Bollettino

della Società Paleontologica Italiana

Pubblicato sotto gli auspici e col contributo del Consiglio Nazionale delle Ricerche

Volume 40, n. 3, 2001

MUCCHI - MODENA

Posizione tassonomica di Galaticeras (Ammonoidea): un genere medio-liassico della Tetide mediterranea

Massimiliano BILOTTA Federico VENTURI Dipartimento di Scienze della Terra Università degli Studi di Perugia

KEY WORDS - Ammonoidea, Lytoceratina, Systematics, Carixian, Tethys, Umbro-Marchean Apennines, Italy.

RIASSUNTO – In questo articolo vengono aggiornate le conoscenze sul genere Galaticeras, un ammonoide del Carixiano inferiore e medio,

tipico della Sicilia e di altre aree centro-tetidee, tra cui il territorio appenninico, dove è presente in grande quantità.

L'osservazione di numerosi modelli interni (ben conservati su entrambi i lati della conchiglia) raccolti nell'Appennino Umbro-Marchigiano ha permesso di dimostrare con chiarezza che il genere Galaticeras appartiene al sottordine Lytoceratina. Questa affermazione, che contrasta con quanto viene normalmente riportato in letteratura (infatti il taxon è stato attribuito più frequentemente ai Phylloceratina o agli Ammonitina), è basata su caratteri strutturali che possono essere considerati stabili per i tre sottordini di ammonoidi giurassici fin dalla loro origine, e non soggetti a convergenza: linee suturali (aspetto dei lobi E ed l) e pseudosuture (andamento e conformazione).

Per la forma generale della sutura e della conchiglia, noi riteniamo che i Galaticeras siano tassonomicamente affini ai Peltolytoceras ed agli

Exomiloceras (anch'essi a distribuzione tetidea e presenti nel Sinemuriano), con i quali costituirebbero la nuova sottofamiglia Peltolytoceratinae

(in famiglia Ectocentritidae), qui proposta.

Nell'ambito dei Peltolytoceratinae è stata riscontrata la frequente presenza di uno spostamento del lobo E della sutura (e quindi del sifone) rispetto alla mediana del giro, ma bisogna notare che non si tratta di una caratteristica tassonomica tipica di tale raggruppamento; essa infatti si ritrova in altri taxa non strettamente imparentati: dovrebbe pertanto costituire un carattere convergente ed adattativo, che forse dipendeva dalle abitudini di vita dell'animale.

ABSTRACT - [Taxonomic position of Galaticeras (Ammonoidea): a middle Liassic genus of the mediterranean Tethys] - In this article we analyse the status of the genus Galaticeras, an ammonoid that is typical of the lower and middle Carixian of the Mediterranean Paleoprovince, specially common in Sicily and in the Umbro-Marchean Apennines, but present also in Tuscany, Morocco and Albania: currently

there is no evidence of its occurrence in other areas and / or stratigraphic intervals.

From our studies on numerous well-preserved internal moulds collected in the Umbro-Marchean Apennines, we can affirm with absolute certainty that the genus Galaticeras belongs to the suborder Lytoceratina, despite in the literature its assignment is usually different. Our statements are based on structural features that can be considered characters very stable for the three Jurassic ammonoid suborders and passible of no ments are based on structural features that can be considered characters very stable for the three jurasist ammonoid substacts and plastote of no convergence: the aspect of the suture line (with particular regard to the E and I lobes) and the conformation of the pseudosutures (conceived as lineations on the ventral area, probably interpretable as strenghtening structures between successive septal insertions). We observed in fact, that in Galaticeras and in all Lytoceratina the medial saddle of the E lobe appears nearly broken up by a transversal cut, the I lobe is more or less cross-shaped, and the pseudosutures are approximately parallel to the middle incision (that is continuous and doesn't represent a true septum). On the other hand, in the Phylloceratina the medial saddle of the E lobes possess a pointed termination, I lobes are quite simple, biphidous, with distinctive conical structures, and the pseudosutures are very fleeble V-shaped grooves starting form a non-continuous middle septum. In the Ammonitina for the pseudosutures and location and locations are quite variable in their general aspect (with mono- bi-, or finally, E lobes have a rather wide medial saddle with denticulated edges, I lobes are quite variable in their general aspect (with mono-, bi-, or tripolar endings), but always possessing branches or denticles, and there is no evidence of medial septa or pseudosutures, at least in the Lower Jurassic forms of the Apennines.

