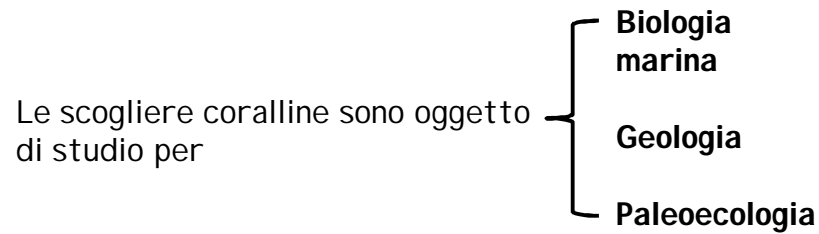


BIOCOSTRUTTORI E AMBIENTE DI SCOGLIERA



Inoltre le scogliere fossili sono spesso rocce serbatoio quindi oggetto di ricerca petrolifera

Si conoscono ecosistemi biocostruiti già dal Precambriano

La paleoecologia studia la storia biologica e l'evoluzione degli organismi costruttori succedutisi nel tempo e l'ambiente fisiografico della scogliera.

L'uniformismo tassonomico non sempre è applicabile

Definizione di scogliera (non univoca):

- 1) Presenza di impalcatura organica
- 2) Posizione rilevata rispetto al fondo circostante
- 3) Resistenza alle onde
- 4) Presenza limitata alla zona fotica
- 5) Distribuzione ristretta alle acque calde tropicali

Ovviamente è un modello teorico.

La componente 1 può addirittura mancare o essere minima e la scogliera essere costituita in predominanza dalle componenti 2 e 3, come nel caso delle scogliere Mesozoiche a Rudiste.

Il rilievo spesso è difficile da identificare nelle scogliere antiche.

IMPALCATURA ORGANICA

Consiste di tre componenti:

- 1) Crescita/accumulo primario di macroorganismi rigidi (Coralli, Rudiste, Stromatoporoidi)
- 2) Azione legante/ cementante da parte di costruttori secondari (alghe corallinacee, brozoi, coralli foliacei e incrostanti)
- 3) Accumulo di sedimenti intrappolati tra le strutture 1-2, di cui riempie le cavità.

Le scogliere attuali sono costituite da Scleractinia (Esacoralli), comparsi nel Triassico Medio.

Il loro successo è legato alla simbiosi con le alghe del gruppo delle Zooxantelle.

Il processo simbiotico consente un tasso di crescita 10 volte più rapido.

Richiede acque calde e salinità normale

Attualmente è ristretto alla fascia climatica tropicale e ad una batimetria precisa.

Non tutti i coralli costruttori sono simbionti e viceversa.

Il corallo

I componenti di maggior diversità ed abbondanza in una scogliera moderna sono ovviamente i coralli calcarei, Il polipo ha un corpo molle e tubulare con un'apertura orale circondata da sei (o multipli di sei) tentacoli, che di notte vengono estesi ad intrappolare plancton.

Le pareti del corpo consistono di tre strati dei quali il più interno contiene Dinoflagellati simbiotici, le Zooxantelle.

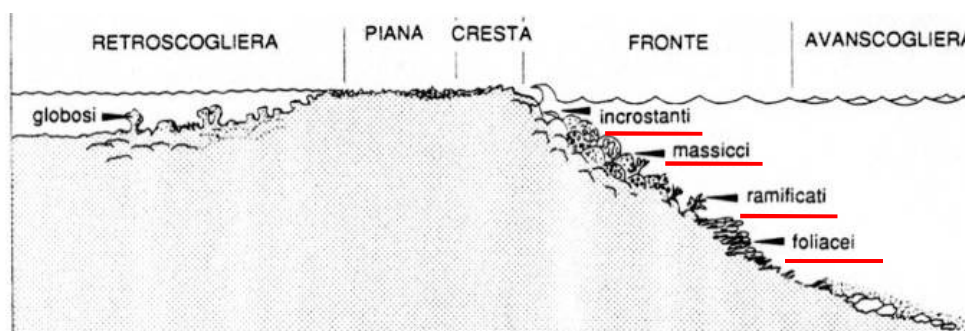
Quasi il 90% del carbonio fissato dalle zooxantelle viene rilasciato all'ospite soprattutto come glicerolo. Azoto e fosforo derivano dal plancton catturato e sono condivisi fra ospite e simbiote. Il contributo alla calcificazione è fondamentale ma i percorsi che segue sono ancora controversi

Scogliere attuali

- 1) Crescita e sviluppo della biocostruzione primaria
- 2) Sviluppo della biocostruzione secondaria
- 3) Erosione biologica e meccanica
- 4) Sedimentazione interna
- 5) Cementazione marina
- 6) La maggior parte degli elementi dell'impalcatura si sono formati in un ambiente simile a quello in cui si ritrovano fossilizzati o sedimentati

La forma di crescita dei coralli costruttori è molto varia (plasticità morfologica)

È legata a fattori genetici (variazione interspecifica) ed ambientali (ecofenotipi, legati luminosità, turbolenza, velocità di sedimentazione, tipologia di sedimenti)



Zona a maggiore energia. Coralli massicci incrostanti, larga base di attacco o ramificazioni tozze, con rami rivolti controcorrente

