GIUSEPPE LEONARDI

LE PISTE DI DINOSAURI DEI LAVINI DI MARCO (Rovereto, TN, Italia) E ALCUNE QUESTIONI GENERALI SULL'ICNOLOGIA DEI TETRAPODI

ABSTRACT - LEONARDI G., 1996 - The dinosaur (*Sauropoda, Theropoda, Ornithopoda*) liassic tracks from the Lavini di Marco (Trento, Italia) and some problems of the present day Tetrapod ichnology.

Atti Acc. Rov. Agiati, a. 246, 1996, ser. VII, vol. VI, B: 65-104.

Starting from the recent discovery of a number (about 200) dinosaur trackways and isolated individual footprints (Theropoda, Sauropoda, Ornithopoda) from the Lavini di Marco tracksite, a famous landslide zone on the western slopes of Mount Zugna (Rovereto, Trento, Italia), from the Liassic (Lower Jurassic) Calcari Grigi di Noriglio Formation, some recent problems and aspects of the tetrapod ichnology are discussed. One discusses the characteristics of the modern tetrapod ichnology, which quantifies the data, works with interdisciplinarity, standardizes methods and terms at an international level, applies the study of the tracks to the investigation of the paleoenvironment, behaviour, biomechanics, phisiology and sociology of the trackmakers. The ichnotaxonomy, the meaning of the under-tracks, the paleoenvironment, the application of the tetrapod ichnology to the geosciences, the study of the dinosaurian behaviour are detailedly discussed.

KEY WORDS - Ichnology (dinosaurs), Dinosaurs, Methodology, Taxonomy, Subtracks, Ethology, Behaviour, Paleoenvironment, Lavini di Marco (Trento,Italy), Jurassic, Liassic.

RIASSUNTO - LEONARDI G., 1996 - Le piste di dinosauri dei Lavini di Marco (Rovereto, TN, Italia) e alcune questioni generali sull'icnologia dei Tetrapodi

Partendo dall'esempio delle numerose (circa 200) piste di dinosauri, teropodi, sauropodi, ornitopodi) da qualche anno individuate nei Lavini di Marco, zona di famosi scoscendimenti nel Monte Zugna (Rovereto, Trento, Italia), in terreni liassici (Giurassico inferiore) della Formazione dei Calcari Grigi di Noriglio, si presentano e si discutono alcuni aspetti metodologici e concettuali dell'icnologia dei tetrapodi e particolarmente di quella dei dinosauri: le caratteristiche attuali di questo campo della scienza, che oggi quantifica i dati, lavora con interdisciplinarità, standardizza a livello

internazionale metodi e termini, applica lo studio delle orme all'investigazione del paleoambiente e dell'etologia, della biomeccanica, della fisiologia e della sociologia degli animali fossili. Si discutono in dettaglio i problemi della icnotassonomia, del valore delle sottoimpronte (*subtracks*), del paleoambiente, di applicazioni alla geologia, dello studio del comportamento dei dinosauri e della loro sociologia a partire dalle loro orme.

PAROLE CHIAVE - Icnologia (dinosauri), Orme, Dinosauri, Metodologia, Tassonomia, Etologia, Comportamento, Paleoambiente, Lavini di Marco (TN, Italia), Giurassico, Liassico.

«*Qual è quella ruina che nel fianco*
di qua da Trento l'Adice percosse,
o per tremuoto o per sostegno manco,
che da cima del monte, onde si mosse,
al piano è sì la roccia discoscesa,
ch'alcuna via darebbe a chi sù fosse:
cotal di quel burrato era la scesa.»
Dante Alighieri. Divina Commedia. Inferno, 12, 4-10.

INTRODUZIONE

Un'abbondante icnofauna di circa 200 individui dinosauriani segnalata recentemente (LANZINGER & LEONARDI, 1991) sulle superfici di distacco del complesso di scoscendimenti dei Lavini di Marco (Rovereto, TN, Italia; fig. 1 e 2); geologicamente famosi e già ricordati dagli Annali di Fulda (ca. 817-863 d.C.) e da DANTE ALIGHIERI (vedi sopra), in terreni del Giurassico inferiore, probabilmente passaggio Hettangiano-Sinemuriano, o anche più recenti, della Formazione dei Calcari Grigi di Noriglio, è un caso molto tipico delle possibilità di indagine offerte dall'icnologia dei tetrapodi e in particolare da quella dei dinosauri. L'Italia non ci ha finora fornito scheletri o ossa di dinosauri, salvo il caso del piccolo scheletro di Pietraroia presso Benevento (LEONARDI & AVANZINI, 1994), il che si spiegherebbe abbastanza bene, dato che l'Italia durante quasi tutto il Mesozoico, secondo le teorie classiche, sembrava essere stata una regione caratterizzata da paleoambienti sostanzialmente marini. Dal punto di vista osteologico, perciò, l'Italia sarebbe quasi un deserto di dinosauri. Grazie all'icnologia, invece, si può dimostrare che questi rettili dominanti erano abbastanza diffusi in Italia, in diversi luoghi e in vari tempi differenti.

Fig. 1 - Panorama (da Costa Stenda) della superficie di rottura dei Lavini di Marco, con le superfici di stratificazione inclinate, su cui si rinvengono le piste di dinosauri, le nicchie di distacco, resti di macereto, e copertura di suolo, detriti e vegetazione rada. Foto Marco Avanzini.

Fig. 2 - Il Dr. Marco Avanzini del Museo Tridentino di Scienze Naturali di Trento risale il colatoio Chemini nei Lavini di Marco. Vi affiorano i Calcari Grigi di Noriglio, membro inferiore (Liassico) e vi si trovano alcune delle piste più appariscenti (vedi fig. 13). Qui e altrove, quando non si segnali il contrario, foto dell'autore.

L'icnofauna carnica superiore (Trias superiore) del «Verrucano» dei Monti Pisani in Toscana (Agnano, Pisa) presenta, in un'ampia associazione di piste di lepidosauri e tecodonti, un'unica orma dinosauriana, abbastanza mal conservata, che venne attribuita a celurosauri (HUENE, 1941; TONGIORGI, 1980) e oggi deve essere piuttosto attribuita a ceratosauridi (fig. 3).

Un'altra icnofauna mista, pure di età carnica forse più recente dell'altra, con orme e brevi piste sia di piccoli dinosauri bipedi, probabilmente carnivori ed erbivori, sia di varie forme chiroteroidi, è stata scoperta di recente da Ilario Sirigu di La Spezia nei pressi di Lerici (SP) ed è attualmente in studio (NICOSIA, in stampa) (fig. 4).

L'icnofauna norica inferiore (Trias superiore, Dolomia Principale) del M.Pelmetto (Cadore, Belluno) comprende finora l'associazione principale di un grande blocco caduto dal Pelmetto stesso, con una superficie superiore di 8 x 6m (fig. 5), comprendente piste di un ornitischio bipede, di numerosi piccoli dinosauri predatori, probabilmente ceratosauridi, e di un individuo quadrupede che può essere forse attribuito a un prosauropode; e alcuni reperti icnologici trovati più recen-

Fig. 3 - Piccola orma di dinosauro predatore, attribuibile al genere *Grallator* (già *Coelurosaurichnus toscanus* Huene, 1941), proveniente dalle Quarziti viola zonate di Monte Serra (Carnico superiore) di Monte Pisano (PI).

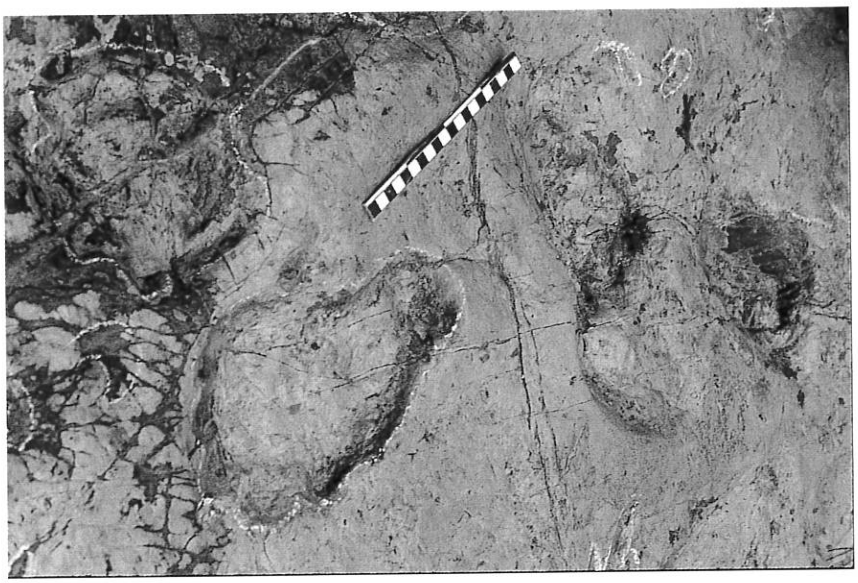


Fig. 4 - Un'associazione di orme dinosauriane e chiroteriane dal Carnico superiore o Norico inferiore dei dintorni di Lerici (SP).

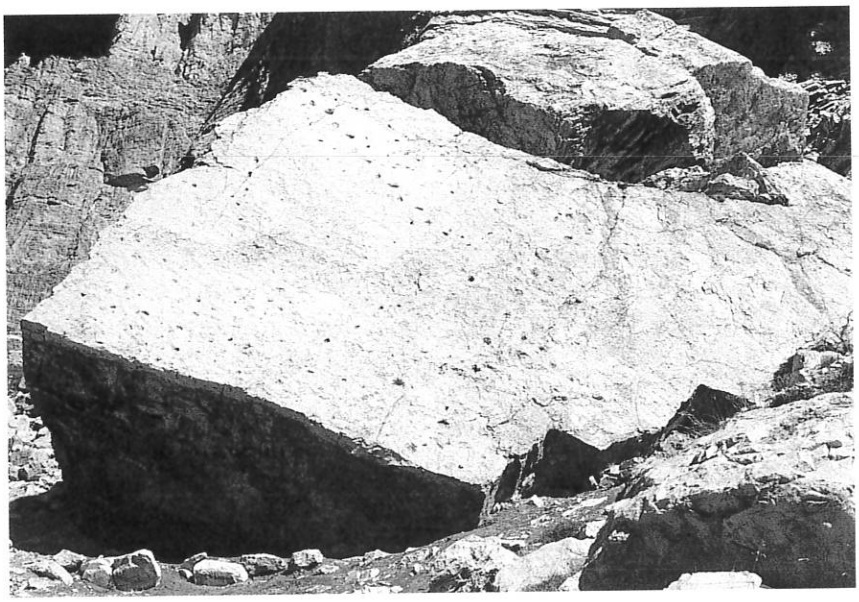


Fig. 5 - Il blocco principale, caduto dalla parete del M.Pelmetto (Gruppo del Pelmo, Cadore, BL), che presenta sulla superficie diretta verso l'osservatore numerose piste di dinosauri e sul retro un'orma chiroteriana. Dolomia principale, Norico inferiore. Le dimensioni del blocco sono 6x10 m.

mente nel detrito e in altri blocchi del ghiaione, tra cui alcune orme attribuibili a ornitischi (MIETTO, 1985, 1991).

A questa icnofauna si aggiunge, nelle stesse dolomiti orientali e più esattamente alla base delle Tre Cime di Lavaredo, una pista con due orme di un grosso carnosauro, che può essere attribuita a *Eubrontes* (MIETTO, 1991). La presenza di altri casi di orme dinosauriane nella regione dolomitica, e di recente anche in Val Cellina (PN), mi viene comunicata oralmente dal collega Prof. Paolo Mietto. Si aggiunge la scoperta da parte di chi scrive di una probabile orma dinosauroide isolata, tridattila, mesassonica, di medie dimensioni, con le dita non molto appuntite, su un pavimento roccioso di Dolomia principale (Trias superiore, Norico), situato nel gruppo del Puez (Dolomiti occidentali, Bolzano, Italia), circa 50 m a SW sotto la cima della quota di m 2715, poche centinaia di metri a est della Cima Puez (m 2948).

Nei Calcari Grigi, oltre che a Rovereto, sono state segnalate orme di dinosauri anche negli Alti Lessini veronesi (MIETTO & ROGHI, 1993). Esse provengono da località Bella Lasta, sul versante occidentale della Valle di Revolto, circa 20 km a SSE di Rovereto in linea d'aria, dalla porzione medio-superiore della Formazione dei Calcari Grigi di Noriglio, nel Membro superiore o di Rotzo. Il livello stratigrafico è quindi parecchio più alto di quello dei Lavini di Marco, e deve essere attribuito, secondo gli autori citati, al Pliensbachiano. Le piste si presentano in due livelli. Il primo è quello che costituisce il pavimento roccioso della Bella Lasta, su cui si notano innumerevoli sottoimpronte, disposte per lo più lungo piste bipedi. Nel secondo livello, sito circa 5 m sotto il precedente, si nota un'orma tridattila lunga una trentina di centimetri, attribuita dagli autori citati a ornitopodi.

