

7. PALEOICNOLOGIA

7.1 – INTRODUZIONE

Oltre ai fossili di cui si è parlato fino ad ora, costituiti da resti più o meno completi di parti dell'organismo stesso, ve ne sono degli altri che non fanno parte dell'organismo in quanto tale. Molti esseri viventi del passato, infatti, hanno lasciato la prova tangibile della loro presenza e del loro modo di vita sotto forma di tracce e impronte fossili.

La disciplina che si occupa delle tracce fossili è la *paleoicnologia* che ha, come vedremo, un approccio multidisciplinare presentando strette relazioni con la paleoecologia e la sedimentologia¹.

Le tracce fossili dell'attività biologica degli organismi vengono indicate come *icnofossili*; esse si conservano come strutture sedimentarie all'interno o alla superficie degli strati. A questa categoria appartengono le orme dei vertebrati, le piste corrispondenti alla locomozione sia di vertebrati sia di invertebrati, le gallerie scavate da molti invertebrati nelle rocce o all'interno di sedimenti non ancora consolidati, gli escrementi (coproliti e pallottole fecali), le uova fossili, e altri tipi di tracce.

Allo stesso modo del cacciatore che esaminando le orme trae deduzioni sull'identità e sul comportamento degli animali selvatici che le hanno lasciate (fig. 7.1), così il paleontologo dall'analisi delle tracce fossilizzate può trarre deduzioni dello stesso tipo. In tale senso si può parlare di *paleoetologia*, dal momento che in alcuni casi favorevoli si possono avere dalle tracce fossili informazioni abbastanza dettagliate sul

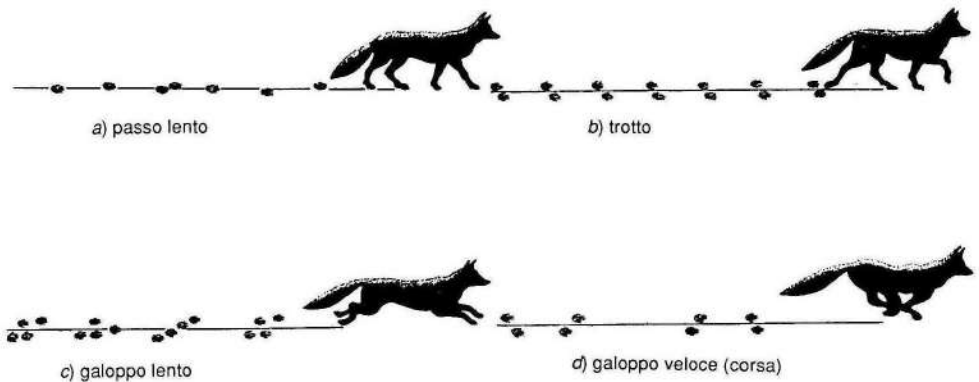


Fig. 7.1 – Orme di una volpe lasciate in un campo innevato: a passo lento le impronte si sovrappongono; al trotto sono appaiate; al galoppo lento si forma una impronta quadrupla o sulla stessa linea o incrociata; al galoppo veloce (corsa) l'animale procede per salti regolari e l'impronta risultante è di forma trapezoidale (da M. Bouchner, 1982, con modifiche).

¹ Le parole con grafia latina o greca mantengono la *h* (icnofacies, domichnia, ecc.) mentre, se sono state italianizzate, la *h* non viene più conservata (paleoicnologia, icnofossili, icnogenere, ecc.).

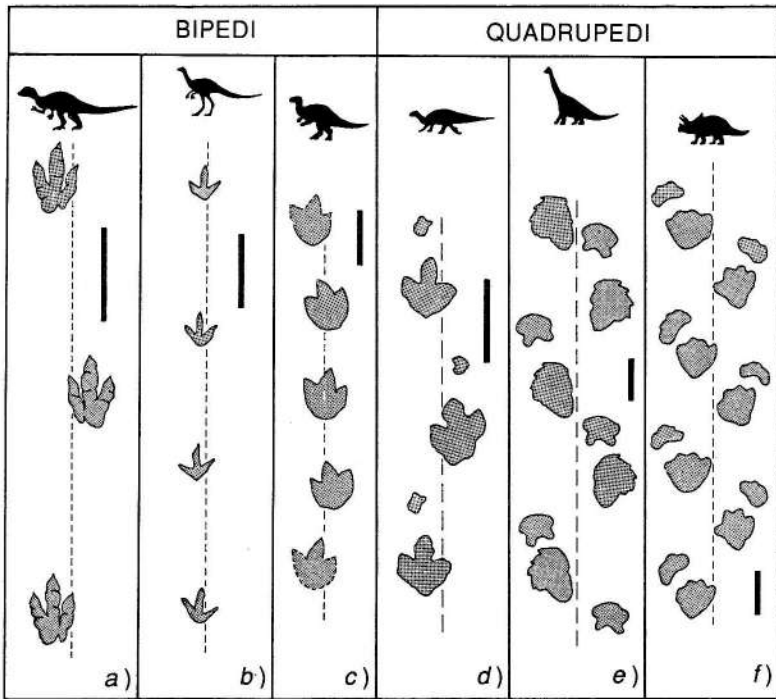


Fig. 7.2 – Lo studio delle orme permette spesso di risalire al tipo di postura, bipede o quadrupede. In figura sono illustrate alcune orme di dinosauri bipedi (a-c) e quadrupedi (d-f). a, *Eubrontes*; b, orme di celurosauro non identificato; c, orme di un ornitopode non identificato; d, *Caririchnium*; e, *Brontopodus*; f, orme di ceratopside non identificato. Le barre verticali in neretto indicano la scala e corrispondono a 50 cm. Le linee tratteggiate indicano la linea mediana della pista (da M. G. Lockley & D. D. Gillette, 1989, con modifiche).

tipo di postura (bipede o quadrupede, fig. 7.2) e sul portamento (digitigrado o plantigrado) di tetrapodi o sul comportamento di qualsiasi animale del passato. Ad esempio Ostrom (1971) studiando la disposizione di orme sia di dinosauri erbivori bipedi, scoperte nel Cretacico inferiore del Texas, sia di dinosauri carnivori, conservate nei sedimenti triassici del Massachusetts, ha potuto dedurre che quei dinosauri procedevano in branchi in quanto, in entrambe le località, tutte le orme erano orientate nella stessa direzione. In un caso la disposizione delle orme indicava anche che nel branco gli individui giovani viaggiavano al centro circondati e protetti dagli adulti (Bakker, 1971). Si è potuto così dimostrare che alcune specie di dinosauri, sia erbivori sia carnivori, erano gregarie con un comportamento sociale più avanzato di quello dei rettili di oggi.

Utilizzando una formula matematica elaborata sulla disposizione e la distanza fra le orme (Alexander, 1976) o comunque applicando le leggi della meccanica (Demathieu, 1984), è stato possibile stimare la velocità di locomozione nei dinosauri che è risultata variare (tab. 7.1) da 6-8 km/ora per alcuni anchilosauri e stegosauri, a 35-45 km/ora per certi celurosauri struzziformi. Questi ultimi avrebbero raggiunto eccezionalmente velocità attorno ai 60 km/ora (Thulborn, 1982) o addirittura prossime agli 80 km/ora (Russel & Béland, 1976).

TABELLA 7.1 – Stime sulla velocità massima raggiunta da alcuni tipi di dinosauri (dati da Thulborn, 1982).

Tipi di dinosauri	Esempi	Velocità max km/ora (valori medi)
Anchilosauri e stegosauri	<i>Euoplocephalus</i> <i>Panoplosaurus</i>	6-8
Sauropodi	<i>Diplodocus</i> <i>Brachiosaurus</i>	12-17
Carnosauri	<i>Tyrannosaurus</i> <i>Albertosaurus</i>	15-20
Grandi ornitopodi	<i>Iguanodon</i> <i>Camptosaurus</i>	15-20
Celurosauri	<i>Campsognathus</i> <i>Coelophysis</i>	15-20
Grandi ceratopsidi	<i>Triceratops</i> <i>Stiracosaurus</i>	20-25
Piccoli ornitopodi	<i>Pisanosaurus</i> <i>Parksosaurus</i>	25-35
Celurosauri «struzziformi»	<i>Gallimimus</i> <i>Struthiomimus</i>	35-45

Lo studio di orme molto particolari costituite solo dai segni delle dita e degli artigli, trovate nel Giurassico inferiore del Connecticut (Coombs, 1980), e nel Cretacico inferiore del Brasile (Leonardi & Gody, 1980) e del Kansas (McAllister, 1989), ha permesso di stabilire che i dinosauri carnivori erano in grado di nuotare in quanto quelle orme non danno alcuna indicazione di una pressione del piede sul fondo (fig. 7.3).

Non solo le orme dei rettili hanno fornito informazioni sul comportamento. Il ritrovamento di orme di ominidi molto primitivi ha confermato l'ipotesi che i nostri antenati hanno avuto una lunga storia di andatura bipede (fig. 7.31) (Leakey & Hay, 1979). Le orme non sono, tuttavia, l'unico elemento da cui ricostruire il comportamento di animali del passato geologico; come vedremo, qualsiasi tipo di traccia fossile può essere utilizzato in questa opera interpretativa.

Le tracce fossili sono a volte estremamente importanti in quanto ci forniscono la sola testimonianza di vita passata in aree dove non sono stati trovati resti scheletrici. Per esempio nella regione della Connecticut Valley (Stati Uniti orientali) si rinven- gono numerose orme di diversi tipi di dinosauri (fig. 7.4) ma di questi grandi rettili colà vissuti attorno a 200 milioni di anni fa, non è stato trovato nemmeno un osso e

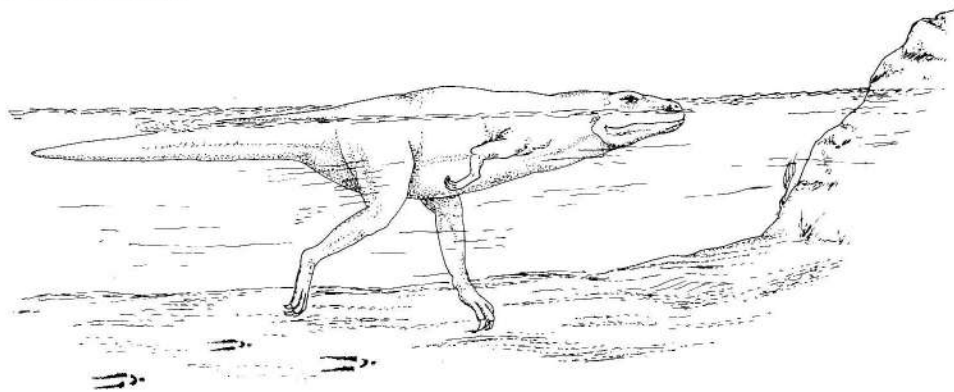


Fig. 7.3 – Impronta lasciata da un dinosauro carnivoro su un basso fondale lacustre o fluviale. La particolare morfologia delle impronte, costituite solo dai segni delle dita e degli artigli, indica una mancanza di pressione dell'arto sul fondo e quindi una probabile attività natatoria (da Coombs, 1980, con modifiche).

nemmeno un dente (Lull, 1953). La fossilizzazione era, infatti, difficile a causa del clima caldo-umido della regione. Lo stesso è avvenuto nelle arenarie triassiche dell'Inghilterra con almeno 14 specie di rettili riconosciute attraverso le orme (Sarjeant, 1967, 1970) o nei sedimenti eogiurassici del Trentino (§ 7.3.6). Occorre sottolineare che il ritrovamento di questi affioramenti ad orme ha fornito un contributo fondamentale alla conoscenza dei dinosauri; da un certo punto di vista perfino più importante del ritrovamento di scheletri completi.

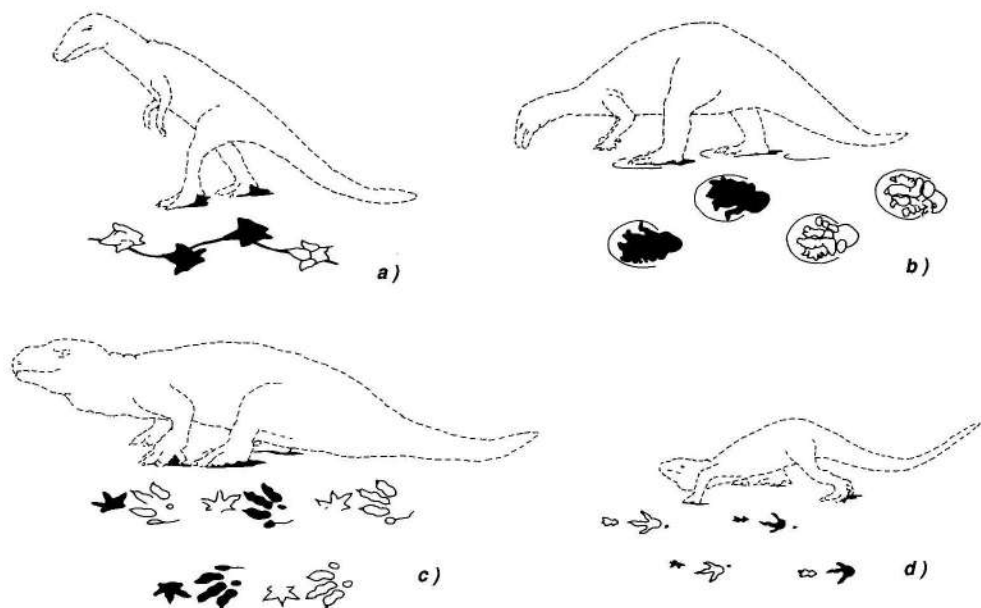


Fig. 7.4 – Le orme di locomozione lasciate da vari tipi di rettili sono gli unici reperti fossili trovati nella successione eogiurassica nella Connecticut Valley (Stati Uniti orientali) sono costituite ad orme di locomozione lasciate da diversi generi di rettili. Al di sopra delle orme è stata ricostruita la forma generale dell'animale che presumibilmente ha prodotto le tracce. *a*, *Hyphelus fieldi*, un piccolo celurosauro; *b*, *Otorum moodi*, un probabile prosauropode; *c*, *Cheirotheroides pilulatus*, uno pseudosuco quadrupede; *d* *Ammopus marshi*, un rettile di affinità incerta (da Lull, 1953).

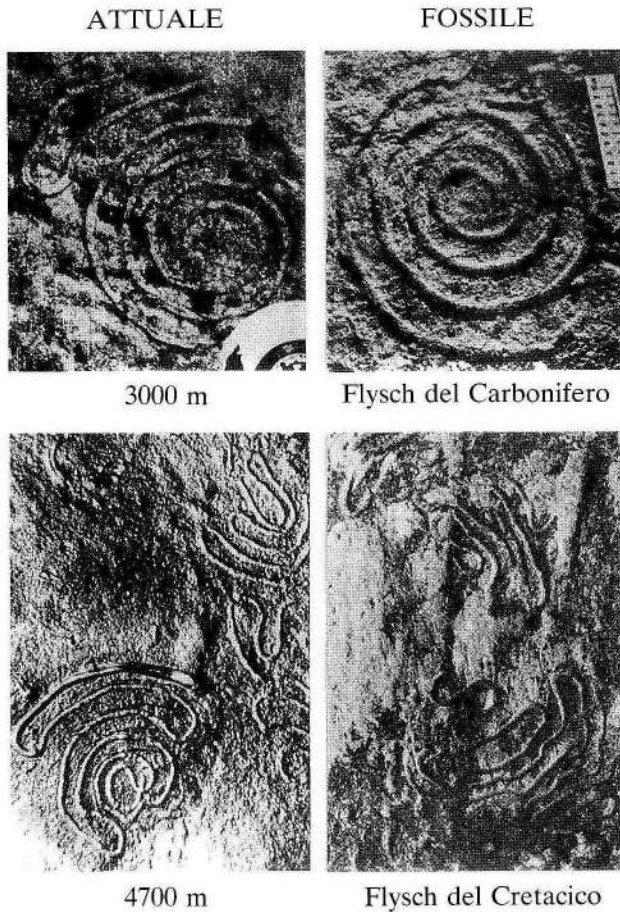


Fig. 7.5 – Piste prodotte da organismi sui fondali profondi di oceani attuali (colonna di sinistra) a confronto con piste fossili (colonna di destra) (da Seilacher, 1967).

Le tracce fossili si trovano nelle rocce sedimentarie, marine e continentali, dal Precambriano superiore all'Olocene. Sono frequenti in tutti gli ambienti marini, sia di acque basse sia di grande profondità (fig. 7.5) e sono meglio conservate nelle rocce a grana fine. Le tracce fossili sono «registrate» sia alla superficie degli strati sia nell'interno; sedimenti senza tracce fossili sono rari. Le tracce fossili possono presentarsi singolarmente o in associazioni ricorrenti, indicate come *paleoicnocenosi*, prodotte dall'attività di singole paleocomunità bentoniche.

7.2 – FOSSILIZZAZIONE DELLE TRACCE FOSSILI

Seilacher (1964), uno dei fondatori della paleoicnologia, ha proposto una classificazione delle tracce fossili basata sulla loro posizione rispetto all'interfaccia acqua-sedimento che prevede la distinzione delle forme a *tutto rilievo* da quelle a *rilievo parziale* (fig. 7.6, parte sup.). Questa classificazione è basata sulle relazioni della struttura con il sedimento utilizzato per la «registrazione» che in genere è uno strato di arenaria.

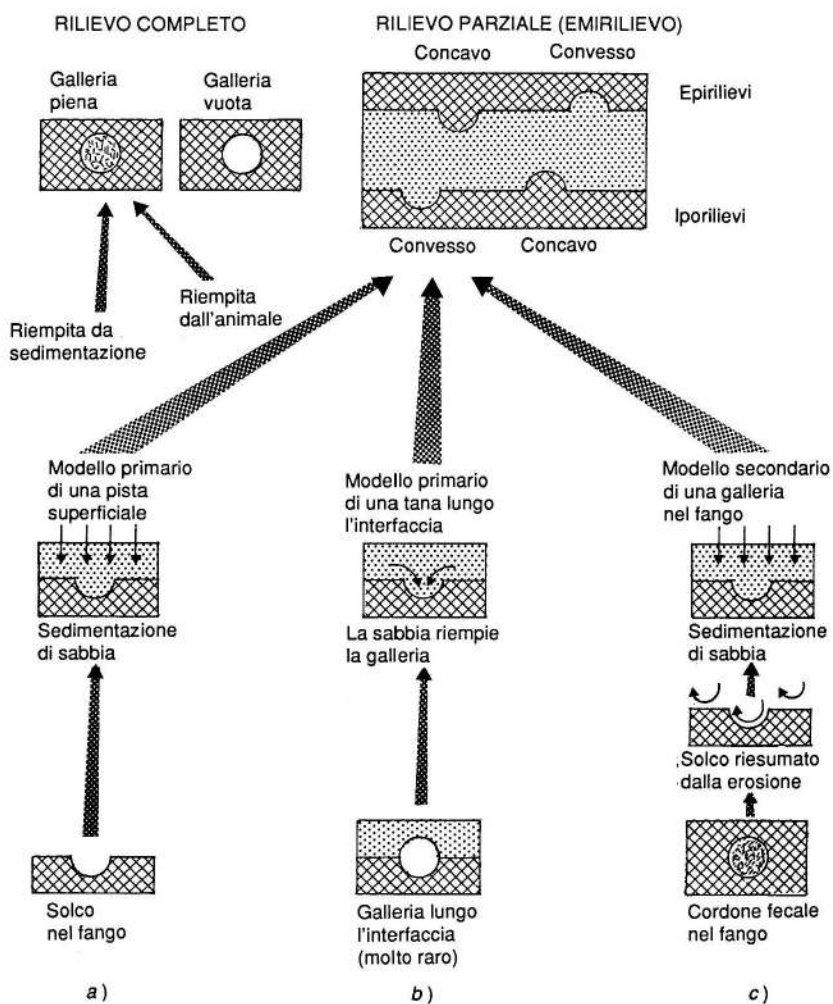


Fig. 7.6 – Diversi modi di fossilizzazione delle tracce fossili secondo lo schema proposto da Seilacher (1964). Tale schema è tuttora accettato nelle linee generali ma è suscettibile di modifiche. Il caso *b* è, ad esempio, più teorico che reale. Col tratteggio incrociato viene indicato il fango mentre con la puntinatura fine viene indicata la sabbia (da Seilacher, 1964, con modifiche).

Le forme a tutto rilievo (*rilievi completi*) sono strutture tridimensionali complete con margini ben definiti conservate all'interno dei sedimenti. Sono generalmente prodotte dall'attività di invertebrati detritivori in cerca di nutrimento. Questi organismi ingeriscono enormi quantità di sedimento trattenendo le sostanze nutritive ed eliminando il resto come escrementi. Si formano dunque delle gallerie che sono spesso riempite con piccolissime pallottole fecali (§ 7.4).

Le forme a rilievo parziale (*emirilievi*) sono costituite da solchi o creste prodotte da invertebrati o da orme di vertebrati che si rinvengono sull'interfaccia degli strati. Tutte le tracce fossili sui piani di stratificazione sono emirilievi. Esse sono più importanti dei rilievi completi sia perché di regola presentano un migliore stato di conservazione sia perché, essendo localizzate sulla superficie inferiore o superiore degli strati, sono più facilmente accessibili allo studio.

Le gallerie e le tane si conservano generalmente come rilievi completi mentre le piste e le orme come emirilievi. Talora, però, i rilievi completi possono essere ridotti dall'erosione sul fondo ad emirilievi (fig. 7.6c). È dunque necessario non confondere la genesi delle tracce con la loro conservazione.

Gli emirilievi, sulla base della loro posizione nello strato, possono essere classificati in (fig. 7.6):

- a) *epirilievi*, se solchi o creste si trovano sulla superficie superiore di uno strato;
- b) *iporilievi*, se solchi o creste sono ubicati nella superficie inferiore di strati (fig. 7.56).

