



PALEOBIOLOGIA



Prof. Giuseppe Marramà
Dip. Scienze della Terra
giuseppe.marrama@unito.it



DATE E ORARIO DELLE LEZIONI:

- 01/10, 03/10, 08/10, 10/10, 15/10, 17/10, 22/10, 24/10, 05/11, 07/11, 14/11, 19/11, 21/11, 28/11, 03/12, 05/12
- I mercoledì ore 11:00-13:00 in Aula Marro (Palazzo Campana)
- I venerdì ore 11:00-13:00 in Auletta I (Orto Botanico)
- Eccetto venerdì 10 ottobre (11:00-13:00) lezione in Aula Microscopi (Dipartimento di Scienze della Terra, via Valperga Caluso 35) per lezione con campioni fossili (approfondimento tafonomia)



MODALITA' D'ESAME

- L'esame è orale e consiste nella discussione in presenza di tre degli argomenti trattati a lezione.

APPELLI D'ESAME

(presso il Dip. Scienze della Terra, via Valperga Caluso 35)

- 29 gennaio 2026 - ore 09:00
- 25 febbraio 2026 - ore 09:00
- 16 giugno 2026 - ore 09:00
- 02 luglio 2026 - ore 09:00
- 09 settembre 2026 - ore 09:00



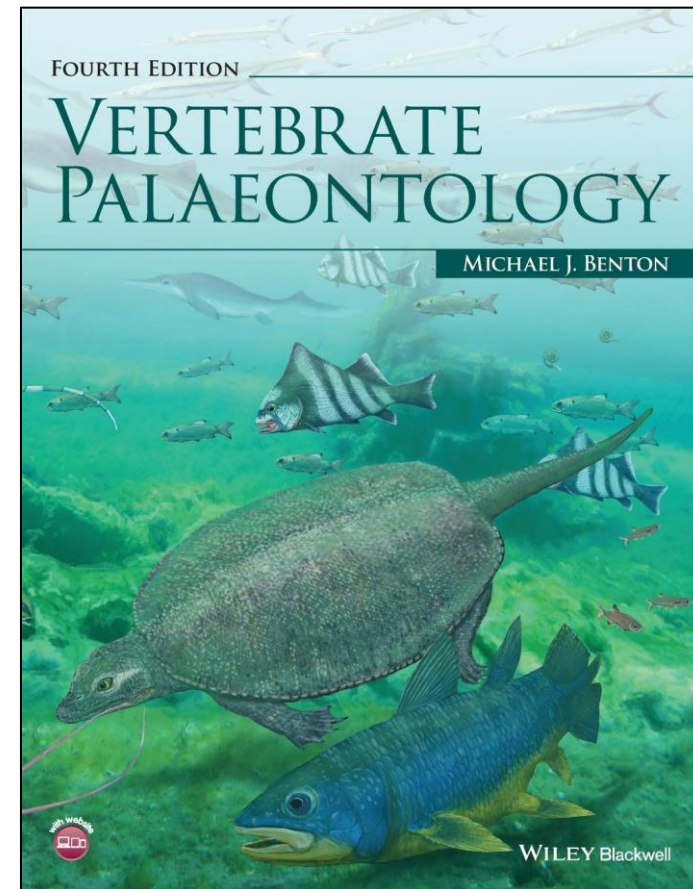
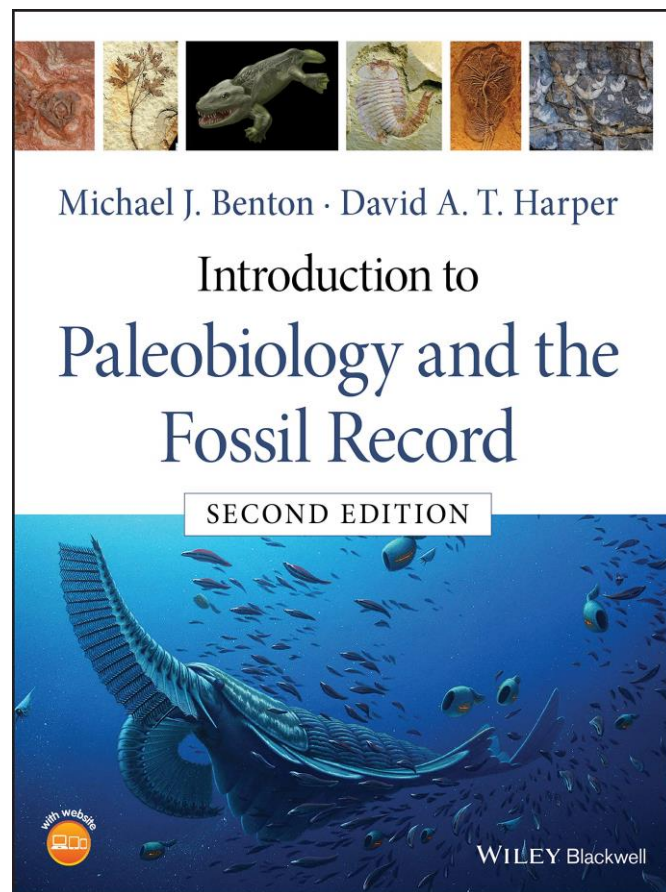
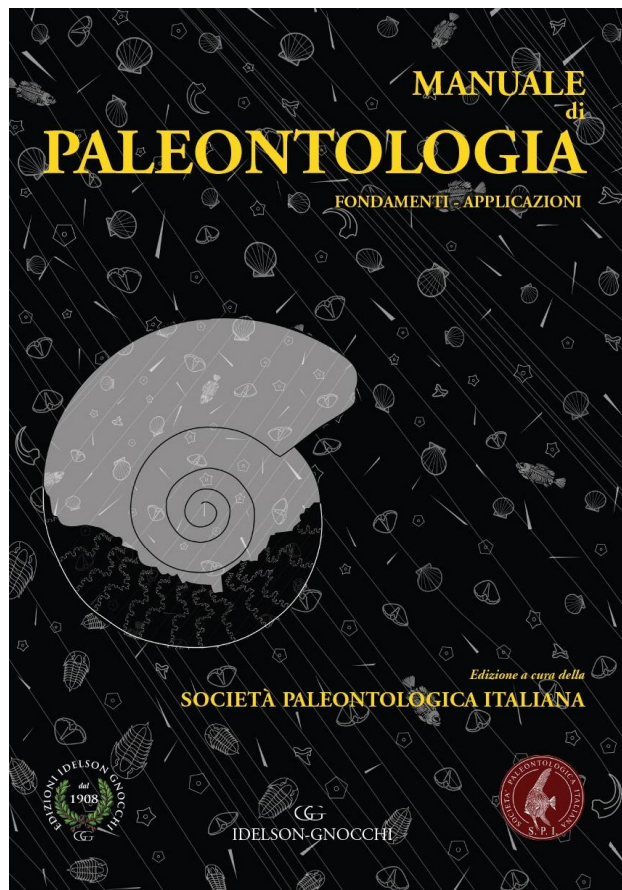
TESI DISPONIBILI in PALEONTOLOGIA

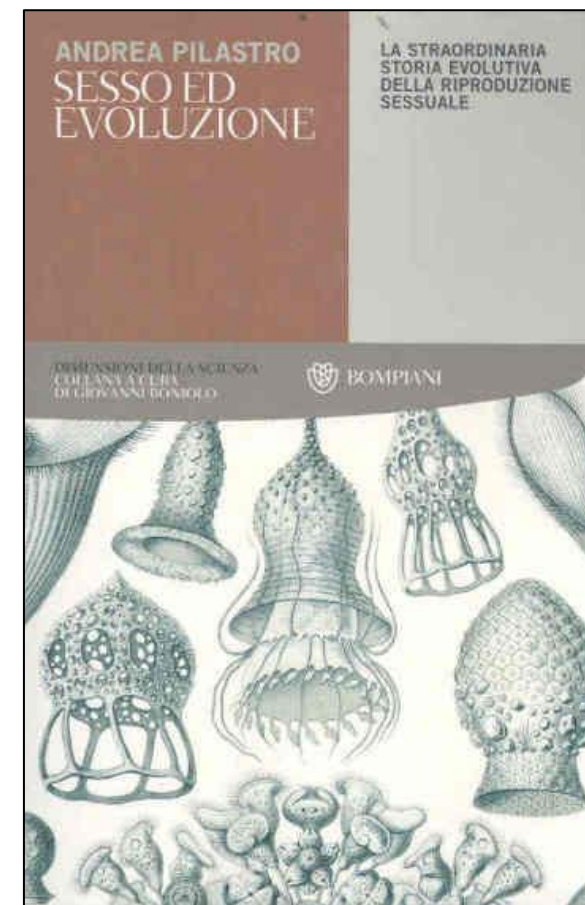
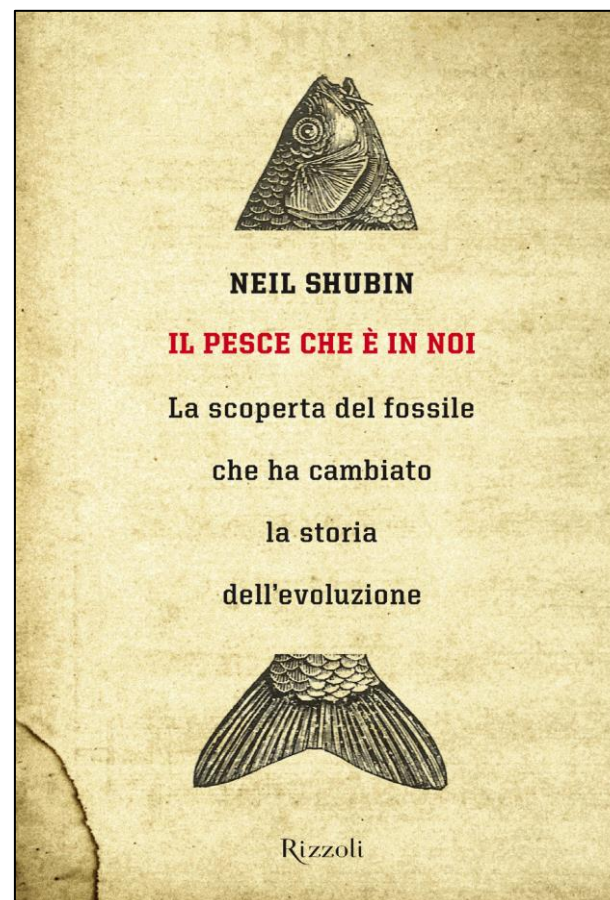
Compilative

- Basate su argomenti esposti durante l'insegnamento. Ad esempio:
 - Dai Placodermi ai pesci ossei: caratteristiche anatomiche e radiazione evolutiva.
 - Evoluzione dei tetrapodi: dalle pinne lobate ai primi passi sulla terraferma.
 - Il volo nei vertebrati prima di *Archaeopteryx*.

Sperimentali:

- Identificazione di denti di squali del Miocene Inferiore della Collina di Torino
- Analisi del morfospazio delle associazioni boreali e tetidee a selaci (Chondrichthyes) dell'Eocene europeo

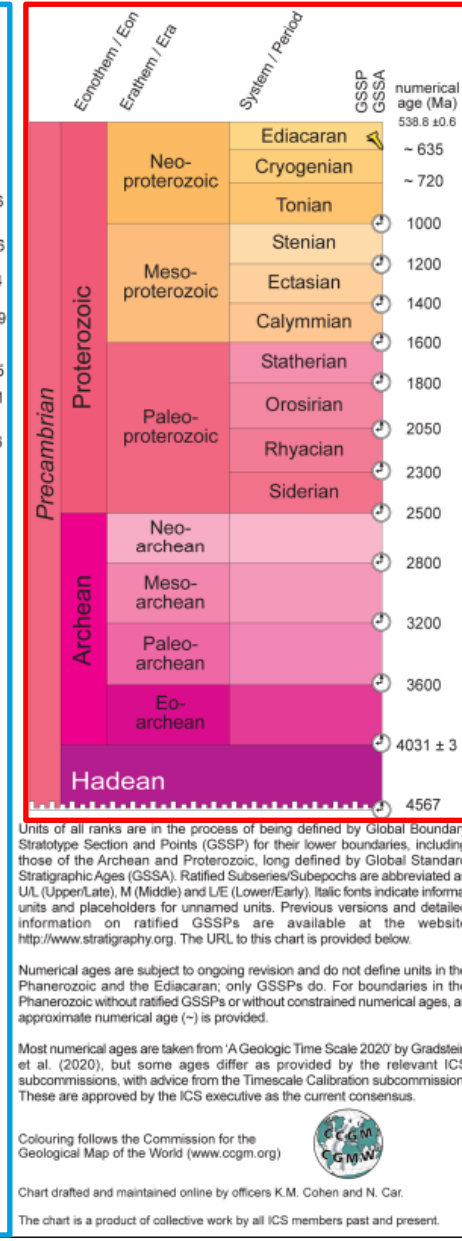




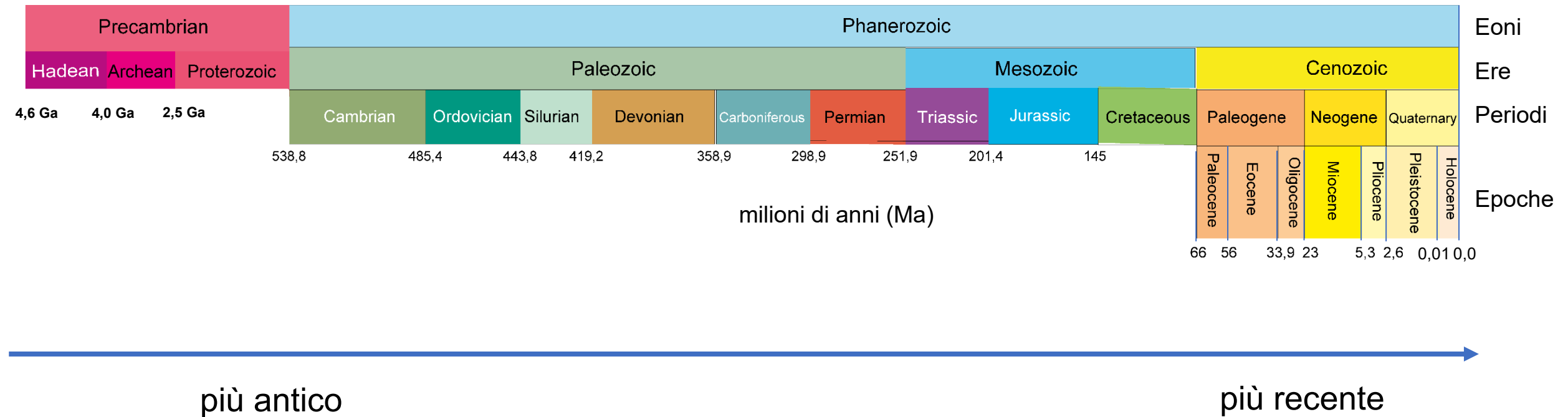


International Commission on Stratigraphy

v 2024/12



Da imparare...





1. INTRODUZIONE

2. LA QUALITÀ DEL RECORD FOSSILE

- Cenni generali di tafonomia (la fossilizzazione)
- Incompletezza, bias e affidabilità

3. FOSSILI ED EVOLUZIONE

- La teoria dell'evoluzione
- Evoluzione e record fossile
- Le cause dell'evoluzione

4. FORMA E FUNZIONE

- Morfologia e ambiente
- Variabilità intraspecifica e interspecifica
- Evoluzione e sviluppo
- Lo studio della forma

5. ESTINZIONI E RINNOVAMENTI BIOLOGICI

- Definizioni, pattern e cause
- The Big Five
- Rinnovamenti biologici

6. STORIA DELLA VITA SULLA TERRA

- Origine della vita
- Gli eucarioti
- Origine ed evoluzione dei metazoi
- L'esplosione cambriana
- Il record fossile degli invertebrati
- L'origine dei vertebrati
- I pesci e l'evoluzione delle mascelle
- La conquista delle terre emerse
- L'età dei rettili
- Origine degli uccelli
- L'evoluzione dei mammiferi



1. INTRODUZIONE

2. LA QUALITÀ DEL RECORD FOSSILE

- Cenni generali di tafonomia (la fossilizzazione)
- Incompletezza, bias e affidabilità

3. FOSSILI ED EVOLUZIONE

- La teoria dell'evoluzione
- Evoluzione e record fossile
- Le cause dell'evoluzione

4. FORMA E FUNZIONE

- Morfologia e ambiente
- Variabilità intraspecifica e interspecifica
- Evoluzione e sviluppo
- Lo studio della forma

5. ESTINZIONI E RINNOVAMENTI BIOLOGICI

- Definizioni, pattern e cause
- The Big Five
- Rinnovamenti biologici

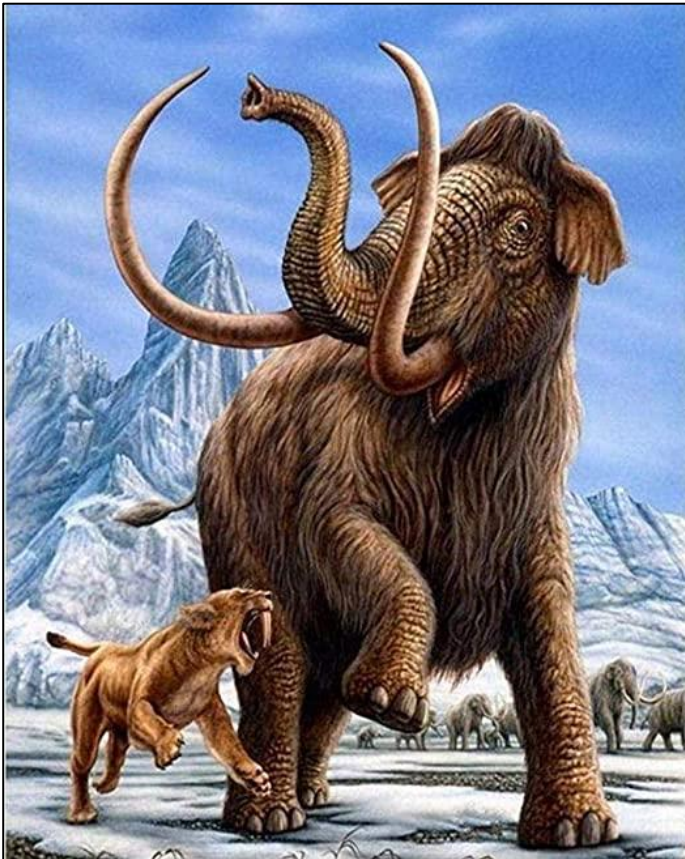
6. STORIA DELLA VITA SULLA TERRA

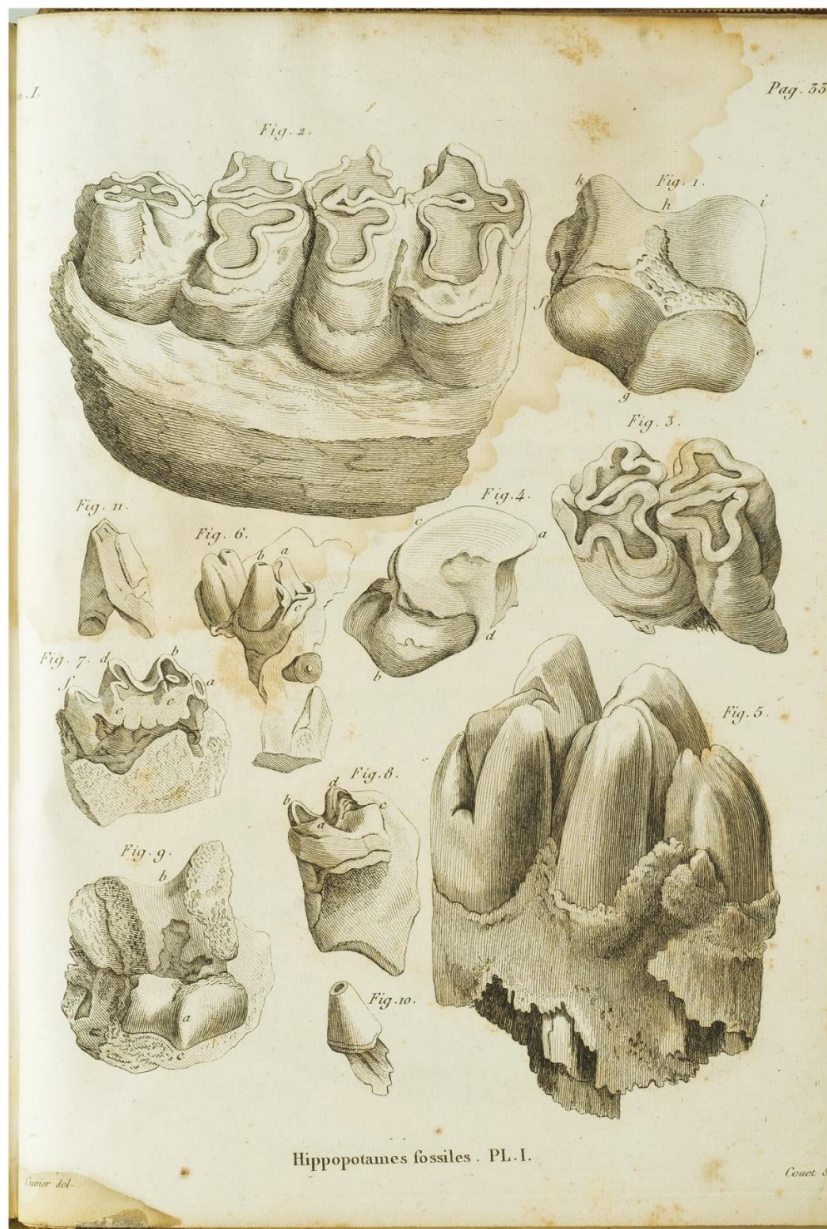
- Origine della vita
- Gli eucarioti
- Origine ed evoluzione dei metazoi
- L'esplosione cambriana
- Il record fossile degli invertebrati
- L'origine dei vertebrati
- I pesci e l'evoluzione delle mascelle
- La conquista delle terre emerse
- L'età dei rettili
- Origine degli uccelli
- L'evoluzione dei mammiferi

- La **paleontologia** (dal greco *palaiòs* = antico, *òntos* = essere vivente, e *lògos* = studio) è la disciplina scientifica che studia gli organismi del passato geologico, gli ambienti in cui vivevano, e le interazioni fra essi.
- Lo fa attraverso lo studio dei **fossili**, ovvero i resti di questi organismi, giunti fino a noi attraverso i processi di fossilizzazione.
- Con il termine fossile (dal latino *fodère* = scavare) si indicano i resti (integri o frammentari) di organismi del passato e più in generale, qualsiasi testimonianza di Vita nel Tempo Profondo.



- Il fine ultimo della paleontologia non è soltanto l'analisi dei fossili dal punto di vista anatomico, sistematico ed evolutivo, ma anche, attraverso il loro studio, **giungere alla ricostruzione degli eventi biologici, geologici, geografici, climatici e ambientali** che hanno caratterizzato la Storia della Terra.





- I filosofi e storici greci **Senòfane** ed **Erodoto** (VI - IV secolo a.C.) sono tra i primi studiosi ad interpretare i fossili come «resti di organismi del passato».
- Georg Bauer, scienziato tedesco meglio noto come **Georgius Agricola** (1495-1555) utilizza per la prima volta il termine "*fossile*" verso la metà del '500 per indicare tutto ciò che può essere scavato (minerali, rocce, metalli, fossili, ecc).
- Grazie alle intuizioni del naturalista francese **Georges Cuvier** (1769-1832) la paleontologia nasce come Scienza alla fine del XVIII secolo.



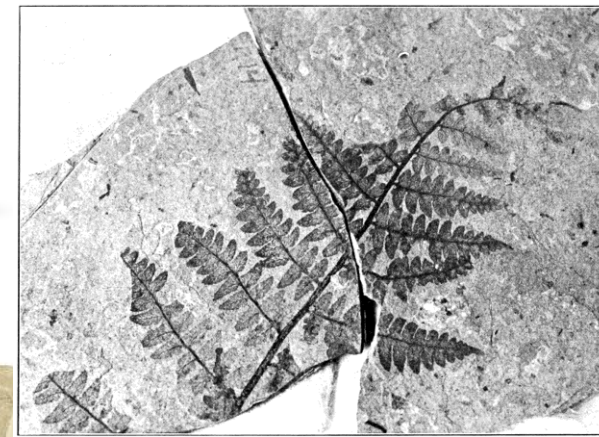
Georges Cuvier (1769-1832)



Paleontologia

Figura 1.4. Tavola della prima edizione delle *Recherches sur les Ossemens fossiles* di Cuvier (1812) in cui l'autore illustra alcuni reperti di ippopotamo fossile tra i quali due disegni di Giovanni Fabbroni raffiguranti denti (fig. 3 e fig. 5) provenienti dal Valdarno Superiore. Foto di Saulo Bambi, Sistema Museale dell'Università degli Studi di Firenze.

