

## IL VALORE STRATINOMICO DELLE TRACCE FOSSILI NEGLI STRATO-EVENTO (EVENT BED) DEL REGISTRO GEOLOGICO: ESEMPI SIGNIFICATIVI DA ITALIA E SPAGNA

PAOLO MONACO\*, JESUS E. CARACUEL\*\*

\* Dipartimento di Scienze della Terra, Università degli Studi di Perugia, (Italy), Piazza Università 1- 06100 Perugia, Italia, e-mail: [pmonaco@unipg.it](mailto:pmonaco@unipg.it)  
\*\* Dpto. Ciencias de la Tierra y del Medio Ambiente, Universidad de Alicante, Apdo. 99, 03080 Alicante, Spain, e-mail: [jesus.caracuel@ua.es](mailto:jesus.caracuel@ua.es)

**Key words:** Stratigraphy, trace fossils, event beds, Italy

### RIASSUNTO

Viene evidenziato il valore stratigrafico delle tracce fossili, prodotte da organismi in ambiente marino, negli strati evento del registro geologico. Numerosi sono gli esempi di ritrovamenti significativi, molti dei quali totalmente inediti, provenienti da strati evento del Mesozoico e del Terziario dall'Italia e dalla Spagna. Si possono individuare essenzialmente 6 classi, utilizzando la classificazione di Martinsson rivista ed ampliata, che servirà anche come ipotesi di lavoro per studi futuri: 1) hypichnia *sensu stricto*, o sistema di tracce ereditate da fasi precedenti e preservate alla base dello strato come riempimento; 2) falsi hypichnia (endichnia discendenti), intendendo quelle tracce che si vanno ad originare all'interno dello strato discendendo progressivamente fino alla posizione di hypichnia; 3) endichnia *sensu stricto*, raggruppando molte tracce differenti che si originano all'interno dello strato a varie posizioni; 4) endichnia ascendenti, che dall'interno tendono a salire verso la superficie in funzione delle variazioni dei regimi di sedimentazione; 5) crossichnia o colonizzatori multistrato che attraversano indifferentemente più strati diversi; 6) epichnia, quando si collocano al tetto dello strato e spesso comprendono le tracce lasciate da organismi vagili che si spostano o stazionano sul fondo marino. Vengono inoltre riportati alcuni esempi di *ichnoguilds* (corporazioni di tracce) e di *ichnottering* (zonazione verticale delle tracce fossili). Gli esempi dimostrano che le corporazioni zonate si originano al variare di certe ben precise condizioni nell'ambito dello strato-evento, lasciando tuttavia aperti un gran numero di interrogativi sugli organismi responsabili e sulle condizioni del contesto ambientale. L'analisi stratigrafica rappresenta una via maestra per approfondire la suddivisione delle ichnofacies, il cui utilizzo attualmente non è di facile e diretta applicazione in campagna, ed è forse uno strumento tra i più promettenti per la comprensione del significato ambientale dei depositi bioturbati nel registro geologico.

### ABSTRACT

The stratigraphy of trace fossils of marine environment may be re-evaluated, considering their important preservation potential and peculiar position in event beds of sedimentary rocks. This study of stratigraphic value in some event beds of the geological record represents a potential promising way for future analyses. Several examples from Mesozoic and Tertiary of Italy and Spain are here reported, allowing a subdivision of 6 stratigraphic classes, increasing the classification introduced by Martinsson, as follows: 1) hypichnia *sensu stricto*, which represent a family of trace fossils which are pre-depositional and are preserved as infilling at the sole of beds; 2) doubtful hypichnia (downward oriented endichnia), representing traces which may be preserved at the soles of beds but clearly post-depositional and downward distributed, reaching sporadically also the hypichnia position; 3) endichnia *sensu stricto*, which are burrows created directly inside the bed but distributed at various levels; 4) shallowing-up endichnia, which are burrows which change their position according to the increase in sedimentation rates, following also abrupt changes in the sedimentary context; 5) crossichnia or multilayer colonizers which cross many beds, indifferently distributed and no sensitive to lithologic changes; 6) epichnia, which groups a family of diversified traces produced by vagile organisms distributed directly on the sea-floor mainly for nutritional strategies. Some examples of *ichnoguilds* and *tiers* have also here reported, although many of those introduce a lot of open and unsolved questions concerning organisms and their strategies in modern oceans, which may be solved only with detailed analyses and direct observations on the sea-floor. The stratigraphic study of bioturbated event beds is particularly important in Geology for better characterize the ichnofacies subdivisions which actually are not easily and directly detectable in the field and may be the master way for understanding many environmental processes in the marine realm.

## INTRODUZIONE

Come insegna l'Icnologia la traccia di un organismo è una struttura prodotta in stretto contatto con il sedimento e ricalca l'attività di una intera vita o il comportamento sporadico di uno o più animali. La traccia fossile è l'equivalente fossilizzato e la Paleocnologia è la disciplina che si occupa di investigare le tracce fossili nel registro geologico. I paleocnologi hanno pertanto il compito di classificare in modo sistematico la moltitudine degli icnotaxa, raggruppandoli secondo una classificazione sistematica autonoma (detta paratassonomica). L'intento primario è, tra gli altri, di ricostruire il comportamento degli organismi produttori di tracce e di riconoscere il contesto stratigrafico, paleoambientale ed ecologico degli animali che vivono in stretto contatto con il sedimento. A questo proposito è stata definita, attorno agli anni '60 del secolo scorso, osservando le alterazioni subite dal sedimento, una completa classificazione comportamentale comprendente una decina di classi. Le classi, dette ichnia, possono fossilizzarsi al pari di qualunque altro resto scheletrico, e tra esse si possono evidenziare ad esempio le tracce di fuga (fuginichnia), di equilibrio (equilibrichnia), di abitazione (domichnia), di ricerca di cibo (fodinichnia), le strutture geometriche per intrappolare microrganismi (agrichnia) e molte altre (Seilacher, 1964; Bromley, 1996, pag. 190). Queste classi comportamentali danno precise indicazioni ambientali al Geologo di terreno. Per quanto riguarda i sedimenti marini risultano particolarmente abbondanti e diversificate le tracce fossili di organismi infaunali (per lo più invertebrati tra cui vermi, bivalvi, echinodermi, crostacei, eccetera), di cui gli scrittori si occupano da alcuni anni, avendo a disposizione numerosi esempi in Italia e Spagna, e dei quali alcuni di essi, provenienti dal Vicentino, sono stati già parzialmente illustrati in un precedente articolo di questa collana (Monaco, 2002). Particolarmente interessante è poi l'espressione morfologica e stratinomica di una traccia fossile, ossia la sua collocazione all'interno (o all'esterno) di uno strato, posizione che riflette anche un preciso significato ambientale. Il presente studio, a carattere essenzialmente preliminare, cercherà di investigare le modalità di preservazione stratinomica di alcune tracce fossili al fine di mettere in evidenza perché alcune di esse sono potenzialmente utili e sono ben preservate, mentre altre invece sono di minore utilità e spesso mal si preservano. Inoltre si cercherà di evidenziare perché è così importante l'orientazione nella stratinomia (esempio le reti orizzontali o i sistemi di pozzi verticali), e perché certe tracce si preservano meglio in seguito ai processi diagenetici. Il valore stratinomico di uno o più strati-evento differenti è quindi di fondamentale importanza per ricostruire i processi stratigrafico-sedimentari nelle Scienze della Terra.

## IL PUNTO DI PARTENZA: LO STRATO-EVENTO

Lo studio stratinomico parte dall'elemento base che è lo "strato-evento" (*event bed*). L'*event bed*, nel senso dato recentemente da alcuni autori (Einsle, *et al.*, 1991b), è qualcosa di più di un semplice strato, in quanto ricalca un vero

e proprio evento deposizionale, unico e irripetibile, spesso improvviso, ma in molti altri casi di lenta durata. Esso, sebbene fisicamente sia costituito da un corpo finito di roccia stratificata, differisce tuttavia da tutti gli altri strati sottostanti e sovrastanti (in genere banalmente sovrapposti) per il fatto di riflettere qualcosa di speciale, un evento appunto che può essere quantificato, definito e diversificato da tutti gli altri che in modo monotono lo hanno preceduto o seguito nel tempo. Prendiamo ad esempio il punto centrale di un bacino di sedimentazione marina, molto lontano dai depocentri degli apporti detritici provenienti dai margini o dalle zone circostanti rialzate. In condizioni marine normali la sedimentazione autoctona sarà dominata dai processi tipici di decantazione del materiale fine direttamente dalla colonna d'acqua, che porteranno ad un accumulo più o meno consistente di melme carbonatiche o silicee con una frazione più o meno importante di materiale organico e terrigeno. La decantazione monotona di materiale più calcareo e alternativamente materiale più argilloso seguirà le leggi della ritmostratigrafia (Einsle, *et al.*, 1991b), che sembra riflettere, anche nelle piane abissali, i ben conosciuti cicli astronomici di Croll-Milankovitch: soprattutto quelli di precessione degli equinozi (circa 20 Ka) e di eccentricità dell'orbita terrestre (a breve e lungo termine di circa 100-400 ka), in quanto i cicli di inclinazione dell'asse terrestre (circa 40 Ka) sembrano risultare assai meno riconoscibili rispetto agli altri due nei sedimenti pelagici profondi. Il meccanismo ripetitivo andrà producendo una serie di ritmi uguali di coppie marna-calcare, generalmente (ma non sempre) molto simili in spessore che riflettono le variazioni climatiche (insolazione) e quindi la produttività globale nel bacino. Il prodotto finale sarà la classica ritmite marna-calcare che si preserverà quando tali coppie vengono ad essere sottoposte al seppellimento di altro sedimento e sottoposte ad una serie di processi diagenetici. La ritmite marna-calcare è quindi la tipica deposizione autoctona che si sviluppa al centro di un bacino non soggetto ad apporti gravitativi che in qualche modo possano sconvolgere la ritmicità, ed in cui le caratteristiche della colonna d'acqua e i valori di subsidenza si mantengono costanti per un lungo periodo di tempo. Abbiamo moltissimi esempi di ritmi provenienti dall'Appennino che ben si prestano ad indagini di ritmostratigrafia ad isotopi stabili, di biostratigrafia e icnostratigrafia (Monaco & Moretini, 2000). Se a questa ritmite normale si viene ad interporre uno strato-evento deposto in poche ore, poniamo il caso un evento di cinquanta centimetri (ad accumulo rapido e differente dal contesto generale che è invece di pochi centimetri per migliaia di anni), allora questo evento sarà in qualche modo la testimonianza improvvisa di un cambiamento improvviso ma sporadico nelle condizioni deposizionali del bacino. L'evento tenderà a sconvolgere la ritmicità e ad alterare lo spessore complessivo della serie ritmica. Da un punto di vista puramente sedimentologico si potranno riconoscere ad esempio *sets* di lamine strutturate in sequenza ed indotte da cause fisiche dovute al trasporto di sedimento dai margini verso il centro del bacino (es. flussi combinati a componente unidirezionale ed oscillatoria). Così come lo studio

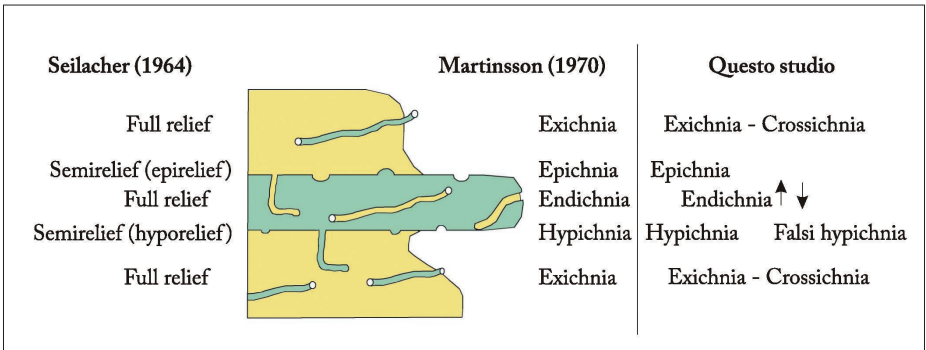


Fig. 1 - Schema riassuntivo delle classificazioni stratinoiche di Seilacher e Martinsson, modificato da Bromley (1996).

sedimentologico aiuta a riconoscere le cause ed i processi fisici, allo stesso modo anche quello icnologico riuscirà ad individuare e classificare l'attività dell'inafauna sviluppata per sfruttare l'evento. L'analisi combinata potrà riconoscere in che modo le strutture di origine biogenica sono andate a sovrapporsi alle strutture fisiche, permettendo di chiarire gli acmi di bioturbazione nel particolare contesto deposizionale dell'*event-bed* (Ekdale, 1985; Einsele & Seilacher, 1991; Monaco, 1995, 1996). Proprio a questo punto entra in gioco il valore stratinoico delle tracce fossili nello strato evento, che, come si cercherà di investigare di seguito, ben si lega a determinati parametri deposizionali o ambientali. Esso quindi può fornire utili indizi sul come, sul dove e sul perché le tracce si dispongono o si concentrano in un livello e perché in altri casi vanno invece a posizionarsi in livelli differenti dell'*event bed*.