Tenendo conto della loro morfologia gli epirilievi e gli iporilievi possono essere sia concavi sia convessi; gli *epirilievi convessi* e gli *iporilievi concavi* sono estremamente rari mentre gli *epirilievi concavi*, ma soprattutto gli *iporilievi convessi*, sono invece frequenti nelle sequenze sedimentarie terrigene. La nomenclatura di queste tracce rispetto alla stratificazione è messa in evidenza nella parte superiore (destra) della

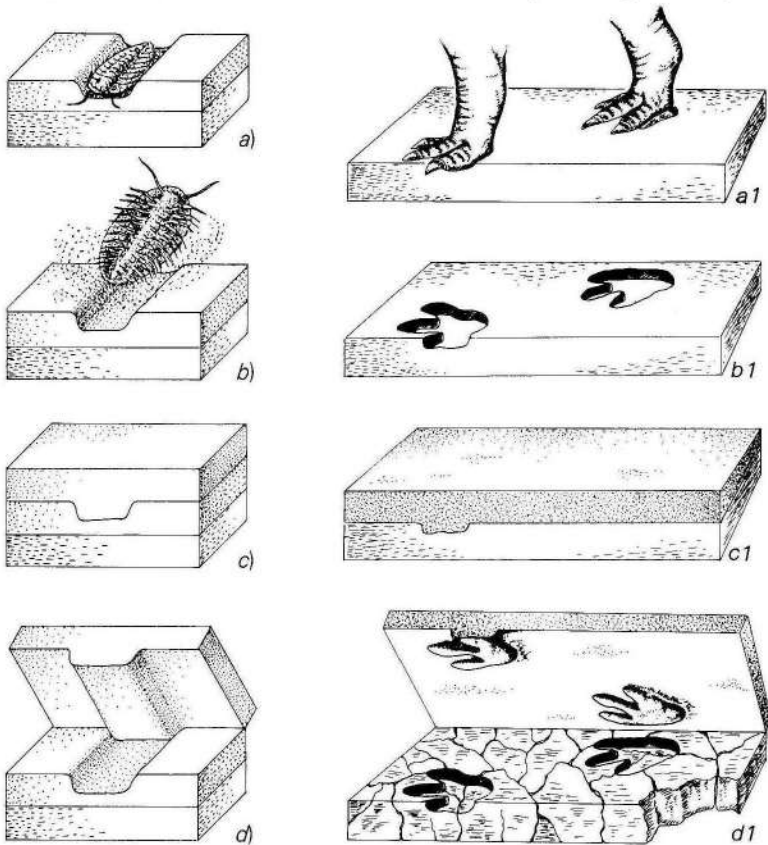


Fig. 7.7 – Modelli semplificati per spiegare la formazione e la conservazione di tracce fossili. Nella parte sinistra della figura è illustrata la formazione di una pista: a, un trilobite che avanza produce un solco nel fango; b, l'animale si sposta e abbandona il solco; c, il fango argilloso si consolida e su di esso si depone uno strato di sabbia; d, con la litificazione i due strati conservano la pista fossilizzandola. Nella parte destra è illustrata la formazione di un'orma: a1, un dinosauro iguanodonte si sposta su di un substrato costituito da sedimento a grana fine; b1, l'orma rimane impressa nel sedimento; c1, l'orma viene riempita da un altro tipo di sedimento (sabbia a grana media); d1, dopo la litificazione i due strati conservano l'orma originale nella parte inferiore dello strato di sabbia litificato e il suo calco nella parte superiore dello strato di fango ora litificato (rielaborata da diversi autori; parte destra da Lehman, 1978).

figura 7.6 mentre nella parte inferiore sono schematizzate le modalità di fossilizzazione partendo da tre situazioni iniziali:

- a) solco od orma prodotti da un animale su di un fondale nell'interfaccia sedimento — acqua o su di un substrato emerso;
- b) galleria scavata da un animale orizzontalmente lungo la superficie che separa due sedimenti di natura diversa, come fango e sabbia (caso molto raro, più teorico che reale);
- c) galleria scavata all'interno del sedimento da un animale limivoro (es. un anellide) e riempita da sostanza inorganica di rifiuto. In questo caso l'animale avanzando lentamente, ingerisce il fango e, dopo aver trattenuto le sostanze organiche, espelle la parte inorganica e la porzione organica non utilizzata riempiendo la galleria con le sue pallottole fecali (§ 7.4).

Nel caso a, illustrato anche nella figura 7.7 (trilobite e dinosauro), quando si deposita un nuovo strato di sedimento sul fondo, esso ricalca fedelmente tutte le strutture che c'erano sul fondo in precedenza e riempie il solco lasciato dall'animale. Nel caso b, la galleria, originariamente cava, può venir riempita dalla sabbia dello strato sovrastante in due modi: per riempimento passivo se la sabbia dello strato sovrastante si assesta e finisce per colmare la depressione, per riempimento attivo se ciò è dovuto all'azione dell'animale. Nel caso c, il cordone di sostanza inorganica che riempiva la galleria viene rimosso dal moto ondoso o dalle correnti assieme alla parte superficiale del sedimento. Il cordone lascia allora un solco che viene colmato da sedimentazione di sabbia come in a. È quindi evidente come, partendo da tre situazioni diverse, si possa avere per convergenza biosedimentologica una struttura identica.

7.3 — CLASSIFICAZIONE E NOMENCLATURA DELLE TRACCE FOSSILI

Una delle difficoltà di fondo della paleoicnologia consiste nella quasi totale impossibilità di identificazione dell'organismo che ha prodotto le tracce. Solo in casi eccezionali si rinviene l'animale morto alla fine della sua traccia ed è dunque possibile mettere in relazione la traccia fossile con il suo costruttore (fig. 2.9). Spesso, inoltre, è anche difficile distinguere le strutture di origine organica da quelle di origine inorganica. Ad esempio, certe impronte trovate nei calcari litografici di Solnhofen sono state per molto tempo attribuite a pesci crossopterigi e a tartarughe marine mentre si

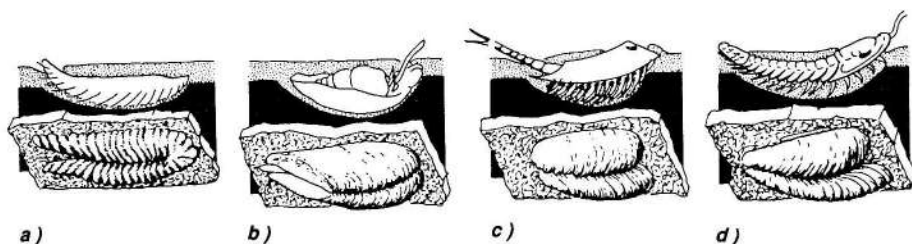


Fig. 7.8 — Quattro animali molto diversi con un comportamento simile in un sedimento dello stesso tipo, producono una traccia simile classificabile nella categoria dei cubichnia (gen. *Rusophycus*). I quattro organismi sono: a, il verme polichete *Aphrodite*; b, un gasteropode del gruppo delle nasse; c, un branchiopode (crostacei); d, un trilobite (da Seilacher, 1960, con modifiche).

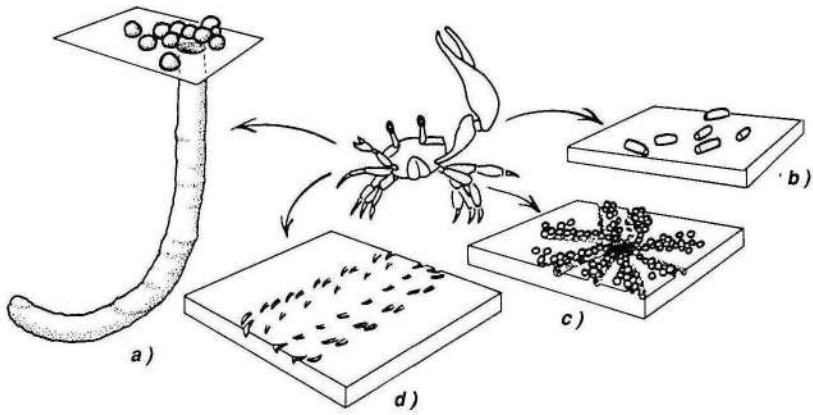


Fig. 7.9 – Lo stesso animale, un granchio del genere *Uca*, può produrre diversi tipi di tracce: *a*, tana di abitazione; *b*, pista di reptazione (*Diplichnites*); *c*, tracce di pascolo attorno al foro di entrata della tana; *d*, pallottole fecali (da Ekdale *et al.*, 1984).

è visto recentemente che altro non sono che le tracce lasciate da conchiglie di ammoniti alla deriva, trascinate da correnti di fondo (fig. 7.46).

Si delineava quindi, già dagli anni '50, l'esigenza di «inventare» un metodo di classificazione che svincolasse il riconoscimento delle tracce fossili dai loro «costruttori» (Seilacher, 1953a). Nonostante questa esigenza, l'International Code of Zoological Nomenclature (ICZN), fino al 1985, prevedeva che nella classificazione delle tracce fossili dovesse essere sempre identificato l'animale responsabile. Già da tempo, tuttavia, gli autori descrivevano icnogeneri e icnospecie su base puramente morfologica separando dunque la loro classificazione da quella degli organismi che li avevano prodotti (ignorando quindi la raccomandazione dell'ICZN). Si andò perciò delineando nel tempo una paratassonomia (accettata nell'edizione del 1985 dell'ICZN-Ride *et al.* 1985) in cui la classificazione degli icnofossili è rigidamente separata da quella degli organismi che li hanno prodotti².

Nei casi ottimali è possibile collegare le tracce fossili agli organismi che le hanno lasciate e allora la stessa traccia può essere indicata con il nome specifico dell'icnotaxon oppure con il nome del biotaxon che le ha prodotte. Ad esempio il sistema di tane formate dal gambero *Callinassa major* può essere indicato con il termine «tana di *C. major*» o essere attribuito all'icnotaxon *Ophiomorpha nodosa*.

L'esigenza di una classificazione paratassonomica deriva da due motivazioni essenziali:

a) organismi diversi che hanno un modo di vita ed un comportamento simile danno origine, nel compiere attività simili, a tracce con caratteri fondamentalmente analoghi. Ad esempio si può osservare una grande somiglianza tra le impronte lasciate da vermi policheti, da gasteropodi, da branchiopodi (crostacei), o da trilobiti che hanno sostato sul fondo (fig. 7.8);

b) lo stesso organismo invertebrato (fig. 7.9) o vertebrato (fig. 7.10), può lasciare tracce diverse a seconda del tipo di attività che svolge (reptazione, predazione, ecc.);

² Per le tracce di organismi vivi rimane la vecchia regola che prevede che devono essere sempre poste in relazione all'organismo che le ha prodotte senza che venga attribuito loro un nome diverso. Per maggiori dettagli sulla paratassonomia si rimanda al § 3.5.

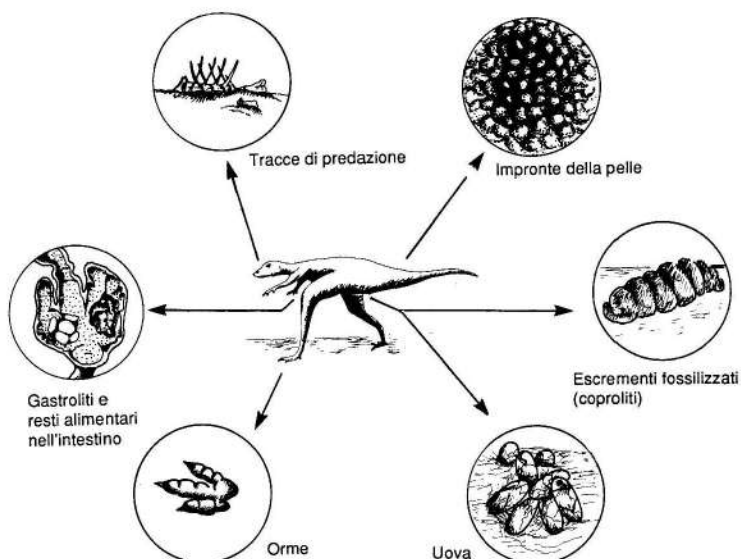


Fig. 7.10 – Anche tra i vertebrati lo stesso animale può dare origine a diversi tipi di tracce fossili. In figura è rappresentato un dinosauro che può produrre orme, uova, coproliti, impronte della pelle, tracce di predazione e gastroliti (da T. Thulborn, 1990, con modifiche).

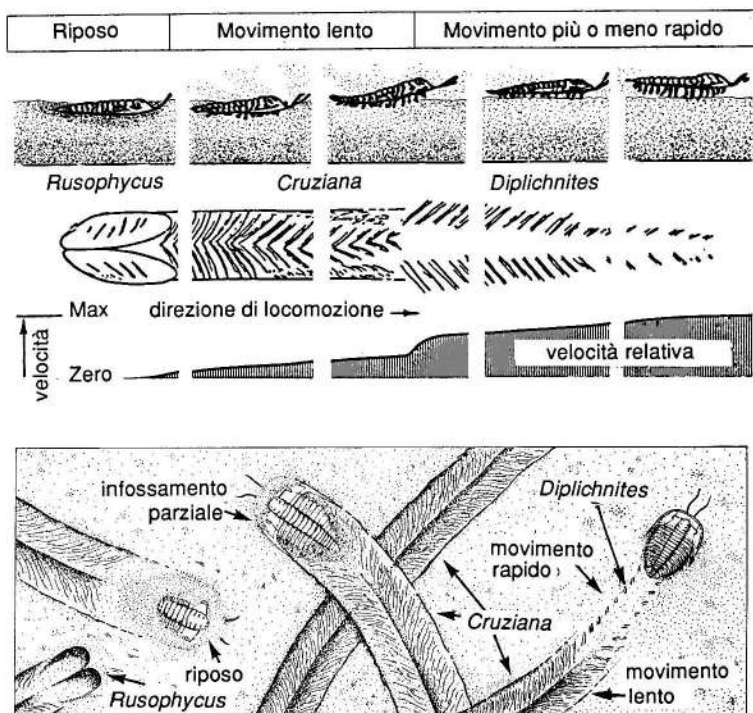


Fig. 7.11 – Lo stesso individuo di trilobite produce diversi tipi di tracce fossili a seconda della velocità con cui si sposta su un fondo sabbioso. Nella posizione di riposo produce un *Rusophycus*, quando si muove lentamente parzialmente infossato produce una *Cruziana*, e quando il movimento diventa più rapido origina un *Diplichnites* (da Crimes 1970 e da Bassett & Owens 1974, con modifiche).

in particolare una trilobite può lasciare sul substrato un'impronta a forma di un chicco di caffè detta *Rusophycus* quando è in riposo, una pista nastriforme bilobata con striature oblique detta *Cruziana* quando si muove lentamente (parzialmente infossata), e una pista più complessa con radi solchi obliqui detta *Diplichnites* quando il suo movimento diventa più rapido (fig. 7.11). Occorre infine tener presente il «fattore substrato»; la stessa traccia si può conservare in modo diverso a seconda della consistenza e della granulometria del substrato (fango, sabbia, ecc.) sul quale viene prodotta (Bromley, 1990).

Poiché non è possibile una icnotassonomia al di sopra del livello del genere (ICZN, 1985), si è ritenuto opportuno riunire le tracce fossili in gruppi basati sul loro significato etologico. Questa filosofia è stata proposta da Seilacher (1953a; 1964) e la classificazione che ne è derivata è stata messa a punto dallo stesso autore e perfezionata successivamente da Simpson (1975), Frey e Seilacher (1980), Ekdale, Bromley e Pemberton (1984), Ekdale (1985) e da Bromley (1990). Attualmente vengono riconosciuti nove gruppi etologici del tutto informali e privi di qualsiasi ordine gerarchico la cui denominazione richiama la funzione svolta (fig. 7.12):

(1) *Domichnia* (strutture di abitazione), (2) *Fodinichnia* (strutture di nutrizione), (3) *Pascichnia* (tracce di pascolo), (4) *Agrichnia* (sistemi agroalimentari), (5) *Cubichnia* (tracce di riposo), (6) *Repichnia* (tracce di reptazione), (7) *Equilibrichnia* (strutture di fuga).

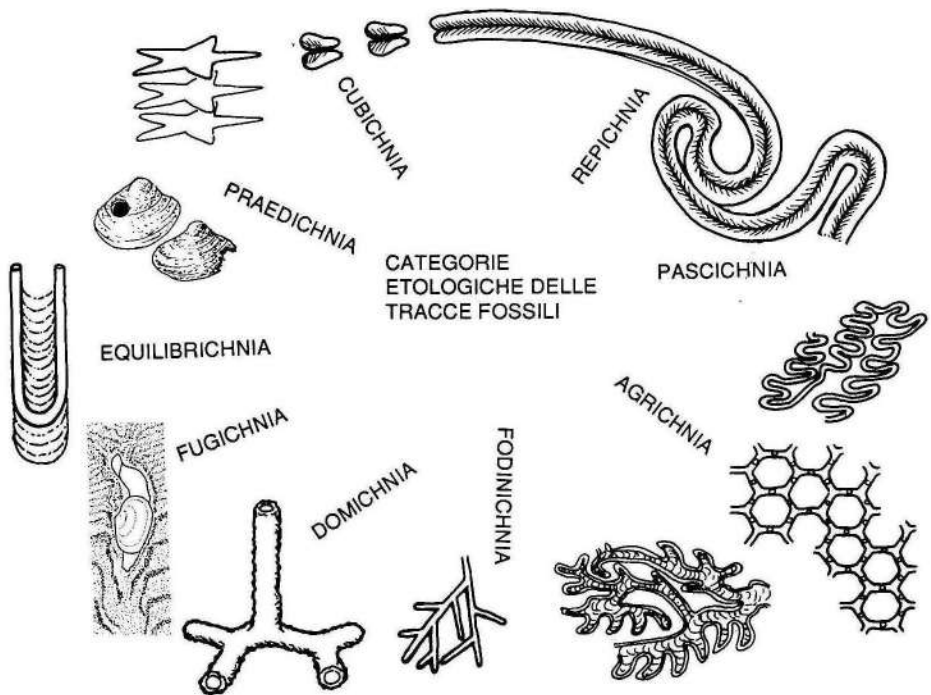


Fig. 7.12 - Principali categorie etologiche delle tracce fossili. Le varie categorie sono illustrate da alcuni degli icnotaxa più comuni tra i quali, partendo in alto a destra e proseguendo in direzione oraria, si riconoscono *Cruziana*, *Cosmorhapha*, *Paleodictyon*, *Phycosiphon*, *Chondrites*, *Ophiomorpha*, struttura di fuga, *Diplocraterion*, strutture di predazione, *Asteriacites* e *Rusophycus*. È evidente che alcuni icnogeneri non rientrano rigidamente in una delle categorie ma occupano in realtà una posizione intermedia (da Ekdale *et al.*, 1984, aggiornata e modificata).

ture di equilibrio), (8) *Fugichnia* (strutture di fuga), (9) *Praedichnia* (tracce di predazione).

Molte tracce non rientrano rigidamente in una delle nove categorie etologiche oggi in uso, ma occupano in realtà una posizione intermedia. La maggior parte dei nove gruppi etologici si riferisce ad animali marini o comunque acquatici mentre solo le categorie dei domichnia, dei repichnia e dei praedichnia comprendono anche tracce fossili di animali terrestri.

7.3.1 – Domichnia (Strutture di abitazione)

Vengono inclusi in questa categoria cunicoli o tane permanenti di animali marini e terrestri. Poiché i domichnia prodotti dagli animali marini sono estremamente abbondanti e di grande significato paleoambientale, verrà dato maggior rilievo ai primi rispetto ai secondi.

Nell'ambiente marino la maggior parte dei domichnia è prodotta da animali endobentonici semimobili che si procurano il cibo non direttamente dal sedimento ma attraverso organi specializzati come i sifoni nei bivalvi, i tentacoli in alcuni tipi di vermi o il lofoforo nei brachiopodi. Erano, quindi, prevalentemente dei filtratori e solo raramente dei detritivori o dei carnivori. La forma dei domichnia varia da semplici tubi verticali, a tane ad U per lo più perpendicolari alla superficie del sedimento, a cunicoli più volte ramificati con più ingressi.

Nei substrati litificati o coerenti sono molto frequenti e facilmente fossilizzabili i domichnia di organismi come certe alghe, vermi perforanti, briozoi, spugne clionidi, bivalvi (litodomi), cirripedi, ecc. (fig. 7.48h). Queste tane vengono perforate con tecniche diverse peculiari ai singoli taxa, in genere con una alternanza di fasi di erosione meccanica e di attacco chimico. Per quanto riguarda la *Lithophaga*, dato che sembra esclusa l'azione diretta sul calcare mediante acidi o sostanze chelanti prodotte dal mollusco, si può forse pensare ad un semplice effetto di dissoluzione esaltata dal continuo ricambio di acqua fra il guscio e le pareti del foro prodotto dal mollusco stesso con i suoi movimenti (G.C. Parea; comp. pers.).

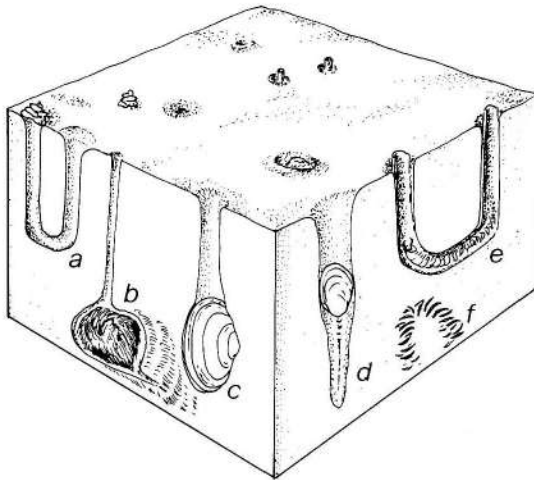


Fig. 7.13 – Esempi di domichnia nei substrati teneri: a, *Arenicolites*; b, tana di echinide; c, bivalve fossatore (gen. *Panopea*); d, brachiopode (gen. *Lingula*); e, verme polichete; f, tana di granchio.

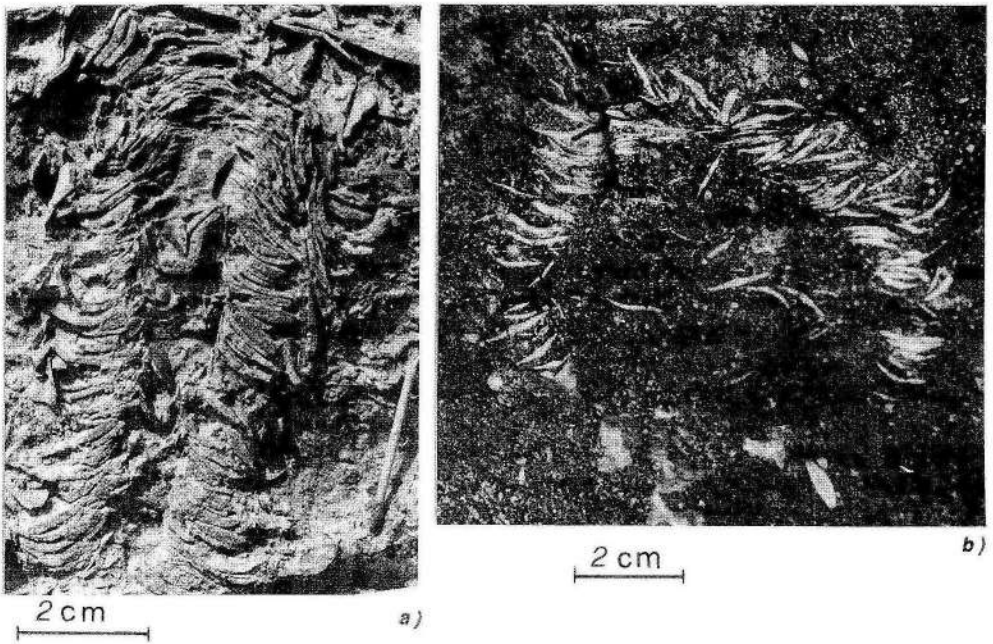


Fig. 7.14 – Strutture di abitazione (*Domichnia*) formate dalla giustapposizione regolare di gusci di macroforaminiferi (discociline, assiline, nummuliti). Si tratta di tane a sviluppo sia verticale che orizzontale formate probabilmente da crostacei in quanto la regolarità dell'appilamento dei gusci (assetto impilato) presuppone una costruzione attiva ad opera di organismi dotati di buona abilità motoria. *a*, Eocene medio della Liguria (Capo Mortola); *b*, Eocene medio del Veneto (Barbarano) (*a*, foto A. Russo; *b*, foto A. Sirotti).

Nei substrati incoerenti sono invece comuni i *domichnia* prodotti da animali fossoratori come granchi, alcuni generi di bivalvi e di brachiopodi, vermi, ecc. (fig. 7.13). La loro forma può variare da una cavità semplice, spesso cilindrica, ad una cavità ad U. I tubi ad U, che hanno il vantaggio di permettere un continuo flusso di acqua che rifornisce l'animale di ossigeno e cibo, vengono costruiti sia azionando cilia o arti (es. artropodi) sia mediante movimenti peristaltici (es. vermi). Nei sedimenti incoerenti le strutture sono in genere permanenti e resistenti come, ad esempio, certi tubi agglutinati prodotti da vermi o certe tane di piccoli granchi con le pareti rinforzate da pallottole fecali o da detrito biologico selezionato come gusci di macroforaminiferi (fig. 7.14).

Tra gli icnogeneri più comuni dei *domichnia*, gruppo conosciuto fino dal Precambriano, ricordiamo:

Arenicolites – Tane normali alla stratificazione, di dimensioni variabili, a forma di U o di L senza strutture laminate di collegamento. Pareti interne lisce. Sono note dal Cambriano al Cretacico superiore. Una specie, *A. franconicus*, è tipica del Trias medio della Germania (fig. 7.48d₈).

