt, 1919). I processi biostratinomici modificano sempre, più o meno profondamente, le caratteristiche intrinseche delle spoglie degli organismi e i loro rapporti di frequenza. L'esatta comprensione di tali processi è fondamentale sia per interpretare correttamente i processi di fossilizzazione sia per poter effettuare studi di paleobiologia e paleoecologia. Lo studio dei processi biostratinomici attuali (indicato come *actuopaleontologia*) costituisce una base di conoscenze indispensabili per effettuare studi paleobiostratinomici.

I processi biostratinomici sono molto complessi, diversificati e, nella maggioranza dei casi, si verificano contemporaneamente e spesso i loro effetti si sommano e si intensificano sinergicamente.

2.4.1 — Necrolisi

Col termine *necrolisi*, che inizia subito dopo la morte di un organismo, si intende generalmente la decomposizione biologica delle parti non mineralizzate di un organismo prima del seppellimento (Seilacher, 1978). In questa sede, il termine «necrolisi» è inteso in senso più ampio, fino a comprendere anche processi di decomposizione non biologica della materia organica come la combustione e le dirette conseguenze che la decomposizione ha sulle parti mineralizzate degli organismi.

a) DECOMPOSIZIONE DELLA MATERIA ORGANICA

Questo processo è rappresentato essenzialmente dalla *putrefazione* delle sostanze proteiche, dei grassi e degli idrati di carbonio (§ 2.6.1a). La putrefazione svolge una funzione fondamentale nel quadro della degradazione della materia organica. Essa permette di ridurre a composti estremamente semplici, nuovamente riutilizzabili, tutte le sostanze organiche comunque complesse che sono sintetizzate dagli organismi viventi e che vengono rimesse in circolo alla loro morte. Questo processo che è prodotto da muffe, batteri e funghi, è facilitato da temperature relativamente elevate e porta essenzialmente ad una ossidazione più o meno profonda dei materiali sui quali opera. Quando non venga bloccato dall'instaurarsi di un ambiente strettamente anaerobico porta alla totale distruzione della materia organica con importanti conseguenze sulle modalità di conservazione delle parti mineralizzate.

b) DISARTICOLAZIONE

Alla morte di un organismo, se i processi putrefattivi hanno la possibilità di svolgersi in modo sufficientemente intenso prima che si realizzi il seppellimento finale (fig. 2.11), inizia la *disarticolazione* delle parti scheletriche. Ciò avviene in quanto gusci e scheletri sono in genere costituiti da parti elementari distinte (valve, radioli, ossa, ecc.) tenute assieme tra di loro e con il resto dell'organismo da tessuti connettivi. La disarticolazione viene completata, dopo l'azione dei fenomeni putrefattivi, dall'applicazione di «forze» (correnti, moto ondoso, ecc.) o dall'intervento di pro-

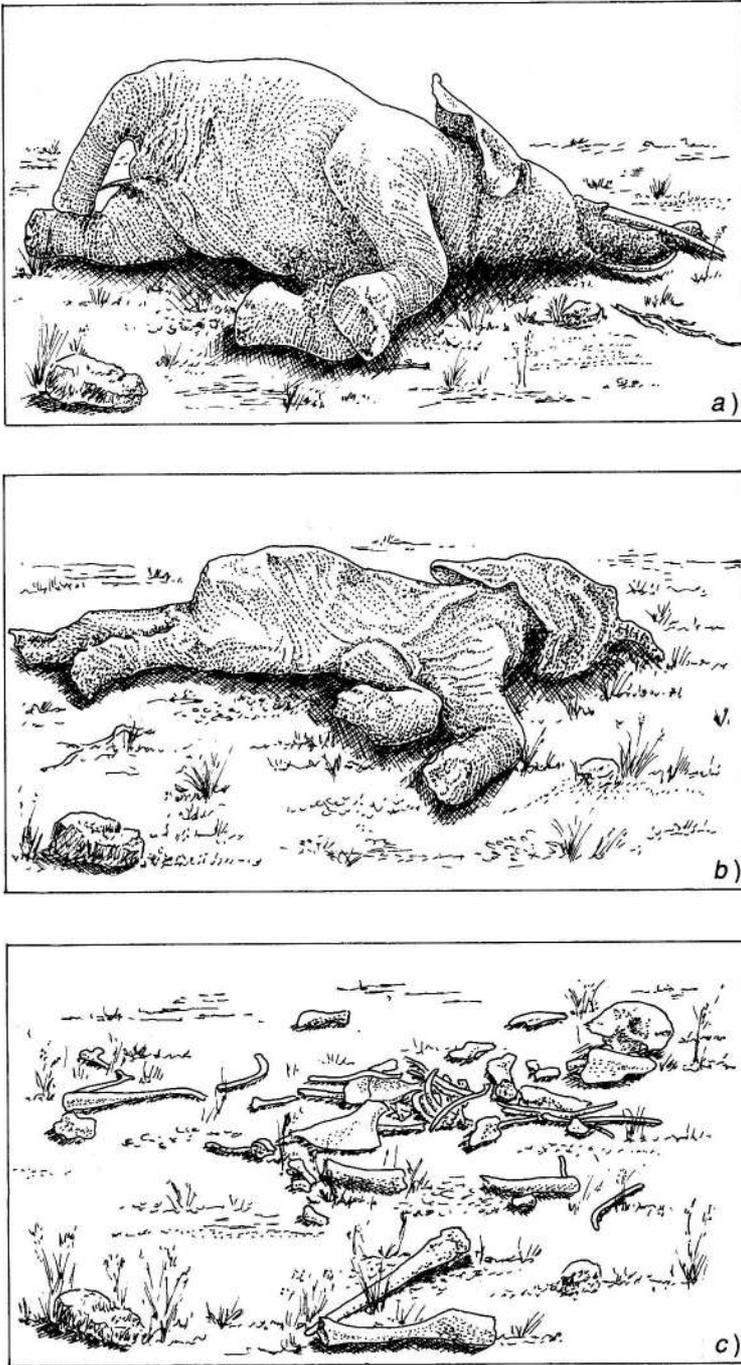


Fig. 2.11 – Necrolisi (putrefazione e disarticolazione) di un elefante morto nella savana africana. Le immagini sono state riprese tre giorni (a), tre settimane (b) e un anno (c) dopo la morte (ridisegnato da Coe, in Behrensmayer & Hill, 1980).

cessi particolari (bioturbazione, ecc.) in grado di separare gli elementi scheletrici. Per *disarticolazione* si intende quindi la separazione degli elementi dello scheletro o del guscio lungo le aree di articolazione dopo la distruzione dei tessuti connettivi (fig. 2.60f).

La complessità di questo processo è, ovviamente, tanto più accentuata quanto più « articolato » è l'apparato scheletrico dell'organismo. Pertanto la disarticolazione può, all'interno di uno stesso gruppo come i molluschi, essere più o meno semplice comportando la separazione di una valva dall'altra (bivalvi) o della conchiglia dall'opercolo (gasteropodi, ammoniti), o può divenire più complessa come nel caso dei poli-placofori costituiti da numerose placche articolari. Per esempio, nel caso dei bivalvi, dopo la morte, in seguito al rilassamento dei muscoli ed alla azione antagonista del legamento elastico, le valve si aprono. Se la conchiglia non viene rapidamente sepolta, la disarticolazione avviene come conseguenza della necrolisi dei muscoli e del legamento e di una successiva azione di correnti o altre cause. In un ambiente ad alta energia il processo può completarsi in qualche decina di ore (fig. 2.12) (Driscoll & Weltin, 1973). Nei gasteropodi e nelle ammoniti si verifica quasi sempre la separazione dell'opercolo dal guscio e in alcuni casi (ammoniti) la fossilizzazione delle due parti può avvenire in aree anche molto lontane tra di loro (es. Calcari ad Aptici dell'Appennino centrale).

La disarticolazione è un fenomeno particolarmente accentuato nei coccolitoforidi (fig. 2.3a), negli echinodermi, negli artropodi e nei vertebrati dove gli scheletri completi, costituiti da numerosi elementi, sono conservati interi solo qualora i singoli

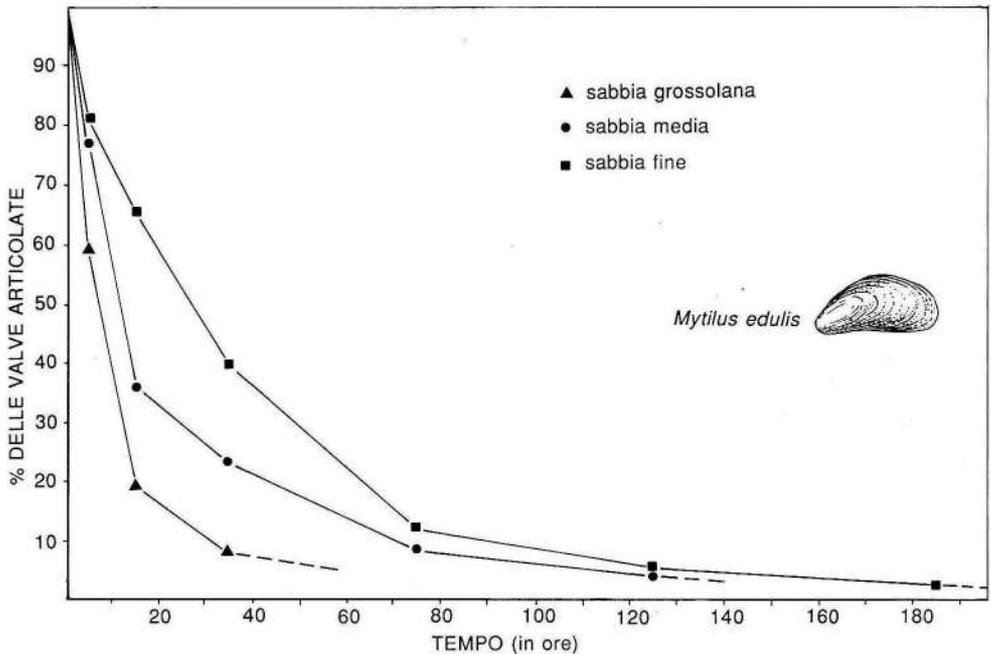


Fig. 2.12 - La percentuale di disarticolazione delle valve in popolazioni di *Mytilus edulis* sottoposte ad una azione abrasiva è grandemente influenzata dall'energia meccanica dissipata nell'ambiente che condiziona la granulometria del sedimento (da Driscoll & Weltin, 1973).

individui siano stati sepolti completamente in ambienti privi di predatori e di limivori e con energia meccanica nulla. Echinodermi come pelmatozoi ed echinidi presentano diversi gradi di disarticolazione, fino a raggiungere una disgregazione completa degli elementi scheletrici. Nei crinoidi, ad esempio, le braccia e lo stelo si staccano dal calice e, successivamente, ogni grosso frammento si scinde nelle sue parti elementari (piastrine poligonali, articoli, ecc.; fig. 2.3b). Le ben note « encriniti », tipiche delle facies di *middle shelf*, sono rocce formatesi dall'accumulo di articoli dello stelo e di altre parti scheletriche di crinoidi. Negli echinidi, i radioli (aculei) si staccano dallo scheletro entro pochi giorni dalla morte (7 giorni per alcuni echinidi attuali del Mare del Nord) e tempi analoghi richiede la disarticolazione degli artropodi. Nei trilobiti, in particolare, si osservano frequentemente fenomeni simili ma bisogna tener presente che in questi organismi, la disarticolazione delle parti scheletriche come *cephala*, segmenti toracici, *pigidia*, non è dovuta solo alla necrolisi ma è la normale conseguenza delle mute di accrescimento (fig. 2.13).

Il fenomeno della disarticolazione, infine, ricorre con maggiore frequenza nei vertebrati, dove varia in modo determinante anche in funzione al tipo di ambiente (acquatico o terrestre). Per i vertebrati uccisi da predatori in ambiente continentale si ha una disarticolazione molto accentuata; basti pensare allo smembramento prodotto da felini e canidi sulle carcasse di erbivori di ogni tipo ed alla distruzione effettuata da questi predatori di una certa parte delle ossa.

Nel caso di vegetali, la necrolisi può produrre effetti molto diversi a seconda delle dimensioni e della struttura del vegetale considerato. I vari segmenti di alcune alghe calcaree (es. *Halimeda*) si separano dopo la putrefazione e possono dare accumuli in qualche modo analoghi a quelli degli articoli di crinoidi. Sempre tra i vegetali occorre distinguere il processo di disarticolazione vero e proprio dalla « dispersione » di parti durante la vita. Infatti, ad esempio, arbusti ed alberi disperdono nell'ambiente circostante, ogni anno della loro vita, una grande quantità di foglie, pollini, fiori e frutti, tutte strutture potenzialmente fossilizzabili. È proprio da questo processo di dispersione e dalla quasi totale impossibilità di risalire all'ex vivo che ha prodotto le varie

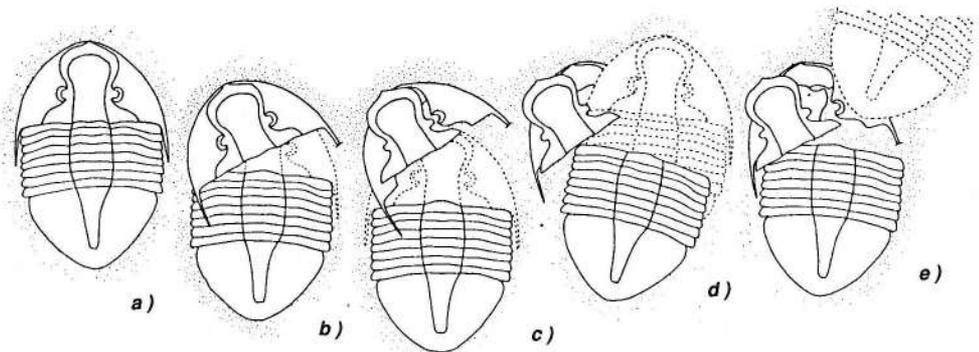


Fig. 2.13 – Disarticolazione di un trilobite come conseguenza delle mute di accrescimento. Partendo dall'esoscheletro completo (a) inizia la disarticolazione del *cephalon* dal *torax* (b) mediante rotazione in senso antiorario del *cephalon* attorno ad una spina genale che ha funzionato da punto di ancoraggio (c). Sempre in questa fase il *cranidium* inizia a staccarsi dal resto del *cephalon* lungo le suture facciali e quando il distacco è ormai completo (d) il trilobite abbandona definitivamente il vecchio esoscheletro (e) (da Ludvigsen, 1979).

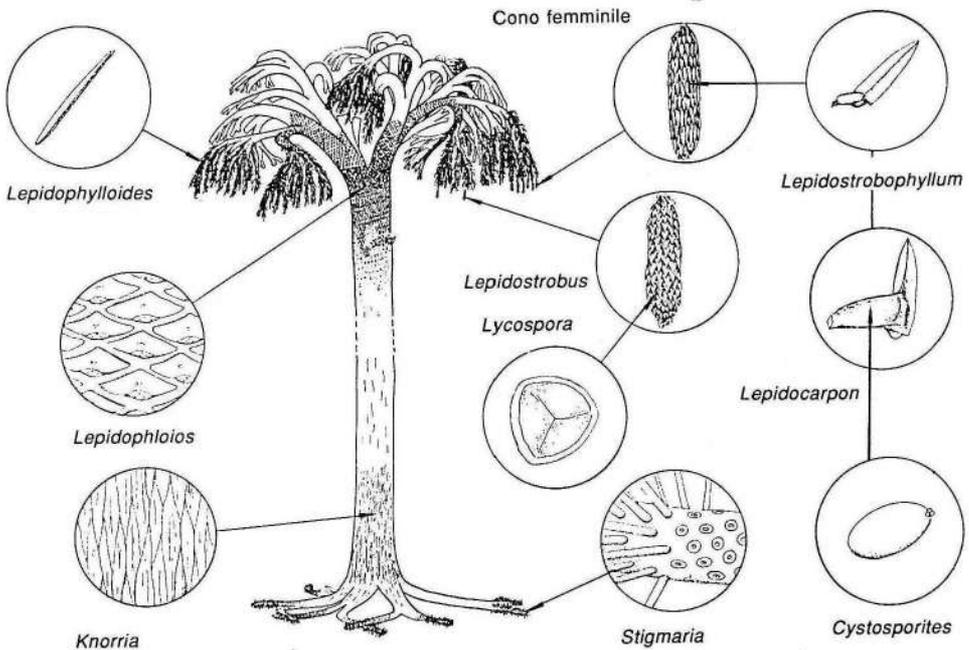


Fig. 2.14 – Negli organismi vegetali, prima della probabile disarticolazione *post-mortem*, si verifica quel particolare tipo di disarticolazione costituito dalla produzione di foglie, fiori, frutti, spore e pollini che si distaccano dall'albero stesso durante il suo ciclo vitale. Così si è scoperto che le porzioni di apparato radicale attribuite al genere *Stigmaria*, le parti di corteccia attribuite al genere *Knorria* e al genere *Lepodophloios* non sono altro che parti diverse di una singola licofta arborea del Carbonifero. Prodotte da questa licofta sono poi risultate le foglie (*Lepidophylloides*), i coni microsporangiali (*Lepidostrobus*) che hanno originato le microspore (*Lycospora*) ed anche gli sporofilli (*Lepidostrophyllum*) con le relative macrospore (*Cystosporites*) queste ultime originate dai coni macrosporangiali femminili. Gli stessi sporofilli, se permineralizzati, sono stati chiamati *Lepidocarpon* (da Thomas & Spiecer, 1987, con modifiche).

parti, che ha avuto origine l'esigenza di denominarle con nomi generici e specifici diversi applicando quindi le regole della paratassonomia (§ 3.5) (fig. 2.14).

Considerando la grande durata della vita di un albero, enorme risulta la quantità di «frammenti» dispersi nell'ambiente su distanze molto diverse da caso a caso. Le foglie di un albero, in aria calma o con venti moderati, si diffondono fino ad una distanza circa uguale all'altezza dell'albero (Ferguson, 1985). Una volta giunte al suolo poi, le foglie possono essere riprese dal vento che però, a causa di molteplici fattori, non le porta normalmente a distanze superiori a tre volte l'altezza dell'albero. Sporadicamente, singole foglie possono percorrere distanze di qualche centinaio di metri e anche molto di più nel caso di uragani (o se riprese da corsi d'acqua) ma tutte queste disseminazioni eccezionali non hanno praticamente importanza geologica a causa dei processi putrefattivi nei quali vengono quasi sempre coinvolte (§ 2.5.2). I pollini invece vengono normalmente trasportati dal vento a distanze di molte decine di chilometri; il loro grado di dispersione, tuttavia, come in generale quello di tutti i resti vegetali, può aumentare in modo straordinario per trasporto da parte dei corsi d'acqua e delle correnti marine.

c) MACERAZIONE (MICRODISARTICOLAZIONE)

Studi recenti sul comportamento dei gusci calcarei esposti per lunghi periodi di tempo sulla superficie del fondo di mari epicontinentali, hanno messo in evidenza che i gusci vengono resi friabili e si disgregano liberando i singoli prismi di calcite che li compongono. Questo processo, che è stato definito *macerazione* (Alexandersson, 1978), libera prismi e lamelle che sono resi incoerenti dalla decomposizione della materia organica che li legava quando il guscio era integro. A quanto si può osservare al microscopio elettronico, i prismi e le lamelle di carbonato di calcio che costituiscono un guscio, vengono rese incoerenti come lo sarebbero i mattoni di un muro se venisse eliminato il cemento (fig. 2.60b). Il dibattito sulle cause di questo processo, il cui risultato è una vera e propria *microdisarticolazione* dei piccoli elementi cristallini che costituiscono la parte minerale dei gusci, è ancora aperto.

La macerazione inizia e procede quando i gusci sono appoggiati sul fondo e continua anche fino ad una certa profondità entro il sedimento (fig. 2.23). Secondo Lewy (1981) sembra ragionevole considerarla dovuta all'azione di microrganismi piuttosto che al semplice attacco chimico da parte dell'acqua marina, mentre secondo Hudson (1967) la decomposizione della materia organica è probabilmente dovuta a idrolisi. Qualunque sia l'azione prevalente è certo che la macerazione è un fenomeno molto diffuso e importante e si verifica attualmente sia in acque fredde e talvolta sottosature rispetto ai carbonati (Mar Baltico e Mare del Nord), sia in acque calde e soprassature (Bahamas).

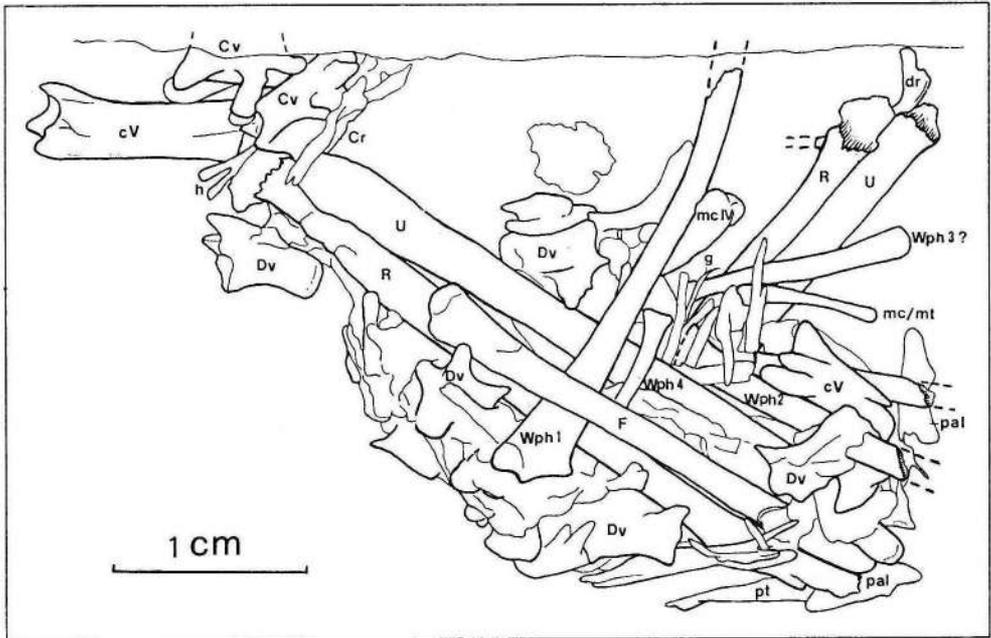
Contemporaneamente alla decomposizione della materia organica si può verificare una parziale dissoluzione della frazione carbonatica dei gusci (20-40% sul fondo della Baia di Skagerrak, secondo Alexandersson, 1979). In questo modo vengono disgregate enormi quantità di gusci sui fondali marini poco profondi con produzione di finissimi fanghi calcarei.

d) PREDAZIONE E BIOCONFEZIONE

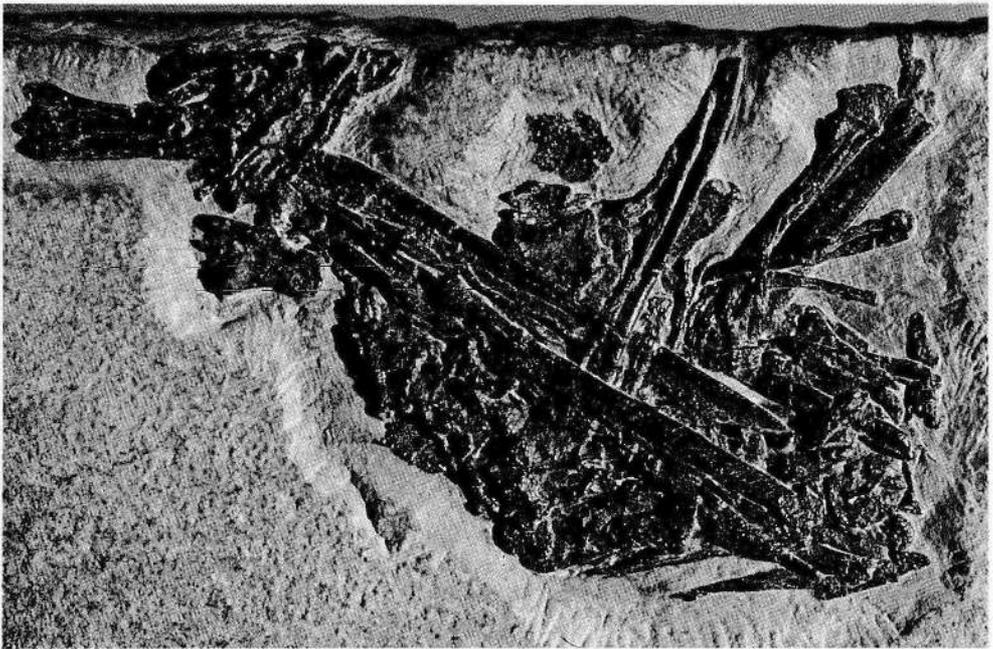
L'effetto che predatori e necrofagi possono avere sulla distruzione del corpo delle prede o sulla dispersione o sulla concentrazione delle parti che le compongono, dipende essenzialmente dal rapporto fra le dimensioni della preda e quelle del predatore.

Esistono animali, come per esempio le iene, che possono cibarsi di animali anche più grandi di loro come bovini o camelidi e sono quindi in grado di disperderne le ossa su notevoli distanze. Altri animali invece, come per esempio le civette, inghiottono per intero le loro prede e ne rigettano, sotto forma di boli gastrici, le parti non digeribili come ossa, piume o pelo. Questi predatori «confezionano», per così dire, le ossa ed altre parti resistenti delle loro prede in «pacchetti» di limitate dimensioni che di conseguenza hanno qualche probabilità di venir fossilizzate tutte assieme. Un bolo gastrico costituito da un agglomerato di ossa di pterosauro (appartenente probabilmente alla specie *Preondactylus buffarinii*) (fig. 2.15) è stato trovato recentemente nella «Dolomia di Forni», facies eteropica della Formazione della Dolomia Principale (Norico), nella Valle del Tagliamento (Dalla Vecchia, Muscio & Wild, 1988).

Esistono, infine, altri animali che si cibano di organismi molto più piccoli di loro e ne concentrano le parti non digeribili negli escrementi. È noto, ad esempio, che è possibile ricavare notizie sulla dieta dei pipistrelli viventi analizzando i resti di insetti contenuti nei loro escrementi. Simili indagini si possono effettuare anche nel guano di certe grotte abitate o frequentate nella protostoria da animali di vario tipo, o in



b)



a)

Fig. 2.15 - a) Bolo gastrico costituito da un agglomerato di ossa di pterosauro attribuito a *Preondactylus buffarinii*. Un grosso pesce potrebbe essere stato il probabile predatore. Formazione della «Dolomia di Forni», Valle del Tagliamento, Triassico superiore (Norico). b) Ricostruzione schematica delle ossa e relativa identificazione: Cr, costola cervicale; Cv, vertebra cervicale; cV, vertebra caudale; dr, costola dorsale; Dv, vertebra dorsale; F, femore; g, costola gastrale; h, emiapofisi anteriore; mcIV, metacarpale alare; mt, metatarsale; pal, palatino; pt, pterigoide; R, radio; U, ulna; Wph 1-4; falangi alari 1-4 (per gentile concessione dei dott. Dalla Vecchia & Muscio; Museo di Storia Naturale di Udine).

depositi analoghi. I copepodi, piccoli crostacei pelagici, si nutrono di un numero enorme di coccolitoforidi (si calcola possano mangiarne fino a 1.200 al giorno) di cui espellono i coccoliti inglobati nelle pallotole fecali (§ 7.4). I coccoliti «confezionati» in questo modo hanno ottime probabilità di arrivare al fondo degli oceani e di fossilizzarsi sia perché protetti dalle sostanze organiche che li inglobano sia perché la velocità di sedimentazione delle pallotole fecali è circa 10.000 volte maggiore di quella di un singolo coccolitoforide (Degens & Ittekkot, 1984) (si veda anche § 2.4.3).

e) COMBUSTIONE

La *combustione* che viene qui considerata un importante processo necrolitico dei legni, è stata in passato sottovalutata. L'incendio naturale dei boschi è infatti un fenomeno molto più frequente di quanto si possa pensare. Si è osservato nel Nord America che le foreste che coprono vaste regioni del continente sono costituite da plaghe di bosco di varia età distribuite a scacchiera. Nelle aree dove la foresta è più vecchia, la quantità di legna secca al suolo dovuta alle piante morte per vecchiaia o per competizione ecologica è molto elevata. Un incendio appiccato occasionalmente da un fulmine o da altre cause naturali si diffonde molto più facilmente in queste aree e risparmia quelle ricoperte da foresta più giovane, in genere meno facilmente combustibili. Le osservazioni più recenti hanno messo in evidenza che una foresta è praticamente matura in 150-200 anni e nel Nord America ogni 250-400 anni si sviluppano incendi di portata regionale. Per i motivi sopradetti questi incendi si limitano praticamente a distruggere solo le plaghe di foreste più vecchie rispettando quelle non ancora mature. Se ne deduce quindi che gli incendi di grandi proporzioni rientrano nell'evoluzione normale delle foreste che ricoprono vaste estensioni. Non c'è quindi motivo di pensare che non avvenissero gli stessi fatti anche nel passato geologico, del resto documentati, ad esempio, in prossimità del limite K/T.

Gli incendi dei boschi, causati da fulmini o indotti dall'uomo, *carbonizzano* il legno, cioè trasformano le pareti delle cellule in carbonio quasi puro (processo di *carbonizzazione*) (fig. 2.48h) cosicché non solo divengono inattaccabili dai batteri ma acquistano anche una rigidità-sufficiente ad impedire l'immediato collasso degli spazi cellulari interni (Cope & Caloner, 1985; Scott, 1990) il che permette ai *lumina* cellulari di venir riempiti molto precocemente, durante la diagenesi, da sostanze bituminose (fig. 2.48 i,l) e da minerali come la calcite, la silice o la pirite (fig. 2.16d). Le fini strutture anatomiche possono così essere conservate in modo ottimale tanto da poter essere studiate al SEM (Sander & Gee, 1990).

Secondo Scott (1990) il carbone di legna prodotto dalla combustione naturale di boschi è un processo molto diffuso nella storia della Terra. Questo processo preserva più frequentemente integre e riconoscibili le parti più delicate come i fiori e le foglie, mentre le parti più grandi della pianta si disintegrano e si danneggiano durante la combustione. Questa apparente contraddizione si spiega considerando che piccoli volumi di combustibile si raffreddano e si spengono appena esaurita la frazione volatile lasciando un residuo carbonioso. Solo grandi volumi di combustibile come tronchi o ammassi di foglie e rami, possono mantenere la temperatura elevata per un tempo sufficiente a ossidare e ridurre in cenere la frazione carboniosa. Questo modo di fossilizzazione ha portato alla formazione dei cosiddetti *carboni di legna naturali fossili* («carbonelle naturali fossili» - *fusain*) (figg. 2.16; 2.48h). Innumerevoli piccoli frammenti di resti vegetali sono stati conservati mediante questo processo nei sedimenti che vanno dal Devoniano all'Attuale inclusi i carboni di origine antropica.

Questi frammenti carbonizzati presentano ancora la loro struttura nei carboni fossili di basso rango; ogni struttura però sparisce progressivamente con l'aumentare dell'intensità della diagenesi cioè col processo di trasformazione verso i carboni fossili di alto rango (vedi nota 2.6 alla fine del § 2.6.1b).

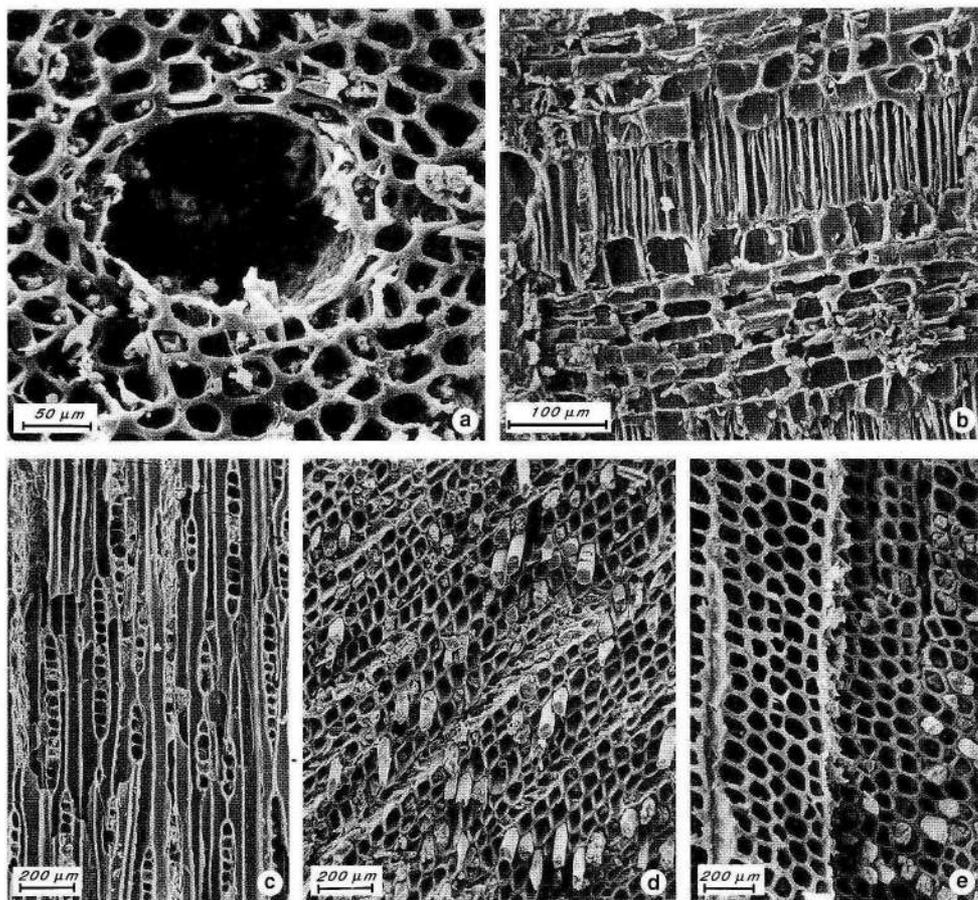


Fig. 2.16 – La fossilizzazione dei carboni di legna fossili (fusain) avviene attraverso un processo di combustione che trasforma le pareti delle cellule in carbonio quasi puro. Le fini strutture anatomiche sono conservate in modo ottimale come si può rilevare dalle diverse fotografie al SEM. *a*) *Pinuxylum* sp., Aguja Fm., Big Bend National Park, Texas. Cretaceo superiore (Maastrichtiano). È visibile un condotto resinifero tipico delle Pinaceae; *b*) *Pinuxylum* sp., Obere Süßwassermolasse, Käpfnach, Svizzera. Miocene. Veduta radiale con tracheidi e raggi. Da notare la doppia morfologia delle cellule del parenchima radiale; *c*) *Dadoxylon* sp., Nocona Fm., Rattlesnake Canyon 2, Texas. Permiano inferiore. Veduta tangenziale nella quale è chiaramente visibile l'altezza e l'ampiezza dei raggi; *d*) *Dadoxylon* sp., Nocona Fm., Rattlesnake Canyon 2, Texas. Permiano inferiore. Sono chiaramente visibili all'interno di alcuni lumina cellulari riempimenti di minerale costituiti da barrette di calcite; *e*) *Dadoxylon* sp., Nocona Fm., Rattlesnake Canyon 2, Texas. Permiano inferiore. Veduta trasversale nella quale si può notare la mancanza di anelli di crescita, le dimensioni regolari delle cellule e la presenza di raggi (per gentile concessione del dr Martin Sander, Institut für Paläontologie der Universität, Bonn).