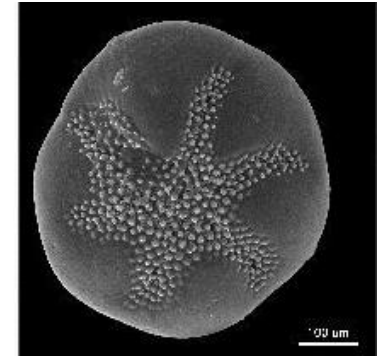
I fossili sono rappresentati da:



body fossils

Resti delle parti del corpo di:

- batteri, archei, protisti e cromisti
- animali (ossa, denti, conchiglie, ecc)
- vegetali (foglie, legni, pollini, ambra)
- funghi



*tracce fossili
(icnofossili)*

Tracce dell'attività biologica dell'organismo:

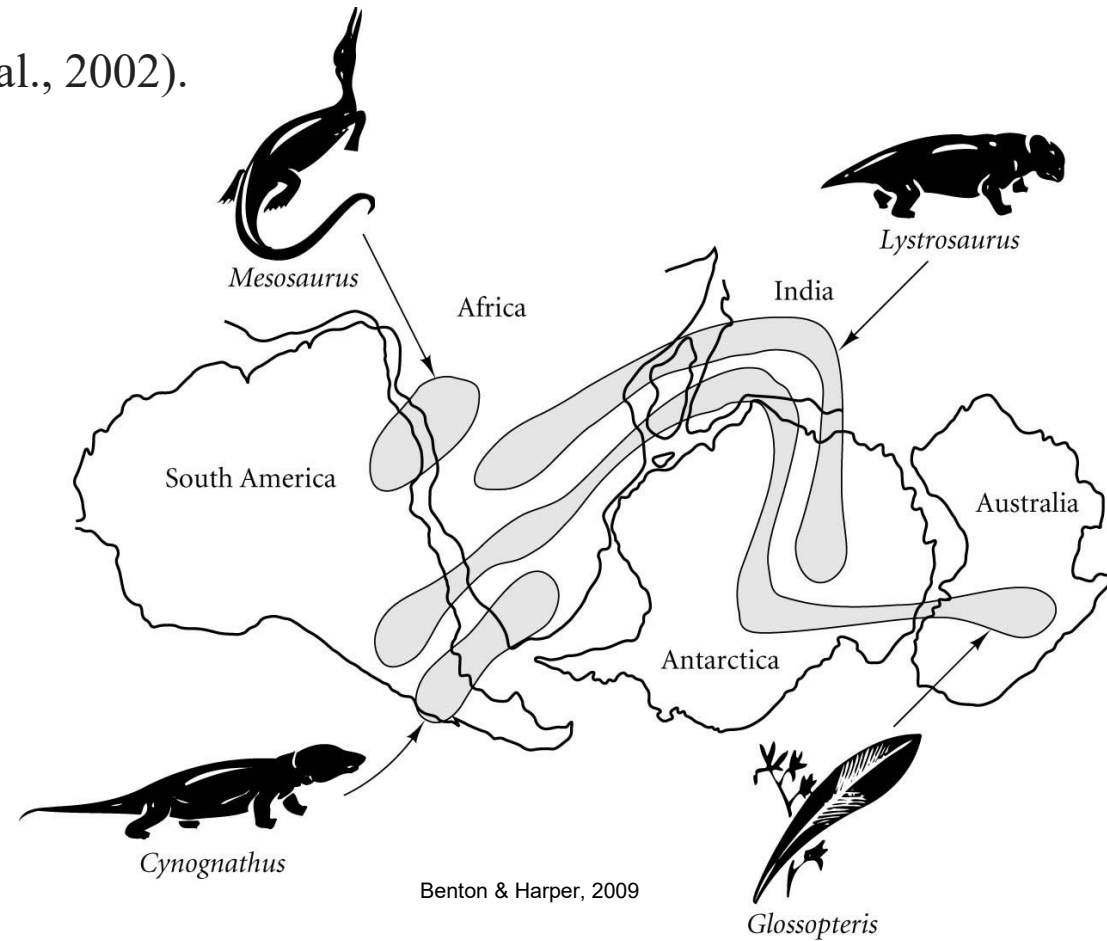
- impronte, piste, tane, coproliti, uova, ecc



Perché studiare i fossili ?

- I fossili consentono l'unico accesso diretto alla dimensione temporale e geografica degli eventi biologici realizzatisi nel passato (Masini et al., 2002).

La presenza delle stesse specie fossili in Sud America, Africa, India, Antartide e Australia hanno suggerito a Wegener che tra il Carbonifero e il Permiano (c. 300 milioni di anni fa) queste terre erano unite a formare il Supercontinente Gondwana.



Perché studiare i fossili ?



Benton & Harper (2020) hanno identificato altri 6 motivi :

1. Aiutano a capire **le origini della vita, dei vari gruppi di organismi e dell'uomo.**
2. Aiutano a comprendere la **relazione fra clima, ambiente e organismi**: e quindi a predire gli impatti del cambiamento climatico sulla biodiversità attuale.
3. Servono a **datare le rocce.**
4. Aiutano a sviluppare la **curiosità per altri mondi** in cui è possibile la vita (astrobiologia).
5. Aiutano a **comprendere l'evoluzione**: i fossili forniscono una scala temporale per l'evoluzione, ci danno informazioni sulla distribuzione storica degli organismi nello spazio (paleobiogeografia), mostrano l'evoluzione delle caratteristiche che ora contraddistinguono un gruppo moderno di organismi o una specie, fondamentali per valutare le loro relazioni di parentela.
6. Aiutano a **capire i fenomeni di estinzione**, aiutando a preservare le specie attuali (paleobiologia della conservazione).

La paleontologia comprende diverse aree di ricerche, che possono essere raggruppate in due maggiori branche:

PALEONTOLOGIA GENERALE

- Tafonomia
- Paleoecologia
- Paleobiogeografia
- Biostratigrafia
- Paleoclimatologia
- Paleobiochimica
- Paleontologia virtuale
- Paleobiologia**

PALEONTOLOGIA SISTEMATICA

- Paleontologia tassonomica
- Paleozoologia
- Paleobotanica
- Micropaleontologia
- Paleoicnologia
- Paleoantropologia

PALEOBIOLOGIA

Campo interdisciplinare che combina i metodi e i risultati della biologia con quelli della paleontologia.

- La paleobiologia unisce la ricerca in campo biologico, derivante dallo studio dei bioti attuali (le comunità di specie che vivono in un dato ecosistema), con le ricerche sui fossili, al fine di comprendere gli aspetti della Storia evolutiva della Vita sulla Terra, dalla sua origine all'evoluzione dell'uomo, incluse le sue estinzioni e i rinnovamenti biologici.
- Inoltre, essa combina i propri risultati con le conoscenze provenienti da altre discipline, come la geologia, la chimica e la climatologia, per sviluppare una comprensione completa degli ecosistemi passati e dei processi che hanno plasmato la Vita sulla Terra.



© Isacco Alberti

Cenni storici

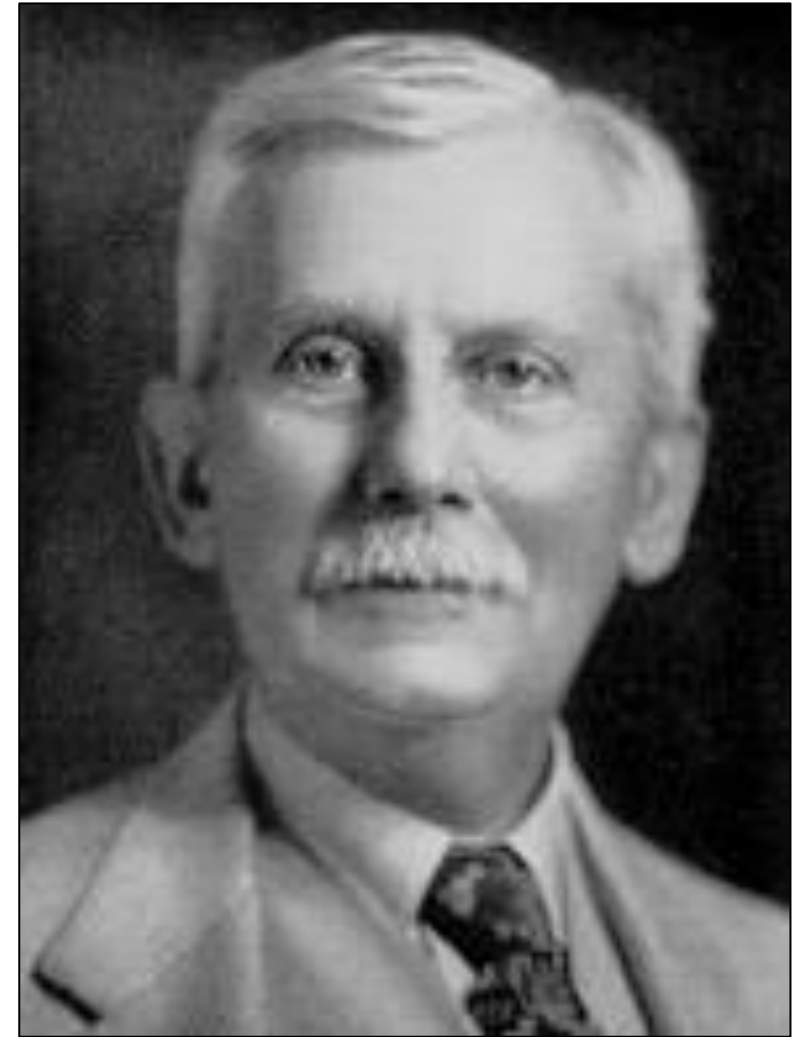
- Padre della moderna paleobiologia fu il barone **Franz Nopcsa** (1877-1933), scienziato ungherese che cercò di inferire dai fossili esaminati la fisiologia e il comportamento dei dinosauri.
- Fu il primo a suggerire, per esempio, che i dinosauri manifestavano cure parentali e comportamenti sociali. Insieme a **Thomas Huxley**, fu il primo a supporre che gli uccelli erano un tipo di dinosauri, e che alcuni di questi erano forse a sangue caldo.



Franz Nopcsa

Cenni storici

- Il termine "*paleobiologia*" fu tuttavia coniato nel 1904 dal paleontologo americano Prof. **Charles Schuchert** (1858-1942) al fine di avviare "un'ampia nuova scienza" unendo la paleontologia tradizionale con le prove e le intuizioni della biologia, della geologia e della chimica.



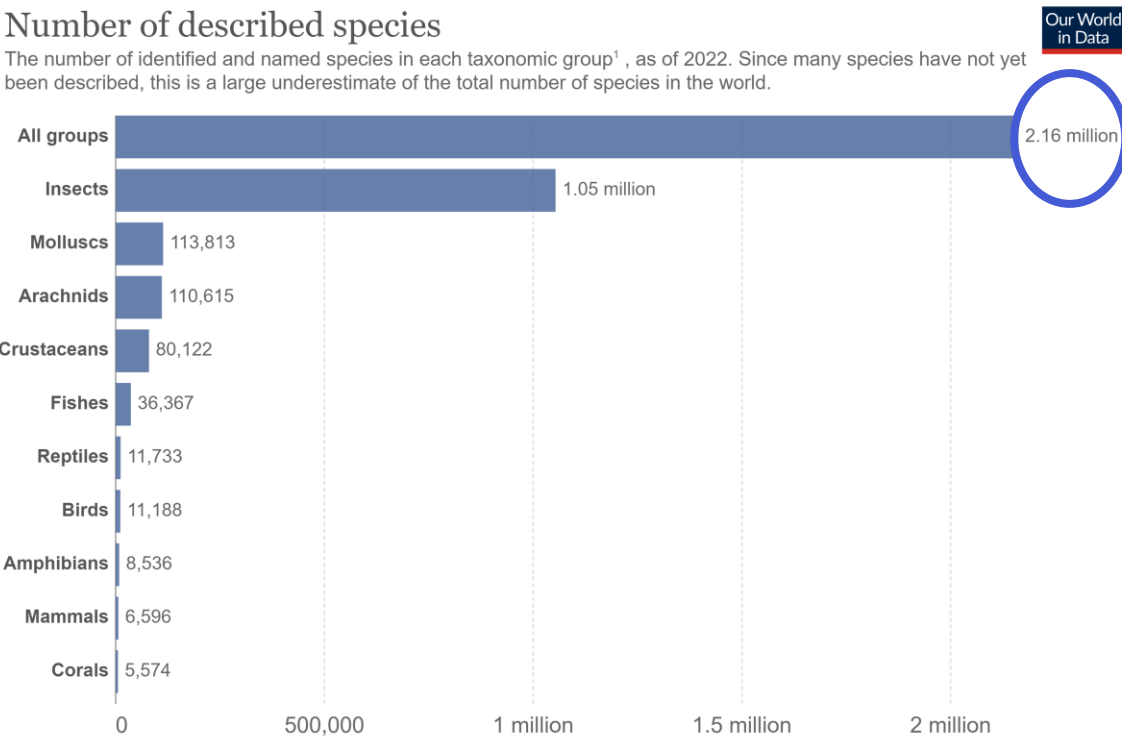
Charles Schuchert

2. LA QUALITÀ DEL RECORD FOSSILE



- **Oggi esistono potenzialmente 8.750.000 di specie viventi sulla Terra (Mora et al. 2011: *PlosBios*)**

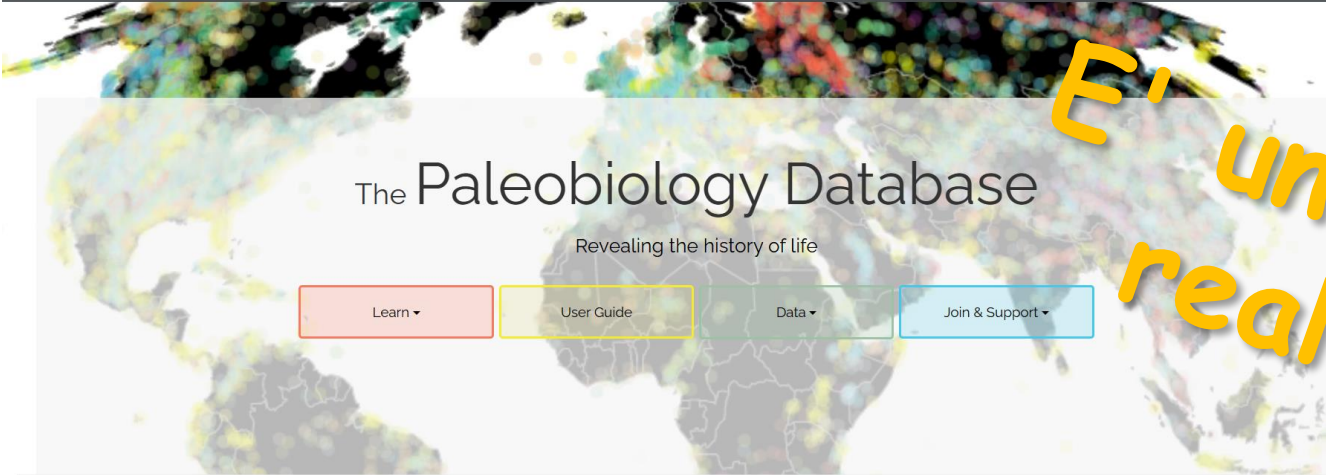
- **Ma solo 2.160.000 sono quelle effettivamente conosciute (IUCN 2022)**



Source: IUCN Red List (2022) OurWorldInData.org/biodiversity • CC BY

1. **Taxonomic group:** A taxonomic group is a category in the scientific classification of living things, based on shared characteristics and genetic similarity. It is arranged in a hierarchical system, with each group being more specific than the one above it, and all groups forming the entire classification of living things.

 Main Menu About ▾ Resources ▾ Search ▾



The Paleobiology Database

Revealing the history of life

Learn ▾

User Guide

Data ▾

Join & Support ▾

[View recent changes](#)

92,942 references	515,067 taxa	992,805 opinions	274,023 collections	1,973,309 occurrences	1,041 contributors
----------------------	-----------------	---------------------	------------------------	--------------------------	-----------------------

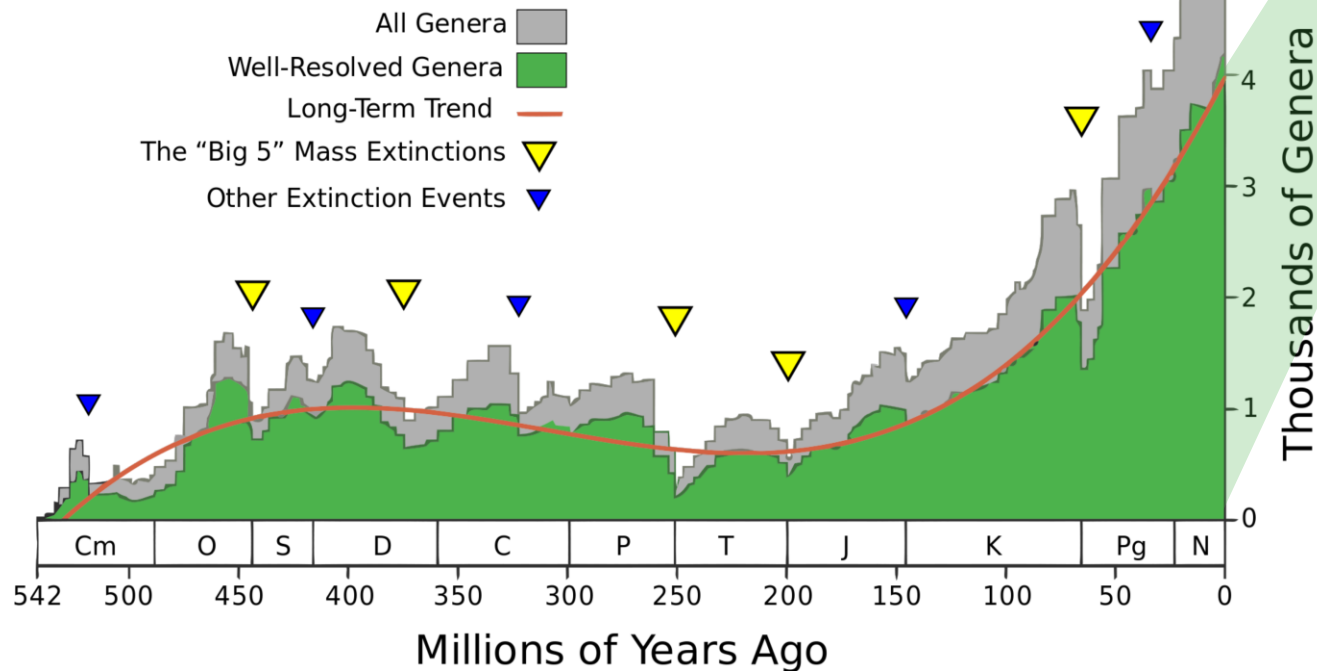
E' un dato reale?

- **~ 500.000 specie fossili descritte**
(fonte: Paleobiology Database <https://paleobiodb.org/>)

- **~ 500.000 specie fossili descritte**

(fonte: Paleobiology Database <https://paleobiodb.org/>)

Biodiversity during the Phanerozoic

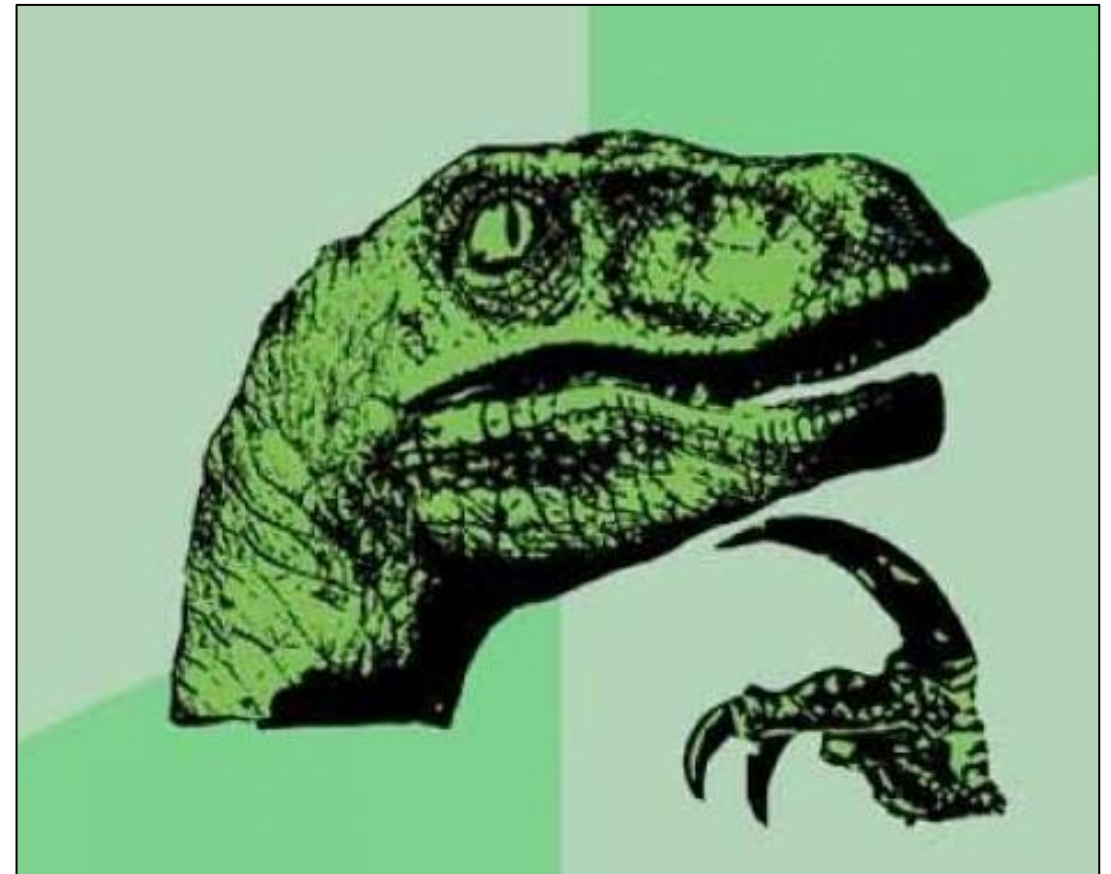


Dal momento che...

- 1) Sembra che solo una piccola percentuale degli organismi vissuta sulla Terra è giunta fino a noi...
- 2) La paleobiodiversità sembra sia aumentata nel Tempo (esponenzialmente negli ultimi 500 milioni di anni)

.... è lecito domandarsi:

- **Il record fossile è sufficiente ?**
- **Quanto è "buona" la qualità del record fossile?**
- **Possiamo credere nel record fossile e usare queste effimere tracce del passato per capire a larga scala schemi e modelli dell'evoluzione e ricostruire la Storia della Vita sulla Terra ?**



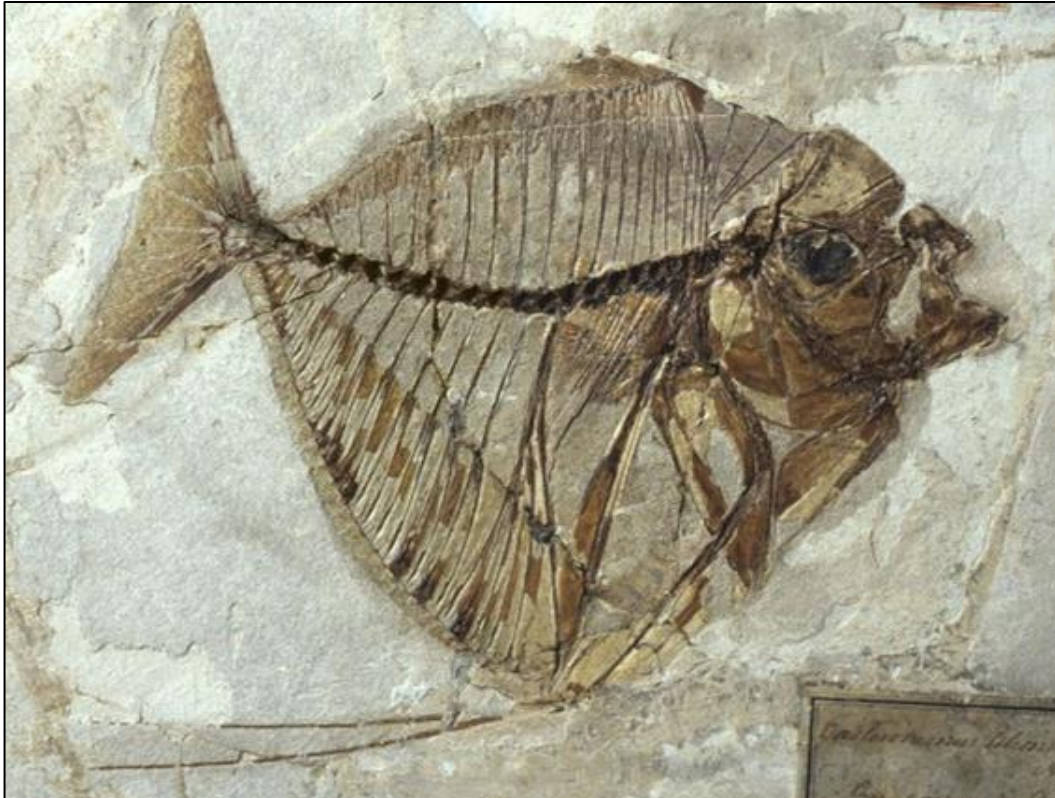


Prima di capire se il record fossile è buono o meno dobbiamo:

- **Comprendere i processi che subiscono gli organismi per diventare fossili (tafonomia)**
- **Considerare le implicazioni dell'incompletezza del record fossile e i suoi bias**



- Quando un organismo muore, le possibilità che i suoi resti vengano trasformati in un fossile sono estremamente ridotte.
- La possibilità che un organismo diventi fossile e giunga fino a noi dipende dal suo **potenziale di preservazione**.



Il potenziale di preservazione di un organismo dipende da due tipi di fattori:

1) FATTORI DI NATURA BIOLOGICA

(legati alla sua anatomia e al suo modo di vita)

2) FATTORI DI NATURA AMBIENTALE

(legati all'ambiente di vita dell'organismo)

1) FATTORI DI NATURA BIOLOGICA

La struttura anatomica degli organismi

Tutti gli organismi sono costituiti da:

- **tessuti molli** (organi, pelle, muscoli, linfa degli alberi, ecc)

... e molti (ma non tutti) anche da:

- **tessuti duri** (ossa, unghie, cuticola, conchiglie, denti, legno).



1) FATTORI DI NATURA BIOLOGICA

I tessuti duri comprendono sia **tessuti organici** aventi funzione portante (cellulosa, chitina, collagene, cheratina), sia **biominerali** che includono:

- **carbonato di calcio** (CaCO_3 in forma di calcite o aragonite): in conchiglie di molluschi, esoscheletri di spugne, coralli, echinodermi, ecc.
- **silice** (SiO_2): in radiolari, diatomee, e spugne
- **bioapatite** ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3$): fosfato di calcio associato a diversi elementi chimici nelle ossa dei vertebrati e nello scheletro di alcuni invertebrati.
- **ossidi di ferro** (Fe_nO_n): soprattutto nei protozoi



Gruppo	Parti inorganiche				Parti organiche			
	Carbonati	Fosfati	Silice	Ossidi di ferro	Chitina	Cellulosa	Collagene	Cheratina
Procarioti	●	○		○		○		
Alghe	●		○		○	●		
Piante superiori	○		○	○		●		
Protozoi	●		●	●	○	○		
Funghi	○	○		○	●	●		
Poriferi	○		○	○			●	
Cnidari	●				○		○	
Briozoi	●	○			●		○	
Brachiopodi	●	●	○		●		○	
Molluschi	●	○	○	○	○		○	
Anellidi	●	●		○	○		●	
Artropodi	●	●	○	○	●		○	
Echinodermi	●	○	○				●	
Cordati	○	●		○		○	●	●

Tabella 3.1. Principali parti dure (inorganiche o organiche) prodotte da gruppi con importanza paleontologica (cerchio pieno: componente maggiore, cerchio vuoto: componente minore). Modificato da Benton & Harper (2009).

