

L'icnoassociazione a tetrapodi del Bletterbach (Trentino Alto-Adige) e le sue relazioni con gli ecosistemi terrestri di fine Permiano

The tetrapod ichnoassociation of the Bletterbach (Trentino Alto-Adige) and its place among Late Permian terrestrial ecosystems

→ Massimo Bernardi¹, Fabio Massimo Petti^{1,2}, Paolo Citton³ & Marco Romano⁴

¹ MUSE - Museo delle Scienze di Trento, Corso del Lavoro e della Scienza 3, 38123 Trento; e-mail: massimo.bernardi@muse.it

² PaleoFactory, Dipartimento di Scienze della Terra, Sapienza Università di Roma, Piazzale Aldo Moro, 5, I-00185 Roma

³ CONICET - Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología, Universidad Nacional de Río Negro, Av. Roca 1242 (8332), General Roca, pcia. de Río Negro, Argentina

⁴ Museum für Naturkunde, Leibniz-Institut für Evolutions- und Biodiversitätsforschung, Invalidenstr. 43, Berlin, Germany.

RIASSUNTO

In questo articolo viene proposta un'analisi aggiornata dell'associazione a impronte di tetrapodi rinvenuta a partire dagli anni '70 del secolo scorso presso la Gola del Bletterbach (Alpi meridionali, Italia nord-orientale) e una sua contestualizzazione su scala globale basata sull'integrazione di dati paleontologici e climatici. Lo studio evidenzia l'importanza dell'associazione a tetrapodi del Bletterbach quale record eccezionale di un ecosistema terrestre di bassa latitudine durante il Lopingiano (Permiano superiore). I risultati dell'analisi a scala ecosistemica forniscono inoltre evidenza di una forte correlazione tra la distribuzione dei principali cladi di tetrapodi erbivori (dicinodonti, pareiasauri, captorinidi) e la zonazione climatica latitudinale.

PAROLA CHIAVE

Permiano superiore, Lopingiano, tetrapodi, clima, endemismo.

ABSTRACT

In this paper we provide an updated review of the tetrapod footprint association discovered in the Bletterbach Gorge (Southern Alps, NE Italy) from the '70s. We provide global-scale analysis integrating paleontological and climatic data highlight the importance of the Bletterbach ichnoassociation as key reference for low-latitude terrestrial ecosystems during the Lopingian (Late Permian). Our results provide evidence for a tight correlation between the distribution of the main herbivorous tetrapod clades (dicynodonts, pareiasaurs, captorhinids) and the latitudinal climatic zonation.

KEY WORDS

Key words: late Permian, Lopingian, Tetrapods, Climate, Endemism.

1. INTRODUZIONE

Il primo documento testimoniatore il ritrovamento di un'orma di tetrapode nei pressi della Gola del Bletterbach risale al XIX secolo, quando Ernst Kittl raccolse un piccolo campione di roccia vicino a Egna (Kittl, 1881; vedi anche Abel, 1929). Le prime campagne di scavo paleontologico sistematico furono organizzate negli anni '40 del secolo scorso da Piero Leonardi che più volte visitò la gola in cerca di piante e tracce fossili (Leonardi, 1951, 1952, 1953a, 1953b, 1955, 1957, 1960, 1968). Gli scavi proseguirono negli anni successivi con la raccolta di numerose orme di tetrapodi, preservate in diversi orizzonti stratigrafici (si veda ad esempio, Leonardi & Nicosia, 1973; Leonardi et al., 1975; Conti et al., 1975, 1977, 1980; Ceoloni et al., 1988; Wopfner, 1999. Da allora il Bletterbach è divenuto celebre per la sua ricca associazione a tetrapodi di età Lopingiana (Permiano superiore) (si veda, solo per citare alcune escursioni congressuali tenute in questo sito, Conti et al., 1986; Pittau et al., 2005; Gianolla et al., 2010). L'associazione a orme fossili

di tetrapodi del Bletterbach è oggi considerata la più ricca, diversificata e meglio conosciuta a livello mondiale per questo intervallo stratigrafico (Lockley & Meyer, 2000; Lucas & Hunt, 2006). Il presente studio si focalizza su un intervallo stratigrafico di circa 10 metri di spessore che include il cosiddetto "Banco a Cefalopodi" di Mutschlechner (1933) nonché gli strati immediatamente sovrastanti e sottostanti questo importante orizzonte litostratigrafico. Il "Banco a Cefalopodi" rappresenta la *maximum flooding surface* (MFS) della sequenza T-R Lo2 del Lopingiano (Massari et al., 1988, 1994; Massari & Neri, 1997; Posenato, 2010) che, insieme alla transizione da facies marine a facies terrestri riferibili all'highstand del livello marino, è considerata responsabile dell'alto potenziale di conservazione dei fossili in questo intervallo stratigrafico (Kustatscher et al., 2017). L'intervallo include il 'sito 4' *sensu* Ceoloni et al. (1988), il *cuticle horizon* di Clement-Westerhof (1984, 1986, 1987), e il *megafossil horizon* di Kustatscher et al. (2017). Se si considera l'alto tasso di sedimentazione ipotizzato per l'Arenaria di Val Gardena in questa sezione (Massari et al., 1994; Avanzini & To-



FIG. 1: Ubicazione geografica della Gola del Bletterbach (Dolomiti, Alpi meridionali, Italia settentrionale).
 FIG. 1: Geographic setting of the Bletterbach Gorge (Dolomites, Southern Alps, North Italy).

masoni, 2004), l'intervallo può essere considerato penecontemporaneo e quindi altamente significativo per la ricostruzione delle interazioni ecosistemiche nel bioma associato.

2. INQUADRAMENTO GEOLOGICO E STRATIGRAFICO

Gli strati in cui si ritrovano le orme fossili appartengono all'Arenaria di Val Gardena (= Gröden Sandstein = Gröden/Val Gardena Sandstone, Neri, 2007), che affiora estesamente nella gola del Bletterbach (e.g., Leonardi, 1951; Leonardi et al., 1975; Conti et al., 1977, 1980; Ceoloni et al., 1988; Nicosia et al., 2001), e in modo discontinuo in altre aree dell'Italia settentrionale (Fig. 1). Nella sezione stratigrafica del Bletterbach, l'Arenaria di Val Gardena è delimitata inferiormente dalla Formazione di Auer/Ora, appartenente al Gruppo Vulcanico Atesino, e superiormente dalla Formazione a Bellerophon (con intercalazioni decametriche). La Formazione a Bellerophon documenta la prima ingres-

sione dell'Oceano Paleotetide nella regione dolomitica (Fig. 2). Le datazioni radiometriche (U/Pb) suggeriscono un'età di 274.1 ± 1.4 milioni di anni (Kunguriano, Permiano inferiore) per il tetto della sottostante Formazione di Auer/Ora nella Gola del Bletterbach (Avanzini et al., 2007; Marocchi et al., 2008). I dati palinologici, le orme di tetrapodi e le datazioni della sovrastante Formazione a Bellerophon, basate su nautiloidi e brachiopodi (Ceoloni et al., 1988; Posenato, 2010), indicano un'età wuchiapingiana (Lopingiano inferiore, Permiano superiore) per l'Arenaria di Val Gardena (Pittau, 2001, 2005; Avanzini et al., 2011; Kustatscher et al., 2012, 2017).

3. AMBIENTE DEPOSIZIONALE

L'Arenaria di Val Gardena documenta un ambiente deposizionale variabile da piana alluvionale prossimale e distale, *sabkha-like* e laguna (Perwanger, 1946; Bosellini & Hardie, 1973; Massari

et al., 1988, 1994; Posenato, 2010; Kustatscher et al., 2017). I paleosuoli e le piante fossili sono elementi abbastanza comuni (Wopfner & Farrokh, 1988; Kustatscher et al., 2014; Kustatscher et al., 2017) e testimoniano un clima caldo e semiarido, caratterizzato da forte stagionalità (Cassinis et al., 1999; Kustatscher et al., 2017). L'intervallo stratigrafico considerato nel presente studio (Fig. 2) è caratterizzato da marcati cambiamenti di facies da marine a terrestri, da sistemi di piana alluvionale-canale a sistemi deltizi e, successivamente, da un ritorno a facies di piana alluvionale (e.g., Conti et al., 1987; Massari & Neri, 1997; Posenato, 2010; Kustatscher et al., 2017). Gli strati sottostanti il cosiddetto "Banco a Cefalopodi" sono formati prevalentemente da cicli di *fining-upward* in ambienti di piana alluvionale, associati lateralmente a depositi a carico misto di sistema fluviale meandriforme (Ori, 1986; Massari et al., 1994; Massari & Neri, 1997; Kustatscher et al., 2017). Un set di depositi di *point bar* ad accrescimento laterale rappresenta il riempimento di un canale meandriforme ad alta sinuosità. Sia i depositi di riempimento di canale a carico misto che quelli di piana alluvionale suggeriscono forti variazioni nel tasso di deposizione di un sistema fluviale perenne. Durante le fasi con alto tasso di deposizione, i sedimenti raggiungevano gli ambienti di piana alluvionale, ed erano soggetti a modificazioni pedogeniche durante i periodi con bassi tassi di deposizione (Kustatscher et al., 2017). Verso il "Banco a Cefalopodi" lo spessore decrescente dei cicli di *fining-upward* indica un pattern di retrogradazione dell'architettura deposizionale. La trasgressione marina di breve periodo proveniente da est, e l'input dei sedimenti proveniente da ovest, diedero luogo nel Bletterbach ad una piana deltizia (Kustatscher et al., 2017). Le argille scure ed eterolitiche, bioturbate e ricche in frammenti di piante, si originarono nelle baie interdistributarie e nelle paludi della piana deltizia. Il carico in sospensione e i frammenti di piante furono introdotti in questi ambienti a bassa energia dai canali distributari. La trasgressione è segnata principalmente dal "Banco a Cefalopodi", caratterizzato da un'architettura planare, laminazioni da piano-parallele a incrociate a basso angolo, e da un'orientazione casuale dei gusci di cefalopodi. Tutti questi caratteri indicano un evento di alta energia generato da una tempesta o da un'inondazione (Massari et al., 1994; Massari & Neri, 1997; Prinoth, questo volume). Al di sopra del "Banco a Cefalopodi" la regressione è marcata dalla progradazione di un sistema di canale-piana alluvionale, fortemente simile alle litofacies affioranti al di sotto del banco stesso.

4. METODI

Il contributo qui presentato si basa per larga parte su quello condotto da Bernardi et al. (2017). La ricostruzione della fauna a vertebrati della Gola del Bletterbach è stata derivata da una completa analisi della letteratura Leonardi & Nicosia, 1973; Conti et al., 1975, 1977, 1979; Ceoloni et al., 1988; Nicosia et al., 1999; Wopfner, 1999; Avanzini et al., 2011; Bernardi et al., 2015, nonché su nuovi esemplari scoperti negli ultimi anni dagli autori di questo articolo o da altri collaboratori (si veda la sezione dei ringraziamenti). Considerata l'assenza di resti scheletrici di tetrapodi, la composizione faunistica è stata ricavata direttamente dall'attribuzione zoologica delle orme fossili rinvenute, anch'essa fondata sulle più recenti revisioni presenti in letteratura. L'attribuzione di un morfotipo a uno specifico trackmaker si basa essenzialmente sulla possibilità di riconoscere, nelle singole orme e nelle piste, caratteri sinapomorfi degli autopodi e, quando possibile,



FIG. 2: Il "Banco a Cefalopodi" nella sezione del Bletterbach (foto R. Tomasoni).
FIG. 2: The "Cephalopod Bank" in the Bletterbach section (photo R. Tomasoni).

degli elementi propodiali ed epipodiali (Olsen, 1995; Wilson & Carrano, 1999; Carrano & Wilson, 2001; Romano et al., 2016). Questo approccio è stato utilizzato in un numero crescente di lavori a carattere icnologico (per una revisione si veda, ad esempio, Bernardi et al., 2016) e ha dimostrato la sua grande utilità negli studi evolutivisti (e.g., Wilson & Carrano, 1999; Carrano & Wilson, 2001), anche nei casi in cui l'attribuzione zoologica derivante dall'analisi icnologica sia risultata molto inclusiva. Esiste un ampio consenso sull'attribuzione di alcuni morfogruppi di impronte a categorie di alto rango tassonomico, basate sull'associare tracce e resti scheletrici (e.g., Haubold, 1971a, 1971b; Demathieu & Demathieu, 2004; Padian et al., 2010; Farlow et al., 2014; Sacchi et al., 2014; Bernardi et al., 2015; Romano et al., 2016). Le attribuzioni utilizzate in questo articolo sono le più parsimoniose e le più accettate tra gli specialisti di questo campo. Gli esemplari che costituiscono l'icnoassociazione del Bletterbach sono preservati presso le seguenti istituzioni: MGP—Museo di Geologia e Palaeontologia dell'Università di Padova; GPB—centro visite Geoparc Bletterbach, Aldino (BZ); IGPF – Museo Paleontologico "Piero Leonardi", Università di Ferrara, Italia; MGR—GeoMuseum, Redagno (BZ); MNS – Museo di Scienze Naturali dell'Alto Adige, Bolzano; MUSE—Museo delle Scienze, Trento; MUST—Museo di Scienze della Terra, Sapienza Università di Roma; PIW—Istituto di Paleontologia, Università di Vienna, Austria; MGDP – Museo Geologico delle Dolomiti Predazzo (TN).

5. L'ICNOASSOCIAZIONE DEL BLETTERBACH

Nella successione stratigrafica del Bletterbach sono stati riconosciuti 13 orizzonti stratigrafici con orme fossili di tetrapodi, all'interno di un intervallo spesso 180 metri e corrispondente alle sequenze Lo 1-3 di Posenato (2010) (Fig. 3). La maggior parte degli esemplari provengono dalla parte inferiore e centrale dell'Arenaria di Val Gardena (i primi 120 metri), ma alcuni orizzonti ricchi di impronte sono stati trovati all'interno dei depositi continentali che si intercalano con i sedimenti marini della sovrastante Formazione a Bellerophon, al top della 3a terza sequenza deposizionale riconosciuta nella successione del Permiano Superiore (Posenato, 2010).

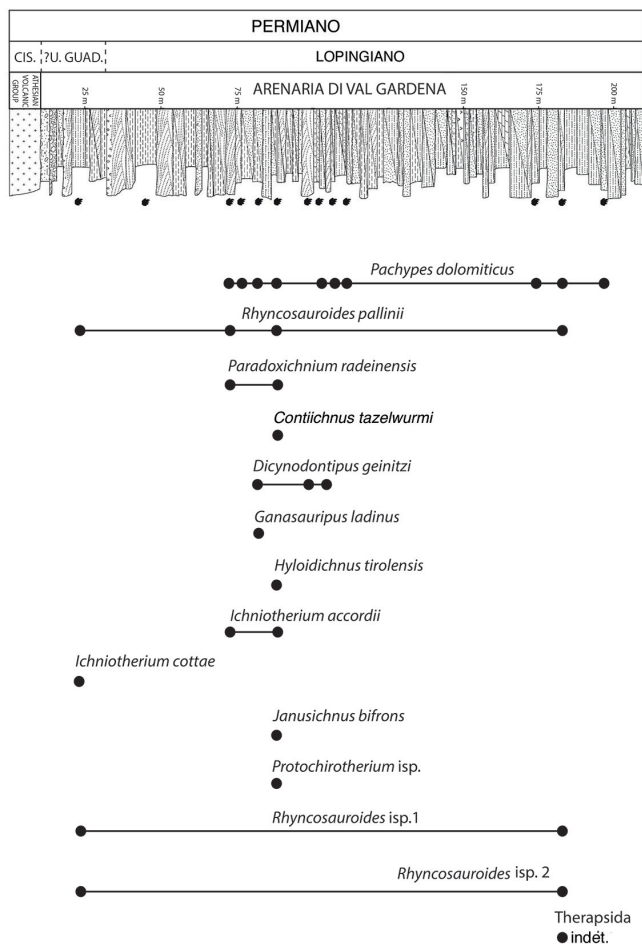


FIG. 3: Distribuzione stratigrafica degli icnotaxa nella sezione del Bletterbach.
 FIG. 3: Stratigraphic distribution of tetrapod ichnotaxa in the Bletterbach section.