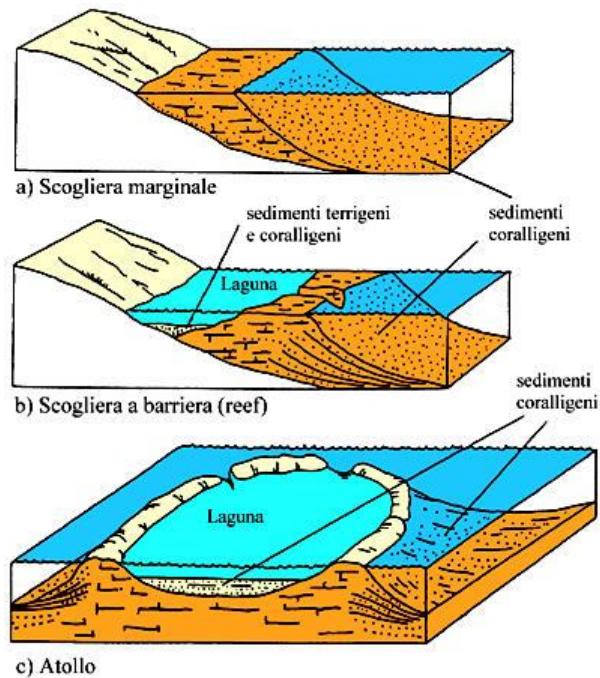
Se l'energia è particolarmente elevata possono esserci anche solo alghe rosse

La distribuzione dei coralli costruttori è controllata non solo dall'ecologia, ma anche dalla competizione con altri organismi (ottocoralli, spugne, alghe).

L'impalcatura può essere costituita anche da costruttori secondari (coralli, briozoi foraminiferi incrostanti)

Morfologia

Le scogliere coralline vengono inserite sulla base della loro morfologia all'interno di tre categorie principali

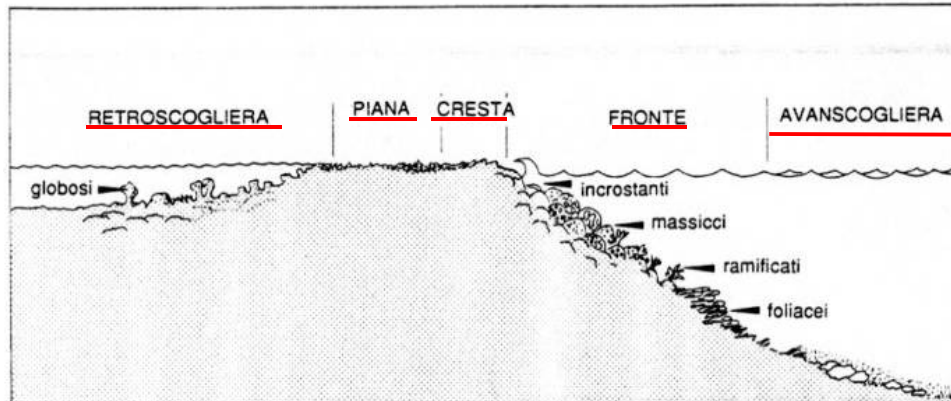


frangenti o *scogliere marginali*: crescono in prossimità della costa, ne riproducono parallelamente la linea, rappresentando cioè la naturale progressione della linea di riva. Molte isole, tra cui le Bahamas nelle Indie Occidentali, presentano questo tipo di struttura;

barriere o *scogliere a vallo (barrier reefs)*: sono separate dalla vicina terra emersa da una laguna, talvolta profonda anche alcune decine di metri. Esempi tipici sono la Great Barrier Reef che si estende per oltre 2000 km lungo la costa nord-orientale australiana.

atolli: si sviluppano su un vulcano sommerso e formano un anello di isole attorno a una laguna centrale. Le isole Marshall del Pacifico e le isole Maldive dell'Oceano indiano sono solo alcuni delle migliaia di atolli presenti nei mari tropicali.

Zonazione di una scogliera a reef

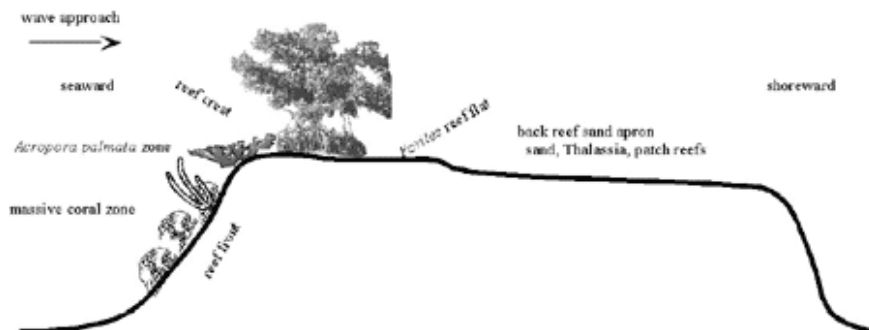


Zonazione dei coralli

Attraverso il profilo della scogliera,

Secondo la forma di crescita

Fino a 10m di profondità la distribuzione di alghe e coralli è prevalentemente funzione dell'energia idrodinamica



Comunità di scogliera

E' possibile distinguere diverse categorie funzionali,

- 1) Costruttori
- 2) Intrappolatori o ostacolanti
- 3) Leganti
- 4) Distruttori
- 5) Abitanti

1-3 partecipano alla biocostruzione, 4 la erodono. Fra le varie categorie possono esserci sovrapposizioni

Costruttori

Coralli massicci, globosi, ramificati, colonnari o fogliati.

Scheletri compatti e robusti, con struttura rigida resistente all'azione di onde e correnti

In zone ad alta energia o in condizioni chimico fisiche anomale (lagune salmastre o ad elevata torbidità)

organismi associati a fondali meno mobili, quali ostreidi, vermetidi e serpulidi possono assumere il ruolo di costruttori, per via della maggiore compattezza scheletrica (*skeletal packing*)

La distribuzione dei coralli costruttori è controllata non solo dall'ecologia, ma anche dalla competizione con altri organismi (ottocoralli, spugne, alghe).