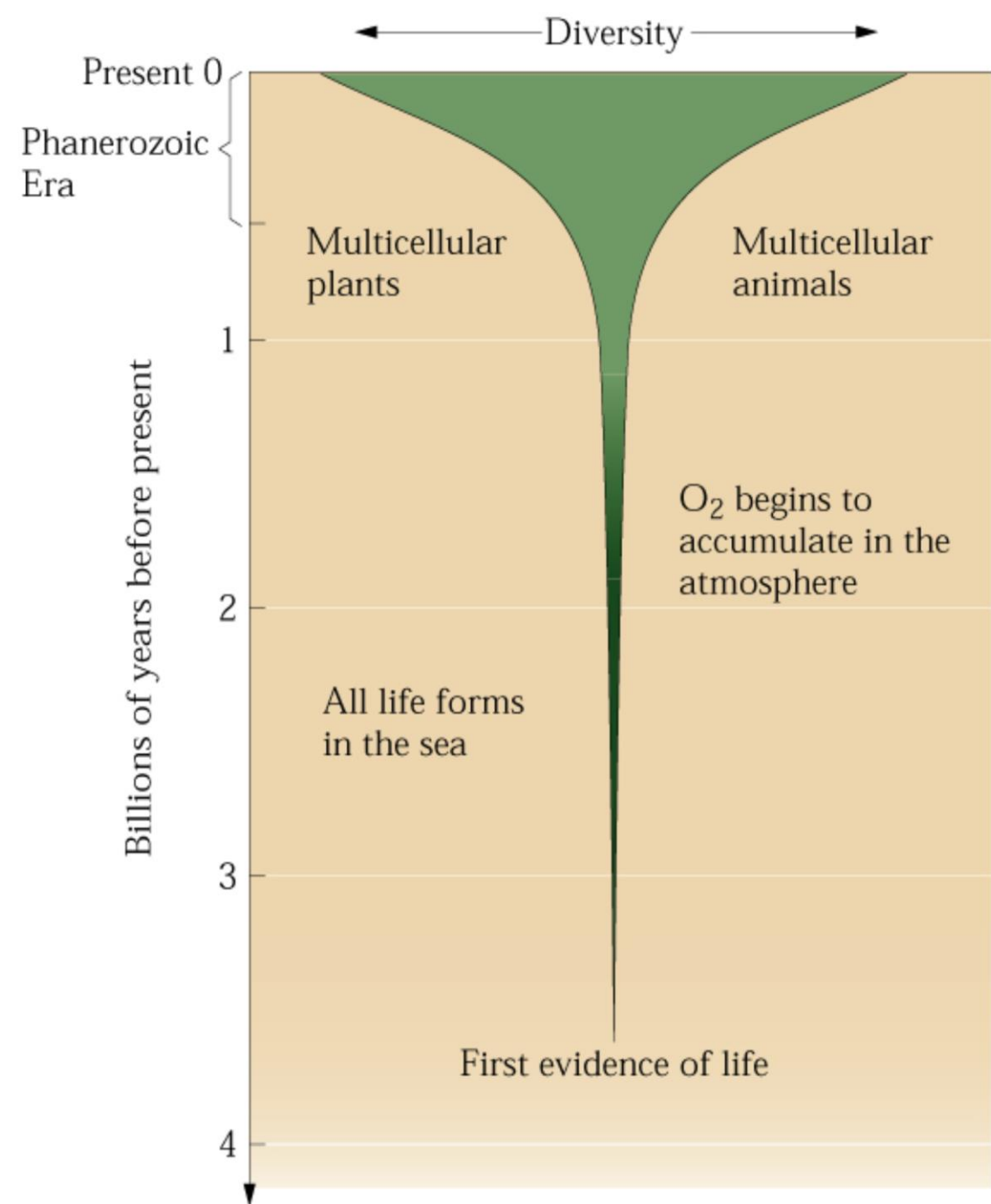


La presenza di tessuti duri aumenta
la possibilità di fossilizzazione

1) FATTORI DI NATURA BIOLOGICA

Da ciò possiamo già capire che:

- alcuni animali hanno più probabilità di fossilizzare rispetto ad altri.
- il record fossile dei primi 4 miliardi di anni dalla comparsa della vita è quello più incompleto.

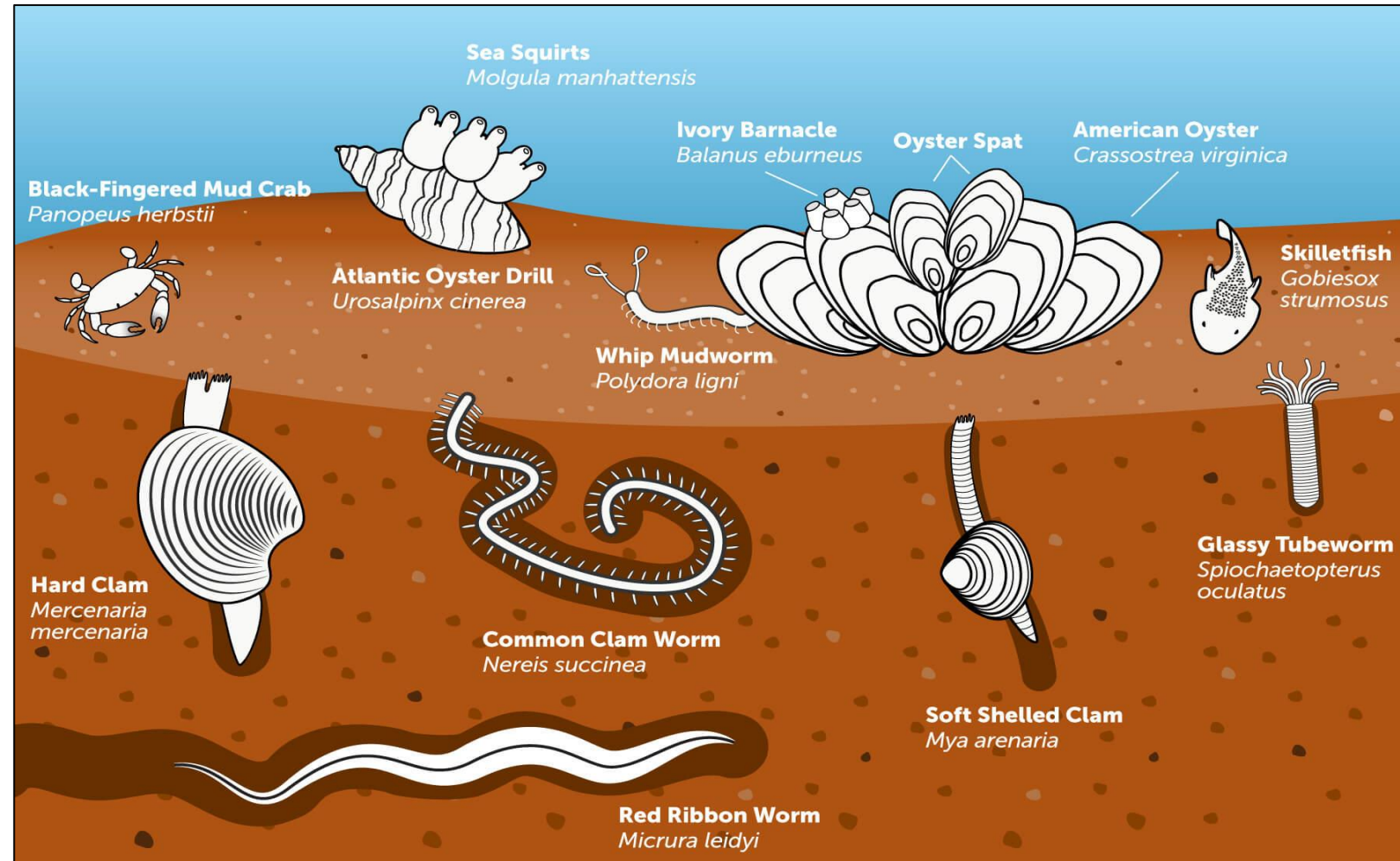


1) FATTORI DI NATURA BIOLOGICA

Modo di vita

Il modo di vita di un organismo influisce sulle sue possibilità di fossilizzazione.

- Dal momento che **condizione necessaria affinché un organismo fossilizzi è il suo seppellimento**, gli organismi infaunali hanno più possibilità di fossilizzare rispetto ad organismi epifaunali, nectonici o planctonici perché alla loro morte si trovano già all'interno del sedimento in cui vivono.



1) FATTORI DI NATURA BIOLOGICA

Taglia degli organismi

- Le dimensioni possono essere sia un vantaggio che uno svantaggio.
- Generalmente, più grande è l'organismo, maggiori sono le sue possibilità di conservazione. I resti di piccoli animali sono più suscettibili alle forze di distruzione da parte di fattori biotici o abiotici, mentre i resti più grandi necessitano di più tempo per decomporsi e consumarsi (hanno così più possibilità di venire sepolti anche dopo tanto tempo).



- D'altro canto, organismi grandi richiedono notevoli quantità di sedimento, e potrebbero non essere sepolti abbastanza velocemente. Gli organismi più piccoli richiedono meno sedimenti e minor tempo di seppellimento, a condizione che possano sopravvivere ad altri agenti.

2) FATTORI DI NATURA AMBIENTALE

- L'ambiente di vita di un organismo influisce sulle sue possibilità di fossilizzazione.

Ambienti subaerei

Gli ambienti subaerei sono solitamente sfavorevoli alla fossilizzazione per vari motivi:

- **deposizione sedimentaria rara o assente:** in questi ambienti vi sono poche possibilità di essere sepolti da sedimenti, per cui i resti degli organismi non possono preservarsi e fossilizzarsi.
- **elevato tenore di ossigeno:** per loro natura, questi ambienti hanno elevati tenori di ossigeno (~21%), che facilita i processi di decomposizione da parte di batteri e l'azione di saprofagi.

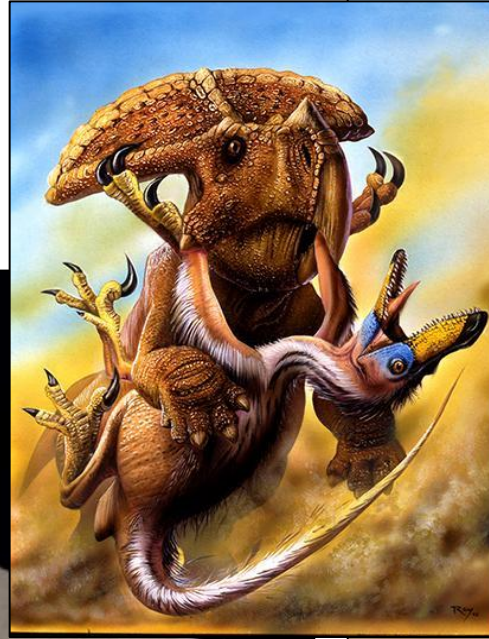


2) FATTORI DI NATURA AMBIENTALE

- Alcuni ambienti subaerei possono in alcuni casi favorire la conservazione.



Velociraptor e *Protoceratops* seppelliti in una tempesta di sabbia. Cretaceo Sup., Mongolia.



- I deserti secchi e caldi, ad esempio, disidratano velocemente i resti di un organismo e limitano l'azione di batteri e saprofagi.
- Le tempeste di sabbia possono coprire rapidamente i resti, preservandoli da agenti distruttivi e permettendo la conservazione.

2) FATTORI DI NATURA AMBIENTALE

Ambienti subacquei

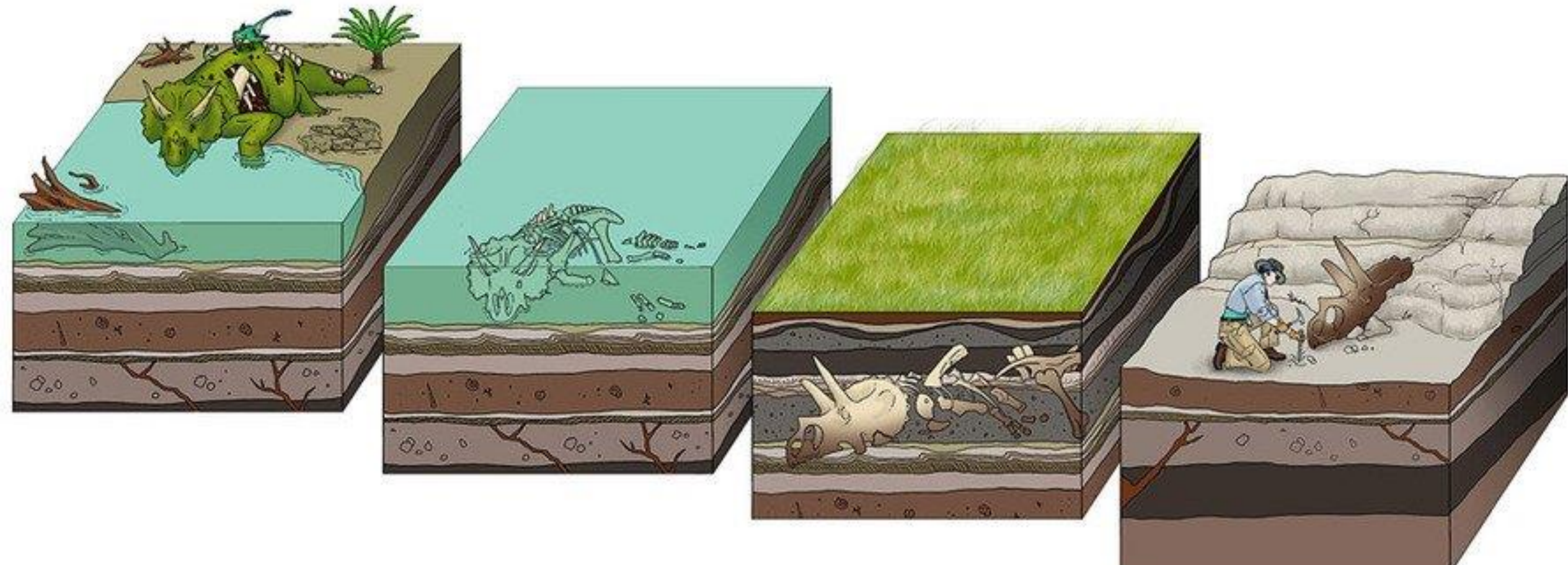
- Gli **ambienti continentali** di bacini interni quali laghi, stagni, pianure alluvionali, paludi, ambienti deltizi e gli **ambienti marini** come i bacini oceanici o le lagune protette sono i più favorevoli perché qui si possono creare le condizioni ottimali per la conservazione e fossilizzazione (**rapido seppellimento, anossia delle acque, ipersalinità, basse temperature, ecc**).



- Queste condizioni favoriscono la preservazione dei resti di un organismo, proteggendoli da batteri e saprofagi.
- Più velocemente i resti saranno sepolti, migliori diventano le probabilità di conservazione.

LA TAFONOMIA

- La **tafonomia** (dal greco *tàphos* = tomba, seppellimento, e *nomos* = leggi) è la disciplina della paleontologia che studia le leggi e i meccanismi che regolano il processo di formazione di un fossile.
- La tafonomia studia tutti quegli eventi che si verificano dalla morte dell'organismo alla sua completa fossilizzazione o distruzione.



LA TAFONOMIA

I processi tafonomici comprendono due principali fasi:

1. La **fase biostratinomica** (studiata dalla biostratinomía) comprende i processi che avvengono dalla morte dell'organismo fino al suo seppellimento. Questi processi sono influenzati da agenti biotici e abiotici ed avvengono in un arco temporale relativamente breve (minuti, giorni, mesi).
2. La **diagenesi** comprende i processi che avvengono dopo il seppellimento, e che agiscono a grandi scale temporali (milioni di anni) sia sulle parti organiche sia su quelle inorganiche. La diagenesi termina con l'esposizione del fossile in superficie e/o la sua distruzione.

TAPHONOMIC LOSS

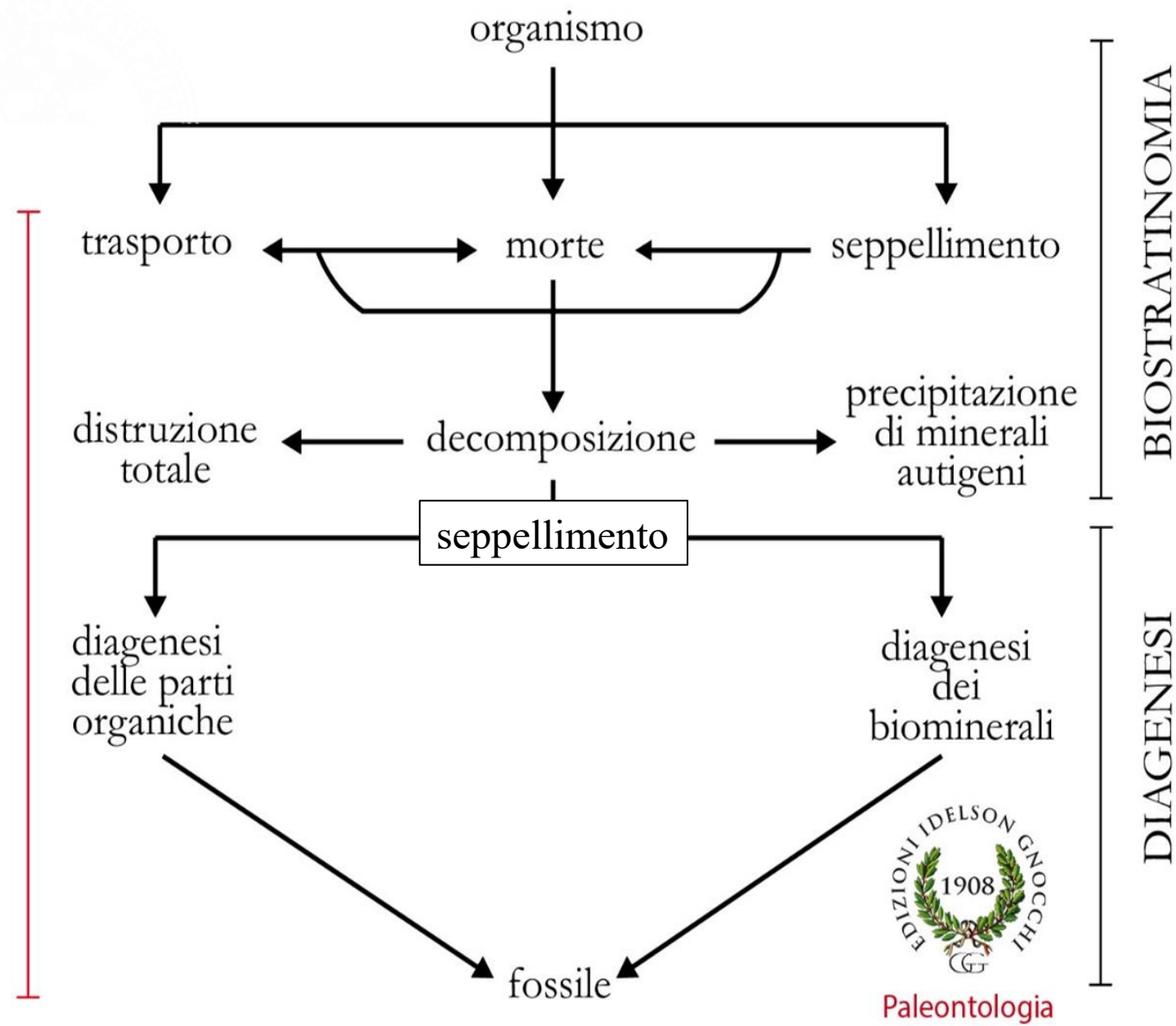


Figura 3.2. La tafonomia si occupa di identificare e descrivere i processi che regolano il trasferimento di materia dalla biosfera alla litosfera.

LA TAFONOMIA

I processi tafonomici che agiscono sui resti producono inevitabilmente un **impoverimento dell'informazione originaria** (*perdita tafonomica*), portando nella maggior parte dei casi alla sua completa distruzione.

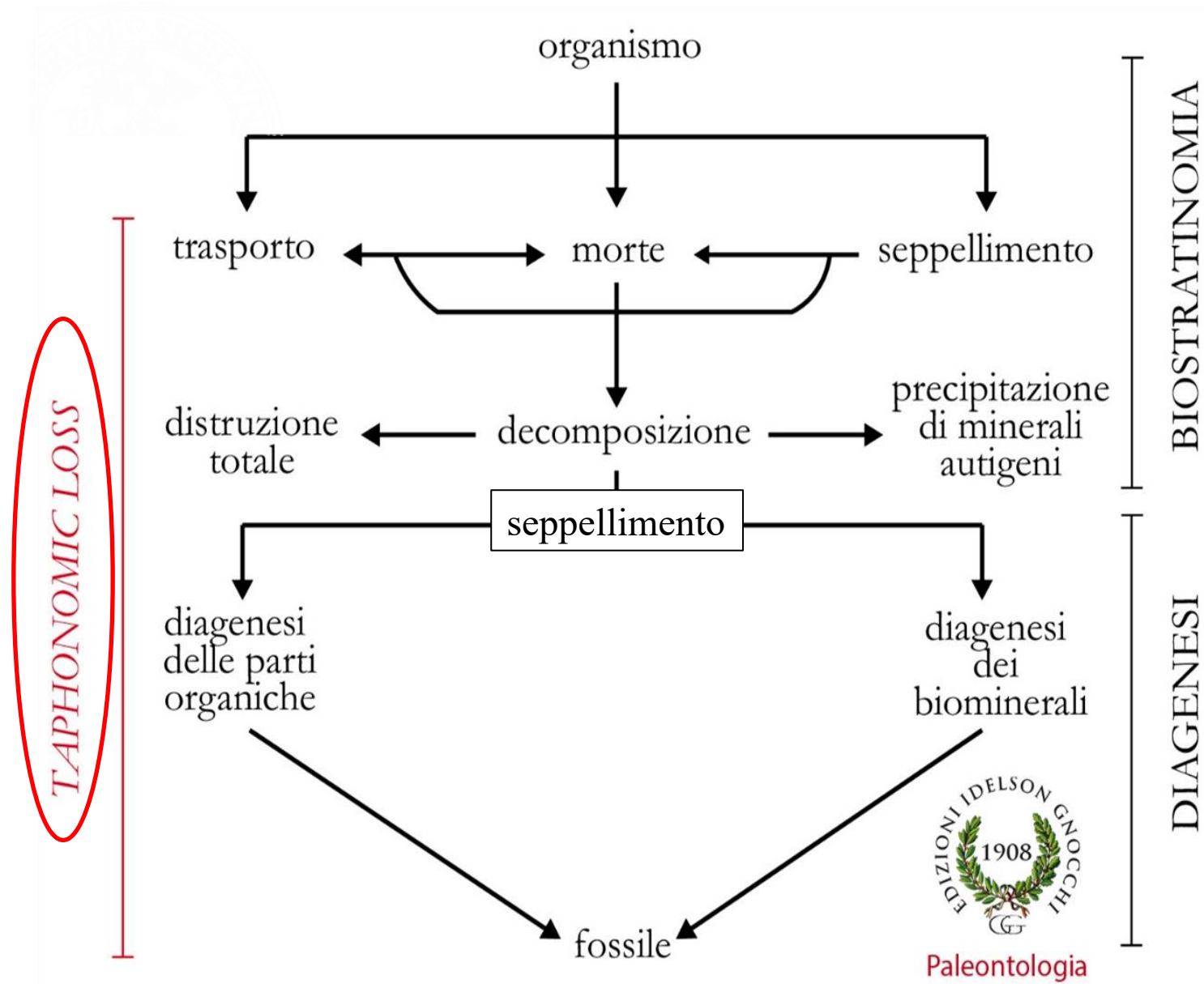
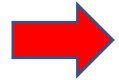


Figura 3.2. La tafonomia si occupa di identificare e descrivere i processi che regolano il trasferimento di materia dalla biosfera alla litosfera.

FASI DELLA TAFONOMIA

BIOSTRATINOMIA

1. Morte degli organismi
2. Decomposizione
3. Disarticolazione e macerazione
4. Trasporto
5. Bioerosione
6. Predazione e bioconfezione
7. Dissoluzione prediagenetica
8. Carbonizzazione



SEPPELLIMENTO



Diagenesi della materia organica

1. Mummificazione
2. Carbonificazione
3. Permineralizzazione

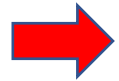
Diagenesi delle parti dure mineralizzate

1. Conservazione biominerali originali
2. Impregnazione
3. Sostituzione
4. Dissoluzione diagenetica

FASI DELLA TAFONOMIA

BIOSTRATINOMIA

1. Morte degli organismi
2. Decomposizione
3. Disarticolazione e macerazione
4. Trasporto
5. Bioerosione
6. Predazione e bioconfezione
7. Dissoluzione prediagenetica
8. Carbonizzazione



SEPPELLIMENTO



...qualche minuto
di pausa

Diagenesi della materia organica

1. Mummificazione
2. Carbonificazione
3. Permineralizzazione

Diagenesi delle parti dure mineralizzate

1. Conservazione biominerali originali
2. Impregnazione
3. Sostituzione
4. Dissoluzione diagenetica

BIOSTRATINOMIA

1) Morte degli organismi

E' il primo passo affinché un organismo possa diventare fossile. In natura, è raro che un organismo giunga alla fine del suo processo biologico.

Tra le cause di morte più frequenti:

Predazione

Causa perdita di informazione paleontologica o la altera perché:

- distrugge tutto o in parte l'organismo
- provoca la disarticolazione dei resti
- provoca trasporto



Predazione

Con rare eccezioni, prede e predatori non fossilizzano quasi mai insieme. Perciò, per appurare l'avvenuta predazione ed ipotizzare eventuali relazioni trofiche, si devono osservare evidenze dirette come:



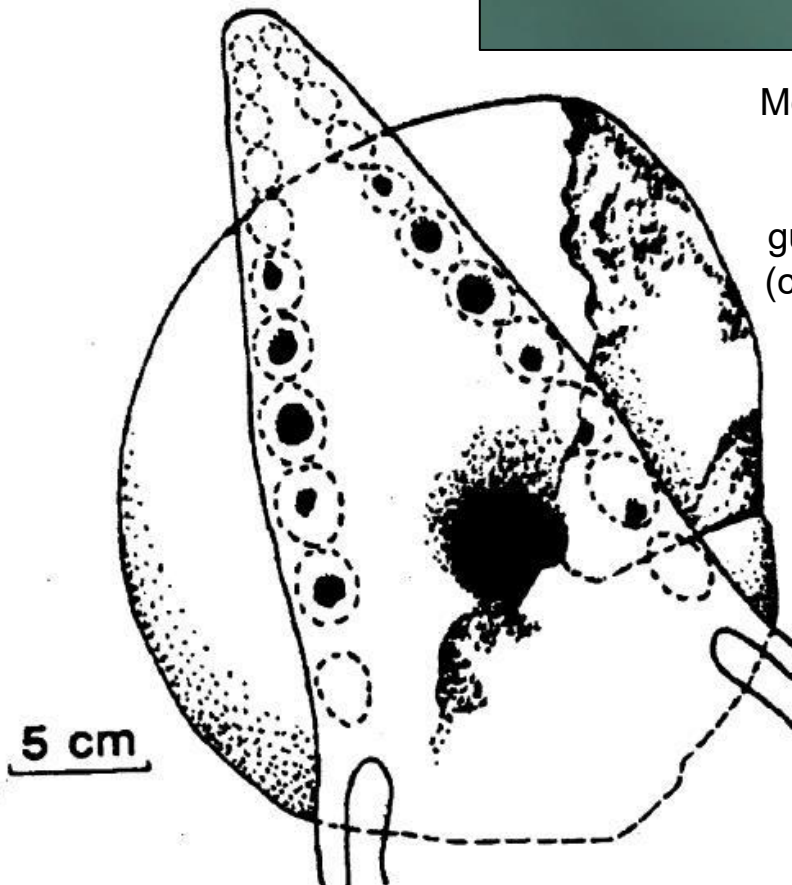
- fori circolari sui gusci che rappresentano la perforazione operata da gasteropodi predatori...
- prede o cibo ancora all'interno dell'apparato digerente del predatore...