A parte le pubblicazioni già uscite sulle varie icnofaune sopra citate, un libro in fase di avanzata preparazione sulle piste roveretane conterrà anche capitoli su tutte le orme e le ossa di dinosauri scoperte in Italia (LEONARDI & MIETTO eds.).

Oltre alle faune italiane ricordate sopra, possiamo citare, nelle zone limitrofe e in generale geologicamente analoghe o affini, le più di 800 orme ladinocarniche (Trias medio-superiore) di Vieux Emosson nel Vallese (Svizzera), che rappresentano «tecodonti» quadrupedi associati a piccoli dinosauri primitivi sia ornitischi che saurischi (DEMATHIEU & WEIDMANN, 1982); le 14 piste noriche (Trias Superiore) dell'Engadina, con un possibile prosauropode e alcuni teropodi, probabilmente grossi ceratosauridi (FURRER, 1983); e infine le piste cenomaniane (Cretaceo superiore) delle Isole Brioni e dell'isolotto di Felonega, come pure di altre località della costa occidentale dell'Istria, Croazia (BACHOFEN-

HECHT, 1925a-b; LEGHISSA & LEONARDI, 1990; DALLA VECCHIA, 1994).

La scoperta delle orme dinosauriane di Rovereto, assieme alle altre citate, ripropone in Italia con maggior forza questo campo della paleontologia e la sua problematica. Dopo una breve descrizione dell'icnofauna, nella quale saranno presentate le ultime novità, verranno affrontate alcune questioni attuali relative all'icnologia dei tetrapodi, con particolare riferimento alla situazione dell'icnofauna roveretana.

LE ORME DINOSAURIANE DEI LAVINI DI MARCO

Gli strati che presentano le piste fossili appartengono, come si diceva, alla formazione dei Calcari grigi di Noriglio e più precisamente alla parte alta del suo membro inferiore; il livello appartiene al Giurassico inferiore (Liassico), possibilmente al passaggio Hettangiano/Sinemuriano o al Sinemuriano basso, secondo gli stratigrafi che hanno studiato la zone, sebbene, da un punto di vista icnologico, si possa pensare a una datazione leggermente più recente. Tali rocce corrispondono a un paleoambiente di piattaforma carbonatica in cui si alternavano condizioni subtidali, di fondali poco profondi (massimo 10-15 m) e condizioni intertidali, cioè di pianure di marea. Localmente troviamo livelli micritici con molluschi, rari coralli e rodoliti alternati a livelli calcarenitici con strutture di emersione: stromatoliti, *birdeyes*, piccoli intraclasti di color roseo (*chips*) e anche livelli oolitici, sotto e sopra il livello con le piste.

Fino all'ultima campagna dell'ottobre 1995, sono state localizzate, dall'equipe costituita *ad hoc* da chi scrive e dal Prof. Paolo Mietto dell'Università di Padova, per conto e con la collaborazione del Museo Tridentino di Scienze Naturali di Trento col suo Direttore Dr. Michele Lanzinger e il Dr. Marco Avanzini e del Museo Civico di Rovereto (TN) col suo direttore Dr. Franco Finotti, varie centinaia di orme dinosauriane, corrispondenti a un'associazione di circa 200 individui, rappresentati da un'ottantina di piste e da più di un centinaio di orme isolate, oltre a materiale incerto o non ancora del tutto studiato.

Le campagne e gli scavi sono stati in generale finanziati generosamente dal Museo Civico di Rovereto.

Geograficamente, questo materiale si può dividere come segue:

- il colatoio principale (ca. m 200 x 6) o colatoio Chemini, dal nome dello scopritore (fig. 2). Su questa superficie si sono scoperte una trentina di piste o orme isolate, sia di ornitopodi che di teropodi,

che sono già state pubblicate (LANZINGER & LEONARDI, 1991; LEONARDI & LANZINGER, 1992). Ultimamente vi si è scoperto che qualcuna delle piste, piuttosto erose, prive di elementi morfologici e pertanto non facilmente classificabili, appartengono possibilmente a piccoli sauropodi.

- la cerniera della piega del M. Zugna, che si raggiunge dal sentiero alto. Lungo la cerniera, su una paretina inclinata con un'immersione di circa 55°-65°, con grande effetto scenico, si notano una bella e grande pista di sauropode che risale la parete (fig. 6), la pista di un altro sauropode di maggiori dimensioni attraversata dalla pista di un grande teropode e altre piste e orme isolate.
- la cosiddetta cerniera alta, ossia uno strato della cerniera più recente di quello precedente, conservato più a sud, che conserva numerose tracce di piste e orme probabili, ma piuttosto mal ridotte.
- la serie dei colatoi inferiori (da noi dell'équipe chiamati convenzionalmente «colatoio del sauropode», «colatoio dei teropodi» e «colatoio degli ornitopodi»), con una bella pista di un piccolo sauropode, alcune splendide piste di ornitopodi bipedi di grandi dimensioni e alcune decine di piste e più spesso orme isolate di teropodi.
- altre numerose piste e orme di carnivori vari, ma anche di pochi erbivori, si trovano sulle «laste alte», sopra la strada forestale, verso sud.

I dinosauri presenti sulla piana fangosa della piattaforma carbonatica di Trento, in un momento della sua storia, erano dunque numerosi, spesso piuttosto grandi di dimensioni, e di gruppi svariati (figg. 7-8). I più numerosi erano i teropodi, (figg. 9-10) e tra questi si devono considerare: 1) una dozzina di individui rappresentati da piste e orme che normalmente in icnologia si attribuivano, per dimensioni e struttura, ai piccoli celurosauri; 2) una quarantina di individui di medie e grandi dimensioni che fino a poco fa erano attribuiti a carnosauri. Tutte queste orme e piste, se si accetta, come accade qui, la classificazione recentemente proposta da WHEISHAMPEL, DODSON & OLSMOSKA (1990) probabilmente devono essere attribuite a Ceratosauria, gruppo comprendente tra gli altri *Syntharsus, Dilophosaurus* e, più tardi, *Ceratosaurus*; gruppo piuttosto in auge nel Giurassico inferiore. Le loro orme e piste non sono probabilmente distinguibili, per la loro struttura e dimensioni, da quelle dei carnosauri e, rispettivamente, dei celurosauri. I celurosauri e i carnosauri invece non erano probabilmente presenti, o almeno finora non se ne sono trovate le ossa nei terreni del Lias, secondo la classificazione citata.

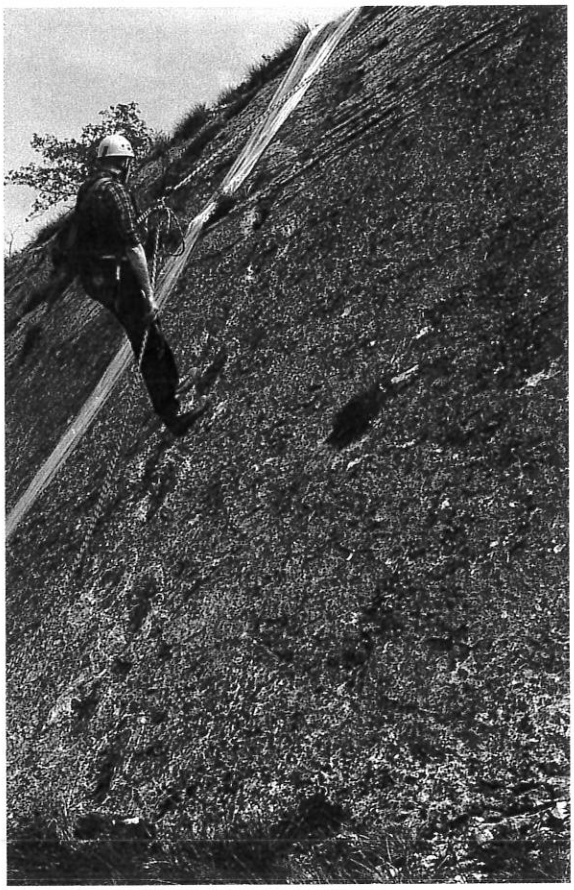


Fig. 6 - Sulla parete di una piega (la «cerniera») nei Calcari Grigi, nella parte alta dei Lavini di Marco, si sono rinvenute alcune piste di dinosauri che risalgono la parete. In figura, una pista di sauropode vulcanodontide. Per lavorare liberamente su questa superficie inclinata di più di 50°, l'autore con i suoi collaboratori deve avvalersi di mezzi alpinistici.

Al secondo posto vengono una ventina di piste relativamente di grandi dimensioni, per il liassico, attribuite a sauropodi molto primitivi: una notevole sorpresa in una formazione così antica. Le piste quadrupedi sono tipiche (figg. 11-14); angolo del passo piuttosto basso, come di dovere, orme posteriori grandi, ovali, troncate, con impressione degli unghioni, con gli «hypex» (=gli angoli negativi tra le dita) ampi e rotondi; le orme della zampe anteriori a ferro di cavallo o a mezza luna, sia per la loro struttura anatomica, sia anche dato che il bordo di

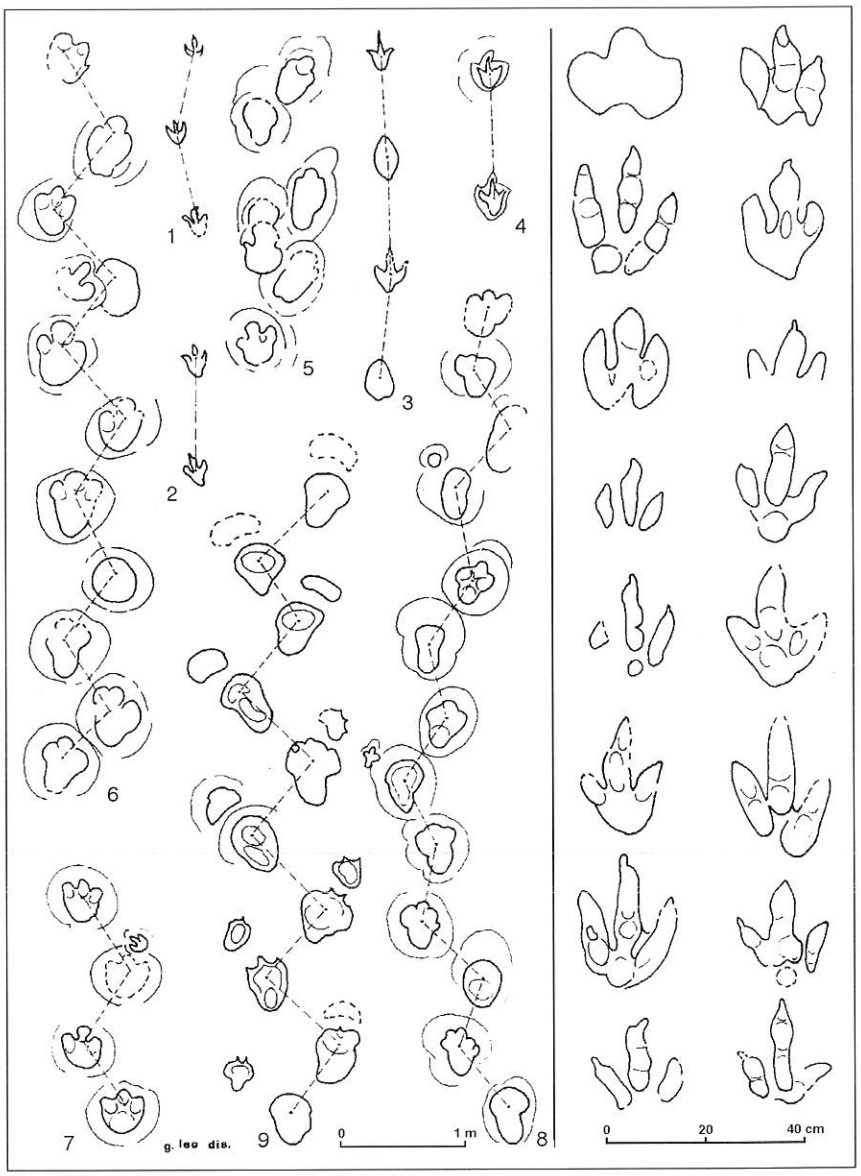


Fig. 7 - Una selezione di piste e orme dinosauriane rinvenute nei Lavini di Marco. A sinistra: 1-4, piste di teropodi ceratosauridi; 6 e 8-9, piste di sauropodi; 5 e 7, piste di probabili ornitopodi, attraversata da quella di un ceratosauride. A destra: salvo la prima, che va attribuita probabilmente a un ornitopode, si tratta di un assortimento di orme di ceratosauridi.