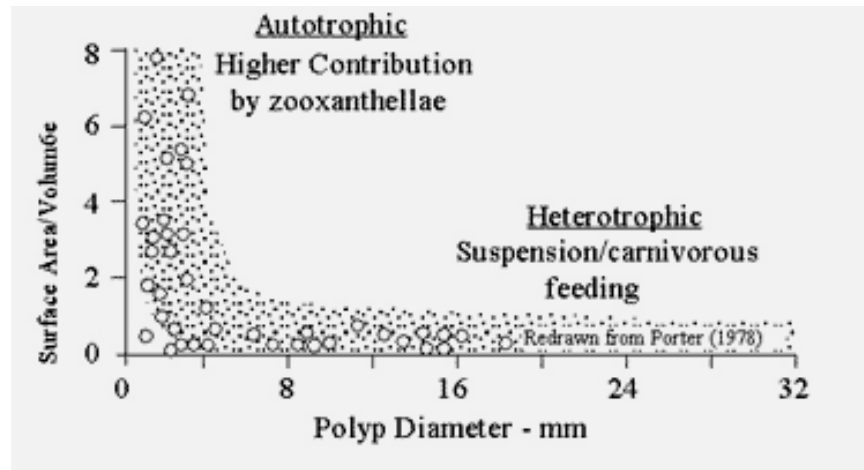
L'impalcatura può essere costituita anche da costruttori secondari (coralli, briozoi foraminiferi incrostanti)

Sedimento più grossolano prodotto dalle onde, quello più fine dalla bioerosione, si deposita negli interstizi, nelle cavità e nel pavimento

Le diverse specie di coralli variano nella dipendenza dalla fotosintesi. Quelli con polipi grandi sono ben adattati alla cattura attiva del plancton dalla colonna d'acqua. Quelli con polipi dalla superficie ampia rispetto al volume sono morfologicamente adattati ad una più efficiente ricezione della luce. Questa dipendenza relativa dalla fotosintesi gioca forse il ruolo più importante nel regolare la zonazione e le modalità di calcificazione in rapporto alla profondità nelle scogliere moderne.

Nel passato alcuni organismi che hanno assunto dimensioni e morfologie atipiche, sono stati considerati costruttori.

Nelle scogliere fossili i costruttori solitamente si ritrovano in posizione di vita.



Intrappolatori/ostacolanti (bafflers)

Così detti perchè ostacolano l'azione continua delle onde e delle correnti, intrappolando e stabilizzando il sedimento nelle varie strutture della scogliera.

A differenza dei costruttori, gli intrappolatori hanno scheletri poco robusti, raramente rimangono in posizione di vita, ma vengono trasportati anche lontano.

Leganti (binders)

Hanno prevalentemente la funzione di fissare in un'unica struttura l'impalcatura scheletrica dei costruttori ed il sedimento interno depositosi con il contributo degli intrappolatori. Possono essere microbi o alghe calcaree, ma anche alcuni metazoi. di solito sviluppati in senso laterale, incrostando il substrato. Si ritrovano solitamente in posizione di vita.

Fattori di controllo ecologici

Parametri ambientali	Coralli zooxantellati	Coralli non zooxantellati
Latitudine		
range	35°N-32°S	70°N-78°S
optimum	23°N-23°S	?
Salinità (%)		
range	27-48	34-36
optimum	34-36	
Temperatura (°C)		
range	11-40	1-35
optimum	23-28	6-10
Profondità (m)		
range	fino a 150	fino a 6200
optimum	fino a 25	60-300
(massima diversità)		
Zona fotica	ermatipici	aermatipici
100 m	aermatipici	
Zona afotica	assenti	ermatipici aermatipici

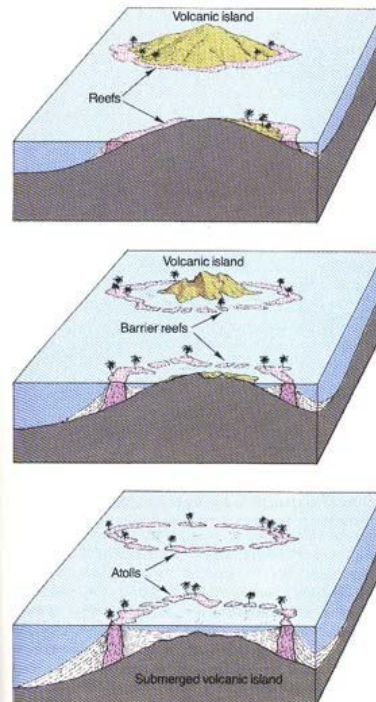
Tettonica

L'importanza della Tettonica era già nota fin dai primi studiosi. Mojsisovics nel 1879 indicava i sollevamenti tettonici come responsabili della genesi delle scogliere fossili delle Alpi Italiane.

Anche prima di Darwin era noto che molte scogliere avevano spessori di centinaia o anche migliaia di metri, molto superiori al range di profondità raggiungibile dai coralli moderni (ca. 100 m).

Si era ipotizzato che fosse il risultato di un accrescimento graduale della scogliera sotto l'influenza di una subsidenza costante. Mentre il "pavimento" della scogliera affondava, la scogliera cresceva per mantenere la cresta vicino al livello del mare.

Le scogliere di cintura Indo-Pacifiche e gli atolli rappresentano un continuum evolutivo legato alla subsidenza di un centro vulcanico al nucleo del sistema.



Le scogliere dei margini dei Caraibi orientali si trovano in un ambiente tettonico molto instabile. Al contrario, barriere coralline si possono trovare anche lungo margini continentali trascorrenti che sono relativamente stabili. In ogni caso la tettonica esercita una forte influenza sullo sviluppo a larga scala delle barriere e deve essere integrata in tutti i modelli.

Livello del mare

Sovrapposta al regime tettonico che agisce a lungo termine, si ha l'oscillazione periodica del livello del mare.