2.4.2 – Bioerosione

La *bioerosione* comprende una serie di processi che vanno dall'attività perforante di foraminiferi criptobionti, spugne clionidi, alghe endolitiche, ecc. che distruggono le parti mineralizzate, fino alla frantumazione vera e propria dei gusci con denti, chele o becchi ad opera di pesci, crostacei o uccelli (acque basse e ambiente intertidale). Tutti questi organismi svolgono un ruolo importante come agenti biologici di distruzione. Lo stesso processo della bioturbazione (Finestra 7.1), anche se in senso stretto non fa parte della bioerosione, può provocare fenomeni di logoramento sui resti organogeni.

Per esemplificare i processi di bioerosione su organismi con scheletro mineralizzato si può fare riferimento a quanto può accadere alle conchiglie dei molluschi. Per esempio, si potrebbe essere portati a pensare che la conchiglia di un'ostrica adulta o di un grosso *Strombus*, alla morte dell'animale, abbia buone probabilità di conservarsi allo stato fossile. La conchiglia è costituita da carbonato di calcio ed è molto solida e robusta ma già durante la vita del mollusco può venire perforata nelle sue parti periferiche da vari tipi di organismi; alla sua morte l'attacco da parte di organismi macro e micro-perforanti, tra i quali vermi, briozoi ctenostomi, spugne clionidi, litodomi, alghe, funghi e batteri, si intensifica estendendosi ad ogni parte del guscio (fig. 2.17a). In certi casi l'attacco è perpetrato da un solo tipo di organismo. Talora le spugne clionidi, ad esempio, possono sviluppare una azione erosiva nello spessore del guscio producendo microgallerie con andamento parallelo alla superficie che sono visibili solo ai raggi X (fig. 2.17b) o in sezione trasversale. Il guscio, dunque, se non viene rapidamente sottratto all'azione degli agenti bioerosivi avrà ben poche pro-

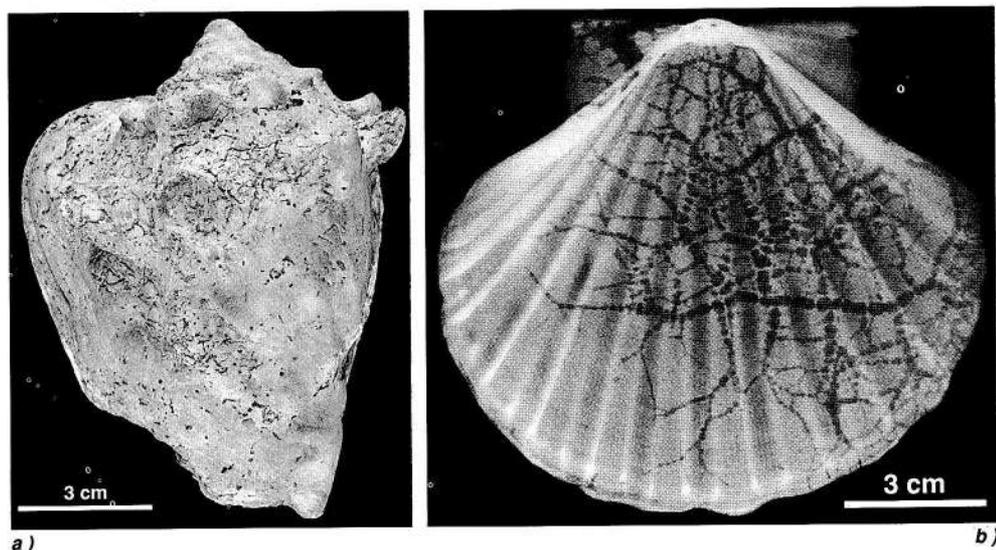


Fig. 2.17 – Effetti della bioerosione. a) Fotografia di un esemplare di *Strombus coronatus* del Pliocene del margine appenninico padano nel quale sono chiaramente visibili anche all'esterno le microgallerie prodotte dagli organismi perforanti. b) Fotografia ai raggi X di un esemplare di *Pecten maximus* attuale mostrante le microperforazioni prodotte nello spessore del guscio e con andamento parallelo alla superficie da spugne perforanti del genere *Cliona*. Nessuna di queste microgallerie è visibile in superficie (a, foto Istituto di Paleontologia di Modena; b, da Bromley, 1970).

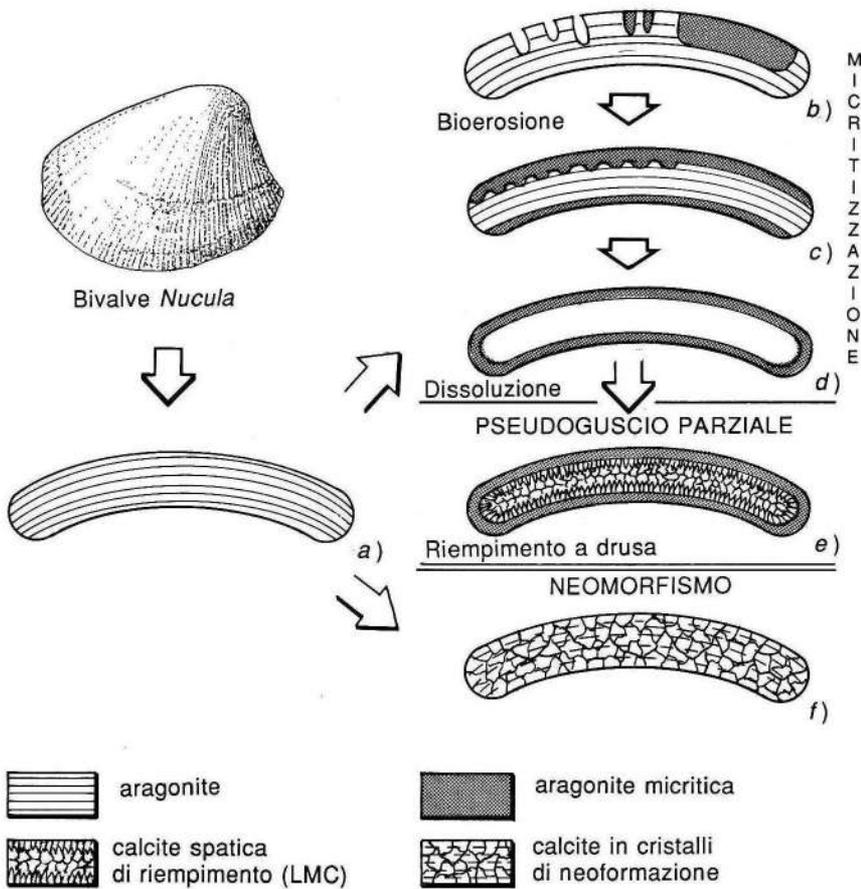


Fig. 2.18 – Il guscio aragonitico del bivalve *Nucula* può subire due tipi di mineralizzazione. La prima è una *micritizzazione* graduale (b-d) che inizia con un attacco bioerosivo ad opera di microrganismi perforanti (alghe, cianobatteri, funghi) e che continua con il riempimento dei micropori ad opera del cemento micritico il quale arriva a formare una guaina attorno al guscio. La porzione aragonitica che rimane può successivamente essere disciolta (d) lasciando uno spazio che per *riempimento* viene occupato da calcite a drusa che forma poi uno pseudoguscio parziale (e) (§ 2.6. 2c3). L'altra possibilità è un *processo neomorfo* con trasformazione dell'aragonite in calcite che comporta una parziale obliterazione della microstruttura a causa delle maggiori dimensioni dei cristalli di neoformazione (f) (§ 2.6.2d) (rielaborato da Tucker & Wright, 1990).

babilità di fossilizzarsi. In particolare, è stato riscontrato sperimentalmente che le microporazioni prodotte da organismi nel guscio dei bivalvi attuali *Argopecten irradians irradians* e *Mya arenaria* hanno interessato rispettivamente l'88% e il 56% delle valve dopo due anni di esposizione al di sopra dell'interfaccia sedimento-acqua, mentre dopo tre anni la percentuale sale rispettivamente al 100% e all'86% (Driscoll, 1970; p. 901). In una barriera corallina le spugne clionidi possono provocare un calo di peso fino al 20% ogni 100 anni (Neumann, 1966). Non va certo trascurata anche l'attività bioerosiva di predatori e di necrofagi. È stato ad esempio calcolato che in una scogliera attuale certi pesci triturano, riducendoli a sedimento, enormi quantità di coralli e alghe calcaree (qualche centinaio di tonnellate per chilometro quadrato per anno).

Le microcavità prodotte dagli organismi perforanti nei gusci appoggiati sul fondo, o appena al di sotto dell'interfaccia acqua-sedimento, vengono riempite da fango calcareo finissimo o da cemento microcristallino. Ciò produce un involucro protettivo che avvolge gusci e frammenti di gusci. Se l'azione è sufficientemente intensa e prolungata, l'intero guscio può risultare micritizzato (vale a dire viene trasformato in un aggregato criptocristallino nel quale non si può più riconoscere la struttura originaria). Questo fenomeno è detto *micritizzazione* (fig. 2.18b-d).

La bioerosione è tipicamente legata all'ambiente neritico (§ 6.8); in acque più profonde, a causa di diversi fattori tra cui la minore disponibilità di ossigeno e l'assenza di alghe, si riduce notevolmente.

2.4.3 – Dissoluzione prediagenetica

L'alterazione e/o la rimozione delle pellicole organiche protettive che rivestono in vita le parti mineralizzate (ad esempio il periostraco dei molluschi) permette l'instaurarsi di reazioni chimiche tra i minerali e l'acqua dell'ambiente deposizionale. Se l'acqua è satura rispetto al minerale che costituisce il guscio, le varie fasi del sistema rimangono in equilibrio mentre, se l'acqua è sottosatura, l'equilibrio tende a ristabilirsi mediante la *dissoluzione* dei resti organogeni. Questo processo continua fino a quando la saturazione è di nuovo raggiunta, oppure fino alla totale dissoluzione dei resti; in alternativa il processo di dissoluzione può essere arrestato dal seppellimento dei resti sotto una coltre di sedimento di opportuno spessore e impermeabilità. In generale le acque calde delle aree costiere delle basse latitudini presentano un pH elevato e sono sature di CaCO_3 ; le acque fredde delle latitudini elevate, più ricche di CO_2 , sono invece sottosature di carbonato e questo può determinare un attacco

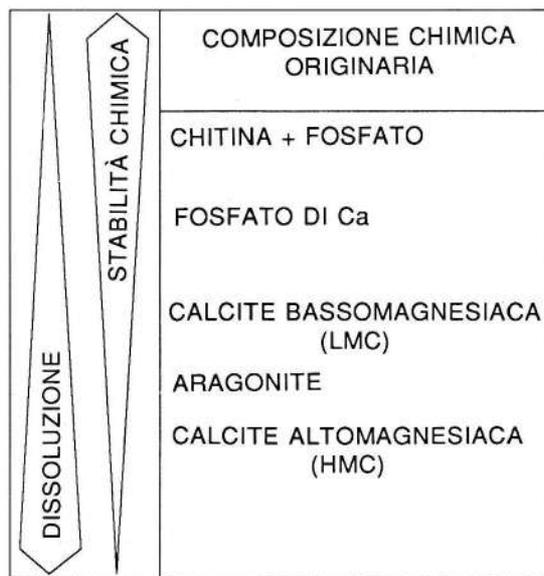


Fig. 2.19 – Schema dell'andamento della stabilità chimica relativa delle parti mineralizzate (silice esclusa).

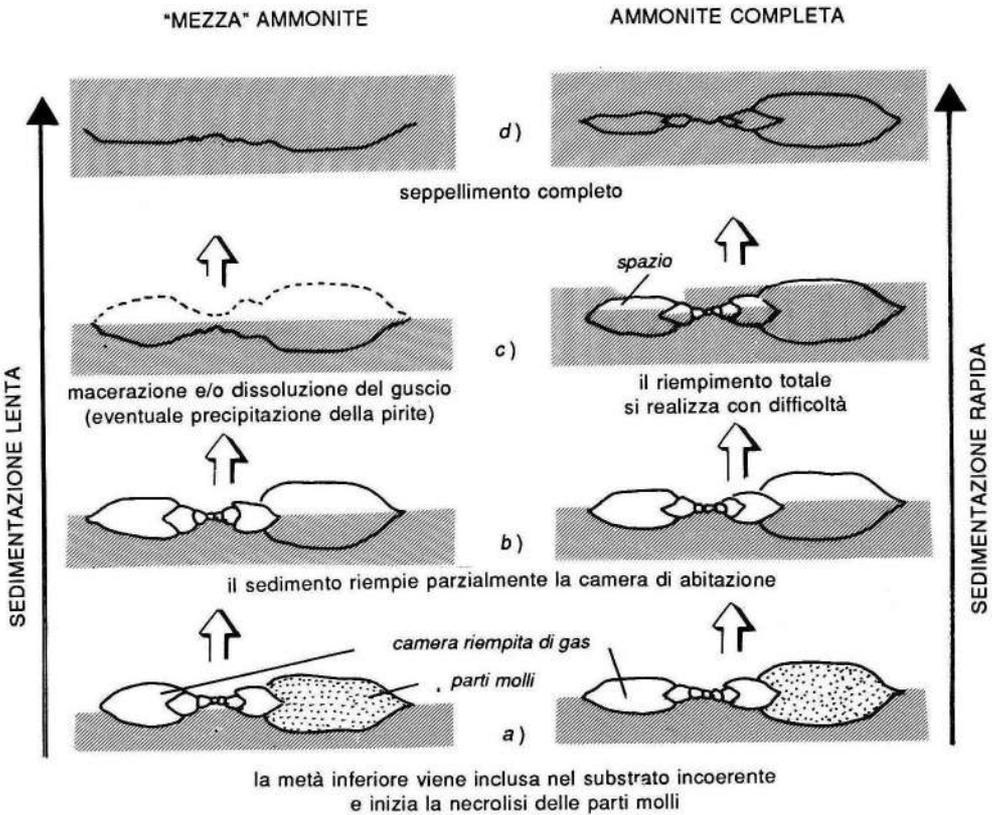


Fig. 2.20 – Schema mostrante l'origine delle «mezz ammoniti» (colonna di sinistra) e delle ammoniti complete (colonna di destra) in scisti bituminosi del Giurassico inferiore del Giappone. *a*) Il guscio di una ammonite morta si deprime sul fondo del bacino e solo metà conchiglia viene rapidamente infossata nel sedimento molle; *b*) dopo la decomposizione delle parti molli il sedimento entra nella metà inferiore della camera di abitazione; *c*) in condizioni di sedimentazione lenta la metà superiore del guscio viene disciolta prima del suo completo seppellimento (metà sinistra della figura), mentre in condizioni di sedimentazione rapida il guscio e i setti della metà superiore vengono conservati anche dopo il seppellimento (metà destra della figura); *d*) durante la compattazione del sedimento, la deformazione subita dal fragmocono è maggiore di quella della camera di abitazione (da Tanabe *et al.*, 1984, con modifiche).

chimico sui gusci calcarei (privi di pellicole organiche protettive) che giacciono sui fondali (Lewy, 1981). Questi resti possono subire un «destino» diverso a secondo delle loro peculiari caratteristiche:

1) *Composizione mineralogica originaria* — In linea generale i gusci calcitici ad alto contenuto di Mg, cioè costituiti da calcite altomagnesiaca (HMC), sono i più solubili seguiti, in ordine decrescente, da quelli di aragonite e di calcite bassomagnesiaca (LMC), di fosfato di calcio, e chitinofosfatici (fig. 2.19). La solubilità della silice non è direttamente confrontabile e il suo comportamento verrà esaminato in modo più particolareggiato più avanti.

2) *Microstruttura e porosità* — I gusci con porosità ridotta e con microstruttura compatta e complessa sono i meno solubili in quanto al loro interno si verifica una minor circolazione di liquidi interstiziali.

3) *Rapporto tra superficie e volume* — I gusci con una elevata *superficie specifica* (rapporto tra superficie e volume) sono in genere soggetti ad una dissoluzione più

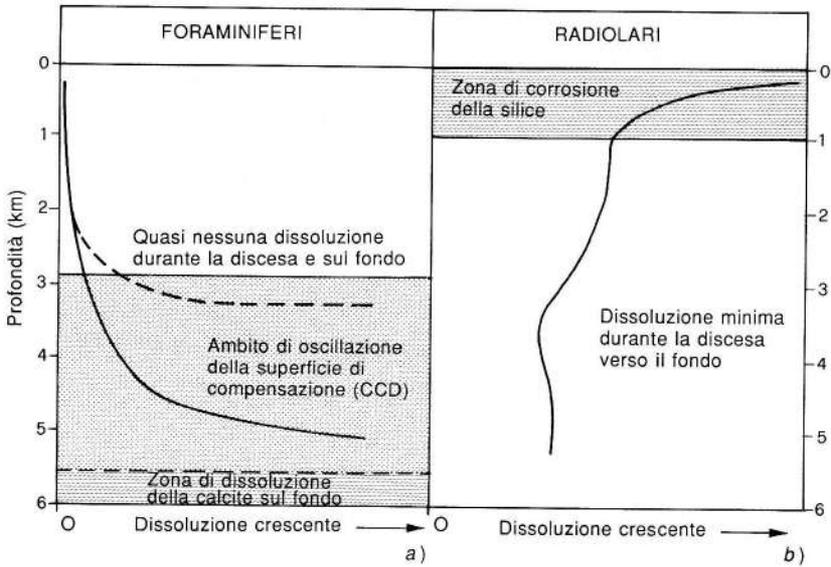


Fig. 2.21 – Confronto tra i profili di dissoluzione dei foraminiferi planctonici (a) e dei radiolari (b) basati su esperimenti di campagna. La maggior parte dei processi di dissoluzione dei microfossili a guscio calcareo si verificano in modo ridottissimo durante la caduta verso il fondo e diventano rapidamente importanti fino a portare alla totale distruzione dei gusci sui fondi oceanici a profondità maggiori di 3000-5500 metri, mentre quelli dei radiolari (e delle diatomee) si verificano in acque basse (da W.H. Berger, 1976, con modifiche).

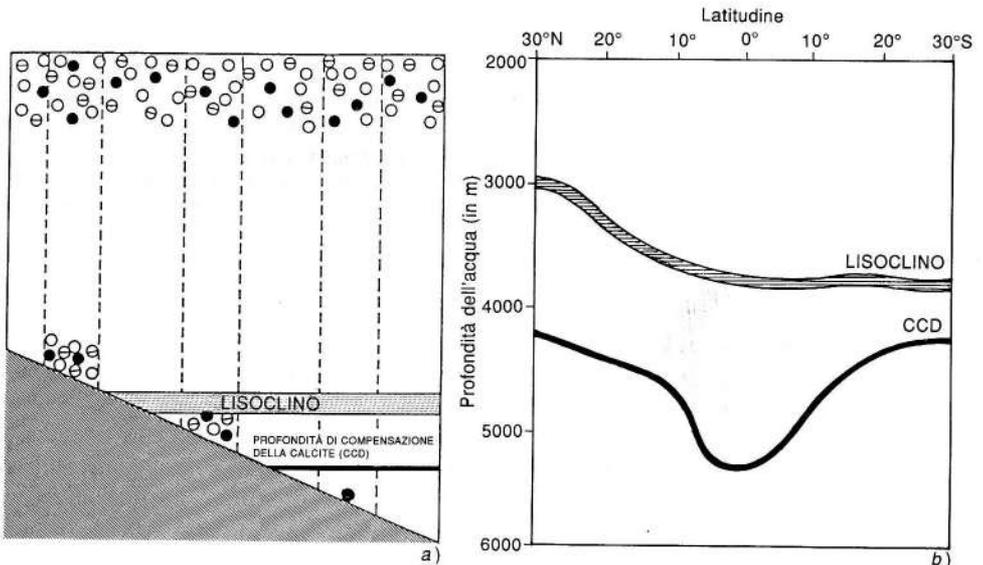


Fig. 2.22 – a) Diagramma schematico mostrante la dissoluzione selettiva di alcune specie di foraminiferi planctonici (qui indicate con ○ ⊙ ●) che aumenta con l'aumentare della profondità dell'acqua. La maggior parte delle specie si conserva nei sedimenti al di sopra del lisocline, al di sotto del quale vi è una rapida diminuzione della diversità specifica e una concentrazione delle forme robuste. Al di sotto della CCD (Profondità di Compensazione della Calcite) non si conserva praticamente nessuna specie. b) Andamento della profondità attuale del lisocline e del CCD nell'Oceano Pacifico; il diagramma mostra chiaramente che entrambi i parametri variano con la latitudine (a, da A.W.H. Bè, 1977; b da Berger, 1981, con modifiche).

rapida in quanto hanno proporzionalmente più superficie esposta (Keir, 1980; Flessa & Brown, 1983).

I processi di dissoluzione prediagenetica possono quindi modificare, anche profondamente, i rapporti quantitativi tra le varie specie di una tanatocenosi e di ciò bisogna tener conto in ogni tipo di ricostruzione paleoecologica (Cap. 6).

Con l'aumentare della profondità, procedendo cioè dalle acque costiere più calde a quelle più fredde della scarpata continentale e dei fondi oceanici, si osserva una intensificazione del processo di dissoluzione dei gusci non protetti dai sottili rivestimenti organici periostracali. Tale intensificazione è imputabile alla temperatura meno elevata delle acque e quindi al loro maggiore contenuto di CO_2 .

In questi ambienti si può verificare, in condizioni limite, che la parte superiore dei gusci calcarei che giacciono sul fondo a contatto con l'acqua possa essere disciolta e dunque solo la parte inferiore immersa nel fango fine che impedisce o limita la circolazione dell'acqua, può avere la possibilità di conservarsi. Il fango può anche avere un'azione tampone da un punto di vista chimico se contiene detriti carbonatici. La conservazione delle «mezze ammoniti» descritta recentemente da Tanabe et alii (1984) nel Giurassico del Giappone (fig. 2.20) costituisce un classico esempio di questo processo.

Nell'ambiente oceanico i sedimenti biogenici sono formati dall'accumulo per decantazione di parti dure di microrganismi planctonici sia a guscio calcareo (foraminiferi, coccoliti, pteropodi) sia siliceo (radiolari, silicoflagellati, diatomee).

Nelle acque superficiali oceaniche, anche dopo la morte dei microrganismi pelagici a guscio calcareo, non si instaurano processi di dissoluzione (fig. 2.21a). Queste acque, infatti, sono tendenzialmente sature di CaCO_3 e di O_2 e presentano un pH elevato (8,0-8,4). Con l'aumentare della profondità, e in particolare a partire dai 500-700 m, le acque diventano sempre più sottosature in CaCO_3 cosicché la dissoluzione dei carbonati aumenta progressivamente fino al loro scioglimento completo al di sotto di una particolare profondità critica.

È stato osservato che nei mari attuali, ad una certa profondità, si verifica un brusco aumento nella intensità della dissoluzione: a questa profondità inizia ad essere efficace la dissoluzione dei gusci calcarei dei microrganismi (foraminiferi in prevalenza). Questo livello, detto *lisocline*, separa le associazioni a microfossili calcarei ben conservate da quelle in cattivo stato di conservazione (fig. 2.22a).

Si possono individuare tre distinti lisoclini in relazione alla diversa solubilità dei gusci dei tre principali tipi di organismi planctonici (foraminiferi, pteropodi, coccoliti). Il lisocline degli pteropodi è infatti meno profondo di diverse centinaia di metri del lisocline dei foraminiferi e dei coccoliti in quanto gli pteropodi hanno guscio aragonitico. Il lisocline dei foraminiferi è a sua volta un poco meno profondo di quello dei coccoliti, pur essendo entrambi calcitici. L'apparente contraddizione (i coccoliti avendo una maggior superficie specifica dovrebbero essere più solubili) si può spiegare essenzialmente tenendo conto che i coccoliti scendono sul fondo all'interno di pallotole fecali dei copepodi (§ 2.4.1d).

Approssimativamente un migliaio di metri al di sotto del lisocline si osserva che esiste un livello in corrispondenza del quale l'intensità di dissoluzione della calcite biogenica è equivalente a quella di accumulo. Questo orizzonte, al di sotto del quale non si accumulano sedimenti calcitici, viene detto *Profondità di Compensazione della Calcite* e viene indicato con la sigla CCD (*Calcite Compensation Depth*) (fig. 2.22a). Circa 2500 m al di sopra del CCD esiste la *Profondità di Compensazione della Aragonite* (ACD) che, tuttavia, è presa in considerazione più raramente.

Il CCD ha attualmente una profondità media di 4500 m che può variare da meno di 3000 m fino a più di 5500 m nell'Atlantico Settentrionale. Nel Pacifico, invece, il CCD non raggiunge di norma i 4500 m ma può superare i 5000 m solo in corrispondenza della zona di alta produttività equatoriale (fig. 2.22b).

Tra i fattori che condizionano la profondità del CCD si possono ricordare: la *profondità del termocline* (zona di brusco cambiamento della temperatura che separa le acque calde superficiali da quelle più fredde sottostanti), la *produttività* (cioè la produzione media di sostanza organica nell'unità di tempo), la *quantità di bioclasti calcarei*, la *topografia dei fondali oceanici* (che condiziona la circolazione delle acque fredde polari tipicamente povere di carbonati e ricche di CO_2 e quindi aggressive), e la *concentrazione di ioni carbonato* nelle varie masse d'acqua. Occorre tener presente, per quanto riguarda il problema della produttività, che una elevata densità di animali bentonici aumenta il contenuto di CO_2 nell'acqua e la rende aggressiva mentre, per contro, una elevata densità di fitoplancton riduce il contenuto di CO_2 .

Abbiamo visto che la maggior parte delle dissoluzioni che modificano la composizione delle associazioni bentoniche di ambiente neritico o le distruggono del tutto, si verifica all'interfaccia acqua-sedimento (fig. 2.23). Lo stesso fenomeno avviene per le associazioni planctoniche pelagiche. Infatti i foraminiferi (escludendo forse quelli di dimensioni più ridotte) possono arrivare sui fondali oceanici al di sotto del CCD senza subire praticamente rilevanti fenomeni di dissoluzione (Honjo, 1977). Questo vale a maggior ragione per i coccoliti che arrivano al fondo, come è stato detto, abbastanza velocemente «imballati» nelle pallotole fecali. La mancanza di materiali carbonatici nei sedimenti al di sotto del CCD sembra quindi imputabile a dissoluzione dei materiali sul fondo, dissoluzione che è facilitata anche dalla bassa velocità di accumulo e dal lungo intervallo di tempo intercorso prima di un seppellimento efficace.

Per quello che riguarda la dissoluzione dei gusci dei microrganismi planctonici a guscio siliceo (opale-A), quali la massima parte dei radiolari, le diatomee, i silicoflagellati, sappiamo che le acque marine sono oggi estremamente sottosature in silice con valori minimi presso la superficie dove lo sviluppo delle diatomee riduce a livelli bassissimi la quantità di silice sciolta nell'acqua. In particolare è stato osservato che le diatomee, probabilmente servendosi di qualche enzima particolare, riescono a fissare

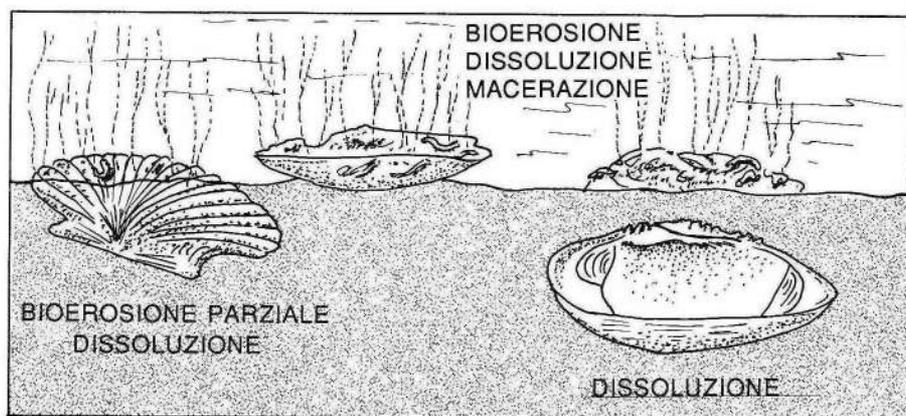


Fig. 2.23 – I processi distruttivi dei gusci avvengono in modo selettivo anche in relazione alla loro posizione rispetto all'interfaccia sedimento-acqua. Le valve esposte al di sopra dell'interfaccia sono soggette alla macerazione, all'azione dei perforanti (bioerosione), alla abrasione ed alla dissoluzione mentre quelle che si trovano al di sotto sono attaccate prevalentemente dalla dissoluzione (da Driscoll, 1970 con modifiche).

la silice per costruirsi il guscio anche in acque estremamente sottosature (anche molto al di sotto di 1 ppm che è il contenuto medio di silice nell'acqua dei mari). Con la morte dell'organismo inizia subito il processo di dissoluzione del guscio (Lewin, 1961). Ne consegue che i gusci silicei vengono corrosi più facilmente durante la caduta nelle prime centinaia di metri di profondità, mentre al di sotto dei 1.000 m sono soggetti solo ad un attacco moderato anche se progressivo (fig. 2.21b). Normalmente solo una piccola frazione variabile dall'1 al 10% dei gusci silicei è depositata come sedimenti sul fondo oceanico (Kennett, 1982). Nell'insieme, tuttavia, i gusci dei radiolari e delle diatomee, pur variamente aggrediti dalla dissoluzione, si conservano sul fondo degli oceani in quantità relativamente importanti a qualunque profondità, tanto che Riedel (1959) nega che esista una profondità di compensazione per i resti organogeni silicei, come supposto da qualche altro ricercatore. È quindi probabile che anche per questi resti esistano sistemi «protettivi» sia durante la discesa, sia sul fondo, analogamente a quanto avviene per i coccoliti.

2.4.4 — Trasporto

Con la morte degli organismi molto spesso inizia un trasporto passivo dei loro resti. Nel caso più semplice, gli organismi sia terrestri che marini rimangono nel luogo di morte. Tuttavia, i vertebrati terrestri possono essere fluitati in un bacino lacustre o marino dove le loro carogne possono galleggiare, almeno per un certo tempo, per lo svilupparsi di gas di putrefazione all'interno della cavità addominale (fig. 2.1). Analogamente si può verificare per le carcasse di mammiferi marini (fig. 2.24b). Carcasse di questo tipo possono galleggiare ed essere trasportate dalle correnti per intere settimane e concentrarsi in particolari aree, il che potrebbe spiegare l'esistenza di certi «cimiteri» di vertebrati fossili.

Nell'ambito degli invertebrati, è stato osservato che conchiglie vuote di *Nautilus* hanno potuto galleggiare (fig. 2.24a) a lungo prima di raggiungere il fondo o di venire spiaggiate; analogamente conchiglie vuote di ammoniti possono aver percorso lunghe distanze prima di sedimentarsi.

Dopo che i resti di un animale sono arrivati a depositarsi sui fondali di un bacino

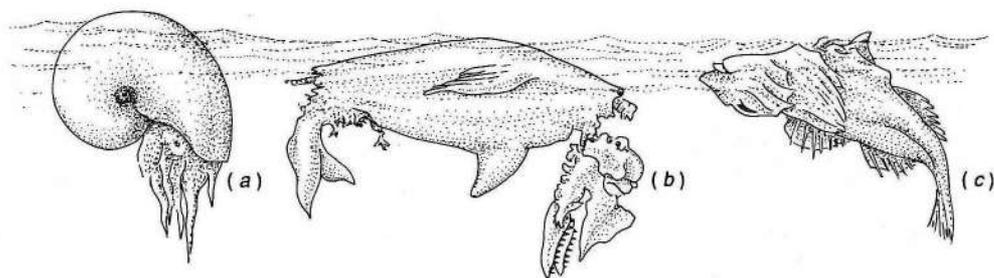


Fig. 2.24 – Lo sviluppo di gas derivati dalla putrefazione delle parti molli può causare un galleggiamento più o meno prolungato sia di cefalopodi come un *Nautilus* (a) sia di mammiferi marini come un delfino (b) sia di pesci (c) che possono essere spiaggiati anche molto lontano dal loro habitat naturale. Nel caso del delfino illustrato in b la necrolisi delle parti molli e le sollecitazioni meccaniche sono responsabili del distacco parziale di alcune parti come il cranio dalla trachea, la mascella inferiore dal cranio e la coda dal resto del corpo. Le tre figure non sono in scala (b, c da W. Schäfer, 1972, con modifiche).

lacustre o marino, non è detto che questa sia l'ultima dimora; correnti, frane, o anche altri animali possono provocare ulteriori spostamenti.

Il *ghiaccio* ha certamente le minori probabilità di trasportare resti di organismi. Il *vento* è un importantissimo agente trasportatore di resti vegetali, in particolare di spore e pollini, e può certamente trascinare o trasportare resti vegetali e resti animali di forma e peso adatti che tuttavia hanno, in genere, scarse probabilità di fossilizzazione se non si depositano in ambiente acqueo e preferibilmente poco ossigenato. *Fiumi e torrenti* sono certamente in grado di trascinare o trasportare resti galleggianti anche su grandi distanze anche se con modalità diverse a seconda del regime idraulico del corso d'acqua: un torrente tenderà a disarticolare anche carogne di animali medio-piccoli come potrebbe essere un cane, mentre un grande fiume potrà trasportare su grandi distanze anche carogne di vertebrati più grandi. In mare le *correnti di deriva litorale (longshore drift)*, localizzate fra la linea dei frangenti e la riva, e le *correnti di marea* meglio canalizzate, sono in grado di trasportare sabbie, ghiaietti ed elementi scheletrici di analoga granulometria su distanze anche di chilometri. L'azione combinata di correnti di marea e di deriva litorale ha accumulato, nelle piane intertidali del Golfo del Wash sulla costa orientale inglese, delle grandi barre detritiche costituite esclusivamente da gusci di *Cardium* e di *Mytilus*. Queste barre rappresentano localmente le uniche parti di substrato non cedevole su tutta l'enorme estensione di fanghi fini cedevolissimi, tanto che su di esse sono sorti villaggi di pescatori (fig. 2.25). In futuro queste barre fossilizzandosi potranno diventare grandi lenti di «lumachelle».