## IL VALORE STRATINOICO DELLE TRACCE FOSSILI

La classificazione stratinoica delle tracce fossili in un tipico strato arenaceo è stata introdotta negli anni '60 e comprende una serie di termini (*relief* secondo Seilacher e *ichnia* secondo Martinsson) che sono stati adottati per indicare i diversi tipi di preservazione della traccia rispetto allo strato (Seilacher, 1964; Martinsson, 1970). Seilacher parla di *full relief* quando la traccia fossile è preservata integra sia all'interno che all'esterno dello strato, *epirelief* se ne è conservata solo la porzione sommitale al tetto dello strato (detta anche *semirelief* positivo o negativo), e infine *hyporelief* quando è conservata solo la porzione inferiore alla base dello strato (anch'essa *semirelief*) (Fig. 1). Particolare attenzione è stata dedicata proprio da Seilacher a questo ultimo tipo di preservazione nei cosiddetti grafogliptidi, che sono un ricchissimo gruppo di tracce fossili meandranti e geometriche, sviluppate in ambienti di mare profondo, che ben si preservano alla base delle facies torbiditiche distali sotto forma di contro-impronte in rilievo dette "*sole casts hyporelief*" (Seilacher, 1977). A questo proposito verranno illustrate nel presente lavoro alcune di queste tracce di grafogliptidi che forniscono ottimi esempi di preservazione

in *hyporelief* alla base di strati torbiditici provenienti da alcuni flysch oligo-miocenici dell'Appennino settentrionale e della Spagna sud-orientale. La classificazione di Martinsson utilizza invece classi dette *ichnia*, ponendo un prefisso che sta ad indicare la posizione nello strato: *exichnia* se sta all'esterno allo strato (corrispondente al *full relief* di Seilacher), *endichnia* se all'interno, *epichnia* se posizionato al tetto dello strato (corrisponde all'*epirelief*) ed infine *hypichnia* se si riferisce alla base, così come intendeva l'*hyporelief* nel caso delle torbiditi sopra menzionate (Fig. 1). Nel presente lavoro verrà sostanzialmente adottata quest'ultima classificazione di Martinsson, perché più generica rispetto a quella di Seilacher (dove un semi-rilievo può essere sia positivo che negativo in entrambe le posizioni di *hypichnia* e *epichnia*), sebbene verranno apportate alcune modifiche ed ampliamenti che possono risultare particolarmente utili allo specialista stratigrafo nell'osservazione in campagna delle facies sedimentarie.

### 1). *Hypichnia* s.s.

Si intende con il termine *hypichnia* s.s. (*sensu stricto*, corrispondente all'iporilievo positivo o negativo di Seilacher, 1977) una serie di tipici rigonfiamenti o depressioni presenti alla base degli strato-eventi che si riescono a preservare in seguito al riempimento e conseguente cementazione della sabbia trasportata dalle correnti. Le correnti possono essere molto varie, per esempio flussi unidirezionali di torbida o flussi combinati legati a tempeste che prima erodono e poi depositano la sabbia trasportata in sospensione sul di un fondale marino piatto. Tuttavia non si può escludere che qualunque altro tipo di flusso, ad esempio legato a correnti di contorno, possa essere responsabile del riempimento delle tracce prodotte dalle attività degli organismi infaunali. Queste tracce, conosciute in letteratura come pre-deposizionali, in quanto formatesi prima della deposizione dello strato-evento, vengono prodotte direttamente nel fango emipelagico del bacino marino (tavola IA-H). Ciò avviene poiché è un ambiente stabile, prevedibile, a bassa e costante velocità di sedimentazione e quindi particolarmente adatto allo sviluppo nel

tempo di tutti quegli organismi abituati a vivere ad elevate profondità e pressione ma poco mobili sul fondale. Essi producono numerosissimi reticoli geometrici e minuscole forme meandranti e geometriche detti grafogliptidi (*stable, predictable environment*, secondo Ekdale, 1985). L'ichnodensità è a volte elevatissima, come ben si osserva nel Tortonianiano superiore del Bacino di Vera (Cordigliera Bética, Spagna). Attualmente, nei fondali profondi di scarpata inferiore e piana abissale della Nuova Caledonia tra i 1600 e 2300 metri sono state fotografate diverse tracce regolari, a volte meandranti, che rimanevano esposte per un certo periodo di tempo prima di essere ricoperte dalla sabbia (Gaillard, 1991). Tra di esse molte piste sinuose, impronte irregolari e moltissime stringhe fecali, ma anche buchi disposti ad anello o con una forma tipica a ferro di cavallo e molte piccole depressioni circolari di qualche centimetro di diametro, oppure forme radiate simmetricamente. Questa grande varietà di tracce sta ad indicare che i fondali della scarpata e della piana di bacino vengono attualmente sfruttati per la grande disponibilità di nutrienti provenienti dalle zone più rialzate o trasportati dalle correnti, da organismi mobili quali olturie, vermi enteropneusti, echinidi, pesci, piccoli crostacei e moltissimi altri organismi. Rinvenimenti consistenti di grafogliptidi provengono dalle piane abissali del Sud Atlantico e del Pacifico, a profondità comprese tra i 3300 fino ai 4700 m. I *box cores* di melme pelagiche calcaree a nannofossili e foraminiferi mostrano tracce spiralate, meandranti strette ed organizzate in sistemi orizzontali di celle esagonali (detti *meshes*), attribuibili ai tre gruppi *Spirorhaphe*, *Cosmorhaphe* e *Paleodictyon* (Ekdale, 1980). Il fatto interessante, indicato da Ekdale e da altri autori, è che dalle centinaia di foto dei fondali marini non si osservano queste tracce, forse perché, come suggerito dai rinvenimenti del registro geologico (Seilacher, 1977), esse si producono non direttamente sulla superficie, ma sono posizionate all'interno del sedimento, probabilmente a pochi centimetri dall'interfaccia acqua-sedimento e quindi sono poco visibili dall'alto. Ma la questione è aperta e molti punti ancora insoluti sussistono, a causa della difficoltà di osservazione e di preservazione nel fango molle (Ekdale, 1980; Monaco, in press). Nei fondali abissali del Mid-Atlantic Ridge sono stati osservati numerosi piccoli buchi disposti regolarmente spaziatosi secondo un *pattern* romboidale, che potrebbero rappresentare i pozzi verticali del *Paleodictyon* (che denominano una varietà conosciuta anche come *Ramidictyon*, Seilacher, 1977). Essi sono disposti a gruppi di tre per ogni cella, come avviene nell'ichnospecie *P. tripatens*, o a gruppi di sei nella ichnospecie *P. nodosum*; sembra quindi abbastanza fondato supporre che la *mesh* orizzontale del *Paleodictyon* si sviluppi entro il sedimento, a qualche centimetro di profondità e non sul sedimento stesso. Comunemente il problema è attualmente ancora dibattuto ed in corso di indagine con batiscafi (Rona, *et al.*, 2003; Rona, 2004). Il fatto che tali biostrutture siano interne al fango carbonatico probabilmente può essere spiegato considerando che un reticolo orizzontale creato entro il sedimento svolge una fun-

zione diversa da uno posto direttamente sopra il sedimento. In primo luogo perché l'organismo(i) può nascondersi meglio (le terminazioni dei pozzi verticali sono pressoché invisibili ai predatori), nello svolgere la sua funzione, forse alimentare o forse per coltivare una colonia di microrganismi, e lavorare gradualmente nel tempo in condizioni tranquille di sedimentazione costante, stando riparato ma sempre in connessione con il fondo marino. Quasi nulla si sa circa l'organismo(i) marino artefice ma si pensa a piccoli vermi, spugne exactinelle o foraminiferi infaunali xenophyfori (Swinbanks, 1982; Honeycutt & Plotnick, 2005). Ma al di là dei casi attuali che non possono essere risolti se non con l'osservazione diretta, gli esempi provenienti dai fossili sono molto promettenti, in quanto nel fossile si possono preservare molti gruppi diversi, preservati contemporaneamente sullo stesso strato o separatamente su strati diversi (alta ichnodiversità). Pertanto le tracce fossili da questo punto di vista sono meglio sfruttabili rispetto alle tracce attuali dei fondali marini (Seilacher, 1977; Uchman, 1995a, 1998). Nel caso degli *event beds* torbiditici nei diversi flysch presenti nel registro geologico gli hypichnia dominati dai grafogliptidi e in particolare da *Paleodictyon* sono molto conosciuti ed abbondanti, a testimonianza che queste forme potevano facilmente preservarsi in un contesto torbiditico di mare profondo. Sebbene tutte le strutture fisiche presenti nel livello pre-torbiditico, in genere un'argilla marnosa, si preservino con difficoltà, poichè l'argilla tende a compattarsi facilmente disgregandosi poi ad opera dagli agenti atmosferici, accade che invece le tracce, essendo spesso consolidate da muco secreto dagli organismi infaunali, tendono a preservarsi ottimamente. Ciò avviene perchè esse vengono ad essere ricoperte e preservate. In pratica ogni struttura viene ad essere ricalcata fedelmente dalla sabbia fine trasportata dal flusso di torbida successivo, comprese quelle più sottili e delicate, anche sotto il millimetro in spessore (Monaco, in press). Succede che prima di essere ricoperte subiscano delle deformazioni anche intense ad opera delle correnti che agiscono sul fondale marino e ad opera di certi organismi scavatori. Sono stati definiti una dozzina di caratteri differenziali (tafo caratteri) che attualmente sono in corso di studio (Monaco, in press). E proprio la rapida e completa cementazione della porosa sabbia carbonatica, dopo varie fasi di seppellimento e diagenesi, che permette la completa preservazione come hypichnia dei grafogliptidi e delle tracce associate. Questo si osserva alla base delle torbiditi di alcuni flysch dell'Eocene e dell'Oligo-Miocene provenienti dall'Italia e dalla Spagna, dove sono preservati molti ichnogenere e ichnospecie (almeno un centinaio), raccolti, catalogati e in corso di studio presso i laboratori del Dipartimento di Scienze della Terra delle Università di Perugia (Biosedlab) e di Alicante (tavola 1A-H). Un altro tipico sistema di tracce preservato come hypichnia s.s. alla base delle torbiditi carbonatiche e silicoclastiche è rappresentato dai gruppi *Scolica*, *Subphyllochorda* e *Cardioichnus*, tracce che comunemente si preservano alla base delle calcareniti torbiditiche; ciò è stato osservato

dagli scriventi in molti strati evento dell'Eocene e dell'Oligo-Miocene dell'Appennino settentrionale (unità Varicolori e unità silicoclastiche Macigno, Cervarola, Marnoso-Arenacea), oppure del Tortoniano superiore del Bacino di Vera (Cordillera Betica, Spagna). Per la sistematica e la distinzione di queste particolari forme nel contesto di mare profondo si rimanda ai lavori specialistici (Uchman, 1995a, 1998). Queste tracce sono per lo più di forma meandrante o sinuosa, sempre disposte orizzontalmente, e possono arrivare ad una lunghezza di qualche metro (sebbene generalmente organizzate in modo discontinuo). Esse presentano un diametro dai 2 ai 5 centimetri, e consistono in una doppia cresta convessa disposta simmetricamente e bilateralmente, separata da un solco mediano della stessa ampiezza delle due creste laterali (tavola 1C). Resti di strie di avanzamento ortogonali alla direzione di avanzamento sono in genere mal preservate a causa dell'elevata granulometria alla base delle torbiditi studiate che non permette la preservazione delle strutture più delicate. Probabilmente si tratta di tracce prodotte da organismi mobili come quelli che attualmente si spostano sul fondale orizzontalmente in modo sinuoso, come raffigurato ad esempio nei fondali della scarpata inferiore della Nuova Caledonia, dove si rinvencono piste orizzontali prodotte da oloturie (Gaillard, 1991). Secondo altri autori non è da escludere che tali tracce siano prodotte anche da altri gruppi di organismi vagili, quali principalmente echinidi irregolari (Smith & Crimes, 1983; Kanazawa, 1995; Uchman, 1998), che spesso si infossano nel sedimento stazionando per proteggersi o per scendere in profondità per poi risalire, producendo il tipico rigonfiamento detto *Cardioichnus* (Smith & Crimes, 1983; Monaco, et al., 2005). Infatti la presenza di alcuni *Cardioichnus* nella formazione del Cervarola della Toscana sudorientale potrebbe far pensare a questo tipo di comportamento, sebbene la traccia sia molto piccola e stretta e quindi difficilmente attribuibile ad un echinide. Inoltre il fatto che queste piste orizzontali siano prodotte nel fango emipelagico è sostanzialmente sfavorevole agli echinidi che prediligono la sabbia sciolta perché meno soffice e coesiva per l'escavazione ed il trasporto rispetto al fango. Comunque queste tracce nelle torbiditi del Cervarola si preservano di fatto come hypichnia s.s. (altre come vedremo dopo anche come epichnia); in sezione verticale si manifestano senza disturbare o tagliare in alcun modo nessuna delle lamine piano-parallele presenti nella parte medio-inferiore dello strato, diversamente da come invece tendono a fare comunemente gli echinidi irregolari (spatangidi) che distruggono ogni struttura sedimentaria preesistente.