Con ogni variazione del livello del mare, le barriere che si trovavano vicino al limite superiore della discesa e risalita del livello marino, sono state alternativamente esposte e sommerse. Il risultato è una serie di scogliere ciascuna costruita sui resti dei suoi predecessori.

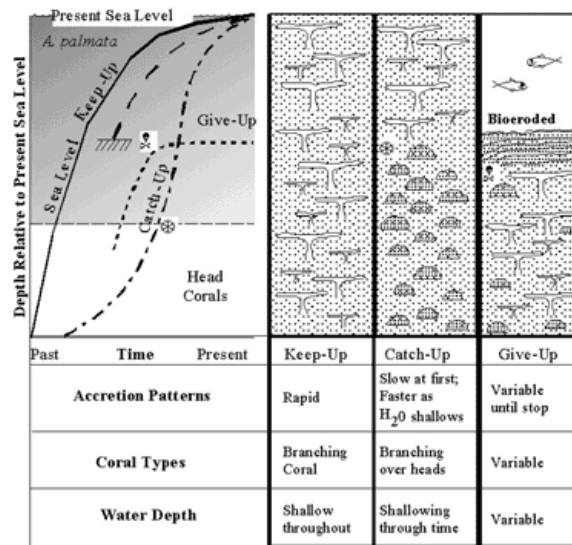
Le barriere possono essere classificate in tre gruppi.

Le barriere che si adeguano (***Keep up reefs***) mantengono la loro cresta al livello del mare per tutta la loro esistenza. L'interno è dominato da organismi tipici di acqua bassa.

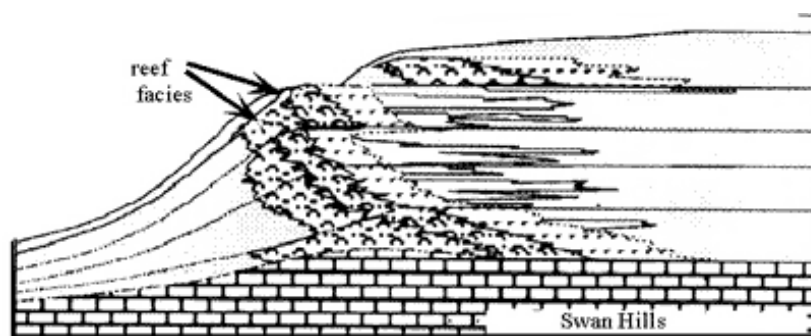
Le scogliere che recuperano (***Catch up reefs***) vengono inizialmente superate dal livello del mare, ma successivamente recuperano, di solito dopo che il tasso di innalzamento del livello marino rallenta

Le scogliere che abbandonano (***Give-up reefs***) sono quelle che per un qualunque motivo hanno smesso di accrescersi. La ragione più comunemente citata come causa è un improvviso innalzamento del livello marino, più veloce di quanto la barriera possa sopportare. Quando ciò si verifica, la scogliera viene gradualmente sommersa oppure arretra (***backstepping***) verso una posizione più emersa e vicina alla riva. Esempi fossili sono le scogliere devoniane del Canning Basin australiano e del Canada occidentale.

La sezione più bassa (più vecchia) è dominata da organismi di acqua più profonda, ed è superata da forme di acqua più bassa che riflettono la risalita della barriera.



Accretion of the reef during a rising sea level may be in one of three modes. The "keep-up" reefs accrete at a rate comparable to sea level rise and the top remains shallow; "catch-up" reefs fall behind sea level rise, but later build up to sea level. "Give-up" reefs were left behind and are the modern submerged shelf edge and platform submerged reefs, usually with low coral cover.



Backstepping an a Canadian ancient reef facies; sea level rise greater than accretion rate

Negli ultimi decenni è aumentato l'interesse per le scogliere "give-up" , per l'osservazione di Schlager (1981) che la maggior parte delle scogliere di acque poco profonde sono in grado di accrescersi ad una velocità superiore a quella della più rapida risalita del livello marino. Schlager ha ipotizzato che un'improvvisa degradazione delle condizioni oceanografiche locali può esserne responsabile, ad esempio la presenza di sedimenti sospesi lungo la piattaforma, di livelli elevati di nutrienti o cambiamenti improvvisi del regime della temperatura ambiente.

Questo problema ha un'importanza particolare nelle discussioni recenti sul riscaldamento globale. E' stato proposto che, a causa dell'aumento dei "gas serra" nell'atmosfera, possa verificarsi un forte innalzamento del livello del mare, entro la fine del secolo.

Non si sa se le scogliere attuali riusciranno a tenere il passo con questo aumento o saranno invece lasciate indietro, cambiando profondamente l'aspetto delle piattaforme continentali e delle coste.

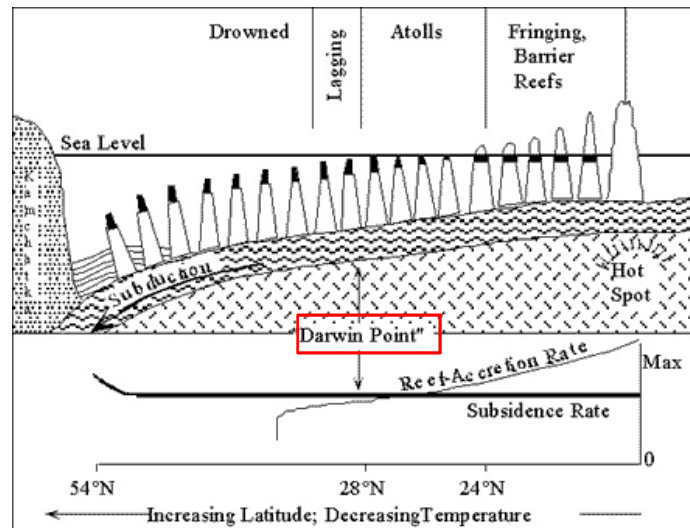
Fattori di controllo a media scala

Temperatura

Le barriere coralline sono generalmente limitate ad acque che dalla temperatura tra i 18 e i 34°C con un range ottimale tra i 26 e i 28°C. Questo è anche evidenziato dalla diversità delle barriere secondo la latitudine. Entro questo range alcuni coralli cambiano il tasso di crescita a seconda della loro sensibilità alla temperatura.