Predazione

- *bite marks*, ovvero tracce di morsi e scalfitture su ossa, conchiglie, esoscheletri, ecc...



Morso di mosasauro
(rettile marino
mesozoico) su
guscio di ammonite
(cefalopode estinto)

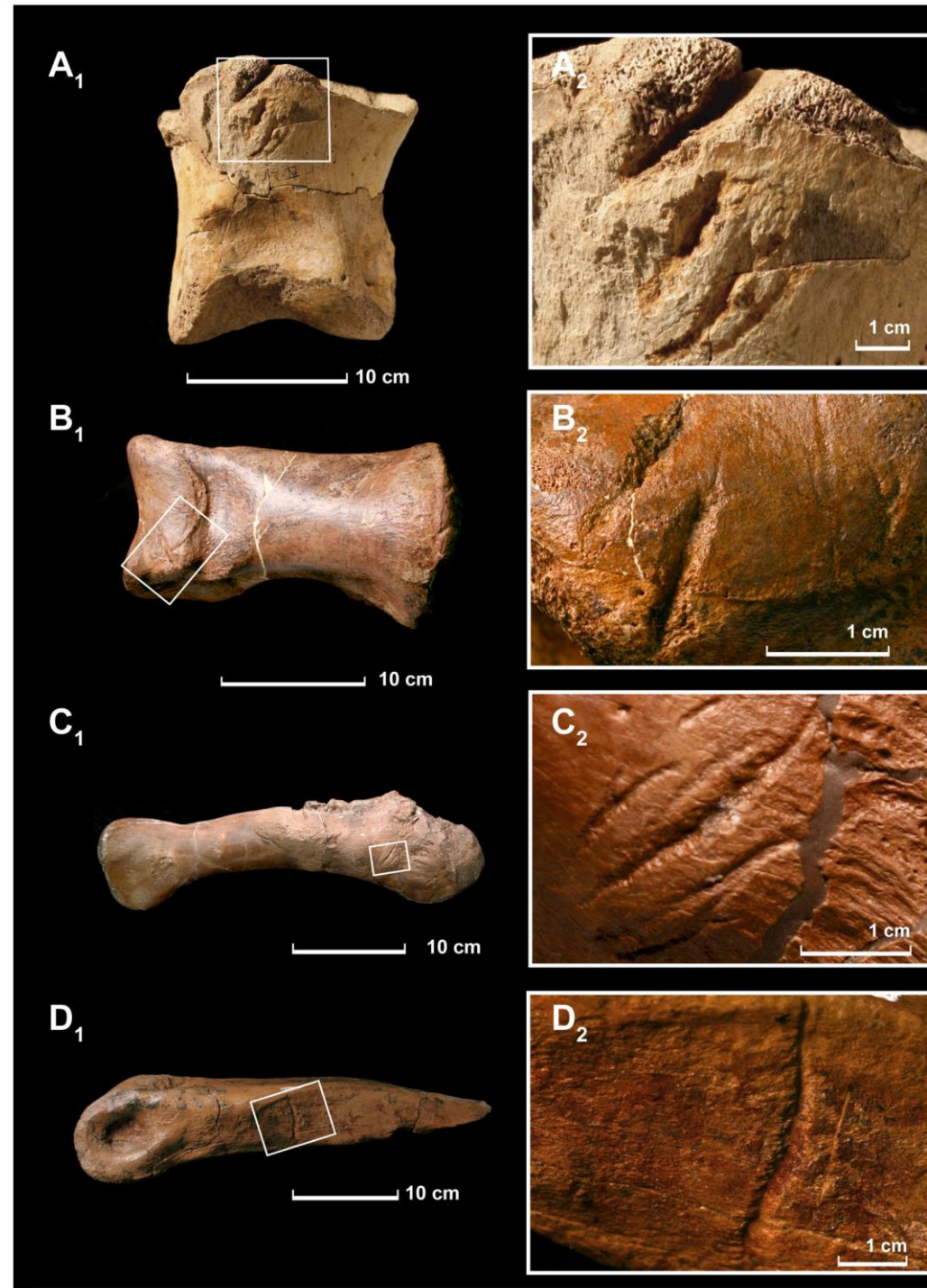


Trilobite (artropode paleozoico
estinto) con *bite-marks*





Tracce lasciate
da denti di
dinosauri
carnivori su
ossa di altri
dinosauri



Anossia

Avviene in ambienti acquatici a causa di meccanismi che sottraggono l'ossigeno dall'acqua.

Alcune tra le più comuni cause sono:

- **fioriture algali** (ad es. diatomee) che oltre a privare l'acqua dell'ossigeno, possono causare anche ostruzione fisica delle vie respiratorie o avvelenamento da tossine.
- **decomposizione** di grandi quantità di materia organica (che priva l'acqua dell'ossigeno).

Nei fossili di vertebrati acquatici (ad es. pesci) è possibile riconoscere l'anossia perché provoca tetania muscolare, che si manifesta con apertura della bocca, curvatura a U della colonna vertebrale, ecc.

La tetania si può manifestare anche a seguito di forti variazioni di salinità, temperatura, o avvelenamento da tossine.



Tetania muscolare in *Scombroclupea macrophthalma*, sardina del Cretaceo del Libano.

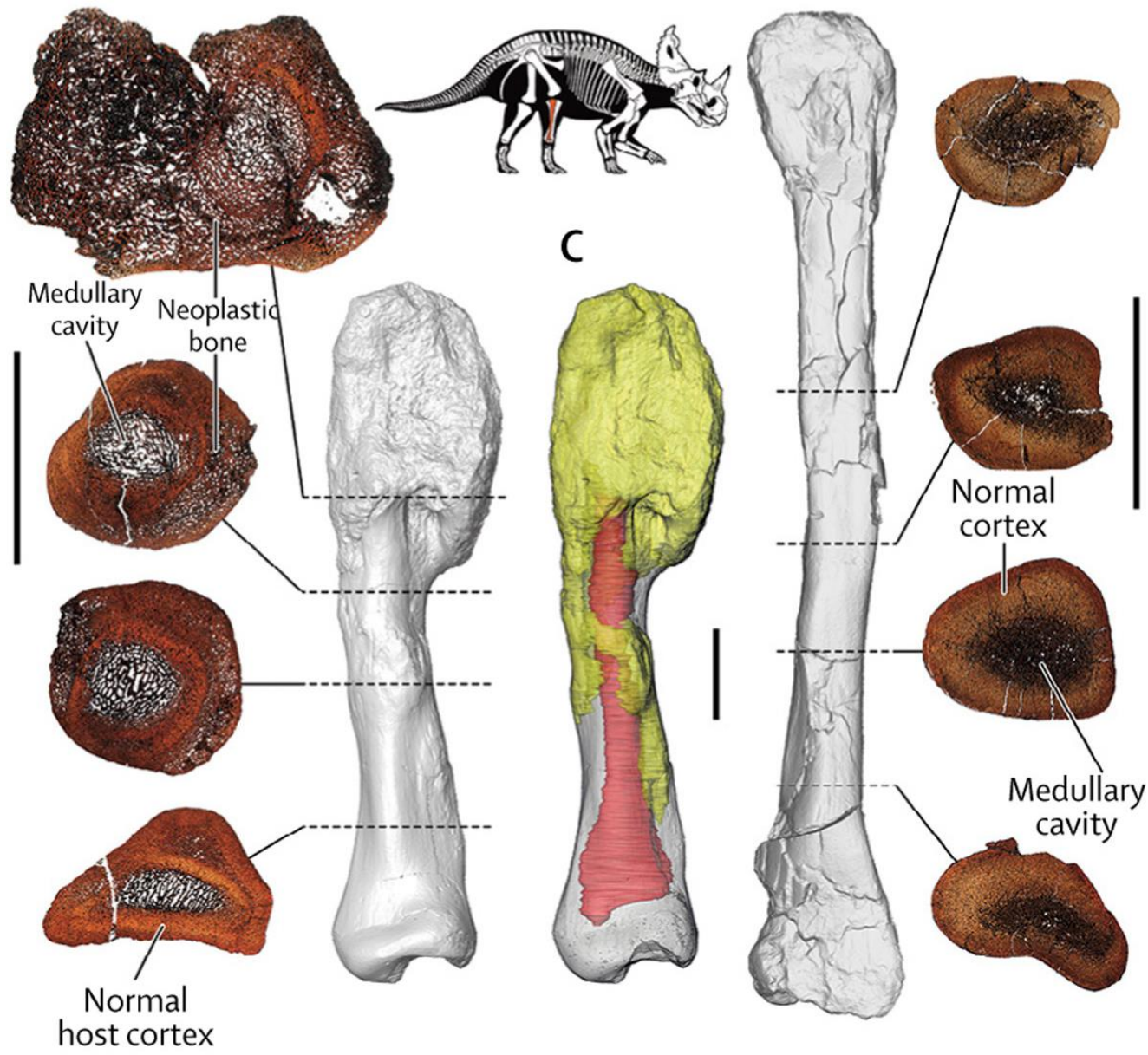
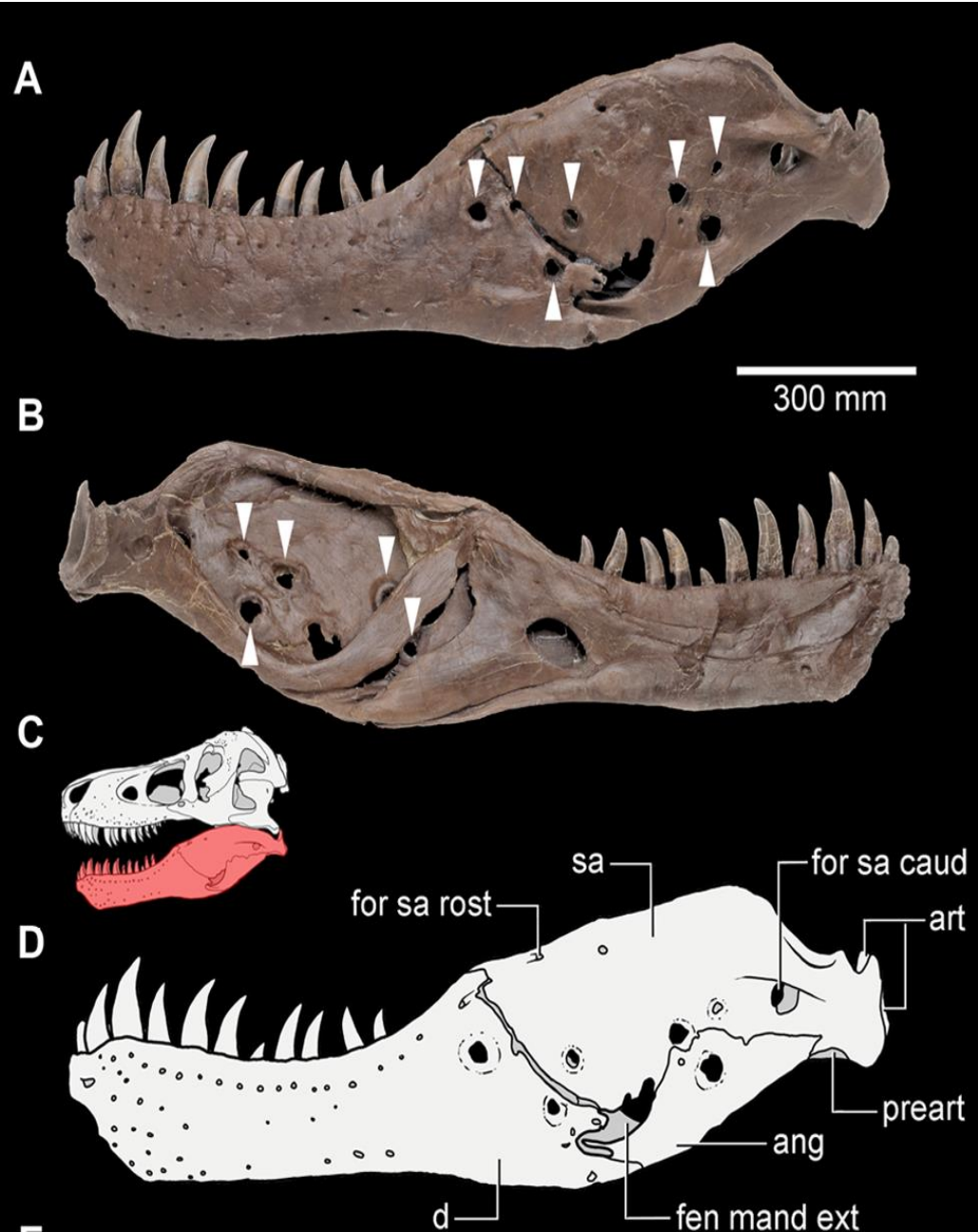


Mortalità di massa di pesci lacustri.
Eocene, Green River Fm. (USA)



Mesolimulus, limulo giurassico da Eichstatt (Germania) morto in un fondale diventato improvvisamente anossico dopo aver percorso una pista di circa 10 m.

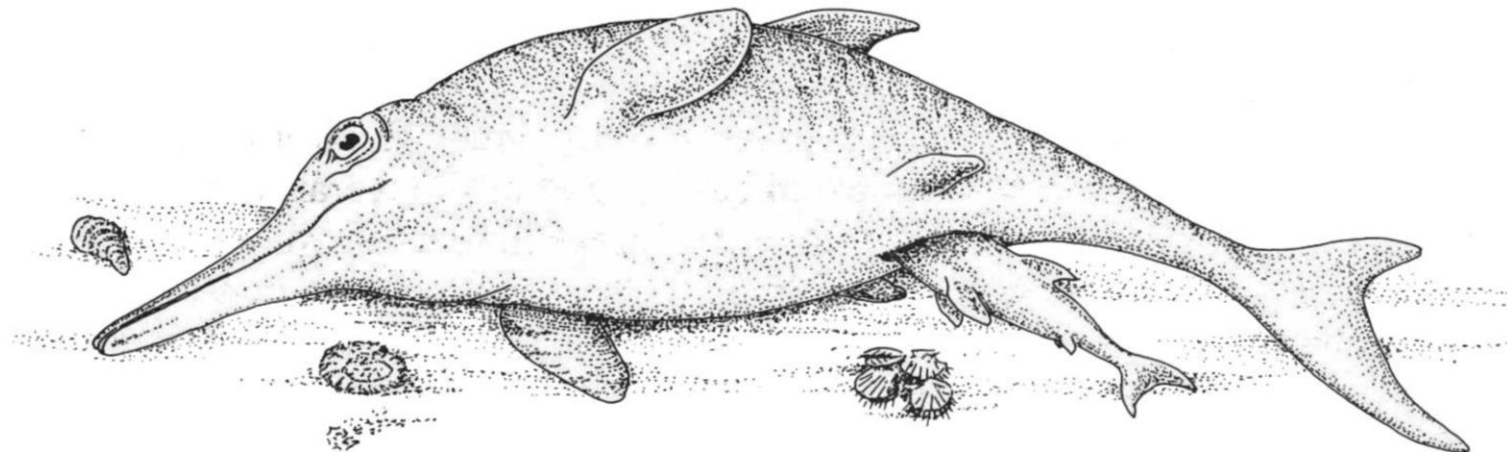
Patologie e ferite



Trichomoniasi (infezione da protozoi negli uccelli) in *Tyrannosaurus rex*.

Osteosarcoma (tumore osseo) in *Centrosaurus*

Parto



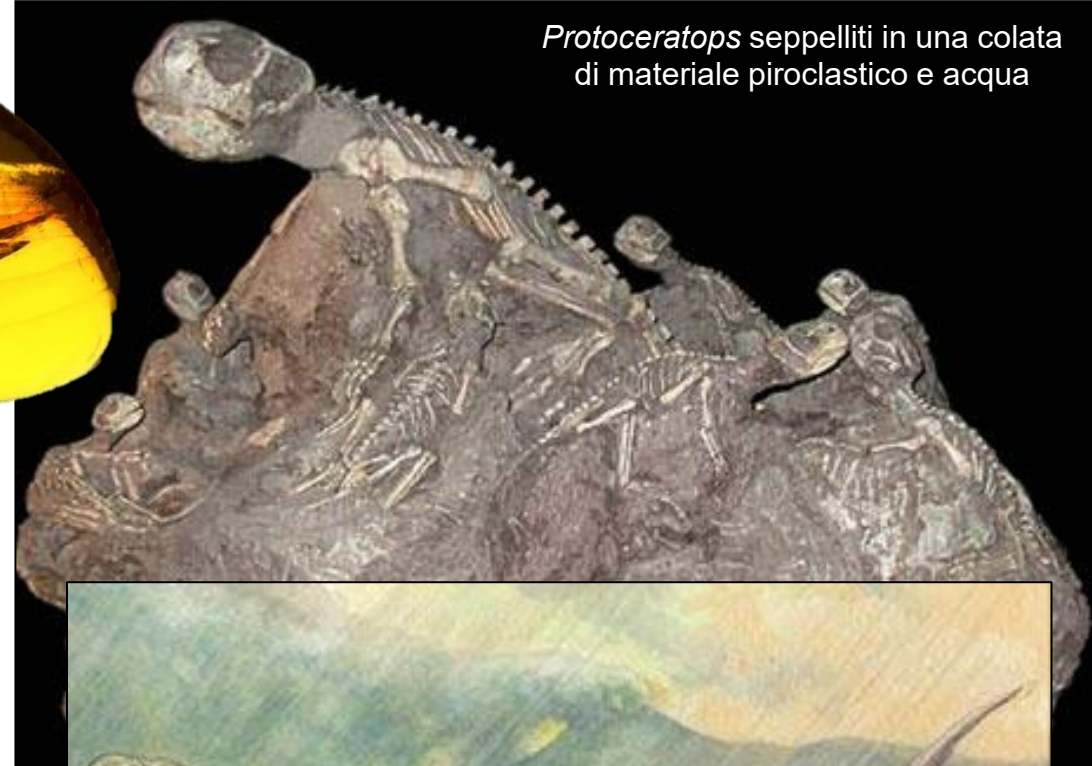
Seppellimento improvviso

Causato da frane sottomarine, colate piroclastiche, resine, pozze d'asfalto, tempeste di sabbia, ecc.

Formica inglobata nell'ambra,
una resina fossile



Protoceratops seppelliti in una colata di materiale piroclastico e acqua



Velociraptor e *Protoceratops* seppelliti in una tempesta di sabbia. Cretaceo della Mongolia.

2) Decomposizione

E' il processo immediatamente successivo alla morte, ed è uno dei principali motivi dell'incompletezza del record paleontologico, dal momento che favorisce soprattutto la scomparsa delle parti molli non mineralizzate (tessuti, organi, ecc).

- Avviene ad opera di **organismi decompositori** che riducono drasticamente la probabilità di conservazione della materia organica e favoriscono la perdita dell'informazione.
- In **ambienti ossigenati**, i microbi degradano il carbonio organico utilizzando l'O₂ come accettore di elettrone, producendo CO₂ e H₂O.
- Alcuni microrganismi possono decomporre la materia organica anche in **assenza di ossigeno**, attraverso il processo di fermentazione.



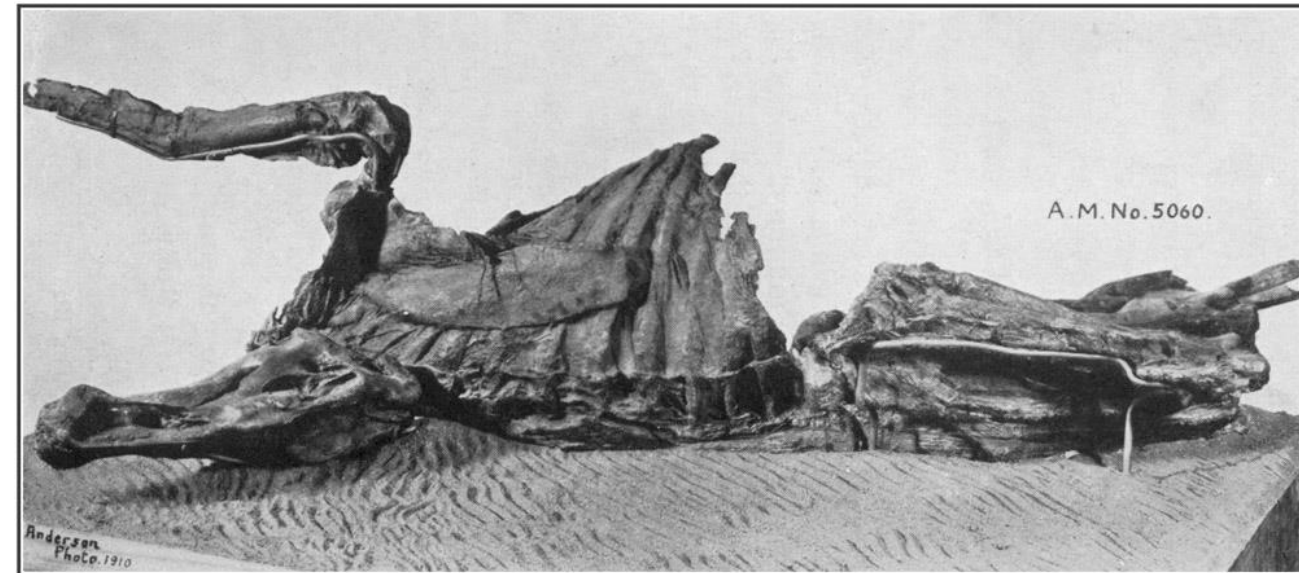
Figura 3.5. I diversi stadi (1-5) della degradazione della carcassa di un maiale immerso in acqua al tempo zero (stadio 1) e, nei fotogrammi a seguire, rispettivamente dopo 4, 6, 10 e 14 giorni. Da sottolineare come solo negli stadi 1 e 5 la carcassa sia rimasta interamente immersa in acqua, mentre negli stadi intermedi il galleggiamento ha comportato l'esposizione subaerea della parte superiore del resto, come documentato dalle abbondanti larve di ditteri. Foto di Andrea Benassi.

In ambiente subaereo, il rallentamento e/o arresto della decomposizione possono avvenire ad opera di:

- **congelamento o disidratazione.** E' il caso di resti crioconservati di mammut e altri mammiferi nel permafrost siberiano, o i resti mummicati di dinosauri o altri vertebrati.

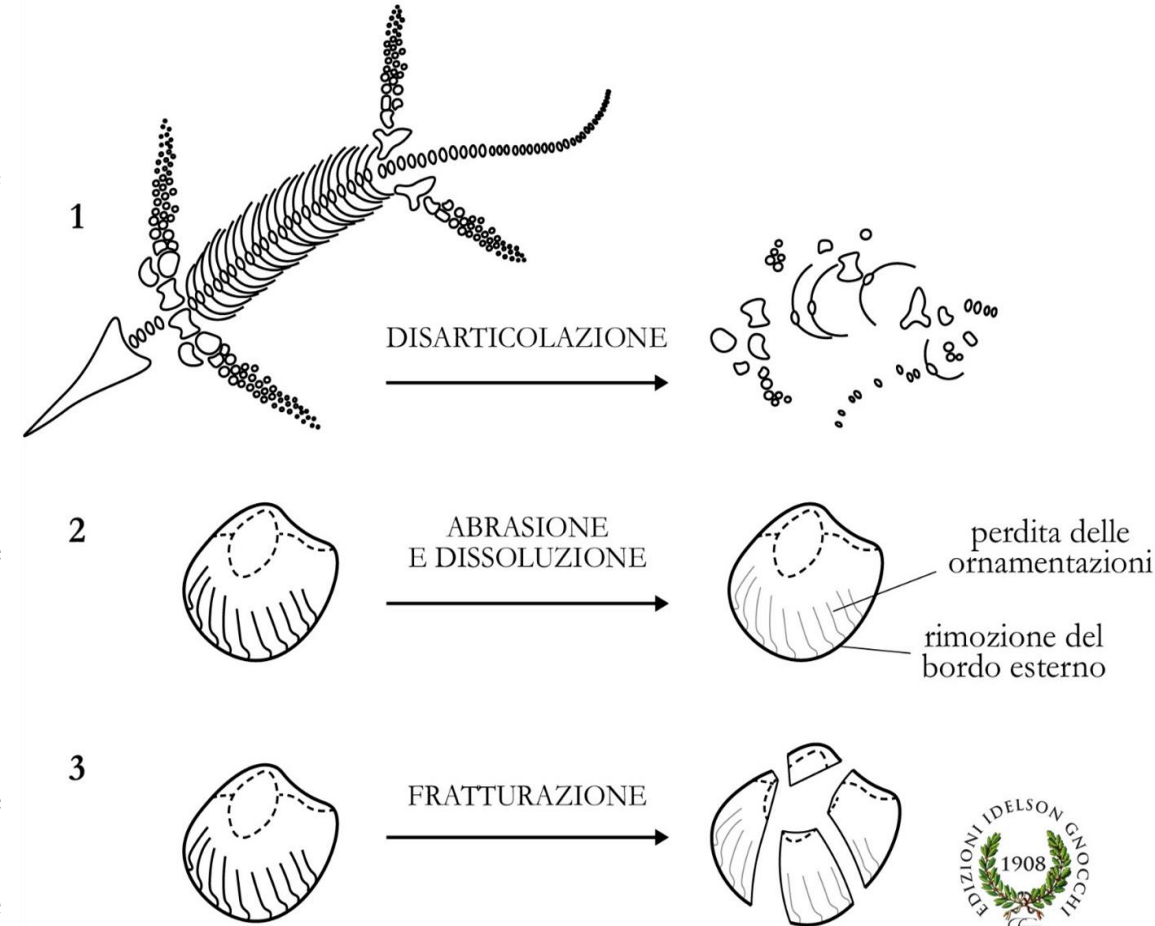
In ambiente acquatico, il rallentamento/arresto della decomposizione e la preservazione dei resti sono favoriti da:

- **elevati tassi di sedimentazione**
- **seppellimento in sedimenti a grana finissima**
- **basse temperature**
- **basso pH** (es. l'acidità delle torbiere)
- **alta pressione**
- **elevata salinità**
- **assenza di ossigeno**

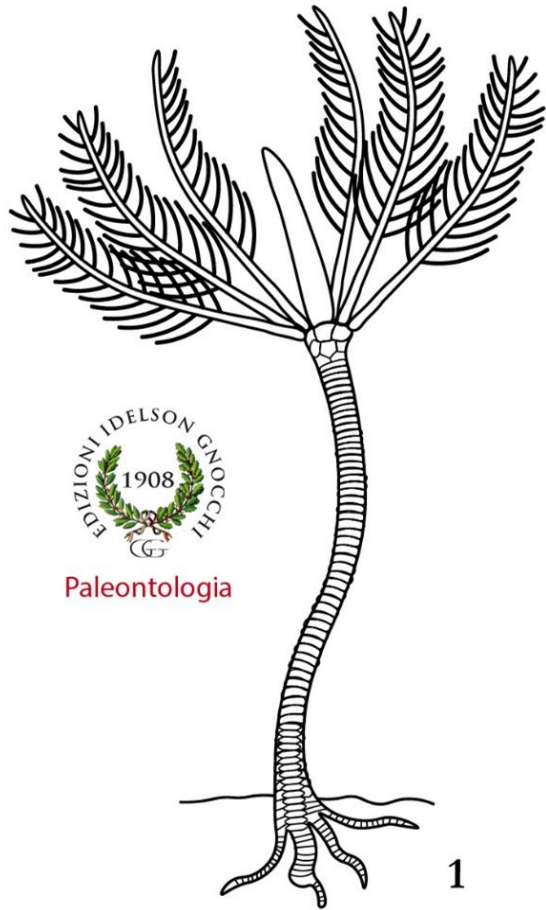


3) Disarticolazione, abrasione e macerazione

- La decomposizione di muscoli, tendini e matrici organiche (chitina, collagene, ecc) causa la **disarticolazione** delle diverse parti di cui è costituito uno scheletro o conchiglia. Predatori e saprofagi facilitano questo processo, e la loro azione viene definita **bioturbazione**.
- Abrasion e dissoluzione** ad opera di agenti esterni o del chimismo delle acque possono anch'essi causare distruzione parziale o totale dei resti.
- A livello microscopico, la decomposizione delle matrici organiche che tengono uniti i singoli cristalli di ossa e conchiglie facilita la **fratturazione** causando microdisarticolazioni dei cristalli che li costituiscono, un processo definito **macerazione**. Questa avviene ad es., quando i resti rimangono esposti sui fondali marini per lungo tempo.