Entobia – Sistema di perforazioni costituite da camere globulari (diam. max 1 cm) collegate da canali molto sottili (diam. max 0,1-1 mm). Sono prodotte da spugne clionidi (fig. 7.48h₆).

Ophiomorpha – Sistema di tane tridimensionali ad andamento sia verticale sia orizzontale più o meno ramificate. Sono state prodotte da crostacei simili al gambero attuale *Callinassa* (fig. 7.48c₁).

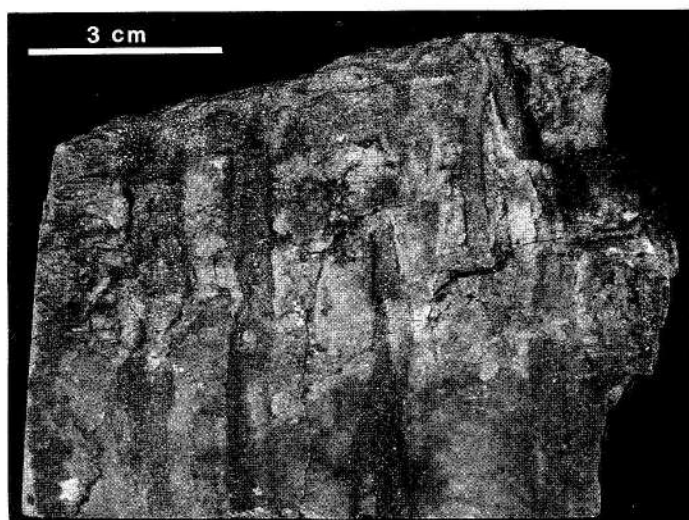


Fig. 7.15 – *Skolithos* nel complesso delle «Quarziti armoricane». Ordoviciano inferiore (Arenigiano) della Spagna (Celtiberia) (foto Istituto di Paleontologia dell'Università di Modena).

Skolithos – Piccoli fori perpendicolari alla stratificazione larghi da 1 a 15 mm, lunghi fino a 30 cm, spesso associati in gruppi molto numerosi; pareti interne finemente anulate (fig. 7.15).

Trypanites – Piccoli fori subrettilinei non ramificati ad andamento verticale, larghi da 1 a 2 mm generalmente riuniti in gruppi (fig. 7.48h₂).

Nell'ambiente continentale i rari domichnia fossili conosciuti sono quasi tutti attribuibili a piccoli insetti e roditori come castori o scaiottoli primitivi. Alcune tane di *Paleocastor*, denominate *Daemonelix*, hanno un andamento singolare in quanto la galleria ha inizialmente uno sviluppo elicoidale perpendicolare alla stratificazione per poi ramificarsi orizzontalmente in varie direzioni (fig. 7.16).

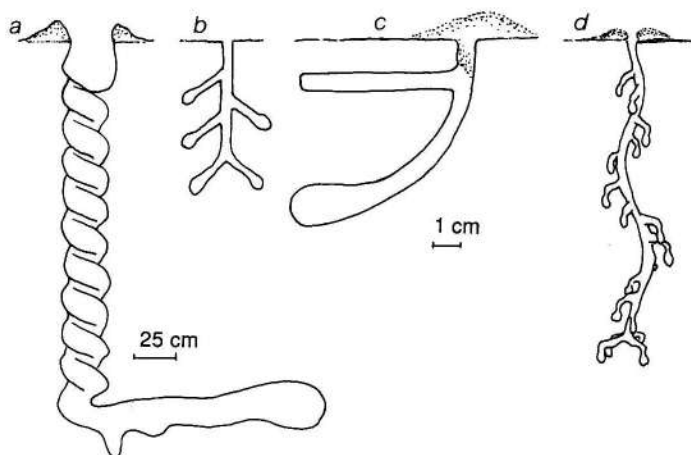


Fig. 7.16 – Esempi di domichnia di ambiente continentale: a, tana di *Paleocastor* denominata *Daimonelix*; b-d, tane di insetti; b, vespa; c, scarafaggio; d, ape. Si noti la diversità di scala tra la figura a e le altre.

7.3.2 – Fodinichnia (Strutture di nutrizione)

Sono gallerie o edifici di nutrizione di animali semisessili poco mobili prevalentemente detritivori. Questi organismi, tra i quali prevalgono i vermi, utilizzano come risorse trofiche le sostanze organiche contenute nei sedimenti in cui sono intanati; la tecnica più usata è quella di scavare in tutte le direzioni in cerca dei livelli più ricchi di nutrimento. Si hanno quindi cunicoli più o meno complessi spesso ramificati in tutte le direzioni. Queste gallerie non si incrociano mai tra di loro, rispecchiando un modo particolarmente efficiente di sfruttare le risorse organiche presenti nel sedimento. La categoria etologica dei fodinichnia è dunque caratterizzata da due attività combinate, l'assunzione di detrito organico come depositivori e lo spostamento all'interno del sedimento.

Nei fodinichnia si distinguono due morfologie prevalenti. La prima è caratterizzata da cunicoli a forma di U o di J con *traverse* (*Spreiten*), vale a dire strutture finemente laminate formate da una successione di pareti di gallerie prodotte quando un animale cambia la sua posizione all'interno del sedimento. Il secondo tipo, variamente ramificato, viene invece costruito come una «miniera» con le varie gallerie che si diramano

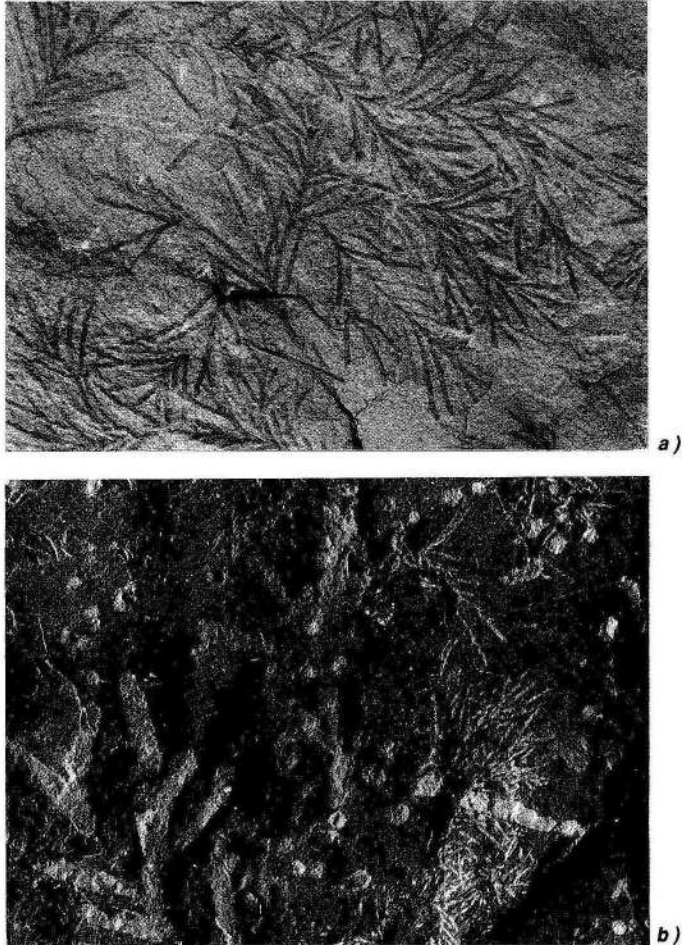


Fig. 7.17 – *Chondrites* dei complessi flyschiodi cretacei e terziari dell'Appennino settentrionale. Entrambi i campioni sono approssimativamente in grandezza naturale (a, foto L. Spezia; b, foto Istituto di Paleontologia di Modena).

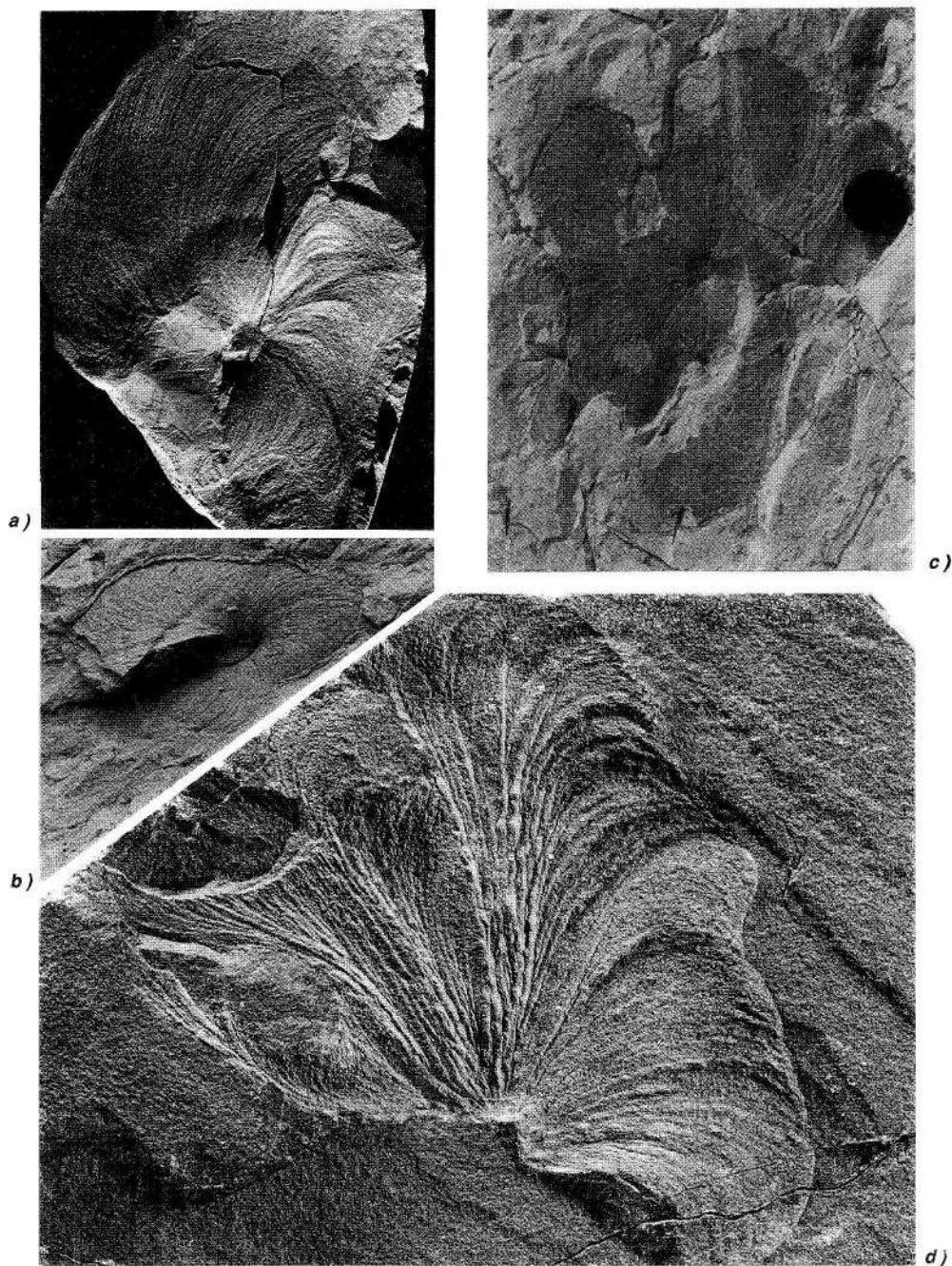


Fig. 7.18 – Alcuni esemplari di *Zoophycos* dei complessi flyschiodi cretacei e terziari dell'Appennino settentrionale e delle Prealpi. *a*, *Zoophycos brianteus*; *b-c*, *Zoophycos* sp.; *d*, *Zoophycos circinnatus*. I campioni provengono da: *a*, Flysch della Brianza (Cretacico), Prealpi lombarde; *b-d*, Formazione di M. Sporno (Paleocene-Eocene), Val Baganza, Armorano, Parma. Gli esemplari hanno dimensioni medie comprese tra 12 e 20 cm circa (*a*, foto Istituto di Paleontologia, Modena; *b-d*, foto G. Zanzucchi).

dal pozzo centrale all'altezza dei livelli ricchi di nutrimento. È ipotizzabile che quando l'animale raggiunge un livello «produttivo», scavi dapprima una galleria rettilinea e poi la arricchisca di diramazioni laterali (rami primari), lungo le quali si ripete il procedimento dando così origine alle ramificazioni secondarie. Dove si ha una grande densità di ramificazioni si presume che ci fosse una buona disponibilità di risorse alimentari, mentre rami radi o addirittura mancanti danno indicazioni di nutrimento scarso o assente. Fodinichnia sono noti fino dal Cambriano. Tra le forme più significative ricordiamo:

Chondrites — Insieme di gallerie cilindriche a sviluppo tridimensionale che, partendo da un cunicolo verticale, si diramano obliquamente assumendo la morfologia di una «pianta» (figg. 7.17; 7.48e₂). Per questo motivo sono state a lungo interpretate come alghe fossili e definite *Fucoides*. Ancora oggi una delle formazioni della serie umbromarchigiana prende il nome di «Marne a fucoidi». Sono frequenti nelle torbiditi.

Rhizocorallium (sin. *Glossifungites*) — Galleria ad U, a volte obliqua rispetto alla superficie, con traverse. Alcuni tipi di *Rhizocorallium* possono rientrare nei domichnia (fig. 7.48c₂).

Zoophycos — Impronta elicospirale crescente verso il basso che si irradia da un asse centrale e la cui superficie è coperta da striature concentriche. Il diametro della struttura può raggiungere i 60 cm o più (figg. 7.18; 7.48e₃). Diverse ipotesi sono state proposte per spiegare l'origine di questo icnofossile e la più recente che lo interpreta come una tana composta costituita da una successione di tane ad U sovrapposte, sembra la più plausibile (Ekdale & Lewies, 1991).

7.3.3 — Pascichnia (Tracce di pascolo)

Sono piste spesso meandriche lasciate da un animale vagile che si sposta sulla superficie del substrato in cerca di nutrimento. L'animale può anche spostarsi all'interno del substrato, sempre parallelamente alla superficie, producendo però una pista meno meandriche. Queste piste di nutrizione non si incrociano mai tra di loro in

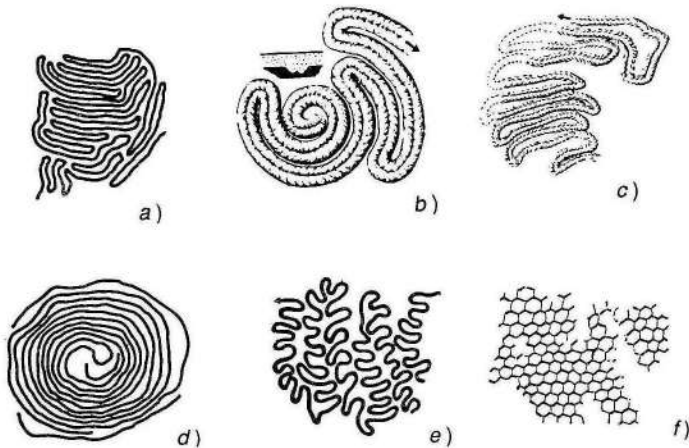


Fig. 7.19 — Alcuni dei principali tipi di pascichnia (a-c) e di agrichnia (d-f): a, *Helminthoida*; b, *Taphrhelminthopsis*; c, *Nereites*; d, *Spirorhaphae*; e, *Cosmorhaphae*; f, *Paleodictyon*.

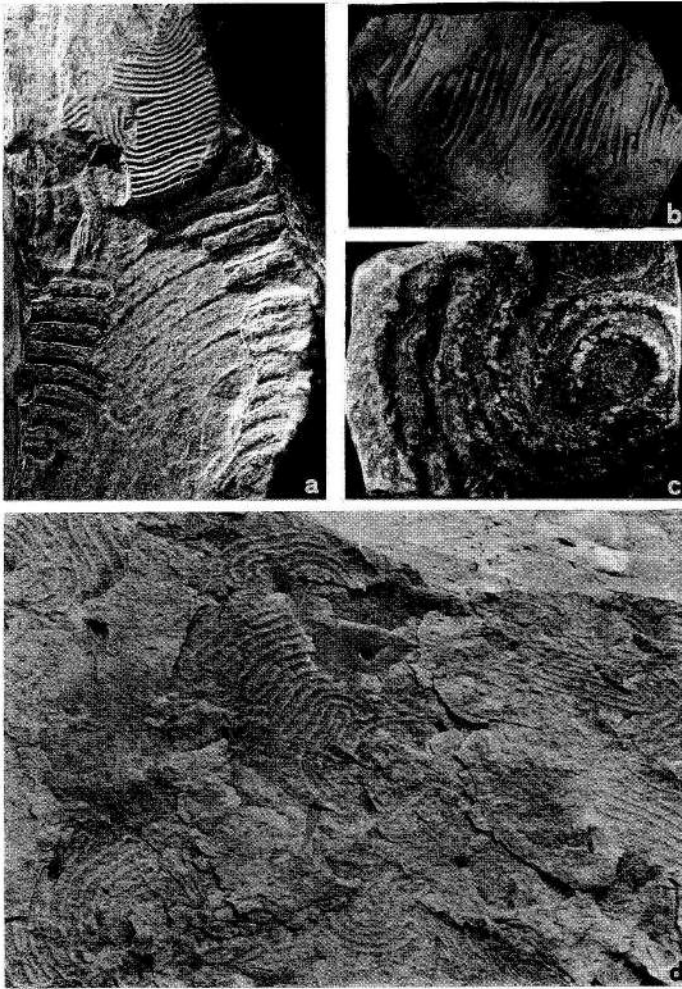


Fig. 7.20 – Tracce di pascolo (Pascichnia) dei complessi flyschoidi cretacei e terziari dell'Appennino settentrionale. *a, d*, *Helminthoida labyrinthica*; *b*, *Urohelminthoida* cf. *appenninica*; *c*, *Taphrhelminthopsis convoluta*. I campioni provengono da: *a*, Formazione di M. Cassio (Cretacico sup.), Serramazzone, Modena; *b, c*, Complessi flyschoidi cretaceo-terziari dell'Appennino settentrionale, località ignota; *d*, Formazione di M. Sporno (Paleocene-Eocene), Val Baganza, Parma. *a*, x 1; *b*, x 0, 22; *c*, x 0, 15; *d*, x 1 (*a-c*, foto Istituto di Paleontologia, Modena; *d*, foto G. Zanzucchi).

quanto sono prodotte da animali detritivori e depositivori che sfruttano in modo ottimale le risorse trofiche cercando di ottenere la maggior quantità di sostanza organica coprendo la distanza minore. Possono essere prodotte da diversi tipi di organismi sebbene molluschi, anellidi e artropodi ne siano i maggiori responsabili. Le tracce di pascolo sono a volte abbastanza simili alle piste di reptazione (repichnia) e non sempre è facile stabilire se l'animale che le ha lasciate si spostava sul fondo solo per cambiare posizione, per nutrirsi o per entrambe le funzioni. Generalmente, però, un organismo che si sposta senza pascolare si muove in linea retta o leggermente sinuosa, mentre se si sposta per procurarsi il nutrimento compie un percorso molto

più sinuoso in modo da sfruttare in modo ottimale la superficie che ha a disposizione. Più i meandri sono ravvicinati, più efficiente è l'utilizzazione del cibo disponibile.

I pascichnia sono già comuni nei sedimenti del Precambriano terminale e del Paleozoico inferiore ma diventano molto frequenti nelle sequenze flyschoidi del Mesozoico e del Terziario tanto che alcune formazioni geologiche hanno preso il nome da certi pascichnia: es. «Flysch ad elmintoidi» dell'Appennino settentrionale. Tra i pascichnia più noti vanno ricordati (fig. 7.19a-c):

Helminthoida – Pista meandriforme semplice costituita per lo più da numerose anse regolari, parallele e strettamente ravvicinate. Esistono anche tipi meno regolari con le anse non sempre parallele. I meandri sono larghi da 1 a 3 mm, ma possono arrivare anche a 1 cm, e lunghi fino a 10 cm (figg. 7.19a; 7.20a,d).

Nereites – Pista meandriforme bilobata con un solco mediano molto stretto e con tipiche ornamentazioni trasversali sui lobi. La larghezza della pista varia da 1 a 2 centimetri (fig. 7.19c).

Taphrhelminthopsis – Pista bilobata larga da 1 a 3 cm, generalmente molto lunga, ad andamento anche meandrante, con un caratteristico solco mediano piuttosto largo (da 3 a 10 mm). I lobi presentano a volte delle striature trasversali (figg. 7.19b; 7.20c).

Urohelminthoida – Pista meandriforme semplice, lunga e sottile, con appendici allungate in corrispondenza di ogni ansa di meandro (fig. 7.20b).

7.3.4 – Agrichnia (Strutture e trappole agroalimentari)

Rientrano in questa categoria particolari sistemi di piste e di tane ad andamento orizzontale rispetto alla stratificazione disposte secondo un modello geometrico regolare come meandri complessi (*Cosmorhaphé*), spirali doppie (*Spirorhaphé*) o reticolati esagonali (*Paleodictyon*).

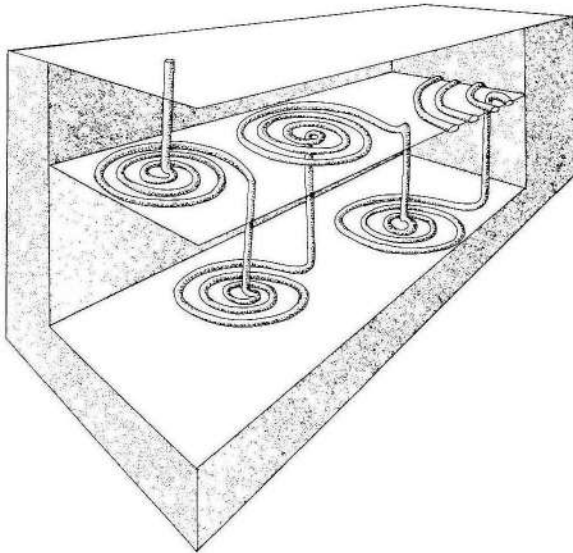


Fig. 7.21 – Sistema di gallerie scavato dal verme attuale *Paraonis* che coltiva particolari livelli ricchi di nutrimento. Le gallerie, che vengono ripercorse più volte, servono anche per «allevare» colonie di batteri che costituiscono la principale fonte di nutrimento di *Paraonis* (da Röder, 1971; Risk & Tunnicliffe, 1978, con modifiche).



Fig. 7.22 – Strati rovesciati nel Flysch di M. Dosso (Paleocene-Eocene) della Val Baganza (Parma). Sulla superficie inferiore di uno strato arenaceo sono visibili numerose piste di pascolo tra le quali alcuni *Spirophyucus* (foto G. Zanzucchi).

Il significato etologico di queste tracce è piuttosto incerto ma alcuni autori (Seilacher, 1977b) ritengono che le complicatissime piste e gallerie degli agrichnia fossero costruite da organismi fossatori molto sottili che ripassavano diverse volte lungo la galleria per procurarsi il cibo costituito da batteri o da altri microrganismi che erano rimasti intrappolati, o che erano stati allevati, nel muco che riveste la galleria. Sarebbero quindi il risultato di un'azione nutrizionale tipo pascolo, combinata con una azione per intrappolare il cibo. Un probabile analogo attuale di antichi agrichnia è la tana del verme polichete *Paraonis* che si muove lungo percorsi planispirali orizzontali procedendo dal centro verso l'esterno e quindi salendo e scendendo ad un nuovo livello per dare inizio ad un'altra spirale (fig. 7.21) (Risk & Tunnicliffe, 1978). Un comportamento di questo tipo, con l'animale che ripassa continuamente lungo il percorso in cerca di batteri freschi, può spiegare bene anche tracce enigmatiche come il *Paleodictyon*.