## 2). Falsi hypichnia (endichnia discendenti)

Si intendono per falsi *hypichnia* quelle tracce fossili che, sebbene si rinvenivano preservate alla base di strati-evento, non sono tracce ereditate (come le classiche tracce pre-deposizionali viste sopra), ma si sono originate via via che lo strato-evento si andava depositando, raggiungendo solo alla fine la posizione di hypichnia. Esse pertanto pos-

sono essere considerate tracce sin-deposizionali (falsi hypichnia). Nelle facies subtidali di un sistema lagunare assai articolato del Giurassico inferiore (Pliensbachiano) della formazione dei Calcarei Grigi affiorante estesamente nelle Alpi Venete (tra il Trentino sud-orientale e in Vicentino nord-occidentale), le tracce fossili del gruppo *Thalassinoides* potrebbero essere dei falsi hypichnia. Esse erano lasciate dall'attività infaunale di crostacei decapodi (ma non solo), sebbene internamente non contengono mai i resti corporei dei crostacei scavatori che si sono preservati sporadicamente soltanto al di fuori della traccia con resti di mute (Monaco & Garassino, 2001). E' infatti molto raro rinvenire il corpo fossilizzato del crostaceo all'interno della sua traccia e solo pochissimi casi (es. *Mecochirus*) sono conosciuti in letteratura (De Carvalho, et al., 2007). Oggi i sistemi di gallerie delle latitudini subtropicali sono prodotti principalmente da gruppi di decapodi thalassinoidi tipo callianassidi da cui derivano gli ichnogeni *Ophiomorpha* (per lo più *O. nodosa*), oppure *Thalassinoides* (vedi l'estesa bibliografia in Monaco & Giannetti, 2002). Altri crostacei fossoratori interessanti appartengono ai gruppi dei callichiridi (esempio il decapode *Callichirus*) e, alle alte latitudini, ai gruppi di gamberi neprophidi (*Neprophs*), che producono sistemi complessi di piccoli tunnels esternamente lisci (Bromley, 1996). Per il Mesozoico a produrre i grandi *Thalassinoides suevicus* probabilmente concorrono altri decapodi oggi estinti, come *Mecochirus* nel Cretaceo Inferiore, oppure altri gruppi di crostacei tipo gli erylionidi nel Giurassico Inferiore, di cui peraltro poco o nulla si sa circa le abilità fossoratorie. Analizzando con maggiore dettaglio la posizione stratigrafica e confrontando tra loro diverse sezioni stratigrafiche, si è visto che *Thalassinoides* appare per lo più come falso hypichnia. Si tratta di tracce grandi o addirittura giganti, larghe da pochi centimetri fino a oltre 30 centimetri, per lo più ben preservate lungo un piano sub-orizzontale che in genere, ma non sempre, corrisponde alla base dello strato (tavola 2A-B; 4C). In genere quando lo strato-evento raggiunge lo spessore di 40-60 centimetri le tracce lo pervadono completamente andandosi a preservare in prossimità del contatto con la sottostante marna grigia dove la traccia si infossa anche per una decina di centimetri in profondità (tavola 2B; 4C). Nei Calcarei Grigi si vengono a creare sistemi tridimensionali interlacciati tra loro di tunnels ramificati con un caratteristico ingrossamento nel punto di biforcazione, che ne caratterizza l'ichnospecie (*T. suevicus*) e che si differenzia in quattro tipi diversi, dal tipo I al IV (Monaco & Giannetti, 2002; Giannetti & Monaco, 2004). Per la descrizione stratigrafica ed il significato paleoecologico e paleoambientale delle facies si rimanda a questi lavori. Le tracce si presentano lisce esteriormente (tranne in alcuni casi dove sono stati rinvenuti concentrazioni bioclastiche a crinoidi e foraminiferi) e in genere sono riempite internamente di fango carbonatico con sparsi qua e là dei gusci frammentati; in qualche caso è stato osservato il *lumen* (condotto interno) riempito da detrito bioclastico, peloidi e resti di gusci vari a formare un tipico grainstone che differisce

totalmente ed in modo netto dal mudstone del bordo esterno (anello diagenetico). L'anello diagenetico tende ad ingrossare la traccia fossile dandole un aspetto gigante anche quando in realtà essa è stata creata da un crostaceo di piccole dimensioni (De Carvalho, comunicazione personale). La caratteristica saliente di queste tracce del Trentino-Vicentino è quella di mostrare la migliore conservazione quando sono nella posizione di hypichnia, e quando arrivano a penetrare anche in modo consistente il sottostante strato marnoso che a volte, essendo anossico, malamente si presta ad essere bioturbato (tavola 2B). Tuttavia si intuisce che i tunnels si originano all'interno dello strato-evento calcareo partendo dall'alto e tendono a scendere in basso fino a disporsi orizzontalmente in livelli dove si può sviluppare la *mesh* orizzontale, come consuetudine affermata nelle modalità di *burrowing* di alcuni gruppi di crostacei decapodi (Frey, *et al.*, 1978). Nello strato-evento, che rappresenta un evento di trasgressione marina, sono state rinvenute molte sezioni di gallerie, in alcuni casi anche disposte subverticalmente e riempite di materiale sabbioso e bioclastico grossolano trasportato dalle tempeste, le cosiddette tempestiti tubolari, (Monaco & Giannetti, 2002). Sono state rinvenute anche altre tracce a forma di U molto larga, simili in diametro a quelle viste prima ma più semplici, diritte, con doppie aperture poste lateralmente, con scarso o nullo sviluppo verticale ma con piccole protrusioni laterali (corte e tozze), disposte spesso in modo da interpersi con gli altri *Thalassinoides*, fino a raggiungere la posizione di hypichnia (Giannetti, *et al.*, 2007; Monaco, *et al.*, 2007). Esse sono assai simili a quelle oggi prodotte da crostacei predatori carnivori stomatopodi (*Homotrematidae*), di cui molti resti fossili sono conosciuti abbondantemente anche nel Giurassico Tetideo (Caldwell & Dingle, 1976; De Angeli & Beschin, 2007). Nel complesso la varietà dei reticoli e la loro disposizione tridimensionale indicano che la ricca popolazione di crostacei era largamente attiva e produceva sistemi di gallerie complessi e articolati soltanto quando il livello marino, sollevandosi dopo il suo minimo (che coincideva con una consistente restrizione della laguna), permetteva un ripristino graduale ma deciso delle condizioni marine normali. L'accumulo di nutrienti apportati dalle correnti diveniva progressivamente sempre più elevato e, allorché si ripristinava la salinità marina normale con un nuovo ciclo di innalzamento marino, il ripristino delle condizioni ottimali contribuiva alla ripresa produttiva della laguna (esempio con esplosione di alghe) che si traduceva nella deposizione di uno strato-evento. E' in queste condizioni che si intensificava l'attività dei crostacei che erano scavatori onnivori e detritivori e prevalentemente organismi opportunisti che sfruttavano l'accumulo di biodetrito organico sul fondale marino (Giannetti, *et al.*, 2007). La distribuzione delle gallerie che da verticali tendono a divenire orizzontali è stato osservato dagli scriventi anche nel Messiniano della provincia di Murcia (Bacino del Bajo Segura, Spagna). Alcuni tunnels verticali di *Ophiomorpha* (*O. nodosa*) si spingono verso il basso nel sedimento sabbioso, raggiungendo poi un livello dove ten-

dono ad aprirsi disponendosi orizzontalmente (tavola 2C). Della parete pellettoidale dei tunnels degli *Ophiomorpha* della Spagna se ne preserva solamente l'impronta esterna, mentre tutto il resto della parete originale viene ad essere disciolto. Pertanto, tra il riempimento del *lumen*, che si presenta come un tubulo cementato disposto verticalmente, e il sedimento circostante, si ha un vuoto anulare che, nei casi di dissoluzione spinta, si allarga di più verso il centro (tavola 2D). In altri casi si ha solo il dorso del tunnel con l'impronta di piccoli bulbi della parete esterna. I vuoti con al centro il *lumen* riempito (e spesso bioturbato da altri organismi) permettono di identificare molto bene sia la distribuzione verticale che quella orizzontale, evidenziando la geometria tridimensionale dei sistemi di gallerie che entrano a più livelli nei banconi di sabbia molto spessi (vedi due frecce nere in tavola 2E). Inoltre si è potuto constatare che nella maggioranza dei casi i sistemi sono delle vere e proprie colonie formate da una ventina di tracce, limitate nello spazio di un metro (fino a un paio di metri al massimo). Lo dimostra anche l'osservazione dall'alto, dove si vedono gruppi di tracce con al centro il *lumen* del condotto verticale che ha una forma svasata ad imbuto (tavola 2F).

Analogamente ai casi visti sopra, altri esempi di falsi hypichnia a *Thalassinoides* provengono da strati-evento torbiditici di mare profondo del Terziario dell'Appennino, assai ricchi di una varietà di tracce fossili, dimostrando che i *Thalassinoides* possono considerarsi realmente "opportunistic cross-facies icnotaxa" (Monaco, *et al.*, 2007). Essi infatti si rinvenivano anche in situazioni assai diverse tra loro, esempio in depositi di tempesta distali intercalati a facies di Ammonito Rosso del Giurassico inferiore (Caracuel, *et al.*, 2000). Nelle torbiditi calcarenitiche degli Scisti Varicolori eocenici e nei flysch oligomiocenici dell'Appennino settentrionale, Macigno, Cervarola e Marnoso Arenacea, le tracce del tipo *Thalassinoides* compaiono spesso come falsi hypichnia in quanto i tunnels si nucleano internamente allo strato evento e si diramano poi in prossimità della base (tavola 2H-I). Si possono avere diversi gruppi di tracce, forse relazionabili a crostacei: *Thalassinoides*, *Ophiomorpha*, e *Sabularia* (*Granularia*), sebbene nelle torbiditi la distinzione tra i tre ichnogeneri non sempre è agevole. Sostanzialmente la differenza non sta tanto nella forma che è simile, ma piuttosto per la presenza di una parete esterna che è generalmente liscia in *Thalassinoides* e invece decisamente granulosa o pellettoidale in *Ophiomorpha* (peloidi disposti secondo degli anelli nella ichnospecie tipica *O. annulata*) e in *Granularia* (tavola 2G). Nella Marnoso Arenacea dell'Appennino Tosco-Romagnolo-Umbro *Granularia* (traccia che secondo Uchman, 1998 dovrebbe venire inclusa nel genere *Ophiomorpha*) può raggiungere la posizione di hypichnia, per poi riandare ad infilarsi entro lo strato. In altri casi questa traccia sinuosa o rettilinea taglia ad angolo retto i veri hypichnia s.s. del tipo *Scolicia* o i reticoli di *Paleodictyon* (tavola 2G), come osservato anche in alcune torbiditi del Messiniano della Spagna (Montenat & Seilacher, 1978). In altri casi i tunnels



di *Ophiomorpha* sono irregolarmente ramificati con giunzioni anche ad angolo retto (tavola 2H), oppure mostrano molte protrusioni laterali a volte molto irregolari nel diametro come in *Ophiomorpha rudis*, o hanno aspetti ghiandiformi con molti bozzi irregolari disposti lungo l'asse principale (tavola 2L). Infine si rinvengono forme caratteristiche con il tipico aspetto di un tubo di scarico di una moto, a formare la cosiddetta "car-silencer shaped" *Ophiomorpha* (Monaco, et al., 2007). Gli *Ophiomorpha* a forma di tubo di scarico, poco conosciuti in letteratura, hanno il diametro che improvvisamente si ingrossa mantenendosi allargato per un certo tratto per poi diminuire progressivamente. Queste tracce sono in genere bitorzolute esteriormente e tendono a disporsi sub-orizzontalmente in posizione di hypichnia al contatto calcarenite-marna, a volte sparendo all'interno dello strato calcarenitico, per riapparire poi improvvisamente lungo la base di esso in un'altra posizione.

### 3). Endichnia s.s.

La categoria di endichnia comprende una varietà assai elevata di tracce fossili che si posizionano all'interno dello strato-evento, ma a differenza dei falsi hypichnia, in genere arrivano raramente a lambire l'interfaccia con lo strato sottostante, mantenendosi all'interno. Tuttavia molte di queste tracce necessitano di essere meglio investigate per ciò che riguarda la loro posizione stratigrafica, in funzione anche della preservazione. Il problema più grande è il riconoscimento nelle tre dimensioni, in quanto spesso è difficile lo studio e tali biostrutture si preservano in modo scadente (per processi di compattazione e diagenesi); pertanto è spesso difficile osservare il contorno od il riempimento della traccia e quindi dedurre il percorso all'interno dello strato ai fini dell'attribuzione sistematica. Nel caso degli *Ophiomorpha* verticali osservati in Spagna i tunnels tagliano lo strato per il suo intero spessore e sono facilmente riconoscibili per le numerose controimpronte bitorzolute della parete esterna che creano dei vuoti verticali (tavola 3G, L). In altri casi, come nelle sequenze carbonatiche bioturbate di piattaforma del Giurassico inferiore (Monaco & Giannetti, 2001), la cementazione diffusa negli strati più calcarei tende a obliterare i sistemi di gallerie e quindi soltanto la diversità granulometrica o la colorazione permettono di riconoscere gli icnotaxa (Werner & Wetzel, 1981; Wetzel & Aigner, 1986). Altre volte, al contrario, il sedimento è talmente bioturbato da rendere irrecognoscibili le singole tracce che si sovrappongono o si distruggono a vicenda, come avviene per i cosiddetti *mottled beds* (Monaco & Uchman, 1999; Caracul, et al., 2000). Un esempio tipico di come sia difficile attribuire la posizione stratigrafica proviene dal caso della traccia *Helminthopsis*, ben conosciuta in letteratura (Han & Pickerill, 1995; Wetzel & Bromley, 1996). Essa è liscia e tubolare, generalmente sottile in diametro (da pochi millimetri a poco più di un centimetro, esclusa la forma *H. magna* che è molto più grande ma che è stata riattribuita ad una *Scolicia*), sinuosa e regolarmente ondulata nel senso suborizzontale. Essa può comparire sia