Nell'Arcipelago delle Hawaii, Grigg (1982) ha proposto che il limite di 29°C per la formazione degli atolli sia il risultato combinato di temperatura e subsidenza. Allontanandosi dall'hot-spot che è all'origine della catena Hawaiana le isole vulcaniche sono soggette a progressiva subsidenza, in acque più calde l'accrescimento della barriera può sovrastare la subsidenza e le scogliere si mantengono al livello del mare.

Verso Nord, la produzione di carbonato cala gradualmente col diminuire della temperatura. A Nord di quello che viene definito "Darwin Point", la produzione di carbonato rallenta al punto che le scogliere non riescono a stare al passo con gli effetti della subsidenza e affondano.



Lungo i 2500 km di lunghezza della Grande Barriera Corallina australiana, i coralli mostrano uno spostamento da condizioni subtropicali a tropicali negli ultimi 30 MA,

questo è il risultato del graduale movimento verso Nord (quindi verso l'equatore) della Placca dell' Australasia. Come risultato dell'innalzamento della temperatura, comunità bentonica e sedimenti da essa prodotti sono gradualmente cambiati.

La maggior parte dei coralli vive vicina al limite termico superiore, per cui anche un piccolo aumento della temperatura tropicale in futuro può avere un impatto importante sulla distribuzione dei coralli. Temperature di pochi gradi superiori al range tollerato possono causare l'espulsione dei simbionti algali

(Sbiancamento=Bleaching) . della comunità a coralli.

L'aumento di 3-4° C nel Pacifico associato con l'evento di El Niño nel 1982-83, è stato collegato col massiccio sbiancamento al largo della costa orientale di Panama, con la devastazione delle barriere interessate.

All'altra estremità del range termico, l'acqua fredda che risale ad ovest di Panama può limitare la distribuzione dei coralli.

Nelle Florida Keys settentrionali, sembra che i tassi di crescita e distribuzione di *Montastraea annularis* fossero in gran parte controllati dall'afflusso periodico di acqua fredda proveniente dalla Florida Bay durante il passaggio di grossi fronti freddi.

Energia delle onde

La zonazione della scogliera è in gran parte una risposta alla diminuzione di energia delle onde con la profondità. Nelle scogliere attuali la diminuzione dell'energia delle onde provoca un cambiamento nella comunità della cresta da una dominata da creste algali coralline verso una a coralli misti.

Sembra che un fattore importante di controllo sotto questo aspetto sia la velocità istantanea del flusso in relazione all'onda in arrivo. Questo modello varrebbe anche per le scogliere fossili.

Anche le tempeste hanno un ruolo importante nel determinare l'aspetto della scogliera. Una via preferenziale degli uragani passa a Sud delle Grandi Antille e due a Nord. Sulla base di queste vie e la distribuzione regionale dell'energia delle onde, le scogliere caraibiche possono essere suddivise in tre tipi. In aree ad alta energia e frequenti uragani (Tipo I) sono caratterizzate da creste algali che comprendono accumuli di elementi spezzati di *Acropora palmata* prodotti dalle tempeste, legate e incrostate da alghe coralline.

Un'alta energia ondosa quotidiana scoraggia il pascolo da parte dei pesci che in condizioni più tranquille inibirebbe l'accumulo di spesse croste. L'elevata energia ondosa sembra essere il fattore più importante nella distribuzione delle creste algali sia caraibiche che Indo- Pacifiche.

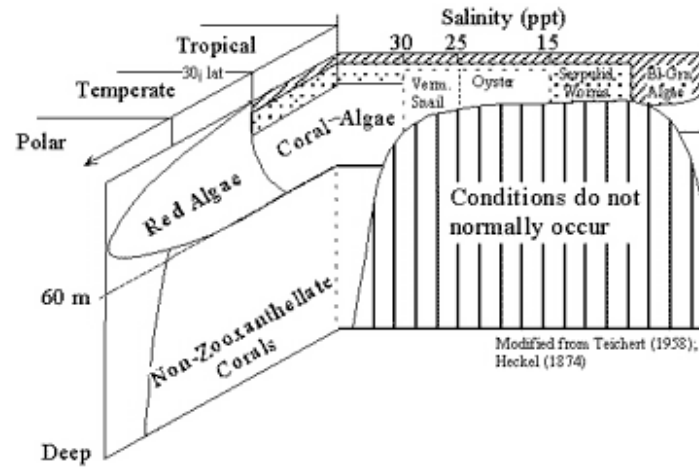
Le aree ad energia moderato- alta ma scarsa influenza delle tempeste (Tipo II) sono dominate da *Acropora palmata* ramificata. Da ciò sembrerebbe che la differenza importante sia la mancanza di distruzioni frequenti ad opera degli uragani.

Aree a bassa energia e frequenti uragani (Tipo III) sono dominate da piane aperte con copertura corallina sparsa

La frequente distruzione operata dalle tempeste combinata con la mancanza di impedimenti al pascolo ostacola la formazione sia delle spesse creste algali delle scogliere di Tipo I che l'abbondante copertura di coralli ramificati delle scogliere di tipo III.