Gli agrichnia sono particolarmente caratteristici di depositi a grana fine, pelagici o emipelagici (fig. 7.22); alcuni di essi (es. *Paleodictyon*) sono stati segnalati solo raramente in ambienti attuali (Ekdale, 1980; Gaillard, 1991). Sono noti dal Cambriano. Tra le forme più famose ricordiamo (fig. 7.19d-f):

Cosmorhaphé – Pista a meandri semplici di forma estremamente regolare. L'andamento è serpeggiante ma senza che i meandri vengano a contatto (figg. 7.19 e 7.23b).

Paleodictyon – Si tratta di un reticolato a nido d'ape in iporilievo formato da poligoni esagonali molto regolari. Il diametro delle maglie può variare da 1 a 50 mm ma è costante per lo stesso individuo (figg. 7.19f; 7.24). Il reticolato copre normalmente un'area di qualche decina di cm quadrati ma può estendersi arrivando a superare il metro quadrato. Gli organismi responsabili non sono stati ancora individuati; recenti scoperte non escludono, tuttavia, che il *Paleodictyon* possa essere prodotto da grandi protozoi agglutinanti (xenofiofori) (Levin, 1993). Anche il modo di origine è ancora in discussione e sono stati proposti diversi modelli (fig. 7.25): (1) andamento meandrante con ricoprimento semplice (a-d), (2) spirale esagonale (e), (3) sviluppo ramificato (f-g) e (4) andamento meandrante con ricoprimento complesso (h). Di questi quattro modelli, quello della spirale esagonale sembra il più realistico.



Fig. 7.23 – Tracce agro-alimentari (Agrichnia). *a*, *Spirorhaphe* sp.; *b*, *Cosmorhaphe sinuosa*; *c*, *Spirophycus* sp.; *d*, *Spirorhaphe involuta*; *e*, *Spirophycus* (?). I campioni provengono da: *a*, Flysch cretaco-terziari dell'Appennino, località ignota; *b*, Complesso caotico cretaco (?), Case Beccaluva di Lama Mocogno (Modena); *c*, Formazione delle Arenarie del M. Cervarola (Miocene inf.), Valle delle Tagliole, Rotari di Pievepelago (Modena); *d*, Formazione delle Arenarie del M. Cervarola (Miocene inf.), NE di Rufina (Firenze); *e*, Flysch cretaco-terziari dell'Appennino settentrionale, località ignota. *a*, x 2; *b*, x 1,2; *c*, x 0,4; *d*, x 0,3; *e*, x 0,6 (foto Istituto di Paleontologia, Modena).

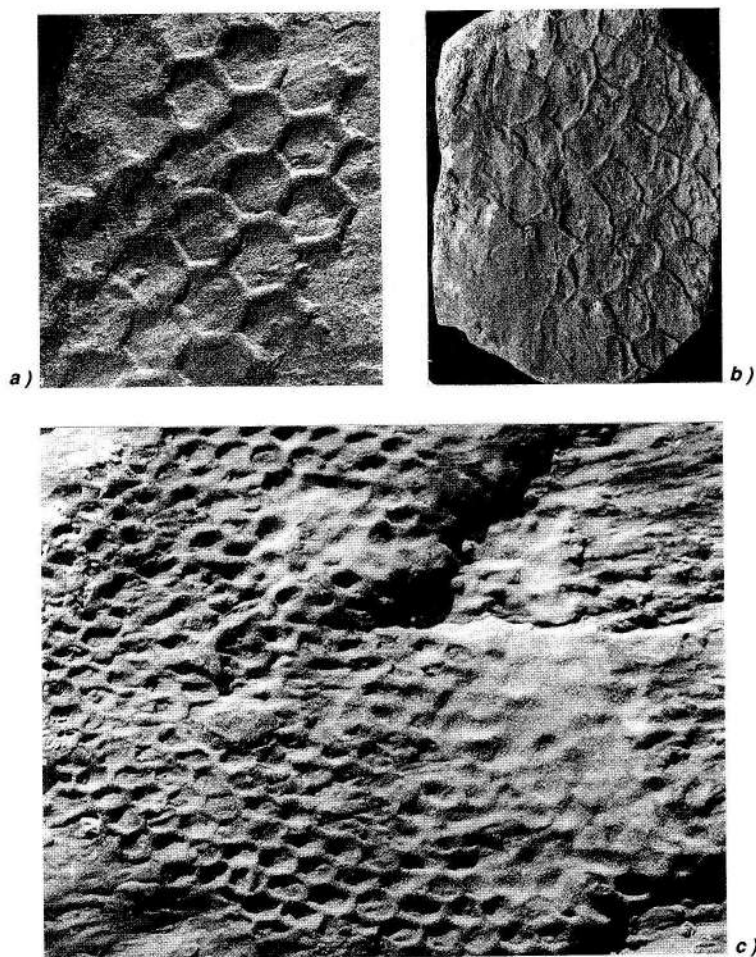


Fig. 7.24 – Alcuni esemplari di *Paleodictyon* dei complessi flyschiodi cretacei e terziari dell'Appennino settentrionale. I campioni provengono da: *a*, Formazione dell'Arenaria di Bismantova (Miocene inf.), Carpineti, Modena; *b*, Flysch della Brianza, presso Oggiano (Cretacico); *c*, Formazione della Marnoso Arenacea (Miocene), Fosso Biscione, Roncobilaccio, Bologna. *a*, x 1; *b*, x 0,3; *c*, x 0,4 (*a*, foto Istituto di Paleontologia, Modena; *b*, *c*, foto G.C. Parea).

Spirophycus – Pista ad andamento misto. Inizia con una spirale piana che tende a svolgersi già al primo giro. Differisce da *Spirorhapse* anche per avere una sezione trasversale più ampia (fig. 7.23c).

Spirorhapse – Pista a spirale piana con una traccia di andata ad andamento parallelo e strettamente ravvicinata alla traccia di ritorno. Il diametro totale della spirale varia da 3 a 30 cm (figg. 7.19d; 7.23a,d).

7.3.5 – Cubichnia (Tracce di riposo)

Si tratta di impronte lasciate da un animale mobile che ha sostato anche per breve tempo in un punto del fondo interrompendo momentaneamente la sua locomozione

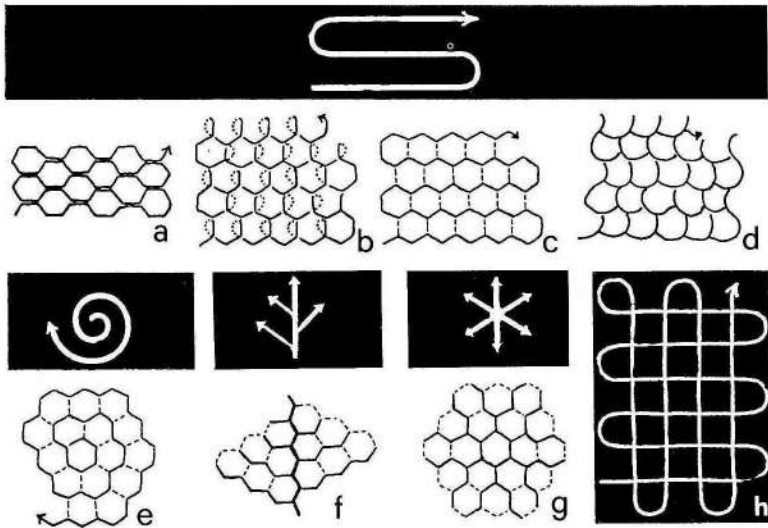


Fig. 7.25 – Rappresentazione schematica semplificata di alcuni possibili modi di formazione del *Paleodictyon*. Nei rettangoli neri è indicato, molto schematicamente, il percorso seguito dall'animale. I modelli **a-d** sono tutti attribuibili, con varianti, ad un percorso sinuoso di andata e ritorno. Il modello **e**, che sembra il più plausibile, segue l'andamento di una spirale esagonale. Nei modelli **f** e **g** si individua un asse o punto principale di partenza, mentre nel modello **h** due percorsi sinuosi di andata e ritorno si incrociano a 90 gradi (da Seilacher, 1977 con modifiche).

in cerca di riposo o di rifugio. Queste impronte sono per lo più poco profonde, isolate e il loro contorno corrisponde grosso modo alla forma dell'animale che le ha prodotte. A volte esse possono sfumare in tracce di reptazione o in strutture di fuga. Stelle di mare, ofiure (fig. 7.26), crostacei, trilobiti, meduse, pesci bentonici (razze, sogliole, ecc.) e certi molluschi sono tra gli animali mobili che possono lasciare tracce di questo tipo (fig. 7.8). Le tracce di riposo, come quelle di movimento, non sono in relazione né al tipo di substrato né al tipo di alimentazione.

I cubichnia si conservano di solito come iporilievi positivi alla base di strati arenacei. Sono noti dal Cambriano. Tra le forme più conosciute ricordiamo:

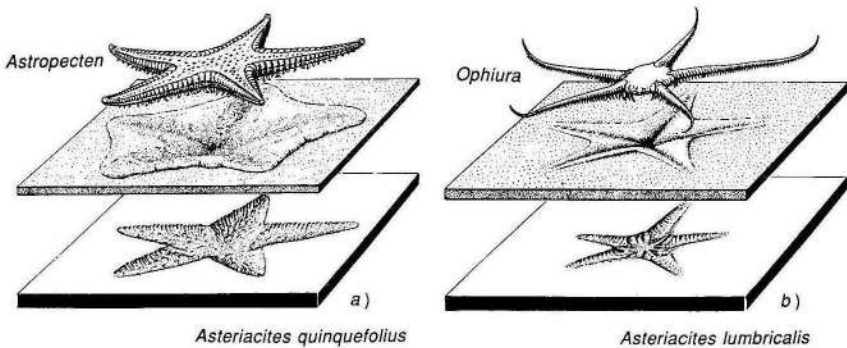


Fig. 7.26 – Tracce di riposo diverse lasciate dallo stesso animale (stella di mare e ofiura) sulla sabbia e nel sottostante strato di fango. Si noti come sia la stella di mare (genere *Astropecten*) sia l'ofiura (gen. *Ophiura*) formino due icnospecie diverse appartenenti però allo stesso icnogenere *Asteriacites* (da Seilacher, 1953b).

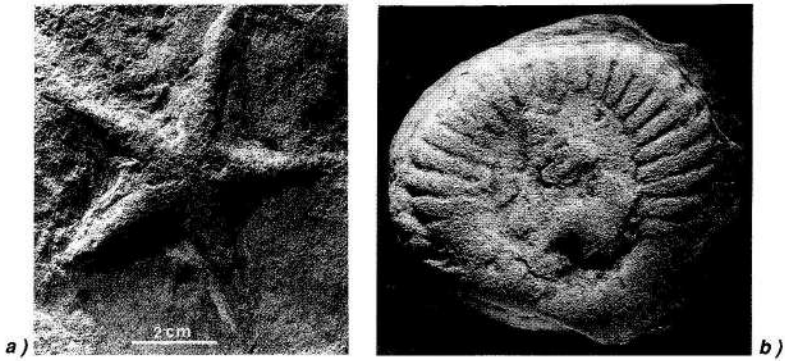


Fig. 7.27 – *a*, *Asteriacites* sp., Terziario dell'Appennino settentrionale (località ignota). *b*, *Astropolichnus hispanicus* negli «Schistes et calcaires de Saint Jeans de la Rivière», Cambriano inferiore (Atdabaniano) della Francia (Carteret, Normandia). Diametro 7 cm (*a*, foto Istituto di Paleontologia dell'Università di Modena; *b*, foto G.L. Pillola, Dip. Scienze della Terra, Cagliari).

Asteriacites – Tracce a forma di stella lasciate da asterozoi come ofiure e stelle di mare (figg. 7.26; 7.27a).

Astropolichnus – Impronta circolare od ovale in iporilievo positivo avente un dia-

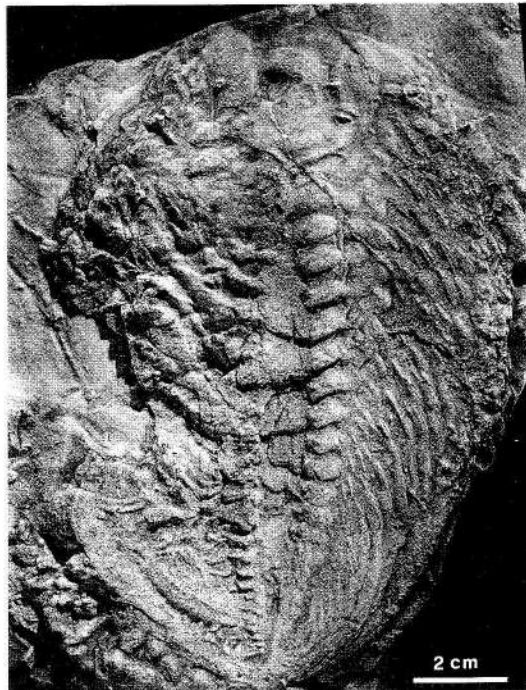


Fig. 7.28 – *Rusophycus* sp. nel complesso delle «Gres Armoricain». Ordoviciano inferiore (Arenigiano) della Francia (Camp Francais, Laval-Mayenne). Nel campione sono chiaramente visibili le tracce delle appendici ventrali (metà destra) complete di coxa (parte assiale destra), l'ipostoma (porzione distale della parte assiale) e il margine inferiore del pygidium (parte inferiore sinistra). La traccia, che prelude ad una fuga imminente, è attribuibile ad un trilobite della famiglia degli Asaphidae e probabilmente alla biospecie *Ogyginus armoricanus* (foto e dati di G.L. Pillola, Dip. Scienze della Terra, Cagliari).

metro massimo di 7-8 cm, formata da un'ampia porzione marginale con numerose coste radiali spesse e non ramificate separate da solchi stretti e profondi, e da una zona centrale liscia e depressa (fig. 7.27b). Sono considerate impronte di riposo di celenterati (meduse) (Crimes *et al.*, 1977) o strutture di abitazione che passano a strutture di equilibrio (Pillola *et al.*, 1994). Sono esclusive del Cambriano inferiore.

Rusophycus – Impronta bilobata a forma di chicco di caffè, con un profondo solco mediano ed ornamentazioni trasversali sui due lobi (figg. 7.28; 7.11 *pars*). La lunghezza può variare da 1 a 25 centimetri. Si tratta di impronte di riposo prodotte da diversi tipi di organismi come trilobiti, vermi policheti, certi gasteropodi, crostacei branchiopodi (fig. 7.8).



Fig. 7.29 – Diversi tipi di tracce lasciate sulla sabbia di una spiaggia attuale: *a*, piste di scarabeo stercorario; *b*, orme di gabbiano (foto E. Serpagli).

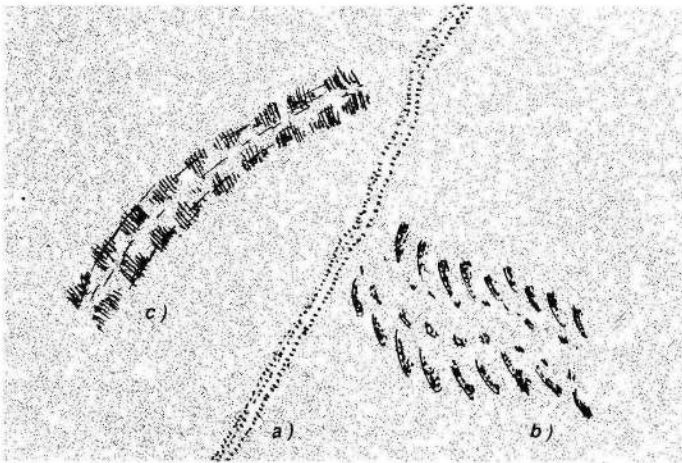


Fig. 7.30 – Diversi tipi di piste lasciate su una duna costiera attuale: *a*, scarabeo stercorario; *b*, granchio; *c*, lumaca (*Helix*).

7.3.6 – Repichnia (Tracce di locomozione)

Sono tracce costituite da solchi, orme, piste, gallerie, ecc., lasciate dal passaggio di un animale che si spostava strisciando o camminando sulla superficie di un fondo marino o di un substrato emerso. La locomozione di un organismo che ha prevalentemente lo scopo di cambiare posizione, avviene di solito su di un piano orizzontale e quindi queste tracce sono sempre più o meno parallele alla stratificazione. Si distinguono in (a) *piste* e *gallerie* quando si tratta di tracce continue prevalentemente di reptazione prodotte da invertebrati come vermi, bivalvi, gasteropodi, echinodermi e alcuni artropodi, e in (b) *orme* quando sono costituite da tracce discontinue, a volte in successione, lasciate da animali più evoluti come rettili, anfibi, uccelli e mammiferi, prevalentemente in sedimenti continentali (fig. 7.29). Questa distinzione non è, tuttavia, del tutto soddisfa-

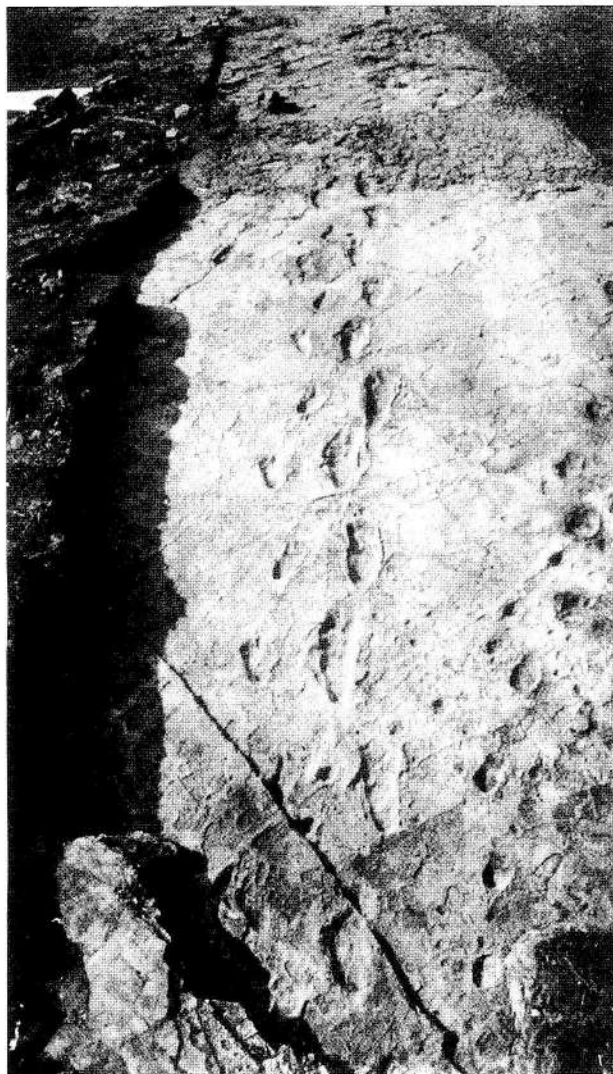


Fig. 7.31 – Le più antiche orme attribuibili ad ominidi sono quelle di Laetoli in Tanzania, vecchie di 3,75 milioni di anni (da Leakey & Harris, 1987).

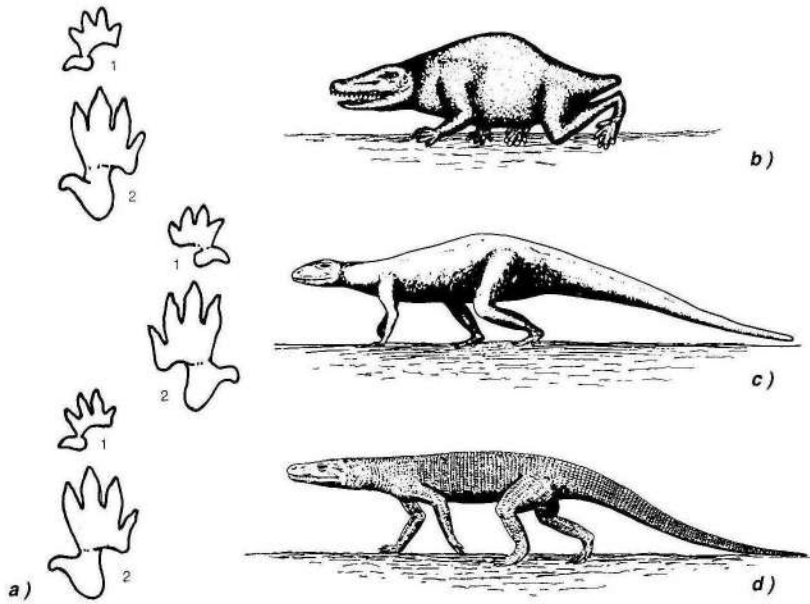


Fig. 7.32 – a, *Chirotherium barthii*, sequenza di impronte della mano (1) e del piede (2); b-d, diverse fasi storiche nella ricostruzione del tetrapode che avrebbe prodotto *Chirotherium*; b, ricostruzione eseguita da Owen in Lyell, 1855; c, ricostruzione dell'aspetto esterno eseguita nel 1925 da Soergel, sempre solo sulla base delle orme; d, ricostruzione di *Ticinosuchus ferox* eseguita nel 1965 da Krebs sullo scheletro (lunghezza m 2,5).

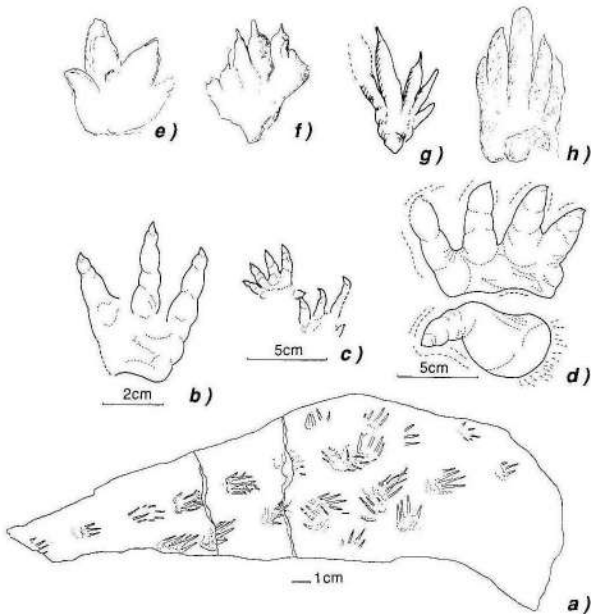


Fig. 7.33 – Orme di tetrapodi in formazioni italiane: a, *Saurichnites heringi* (Carbonifero della Sardegna meridionale); b, *Tridactylum leonardii* (Permiano delle Dolomiti); c, *Phalangichnus perwangeri* (Permiano delle Dolomiti); d, ? *Chirotherium* sp. (Permiano delle Dolomiti); e, mano di *Thecodontichnus fucinii* (Trias della Toscana); f, piede di *Thecodontichnus fucinii* (Trias della Toscana); g, *Coelosaurichnus toscanus* (Trias della Toscana); h, *Chirotherium angustum* (Trias della Toscana).

cente in quanto certe tracce lasciate da rettili come i serpenti sono continue e rientrano meglio nelle piste mentre certe tracce di artropodi sono a volte costituite da vere e proprie orme. Inoltre alcuni autori definiscono «piste» delle successioni di orme come quelle illustrate, ad esempio, nelle figure 7.2, 7.31 e 7.35.

a) Le piste hanno un andamento rettilineo o leggermente ondulato ed il loro aspetto è in relazione alla struttura anatomica usata per la locomozione. Se infatti osserviamo sulla sabbia di una duna costiera le piste lasciate dallo scarabeo stercorario o da un granchio (entrambi artropodi e quindi dotati di appendici articolate) vediamo che sono diverse da quelle lasciate dalla lumaca *Helix* che striscia sul «piede» (fig. 7.30).