I fossili non disarticolati indicheranno così l'assenza di organismi decompositori e saprofagi, energia meccanica, ossigeno, ecc., mentre i fossili disarticolati ne indicheranno la presenza.



Sullivan et al. (2012),
Fieldiana 5: 1-4.

Figura 3.7. 1) Rappresentazione schematica di un crinoide in vita, con gli elementi scheletrici perfettamente articolati. 2) Steli non disarticolati di *Scironocrinus* su un tronco fossile lungo 12 metri, Giurassico Inferiore del Posidonienschiefer di Holzmaden (Germania). Foto di Roberto Barbieri. 3) Encrinite, roccia costituita di elementi disarticolati di crinoidi, Carbonifero, Derbyshire (UK).

In alcuni casi la disarticolazione non è dovuta ad agenti esterni ma a processi biologici come la muta negli artropodi.

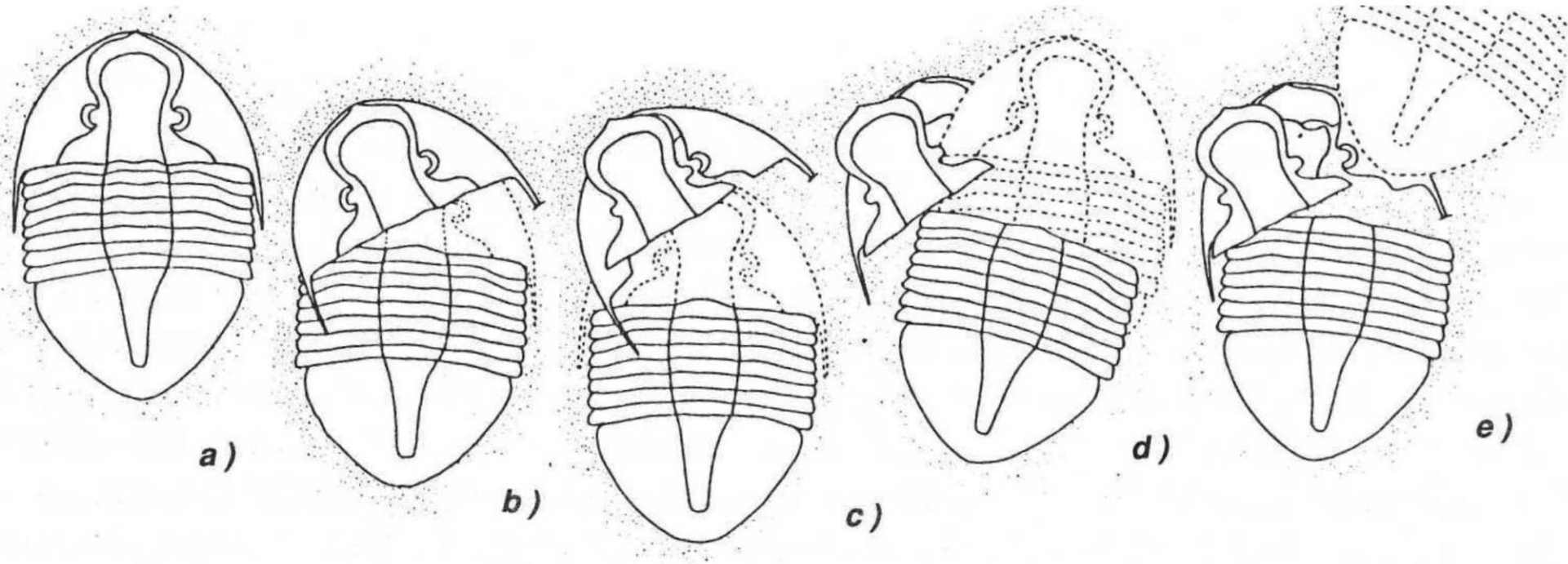
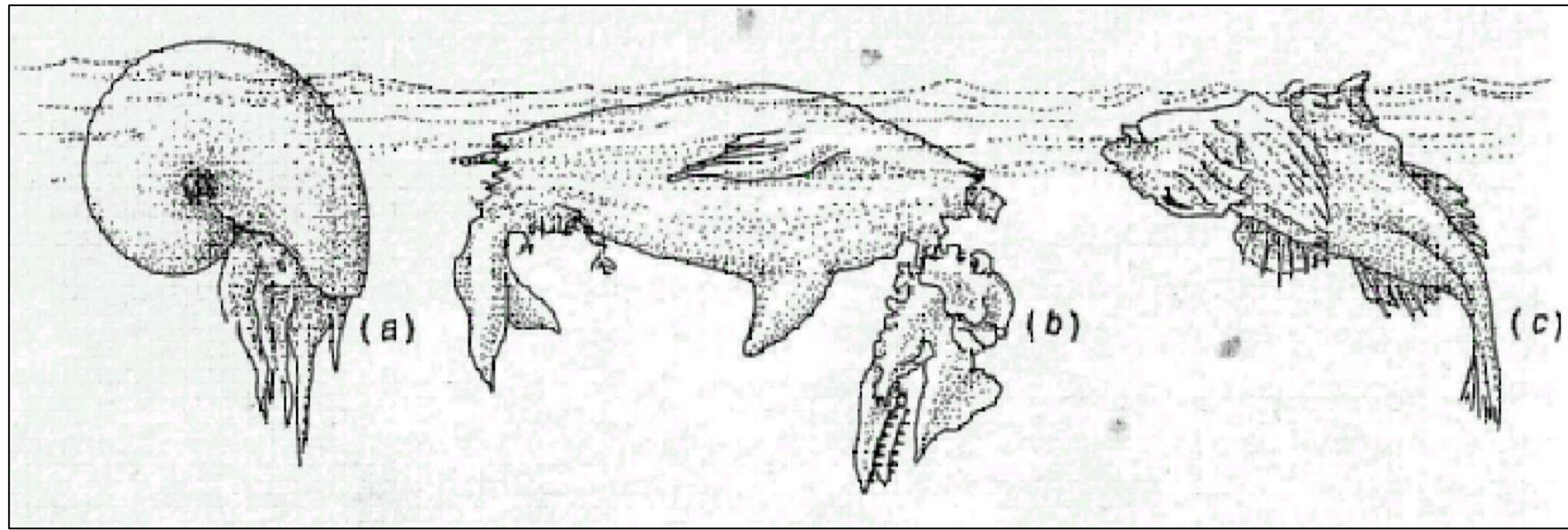


Fig. 2.13 – Disarticolazione di un trilobite come conseguenza delle mute di accrescimento. Partendo dall'esoscheletro completo (a) inizia la disarticolazione del *cephalon* dal *torax* (b) mediante rotazione in senso antiorario del *cephalon* attorno ad una spina genale che ha funzionato da punto di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

4) Trasporto

Se i resti non vengono sepolti rapidamente dopo la morte, essi possono andare incontro a trasporto.

Maggiore è il tempo di trasporto, maggiore sarà la perdita di informazione originari.



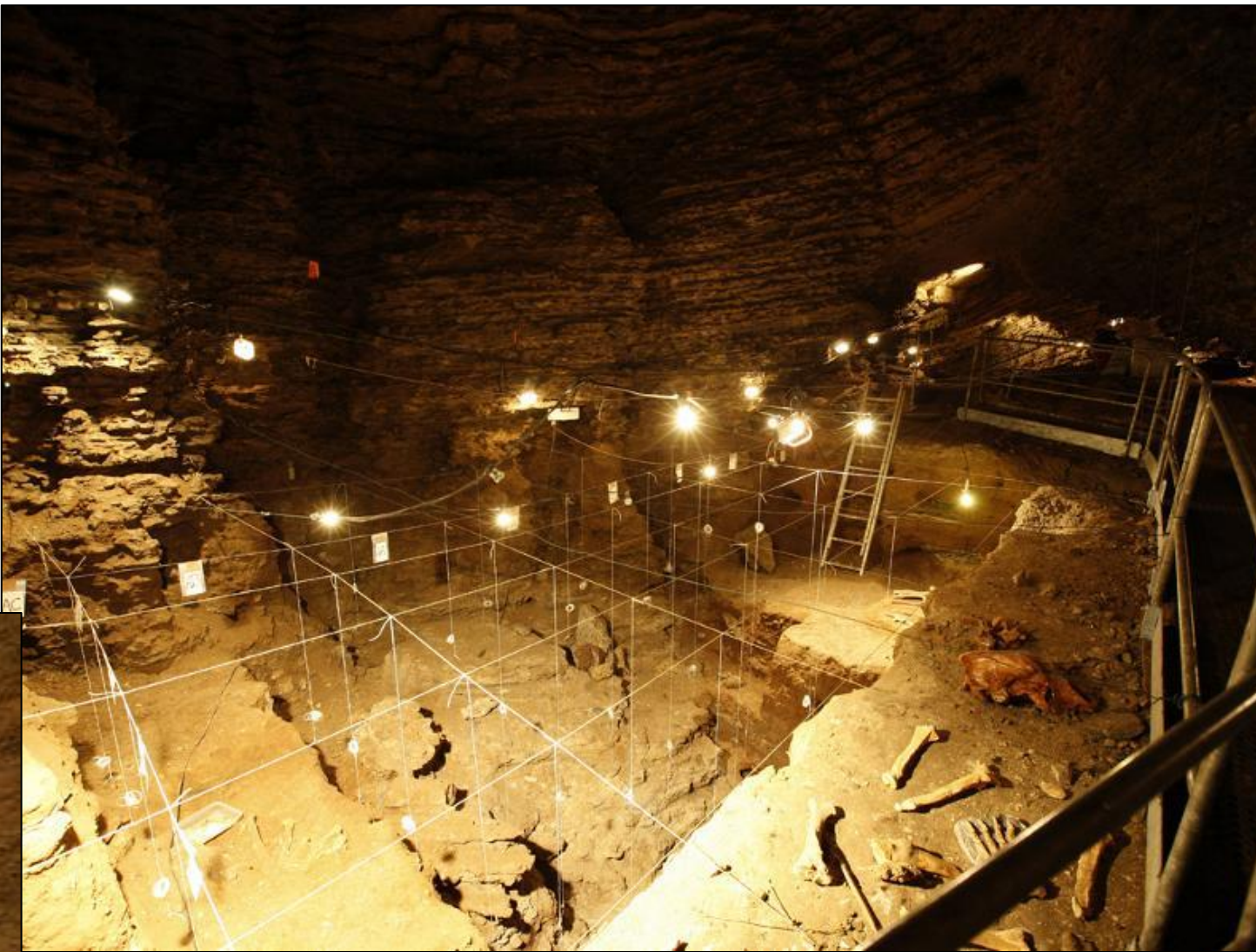
Trasporto in ambienti acquatici

- avviene ad opera di moto ondoso, correnti, fiumi, ecc.
- è favorito dal **galleggiamento** causato dai gas che si sviluppano con la putrefazione delle parti molli.
- il galleggiamento, a sua volta, può far sì che i resti vengano trasportati più a lungo ma anche che finiscano in bacini diversi dall'ambiente di vita, **rendendo i resti alloctoni**.

4) Trasporto

Trasporto in ambienti terrestri

- E' in genere più limitato ma può comunque avvenire direttamente ad opera di **agenti esogeni** (es. vento), **predatori e saprofagi**, oppure indirettamente all'interno di escrementi, borre, rigurgiti, ecc.



Grotta dell'Orso del Monte Generoso (Mendrisio, Svizzera), dove gli orsi che vi risiedevano circa 38.000 anni fa tendevano a trasportarvi all'interno le prede catturate, che lì si sono accumulate.

5) Bioerosione

Avviene ad opera di organismi micro- e macroscopici che attaccano meccanicamente e/o chimicamente le parti dure dell'organismo. Si definiscono bioerosioni:

- **Tracce da predazione** causate da predatori su gusci ed ossa.
- **Strutture abitative in forma di perforazioni** ad opera di spugne o bivalvi su gusci di molluschi, coralli o legno.
- **Strutture di fissaggio** prodotte da organismi epibionti che si ancorano su altri organismi (es. lasciate da balani o da bivalvi cementanti).

Queste strutture vengono studiate nell'ambito della **paleoicnologia**.



6) Bioconfezione

- La predazione può talvolta favorire la conservazione dei resti tramite la **bioconfezione**: resti non digeriti possono venire avvolti da pellicole organiche che agiscono come capsule, proteggendo i resti dalle azioni successive di distruzione e favorendone la velocità di sedimentazione.

Esempi di bioconfezione sono:

- **coproliti** (escrementi prodotti da vertebrati)
- **pallottole fecali** (escrementi prodotti da invertebrati)
- **cololiti** (cibi ancora all'interno dell'apparato digerente)
- **boli gastrici e borre**



cololite in *Bolcaichthys*



coprolite di coccodrillo (Eocene di Messel, Germania)

7) Dissoluzione prediagenetica

In ambienti acquatici, le parti mineralizzate (conchiglie, denti, ossa, ecc) possono andare incontro, prima o dopo il seppellimento, ai processi di **dissoluzione** a causa degli scambi di ioni tra i biominerali dei resti e l’acqua, causati da:

- **Instabilità chimica dei minerali che li costituiscono** (alcuni minerali sono meno resistenti alla dissoluzione rispetto ad altri)

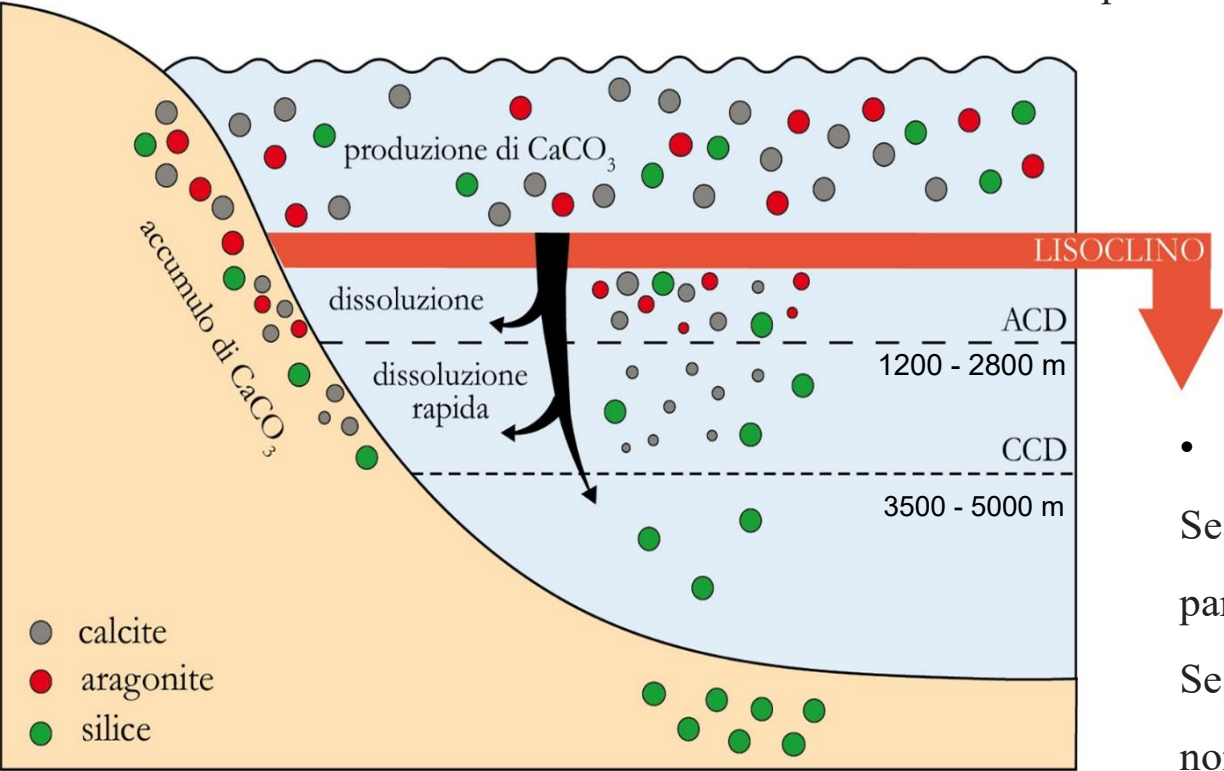


Figura 3.12. Lisocline e Profondità di Compensazione della Aragonite (ACD) e della Calcite (CCD).

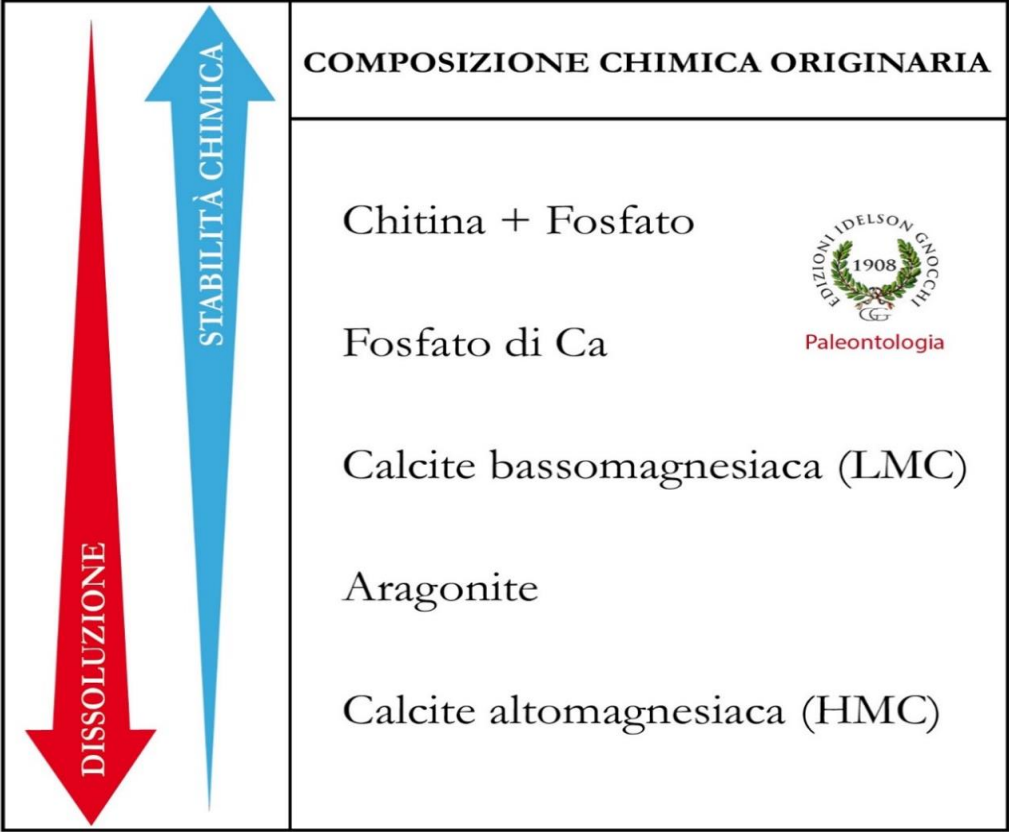


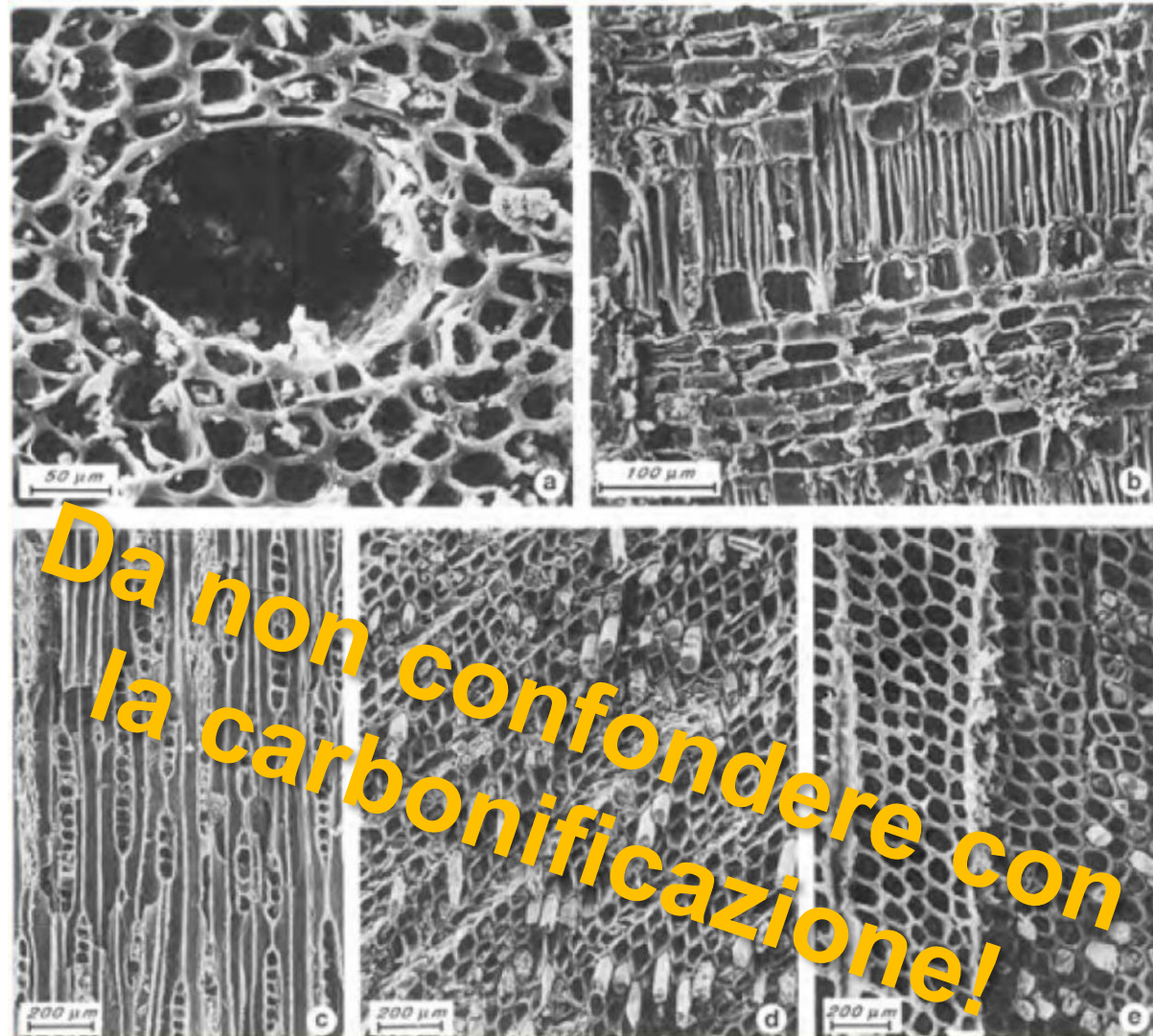
Figura 3.11. Stabilità chimica dei principali biominerali. Per la stabilità chimica dei biominerali silicei vedere la discussione nel testo. Modificato da Raffi & Serpagli (1993).

- **Chimismo delle acque**

Se le acque sono sottosature rispetto al biominerale, il resto subisce parziale o totale dissoluzione.

Se, al contrario, le acque sono soprassature rispetto al biominerale, il resto non subisce dissoluzione.

8) Carbonizzazione

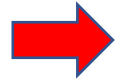


- La combustione (reazione chimica in presenza di ossigeno) può portare alla completa perdita dell'informazione, ma in alcuni casi (se lenta e con poco ossigeno) può favorire la conservazione trasformando le pareti cellulari delle piante in carbonio quasi puro, inattaccabile dai batteri.
- Inoltre le pareti cellulari diventano rigide e resistono a pressioni moderate consentendo ai lumina di essere riempiti da vari minerali.