Le *correnti dei grandi circuiti oceanici* possono trasportare resti di planctonici o cadaveri di nectonici o epiplanctonici su distanze anche di migliaia di chilometri. Analoghe distanze (di molte centinaia di chilometri) sono percorse dalle *correnti di torbida* che trascinano grandi masse di sedimenti con tutto il loro contenuto organico e organogeno. Per esempio le torbiditi mioceniche della Formazione di Bismantova affiorante a Montegibbio (Pedeappenino modenese) contengono resti di organismi di

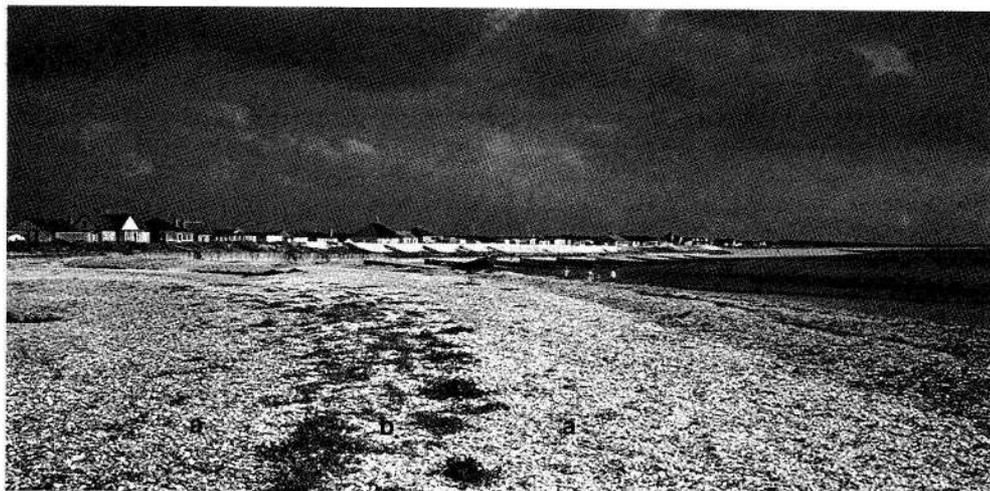


Fig. 2.25 – Nelle piane intertidali del Golfo di Wash (costa orientale inglese) sono stati accumulati dall'azione delle correnti di marea e di deriva litorale grandi ammassi di gusci di bivalvi, *Cardium* e *Mytilus* in prevalenza. Questi ammassi di detrito conchigliare (a) nei quali si distingue molto bene la cresta della barra di spiaggia (b), rappresentano le uniche aree stabili in mezzo a enormi estensioni di fanghi della piattaforma intertidale (c) tanto che su queste barre conchigliari sono sorti i villaggi dei pescatori (foto G.C. Parea).

acqua bassa e addirittura di scogliera misti ad altri di mare profondo. Analoghe mescolanze di fossili di ambienti nettamente diversi caratterizzano alcune faune del Bacino Ligure-Piemontese illustrate nei classici lavori di Bellardi e Sacco pubblicati tra la fine dell'800 e l'inizio del secolo (Pavia & Robba, 1979).

È evidente che l'entità del trasporto di organismi interi o dei diversi elementi che compongono gli scheletri, oltre che dall'agente trasportatore e dall'energia che lo caratterizza, dipende anche dal peso specifico e dalla forma degli elementi scheletrici stessi. In conclusione, appare evidente che il luogo in cui i resti di un organismo morto si fermano definitivamente e vengono sepolti dai sedimenti può non corrispondere al luogo in cui l'organismo fu sorpreso dalla morte.

La distinzione tra ambiente di vita, luogo di morte e luogo in cui i resti dell'organismo furono inclusi nel sedimento è oggetto di studio della tafonomia e costituisce una premessa indispensabile per gli studi paleoecologici (Cap. 6). Va sottolineato infine che il trasporto può interessare i resti organogeni sia prima del seppellimento sia dopo un seppellimento provvisorio (prefossilizzazione - § 2.4.5).

Il trasporto può causare un logorio meccanico dei resti organogeni e può inoltre determinare processi di selezione meccanica e di deposizione orientata.

a) LOGORIO MECCANICO

Per logorio meccanico si intende quella serie di processi, tipici di ambienti ad alta energia, che portano alla *abrasione* ed alla *frantumazione* del materiale scheletrico. La frantumazione consiste nella riduzione in frammenti più o meno piccoli dell'elemento scheletrico ed è generalmente dovuta all'urto di gusci fra di loro o contro altri oggetti. L'abrasione consiste nella asportazione superficiale di materiale scheletrico ad opera di una ripetuta azione di attrito per sfregamento e si manifesta, ad esempio, con la smussatura e il logorio degli umboni e dei margini delle conchiglie, logorio e conseguenti perforazioni irregolari più o meno grandi sulle parti sporgenti dei gusci e con smussatura delle parti sporgenti di conchiglie ancorate al substrato. L'abrasione precede spesso la frantumazione in quanto più il guscio viene assottigliato e perforato dalla azione abrasiva, più facilmente verrà fratturato.

Come è noto, gli organismi che muoiono in un ambiente ad alta energia, possono essere logorati meccanicamente fino a non essere più riconoscibili o anche completamente distrutti dalla azione delle onde, del vento, delle correnti, ecc. È risaputo, inoltre, che alcuni tipi di scheletri sono più soggetti alla distruzione meccanica di altri, cosa che contribuisce a influenzare negativamente la storia di tali resti. Gli scheletri fragili e a parete sottile come i coralli ramosi, i briozoi o i graptoliti, si rompono molto facilmente mentre la frantumazione di strutture più robuste come coralli massicci o stromatoporidi avviene solo in condizioni di energia molto elevata o di rimaneggiamento prolungato. In certi casi, scheletri costituiti da due o più elementi mostrano una frammentazione selettiva come è stato osservato in alcuni brachiopodi attuali dove la valva brachiale è tre volte più soggetta a frammentarsi della valva peduncolare (Noble & Logan, 1981) o nei bivalvi inequivalvi dove si osservano rapporti simili tra la valva sinistra e quella destra.

Gli studi più semplici ma allo stesso tempo più significativi sul logorio meccanico sono quelli sperimentali di Chave (1964) e Hallam (1967) sulla frantumazione e di Driscoll & Weltin (1973) sulla abrasione. Chave ha misurato sperimentalmente l'intensità della frantumazione mettendo conchiglie ed altre parti scheletriche di diversi invertebrati marini assieme a ciottoli silicei ed acqua in cestelli rotanti. Il tempo

necessario per i vari gradi di distruzione è stato notato con cura e alcuni dei risultati sono mostrati nella figura 2.26a. In questo diagramma, il tempo in ore è in ascissa mentre in ordinata è riportata la percentuale di detrito bioclastico avente diametro maggiore di 4 mm. Si è visto, infatti, che solo i frammenti superiori a questo valore sono ancora riconoscibili. Questo esperimento fu eseguito con parti scheletriche di coralli, briozoi, gasteropodi, echinidi ed alghe calcaree. Le differenze di resistenza riscontrate sono state notevoli. Dopo più di 100 ore di rotolamento del cestello, più del 60% del materiale di una specie di gasteropode (*Nerita* sp.) era ancora presente

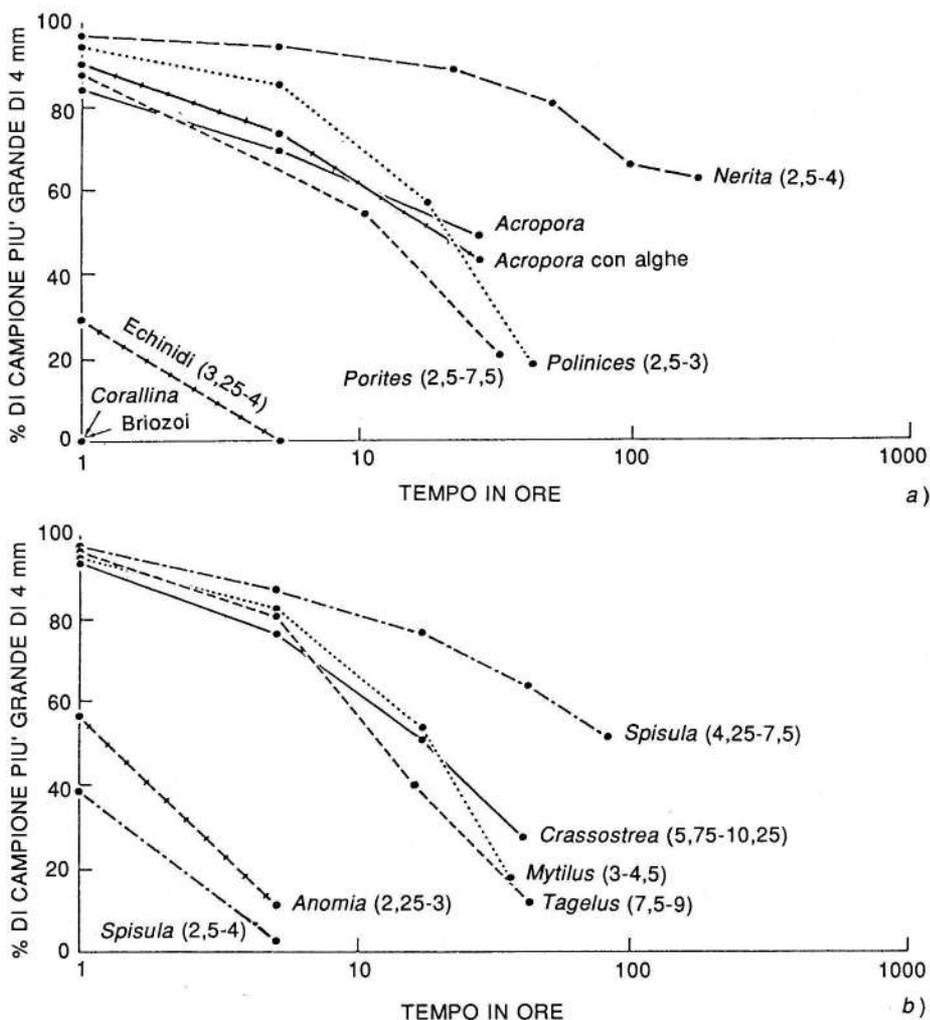


Fig. 2.26 – Determinazione sperimentale del logorio meccanico in gusci e scheletri di organismi marini posti in un cestello rotante assieme a ciottoli silicei. Il diagramma in alto (a) illustra i risultati dell'esperimento effettuato da diversi tipi di organismi. Il gasteropode *Nerita* è il più resistente; i coralli *Acropora* e *Porites* ed il gasteropode *Polinices* hanno una resistenza intermedia; l'alga calcarea *Corallina*, i briozoi e gli echinidi sono i meno resistenti. Il diagramma in basso (b) illustra i risultati dell'esperimento su un solo tipo di organismi: bivalvi marini. I numeri tra parentesi dopo i nomi si riferiscono alle dimensioni iniziali, espresse in centimetri, degli esemplari (da Chave, 1964).

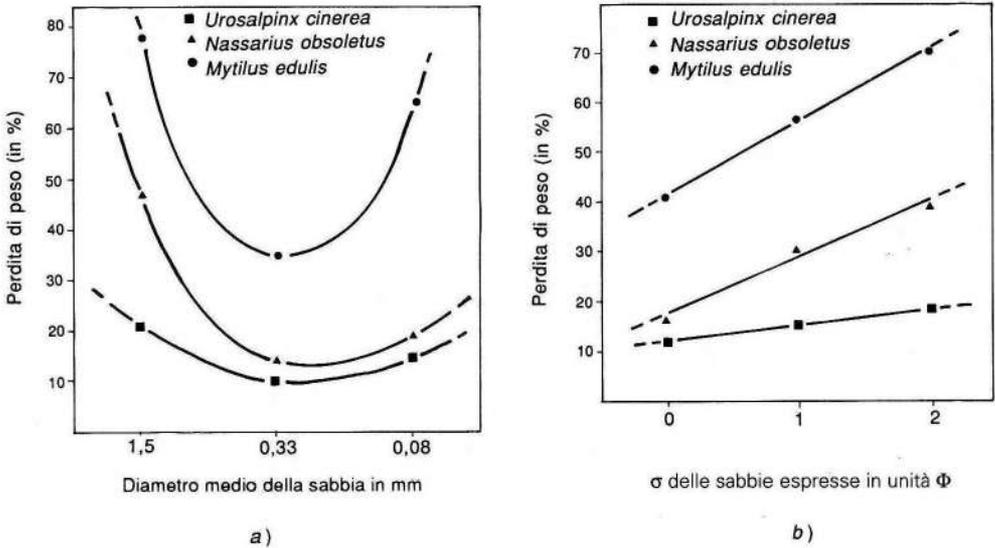


Fig. 2.27 – Perdita media di peso del materiale scheletrico (espressa in %) nelle tre specie (*U. cinerea*, *N. obsoletus* e *M. edulis*) dopo 1700 ore di abrasione in sabbie molto grossolane, medie e molto fini (a) e in sabbie aventi diverso grado di selezionatura (indicato in termini di deviazione standard σ) (b). Ogni punto in a rappresenta la media delle perdite avute con sabbie aventi tre medie diverse ($\bar{x} = 1,5$; $\bar{x} = 0,33$; $\bar{x} = 0,08$ mm) mentre ogni punto in b rappresenta la media dei risultati ottenuti con sabbie aventi tre differenti gradi di selezionatura (il grado di selezionatura peggiora all'aumentare del valore della deviazione standard). Le sabbie ben selezionate sono di fatto sabbie medie, quelle mal selezionate sono state ottenute aggiungendo frazioni crescenti di granuli molto grossolani e molto fini che sono quelli più efficienti nell'azione logorante (da Driscoll & Weltin, 1973).

sotto forma di particelle più grandi di 4 mm, quindi come frammenti potenzialmente riconoscibili. Al contrario, tutti i briozoi e le alghe calcaree del genere *Corallina* erano andate distrutte dopo un'ora di rotolamento. La figura 2.26b mostra i risultati di un altro esperimento dello stesso tipo. Questa volta però, furono usati sei diversi tipi di conchiglie tutte di bivalvi appartenenti a generi diversi o a bivalvi dello stesso genere ma di dimensioni diverse. Anche qui la variazione di resistenza riscontrata era più o meno simile a quella rilevata nei gruppi di organismi del primo esperimento.

Questi argomenti hanno chiaramente dimostrato che la resistenza relativa alla frantumazione dipendeva principalmente dallo spessore, dalla struttura (architettura e microstruttura) e dalle dimensioni degli scheletri. Nel primo esperimento, infatti, gli scheletri più resistenti erano quelli dei molluschi, caratterizzati da conchiglie compatte e con microstruttura a lamelle incrociate, mentre quelli che scomparivano immediatamente erano gli scheletri molto porosi dei briozoi o delle alghe calcaree.

Qualche anno dopo Driscoll (1967) e Driscoll & Weltin (1973) hanno potuto dimostrare sperimentalmente che il logorio dovuto all'abrasione meccanica dipende, oltre che dai tipi di organismi, anche dalla granulometria del sedimento e dal rapporto tra l'estensione della superficie esposta e la massa della conchiglia. La diminuzione di peso dei gusci di due specie di gasteropodi (*Nassarius obsoletus* e *Urosalpinx cinerea*) e di una specie di bivalve (*Mytilus edulis*) è risultata essere, infatti, in relazione alla granulometria e al grado di selezionatura dell'agente abrasivo (fig. 2.27) (§ 6.10.1). Dagli esperimenti effettuati risulta che le sabbie molto grossolane e quelle molto fini erodono

i gusci più intensamente di quelle medie (fig. 2.27a). Il maggior potere erosivo delle sabbie grossolane è spiegabile con la maggiore energia con la quale i loro granuli possono colpire i gusci mentre l'efficienza abrasiva delle sabbie più fini deve derivare dalla angolosità delle singole particelle. Di regola, il potere abrasivo aumenta col diminuire della selezionatura poiché questo comporta un aumento delle frazioni molto grossolana e molto fine.

Non è sempre possibile distinguere con sicurezza se il logorio cui è soggetto un certo guscio è prodotto solamente da azioni meccaniche o se a queste si associano azioni chimiche. In considerazione anche del fatto che, come è stato già osservato, tutte le varie azioni esaminate in questi paragrafi si verificano per lo più insieme, è opportuno parlare di *corrasione* (nel senso di Brett & Baird, 1986) per gli effetti combinati e spesso complementari dei processi meccanici e di quelli chimici.

b) SELEZIONE MECCANICA

Un agente trasportatore che agisca su un'associazione di resti di organismi o di frammenti di uno stesso organismo, diversi per forma, dimensioni o peso specifico, opera necessariamente un *trasporto selettivo* così che i vari elementi verranno accumulati in aree distinte. Questo fenomeno è evidente sia tra i vertebrati sia tra gli invertebrati. Tra i vertebrati si è visto, anche sperimentalmente, che alcune parti di uno stesso scheletro sono più facilmente trasportabili da parte delle correnti fluviali. Le vertebre e le costole, infatti, vengono trasportate più lontano dei denti o delle mandibole (Shipman, 1981). Tra gli invertebrati si può ricordare il caso di alcuni bivalvi inequivalvi come *Rhaetavicula contorta* del Trias superiore e *Hornesia socialis* del Trias medio alpino che presentano valve destre più piccole e lisce. In presenza di correnti, queste vengono trasportate a notevoli distanze dalle valve sinistre costate e più pesanti. In altri bivalvi invece, caratterizzati da pronunciato sviluppo o, addirittura, da cementazione di una delle valve (*Ostrea*, *Spondylus*) è la valva opercolare ad essere più sensibile alla azione delle correnti. Certe «faune nane» di cui si è parlato spesso in passato, possono essere il risultato di correnti di fondo capaci di trasportare solo gusci piccoli e leggeri. Un altro esempio è quello dei foraminiferi planctonici contenuti nei termini arenacei degli strati torbiditici. Essi sono associati a granuli di sabbia leggermente più fini in quanto per motivi di peso specifico un guscio vuoto di foraminifero è idraulicamente equivalente ad un granellino di sabbia più piccolo ma massiccio.

D'altra parte certi processi, puramente biologici, potrebbero essere interpretati erroneamente come episodi di selezione meccanica. Ad esempio, popolazioni di bivalvi costituite da individui della stessa età e approssimativamente della stessa taglia, fatto che si osserva abbastanza frequentemente, potrebbero essere interpretate erroneamente come dovute a fenomeni di selezione meccanica (Cap. 6). In certi casi non è semplice distinguere l'effetto della componente biologica da quello della selezione meccanica. Ad esempio, sulle spiagge si possono osservare abbastanza frequentemente, dopo una mareggiata, accumuli di gusci formati prevalentemente da esemplari giovanili della fauna che popola i fondali antistanti. Questo tipo di selezione è prodotto da un moto ondoso di energia sufficiente a «scavare» dal fondo gli esemplari più giovani che vivono intanati meno profondamente, ma incapace di «estrarre» quelli adulti che si infossano più profondamente. La genesi di questa «associazione» è evidentemente legata alla interazione di un fenomeno «biologico» di mortalità selettiva con un fenomeno di trasporto meccanico.

c) DEPOSIZIONE ORIENTATA

Alla fine del trasporto, quando si esaurisce o si attenua l'azione dell'agente trasportatore, si ha la deposizione dei gusci e delle parti scheletriche che, nella stragrande maggioranza dei casi, si dispongono con l'asse maggiore parallelo alla stratificazione. Cause perturbanti varie possono modificare questa disposizione e spesso dallo studio degli orientamenti risultanti possiamo risalire alla causa perturbante.

Quando osserviamo in affioramento concentrazioni di fossili, occorre innanzi tutto distinguere le osservazioni fatte su superfici di strato da quelle sulle sezioni trasversali degli strati stessi. Nel primo caso è importante notare se l'orientazione preferenziale è *unimodale* o *bimodale* (fig. 2.28, parte sup.) mentre nel secondo bisogna rilevare se i fossili sono *concordanti*, *obliqui* o *perpendicolari* alla stratificazione e quale *assetto*

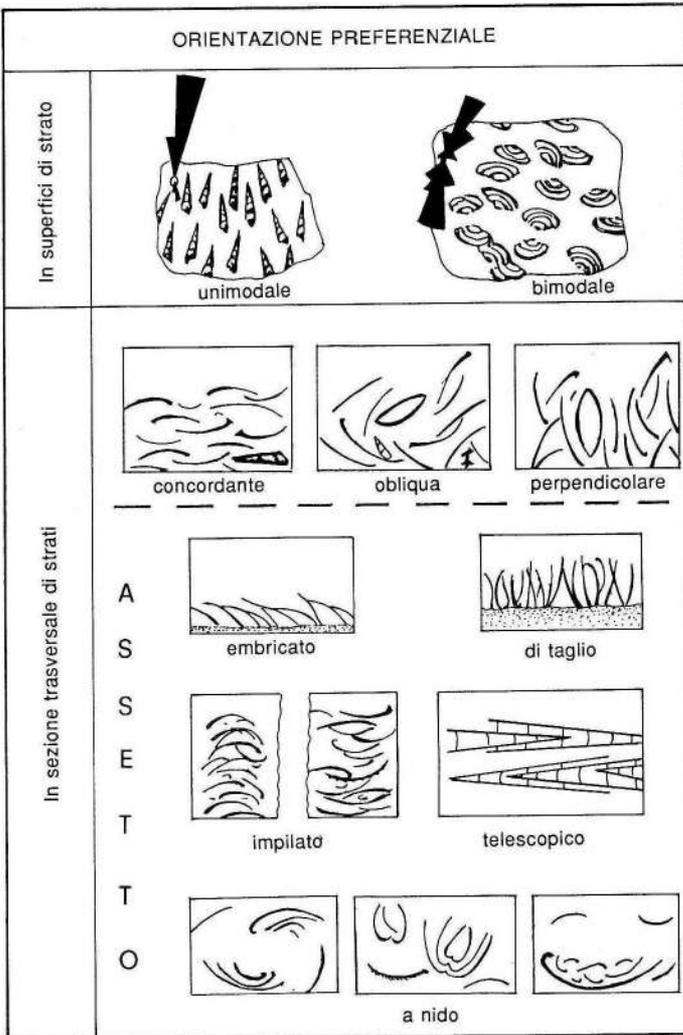


Fig. 2.28 - Principale terminologia usata nell'orientazione e nell'assetto dei fossili (da Kidwell, Fürsich & Aigner, 1986, con modifiche).

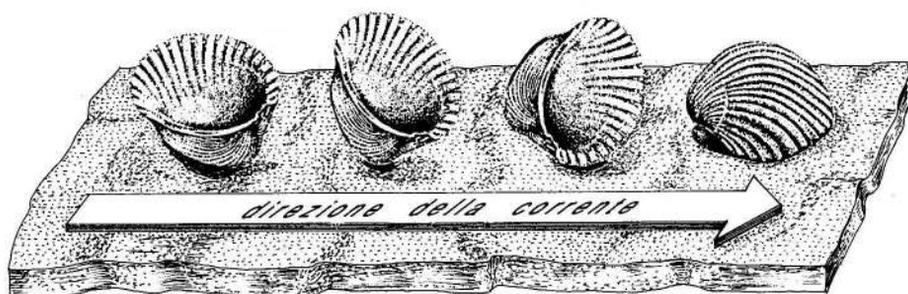


Fig. 2.29 – Oggetti a cupola come valve isolate di bivalvi, al sopraggiungere di una corrente unidirezionale, si ribaltano assestandosi con la parte concava verso il basso (da Ziegler, 1983, con modifiche).

possono eventualmente avere assunto (*embricato, di taglio, impilato* — fig. 7.14 —, *telescopico, a nido, ecc.*) (fig. 2.28, parte inf.) (Kidwell, Fürsich & Aigner, 1986). Dei diversi assetti possibili che possono presentare le concentrazioni di fossili, quello indicato come *telescopico*, utilizzato per descrivere la disposizione ad «incastro» di gusci conici come quelli di nautiloidi ortoconi, scafopodi, hyolithidi o tentaculiti, è certamente il meno comune ma il più singolare.

Oggetti curvi o a cupola come possono essere conchiglie di bivalvi o di brachiopodi, *cephala* o *pygidia* di trilobiti, ecc., presentano una diversa disposizione in acque tranquille o in acque mosse. In assenza di correnti le valve possono presentare la concavità verso l'alto o verso il basso; se esposte all'azione di una corrente moderata le valve tendono invece a rivolgere la parte concava verso il fondo, offrendo così la minor resistenza al flusso (fig. 2.29).

Occorre considerare che l'orientamento dipende non solo dall'azione della corrente, ma anche dalla forma dei corpi trasportati. Come regola generale si assume che i resti scheletrici, come qualsiasi oggetto tridimensionale, si dispongono, su un substrato uniforme, con il lato minore approssimativamente verticale. Una disposizione che si discosta da questo semplice modello è per lo più imputabile a fenomeni di bioturbazione (Finestra 7.1).

Corpi di forma allungata che si trovano su di un substrato sul quale agisce una corrente unidirezionale, si dispongono secondo un assetto nel quale il *centro di spinta* finirà per trovarsi sempre sottocorrente rispetto al *centro di resistenza* a meno che un ostacolo glielo impedisca³. In questa situazione di equilibrio è evidente che tutti i corpi simili presentano un orientamento unimodale.

L'ubicazione del centro di spinta e del centro di resistenza in una conchiglia o in qualsiasi altro resto sono influenzati in modo sostanziale oltre che dalla velocità della corrente, dalla forma del resto, dalla distribuzione dei pesi, dalla presenza o dall'assenza di parti molli che fuoriescono dalla cavità del guscio, ecc. Per esempio, nel caso di parti scheletriche piene come i radioli di echinidi (fig. 2.30) o i rostri di belemniti (fig. 2.32b), l'orientamento dipende essenzialmente dalla ubicazione dei centri di resistenza e di spinta. Un comportamento analogo ma con una più accentuata uni-

³ Analogamente a quanto si può dire per il «baricentro», il «centro di spinta» può essere definito come il punto nel quale si possono ritenere concentrate le forze che spingono un corpo a muoversi e «centro di resistenza» il punto ove possono ritenersi concentrate tutte le forze che si oppongono al movimento del corpo considerato.

Fig. 2.30 - Radioli di echinidi allineati con la punta nel senso della corrente in quanto l'estremità prossimale ha funzionato da àncora (= centro di resistenza) (da Ziegler, 1983 con modifiche).

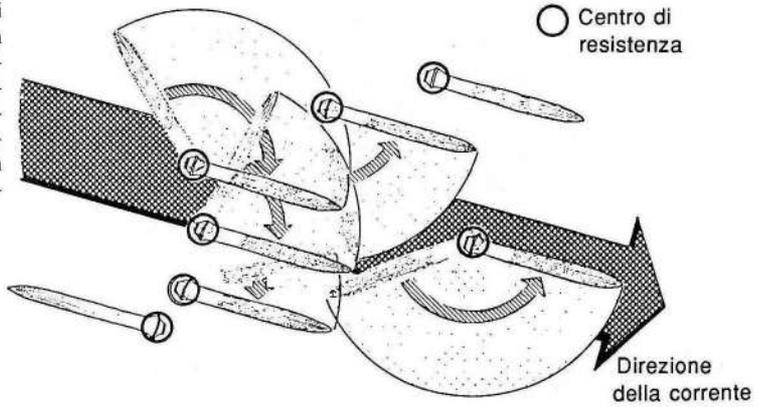
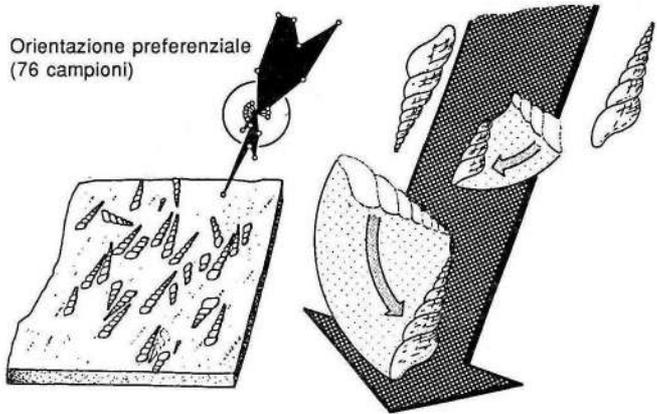


Fig. 2.31 - Allineamento preferenziale di gasteropodi turricolati (*Turritella*) parallelamente alla direzione della corrente e con l'apice controcorrente (da Seilacher, 1970, con modifiche)



modalità hanno i corpi turricolati vuoti come tentaculiti, turritelle, ecc., dove l'ampia apertura ben difficilmente può rimanere controcorrente (fig. 2.31).

Un caso particolare è quello dei nautiloidi ortoconi (fig. 2.32a) che nello strato possono a volte essere presenti sia con l'orientamento dell'apice nel senso della corrente sia controcorrente. L'orientamento della punta del cono nel senso della corrente è imputabile alle parti molli che fuoriescono dalla camera di abitazione e agiscono da àncora. L'orientamento controcorrente (fig. 2.32a), che costituisce il caso più comune, è invece interpretabile con la tendenza dei coni vuoti ad esporsi offrendo la minima resistenza oppure con la presenza di depositi camerati e sifuncolari che appesantendo la punta la trasformano in un centro di resistenza. Quando la punta è particolarmente pesante, alcuni individui si «piantano» nel fango molle del fondo assumendo una disposizione perpendicolare alla stratificazione (es. Siluriano della Sardegna).

Negli organismi che presentano appendici flessibili, come tra alcuni echinodermi (blastoidi, crinoidi, stelleroidi, ofiuroidi) o in certi vertebrati e nelle piante, può accadere che la parte più massiccia agisca da centro di resistenza e quindi alcune delle appendici possano orientarsi nella direzione della corrente (fig. 2.33).

Nel caso di moto oscillatorio la situazione è molto più complessa in quanto l'orien-

tamento dei corpi dipende anche dal rapporto fra le dimensioni dei resti e l'ampiezza delle oscillazioni e dalla presenza o meno di ostacoli come increspature di fondo (*ripples*) o gusci più grossi e più pesanti. Nella maggioranza dei casi i resti si orientano parallelamente alle creste delle onde (che non sempre sono parallele alla linea di costa) e l'orientazione sarà il più delle volte bimodale (fig. 2.34).

Concludendo, si può sottolineare che l'attenta rilevazione della orientazione e del-



a)



b)

Fig. 2.32 – Orientazione preferenziale (unimodale) in resti fossili di forma allungata operata da correnti. *a*) Conchiglie di nautiloidi ortoconi (cefalopodi) con l'estremità appuntita controcorrente. Nella foto che illustra una superficie di strato di calcari del Siluriano (Ludlow medio) della Boemia, la corrente proveniva da sinistra. *b*) Rostri di belemniti (cefalopodi) con l'estremità appuntita controcorrente. Nella foto che illustra una superficie di strato di calcari giurassici dell'Appennino Settentrionale (Alta Garfagnana), la corrente proveniva da destra (*a*, foto dr J. Kriz, Servizio Geologico di Praga; *b*, foto L. Spezia, Museo di Storia Naturale di Milano).

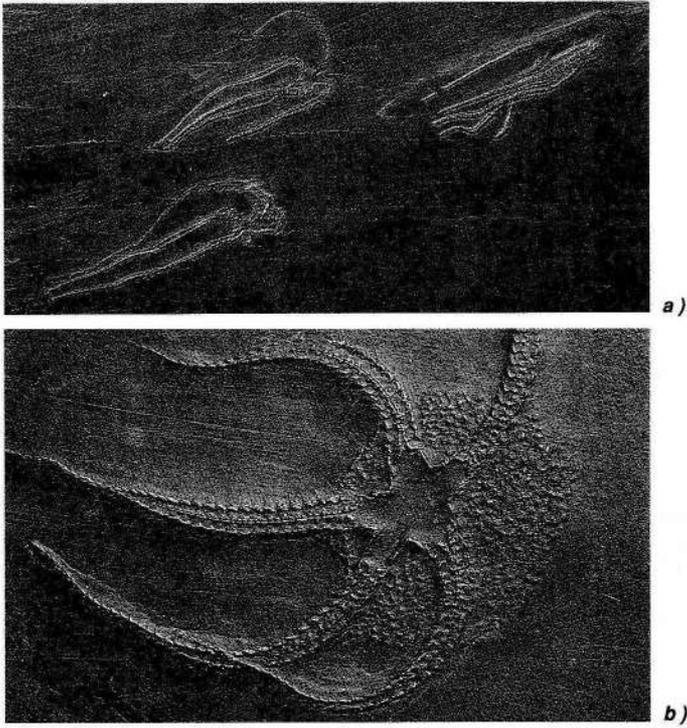


Fig. 2.33 – Asteroidei con le braccia orientate dall'azione di correnti. Considerando che la parte più massiccia del corpo agisce da centro di resistenza, la corrente proveniva da destra in entrambi i casi. *a*, *Taeniaster* sp.; *b*, *Furcaster paleozoicus*, Devoniano inferiore della Germania (Budenbach) (foto L. Spezia, Museo di Storia Naturale di Milano).

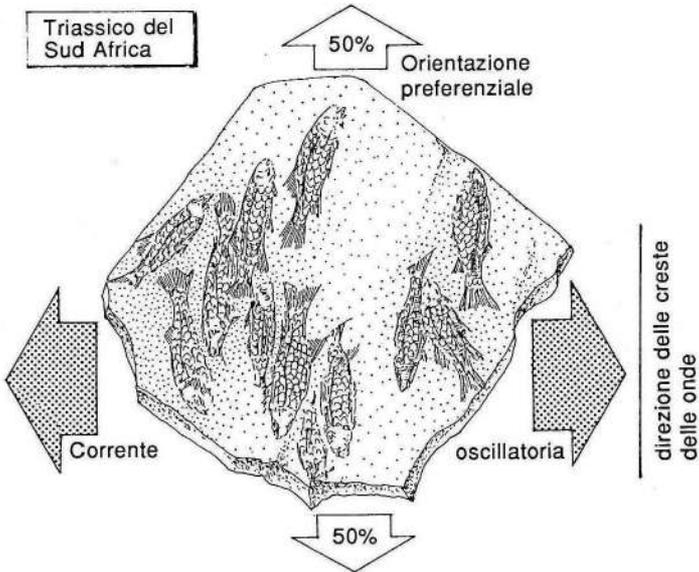


Fig. 2.34 – Su di un fondale sottoposto alle correnti oscillatorie prodotte dal moto ondoso i corpi (in questo caso pesci del genere *Semionotus*) si dispongono col loro asse maggiore perpendicolare alla direzione delle correnti e quindi parallelo alle creste delle onde (da Seilacher, 1959).