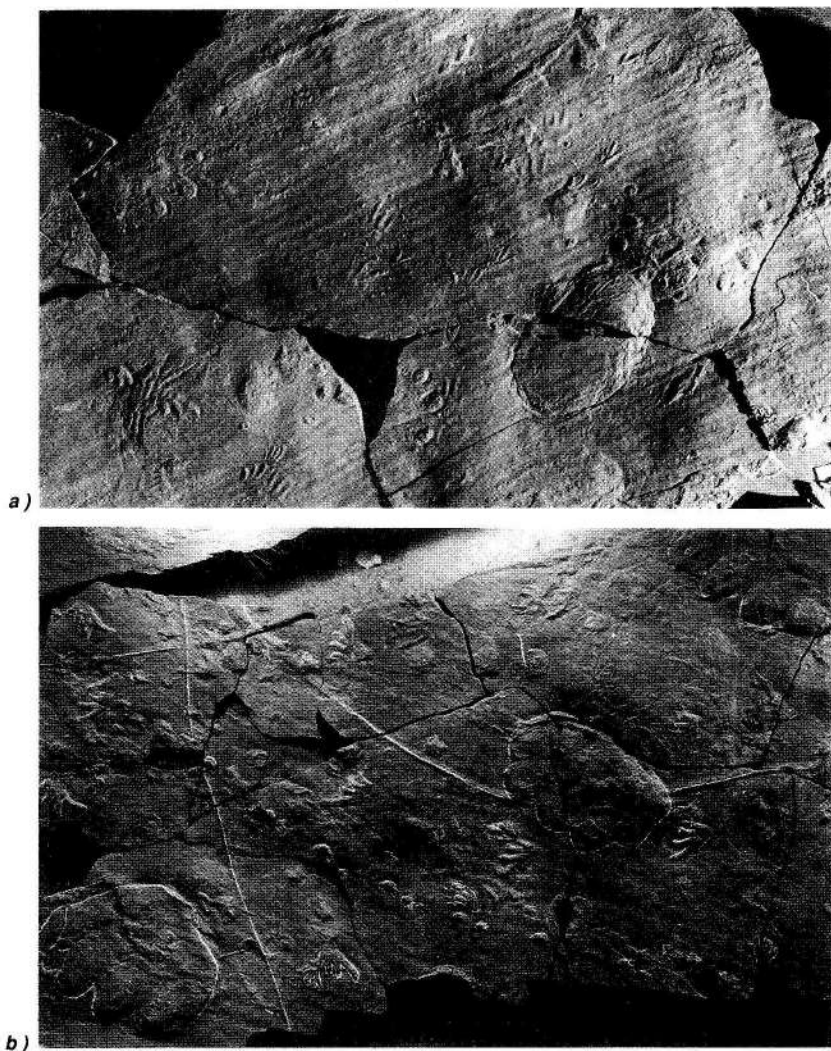


Fig. 7.34 – Orme di tetrapodi nella Formazione delle Arenarie della Val Gardena (Permiano sup., Rio Butterloch, Redagno-Radei-Bolzano). In alto: *Ichniotherium accordii* e *?Paradoxichnium radeinaensis* (x 0, 1). In basso: *Janusichnus bifrons* e *Pachypes dolomiticus* (x 0, 3) (per gentile concessione di U. Nicosia, Università di Roma).

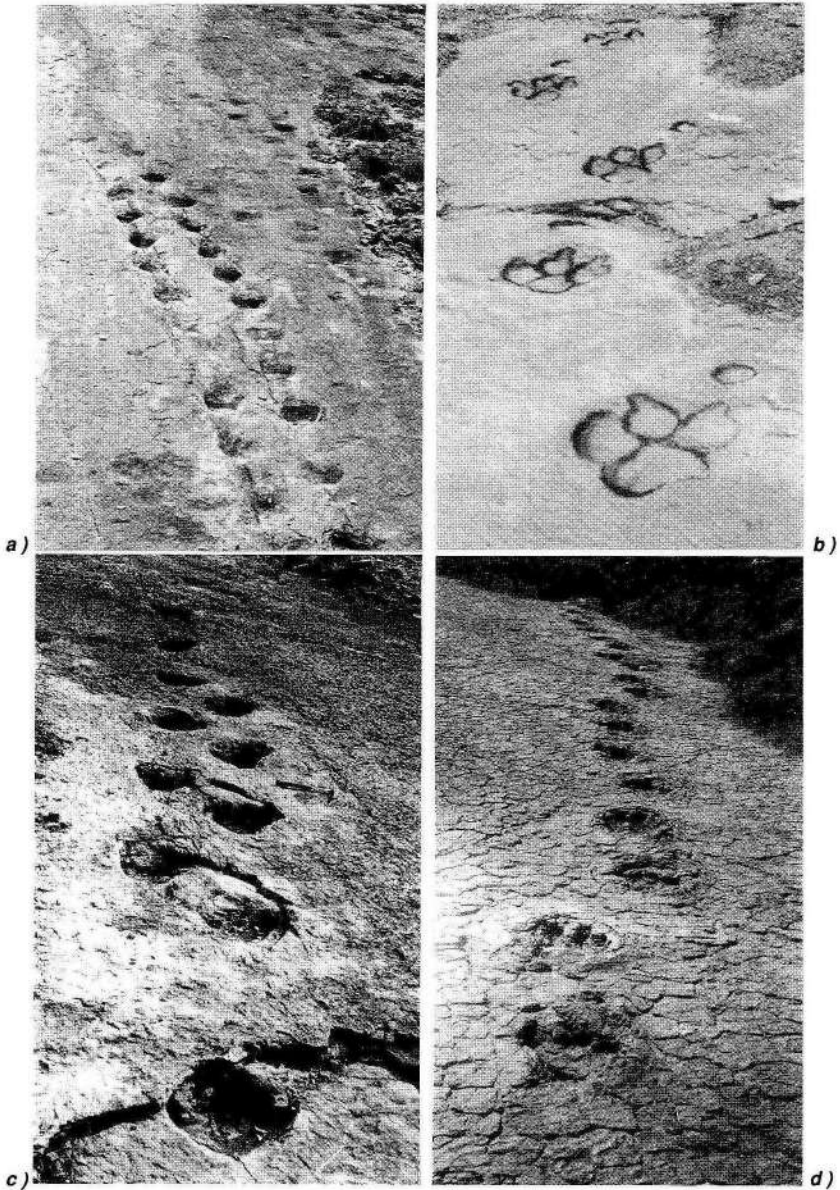


Fig. 7.35 – Orme di dinosauri. *a*, *Ligabueichnium bolivianum*, successione di orme con sovrapposizione totale del piede sulla mano di un ornitischio quadrupede (*Ceratopsia?*), Formazione El Molino (ambiente di spiaggia sopratidale), Cretacico sup. (Maastrichtiano), Toro Toro, Patosi, Bolivia; *b*, *Caririchnium magnificum*, successione di orme di un Iguanodontidae quadrupede gondwanico. (Piedi posteriori: 55 x 40 cm). Fm. Antenon Navarro (ambiente al margine di lagune), Cretacico inf., Bacino del Rio do Peixe, Serrote do Pimenta, Sousa, Paraíba, Brasile; *c*, Successione di orme di un dinosauro bipede, probabilmente ornitopoda (diametro delle orme 45 x 40 cm). Calcari Grigi di Noriglio (margine di piattaforma carbonatica), Giurassico inf. (Lias). Lavini di Marco (Rovereto, Trento); *d*, *Sousaichnium pricei*, Successione di orme di Iguanodontidae semibipede (piede posteriore: 35 x 35 cm), Fm. Sousa (ambiente di laguna temporanea in clima semi arido; da notare i mud-cracks perfettamente conservati), Cretacico inf., Ilha, Sousa, Paraíba, Brasile (per gentile concessione di G. Leonardi).

Nel primo caso la pista sarà formata da una serie di piccoli solchi appaiati e fitti (scarabeo) o più radi e sfasati (granchio) mentre nel secondo caso avrà un aspetto nastriforme con piccole increspature trasversali affiancate che sottolineano la progressione delle contrazioni del «piede» dell'*Helix*.

b) La possibilità che animali superiori lascino orme su sedimenti continentali dipende dal tipo di substrato e dalla sua consistenza. Sulla sabbia, in genere, non si conservano molti dettagli come pure nel fango troppo imbevuto d'acqua dove l'orma sarà deformata e si richiuderà parzialmente dopo il passaggio dell'animale. Quando però il fango è a grana sufficientemente fine e allo stato pastoso, l'impronta può essere perfetta riproducendo nei minimi particolari anche le pieghe della pelle, la forma dei cuscinetti adiposi, il disegno delle squame, ecc. (fig. 7.7a₁-d₁). Eccezionalmente, quando l'animale è piccolo e leggero, si possono produrre buone impronte anche sulla sabbia o su rocce piroclastiche fini come è il caso delle più antiche orme di ominidi trovate a Laetoli in Tanzania e datate a 3,75 milioni di anni fa (fig. 7.31).

Le orme, a differenza delle piste, permettono quasi sempre di stabilire che tipo di animale le aveva lasciate anche se quasi mai si può risalire fino al genere e alla specie. A questo proposito è interessante ricordare come alcune orme di rettili trovate per la prima volta in arenarie continentali del Trias inferiore della Turingia (Germania) e alle quali fu dato il nome di *Chirotherium* hanno permesso di ricostruire con buona approssimazione non solo la forma esteriore dell'animale, prima ancora che venissero scoperti i resti scheletrici, ma anche di prevedere una sua collocazione sistematica nell'ambito dei rettili pseudosuchi (Soergel, 1925). Quando poi, qualche anno più tardi, fu scoperto il genere *Protosuchus* in depositi coevi dell'America Meridionale



Fig. 7.36 – Orma del piede sinistro di uomo preistorico. Grotta di Toirano (Liguria occidentale). Paleolitico superiore.



Fig. 7.37 – Orme di dinosauri teropodi appartenenti all'icnotaxon *Anchisauripus*. L'orma rivela una complessa struttura del piede con tre dita (II, III, IV) rivolte anteriormente (l'impronta del piccolo alluce, ridotto a uno sperone rivolto all'indietro, non è visibile in questo campione). Contrariamente a quanto ritenuto in passato, orme di questo tipo non hanno nulla a che fare con il biotaxon *Anchisaurus* in quanto i Prosauropoda sono caratterizzati da tutte e quattro le dita rivolte verso l'avanti, dall'alluce non opposto e dal IV dito largo come il III. Triassico superiore del Nord America (foto L. Spezia, Museo di Storia Naturale di Milano).

(Von Huene, 1935) e più recentemente il genere *Ticinosuchus* nelle Alpi meridionali (Krebs, 1965) divenne sempre più evidente che molte icnospecie di *Chirotherium* erano state prodotte da questi rettili (Krebs, 1966) (fig. 7.32).

Nelle formazioni italiane le orme di tetrapodi non sono molto abbondanti (fig. 7.33). Le più antiche provengono dai sedimenti di età carbonifera del piccolo bacino lacustre di San Giorgio nell'Iglesiente (Sardegna sud-occidentale) e sembrano potersi attribuire ad anfibi lepospondili dell'ordine dei microsauri (fig. 7.33a) (Fondi, 1980). Una ricca associazione di orme attribuibili ad anfibi e a un certo numero di rettili, tra i quali cotilosauri, tecodonti e terapsidi, è conosciuta nelle «Arenarie di Val Gardena» del Permiano superiore delle Alpi orientali (Province di Bolzano, Trento e Verona) (figg. 7.33b-d; 7.34) (Conti, M.A. *et alii*, 1980). Anche nel Trias superiore (Carnico) dei Monti Pisani sono note fin dal secolo scorso orme di anfibi e rettili (fig. 7.33e-h) tra le quali alcune specie di *Chirotherium* e un'orma di dinosauro (*Coelurosaurichnus toscanus*) attribuita con qualche dubbio ai celurosauri (M. Tongiorgi, 1980). Orme di dinosauri bipedi, sia erbivori sia carnivori, sono state segnalate in questi ultimi anni anche nel Trias superiore della regione dolomitica (Mietto, 1988; 1991) e in sedimenti eogiarassici affioranti nei monti presso Rovereto nel Trentino (Lanzinger & Leonardi, 1991) (fig. 7.35c) e in Umbria (Arduini, com. pers.). In Italia, dopo il Giurassico, non esistono più segnalazioni di orme e bisogna arrivare fino al Paleolitico superiore dei depositi della grotta di Toirano in Liguria dove sono state rinvenute orme umane (fig. 7.36).

Tra gli icnogenieri più noti ricordiamo:

Anchisauripus — Orma di vertebrati tetrapodi con una complessa struttura del piede con tre dita (II, III, IV) rivolte anteriormente, mentre l'alluce, ridotto ad uno sperone, è rivolto all'indietro (fig. 7.37). È attribuibile a dinosauri teropodi. È stata segnalata nel Trias superiore dell' America Settentrionale e dell'Europa.

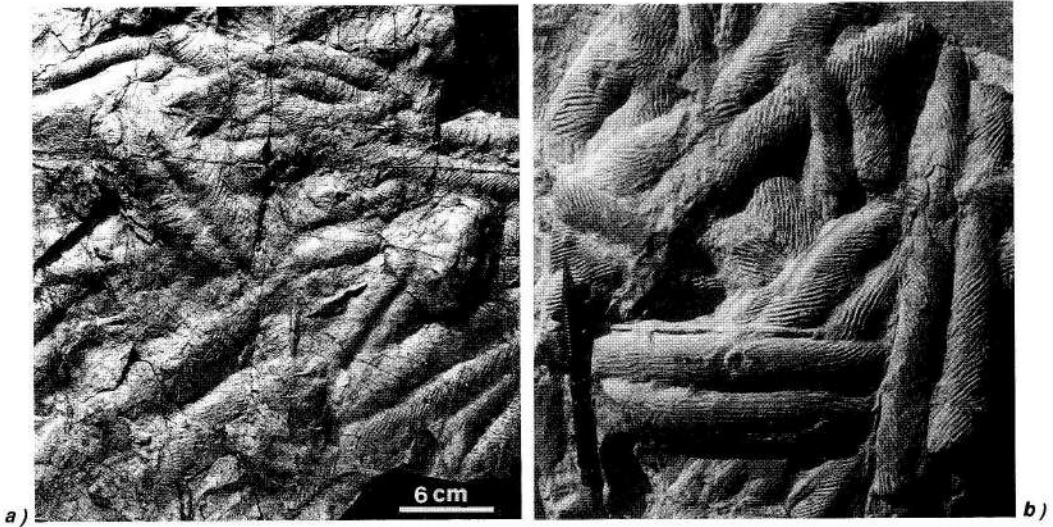


Fig. 7.38 – Le tracce di locomozione di trilobiti (cruziane) sono spesso conservate in iporilievo positivo alla base degli strati. *a*, *Cruziana rugosa* nel complesso delle «Quarziti armoricane», Ordoviciano inferiore (Tremadociano, Derè Fm.) della Spagna (Herrera des los Navarros, Celtiberia). *b*, *Cruziana furcifera*, Formazione del Grès Armoricain, Ordoviciano inferiore (Arenigiano) della Francia (Guichen-Laillé, Ille et Vilaine, Bretagne) (*a*, foto Istituto di Paleontologia dell'Università di Modena; *b*, foto G. L. Pillola, Dip. Scienze della Terra di Cagliari).

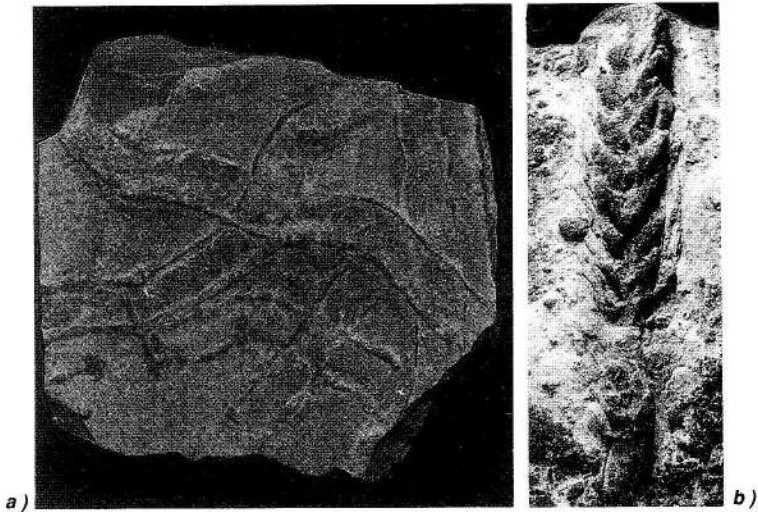


Fig. 7.39 – Tracce di reptazione (Repichnia) nei flysch terziari dell'Appennino settentrionale. *a*, ? *Scolicia* sp.; *b*, *Gyrochorte* sp. I campioni provengono: *a*, Flysch terziari dell'Appennino settentrionale, località ignota; *b*, Formazione delle Arenarie del M. Cervarola (Miocene inferiore), Rotari di Pievepelago (Modena). *a*, x 0, 6; *b*, x 1, 2 (*a*, foto prof. G. C. Parea; *b*, foto Istituto di Paleontologia di Modena).

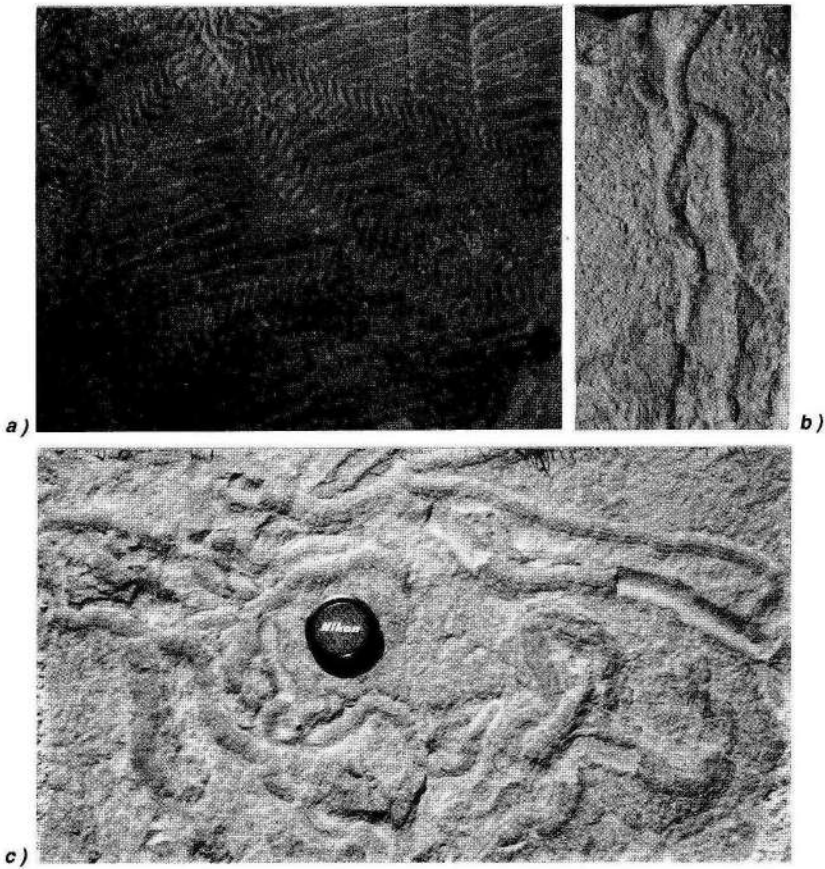


Fig. 7.40 – Tracce di reptazione (Repichnia) attribuibili probabilmente a molluschi gasteropodi. *a*, *Scolicia* sp., Carbonifero del Nordamerica; *b*, «*Subphyllochorda*» sp., Cretacico dell'Appennino settentrionale; *c*, *Scolicia* («*Olivellites*»?) sp., Liscannor Flags Fm., Carbonifero (Namuriano) dell'Irlanda. Da rilevare che nella foto *a* sono visibili, al di sotto delle piste di reptazione, delle creste subparallele dovute al moto ondoso. In *a* e *c* la scala è deducibile dai copriobiettivi; *b*, x 0, 16 (*a*, *c*, foto E. Serpagli; *b*, foto Istituto di Paleontologia, Modena).

Chirotherium — Orma di vertebrati tetrapodi caratterizzata da un piede con quattro appendici digitiformi e da un alluce distinto subperpendicolare alle prime. La mano, molto più piccola, ha le dita poco differenziate e la stessa disposizione del pollice (fig. 7.32*a*). È stata attribuita ad anfibi e a vari tipi di rettili tra i quali gli pseudosuchi sono i più probabili responsabili di questo tipo di orme. Sono particolarmente abbondanti nel Permiano e nel Trias dell'Europa e dell'America Settentrionale. Sono state segnalate in arenarie permiane della Val Camonica, della Val Trompia, delle Dolomiti e dei Monti Pisani.

Cruziana — Piste nastriformi bilobate caratterizzate da un'ornamentazione a fini striature oblique che varia nelle diverse specie. Sono larghe da 0,5 a 8 cm e, anche se possono raggiungere il metro di lunghezza, hanno uno sviluppo medio tra i 20 e i 30 cm (figg. 7.38; 7.11 *pars*). Sono state prodotte da trilobiti che si muovevano lentamente e parzialmente infossati. Le cruziane si trovano quindi solo nel Paleozoico mentre piste simili postpaleozoiche sono attribuite al genere *Isopodichnus*.

Diplichnites — Piste semplici larghe da 1 a 2 cm costituite da due serie parallele di sottili creste oblique all'asse della pista. Sono considerate tracce di locomozione più o meno rapida di trilobiti (fig. 7.11 *pars*) o di altri artropodi (fig. 7.9).

Gyrochorte — Pista nastriforme, bilateralmente simmetrica con solchi obliqui, sfasati e distanziati con un aspetto complessivo a treccia (fig. 7.39b).

Scolicia — Gruppo eterogeneo che comprende lunghe piste nastriformi, in genere bilateralmente simmetriche e con fini ornamentazioni trasversali ma anche completamente lisce. Possono essere larghe fino a 4 cm. Sono state attribuite a grossi gasteropodi (figg. 7.39a; 7.40a,c).

7.3.7. Equilibrichnia (Strutture di riequilibrio)

Generalmente gli organismi infaunali devono mantenere una comunicazione con l'interfaccia acqua-sedimento e, dunque, a causa dei processi di erosione e di sedimentazione la loro posizione nel sedimento deve continuamente essere ristabilita. Gli equilibrichnia comprendono tutte le strutture prodotte per questa funzione di riequilibrio e sono prevalentemente dovute alla azione di endobionti come bivalvi, scafopodi, vermi, ecc. (fig. 7.41). I tipi più comuni sono costituiti da tane verticali cilindriche o a U con traverse concave o convesse verso l'alto, che riflettono gli spostamenti verticali degli organismi rispetto all'originaria superficie del substrato. Sono frequenti nell'ambiente di spiaggia sommersa, nei depositi intertidali, nelle tempeste o nelle torbiditi.