Uno degli orizzonti più produttivi si trova a circa 100 metri a monte della cascata (Conti et al., 1986). L'icnoassociazione, rappresentata da numerosi esemplari, è costituita da 13 icnotaxa e presenta un'alta diversità che consente una ricostruzione dettagliata della fauna a tetrapodi terrestri.

Amphisauropus: Nell'icnogenere *Amphisauropus* Haubold, 1970 sono riunite orme da plantigrade a semi-plantigrade, pentadattile, con contorno ovale, caratterizzate da una prevalenza funzionale centrale o esterna (Fig. 4a). La parte prossimale, sia dell'orma anteriore che di quella posteriore, ha una estensione molto maggiore di quella occupata dalle tracce delle dita e risulta più larga che lunga. Le tracce acropodiali aumentano in lunghezza dal dito I al IV, sono caratterizzate da una grande divergenza (130° il valore massimo degli esemplari del Bletterbach) e da terminazioni appuntite.

Hyloidichnus: *Hyloidichnus tirolensis* (Ceoloni et al. 1988) è identificato sulla base di orme plantigrade e pentadattile, omopodiche (simili morfologicamente e dimensionalmente), di un piccolo rettile quadrupede con prevalenza funzionale principalmente sulle dita (Figs 4b, 5a). Le tracce delle dita, tutte con terminazione appuntita, aumentano leggermente in lunghezza dal I al IV, mentre il V dito è paragonabile alla lunghezza del II e III, nella mano, e lungo come il I, nel piede. L'orientazione delle orme è generalmente verso l'interno della pista.

Dromopus: Le orme assegnate all'icnogenere *Dromopus* Marsh, 1894 sono state lasciate da un organismo quadrupede, con tracce tipicamente pentadattile e plantigrade (Fig. 4c). Nelle orme analizzate, il piede risulta leggermente più grande in proporzione rispetto alla traccia della mano. La traccia del palmo e della pianta nel piede è sempre meno sviluppata e ampia, se confrontata alla traccia delle dita libere. Anche in questo icnotaxon le dita aumentano di lunghezza in proporzione dal I al IV, con la terminazione distale più o meno curva medialmente. Il V dito è abbastanza corto e rettilineo e tutte le dita preservate mostrano la traccia dell'unguale terminale. Dall'analisi delle piste disponibili risulta che la mano occupava una posizione più interna rispetto al piede durante la locomozione. In un caso è stato possibile osservare e studiare anche la traccia della parte anteriore del corpo (si veda Conti et al., 1977). Anche in questo caso la buona preservazione dei pad falangeali ha permesso di ricostruire la formula falangeale rettiliana tipica 2-3-4-5-3(4).

Rhynchosauroides: Le impronte riferite all'icnogenere *Rhynchosauroides* Maidwell, 1911 sono tipicamente lacertoidi, con piedi e mani asimmetriche dove la lunghezza delle dita cresce tipicamente procedendo dal primo al quarto, e con un quinto dito fortemente addotto (Figs 4d, 4e). In generale la traccia del piede è di dimensioni relative maggiori rispetto a quella della mano e più esile. Lo studio delle piste disponibili mostra come, in alcuni casi il piede si sovrappone alla mano del ciclo locomotorio precedente durante l'avanzamento, in altri casi la sorpassa (per una descrizione completa e dettagliata consultare Conti et al., 1977; Valentini et al., 2007).

Le icnospecie *Rhynchosauroides pallini* Conti et al. 1977, e *Rhynchosauroides palmatus* Lull, 1942, provenienti dai depositi dell'Arenaria di Val Gardena, sono state descritte per la prima volta da Conti et al. (1977). In *R. pallini* l'asse della mano è sempre quasi parallelo alla linea mediana della pista, mentre il piede risulta leggermente divergente. Le dita aumentano in proporzione dal dito I al IV, tuttavia il dito quinto risulta peculiare, essendo piuttosto robusto rispetto a ciò che si osserva nelle classiche impronte lacertoidi. In rari casi il palmo è completamente impresso nel substrato, mentre le impressioni delle dita libere sono sempre presenti e ben marcate. L'orma della mano risulta generalmente più corta e tozza se confrontata con quella del piede; il V dito della mano spesso è molto ben sviluppato e disposto circa ortogonalmente all'asse del dito IV. Nella mano l'aumento in lunghezza dal dito I al IV è molto meno marcato rispetto alla condizione osservata nel piede. Dal materiale disponibile è stato possibile riconoscere le tracce delle falangi ungueali, anche se debolmente impresse (si veda Conti et al., 1977).

Le impronte assegnate a *R. palmatus* variano da plantigrade a semiplantigrade, con le dita della mano più o meno ricurve verso l'interno (eccetto il V dito). Diversamente nel piede le tracce delle dita sono meno ricurve. Lo studio dei pad falangeali, talora molto ben preservati, ha permesso di ricavare la formula falangeale rettiliana 2-3-4-5-3(4) (Conti et al., 1977). A seguito di una dettagliata revisione delle impronte lacertoidi provenienti dai depositi della Val Gardena Valentini et al. (2007) considerano validi i seguenti icnotaxa: *R. pallini*, *Rhynchosauroides* isp. 1, *Rhynchosauroides* isp. 2 (per una descrizione e discussione dettagliata delle differenze tra i vari taxa si veda Valentini et al., 2007).

Ganasauripus: Le impronte assegnate a *Ganasauripus ladinus* Valentini et al., 2007 sono state prodotte da un rettile quadrupede; sia nelle orme della mano che in quelle del piede la lunghezza

delle dita aumenta dal I al IV dito (Figs 4f, 6a). Le impronte delle mani risultano ruotate verso l'interno della pista mentre il piede mostra un asse lungo ruotato esternamente. Le tracce degli autopodi variano da semiplantigrade e plantigrade, con la mano sempre interna al piede nelle coppie preservate. Sia nelle tracce delle mani che dei piedi l'angolo formato tra quarto e quinto dito può superare i 90°. In alcuni piste è possibile osservare la traccia flebile e sinuosa lasciata dalla coda dell'animale. Nel complesso le tracce potrebbero sembrare molto simili a quelle riferite a *Dromopus*, tuttavia in quest'ultimo icnotaxon le orme delle mani e piedi sono per lo più identiche sul piano morfologico, con la mano solo leggermente più piccola rispetto al piede; diversamente la morfologia delle tracce cambia considerevolmente per le mani e i piedi in *Ganasauripus*, e anche la differenza dimensionale non è trascurabile (si veda Valentini et al., 2007).

Contiichnus: In questo icnogenere monospecifico (*Contiichnus tazelwurmi* (Ceoloni et al., 1988) Citton et al., 2017) sono riunite le orme di un animale quadrupede con postura da semi-eretta ad eretta e autopodi anteriori e posteriori fortemente differenti da un punto di vista morfologico e strutturale (Figs 4g, 6b). Le orme anteriori sono sempre posizionate davanti a quelle posteriori nel ciclo di locomozione, oltre a essere sub-parallele, vicendevolmente e rispetto alla direzione di avanzamento del trackmaker (desumibile dalla linea mediana della pista). Le orme posteriori, indicative di un piede plantigrado e funzionalmente tetradattilo, sono caratterizzate da una chiara traccia del calcagno e da una zona laterale debolmente impressa. Questo carattere fa pensare che il trackmaker procedesse caricando prevalentemente la parte interna del piede. Le dita sono corte, relativamente tozze e con terminazioni appuntite; le dita centrali sono sub-uguali nelle dimensioni e orientate parallelamente alla direzione di marcia dell'autore. Le orme anteriori sono indicative di un arto plantigrado e pentadattilo; sono caratterizzate da due distinte tracce subcircolari nella parte prossimale e da dita corte e snelle, anch'esse orientate parallelamente alla direzione di avanzamento e con terminazioni appuntite. La lunghezza relativa delle tracce delle dita, sia per l'orma posteriore che per quella anteriore indica una formula falangeale simile a quella propria dei mammiferi (2-3-3-3-3 per gli autopodi anteriori e posteriori, Citton et al., 2017).

Ichniotherium: L'icnospecie *Ichniotherium accordii* Ceoloni et al., 1988 fu coniata da per riunire orme rinvenute nei siti 1-4 della sezione Bletterbach (si veda Ceoloni et al. 1988, p. 46), lasciate da un trackmaker quadrupede, con autopodi pentadattili, postura plantigrada dei piedi e autopodio anteriore fortemente orientato verso l'interno (Figs 4i, 5a). Tali impronte sono caratterizzate prossimamente dalla traccia ovale di un cuscinetto carnoso davanti alla quale sono solitamente conservate le tracce delle dita. Queste tracce crescono in lunghezza dal I al IV dito e sono caratterizzate da terminazioni espanse ('drumstick' like). Nell'icnospecie *I. accordii* il trend di aumento della lunghezza verso le dita laterali è molto meno accentuato, tanto che esse appaiono sub-uguali (le dita II, III e IV nell'orma anteriore e le dita II, III, IV e V nell'orma posteriore) oltre a essere spesso conservate solo nella loro porzione medio-distale. Conti et al. (1977) descrivono dal sito 4 della sezione Bletterbach alcune orme che riferiscono all'icnospecie *Ichniotherium cottaie* (Fig. 4h). Tali impronte, di morfologia subovale, sono state lasciate da un animale quadrupede con autopodi plantigradi e

pentadattili. La parte prossimale della traccia è di forma ovale e occupa un'area più estesa di quella occupata dalle dita. Sia nell'orma anteriore che posteriore sono prossimalmente conservate le tracce di due distinti cuscinetti carnosissimi, il più grande dei quali è in posizione centrale, dietro la traccia delle dita II, III, IV. Le tracce delle dita sono corte e tozze con terminazioni distali espanse, che sono gli elementi maggiormente impressi. Le tracce delle dita aumentano poco in lunghezza dal I al IV dito, possono divergere di una quantità variabile e in differenti direzioni. L'impronta della mano solitamente è ruotata internamente rispetto a quella posteriore.

Janusichnus: *Janusichnus bifrons* Ceoloni et al., 1988 raccoglie orme di un piccolo rettile quadrupede con arti sviluppati e autopodi anteriori e posteriori differenti tra loro da un punto di vista strutturale (Figs 4l, 6c). L'orma anteriore è plantigrada e pentadattila con tracce delle dita che aumentano in lunghezza dal I al IV dito; il dito V è fortemente ridotto e generalmente ruotato verso l'esterno. L'orma posteriore è plantigrada e pentadattila con una prevalenza funzionale interna. Le tracce delle dita centrali sono inoltre sub-uguali in lunghezza e dritte, mentre il I e V dito sono ridotti nelle dimensioni. Generalmente sia le impronte anteriori che quelle posteriori sono sub-parallele tra loro e rispetto alla linea mediana della pista.

Paradoxichnium: L'icnospecie *Paradoxichnium radeinensis* (Ceoloni et al., 1988) indica orme di un produttore quadrupede. L'orma anteriore è plantigrada, pentadattila, con tracce delle dita che aumentano in lunghezza dal I al IV dito e caratterizzate da terminazioni arrotondate, sempre separate dal resto della traccia (Figs 4m, 5a). L'orma posteriore è preservata come digitigrada, pentadattila, con tracce delle dita affusolate e simili nelle terminazioni alle tracce anteriori.

Dicynodontipus: Le orme attribuite all'icnospecie *Dicynodontipus geinitzi* (Hornstein, 1876) sono plantigrade, pentadattile, omopodiche e con morfologia generale da subcircolare a ellittica (Figs 4n, 6d). La porzione prossimale delle orme posteriori conserva molto spesso la traccia del cuscinetto carnoso associato al calcagno, e altre tracce di cuscinetti in posizione maggiormente avanzata, probabilmente correlate alle porzioni metapodiali del piede del produttore. Le tracce delle dita sono solitamente continue, dritte e con terminazioni appuntite. La lunghezza aumenta dal I dito al IV; la traccia del V dito è la più corta. Le tracce delle dita centrali possono essere leggermente divergenti tra loro ma sono in generale orientate parallelamente alla direzione di avanzamento del trackmaker. Le tracce del dito I e V sono, rispettivamente, addotta e abdotta; la base della traccia del V dito è, inoltre, arretrata rispetto a quella delle altre tracce acropodiali. La formula falangeale proposta è 2-3-3-3-3.

Pachypes: All'icnogenere *Pachypes* Leonardi et al., 1975 sono riferite orme di tetrapode quadrupede, con tracce delle mani e piedi pentadattile e semiplantigrade (Figs 4o, 5b, 5c). Le dita sono caratteristicamente tozze, corte e ampie e aumentano di lunghezza dal I al IV, seguendo un pattern rettiliano standard, mentre il quinto è nuovamente corto e decisamente più esile se confrontato alle altre dita. La traccia terminale delle dita è molto arrotondata, riflettendo una struttura simile nelle falangi unguali dell'autopodio del trackmaker. Spesso le tracce delle dita III e IV coalescono alla base, con la sola porzione terminale distale separata e riconoscibile. In generale il mate-



FIG. 4: Gli icnotaxa delle Arenarie di Val Gardena. a *Amphisauropus* sp. aff. *latus* (ridisegnato da Conti et al., 1977, fig. 9B); b *Hylodichnus tirolensis* (ridisegnato da Ceoloni et al., 1988, fig. 3); c *Dromopus lacertoides* (ridisegnato da Conti et al., 1977, fig. 26C); d *Rhynchosauroides palmatus* (ridisegnato da Conti et al., 1977, fig. 17, set c-d); e *Rhynchosauroides pallinii* (ridisegnato da Conti et al., 1977, fig. 16A); f *Ganasauripus ladinus* (ridisegnato da Valentini et al., 2007, fig. 11B); g *Contiichnus tazelwurmi* (ridisegnato da Citton et al., 2017); h *Ichniotherium cottae* (ridisegnato da Conti et al., 1977, fig. 29); i *Ichniotherium accordii* (ridisegnato da Ceoloni et al., 1988, fig. 5); l *Janusichnus bifrons* (ridisegnato da Ceoloni et al., 1988, fig. 16); m *Paradoxiichnus radeinensis* (ridisegnato da Ceoloni et al., 1988, fig. 12); n *Dicynodontipus geinitzi* (ridisegnato da Avanzini et al., 2011, fig. 2B); o *Pachypes dolomiticus* (ridisegnato da Conti et al., 1977, fig. 12B); p *Protochirotherium* sp. (ridisegnato da Conti et al., 1977, fig. 24). Scala: 2 cm (a-g), 5 cm (h, l, m, n, p) e 10 cm (i, o). I numeri romani indicano la posizione del IV dito.