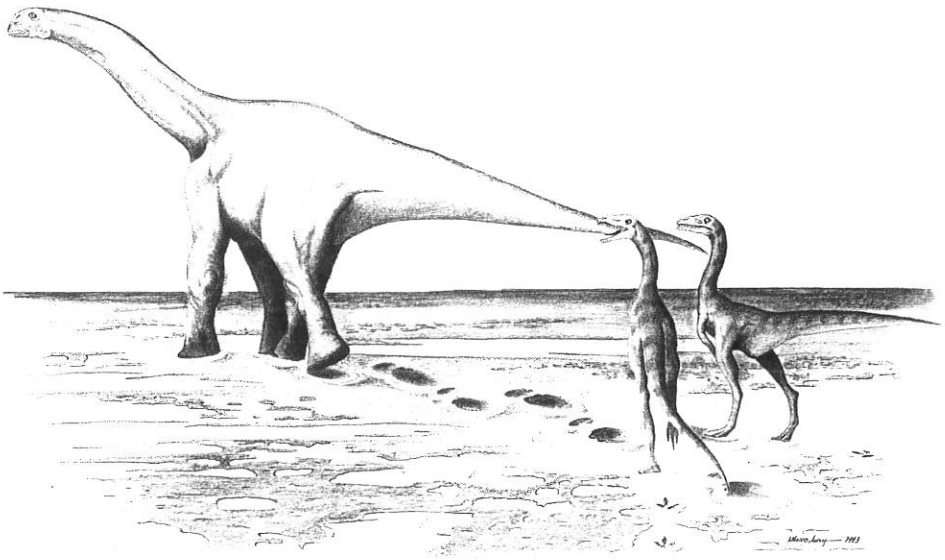


Fig. 8 - Ricostruzione ideale della zona dei Lavini di Marco nel Giurassico inferiore. Sulla superficie della sconfinata Piattaforma di Trento, coperta di sedimenti carbonatici deposti a pelo d'acqua e da mucillagini prodotte da cianobatteri, due piccoli ceratosauridi si preparano ad attaccare il gigante dell'epoca, un sauropode vulcanodontide. Disegno di Marco Avanzini.

fango spinto tutto intorno dal piede invadeva l'orma della mano (già ritirata), obliterandone la porzione posteriore (fig. 12). I sauropodi sono rari in tempi così antichi e sono conosciuti da resti ossei soltanto in Africa (Vulcanodontidae) e in India (Cetiosauridae) e solo verso la fine del Lias in Australia (Cetiosauridae), mentre negli altri continenti appaiono nel Giurassico medio o superiore. Si tratta quindi di una importante scoperta.

Terzi per numero erano gli erbivori bipedi, o a volte semibipedi, una decina. All'esaminare le loro prime piste scoperte, nel primo colatoio o «colatoio Chemini», anche se mal impresse e abbastanza corrose, la loro vaga morfologia suggeriva però un'appartenenza agli iguanodontidi; ma c'era il rischio di commettere un grosso sbaglio, dato che finora questo gruppo è rappresentato, dal punto di vista osteologico, solo a partire dalla parte alta del Giurassico (Calloviano e, più comunemente, Kimmeridgiano). Nel Lias ci si sarebbero aspettati di trovare piste di piccoli ornitischi bipedi basali, con le unghie piccole e abbastanza appuntite, non i grandi ornitopodi dal peso di una tonnellata o più, con zampe graviportali e con le orme di 40-45 cm di diametro e i tre zoccoli

Fig. 9-10 - Orme di dinosauri predatori, attribuite ai ceratosauridi, tra cui una di un individuo di dimensioni molto piccole, recentemente scoperta, dalle «laste» dei Lavini di Marco. Scala in cm.

Fig. 11 - Una pista di sauropode (ROLM 75) è osservata dal Geom. Luciano Chemini, scopritore del sito.

Fig. 12 - Un paio manopiede della pista precedente. Si noti che il piede, al momento dell'appoggio, ha obliterato in parte l'orma della mano, coprendola con il suo bordo di espulsione e dandole il caratteristico aspetto reniforme, che è morfologico solo in parte.

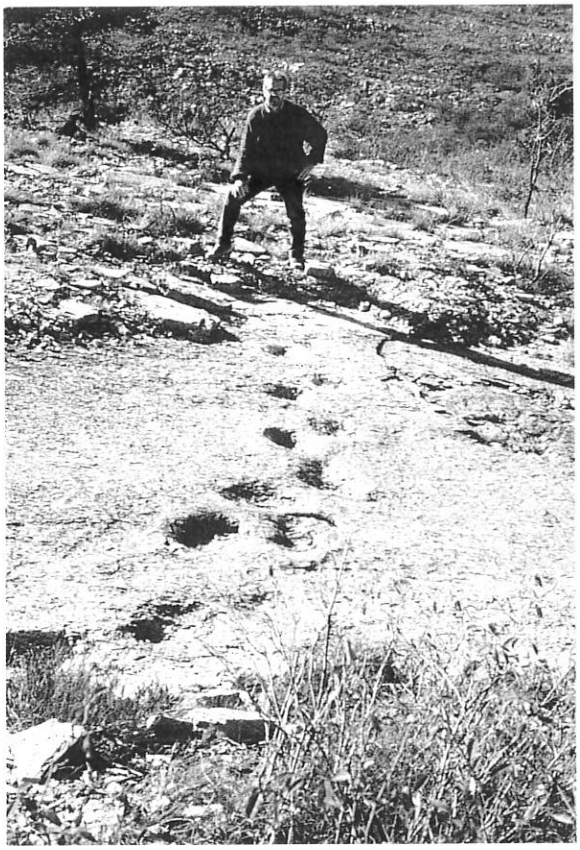
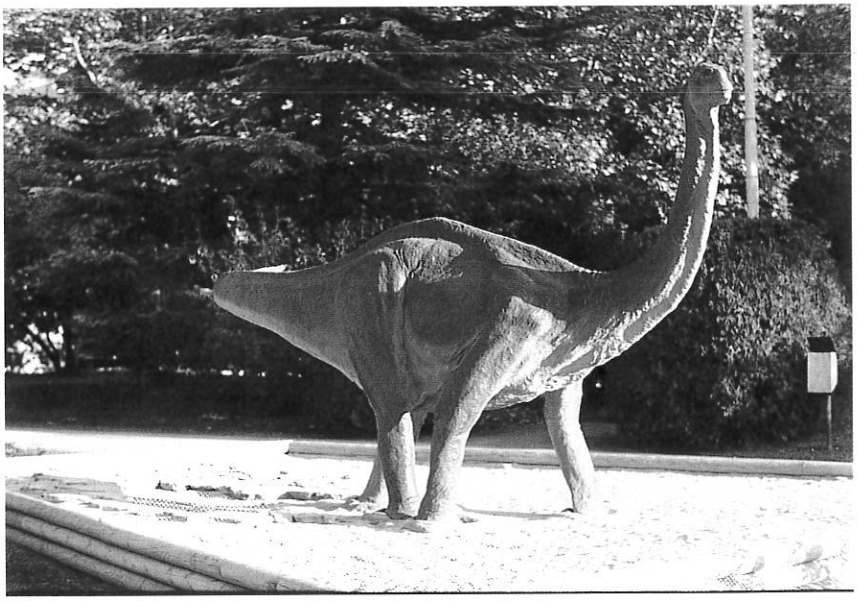


Fig. 13 - Pista di sauropode (ROLM 1) che attraversa il colatoio Chemini.

Fig. 14 - Replica in vetroresina, realizzata per conto dall'Azienda Turismo di Rovereto da Silvo Tassinari con la consulenza dell'autore, del dinosauro vulcanodontide autore della pista ROLM 75. È situata nei giardini davanti alla stazione ferroviaria di Rovereto. Lunghezza massima 9 m.



rotondi oltre al grande cuscino muscolare-connettivo in funzione di pianta. La scoperta successiva (dal giugno 1992 ad oggi) di altre piste con orme di buona qualità, confermò più tardi l'intuizione iniziale. Un quarto gruppo di orme isolate è costituito da quelle di una quindicina di piccoli animali bipedi e tridattili, con dita dalle unghie smussate, che probabilmente erano ornitischi primitivi.

Qualche parola merita di essere detta anche sui gruppi animali che non sono rappresentati dalle orme dei Lavini di Marco: ci si aspetterebbe, per esempio, di trovare piste di Scelidosaurinae, cioè un gruppo di antenati degli stegosauri e ankilosauri. E soprattutto mancano totalmente, come quasi sempre, del resto, negli ambienti saturati dai dinosauri, le piste di coccodrilli, tartarughe, lucertole, rincocefali e eosuchi, come pure quelle dei mammiferi primitivi.

Uno studio completo di questa icnofauna, del giacimento e del paleoambiente corrispondente è in corso da parte dell'équipe sopra citata.

MOTIVI DEL NUOVO INTERESSE PER L'ICNOLOGIA

La paleoicnologia dei tetrapodi, particolarmente quella dei dinosauri, si è sviluppata enormemente negli ultimi 15 anni. Dopo aver suscitato interesse e soprattutto curiosità nel secolo passato, questo campo peculiare della paleontologia conobbe una settantina d'anni di relativa oscurità. Pochi paleontologi pubblicavano su questo tema. All'inizio della mia carriera nell'area, appena 25 anni fa, nel mondo c'erano probabilmente una dozzina di specialisti di orme di tetrapodi. Oggi ce ne sono almeno un centinaio soltanto per l'icnologia dei dinosauri. Articoli su questi fossili erano a volte rifiutati dalle riviste perché giudicati «filosofia» o «fantascienza», comunque cose poco serie. Oggi l'icnologia, anche quella dei tetrapodi, è un campo riconosciuto e stimato e i geologi e paleontologi devono tener conto anche dei dati forniti dagli icnologi.

È cambiata l'immagine, ma perché è cambiata anche l'icnologia. Con buone eccezioni (per esempio, SOERGEL, 1925), fino agli anni '70, la maggioranza delle pubblicazioni icnologiche di tetrapodi erano mere descrizioni morfologiche con illustrazioni (non sempre), nelle quali si attribuiva alle orme una classificazione, un nome quasi sempre nuovo, favorendo un'inflazione tassonomica, e un tentativo di attribuzione; generalmente senza riferimento alla paleogeografia, al paleoambiente, all'ambiente deposizionale, alla tafonomia, al comportamento degli animali. Oggi giorno l'icnologia dei tetrapodi è un campo della scienza che merita più rispetto perché presenta le seguenti caratteristiche:

ginale né almeno un calco (plastotipo) in un'istituzione scientifica; e) istituire nomi nuovi per sottoimpronte (*subtracks*) o sulla base di materiale mal conservato, molto eroso, caso pure molto comune; f) istituire icnotaxa per orme isolate, con il risultato di presentare diagnosi incomplete, senza la descrizione dei parametri della pista, rendendo più difficile più tardi l'attribuzione a questo taxon di altri esemplari (si può farlo solo in casi eccezionali e molto sicuri). Un discorso analogo è valido naturalmente anche per gli altri campi della paleontologia e delle altre scienze biologiche.

Il caso dei teropodi è molto tipico. Questi dinosauri bipedi predatori raggiunsero rapidamente, ancora nel Triassico superiore, la struttura tipica del loro piede e poi si svilupparono molto poco in questa parte del corpo, che era già perfettamente soddisfacente per la sua funzione. Oggi troviamo il piede dei teropodi perfettamente conservato nei piedi di molti uccelli, loro discendenti, per esempio il comunissimo pollo o il ñandù. Sono convinto che tutte le orme di teropodi potrebbero essere classificate in dieci o dodici generi, massimo una ventina; mentre ce ne sono moltissimi (decine) e si continua a farne di nuovi senza motivo, in modo che si rende urgente una revisione in nome di una maggiore prudenza. Nel caso delle piste dei Lavini di Marco, per esempio, risulterà probabilmente inutile istituire qualsiasi nuovo taxon per i teropodi, pur numerosi e vari; mentre si potrà fare eventualmente qualche taxon per le altre forme, degli erbivori, che sono più rare e fortemente anticipate rispetto ai resti scheletrici corrispondenti, e sono anche morfologi-camente diverse.

Un altro problema è quello della scelta del nuovo nome, nel caso si decida di istituire un taxon. È mia opinione che è necessario evitare nomi che ricordino forme linneane. Anche se si fosse eventualmente sicuri dell'attribuzione, è meglio astenersene e scegliere nomi di altro tipo. In caso contrario, continueremo a goderci nomi come *Dicynodontipus* che attualmente è attribuito a cinodonti e non a dicinodonti; *Hadrosaurichnus* che appartiene con ogni probabilità non a adrosauri ma a carnosauri; *Varanopus* che oggi è attribuito a cotilosauri e non a varanosauri; e così via. È chiaro che gli istitutori di questi taxa si sentivano sicuri che il nome rappresentava un riferimento corretto al sistema linneano.