TABELLA 2.4 – *Rapporti tra assetto e orientazione dominanti di resti fossili allungati o appiattiti, agente responsabile del loro orientamento e probabile ambiente deposizionale.*

CARATTERISTICA RILEVATA	ORIENTAZIONE E ASSETTO DOMINANTI	AGENTI RESPONSABILI	PROBABILE AMBIENTE DEPOSIZIONALE
Allineamento preferenziale di fossili <i>allungati</i>	unimodale	correnti	in corrispondenza di canali prevalentemente in acque basse
	bimodale	moto oscillatorio	vaste aree entro il livello di base del moto ondoso
Disposizione preferenziale di fossili <i>appiattiti</i>	convessità verso l'alto (in fossili sparsi)	correnti	acque prevalentemente basse senza azione delle onde acque profonde nel caso di torbidità
	orientamento complesso	moto oscillatorio	vaste aree entro il livello di base del modo ondoso
	embricato (in ammassi di fossili)	correnti	in corrispondenza di canali in acque prevalentemente basse
Disposizione casuale (qualunque forma)	disordinato	bioturbazione	al di sotto del livello di base del moto ondoso
		deposizione in massa	in ogni ambiente ove possa accumularsi un deposito

l'assetto dominante può fornire dati molto utili sull'idrodinamismo dell'ambiente di sedimentazione e più in generale per una ricostruzione paleoambientale (tab. 2.4).

2.4.5 – Prefossilizzazione

In molti ambienti naturali come per esempio una pianura alluvionale, un erg desertico o una piana intertidale, non sempre le spoglie degli organismi che arrivano ad essere sepolte nel sedimento possono procedere indisturbate nella loro evoluzione diagenetica. È piuttosto frequente che in tali ambienti resti di organismi possano venire riesumati dagli agenti erosivi e ridepositati prima del seppellimento definitivo.

Questa riesumazione può avvenire immediatamente dopo il seppellimento iniziale o dopo un intervallo di tempo sufficientemente lungo da permettere alle trasformazioni diagenetiche di modificare la consistenza e la densità dei resti organogeni. Essi possono essere irrobustiti dalla permineralizzazione (§ 2.6.1c) o essere alleggeriti e resi friabili dalla dissoluzione, avranno cioè subito una *prefossilizzazione* (Seilacher, 1978).

Se i resti così riesumati subiranno un nuovo trasporto, si comporteranno in modo ben diverso da come si comportarono anteriormente al primo seppellimento. Sulle spiagge adriatiche attuali, a causa della intensa erosione cui sono sottoposte e del conseguente arretramento, è frequente trovare conchiglie di *Venus*, *Ostrea*, *Pectunculus*, ecc., profondamente annerite, associate ad altre delle stesse specie che presen-

tano i colori naturali (fig. 2.35). Le conchiglie annerite per incipiente carbonificazione (§ 2.6.1b) della materia organica (ed eventualmente per aggiunta di monosolfuri di ferro), appartengono a esemplari che si trovavano nei sedimenti del fondo, sepolti quanto basta per non venir riesumati dalla azione delle onde di burrasca. Queste conchiglie sono state dissepolte solo a causa dell'attuale intensa fase erosiva del litorale. Anche in mancanza di precisi studi sull'argomento, si può ipotizzare che queste conchiglie

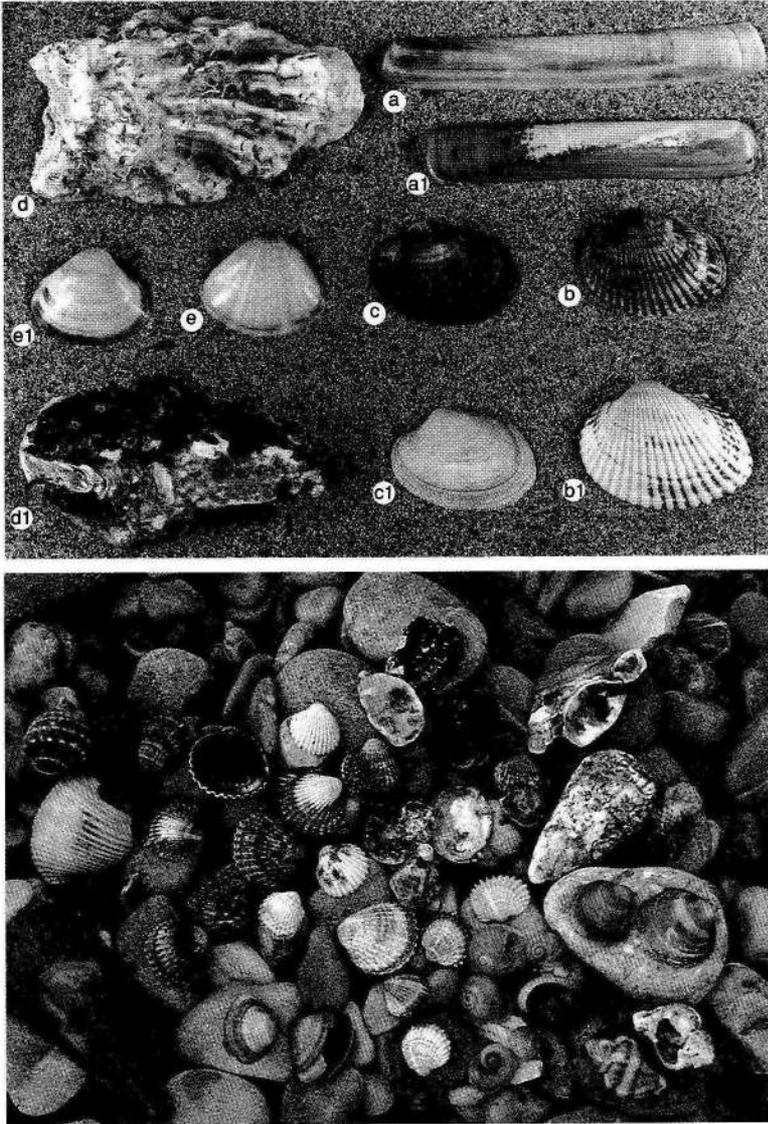


Fig. 2.35 - Associazioni artificiali di conchiglie annerite in varie fasi della prefossilizzazione provenienti dall'alto Adriatico (sopra) e dal basso Adriatico (sotto). Nella figura di sopra le conchiglie in vari stadi di prefossilizzate (a1-d1) sono associate ad altre della stessa specie che presentano ancora i colori naturali. Questa associazione artificiale è costituita da: a, *Ensis siliqua*; b, *Scapharca inequivalvis*; c, *Venerupis decussata*; d, *Ostrea edulis*; e, *Mactra corallina* (foto Istituto di Paleontologia di Modena e foto G.C. Parea).

annerite e parzialmente diagenizzate si comporteranno rispetto al logorio in modo diverso da quelle ancora fresche assieme alle quali verranno d'ora in poi trasportate ed elaborate.

FINESTRA 2.1 – DETERMINAZIONE DELL'OSTRACOMASSA

Dall'analisi dei processi biostratinomici (e a maggior ragione tenendo conto dei processi diagenetici) risulta evidente che una paleocomunità di regola è molto impoverita e «diversa» rispetto alla comunità da cui deriva. È compito del paleoecologo la ricostruzione della comunità originale cercando di risalire quanto più possibile alla

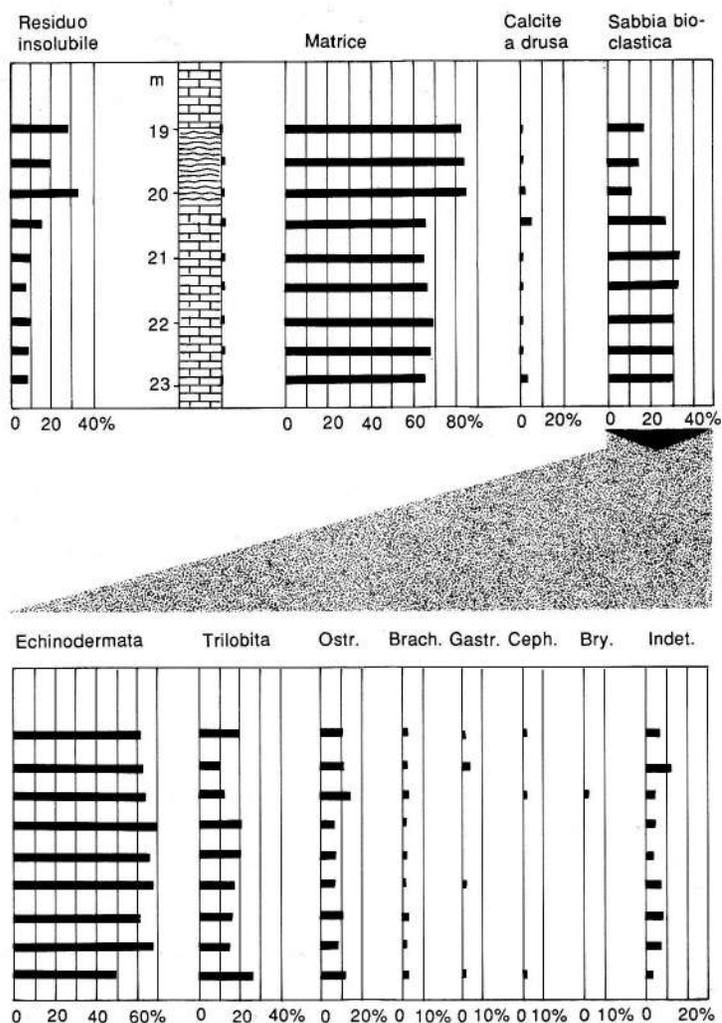


Fig. 2.36 – Costituenti principali dei calcari del Segerstad Limestone (Ordoviciano medio, Isola di Öland, Svezia) e proporzione relativa dei componenti organici della sabbia bioclastica assunta come autoctona. Questa analisi permette di evidenziare che gli echinodermi, praticamente assenti tra i macrofossili, furono invece una porzione dominante dell'antica comunità (da V. Jaanusson, 1972).

sua diversità tassonomica iniziale tramite osservazioni tafonomiche e valutazioni sinecologiche (Cap. 6). La determinazione dell'ostracomassa costituisce una tecnica per ottenere una migliore conoscenza della composizione tassonomica degli elementi della comunità originale dotati di parti scheletriche minerali.

Se si esamina in sezione sottile un calcare formatosi in un ambiente con scarsi apporti detritici, si possono distinguere tre costituenti principali: (1) la matrice, (2) la frazione bioclastica (sabbia bioclastica), costituita da frammenti di gusci e scheletri e (3) la calcite a drusa (cemento). La percentuale di bioclasti è stata usata da diversi autori per porre un limite fra alcune categorie litologiche. Per esempio Folk (1959) separa una micrite fossilifera da una biomicrite se la frazione bioclastica fine supera il 10%, mentre Dunham (1962) utilizza lo stesso limite per distinguere un *mudstone* da un *wackestone*. Molto spesso nella analisi paleontologica di questi ambienti vengono presi in considerazione solo i macro ed i microfossili più o meno completi potenzialmente classificabili a livello specifico o generico. Oggi si ritiene che uno studio paleoecologico di una sequenza calcarea sia incompleto senza una analisi dei vari componenti della frazione scheletrica minuta. Infatti le minuscole particelle bioclastiche, nel caso siano autoctone o parautoctone, forniscono preziose informazioni sugli organismi che le hanno prodotte. Queste informazioni, assieme ai dati quantitativi sui fossili «completi», aiutano a ricostruire la composizione originale dell'*ostracomassa*, vale a dire la massa totale di materiale scheletrico prodotto dagli organismi in una certa area e in un certo tempo (Jaanusson, 1972). Molte volte la composizione tassonomica della frazione bioclastica fine è completamente differente da quella dei resti macroscopici in quanto l'ostracomassa ha subito una disintegrazione ed una distruzione differenziale oppure le conchiglie si sono deposte in una sabbia formata in un altro ambiente ove vivevano altri organismi.

Nel Sagerstad Limestone (Ordoviciano medio della Svezia), ad esempio, i cefalopodi predominano tra la macrofauna (72%) ma formano solo una minima parte della frazione bioclastica fine (0-10%) mentre gli echinodermi, praticamente assenti tra la macrofauna, costituiscono la parte predominante della frazione bioclastica fine con punte fino al 68% (Jaanusson, 1972). Per analizzare i vari componenti della frazione scheletrica minuta si usa il sistema del conteggio a punti (da 1400 a 1600 punti per una sezione sottile di 2 x 2,5 cm) associato al riconoscimento dei gruppi di organismi da cui derivano le particelle. I dati vengono tabulati e successivamente visualizzati in un grafico come quello della figura 2.36.

2.5 — SEPPELLIMENTO

Il fattore sedimentazione, ed in particolare la granulometria dei sedimenti e la velocità di sedimentazione, influenza in modo determinante il processo di fossilizzazione (figg. 2.65; 2.66). In generale tutti i resti degli organismi (organici e organogeni) presentano un miglior grado di conservazione nei sedimenti fini piuttosto che in quelli grossolani.

Un rapido seppellimento, come si è già osservato, costituisce una premessa indispensabile per la fossilizzazione; ne deriva, in generale, che un tasso di sedimentazione elevato costituisce una condizione favorevole per il processo di fossilizzazione. La situazione più propizia per la conservazione dei reperti e la registrazione ottimale della diversità tassonomica delle biocenosi è rappresentata da ambienti caratterizzati da apporti sedimentari repentini e catastrofici in grado di soffocare e seppellire «in vita» definitivamente la maggior parte degli organismi.

2.5.1 – Seppellimento in detriti minerali

È il caso più frequente e diffuso dato che in natura la quasi totalità dei sedimenti è costituita da detriti minerali, siano essi prodotti dall'erosione delle aree emerse (ghiaie, sabbie e peliti), dalla triturazione meccanica o dalla macerazione di gusci di organismi (sabbie calcaree bioclastiche e fanghi calcarei), dall'accumulo di resti di microorganismi pelagici o, eccezionalmente, da precipitati chimici provocati da organismi o più raramente di origine inorganica.

I resti scheletrici hanno una diversa potenzialità di conservazione nei diversi tipi di sedimenti soprattutto in funzione della diversa granulometria.

Nei *materiali grossolani angolosi* (detriti di falda, sedimenti glaciomarini, detriti vulcanici, ecc.) i resti di un organismo sepolti in questi detriti, che hanno sempre una elevata permeabilità, hanno scarsa probabilità di essere preservati. Un caso particolare è rappresentato dalle breccie ossifere (§ 2.5.4) nelle grotte ove le concrezioni calcaree o gessose possono cementare rapidamente i detriti e proteggere le ossa.

Gli ambienti ad alta energia dove si sedimentano le *ghiaie* non sono favorevoli alla conservazione dei resti scheletrici. L'arrotondamento degli elementi è conseguenza degli urti reciproci provocati dall'acqua in movimento e questi stessi urti distruggono rapidamente anche le ossa o i gusci più robusti. In conclusione, si tratta di ambienti poco favorevoli allo sviluppo della vita ed alla conservazione dei reperti fossili.

I resti di organismi che vengono sepolti dalle *sabbie* (sedimenti di mare basso, fluviali e desertici, ecc.) possono aver subito un logorio meccanico limitato o accentuato a seconda del tempo nel quale sono rimasti esposti all'azione abrasiva di questi sedimenti in movimento. In ambiente subaereo i resti degli organismi, anche dopo che sono stati sepolti, hanno molte probabilità di venire intensamente ossidati o disciolti da acque acide e ben ossigenate che permeano questi sedimenti. Maggiori probabilità di conservazione hanno invece i resti sepolti in ambiente marino.

Le *peliti* (silt, argilla e fanghi calcarei) sono i sedimenti più diffusi in natura e si prestano molto bene alla conservazione dei resti degli organismi. Infatti, negli ambienti pelitici i processi di logorio meccanico, selezionatura e disarticolazione sono insignificanti in relazione al basso livello di idrodinamismo. Inoltre, dopo il seppellimento, durante la diagenesi, la scarsa permeabilità impedisce la circolazione dei fluidi o la limita enormemente riducendo drasticamente la possibilità di dissoluzione dei resti organogeni.

Spesso, negli ambienti pelitici, come sarà meglio precisato più avanti, è molto importante la componente organica che deriva dall'accumulo di detriti vegetali e animali. In assenza di ossigeno, il materiale organico è soggetto solo a fermentazioni anaerobiche che arricchiscono la materia organica in carbone e danno origine a idrocarburi. Questi ambienti, quando la velocità di sedimentazione è sufficientemente elevata, sono particolarmente favorevoli non solo per la conservazione delle parti scheletriche ma anche per la fossilizzazione della materia organica (§ 2.6.1b).

Occorre sottolineare che ai fini della fossilizzazione non è tanto importante un costante ed elevato tasso di sedimentazione, ma il verificarsi di eventi deposizionali significativi, anche se sporadici, che di per se stessi possono portare al seppellimento ed alla «protezione» definitiva dei resti. Per esempio, il fatto che in un certo bacino si depositi una torbidite spessa 1 metro ogni 10.000 anni equivale alla velocità media di deposizione di 1 mm al decennio. Un millimetro di sedimento non proteggerebbe di certo un guscio adagiato sul fondo dalle possibili azioni che tendono a distruggerlo nel corso di dieci anni; un metro di sedimento deposto in pochissime ore

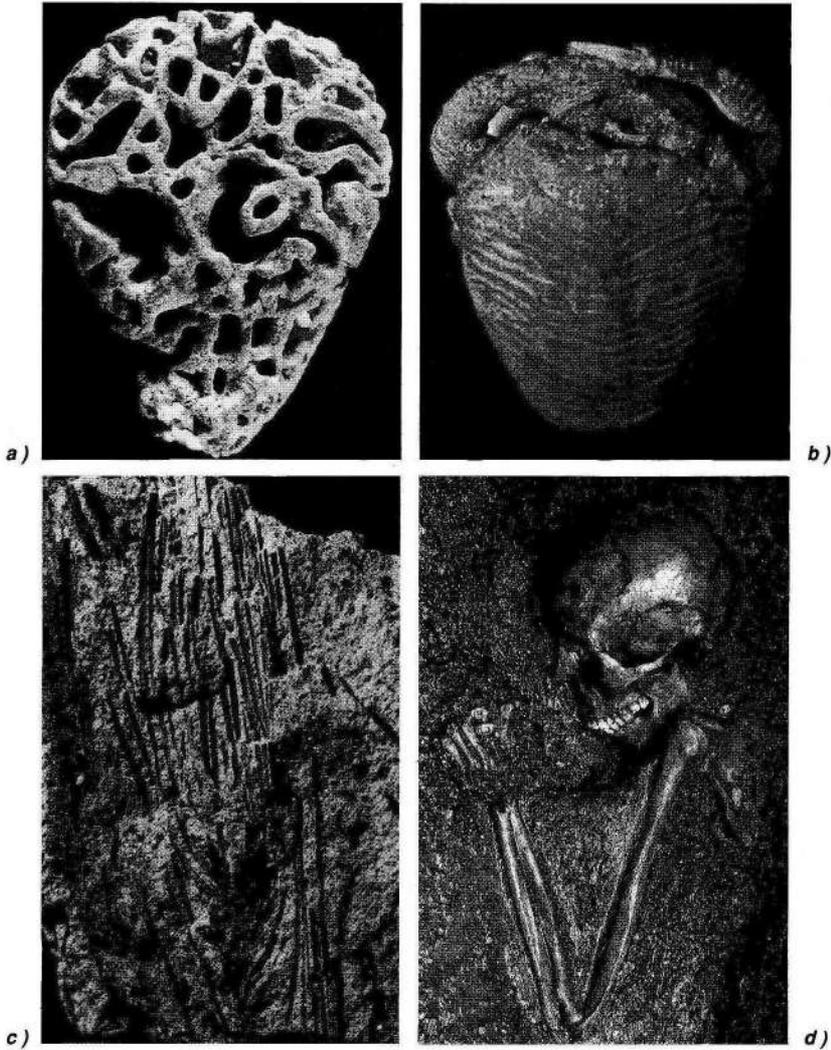


Fig. 2.37 – Esempi di conservazione in piroclastiti; *a*) Spugna silicea (*Placoscyphia roemeri*), Eocene medio (Luteziano) di Chiampo (Vicenza); *b*) Granchio (*Ranina marestiana*), Eocene medio (Luteziano) di Chiampo (Vicenza); *c*) Rametto di pino, Pleistocene dell'isola di Lipari; *d*) Donna uccisa a Ercolano durante l'eruzione del Vesuvio del 24-25 agosto del 79 dopo Cristo (*a*, foto M. Gnoli; *b*, *c*, foto Istituto di Paleontologia di Modena; *d*, foto National Geographic).

costituisce invece una protezione definitiva dai processi biostratinomici, compresa l'azione di limivori e fossatori che agiscono nei primi decimetri di sedimento.

Effetto analogo ad una torbidite può avere, in ambiente sottomarino, una colata di fango piroclastico o una tempestate e, in ambiente subaereo, una coltre cineritica o una colata di fango collegate ad una eruzione vulcanica. Magnifici esempi di conservazione in piroclastiti fini in ambiente subacqueo sono dati dagli artropodi (ranine), dalle spugne e dai molluschi dell'Eocene (Luteziano) della Valle di Chiampo (Monti Lessini, Vicenza) o dai vegetali subfossili (foglie e tronchi) delle Lipari (fig. 2.37*a-c*). Nelle piroclastiti subaeree possono conservarsi, a seconda delle condizioni di diagenesi

tiche, le sole ossa oppure le impronte esterne dell'intero corpo di animali e persone, come è avvenuto per le vittime della famosa eruzione del Vesuvio del 79 d.C. dell'era volgare rispettivamente a Ercolano e a Pompei (fig. 2.37d).

STRUTTURE BIOGEOPETE

Se le cavità interne di una conchiglia sepolta nel fango presentano aperture di limitata ampiezza, è improbabile che vengano completamente riempite dal sedimento grazie anche alla modesta energia meccanica che caratterizza l'ambiente. In queste condizioni il sedimento si dispone nelle parti basse delle cavità lasciando libere le parti alte che vengono riempite dai fluidi che circolano nel sedimento. Col procedere della diagenesi, da questi fluidi possono precipitare quarzo, calcite o altri minerali che vengono a tappezzare le pareti di queste cavità trasformandole in geodi o riempiendole del tutto con una o più generazioni di cristalli.

Nei nautiloidei del Siluriano della Sardegna, per esempio, dopo il riempimento parziale delle camere ad opera del sedimento, l'obliterazione completa delle cavità

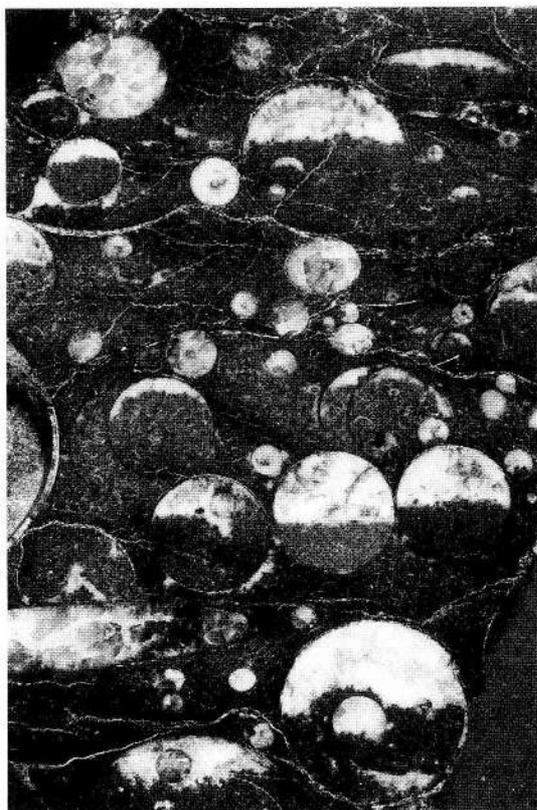


Fig. 2.38 – Strutture biogeoPETE in nautiloidei siluriani della Sardegna sud-occidentale. Il riempimento micritico scuro nella parte inferiore contrasta con quello di calcite spatica in quella superiore. Nell'esemplare in basso a destra è anche evidente l'assetto telescopico di un individuo all'interno dell'altro. Il campione proviene dall'area di Capo Frasca ed è attribuibile al Ludlowiano, zona a conodonti a *Polygnathoides siluricus* (foto Istituto di Paleontologia di Modena).

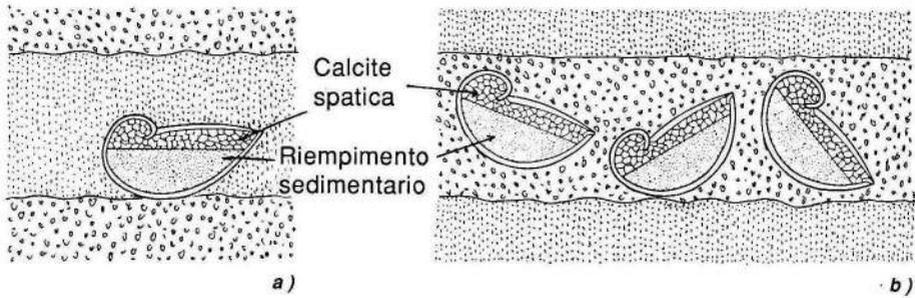


Fig. 2.39 – In un esemplare di brachiopode il riempimento della conchiglia con sedimento nella parte inferiore e con calcite spatica in quella superiore ha portato alla formazione di una struttura biogeopeta. In *a*) la «livella naturale», costituita dalla linea che separa il sedimento dalla calcite spatica ha permesso di stabilire che la conchiglia è stata fossilizzata in posizione di vita. In *b*) la «livella naturale» è variamente inclinata e quindi possiamo dedurre che gli esemplari sono stati rielaborati (da Gall, 1983 con modifiche).

residue si realizza ad opera di un'unica generazione di calcite (fig. 2.38). L'insieme dei riempimenti (sedimento + cristalli) assume quindi una ben precisa polarità e viene a costituire una struttura che si può definire *biogeopeta*. I riempimenti biogeopeti possono essere utilizzati come vere e proprie livelle naturali (fig. 2.39a) per stabilire la reale posizione di vita o l'originale posizione di seppellimento di un organismo estinto come per esempio è stato fatto per *Waagenoconcha*, brachiopode del Carbonifero inferiore (Grant, 1966), o per ricostruire l'originale inclinazione di paleopendii (Broadhurst & Simpson, 1967), o per determinare se un pacco di strati sia diritto o rovesciato.

Talvolta nello stesso strato vi possono essere fossili le cui strutture geopete sono orientate casualmente (fig. 2.39b). La spiegazione più semplice è che essi siano stati rielaborati dopo la formazione della struttura biogeopeta. Le strutture biogeopete possono quindi rivelare fenomeni di rielaborazione dei fossili (§ 8.5.2f1).

2.5.2 – Inglobamento in detriti ricchi di materia organica

Il distacco di organi e la loro dispersione nell'ambiente fa parte del ciclo di vita dei vegetali (fig. 2.14). Tutte queste parti disperse nell'ambiente (§ 2.4.1b), se si depositano sulla terra ferma vengono generalmente inglobate nei suoli ove, in ambiente ricco di ossigeno, sono più o meno rapidamente decomposte e ossidate lasciando tracce minime o nulle. In certi ambienti particolari, però, come stagni, acquitrini e paludi, i detriti organici soprattutto vegetali si possono accumulare al riparo da ogni ossidazione e putrefazione aerobica e, se l'accumulo si protrae per periodi di tempo molto lunghi, si possono formare depositi di notevole spessore.

A seconda del rapporto fra peliti inorganiche e detriti organici, si passa dalle argille ricche di materia organica, ossia argille bituminose o argille carboniose, a fango organico che è costituito da detriti organici praticamente privi di frazione inorganica. Il *fango organico*, quindi, non è altro che un sedimento detritico esclusivamente organico che può inglobare animali terricoli, anfibi, uccelli e insetti, i cui resti hanno buone probabilità di conservazione. In tutti questi ambienti continentali nei quali si

accumulano i «sedimenti» organici che diventeranno *torba*, le condizioni strettamente riducenti sono prodotte dalla putrefazione iniziale dei materiali vegetali⁴.

L'inglobamento in detriti organici, e quindi in ambiente pressoché anaerobico, porta in genere ad una particolare trasformazione dei resti animali che vengono conservati sotto forma di sottili pellicole carboniose (*antracoleimmi* - § 2.6.1b). I resti fossilizzati in questo modo sono conservati in tutti i loro particolari salvo la forte deformazione per schiacciamento. In caso di seppellimento profondo, nelle fasi più avanzate di diagenesi, i resti organici vengono amalgamati col detrito organico inglobante e divengono irricognoscibili (fig. 2.48n).

Le ligniti eoceniche della Valle di Geisel vicino ad Halle (Germania) e la torbiera subfossile di Tollund in Danimarca offrono alcuni dei migliori esempi di conservazione di parti molli. Il giacimento di Geisel fu trovato quasi 60 anni fa da Weigelt (1932) ma fu accuratamente studiato da Voigt (1934, 1937, 1938, 1957) che illustrò porzioni carbonizzate di epidermide di rane, di pipistrelli e di artiodattili; cellule di tessuto adiposo di rettili e mammiferi; diversi tipi di peli di mammiferi; cellule epiteliali di rane con i loro nuclei; vasi sanguigni di lucertole; tessuto cartilagineo di equidi primitivi; larve di ditteri, ecc. Anche l'uomo di Tollund (§ 2.6.1a; fig. 2.52) si è fossilizzato in un ambiente simile a quello delle torbiere della Valle di Geisel. La preservazione delle parti molli può essere stata favorita dall'azione di acque ricche in acidi tannici e «fulvici» che operarono una azione di «conciatura» simile a quella che viene effettuata per le pelli (Allison, 1988a) prima della carbonificazione vera e propria, ma è sostanzialmente il prodotto di fermentazioni strettamente anaerobiche che provocarono la carbonificazione dei materiali organici (§ 2.6.1b).

2.5.3 — Inglobamento in fluidi

Questo tipo di seppellimento è del tutto particolare in quanto avviene in materiali costituiti da fluidi viscosi o che si comportano come tali al momento dell'inglobamento dell'organismo. In pratica può trattarsi di petrolio greggio, resine vegetali, sabbie mobili e fanghi organici. Il comportamento di questi materiali funziona da trappola per gli animali così che è anche responsabile della loro morte. In questo caso la morte non è provocata da un evento esterno non evitabile dall'organismo, come potrebbe essere un accumulo repentino di sedimenti provocato da una frana o da una violenta burrasca in mare, ma è provocata da un'azione volontaria dell'animale stesso, conseguenza di una errata valutazione della realtà della situazione.

a) PETROLIO GREGGIO

Esempi famosi di questo tipo di conservazione sono i vertebrati fossili del Pleistocene superiore e dell'Olocene inferiore che si trovano in grandi quantità nel giacimento di asfalto di Rancho La Brea, alla periferia di Los Angeles (California), dove

⁴ È stato osservato (Ferguson, 1985) che le foglie che galleggiano su di uno stagno perdono, per eliminazione delle parti solubili, una parte importante del loro peso nelle prime 24 ore e questa perdita è molto più rapida all'aumentare della temperatura. A questa fase segue l'attacco da parte di microrganismi come funghi e batteri aerobici che porta al consumo e quindi alla eliminazione dell'ossigeno libero nell'acqua dell'ambiente. Si è visto sperimentalmente che per le foglie di *Fraxinus excelsior*, immerse in acquari con contenuto di ossigeno disciolto attorno a 10,1-10,3 ppm, l'aggressione inizia una ventina di ore dopo l'immersione delle foglie e si conclude praticamente una quarantina di ore più tardi quando il livello di ossigeno nell'acqua si stabilizza su valori estremamente bassi (attorno a 1 ppm).

rimasero intrappolati in laghetti di petrolio greggio (fig. 2.40). Questi laghetti si formano a causa di fuoriuscite di petrolio da giacimenti superficiali. Raggiunta la superficie, il petrolio, per l'azione degli agenti atmosferici, diventa viscoso e appiccaticcio e può anche venir ricoperto da acqua piovana, per cui questi bacini diventano delle vere e proprie trappole naturali per gli animali selvatici. In questi «stagni» di petrolio hanno trovato la morte innumerevoli esemplari di vertebrati, tenacemente invischiati dal greggio. I predatori, sia uccelli sia mammiferi, sono stati attratti da queste creature in agonia, e sono rimasti a loro volta intrappolati. Questo fatto risulta chiaro dalla composizione della fauna di Rancho La Brea dove il numero dei carnivori è dieci volte superiore a quello degli erbivori.

L'integrità degli scheletri venuti alla luce nei giacimenti di asfalto di Rancho La Brea ci offre un quadro molto importante del mondo animale di quei tempi. Oltre ai proboscidiati, sono stati trovati cavalli, cammelli, sdentati giganti, orsi, tigri dai denti a sciabola (il famoso *Smilodon californicus*) e numerose specie di avvoltoi tra i quali una forma gigantesca (*Teratornis meriami*).

b) RESINE VEGETALI

In queste resine si conservano soprattutto resti vegetali (fiori, pollini), insetti e, eccezionalmente, anche piccoli vertebrati (fig. 2.41). Le resine fossili che hanno subito un processo diagenetico di polimerizzazione vengono normalmente denominate «ambre»; se la resina è ancora allo stato subfossile viene indicata col termine «copale». L'ambra del Baltico è certamente la più famosa e il suo nome deriva dal fatto che è particolarmente abbondante lungo le coste meridionali del Mar Baltico attuale. Nella

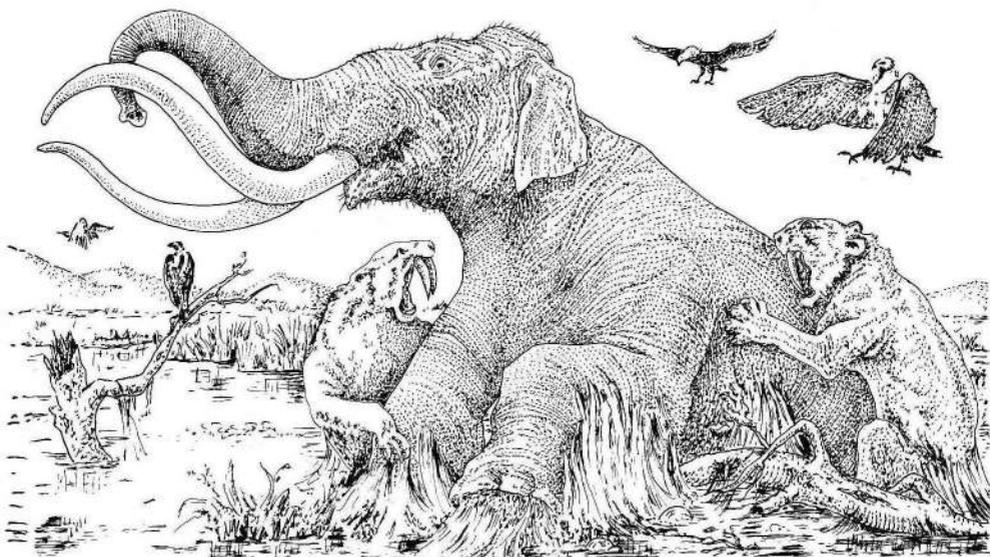


Fig. 2.40 – Una delle conservazioni più perfette in asfalti e bitumi è quella che si è verificata nel Pleistocene sup. – Olocene inf. di Rancho la Brea vicino a Los Angeles dove sia gli erbivori come proboscidiati sia i loro predatori come lo *Smilodon californicus* o il grande avvoltoio *Teratornis meriami*, rimasero intrappolati nel petrolio greggio e poi fossilizzati nel bitume (disegno G. Leonardi).