FIG. 4: Ichnotaxa from the Arenaria di Val Gardena a *Amphisauropus* sp. aff. *latus* (redrawn from Conti et al., 1977, fig. 9B); b *Hylodichnus tirolensis* (redrawn from Ceoloni et al., 1988, fig. 3); c *Dromopus lacertoides* (redrawn from Conti et al., 1977, fig. 26C); d *Rhynchosauroides palmatus* (redrawn from Conti et al., 1977, fig. 17, set c-d); e *Rhynchosauroides pallinii* (redrawn from Conti et al., 1977, fig. 16A); f *Ganasauripus ladinus* (redrawn from Valentini et al., 2007, fig. 11B); g *Contiichnus tazelwurmi* (redrawn from Citton et al., 2017); h *Ichniotherium cottae* (redrawn from Conti et al., 1977, fig. 29); i *Ichniotherium accordii* (redrawn from Ceoloni et al., 1988, fig. 5); l *Janusichnus bifrons* (redrawn from Ceoloni et al., 1988, fig. 16); m *Paradoxiichnus radeinensis* (redrawn from Ceoloni et al., 1988, fig. 12); n *Dicynodontipus geinitzi* (redrawn from Avanzini et al., 2011, fig. 2B); o *Pachypes dolomiticus* (redrawn from Conti et al., 1977, fig. 12B); p *Protochirotherium* sp. (redrawn from Conti et al., 1977, fig. 24). Scale: 2 cm (a-g), 5 cm (h, l, m, n, p) e 10 cm (i, o). Roman numeral indicates position of digit IV.



FIG. 5: Visione d'insieme di alcuni campioni rinvenuti nella sezione del Bletterbach (da Kustatscher et al., 2017, mod.): a) *Hylodichnus tirolensis* Ceoloni et al., 1988 (vedere fig. 4b), *Ichniotherium accordii* Ceoloni et al., 1988 (vedere fig. 4i) e *?Paradoxichnium radeinensis* Ceoloni et al., 1988 (vedere fig. 4m); b–c) *Pachypes dolomiticus* Leonardi et al., 1975; d) Therapsid footprint indet.

FIG. 5: Some of the specimens found in the Bletterbach Gorge (from Kustatscher et al., 2017, mod.): a) *Hylodichnus tirolensis* Ceoloni et al., 1988 (see fig. 4b), *Ichniotherium accordii* Ceoloni et al., 1988 (see fig. 4i) e *?Paradoxichnium radeinensis* Ceoloni et al., 1988 (see fig. 4m); b–c) *Pachypes dolomiticus* Leonardi et al., 1975; d) Therapsid footprint undet.

riale disponibile mostra come il palmo e la pianta del piede risultino sempre ben impresse, anche in orme mostranti tracce molto deboli delle dita. Rispetto al piede la traccia della mano è più simmetrica, con le dita III-IV di lunghezza sub-uguale. Elemento degno di nota è una marcata eteropodia, ovvero differenza dimensionale e nella forma generale delle orme delle mani rispetto quelle dei piedi. In particolare, la mano risulta più piccola rispetto al piede e orientata marcatamente verso la linea mediana della pista; diversamente l'asse del piede è sempre quasi parallelo al senso di avanzamento dell'animale.

Nelle piste analizzate non vi è evidenza di tracce della coda, che doveva quindi essere tenuta sollevata durante la locomozione. Le orme inoltre indicano che, durante l'avanzamento, la mano e il piede erano tenute grosso modo alla stessa distanza dalla linea mediana della pista (per una descrizione e diagnosi più dettagliata si veda Valentini et al., 2009). Per l'icnogenera sono disponibili due piste ben preservate, che permettono di ricavare indicazioni generali sul tipo di postura e locomozione. In particolare, la disposizione peculiare delle coppie mano-piede sembra indicare che l'autore delle orme doveva

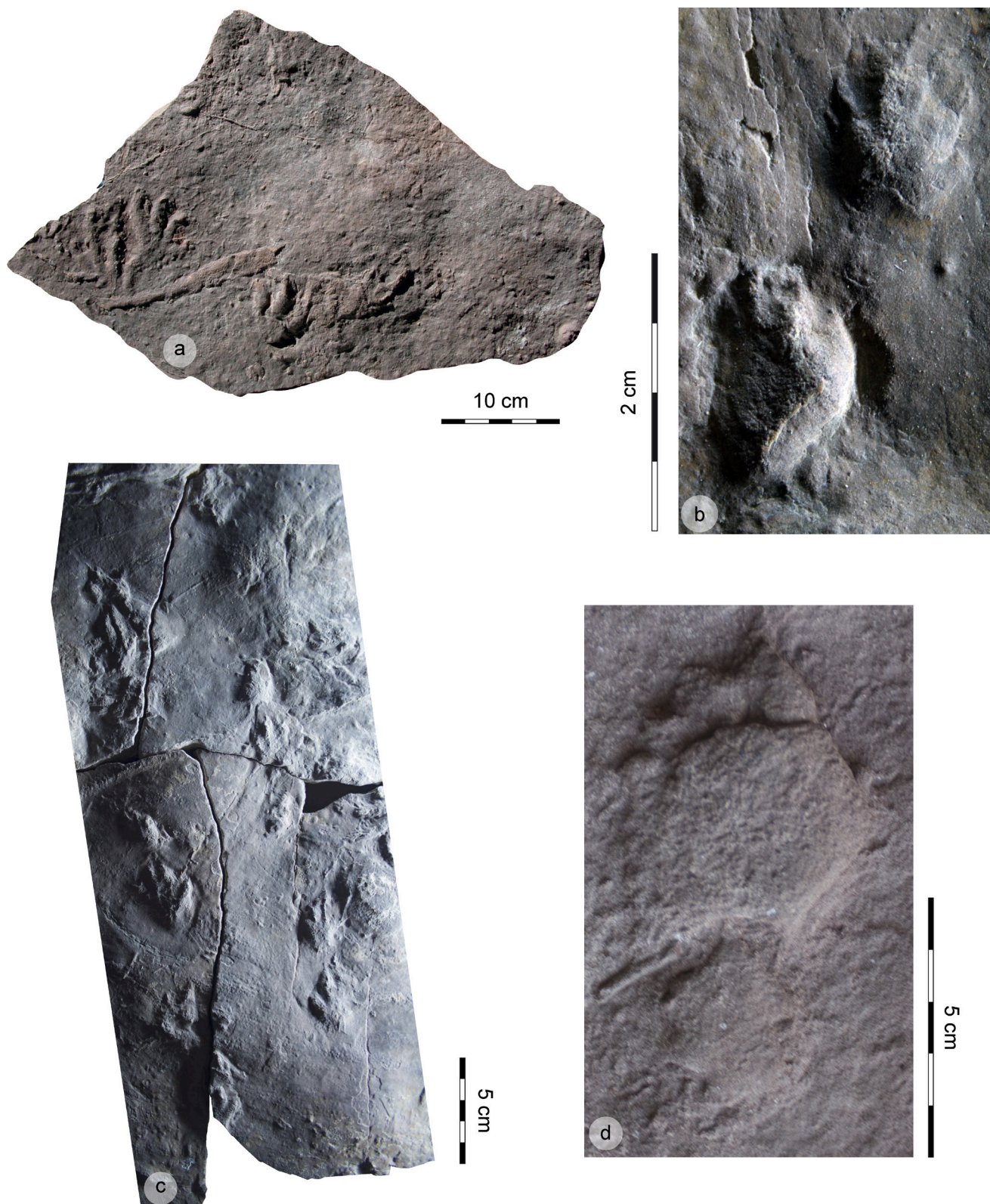


FIG 6: Visione d'insieme di alcuni campioni rinvenuti nella sezione del Bletterbach: a) *Ganasauripus ladinus* Valentini et al., 2007 (da Kustatscher et al., 2017, mod.); b) *Contiichnus tazelwurmii* (Ceoloni et al., 1988) Citton et al., 2017; c) *Janusichnus bifrons* Ceoloni et al., 1988; d) *Dicynodontipus geinitzi* Hornstein, 1876.

FIG 6: Some of the specimens found in the Bletterbach Gorge: a) *Ganasauripus ladinus* Valentini et al., 2007 (from Kustatscher et al., 2017, mod.); b) *Contiichnus tazelwurmii* (Ceoloni et al., 1988) Citton et al., 2017; c) *Janusichnus bifrons* Ceoloni et al., 1988; d) *Dicynodontipus geinitzi* Hornstein, 1876.

procedere in modo abbastanza sinuoso, con un'andatura ad 'S' (Valentini et al., 2009). La ricostruzione del possibile ambiente deposizionale delle superfici con orme ha dimostrato come il trackmaker di *Pachypes dolomiticus* Leonardi et al. 1975 abbia frequentato diversi ambienti, passando dalla sabkha costiera,

alle piane alluvionali e barre di canale (si veda Valentini et al., 2009). Orme attribuite a *Pachypes dolomiticus*, sono state segnalate anche presso Redagno (Conti et al., 1987), Recoaro (un singolo esemplare, Mietto, 1981) e Seceda (Valentini et al., 2009; Prinoth com. pers., 2016).

Protochirotherium: quelle assegnate all'icnogenere *Protochirotherium* Fichter and Kunz, 2004 sono orme da semi-plantigrade a 'plantigrade', pentadattile, con prevalenza funzionale sulle dita esterne (Fig. 4p). Le tracce delle dita I-IV, tutte con terminazioni appuntite e corte, aumentano in lunghezza dal I al III, mentre la traccia del dito IV è più corta di quella del dito III. La serie I-IV ha una divergenza di circa 60° ed è caratterizzata, prossimalmente, dalle tracce dei cuscinetti metatarso-falangeali. La serie I-IV è separata, tramite un'area non impressa, dalla porzione prossimale dell'impronta che include la traccia del dito V, fortemente abdotto e con terminazione ruotata in direzione contraria all'avanzamento del produttore; il V dito è associato a una traccia probabilmente derivante dall'impressione del cuscinetto carnoso correlato al V metatarsale e di un cuscinetto plantare (Conti et al., 1977; Bernardi et al., 2016).

6. LA FAUNA A TETRAPODI DEL BLETTERBACH

Come evidenziato in precedenza, nella formazione Arenaria di Val Gardena i vertebrati terrestri sono documentati solo dalle orme; a oggi, infatti, non sono stati trovati resti scheletrici di tetrapodi. La maggior parte degli esemplari inoltre sono isolati e spesso frammentari. Ciò è dovuto a bias preservazionali, come dimostrato dalla lastra MPUR N.S. 34/28/1 (Ceoloni et al., 1988; Valentini et al., 2007, fig. 9; Citton et al., 2016). Questa lastra, costituita da un'arenaria fine di colore rossastro, ha una superficie di circa 2 m² superficie e conserva numerose piste attribuite alle icnospecie *Pachypes dolomiticus*, *Contiichnus tazelwurmi*, *Janusichnus bifrons* e *Ganasauripus ladinus*, nonché una traccia di un rettile indeterminato. Tutta la superficie presenta un elevato grado di calpestio, preservando centinaia di tracce lasciate da individui di dimensioni molto diverse che attraversavano la superficie percorrendo differenti direzioni. Le orme suddette sono state prodotte da pareiasauri, piccoli neodiapsidi, piccoli eupelicosauri e terapsidi vissuti contemporaneamente, condividendo i medesimi territori.

Nonostante la frammentarietà discussa, l'associazione è numericamente ben rappresentata, consentendo un'analisi statistica della sua composizione che qui riportiamo da Bernardi et al. (2017). I pareiasauri, documentati da *Pachypes dolomiticus* (Valentini et al., 2009; Voigt et al., 2010; Smith et al., 2015), costituiscono il 38% dell'associazione faunistica del Bletterbach. I terapsidi carnivori, rappresentati da taxa non classificati, costituiscono il 4% dell'associazione. Altri terapsidi (2–3%) sono testimoniati da *Contiichnus tazelwurmi*, *Dicinodontypus geinitzi* e da orme enigmatiche classificate come '*Ichniotherium*'. Le orme classificate come *Hyloidichnus tirolensis* da Ceoloni et al. (1988) sono state attribuite da diversi autori a trackmaker appartenenti al gruppo dei captorinidi (Haubold, 1996, 2000; Voigt et al., 2009, 2010; Avanzini et al., 2011) e costituiscono il 5% dell'associazione. Una recente revisione (L. Marchetti pers. comm. 2017) suggerisce che queste tracce possano essere assegnate all'icnogenere *Procolophonichnium*, nel qual caso l'attribuzione zoologica varierebbe dai captorinidi ai piccoli terapsidi (seguendo le indicazioni di Klein et al., 2015), o ancora a pararettili. In assenza di nuove assegnazioni definitive, nel presente contributo ci basiamo tuttavia sull'interpretazione più accettata sino a oggi, ricavabile dai dati di letteratura.

La presenza di rettili lacertoidi basali (neodiapsidi basali) è evidenziata dalle classiche orme del gruppo *Rhyncosauroides-Dromopus* (Maidwell, 1911; Abel, 1926; Conti et al., 1977; Va-

lentini et al., 2007; Avanzini et al., 2011), che rappresentano fino al 42% dell'intera associazione. Gli Arcosauriformi, testimoniati da Chirotheriidae indet., cf. *Protochirotherium* e gli archosauriform-related *Paradoxichnium radeinensis* costituiscono il 2% di tutta l'associazione (Conti et al., 1977; Ceoloni et al., 1988; Haubold, 2000; Bernardi et al., 2015; Voigt et al., 2015). L'icnoassociazione del Bletterbach è quindi dominata da pareiasauri e da piccoli neodiapsidi lacertoidi (Kustatscher et al., 2017). In particolare, le tracce dei pareiasauri e dei captorinidi sono molto più abbondanti di quelle dei dicinodonti. Le orme di captorinidi, dicinodonti e dei piccoli terapsidi indeterminati mostrano dimensioni simili (lunghezza del pes < 10 cm) e sono caratterizzati dunque da un simile potenziale di preservazione; questo elemento cruciale consente quindi di operare confronti significativi in termini di abbondanze relative.

L'assenza o l'estrema rarità di orme di anamnioti sembrano riflettere un carattere comune a tutte le icnoassociazioni del Lopingiano conosciute su scala mondiale (Tverdokhlebov et al., 1997; Voigt & Lucas, 2016). È interessante notare come le faune a tetrapodi del Permiano Superiore delle medie-alte latitudini, descritte in Sudafrica e Russia siano dominate da grandi erbivori come i dicinodonti, con i captorinidi molto meno abbondanti (Benton et al., 2004; Smith et al., 2012; Bernardi et al., 2017). Diversamente, le faune coeve delle basse latitudini, come ad esempio quelle caratterizzanti la Formazione Moradi del Nord del Niger e la Formazione Argana del Marocco, mostrano una composizione simile a quella del Bletterbach, con pareiasauri e captorinidi come rappresentanti principali dei rettili erbivori (de Ricqlés & Taquet, 1982; Sidor et al., 2003; O'Keefe et al., 2005; Voigt et al., 2010; Bernardi et al., 2017). I resti scheletrici di captorinidi del Permiano superiore sono stati rinvenuti solo in Sud Africa, Zimbabwe, Niger, Spagna (isole Baleari) e Marocco (Gaffney & McKenna, 1979; Jalil & Dutuit, 1996; Kutty, 1972; Modesto & Smith, 2001; O'Keefe et al., 2005; Liebrecht et al., 2017), mentre le orme fossili provengono esclusivamente dal Marocco e dal Niger (Voigt et al., 2010; Steyer et al., 2007). Una specie russa (Ivakhnenko, 1990), basata su caratteri non diagnostici, è stata considerata come *nomen dubium* da Modesto & Rybczynski (2000). Secondo Modesto & Smith (2001) la distribuzione stratigrafica dei captorinidi del Permiano superiore (cioè *Saurorictus* sp. e la famiglia Moradisaurinae) non va oltre il Tatariano medio (piano russo corrispondente al Wordiano superiore e al Wuchiapingiano basale, vedi Jin Yugan et al., 1997). I captorinidi del Permiano superiore sembrano quindi essere limitati al Wuchiapingiano e distribuiti sull'emisfero meridionale con le uniche eccezioni rappresentate dai siti del Bletterbach e delle Baleari (Liebrecht et al., 2017).