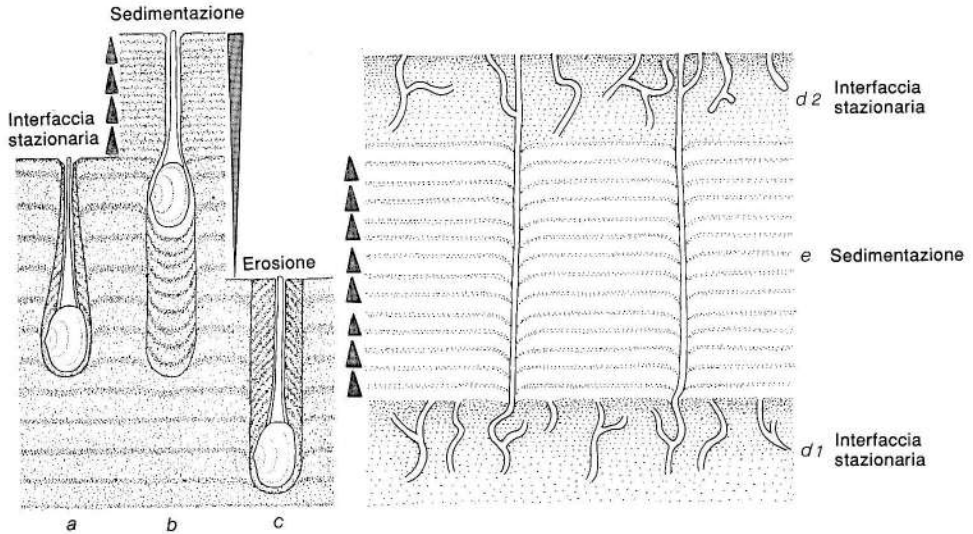


Fig. 7.41 — Esempi di strutture di riequilibrio. A sinistra sono rappresentate tane di bivalvi attuali del genere *Mya*: *a*, substrato stabile, l'animale si infossa gradualmente col procedere della crescita e forma una tana subconica con traverse concave verso il basso; *b*, sedimentazione rapida, l'animale si sposta verso l'alto e lascia una tana subcilindrica con traverse concave verso l'alto; *c*, erosione, l'animale si infossa dando origine ad una tana subcilindrica con traverse concave verso il basso. Nella metà destra sono rappresentate tane di anellidi policheti attuali (genere *Nereis*): *d1*, substrato stabile, tane normalmente ramificate; *e*, sedimentazione rapida, solo alcuni individui riescono a riemergere dal sedimento formando tane di riequilibrio verticali; *d2*, substrato stabile (seconda fase) e ripopolamento (da Goldring, 1964).

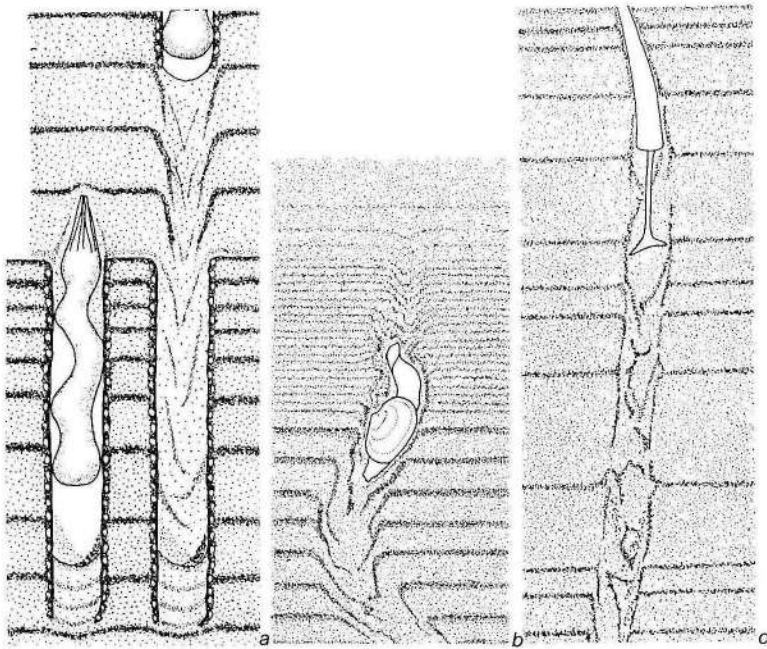


Fig. 7.42 – Esempi di strutture di fuga prodotte da diversi animali in seguito ad un aumento rapido del tasso di sedimentazione. *a*, *Cerianthus lloydii*, un corallo privo di parti scheletriche; *b*, un bivalve fossatore; *c*, *Dentalium* sp., un mollusco scafopode (rielaborata da Bromley, 1990, su figure di altri autori).

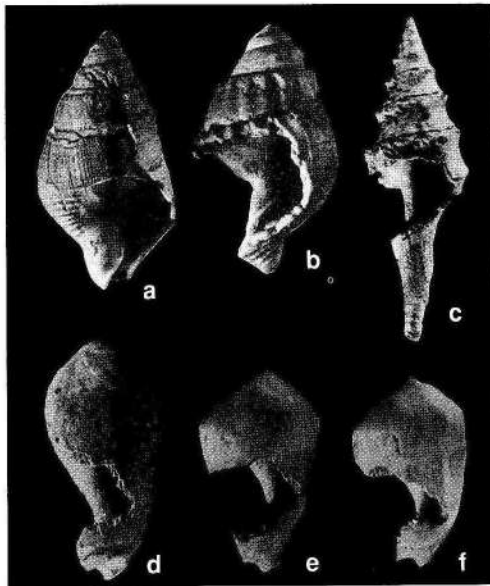


Fig. 7.43 – Alcuni esempi di attività predatoria in gasteropodi attuali (*d-f*) e fossili (*a-c*) ad opera di granchi (paguri). *a*, *b*, *Amyclina italica*; *c*, *Clavatula* sp.; *d-f*, *Ancilla glandiformis* (*a*, *b*, da Robba & Ostinelli, 1975; *c*, da Radwanski, 1977; *d-f* da Baluk & Radwanski, 1977).

Un esempio di equilibrichnia è:

Diplocraterion — Tana di riequilibrio a forma di U con traverse inferiori o superiori rispetto alla posizione di vita iniziale. Ha uno sviluppo da 2 a 15 cm (max. 35) ed è sempre perpendicolare alla stratificazione (fig. 7.48c₃).

7.3.8 — Fugichnia (Strutture di fuga)

Sono tracce di vario tipo che animali endobentonici come alcuni bivalvi, gasteropodi, scafopodi, vermi, ecc. producono sia in risposta ad una rapida erosione del substrato o a sedimentazione veloce sia per sfuggire a predatori (fig. 7.42). Sono molto più irregolari delle strutture di riequilibrio in quanto vengono normalmente prodotte in tempi brevissimi e in un momento di «panico»; possono avere anche uno sviluppo orizzontale.

7.3.9 — Praedichnia (Tracce di predazione)

Si tratta di strutture prodotte in seguito all'azione predatoria di organismi. Quelle meglio conservate sono prodotte su materiale organogeno duro come gusci od ossa. Rientrano in questa categoria diversi tipi di tracce tra le quali i fori a contorno perfettamente circolare (fig. 2.5) o i segni di morsicature o di scheggiature che si possono osservare in conchiglie di molluschi o di brachiopodi dopo che sono state attaccate da gasteropodi carnivori, da granchi (fig. 7.43) o da pesci predatori.



Fig. 7.44 — Nido di uova di dinosauro (*Protoceratops* sp.) rinvenuto nel Cretaceo della Mongolia (per gentile concessione dell'American Museum of Natural History di New York).

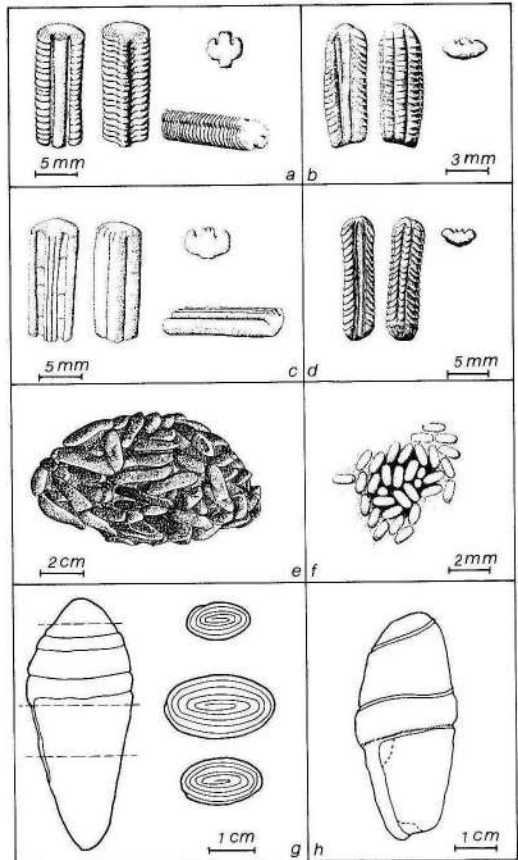
7.4 – ALTRE STRUTTURE

Anche se non tutti gli autori sono concordi, vengono compresi tra gli icnofossili altri tipi di strutture riferibili soprattutto a prodotti di riproduzione e di escavazione ma anche a resti connessi con l'attività digestiva come i *gastroliti* e i *boli alimentari* (fig. 2.15).

I reperti fossili legati alle funzioni riproduttrici sono costituiti dalle *uova fossilizzate* che, soprattutto nel caso dei rettili, sono relativamente frequenti. Uova di dinosauri sono state trovate in numerose località di quasi tutti i continenti tra le quali quelle famose del Cretacico superiore del Deserto di Gobi in Mongolia dove alcune uova, disposte in nidi (fig. 7.44) contenevano ancora gli embrioni.

Nei prodotti di escrezione rientrano gli escrementi fossilizzati che prendono il nome di *pallottole fecali* o *cordoni fecali* quando sono originati da invertebrati e *coproliti* se sono stati prodotti da vertebrati³. Le pallottole fecali (*faecal pellets*) che sono ovviamente molto più piccole dei coproliti, possono a volte costituire la maggior parte del sedimento specialmente in ambienti a bassa energia come quelli di retroscogliera.

Fig. 7.45 – Diversi tipi di prodotti di escrezione: *a-d*, pallottole fecali appartenenti a diverse specie del genere *Bactryllium* (Trias sup. delle Alpi); *e*, pallottole fecali attribuite al genere *Tomaculum* (Ordoviciano medio della Francia); *f*, pallottole fecali dell'anellide polichete *Heteromastus* (Attuale); *g-h*, coproliti attribuiti a rettili (Trias sup. dell'India) (*a-d*, da Allasinaz, 1968; *e*, da Roger, 1952; *f*, da Schäfer, 1972; *g-h*, da Sohan, 1983).



³ Secondo un'altra interpretazione tutti gli escrementi fossilizzati vengono attribuiti ai «coproliti» riservando il termine di «pallottole fecali» (o microcoproliti) a quelli di dimensioni inferiori al millimetro (Bromley, 1990).

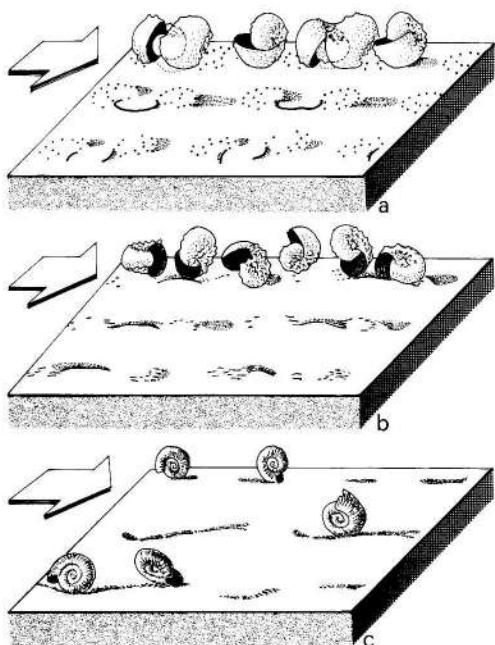


Fig. 7.46 – Strutture inorganiche (Pseudichnia) prodotte dal rotolamento di ammoniti su un fondale fangoso ad opera di correnti di fondo (da Seilacher, 1963, con modifiche).

Alcuni tipi di pallottole fecali hanno un certo valore in stratigrafia come il genere *Tomaculum*, esclusivo dell'Ordoviciano e attribuito a trilobiti, o il genere *Bactryllium*, abbastanza frequente nel Trias superiore delle Alpi e dell'Appennino e attribuito a bivalvi e gasteropodi (Allasinaz, 1968) (fig. 7.45a-d). I coproliti hanno generalmente una forma ovoidale più o meno allungata, talora con striature che riproducono la morfologia interna del tratto finale dell'intestino (fig. 7.45g,h). I resti dei vegetali e degli organismi conservati nei coproliti forniscono indicazioni di particolare interesse sulla dieta degli animali che li hanno prodotti.

Vi sono, infine, delle strutture inorganiche prodotte dal trascinarsi ad opera delle correnti di conchiglie o di carcasse di vertebrati, ecc.; queste strutture, quando presentano una rassomiglianza superficiale con le tracce fossili vere e proprie, vengono dette Pseudichnia (Frey, Howard & Hong, 1987) (fig. 7.46).

7.5 – IMPLICAZIONI PALEOBIOLOGICHE DELLE TRACCE FOSSILI

Le tracce fossili costituiscono una formidabile e importantissima documentazione dell'esistenza di organismi che, per la mancanza di parti dure o per cause tafonomiche, non si sono fossilizzati. Molti di questi animali appartengono a gruppi di organismi a corpo molle che vengono globalmente chiamati «vermi» tra i quali ricorderemo i nemertini, i nematodi, i sipunculidi, gli anellidi, i priapulidi, i foronidi, i pogonofori e gli enteropneusti. A questi si aggiungono rappresentanti di classi ben definite come certi antozoi tra i celenterati, alcune demosponge tra i poriferi, gli oloturoidi tra gli echinodermi e gli aplacofori tra i molluschi. Alcuni di questi gruppi hanno raggiunto nella fauna attuale un elevato grado di diversificazione come gli anellidi (18.000 specie), i nematodi (15.000 specie), i nemertini (900 specie) e i si-

puncolidi (320 specie). Ciò presuppone una storia evolutiva molto antica documentata del resto dalla segnalazione di alcuni gruppi (anellidi, pogonofori, priapulidi, enteropneusti) fino dal Cambriano. I paleontologi, tuttavia, hanno sempre relegato questi gruppi tra i «phyla minori» e li hanno praticamente trascurati nelle valutazioni sulla incompletezza della documentazione fossile, nella evoluzione del trofismo e nelle analisi della diversità nel tempo.

L'utilizzazione delle tracce fossili per ricostruire la filogenesi di certi gruppi di organismi anche estinti è solo agli inizi, e solo un esame sempre più attento delle strutture e il costante riferimento alle tracce attuali può far sì che questo diventi uno dei settori più nuovi e più promettenti dell'icnologia. Ricorderemo a titolo di esempio che sulla base delle orme è stato possibile stabilire che i primi dinosauri comparvero all'inizio del Trias medio (Anisico) e che, poiché si trattava di celurosauri carnivori, abbastanza specializzati, la storia evolutiva dei dinosauri potrebbe essere iniziata già nel Trias inferiore (Demathieu, 1989). Qui, infatti, alcune orme affini a *Chirotherium*, potrebbero essere attribuite a dinosauri o a «pre-dinosauri». Tenendo conto di questi dati si può ipotizzare che i caratteri comuni ai dinosauri e ai tecodonti potrebbero essere indicativi dell'origine da un comune progenitore; l'ipotesi classica prevede invece che i dinosauri derivino dai tecodonti (Demathieu & Haubold, 1978). Un altro esempio riguarda le più antiche orme di «coccodrilliani» trovate nel Giurassico inferiore di diverse parti del mondo e attribuite all'icnogenere *Batrachopus* che, si è visto, non presentano apprezzabili differenze con quelle dei coccodrilli attuali. Questo documenta che il modo di locomozione di questi rettili è rimasto invariato per quasi 200 milioni di anni (Olsen & Padian, 1986; Padian, 1986).

7.6 — IMPORTANZA PALEOAMBIENTALE DELLE TRACCE FOSSILI

La distribuzione delle tracce fossili è controllata da numerosi fattori ambientali come la consistenza del substrato (tab. 7.2), la disponibilità delle risorse trofiche, l'idrodinamismo, la salinità, il tenore in ossigeno, ecc. Ne deriva quindi che le tracce fossili costituiscono una preziosa fonte di dati per le ricostruzioni paleoambientali.

Gli icnofossili sono particolarmente frequenti nei sedimenti clastici, pelitici e sabbiosi, dove i fossili comuni spesso mancano. Per esempio, nei complessi flyschoidi (alternanze di arenarie, argille, marne, calcareniti, ecc.) depositati da correnti di torbida, si ritrovano le associazioni di icnofossili più diversificate e meglio conservate mentre i macrofossili e i microfossili sono rarissimi e spesso rimaneggiati e rielaborati; nei casi più favorevoli la presenza dei microfossili è limitata ai livelli di decantazione non torbidity.

Contrariamente a quanto avviene per le parti dure degli organismi, le tracce fossili non possono essere né rimaneggiate né rielaborate. È ovvio che l'erosione di uno strato comporta anche la distruzione delle tracce che vi sono «registrate». In conclusione, le tracce fossili sono sempre autoctone e questo costituisce uno dei loro «vantaggi» più significativi rispetto agli altri tipi di fossili.

La presenza di tracce fossili o comunque di fenomeni di bioturbazione (Finestra 7.1) costituisce un dato di fondamentale importanza per valutare il grado di ossigenazione delle acque di fondo. L'esistenza di sedimenti non bioturbati, o comunque privi di tracce, costituisce spesso una prova sicura per il riconoscimento di ambienti anaerobici; talora, inoltre, la presenza di certi icnogeni (come ad esempio *Chon-*

TABELLA 7.2 – Schema riassuntivo dei rapporti tra *ichnofacies*, substrato e ambiente (da Bromley, Pemberton & Rahmani, 1984, con modifiche).

	TIPI DI SUBSTRATO			AMBIENTE
	Duri	Semiconsolidati	Teneri	
Ichnofacies	—	—	<i>Scoyenia</i>	acque continentali dune costiere
	<i>Teredolites</i>	—	<i>Psilonichnus</i>	spiagge protette
	<i>Trypanites</i>	<i>Glossifungites</i>	<i>Skolithos</i>	alta energia
	—	—	<i>Cruziana</i>	media energia
	—	—	<i>Zoophycos</i>	media energia
	—	—	<i>Nereites</i>	bassa energia

} acque marine

drites) permette anche di valutare il tenore di ossigeno (Byers, 1977; Bromley & Ekdale, 1984).

Gran parte dei fattori che controllano la distribuzione delle tracce fossili tendono a variare progressivamente con l'aumentare della profondità. In effetti alcune categorie

TABELLA 7.3 – Distribuzione batimetrica dei diversi gruppi etologici di tracce fossili nell'ambiente marino (da Ekdale, Bromley & Pemberton, 1984, con modifiche).

RAPPORTI BATIMETRICI DEI DIVERSI GRUPPI ETOLOGICI DI TRACCE FOSSILI

LITORALE (intertidale) SUBLITORALE (0-300 m) BATIALE (300-2000 m) ABISSALE (2000-6000 m) ADALE (6000-10.000 m)

———— Praedichnia —————

———— Domichnia —————

———— Equilibrichnia —————

———— Fugichnia —————

———— Cubichnia —————

———— Repichnia —————

———— Fodinichnia —————

———— (erbivori) ————— Pascichnia ————— (detritivori) —————

———— Agrichnia —————

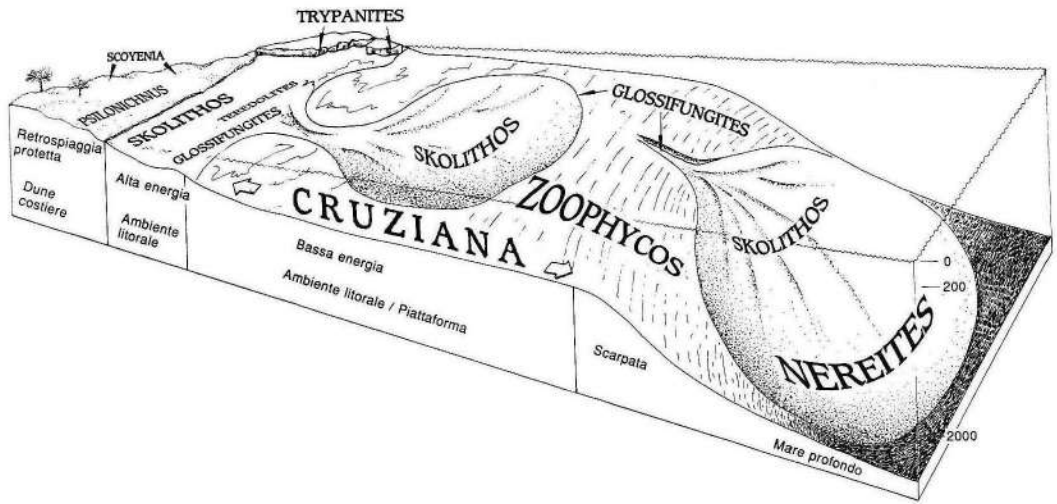


Fig. 7.47 – Rappresentazione schematica della distribuzione delle principali ichnofacies. Come si può rilevare le ichnofacies marine sono spesso in relazione anche a fattori idrodinamici oltre che alla profondità dell'acqua e/o alla distanza dalla costa. È questo il caso dell'ichnofacies a *Skolithos* che è presente non solo nei fondali bassi ad alta energia ma anche in tempestiti lontano dalla costa e nella parte prossimale di conoidi sottomarine. Certe ichnofacies sono invece strettamente legate al tipo di substrato come l'ichnofacies a *Trypanites*, tipica dei substrati litificati, l'ichnofacies a *Teredolites* che si trova solo in corrispondenza di legni sommersi o spiaggiati e l'ichnofacies a *Glossifungites* caratteristica dei substrati coerenti non litificati. Queste ichnofacies si trovano ovunque vi siano substrati adatti (da Pemberton, Frey & Saunders, 1990, con modifiche).

etologiche hanno una distribuzione batimetrica ben definita, ma, nella maggior parte dei casi, presentano una distribuzione molto ampia (tab. 7.3). Più significative per l'analisi paleobatimetrica appaiono invece le associazioni di tracce fossili che in certi casi hanno permesso di ricostruire le variazioni batimetriche del bacino di sedimentazione (fig. 7.49).

Seilacher (1967) propose una zonazione batimetrica fondata sulla distribuzione delle *ichnofacies*, cioè di associazioni di tracce tipiche e ricorrenti (figg. 7.47; 7.48; 7.49). Fino ad ora gli autori (Seilacher, 1967; Frey & Seilacher, 1980; Pemberton, Frey & Saunders, 1990) sono arrivati a distinguere nove ichnofacies ciascuna delle quali assume il nome dell'icnogenere più comune: ichnofacies a *Scoyenia*, a *Trypanites*, a *Teredolites*, a *Glossifungites*, a *Pylonichnus*, a *Skolithos*, a *Cruziana*, a *Zoophycos* e a *Nereites* (figg. 7.47; 7.48).

Va sottolineato che un icnogenere indice di ichnofacies può essere presente, come componente minore, anche in una ichnofacies diversa da quella che porta il suo nome e che, d'altra parte, una ichnofacies può essere identificata indipendentemente dalla presenza dell'icnogenere indice (Ekdale, 1988).