Sottoimpronte (Subtracks)

È un problema di tutte le orme e anche di quelle dei dinosauri. Quando si domanda a un icnologo com'è possibile che una struttura,

così labile come un'orma impressa nel fango o per esempio sulla sabbia della spiaggia, si conservi per centinaia di milioni d'anni e come, soprattutto, possa conservarsi nei primi tempi, prima di essere coperta da un altro strato e diagenizzata, senza essere distrutta dalle intemperie, dalle inondazioni o dalle maree, questi generalmente risponderà (o almeno rispondeva) che le orme che si salvano e arrivano fino a noi sono quelle che furono impresse nel substrato alla fine della stagione delle piogge in ambiente di clima semiarido. Dopo che l'animale passò, non piovve più né ci furono alluvioni, in modo che le orme poterono seccare, il fango si indurì e, quando arrivarono le nuove piogge, queste non riuscirono a danneggiare o distruggere le orme della stagione precedente, già sufficientemente consolidate, anche se ovviamente non diagenizzate. Le orme, assieme a tutta la superficie dello strato portante, furono coperte e «salvate» da un successivo strato di sedimenti, meglio se di granulometria differente. I sedimenti vennero poi diagenizzati e diventarono rocce sedimentarie, «salvando» le orme fossili in corrispondenza dei giunti.

Questa risposta classica è parzialmente buona e a volte corrisponde alla realtà; però non si applica a molti casi, e tra l'altro a quello di molte delle orme dei Lavini di Marco. Non si applica in genere alla preservazione di orme in climi temperati o piovosi, in dune desertiche, sulla spiaggia del mare e in ambienti di alta energia. In queste condizioni ambientali la teoria sopra esposta non funziona, perchè non si arriva al consolidamento delle orme prima che queste siano ricoperte dallo strato successivo.

Sembra oggi sicuro che in maggioranza le orme fossili non siano le orme impresse nella superficie di interfaccia sedimento/aria, ma siano sottoimpronte (*undertracks* o *sub-tracks*), ossia l'impressione dell'impronta dei piedi nelle lamine o strati sepolti, che si deformarono anch'essi sotto il peso dell'autore della pista. Infatti, per ogni orma che si forma alla superficie, l'orma *sensu stricto*, se ne formano e ne esistono varie negli strati o lamine inferiori, sempre meno dettagliate e sempre maggiori di dimensione, lungo la superficie di un cono, la cui sezione è tanto più ampia quanto più si scende nel terreno. Prendendo come esempio il caso dei Lavini di Marco, quando si cerca di liberare le piste non dai detriti e dal suolo da cui sono spesso coperte, ma dalla roccia matrice in cui sono ancora inglobate, ci si trova indecisi, nell'accompagnare la superficie dello strato, tra varie superfici alternative, sia nell'orma, sia nei bordi di espulsione (*displacement rims*), che sembrano tutte vere superfici dell'orma, ma probabilmente sono spesso superfici di *undertracks*. In altri casi si tratta di sopraimpronte, ossia di una «copia»

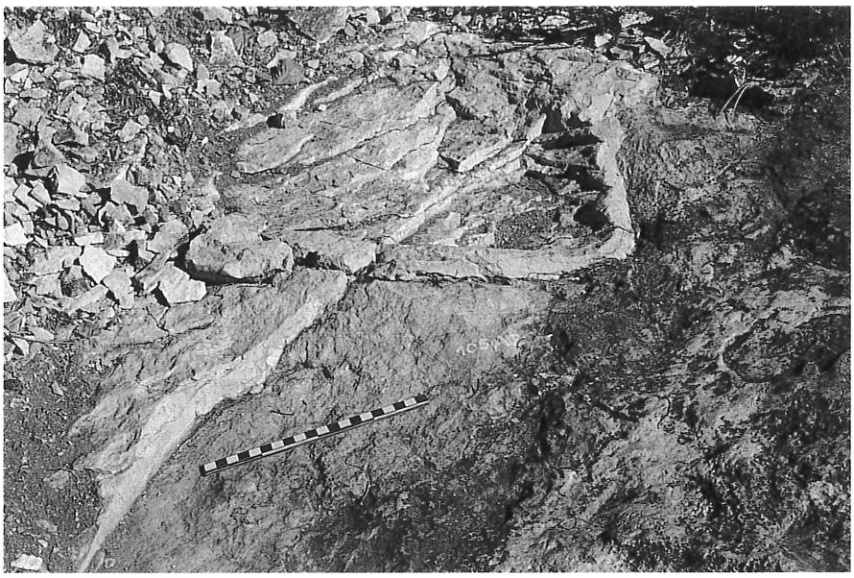


Fig. 15 - La 24ª orma della pista ROLM 64, attribuita a un ornitopode primitivo, è stata ricoperta dopo l'impressione dell'orma da uno strato più recente, su cui rimane pure modellata, in forma di sopra-impronta. Si noti che quest'ultimo strato è più spesso dentro l'orma e più sottile sul bordo d'espulsione, in modo che si raddolciscono i rilievi e l'orma risulta meno evidente.

dell'orma o della pista intera ripresa da un sottile strato contiguo superiore, deposto dopo il passaggio dell'animale (fig. 15), come succede a volte nei Lavini di Marco. Qui però, molte volte, per esempio in alcune piste del colatoio Chemini, le orme sono composite, cioè la loro superficie come si osserva adesso è composta da superfici non contemporanee: nelle piste ROLM 2 e 9, per esempio, il fondo è costituito dalla vera impronta, come si può vedere per la brecciola di intraclasti piatti, che appartengono alla superficie di uno strato a *mud cracks* arricciati (*chips*) calpestata dall'animale e compattati nel fango sotto il piede dello stesso; le pareti sono superfici di taglio attraverso gli strati, che sono stati sfondati dal peso dell'autore della pista e lievemente piegati all'indentro, fino ad arrivare in prossimità di uno strato più consistente, probabilmente già diagenizzato precocemente; la superficie poi del bordo di espulsione con il piano circostante corrisponde con ogni probabilità a una superficie compatta, interna al livello, situata circa 10 cm sotto alla reale interfaccia aria/sedimento al momento del passaggio dell'animale, cioè una superficie di sottoimpronta, mentre la superficie di interfaccia è stata da tempo distrutta dall'erosione, dato che si tratta-

va di materiale scaglioso, piuttosto incoerente, prodotto dalla diagenesi di fango saturo.

Per provare che si tratta di una vera orma, bisogna dimostrare una delle seguenti situazioni:

1 - Vi è l'impressione della pelle, squame, placche ossee, setole, peli, piume o altre strutture dermiche, caso non impossibile ma piuttosto raro. È chiaro che l'assenza di questi elementi non indica necessariamente che si tratta di *undertracks*, ma non permette di provare la presenza di orme *sensu stricto*. Infatti, anche quando si tratta di una vera orma, le strutture dermiche possono essere state cancellate dal movimento del piede o dall'eccessiva saturazione d'acqua del terreno, o dal materiale grossolano del substrato, o dall'erosione della lamina superficiale; o ancora il piede dell'animale, sporco e incrostato di fango, non veniva in contatto diretto col terreno e perciò non lasciava impressi i dettagli.

2 - Vi sono chiare strutture di collasso del substrato dentro dell'orma, come è il caso di alcune delle orme dei Lavini di Marco .

3 - Vi è rapporto dimostrabile tra le orme e i craterini delle gocce di pioggia «fossile» (*rain drops*), fenomeno che non esiste (finora almeno) ai Lavini di Marco. Per esempio, il piede dell'animale schiacciò i crateri delle gocce di pioggia oppure piovve uniformemente sulle orme e sul terreno intorno dopo del passaggio dell'animale.

4 - Probabilmente nel caso in cui le fessurazioni poligonali di essiccazione (mud cracks) sono stati controllati dalle orme, come accade di frequente in ambienti aridi (fig. 16) e come accade a volte anche nel caso dei Lavini di Marco. In questo caso la lamina che osserviamo è per lo meno prossima alla superficie originale.

5 - Vi sono «mezzelune» (*sand-crescents*) di sabbia smottata nel senso dell'immersione dei *foresets* (strati successivi di sabbia, paralleli alla superficie del declivio) della duna. Ciò avviene nel caso di orme impresse su dune desertiche (fig. 17) o litoranee. In questo caso evidentemente le mezzelune che si formano , soltanto in superficie, per gravità, a causa del peso e della spinta dati dal piede dell'animale in movimento, non possono formarsi nel sottosuolo.

6 - Se le orme sono incise chiaramente e sono molto ricche di dettagli (fig. 18), per lo meno siamo sicuri che siamo molto vicini alla superficie originale.

7 - Esiste anche il caso di orme conservate come iporilievi convessi alla base di grossi strati compatti di arenarie, prodotti dal riempimento di canali scavati in sedimenti fangosi, come nel caso delle orme di alcune formazioni rocciose delle Asturie (Spagna; fig. 19; cfr VALENZUELA, GARCIA-RAMOS & SUÁREZ, 1986).

È una sfida importante e urgente per gli icnologi e i sedimentologi studiare questo fenomeno sia in laboratorio che in campagna e chiarire meglio i casi di vere e proprie orme.

Il fenomeno delle sottoimpronte spiega una quantità di fatti:

1 - Si chiarisce la conservazione delle orme in tutti gli ambienti: per esempio, in alcune delle orme dei Lavini di Marco, in ambiente di piattaforma carbonatica, come negli altri ambienti di spiaggia, il mare in occasione di qualche mareggiata poté cancellare in superficie le orme, ma queste rimasero eventualmente marcate nelle lamine profonde, fuori dell'azione delle onde, salvo il caso non raro di diagenizzazione precoce degli strati immediatamente sottostanti. Analogamente, sulle superfici dei *foresets* di una duna, il vento poté cancellare dalla superficie le orme lasciate sulla sabbia asciutta, ma queste rimasero ugualmente registrate a livello di lamine già coperte. Lo stesso vale per altri ambienti non semiaridi.

2 - Oltre alle due dimensioni di superficie (x,y), un paleoicnologo deve tener conto della terza dimensione (z), la profondità, che in realtà per noi corrisponde alla dimensione tempo. Un animale, lasciando impressa la sua orma sulla superficie di uno strato, marca anche varie sottoimpronte sulle lamine e sottili strati sottostanti, fino a, diciamo, 5, 10 o 20 centimetri di profondità; anche mezzo metro o più se è un grande dinosauro, a volte, come succede nelle più grandi orme di Rovereto, addirittura tranciando gli strati immediatamente inferiori e arrivando a quelli più bassi. Con ciò l'animale marca la sua sottoimpronta in strati che eventualmente potevano già avere alcuni o molti anni; quindi queste sottoimpronte si possono rinvenire oggi associate sulla stessa superficie di strato con vere e proprie orme di altri dinosauri che erano passati di là in precedenza, che probabilmente erano già morti. Un caso particolarmente evidente è quello di orme impresse, come spesso succede a Rovereto, su feltro algale (strutture stromatolitiche), in cui pochi centimetri possono rappresentare centinaia d'anni. Ne segue che le impronte e le sottoimpronte si trovano sì sulla stessa superficie di strato, ma non sono necessariamente contemporanee. Ne segue ancora che ciò che noi paleoicnologi chiamiamo icnopopolazione o icnoassociazione può spesso essere tale solo in senso lato, non in senso stretto. Alcuni (o molti) anni sono pochi nella scala geologica del tempo, ma è un intervallo importante se si vuole interpretare l'interrelazione fra dinosauri (ecologia e sociologia) (cfr LOCKLEY, 1994).

3 - I dinosauri quadrupedi distribuivano il peso, come tutti i quadrupedi, fra le mani e i piedi, secondo due fattori: a) il peso relativo del treno anteriore (compreso il collo e la testa) e del treno posteriore (com-

Fig. 16 - I *mud cracks* di questa superficie di strato nella formazione Sousa, nella località Ilha a Sousa (Paraíba, Brasile) sono controllati dalle orme di questa bella pista di un iguanodontide *Sousaichnium pricei* Leonardi, 1979. Essi si devono dunque essere formati subito dopo il passaggio dell'animale, sul fango ancora plastico, prima della deposizione dello strato successivo. Si tratta dunque con ogni probabilità di vere impronte, non di subimpronte.

Fig. 17 - Su questa lastrina di arenaria eolica del Giurassico inferiore, più o meno contemporanea dei Calcari Grigi di Rovereto e raccolta dal selciato di un marciapiedi della città di Araraquara (São Paulo, Brasile), si può riconoscere la direzione dell'immersione originaria dello strato, che corrisponde all'asse di simmetria delle «mezzelune» (*sand crescents*) di sabbia diagenizzata che si notano dietro ogni orma dei piedi della pista di un tritilodonte (rettile terapside). Anche in questo caso, le mezzelune permettono di affermare che qui si tratta di vere impronte, non di sottoimpronte, dato che la gravità ha potuto agire sulla sabbia smossa dal piede dell'animale trascinandola lungo il declivio del *foreset* della duna soltanto sulla superficie, non in una lamina o in uno strato più profondi. Si notino, davanti alle orme dei piedi, quelle quasi puntiformi delle mani.