Judging from the overall aspect of the suture line and of the shell, we believe that the closest taxa of Galaticeras are Peltolytoceras and Exomiloceras (two Sinemurian ammonoids of the Tethys), and we think that these three genera may constitute the new subfamily Peltolytoceratinae (in family Ectocentritidae), whose estabilishment is here proposed.

All the genera (but apparently not all species) of this new subfamily are characterized by a sutural feature present also in not closely related taxa: the shifting of the E lobe from the middle of the ventral area. This peculiarity is clearly due to convergence (thus it's not univocally indicative of phyletic relationships), and perhaps may have had some implication in the swimming ability and behaviours of the animal in life.

RÉSUMÉ – [Position taxinomique de Galaticeras (Ammonoidea): un gente du Lias moyen de la Téthys méditerranéenne] – Dans ce travail nous traitons de la taxinomie et de la stratigraphie du genre Galaticeras, une ammonite abondante dans l'Apennin central. Le genre est typique du Carixien inférieur à moyen, et, en raison des les caractéristiques structurelles de la suture, il doit être attribué aux Lytoceratina (et non aux Phylloceratina ou aux Ammonitina, comme il a été admis précédemment). Nous retenons les Galaticeras étroitement apparentés aux Peltolytoceras et aux Exomiloceras (deux genres du Sinémurien de la Téthys), et en conclusion nous pensons que ces trois taxa devraient constituer la nouvelle sous-famille des Peltolytoceratinae (au sein de la famille des Éctocentritidae).

INTRODUZIONE

PREMESSA

A più di vent'anni dal ritrovamento nella "Corniola" medio-liassica del Monte Acuto (Massiccio del Catria, Appennino Umbro-Marchigiano) di un livello fossilifero ad ammoniti particolarmente ricco (Venturi, 1978), si rende necessario un aggiornamento delle conoscenze in merito, sia alla luce di nuovo materiale raccolto, sia per i nuovi studi biostratigrafici effettuati.

Nel livello in questione la componente faunistica numericamente predominante è data da Galaticeras, genere che rappresenta un elemento importante della fauna della Tetide Mediterranea. Basandosi su quanto è stato rinvenuto insieme a questi ammoniti, e dai confronti con l'associazione presente al Fiume Bosso (Faraoni et al., 1996), si ritiene che il livello fossilifero del Monte Acuto sia tipico della parte basale del Carixiano inferiore: questa ricerca riguarda pertanto un'importante componente della fauna marker per la porzione inferiore della Zona a Tetraspidoceras quadrarmatum che, contrariamente alla sua parte superiore, è ben caratterizzata nell'area mediterranea (Faraoni et al., 1996).

L'AFFIORAMENTO DEL MONTE ACUTO

L'area in questione è situata nel Foglio 116 (Gubbio) della Carta Geologica d'Italia 1:100.000, ed appartiene ad una grande struttura anticlinalica debolmente asimmetrica, con vergenza NE e fianco esterno che si accavalla sull'adiacente sinclinale (Guide Geologiche Regionali n° 7, 1994); la Corniola affiora estesamente, oltre che nelle vallate dei fiumi Bosso e Burano, anche sul Monte Acuto.