come hypichnia nei depositi torbiditici dell'Appennino con le specie *H. hieroglyphica*, *H. tenuis* (tavola 3A), ma anche come endichnia, come avviene nei depositi tempestici distali del Giurassico inferiore (Caracul, et al., 2000). In un caso la traccia sembra pre-deposizionale, in un altro caso sembra sin-deposizionale. Un altro esempio di traccia endichnia è l'*Alcyonidopsis*, che risulta essere pellettoidale non solo al di fuori ma anche al di dentro (Uchman, 1995a, fig. 2, p. 16), conferendo un aspetto bitorzoluto all'intera struttura. Nella sezione dei Varicolori del M. Solare del Trasimeno si posiziona all'interno di una calcarenite fine torbiditica, generalmente nella porzione fangosa intermedia (ma anche in prossimità del tetto), apparendo chiazata e con numerosi frammenti di materia organica disposti ordinatamente e si rinviene assieme ad altre tracce semplici di difficile attribuzione (tavola 3B). Un altro gruppo di tracce fossili proviene dalle Marne a Fucoidi del Cretaceo dell'Appennino Umbro-Marchigiano dove numerosissimi endichnia ricordano la traccia sopra indicata ma si dispongono secondo una concatenazione orizzontale di ramificazioni iso-orientate. In altri casi un altro icnotaxon comunissimo e spesso sovrautilizzato in letteratura, il *Planolites*, è formato da un materiale omogeneo, spesso più scuro e differente dalla roccia incassante (Uchman, 1998) (tavola 3C). Esistono molte altre tracce tubolari endichnia di difficile collocazione. Un tipico esempio è il *Paleophycus*, traccia anch'essa tubolare nell'ichnospecie *P. tubularis*, spesso cava internamente, molto simile esternamente al *Planolites* ma che si differenzia da quest'ultimo per essere costituito dello stesso materiale della roccia incassante (Uchman, 1995a). Spesso è difficile collocare il *Paleophycus* in una precisa posizione stratigrafica (compare come endichnia ma anche come epichnia). Quando il livello basale di una torbidite è una sabbia a grana media che passa improvvisamente nella parte sovrastante a un fango carbonatico, questo tipo di tracce tende a rielaborare in genere il tetto della sabbia grossolana, finendo poi nel livello fangoso sovrastante. In questo modo sono visibili dei tubuli allungati nel senso della stratificazione, costituiti da detrito più grossolano. Anche l'*Ophiomorpha* già visto in precedenza può essere molto abbondante e posizionarsi come endichnia a seconda del variare delle condizioni energetiche, del tasso di sedimentazione e delle condizioni del substrato.

Altri endichnia tipici delle zone medio-esterne della piattaforma continentale ma anche di mare più profondo (Plaziat & Mahmoudi, 1988), sono quelli prodotti probabilmente da echinidi irregolari fossorici spatangidi, organismi molto rapidi nell'infossarsi nella sabbia e molto organizzati nello spostamento orizzontale attraverso un'intensa attività di escavazione grazie ad un sofisticato sistema di spine lateroventrali che permettono lo spostamento dei granuli di sabbia attorno al corpo dell'animale (Smith & Crimes, 1983; Kanazawa, 1995). Questi comportamenti a volte distruggono ogni laminazione del sedimento sabbioso sciolto e tutte le altre strutture sedimentarie, confermando il fatto che in certi contesti alcune tracce del tipo

*Subphyllochorda-Cardioichnus* sono endichnia post-deposizionali, mentre in altri contesti (es quello torbido visto in precedenza) le stesse tracce, ma probabilmente prodotte da altri organismi, compaiono come hypichnia s.s. di tipo pre-deposizionale. Nella formazione Sácaras del Cretaceo della regione di Alicante gli ichnogeneri *Subphyllochorda-Cardioichnus* sono assai abbondanti e rielaborano un sedimento sabbioso piuttosto grossolano, e le tracce si associano spesso con i gusci appiattiti degli echinidi irregolari spatangidi che si preservano integri (o debolmente schiacciati) vicino o addirittura al termine della traccia che essi stessi hanno prodotto nel sedimento (tavola 3D).

#### 4). Endichnia, exichnia o crossichnia?

Secondo la classificazione di Martinsson le tracce confinate all'interno di uno strato evento venivano indicate come endichnia, mentre le altre sono exichnia. Nei casi qui illustrati esistono altre tracce verticali sia ascendenti che discendenti che tagliano verticalmente più strati differenti, raggiungendo diverse litologie (qualcosa di diverso al termine generico exichnia usato da Martinsson, Fig. 1). Nel caso delle alternanze ritmiche calcarenite – marna le tracce attraversano indisturbate molti ritmi differenti che rappresentano centinaia di migliaia di anni di deposizione dovuta a decantazione sul fondale marino. L'attraversamento multistrato ad opera delle tracce fossili (corrispondente al *multilayer colonizers* di Uchman 1995b o al crossichnia di Monaco, *et al.*, 2007) avviene comunemente anche nel caso di potenti pacchi indifferenziati di argille marnose deposte o per flussi gravitativi o per decantazione emipelagica indifferenziata. Quando il contenuto in CaCO<sub>3</sub> si mantiene costantemente al di sotto del valore di 80%, conosciuto anche come *weathering boundary* (Einsle, *et al.*, 1991a), l'attraversamento multistrato spesso si preserva per diagenesi. L'importanza dell'attraversamento multistrato deriva dal fatto che può fornire utili indicazioni sulle caratteristiche dei substrati, così come su alcuni parametri ambientali e geochimici, la distribuzione dei costituenti mineralogici, la variazione del limite O<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>S, la consistenza e la compattazione del sedimento a vari livelli di profondità. Esistono molti casi di depositi argilloso-marnosi attraversati verticalmente da tracce di organismi specializzati a ricercare cibo (fodinichnia). Un esempio è dato da un gruppo di vermi balanoglossidi (che sembra producano la traccia *Trichichnus*) che si spingono in profondità fino a raggiungere la zona anossica o invece altri gruppi di vermi tra cui i *stipunculid worms*, specializzati a svolgere la loro attività su fondali argillosi stabili e prevedibili (Wetzel & Werner, 1981a; Olivero & Gaillard, 1996). E' il caso ad esempio delle scarpate sottomarine profonde, dove si sviluppa una traccia molto articolata e conosciuta, lo *Zoophycos*, creata probabilmente da un solo organismo per la durata intera della sua vita. Essa ha la forma di una struttura elicoidale disposta verticalmente, ampia, nei casi classici, da pochi decimetri fino a un metro (sia in larghezza e poco meno in altezza sebbene possa subire una consistente compattazione). Si pre-

senta con un ben sviluppato canale marginale arrotolato attorno ad un asse verticale a formare una spirale elicoidale suddivisa in una serie di lamelle primarie e secondarie disposte regolarmente spaziate tra loro. Questa traccia fossile è stata molto studiata soprattutto per quanto riguarda il Mesozoico e il Terziario (in Appennino essa è molto comune tra la Scaglia Rossa e il Bisciaro, vedi tavola 3E), ma è stata rinvenuta anche in sedimenti più antichi, mentre attualmente si rinviene in genere confinata alle elevate profondità. Essa è molto studiata per le sue innumerevoli variazioni morfologiche (esistono anche molti morfotipi lobati), sia in superficie che nei sondaggi oceanici all'interno di carote di fanghi a globigerine utilizzate per la ricerca petrolifera ed oceanografica, e viene spesso indicata quale traccia elitaria indicatrice di facies e paleoambiente (Wetzel & Werner, 1981a; Olivero, 1996; 2003; 2007; Olivero & Gaillard, 1996; 2007 e referenze riportate). Molti altri casi di tracce tubolari verticali lisce o strutturate, di grandi dimensioni come ad esempio *Psilonichnus* o *Ophiomorpha* tra cui principalmente *O. nodosa* del Messiniano della Spagna, possono attraversare completamente lo strato o addirittura più strati differenti (tavola 3G-L). In altri casi le tracce medio-piccole tra cui per esempio *Arenicolites*, *Diplocraterion*, *Skolithos* e molte altre, si spingono a varie profondità a seconda del tipo di substrato e della sua consistenza, oltre che dalle condizioni energetiche e di ossigenazione. Essi rientrano negli endichnia, ma in alcuni casi possono sconfinare nei crossichnia in quanto possono diversificare la struttura della traccia (che può divenire molto articolata), a seconda del variare brusco della litologia. Di questi esistono innumerevoli tipi diversi ed in molti casi queste strutture devono essere meglio investigate dal punto di vista sia litologico che paleoambientale.

#### 5). Endichnia ascendenti

Diversi esempi riguardano i cosiddetti endichnia ascendenti, ovvero quelle strutture prodotte internamente allo strato da organismi infaunali che tendono a risalire producendo strutture sovrapposte con avanzamento verso l'alto (*equilibrium spreite*), al fine di mantenersi in condizioni di equilibrio (es. per poter respirare), al procedere con l'accrezione progressiva della sedimentazione sul fondo marino (Bromley, 1996). Sono anche conosciute come tracce di equilibrio o di fuga (*equilibrichnia* e *fuginichnia*), in quanto rappresentano la risposta all'accrezione del sedimento mediante una mobilità attiva da parte dell'organismo in funzione delle mutate condizioni di sedimentazione. Nel caso dei fugichnia il comportamento si traduce in una fuga spesso disordinata e rapida verso l'alto, attraverso il sediment non consolidato, per contrastare l'accumulo improvviso e abbondante di particelle di sediment. Queste strutture sono spesso a forma di V o con *spreite* sovrapposti in modo disordinato e sono comuni nei depositi di tempesta di mare sottile. Qui l'apporto di sediment trasportato dalle tempeste può depositarsi improvvisamente in poche ore o giorni, ricoprendo il fondo marino con una consistente coltre di sabbia e materiale



bioclastico. La presenza di una tipica e variegata corporazione di strutture biogeniche, assieme alle tipiche strutture sedimentarie legata a flussi oscillatori, permette così di riconoscere e studiare le biocomunità negli *event beds* prodotti da regimi di tempesta o comunque in condizioni di elevato accumulo di materiale (Aigner, 1985; Brandt, 1986; Kidwell, 1991; Goldring, 1995). Anche la zonazione di alcune tracce fossili, ad esempio quelle prodotte da certi crostacei callianassidi viene ad essere fortemente influenzata nei fondali soggetti periodicamente a tempesta, in quanto i sistemi di gallerie tendono a sovrapporsi progressivamente, magari spostandosi lateralmente per non rielaborare le vecchie strutture, compensando la sedimentazione apportata dall'uragano (Wanless, *et al.*, 1988). Le biostrutture possono essere quindi sia organizzate in modo ascendente, ma anche caotiche e disorganizzate per zone, variando a seconda dei casi. Molti esempi sono conosciuti tra molti gruppi di bivalvi infaunali di echinidi irregolari, vermi e anemoni attinidi fossatori. Il comportamento risultante è il cosiddetto "avanzamento retrogrado di equilibrio" (*retrogressive equilibrium spreite*), spesso utilizzato da alcuni gruppi di organismi infaunali, di cui un esempio tipico proviene da alcune ooloturie (Bromley, 1996, fig.4.13c). Una traccia fossile probabilmente associabile ad endichnia ascendenti potrebbe essere *Teichichnus*, traccia tubolare dritta disposta sub-orizzontale che tende a spostarsi verticalmente producendo numerosi *spreite* sovrapposti in genere asimmetricamente rispetto ad un punto. Questa traccia è stata osservata dagli scriventi nel Terziario della Spagna, soprattutto nel Pliocene, unità P2 del margine Sud nel Bacino del Bajo Segura (Caracuel, *et al.*, 2004) (tavola 4A) ed è stata rinvenuta in un sistema deltizio-estuarino del Bacino Australe del Cretaceo della Patagonia dove si registrava una elevata mobilità di sedimentazione (Carloni & Monaco, 2004).