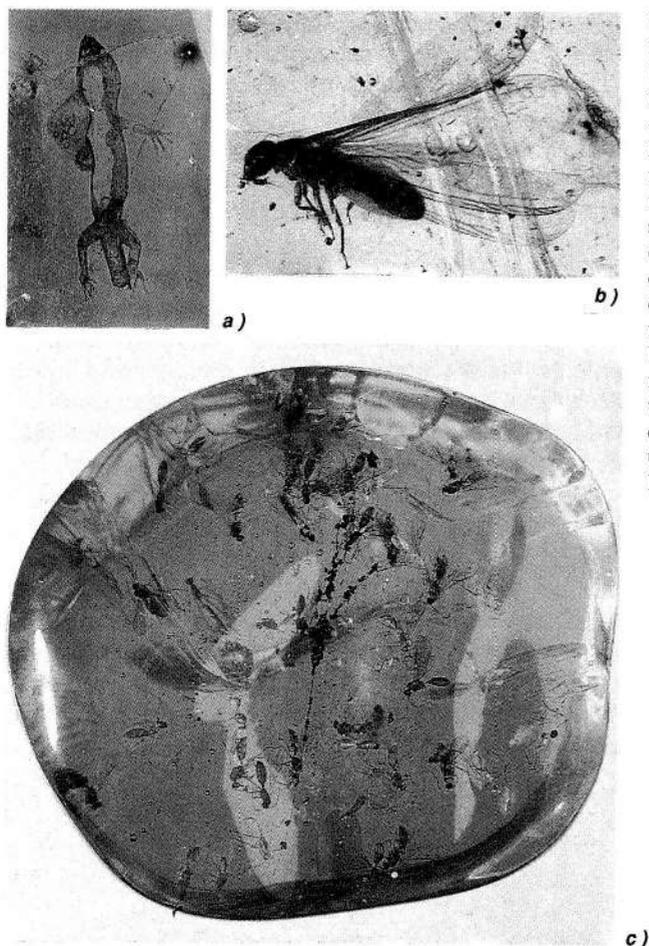


Fig. 2.41 – La fossilizzazione mediante inglobamento in ambra permette la conservazione tridimensionale di insetti e di piccoli vertebrati. Degli organismi intrappolati rimane infatti la forma inalterata in quanto la resina non si schiaccia durante la diagenesi e l'antracolemma dell'organismo rimane aderente all'impronta esterna prodotta dall'ambra. *a*, piccolo lacertide (*Gecko* sp.), Miocene di Santo Domingo (Antille); *b*, imenottero (?), Eocene del Baltico; *c*, Insetti vari (in prevalenza imenotteri), Miocene di Santo Domingo (Antille) (*a*, *c*, foto L. Spezia, Museo di Storia Naturale di Milano; *b*, foto Istituto di Paleontologia di Modena).

regione baltica l'ambra è stata prodotta in gran parte da una conifera estinta (*Pinus succinifera*) che formava estese foreste durante il Terziario inferiore, tra 50 e 35 milioni di anni fa. La resina, colando lungo il tronco, inglobava insetti o altri piccoli organismi, rimasti «invischiati» in una precedente colata, sottraendoli all'azione degli agenti esterni e conservandoli fino ad oggi. Di questi insetti è rimasta, il più delle volte, soltanto una sottile pellicola esterna (§ 2.6.1b), ma lo stato di conservazione è spesso così perfetto che alcuni dettagli microscopici possono essere ingranditi fino a 1000 volte (Schlüter, 1990). In casi eccezionali si sono conservate anche parti molli (Henwood, 1992).

Questo tipo di conservazione è molto diffuso ed è stato segnalato oltre che nei depositi terziari (Eocene ed Oligocene inferiore) affioranti attorno al Mar Baltico, anche in depositi del Cretacico superiore del Manitoba (Canada), del Paleogene delle Antille (Repubblica Dominicana) e del Miocene della Sicilia.

c) SABBIE MOBILI E FANGHI ORGANICI FLUIDI

Nel Cretacico superiore del Deserto del Gobi sono stati trovati, inglobati in sabbie molto omogenee e prive di strutture, due esemplari di dinosauri, un erbivoro (*Protoceratops*) e un carnivoro (*Velociraptor*), «avvinghiati» l'uno all'altro. Tale posizione

e il tipo di sedimento che ingloba gli scheletri permettono di ipotizzare che preda e predatore siano caduti insieme nelle sabbie mobili (Kielan-Jaworowska, 1975).

Stagni e paludi ad elevata sedimentazione di detriti vegetali, qualora i fanghi non consolidati raggiungano spessori notevoli, possono intrappolare e conservare in ambiente anaerobico anche animali di grosse dimensioni con un effetto simile a quello delle sabbie mobili. Il giacimento eocenico di Grube Messel a 30 km a SE di Francoforte in Germania, scoperto recentemente (Franzen *et al.*, 1982; Franzen & Michaelis, 1988), costituisce un buon esempio di questo ambiente di fossilizzazione. In questo giacimento, all'interno di argilliti lacustri altamente bituminose, sono stati trovati, in ottimo stato di conservazione, resti di piante, migliaia di insetti, pesci d'acqua dolce, rettili di vario tipo, uccelli e circa 35 specie di mammiferi tutti conservati come scheletri completi e senza la minima disarticolazione (fig. 2.42).

Conservazioni eccezionali come quelle di Rancho La Brea e di Grube Messel (Finestra 2.3) sono note anche nel Pleistocene della Spagna nord-occidentale, della Germania e della Russia sud-occidentale e nel Cretacico inferiore dello Stato dell'Alberta (Canada), dove sono conservati perfettamente tronchi completi.



Fig. 2.42 – Fossilizzazione con conservazione di tracce di parti molli molto delicate negli argilloscisti bituminosi di ambiente lacustre dell'Eocene di Grube Messel (Germania). La foto mostra un pipistrello (*Palaeochiropteryx tupaiodon*) nel quale è stata conservata anche l'impronta del patagio (la membrana, sviluppata tra il corpo e le dita, che permette il volo) (foto C. Schumacher, per gentile concessione del Senckenberg Museum, Frankfurt).

2.5.4 — Incrostazione

È un processo di fossilizzazione che si verifica quando un organismo viene ricoperto in parte o completamente da una «crosta» che può essere di origine inorganica (abiologica) o organogena (biologica). La crosta inorganica è costituita generalmente da

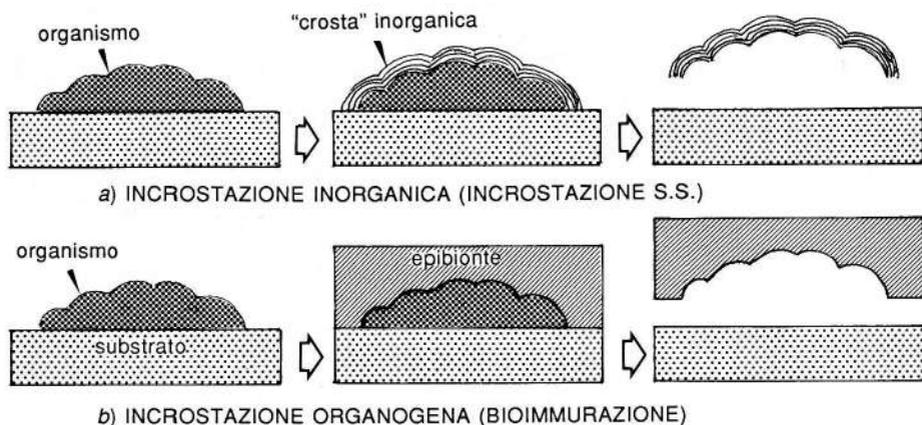


Fig. 2.43 – La fossilizzazione per incrostazione si verifica quando una «crosta» inorganica (a) o un organismo epibionte munito di scheletro (b) rivestono un organismo anche a corpo molle del quale riproducono in negativo la forma generale del corpo. Nel primo caso si parla di incrostazione inorganica (incrostazione s.s.) mentre nel secondo di bioimmurazione.

calcite prodotta indirettamente da attività algale o da precipitazione chimica da acque soprassature, mentre quella organogena è formata dal guscio di altri organismi. A seconda dell'origine del materiale incrostante è quindi possibile distinguere due sottoprocessi: l'incrostazione inorganica (o incrostazione s.s.) e la incrostazione organogena (o bioimmurazione) (fig. 2.43).

a) INCROSTAZIONE S.S.

Avviene per lo più in presenza di acque soprassature di bicarbonato di calcio nel qual caso sottili pellicole di calcite (costituite da minutissimi cristalli) si depositano intorno all'organismo riproducendone la forma esterna nel suo insieme (fig. 2.43a). La precipitazione del CaCO_3 può essere dovuta: (1) alla azione indiretta di vegetali presenti nell'acqua, come muschi, alghe o erbe, che sottraggono CO_2 all'acqua, (2) alla rapida evaporazione che avviene soprattutto in corrispondenza di cascate dove l'acqua è finemente nebulizzata, (3) al raffreddamento di acque termominerali associato ad una diminuzione della pressione.

Questo processo, che è tipico dell'ambiente subaereo, ha permesso la conservazione di foglie e rami sotto forma di impronte esterne e, quando è particolarmente intenso, ha portato alla formazione di estesi depositi di calcari concrezionari noti come *travertini* (fig. 2.44).

Fatti analoghi si verificano anche in ambiente carsico dove possono formarsi, soprattutto nelle cavità, le «breccie ossifere» che sono costituite da accumuli di ossa di vertebrati terrestri cementate dal CaCO_3 assieme a materiale detritico di vario tipo.

Fig. 2.44 – Resti vegetali conservati per incrostazione inorganica nel travertino di Tivoli (Quaternario) (foto L. Spezia, Museo di Storia Naturale di Milano).



b) BIOIMMURAZIONE (BIOIMMURATION)⁵

È un tipo di conservazione poco conosciuto che si verifica quando, al di sopra di un organismo a corpo molle o con scheletro debolmente mineralizzato, cresce un organismo incrostante (epibionte) munito di scheletro calcareo che riproduce nella sua parte inferiore una replica della forma generale del corpo dell'organismo incrostato (fig. 2.43b) (Voigt E., 1979; Taylor P.D., 1990). La maggior parte dei fossili bioimmurati sono conservati in rilievo negativo come impronte esterne e diventano visibili solo dopo il distacco dell'organismo replicante dal substrato. Talvolta l'impronta negativa viene riempita, durante la diagenesi, da calcite o da pirite che forma un modello (positivo) dell'organismo replicato.

Rientrano nella bioimmurazione anche casi di organismi incrostanti che hanno prodotto il calco del profilo del guscio di un organismo che è stato successivamente dissolto durante la diagenesi, come si è verificato per certe ammoniti «stampate» sul guscio di ostréidi (Lewy, 1972).

Organismi che fossilizzano in questo modo sono i briozoi ctenostomi (fig. 2.45), gli idrozoi, alcuni tipi di alghe (genere *Codium*), le angiosperme marine, gli anemoni di mare e le ascidie. I più comuni organismi replicanti sono, invece, le ostriche o altri bivalvi cementanti, i vermi serpulidi e i briozoi ciclostomi.

⁵ Dal latino medioevale *immurare* = racchiudere all'interno di mura; imprigionare.

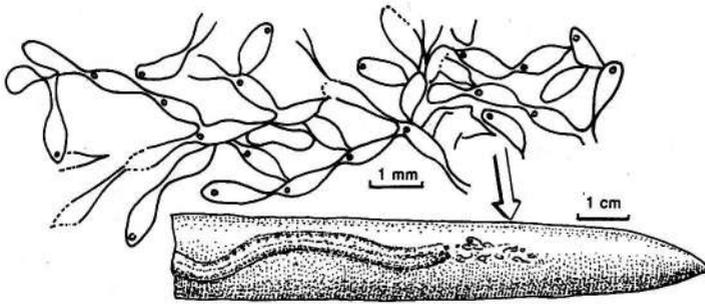


Fig. 2.45 – Conservazione per bioimmurazione di una colonia di briozoi ctenostomi (*Arachnidium brandesi*, Voigt), privi di parti dure, incrostante un rostro di belemnite. La colonia è rimasta conservata come replica dove è stata ricoperta da un verme serpulide. Il modello positivo della colonia è rimasto, in questo caso, conservato anche sul substrato qui rappresentato dal rostro (Cretacico inferiore della Germania) (da Voigt, 1968).

2.6 — PROCESSI DI FOSSILIZZAZIONE

Dopo che sono stati definitivamente sepolti sotto una coltre più o meno spessa di sedimento, i resti degli organismi che hanno superato tutte le peripezie della necrolisi e dei rimanenti processi biostratinomici non sono altro che particelle sedimentarie fra le altre particelle sedimentarie e come tali saranno soggetti a tutti i processi diagenetici che a poco a poco trasformeranno i sedimenti che li inglobano in rocce sedimentarie. Da questo momento tutte le trasformazioni subite dai resti degli organismi saranno solo dei casi particolari delle modificazioni subite dai sedimenti che li inglobano. Verranno quindi esaminati i vari processi diagenetici con particolare attenzione a quelli che possono produrre trasformazioni significative sui resti organici ed organogeni.

Il procedere della sedimentazione sovrappone continuamente nuovi sedimenti a quelli appena depositi e fa sì che un determinato resto venga ad essere sepolto sempre più profondamente. In questa situazione i resti organici ed organogeni si trovano ad essere sottoposti ad un carico litostatico ed idrostatico progressivamente crescente, si trovano immersi continuamente nel liquido interstiziale che impregna i sedimenti e vengono progressivamente sottoposti ad una temperatura sempre più elevata.

L'aumento di carico litostatico provoca un costipamento dei sedimenti, più o meno marcato a seconda della granulometria e della composizione dei materiali presenti. I fanghi costituiti da materia organica (fanghi organici, § 2.5.2) arrivano a perdere fino al 90% del loro spessore iniziale. I sedimenti detritici di composizione minerale si costipano sempre meno all'aumentare delle dimensioni dei clasti: si passa infatti da valori di poco inferiori al 90% per le argille più fini, a valori via via più ridotti per i silt e le sabbie fini, fino ad arrivare al 10% o poco più per le sabbie grossolane e le ghiaie ben addensate.

I processi che portano alla fossilizzazione possono interessare sia la materia organica sia le parti mineralizzate con reazioni chimiche e processi fisici molto differenti che verranno quindi trattati separatamente.

2.6.1 — Fossilizzazione della materia organica

Abbiamo visto che la *putrefazione* (§ 2.4.1a) è quell'insieme di processi, in piccola parte chimici e prevalentemente biochimici, che porta, in ambiente ossidante, alla

completa distruzione della materia organica. Essendo legata alla azione di organismi viventi, la putrefazione può svilupparsi solo in presenza di acqua. La presenza di ossigeno è necessaria per permettere lo sviluppo dei batteri aerobici; in assenza di ossigeno si svilupperebbero solo quelli anaerobici e si avrebbe quindi una fermentazione anaerobica che non porterebbe alla distruzione della materia organica ma ad una sua profonda trasformazione con conservazione del solo carbonio (*carbonificazione*, § 2.6.1b). Per una conservazione tridimensionale dei tessuti organici sono innanzi tutto necessari una limitata decomposizione della materia organica ed una «mineralizzazione» precoce. Più i processi mineralizzanti sono tardivi e più la decomposizione procede, più si distruggono i resti degli organismi più delicati (fig. 2.46).

La conservazione della materia organica sarebbe totale se fosse possibile bloccare l'azione dei batteri ed impedire ogni reazione chimica. Esaminando le varie tecniche utilizzate per la conservazione degli alimenti si rileva che praticamente la conservazione si ottiene limitando lo sviluppo dei batteri.

Lo sviluppo dei batteri può essere limitato eliminando l'acqua dalle sostanze organiche, come è stato fatto già dai tempi più antichi con l'essiccazione dell'erba per ottenere fieno utilizzabile durante l'inverno o facendo essiccare frutta o carne di ogni tipo fino ad arrivare alle moderne tecniche di liofilizzazione. Altre tecniche di conservazione prevedono l'uso di soluzioni zuccherine o salate molto concentrate o di sostanze come l'alcool o l'aceto capaci di bloccare o limitare in modo accentuato lo sviluppo di certi batteri; vengono conservate in questo modo frutta sciroppata, verdure sott'aceto, frutta sotto spirito, pesci in salamoia, ecc. Anche la conservazione di piccoli animali o dei loro particolari anatomici, nei musei viene ottenuta in modo soddisfacente mediante immersione in alcool o in soluzioni di formalina. Lo sviluppo

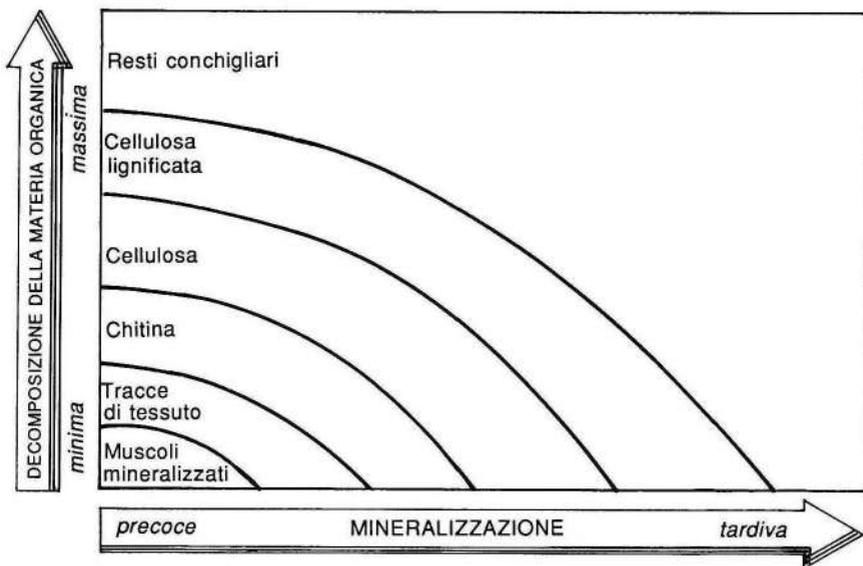


Fig. 2.46 – Rapporti fra la decomposizione della materia organica e mineralizzazione nella conservazione di fossili. Per una conservazione tridimensionale dei tessuti organici sono necessari una limitata decomposizione della materia organica ed una mineralizzazione precoce. Più la mineralizzazione è tardiva e più la decomposizione procede, più si distruggono irrimediabilmente i resti organici più delicati (da Allison, 1988a).

dei batteri può anche essere sensibilmente rallentato con il raffreddamento di un semplice frigorifero o può essere praticamente bloccato col raffreddamento rapido e intenso dei surgelatori (esempi naturali di surgelamento verranno trattati più avanti - § 2.6.1c4).

La conservazione di parti speciali di animali, come per esempio le pelli, si ottiene selezionando e migliorando le loro caratteristiche di inattaccabilità ai processi putrefattivi. La concia delle pelli è un trattamento col quale si ottiene l'eliminazione delle sostanze albuminoidi del derma e si rendono impermeabili e difficilmente attaccabili dai batteri le fibre che lo costituiscono, trasformando la pelle di un animale in cuoio.

Tutti questi metodi per rallentare la distruzione della materia organica hanno però successo solo per tempi più o meno lunghi ma comunque limitati in quanto riescono solo a frenare la componente biochimica della putrefazione mentre non possono bloccare, su tempi lunghi, la componente chimica. La componente biochimica può essere bloccata definitivamente solo trasformando la materia organica in carbone, cosa ottenibile con la combustione in ambiente povero di ossigeno o con una fermentazione strettamente anaerobica. Una volta carbonificata, la materia organica è assolutamente inattaccabile da parte di batteri di qualsiasi tipo e può conservarsi indefinitamente purché sia preservata dall'azione dell'ossigeno: per esempio mediante seppellimento sotto una coltre di sedimenti in ambiente riducente. Infatti, anche i carboni, se vengono a contatto con l'atmosfera, si ossidano in tempi più o meno lunghi e scompaiono completamente. Un esempio evidente di questo tipo di fenomeni è fornito da quanto si è verificato per gli animali, le persone e gli arredi lignei sepolti dalle piroclastiti ad Ercolano e a Pompei durante l'eruzione del Vesuvio del 79 d.C. Qui, il materiale ligneo degli scaffali ed i rotoli di papiro contenuti nella biblioteca di una villa presso Ercolano sono conservati allo stato di carbone. In altre abitazioni, a ricordare l'esistenza di arredi di legno del tutto scomparsi, rimangono solo chiodi e borchie metalliche. È evidente che in qualche caso le condizioni di seppellimento determinarono un ambiente anerobico che portò alla carbonificazione, mentre in altri casi si instaurò un ambiente ossidante che distrusse completamente la materia organica. Delle persone rimangono, oltre ai modelli esterni, solo gli scheletri (fig. 2.37d) ed anche questi, avendo perso per ossidazione tutta la frazione organica delle ossa, se non sono impregnati da qualche minerale, si riducono in polvere appena vengono dissepoliti.

a) MUMMIFICAZIONE

Un metodo molto noto di conservazione dei cadaveri, utilizzato da alcuni popoli antichi, è quello della *mummificazione*. Questo tipo di conservazione si otteneva eliminando la maggior parte possibile dei tessuti più ricchi di acqua e quindi più putrescibili e proteggendo quelli rimanenti, essenzialmente connettivi ed epiteliali, dall'azione dei batteri e dell'ossigeno con aromi, unguenti e bende, e mantenendoli in luoghi secchi. Questo metodo consente in sostanza di conservare per alcune migliaia di anni alcuni tipi di materia organica bloccando praticamente l'azione biochimica dei batteri ma non riesce ad impedire l'ossidazione che lentamente ma inesorabilmente disgrega e distrugge, su lunghi periodi di tempo, ogni tipo di mummia.

Condizioni di disidratazione tali da produrre mummie possono verificarsi in natura in ambienti molto aridi che possono essere sia caldi sia freddi. Nei deserti sono relativamente frequenti carcasse mummificate di animali di vario tipo; la loro conservazione per tempi geologici non è tuttavia probabile considerando che questi resti

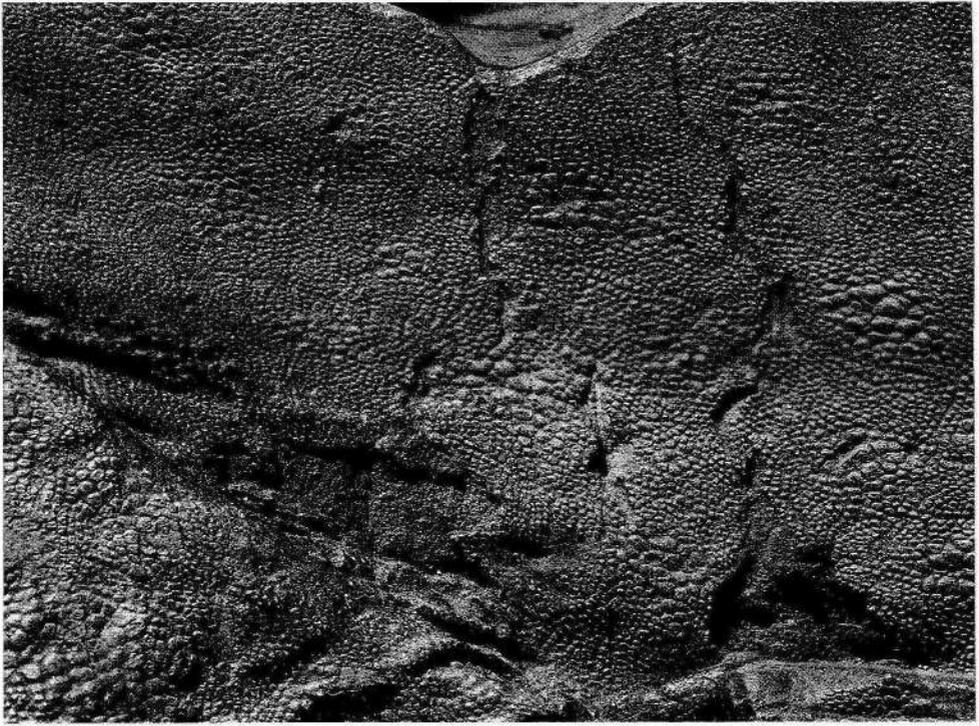


Fig. 2.47 – Particolare dell'impronta della pelle che una mummia di dinosauro ha impresso nel sedimento. Si tratta di un *Anatosaurus* che ha subito il processo di mummificazione nei sedimenti del Cretacico superiore del Nordamerica (foto Anderson, per gentile concessione dell'American Museum of Natural History di New York).

vengono sepolti in sedimenti altamente porosi (come le sabbie) e quindi avranno molte probabilità di essere ossidati. Gli ambienti aridi freddi hanno il vantaggio ulteriore di limitare o impedire lo sviluppo dei batteri anche con la bassa temperatura oltre che con la disidratazione. Corpi mummificati di cani utilizzati in spedizioni dell'inizio del secolo sono stati trovati recentemente in Antartide e corpi mummificati dal secco e dal freddo di eschimesi del 15° secolo sono stati trovati negli anni 70 lungo la costa occidentale della Groenlandia.

Nella letteratura paleontologica sono citati come esempi di mummificazione due esemplari di *Anatosaurus* (dinosauro del Cretacico) che hanno lasciato, impressa nel sedimento, l'impronta della pelle raggrinzita sullo scheletro (fig. 2.47). In letteratura sono pure citate anche «mummie» di grossi sdentati trovati in caverne del Nuovo Messico e del Sud America e di anfibi e rettili di piccole dimensioni. È probabile tuttavia che questi reperti, anche se originariamente mummificati, si siano conservati come calchi oppure tramite il processo di carbonificazione.

b) CARBONIFICAZIONE

Qualunque resto di materia organica, organismo intero o frammento minutissimo, abbia superato la zona ossigenata dell'ambiente deposizionale o anche del primissimo

ambiente diagenetico, ossia la zona nella quale si possono sviluppare le putrefazioni aerobiche, e sia quindi arrivato in un ambiente totalmente privo di ossigeno libero, potrà subire solo delle fermentazioni strettamente anaerobiche.

Queste *fermentazioni*, ad opera di batteri anaerobici, portano ad una progressiva eliminazione dell'idrogeno e dell'ossigeno con conseguente arricchimento relativo di carbonio. I batteri liberano H e O nella stessa proporzione in cui sono contenuti nell'acqua; d'altra parte la proporzione dell'H rispetto all'O nell'acqua è maggiore di quella che si riscontra negli idrati di carbonio e minore di quella che si osserva nei grassi e nelle proteine. Di conseguenza, in ambiente assolutamente privo di apporti di ossigeno esterni, gli idrati di carbonio tenderanno a dare origine a carbonio praticamente puro, ossia a *carbon fossile*, mentre le proteine ed i grassi potranno dar luogo a *idrocarburi*, liquidi o gassosi, cioè a composti nei quali, oltre al carbonio, è ancora presente l'idrogeno.

La materia organica, anche se trasformata in carbonio o idrocarburi, può essere conservata per tempi illimitati purché in assenza di ossigeno. È esperienza comune lo sbiancamento superficiale delle rocce sedimentarie nere, in seguito ad ossidazione e quindi per eliminazione del pigmento carbonioso.

Il processo di carbonificazione e bituminizzazione (produzione di idrocarburi) produce già di per sé una diminuzione di volume grazie all'allontanamento dell'ossigeno e dell'idrogeno che costituiscono le molecole. Enormemente più importante, però, è la riduzione di volume che si realizza con l'eliminazione della grande quantità di acqua contenuta nei tessuti organici. La riduzione di volume può inoltre venire esaltata dall'allontanamento degli eventuali idrocarburi prodotti dai processi diagenetici. Tenendo presente tutti questi processi si comprende come il carbone che si conserva allo stato fossile rappresenti una frazione piccolissima del volume iniziale dell'organismo coinvolto. Tutto ciò che rimane dell'originaria materia organica si può definire *antracoleimma*, dal greco *antrax* = carbone e *leimma* = resto (Schopf, 1975). Questa pellicola carboniosa residua non conserva mai la microstruttura interna (fig. 2.48e-g).

In pratica, un banco di carbon fossile («carbon fossile di alto rango») può essere considerato come una pila di antracoleimmi amalgamati dei quali non è più riconoscibile la forma originaria. Talora in questi banchi si trovano quantità accessorie di resti di carbone di legna naturale fossile («fusain») che ha avuto origine attraverso la combustione (§ 2.4.1e).

Il grado di schiacciamento, legato alla riduzione di volume, dipende dall'intensità della diagenesi subita; i tronchi carbonificati in modo ancora incompleto che si rinvencono nelle argille quaternarie o plioceniche (fig. 2.10) sono già sensibilmente appiattiti ma presentano ancora le strutture cellulari evidenti, mentre quelli mesozoici sono tipicamente molto più appiattiti e privi di strutture cellulari riconoscibili. Questi resti organici sepolti in fanghi di origine minerale mantengono i caratteri morfologici esterni a qualunque stadio di diagenesi, anche se perdono rapidamente per compressione le strutture cellulari, e forniscono generalmente buone informazioni paleontologiche. Quando gli antracoleimmi di foglie, fiori ecc. vengono ossidati nell'ambiente esterno prima di poter essere raccolti ed osservati, di essi rimane solo l'impronta esterna, talvolta cosparsa di ossidi di ferro, che ne ripete perfettamente la forma se la grana del sedimento inglobante è sufficientemente fine (§ 2.6.2.c1).

Nelle sabbie di spiagge o nelle alluvioni ghiaiose quaternarie o plioceniche delle nostre regioni, sono abbastanza frequenti cavità a forma di tronco d'albero con ramificazioni ben conservate contenenti tracce di ossidi di ferro o fanghiglia rugginosa nei punti più bassi. Si tratta evidentemente di impronte esterne di tronchi d'albero dei

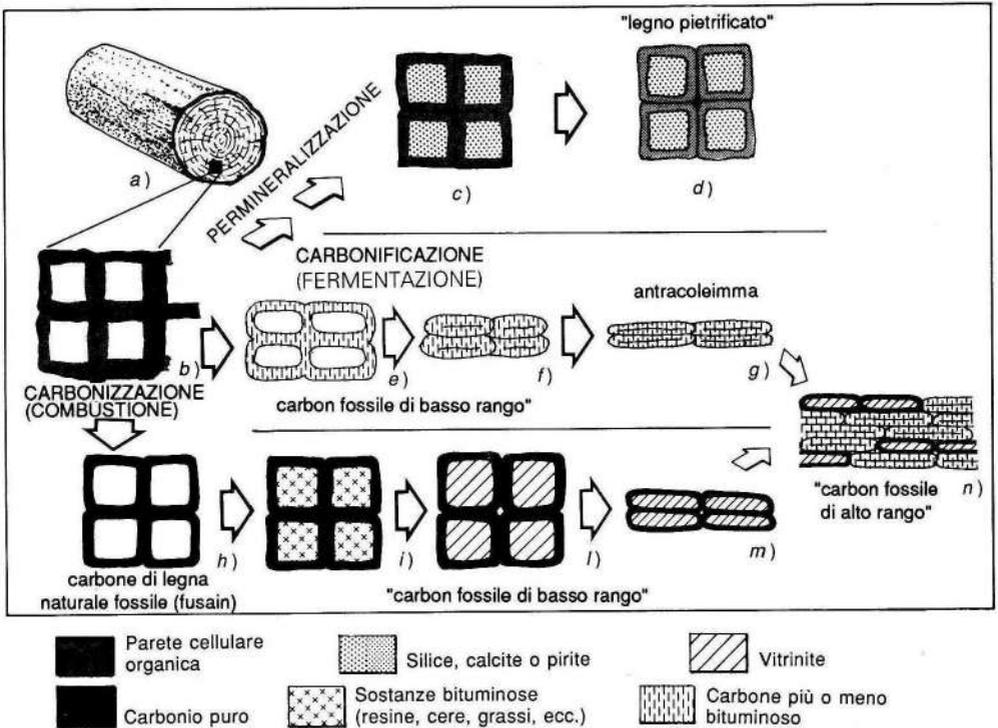


Fig. 2.48 – Rappresentazione schematica dei principali modi di fossilizzazione nelle piante. Partendo da un tronco (a) del quale sono mostrate ingrandite alcune cellule (b), la fossilizzazione può avvenire attraverso tre modi principali: permineralizzazione, carbonificazione (**fermentazione**) e carbonizzazione (**combustione**).

Nella permineralizzazione, che generalmente avviene per rivestimento, i fluidi permineralizzanti contenenti i sali minerali (SiO_2 , CaCO_3 , FeS_2) si infiltrano prima all'interno degli spazi cellulari (c) e successivamente anche negli spazi intracellulari delle pareti delle cellule che nel frattempo si sono decomposte e danno origine a un «legno pietrificato» (d). In questo modo la conservazione è tridimensionale.

La trasformazione in carbone si realizza invece in due modi distinti. Nella carbonificazione con schiacciamento (fermentazione), dopo un collasso iniziale delle pareti delle cellule (e), in seguito alla eliminazione per fermentazione batterica anaerobica di liquidi e composti volatili (formati di O, H e N) e conseguente arricchimento relativo in carbonio, si ha un avvicinamento delle pareti delle cellule, ormai completamente carbonizzate (f), con scomparsa totale dei lumina cellulari e formazione di un antracolemma (g). Nella carbonizzazione, dopo la conversione per combustione delle pareti cellulari in carbonio quasi puro (h), non avviene il collasso degli spazi cellulari interni in quanto il carbone possiede una notevole rigidità e gli spazi cellulari vengono via via riempiti da sostanze bituminose come resine, cere, grassi, sporopollenina (i) che si trasformano in vitrinite (l). I prodotti di questi due processi sono costituiti da «carbon fossile di basso rango» che mescolandosi e compattandosi ulteriormente danno origine al «carbon fossile di alto rango» (n) (da Scott & Collinson, 1983, con modifiche).

quali l'antracolemma è stato ossidato data la grande porosità del sedimento. La fanghiglia è il più delle volte costituita dalla frazione minerale del tronco (cenere) cui può facilmente aggiungersi materiale penetrato fra i ciottoli, e gli ossidi di ferro derivano probabilmente da pirite che generalmente è associata ai resti organici in ambiente riducente.