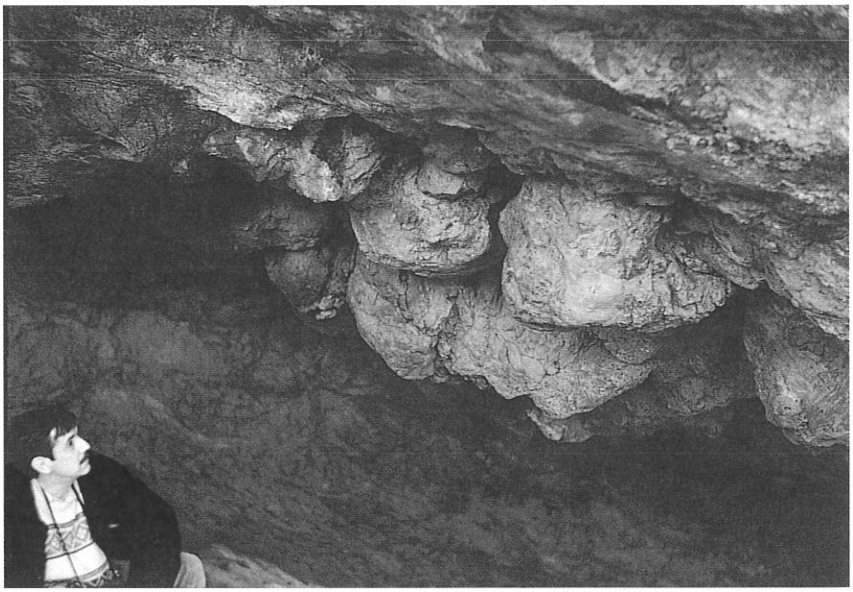
presa la coda) e b) l'area della superficie relativa della mano e del piede (palma e pianta). Per esempio, un sauropode dal collo lungo, grosso e pesante come per esempio il sauropode *Mamenchisaurus* e con mani piuttosto piccole rispetto ai piedi, darebbe orme molto profonde per le mani e meno profonde per i piedi (cfr DEMATHIEU, in LEONARDI ed. 1987). Come risultato, le mani produrrebbero sottoimpronte in strati più profondi, nei quali non arriverebbe la deformazione prodotta dai piedi della stesso individuo. È questa probabilmente, anche se non tutti sono d'accordo, l'origine delle piste «bimani» di sauropodi del Cretaceo inferiore di Bandera County nel Texas (BIRD, 1985) o del Marocco (YSHIGAKI, 1989) che erano state interpretate come piste di seminuoto (l'animale avrebbe fluttuato in acque relativamente basse con la parte posteriore, a peso specifico relativamente minore, ma si appoggiava al fondo con le due zampe anteriori) e furono recentemente reinterpretate come piste incomplete, conservate soltanto come sottoimpronte (LOCKLEY, 1994).

Il contrario evidentemente succede con dinosauri più pesanti nel treno posteriore, col collo corto e le zampe anteriori piccole, come è il caso dell'orma *Agialopus,* attribuita a teropodi primitivi quadrupedi. Può eventualmente dipendere da questo genere di fenomeno la relativa rarità di piste quadrupedi e semibipedi ai Lavini di Marco.

4 - Ci sono statisticamente poche orme di dinosauri di piccole dimensioni, soprattutto dal Giurassico medio in su. C'è chi interpreta questo fenomeno come la prova di una reale rarità dei dinosauri giovani -io stesso l'ho fatto (LEONARDI, 1980). È possibile che sia così e in alcuni casi c'è motivo per pensarlo. Ma non c'è dubbio che c'è una bias tafonomica in favore delle orme grandi, perchè i dinosauri grandi imprimevano le loro impronte non soltanto in superficie ma anche, come sottoimpronte, nei livelli sotterranei, cosicché ogni individuo con un singolo passo imprimeva varie «orme» sovrapposte, aumentando così la probabilità statistica della loro conservazione e quindi della loro scoperta; mentre i piccoli dinosauri, più leggeri, lasciavano impresse le loro

Fig. 19 - Al tetto di questa grotta scavata dai marosi del Golfo della Guascogna, sulla spiaggia di Lastres nelle Asturie, Spagna, il bancone di arenaria bianca del Kimmeridgiano (Giurassico inferiore) rappresenta il riempimento di sabbia di un canale scavato nel fango, materiale diagenizzato in lutiti e ora asportato dal mare. L'arenaria ha ripreso il calco naturale delle impronte di grandi sauropodi brachiosauridi, qui viste in rilievo di profilo, e osservate dal prof. César Suárez de Centi, di Oviedo, uno degli scopritori. In questo caso si tratta dunque di controimpronte delle orme originali. ▷

Fig. 18 - Quando le orme fossili presentano molti dettagli morfologici, si può affermare che si tratta di vera impronta, non di *undertrack*. Qui, il prof. J. J. Moratalla di Madrid osserva una perfetta pista di un grande carnosauro dal giacimento di Cornago, Los Cayos A, provincia di La Rioja, Spagna. Gruppo Enciso, Cretacico inferiore.



orme solo in superficie, dove la probabilità di conservazione era più limitata. Senza contare l'altra bias costituita dal fatto che l'icnologo o altra persona che cercano orme trovano più facilmente le orme grandi, che sono più visibili.

Nei Lavini di Marco esiste un caso straordinariamente didattico, quello della bellissima pista ROLM 64, attribuita a un grande iguanodontide bipede (il cui peso si può calcolare in circa 2 tonnellate), e delle due piste associate ROLM 55 e ROLM 121. La prima pista attraversa in modo visibilissimo il terreno, nella parte scavata, per una dozzina di metri, con orme profonde, circondate dai caratteristici grandi bordi di espulsione, larghi anche decine di centimetri. Le altre due piste appaiono soltanto con orme isolate, impresse esclusivamente sui bordi di espulsione della pista ROLM 64: è molto probabile che i piccoli dinosauri autori delle orme ROLM 55 e 121 a causa del loro piccolo peso non riuscissero a imprimere le orme nella crosta superficiale già indurita del terreno sulla superficie di campagna, e lasciassero impronte solo quando camminavano sopra i bordi di espulsione della pista del dinosauro ben più grande ROLM 64, che col suo peso aveva sfondato facilmente la crosta superficiale e portava in superficie una quantità di fango ancora plastico. Viene da chiedersi: quanti altri dinosauri piccoli attraversarono la stessa superficie senza lasciare alcuna pista visibile?

È possibile che la stessa bias di cui sopra sia responsabile della straordinaria scarsezza (in genere totale assenza, come succede anche a Rovereto) delle piccolissime orme dei mammiferi primitivi e, in genere, ma più tardi, anche di quelle degli uccelli.

5 - A causa della diversa prevalenza funzionale di alcune parti del piede su altre, per esempio prevalenza delle dita sulla palma o la pianta, o di alcune dita sulle altre, per esempio delle dita centrali sulle dita estreme, una sottoimpronta è frequentemente incompleta perchè vi si registrano solo le parti di maggiore predominanza funzionale, e quanto più la sottoimpronta è profonda, tanto meno numerosi sono i dettagli rappresentati: per esempio è tanto minore il numero delle dita. Per questo la sottoimpronta è molto frequentemente diversa dall'impronta vera e propria e tanto più dal piede di cui è lo stampo. È questo per esempio il caso del *Tridactylichnium leonardii* Conti et alii, 1977 che con amici abbiamo studiato e dedicato a mio padre Piero Leonardi, e che nella nostra interpretazione giovanile sarebbe stato la più antica orma tridattila, di un tecodonte bipede, già nel Permiano superiore alto. Oggi pensiamo che si tratti soltanto della sottoimpronta di una pista quadrupede *Rhynchosauroides*, con orme pentadattile ma con prevalenza funzionale nelle tre dita centrali (II,III,IV): una normalissima pi-

sta rincosauroide molto comune nel Permiano superiore del Trentino e Alto Adige che, nelle sottoimpronte, ha perso varie orme più deboli (meno marcate) e, nelle orme presenti, ha perso l'impressione delle due dita estreme (I e V).

Per causa di questo comunissimo fenomeno, c'è la possibilità di capire male le orme e di moltiplicare i taxa senza senso e senza utilità. Nelle sottoimpronte si deve tenere presente che le orme diventano più grandi dell'originale e che spesso mancano dalla pista le impronte più deboli.

6 - È evidente che le misure prese sulle sottoimpronte hanno un valore molto relativo, soprattutto per quanto riguarda la larghezza delle dita: quanto più è di livello profondo la sottoimpronta, più lontano dal vero sarà il valore delle misure in rapporto ai valori reali dell'orma originale.

ORME E AMBIENTI

Uno dei maggiori contributi che l'attuale paleoicnologia, anche quella dei dinosauri, può dare alle scienze della terra è che le orme fossili sono una testimonianza di paleoambienti, fornendo dati di dettaglio che altre scienze difficilmente possono offrire.

Si prenda come esempio quello di cui trattiamo, dei Lavini di Marco, associato agli ormai non tanto rari casi di orme fossili di dinosauri e di altri rettili del Trias medio e superiore e del Giurassico inferiore dell'Italia centrale e settentrionale, soprattutto del Cadore e delle Dolomiti, ma anche di aree adiacenti (Engadina e Istria).

Le formazioni con le impronte fossili di cui parliamo sono state finora attribuite a ambienti di piattaforma carbonatica (fig. 8), molto simili a quelli attuali delle coste del Golfo Persico, e i geologi postulano la Piattaforma di Trento, isolata, un po' più tardi, a est e a ovest da bacini marini profondi (lombardo e bellunese), allungata da sud a nord, per circa 200 km, o almeno da Verona a Bolzano, come continuazione del cosiddetto Promontorio africano o della Placca Apula, in comunicazione con l'Africa, e non postulano un vero continente nel Trentino, ma solo estensioni di piattaforme isolate. Attualmente, il ritrovamento di numerose piste di dinosauri in vari livelli del Norico e del Lias, con concentrazioni popolazionali alte, rimette in discussione tutto il problema del paleoambiente: piattaforma carbonatica senza dubbio, ma non si può ammettere che grandi associazioni di dinosauri, numericamente consistenti (e di grandi dimensioni nel Liassico) potessero vivere

esclusivamente sulla pianura di marea. Dove sarebbero andati durante l'alta marea? Chiaro, forse in piccole isole, ma dove avrebbero trovato la loro alimentazione vegetale i grossi erbivori, animali di fino a due o tre tonnellate di peso? Bisogna rivedere tutta la questione, come di fatto si sta facendo, e postulare la presenza di una massa continentale, sia pur modesta o almeno una grande isola, della quale la Piattaforma di Trento era non un promontorio, ma una frangia marginale.

La presenza di piste di tetrapodi e particolarmente di dinosauri, animali tipicamente continentali, fornisce dati su:

a) paleoambiente in generale. Oltre al caso citato sopra, si può citare la scoperta dell'affinità dei terapsidi e dei mammiferi primitivi con gli ambienti aridi (LEONARDI, 1994); dei sauropodi con gli ambienti umidi e specialmente costieri; degli ornitopodi con le latitudini alte e dei sauropodi con le basse, almeno in America del Sud (LEONARDI, 1989).

b) posizione e direzione della linea di costa (Leonardi 1984, per il caso esemplare di Toro-Toro in Bolivia). LOCKLEY (1994, fig.10.4) descrive molto bene i differenti tipi di località con orme che indicano la posizione e l'andamento delle rive del mare, dei laghi e fiumi.

Anche nel caso di Rovereto, i dati sulle direzioni prevalenti dei dinosauri fanno pensare che gli elementi del paesaggio della Piattaforma di Trento fossero in genere allineati in direzione N-S o NNE-SSW, secondo i livelli, in probabile parallelismo con le coste presunte di corpi d'acqua; lagune e zone paludose orientate in questa direzione probabilmente costringevano i dinosauri a camminare lungo «corridoi» forzati costituiti da cordoni transitabili così orientati.

c) profondità (al dettaglio) degli antichi specchi d'acqua, nel caso di orme di seminuoto.

d) immersione originale dei *foresets* delle dune fossili, anche in regioni tettonicamente perturbate o addirittura quando si disponga soltanto di lastre isolate (per esempio in lastre da selciato, come succede nei marciapiedi di molte città dell'America del Sud, fig. 17). In questo caso le mezzelune di sabbia diagenizzata che accompagnano ogni orma indicano con la loro convessità posteriore appunto la direzione e il verso dell'immersione (LEONARDI, 1979).

e) direzione della corrente, in orme di seminuoto, analogamente al caso più conosciuto delle trilobiti.

f) presenza di minerali (borati, per esempio; cfr ALONSO, 1987) e di idrocarburi, in questo ultimo caso soprattutto come conseguenza degli studi sulla linea di costa.

g) in campo tettonico, notizie sulla superficie superiore o inferiore degli strati, nel caso di situazioni strutturali complesse.