Per quanto ancora oggi la zonazione batimetrica concepita da Seilacher abbia una sua validità generale, occorre ammettere che non sempre la distribuzione delle ichnofacies è indicativa della profondità. Così, ad esempio, si è constatato che l'ichnofacies a *Skolithos* non è solo esclusiva di substrati infralitorali ad alta energia ma anche di substrati di mare aperto e di conoidi sottomarine ad elevata velocità di sedimenta-

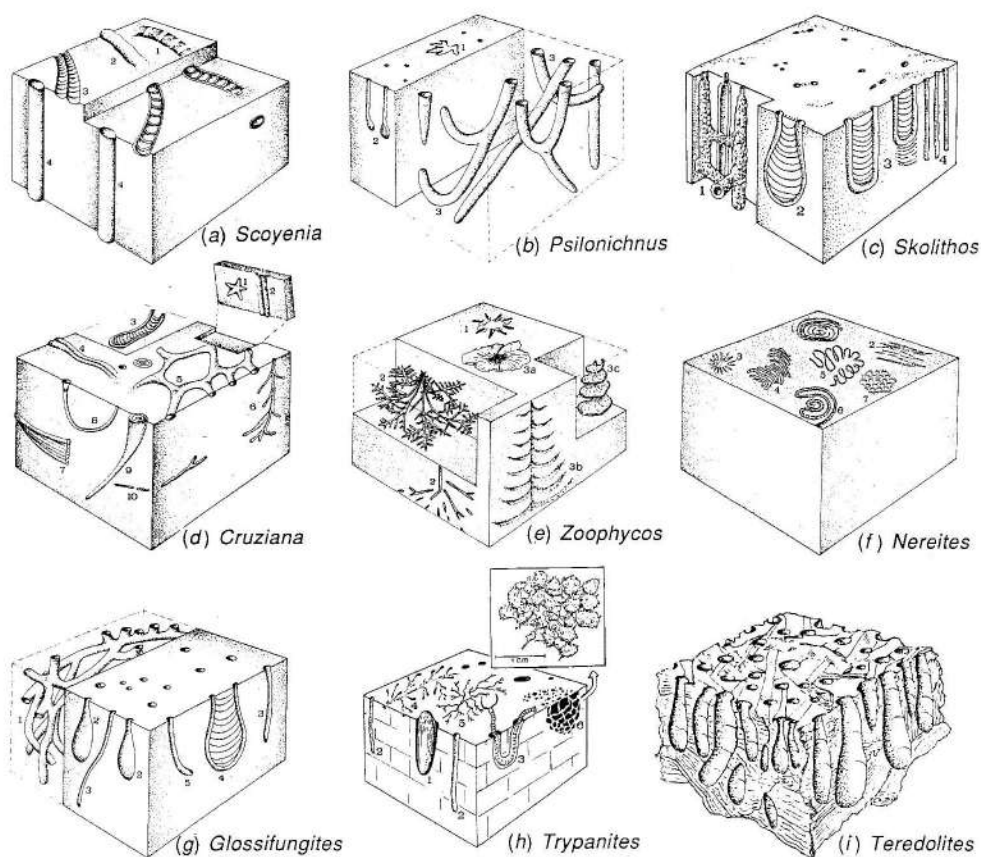


Fig. 7.48 – Rappresentazione schematica delle principali ichnofacies. **a**, Ichnofacies a *Scoyenia*: 1, *Scoyenia*; 2, *Anchorichnus*; 3, Pista di xiphosuri; 4, *Skolithos*. **b**, Ichnofacies a *Ppsilonichnus*: 1, Orma di tetrapode; 2, *Macanopsis*; 3, *Ppsilonichnus*. **c**, Ichnofacies a *Skolithos*: 1, *Ophiomorpha*; 2, *Rhizocorallium* (*Glossifungites*); 3, *Diplocraterion*; 4, *Skolithos*. **d**, Ichnofacies a *Cruziana*: 1, *Asteriacites*; 2, *Cruziana*; 3, *Rhizocorallium* (*Glossifungites*); 4, *Aulichnites*; 5, *Thalassinoides*; 6, *Chondrites*; 7, *Teichichnus*; 8, *Arenicolites*; 9, *Rosselia*; 10, *Planolites*. **e**, Ichnofacies a *Zoophycos*: 1, *Lorenzina*; 2, *Chondrites*; 3, *Zoophycos* (a, in veduta superiore; b, in sezione longitudinale; c, in tre dimensioni). **f**, Ichnofacies a *Nereites*: 1, *Spirorhappe*; 2, *Urohelminthoidea*; 3, *Lorenzina*; 4, *Helminthoidea*; 5, *Cosmoraphe*; 6, *Nereites*; 7, *Paleodictyon*. **g**, Ichnofacies a *Glossifungites*: 1, *Thalassinoides*; 2, *Gastrochaenolites*; 3, *Skolithos*; 4, *Rhizocorallium* (*Glossifungites*); 5, *Ppsilonichnus*. **h**, Ichnofacies a *Trypanites*: 1, *Gastrochaenolites* (tana di bivalve); 2, *Trypanites*; 3, tane di verme perforante del genere *Polydora*; 4, perforazioni del briozoo *Spatipora*; 5, perforazioni di alghe; 6, *Entobia* (perforazioni della spugna *Cliona*). **i**, Ichnofacies a *Teredolites*. La quasi totalità delle tane appartengono all'icnogenere *Teredolites* e sono dovute all'attività perforante di bivalvi probabilmente appartenenti al genere *Teredo* (la figura è stata ricostruita con numerose modifiche prevalentemente da Frey & Pemberton, 1984).

zione (fig. 7.47); inoltre, l'ichnofacies a *Zoophycos*, tipica di ambienti circalitorali-batiali, è stata ritrovata anche in ambienti poco profondi a bassa energia. Dunque, la distribuzione delle ichnofacies è controllata sia dalla batimetria sia dall'idrodinamismo che non sempre varia «regolarmente» con la profondità. In definitiva, la zonazione di Seilacher continua ad essere un ottimo strumento di informazione sulle condizioni generali di deposizione, anche se il suo significato batimetrico va esaminato caso per caso.

Procedendo dall'ambiente continentale verso il mare aperto la sequenza tipica delle ichnofacies dei sedimenti mobili è caratterizzata dalla seguente successione:

1) Ichnofacies a *Scoyenia* (fig. 7.48a). È indicativa di ambiente deposizionale di acque continentali o di dune costiere tipo «arenarie rosse». Sono presenti tracce di locomozione di vertebrati (orme di rettili) e di invertebrati (es. piste di xifosuri) e tane di abitazione di artropodi. Si tratta di una ichnofacies piuttosto rara e meno diversificata di quelle dell'ambiente marino.

2) Ichnofacies a *Psilonichnus* (fig. 7.48b). Si sviluppa in condizioni di bassa energia nell'ambiente sopralitorale e di retrospiaggia (anche dune costiere). Vi dominano tane ad U o a J, piste di reptazione di invertebrati predatori o necrofagi, orme di vertebrati (predatori o erbivori), coproliti.

3) Ichnofacies a *Skolithos* (fig. 7.48c). È tipica dei substrati mobili delle spiagge sommerse, dove l'energia elevata produce sedimenti ben selezionati spesso soggetti a deposizioni ed erosioni improvvise. Le forme dominanti sono tane verticali, tubi cilindrici o a forma di U, riferibili prevalentemente a domichnia come *Skolithos*, *Ophiomorpha* e certi tipi di *Arenicolites*. Tipiche di questa ichnofacies sono le strutture di riequilibrio come *Diplocraterion*. Rari i repichnia.

4) Ichnofacies a *Cruziana* (fig. 7.48d). Tipica dei substrati mobili della zona sublitorale ad energia normalmente moderata. Questa ichnofacies presenta una elevata diversità tassonomica in quanto virtualmente possono essere presenti tutti i tipi di tracce fossili. Le forme dominanti sono le piste di locomozione (*Cruziana*, *Diplichnites*, ecc.), le tracce di riposo (*Asteriacites*, *Rusophycus*, ecc.) oltre a tane e gallerie verticali anche a forma di U tipo *Rhizocorallium*, *Ophiomorpha*, *Arenicolites*. Questa ichnofacies, pur prendendo il nome da un ichnotaxon esclusivamente paleozoico, è anche attuale.

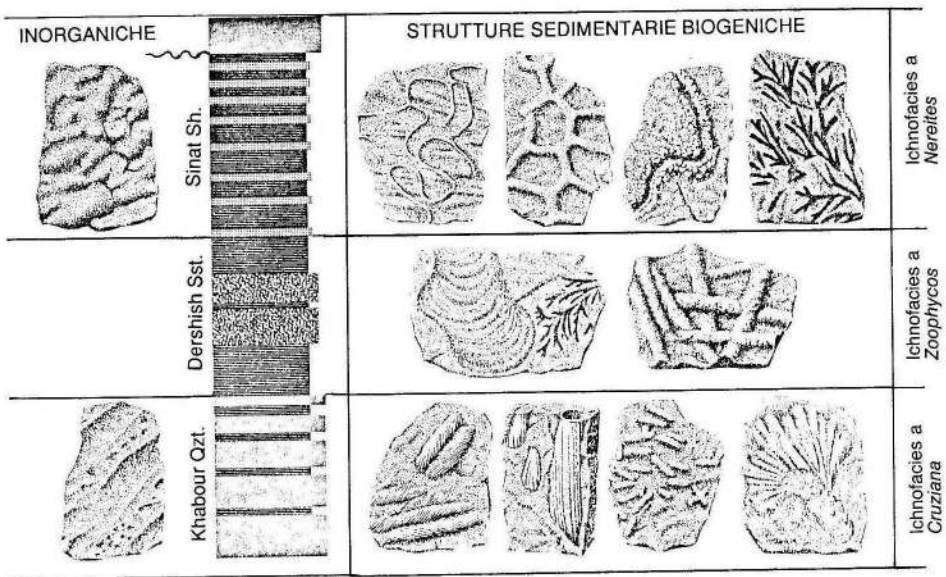


Fig. 7.49 – Variazione verticale delle associazioni a icnofossili riscontrata in una serie flyscioide del Paleozoico dell'Iran. La successione delle ichnofacies ha permesso di stabilire che si è avuto un approfondimento del bacino di sedimentazione nel tempo. Si noti come le strutture biogeniche (a destra) non devono essere confuse con le strutture inorganiche (a sinistra) (da Seilacher, 1964, con modifiche).

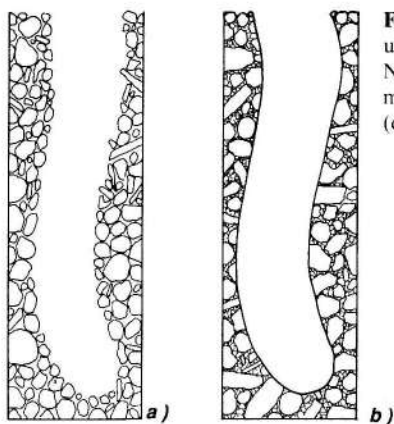


Fig. 7.50 – Differenza tra una struttura di abitazione costruita in un sedimento calcareo incoerente (a) o in una roccia calcarea (b). Nel primo caso i grani che compongono la roccia sono integri mentre nel secondo caso sia i grani sia il cemento appaiono tagliati (da Ekdale *et al.*, 1984, con modifiche).

5) Ichnofacies a *Zoophycos* (fig. 7.48e). È indicativa di fondali fangosi o fangoso-sabbiosi dell'ambiente di transizione tra la zona litorale e quella batiale ma può essere presente anche nella zona abissale. La diversità delle forme presenti è poco elevata e a volte questa ichnofacies è rappresentata solo da *Zoophycos*. L'associazione è costituita quasi esclusivamente da fodinichnia (*Zoophycos*, *Chondrites*, *Lorenzina*) mentre pascichnia e repichnia sono piuttosto rari.

6) Ichnofacies a *Nereites* (fig. 7.48f). È tipica di substrati mobili depositati a grande profondità, dalla zona batiale all'abissale, in acque prevalentemente calme ma ossigenate. È una ichnofacies caratterizzata da elevata diversità ma da limitata abbondanza. Tipiche le piste di pascolo ad andamento sinuoso (*Nereites*, *Helmintoida*, *Taphrhelminthopsis*) e le strutture agroalimentari (*Paleodictyon*, *Spirorhaphe*, *Cosmorhaphe*, ecc.) che generalmente si trovano in iporilievo convesso nei piani di stratificazione di torbiditi. Le tane verticali sono praticamente assenti.

Le tre ichnofacies rimanenti (*Glossifungites*, *Trypanites*, *Teredolites*) sono rispettivamente esclusive dei substrati consolidati, cementati e xilici.

7) Ichnofacies a *Glossifungites* (fig. 7.48g). Caratterizza substrati coerenti non litificati di acque litorali o sublitorali. È costituita da tane verticali cilindriche, a forma di U o moderatamente ramificate. Più rare sono le strutture di riequilibrio come *Diplocraterion*.

8) Ichnofacies a *Trypanites* (fig. 7.48h). È tipica di substrati marini litificati come coste rocciose calcaree, reefs (scogliere coralline), hardgrounds ma è stata segnalata anche in argille dure o in depositi di torba. È più frequente nella zona litorale ma non bisogna dimenticare che fori di litodomi sono stati segnalati fino a 60 m di profondità. È composta prevalentemente da domichnia costituiti in gran parte da perforazioni verticali cilindriche, svasate o a forma di U prodotte da bivalvi (litodomi), echinidi, vermi perforanti, spugne clionidi.

Per distinguere se una struttura di abitazione è stata costruita nel sedimento carbonatico non ancora cementato o in un sedimento già litificato (hardground, beachrock) può non essere sufficiente l'analisi degli organismi infaunali. Talora, infatti, organismi perforatori possono intanarsi anche in substrati consolidati (e non cementati). L'analisi più oggettiva per risolvere questo problema consiste nell'esame al microscopio dei grani della roccia lungo il margine della tana. Se i grani sono integri, si può dedurre che la tana è stata ricavata nel sedimento incoerente, se invece sono tagliati allora si arriva alla conclusione che la perforazione è stata sicuramente prodotta nel sedimento già litificato (fig. 7.50).

9) Ichnofacies a *Teredolites* (fig. 7.48i). È tipica dei legni sommersi o spiaggiati (substrati xilici). È costituita quasi esclusivamente da fori di *Teredo* che possono preservarsi per litificazione del materiale detritico che li ha riempiti. Differisce dalle associazioni dei substrati litoidi in quanto il substrato è flessibile, biodegradabile e combustibile.

7.7 – SIGNIFICATO STRATIGRAFICO E PALEOBIOGEOGRAFICO

Gli icnofossili non hanno generalmente importanza stratigrafica dal momento che molte forme persistono immutate nel tempo; basti citare l'esempio degli icnogeni *Planolites* e *Paleodictyon*, il primo noto dal Precambriano terminale al Quaternario (fig. 5.32) e il secondo dall'Ordoviciano ad oggi (fig. 7.51). Esistono però delle eccezioni come gli icnotaxa esclusivi del Vendiano, l'associazione a *Phycoides pedum* che indica la base del Cambriano (§ 5.5.4c₂) e certe tracce utilizzate come fossili guida a livello regionale o locale. Ad esempio in Europa gli icnogeni *Astropolithon* (fig. 7.27b), *Syringomorpha* e *Plagiogmus* sono esclusivi del Cambriano inferiore, l'icnospecie *Arenicolites franconicus* si trova solo nel Trias medio della Germania meridionale ed il coprolite *Tomaculum* è limitato ai sedimenti ordoviciani dell'Europa (Crimes, 1975). Anche *Cruziana*, un repichnia di trilobite, con le sue numerose specie tutte di breve durata temporale, è stata usata con successo per datare sequenze terrigene continue prive di qualsiasi altro fossile (Seilacher, 1970) (fig. 7.52); le orme di rettili arcosauri hanno inoltre permesso di abbozzare una stratigrafia di sequenze continentali triassiche ed eogiurassiche (fig. 7.53) (Haubold, 1986).

In certi casi le piste evidenziano una evoluzione comportamentale di organismi bentonici durante il tempo che, se non può essere utilizzata in biostratigrafia, può dare comunque indicazioni utili. È questo il caso di alcuni tipi di piste meandriche,

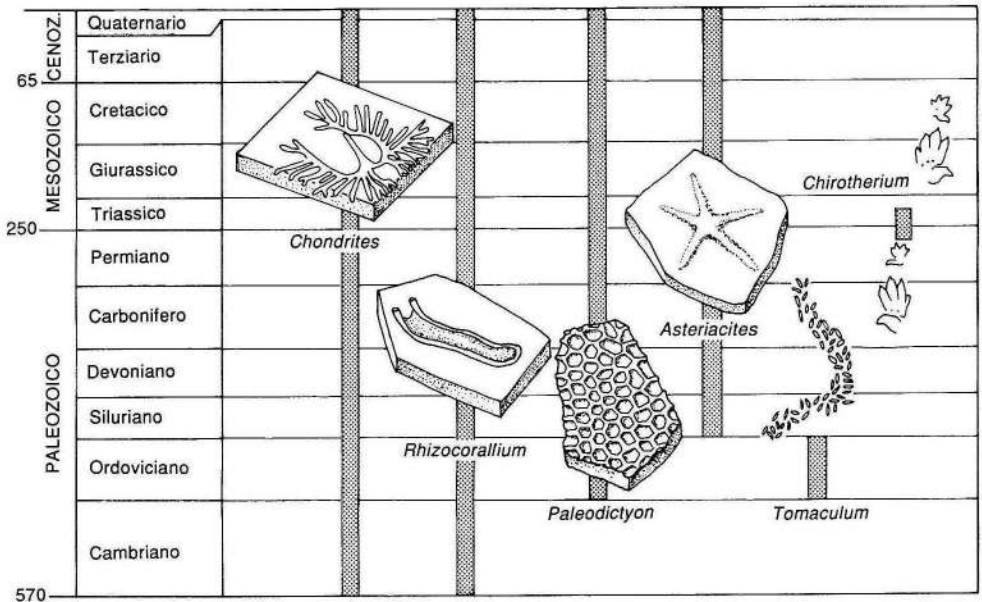


Fig. 7.51 – Distribuzione stratigrafica di alcuni tipi di icnofossili (compilato da diversi autori).

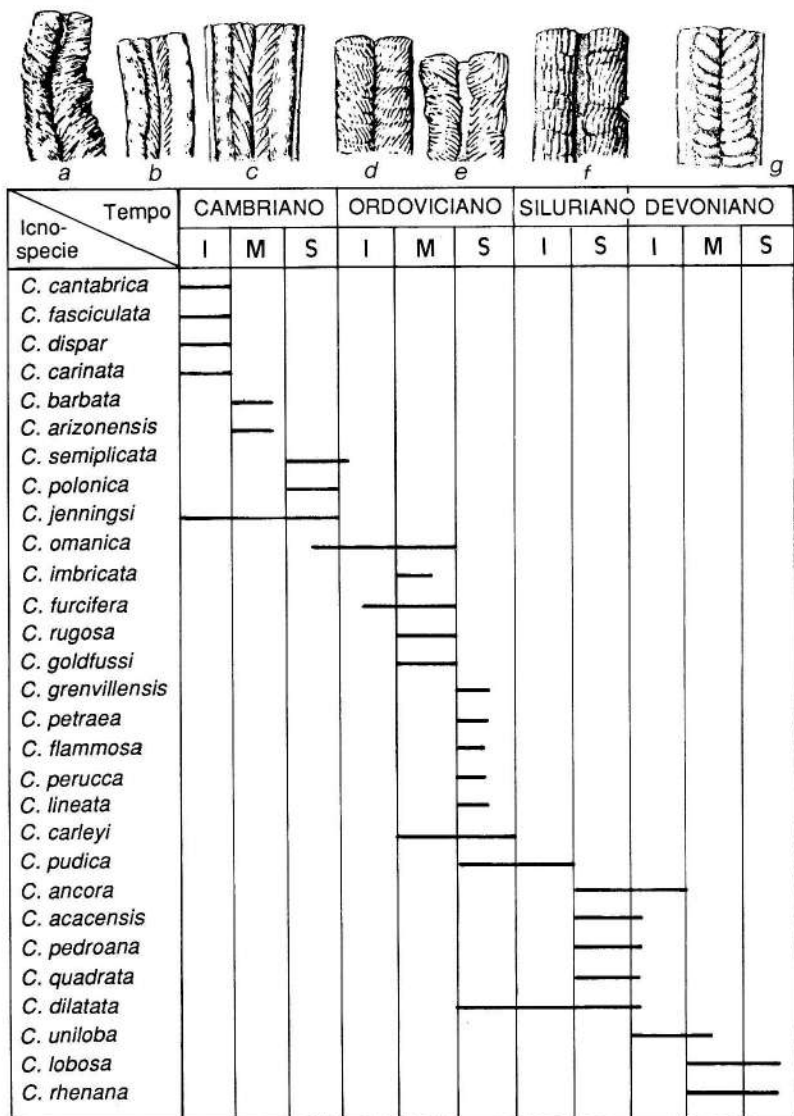


Fig. 7.52 – Distribuzione stratigrafica delle principali specie dell'icnogenere *Cruziana*. Nella parte superiore della figura sono rappresentate alcune delle icnospecie più significative: a, *C. fasciculata*; b, *C. arizonensis*; c, *C. semiplicata*; d, *C. rugosa*; e, *C. petraea*; f, *C. acacensis*; g, *C. lobosa* (da Seilacher 1970 e Crimes, 1975 con modifiche).

che presentano un mutamento nella geometria dei meandri attraverso il tempo. Le piste sono infatti generalmente irregolari e primitive nelle formazioni più antiche e più perfezionate ed evolute in quelle più recenti (fig. 7.54).

Le tracce fossili possono avere anche un importante significato paleobiogeografico. Così ad esempio la scoperta di orme di dinosauri a latitudini molto elevate (Cretacico delle Isole Svalbard, circa 75-80° di latitudine Nord) ha fornito elementi sia per la ricostruzione di climi del passato sia per ricostruire lo spostamento verso Nord di placche (o microplacche) continentali (Heintz, 1963; Edwards M., Edwards R. & Colbert E.H., 1978).

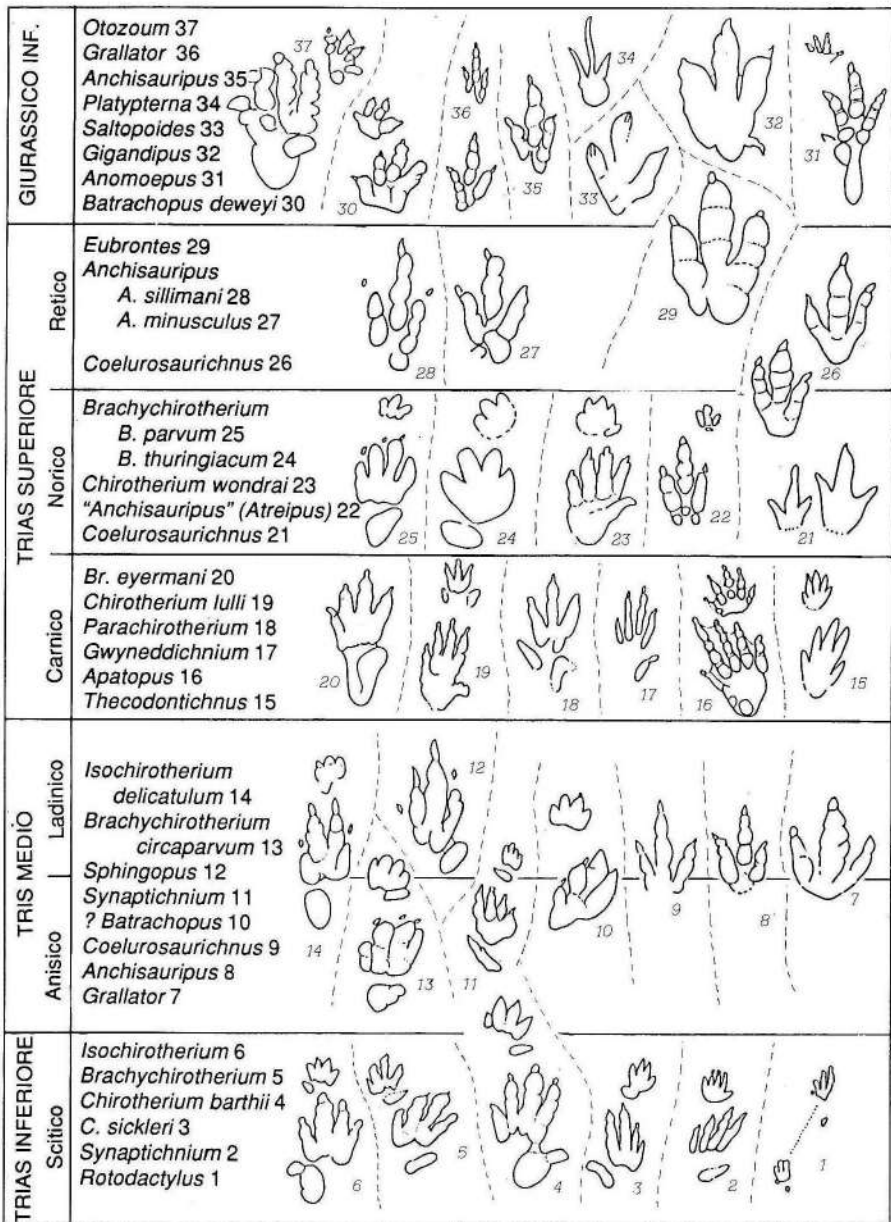


Fig. 7.53 – Distribuzione stratigrafica dei principali tipi di orme di rettili arcosauri nel Triassico e nel Giurassico inferiore dell'Europa e del Nordamerica (da Haubold, 1986, con modifiche).