## ICHNOGUILD E TIERING

Molti esempi provenienti dal Mesozoico-Terziario in Italia e in Spagna, illustrano il fatto che procedendo verso l'alto dello strato-evento gli endichnia tendono a collocarsi in precise posizioni, in certi casi aumentando anche progressivamente in numero. Si assiste a quel fenomeno di distribuzione icnologica detto icno-corporazione (*ichnoguild*), fenomeno a cui si associa comunemente la zonazione verticale secondo livelli, detta partizionamento delle tracce (*tiering*). Per la descrizione dettagliata di questi importanti argomenti si rimanda all'estesissima bibliografia esistente che in questa sede non viene trattata. Ogni livello può avere una ben definita corporazione di tracce e la corporazione varia salendo verticalmente, al variare delle condizioni di sedimentazione. L'associazione delle tracce riflette pertanto le particolari condizioni del substrato e della velocità di sedimentazione, andando a posizionarsi secondo una precisa zonazione verticale. In sostanza ogni corporazione può indicare un preciso livello detto *tier*. Il *tiering* riflette quindi la collocazione a più livelli entro il substrato delle corporazioni ed è particolarmente ben sviluppato nelle torbiditi. In questi strato-eventi compare una

suite di tracce fossili dette post-deposizionali (la terminologia andrebbe applicata caso per caso in quanto spesso sono anche sin-deposizionali), organizzate in più *tiers* differenti, orientati dal basso verso l'alto ognuno con tipiche icnoassociazioni (Wetzel & Aigner, 1986; Uchman, 1991; 1995b; 1999; 2001; Tunis & Uchman, 1996; 2003; Uchman & Demircan, 1999; Uchman, *et al.*, 2004). Ma non esiste solo il caso dei depositi torbiditici. Nel caso dell'Albiano della formazione Sácaras del Prebetico di Alicante (Spagna orientale), *ichnoguild* e *tiering* sono istruttivi. L'*ichnoguild*, in certe porzioni di sequenza, è dominato al 70% dall'endichnia *Thalassinoides suevicus*. Questa traccia si dispone secondo differenti *tiers*, con le forme più grandi nei livelli più profondi (a volte raggiungendo la posizione di falso hypichnia, tavola 4B-C) e con quelle intermedie o più piccole in quelli sovrastanti. L'entità della bioturbazione, quando è interlacciata con quella prodotta dagli echinidi irregolari, è spesso così intensa da rielaborare integralmente il sedimento, cancellando anche i livelli con le tracce lasciate dai crostacei. Si può notare in tavola 4D con la freccia nera l'allineamento dei gusci degli echinidi e con le due frecce bianche i livelli calcarei assottigliati e quanto il sedimento sia rielaborato in tavola 4E. Il *tier* più superficiale viene interamente occupato da un *ichnoguild* nuovo dominato da un'unica traccia abbondantissima e caratteristica, di forma tubolare cilindrica dritta o sinuosa, fortemente cementata dall'organismo artefice (forse un verme) e formata da un aggregato organizzato di granuli scheletrici disposti in modo embricato (tavola 4I). Essa, conosciuta come *Ereipichnus geladensis* (Monaco, *et al.*, 2005), raggiunge una densità altissima, di circa cinquanta-ottanta tubuli per metro quadro, spesso lunghi fino a 50 centimetri e di circa 3-5 cm in diametro (vedi livello contrassegnato con l'asterisco in tavola 4D, e Th = *Thalassinoides*, E = *Ereipichnus* in tavola 4H). I tubuli si dispongono perfettamente iso-orientati rispetto alla corrente unidirezionale (tavola 4F-G), a indicare che gli organismi sfruttavano l'azione delle correnti come fanno attualmente certi vermi terebelloidi. Inoltre si addensavano, soprattutto durante la fase di abbassamento del livello marino, quando gli apporti dei nutrienti trasportati dalle correnti erano più abbondanti e costanti (Caracuel, *et al.*, 2002). Le correnti potevano essere particolarmente persistenti a causa delle variazioni di salinità ed acquistavano vigore incanalandosi in uno stretto passaggio tra due zone limitrofe elevate, come avviene attualmente in molti casi tra due aree emerse, ad esempio nel canale della Corsica o nello stretto di Sicilia o di Otranto (*passageways*, Trincardi *et al.*, 2005). L'*ichnoguild* era quindi costituito da forme altamente specializzate e particolarmente abbondanti in fondali soggetti a forti e continui flussi d'acqua ricchi di nutrimento in sospensione. Lo scopo era forse di catturare le particelle di cibo trasportate dalle correnti unidirezionali (*suspension feeders*), creando dei robusti domichnia anche per resistere alle correnti e sfruttando il *tier* sommitale posizionato presso l'interfaccia acqua-sedimento (tavola 4H), perché probabilmente il più adatto e favorevole agli scopi nutritivi (Giannetti, *et al.*, 2005).

Nel caso dell'Eocene del Trasimeno (M. Solare) *ichnoguild* e *tiering* sono ben osservabili, specie quando le tracce sono di colore più scuro rispetto alla roccia chiara e si osservano comunità disposte con densità crescente a partire dal centro della torbidite e salendo di livello verso il tetto nella porzione calcilitica (tavola 5A-E). In pratica, al di sopra di un livello basale fatto di sabbia fine, il fango mostra una corporazione di tracce più scure che si vanno infittendo progressivamente verso il tetto, registrando una ichnodensità crescente inversamente proporzionale alla granulometria (tavola 5A-B). Le tracce prevalenti sono dei piccoli sistemi di gallerie ramificate arborescenti, subcircolari in sezione, costituiti da una fitta rete di tunnels raggiati di pochi millimetri, spesso organizzati in più livelli e schiacciati dalla compattazione. Essi appartengono al gruppo dei *Chondrites* (principalmente *C. intricatus* e *C. targionii*) (tavola 5E) e al gruppo del *Cladichnus* (principalmente *C. fischeri*) (tavola 5C-D). Il *Cladichnus* si riconosce rispetto al *Chondrites* per il fatto di essere innanzitutto più grande nel diametro e nello spessore dei raggi e di avere le terminazioni di questi ultimi in forma ovale o clavata e i raggi segmentati internamente in modo trasversale rispetto ai bordi della galleria (tavola 5D freccia). Il *Chondrites*, per lo meno nella sua ichnospecie *C. intricatus*, è in genere più delicato, più ramificato e i raggi sono in genere privi di segmentazioni (Uchman, 1999). Entrambe le forme si sviluppano in modo pervasivo ed in particolare il *Chondrites* è molto conosciuto in letteratura per la sua abbondanza in condizioni critiche disaerobiche o anossiche, dove svolge un'azione di chemiosimbiosi con il substrato (Bromley & Ekdale, 1984; MacBride & Picard, 1991; Kotake, 1991). Questa forma in qualche caso si associa con un'altra tipica traccia fossile (*Trichichnus*), anch'essa disposta verticalmente, in genere sottile e filiforme e ramificata nei depositi torbiditici della Marnoso Arenacea (MacBride & Picard, 1991). Alcuni vermi enteropneusti balanoglossidi formano strutture simili al *Trichichnus*, raggiungendo in profondità anche condizioni decisamente anossiche per svolgere attività in chemiosintesi con batteri. L'*ichnoguild* e i *tiers* formati dalle tracce *Chondrites* e *Cladichnus* nei Varicolori dell'Eocene del M. Solare e a *Chondrites* e *Trichichnus* nella Marnoso Arenacea si presentano come tipici endichnia/epichnia strutturati della parte sommitale calcilitica delle torbiditiche fini e sottili di piana di bacino o di conoide esterno. Spesso i depositi torbiditici presentano al tetto un tipico ichnoguild a *Cladichnus* e *Nereites* forma quest'ultima che verrà descritta nel prossimo paragrafo in quanto tipicamente epichnia (tavola 5E).

## 6. Epichnia

La categoria epichnia raggruppa un insieme di tracce altamente differenziate che si vengono a preservare alla sommità dello strato. Forse le più conosciute in letteratura (spesso facilmente visibili per il contrasto cromatico) appartengono alle numerose varietà di orme e piste sia di anfibi che di vertebrati continentali che si svilupparono nelle vaste piane tidali fangose. Esistono numerosissimi

esempi provenienti dal Triassico e dal Giurassico, tra cui alcuni molto belli dalle Dolomiti e dalle Alpi Venete, come le numerose serie di orme singole o le piste di ormitopodi, sauroptidi e teropodi carnivori (vedi l'estesa bibliografia in Leonardi & Mietto, 2000). Altri epichnia (che si sviluppano anche come endichnia o crossichnia) si possono riferire alle strutture complesse create dai piccoli invertebrati nei paleosuoli continentali tra cui ad esempio da insetti, gasteropodi e molti altri phyla (Hasiotis, 2002). Per quanto riguarda l'ambiente marino gli epichnia creati da invertebrati sono meno conosciuti, in quanto lo strato che li ospita viene generalmente ad essere ricoperto da altri strati di sedimento e tutto il pacco di strati subisce intensa diagenesi. Pertanto difficilmente, se non in casi rari, la superficie di strato si preserva adeguatamente per un'osservazione diretta. Per ciò che riguarda il modo in cui si riescono a sviluppare sui fondali marini fangosi o sabbiosi dopo un evento improvviso (esempio tracce vagli di ricerca di cibo, di locomozione, stazionamento e infossamento), si rimanda a quanto già detto precedentemente per gli hypichnia s.s.. Al tetto di molti depositi torbiditici dell'Italia e della Spagna è spesso assai difficile delimitare gli endichnia dagli epichnia, in quanto il passaggio tra le due categorie è graduale e sfumato e quindi il limite non è posizionabile con certezza (tavola 5A). Ad esempio nel caso dell'Eocene dei Varicolori dell'Umbria la posizione di epichnia nei sedimenti depositi in un batiale inferiore (abissale?) è occupata dal gruppo del *Nereites*, importante traccia fossile che caratterizza un'ichnofacies di mare profondo e che si presenta in vari modi a seconda della preservazione (Seilacher, 1974; Uchman, 1995a). Nei Varicolori essa si presenta formando una doppia o tripla serie di pustule di colore più scuro della roccia incassante, in genere disposte come delle piccole foglie alternate simmetricamente attorno ad un asse centrale (tavola 5F-G). Ad essa si accompagna localmente un'altra traccia fossile sinuosa ben conosciuta in letteratura, il *Taenidium* (tavola 5H), che mostra le sue caratteristiche strie di avanzamento disposte tangenzialmente rispetto alla parete esterna, ma che nelle successioni marine sopra menzionate andrebbe investigata con più dettaglio così come altre tracce (es. *Planolites beverleyensis*). Il *Nereites* nelle torbiditi sottili di piana di bacino e margine di scarpata sottomarina della Marnoso Arenacea è per lo più rappresentato dalla specie *N. missouriensis* (tavola 5I). Essa, come si osserva nel Miocene dell'Appennino Romagnolo, si preserva come epichnia sinuosa o debolmente meandrate, con una serie di pustule in rilievo disposte irregolarmente ai lati di un canale centrale. A volte le pustole sono disposte irregolarmente sulla superficie della parete superiore, quando questa risulta preservata al tetto dello strato, mentre solo le pustule laterali si preservano quando questa viene erosa (tavola 5L). In pratica si passa, in pochi centimetri, da un epirilievo positivo a un epirilievo negativo. Nel paleorilievo sottomarino miocenico del Verghereto si assiste, al tetto di uno strato torbiditico sottile di 3cm ben esposto per circa 20 m<sup>2</sup>, ad una concentrazione formidabile di epichnia sinuosi a forma di S stretta, larghi 3-6 cm

e con numerose strie disposte ortogonalmente rispetto ai bordi della traccia, alternate simmetricamente riguardo all'asse centrale, con concavità che suggeriscono la direzione di movimento (tavola 5M-N). L'ichnodensità è assai elevata, fino a raggiungere 50-80 tracce per metro quadro. In questa concentrazione nessun grafogliptide è stato mai osservato nella posizione di epichnia. Probabilmente si tratta di fodinichnia superficiali, forse prodotte da organismi vagili quali gasteropodi, bivalvi, echinidi oppure oloturie, che ai fini dell'esplorazione del sedimento a contatto con l'acqua utilizzavano la locomozione per concentrarsi in colonie, oppure lasciavano diverse tracce con pochi individui fino per rovistare integralmente ogni spazio disponibile del fondale marino (molte di esse si intersecano, tavola 5N). Nella terminologia icnologica queste forme spesso si definiscono epichnia opportunistiche vagili. La forma più comune è *Scolicia prisca*, sebbene altre forme dello stesso ichnogenere sono state posizionate a livelli differenti, ma necessitano di essere meglio investigate per chiarire la loro posizione stratigrafica (Uchman, 1995a).

Nel caso delle facies giurassiche di Rosso Ammonitico, la posizione di epichnia al tetto delle tempestiti è analogamente ben sfruttata da organismi opportunistici. La ripresa delle condizioni normali al termine dell'evento è testimoniato dallo sviluppo di tracce articolate per lo più sub-orizzontali ma anche sub-verticali, spesso talmente fitte da impedirne il riconoscimento se non per pochi casi isolati (*mottled ichnoguild* con piccoli *Thalassinoides*). Spesso in queste facies si sviluppano anche i *firmgrounds* e gli *hardgrounds* (substrati progressivamente più induriti), superficiali irregolari di colore più chiaro su cui si deposita in modo brusco e spesso discontinuo un sedimento fangoso di color rosso mattone. La superficie di contatto risulta intensamente bioturbata, con una comunità di epichnia discendenti dominata in certi casi da *Trypanites*, forma destinata a svilupparsi proprio su substrati induriti (Caracul, *et al.*, 2000). Sono numerosissimi i casi in letteratura in cui si parla di epichnia sviluppati su *hardgrounds* e *rockgrounds*, ma che vanno anche a preservarsi spesso come endichnia (vedi il caso dei datteri di mare che crescono dallo stadio larvale fino allo stadio adulto ingrandendosi progressivamente dentro la roccia che occorre spaccare per poterli estrarre). Altri casi infine di tracce preservate come epichnia (discendenti in questo caso) che si sono sviluppate su substrati induriti o addirittura rocciosi, sono stati osservati nel Cretaceo della Patagonia (Carloni *comunic. person.*) e indicati appartenere al genere *Gastrochaenolites* (Carloni & Monaco, 2004).