COMPORTAMENTO

Probabilmente il massimo contributo dell'icnologia dei tetrapodi è costituito dai dati che essa fornisce nei riguardi del portamento, della biomeccanica, del comportamento individuale e sociale (etologia e sociologia dei tetrapodi) e della fisiologia degli autori della pista.

Gli scheletri rappresentano animali morti; le piste testimoniano l'attività di animali che al tempo di quell'attività erano vivi. Le associazioni di scheletri o di ossa isolate sono tanatocenosi; le icnoassociazioni, pur con le limitazioni spiegate sopra, parlando di sottoimpronte, rappresentano in certo senso quasi delle biocenosi. L'icnologia non è dunque solo una scienza che completa i dati offerti dalle testimonianze ossee, ma una scienza alternativa che fornisce sugli animali fossili numerosi dati che non possono essere forniti in altri campi:

a) *Posizione del corpo.* Le idee sul portamento dei dinosauri, per esempio, sono state completamente rivoluzionate dagli studi icnologici, anche se in molti casi un esame meno preconcetto degli scheletri avrebbe dato pure dei buoni risultati; come per esempio nel caso della posizione evidentemente quadrupede degli iguanodonti di Bernissart (Belgio), posizione in cui furono trovati e in parte conservati in museo, ma montati come bipedi nel museo di Bruxelles, con evidente forzatura degli scheletri, ottenuta addirittura rompendo in sezioni la coda degli scheletri per dar loro la forma curva preconcetta, invece che la forma rettilinea ritrovata in natura.

La classica posizione a canguro, con tre punti di appoggio, dei dinosauri bipedi si è trasformata nell'iconografia in una posizione più dinamica, con il corpo quasi parallelo al suolo e solo due punti di appoggio; la coda, nei bipedi come anche nei quadrupedi, è ora sempre sollevata, agile e nervosa, anche se in alcuni casi, nell'animale vivo, pesava molte tonnellate; ci insegna questo dettaglio della loro postura il fatto che è rarissimo, praticamente assente, il caso di impronte di coda di dinosauri (fig. 20).

b) *Biomeccanica.* Molto si può dire in questo campo a partire dalle orme. Per esempio si è messo in evidenza che i dinosauri camminavano con le gambe molto strette, sotto il corpo, a differenza della maggior parte dei rettili, con un'andatura efficiente, elegante e avanzata, producendo così piste molto strette, anche nei quadrupedi. Sulla base di questi dati, nelle ricostruzioni artistiche o nel montaggio degli scheletri si è smessa la posizione che WADE, (1989) chiama opportunamente la «sindrome del cosacco» (1989).

c) *Comportamento individuale.*

Andature. Molto si è scritto sulle andature dei dinosauri (Per esempio: LEONARDI, LIMA & LIMA, 1987). Una buona sintesi si trova nel manuale di THULBORN (1990). I dinosauri bipedi, che ai Lavini di Marco sono di gran lunga i più frequenti tra gli autori delle piste, generalmente marciavano al passo piuttosto lento, da passeggio, con un angolo del passo molto alto nei teropodi e meno alto o medio negli ornitopodi, che erano più grandi e più pesanti. In caso di piste rapide, non si può parlare propriamente di galoppo per i bipedi, anche se con qualche frequenza si trovano piste irregolari, con alternanza di un passo lungo e un passo corto (si intende qui parlare di passi obliqui, cioè la distanza da un piede al suo controlaterale, per esempio dal destro al sinistro), che, più che a animali zoppi, possono essere attribuite a animali che andavano rapidi, ma con le gambe in certo modo bloccate insieme, in una specie di trotto; e sebbene alcuni ricercatori parlino di galoppo bipede quando l'animale realizzava tempi con il corpo completamente in aria, senza contatto con il suolo, come si può dimostrare quando la lunghezza del passo doppio è superiore alla somma delle lunghezze apparenti delle due gambe.

Nelle andature dei bipedi, la coda aveva senza dubbio un luogo importante: si muoveva un po' serpentina da destra a sinistra per bilanciare il cambio di piede e dall'alto al basso per bilanciare il movimento in senso verticale del corpo.

Non ci sono testimonianze sicure di dinosauri saltatori a pié pari (*ricochet*). Il caso di *Saltosauropus latus* del Giurassico superiore della Francia, interpretato come la pista di un dinosauro che eseguisse un'andatura di ricochet, si è risolto reinterpretandola come pista di una tartaruga marina in seminuoto. Altri casi di dinosauri saltatori sono altrettanto incerti.

Un'andatura speciale, finora testimoniata con sicurezza solo nei bipedi, sia erbivori che carnivori, è il nuoto in acque basse, marcata nei sedimenti con le cosiddette orme di seminuoto (*half-swimming*) (COOMBS, 1980; GODOY & LEONARDI, 1985); I dinosauri quadrupedi (rappresentati nelle piste di Rovereto per ora da una quindicina di sauropodi) camminavano anch'essi generalmente al passo e sembra molto dubbio che per loro si abbiano fondati motivi per parlare, come si fa da qualcuno, di trotto e galoppo; sia perchè i grandi mammiferi in genere (con una sola eccezione accertata) non galoppano, sia perché non si conoscono piste di trotto o galoppo di dinosauri quadrupedi. La pista è più larga di quella dei bipedi e l'angolo del passo più basso. Poiché però anche gli erbivori quadrupedi hanno una pista più stretta

di quanto ci si aspetterebbe, anche in questo caso si può ipotizzare un'andatura relativamente molto avanzata ed efficiente.

Un caso più comune di quanto si possa pensare è rappresentato dai dinosauri semibipedi (per esempio, fig. 21), nei quali si trova una situazione intermedia tra i due tipi fondamentali di andatura: l'animale appoggia il peso completamente o quasi sulla gambe posteriori ma mette sul terreno qua e là anche le mani, più che altro a scopo esploratorio o a volte, su substrati scivolosi, per aumentare l'equilibrio nella progressione. Molti ornitopodi hanno questo tipo di andatura (ma molto raramente e in modo incompleto ai Lavini di Marco) che si riconosce a volte perchè, oltre alle orme costanti dei piedi ci sono qua e là alcune orme delle mani; a volte perchè le orme delle mani sono presenti in modo costante: per esempio un'orma anteriore ogni due o ogni tre orme dei piedi. Le mani dei veri quadrupedi sono relativamente grandi, fornendo un vero e proprio appoggio alla porzione anteriore del corpo; mentre nei semibipedi e/o nei quadrupedi opzionali le mani sono molto piccole, a volte appoggiate solo con le punte delle dita, come accade frequentemente negli iguanodontidi e negli adrosauri, e irregolarmente utilizzate, il che implica una funzione più esploratoria che di vero appoggio.

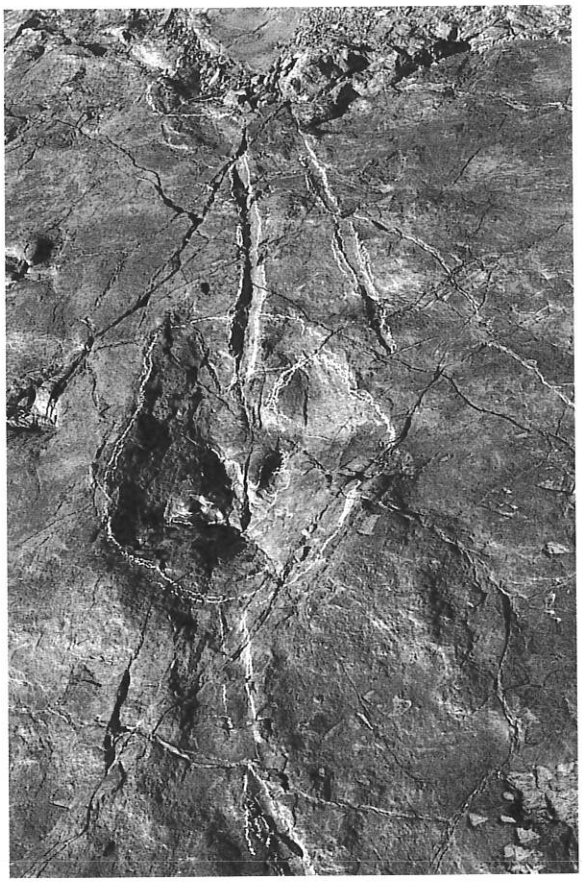
Un elemento interessante in questo campo sono i cambi di andatura, testimoniati dalle piste. Queste infatti possono indicare accelerazione o decelerazione, il che si evidenzia soprattutto se i dati relativi al passo doppio o all'angolo del passo sono sistemati in un diagramma di sequenza che visualizza questo fenomeno presentando una retta o una curva che rispettivamente sale o scende; i diagrammi di sequenza mostrano anche che più frequentemente i dinosauri tenevano una «velocità di crociera» (in genere piuttosto bassa), che era probabilmente la loro velocità ottimale, dal punto di vista del rapporto tra consumo di energia e obiettivo da raggiungersi. Ci sono pochi casi conosciuti di cambio tra passo e corsa; forse un caso -contestato - di passo e sosta e di nuovo passo (*Anomoepus*; BIRD, 1985); casi di svolte invece esistono anche se non sono molto comuni, perché normalmente i dinosauri, come tutti gli animali, non andavano a spasso ma camminavano in una direzione determinata per qualche loro motivo preciso.

Velocità. Lo studio delle velocità dei dinosauri è sempre più frequente. Contrariamente a ciò che si pensa, questi rettili raramente (dal punto di vista statistico delle piste) superavano i 4-5 km/h; casi di velocità elevata, fino verso i 40 km/h sono rarissimi. C'è nel bacino di Sousa, nello stato della Paraíba, Brasile, il caso raro e interessante di una piccola popolazione di teropodi delle stesse dimensioni (5 individui) che

hanno lasciato le loro piste su uno stesso livello, come vere piste originali, non sottoimpronte; tra loro, tre individui andavano al passo, con passo doppio della lunghezza di circa 2 metri, e due individui che correvano a tutta velocità, con un passo doppio di 5 metri (LEONARDI, LIMA & LIMA, 1987; fig. 21). Il tema del calcolo delle velocità a partire dalle piste fossili è piuttosto complesso e non può essere discusso qui in dettaglio. Una sintesi completa e molto aggiornata, con utilissime tabelle, è quella di THULBORN (1990). I risultati dello studio delle velocità dei dinosauri sulla base delle piste fossili porta a importanti affermazioni nel campo della fisiologia: affermazioni che a mio parere contraddicono frontalmente ipotesi che attualmente sono in voga. Si è infatti affermato che i dinosauri erano omeotermi perché le loro andature e velocità erano simili a quelle dei mammiferi. La paleoicnologia invece suggerisce fortemente il contrario, ossia che i dinosauri (almeno in maggioranza) erano eterotermi e che non disponevano di energia sufficiente per sviluppare alte velocità di crociera. È probabile che, come i coccodrilli, i caimani e molte lucertole attuali, essi potessero sviluppare brevi tratti a velocità molto elevata in caso di necessità; ma la norma era senza dubbio alcuno il passo.

Nel caso dei Lavini di Marco, uno studio accurato delle piste complete, che sono una trentina, dimostra che i dinosauri in questa località, soprattutto i quadrupedi, mantenevano in maggioranza velocità molto basse, di 2 o 3 km/ora. Solo alcuni predatori, probabilmente ceratosauridi, raggiungevano velocità più elevate, però quasi sempre con andatura di passo, di 6-8 km/h. In un solo caso si ha una pista di corsa, con 12 km/h, per un piccolo ceratosauride.