7.8 – TRACCE FOSSILI E SEDIMENTOLOGIA

Le tracce fossili sono considerate strutture sedimentarie biogeniche e quindi di competenza sia della paleontologia sia della sedimentologia. Le tracce fossili riflettono infatti, per definizione, sia la dinamica dell'ambiente di sedimentazione, come le strutture sedimentarie fisiche, sia l'etologia dell'organismo che le ha prodotte.

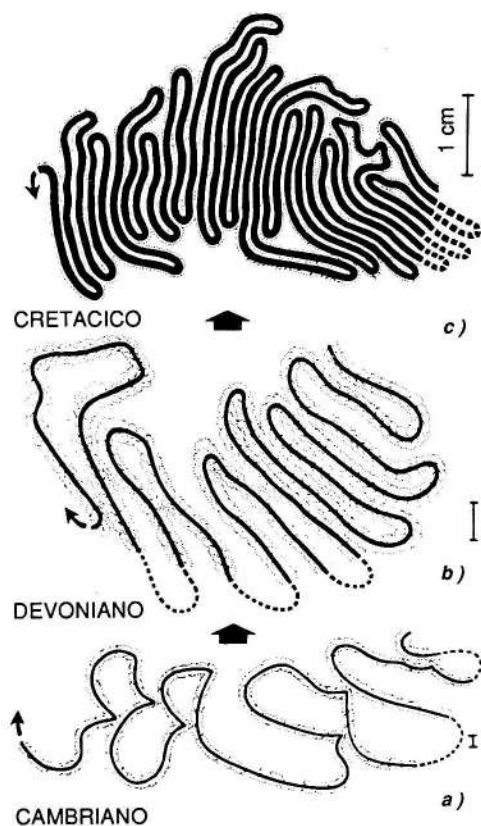


Fig. 7.54 – Evoluzione di piste meandriformi (*Nereites-Helminthoidea*) attraverso il tempo. In *a* la pista è molto primitiva e irregolare, in *b* la geometria dei meandri assume un ordine più preciso e in *c* la pista è nettamente più perfezionata nel senso che la superficie è stata sfruttata al massimo (da Frey & Seilacher, 1980, con modifiche). Tuttavia, il recente ritrovamento di piste complesse già nel Siluriano inferiore sembra contraddire l'ipotesi di una ottimizzazione delle piste meandriformi nel tempo (Crimes & Fedonkin, 1944).

Una prima e immediata applicazione dello studio delle tracce fossili in sedimentologia riguarda la possibilità di risalire alla velocità di sedimentazione o di riconoscere eventuali fenomeni di erosione del substrato. Gli organismi bentonici infaunali mantengono generalmente una comunicazione permanente con l'interfaccia acqua-sedimento e la loro profondità di intanamento è controllata generalmente da questa esigenza. Ad esempio, nel caso dei bivalvi infaunali la profondità di intanamento dipende dalla lunghezza del sifone inalante. Un aumento più o meno intenso e improvviso della velocità di sedimentazione che porta ad un seppellimento dell'organismo (o delle sue strutture di comunicazione con l'interfaccia acqua-sedimento) provoca o la morte o il tentativo da parte dell'organismo di ripristino della profondità ottimale nel substrato (equilibrichnia; § 7.3.7); analogamente, i fenomeni di erosione possono esumare gli organismi infaunali che per sopravvivere devono rapidamente riportarsi alla profondità ottimale. Le figure di «re-equilibrio» che si formano in caso di erosione o di rapida sedimentazione sono diverse e ben distinguibili (fig. 7.41).

Quando l'organismo (es. un bivalve) si infossa in condizioni di stabilità del fondo, la tana acquisisce una forma subconica, con traverse concave verso il basso, in quanto l'approfondimento corrisponde al suo graduale accrescimento (fig. 7.41a). In caso di elevata velocità di sedimentazione l'organismo, che deve rapidamente ristabilire le comunicazioni con l'interfaccia acqua-sedimento, lascia una tana subcilindrica, con traverse ad andamento concavo verso l'alto (fig. 7.41b). In caso di erosione del fondo, l'organismo per evitare, o per prevenire il disseppellimento, approfondisce la sua tana

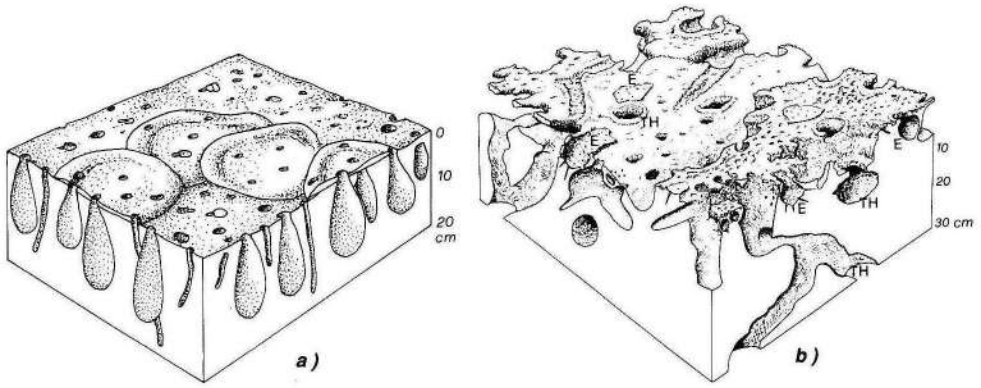


Fig. 7.55 – Due esempi di Hardgrounds: in *a* la superficie di omissione è stata in parte ricoperta da bivalvi incrostanti (ostree) ed attraversata da diversi tipi di organismi perforanti dei quali rimangono solo le tane; in *b* la superficie è stata interessata solo da tracce fossili impostatesi sia anteriormente alla litificazione come *Thalassinoides* (Th) sia successivamente come *Entobia* (E) (da Bromley, 1975 e da Ekdale, Bromley e Pemberton, 1984, con modifiche).

che assume una forma subcilindrica con traverse concave verso il basso (fig. 7.41c).

L'associazione, o comunque la concentrazione in un certo livello di piste e gallerie (fig. 7.41d₁, d₂), permette di ipotizzare una fase di diminuzione del tasso di sedimentazione che generalmente dovrebbe portare ad una concentrazione della sostanza organica. Una situazione caratterizzata da un basso tasso di sedimentazione e una distribuzione «uniforme» delle sostanze organiche porta ad una intensa attività di

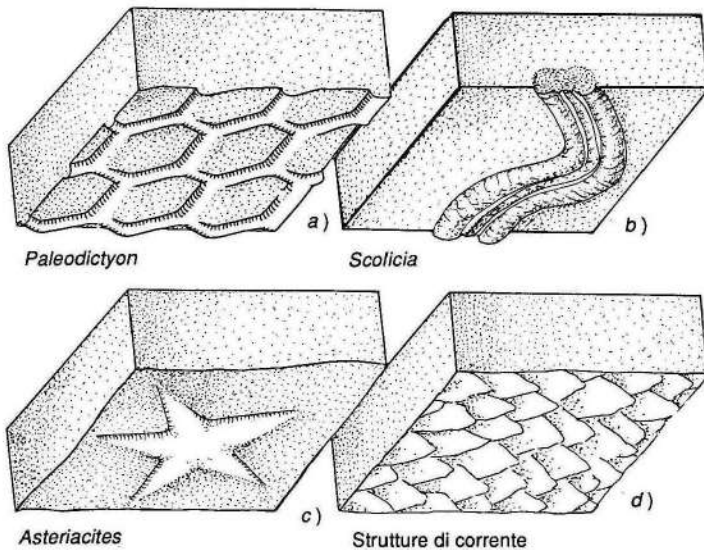


Fig. 7.56 – Gli icnofossili si rinvencono spesso come iporilievi convessi alla base di strati arenacei (*a*, *b*, *c*) e forniscono un criterio valido per stabilire se gli strati sono diritti o rovesciati. Le «tracce» rappresentate in *d* sono interpretabili come strutture di corrente («flute casts») e, ovviamente, non vanno confuse con gli icnofossili.

rimaneggiamento da parte dei detritivori e dei depositivori che causa una completa obliterazione delle strutture sedimentarie fisiche (laminazione, stratificazione, ecc.). Questa situazione rientra nel caso della *bioturbazione deformativa* (Finestra 7.1) che può portare ad una completa omogeneizzazione del sedimento.

Le tracce fossili sono di grande utilità anche per riconoscere le superfici di omissione (non deposizione). L'interruzione del processo di sedimentazione può causare il consolidamento o la litificazione sinsedimentaria del substrato (*hardground*) che viene colonizzato da organismi perforanti (briozoi, vermi, serpulidi, bivalvi, spugne clionidi, ecc.) o incrostanti (briozoi, policheti, ostreidi, ecc.) (fig. 7.55). Le tracce lasciate dagli organismi perforanti e incrostanti costituiscono dunque una prova molto importante del consolidamento o della litificazione sinsedimentaria del substrato (§ 7.6). Lo studio delle tracce di bioerosione (§ 2.4.2) integrato da quello dei resti fossili, può spesso consentire di ricostruire le diverse fasi di colonizzazione dell'*hardground*.

Un'ultima utilizzazione di «routine» delle tracce fossili riguarda la determinazione della polarità degli strati arenacei, in particolare nelle sequenze torbiditiche. La base dello strato è infatti facilmente individuabile perché caratterizzata da iporilievi convessi (figg. 7.22; 7.56a-c) che costituiscono la «registrazione» delle tracce della parte superiore dello strato pelitico sottostante. Questa operazione è basilare per stabilire la polarità di una successione stratigrafica.

Infine, è anche importante sottolineare che gli icnofossili non vanno confusi con le strutture fisiche, in particolare le impronte di corrente come *flute-casts*, *groove-casts*, *ripple-marks*, ecc., che si trovano frequentemente nelle serie torbiditiche alla base degli strati arenacei (fig. 7.56d) e con le quali a volte l'icnofossile è associato (fig. 7.40a).

FINESTRA 7.1 — LA BIOTURBAZIONE *

Non solo con la sua morte un animale può fornire utili informazioni al paleontologo ma, fortunatamente, esso è in grado di regalarci preziose testimonianze già durante la sua vita. Nel momento infatti in cui si muove, si nutre, scava la propria tana o si riproduce, esso interagisce fisicamente e chimicamente con il sedimento su cui o entro il quale vive, producendo tracce potenzialmente fossilizzabili. Il termine *bioturbazione* (Richter, 1936, 1937, 1952) indica appunto l'insieme dei processi biologici, fisici e chimici che alterano la struttura originaria dei sedimenti costruendo nel contempo nuove figure. Gli effetti della bioturbazione sono vari. Accanto ad una rimobilizzazione del sedimento e ad una variazione della sua granulometria apparente (per esempio mediante agglomerazione delle particelle stesse del sedimento), molte proprietà fisiche del substrato vengono variate, prime fra tutte la densità, la coesione ed il contenuto d'acqua.

Seguendo Schäfer (1956) vengono distinte una *bioturbazione deformativa* se le strutture prodotte dall'animale non mostrano una forma ben definita, ed una *bioturbazione figurativa* se vengono prodotte invece figure ben precise e facilmente riconoscibili.

I principali attori della bioturbazione sono gli invertebrati marini bentonici (molluschi, anellidi ed artropodi); la loro azione è maggiore appena sotto l'interfaccia acqua/sedimento ma arriva a rimescolare in media spessori di 30 cm e, in casi eccezionali, può arrivare a due metri (Weaver & Schultheiss, 1983).

* A. Ferretti.

Nell'ambito dei sedimenti pelagici attuali vengono distinti tre strati, procedendo dalla superficie verso l'interno (Berger *et al.*, 1979):

a) *strato rimescolato* (*mixed layer*) completamente bioturbato ed omogeneizzato, ad opera soprattutto della fauna interstiziale che vive entro la porosità del sedimento (meiofauna);

b) *strato di transizione* (*transition layer*) ove agiscono organismi fossatori più profondi e in cui predominano tane suborizzontali e verticali;

c) *strato storico* (*historical layer*) ove non agiscono più organismi bioturbanti (fig. 7.57).

Le strutture prodotte entro lo strato rimescolato superficiale raramente si conservano a causa della bassa resistenza al taglio del sedimento e del continuo rimaneggiamento biogenico. Successivamente poi, col procedere della sedimentazione, si ha una migrazione verso l'alto dei tre strati, e lo strato rimescolato «diviene» lo strato di

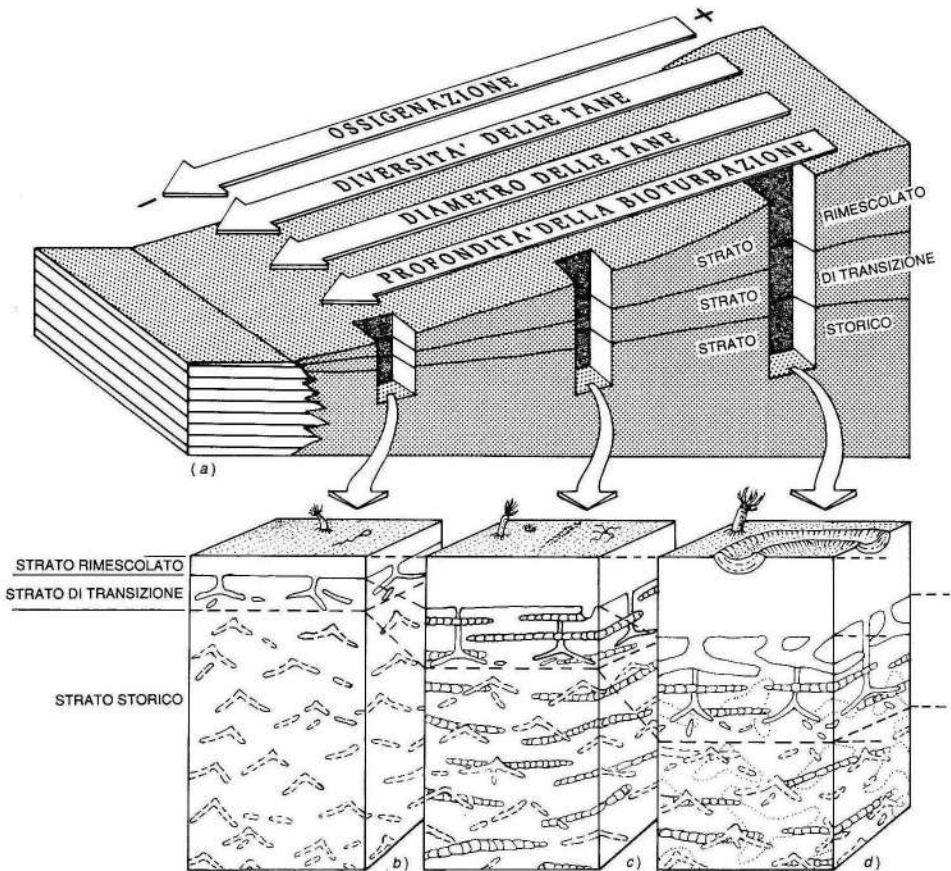


Fig. 7.57 – Zonazione verticale dell'intervallo bioturbato in substrati pelagici a granulometria fine. A tratteggio sono indicate le vecchie tracce di bioturbazione ora facenti parte dello strato storico ma in realtà ereditate dai livelli sovrastanti (strato rimescolato e strato di transizione) con il procedere della sedimentazione e la loro conseguente migrazione verso l'alto. La figura mostra anche il variare della diversità, delle dimensioni e della profondità di penetrazione delle tane (modificando di conseguenza anche gli spessori di tre livelli) al diminuire dell'ossigenazione dell'ambiente (d-b), fino a giungere alla situazione anossica con assenza di bioturbazione (a) (da Savrda & Bottjer, 1989, con modifiche).

transizione e tende a registrare le tane degli organismi fossatori che superano lo strato superficiale; a sua volta il «vecchio» strato di transizione diviene lo strato storico dove non agiscono più gli organismi bioturbanti (Ekdale *et al.*, 1984; Savrda & Bottjer, 1989) (fig. 7.57).

L'estensione verticale della zona bioturbata dipende dall'interazione di un numero elevato di fattori biologici, chimici e fisici e in particolare dai tipi di organismi bioturbanti, dalla densità delle loro popolazioni, dalla granulometria, porosità e contenuto in acqua del substrato, dal livello di energia meccanica dissipata nell'ambiente, dal tenore di ossigeno, dalla velocità di sedimentazione, dalla profondità e da tanti altri fattori ancora, che sono gli stessi che influenzano la sopravvivenza delle comunità bentoniche. Fondamentale, poi, nel determinare l'estensione verticale della bioturbazione è la posizione della superficie $Eh = 0$ (§ 6.10.5; fig. 6.23); la quantità di ossigeno disponibile è essenziale anche nel riconoscere la distribuzione orizzontale delle tracce e della bioturbazione in generale. L'assenza di fenomeni di bioturbazione è quasi sempre una testimonianza di condizioni asfittiche nell'ambiente o nel sedimento. Zone del fondo completamente anossiche sono infatti caratterizzate da laminazioni assolutamente indisturbate correlabili su grandi distanze (fig. 7.57).

Talora però anche l'azione bioturbante degli organismi può a sua volta tradursi in una vera e propria stratificazione (fig. 7.58, frecce inferiori), definita *biogenica* (Mel-dahl, 1987), quale quella prodotta da alcuni gamberi e vermi policheti che rimaneggiano il fondo fine e producono una struttura a celle convettive con il materiale grossolano alla base e quello più fine alla sommità. Va inoltre considerato che la stessa presenza di un organismo e la sua attività vengono ad interagire oltre che col sedimento, anche con gli altri individui che popolano il substrato. Specie diverse di organismi possono ad esempio condividere la stessa tana; alcuni gamberi tropicali degli oceani Indiano e Pacifico, con una debole vista, vengono avvertiti di eventuali pericoli occorrenti in prossimità della loro tana dal movimento improvviso di pesci ospitati nella parte superiore della tana stessa, a loro volta incapaci di scavare una propria abitazione (Magnus, 1967; Karplus *et al.*, 1972, 1974; Bromley, 1990). Non sempre però si hanno mutui vantaggi; pensiamo, per esempio, alla modalità di nutrizione di certi organismi detritivori, che rimettono in sospensione grandi quantitativi di sedimento. Queste nubi di fango rimobilizzato sono nocive perchè possono intasare le

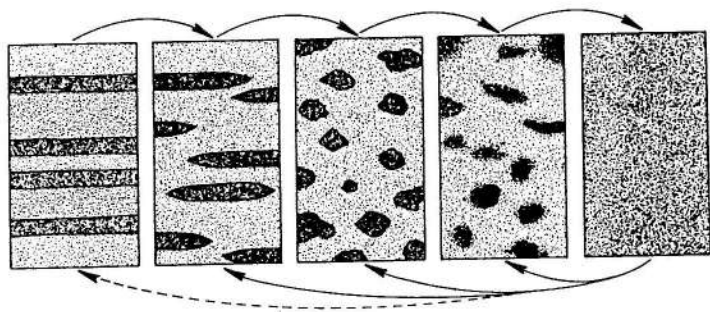


Fig. 7.58 – Lo schema mostra come la bioturbazione possa portare gradualmente alla omogeneizzazione del sedimento distruggendo laminazione e stratificazione (frecce superiori). È tuttavia possibile che anche un sedimento originariamente omogeneo possa, in seguito alla bioturbazione, presentare chiazze più o meno regolari (frecce inferiori) o addirittura dare luogo ad una stratificazione biogenica (frecchia inferiore a tratto) (da Moore & Scruton, 1957, con modifiche).

delicate strutture filtratrici degli organismi sospensivori, fino a giungere ad una vera e propria incompatibilità tra i due gruppi (*amensalismo*) (Cap. 6.14.6b₁).

Lo studio degli effetti della bioturbazione si svolge solitamente su due fronti (Carney, 1981). Da un lato si cerca di descrivere in modo qualitativo gli aspetti della bioturbazione, dall'altro invece si ricercano opportuni modelli matematici che possano riprodurre le traiettorie seguite dalle particelle del sedimento sottoposte al rimescolamento. Un primo modello descrittivo venne proposto da Moore & Scruton (1957), i quali sia sulla base di osservazioni dirette di sedimenti attuali sia simulando esperimenti in acquari, valutarono qualitativamente l'intensità della bioturbazione mediante l'alterazione subita da un'ipotetica originaria e regolare stratificazione, che passava, con il procedere della bioturbazione, ad una stratificazione irregolare via via fino ad un deposito omogeneizzato (fig. 7.58, frecce superiori). La stessa variazione si osserva, in generale, procedendo dalla costa verso il mare aperto, grazie alla maggiore stabilità dei fondali ed alla minore energia qui dissipata. Nelle zone più prossime alla costa l'azione del moto ondoso e quella delle correnti favoriscono la conservazione delle strutture originarie del sedimento mentre più al largo, di regola, grazie al minore apporto sedimentario e alla ridotta azione delle correnti, predomina l'effetto della bioturbazione che tende ad omogeneizzare il sedimento.

Nello studio con modelli matematici sugli effetti della bioturbazione vengono presi preferibilmente in considerazione ceneri vulcaniche e microtectiti la cui deposizione può essere considerata pressoché istantanea. Nelle aree in cui la bioturbazione è attiva queste particelle non sono mai ritrovate in sottili livelli, come ci si aspetterebbe, ma risultano disperse nel sedimento. Queste ricerche dimostrano in modo ineccepibile il ruolo della bioturbazione come fondamentale fattore sedimentario; è tuttavia poco probabile che i modelli matematici possano riprodurre integralmente la complessità e la casistica di questo fenomeno.

Guida bibliografica

- (1) BROMLEY, R.G. (1990), *Trace Fossils: Biology and Taphonomy*, Unwin Hyman, London, 1-280.
- (2) CRIMES, T.P., HARPER, J.C. (eds.) (1970), *Trace Fossils 1*, Seel House Press, Liverpool, 1-547.
- (3) CRIMES, T.P., HARPER, J.C. (eds.) (1977), *Trace Fossils 2*, Seel House Press, Liverpool, 1-351.
- (4) EKDALE, A.A., BROMLEY, R.G., PEMBERTON, S.G. (1984), *Ichthyology*, SEPM Short Course n. 15, 1-317.
- (5) FREY, R.W. (ed.) (1975), *The Study of Trace Fossils*, Springer Verlag, Berlin, 1-362.
- (6) GILLETTE, D.D., LOCKLEY, M.G. (eds.) (1989), *Dinosaur Tracks and Traces*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1-454.
- (7) HÄNTZSCHEL, W. (1975), *Trace Fossils and Problematica*, «Treatise on Invertebrate Paleontology-Part W-Miscellanea, Supplement 1», Geol. Soc. America and Univ. Kansas Press, W1-W269.
- (8) LEONARDI, G. (ed.) (1987), *Glossary and manual of tetrapod footprint palaeoichnology*, DNMP, Brasilia, 1-75.
- (9) MILLER, M.F., EKDALE, A.A., PICARD, D. (eds.) (1984), *Trace Fossils and Paleoenvironments: marine carbonate, marginal marine terrigenous and continental terrigenous settings*, «Jour. Paleont.», 58, 283-297.
- (10) THULBORN, T. (1990), *Dinosaur Tracks*, Chapman and Hall, London, 1-410.