Sul versante occidentale del Monte Acuto (Tavolette IGM 1:25.000 Quadrante III NE Cantiano e Quadrante II NW Serra S. Abbondio) si apre la cava del Pallareto, in cui sono visibili diversi spezzoni di successione, uno dei quali comprende all'incirca cinque metri di sezione di Corniola ben stratificata, in facies tipica: si tratta di un mudstone grigio, generalmente molto omogeneo, la cui deposizione è riferita all'ambiente bacinale che circondava delle zone di

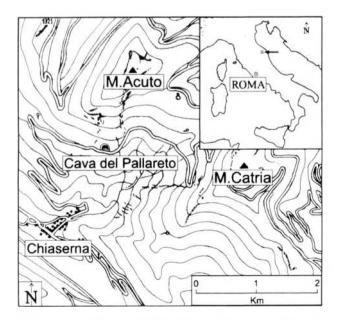


Fig. 1 - Ubicazione geografica del massiccio del Monte Acuto-Monte Catria.

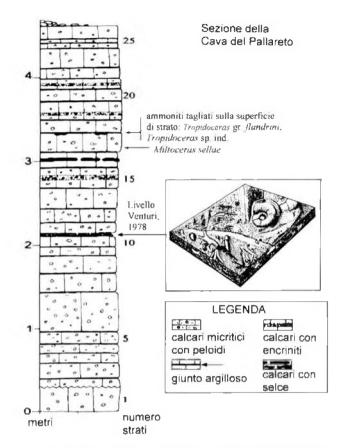


Fig. 2 - Rappresentazione schematica della sezione del Pallareto da cui provengono i Galaticeras catriense (situazione dei rilievi del 25 settembre e del 10-12 ottobre 1999).

alto, in un contesto di strutturazione e diversificazione dei fondali, per accentuarsi dei fenomeni di subsidenza nel Giurassico inferiore (Centamore et al., 1971). Gli affioramenti del Pallareto sono rappresentati da strati calcarei decimetrici abbastanza regolari, con superfici talora interessate da bioturbazioni; alternate a pacchi di strati micritici, talvolta con selce in liste e noduli, si hanno intercalazioni encrinitiche che sembrerebbero rappresentare tempestiti (o comunque eventi di energia relativamente alta); la presenza di faglie (alcune delle quali coperte, e quindi non visibili) con rigetto di qualche metro rende difficile correlare i vari spezzoni della successione tra di loro.

Il livello da cui provengono i fossili è contenuto in un giunto d'interstrato, dello spessore di circa tre centimetri, a composizione marnoso-argillosa con piccoli noduli di selce e cristalli di pirite; su di esso si rinvengono molte bioturbazioni, rappresentate da gallerie a forma piuttosto varia, tra le quali si annoverano gli icnogeneri Chondrites, Halopoa, Planolites, e piste simili ad Helmintoides. L'associazione è dominata da Galaticeras catriense (Venturi, 1978), ma sono presenti altri ammonoidei, oltre a resti di Belemnoidi, Nautiloidi, Lamellibranchi, Gasteropodi, Brachiopodi, Echinodermi e denti di Elasmobranchi.

Recentemente sono state rinvenute, su uno spezzone differente da quello degli ammoniti, anche impronte non organizzate, interpretabili, secondo quanto riporta Arduini (1996), come i segni lasciati dall'attività di Rettili Arcosauri (în particolare Dinosauri Prosauropodi): non è una pista dovuta a dei passi, ma sarebbero tracce lasciate sul fondo forse dopo un breve "tuffo" seguito da una riemersione. Qualunque sia il loro significato, va detto che la superficie di strato su cui tali orme si osservano appartiene ad una porzione ribassata per l'effetto di alcune faglie, e su di essa è stato raccolto un nodulo siliceo contenente un ammonite del genere Dubariceras Dommergues, Mouterde & Rivas, 1984: si può pertanto ritenere che abbia un'età del Carixiano medio, quindi più recente rispetto al livello ad ammoniti descritto da Venturi nel 1978.