Salinità

Le scogliere coralline sono limitate ad aree di salinità normale (3.3-3.6%). Al di sotto le biocostruzioni carbonatiche sono dominate dai vermetidi, dagli ostreidi dai serpulidi e dalle alghe azzurre. La bassa salinità (insieme alla torbidità) è la ragione principale per cui non si hanno estese barriere coralline di fronte alle foci dei fiumi più grandi (ad es. Il Rio delle Amazzoni o l'Orinoco in Sud America si riversano in mari che sarebbero altrimenti adatti allo sviluppo di scogliere).



Su scala minore, i passaggi fra molte scogliere vicine a costa sono controllati dalla posizione presente o passata di corsi d'acqua.

Topografia precedente

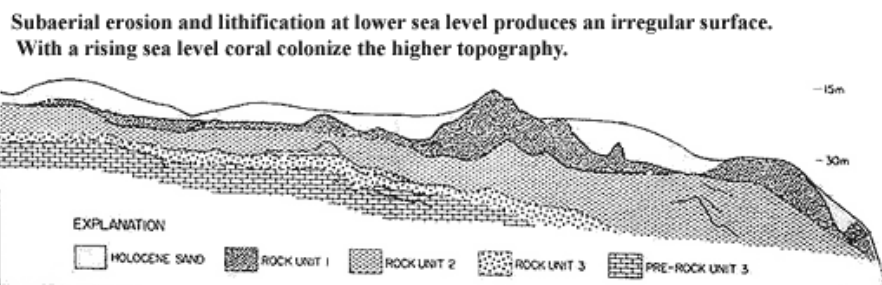
come nelle antiche città, nuove scogliere possono formarsi sopra quelle vecchie. Aree topograficamente elevate offrono benefici importanti alla diffusione larvale, specie per le forme più sensibili alla sedimentazione. Quando il livello marino scende e poi risale, le parti elevate dell' ultima generazione di scogliera offrono le maggiori possibilità di sopravvivenza per i successori.

Per questo le sequenze di facies di scogliera che si ritrovano allo stato fossile spesso non sono unità deposizionali singole, quanto un complesso di più scogliere ciascuna localizzata sopra i resti della precedente. Molte scogliere attuali si trovano sopra i loro antenati Pleistocenici, formatesi 120.000 anni fa.

Oltre alle scogliere antiche, la topografia può essere correlata alle cime di sollevamenti tettonici, a barre sabbiose cementate e persino a vecchi delta fluviali (estinti). Il carsismo può spesso essere un fattore di controllo. Durante episodi di abbassamento del livello marino, gli strati calcarei vengono disciolti dall'acqua piovana.

I rilievi che rimangono sono il risultato dell'influenza congiunta dell'erosione dell'acqua e delle scogliere preesistenti.

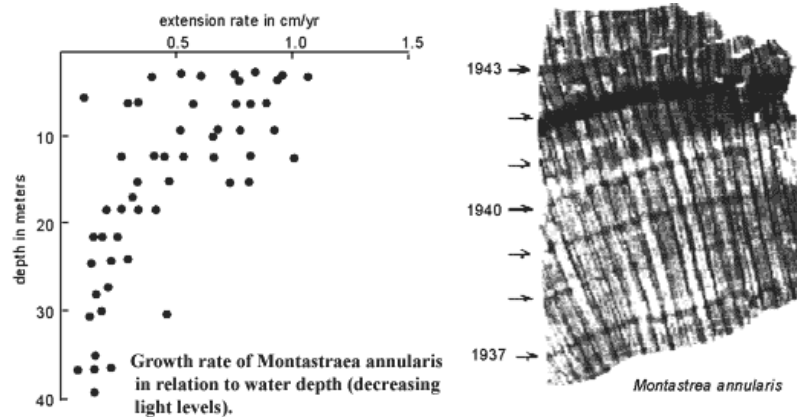
Siccome le scogliere sono generalmente rinforzate da cementi sindeposizionali che si formano fra gli interstizi, la massa che ne risulta è più resistente all'erosione delle acque rispetto ai sedimenti meno consolidati della piattaforma interna. Queste aree servono poi da punto di ripopolamento quando l'area è di nuovo invasa dalle acque al seguito dell'innalzamento del livello marino.



Luce

L'intensità e la qualità della luce incidente è probabilmente il fattore limitante più studiato.

Data l'importanza dei simbionti, la crescita scheletrica cala enormemente con la profondità sia in risposta alla diminuzione della luce totale, sia per lo spostamento dello spettro verso il blu. I cambiamenti della struttura della comunità corallina sono direttamente collegati a questi due fattori (profondità e luce).



Montastraea annularis possiede la capacità di modificare la sua forma secondo la luce. Nella regione Indo Pacifica altri coralli mostrano una simile plasticità morfologica. Le singole colonie possono cambiare forma in risposta a modificazioni artificiali o naturali di profondità e illuminazione. Un adattamento che le rende fra le specie più comuni nelle moderne scogliere.

Sedimentazione

I quattro tipi principali di stress da sedimentazione sono:

- Soffocamento (smothering),
- Oscuramento
- Abrasione
- Inibizione del recupero/ripopolamento.

Dei tre, lo **smothering** è il più facile da osservare. Le scogliere sul lato sottovento delle grandi piattaforme carbonatiche possono venire seppellite dai sedimenti provenienti dalla sommità della piattaforma.

Durante le tempeste o più recentemente il dragaggio sotto costa, i livelli di sedimenti sospesi possono aumentare sensibilmente, seppellendo intere scogliere od almeno danneggiando i coralli biocostruttori ed altri organismi sensibili al sedimento.