Le stime della diversità faunistica basate sull'icnodiversità possono essere fuorvianti per diversi motivi ben noti, tra cui sicuramente i bias preservazionali e del campionamento. È interessante notare che la diversità dei vertebrati terrestri del Lopingiano (Wuchiapingiano) su scala globale dovrebbe risultare bassa, per via della crisi biotica di fine Guadalupiano (si veda King, 1991; Benton, 1995; Retallack et al., 2006; Sahney & Benton, 2008). La fauna a tetrapodi terrestri del Bletterbach è invece molto ricca e diversificata (Bernardi et al., 2017).

7. RETE TROFICA

I pareiasauri, i terapsidi di piccola e media taglia e i captorinidi erano probabilmente erbivori che si nutrivano di piante fibrose. Il loro meccanismo di nutrizione differisce per una serie di

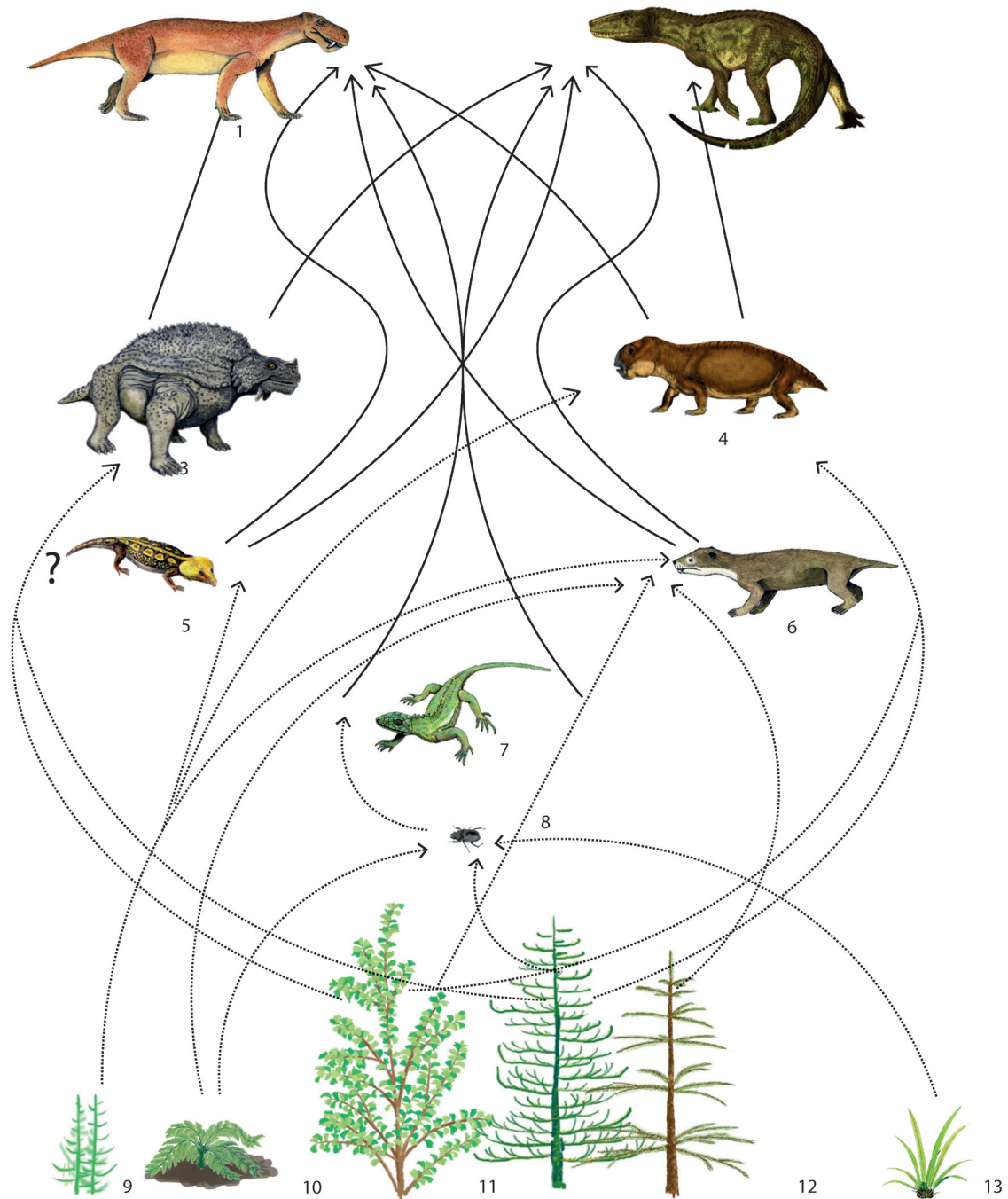


FIG. 7: La rete trofica del biota del Bletterbach, in cui sono mostrate le complesse interazioni tra flora e fauna, dedotte dalle analisi paleontologiche; 1) terapsidi faunivori; 2) archosauromorfi; 3) pareiasauri; 4) terapsidi erbivori; 5) captorinidi; 6) terapsidi indeterminati; 7) neodiapsidi basali; 8) insetti mandibolati; 9) sfenofite; 10) felci con seme; 11) ginkgofite; 12) conifere; 13) taeniopteridi.

FIG. 7: The Bletterbach trophic network; 1) faunivorous therapsids; 2) archosauromorphs; 3) pareiasaurs; 4) herbivorous therapsids; 5) captorhinids; 6) indet. therapsids; 7) basal neodiapsids; 8) mandibulate insects; 9) sphenophytes; 10) seed ferns; 11) ginkgophytes 12) Conifers; 13) taeniopterids.

dettagli, suggerendo diete specifiche per ogni gruppo, sebbene ciò sia alquanto difficile da accertare. I pareiasauri, ad esempio, possedevano denti marginali cuspidati e a forma di foglia (terminazione delle corone a spatola) atti a strappare via e forare piante fibrose (Munk & Sues, 1993; Lee, 1997; Reisz & Sues, 2000). Benché non esistano prove dirette, l'incrocio dei dati relativi alle abbondanze suggeriscono che i pareiasauri potessero nutrirsi di ginkgofite e conifere, presenti nella flora del Bletterbach (Bernardi et al., 2017; Kustatscher et al., questo volume). Altri consumatori primari, come i dicinodonti, potevano diversamente preferire felci e sfenofite (Bernardi et al., 2017). I

captorinidi invece erano muniti di un apparato masticatorio piuttosto complesso, costituito da file multiple di denti crestati, e da un sistema di masticazione fortemente sviluppato (Dodick & Modesto, 1995; Sues & Reisz, 1998; Reisz & Sues, 2000) che consentiva loro di bucare e tritare piante relativamente coriacee come le sfenofite e alcune piante con semi (Benton, 2015). I terapsidi erbivori, i captorinidi e i neodiapsidi venivano probabilmente predati dai grandi consumatori secondari come gli arcosauriformi e i terapsidi, che costituivano la maggior parte dei grandi tetrapodi faunivori, così come testimoniato dalle icnoassociazioni. In modo del tutto inaspettato i resti fossili di

conifere e ovuli di felci con semi (Munk & Sues, 1993) sono stati trovati nella cavità addominale di *Protorosaurus*, suggerendo così una dieta mista almeno per alcuni arcosauriformi del Permiano superiore.

Utilizzando la classificazione proposta da Olson (1996), che raggruppa le comunità ecologiche in tre tipi basati sulla diversità dei tetrapodi erbivori e sul tipo produttività primaria, terrestre o acquatica, quella del Bletterbach sembrerebbe rappresentare una comunità di tipo II (Fig. 7): insetti a parte, i tetrapodi erbivori completamente terrestri formavano il collegamento tra i produttori primari e consumatori secondari (Bernardi et al., 2017). Questo tipo di struttura è paragonabile con quanto visto negli ecosistemi dominati dai dicinodonti del Gondwana meridionale (Olson, 1966).

8. IL CLIMA DEL PERMIANO SUPERIORE

Secondo i più recenti modelli climatici il Permiano fu caratterizzato da una tendenza generale verso un clima più arido, soprattutto nelle zone continentali interne, con conseguenti condizioni semi-aride e aride, tipicamente caratterizzate da forti precipitazioni stagionali (Roscher & Schneider, 2006; Montañez et al., 2007). Condizioni climatiche tropicali sempre umide (*perhumid sensu* Cecil, 2003) e condizioni caldo-temperate (da umide a sub-umide fino a secche *sensu* Cecil, 2003) erano estremamente rare sulla massa continentale principale (Noto, 2011). Tali condizioni sono documentate dalle successioni sedimentarie, come i potenti depositi evaporitici nel Bacino europeo dello Zechstein e i *red-bed* affioranti nel Bacino di Lodève nella Francia meridionale (Schneider et al., 2006).

La formazione Moradi del Niger e la formazione Ikakern del Marocco, per via della loro deposizione nella regione paleoequatoriale della Pangea (Blakey, 2008; Stampfli & Borel, 2004), documentano, per il Permiano superiore, condizioni climatiche simili a quelle delle Alpi meridionali e si differenziano fortemente dalle loro controparti delle alte latitudini (Russia e Sudafrica, Sidor et al., 2005). I modelli climatici indicano che, durante il Permiano superiore, le basse latitudini della Pangea centrale erano caratterizzate da un clima estremamente stagionale e altamente arido, mentre le latitudini più elevate erano contraddistinte da un clima variabile da temperato caldo a temperato freddo (Gibbs et al., 2002; Rees et al., 2002). I dati sedimentologici (Kustatscher et al., 2017), paleobotanici (Kustatscher et al., questo volume e riferimenti in esso inclusi) e l'associazione faunistica qui descritta (si veda anche Bernardi et al., 2017) sono indicativi di condizioni climatiche da semiaride ad aride durante la deposizione dell'Arenaria di Val Gardena, coerenti con il bioma climatico "*tropical summerwet*" di Gibbs et al. (2002) e Rees et al. (2002). I dati qui presentati (discussi in dettaglio da Bernardi et al., 2017), inoltre, testimoniano l'influenza di questa fascia climatica tropicale sull'evoluzione biogeografica dei vertebrati terrestri e spiegano l'affinità delle faune boreali e australi delle alte latitudini e la loro differenza con quelle equatoriali (Sidor et al., 2005).

9. INTERPRETAZIONE TAFONOMICA

La distribuzione delle orme di tetrapodi non è uniforme in tutta la sezione del Bletterbach e rispecchia quella degli orizzonti contenenti resti fossili di piante, anche se le impronte e le

piante raramente si rinvennero nello stesso strato. La maggior parte degli icnofossili sono stati trovati appena sopra e sotto il "Banco a Cefalopodi", in orizzonti che documentano ambienti fluvio-deltizi e pianie alluvionali. Nella successione dei *red-beds* del Bacino del Karoo (Sud Africa) la maggior parte delle impronte fossili scoperte si sono conservate in condizioni del tutto simili (Smith, 1993). I *red-beds* delle Robledo Mountains (*sensu* Lucas et al., 2013; Permiano inferiore Nuovo Messico) sono un altro esempio ben documentato di depositi di pianura costiera con resti fossili di tetrapodi e piante, formati in condizioni climatico-ambientali simili a quelle del Bletterbach (Voigt et al., 2013).

L'ampia distribuzione degli icnogeneri *Pachypes* (Figs 5b–c) e *Rhynchosauroides*, trovati alla base e al top della successione del Bletterbach, merita di essere discussa e spiegata. Il range stratigrafico degli icnogeneri è infatti controllato dall'alto potenziale di conservazione di questi due tipologie di orma, se paragonato a quello di tutti gli altri icnotaxa. *Pachypes* ha un potenziale di conservazione estremamente elevato per le sue grandi dimensioni e per la profondità delle sue impressioni. *Pachypes dolomiticus* è, infatti, l'orma con dimensioni assolute più grandi trovata nella sezione, variabile in larghezza da 5 a 50 cm, e lasciata da grandi rettili erbivori (Pareiasauri). D'altro canto gli esemplari di *Rhynchosauroides*, che sono di gran lunga i più comuni nella successione, devono la loro alta frequenza all'abbondanza e all'estrema mobilità dei consumatori primari (piccoli rettili neodiapsidi) che le hanno prodotte.

L'abbondanza e la diversità delle orme fossili aumenta in modo consistente circa 75 m sopra la base della sezione. Come testimoniato dalle caratteristiche sedimentologiche e dalla Flora A (incluse le caratteristiche delle cuticole; si veda Kustatscher et al., 2017 per maggiori approfondimenti), la prima ingressione del *Bellerophon Sea* ha determinato lo sviluppo di un ambiente più umido vicino alla costa, sebbene ancora influenzato dalle condizioni climatiche generali e/o dall'effetto della vicinanza alla costa. Questo potrebbe condurre ad una duplice interpretazione della fauna a vertebrati del Bletterbach: (i) l'abbondanza documentata potrebbe rappresentare solo parzialmente il segnale reale, per cui un ambiente più umido potrebbe aver sostenuto una fauna più diversificata, come nel caso delle regioni inter-tropicali; (ii) il segnale è influenzato da fattori abiotici, quali potenziale di conservazione e processi tafonomici.

Lo sviluppo di una piana fluviale distale a seguito della trasgressione marina favorisce apparentemente la conservazione delle impronte. Secondo Lockley (1991), gli ambienti costieri e tidali sono ideali per la preservazione, al contrario dei sistemi fluviali interni. Numerose tracce e piste di tetrapodi sono state tuttavia descritte nei *red-beds* silicoclastici delle formazioni Abo e Robledo Mountains del Permiano inferiore (New Mexico, USA).

La deposizione della Abo Formation ha avuto luogo in un clima semiarido, nel contesto di una estesa pianura alluvionale che variava da costiera nella costa sud-occidentale del New Mexico meridionale (linea di costa dell'Huaco Seaway), fino ad ambienti intermedi tra la piana costiera, l'entroterra e le zone montuose nella parte centrale e completamente continentale nel settore settentrionale (Lucas et al., 2013; Voigt & Lucas, 2016). È interessante notare come le impronte riferite in letteratura a seymouriamorfi e diadectomorfi (ad es. *Amphisauropus*, *Ichniotherium*) siano più comuni nella parte settentrionale e centrale (Hunt & Lucas, 1998; Hunt et al., 2005a, b; Lucas & Spielmann, 2009), e alcune tracce di diadectomorfi siano invece limitate all'entroterra (Hunt & Lucas, 1998; Hunt et al., 2005a).

I *red-beds* delle Robledo Mountains si depositarono invece su una piana alluvionale costiera durante un periodo in cui si alternavano fasi umide e secche, all'interno delle facies continentali prive di qualsiasi influenza marina o tidale (Voigt et al., 2013). Nella sezione del Bletterbach, l'energia crescente all'inizio della fase regressiva, documentata dai livelli appena sopra il "Banco a Cefalopodi", consentì probabilmente il seppellimento rapido delle impronte e, quindi, la loro conservazione (Smith, 1993). Questo potrebbe spiegare la massima abbondanza e diversità delle impronte registrate nel sito 4 di Ceoloni et al. (1988). Inoltre, sebbene la maggior parte delle impronte siano state trovate intorno al "Banco a Cefalopodi", altre parti della sezione sembrano confermare questa interpretazione. Poiché l'energia dell'ambiente diminuisce, dall'inizio della sequenza Lo 3 alla *maximum flooding surface*, le orme scompaiono dalla sequenza, a seguito della diminuzione del loro potenziale di conservazione.

Le orme appaiono nuovamente appena sopra l'orizzonte a nautiloidi, dove la sequenza Lo 3 entra nella sua fase regressiva. Nessun cambiamento climatico importante è documentato nella sequenza tra gli orizzonti ricchi in e quelli poveri in fossili. Ad esempio, gli studi palinologici effettuati da Paola Pittau (in Massari et al., 1988, 1994) non evidenziano alcun aumento significativo dell'abbondanza di spore lungo la sequenza stratigrafica del Bletterbach. Le faune più diversificate, documentate costantemente nelle fasi iniziali dei cicli regressivi, nella nostra interpretazione sono il risultato del rapido seppellimento delle impronte a seguito dell'aumento di energia e sono quindi meglio spiegate dal potenziale di conservazione più alto piuttosto che da fattori biotici.