### CONSIDERAZIONI CONCLUSIVE

Da tutti i casi sopra indicati risulta evidente quanto sia importante il valore stratigrafico delle tracce fossili negli strato evento. I diversi casi descritti ed illustrati ci dicono che le attività degli invertebrati marini sono assai sensibili al variare delle condizioni di sedimentazione e di quelle del contesto batimetrico/paleoambientale. Le

tracce ci dicono che la varietà dei comportamenti fossilizzabili è impressionante e che ogni operosità può essere definita e posizionata in una classe di ichnia. Alcuni organismi traccianti vanno ad occupare determinate posizioni solo quando le condizioni sono stabili e prevedibili, mentre altri si spostano anche rapidamente in modo imprevedibile, variando la loro posizione all'interno dello strato evento, al variare delle condizioni del contesto ambientale. Ad ogni modo occorrono molti altri studi di dettaglio per poter chiarire le modalità di posizionamento e collocare i gruppi ancora incerti nella loro corretta posizione stratigrafica. Il valore stratigrafico degli ichnia è quindi di estrema utilità, non soltanto per gli utilizzi a carattere specialistico, ma anche allorché si debbano analizzare le serie stratigrafiche a grande scala e riconoscere e correlare tra loro gli strato evento a grandi distanze. Questo perché ogni strato evento ha la sua *suite* di tracce posizionate opportunamente e quindi determinabili a seconda del contesto geologico. Un aspetto fondamentale è l'approfondire la conoscenza delle tracce attuali sui fondali marini (neicnologia). Infatti, sebbene la traccia fossile (diversamente dalla traccia attuale che è per lo più un comportamento puntiforme) registri il comportamento di una vita intera di uno o più organismi (e pertanto si dice in icnologia che il passato è la chiave per comprendere il presente), è tuttavia indispensabile l'osservazione diretta sul fondo marino. Osservare direttamente un organismo intento ad edificare la sua biostruttura, semplice o complessa che sia, è forse l'esperienza più stimolante nello studio ecologico. L'osservazione diretta è oggi possibile anche grazie ai sofisticati strumenti di indagine, ad esempio l'utilizzo dei batiscafi o di sonde teleguidate (RAV) sui fondali marini, mezzi che si stanno approntando in molti centri di ricerca oceanografica. Inoltre risulta fondamentale poter valutare, anche con una sperimentazione sofisticata e persistente, come realmente sui fondali marini una traccia venga a preservarsi dall'azione distruttiva biologico/fisica, prima di essere ricoperta dal sedimento e quindi passare inalterata attraverso la barriera di fossilizzazione nel registro geologico. Un tema di grande fascino e ancora poco studiato è come si originano i grafogliptidi, chi li produce, dove sono più abbondanti e qual è il substrato su cui meglio si preservano. Fare una mappatura attuale dei grafogliptidi nei fondali oceanici sarebbe un lavoro di straordinaria importanza. Inoltre è essenziale sapere se queste tracce oggi si diversificano più di ieri o viceversa, e se gli organismi che le producono reagiscono solamente al variare delle condizioni del fondale oppure anche per proprie cause interne di tipo biologico/comportamentale. E' inoltre fondamentale capire se le attività umane interferiscono con la loro proliferazione anche nei profondi bacini oceanici. Inoltre bisognerebbe investigare con attenzione sulle modalità di riempimento e preservazione da parte del materiale trasportato dalle correnti di torbida o di tempesta e quale ruolo giochino realmente le correnti di contorno pre-torbiditiche o pre-tempestitiche che fino ad oggi sono state conside-

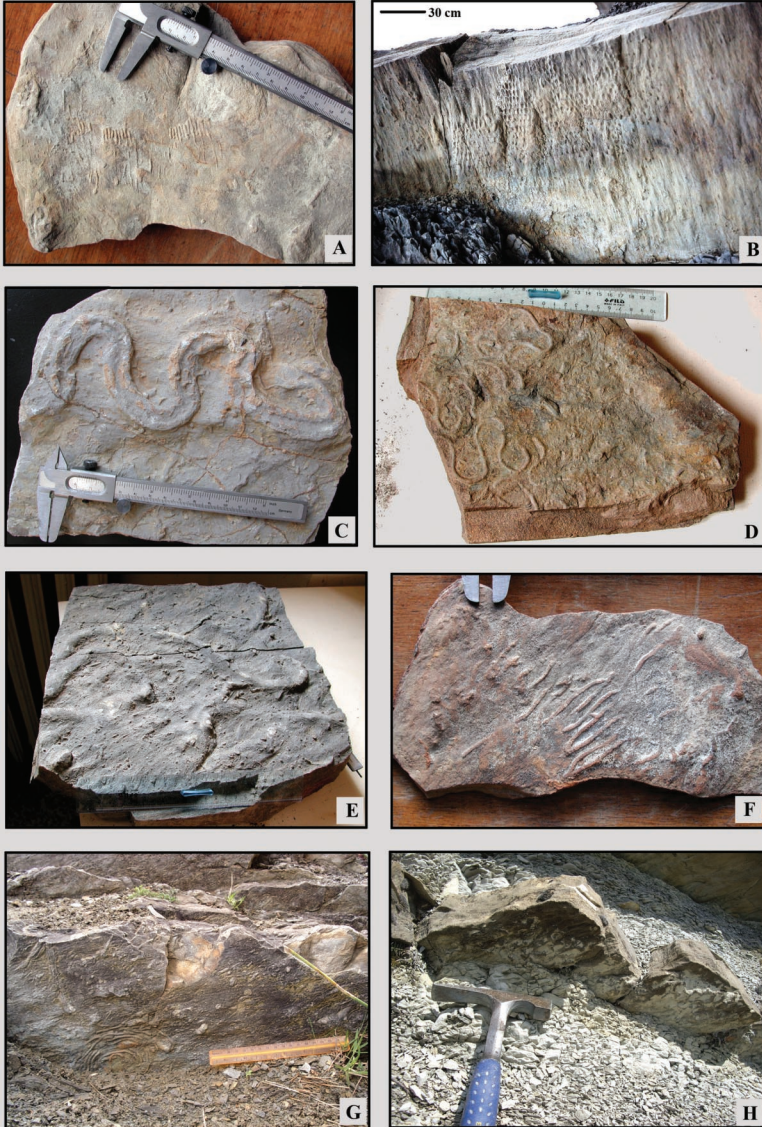
rate di secondaria importanza. Un aspetto anch'esso fondamentale è sapere se tali correnti possano influire realmente o meno sulla proliferazione e quindi sull'ichnoscandatura come sembra essere accaduto in passato. Un punto centrale è sapere se le biostrutture geometriche possono variare in grandezza, profondità nel sedimento ed abbondanza assoluta scendendo in tutti gli oceani alle varie latitudini dalle scarpate profonde fino al centro delle piane abissali, e se le maggiori concentrazioni di organismi opportunisti siano sempre e soltanto in rapporto con i flussi continui di nutrienti, come avviene per certe tracce robuste e rivestite (es. *Ereipichnus*). Molto lavoro occorre ancora fare in tante direzioni diverse, ma sicuramente tutto ciò è assai stimolante e remunerativo dal punto di vista scientifico e l'icnologia comportamentale può dare un grandissimo aiuto in questo senso. Lo studio stratigrafico di queste interessanti strutture sembra senz'altro confermare, senza alcun dubbio, che le tracce fossili sono assolutamente indispensabili in una corretta e completa analisi paleoambientale.

## REFERENCES

- Aigner T. (1985) - Storm depositional system. In: G.M Friedman, H. J. Neugebauer, A. Seilacher (Editors), Lecture notes in Earth Sciences. Springer Verlag, New York, Berlin, Heidelberg: pp. 174.
- Brandt D.S. (1986) - Preservation of Event beds through time. *Palaiois*, 1: 92-96.
- Bromley R.G. (1996) - Trace fossils. Biology, taphonomy and application. Chapman & Hall, 2-6 Boundary Row, SE1 8HN, London: 361 pp.
- Bromley R.G. & Ekdale A.A. (1984) - *Chondrites*: a trace fossil indicator of anoxia in sediments. *Science*, 224: 872-874.
- Caldwell R. & Dingle H. (1976) - Stomatopods. *Scientific American*, 234(1): 80-89.
- Caracul J., Monaco P. & Olóriz F. (2000) - Taphonomic tools to evaluate sedimentation rates and stratigraphic completeness in Rosso Ammonitico facies (epioceanic tethyan Jurassic). *Riv. It. Paleont. e Stratigr.*, 106(3): 353-368.
- Caracul J.E., Monaco P., Yébenes A. & Giannetti A. (2002) - Trazas afines a *Imbrichnus wattonensis* Hallam de edad Albiense en el Prebético de Alicante (Serra Gelada). *Geogaceta*, 31: 171-174.
- Caracul J.E., Soria J.M. & Yébenes A. (2004) - Early Pliocene transgressive coastal lags (Bajo Segura Basin, Spain): a marker of the flooding after the Messinian salinity crisis. *Sedimentary Geology*, 169: 121-128.
- Carlioni A. & Monaco P. (2004) - Facies sedimentarie e ichnoscandatura in un sistema delizio/estuarino della Formazione Piedra Clavada (Cretaceo), Bacino Australe (Argentina). *Boll. Soc. Geol. It.*, 123: 127-161.
- De Carvalho C.N., Viegas P.A. & Cachao M. (2007) - *Thalassinoides* and its producer: populations of *Mecochirus* buried within their burrow systems, Boca do Chapim formation (Lower Cretaceous), Portugal. *Palaiois*, 22: 104-109.
- De Angeli A. & Beschin C. (2007) - Tertiary stomatopods from Italy. In: A. Garassino, M. Feldmann & G. Teruzzi (Editors), 3rd Symposium on Mesozoic and Cenozoic Decapod Crustaceans. *Mem. Soc. It. di Sc. Natur. e Mus. Civ. di St. Nat. Milano*, Museo di Storia Naturale di Milano: 35 (II), pp. 21-23.
- Einsele G., Ricken W. & Seilacher A. (Editors) (1991a) - *Cycles and Events in Stratigraphy*. Springer-Verlag: 956 pp.
- Einsele G., Ricken W. & Seilacher A. (1991b) - Cycles and Events in Stratigraphy - basic concepts and terms. In: G. Einsele, W. Ricken & A. Seilacher (Editors), *Cycles and Events in Stratigraphy*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: pp. 1-19.
- Einsele G. & Seilacher A. (1991) - Distinction of tempestites and turbidities. In: G. Einsele, W. Ricken & A. Seilacher (Editors), *Cycles and Events in Stratigraphy*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: pp. 377-382.
- Ekdale A.A. (1980) - Graphoglyptid burrows in modern deep-sea sediment. *Science*, 207(18 January): 304-306.
- Ekdale A.A. (1985) - Paleoeology of the marine endobenthos. *Palaeoogeography, Palaoclimatology, Palaeoecology*, 50: 63-81.
- Frey R.W., Howard J.D. & Pryor W.A. (1978) - *Ophiomorpha*: its morphologic, taxonomic, and environmental significance. *Palaeoogeogr. Palaoclimatol. Palaeoecol.*, 23: 199-229.
- Gaillard C. (1991) - Recent organism traces and ichnofacies on the deep-sea floor of New Caledonia, southwestern Pacific. *Palaiois*, 6: 302-315.
- Giannetti A. & Monaco P. (2004) - Burrow decreasing-upward parasequence (BDUP): a case study from the Lower Jurassic of the Trento carbonate platform (southern Alps), Italy. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 110(1): 77-85.
- Giannetti A., Caracul J.E., Monaco P., Soria J.M. & Yébenes A. (2005) - Sedimentología, tafocías e icnoscandatura de las parasecuencias albienses de rampa carbonatada externa en el Prebético de Alicante (Serra Gelada). *Geo-Temas*, 8: 57-61.
- Giannetti A., Monaco P., Caracul J.E., Soria J.M. & Yébenes A. (2007) - Functional morphology and ethology of decapod crustaceans gathered by *Thalassinoides* branched burrows in Mesozoic shallow water environments. In: A. Garassino, R. M. Feldmann & G. Teruzzi (Editors), 3rd Symposium on Mesozoic and Cenozoic Decapod Crustaceans. *Mem. Soc. It. Sc. Nat. e Mus. Civ. St. Nat. Milano*, Museo di Storia Naturale di Milano, May 23-25, 2007: pp. 48-52.
- Golding R. (1995) - Organisms and the substrate: response and effect. In: D. W. J. Bosence & P. A. Allison (Editors), *Marine paleoenvironmental analysis from fossils*. *The Geological Society, spec. publ.*, London: pp. 151-180.
- Han Y. & Pickerill R.K. (1995) - Taxonomic review of the ichnogenus *Helminthopsis* Heer 1877 with statistical analysis of selected ichnospecies. *Ichnos*, 4: 83-118.
- Hasiotis S.T. (2002) - Continental trace fossils. *SEPM Short Course Notes No. 51*, Tulsa: 132 pp.
- Honeycutt C.E. & Plotnick R.E. (2005) - Mathematical analysis of *Paleodictyon*: a graph theory approach. *Lethaia*, 38(4): 345-350.
- Kanazawa K. (1995) - How spatangoids produce their traces: relationship between burrowing mechanism and trace structure. *Lethaia*, 28: 211-219.
- Kidwell S.M. (1991) - Taphonomic feedback (live/dead interactions) in the genesis of bioclastic beds: keys to reconstructing sedimentary dynamics. In: G. Einsele, W. Ricken & A. Seilacher (Editors), *Cycles and Events in Stratigraphy*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: pp. 268-282.