Direzioni. In genere, come si diceva, i dinosauri non andavano a passeggio. Muovendosi, avevano obiettivi di sopravvivenza: ricerca di alimento, difesa, cambio di territorio (la vera migrazione è dubbia nei rettili), fuga. Per questo è interessante studiare, come si sta facendo anche ai Lavini di Marco, le loro direzioni di marcia, con la bussola in campagna e poi con la rappresentazione grafica in diagrammi circolari (a torta) (per es., GODOY & LEONARDI, 1985). In molti casi si evidenziano così corridoi preferenziali, che sono a volte vere «autostrade dei dinosauri», a mano unica (come nel caso dei 60 teropodi di Toro-Toro in Bolivia, LEONARDI, 1984) o a mano doppia, come nel caso dei dinosauri trentini, che si dirigevano in prevalenza in parte verso nord e in parte verso sud, lungo un corridoio controllato dal paesaggio. In questo caso infatti, i dati sulle direzioni prevalenti dei dinosauri fanno pensare che gli elementi del paesaggio della Piattaforma di Trento fossero in genere allineati in direzione N-S o NNE-SSW, secondo i livelli, in probabile



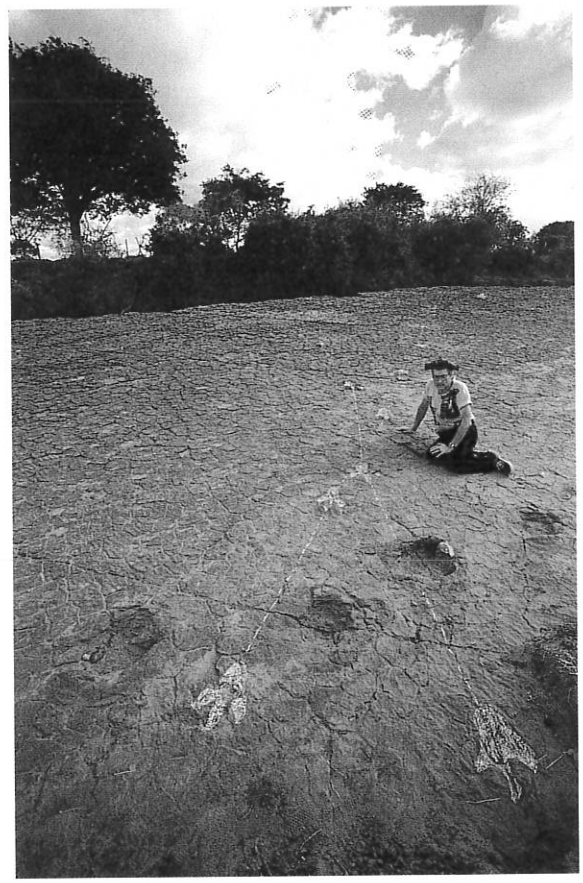


Fig. 20 - Un raro caso di impronta della coda di un dinosauro, in una pista di sei orme probabilmente attribuibile a un grosso erbivoro bipede, scoperta da J. J. Moratalla di Madrid. Dentro l'orma si nota quella più piccola di un grande carnosauro. Cornago, Los Cayos B, provincia di La Rioja, Spagna; Gruppo Enciso, Cretacico inferiore.

Fig. 21 - Una grande pista semibipede di iguanodontide, la stessa di Fig. 16, lunga 50 m, è attraversata da due piste (segnate col gesso) impresse ad alta velocità (circa 20 km/h) da due teropodi di medie dimensioni. Altri individui della stessa popolazione, sul medesimo pavimento, andavano al passo. Le orme sono parzialmente collassate. Formazione Sousa, Cretacico inferiore, Sousa, Paraíba, Brasile.

parallelismo con le coste presunte di corpi d'acqua; lagune e zone paludose orientate in questa direzione probabilmente costringevano i dinosauri a camminare lungo «corridoi» forzati costituiti da cordoni transitabili così orientati. In altri casi si notano tendenze trimodali o tetramodali (tridirezionali, tetradirezionali).

Senza alcun dubbio bisogna distinguere fra piste associate gregariamente, cioè prodotte da gruppi organizzati di animali, e piste associate sulla stessa superficie di strato ma in realtà indipendenti, cioè prodotte in momenti diversi anche se nella stessa o analoga direzione. In ogni caso, quando le piste seguono direzioni preferenziali, bisogna postulare un motivo di questo fenomeno. Si è scoperto che i dinosauri erano fortemente influenzati, nella direzione di marcia, come è ovvio, dal paesaggio, cioè dai rilievi, dai fiumi e laghi, dalla costa marina, dalla vegetazione boschiva, fino al punto che le direzioni preferenziali degli animali fossili possono essere un'utile evidenza della direzione di spiaggia e di altre caratteristiche del paesaggio (LEONARDI, 1989; LOCKLEY, 1994). Lo stesso fu dimostrato per i grandi mammiferi attuali (LAPORTE & BEHRENSMEYER, 1980). Le direzioni possono essere poi comparate con i dati direzionali offerti da elementi sedimentologici come i *ripple marks*, completando così il panorama.

In alcuni casi si sono potute dimostrare sulla base delle piste dei dinosauri le direzioni regionali dei laghi, fiumi e altri specchi d'acqua e quindi anche del paleo-stile tettonico della regione: le grandi faglie regionali controllano i corpi d'acqua e in genere il paesaggio e questi controllano a loro volta gli animali nei loro spostamenti. In questo senso si può affermare che lo studio delle orme porta a un processo logico inverso (GODOY & LEONARDI, 1985; LEONARDI, 1989).

A volte la preferenzialità delle direzioni risulta costante nel tempo, attraverso la serie dei livelli icnofossiliferi, indicando la costanza del paesaggio, della paleogeografia e del comportamento animale attraverso il tempo; oppure soffre di discontinuità indicando probabilmente una evoluzione del paesaggio e della paleogeografia.

In un caso almeno il senso unidirezionale di un grande numero di piste associate si interpreta correttamente come influenzato dalla presenza di un altro animale: è il caso della cava Lark nel Queensland. L'arrivo di un grande dinosauro carnivoro probabilmente provocò la fuga collettiva di una grande associazione di piccoli bipedi di almeno due popolazioni distinte (THULBORN & WADE, 1984).

d) *Comportamento sociale (sociologia).*

Fino a pochi anni fa, i dinosauri nelle ricostruzioni ideali erano sempre rappresentati soli, isolati. In alcuni casi - quasi sempre in Europa, e

anche ai Lavini di Marco - le piste confermano questa immagine. Ma in altri casi le piste sono associate in un modo che evidentemente postula l'esistenza frequente di mandrie e greggi di erbivori e di branchi di carnivori, ossia in genere di gruppi organizzati di animali gregari. Per primo BIRD (1941) segnalò l'associazione, sulla superficie dello stesso livello, di dodici piste parallele di sauropodi di varie dimensioni ma della stessa forma; più tardi lo stesso pubblicò le piste parallele di una mandria di 23 sauropodi (Davenport Ranch, Texas, USA; 1944). L'attenzione sul gregarismo dei dinosauri e in particolare dei dinosauri bipedi e carnivori fu però chiamata più chiaramente in un lavoro di OSTROM (1972), nel quale segnalava non solo piste parallele nel Connecticut (USA), ma anche in altre località. A partire da allora apparvero molte icnoassociazioni di questo tipo e il gregarismo di molti gruppi di dinosauri è ormai fuori discussione. Per lo meno in America del Sud, l'unico continente in cui il fenomeno è stato studiato a scala appunto continentale, l'ordine di gregarismo decrescente è quello che segue: sauropodi, ornitischi quadrupedi, teropodi, ornitopodi (LEONARDI, 1989).

Ecco alcuni casi: a Toro-Toro, in Bolivia, uno strato del Maastrichtiano finale (Cretaceo terminale) di ambiente costiero presenta circa 60 piste parallele, quasi tutte di teropodi, tutte dirette verso nord. La distribuzione regolare quasi a distanze fisse, come pure l'omogeneità delle dimensioni, fanno pensare a una grande popolazione dinosauriana -una delle ultime - in trasferimento lungo la spiaggia marina. La stessa superficie rocciosa, con altra direzione quasi ortogonale, presenta due grandi piste di ornitischi quadrupedi, forse ceratopsidi, che uscivano dal mare sulla spiaggia, imprimendo orme sempre meno profonde (fig. 22), mano a mano che il sedimento diventava più asciutto e compatto. Nella stessa vallata un altro strato mostra su un fronte di 200 metri otto piste parallele di sauropodi, di cui sei di adulti e due di giovani individui, anch'essi diretti all'incirca verso nord, e associate a loro 32 piste di grossi carnosauri (fig. 23) che passarono nella stessa direzione dopo i sauropodi (le loro orme infatti a volte sono impresse sopra le grandi orme dei giganti erbivori e sui loro bordi di espulsione), forse inseguendoli a breve distanza, dato che lo stato di plasticità del fango nelle due serie di piste era praticamente lo stesso (LEONARDI, 1984).

A Sousa (Cretaceo inferiore, Paraíba, Brasile) si sono trovate finora le piste di tre mandrie di sauropodi (7, 8 e 15 individui rispettivamente; LEONARDI, 1994), oltre a qualche orma isolata, sempre associate a orme di carnosauri. E gli esempi si potrebbero moltiplicare. I più famosi sono forse le piste di sauropodi del fiume Purgatory (Giurassico del Colorado,

USA), le piste di ornitopodi del fiume Peace (Cretaceo del Canada; CURRIE, 1989) e le piste pure di ornitopodi del Cretaceo della Corea; la straordinaria fauna della già citata cava Lark (Cretaceo dell'Australia); e per finire alcune associazioni di piste di sauropodi delle Asturie (Kimmeridgiano, Giurassico superiore; Spagna).

Senza dubbio, non sempre piste parallele associate testimoniano il passaggio di una mandria o altro gruppo organizzato di dinosauri. Può trattarsi semplicemente di un corridoio preferenziale, come ne esistono anche per gli animali selvatici attuali, attraverso il quale passarono in tempi diversi individui isolati che per qualche motivo viaggiavano nella stessa direzione. Ecco alcuni criteri per riconoscere con buona probabilità veri gruppi gregari:

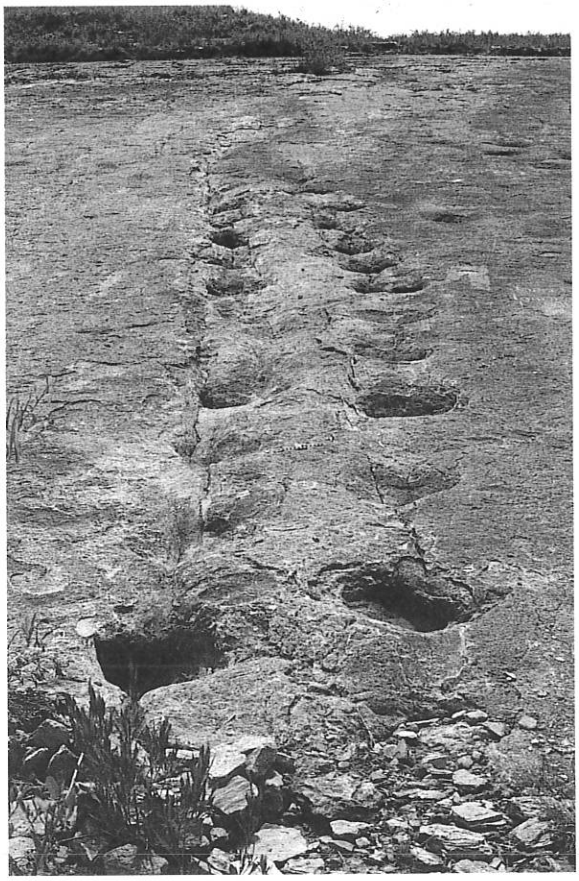
a) distanza regolare tra le piste, che potesse permettere agli animali di non investirsi, ma di andare uno vicino all'altro, in formazione; altri gruppi invece avanzavano in fila indiana lungo un'unica pista multipla;
b) stessa situazione di profondità, bordi di espulsione e aspetto generale delle piste, che possono testimoniare la contemporaneità del passaggio, in una situazione analoga di plasticità del substrato;
c) analoga velocità calcolata a partire dai parametri delle piste;
d) analoghi cambiamenti di velocità (comune accelerazione o decelerazione) o di direzione delle piste (conversioni collettive).

La sociologia dei dinosauri a partire dalle loro orme studia non solo i gruppi organizzati della stessa specie e la loro struttura interna, ma anche l'interrelazione tra gruppi.

Sul monte Zugna, ai Lavini di Marco, purtroppo i dinosauri mostrano finora tendenze molto solitarie e non si sono potuti evidenziare gruppi organizzati e gregari, anche se in alcune «laste» e particolarmente alle «laste alte» si nota una grande concentrazione di orme, al punto da creare un calpestio generale (la «balera», nel nome scherzoso dato dall'équipe durante il lavoro di campagna al momento della scoperta), dentro del quale è difficile distinguere le piste e orme individuali, salvo quelle di forme o individui particolarmente sviluppati.