Un'interessante quesito è tuttavia il motivo per il quale non sono mai stati trovati scheletri nella Gola del Bletterbach. Smith (1993) ha dimostrato che la maggior parte dei resti osteologici trovati nel bacino del Karoo si sono preservati all'interno di depositi di piana fluviale prossimale. In questi ambienti si creavano, infatti, le condizioni ottimali per il seppellimento e quindi per la preservazione di resti scheletrici di tetrapodi di piccole e medie dimensioni (Smith, 1993). Nella Gola Bletterbach, le facies fluviali prossimali sono documentate solo da pochi metri di sedimenti alla base della sequenza Lo 2.

Dati gli scarsi affioramenti corrispondenti a questo intervallo, risulta dunque alquanto improbabile rinvenire resti scheletrici di tetrapodi nella successione del Bletterbach. L'assenza di resti osteologici in altre porzioni della sezione potrebbe anche essere spiegata dal clima secco che ha caratterizzato gran parte dell'intervallo durante la deposizione dell'Arenaria di Val Gardena; le ossa potrebbero essere state esposte e profondamente alterate per lunghi periodi (Behrensmeyer, 1978).

È altrettanto plausibile che le ossa siano state effettivamente sepolte ma che non siano diventate fossili perché i suoli della piana alluvionale, come suggerisce la nostra interpretazione sedimentologica, erano per la maggior parte troppo alcalini per consentire la conservazione delle ossa, possibile solo in un ristretto intervallo di condizioni di pH (Pate et al., 1989; Smith, 1993a; Benison et al., 1998).

10. BIOGEOGRAFIA DEL PERMIANO SUPERIORE

È opinione comune che la fauna a vertebrati terrestri fosse piuttosto omogenea durante il Permiano superiore (Rage, 1988; Sues & Boy, 1988; Milner, 1993; Dilkes & Reisz, 1996). I dicinodonti

ad esempio raggiunsero durante questo periodo una distribuzione che copriva l'intera Pangea (King, 1988, 1992), essendo stati rinvenuti i loro resti sia nel Gondwana che nel Laurussia (Fröbisch, 2009; Kurkin, 2011). Altri autori hanno fornito evidenze di provincialismo delle faune a vertebrati terrestri del Lopingiano, con o senza endemismo (Modesto et al., 1999; Modesto & Rybczynski, 2000; Angielczyk & Kurkin, 2003; Abdala & Allinson, 2005; Angielczyk, 2007; Germain, 2010; Sidor et al., 2013; Angielczyk et al., 2014; Huttenlocker & Sidor, 2016; Huttenlocker et al., 2015). Molti di questi autori hanno concluso che l'omogeneità faunistica del Permiano superiore sia un concetto troppo semplificato (Sidor et al., 2005). Temnospondili e lepospondili svilupparono ad esempio un alto livello di endemismo (Sidor et al., 2005; Steyer et al., 2006; Germain, 2010), mentre i dicinodonti emidopodi ed endotiodonti furono ristretti alle regioni del Sud Africa, Tanzania, Zambia, India, Mozambico e Brasile (Fröbisch, 2009; Kurkin, 2011). Se confrontati a livello di specie e genere, nessuno dei dicinodonti del Permiano della Russia è stato trovato nel Gondwana e viceversa. L'endemismo fu probabilmente basso durante il Permiano inferiore, almeno nella fascia tropicale (Cisneros et al., 2015), e aumentò invece nel Permiano medio e superiore, come conseguenza del riscaldamento e dell'inaridimento del clima che caratterizzarono tutta la Pangea (Steyer et al., 2006), quando la distribuzione delle faune divenne controllata maggiormente dalla differenziazione latitudinale delle regioni climatiche (Sidor et al., 2005). Un pattern simile è stato proposto per le associazioni floristiche (Willis & McElwain, 2014). Come può un confronto a scala di ecosistema sostenere o cambiare queste ipotesi? Bernardi et al. (2017) hanno proposto un'analisi sulla composizione generale degli ecosistemi, particolarmente sull'abbondanza relativa ad alto rango tassonomico (diversamente dall'approccio *alpha level* adottato in altri lavori; e.g., Fröbisch, 2009; Sidor et al., 2013; Benton, 2016). La scelta di utilizzare gruppi di alto rango tassonomico è stata dettata dalla scala dell'obiettivo e dalla risoluzione dei nostri dati di origine. Ad esempio i dati icnologici possono essere affidabili solo ad alti ranghi tassonomici, e le ipotesi sulle diete sono disponibili in letteratura solo per i gruppi di elevato rango (Munk & Sues, 1993; Dodick & Modesto, 1995; Lee, 1997; Cox, 1998; Sues & Reisz, 1998; Wilson & Carrano, 1999; Reisz & Sues, 2000; Carrano & Wilson, 2001; Roopnarine et al., 2007; Smith et al., 2012; Smith et al., 2015; Bernardi et al., 2016). Mettendo in relazione le composizioni faunistiche e la latitudine sono stati osservati alcuni trend principali (Bernardi et al., 2017; Fig. 7). Le associazioni più diversificate sono quelle delle medie e basse latitudini, mentre quelle delle alte latitudini (Junggar e Karoo), sebbene molto ricche in fossili, mostrano una biodiversità decisamente inferiore. Questo tipo di pattern deriva dal fatto che, considerando i taxa ad alto rango tassonomico, le comunità delle più alte latitudini sono dominate da un limitato numero di gruppi, come i dicinodonti, i gorgonopsidi e i terocefali, mentre le associazioni delle basse latitudini sono composte da un mixing di terapsidi, superstiti di cladi tipici del Permiano inferiore (in particolare captorinidi e alcuni temnospondili), da terapsidi, e dai primi rappresentanti di taxa più comuni nelle associazioni del Triassico, a seguito dell'estinzione di massa di fine Permiano (e.g., gli arcosauriformi, testimoniati dalle orme dell'associazione del Bletterbach) (Bernardi et al., 2017).

Rees (2002) ha ipotizzato che la massima diversità floristica sia spostata dalle basse latitudini alle medie e alte latitudini proprio durante il Permiano superiore. Dato lo scarso numero di esemplari rinvenuti negli ecosistemi terrestri del Permiano













	Pararertili 	Captorinidi 	Terapsidi erbivori 	Terapsidi faunivori 	Terapsidi indet. 	Seymouriamorfi 	Neodiapsidi 	Arcosauromorfi 	Anfibi 	Reptiliomorfi indet. 	Amnioti basali 	Sinapsidi 
Junggar 40° N			83%						11%			
S-Urali 28-34° N	15%		5%	15%		17%			47%	1%		
Ordos 27-34° N	47%	5%	1%	40%	5%				7%			
Alpi m. 0-5° N	38%	36%	1%	4%	2%		42%	2%			2%	4%
Marocco 0-5° N	18%	36%					18%	10%	18%			
Niger 10-20° N	38%		80%	7%	4%		4%		11%			
Tanzania 55° S												
Malawi 55° S			47%	44%					9%			
Zambia 50-60° N	2,7%	0,1%		16%					0,4%			
India 55-60° N		2%	90%	8%								
Karoo 60-65° N	1,7%		92%	5,4%				0,2%	0,3%			

FIG. 8: Composizione faunistica e abbondanze relative dei 14 ecosistemi terrestri del Permiano superiore più conosciuti, rispetto alla paleolatitudine. Il gradiente latitudinale del Lopingiano mostra una diminuzione verso i poli della diversità dei tetrapodi ad alto rango tassonomico.

FIG. 8: Faunal composition and the relative abundance of the 14 best-documented Late Permian ecosystems plotted against paleolatititude. A polarward decrease in tetrapod diversity (at high taxonomic level) highlights the existence of a clear latitudinal diversity gradient.

superiore è difficile capire se questo “spostamento” geografico derivi da bias preservazionali, dalla mancanza di un campionamento adeguato (come osservato da Prevec et al., 2010) o, piuttosto, rappresenti un vero e proprio pattern ricavabile empiricamente. La crescente conoscenza della diversità faunistica del Niger (Sidor et al., 2005; Smith et al., 2015) e del biota del Bletterbach forniscono tuttavia la testimonianza di un’alta biodiversità negli ecosistemi delle basse latitudini (cf. Rees, 2002). L’abbondanza relativa dei tre maggiori gruppi di erbivori, dicinodonti, pareiasauri e captorinidi è chiaramente ben strutturata (Bernardi et al., 2017). La più alta percentuale di dicinodonti erbivori nelle associazioni si rileva alle alte paleolatitudini: 80% nel Bacino dello Junggar in Cina, 92% in India, e 75–95% in Sud Africa. Per contro le più basse percentuali, inclusa la loro totale assenza, si osservano nelle regioni tropicali e subtropicali, con poche eccezioni, come ad esempio le possibili tracce di dicinodonti del Bletterbach (2%) e i pochi esemplari di Scozia, Cina meridionale e Laos (Conti et al., 1977; Newton, 1893; Benton & Walker, 1985; Bercovici et al., 2012). King (1992) suggerisce che i dicinodonti si adattarono a sfruttare le componenti della flora gondwaniana, ma la loro presenza in Laurussia, in particolar modo in Russia e in Cina, indica che questo non fu il solo fattore che determinò la loro distribuzione (Angielczyk & Sullivan, 2008). Se si sovrappone la distribuzione e l’abbondanza relativa dei dicinodonti alla paleobiogeografia della flora del Permiano superiore ci si accorge come questa rispecchi la distribuzione delle flore Gondwaniana e Angarana (Cuneo, 1996; Cox, 1998). Rees et al. (2002) hanno infatti ipotizzato che le flore dominate da *Glossopteris* (Gondwana) e *Cordaites* (Angara) rappresentassero dei possibili analoghi ecologici, sebbene

la confusione tassonomica che circonda il genere *Cordaites* del Permiano superiore (Taylor et al., 2009) renda difficile la verifica di tale ipotesi.

Un vincolo di tipo climatico sembrerebbe cruciale: i dicinodonti erano meglio adattati ai climi temperati freschi, ad esempio i *‘Desert cold’* e *‘Steppe Cold’* di Roscher et al. (2008), dove prosperavano i boschi a glossopteridi o conifere con sottoboschi a sfenofite e felci (Bernardi et al., 2017). I pareiasauri mostrano una distribuzione che va dal Sud-Africa (2–3%) alla Russia (14–19%), ma risultano particolarmente abbondanti negli ecosistemi delle zone tropicali ed equatoriali come il Bacino dell’Ordos della Cina settentrionale (47%), il Bletterbach dell’Italia nord-orientale (38%), il Marocco (18%) e il Niger (55%) (Fig. 8). Come accennato precedentemente, i pareiasauri si nutrivano probabilmente di piante fibrose (Munk & Sues, 1993; Lee, 1997; Reisz & Sues, 2000). Smith et al. (2015) hanno ipotizzato che i pareiasauri del Karoo si cibassero con tutta probabilità di lycopodi e sfenofite che proliferavano lungo i canali delle piane tidali. Questi due gruppi di piante sono scarsamente rappresentati alle basse latitudini della Pangea centrale (Niger, Marocco e Alpi meridionali) dove i pareiasauri dominavano gli ecosistemi. In queste regioni geografiche prevaleva una flora Euramericana, dove ginkgofite e conifere costituivano probabilmente la maggior parte delle piante fibrose. In sintesi, la distribuzione dei pareiasauri ben si correla, seppur in maniera non perfetta, con la distribuzione dei boschi a conifere e ginkgofite che si svilupparono nei climi caldi e umidi della Pangea equatoriale e subequatoriale (*‘Tropics seasonal’* e *‘Temperate seasonal’* di Roscher et al., 2008) (Bernardi et al., 2017).

La distribuzione dei captorinidi è molto simile a quella dei

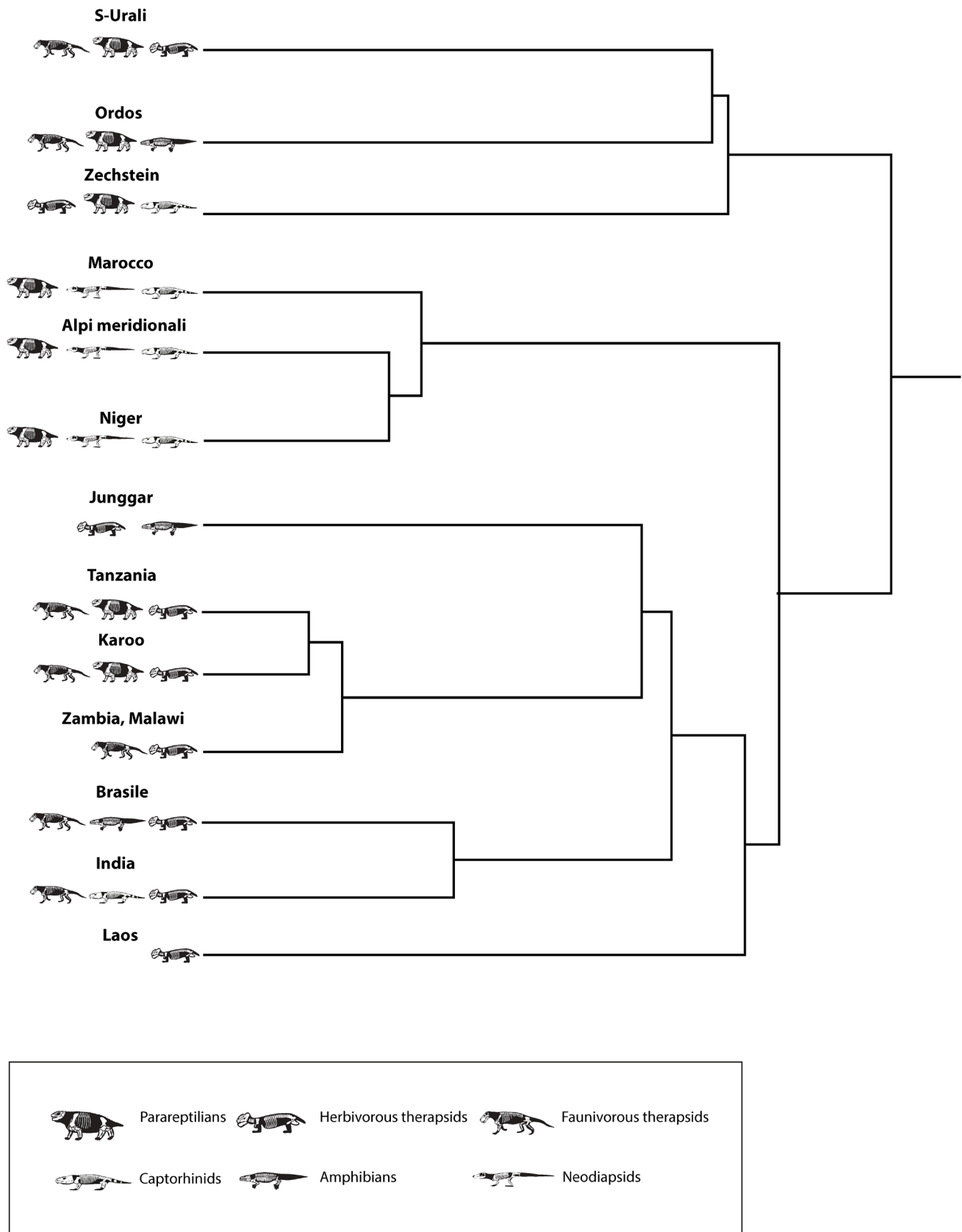


FIG. 9: Affinit  faunistica riscontrata nei 14 ecosistemi terrestri del Permiano superiore pi  conosciuti, basata sull'abbondanza dei differenti gruppi di tetrapodi. L'analisi dei cluster mostra un pattern speculare rispetto all'equatore, principalmente guidato da vincoli latitudinali e climatici.
FIG. 9: Faunistic affinity of the best-known 14 Late Permian terrestrial ecosystems based on the abundance of the different tetrapod groups. Cluster analysis shows a similar pattern in the two hemispheres linked to latitudinal and climatic constraints.

pareiasauri, con i primi che costituiscono una percentuale apprezzabile della diversità faunistica degli ecosistemi di Marocco (36%), Niger (21%) e Bletterbach (5%) (Bernardi et al., 2017; Fig. 8). Al pari dei pareiasauri, i captorinidi si cibavano prevalentemente di piante molto fibrose (Dodick & Modesto, 1995; Hotton et al., 1997; Reisz & Sues, 2000), come le sfenofite e felci con seme (Benton et al., 2004). Le felci con seme sono ben rappresentate nel Bletterbach ma non nelle associazioni floristiche di Niger e Marocco, sebbene queste ultime siano ancora poco conosciute (Bernardi et al., 2017). In particolare, pareiasauri e captorinidi mostrano un pattern simile di abbondanza relativa in questi ecosistemi (Bernardi et al., 2017). La loro co-presenza in un numero apprezzabile di ecosistemi delle basse latitudini suggerisce l'occupazione di differenti nicchie ecologiche nei rispettivi paleoambienti. Di contro i captorinidi erano sempre più abbondanti dei dicinodonti e degli altri terapsidi in questi ecosistemi, il che indica una probabile competizione o una preferenza per differenti tipi di piante. Quando sovrapposta alle zone climatiche, la distribuzione dei captorinidi ben si correla con le condizioni aride e semi-aride del bioma umido tropicale, i cosiddetti 'Tropics seasonal' e 'Desert hot' of Roscher et al. (2008), dove potevano nutrirsi di pteridosperme e conifere.