Analoghe a queste impronte esterne di tronchi possono essere considerati, a parte naturalmente le dimensioni, tutti quei fiori, insetti, piccoli vertebrati, pollini, ecc.

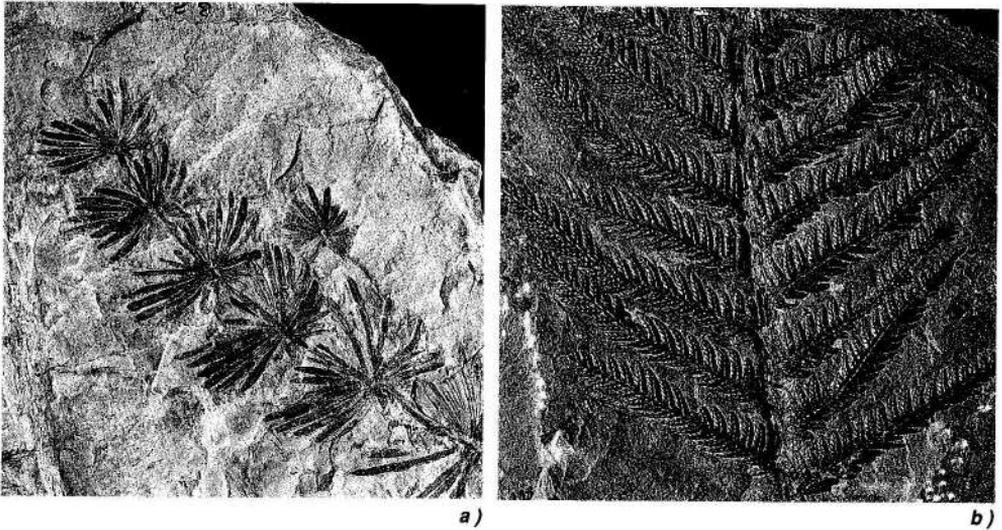


Fig. 2.49 – Fossilizzazione per carbonificazione e schiacciamento in felci del Carbonifero. *a*, *Annularia* sp., Carbonifero del Passo di Pramollo, Alpi Carniche, x 0,3; *b*, *Senftenbergia plumosa*, Carbonifero della Germania, x 0,6 (foto L. Spezia, Museo di Storia Naturale di Milano).

inclusi nell'ambra e descritti come «vuoti» (§ 2.5.3b). Anche in questo caso la drastica riduzione di volume è dovuta soltanto ai processi diagenetici chimici mentre l'ambra, la cui rigidità è stata sufficiente a sopportare i limitati carichi imposti da una diagenesi non molto avanzata, ha prodotto l'impronta esterna mantenendo più o meno inalterato il volume iniziale dell'organismo.

Gli antracoleimmi sono molto diffusi in ogni tipo di roccia sedimentaria il più delle volte sotto forma di frustuli non determinabili. I resti meglio conservati di foglie, rametti, fiori, frutti, pigne, ecc. sono spesso quelli contenuti nelle peliti intercalate agli strati di carbon fossile (fig. 2.49). Gli antracoleimmi di spore e pollini sono i meno

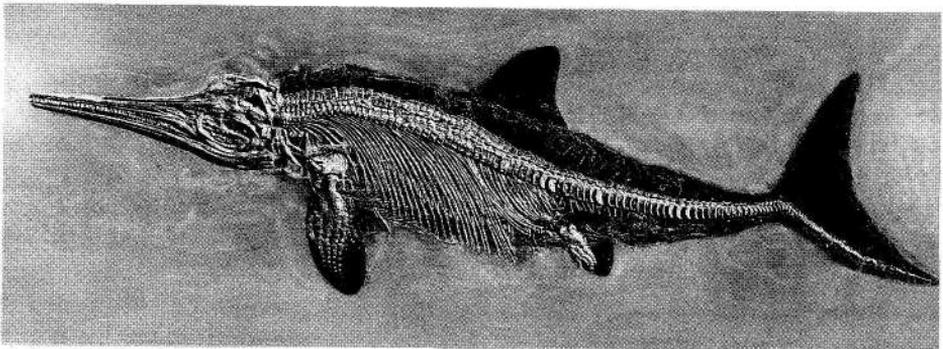


Fig. 2.50 – La fossilizzazione per carbonificazione e schiacciamento ha spesso prodotto sottili pellicole carboniose attorno agli scheletri impregnati degli ittiosauri del Giurassico inferiore di Holzmaden che hanno permesso di ricostruire per intero la sagoma del corpo. *Stenopterygius quadrisissus*, Museum Hauff, Holzmaden (Germania). Lunghezza dell'esemplare cm 120 (per gentile concessione del Hauff Museum, Holzmaden).

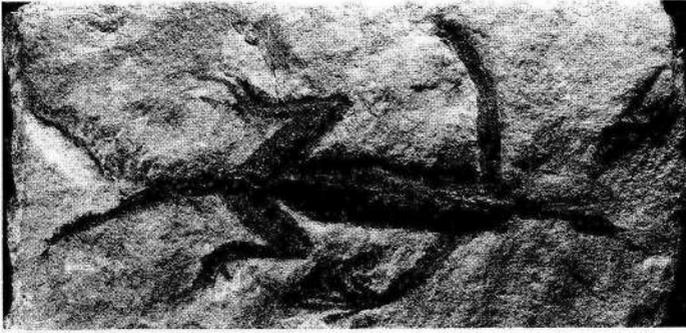


Fig. 2.51 – Rettile lacertiforme, *Tridentinosaurus antiquus*, trovato in un livello tufaceo intercalato tra due colate porfiriche del complesso effusivo permiano del Trentino. Di questo animale si è conservato solo l'antracoleimma della parte cutanea. Lunghezza totale mm 235 (foto dr. L. Altichieri; esemplare conservato nel Museo di Paleontologia dell'Università di Padova).

deformati poiché sono costituiti in partenza da tessuti che come la sporopollenina sono particolarmente compatti e poveri di acqua.

La formazione di antracoleimmi non è tuttavia esclusiva dei vegetali. Un caso classico tra i vertebrati è rappresentato dalle pellicole di carbone attorno agli scheletri permineralizzati degli ittiosauri del Giurassico inferiore del Holzmaden (Germania). Tali reperti hanno permesso di ricostruire per intero la forma del corpo, compresa la coda e la pinna dorsale (fig. 2.50). Lo stesso processo si è verificato per tessuti delicati come quelli delle ali delle farfalle, per la conservazione di graptoliti, di certi pesci a scheletro cartilagineo (spesso definiti «bituminizzati») e, occasionalmente, di piccoli rettili (fig. 2.51).

Molti invertebrati primitivi privi di parti dure mineralizzate, come quelli del famoso giacimento Cambriano del Burgess Shale nella Columbia Britannica (Canada) (fig. 5.37), subiscono una conservazione iniziale secondo questo processo ma, successivamente, il carbonio fu sostituito da silicati costituiti in prevalenza da clorite e mica potassica (Conway Morris, 1990).

I resti vegetali o animali sepolti in fango organico producono fossili spesso ben riconoscibili come forma e come strutture cellulari solo se i processi diagenetici non sono molto spinti. Il corpo di un uomo di 2200 anni fa, conservato nella torba presso Tollund in Danimarca, mostra ancora particolari finissimi; sul volto si riconoscono le rughe, i pori della pelle e si distinguono i peli della barba e i capelli (fig. 2.52). Gli antracoleimmi di animali ritrovati nelle ligniti della Valle di Geisel in Germania contengono strutture cellulari ancora perfettamente riconoscibili proprio perché in questo ambiente i carichi diagenetici sono ancora ridotti. Di norma, infatti, col procedere della diagenesi, cioè sotto un carico sempre più elevato ed in ambienti a temperatura sempre più alta, i fanghi organici, unitamente ai resti vegetali o animali in essi inglobati, subiscono una omogeneizzazione e compressione tali da cancellare o distruggere ogni struttura riconoscibile. Per esempio, nella torba sono perfettamente riconoscibili frammenti di carbone di legna con le cellule perfettamente conservate anche se vuote. Nella lignite le cellule del carbone di legna naturale fossile sono indeformate solo quando sono impregnate da sostanze organiche (fig. 2.48*i, l*); tali sostanze che hanno impregnato le cellule del carbone sono riuscite ad impedire il collasso delle pareti cellulari nell'ambiente diagenetico delle ligniti. Esse non hanno potuto sostenere, tuttavia, gli enormi carichi imposti dalla situazione diagenetica che



Fig. 2.52 – Un bell'esempio di conservazione per carbonificazione è fornito dall'uomo di Tollund Fen (Danimarca), che dopo essere stato ucciso per impiccagione, circa 2200 anni fa, è stato buttato in una torbiera. La completa assenza di ossigeno ha permesso una conservazione quasi perfetta come testimoniano le rughe della pelle, i capelli che spuntano al di sotto del berretto di cuoio e i radi peli della barba. La mancanza di sovraccarico sedimentario sulla torba ha impedito lo schiacciamento del viso. L'esemplare è conservato al Silkeborg Museum (Jutland) (foto L. Larsen, per gentile concessione del Nationalmuseet di Copenhagen).

ha prodotto l'antracite. Superato lo stadio della lignite, dunque, tutto viene omogeneizzato e nessun organismo è più riconoscibile ⁶ (fig. 2.48n).

FINESTRA 2.2 — L'UOMO FOSSILE DELLA VAL SENALES

Il corpo del cacciatore eneolitico affiorato da una placca di ghiaccio in via di scioglimento in alta Val Senales (Bolzano) nel settembre del 1991 ha l'aspetto di una

⁶ Il *carbon fossile* (*carbone minerale - carbon fossile di alto rango*) (coal), una vera e propria roccia organica formata da resti intensamente diagenizzati di vegetali mescolati con materiale inorganico nettamente subordinato, si distingue molto bene dal *carbone di legna naturale fossile* (fusain), prodotto da combustioni naturali, per avere un aspetto vitreo, una frattura concoide, un elevato contenuto di vitrinite e quindi una elevata riflettanza. Nel carbon fossile non si conserva mai nessun particolare anatomico del legno di origine in quanto durante la sua formazione la struttura cellulare viene compressa e i *lumina* delle cellule vengono chiusi. Il «carbon fossile», che perciò è di scarsa utilità in paleobotanica, è enormemente più diffuso in natura rispetto sia al «carbone di legna naturale fossile» sia al «carbon fossile di basso rango» e viene classificato in base all'età e al contenuto percentuale di carbonio che determinano lo stadio di carbonificazione. Tale contenuto in C si aggira su un valore medio del 55% nella *torba*, sale al 65-70% nella *lignite* fino a raggiungere il 92-95% nell'*antracite*.

mummia (fig. 2.53). Il fatto che tale corpo sia stato inglobato per più di 3000 anni in un ghiacciaio di tipo temperato, cioè a temperatura poco al di sotto del punto di congelamento dell'acqua, non ha infatti permesso una conservazione tridimensionale per surgelamento come è avvenuto per i mammuth siberiani (§ 2.6.1 c4). Non è però possibile pensare a fenomeni di disidratazione per spiegare la contrazione volumetrica delle sue carni e dei visceri dato che è stato sempre inglobato in un ghiacciaio di tipo temperato e quindi prossimo al punto di fusione, nel quale certamente percolava acqua almeno nelle stagioni calde. Sembra poco probabile che il cadavere sia stato disidratato rimanendo esposto, privo di copertura nevosa, ai venti freddi di alta montagna. Innanzi tutto i venti in ambiente alpino non sono certamente secchi come quelli polari. Inoltre, un cadavere esposto sulle Alpi all'aria libera verrebbe gravemente rovinato se non distrutto oltre che dalla putrefazione, nella stagione estiva, anche da predatori sia mammiferi sia uccelli. Infatti qualche danno è già stato inferto all'uomo della Val Senales, nel breve tempo che può aver preceduto il suo ritrovamento, da un imprecisato tipo di predatore. È più facile pensare che, per questo corpo inglobato nel ghiaccio dal momento della morte o subito dopo, si sia verificata una fermentazione prevalentemente anaerobica, del tipo che normalmente porta alla carbonificazione, fortemente rallentata dalla bassa temperatura. Il cadavere si trove-

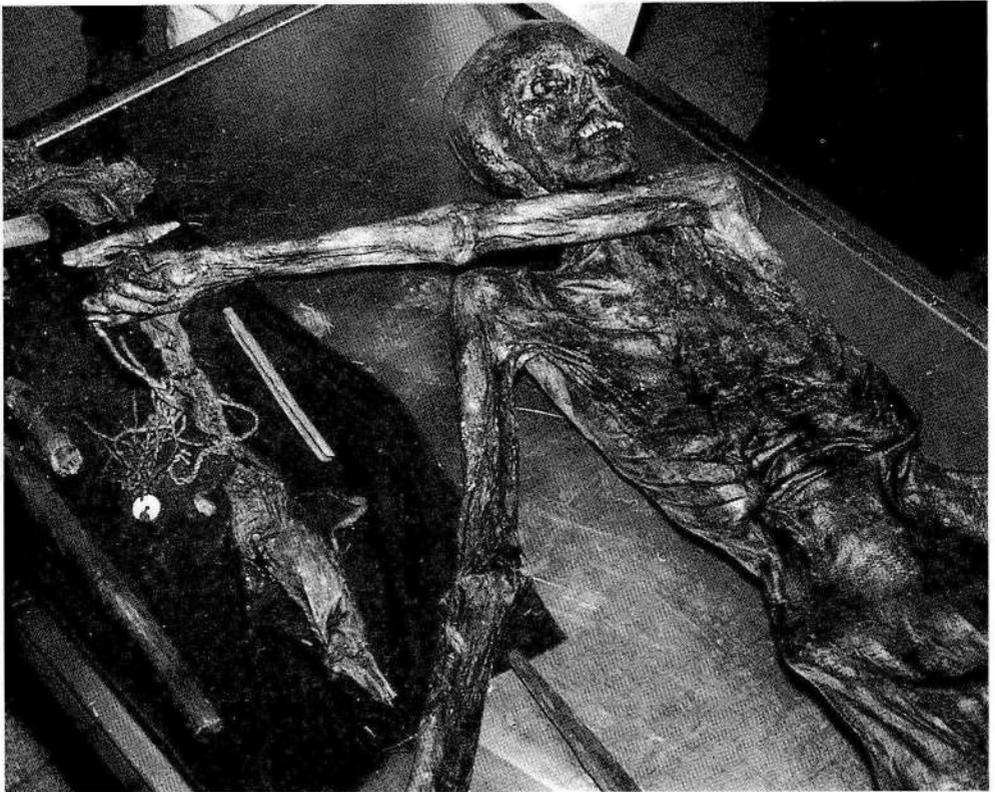


Fig. 2.53 – L'uomo fossile eneolitico della Val Senales non costituisce un esempio di mummificazione come il suo aspetto potrebbe far pensare ma piuttosto un esempio di carbonificazione allo stadio iniziale che in seguito a contrazione volumetrica e imbrunimento, gli conferisce l'aspetto di mummia (foto Hinterleiner, Agenzia Gamma).

rebbe quindi attualmente in uno stadio assolutamente iniziale di carbonificazione che per ora avrebbe prodotto solo una contrazione volumetrica delle parti molli, favorita anche dallo schiacciamento dovuto al peso del ghiaccio che lo ricopriva, e un imbrunimento del colore, fornendogli l'aspetto di mummia.

c) PERMINERALIZZAZIONE

Non sempre la diagenesi spinta della materia organica porta all'obliterazione totale delle cellule animali o vegetali. Quando i resti organici sono sepolti in fanghi di origine minerale possono verificarsi condizioni in cui acque interstiziali mineralizzate impregnano i tessuti e depositano, all'interno delle cellule organiche, i sali contenuti in forma amorfa o cristallina. Se questa precipitazione di minerali avviene durante le prime fasi dei processi di fermentazione anaerobica, prima che si verifichi lo schiacciamento parziale o totale dei lumina cellulari, le strutture organiche così mineralizzate non si deformeranno più neppure sotto i carichi imposti dalle fasi più avanzate della diagenesi. Questo processo è definito *permineralizzazione* o *permeazione cellulare* e ha permesso la formazione di fossili nei quali è conservata anche la struttura cellulare degli organismi.

La *permeazione cellulare* è molto simile a quei processi di inglobamento artificiale che si usano in istologia per sezionare i tessuti. La sola differenza è che il mezzo inglobante è costituito da sostanza minerale amorfa o criptocristallina invece che da paraffina, silicone, resine, ecc.

Questo processo, noto anche come *pietrificazione*, è stato per molti anni erroneamente interpretato ritenendo che fosse dovuto ad una «misteriosa» sostituzione di molecole di sostanza organica o inorganica con altre molecole di sostanza inorganica (C.A. White, 1893). Numerose argomentazioni negano la validità di tale interpretazione: (a) le molecole inorganiche sono in genere molto più piccole di quelle organiche e la loro geometria è completamente diversa (b) è stechiometricamente impossibile che si abbia, ad esempio, «sostituzione» di calcite o aragonite con silice.

Alla permeazione cellulare possono prendere parte diversi tipi di sostanze minerali

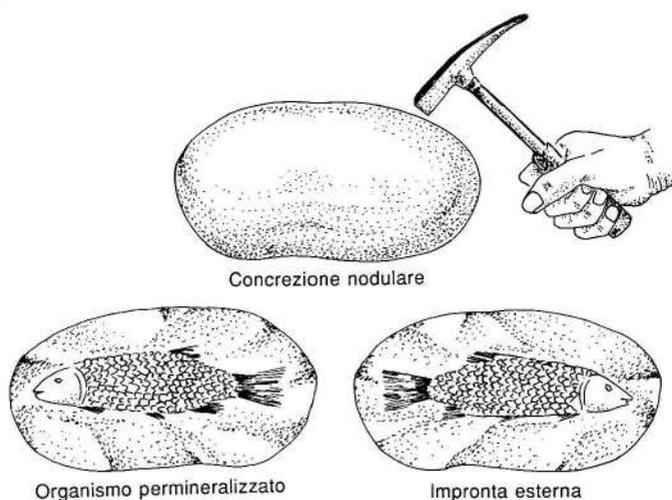


Fig. 2.54 – Concrezione nodulare con pesce fossile al nucleo (da Ziegler, 1983 con modifiche).

presenti nei fluidi circolanti, come carbonato di calcio, silice, francolite (varietà di fluoroapatite), siderite, solfuri di ferro, ecc.

c1) *Carbonati (Concrezioni calcaree fossilifere)*

Nelle argille marnose a basso contenuto in carbonato sono frequenti *concrezioni* composte prevalentemente da calcite, ma anche da siderite, che racchiudono fossili all'interno (fig. 2.54). Si tratta di corpi di forma arrotondata: sferoidali, discoidali, ellissoidali, talvolta molto allungati, di dimensioni per lo più dell'ordine dei centimetri o dei decimetri. Eccezionalmente possono arrivare anche ad alcuni metri di lunghezza

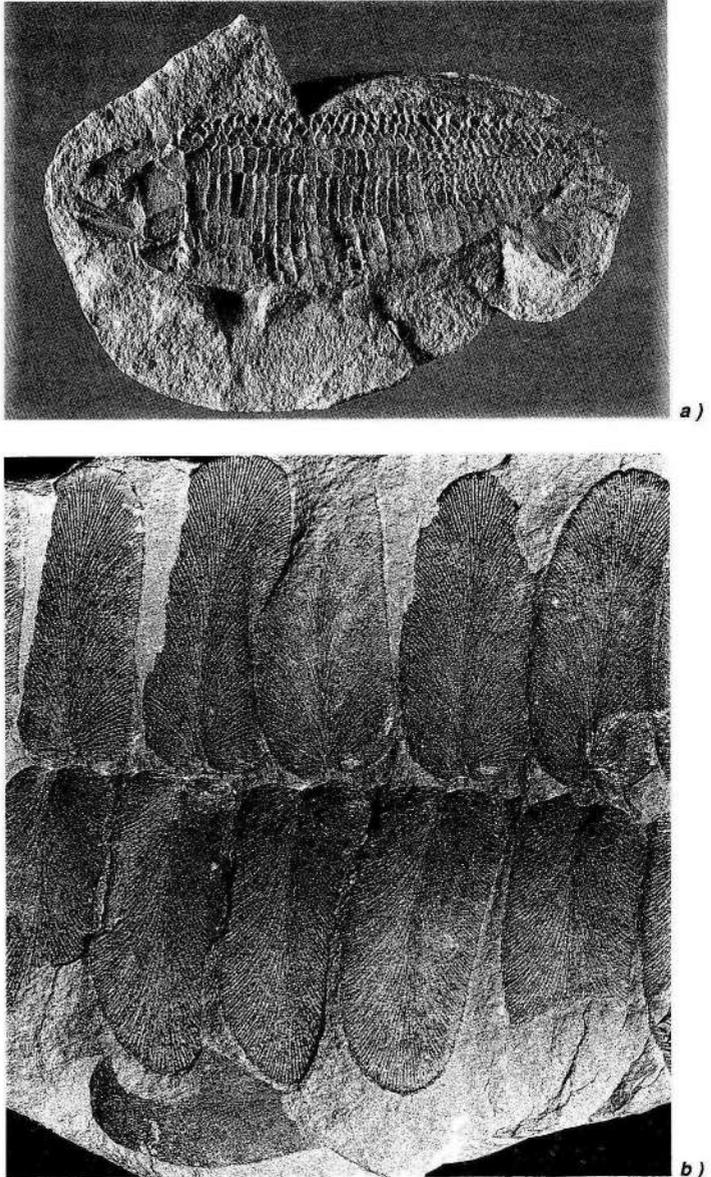


Fig. 2.55 – La conservazione tridimensionale di fossili animali (a) e vegetali (b) all'interno di concrezioni avviene per l'azione combinata di diversi processi tra i quali predomina la permineralizzazione. a, pesce osseo (*Australosomus merlei*), Trias sup. del Madagascar; b, *Neuropteris gigantea*, Carbonifero sup. (Westfaliano D) di Mazon Creek (Illinois, U.S.A.), (foto L. Spezia, Museo di Storia Naturale di Milano).

come certe concrezioni nodulari del Brasile lunghe circa 10 m che racchiudono all'interno esemplari completi di plesiosauri.

I fossili contenuti nelle concrezioni non sono mai schiacciati e quindi si può presumere che essi siano un prodotto della diagenesi allo stadio iniziale. Considerando poi che le concrezioni contengono sempre dei resti di organismi, risulta plausibile che questi resti abbiano un ruolo importante nella loro genesi (Lippmann, 1955; Berner, 1968). Allo stato attuale delle conoscenze la spiegazione più accreditata è la seguente.

La decomposizione delle proteine e delle ammine libera ammoniaca che origina un ambiente fortemente alcalino attorno all'animale già sepolto nel sedimento. Poiché la solubilità dei carbonati decresce con l'aumentare del pH, le acque interstiziali, sature di CaCO_3 , tendono a depositare il carbonato entro i tessuti del resto organico in via di decomposizione e negli interstizi del sedimento inglobante. La precipitazione della calcite riduce localmente la concentrazione di carbonato dando luogo ad un gradiente che attira costantemente nuovi ioni Ca^{2+} verso il fossile. Questo processo continua fino a quando finisce la produzione di ammoniaca o si esaurisce la disponibilità di carbonati. Poiché l'ambiente attorno al fossile è tendenzialmente riducente, può cristallizzare anche la siderite. Studi geochimici (Hodgson, 1966; Fritz *et al.*, 1971) hanno mostrato che lo ione CO_3^{2-} contenuto nelle concrezioni proviene da alterazione batterica di materia organica e si può quindi pensare che derivi dall'organismo stesso.

Esempi famosi di concrezioni sono le *coal balls* del Carbonifero dell'Europa e del Nord America (Scott & Rex, 1985). Il nome non deve trarre in inganno, il termine «coal» indica solo che sono associate a giacimenti di carbone, ma le concrezioni sono carbonatiche e sono contenute nelle argilliti e siltiti alternate a livelli di carbone. In queste concrezioni sono conservati in modo perfetto e con la loro tridimensionalità resti di organismi che presentano caratteri superficiali ottimamente conservati e finissime strutture microscopiche.

La varietà di organismi che possono essere conservati nelle concrezioni è molto grande; ogni tipo di animale o vegetale, che per il suo modo di vita ha la possibilità di venir sepolto in un sedimento fangoso, può essere incluso in queste concrezioni. Uno dei migliori esempi di fossilizzazione in queste strutture è dato dalle concrezioni ferrifere della regione di «Mazon Creek» del Carbonifero superiore dell'Illinois (U.S.A.). All'interno di questi noduli di carbonato di Fe (siderite), sono stati con-

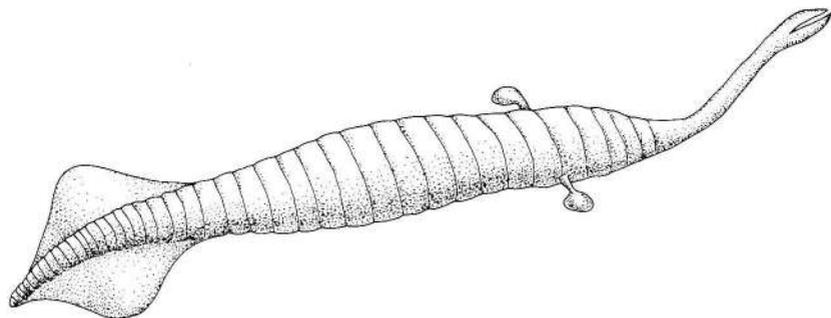


Fig. 2.56 – L'organismo vermiforme lungo 8 cm chiamato *Tullimonstrum* è stato trovato nelle concrezioni fossilifere di Mazon Creek (Carbonifero sup. dell'Illinois). Appartiene ad un phylum estinto completamente sconosciuto attualmente (da Richardson, 1966; Johnson & Richardson, 1969).

servati in modo eccellente vegetali (fig. 2.55b) e una gran varietà di invertebrati tra i quali il famoso *Tullimonstrum*, uno strano animale vermiforme a corpo molle lungo 8 cm provvisto di una lunga proboscide che si pensa appartenesse ad un phylum sconosciuto ora completamente estinto (fig. 2.56). Molto note sono anche le concrezioni calcaree che hanno conservato i famosi pesci della «Santana Formation» di età cretacea del Brasile Nordorientale, venduti in tutto il mondo ai collezionisti di fossili, o quelle, sempre a pesci, del Cretacico del Madagascar (fig. 2.55a). Nella Santana Formation sono stati trovati persino resti di ali di pterosauri, tra le meglio conservate al mondo, oltre a coccodrilli, tartarughe e insetti (Campos *et al.*, 1984).

I pesci della Santana Fm. del Brasile furono mineralizzati in modo piuttosto complesso. Martill (1988) ha mostrato che le fibre muscolari furono permineralizzate da francolite (carbonatofluoroapatite); questo minerale, già poche ore dopo la discesa dei cadaveri sul fondo, permise le fibre muscolari col procedere dell'alterazione batterica. Il fosfato necessario a questo processo era contenuto sia nell'acqua di mare sia nelle acque interstiziali dei sedimenti e cristallizzò in ambiente acido dovuto alla abbondanza della CO₂ formatasi in seguito alla decomposizione della materia organica presente sul substrato. Successivamente, col primo seppellimento dei cadaveri, l'ammoniaca prodotta dalle fermentazioni anaerobiche delle proteine alzò il pH bloccando la precipitazione dei fosfati e favorendo quella dei carbonati con la formazione dei noduli attorno ai pesci.

I più antichi resti di tessuti muscolari permineralizzati all'interno di concrezioni, sono stati rinvenuti in alcuni pesci del Devoniano (Dean, 1902).

c2) Silice (Silicizzazione)

La permineralizzazione con silice, pur non essendo la più frequente, è tuttavia la più spettacolare. Il processo di silicizzazione dei legni si verifica in modo completo soltanto entro depositi piroclastici, probabilmente, oltre che per l'elevato contenuto in silice delle acque interstiziali, anche per l'elevata permeabilità propria di questi depositi che facilita la circolazione delle acque mineralizzanti e la rapida eliminazione dei prodotti di demolizione della materia organica labile.

Le sostanze acide che si generano nella decomposizione dei legni provocano un abbassamento del pH e quindi causano la deposizione di gel siliceo dalle soluzioni sature di silice (Leo & Barghorn, 1976). La silice viene così a rivestire lentamente i canali legnosi fino al loro completo riempimento. Nel corso della diagenesi l'opale viene trasformato in quarzo microcristallino (§ 2.6.2d); si passa così da legni impregnati di gel di silice ai cosiddetti «legni silicizzati» (fig. 2.48c,d).

La trasformazione dall'opale (forma amorfa della silice) nelle diverse forme cristalline del quarzo, altera i particolari più fini delle cellule ma permette la conservazione della morfologia generale dei tessuti vegetali, anche in campioni paleozoici. È dunque possibile studiare al microscopio la loro struttura allo stesso modo di come si fa per le piante attuali (fig. 2.57). Le foreste pietrificate dell'Arizona e di Yellowstone negli Stati Uniti, rispettivamente del periodo triassico e dell'epoca eocenica, costituiscono gli esempi più spettacolari di questo tipo di fossilizzazione. Nel Parco Nazionale di Yellowstone, sui pendii del monte Big Horn, la permeazione cellulare ad opera della silice ha permesso la conservazione di una sequenza di 30 «foreste», ognuna delle quali è stata distrutta da altrettante eruzioni vulcaniche avvenute in quella regione circa 50 milioni di anni fa. Anche nel Miocene della Sardegna centrale esiste un affioramento a tronchi silicizzati (fig. 2.58c,d) (Foresta fossile di Zuri) purtroppo

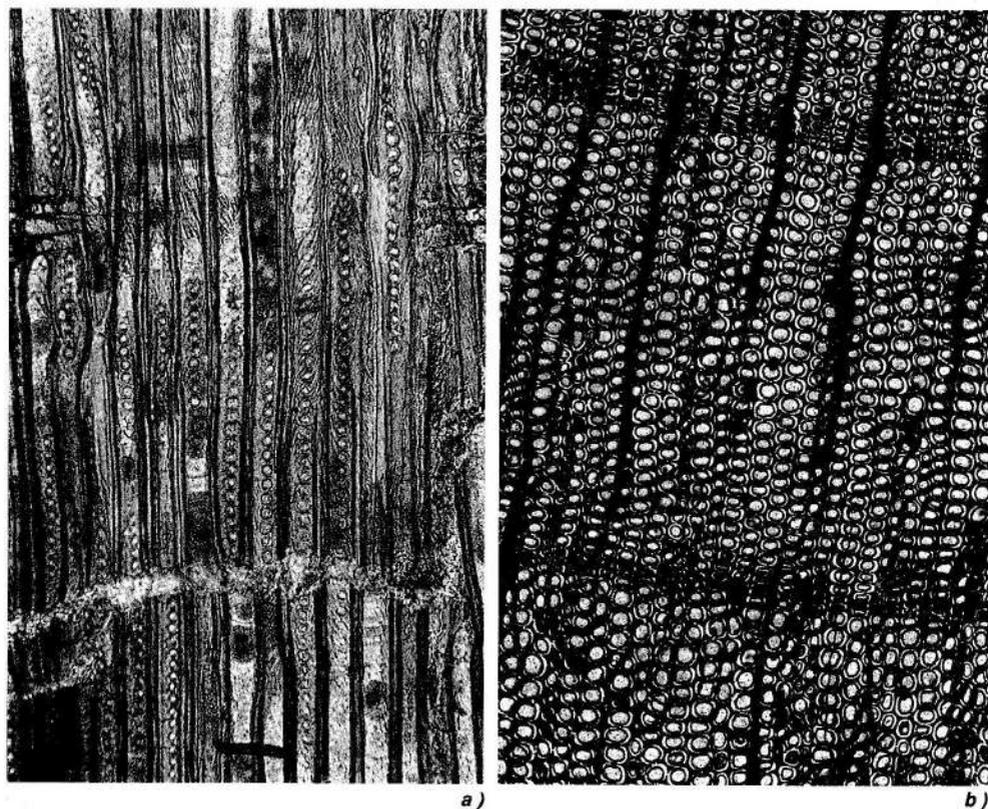


Fig. 2.57 – Sezioni sottili di legni fossilizzati per permineralizzazione ad opera della silice. Si tratta di Gimnosperme provenienti da complessi caotici dell'Appennino modenese. *a*, sezione radiale di un genere non specificabile del gruppo abietoide. Si notano le areolature delle fibrotracheidi in una sola fila e a contatto tra di loro. x200. Complesso caotico presso Guiglia. *b*, sezione trasversale di un probabile *Araucarioxylon*. Si nota il legno omoxilo con struttura piuttosto omogenea e i raggi midollari sottili separati da 4-7 file di fibrotracheidi; non si notano canali resiniferi. x120. Complesso caotico presso Gombola (foto P. Rompianesi; det. Prof. D. Bertolani Marchetti).

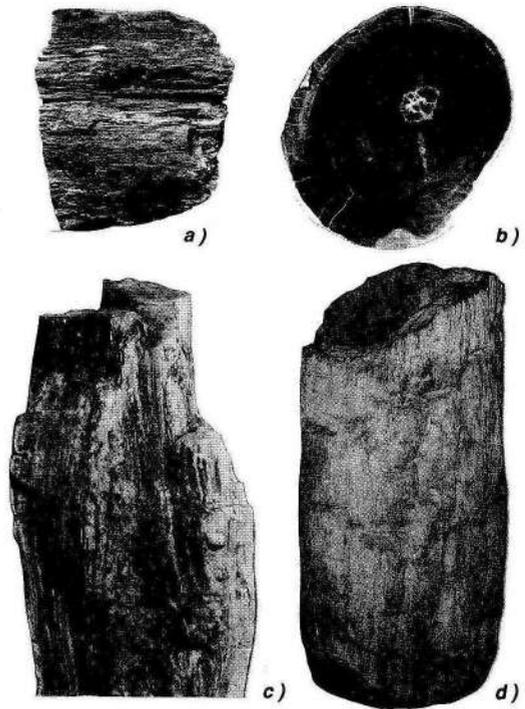
non più accessibile in quanto ricoperto dall'acqua di un bacino artificiale (Lago Omo-deo).