CONCLUSIONI

Lo studio sistematico delle piste di dinosauri dei Lavini di Marco può aiutare e sta aiutando parecchio nella risoluzione di problemi connessi non soltanto allo studio dei dinosauri e delle loro orme, ma anche a quelli della paleogeografia, paleoclimatologia, paleombiente e della



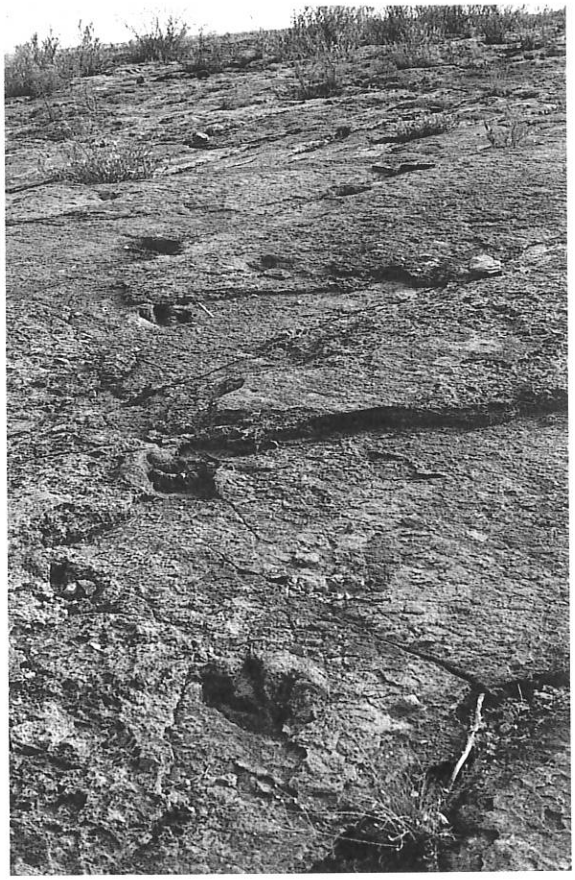


Fig. 22 - Una delle due piste parallele *Ligabueichnium bolivianum* Leonardi, 1984, attribuite a ceratopsidi. Bolivia, località di Toro-Toro; Cretacico superiore, formazione El Molino. Lo stesso pavimento roccioso, corrispondente a una spiaggia marina, è attraversato, da destra a sinistra, dalle piste parallele di una sessantina di teropodi, le cui orme sono in parte visibili nella foto, soprattutto a sinistra in alto.

Fig. 23 - Una delle piste di carnosauro dello stesso pavimento roccioso della figura precedente. Scala in cm.

stessa metodologia generale dell'icnologia; soprattutto quando svolto, come nel caso, in un'équipe multidisciplinare di paleontologi, geologi e altri specialisti delle Scienze della Terra, del Museo Tridentino di Scienze Naturali e di altre Istituzioni.

La realizzazione di calchi, non solo delle singole orme, ma anche delle stesse piste, lunghe a volte decine di metri, come pure l'effettuazione di restituzioni tridimensionali e informatiche, con la ripresa a mezzo di camera terrestre, ambedue realizzate dal Museo Civico di Rovereto, permettono la conservazione museale del prezioso materiale icnologico anche nel caso deprecabile di eventuale danneggiamento degli originali.

La conservazione *in situ* delle piste roveretane è comunque un importante dovere della comunità e delle autorità competenti, e purtroppo c'è ancora molto da fare in questo campo.

Ringraziamenti

Ringrazio vivamente l'Accademia Roveretana degli Agiati, che ospita questo lavoro nei suoi Annali e che mi ha accolto come socio, nella persona del suo Presidente *pro tempore* prof. Danilo Vettori, recentemente defunto, cui questo lavoro è dedicato. Ringrazio di cuore il direttore del Museo Tridentino di Scienze Naturali di Trento, Dr.Michele Lanzinger per avermi incaricato per primo dell'esame delle piste dei Lavini di Marco, e il Direttore del Museo Civico di Rovereto, Dr. Franco Finotti, come pure tutto il personale del Museo stesso, per la generosa collaborazione e il continuo appoggio logistico concesso in questi quattro anni di lavoro di campagna. Nell'occasione esprimo il mio ringraziamento sincero all'équipe di appoggio in campagna e agli specialisti che mi hanno accompagnato nello studio.

Un particolare ringraziamento al Prof. Paolo Mietto del Dipartimento di Geologia dell'Università di Padova e al Dr. Franco Finotti direttore del Museo Civico di Rovereto, tra l'altro per la preziosa revisione critica.

Riferimenti Bibliografici

Alonso R.N.,1987 - Valoración icnoavifaunística de ambientes boratíferos. *IV Congreso Latinoamericano de Paleontología*, Bolivia, I: 586-597.

Bachofeh-Heft A.,1925a - Die Entdeckung von Iguanodontidenfährten im Neokom der Insel Brioni. *Sitzunganzeiger Wiss.*, Jg.1925(5): 6-8. Wien.

Bachofeh-Heft A.,1925b - Iguanodon Fährten auf Brioni. *Paläont.Z.*, 7(3): 172-173. Berlin.

Bird R.T.,1941 - A Dinosaur walk into the Museum. *Natural History*, New York, 47(2): 74-81.

Bird R.T.,1944 - Did Brontosaurus ever walk on land? *Nat. Hist.*, New York, 53(2): 61-67.

Bird R.T.,1985 - Bones for Barnum Brown. Adventures of a Dinosaur Hunter. *Texas Christian University Press*, Forth Worth. 225 p.

CONTI M.A., LEONARDI G., MARIOTTI N. & NICOSIA U., 1977-Tetrapod footprints of the «Val Gardena Sandstone» (North Italy). Their paleontological, stratigraphic and paleoenvironmental meaning. *Palaeontografia italica*, Pisa, 70 (N.S. 40): 91 p.

COOMBS W.P.jr,1980 - Swimming hability of Carnivorous Dinosaurs. *Science*, 207: 1198-1199. Washington.

CURRIE P.J.,1989 - Dinosaur Tracksites of Western Canada. In: Gillette D.D. & Lockley M.G. (eds.). Dinosaur Tracks and Traces. *Cambridge University Press*, Cambridge, 454 p.

DALLA VECCHIA F.M.,1994 - I dinosauri dell'Istria. *Le Scienze* - I Quaderni, Milano, 76: 82-86.

DEMATHIEU G. & WEIDMANN M.,1982-Les empreintes de pas de reptiles dans le Trias du Vieux Emosson (Finhaut, Valais, Suisse). *Eclogae geol. Helv.*, 75(3): 721-757. Basel.

FURRER H.,1983 - Dinosaurier in den Alpen Fährtenplatten in der Trias des Schweiz. *Mineralien Magazin*, 2(1983): 64-69.

GILLETTE D.D. & LOCKLEY, M.G. Dinosaur Tracks and Traces. Cambridge, *Cambridge University Press*, 454 p.

GODOY L.C. & LEONARDI G.,1985 - Direções e comportamento dos dinossauros da localidade de Piau, Sousa, Paraíba (Brasil), formação Sousa (Cretáceo inferior).In: Brasil, DNPM. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos. Série «Geologia»*, Brasília, 27: 65-73.

HAUBOLD H.,1971 - Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum Fossilium. In: KUHN, O. (ed.). Handbuch der Paläoherpetologie. *Fisher*, Stuttgart. viii+124 p.

HUENE F.,1941 - Die Tetrapoden-Fährten in toskanischen Verrucano und ihre Bedeutung. *Neues Jahrbuch für Geol. und Paläont.*, series B, Beil-Bd, Abt. B: 1-34. Stuttgart.

LANZINGER M. & LEONARDI G.,1991 - Piste di dinosauri nel Giurassico inferiore ai Lavini di Marco (Trento). In: Dinosaurs. Il mondo dei dinosauri. *Museo Tridentino di Scienze Naturali*, Trento, 107 p.: 88-94.

LAPORTE L. & BEHRENSMEYER A.K.,1980 - Tracks and substrate reworking by terrestrial vertebrates in Quaternary sediments of Kenya. *Journal of Sedimentary Petrology*, 50(4):1337-1346. Los Angeles.

LEGHISSA S. & LEONARDI G.,1990 - Una pista di Sauropode scoperta nei calcari cenomaniani dell'Istria. *Centro di Cultura Giuliano Dalmata*, Milano. 30p.

LEONARDI G.,1975 - On the trackways of the recent South American Lizard Tupinambis teguixin (Linnaeus, 1758), Lacertilia, Teiidae. *Anais Academia brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 47 (Suplemento): 301-310.

LEONARDI G.,1979 - On the discovery of an Abundant Ichno-fauna (Vertebrates and Invertebrates) in the Botucatu Formation s.s. in Araraquara, São Paulo, Brazil. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 52 (3): 559-567.

LEONARDI G.,1980 - Ichnological Data on the Rarity of Young in North East Brazil Dinosaurian Populations. *Anais da Academia brasileira das Ciências*, Rio de Janeiro, 53 (2): 345-346.

LEONARDI G.,1984 - Le impronte fossili dei dinosauri. In: BONAPARTE, J.F. et alii, Sulle orme dei dinosauri. *Erizzo*, Venezia. 335 p.: 161-186.

LEONARDI G.(ed.),1987 - Glossary and Manual of Tetrapod Footprint Palaeoichnology. *DNPM*, Brasília, Brasil. 117 p.

LEONARDI G.,1989 - Inventory and Statistics of the South American Dinosaurian Ichnofauna and its Palaeobiological Interpretation. In: GILLETTE, D.D. & LOCKLEY, M.G., Dinosaur Tracks and Traces. Cambridge, *Cambridge University Press*, 1989. 454 p.

LEONARDI G.,1994 - An annotated Atlas of South America Tetrapod Footprints (Devonian to Holocene) with an Appendix on Mexico and Central America. *CPRM*, Brasília, 248 p., 35 tavv.

LEONARDI G. & AVANZINI M.,1994 - Dinosauri in Italia. *Le Scienze* - I Quaderni, 76: 69-81. Milano.

LEONARDI G. & LANZINGER M.,1992 - Dinosauri nel Trentino: venticinque piste fossili nel Liassico di Rovereto (Trento, Italia). *Paleocronache*, Milano, 1992(1): 13-24.

LEONARDI G., LIMA C.V. de & LIMA F.H. de, 1987 - Os dados numéricos relativos às pistas (e suas pegadas) das Ichnofaunas dinossaurianas do Cretáceo inferior da Paraíba e sua interpretação estatística. I-Parámetros das pistas: 377-394; II-Parámetros das pegadas: 395-417; III-Estudo estatístico: 419-444. In: MOURA, J.A. & GILSON, H.M.N. (coord.), *Anais do X Congresso brasileiro de Paleontologia*, Rio de Janeiro, Brasil, 19-25 Jul 1987. Rio de Janeiro, Sociedade brasileira de Paleontologia.

LOCKLEY M.G.,1994 - Sulle tracce dei dinosauri. *Bollati Boringhieri*, Torino. 296 p.

MIETTO P.,1985 - Piste di dinosauri nella Dolomia Principale (Triassico Superiore) del Monte Pelmetto (Cadore). *Memorie Società Geologica Italiana*, Roma, 30(1985): 307-310.

MIETTO P.,1991 - Impronte di Dinosauri nel Triassico Superiore delle Dolomiti. In: Dinosaurs. Il mondo dei Dinosauri., *Museo Tridentino di Scienze Naturali*, Trento. 107 p.: 83-87.

MIETTO P. & ROGHI G.,1993 - Nuova segnalazione di impronte di Dinosauri nel Giurassico Inferiore del Sudalpino: Le piste della Valle di Revolto (Alti Lessini Veronesi). *Paleocronache*, 2 (1993): 39-43, Milano.

OSTROM J.H.,1972 - Were some dinosaurs gregarious? *Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*, Amsterdam, 11: 287-301.

SOERGEL W.,1925 - Die Fährten der Chirotheria. Eine paläobiologische Studie. *G.Fischer*, Jena. vii+92 p.

THULBORN T.[=R.A.],1990 - Dinosaur Tracks. *Chapman & Hall*, London. 410 p.

THULBORN R.A. & Wade M.,1984 - Dinosaur trackways in the Winton Formation (Mid-Cretaceous) of Queensland. *Memoirs Queensland Museum*, Brisbane, 21(3): 413-517.

TONGIORGI M.,1980-Orme di Tetrapodi dei Monti Pisani. In: I Vertebrati fossili italiani. Catalogo della Mostra. Verona: 77-84.

VALENZUELA M., GARCIA-RAMOS, J.C. & SUAREZ C.DE C.,1986 - Los dinosaurios de Asturias a partir de sus huellas. *Breviora*. Astura, Oviedo, 5: 66-71.

WADE M.,1989 - The stance of Dinosaurs and the Cossack Dancer Syndrome. In: Gillette D.D. & Lockley M.G. (eds.). Dinosaur Tracks and Traces. *Cambridge University Press*, Cambridge, 454 p.: 73-82.

WEISHAMPEL D.B., DODSON P. & OLSMOLSKA H. (eds.),1990 - The Dinosauria. *University of California Press*, Berkeley. xvi + 733 pp.

YSHIGAKI S.,1989 - Footprints of Swimming Sauropods from Morocco. In: GILLETTE, D.D. & LOCKLEY M.G. (eds.). Dinosaur Tracks and Traces. *Cambridge University Press*, Cambridge, 454 p.: 83-86.

Indirizzo dell' autore
dr. Giuseppe Leonardi, Via Modigliani 2, 80070 Monterusciello, Napoli, Italia