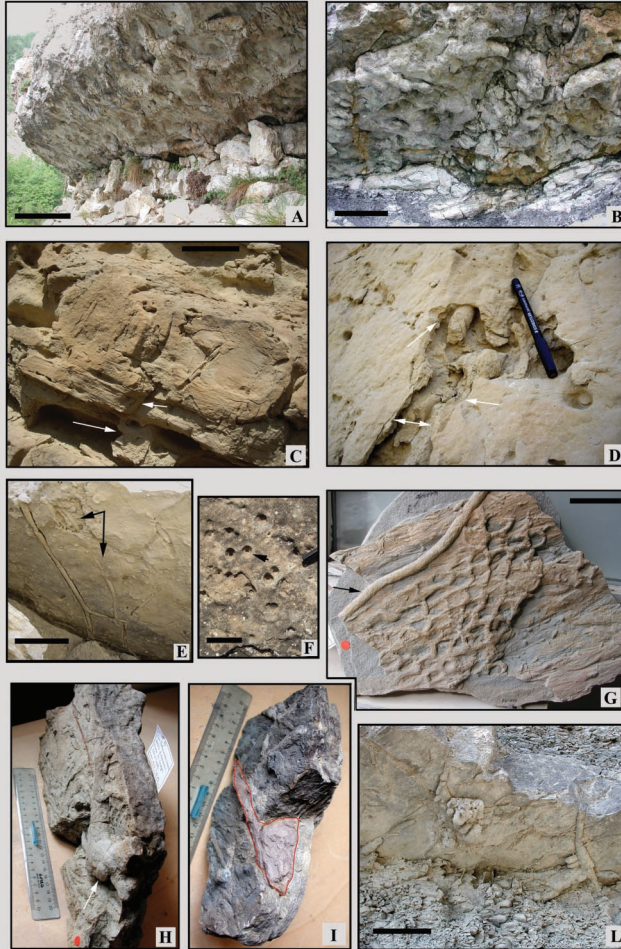
- Kotake N. (1991) - Packing process for filling material in *Chondrites*. *Ichnos*, 1: 277-285.
- Leonardi G. & Mietto P. (2000) - Dinosauri in Italia. Le orme giurassiche dei Lavinini di Marco (Trentino) e gli altri resti fossili italiani. *Accademia Editoriale*, Pisa-Roma: 495 pp.
- MacBride E.F. & Picard P. (1991) - Facies implications of *Trichichnus* and *Chondrites* in turbidites and hemipelagites, Marnoso Arenacea Formation (Miocene), Northern Apennines, Italy. *Palaios*, 6: 281-290.
- Martinson A. (1970) - Toponomy of trace fossils. In: T. P. Crimes & J. C. Harper (Editors), Trace Fossils. *Geological Journal, Special Issue*, pp. 323-330.
- Monaco P. (1995) - Relationships between trace fossil communities and substrate characteristics in some Jurassic pelagic deposits in the Umbria-Marche basin, central Italy. *Geobios*, 18: 299-311.
- Monaco P. (1996) - Ichnofabric as a tool to identify turbiditic or tempestitic substrates: two examples from Early Jurassic and Middle Eocene in the central Apennines (Italy). *Comunicación de la II Reunión de Tafonomía y Fossilización "Taphos 96"*, Zaragoza 13-15 Junio 1996: 247-253.
- Monaco P. (2002) - Tracce fossili di invertebrati marini e loro rapporti con il substrato: esempi dal mesozoico e dal terziario dell'Appennino Umbro e dell'area Vicentina. *Studi e Ricerche - Assoc. Amici del Museo - Museo Civico «G. Zanato» Montecchio Maggiore, VI, vol. Dic. 2002*, 15: 29-38.
- Monaco P. (in press) - Taphonomic features of *Paleodictyon* and other graphoglyptid trace fossils in Oligo-Miocene thin-bedded turbidites, Northern Apennines (Italy). *Palaios* (2008).
- Monaco P., Caracul J.E., Giannetti A., Soria J.M. & Yébenes A. (2007) - *Thalassinoides* and *Ophiomorpha* as cross-facies trace fossils of crustaceans from shallow to deep-water environments: Mesozoic and Tertiary examples from Italy and Spain. In: A. Garassino, R. M. Feldmann & G. Teruzzi (Editors), 3rd Symposium on Mesozoic and Cenozoic Decapod Crustaceans. *Mem. Soc. It. Sc. Nat. e Mus. Civ. St. Nat. Milano*, Museo di Storia Naturale di Milano, May 23-25, 2007: pp. 79-82.
- Monaco P. & Garassino A. (2001) - Burrows and body fossil of decapod crustaceans in the Calcarei Grigi, Lower Jurassic, Trento platform (Italy). *Geobios*, 34(3): 291-301.
- Monaco P. & Giannetti A. (2001) - Stratigrafia tafonomica nel Giurassico Inferiore dei Calcarei Grigi della Piattaforma di Trento. *Atti Ticinensi di Scienze della Terra, Pavia*, 42: 175-209.
- Monaco P. & Giannetti A. (2002) - Three-dimensional burrow systems and taphofacies in shallowing-upward parasequences, lower Jurassic carbonate platform (Calcarei Grigi, Southern Alps, Italy). *Facies*, 47: 57-82.
- Monaco P., Giannetti A., Caracul J.E. & Yébenes A. (2005) - Lower Cretaceous (Albian) shell-armed and associated echinoid trace fossils from the Sácaras Formation, Serra Gelada area, southeast Spain. *Lethaia*, 38: 1-13.
- Monaco P. & Morettini E. (2000) - Marl-limestone rhythmites and event beds in the Toarcian-Aalenian "Calcarei e Marne a Posidonia" unit of Fiuminata (Pioraco, Central Apennines). *Boll. Serv. Geol. d'It.*, 116 (1997): 31-52.
- Monaco P. & Uchman A. (1999) - Deep-sea ichnoassemblages and ichnofabrics of the Eocene Scisti varicolori beds in the Trasimeno area, western Umbria, Italy. In: A. Farinacci & A. R. Lord (Editors), Depositional Episodes and Bioevents. *Paleoplagos, Univ. La Sapienza, Spec. Publ.*, Roma: pp. 39-52.
- Montenat C. & Seilacher A. (1978) - Les turbidites messiniennes à *Helminthoides* et *Paleodictyon* du bassin de Vera (Cordillères bétiques orientales). Indications paléobathymétriques. *Bull. Soc. géol. France*, (7), XX(3): 319-322.
- Olivero D. (1996) - *Zoophycos* distribution and sequence stratigraphy. Examples from the Jurassic and Cretaceous deposits of southeastern France. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 123: 273-287.
- Olivero D. (2003) - Early Jurassic to late Cretaceous evolution of *Zoophycos* in the French Subalpine Basin (southeastern France). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 192: 59-78.
- Olivero D. (2007) - *Zoophycos* and the role of type specimens in ichnotaxonomy. In: W. M. III (Editor), Trace Fossils, Concepts, Problems, Prospects. *Elsevier B.V.*: pp. 219-231.
- Olivero D. & Gaillard C. (1996) - Paleocology of Jurassic *Zoophycos* from south-eastern France. *Ichnos*, 4: 249-260.
- Olivero D. & Gaillard C. (2007) - A constructional model for *Zoophycos*. In: W. Miller III (Editor), Trace Fossils, Concepts, Problems, Prospects. *Elsevier B.V.*: pp. 466-477.
- Plaziat J.C. & Mahmoudi M. (1988) - Trace fossils attributed to burrowing echinoids: a revision including new ichnogenus and ichnospecies. *Geobios*, 21(2): 209-233.
- Rona P. (2004) - Secret survivor. *Natural History*, 113: 50-55.
- Rona P., Seilacher A., Luginstrand H., Seilacher E., Vargas C.D., Vetriani C., Bernhard J.M., Sherrill R.M., Grassle J.F., Low S. and Lutz R.A. (2003) - *Paleodictyon*, a living fossil on the deep sea floor. *Eos Transactions AGU, Fall Meeting Supplement, Abstract OS32A-0241*, 84.
- Seilacher A. (1964) - Sedimentological classification and nomenclature of trace fossils. *Sedimentology*, 3: 253-256.
- Seilacher A. (1974) - Flysch trace fossils: evolution of behavioural diversity in the deep-sea. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 4: 233-245.
- Seilacher A. (1977) - Pattern analysis of *Paleodictyon* and related trace fossils. In: T. P. Crimes & J. C. Harper (Editors), Trace Fossils 2. *Geological Journal, Special Issue 9*, London: pp. 289-334.
- Smith A.B. & Crimes T.P. (1983) - Trace fossils formed by heart urchins - a study of *Scolicia* and related traces. *Lethaia*, 16: 79-92.
- Swinbanks D.D. (1982) - *Paleodictyon*: the traces of infaunal Xenophyophores? *Science*, 218 (1 October): 47-49.
- Trincardi F., Verdicchio G. & Asioli A. (2005) - Comparing Adriatic contourite deposits and other Mediterranean examples. In: Fist (Editor), *Geologia 2005. FIST*, Spoleto 21-23 Settembre 2005: pp. 321.
- Tunis G. & Uchman A. (1996) - Trace fossils and facies changes in Cretaceous-Eocene flysch deposits of the Julian Prealps (Italy and Slovenia): consequences of regional and world-wide changes. *Ichnos*, 4: 169-190.
- Tunis G. & Uchman A. (2003) - Trace fossils from the Brkini flysch (Eocene), south-western Slovenia. *Gortania, Atti del Museo Friulano di Storia Nat.*, 25: 31-45.
- Uchman A. (1991) - Diverse tiering patterns in Paleogene flysch trace fossils, Magura Nappe, Carpathian Mountains, Poland. *Ichnos*, 1: 287-292.
- Uchman A. (1995a) - Taxonomy and paleoecology of flysch trace fossils: the Marnoso-arenacea Formation and associated facies (Miocene, Northern Apennines, Italy). *Beringeria, Heft*, 15: 116 pp.
- Uchman A. (1995b) - Tiering patterns of trace fossils in the Paleogene flysch deposits of the Carpathians, Poland. *Geobios, M.S.* 18: 389-394.
- Uchman A. (1998) - Taxonomy of flysch trace fossils: revision of the Marian Książczyński collection and studies of complementary material. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 68: 105-218.
- Uchman A. (1999) - Ichnology of the Rhénodanubian Flysch (Lower Cretaceous-Eocene) in Austria and Germany. *Beringeria*, 25: 67-173.
- Uchman A. (2001) - Eocene flysch trace fossils from the Hecho Group of the Pyrenees, northern Spain. *Beringeria*, 28: 3-41.
- Uchman A. & Demircan H. (1999) - Trace fossils of Miocene deep-sea fan fringe deposits from the Cingöz Formation, southern Turkey. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 69: 125-135.
- Uchman A., Janbu N.E. & Nemeč W. (2004) - Trace fossils in the Cretaceous-Eocene Flysch of the Sinop-Boyabat Basin, Central Pontides, Turkey. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 74: 197-235.
- Wanless H.R., Tedesco L.P. & Tyrrell K.M. (1988) - Production of subtidal tubular and surficial tempestites by hurricane Kate, Caicos Platform, British West Indies. *Journ. of Sediment. Petrol.*, 58(4): 739-750.
- Wetzel A. & Werner F. (1981a) - Morphology and ecological significance of *Zoophycos* in deep-sea sediments of NW Africa. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 32: 185-212.
- Werner F. & Wetzel W. (1981b) - Interpretation of biogenic structures in oceanic sediments. *Bulletin del'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine*, 31: 275-288.
- Wetzel A. & Aigner T. (1986) - Stratigraphic completeness: Tiered trace fossils provide a measuring stick. *Geology*, 14: 234-237.
- Wetzel A. & Bromley R.G. (1996) - Re-evaluation of the ichnogenus *Helminthopsis* - A new look at the type material. *Paleontology*, 39(1): 1-19.



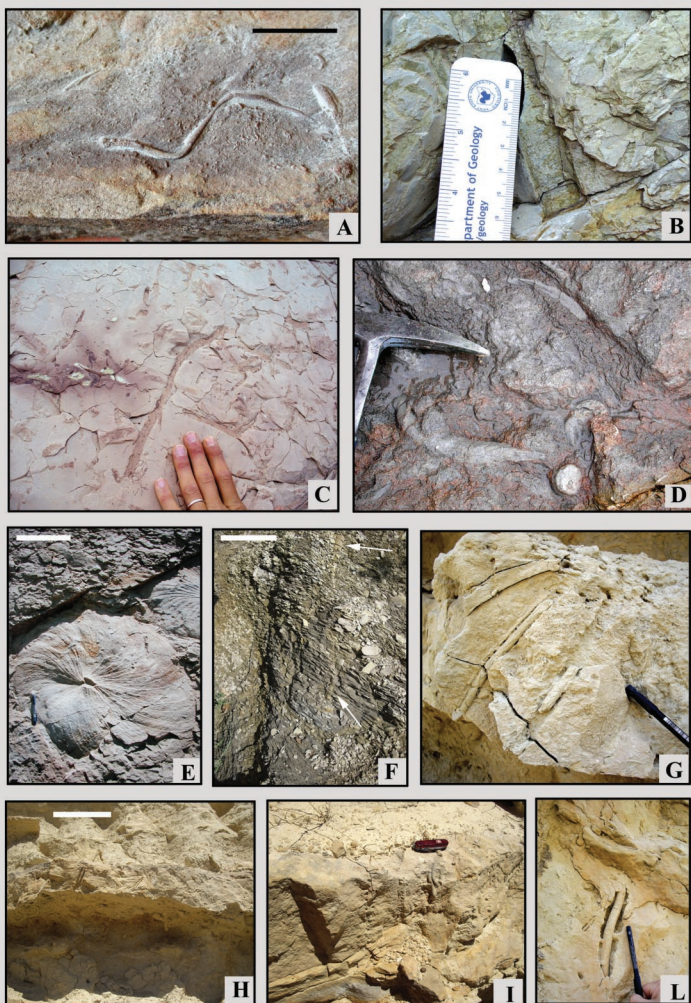


**Tavola 1.** Esempi di tracce fossili preservate come veri iporilevi o hypichnia s.s. preservati alla base di turbiditi: A) *Desmograpton dertonensis* (grafogliptide), Marnoso Arenacea, Miocene, Romagna; B) *Paleodictyon hexagonum* (grafogliptide), Marnoso Arenacea, Miocene medio, Umbria (Città di Castello); C) *Scolicia strozzii*, unità Varicolori, Eocene, Umbria (Trasimeno); D) *Cosmorhaphie* isp. (grafogliptide), Macigno, Oligocene, Toscana (Pratomagno); E) *Spirophyucus* isp., Cervarola, Oligocene?, Appennino Tosco-Umbro (Cortona); F) *Urohelminthoida* cf. *dertonensis* (grafogliptide), Marnoso Arenacea, Miocene, Appennino Romagnolo (Verghereto); G) *Rotundusichnium* isp., Cervarola, Oligocene?, Appennino Tosco-Umbro (Cortona); H) *Paleodictyon exagonum* (grafogliptide), Marnoso Arenacea, Miocene, Appennino Umbro (Montone-Umbertide). La scala è riportata in ogni figura.