L'oscuramento è un altro effetto importantissimo, poichè è più sottile del soffocamento, è difficile da quantificare. Esperimenti di laboratorio dimostrano che i coralli sono molto tolleranti ad alte dosi di sedimenti per brevi periodi, per cui il danno permanente in seguito ad essi ai dragaggi, dev'essere l'effetto dell'esposizione a lungo termine

Le trappole di sedimento delle scogliere possono essere usate per misurare l'influsso dei sedimenti durante l'anno e il tasso di crescita di *Montastraea annularis*. Anche bassi livelli di stress se persistono sufficientemente a lungo, possono gradualmente consumare le difese della scogliera. Questo spiegherebbe la mancanza di scogliere ben sviluppate lungo il versante sottovento della maggior parte delle piattaforme e il numero crescente di scogliere uccise dal dragaggio o dall'apporto di sedimenti continentali

Il livello di materiale sospeso nella colonna d'acqua ha un effetto diretto sulla penetrazione della luce. La profondità maggiore a cui si trovano i coralli nel Pacifico aperto (>100m) probabilmente riflette la presenza di acque relativamente più limpide che lungo la Grande Barriera o nei Caraibi. La torbidità della colonna d'acqua esercita un forte controllo sulla profondità delle zonazioni dei coralli, presumibilmente in risposta alla diminuzione della luce ambiente a causa dei solidi sospesi nell'acqua.

I ridotti livelli di luce possono sopprimere la crescita dei coralli, influire sulla zonazione e indurre una mortalità globale se persistono. Il cambiamento percentuale di copertura sulle scogliere individuali in relazione alla quantità di sedimento sospeso a grana fine può essere una pratica guida per valutare la resistenza di una specie all'influsso dei sedimenti.

L'abrasione dovuta al movimento dei sedimenti può causare danni gravissimi al tessuto dei coralli, specialmente durante le tempeste. Anche in condizioni di energia meno intensa, il **l'azione abrasiva del sedimento** può escludere i coralli dal fronte e dalle creste della scogliera, perchè la continua abrasione ne inibisce la crescita od uccide le colonie più piccole. Un eccesso di sedimentazione può anche ostacolare il ripopolamento da parte delle larve.

Nutrienti

Fino a poco tempo fa i nutrienti sono stati generalmente considerati benefici per le scogliere. Tuttavia misure più accurate del flusso di nutrienti negli oceani ha dimostrato che le scogliere in pieno oceano vivono in un "deserto di nutrienti" e la chiave del loro successo è il saper sfruttare questi bassi livelli di nutrienti. Infatti alti livelli di nutrienti sono ora considerati dannosi alla salute delle scogliere

La disponibilità di nutrienti sarebbe quindi un fattore importante nel controllare la diffusione delle scogliere sia nel tempo che nello spazio. Si pensa che un elevato livello di nutrienti fosse corresponsabile della degradazione generale delle scogliere nel Cretacico.

I nutrienti inibiscono la crescita dei coralli in diversi modi. Alti livelli di fosfato nell'acqua possono bloccare il processo di calcificazione. Un alto livello di nutrienti tende a favorire il proliferare di spugne ed alghe che possono competere coi coralli per lo spazio ed impedire l'insediamento delle larve..

Quando il corallo muore, alti livelli di nutrienti favoriscono il pascolo e l'infestazione di perforanti infaunali come *Cliona spp.*, che può progressivamente distruggere il resto dello scheletro e rimuovere completamente qualsiasi traccia dell'organismo originale

Impatto umano

La crescita demografica e lo sfruttamento delle regioni costiere in tutto il mondo sta diventando un dei principali fattori limitanti. Agricoltura e scarichi hanno ridotto sensibilmente la crescita e la copertura coralligena in Costa Rica già a partire dalla fine degli anni '50. a Kaneohe Bay, Hawaii, le barriere furono seriamente daneggiate dall'installazione di uno scarico fognario. Dopo la rimozione dello scarico fognario, la barriera ha mostrato significativi segni di ripresa.

Il riconoscimento di un certo modello di accrescimento può fornire importanti informazioni sui fattori che hanno modellato una particolare scogliera e sull'ambiente associato. La presenza di sequenze correlate alla profondità all'interno di una scogliera può dare informazioni sull'andamento del livello del mare di quell'area. quelle attuali.

Oppure in zone dove le variazioni del livello del mare sono note, deviazioni dalle facies previste possono essere indicazione che altri fattori hanno esercitato il controllo. Questi principi sono applicabili sia alle scogliere fossili che a quelle attuali.

Queste interpretazioni possono essere integrate in una classificazione generale delle biocostruzioni carbonatiche.

Le "scogliere" possono essere costituite da materiale in situ (scogliere ad impalcatura primaria) o essere invece dominate da elementi dell' e impalcatura spezzati e rimaneggiati che sono tenuti uniti in una struttura rigida solo dalla cementazione o incrostazione (scogliere ad impalcatura secondaria)

In queste ultime gli elementi possono essere cementati da organismi in situ, ma la struttura interna appare caotica, con i singoli elementi mescolati o galleggianti in una matrice di sedimento, cemento o detrito.

Questo si riscontra soprattutto nelle scogliere fossili.

La maggior parte delle scogliere moderne rientra nell'intervallo fra questi due estremi e vengono comunque classificate come scogliere a impalcatura secondaria. Il detrito che comprende gran parte della tessitura interna della scogliera deriva dalla degradazione biologica degli elementi più grandi dell'impalcatura ad opera di organismi che scavano cercando cibo o rifugio.

Una grande parte di questo materiale può essere a grana fine in quanto la impalcatura stessa della scogliera serve da ostacolo, intrappolando materiale fine prodotto all'interno della scogliera. . La struttura rigida dell'impalcatura serve ad isolare questo materiale dall'energia delle onde.