I tetrapodi carnivori, presumibilmente meno dipendenti dalla distribuzione delle piante, mostrano dei pattern di distribuzione decisamente meno chiari (Bernardi et al., 2017; Fig. 8). I faunivori, inclusi quelli con dieta specializzata su tetrapodi, pesci o insetti, sono molto più abbondanti negli ecosistemi delle basse latitudini. Il rapporto tra erbivori e carnivori è circa 1:1 negli ecosistemi di Marocco, Ordos e Alpi meridionali e circa 3:1 nell'ecosistema del Niger (Bernardi et al., 2017). Il rapporto erbivori-carnivori cresce fortemente negli ecosistemi delle alte latitudini, raggiungendo, ad esempio, un valore di 5:1 nella Zona di Associazione a *Cistecephalus* del Bacino del Karoo, e 8:1 nella fauna dell'Upper Madumabisa del Bacino dello Junggar. La fauna degli Urali meridionali, essendo dominata essenzialmente da anfibi, mostra una grande predominanza di piscivori. La scarsa abbondanza di erbivori a confronto degli erbivori negli ecosistemi delle basse latitudini ricorda quanto osservato per gli ecosistemi del Permiano inferiore (Olson, 1966; Hotton et al., 1997; Reisz & Sues, 2000). La transizione ad associazioni moderne e strutturate, caratterizzate dalla grande abbondanza di tetrapodi erbivori, si ritiene generalmente sia avvenuta durante il Permiano superiore (e.g., Olson, 1966). Bernardi et al. (2017) hanno inoltre sottolineato come le associazioni del Permiano inferiore, caratterizzate da una larga presenza di tetrapodi erbivori, suggeriscano che questa transizione si sia protratta e che la nostra visione delle associazioni tipiche per i differenti intervalli temporali sia fortemente influenzata dai pattern di campionamento geografico.

L'analisi della distribuzione dei tetrapodi sulle terre emerse del Lopingiano (considerando sia resti scheletrici che orme) hanno mostrato una chiara diminuzione verso i poli della biodiversità a tetrapodi (Bernardi et al., 2017). I tropici, in particolare, hanno probabilmente agito sia da culla che da museo della biodiversità, con le associazioni tropicali composte da un mix costituito da superstiti del Permiano inferiore, ad esempio alcuni temnospondili e captorinidi, dai primi rappresentanti di gruppi dominanti del Triassico, principalmente gli arcosauriformi, e da taxa contemporanei presenti anche alle alte latitudini, come terapsidi e pareiasauri (Bernardi et al., 2017). Infine nell'interpretazione dei risultati qui presentati è necessario prendere

in seria considerazione i problemi relativi al campionamento. Il record a tetrapodi del Permiano superiore ha una distribuzione discontinua e molte associazioni sono estremamente sotto-campionate se paragonate ad aree ben studiate come il Bacino del Karoo. L'alta diversità riscontrata nelle associazioni delle basse latitudini, nonostante lo scarso campionamento, suggerisce che le composizioni osservate possano rispecchiare pattern reali a grande scala.

11. CONCLUSIONI

Il biota del Bletterbach nelle Alpi meridionali fornisce un record unico di quella che doveva essere la vita terrestre nel Permiano superiore a latitudini equatoriali (Bernardi et al., 2017). La maggior parte delle orme di vertebrati sono state trovate immediatamente al di sopra e al di sotto delle superfici di *maximum flooding*, in orizzonti che documentano ambienti fluviali distali (circalitoranei). Questa distribuzione potrebbe essere spiegata dallo sviluppo di un ambiente più umido che poteva sostenere una fauna più diversificata e/o dal maggiore potenziale di conservazione delle impronte durante le fasi regressive. Considerata la distribuzione e l'abbondanza sia di orme che di piante fossili nella sezione Bletterbach, il modello osservato sembra essere meglio spiegato dai processi tafonomici e dal potenziale di conservazione legati alle variazioni del livello del mare.

L'ecosistema era dominato dai rettili erbivori come i grandi pareiasauri e i piccoli captorinidi. Questa composizione faunistica è simile a quella di altre associazioni delle basse latitudini, come quelle del Marocco o del Niger, che supportano la presenza di un bioma tropicale distinto da quelli delle alte latitudini (Sud Africa, Russia). L'associazione a tetrapodi ricostruita per il Bletterbach supporta l'ipotesi che durante il Permiano superiore le associazioni più diversificate fossero quelle delle medie e basse latitudini. Gli ecosistemi delle alte latitudini, sebbene molto ricchi in fossili (Cina settentrionale e Sud Africa), sono infatti molto meno diversificati, essendo dominati da un ristretto numero di terapsidi, mentre quelli delle basse latitudini sono composti da un mix di terapsidi, captorinidi, temnospondili e arcosauriformi (Bernardi et al., 2017).

Il vincolo climatico sembra essere stato cruciale per la distribuzione dei tre gruppi principali di erbivori del Lopingiano. I dicinodonti erano ben adattati ai climi temperati freschi dove dominavano i boschi a glossopteridi/conifere con sottoboschi di sfenofite/felci. I pareiasauri avevano invece una distribuzione geografica che ben si correla con i boschi a conifere e ginkgofite che si svilupparono nei climi caldi e temperati della zona equatoriale e sub-equatoriale della Pangea. La distribuzione dei captorinidi mostra infine un pattern simile a quello dei pareiasauri e ben si correla con le condizioni semi-aride e aride del bioma tropicale umido, dove questi probabilmente si cibavano di piante quali le pteridosperme e le conifere (Bernardi et al., 2017).

Il clima, la latitudine e l'evoluzione tettonica hanno controllato la natura dei differenti ecosistemi analizzati. Gli ecosistemi del Gondwana settentrionale (Marocco, Niger), ad esempio, hanno maggiori affinità con gli ecosistemi Euramericani (Alpi Meridionali, Zechstein, Urali meridionali) che con quelli del Gondwana meridionale (Karoo-type, India, Brasile) (Bernardi et al., 2017). In generale, procedendo verso i poli, il gradiente di diversità latitudinale del Lopingiano è caratterizzato da una diminuzione della diversità delle faune a tetrapodi di alto ran-

go tassonomico (Bernardi et al., 2017). Le associazioni tropicali includono gli ultimi 'superstiti' del Permiano inferiore (e.g., temnospondili, captorinidi), i primi rappresentanti di gruppi predominanti nel Triassico (ad es. gli arcosauriformi), e taxa contemporanei rappresentati anche nelle associazioni delle alte latitudini (e.g., terapsidi e pareiasauri). L'insieme di queste evidenze suggerisce come i tropici agirono sia da culla (area con elevati tassi di speciazione) che da museo (area con bassi tassi di estinzione) della biodiversità (Bernardi et al., 2017).

RINGRAZIAMENTI

Gli autori desiderano inoltre ringraziare Evelyn Kustatscher, Matthias Franz, Torsten Wappler, Conrad C. Labandeira, Christoph Hartkopf-Fröder, Johanna H.A. Van Konijnenburg-van Cittert, Bandon Peacock, Kenneth Angielczyk, Riccardo Tomasoni, Christian Weber per la raccolta e l'analisi dei dati. Gli autori ringraziano inoltre Umberto Nicosia per la revisione critica del lavoro e per i preziosi suggerimenti forniti.

BIBLIOGRAFIA

- Abel, O. (1926): Der erste Fund einer Tetrapodenfährte in der unteren alpinen Trias. – *Paläontologische Zeitschrift*, 7: 22–23.
- Abel, O. (1929): Eine Reptilienfährte aus dem Oberen Perm (Grödener Sandstein) der Gegend von Bozen in Südtirol. – *Palaeobiologica*, 2: 1–14.
- Abdala, F., Allinson, M. (2005): The taxonomic status of *Parathrinaxodon proops* (Therapsida: Cynodontia), with comments on the morphology of the palate in basal cynodonts. – *Palaeontologia Africana*, 41: 45–52.
- Angielczyk, K.D. (2007): New specimens of the Tanzanian dicynodont "*Cryptocynodon parringtoni*" von Huene, 1942 (Therapsida, Anomodontia), with an expanded analysis of Permian dicynodont phylogeny. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27: 116–131.
- Angielczyk, K.D., Kurkin, A.A. (2003): Phylogenetic analysis of Russian Permian dicynodonts (Therapsida: Anomodontia) implications for Permian biostratigraphy and Pangaeian biogeography. – *Zoological Journal of the Linnean Society London*, 139: 157–212.
- Angielczyk, K.D., Steyer, J.S., Sidor, C.A., Smith, R.M.H., Whatley, R.L., Tolan, S. (2014b): Permian and Triassic dicynodont (Therapsida: Anomodontia) faunas of the Luangwa Basin, Zambia: taxonomic update and implications for dicynodont biogeography and biostratigraphy. – In: Kammerer, C.F., Angielczyk, K.D., Fröbisch, J. (eds), *Early Evolutionary History of the Synapsida*, pp. 93–138, Dordrecht, Springer.
- Angielczyk, K.D., Sullivan, C. (2008): *Diictodon feliceps* (Owen, 1876), a dicynodont (Therapsida, Anomodontia) species with a Pangaeian distribution. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28: 788–802.
- Avanzini, M., Tomasoni, R., (2004): Giornate di paleontologia (2004): Bolzano 21-23 maggio 2004, Guida all'escursione: La gola del Bletterbach. *Studi Trentini di Scienze Naturali*. – *Acta Geologica*, 79: 1–34.
- Avanzini, M., Bargossi, G.M., Borsato, A., Castiglioni, G.M., Cucato, M., Morelli, C., Prosser, G., Sapelza, A., (2007): Note illustrative della Carta Geologica d'Italia, foglio 026. Appiano. Servizio Geologico d'Italia, APAT, Access Publisher, Rome.
- Avanzini, M., Bernardi, M., Nicosia, U. (2011): The Permo-Triassic tetrapod faunal diversity in the Italian Southern Alps. – In: Dar I.A., and Dar M.A. (eds), *Earth and Environmental Sciences*, pp. 591–608, InTech.
- Behrensmeyer, A.K. (1978): Taphonomic and ecologic information from bone weathering. – *Paleobiology*, 4: 150–162.
- Benison, K.C., Goldstein, R.H., Wopenka, B., Burruss, R.C., Pasteris, J.D. (1998): Extremely acid Permian lakes and ground waters in North America. – *Nature*, 392: 911–914.
- Benton, M.J. (1995): Diversification and extinction in the history of life. – *Science*, 268: 52–58.
- Benton, M.J. (2015): *Vertebrate Palaeontology*, 4th Edition. – 468 pp. Wiley Blackwell.
- Benton, M.J. (2016): The Chinese pareiasaurs. – *Zoological Journal of the Linnean Society London*, 177: 813–853.
- Benton, M.J., Tverdokhlebov, V.P., Surkov, M.V. (2004): Ecosystem remodelling among vertebrates at the Permian–Triassic boundary in Russia. – *Nature*, 432: 97–100.
- Benton, M.J., Walker, A.D. (1985): Palaeoecology, taphonomy and dating of Permo-Triassic reptiles from Elgin, north-east Scotland. – *Palaeontology*, 28: 207–234.
- Bercovici, A., Bourquin, S., Broutin, J., Steyer, J.-S., Battail, B., Vèran, M., Vacant, R., Khenthavong, B., Vongphamany, S. (2012): Permian continental paleoenvironments in Southeastern Asia: New insights from the Luang Prabang Basin (Laos). – *Journal of Asian Earth Sciences*, 60: 197–211.
- Bernardi, M., Klein, H., Petti, F.M., Ezcurra, M.D. (2015): The origin and early radiation of Archosauriforms: Integrating the skeletal and footprint record. – *PLoS ONE*, 10(6): e0128449.
- Bernardi, M., Petti, F.M., Pinuela, L., Garcia-Ramos, J.C., Avanzini, M., Lockley, M.G. (2016): The Mesozoic vertebrate radiation in terrestrial settings. – In: Mangano, G., Buatois, L. (eds), *The Trace-Fossil Record of Major Evolutionary Events, Volume 2: Mesozoic and Cenozoic*. Topics in Geobiology, pp. 135–177, Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Bernardi, M., Petti, F.M., Kustatscher, E., Franz, M., Hartkopf-Fröder, C., Labandeira, C.C., Wappler, T., van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., Peacock, B.R., Angielczyk, K.D. (2017): Late Permian (Lopingian) terrestrial ecosystems: A global comparison with new data from the low latitude Bletterbach Biota. – *Earth-Science Reviews*, Available online 9 October 2017, 175: 18–43. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2017.10.002>.
- Blakey, R.C. (2008): Gondwana paleogeography from assembly to breakup – A 500 my odyssey. – *Geological Society of America Special Papers*, 441: 1–28.
- Bosellini, A., Hardie, L.A. (1973): Depositional theme of a marginal marine evaporite. – *Sedimentology*, 20: 5–27.
- Carrano, M.T., Wilson, J.A. (2001): Taxon distributions and the tetrapod track record. – *Paleobiology*, 27: 564–582.
- Cassinis, G., Cortesogno, L., Gaggero, L., Massari, F., Neri, C., Nicosia, U., Pittau, P. (1999): Stratigraphy and facies of the Permian deposits between Eastern Lombardy and the Western Dolomites. – *Field Trip Guidebook, International Field Conference of "The Continental Permian of the Southern Alps and Sardinia (Italy). Regional Reports and General Correlations"*.
- Cecil, C.B. (2003): The Concept of Autocyclic and Allocyclic Controls on Sedimentation and Stratigraphy, Emphasizing the Climatic Variable. – *SEPM Special Publications*, 77, pp. 13–20.