FASI DELLA TAFONOMIA

BIOSTRATINOMIA

1. Morte degli organismi
2. Decomposizione
3. Disarticolazione e macerazione
4. Trasporto
5. Bioerosione
6. Predazione e bioconfezione
7. Dissoluzione prediagenetica
8. Carbonizzazione



SEPPELLIMENTO



Diagenesi della materia organica

1. Mummificazione
2. Carbonificazione
3. Permineralizzazione

Diagenesi delle parti dure mineralizzate

1. Conservazione biominerali originali
2. Impregnazione
3. Sostituzione
4. Dissoluzione diagenetica

SEPPELLIMENTO

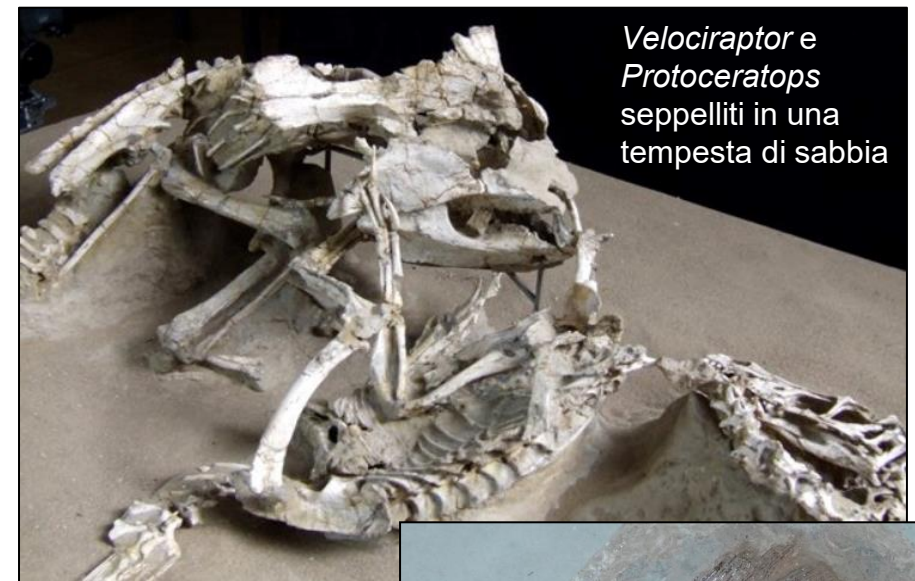
E' il requisito indispensabile nella formazione di un fossile.

Oltre ad essere possibile causa di morte, il seppellimento sottrae i resti all'azione distruttiva di decompositori e saprofagi, favorendone la preservazione.

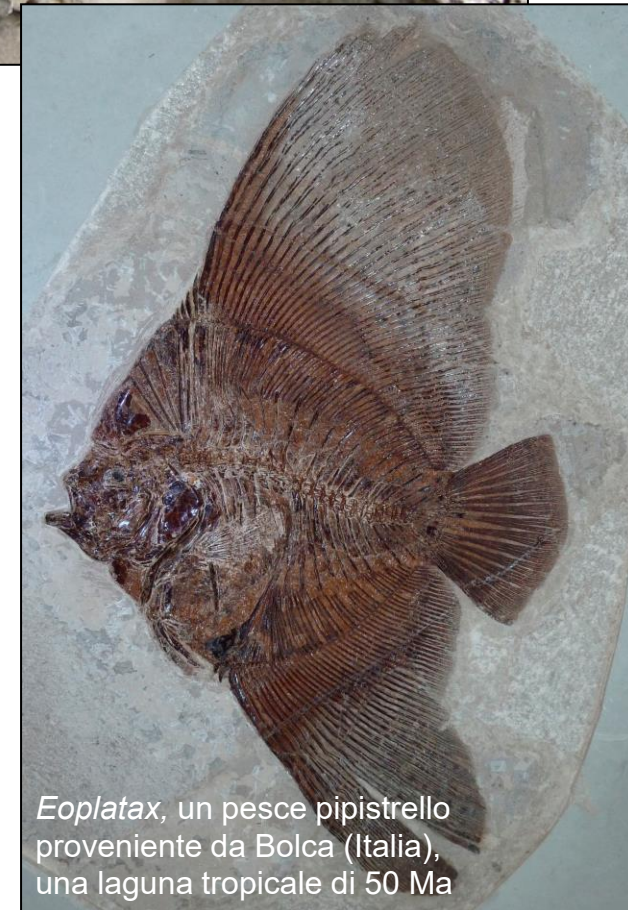
I fattori che influiscono positivamente sulla conservazione dei resti nel processo di seppellimento sono:

1. Tasso di sedimentazione elevato. Deve essere maggiore rispetto al tasso di decomposizione. Frane sottomarine, tempeste di sabbia e lahars (colate piroclastiche) sottraggono istantaneamente i resti all'azione di decompositori e saprofagi.

2. Granulometria fine. Le dimensioni delle particelle di sedimento influiscono sulla **porosità**, che sarà tanto più bassa quanto minore sono le loro dimensioni (ottimali $< 0,06$ mm). Particelle fini si depositano preferenzialmente in ambienti marini a bassa energia idrodinamica (es. lagune), o a seguito di eruzioni vulcaniche (cineriti).



Velociraptor e Protoceratops seppelliti in una tempesta di sabbia



Eoplatax, un pesce pipistrello proveniente da Bolca (Italia), una laguna tropicale di 50 Ma

SEPPELLIMENTO

3. **Alto contenuto in materia organica**, la cui decomposizione favorisce condizioni di anossia e acidità, che impediscono a loro volta l'azione di decompositori e saprofagi (ad es. seppellimento in paludi, stagni, torbiere, e bacini marini chiusi e profondi).



Graptoliti fossili, un gruppo di emicordati con scheletro organico fossilizzatisi in ambienti marini profondi ricchi in materia organica.



Figura 3.14. Uomo di Tollund, scoperto nel 1950 vicino a Tollund, Silkeborg, Danimarca. Foto di Sven Rosborn, Public Domain © Wikimedia commons.

SEPPELLIMENTO

4. **Chimismo dei fluidi interstiziali.** Sedimenti in cui percolano acque sature o soprassature in carbonato di calcio favoriscono la preservazione dei resti scheletrici carbonatici.
5. **Modo di vita degli organismi.** In ambienti acquatici, il modo di vita infaunale garantisce il seppellimento dell'organismo dopo la sua morte.
6. **Elevata densità di popolazione.** Aumenta la probabilità di conservazione di almeno una parte degli individui.



Figura 3.13. Associazione di brachiopodi permiani (*Pachycyrtella omanensis*) in arenarie, Oman.

TIPI DI SEPPELLIMENTO

A. Seppellimento in detriti minerali. E' il caso più frequente. Avviene sia in ambienti terrestri (ad opera di sabbie, detriti vulcanici) che acquatici (argille e fanghi calcarei).



B. Seppellimento in detriti ricchi in materia organica (ad es. in paludi, stagni, torbiere, bacini marini chiusi e profondi).



C. Bioimmurazione o bioincrostazione. Organismi con scheletro mineralizzato che crescono su altri organismi, inglobandoli.



TIPI DI SEPPELLIMENTO

D. Incrostazione. Ovvero precipitazione di minerali inorganici sopra i resti organici che vengono così ricoperti (incrostati) lasciando una traccia della loro presenza nella roccia. Tipico esempio è il travertino, una roccia carbonatica usata in edilizia.



TIPI DI SEPPELLIMENTO

E. Inglobamento in fluidi viscosi (bitumi, resine vegetali, sabbie mobili)

L'ambra, una
resina fossile.



Enantiornithine Neornithine
HPG-15-1
99 Ma

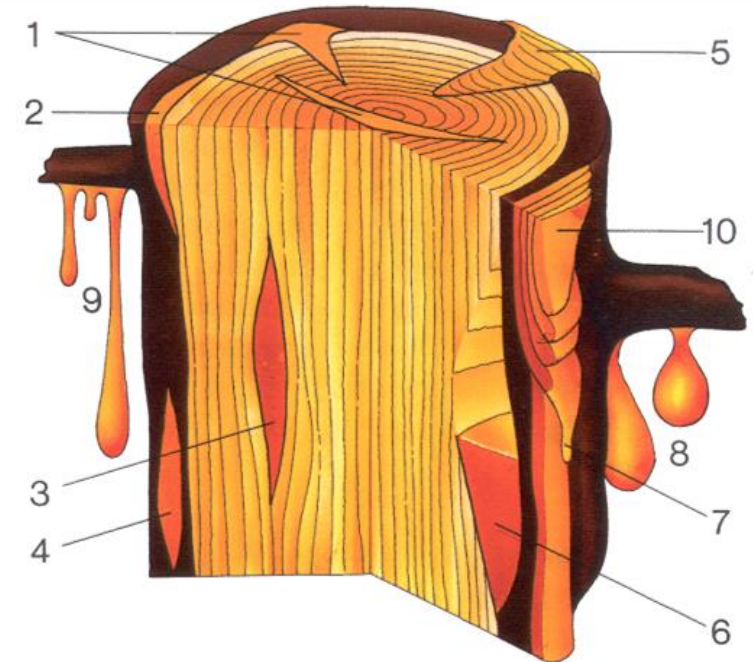


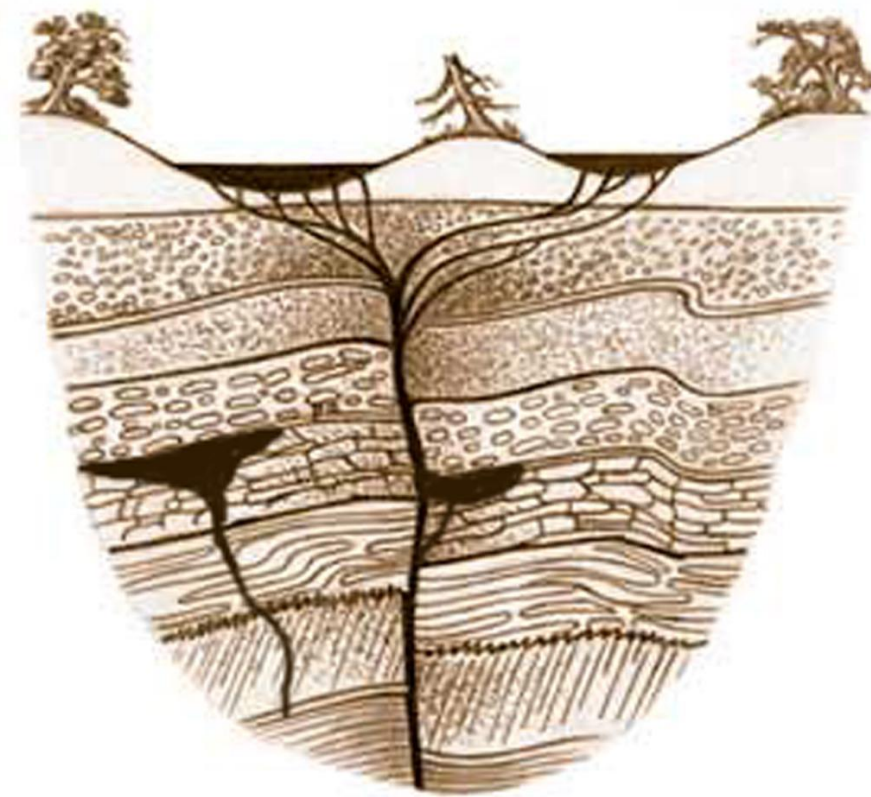
Fig. 1: Natural shapes of amber (after KATINAS 1971 and GANZELEWSKI 1996): 1. Resin-filled fissures, 2. Shapes under the outer bark, 3. Resin pocket, 4. Shapes in the outer bark, 5. Filled-in wounds, 6. Filled-in hollow space with flat top (resin level), 7. Drops and stalactite-like shapes, 8. Drops, 9. Stalactites, 10. *Schlauben*.

TIPI DI SEPPELLIMENTO

E. Inglobamento in fluidi viscosi (bitumi, resine vegetali, sabbie mobili)



Fossili del Pleistocene (38.000-11.000 anni fa) da Rancho La Brea, USA, perfettamente conservati in **pozze di idrocarburi (asfalto)**.



TIPI DI SEPPELLIMENTO

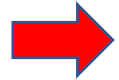
E. Inglobamento in fluidi viscosi (bitumi, resine vegetali, sabbie mobili)



FASI DELLA TAFONOMIA

BIOSTRATINOMIA

1. Morte degli organismi
2. Decomposizione
3. Disarticolazione e macerazione
4. Trasporto
5. Bioerosione
6. Predazione e bioconfezione
7. Dissoluzione prediagenetica
8. Carbonizzazione



SEPPELLIMENTO



Diagenesi della materia organica

1. Mummificazione
2. Carbonificazione
3. Permineralizzazione

Diagenesi delle parti dure mineralizzate

1. Conservazione biominerali originali
2. Impregnazione
3. Sostituzione
4. Dissoluzione diagenetica

DIAGENESI DELLA MATERIA ORGANICA

Sebbene la fossilizzazione della materia organica sia più rara rispetto a quella dei tessuti mineralizzati, in casi eccezionali è possibile.

Affinché ciò avvenga sono però necessarie:

- una decomposizione minima
- una mineralizzazione precoce

Alcuni tessuti organici (es. cellulosa) sono più resistenti per cui possono subire una decomposizione maggiore ed una mineralizzazione più tardiva rispetto ad altri tessuti organici (es. muscoli) che per conservarsi devono subire decomposizione limitata e una mineralizzazione precoce.

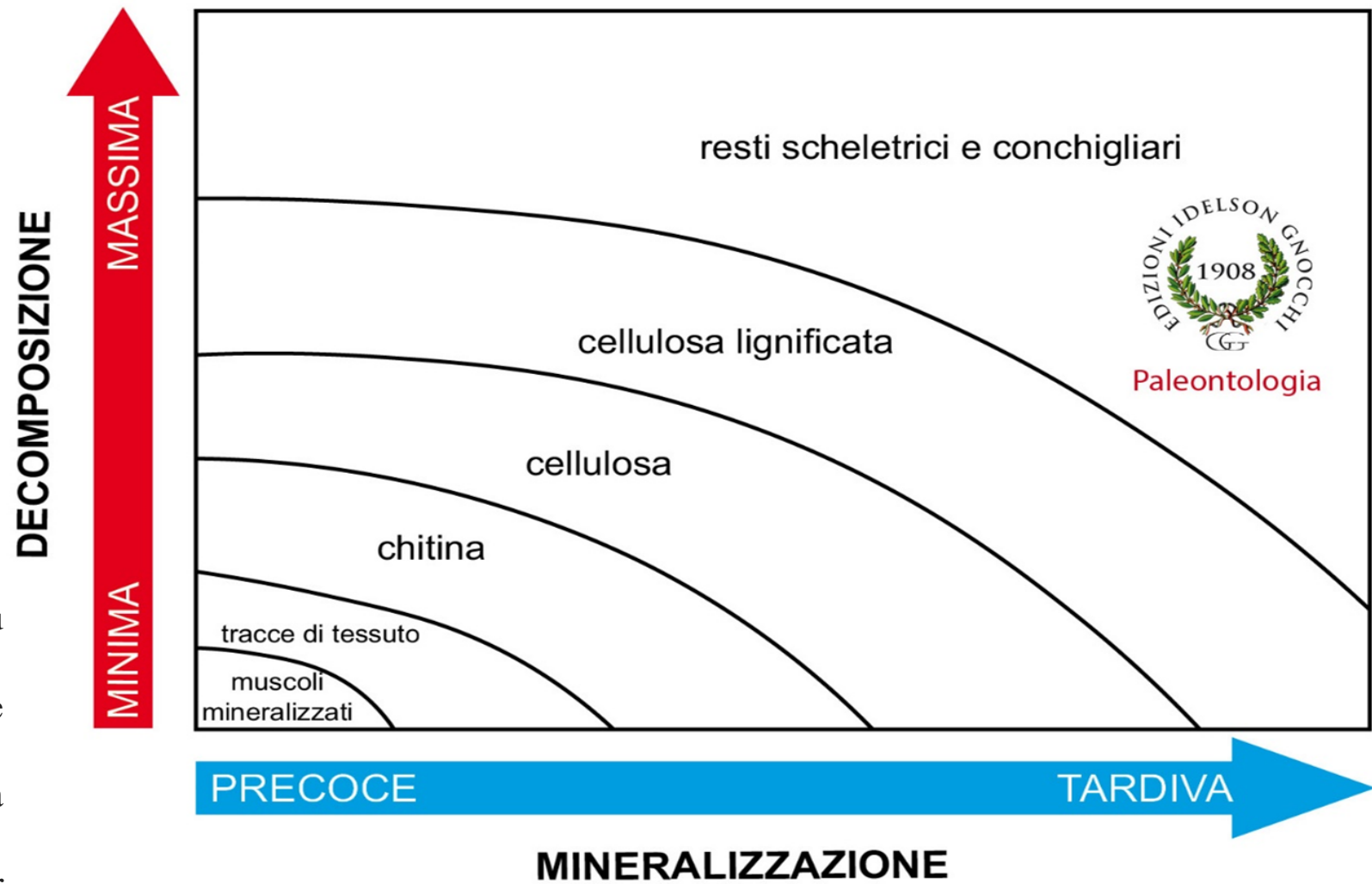


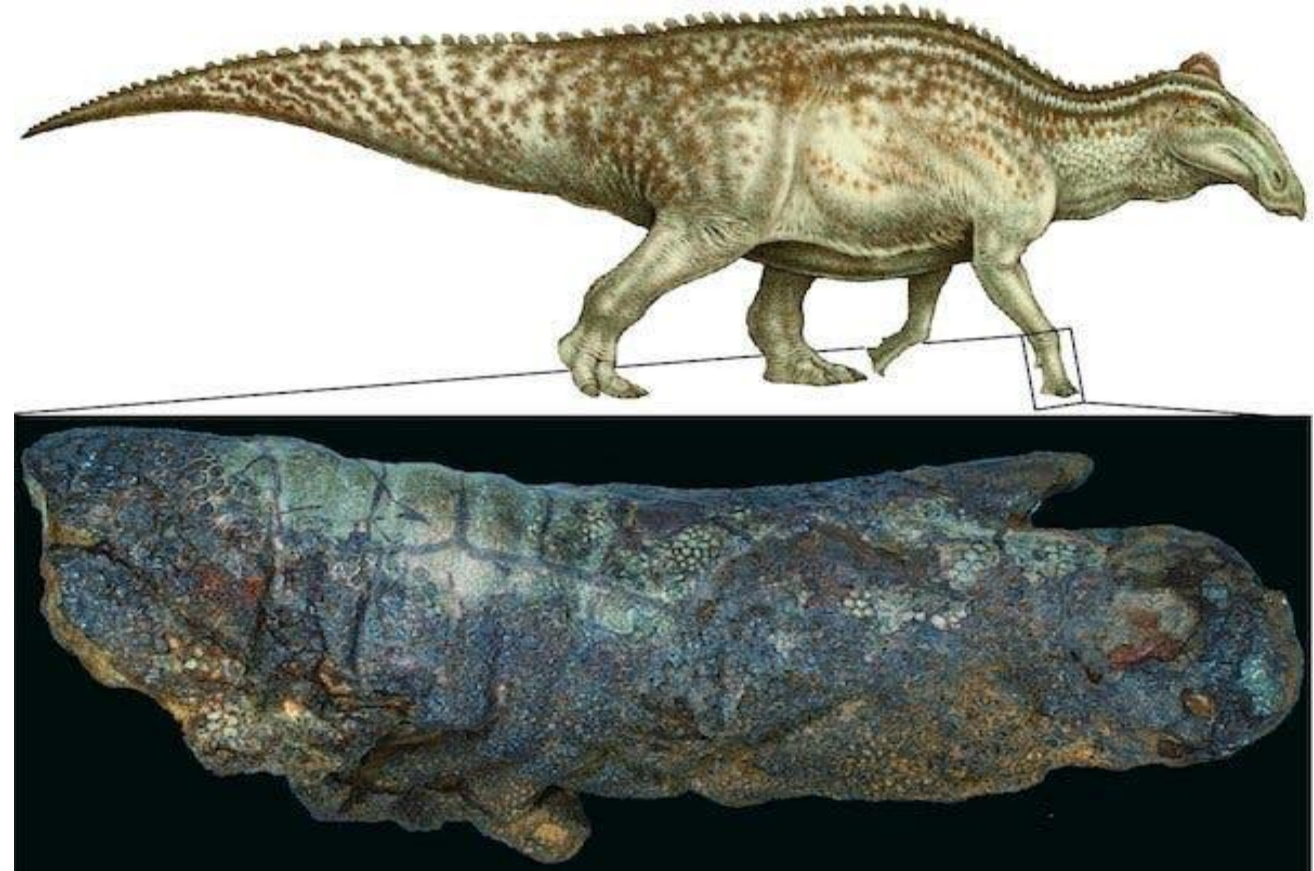
Figura 3.16. Rapporti tra decomposizione e mineralizzazione nei processi di formazione di fossili eccezionali. Dal diagramma si evince che per la conservazione dei tessuti molli è necessaria una limitata decomposizione della materia organica e una concomitante mineralizzazione precoce. Modificato da Allison (1988).

DIAGENESI DELLA MATERIA ORGANICA

1) Mummificazione

Processo di fossilizzazione che consente la conservazione della materia organica tramite **disidratazione repentina e massiccia**.

Questo processo in natura avviene in ambienti subacerei e può avvenire sia in ambienti caldi che freddi.



Le condizioni ambientali che favoriscono la mummificazione sono:

- assenza di umidità (limita la proliferazione di organismi decompositori)
- alta ventilazione (favorisce l'evaporazione repentina)
- presenza di sali minerali o certe muffe (favoriscono la disidratazione)
- assenza di luce (limita la presenza di organismi decompositori)

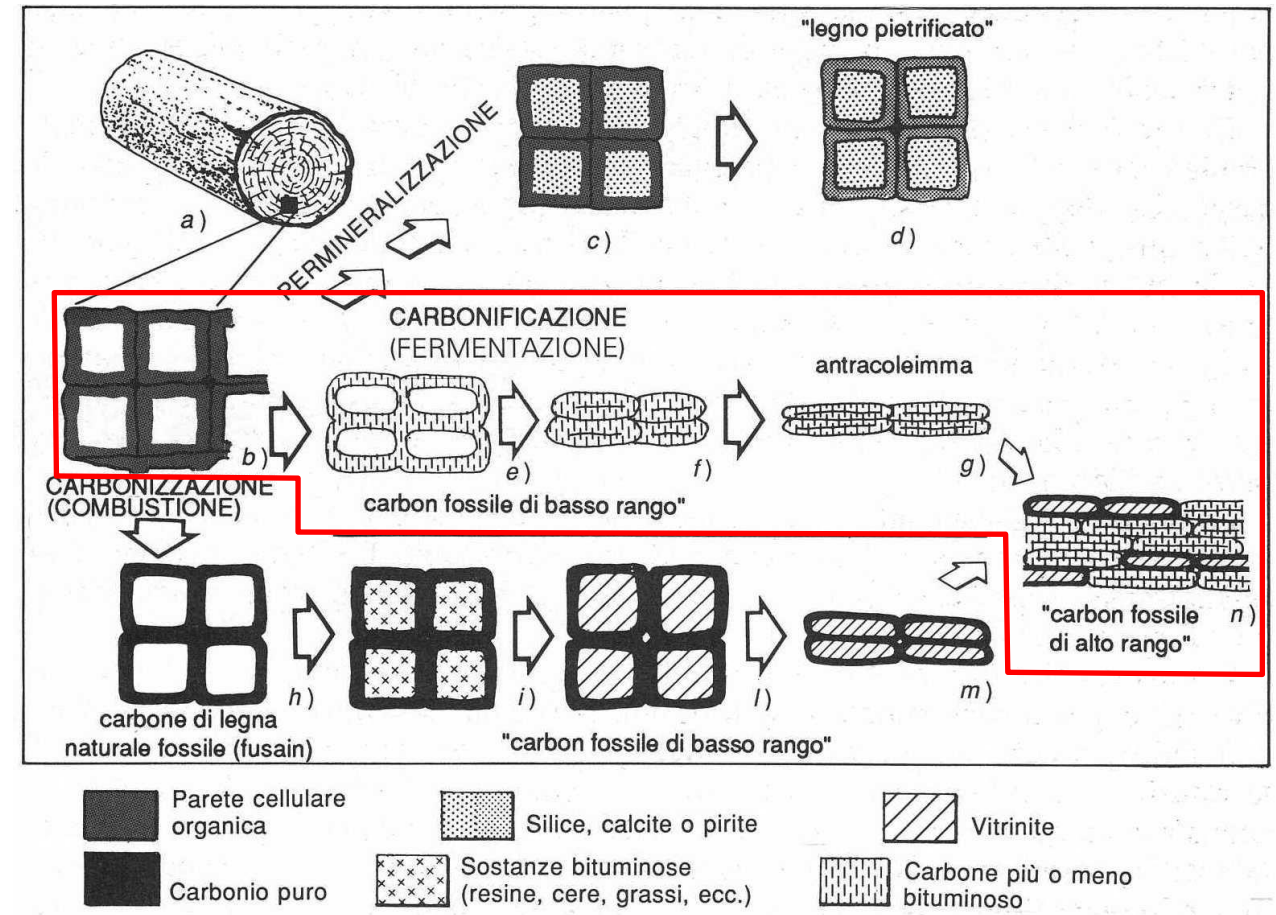
DIAGENESI DELLA MATERIA ORGANICA

2) Carbonificazione

- Processo di conservazione della materia organica che avviene in assenza di ossigeno tramite fermentazione anaerobica grazie all'azione di batteri anaerobi che eliminano idrogeno, ossigeno e azoto, producendo di conseguenza un graduale arricchimento relativo in carbonio.
- Da non confondere con la carbonizzazione (combustione in presenza di O₂) !