Bioerosione - la fase distruttiva

I coralli e le alghe coralline sono in grado di produrre imponenti strutture, altri organismi contrastano questo processo nella loro ricerca del cibo (pascolatori) o di rifugio (perforanti). Questi processi vengono collettivamente definiti come bioerosione e giocano un ruolo importante nello sviluppo geologico e biologico della scogliera.

Pascolatori (grazers) e predatori

Tutte le superfici morte della scogliera vengono rapidamente ricoperte da un sottile film di alghe verdi filamentose, che formano **tappeti algali** i quali costituiscono la dieta principale di molti pesci e ricci marini. Alcune alghe scavano minuscoli fori ovunque sulla superficie della scogliera. Queste alghe endolitiche indeboliscono il substrato rendendolo più suscettibile ai danni dei pascolatori.

Quando queste alghe muoiono, i fori vengono solitamente riempiti da sedimento finissimo (micrite). Ripetuti episodi di infestazione algale, riempimento micritico e cementazione formano un sottile anello scuro intorno ai margini di quasi tutti i granuli di carbonato, formando una copertura micritica.

Mentre alcuni pascolatori (Pomacentridi) raccolgono selettivamente il tappeto algale dal substrato e lo "coltivano", la maggior parte è meno selettiva. Alcuni hanno evoluto meccanismi che consentono loro di ingerire interi blocchi di **tappeto algale** insieme a sezioni del substrato di supporto.

I pesci pappagallo morsicano pezzi di substrato e lo passano attraverso la macina faringea che produce un misto di alghe e sedimento. Le alghe vengono digerite ed il sedimento espulso dal tubo digerente principalmente come sabbia. Anche i ricci marini raspano il substrato insieme con le alghe che ingeriscono.

Scavatori/perforanti (borers)

Molti organismi degradano la struttura della scogliera nel processo di crearsi tane. Diversi vermi, bivalvi e spugne scavano nella scogliera per crearsi un rifugio. Fra questi, le spugne sono le più pervasive. Nei Caraibi, molte specie del genere *Cliona* attaccano il substrato morto e possono distruggerlo anche del tutto.

Cliona scava dissolvendo chimicamente frammenti di carbonato dalle pareti che la circondano. Il risultato è un particolato delle dimensioni del silt, che ha una morfologia diagnostica quando osservato al SEM. La disponibilità di nutrienti controlla la diffusione delle spugne .

Lo stesso alto livello di nutrienti che può danneggiare i coralli, favorisce la successiva infestazione da parte delle spugne che demoliscono la struttura già costruita. Un alto tasso di nutrienti favorisce l'insediamento di alghe che attirano i brucatori e occupano lo spazio più rapidamente delle larve dei coralli.

In molte località la dominanza di *Cliona* è contrastata dai bivalvi scavatori. Fra i più importanti è il genere *Lithophaga* . *Lithophaga* può raggiungere una lunghezza di 30 cm e in casi particolari si possono trovare oltre 50 individui per metro cubo.

Oltre a distruggere il substrato, i fori prodotti riducono significativamente la resistenza dell'intera struttura alle altre forme di demolizione biologica e fisica.

Tasso di bioerosione

I pascolatori lasciano poche tracce identificabili nella documentazione fossile, per cui è impossibile determinare quanto materiale abbiano rimosso. I bioeroditori infaunali (perforatori e scavatori) lasciano un'ottima documentazione della loro attività. Ciascun perforante lascia una galleria che è particolare di quel taxon sia nelle dimensioni che nella forma.

Ciascuna galleria può essere convertita in volume di carbonato asportato.

Le stime sui livelli di bioerosione provengono da esperimenti controllati di laboratorio o di campo su situazioni attuali. Su queste basi i pesci pascolatori sembrano ad es. causare un tasso medio di bioerosione di $0.49 \text{ kg/m}^2\text{-anno}$ (valori desunti per una piccola scogliera caraibica).

In molte zone i ricci marini producono grandi quantità di sedimento (fino a $5 \text{ kg/m}^2\text{-anno}$; media $\sim 2 \text{ kg/m}^2\text{-anno}$, egualmente suddivisa in fango e sabbia).

Lo scavo delle spugne produce in media sedimento per $1.25 \text{ kg/m}^2\text{-anno}$, per il 90% costituito da fango, quantità fino a $4 \text{ kg/m}^2\text{-anno}$ sono comunque possibili.

Scogliere fossili

Scogliere fossili sono presenti nella colonna stratigrafica di tutti i continenti, dal Paleozoico antico al Terziario recente.

Le grandi piattaforme carbonatiche Devoniane (Canada, Europa, Australia), Permiane (USA) Triassiche (Alpi, soprattutto Dolomiti) , Cretaciche (Messico, Pirenei, Appennini) , sono in gran parte opera di biocostruttori.

In molte di questi complessi è ancora possibile riconoscere la zonazione morfologica e fisiografica che caratterizza le scogliere attuali. In altri casi la tettonica, l'erosione o la copertura, hanno cancellato in gran parte la struttura originale

Dal punto di vista della tipologia degli organismi, l'attualismo non è applicabile in quanto i costruttori delle scogliere del passato specie di quelle più antiche, possono essere completamente diversi da quelli attuali.

Nel Cenozoico le scogliere sono prevalentemente dominate dagli Esacoralli ben calcificati come costruttori e dalle alghe rosse incrostanti (alghe corallinacee) come leganti. Questo tipo di scogliera comparve nel Triassico e andò diffondendosi finchè non fu sostituita dalle scogliere a Rudiste del Cretacico

Dopo la crisi K/T si ha scarsità di scogliere a esacoralli nel Paleocene, ma successivamente tornano a diffondersi e già nell'Eocene Superiore si raggiunge la composizione e la struttura tipica delle scogliere cenozoiche