Alla permineralizzazione cellulare ad opera della silice si deve anche la conservazione di molti microorganismi del Precambriano (es. cianobatteri) che forniscono la documentazione delle prime forme di vita (Cap. 5) (Knoll, 1985). Nel caso dei batteri, però, la silicizzazione può verificarsi solo a condizione che venga bloccato l'effetto delle autolisine, enzimi propri di questi organismi, che, subito dopo la morte, distruggono le pareti cellulari. Nel caso di *Bacillus subtilis* alcuni autori hanno messo in evidenza che l'impregnazione con ioni di ferro, presenti nell'ambiente, blocca l'azione delle autolisine e permette la silicizzazione di cellule intatte (Ferris, Fyfe & Beverage, 1988).

c3) Pirite ed altri minerali (Piritizzazione e altre mineralizzazioni)

La pirite può produrre parziali permineralizzazioni di tessuti organici. Essa si trova spesso associata ad antropoleimmi e si forma per attività batterica in condizioni anaer-

Fig. 2.58 – La permineralizzazione dei lumina cellulari ad opera della silice che porta alla formazione dei «legni silicizzati» permette la conservazione della forma originale e di strutture a volte delicate come l'aspetto corticale esterno e gli anelli di crescita. *a*, *Dipterocarpoxyton?*, foresta fossile di Sheekh Guure, Plio-Pleistocene della Somalia, diametro cm 24; *b*, sezione trasversale di un legno fossile indeterminato proveniente dai complessi caotici dell'Appennino settentrionale, diametro cm 47; *c,d*, *Dombeyoxylon oweni*, foresta fossile di Zuri, tufi eomiocenici della Sardegna centrale, *c*, diametro cm 40; *d*, diametro cm 70. (*a*, *b*, foto Istituto di Paleontologia di Modena; *c*, foto E. Serpagli; *d*, foto Dipartimento Scienze della Terra di Cagliari).



robiche. Può riempire gli spazi delle cellule e spesso si presenta sotto forma di framboidi⁷. È frequente osservare diverse generazioni di pirite che hanno riempito spazi lasciati liberi da materia organica in decomposizione. Molto spesso le condizioni ossidanti che predominano in prossimità della superficie alterano la pirite a ossidi di ferro prima che il fossile possa essere raccolto e studiato.

Un curioso esempio di permineralizzazione è rappresentato da un tronco di aurariacea parzialmente impregnato e permineralizzato da rame nativo, con calcosina e argento nativo come accessori. Esso è stato trovato in argille varicolori di probabile età cretacea affioranti presso Frassinoro nell'Appennino modenese (Bertolani & Bertolani Marchetti, 1967).

c4) Ghiaccio (*Crioconservazione*)

La conservazione di esemplari di *Mammuthus primigenius* e di *Mammuthus americanus* (elefanti lanosi adatti ai climi freddi), risalenti all'ultima glaciazione, nelle alluvioni ghiacciate dei fiumi della Siberia e dell'Alaska, costituisce uno dei casi più noti e straordinari di fossilizzazione. Questo tipo di fossilizzazione è indubbiamente atipica e si può assimilare ad un tipo di permineralizzazione ad opera del ghiaccio (*crioconservazione*). Le modalità del loro seppellimento sono ancora oggetto di dibattito, ma è plausibile che siano rimasti intrappolati nelle alluvioni fluviali finì nel corso di particolari eventi meteorologici. Le loro carcasse furono probabilmente pre-

⁷ Framboidi = Aggregati sferici di grani di pirite in microcristalli cubici e ottaedrici di dimensioni variabili da pochi micron a un mm.

servate dalla decomposizione prima dall'acqua gelida e poi dal successivo congelamento delle alluvioni che rimasero nelle stesse condizioni fino ai nostri giorni. In alcuni esemplari sono stati ritrovati anche resti di cibo entro il tubo digerente.

Resti di *M. primigenius* (il popolare mammut) conservati in questo modo non sono affatto rari, anzi, stime recenti (Espinoza, 1992) valuterebbero addirittura ad alcuni milioni il numero degli esemplari conservati ed a 600.000 tonnellate la quantità di avorio ricavabile dalle loro zanne. Di fatto le zanne di questi mammut furono per secoli la maggior fonte di avorio della Russia degli Zar e potranno essere una eccellente risorsa in futuro. In Eurasia e in Alaska, assieme ai mammut, sono stati ritrovati anche esemplari di rinoceronti lanuti (*Coelodonta antiquitatis*) e in Alaska anche di bisonti (Guthrie, 1990).

2.6.2 — Fossilizzazione delle parti mineralizzate

Tutte quelle parti dell'organismo che non sono state distrutte dai processi biostratinomici e sono state inglobate nei sedimenti, vengono a trovarsi immerse in una soluzione acquosa con peculiari proprietà chimiche. I resti di un organismo marino, immediatamente dopo il seppellimento, sono infatti ancora immersi nell'acqua di mare mentre i resti di un organismo terrestre (se non fluitati in mare) si trovano immersi in acque di provenienza meteorica. Successivamente, con il procedere della sedimentazione, qualsiasi resto si trova poi a contatto con i liquidi interstiziali circolanti entro il sedimento. Il chimismo dell'acqua interstiziale è diverso da quello del liquido deposizionale a causa del rapido e continuo apporto delle sostanze prodotte da batteri aerobici ed anaerobici che aggrediscono molte delle sostanze organiche ed inorganiche presenti.

L'acqua dell'ambiente deposizionale e quella interstiziale costituiscono due sistemi chimici sufficientemente separati da mantenere ciascuno le proprie caratteristiche chimiche. Essendo però disposti in continuità l'uno sull'altro, tendono a scambiarsi reciprocamente sostanze per diffusione o mediante una vera e propria migrazione di soluzioni e gas. È più frequente che sia l'ambiente diagenetico a fornire sostanze a quello sedimentario ma in qualche caso, come per esempio su un fondo fittamente popolato da infauna, è l'acqua dell'ambiente deposizionale che può fornire sostanze a quello diagenetico, ovviamente limitatamente alla profondità raggiungibile dagli organismi. La bioturbazione può per esempio (Speyer & Brett, 1988) far arrivare gli ioni solfuro dell'acqua marina in prossimità di organismi sepolti in via di decomposizione, che rendono riducente l'ambiente circostante, e favorire la cristallizzazione di pirite.

Queste condizioni relativamente statiche non possono però durare a lungo. L'ulteriore e massiccio accumulo di sedimenti sul fondo comporta importanti variazioni del carico litostatico, pressione dei fluidi e temperatura. Il carico litostatico provoca il costipamento dei sedimenti e la conseguente espulsione dei liquidi interstiziali. Considerando che la porosità di un sedimento fine può mediamente variare da un 60% in superficie fino a meno del 10% verso i 5000 metri di profondità, risulta che quasi tutta l'acqua contenuta in questi primi 5000 metri di sedimento non potrà che risalire verso l'alto. A queste acque dovute al costipamento bisogna aggiungere, anche se meno importanti, le acque espulse dalla disidratazione dei minerali durante la diagenesi e dal metamorfismo degli strati al di sotto del bacino sedimentario. È ormai accertato, poi, che le acque di derivazione meteorica possono impregnare vasti volumi di sedimenti al di sotto degli ambienti neritici delle piattaforme continentali fino al bordo

della scarpata. Come conseguenza la diagenesi dei sedimenti marini di piattaforma può essere influenzata anche dalle acque meteoriche fino a distanze di 100 o più km dalle coste e per spessori di alcune centinaia di metri.

I vari tipi di acque esaminati sono caratterizzati da chimismi molto differenti. Le acque meteoriche, inizialmente acidule, tendono ad essere aggressive verso i carbonati mentre quelle di derivazione profonda, che tendono a risalire per effetto del costipamento dei sedimenti, sono arricchite di molti sali minerali grazie alla temperatura e pressioni elevate degli ambienti diagenetici in cui hanno stazionato. Queste acque, dunque, risalendo verso la superficie tenderanno a depositare i minerali di cui sono ricche. In conclusione, i sedimenti e i resti organogeni nell'ambiente diagenetico vengono a contatto con acque chimicamente aggressive e/o soprassature rispetto a qualche minerale, cosicché si potranno verificare dissoluzioni, cristallizzazioni e sostituzioni a seconda dei casi. Le reazioni chimiche sono infine condizionate dalla grana dei sedimenti che, condizionando a sua volta porosità e permeabilità, limita o favorisce la circolazione di fluidi.

a) DISSOLUZIONE DIAGENETICA

La *dissoluzione* può aggredire i resti degli organismi sia prima della diagenesi (§ 2.4.3.) sia durante la diagenesi stessa. Dato che le parti dure di organismi diversi possono essere di diversa composizione mineralogica, è possibile che i gusci di certi organismi vengano sciolti mentre quelli di altri rimangano inalterati.

Per quanto riguarda la loro *composizione mineralogica* risulta che, in ambiente acido, i gusci più solubili sono quelli di calcite ad alto contenuto di magnesio (HMC) (12-19 in moli % di $MgCO_3$) seguiti da quelli di aragonite, da quelli di calcite a basso contenuto di magnesio (LMC) ed infine da quelli fosfatici (Tacker & Wright, 1990, p. 326) (fig. 2.19). In ambiente alcalino, con un pH superiore a 9, sono invece solubili i gusci silicei. Molto efficienti nell'aumentare la solubilità della silice sono gli aumenti di temperatura e pressione connessi con il seppellimento profondo.

La composizione mineralogica dei sedimenti può condizionare il chimismo delle acque interstiziali, poiché entro un sedimento calcareo anche acque piuttosto acide potranno rapidamente neutralizzarsi, a spese dei detriti più fini o delle fasi carbonatiche meno stabili, recando danni ridotti o nulli ad eventuali gusci carbonatici presenti. Entro un sedimento silicoclastico, invece, le acque saranno molto probabilmente sottosature rispetto ai carbonati e saranno quindi aggressive per qualunque tipo di guscio calcareo. Le acque che impregnano tufi di magmi acidi sono molto ricche di silice e quindi non tenderanno a sciogliere i frustuli di diatomee, che in tutte le acque naturali si sciolgono facilmente dopo la morte dell'alga. La dissoluzione degli scheletri silicei, rappresentati quasi esclusivamente da spicole di spugne e radiolari, di fatto avviene in quanto l'acqua inizialmente intrappolata nel sedimento è estremamente sottosatura rispetto alla silice; il processo è molto complesso (anche se molto lento) e la dissoluzione è influenzata dalla temperatura più che dalla basicità, a meno che non si superi il pH 11. L'opale amorfo (opale-A), tutto biogenico, ha una solubilità di 120-140 ppm nettamente superiore a quella della cristobalite (opale-CT) e ancor più a quella del quarzo per cui il sistema tende a spostarsi verso le condizioni più stabili offerte dal quarzo.

La dissoluzione diagenetica, come del resto quella prediagenetica (§ 2.4.3), è condizionata anche dalla *superficie specifica*: gusci molto ornati e porosi sono di solito più solubili di gusci lisci e compatti. Importantissimi sono, inoltre, eventuali involucri di

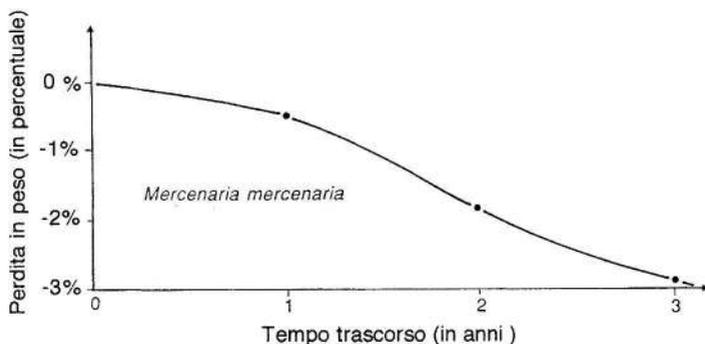


Fig. 2.59 – Curva dell'andamento della diminuzione di peso, dovuta a dissoluzione del guscio, del bivalve *Mercenaria mercenaria* tenuto per tre anni al di sotto dell'interfaccia acqua-sedimento (da Driscoll, 1970 con modifiche).

materia organica che limitano o impediscono l'attacco chimico. Altro fattore è la presenza della *bioturbazione* (Finestra 7.1) che, favorendo la diffusione dei liquidi all'interno del sedimento, fa aumentare l'intensità della dissoluzione del materiale scheletrico già sepolto, particolarmente dove l'acqua interstiziale è sottosatura rispetto al carbonato (Speyer & Brett, 1988).

Nell'ambiente bentonico a bassa energia, e in particolare nei fondali delle baie, delle lagune e delle piattaforme continentali ed oceaniche a profondità generalmente inferiori a 200 m, la dissoluzione diagenetica anche allo stadio iniziale sembra aver effetti di gran lunga superiori a quelli dei processi biostratinomici (bioerosione, dis-

Fig. 2.60 – Partendo da una ipotetica conchiglia con guscio formato da prismi cristallini e da materia organica, nella quale è già avvenuta la scomparsa delle parti molli racchiuse all'interno delle valve, i processi tafonomici e fossilizzanti possono seguire diverse vie. Dopo disarticolazione sul fondo (*f*) e successiva macerazione (*b*) si arriva alla dissoluzione totale (*a*) dove nulla viene conservato. Se invece la conchiglia viene sepolta velocemente dopo la perdita della frazione organica tra i microcristalli e dopo che il sedimento entra anche all'interno delle valve (*l*) si possono verificare diverse opzioni, alcune delle quali sono qui di seguito schematizzate.

- Il sedimento litifica ed il guscio viene dissolto con formazione di un *modello interno* e di una *impronta esterna* (*g*). Successivamente la cavità precedentemente occupata dal guscio può venire riempita da calcite con formazione di uno *pseudoguscio* (*c*).

- Il sedimento litifica e il guscio subisce una trasformazione neomorfa (*h*) e in seguito può venire completamente dolomitizzato risultando quasi irricognoscibile (*d*).

- Il sedimento litifica e il guscio viene impregnato da materiale secondario che va ad occupare gli spazi lasciati liberi dalla sostanza organica (*m*).

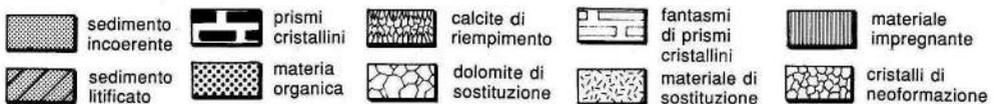
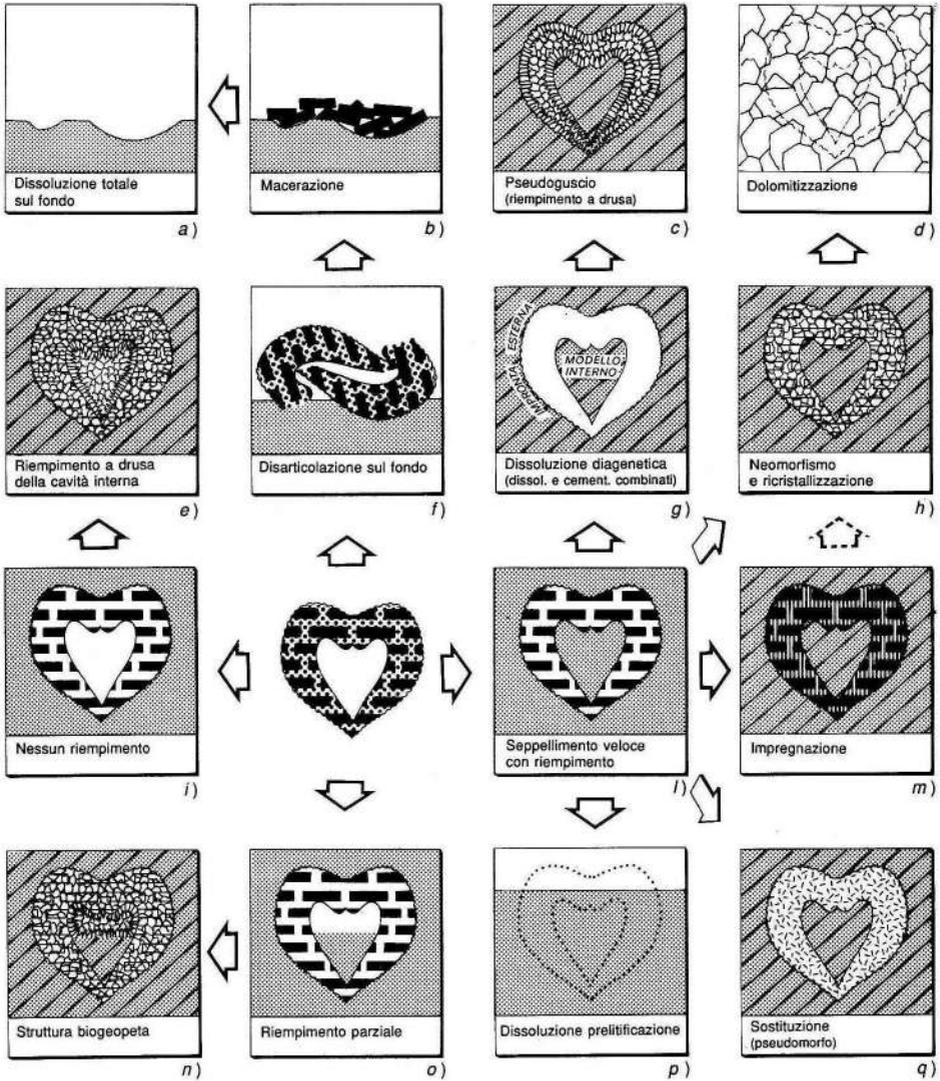
- Dopo la litificazione del sedimento la porzione minerale rimasta viene sostituita da altra sostanza minerale producendo un *guscio pseudomorfo* (*q*).

- Prima che si verifichi la litificazione il guscio viene dissolto all'interno del sedimento che ne occupa il posto (*p*) eliminandone ogni traccia.

Un'altra via, partendo dalla conchiglia ipotetica, è che questa venga seppellita nel sedimento il quale riempie solo parzialmente la cavità interna (*o*). Successivamente il sedimento litifica e la cavità residua viene riempita da calcite a drusa con formazione di una *struttura biogeopeta* (*n*) mentre il guscio può modificarsi in uno dei modi visti in precedenza. Un'ultima possibilità è che la cavità interna tra le valve rimanga completamente vuota (*i*) e che, col procedere della litificazione, venga riempita da calcite secondaria con formazione di una *drusa* (*e*) mentre il guscio può modificarsi in uno dei modi già illustrati. Da notare che il modello interno o l'impronta esterna si possono formare non solo nel caso *g* ma anche estraendo dalla roccia un guscio comunque formato.

soluzione prediagenetica, abrasione, frantumazione) e appare quindi come l'agente principale di distruzione. Nel bivalve endobentonico attuale *Mercenaria mercenaria*, ad esempio, è stato dimostrato sperimentalmente una perdita in peso del 3% circa in tre anni (Driscoll, 1970) (fig. 2.59).

Poiché le acque marine di bassa profondità sono di solito saturate rispetto ai minerali carbonatici più comuni, i processi di dissoluzione iniziano prevalentemente sotto l'interfaccia acqua-sedimento e continuano all'interno del sedimento stesso. Gli



acidi necessari per la dissoluzione del carbonato si originano principalmente dalla degradazione delle sostanze organiche e, nella maggior parte dei sedimenti clastici, sono in grado di sciogliere da 400 a 2000 grammi di CaCO_3 per m^2 all'anno (Powell et alii, 1989). Poiché è stato calcolato che la produzione di materiale conchigliare raramente supera i 500 gr di CaCO_3 per m^2 e per anno, è evidente che solo la concomitanza di fattori favorevoli può far sì che la dissoluzione non distrugga completamente tutti i gusci calcarei.

La dissoluzione dei resti di un organismo ad opera delle acque sotterranee può avvenire anche milioni di anni dopo il suo seppellimento e, teoricamente, appena prima del suo ritrovamento (come modello, impronta o pseudoguscio) (§ 2.6.2c).

b) MINERALIZZAZIONE

È il principale processo che porta alla fossilizzazione delle parti mineralizzate. Le modalità della mineralizzazione sono evidentemente diverse a seconda dei vari ambienti diagenetici (fig. 2.60).

b1) Impregnazione

Si verifica quando la sostanza organica contenuta nelle parti dure mineralizzate si ossida e scompare rapidamente lasciando delle microcavità entro le quali si depositano per precipitazione i sali contenuti nelle soluzioni circolanti nei sedimenti (fig. 2.60m). Questi sali possono avere la stessa composizione delle parti dure degli organismi o essere molto diversi. I minerali che prendono parte a questo processo dipendono naturalmente dal chimismo delle acque circolanti, tuttavia i più comuni sono: calcite, silice e barite. Le ossa, essendo costituite in buona parte da sostanze organiche, perdono a poco a poco molecole di CO_2 , composti ammoniacali e sulfurei, diventano spugnose (fig. 2.61) e perdono la loro consistenza fino a diventare friabilissime o addirittura incoerenti. Questo le rende facilmente soggette alla impregna-

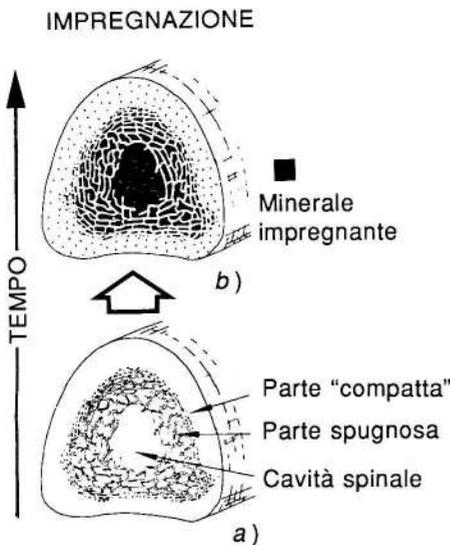


Fig. 2.61 – Fossilizzazione per impregnazione di un osso di vertebrato. La parte spugnosa viene riempita dal minerale impregnante che penetra tuttavia anche nelle microcavità della parte «compatta».

zione che, pur non alterando l'aspetto esterno del fossile, ne conserva solo parzialmente la microstruttura.

Anche le placchette degli echinodermi, presentando un elevato grado di porosità, fossilizzano per impregnazione mediante precipitazione di calcite secondaria all'interno dei pori. La calcite secondaria si sviluppa in continuità ottica con quella primaria tanto da essere praticamente indistinguibile. I fossili così ottenuti sono più compatti, più solidi, più resistenti e anche più pesanti dell'osso o della conchiglia originaria. Senza l'impregnazione, in ambiente chimicamente aggressivo, i pori potrebbero allargarsi progressivamente ad opera dei processi di soluzione, giungendo fino alla dissoluzione completa del resto.

b2) Sostituzione

La sostituzione di un minerale ad opera di un altro è molto comune nelle rocce sedimentarie e può interessare molto spesso anche le parti scheletriche degli organismi. Non avviene, come si riteneva in passato, per «sostituzione molecolare» del minerale originale con un altro minerale, ma per precipitazione penecontemporanea del nuovo minerale all'interno delle microcavità che si sono formate per dissoluzione all'interno dei gusci e degli scheletri⁷.

Questo processo, pur alterando talvolta la microstruttura, conserva generalmente l'architettura dei gusci e degli scheletri e la loro forma esterna producendo degli *pseudomorfi* (fig. 2.60q). La sostituzione interessa molte volte solo la parte più superficiale dei tessuti scheletrici degli invertebrati, in quanto il processo è di per sé lento e il suo stesso sviluppo tende a limitare o impedire l'ulteriore penetrazione dei fluidi mineralizzanti. Gli strati più superficiali delle conchiglie, infatti, contenendo più parte organica, diventano più porosi e permettono perciò un migliore passaggio dei fluidi rispetto ai sottostanti strati cristallini più compatti e alle strutture endoscheletriche interne.

La sostituzione prende nomi diversi a seconda del minerale secondario che partecipa al processo. Poiché i minerali più frequenti sono la calcite, la silice, la dolomite e la pirite, i processi risultanti prenderanno il nome di calcitizzazione, dolomitizzazione, silicizzazione e piritizzazione.

b2a) *Calcitizzazione*. Può avvenire attraverso un processo di neomorfismo nel quale viene preservata abbastanza bene la struttura della conchiglia (§ 2.6.2d) oppure per riempimento di vuoti primari o prodottisi in seguito a dissoluzione. I vuoti primari sono spesso marcati da frange di cementi marini accresciuti sul preesistente guscio o da uno strato micritico, corrispondente alla sottile zona di alterazione attorno al guscio medesimo a causa dell'azione microperforante delle alghe endolitiche (fig. 2.18b-e). È durante il seppellimento più profondo o al variare di fattori fisico-chimici che i liquidi interstiziali possono divenire soprasaturi rispetto al CaCO_3 , provocando la precipitazione della calcite. Questa calcite presenta spesso una caratteristica struttura a drusa (*drusy fabric*) con i cristalli che aumentano di dimensioni verso il centro della cavità.

Sono segnalati in letteratura anche parti scheletriche originariamente silicee fossilizzate in calcite. Ad esempio le piccole silicee (di demosponge a scheletro calcareo

⁷ Per questo motivo il termine *metasomatismo*, usato spesso in passato, viene qui abbandonato.

supplementare) del Cretacico della Spagna e Trias di San Cassiano (Dolomiti) sono fossilizzate in calcite (Reitner & Engeser, 1985).

b2b) *Dolomitizzazione*. Con tale termine si intende la trasformazione, via dissoluzione e successiva precipitazione, del carbonato di calcio nel carbonato doppio di calcio e magnesio $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$. La dolomite contiene quantità equimolecolari di Ca^{2+} e Mg^{2+} , disposti in piani alternati e separati da piani di ioni CO_3^{2-} . A causa di questo notevole ordine strutturale la dolomite non si forma in condizioni normali di temperatura e pressione ma, nella grande maggioranza dei casi, in condizioni di seppellimento, ed è perciò considerata un minerale di origine secondaria o diagenetica. Se un guscio o uno scheletro carbonatico subisce un seppellimento relativamente profondo, in presenza di fluidi ricchi di Mg^{2+} , può avvenire la trasformazione calcite \rightarrow dolomite. Il fenomeno è generalmente distruttivo e, nel caso di dolomitizzazione spinta, si ha la dissoluzione su larga scala del precursore calcitico e la precipitazione della dolomite sotto forma di rombi a tessitura saccaroide (Scoffin, 1987). Ciò porta alla completa obliterazione delle originali strutture scheletriche.

Se il fenomeno della dolomitizzazione avviene prima della stabilizzazione, cioè della trasformazione HMC \rightarrow LMC, gli scheletri mantengono la struttura e tessitura originaria (echinodermi, foraminiferi bentonici, alghe coralline), anche se si osserva un aumento nelle dimensioni dei cristalliti di dolomite rispetto ai precursori di HMC (Bullen & Sibley, 1984). Nel caso di scheletri aragonitici, invece, come nei coralli e nella maggior parte dei molluschi, il guscio può essere completamente dissolto e la cavità risultante riempita da cemento dolomitico; oppure la sua struttura primaria è completamente obliterata e rimpiazzata da dolomite anaedrica (Tucker, 1990).

In generale la dolomitizzazione aumenta la porosità della roccia: infatti, se il fenomeno avviene in un sistema chiuso, poiché la dolomia ha una densità del 12-13% superiore a quella della calcite, il volume di dolomite risultante sarà inferiore del 12-13% rispetto a quello del calcare di partenza. Anche nel caso di sistema aperto, vi sono buone probabilità che gli eventuali residui calcarei non dolomitizzati vengano eliminati da dissoluzione selettiva incrementando la porosità (Bosellini, Mutti & Ricci Lucchi, 1989).

b2c) *Silicizzazione*. La silicizzazione è un processo che avviene in particolari condizioni geochimiche dell'ambiente, cioè in un ambiente acido nel quale la silice, che deriva dalla dissoluzione di frustuli di diatomee, gusci di radiolari e spicole di spugne, tende a depositarsi e quindi agisce come agente di fossilizzazione (Knauth, 1979). Il processo avviene lungo sottili films di dissoluzione mediante l'eliminazione del CaCO_3 e la simultanea deposizione di silice (Maliva & Siever, 1988), cosicché conchiglie calcitiche o aragonitiche sono completamente sostituite da silice secondaria. Ciò può avvenire, per esempio, dove si mescolano le acque meteoriche con le acque marine in quanto in questo ambiente si producono acque altamente sovrasature rispetto al quarzo e sottosature rispetto alla calcite e alla aragonite (Knauth, 1979).

Molte volte la silice, sotto forma di quarzo microcristallino, sostituisce i minerali del guscio e, sotto forma di calcedonio, ne riempie i pori lasciando inalterata la matrice calcarea circostante. È allora possibile sciogliere il calcare in acido debole ed estrarre i fossili silicizzati. La silicizzazione è quindi spesso un processo selettivo non solo perché interessa i fossili e non la matrice calcarea, ma anche perché può privilegiare alcuni gruppi di organismi a scapito di altri. Brachiopodi, ostracodi, trilobiti e briozoi, sono spesso silicizzati mentre, ad esempio i molluschi e gli echinodermi lo sono solo raramente. La ragione di questa selettività non è stata ancora completa-

mente chiarita. Alcuni autori, tuttavia, attribuiscono la silicizzazione preferenziale di certi tipi di conchiglie rispetto ad altre, ad una maggior quantità di sostanza organica presente nella matrice della conchiglia che fornirebbe, decomponendosi, i «siti» di nucleazione per la precipitazione della silice iniziale. Altra causa di selettività può essere la diversa struttura del guscio con conseguente diversa porosità e quindi solubilità (Parea, 1963). La precipitazione iniziale della silice nei legni, ad esempio, avverrebbe tramite legami H tra i gruppi idrossili delle cellulose e della lignina con gli acidi silicici o polisilicici (Wetzel, 1957; Maliva & Siever, 1988).

Quando scheletri di silice amorfa (come quelli della maggior parte dei radiolari, delle diatomee o delle spugne silicee) passano a quarzo microcristallino, allora si parla di neomorfismo (§ 2.6.2d).

b2d) *Piritizzazione*. La piritizzazione è un processo al limite tra la sostituzione e l'incrostazione, in quanto la maggior parte dei fossili piritizzati sono in realtà «rivestiti» di pirite e riempiti di calcite o di silice a seconda della struttura originaria, mentre solo raramente, come nel London Clay dell'Eocene inglese (Allison, 1988b), è documentata la sostituzione completa del materiale originario dello scheletro con la pirite stessa. Nella maggior parte dei casi, quindi, l'organismo agirebbe da «stampo» per la formazione del minerale cosa che a volte permette la conservazione del profilo delle parti molli. È un fenomeno che avviene in condizioni anaerobiche, cioè prive di ossigeno, e quindi in ambienti riducenti. Durante la fermentazione delle parti molli (che avviene in questi ambienti), si libera idrogeno solforato (H_2S) che si combina con i sali di ferro presenti nelle acque percolanti e forma disolfuro di ferro (FeS_2 , pirite o marcasite). Di conseguenza i fossili piritizzati si trovano prevalentemente in sedimenti scuri, argillosi, contenenti una quantità elevata di materia organica.

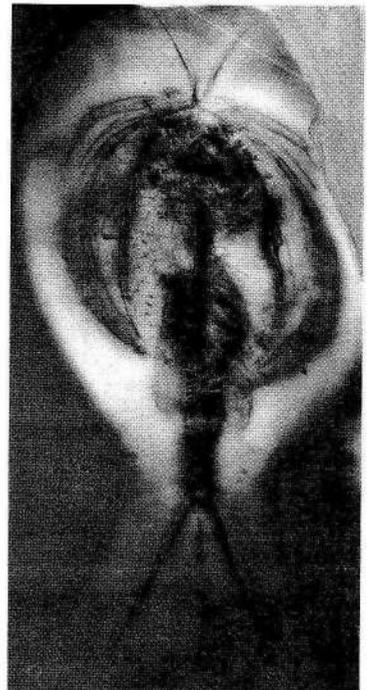


Fig. 2.62 – Radiografia di *Nahecaris stuarti*, un fillocaride piritizzato (phylum Crustacea) conservato all'interno di argillinosi neri del complesso degli Hunsrück Slate (Devoniano inferiore della Germania) (per gentile concessione del dr. Jan Bergström, Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm).

I fossili piritizzati sono discretamente conservati nei caratteri morfologici, ma presentano lo svantaggio di essere opachi e quindi non si possono osservare a luce trasmessa. Non potendoli studiare al microscopio in sezione sottile è necessario ricorrere ai raggi X. I resti piritizzati più famosi sono quelli degli «Hunsrückschiefern» del Devoniano inferiore della Germania, dove sono state trovate oltre 400 specie di organismi marini in ottimo stato di conservazione (fig. 2.62).

b2e) *Altri minerali*. Oltre al carbonato di calcio, carbonato di magnesio, silice e pirite, le sostanze minerali più frequentemente coinvolte nei processi di sostituzione sono il fosfato di calcio, il fosfato di piombo o di zinco e numerosi solfati. Si conoscono anche esempi di ossidi come la cassiterite (SnO) che sostituisce la calcite in alcuni gusci calcarei del Permiano del New South Wales (Australia). Più rara è la possibilità di fossilizzazione mediante metalli nativi, quali ad esempio l'argento, che a volte ha dato origine a veri e propri gioielli naturali (come nelle miniere d'argento del Perù).

c) DISSOLUZIONE E LITIFICAZIONE: MODELLI E PSEUDOGUSCI

Quando il guscio o altre parti scheletriche si sciolgono prima della litificazione del sedimento inglobante non rimane di loro alcuna traccia (§ 2.4.3). Se invece la dissoluzione avviene dopo il processo di litificazione allora la presenza di un organismo può ugualmente venir registrata come impronta esterna, modello interno e modello composito. In casi particolari si può anche formare uno pseudoguscio.

c1) *Impronta esterna*

È l'impronta lasciata dal corpo di un organismo intero (figg. 5.23; 5.30) o di una qualsiasi sua parte nel sedimento che viene mantenuta anche nel processo di litificazione (fig. 2.63a,b). L'impronta esterna può essere l'unica traccia lasciata da un organismo qualora sia privo di parti dure o qualora il guscio venga disciolto, ma può essere anche ottenuta molto semplicemente dal distacco (naturale o artificiale) di un guscio dalla roccia inglobante.