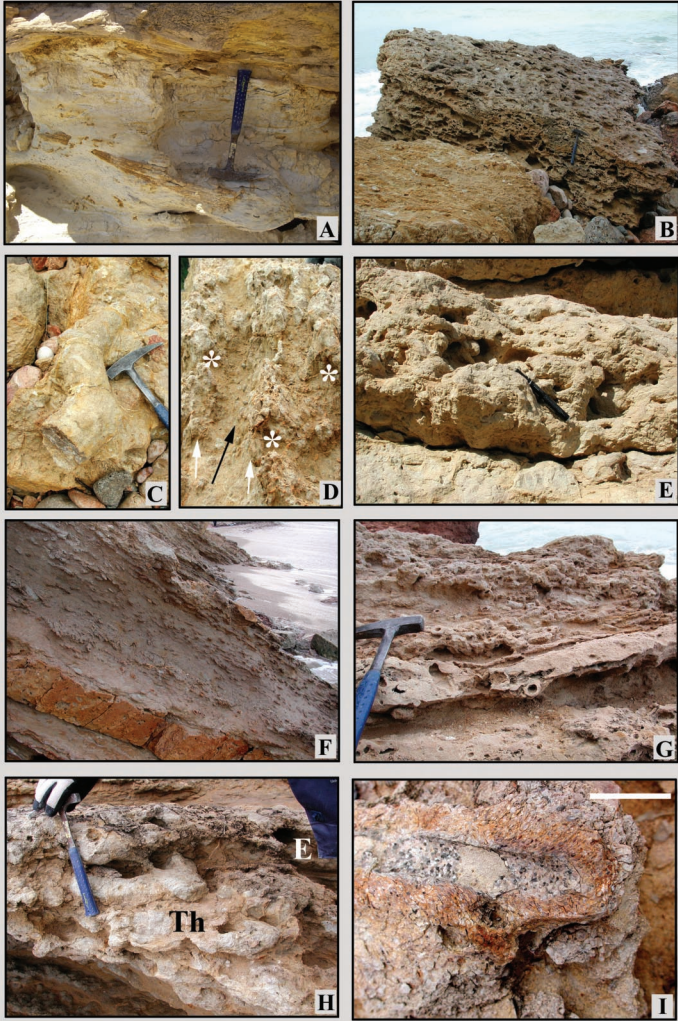


**Tavola 2.** Esempi di tracce fossili preservate come falsi hypichnia (generalmente endichnia discendenti): A) *Thalassinoides suevicus*, originatosi come endichnia, discendendo poi fino a raggiungere la posizione di hypichnia, Calcarei Grigi, Giurassico inferiore, Trentino (Folgaria), barra di 30 cm; B) *Thalassinoides suevicus*, originatosi come endichnia, discendendo fino alle marne sottostanti grigio scure in posizione di hypichnia, Calcarei Grigi, Giurassico inferiore, Trentino (Folgaria), barra di 30 cm; C) *Ophiomorpha nodosa*, traccia sviluppata verticalmente come endichnia, discendendo fino a disporsi orizzontalmente nella posizione di hypichnia; notare il tubulo interno preservato, Messiniano, sezione di Venta de la Virgen (Murcia), barra di 20 cm; D) *Ophiomorpha nodosa*, particolare dello sviluppo verticale in endichnia, con il tubulo interno preservato, Messiniano, sezione di Venta de la Virgen (Murcia), le frecce mostrano alcuni dettagli descritti nel testo; E) *Ophiomorpha nodosa*, nella sua posizione orizzontale di hypichnia; notare il tubulo interno preservato e i diversi piani nelle due frecce nere, Messiniano, sezione di Venta de la Virgen (Murcia), barra di 20 cm; F) *Ophiomorpha nodosa*, gruppo di pozzi verticali preservati al tetto di uno strato sabbioso, notare la forma a imbuto con il tunnel al centro, Messiniano, sezione di Venta de la Virgen (Murcia), barra di 5 cm; G) *Granularia* ? isp. che attraversa un reticolo di *Paleodictyon hexagonum*, base di una torbidite di medio spessore (50 cm), Marnoso Arenacea, Miocene medio, Appennino Romagnolo (Balze di Verghereto), barra di 15 cm; H-I) *Thalassinoides* cf. *suevicus*, originatosi come endichnia permeando integralmente due strati torbiditici di basso spessore (circa 10 cm), Marnoso Arenacea, Miocene medio, Appennino Umbro (dintorni di Città di Castello); L) *Ophiomorpha* cf. *rudis*, di aspetto hypichnia ma originatosi come endichnia, Marnoso Arenacea, Miocene medio, Appennino Romagnolo (dintorni di Bagno di Romagna), barra di 10 cm.

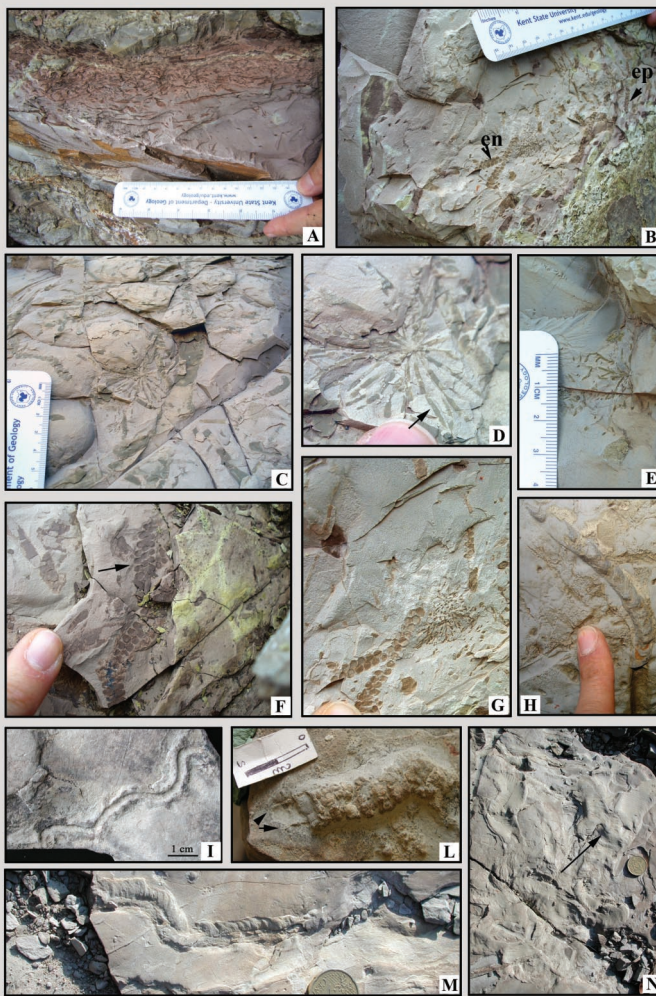


**Tavola 3.** Esempi di tracce fossili preservate come endichnia e crossichnia. A) *Helminthopsis tenuis*, probabile endichnia in torbidite sottile (20 cm), Marnoso Arenacea, Miocene medio, Appennino Romagnolo (Verghereto), barra di 5 cm; B) *Alcyonidiopsis* isp., endichnia in una calcilutite torbiditica sottile (25 cm), unità Varicolori, Eocene, Appennino Umbro (Trasimeno, M. Solare); C) *Planolites* isp., endichnia in calcilutite torbiditica sottile (20 cm), unità Varicolori, Eocene, Appennino Umbro (Trasimeno, M. Solare); D) *Subphylochora-Cardioichnus* (tracce di echinidi irregolari, vedi alcuni gusci preservati), endichnia in sabbia grossolana, formazione Sácaras, Cretaceo, Serra Gelada (Alicante, Spagna); E) *Zoophycos*, crossichnia in sedimenti marnoso-argillosi, Bisciara, Oligocene?, Appennino Umbro (Contessa, Gubbio), barra di 10 cm; F) *Ophiomorpha* isp., crossichnia verticale in sedimenti marnoso-argillosi, Marnoso Arenacea, Miocene medio?, Appennino umbro (Umbertide, Montone), barra di 25 cm; G) *Ophiomorpha nodosa*, endichnia/crossichnia in sabbie giallastre ben cementate, Messiniano, sezione di Vienta de la Virgen (Murcia); H) *Ophiomorpha nodosa* e *Ophiomorpha* isp., endichnia e crossichnia in sabbie giallastre da poco a ben cementate, Pliocene del margine Sud nel Bacino del Bajo Segua (Murcia), barra di 15 cm; I) *Ophiomorpha nodosa*, *Ophiomorpha* isp. e tracce non identificate, endichnia e crossichnia in sabbie giallastre da poco a ben cementate, Pliocene del margine Sud nel Bacino del Bajo Segua (Murcia), coltellino di 5 cm; L) *Ophiomorpha nodosa*, endichnia, preservato il riempimento del tunnel interno ma con dissoluzione quasi completa della parete, Messiniano, sezione di Vienta de la Virgen (Murcia).





**Tavola 4.** Esempi di endichnia ascendenti e di ichnoassociazioni (*ichnoguild*) disposte secondo una zonazione verticale (*tiering*); A) *Teichichnus*?, endichnia ascendente in sabbie giallastre e limi poco cementati, Pliocene, margine Sud nel Bacino del Bajo Segua (Murcia); B) *Thalassinoides suevicus*, esempio di *ichnoguild* zonato verticalmente della stessa traccia fossile (il blocco è rovesciato e la testa del martello rappresenta la base), formazione Sácaras, Cretaceo, Serra Gelada (Alicante); C) *Thalassinoides* ? isp., traccia isolata preservata come endichnia, formazione Sácaras, Cretaceo, Serra Gelada (Alicante); D) Esempio di *ichnoguild* in livelli differenziati (*tiers*); si notano due livelli calcarei intensamente bioturbati (freccie bianche) con *Ereipichnus geladensis* posizionato al tetto nel tier superficiale (asterischi), ed un livello marnoso ricco in echinidi irregolari con le loro tracce (freccia nera), formazione Sácaras, Cretaceo, Serra Gelada (Alicante); E) Esempio di *ichnoguild* a *Thalassinoides* secondo più livelli differenti, formazione Sácaras, Cretaceo, Serra Gelada (Alicante); F-G) alta densità di tracce fossili di *Ereipichnus geladensis* iso-orientate secondo la direzione della corrente, formazione Sácaras, Cretaceo, Serra Gelada (Alicante); H) Esempio di *ichnoguild* organizzato in livelli sovrapposti (*tiering*); in basso prevale *Thalassinoides suevicus* (Th) mentre in alto si posiziona *Ereipichnus geladensis* (E), formazione Sácaras, Cretaceo, Serra Gelada (Alicante); I) *Ereipichnus geladensis*, in cui si nota il vano interno liscio e la disposizione embriciata dei granuli della parete, formazione Sácaras, Cretaceo, Serra Gelada (Alicante), barra di 5 cm.



**Tavola 5.** Esempi di tracce fossili preservate come epichnia. A) Transizione graduale tra endichnia ed epichnia in una torbidite calcilutitica, con incremento graduale delle tracce fossili verso la parte sommitale dello strato, unità Varicolori, Eocene, Appennino Umbro (Trasimeno, M. Solare); B) *Nereites* preservato come endichnia (en) o epichnia (ep) nella porzione sommitale di una torbidite calcilutitica, unità Varicolori, Eocene, Appennino Umbro (Trasimeno, M. Solare); C-D) *Cladichnus*, epichnia discendenti in una torbidite calcilutitica, unità Varicolori, Eocene, Appennino Umbro (Trasimeno, M. Solare), notare nella freccia in D i trasetti ortogonali al tunnel tipici di questo genere; E) *Chondrites*, endichnia/epichnia discendente in una torbidite calcilutitica, unità Varicolori, Eocene, Appennino Umbro (Trasimeno, M. Solare); F) *Nereites*, epichnia preservato sia con una serie trilobata di pustole (freccia), che bilobata in una torbidite calcilutitica, unità Varicolori, Eocene, Appennino Umbro (Trasimeno, M. Solare); G) particolare di foto B dell'*ichnoguild* a *Nereites* e *Cladichnus*; H) *Taenidium*, preservato come epichnia segmentato in una torbidite calcilutitica, unità Varicolori, Eocene, Appennino Umbro (Trasimeno, M. Solare); I) *Nereites missouriensis*, epichnia con pustole laterali rispetto ad un canale centrale in una torbidite fine, Marnoso Arenacea, Miocene medio, Appennino Romagnolo (Verghereto); L) *Nereites* isp. epichnia con pustole irregolari che si preservano localmente anche come doppie pareti laterali (freccie), Marnoso Arenacea, Miocene medio, Appennino Romagnolo (Verghereto); M-N) epichnia a *Scolicia prisca* (M) e altre tracce di organismi vagili sul sedimento che spesso si intersecano (freccia), torbidite sottile (5 cm), Marnoso Arenacea, Miocene medio, Appennino Romagnolo (Verghereto).