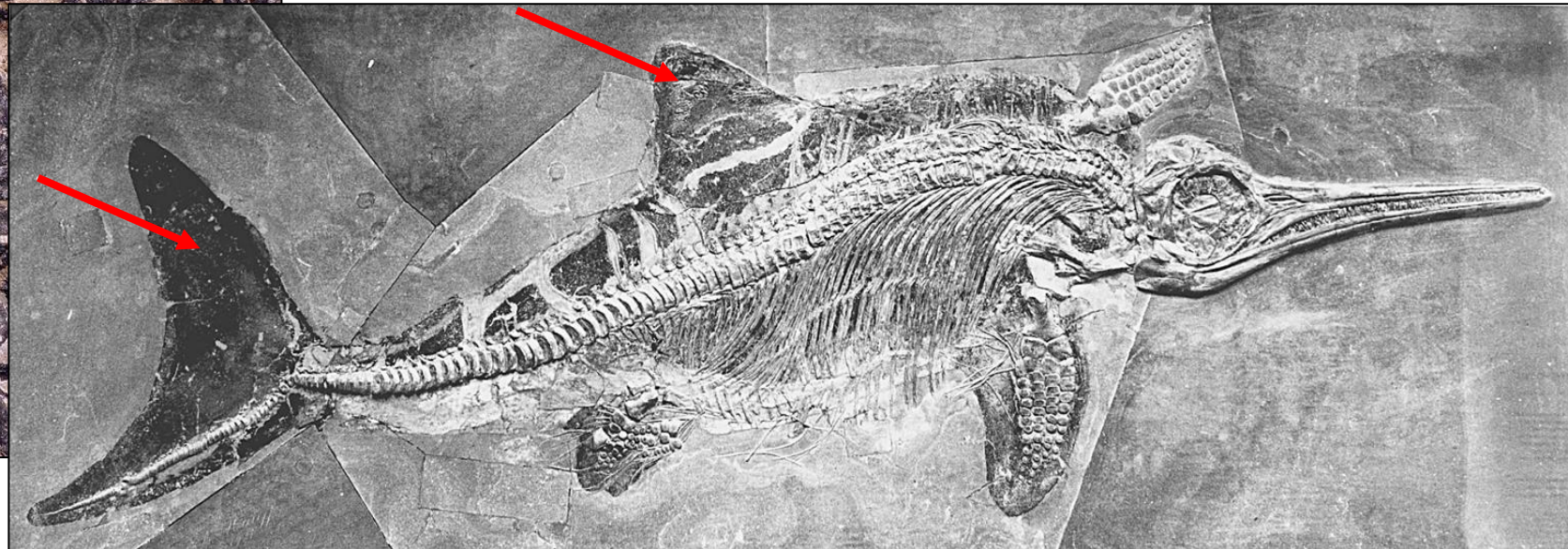
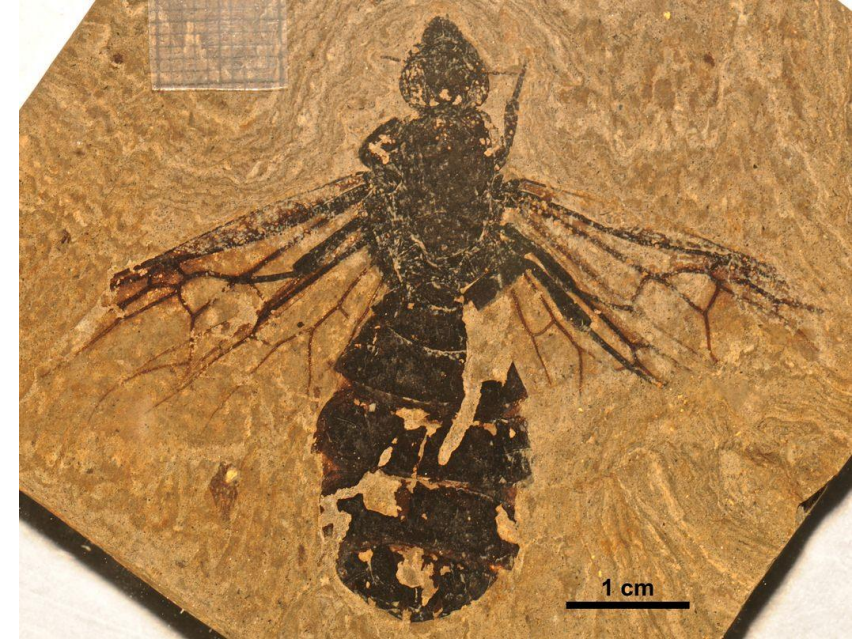
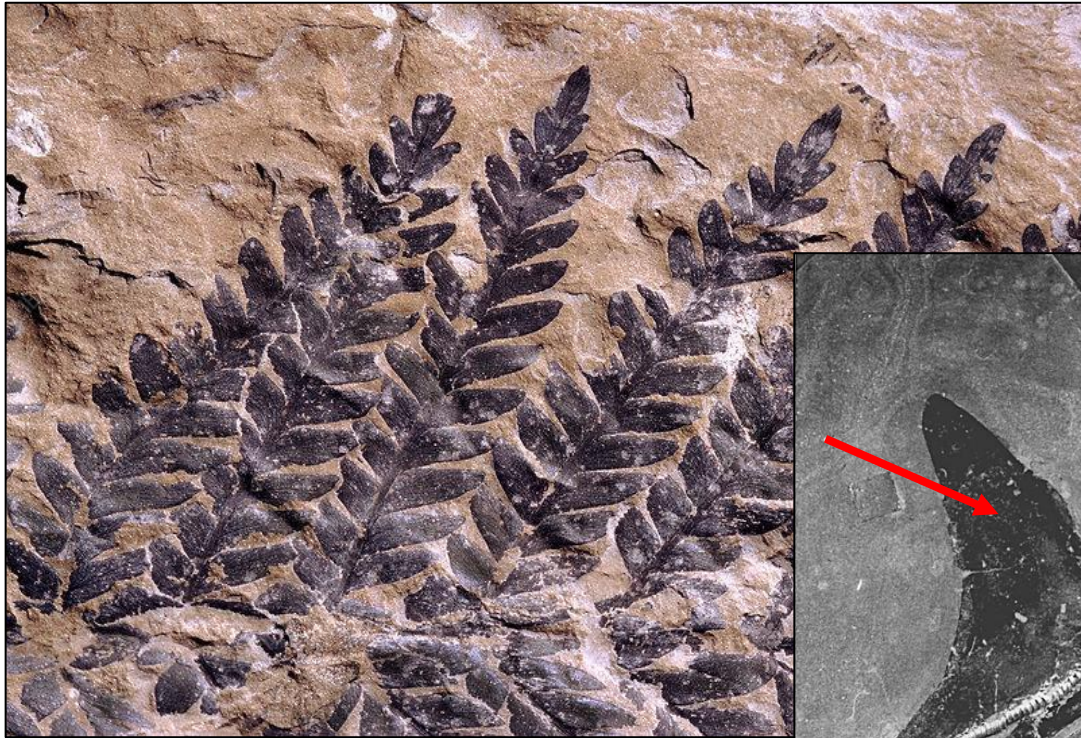
La pellicola carboniosa risultante da questo processo viene chiamata **antracoleimma**.



DIAGENESI DELLA MATERIA ORGANICA

2) Carbonificazione

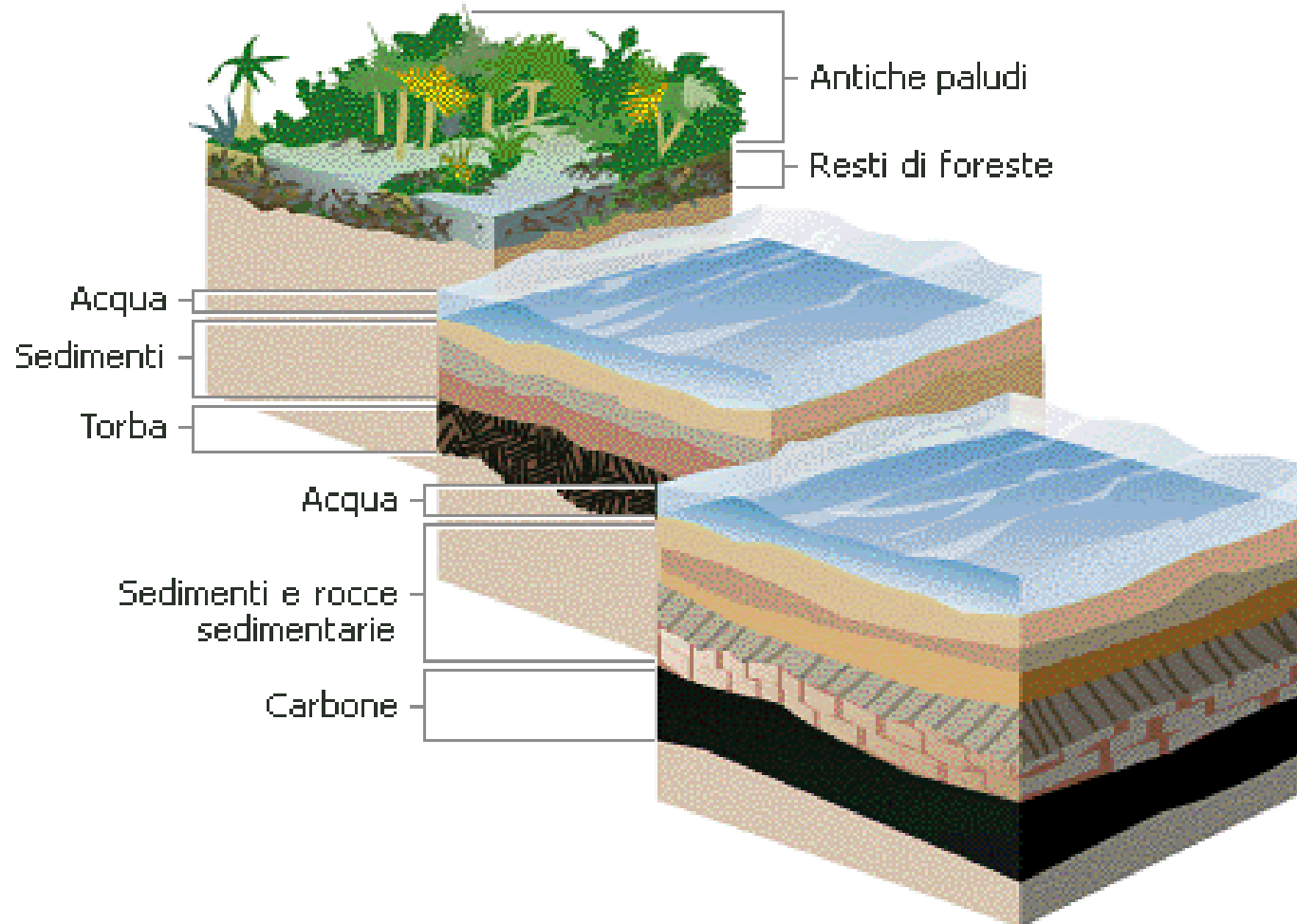
- La carbonificazione può riguardare sia i tessuti organici delle piante che degli animali.



DIAGENESI DELLA MATERIA ORGANICA

2) Carbonificazione

- Comprende tutti quei processi che coinvolgono i resti vegetali di antiche paludi e che portano alla formazione del **carbon fossile**, classificato in base al contenuto di carbonio.



torba

lignite

litantrace

antracite

arricchimento relativo
in carbonio



DIAGENESI DELLA MATERIA ORGANICA

3) Permineralizzazione (o permeazione cellulare)

Processo di conservazione tramite infiltrazione e permeazione di minerali disciolti nei fluidi interstiziali soprassaturi che si depositano all'interno e tra le cellule. Il processo avviene in maniera simile al metodo usato in istologia per rendere duri e sezionare i tessuti. Il processo può conservare sia la microstruttura che l'architettura esterna, favorendo la conservazione dei resti in 3D.

I principali minerali coinvolti nella permineralizzazione sono:

- **Carbonato di calcio (CaCO_3):** calcitizzazione
- **Silice (SiO_2):** silicizzazione
- **Pirite (FeS_2):** piritizzazione
- **Ghiaccio:** crioconservazione



Pesce permineralizzato in nodulo calcareo del Cretaceo del Brasile



Tronchi silicizzati della Foresta Pietrificata (Arizona)

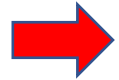


Cucciolo di mammut siberiano crioconservato

FASI DELLA TAFONOMIA

BIOSTRATINOMIA

1. Morte degli organismi
2. Decomposizione
3. Disarticolazione e macerazione
4. Trasporto
5. Bioerosione
6. Predazione e bioconfezione
7. Dissoluzione prediagenetica
8. Carbonizzazione



SEPPELLIMENTO



Diagenesi della materia organica

1. Mummificazione
2. Carbonificazione
3. Permineralizzazione

Diagenesi delle parti dure mineralizzate

1. Conservazione biominerali originali
2. Impregnazione
3. Sostituzione
4. Dissoluzione diagenetica

DIAGENESI DELLE PARTI DURE MINERALIZZATE

1) Conservazione dei biominerali originali

- Rara, avviene in presenza di **biominerali stabili** come la calcite bassomagnesiaca o i fosfati che possono conservarsi senza subire trasformazioni diagenetiche (es. conchiglie calcitiche di molti brachiopodi, bioapatite delle ossa dei vertebrati).

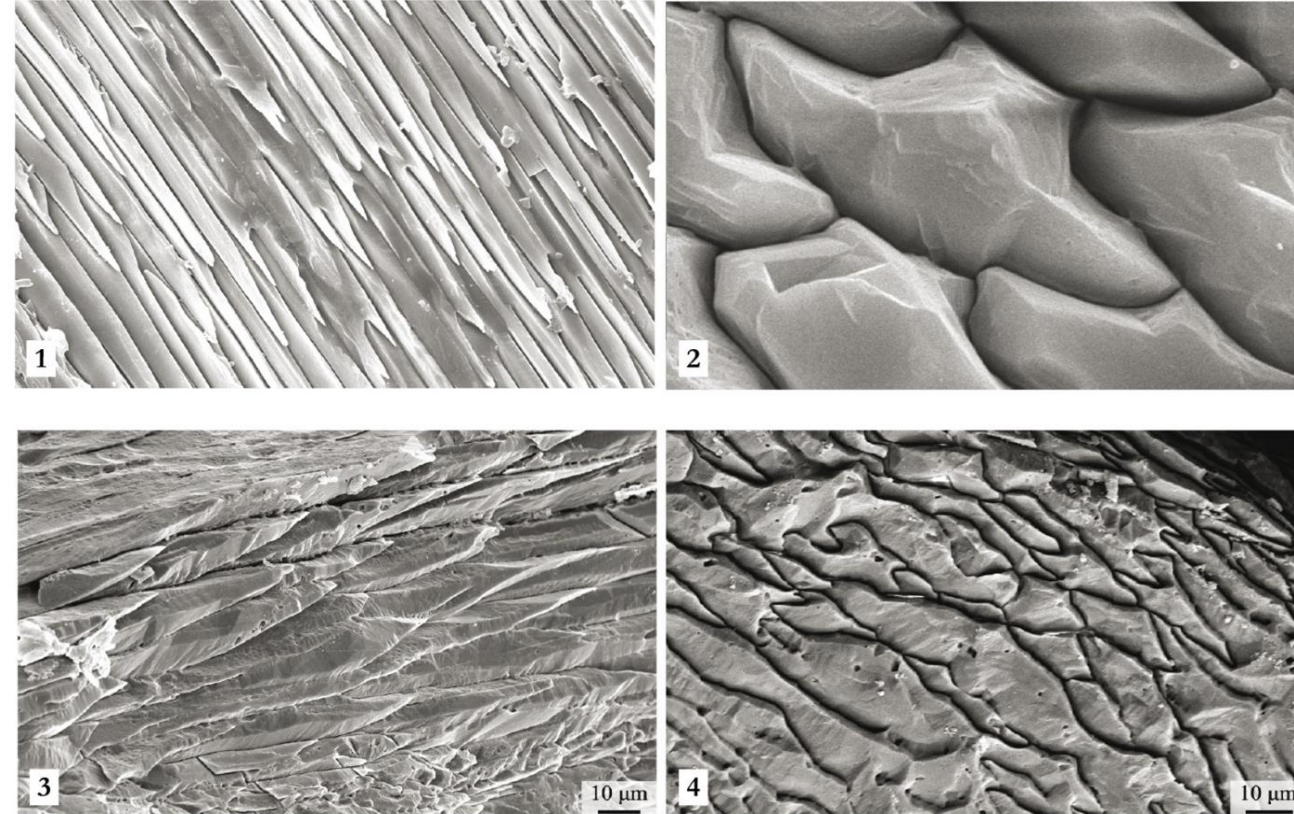


Figura 3.18. Microstruttura della conchiglia di brachiopodi paleozoici. 1) e 2) Fibre di calcite dello strato fibroso interno della conchiglia perfettamente preservate in sezione longitudinale e trasversale. 3) e 4) Strato fibroso interno che ha subito fenomeni di dissoluzione e sostituzione per cui non è più riconoscibile la microstruttura originaria.



Paleontologia



Figura 3.19. Gasteropode triassico con evidenze della colorazione originale. *Naticopsis* (*Naticopsis*) sp., Marmolada, larghezza 18 mm. Foto Archivio Museo Geologico delle Dolomiti di Pre-dazzo.

- Più rara è la preservazione di biominerali instabili come l'aragonite, che solitamente si trasforma diageneticamente nel suo polimorfo più stabile, la calcite.

2) Impregnazione

- Avviene quando i resti mineralizzati presentano porosità occupate in vita da matrici organiche. In questo caso i resti possono venire impregnati da minerali percolanti in acque interstiziali (calcite, silice, ecc) che vanno a riempire i pori prima occupati dalla materia organica.



Teca di un riccio di mare fossile (Echinodermata) impregnata di calcite bassomagnesiaca.

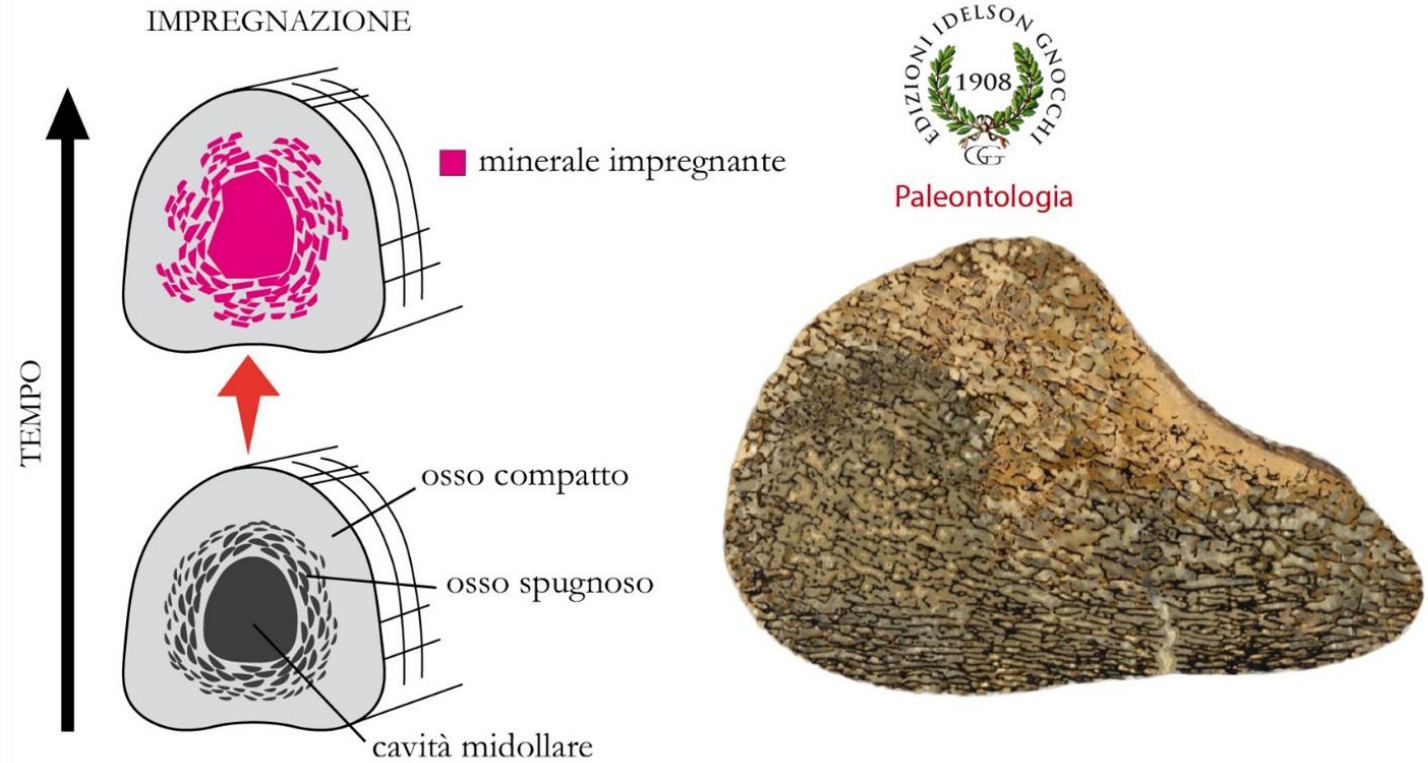


Figura 3.20. 1) Schema del processo di impregnazione. 2) Osso di dinosauro impregnato da pirite e calcite.

- L'impregnazione è tipica delle ossa dei vertebrati e delle piastre calcaree che compongono le teche degli echinodermi.

DIAGENESI DELLE PARTI DURE MINERALIZZATE

3) Sostituzione

- E' il processo diagenetico più comune. Si verifica per sostituzione quasi contemporanea, molecola per molecola, del biominerale originario in un minerale diverso. Può anche avvenire per trasformazione di un minerale chimicamente instabile (es. aragonite) in un suo polimorfo più stabile (es. calcite).
- Il processo altera la microstruttura, ma conserva l'architettura esterna. I fossili che così si formano prendono il nome di **pseudomorfi**.

Gusci di ammoniti (cefalopodi estinti), originariamente in aragonite, ora piritizzati



Può avvenire ad opera di:

- calcite (calcitizzazione)
- dolomite, un carbonato doppio di calcio e magnesio (dolomitizzazione)
- pirite (piritizzazione)
- silice (silicizzazione)

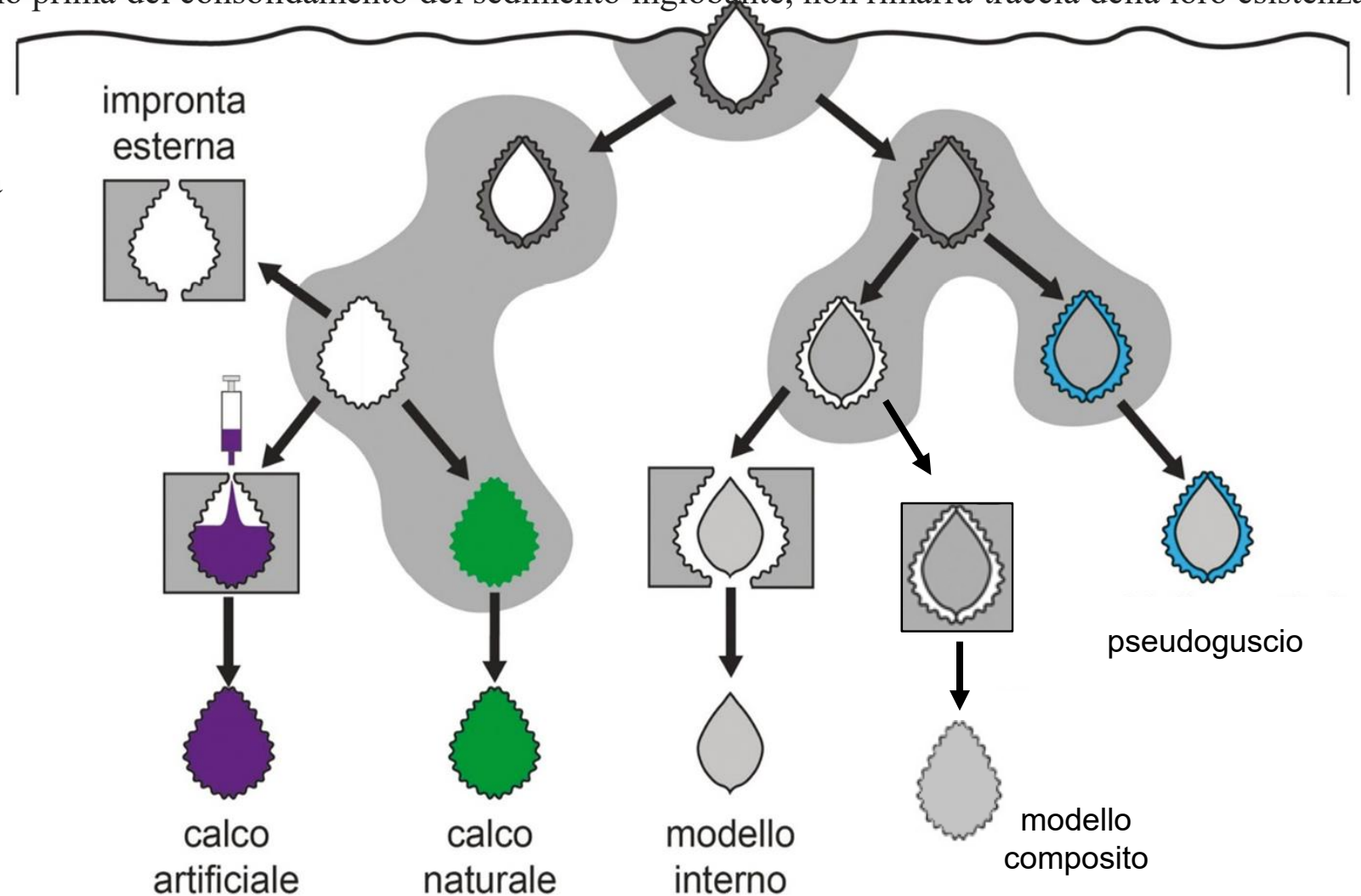
Gusci di bivalvi *Megalodon* (Triassico delle Dolomiti), originariamente in aragonite, ora dolomitizzati



DIAGENESI DELLE PARTI DURE MINERALIZZATE

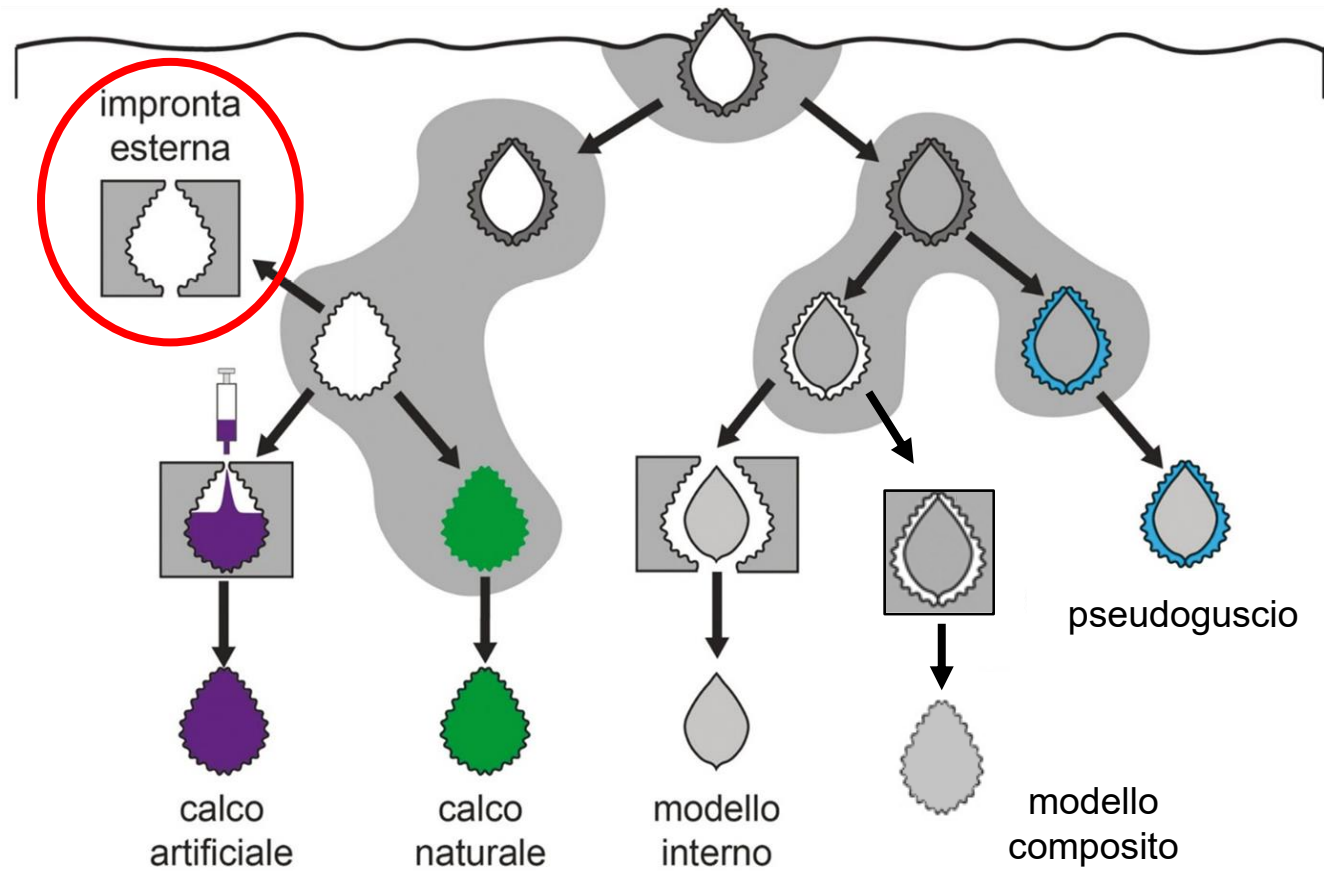
4) Dissoluzione diagenetica

- E' la dissoluzione delle parti dure che avviene dopo il seppellimento. Incide pesantemente sulla qualità del record fossile.
- Se il guscio o altre parti scheletriche si dissolvono prima del consolidamento del sedimento inglobante, non rimarrà traccia della loro esistenza.
- Se, invece, la dissoluzione avviene dopo il consolidamento del sedimento, allora la presenza dell'organismo può venire ugualmente registrata, benché si perderà molta informazione originaria.
- Il fossile che si forma prende il nome di:
 - **Impronta esterna**
 - **Modello interno**
 - **Modello composito**
 - **Pseudoguscio**
 - **Calco naturale**