- Ceoloni, P., Conti, M.A., Mariotti, N., Mietto, P., Nicosia, U. (1988): Tetrapod footprint faunas from Southern and Central Europe. – *Zeitschrift für Geologische Wissenschaften*, 16: 895–906.
- Cisneros, J.C., Marsicano, C., Angielczyk, K.D., Smith, R.M.H., Richter, M., Fröbisch, J., Kammerer, C.F., Sadleir, R.W. (2015): New Permian fauna from tropical Gondwana. – *Nature Communications*, 6: 8676.
- Citton, P., Nicolosi, I., Carluccio, R., Nicosia, U. (2016): Unveiling trampling history through trackway interferences and track preservational features: a case study from the Bletterbach gorge (Redagno, Western Dolomites, Italy). – *Palaeontologia Electronica*, 19.2.20A: 1–20.
- Citton, P., Carluccio, R., Nicolosi, I., Nicosia, U. (2017): Re-evaluation of *Chelichnus tazelwurmi*, a non mammalian therapsid-grade track from the Upper Permian Arenaria di Val Gardena. – *Historical Biology*, 1–19.
- Clement-Westerhof, J.A. (1984): Aspects of Permian palaeobotany and palynology. IV. The conifer *Ortiseia* Florin from the Val Gardena Formation of the Dolomites and the Vicentinian Alps (Italy) with special reference to a revised concept of the Walchiaceae (Göppert) Schimper. – *Review of Palaeobotany and Palynology*, 41: 51–166.
- Clement-Westerhof, J.A. (1986): Two peculiar types of coniferous ovuliferous fructifications from the Val Gardena Formation of the Dolomites and the Vicentinian Alps – a preliminary account. – *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 86: 89–100.
- Clement-Westerhof, J.A. (1987): Aspects of Permian palaeobotany and palynology. VII: The Majoniaceae, a new family of late Permian conifers. – *Review of Palaeobotany and Palynology*, 52: 357–402.
- Conti, M.A., Fontana, D., Mariotti, N., Massari, F., Nicosia, U., Pasini, M., Pittau, P. (1986): The Bletterbach-Butterloch section (VGS and *Bellerophon* Formation). – In: Italian IGCP 203 Group (eds), Permian and Permian-Triassic Boundary in the South-Alpine Segment of the Western Tethys, pp. 91–110, *Tipolitographica Commerciale Pavese*, Pavia.
- Conti, M.A., Leonardi, G., Mariotti, N., Nicosia, U. (1975): Tetrapod footprints, fishes and molluscs from the Middle Permian of the Dolomites (N. Italy). – *Memorie Geopaleontologiche dell'Università di Ferrara*, 3: 141–150.
- Conti, M.A., Leonardi, G., Mariotti, N., Nicosia, U. (1977): Tetrapod footprints of the “Arenarie di Val Gardena” (North Italy). Their paleontological, stratigraphic and paleoenvironmental meaning. – *Paleontographica Italica*, 70: 1–91.
- Conti, M.A., Leonardi, G., Mariotti, N., Nicosia, U. (1979): Nuovo contributo alla stratigrafia delle “Arenarie di Val Gardena”. – *Memorie della Società Geologica Italiana*, 20: 357–363.
- Conti, M.A., Leonardi, G., Mariotti, N., Nicosia, U. (1980): A review of a group of Permian Tetrapod footprints from northern Italy. – *Memorie di Scienze Geologiche*, 34: 143–152.
- Conti, M.A., Leonardi, G., Mariotti, N., Nicosia, U. (1987): Sobre uma nova localidade com icnofauna de reptéis do Permiano Superior na formação Arenarie di Val Gardena nos arredores de Redagno (Bolzano, Italia). – *Anais do Xesimo Congresso Brasileiro do Paleontologia*, 1: 319–331.
- Cox, C.B. (1998): The jaw function and adaptive radiation of the dicynodont mammal-like reptiles of the Karoo Basin of South Africa. – *Zoological Journal of the Linnean Society London*, 122: 349–384.
- Cuneo, N.R. (1996): Permian phytogeography in Gondwana. – *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 125: 75–104.
- Demathieu, G., Demathieu, P. (2004): Chirotheria and other ichnotaxa of the European Triassic. – *Ichnos*, 11: 79–88.
- Dilkes, D.W., Reisz, R.R. (1996): First record of a basal synapsid (‘mammal-like reptile’) in Gondwana. – *Proceedings Royal Society of London, B*, 263: 1165–1170.
- Dodick, J.T., Modesto, S.P. (1995): The cranial anatomy of the captorhinid reptile *Labidosaurikos meachami* from the Lower Permian of Oklahoma. – *Palaeontology*, 38: 687–711.
- Farlow, J.O., Schachner E.R., Sarrazin J.C., Klein H., Currie P.J. (2014): Pedal proportions of *Poposaurus gracilis*: convergence and divergence in the feet of archosaurs. – *The Anatomical Record*, 297: 102–1046.
- Fichter, J., Kunz, R. (2004): New genus and species of Chirotheroid tracks in the Detfurth-Formation (Middle Bunter, Lower Triassic) of Central Germany. – *Ichnos*, 11(3–4): 183–193.
- Fröbisch, J. (2009): Composition and similarity of global anomodont-bearing tetrapod faunas. – *Earth Science Reviews*, 95: 119–157.
- Gaffney, E.S., Mc Kenna, M.C. (1979): A Late Permian captorhinid from Rhodesia. – *American Museum Novitates*, 2688: 1–15.
- Germain, D. (2010): The Moroccan diplocaulid: the last lepospondyl, the single one on Gondwana. – *Historical Biology*, 22, 4–39.
- Gianolla, P., Avanzini, M., Breda, A., Kustatscher, E., Preto, N., Roghi, G., Furin, S., Massari, F., Picotti, V., Stefani, M. (2010): DOLOMITES – 7th International Triassic Field Workshop (Pan-European Correlation of the Triassic). – Field trip to the UNESCO World Heritage Site of the Tethyan Triassic, 5–10.09.2010, Field trip guide book, 122 pp., Dolomites, Southern Alps, Italy.
- Gibbs, M.T., Rees, P.M., Kutzbach, J.E., Ziegler, A.M., Behling, P.J., Rowley, D.B. (2002): Simulations of Permian climate and comparisons with climate-sensitive sediments. – *Journal of Geology*, 110: 33–55.
- Haubold, H. (1970): Versucheiner Revision der Amphibien-Fährten des Karbon und Perm. – *Freiberger Forschungshefte, Reihe C*, 260: 83–117.
- Haubold, H. (1971a): Die Tetrapodenfährten des Buntsandsteins in der Deutschen Demokratischen Republik und in Westdeutschland und ihre Äquivalente in der gesamten Trias. – *Paläontologische Abhandlungen A*, 4: 395–548.
- Haubold, H. (1971b): Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium. – *Handbuch der Paläoherpetologie*, 18: 1–124.
- Haubold, H. (1996): Ichnotaxonomie und Klassifikation von Tetrapodenfährten aus dem Perm. – *Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften B*, 18: 23–88.
- Haubold, H. (2000): Tetrapodenfährten aus dem Perm-Kennntnisstand und Progress 2000. – *Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften B*, 22: 1–16.
- Hornstein, F. (1876): Letter to H. B. Geinitz on a new species of Chirotherium. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 933.
- Hotton, N. III, Olson, E.C., Beerbower, R. (1997): Amniote origins and the discovery of herbivory. – In: Sumida S.S., and Martin K.L.M (eds), *Amniote Origins*. San Diego, pp. 207–264, Academic Press.
- Hunt, A.P., Lucas, S.G. (1998): Vertebrate ichnofaunas of New Mexico and their bearing on Early Permian tetrapod ichnofacies. – *New Mexico Museum of Natural History and*

- Science Bulletin, 12: 63–65.
- Hunt, A.P., Lucas, S.G., Spielmann, J.A. (2005a): Paleoenvironmental transects and tetrapod biotaxonomic facies in the Early Permian of the southwestern United States. – New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, 31, 49–51.
- Hunt, A.P., Lucas, S.G., Spielmann, J.A. (2005b): The Permian tetrapod ichnogenus *Ichniotherium cottae* from central New Mexico. – New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, 31: 56–58.
- Huttenlocker, A.K., Sidor, C.A. (2016): The first karenitid (Therapsida, Therocephalia) from the upper Permian of Gondwana and the biogeography of Permo-Triassic therocephalians. – Journal of Vertebrate Paleontology, 36(4): e1111897.
- Huttenlocker, A.K., Sidor, C.A., Angielczyk, K.D. (2015): A new eutheriocephalian (Therapsida, Therocephalia) from the upper Permian Madumabisa Mudstone Formation (Luan-gwa Basin) of Zambia. – Journal of Vertebrate Paleontology, 35(5): e969400.
- Ivakhnenko, M.F. (1990): The late Paleozoic faunal assemblage of tetrapods from deposits of the Mezen' River Basin. – Paleontological Journal, 24: 76–84.
- Jalil, N.E., Dutuit, J.M. (1996): Permian Captorhinid reptiles from the Argana Formation, Morocco. – Palaeontology, 39: 907–918.
- Jin, Y., Wardlaw, B.R., Glenister, B.F., Kotlyar, G.V. (1997): Permian chronostratigraphic subdivisions. – Episodes, 20: 10–15.
- Klein, H., Lucas, S.G., Voigt, S. (2015): Revision of the ?Permian-Triassic Tetrapod Ichnogenus *Procolophonichnium* Nopcsa 1923 with Description of the New Ichnospecies *P. lockleyi*. – Ichnos, 22(3–4), 155–176.
- King, G.M. (1988): Anomodontia. – In: Wellnhofer P. (ed.), Encyclopedia of Paleoherpertology 17C, pp. 174, Fischer, Stuttgart.
- King, G.M. (1991): Terrestrial tetrapods and the end Permian event: a comparison of analyses. – Historical Biology, 5: 239–255.
- King, G.M. (1992): The paleobiogeography of Permian anomodonts. – Terra Nova, 4: 633–640.
- Kittl, E. (1891): Saurierfährte von Bozen. – Mitteilungen der Section für Naturkunde des Österreichischen Touristen-Club, 3: 7.
- Kurkin, A.A. (2011): Permian anomodonts: paleobiogeography and distribution of the group. – Paleontological Journal, 45: 432–444.
- Kustatscher, E., Bauer, K., Butzmann, R., Fischer, T.C., Meller, B., van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., Kerp, H. (2014): Sphenophytes, pteridosperms and possible cycads from the Wuchiapingian (Lopingian, Permian) of Bletterbach (Dolomites, Northern Italy). – Review of Palaeobotany and Palynology, 208: 65–82.
- Kustatscher, E., van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., Bauer, K., Butzmann, R., Meller, B., Fischer, T.C. (2012): A new flora from the Upper Permian of Bletterbach (Dolomites, N-Italy). – Review of Palaeobotany and Palynology, 182: 1–13.
- Kustatscher, E., Bernardi, M., Petti, F.M., Franz, M., Kerp, H., van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., Kerp, H. (2017): Sea-level changes in the Lopingian (late Permian) of the north-western Tethys and their effects on the terrestrial palaeoenvironments, biota and fossil preservation. – Global Planetary Change, 148: 166–180.
- Kutty, T.S., (1972): Permian reptilian fauna from India. – Nature, 237: 462–463.
- Lee, M.S.Y. (1997): A taxonomic revision of pareiasaurian reptiles, implications for Permian terrestrial palaeoecology. – Modern Geology, 21: 231–298.
- Leonardi, P. (1951): Flora e fauna delle Arenarie di Val Gardena (Permiano medio) delle Dolomiti occidentali. – In: Atti 42a Riunione della Società Italiana di Prog. Sc.: 1–4.
- Leonardi, P. (1952): Ricerche sulla Geologia e Paleontologia della regione dolomitica. – La Ricerca Scientifica, 22(9): 1–7.
- Leonardi, P. (1953a): La formazione desertica permiana delle Arenarie di Val Gardena e le loro flore e faune. – In: Deserts actuels et anciens. C.R. 19 Sessione del Congresso Geologico Internazionale, Algeri, Sez., 7: 33–36.
- Leonardi, P. (1953b): Orme di Tetrapodi nelle arenarie di Val Gardena (Permiano medio-inferiore) dell'Alto Adige sud-orientale. – Memorie dell'Istituto di Geologia dell'Università di Padova, 17: 1–23.
- Leonardi, P. (1955): Quarta campagna Geo-Paleontologica nelle Dolomiti. – La Ricerca Scientifica, 25(3): 1–9.
- Leonardi, P. (1957): Campagne Geo-Paleontologiche 1954–1956 dell'Istituto geologico di Ferrara nelle Dolomiti. – La Ricerca Scientifica, 27(12): 1–19.
- Leonardi, P. (1960): Campagne Geo-Paleontologiche 1957–1959 nella regione Dolomitica e nei Colli Berici. – La Ricerca Scientifica, 30(12): 1–32.
- Leonardi, P., (1968): Le Dolomiti-Geologia dei monti tra Isarco e Piave. – 1019 pp., Manfrini, Rovereto.
- Leonardi, G., Nicosia, U. (1973): Stegocephaloid footprint in the Middle Permian sandstone (Grödner Sandstein) of the Western Dolomites. – Annali dell'Università di Ferrara, N.S., Sez. 9, 5(6): 116–1249.
- Leonardi, P., Conti M.A., Leonardi G., Mariotti N., Nicosia U. (1975): *Pachypes dolomiticus* n. gen. n. sp.: Pareiasaur footprint from the “Val Gardena Sandstone” in the western Dolomites (N-Italy). – Atti dell'Accademia Nazionale dei Lincei, Rendiconti, Classe Scienze fisiche, matematiche e naturali, 57: 221–232.
- Liebrecht, T., Fortuny, J., Galobart, À., Müller, J., Sander, P. M. (2017): A large, multiple-tooth-rowed captorhinid reptile (Amniota: Eureptilia) from the upper Permian of Mallorca (Balearic Islands, western Mediterranean). – Journal of Vertebrate Paleontology, 37(1): e1251936.
- Lockley, M. (1991): Tracking Dinosaurs. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lockley, M.G., Meyer, C. (2000): Dinosaur Tracks and other Fossil Footprints of Europe. – 360 pp., Columbia University Press, New York.
- Lull, R.S. (1942): Chugwater footprints from Wyoming. – American Journal of Science, 240: 500–504.
- Lucas, S.G., Hunt, A.P. (2006): Permian tetrapod footprints: Biostratigraphy and biochronology. – Geological Society of London Special Publication, 265: 179–200.
- Lucas, S.G., Spielmann, J.A. (2009): Tetrapod footprints from the Lower Permian Abo Formation near Bingham, Socorro County, New Mexico. – New Mexico Geological Society Guidebook, 60: 299–304.
- Lucas, S.G., Krainer, K., Chaney, D.S., DiMichele, W.A., Voigt, S., Berman, D.S., Henrici, A.C. (2013): The Lower Permian Abo Formation in Central New Mexico. – In: Lucas, S.G., Nelson, J.W., DiMichele, W.A., Spielmann, J.A., Krainer, K., Barrick, J.E., Elrick, S., Voigt, S. (eds), The Carboniferous-Permian