Una impronta esterna per essere «interessante» dal punto di vista paleontologico deve registrare in dettaglio tutti i particolari presenti sulla superficie esterna della struttura scheletrica (fig. 2.63a). Questa condizione si verifica soprattutto quando la roccia ha una grana sufficientemente fine. Dalle impronte esterne ben conservate è relativamente semplice ricavare l'immagine positiva colando sulla impronta stessa, gesso o sostanze plastiche particolari.

c2) *Modello interno*

È molto comune nei molluschi, nei brachiopodi e negli echinidi e si forma quando la cavità interna del guscio viene riempita da sedimento che, litificando durante la diagenesi, produce un calco naturale della parte interna della conchiglia (fig. 2.63c-f). Il riempimento può avvenire anche ad opera di sali minerali come carbonato di calcio, solfato di calcio, silice (§ 2.6.2b2c) precipitati dalle acque interstiziali. Un caso classico è costituito da alcuni echinidi del Cretacico inglese nei quali la cavità interna è stata riempita da silice mentre il guscio calcitico è rimasto completamente inalterato. Quegli echinidi vivevano in un fango calcareo assieme a numerosissime spugne dotate di uno scheletro formato da silice biogenica. Acque interstiziali ricche di silice pote-

vano migrare attraverso il sedimento e precipitare del gel di opale all'interno dei gusci degli echinidi ove un microambiente acido prodotto dalla alterazione della materia organica fungeva da trappola per la silice (Clarkson, 1979).

Sul modello interno possiamo trovare riprodotti dettagli della morfologia interna come, nel caso dei bivalvi, l'immagine negativa delle impronte muscolari, della linea palleale e della cerniera (fig. 2.63c).

Il modello interno ha per il paleontologo un valore molto variabile a seconda dei gruppi fossili che si prendono in considerazione. Per esempio nel caso di bivalvi, il modello interno consente, di norma, di determinare la famiglia o il genere, ma non di ottenere informazioni tassonomiche più precise dato che i caratteri osservabili sulla superficie interna delle valve non sono sufficientemente diagnostici. Ancora minore è il valore del modello interno nei gasteropodi perché esso ci fornisce solo indicazioni generali sulla morfologia e nessuna informazione sulla ornamentazione; una eccezione è costituita dalle nerinee per la cui classificazione sono importanti le pieghe columellari e parietali registrate nel modello interno.

Diverso è il caso dei cefalopodi dove la conchiglia, ad eccezione di certi nautiloidei paleozoici, è molto sottile e l'ornamentazione è costituita da pieghe a spessore costante e non da ispessimenti del guscio (come nei gasteropodi). Il modello interno, quindi, riproduce fedelmente l'ornamentazione esterna e non costituisce una perdita

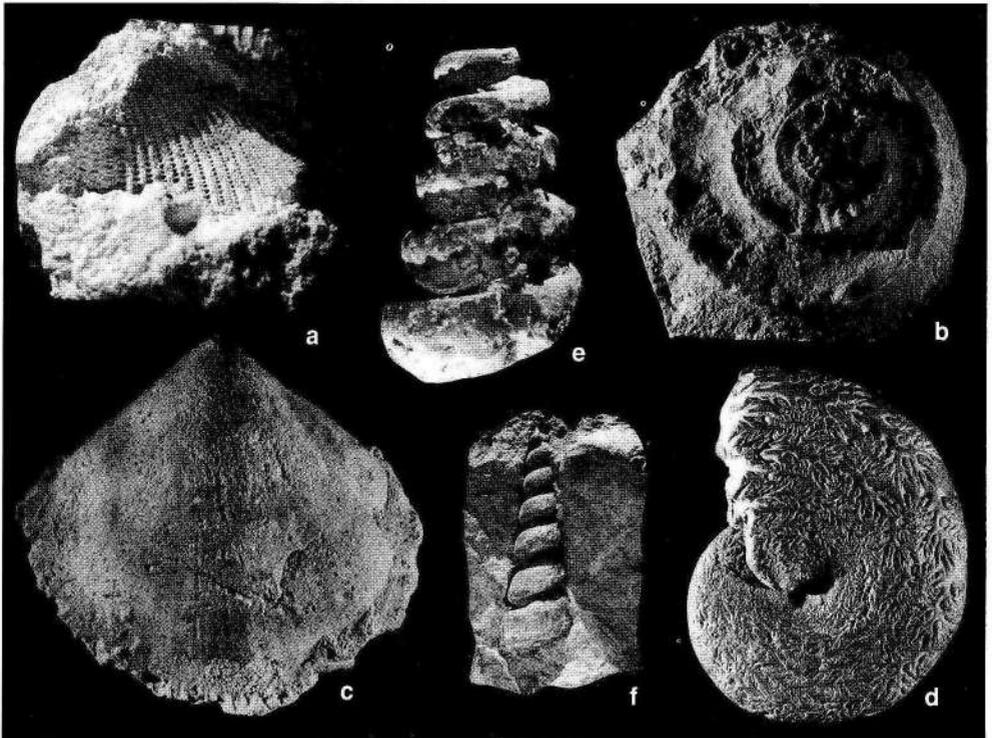


Fig. 2.63 – Impronte esterne e modelli interni di molluschi. *a*, impronta esterna di bivalve (*Cardium* sp.); *b*, impronta esterna di ammonite; *c*, modello interno di bivalve; *d*, modello interno di ammonite (gen. *Phylloceras*); *e*, *f*, modelli interni di gasteropodi. Tutte x 0,5 circa (foto Istituto di Paleontologia, Università di Modena).

di informazione. Anzi, proprio nel caso degli ammoniti, il modello interno presenta un importante vantaggio sul guscio in quanto registra le linee di sutura sulle quali è fondata gran parte della tassonomia del gruppo (fig. 2.63d).

Nell'ambito dei vertebrati rivestono particolare importanza i modelli della cavità interna del cranio, i cosiddetti *modelli endocranici*, che contribuiscono, ad esempio, in modo decisivo alla ricostruzione della storia evolutiva dei mammiferi. Anche certi vegetali, provvisti di uno stelo cavo, possono fornire dei modelli interni di particolare interesse come si è verificato in alcune *Calamites* del Carbonifero.

Nei casi più favorevoli impronta esterna e modello interno rimangono associati (fig. 2.60g).

c3) *Pseudoguscio*

Nella cavità che rimane tra modello interno e impronta esterna, in seguito alla dissoluzione del guscio, le acque percolanti possono depositare calcite o qualunque altro minerale. Questo processo porta alla formazione di un nuovo guscio (*pseudoguscio*) di forma identica a quella originaria ma che non conserva più nulla della struttura primaria (fig. 2.60c). Questo tipo di fossilizzazione è relativamente frequente nei gusci composti di aragonite che sono facilmente dissolvibili ad opera delle acque percolanti.

c4) *Modello composito*

È un tipo di conservazione che interessa in generale i bivalvi contenuti in rocce arenacee o arenacee-marnose, in cui è avvenuta una diagenesi demineralizzante mentre il sedimento si trovava ancora allo stato plastico (Mc Alester, 1962) (fig. 2.64). In

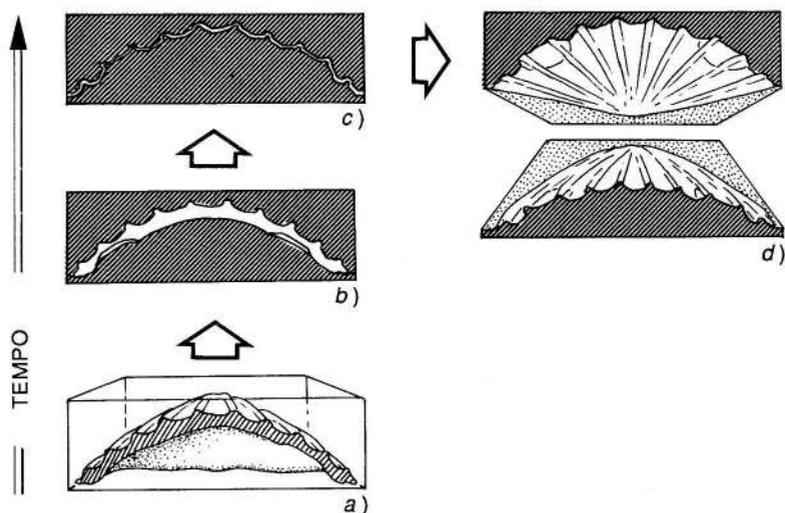


Fig. 2.64 – Formazione di un modello composito (modello con impronta). *a*, sezione schematica di una valva di lamellibranco racchiusa nella matrice; *b*, il guscio viene distrutto per dissoluzione e di esso rimangono solo le impronte sulla matrice rocciosa; *c*, i due blocchi superiore e inferiore vengono ravvicinati durante la compattazione della roccia cosicché l'impronta esterna viene a contatto col modello interno; *d*, i due blocchi sono rappresentati allontanati per far vedere come sul modello interno si è venuta a «stampare» l'impronta esterna (da Mc Alester, 1962 con modifiche).

seguito alla dissoluzione graduale del guscio, l'impronta esterna si è avvicinata progressivamente al modello interno, a cui ha finito per aderire quando la distruzione del guscio è stata completa. In questo tipo di fossili sono particolarmente frequenti le deformazioni plastiche (§ 2.6.3). Occorre inoltre tener presente che le dimensioni del fossile non sono quelle originarie ma quelle del suo modello interno.

d) NEOMORFISMO E RICRISTALLIZZAZIONE

Il termine *neomorfismo* è stato introdotto da Folk (1965) per tutti i processi che riguardano le trasformazioni di un minerale in un suo polimorfo (per esempio: aragonite → calcite). Le *trasformazioni neomorfe* avvengono in presenza di acqua attraverso processi di soluzione e precipitazione. Un esempio tipico di neomorfismo è la *calcitizzazione* in cui l'aragonite, forma metastabile del CaCO_3 in condizioni normali di temperatura e pressione, si trasforma in calcite (§ 2.6.2b2a). Il fenomeno comporta quasi sempre una diagenesi di tipo *aggradante*, cioè un aumento delle dimensioni dei cristalli. La dissoluzione dell'aragonite e la precipitazione della calcite è molto graduale, per cui solitamente piccoli resti della fase mineralogica originale rimangono inglobati nella calcite neomorfe (Sandberg, 1985). La calcitizzazione generalmente preserva piuttosto bene la struttura della conchiglia anche se la microstruttura viene di regola obliterata dalle maggiori dimensioni dei cristalli di neoformazione (Russo *et al*, 1991). Altri esempi di neomorfismo sono rappresentati dal passaggio di scheletri di silice amorfa a quarzo microcristallino attraverso la sequenza opale-A → opale-CT → quarzo (Stein, 1982), o il passaggio ad ematite di certi ossidi di ferro idrati.

Quando la trasformazione comporta soltanto aumento o, più raramente, diminuzione nelle dimensioni dei cristalli senza alcuna variazione della mineralogia, allora si parla di *ricristallizzazione* (Tucker & Wright, 1990). I gusci e gli scheletri originariamente composti di calcite, durante la fossilizzazione per ricristallizzazione, non variano l'abito cristallino e mostrano una buona conservazione dell'originale struttura scheletrica, a meno che non subiscano i devastanti processi di silicizzazione o dolomitizzazione. In questo caso il processo di fossilizzazione è generalmente accompagnato da una variazione del contenuto in elementi minori nella calcite.

Negli scheletri di calcite ad alto contenuto di magnesio (12-19 in moli per cento di MgCO_3) si registra una perdita di questo elemento generalmente a favore di microcristalli di dolomite (5-20 μm). Il processo di stabilizzazione della calcite ad alto contenuto di magnesio (HMC) in calcite a basso contenuto di magnesio (LMC) è testimoniato dalla presenza nei tessuti scheletrici di microdolomite (Tucker, 1990). Inoltre, in presenza di fluidi diagenizzanti ricchi di Fe^{2+} , comunemente la calcite si arricchisce di ferro. Negli scheletri costituiti in origine da calcite a basso contenuto di magnesio possono avvenire fenomeni di soluzione e ricristallizzazione anche per pressioni di carico o sforzi tangenziali relativamente lievi. Nel caso dei coccoliti, elementi del guscio calcareo di alghe microscopiche, in seguito a pressione di carico o a sforzi tangenziali lievi e a causa delle loro piccolissime dimensioni (1-20 μm), la ricristallizzazione può essere completa con perdita della loro forma caratteristica (Müller, 1979).

FINESTRA 2.3 — I GIACIMENTI FOSSILIFERI ECCEZIONALI (FOSSIL-LAGERSTÄTTEN)

La conservazione e la ricchezza dei reperti sono estremamente differenti nei diversi giacimenti. Dal caso estremo in cui le rocce non hanno registrato alcuna traccia di vita, si passa ai «giacimenti fossiliferi eccezionali», i cosiddetti «Fossil-Lagerstätten» (Seilacher, 1970), dove il numero e la varietà dei fossili e la perfezione della loro conservazione sono veramente straordinari. Questi giacimenti straordinari di fossili forniscono informazioni paleontologiche di quantità e qualità eccezionali sulla paleobiologia, sui meccanismi di fossilizzazione e sull'ambiente di sedimentazione.

Il termine *Fossil-Lagerstätten* fu introdotto da Seilacher (1970) per definire «corpi sedimentari che forniscono una inusuale quantità di informazioni paleontologiche». È evidente però che tale definizione non pone limiti (quantitativi o qualitativi) precisi a che cosa si intenda per Fossil-Lagerstätten dato che «informazioni inusuali» possiamo averle anche da un singolo esemplare. Inoltre, il concetto di «buono stato di conservazione», implicito nella «inusuale quantità di informazioni», è molto soggettivo. In questi ultimi anni, però, il significato di «Fossil-Lagerstätten» è stato gradualmente

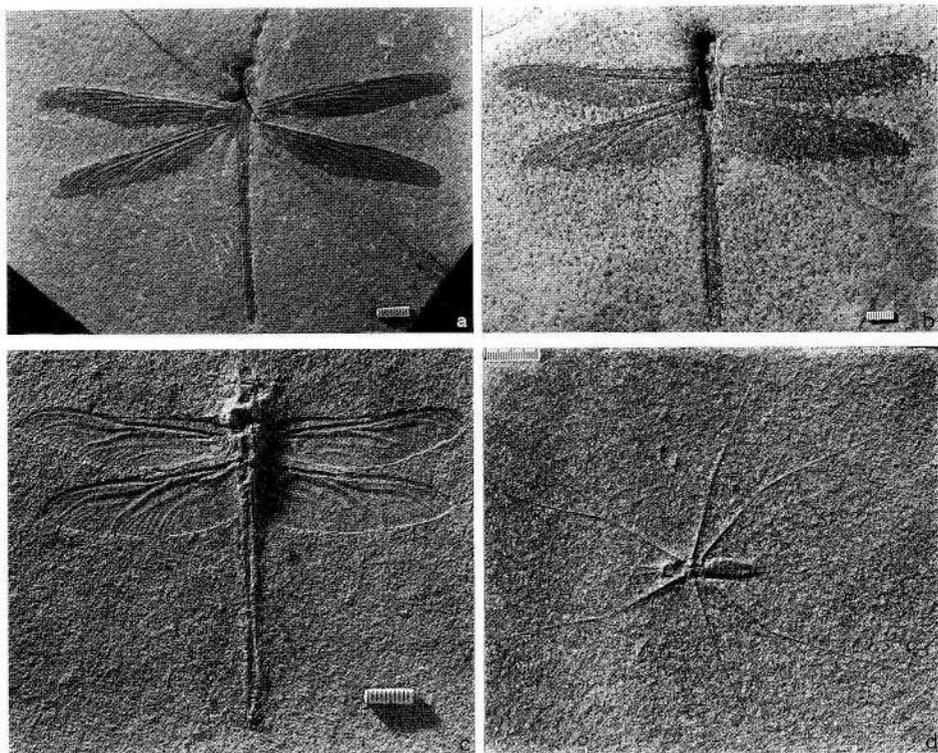


Fig. 2.65 – Uno dei caratteri essenziali che permette la conservazione dei particolari più minuti è la finezza della grana del sedimento inglobante. Insetti con strutture molto delicate hanno potuto conservarsi in un fango calcareo estremamente fine come quello del «Solnhofener Plattenkalke» del Giurassico superiore della Baviera (Germania). a, *Stenophlebia amphitrite*; b, *Aeschnogomphus intermedius*; c, *Mesuropetala koehleri*; d, *Chresmoda obscura* (foto W. Balling, per gentile concessione del Dr. G. Viohl, Jura Museum, Eichstätt).

ristretto a quei giacimenti che «siano straordinari rispetto allo standard geologico» e che quindi permettano di «aggiungere dettagli interessanti alla storia ambientale, deposizionale e diagenetica dell'intera associazione ecologica» (Seilacher, 1990).

Nell'ambito dei «Fossil-Lagerstätten» è stata operata una prima distinzione (Seilacher, 1970) fra i depositi di concentrazione e quelli di conservazione mentre ulteriori suddivisioni all'interno di queste due categorie sono state introdotte successivamente (Seilacher *et al.*, 1985).

I *depositi di concentrazione* si verificano dove i fossili che sarebbero di per sé sparsi qua e là nei sedimenti, vengono accumulati in gran numero da fattori fisici come azione di correnti o moto ondoso. Rientrano in questa categoria, che è stata ulteriormente suddivisa in *depositi di condensazione*, *placers* e *trappole di concentrazione*, le cosiddette *coquinas* a gasteropodi, bivalvi, ammoniti, i *bone beds* (concentrazioni di resti di vertebrati) e i depositi di fessura. Tali depositi sono importanti per la quantità e la diversità dei reperti più che per la qualità della conservazione o la loro rarità. Sono quindi meno spettacolari rispetto ai depositi di conservazione.

I *depositi di conservazione* sono caratterizzati da uno stato di conservazione ottimale non necessariamente legato alla quantità degli esemplari presenti nel giacimento. Alcuni dei più famosi depositi di conservazione, come Solnhofen, sono infatti piuttosto «poveri» in senso paleontologico e «sbilanciati» in senso ecologico (§ 6). L'eccezionalità della conservazione dipende dall'assenza di processi biostratinomici distruttivi e dalla rapidità della mineralizzazione rispetto alla putrefazione (fig. 2.46) (Allison, 1988a; 1990). Tra gli esempi più classici si possono ricordare le più famose località fossilifere di tutto il mondo tra le quali Chengjiang (Cambriano inferiore della Cina), Burgess (Cambriano medio-superiore della British Columbia-Canada), Mazon Creek (Carbonifero medio dell'Illinois-U.S.A.), Cene (Triassico superiore della Lombardia), Osteno (Giurassico inferiore della Lombardia), Holzmaden (Giurassico inferiore della Germania), Solnhofen (Giurassico superiore della Germania), Bolca (Eocene inferiore del Veneto), Grube Messel (Eocene medio della Germania), ecc.

I depositi di conservazione possono essere ulteriormente suddivisi in:

- 1) *depositi di stagnazione*;
- 2) *depositi di soffocamento*;
- 3) *trappole di conservazione*.

I *depositi di stagnazione* si formano nelle parti più profonde di bacini lacustri o marini a circolazione limitata ove grandi volumi di acqua risultano poverissimi o del tutto privi di ossigeno. In questi ambienti l'energia meccanica è assente e la sedimentazione è di conseguenza molto fine. In tale situazione i fossili sono rappresentati quasi esclusivamente da organismi planctonici e nectonici che vivono al di sopra della zona anaerobica (fig. 6.23c). In qualcuno di questi depositi sono relativamente frequenti gli insetti (fig. 2.65) ed è stato rinvenuto anche qualche raro esemplare di uccello. La presenza saltuaria di organismi bentonici è imputabile a rari episodi di colonizzazione come conseguenza del ristabilirsi di condizioni di sufficiente ossigenazione. Questa peculiare situazione ambientale caratterizzata da sedimenti molto fini, dalla mancanza di ossigeno e dalla conseguente assenza di necrofagi, consente la conservazione delle strutture più delicate. Tipici depositi di stagnazione sono ad esempio quelli di Holzmaden, Solnhofen e Bolca (figg. 2.9; 2.65; 2.66).

I *depositi di soffocamento* si formano in seguito alla sedimentazione repentina di notevoli spessori di sedimenti (torbiditi, tempestiti) che portano ad un seppellimento «istantaneo» degli organismi o dei loro resti. Tale fenomeno che implica il soffocamento degli organismi bentonici nei sedimenti fangosi, costituisce una premessa fa-

vorevole per una loro conservazione ottimale. Tra i depositi di soffocamento ricordiamo quello cambriano di Burgess (Canada) (fig. 5.37) prodotto da una successione di frane sottomarine, quello eodevoniano di Hunsrück (Germania) (fig. 2.62) e quello eogiurassico di Gmud (Germania) caratterizzato da una successione di tempestiti.

Le *trappole di conservazione* costituiscono depositi meno frequenti dei precedenti e sono riconducibili a vere e proprie trappole naturali dove gli organismi vengono imprigionati, rapidamente sepolti e conservati in modo ottimale grazie alla mancanza

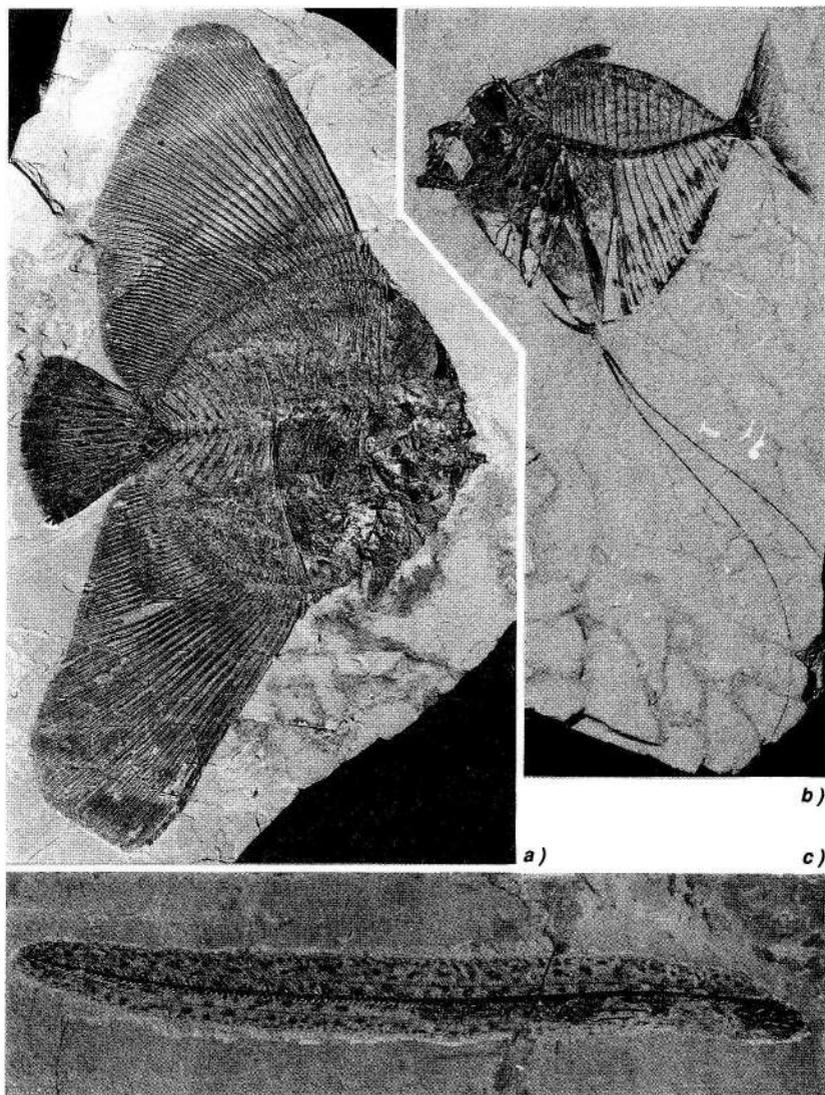


Fig. 2.66 – Nel Veneto, poco lontano dal villaggio di Bolca nei Monti Lessini esiste uno dei più famosi «Fossil-Lagerstätten» italiani la cui età è riferibile all'Eocene inferiore. In questa località si sono conservati in modo perfetto pesci (a-c) ma anche meduse, vermi, insetti e crostacei. a, *Eoplatax papilio* (lunghezza cm 39,5); b, *Mene rhombea* (lunghezza cm 17,5); c, *Paranguilla tigrina* (lunghezza cm 38) (per gentile concessione del Prof. L. Sorbini, Museo di Storia Naturale di Verona).

di ossigeno, di fluidi in movimento, ecc. Tipiche trappole di conservazione sono i laghetti formati da affioramento di petrolio greggio (es. Rancho La Brea, fig. 2.40), le resine secrete dagli alberi (es. ambre del Baltico, fig. 2.41), le sabbie mobili e, talvolta, anche stagni e paludi (es. Grube Messel) (§ 2.5).

2.6.3 – Deformazioni dei fossili

I fossili sono spesso deformati durante la fase di compattazione dei sedimenti che tende a schiacciare i corpi parallelamente ai piani di stratificazione e a spezzare i gusci più deboli disarticolandone poi i singoli frammenti entro la fanghiglia in assestamento. Anche se è evidente che le deformazioni maggiori si verificano alle maggiori profondità di seppellimento (= compattazione max), la natura e il grado delle deformazioni dipendono anche da altri fattori tra i quali la velocità di seppellimento rispetto alla litificazione, la forma e la struttura dei fossili ed il grado di riduzione del volume del sedimento. Questo fattore, che dipende dalla porosità, è quindi fortemente condizionato dalla grana del sedimento in quanto più la porosità è bassa, minore sarà la deformazione risultante soprattutto per l'azione di sostegno esercitata dai grani più grossi. Anche lo spessore del materiale scheletrico e la forma del resto possono avere una certa influenza nella deformazione risultante. È questo il caso, ad esempio, di certe ossa lunghe dei vertebrati come i femori che hanno un comportamento diverso nelle teste (molto porose) rispetto alle diafisi.

Tra i restanti fattori che di fatto condizionano la deformazione finale del fossile, è particolarmente importante la velocità di seppellimento che potrà determinare il com-

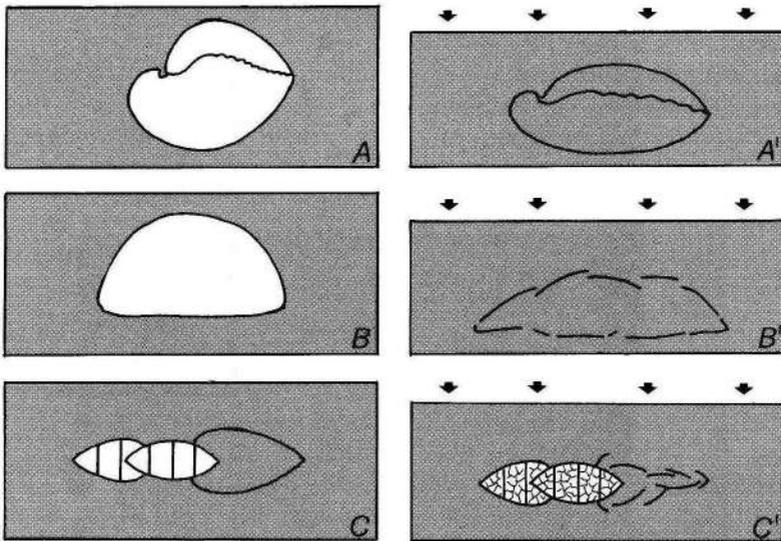


Fig. 2.67 – I fossili possono essere soggetti a diversi tipi di deformazioni in seguito alla pressione di carico. *A, A'* deformazione plastica in un brachiopode; *B, B'* deformazione fragile in un echinide irregolare; *C, C'* deformazione selettiva in una ammonite dove il fragmocono riempito da sali minerali di deposizione secondaria non è soggetto a nessuna deformazione mentre la camera di abitazione riempita di sedimento comprimibile subisce una deformazione fragile.

portamento fragile o plastico del resto fossile durante la sua deformazione. Infatti qualunque tipo di guscio o di osso avrà buone probabilità di deformarsi in modo plastico o apparentemente plastico se il processo sarà lento. Nel caso di variazioni rapide subirà evidentemente fratture. Inoltre dalla velocità di seppellimento dipende il tempo di seppellimento: più i tempi sono lunghi più è probabile che si possa avere un completo riempimento delle cavità da parte di minerali secondari che ne impediranno definitivamente la deformazione.

Tenendo conto anche del grado di flessibilità delle strutture mineralizzate, si potranno avere più frequentemente delle deformazioni essenzialmente *fragili* oppure *plastiche* (fig. 2.67a,b).

Le prime avvengono con rottura dei fossili che si presentano schiacciati, fratturati o microfagiati. L'esistenza di deformazioni di questo tipo è facilmente individuabile e permette generalmente una ricostruzione dell'aspetto originario degli esemplari.

Le seconde, che avvengono senza evidenti fenomeni di rottura, si verificano per lo più nei sedimenti tendenzialmente pelitici. Le deformazioni plastiche sono state osservate comunemente in alcuni bivalvi o in altri molluschi con conchiglia sottile come le ammoniti, ma non mancano neppure in organismi a scheletro robusto, e generalmente fragile, come gli echinidi.

Le deformazioni plastiche hanno portato talora alla «moltiplicazione» delle specie e delle varietà, come si è verificato per i bivalvi di una formazione molassica del Miocene della Svizzera. Tenendo conto dei fenomeni di deformazione, Fanck (1930) fu in grado di ridurre a 62 le 426 specie precedentemente descritte. Solo se il numero degli esemplari è sufficientemente elevato, applicando quindi metodi statistici, o se sono riconosciuti esemplari sicuramente non deformati, è possibile evitare gravi errori tassonomici. A volte lo stesso individuo (es. ammoniti) può presentare una *deformazione selettiva* in quanto solo la parte meno resistente della conchiglia (camera di abitazione) viene fratturata (fig. 2.67c) mentre l'altra (fragmacono) si conserva indeformata.

Oltre alla compattazione, anche le azioni tettoniche o eventi metamorfici possono essere causa di deformazioni, frantumazioni e stiramenti. Graptoliti e trilobiti (fig. 2.68) sono stati rinvenuti spesso deformati per l'azione di stress tettonici. Molte volte gli effetti della compattazione si sommano a quelli del tettonismo e non è facile

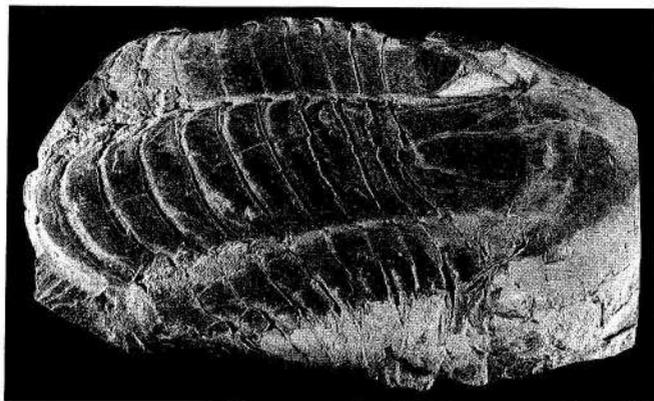


Fig. 2.68 – Trilobite deformato per azione di stress tettonici. Lunghezza dell'esemplare cm 14 (foto Istituto di Paleontologia, Modena).

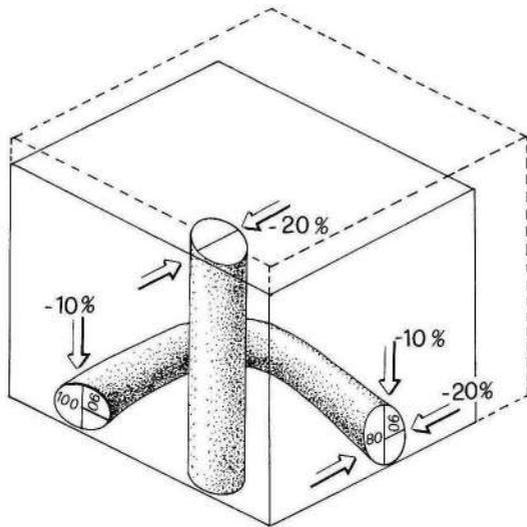


Fig. 2.69 – Diagramma schematico della deformazione laterale e verticale subita da un sistema di tane prodotte da organismi fossatori appartenenti probabilmente ai fodinichnia in sedimenti arenacei del Cretaceo superiore dei Monti della Harz (Germania). La compressione laterale è stata di circa il 20% mentre quella verticale, dovuta alla compattazione ed alla diagenesi, è stata prossima al 10%. Il volume totale del sedimento si è quindi ridotto, in seguito a questi processi, del 28% (da Plessmann, 1966).

riconoscere in quale percentuale abbiano agito i due processi. L'esempio più classico di valutazione del grado di incidenza dei due processi di deformazione rimane ancora il lavoro di Plessman (1966) sull'analisi delle deformazioni degli icnofossili (Cap. 7) prodotti da organismi fossatori in sedimenti flyschoidi del Cretaceo superiore della Liguria occidentale e della Harz (Germania). In quest'ultima area l'autore valutò al 10% l'effetto deformante dovuto alla compattazione e circa al 20% quello imputabile alla compressione laterale, stimando inoltre al 28% la riduzione totale del volume del sedimento (fig. 2.69).

Guida bibliografica

- (1) ALLISON, P.A., BRIGGS, D.E.G. (eds.) (1991), *Taphonomy*, Plenum Press, 1-560.
- (2) BRIGGS, D.E.G., CROWTHER, P.R. (eds.) (1990), *Palaeobiology, a synthesis* (Section 3: Taphonomy), Blackwell Sci. Publ., Oxford, 213-303.
- (3) DONOVAN, S.K. (ed.) (1991), *The Processes of Fossilization*, Belhaven Press, London, 1-303.
- (4) LOWENSTAM, H.A., WEINER, S. (1989), *On Biomineralization*, Oxford Univ. Press, 1-324.
- (5) LYMAN, R.L. (1994), *Vertebrate taphonomy*, Cambridge Univ. Press., 1-524.
- (6) MÜLLER, A.H. (1979), *Fossilization (Taphonomy)*, in R.A. Robison & C. Teichert (eds.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, pt. A, The Geol. Soc. America and Univ. Kansas Press, A2-A78.
- (7) SCHÄFER, W. (1972), *Ecology and paleoecology of marine environments*, Oliver & Boyd, Edinburg, 1-568.
- (8) TUCKER, M.E., WRIGHT, V.P. (1990), *Carbonate sedimentology*, Blackwell Scient. Publ., Oxford, 1-482.
- (9) WEIGELT, J. (1989), *Vertebrate Carcasses and their Paleobiological Implications*, The Univ. of Chicago Press, 1-188.
- (10) WHITTINGTON, H.B., CONWAY MORRIS, S.S. (eds.) (1985), *Extraordinary fossil biotas: their ecological and evolutionary significance*, «Phil. Trans. Roy. Soc. London», B311, 1-192.