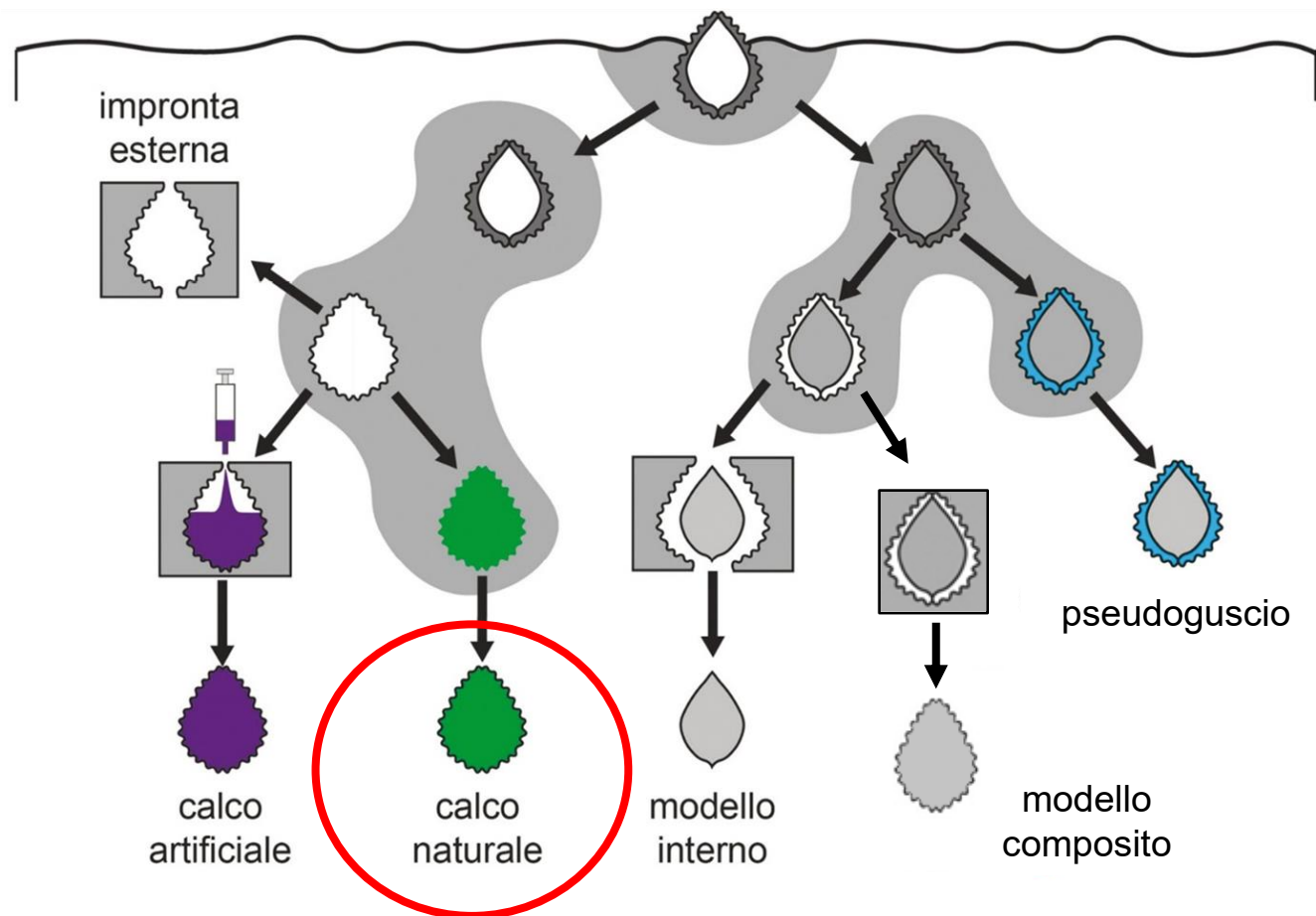
- **Impronta esterna**

Impronta esterna di un bivalve
(*Pecten*) su roccia calcarea.



Dopo l'indurimento del sedimento attorno al resto e alla dissoluzione della conchiglia, di questa non rimane altro che l'impronta del guscio sul sedimento. Sebbene si può ancora identificare il fossile dalle ornamentazioni esterne, si perdono informazioni sulla struttura del guscio e del suo interno.

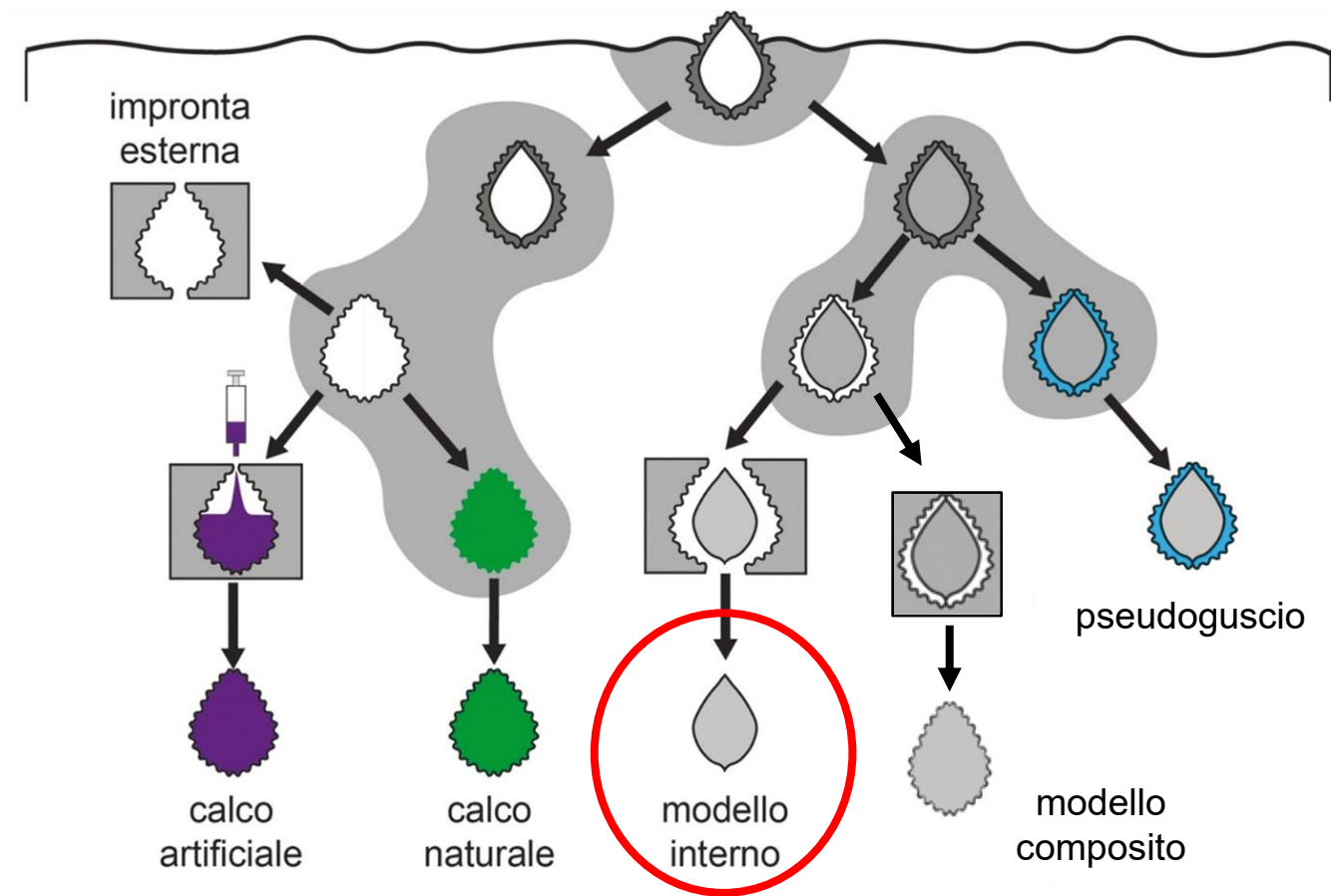
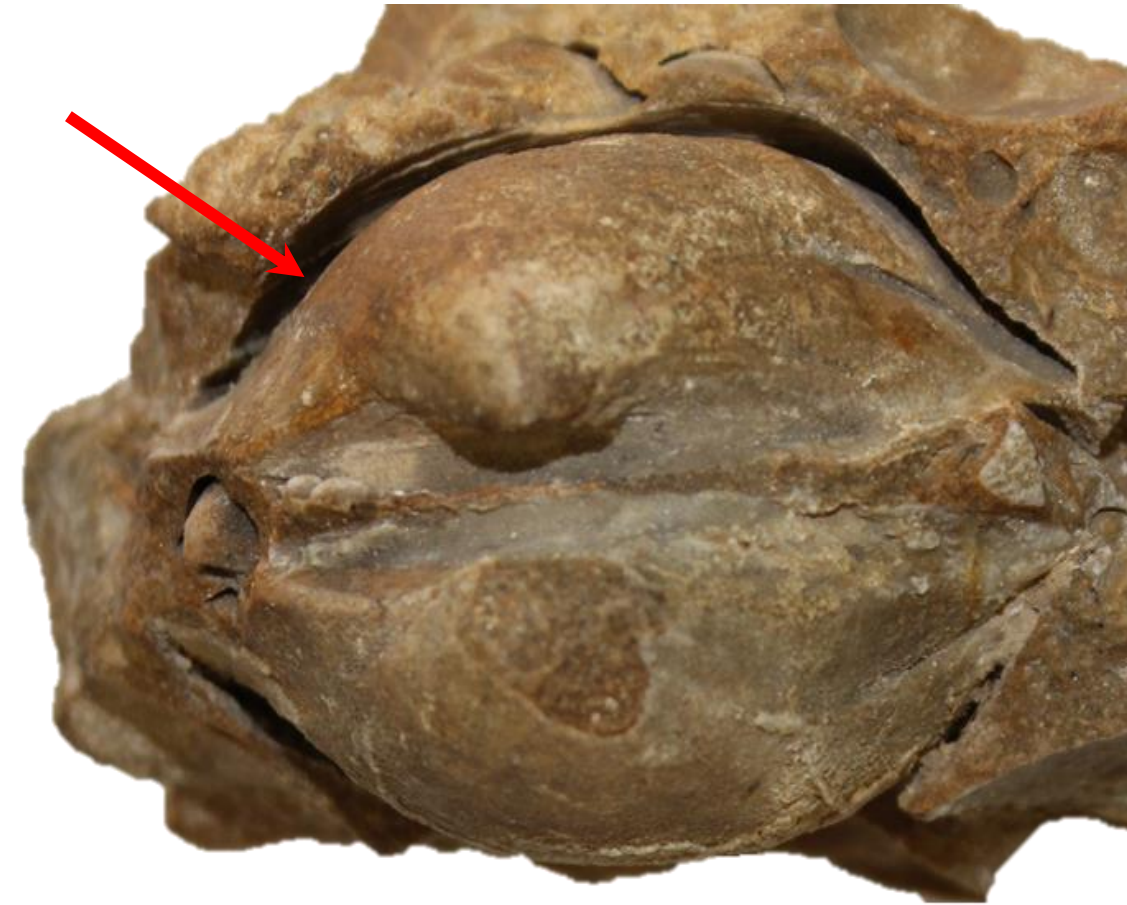
- **Calco naturale**



Se l'impronta esterna racchiude uno spazio vuoto, al suo interno possono depositarsi sedimenti o minerali disciolti in acque che produrranno un calco naturale che riproduce le ornamentazioni e la superficie esterna dell'organismo dissolto.

- **Modello interno**

Modello interno di un bivalve

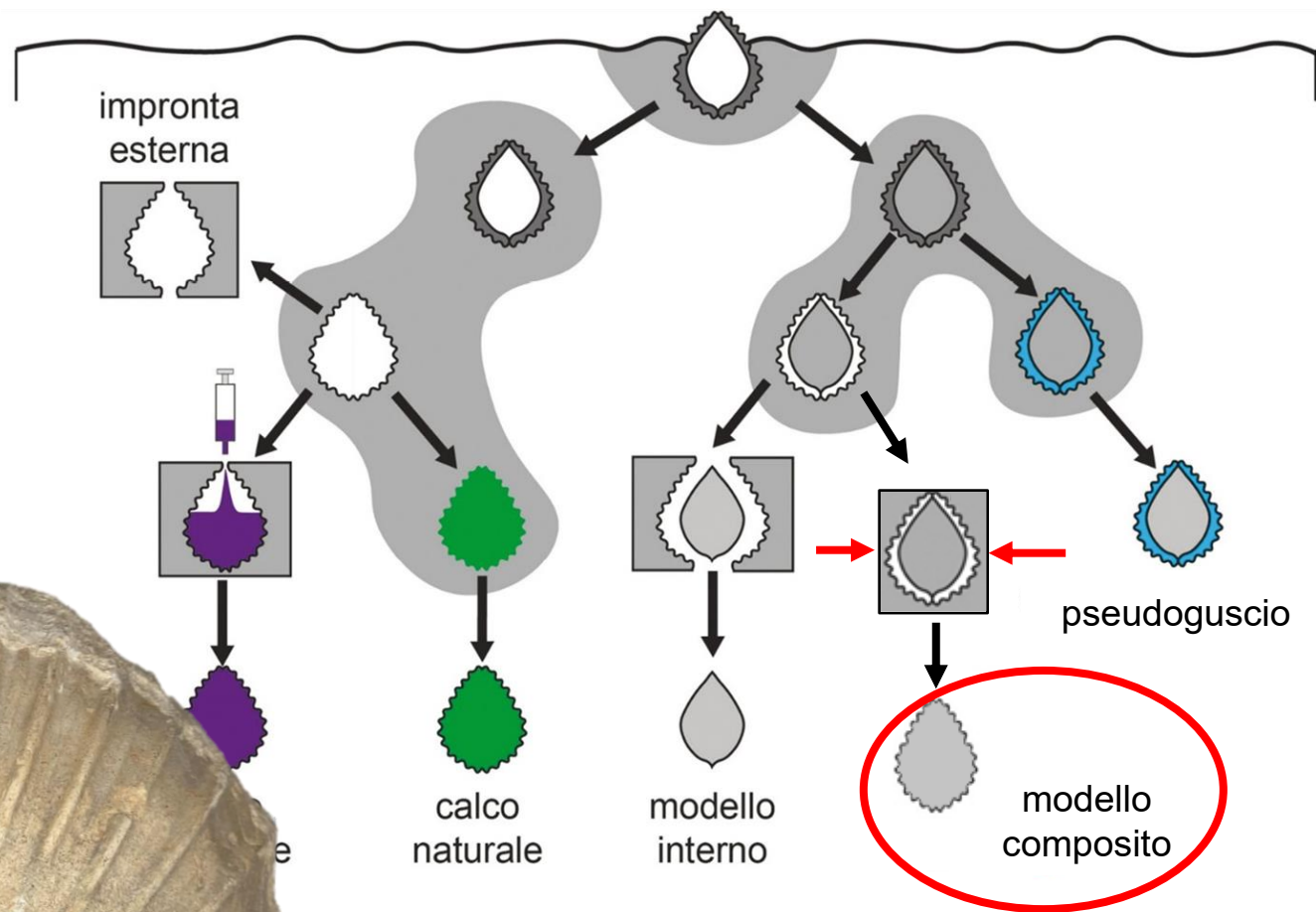


La formazione di un modello interno implica il riempimento di un volume. Ad esempio, due valve di bivalve in connessione, al momento del seppellimento, racchiudono uno spazio vuoto che può essere riempito successivamente da sedimento. Se il guscio si dissolve, ciò che rimane sarà il "calco" della cavità inizialmente vuota riempita dal sedimento. Poco utile per il riconoscimento tassonomico. Si noti la presenza dell'intercapedine (**freccia rossa**) tra il modello interno e l'impronta esterna di questo bivalve (*Glycymeris*), corrispondente al volume del guscio dissolto.

- **Modello composito**

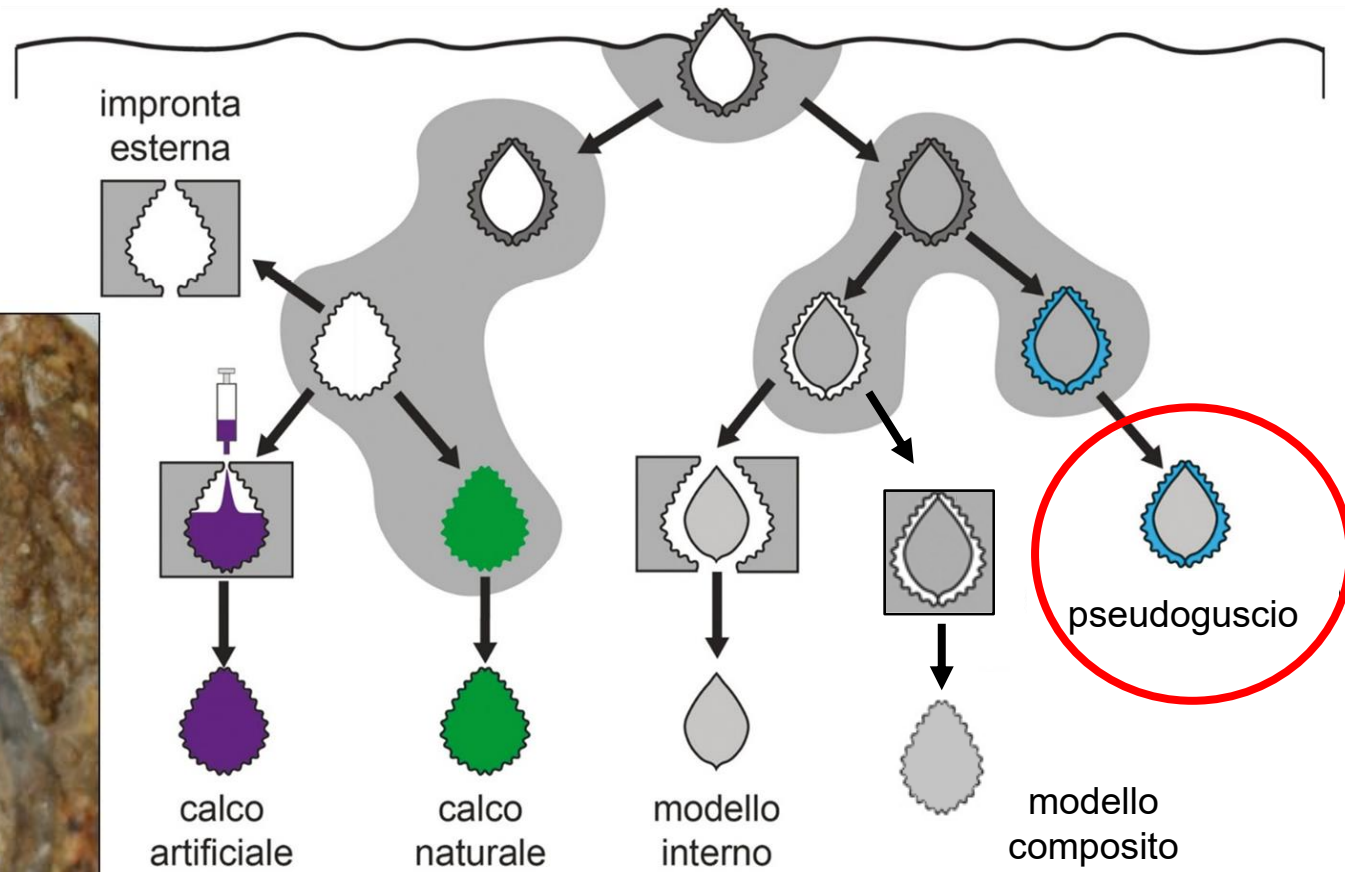


Modello composito di un bivalve



Dopo la dissoluzione del guscio, se il sedimento è ancora plastico, la pressione litostatica dei sedimenti intorno al resto può far sì che l'impronta esterna del guscio aderisca al modello interno e venga impressa su di esso, portando alla formazione di un modello composito. Quello che si vedrà sono le ornamentazioni esterne del guscio "imprese" sul modello interno. L'intercapedine tra il resto e la matrice è assente.

- **Pseudoguscio**



Dopo la dissoluzione del guscio originario, lo spazio vuoto che si trova tra modello interno ed impronta esterna (intercapedine) può venir riempito con minerali secondari completamente diversi da quelli originali, formando un "falso" guscio, o pseudoguscio.

La tafonomia ci permette quindi di delineare il primo degli
assiomi della paleontologia:

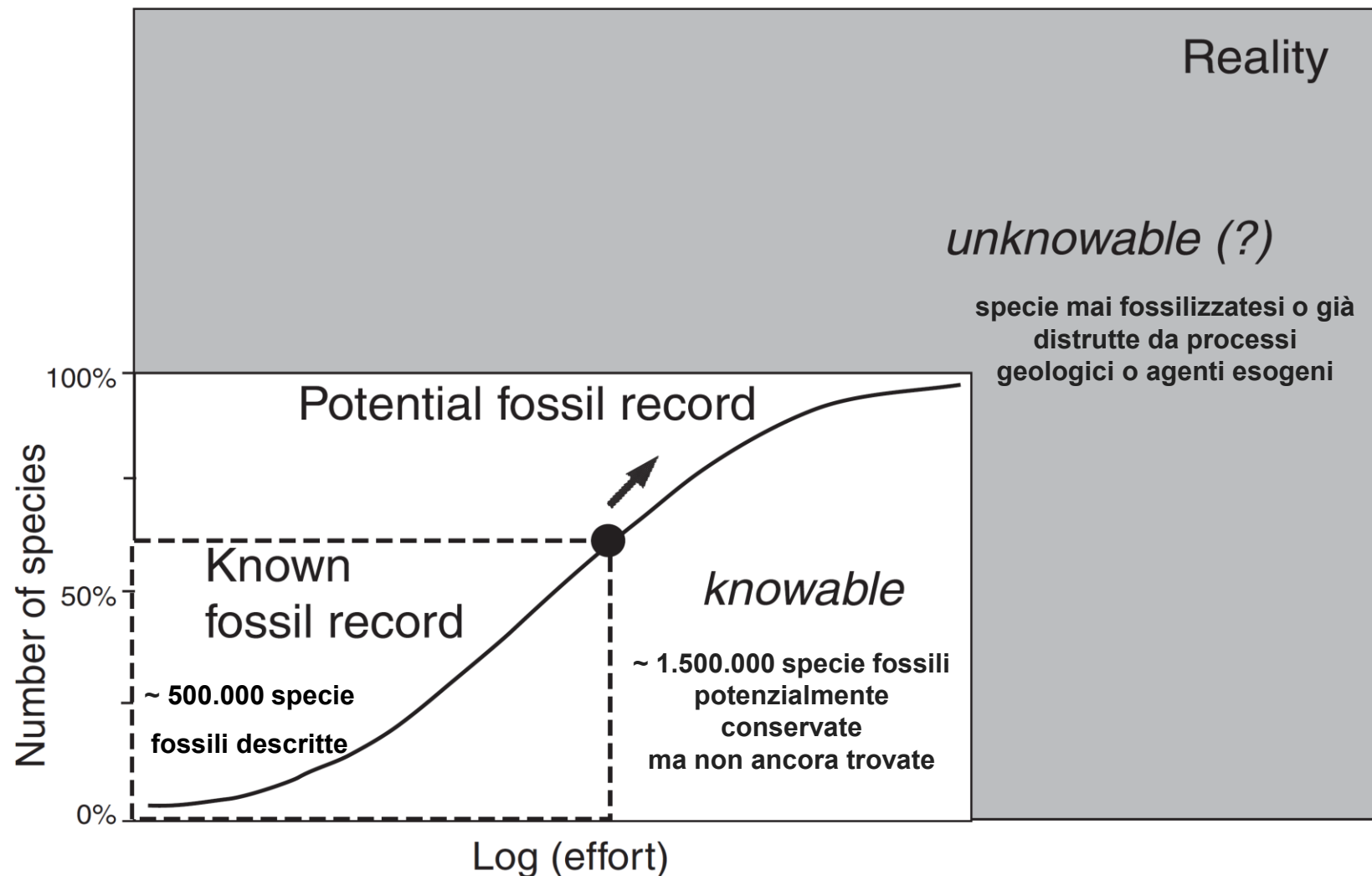
1. Il record fossile è incompleto

Abbiamo visto che i processi tafonomici sono la causa principale dell'incompletezza del record fossile.

Il record fossile conosciuto, dunque, NON è una rappresentazione oggettiva della realtà ma una parte molto più piccola in quanto...

- Il record fossile conosciuto è un sottoinsieme del record fossile potenziale (conosciuto + sconosciuto)
- Il record fossile potenziale, a sua volta, è un sottoinsieme di tutta la vita realmente esistita (di cui non avremo mai conoscenza)

**Il record fossile
è affidabile ?**





2.2 Incompletezza, bias e affidabilità



Alla prossima
lezione !