- Transition in Central New Mexico, New Mexico Museum Natural History and Science, Bulletin, 59: 161–179.
- Maidwell, F.T. (1911): Notes on footprints from the Keuper of Runcorn Hill. – Proceedings of the Liverpool Geological Society, 11: 140–152.
- Marocchi, M., Morelli, C., Mair, V., Klötzli, U., Bargossi, G.M. (2008): Evolution of large silicic magma systems: new U–Pb zircon data on the NW Permian Athesian Volcanic Group (Southern Alps, Italy). – Journal of Geology, 116: 480–498.
- Massari, F., Neri, C. (1997): The infill of a supradetachment (?) basin: the continental to shallow-marine Upper Permian succession of Dolomites and Carnia (Italy). – Sedimentary Geology, 110: 181–221.
- Massari, F., Conti, M.A., Fontana, D., Helmold, K., Mariotti, N., Neri, C., Nicosia, U., Ori, G.G., Pasini, M., Pittau, P. (1988): The Val Gardena Sandstone and the Bellerophon Formation in the Bletterbach gorge (Alto Adige, Italy): biostratigraphy and sedimentology. – Memorie di Scienze Geologiche dell'Università di Padova, 60: 229–273.
- Massari, F., Neri, C., Pittau, P., Fontana, D., Stefani, C. (1994): Sedimentology, palynostratigraphy and sequence stratigraphy of a continental to shallow-marine rift-related succession: Upper Permian of the eastern Southern Alps (Italy). – Memorie di Scienze Geologiche dell'Università di Padova, 46: 119–243.
- Mietto, P. (1981): Una grande impronta di pareiasauro nel Permiano di Recoaro (Vicenza). – Rendiconti della Società Geologica Italiana, 4: 363–364.
- Milner, A.R. (1993): Biogeography of palaeozoic tetrapods. – In: Long, J.A. (ed.), Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography, pp. 324–353, Belhaven Press, London.
- Modesto, S., Rubidge, B., Welman, J. (1999): The most basal anomodont therapsid and the primacy of Gondwana in the evolution of the anomodonts. – Proceedings of the Royal Society of London, B, 266: 331–337.
- Modesto, S.P., Rybczynski, N. (2000): The amniote faunas of the Russian Permian: implications for Late Permian terrestrial vertebrate biogeography. – In: Benton, M.J., Kurochkin, E.N., Shishkin, M.A., Unwin D.M. (eds). The age of dinosaurs in Russia and Mongolia: fossil vertebrates from the Permian and Mesozoic of the former Soviet Union and Mongolia, pp. 17–34, Cambridge University Press.
- Modesto, S.P., Smith, R.M.H. (2001): A new Late Permian captorhinid reptile: A first record from the South African Karoo. – Journal of Vertebrate Paleontology, 21: 405–409.
- Montañez, I.P., Tabor, N.J., Niemeier, D., DiMichele, W.A., Frank, T.D. (2007): CO₂-forced climate and vegetation instability during Late Paleozoic deglaciation. – Science, 315: 87–91.
- Munk, W., Sues H.-D. (1993): Gut contents of *Parasaurus* (Pareiasauria) and *Protosaurus* (Archosauromorpha) from the Kupferschiefer (Upper Permian) of Hessen, Germany. – Paläontologische Zeitschrift, 67: 169–176.
- Mutschlechner, G. (1933): Cephalopodenfauna im Grödener Sandstein. – Verhandlungen der Geologischen Bundesanstalt-Anstalt, 11/12: 1–136.
- Neri, C. (2007): Arenaria di Val Gardena. In: Cita, M.B., Abbate, E., Balini, M., Conti, M.A., Falorni, P., Germani, D., Gropelli, G., Manetti, P., Petti, F.M. (eds), “Carta Geologica d’Italia 1:50.000. Catalogo delle formazioni - Unità tradizionali. – APAT, Quaderni del Servizio Geologico d’Italia, serie III, 7 (VII), pp. 52–63.
- Newton, E.T. (1893): On some new reptiles from the Elgin Sandstones. – Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, 184: 431–503.
- Nicosia, U., Sacchi, E., Spezzamonte, M. (1999): New Palaeontological data on the Val Gardena Sandstone. – “Continental Permian Meeting”, 14–19 settembre 1999, Brescia, abstracts: 33.
- Nicosia, U., Sacchi E., Spezzamonte, M. (2001): New paleontological data for the Val Gardena Sandstone. – Natura Bresciana, 25: 83–88.
- Noto, C.R. (2011): Hierarchical control of terrestrial vertebrate taphonomy over space and time: discussion of mechanisms and implications for vertebrate paleobiology. – In: Allison, P.A., Bottjer, O.J. (eds), Taphonomy: Process and Bias through Time. – Topics in Geobiology 32, pp. 287–336, Springer Science-Business Media B.Y.
- O’Keefe, FR, Sidor, CA, Larsson, HCE, Maga, A, Ide, O. (2005): The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger—III, morphology and ontogeny of the hindlimb of *Moradisaurus grandis* (Reptilia, Captorhinidae). – Journal of Vertebrate Paleontology, 25: 309–319.
- Olsen, P.E. (1995): A new approach for recognizing track makers. Geological Society of America Abstract with Programs, 27: 86.
- Olson, E.C. (1966): Community evolution and the origin of mammals. – Ecology, 47: 291–302.
- Ori, G.C. (1986): The nature of Permian rivers in Southern Alps. – In: G. Cassinis (Ed.), Permian and Permian-Triassic Boundary in the South-Alpine Segment of the Western Tethys and Additional Regional Reports. – Memorie della Società Geologica Italiana, 34: 155–160.
- Padian, K., Li, C. & Pchelnikova, J. (2010): The trackmaker of *Apatopus* (Late Triassic, North America): Implications for the evolution of archosaur stance and gait. – Palaeontology, 53(1): 175–189.
- Pate, F.D., Hutton, J.T., Norrish, K. (1989): Ionic exchange between soil solution and bone: toward a predictive model. – In: Schwarcz, H.D. (ed.), First International Workshop on fossil bone: Applied geochemistry, Proceedings 4, pp. 303–316.
- Perwanger, L. (1946): Geologisch Beobachtenswertes auf der Hochfläche von Radein. – Der Schlern 20(12): 362–370.
- Pittau, P. (2001): Correlation of the Upper Permian sporomorph complexes of the Southern Italian Alps with the Tatarian complexes of the stratotype region. – Natura Bresciana, 25: 109–116.
- Pittau, P. (2005): The microflora. In: Pittau P., Kerp H., and Kustatscher E. (eds), The Bletterbach Canyon: “Let us meet across the P/T boundary.” – Workshop on Permian and Triassic Palaeobotany and Palynology, pp. 9–19, Excursion Guide, Bozen.
- Pittau, P., Kerp, H., Kustatscher, E. (2005): The Bletterbach canyon. – “Let us meet across the P/T boundary” - workshop on Permian and Triassic Palaeobotany and Palynology, 16-18 June 2005. Excursion guide, Bozen/Bolzano, Italy.
- Posenato, R. (2010): Marine biotic events in the Lopingian succession and latest Permian extinction in the Southern Alps (Italy). – Geological Journal, 45: 195–215.
- Prevec, R., Gastaldo, R.A., Neveling, J., Reid, S.B., Looy, C.V., (2010): An autochthonous glossopterid flora with latest Permian palynomorphs and its depositional setting in the *Dicynodon* Assemblage Zone of the southern Karoo Basin South Africa. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 292: 391–408.

- Prinoth, H. (this volume): The Cephalopod Bank in the Gröden/Val Gardena Sandstone of the Bletterbach. – *GeoAlp*.
- Rage, J.C. (1988): Gondwana, Tethys, and terrestrial vertebrates during the Mesozoic and Cainozoic. – In: Audley-Charles, M.G., Hallam, A. (eds), *Gondwana and Tethys*. Geological Society, Special Publication, 37: 255–273.
- Rees, P.M. (2002): Land-plant diversity and the end-Permian mass extinction. – *Geology*, 30: 827–830.
- Rees, P.M., Ziegler, A.M., Gibbs, M.T., Kutzbach, J.E., Behling, P.J., Rowley, D.B. (2002): Permian phytogeographic patterns and climate data/model comparisons. – *Journal of Geology*, 110: 1–31.
- Reisz, R.R., Sues H.-D. (2000): Herbivory in late Paleozoic and Triassic terrestrial vertebrates. – In: Sues H.-D. (Ed.). *Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates: Perspectives from the Fossil Record*, pp 9–41, Cambridge University Press, Cambridge.
- Retallack, G.J., Metzger, C.A., Greaver, T., Jahren, A.H., Smith, R.M.H., Sheldon, N.D. (2006): Middle–Late Permian mass extinction on land. – *Geological Society of America Bulletin*, 118: 1398–1411.
- Ricqlès, A. de, Taquet P. (1982): La faune de vertèbres de Permian Supérieur du Niger. I. Le captorhinomorphe *Moradisaurus grandis* (Reptilia, Cotylosauria) - le crane. – *Annales de Paléontologie*, 68: 33–106.
- Romano, M., Citton, P., Nicosia, U. (2016): Corroborating trackmaker identification through footprint functional analysis: the case study of *Ichniotherium* and *Dimetropus*. – *Lethaia*, 49(1): 102–116.
- Roopnarine, P.D., Angielczyk, K.D., Wang, S.C., Hertog, R. (2007): Trophic network models explain instability of Early Triassic terrestrial communities. – *Proceeding of the Royal Society of London, B*, 274: 2077–2086.
- Roscher, M., Berner, U., Schneider, J.W. (2008): A tool for the assessment of the paleodistribution of source and reservoir rocks. – *Oil Gas Europe Magazine*, 34: 131–137.
- Roscher, M., Schneider, J.W. (2006): Permo-Carboniferous climate: Early Pennsylvanian to Late Permian climate development of central Europe in a regional and global context. – *Geological Society of London Special Publications*, 265: 95–136.
- Sacchi, E., Cifelli, R., Citton, P., Nicosia, U., Romano, M. (2014): *Dimetropus osageorum* n. isp. from the Early Permian of Oklahoma (USA): a trace and its trackmaker. – *Ichnos*, 21(3): 175–192.
- Sahney, S., Benton, M.J. (2008): Recovery from the most profound mass extinction of all time. – *Proceedings of the Royal Society, B*, 275: 759–765.
- Schneider, J.W., Körner, F., Roscher, M., Kroner, U. (2006): Permian climate development in the northern peri-Tethys area – The Lodève basin, French Massif Central, compared in a European and global context. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 240, 161–183.
- Sidor, C. A., Blackburn, D. C., Gado, B. (2003): The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger. II. Preliminary description of a new pareiasaur. – *Palaeontologia Africana*, 39: 45–52.
- Sidor, C.A., O’Keefe, F.R., Damiani, R., Steyer, J.-S., Smith, R.M.H., Larsson, H.C.E., Sereno, P.C., Die, O., Maga, A. (2005): Permian tetrapods from the Sahara show climate-controlled endemism in Pangaea. – *Nature*, 434: 886–889.
- Sidor, C.A., Vilhena, D.A., Angielczyk, K.D., Huttenlocker, A.K., Nesbitt, S.J., Peacock, B.R., Steyer, J.S., Smith, R.M.H., Tsuji, L.A. (2013): Provincialization of terrestrial faunas following the end-Permian mass extinction. – *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110: 8129–8133.
- Smith, R.M.H. (1993a): Vertebrate taphonomy of Late Permian floodplain deposits in the southwestern Karoo Basin of South Africa. – *Palaios*, 8: 45–67.
- Smith, R.M.H., Rubidge, B., van der Wal, M. (2012): Therapsid biodiversity patterns and paleoenvironments of the Karoo Basin, South Africa. – In: Chinsamy-Turan A. (Ed.). *Forerunners of Mammals*, pp. 31–62, Indiana University Press.
- Smith, R.M.H., Sidor, C.A., Tabor, N.J., Steyer, J.-S. (2015): Sedimentology and vertebrate taphonomy of the Moradi Formation of northern Niger: A Permian wet desert in the tropics of Pangaea. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 440: 128–141.
- Stampfli, G.M., Borel, G.D. (2004): The TRANSMED transect in space and time: constraints on the paleotectonic evolution of the Mediterranean domain. – In: Cavazza W., Roure F.M., Spakman W., Stampfli G.M. and Ziegler P.A. (eds), *The TRANSMED Atlas: The Mediterranean Region from Crust to Mantle*, pp. 53–90, Springer-Verlag, Heidelberg.
- Steyer, J.S., Gand, G., Smith, R., Sidor, C., Tabor, N. (2007): The first tetrapod trackways from the Paleozoic of West Africa: one step towards reconstructing the landscape of central Pangaea. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(3): 152A.
- Steyer, J.S., Damiani, R., Sidor, C.A., O’Keefe, F.R., Larsson, H.C.E., Maga, A., Ide, O. (2006): The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger – IV. *Nigerpeton ricqlési* (Temnospondyli: Cochleosauridae), and the edopoid colonization of Gondwana. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26: 18–28.
- Sues, H.-D., Boy, J.A. (1988): A procynosuchid cynodont from central Europe. – *Nature*, 331: 523–524.
- Sues, H.-D., Reisz, R.R. (1998): Origins and early evolution of herbivory in tetrapods. – *Trends in Ecology & Evolution*, 13: 141–145.
- Taylor, T.N., Taylor, E.L., Krings, M. (2009): *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants*. – pp. 1230, Elsevier, London.
- Tverdokhlebov, V.P., Tverdokhlebova, G.I., Benton, M.J., Storrs, G.W. (1997): First record of footprints of terrestrial vertebrates from the Upper Permian of the Cis-Urals, Russia. – *Palaeontology*, 40: 157–166.
- Valentini, M., Conti, M.A., Mariotti, N. (2007): Lacertoid footprints of the Upper Permian Arenaria di Val Gardena formation (Northern Italy). – *Ichnos*, 14: 193–218.
- Valentini, M., Nicosia, U., Conti, M.A. (2009): A re-evaluation of *Pachypes*, a pareiasaurian track from the Late Permian. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 251: 71–94.
- Voigt, S., Saber, H., Schneider, J., Hminna, A., Hmich, D., Klein, H. (2009): Large imprints of *Hyloidichnus* Gilmore, 1927 from the Permian of Morocco in the light of captorhinid phylogeny and biogeography. – In: *First International Congress on North African Vertebrate Palaeontology, Marrakech, Morocco, 25-27 May*, Abstract book, p. 22.
- Voigt, S., Hminna, A., Saber, H., Schneider, J.W., Klein, H. (2010): Tetrapod footprints from the uppermost level of the Permian Ikakern Formation (Argana Basin, Western High Atlas, Morocco). – *Journal of African Earth Sciences*, 57: 470–478.
- Voigt, S., Lucas, S.G., Krainer, K. (2013): Coastal-plain origin of trace-fossil bearing red beds in the early Permian of

- southern New Mexico, U. S. A. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 369: 323–334.
- Voigt, S., Klein, H., Bernardi, M., Kustatscher, E., Schneider, J.W., Saber, H., Marchetti, L., Mietto, P., Scholze, F., Faath, V. (2015): *Paradoxichnium problematicum* Müller, 1959 – a principal morph of Late Permian tetrapod tracks and its palaeoecological significance. – Abstract Book, XIII ed. EAVP Meeting, p. 44.
- Voigt, S., Lucas, S.G. (2016): Outline of a Permian tetrapod footprint ichnostratigraphy. – Geological Society of London, Special Publication, 450: 10.
- Willis, K.J., McElwain, J.C. (2014): The Evolution of Plants. – pp. 385, Oxford University Press, Oxford, Second Edition.
- Wilson, J.A., Carrano, M.T. (1999): *Titanosaurs* and the origin of “wide-gauge” trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. – Paleobiology, 25: 252–267.
- Wopfner, H., (1999): Über Tetrapoden-Fährten, Kohlen und versteinerte Hölzer aus dem Grödnertal Sandstein (Perm) bei Deutschnofen. – Der Schlern, 73: 23–32.
- Wopfner, H., Farrokhi, F. (1988): Palaeosols and heavy mineral distribution in the Groeden Sandstone of the Dolomites. – In: Cassinis, G. (ed.), Permian and Permian-Triassic boundary in the South-alpine segment of the western Tethys and additional regional reports. Memorie della Società Geologica Italiana, 34: 161–173.

ARTICLE HISTORY

Received 16 Oktober 2017

Received in revised form 27 October 2017

Accepted 31 October 2017

Available online 31 December 2017