BIO- E CRONOSTRATIGRAFIA

Come evidenziato da vari Autori (Dommergues et al., 1983; Phelps, 1985; Donovan, 1990; Dommergues et al., 1994; Meister, 1995; Faraoni et al., 1996), per il Carixiano dell'Italia peninsulare è preferibile non far direttamente riferimento alle zone standard usate nel Nord Europa (cioé quelle di Dean, Donovan & Howarth, 1961), perché mancano, o sono molto rari, gli ammoniti che le definiscono; si ritiene pertanto conveniente adottare qui la biozonazione elaborata da Faraoni et al. (1996) per la successione del Fiume Bosso, che risulta essere affidabile per l'area mediterranea della Tetide, grazie all'abbondanza di materiale di riferimento, raccolto con criterio biostratigrafico.

Dean, Donovan & Howarth, 1961 (Paleoprovincia Boreale)	Faraoni, Marini, Pallini & Venturi, 1996 (Paleoprovincia Meditertanea)	
Zone	Zone	Bioeventi
Prodactylioceras davoei	Protogrammoceus dilectum	Fulciniceras costicillatum Reynesocoeloceras simulans
Tragophylloceras ibex	Metaderoceras gemmellaroi	Metaderoceras beitense "Dayiceras" aff. dayiceroide Tropidoceras mediterraneum
Uptonia jamesoni –	Miltoceras sellae	Tropidoceras flandrini
		Polymorphites appenninicus
		Farinaccites clavarus
	Terraspidoceras quadramasum	7
		Tetraspidoceras quadrarmatum Catriceras catriense

Tab. 1 - Zone boreali e mediterranee del Carixiano.

Il livello fossilifero del Monte Acuto è stato inizialmente attribuito da Venturi (1978) al passaggio Lotharingiano superiore-Carixiano inferiore (con qualche incertezza sul termine più antico), ma Pallini (1984) ritiene che sia più opportuno limitarlo al solo Carixiano inferiore, vista l'assenza di faune ad Echioceratidae s.s. Seguendo le opinioni di Faraoni et al. (1996), la fauna della cava del Pallareto sarebbe tipica della porzione basale della Zona a Tetraspidoceras quadrarmatum (bioevento a Catriceras catriense), che corrisponde alla parte inferiore della cronozona ad Uptonia jamesoni di Dean, Donovan & Howarth (1961). Alcuni elementi fanno però ritenere che il livello fossilifero di Venturi (1978) sia compreso tra rocce leggermente più antiche di quelle affioranti nella sezione del Fiume Bosso, luogo in cui la biozona a Tetraspidoceras quadrarmatum è stata riconosciuta e definita per la prima volta. Se infatti entrambe le successioni hanno elementi faunistici comuni (si veda Tab. 2), bisogna dire che in ognuna si possono ritrovare ammoniti assenti nell'altra: proprio questi taxa indicano una non perfetta correlabilità. Il ritrovamento di Miltoceras sellae (Gemmellaro, 1884) negli strati del Pallareto posti ad un metro sopra il livello fossilifero a Galaticeras e Catriceras (Fig. 2) fa inoltre pensare che ci si trovi in presenza di una successione condensata o, meglio, lacunosa.

Nel settembre 1999 un gruppo di studio internazionale (Meister, Hesselbo et al.) ha compiuto delle ricerche "in loco" per controllare dal punto di vista litostratigrafico il passaggio Sinemuriano-Carixiano, ed ha osservato che alla base della successione del Bosso esiste una faglia, con rigetto forse di 6 metri: è quindi verosimile che manchino localmente gli strati che documentano il passaggio tra la sommità del Sinemuriano e la base del Carixiano, ed è altrettanto plausibile che tali strati si possano rinvenire in altre sezioni (anche vicine). Per questo motivo si può pensare che l'orizzonte fossilifero della cava del Pallareto sia riferibile ad un intervallo di tempo più antico di quello coperto dagli strati 39-45 della vallata del Fiume Bosso (che rappresentano la porzione inferiore della Zona a Tetraspidoceras quadrarmatum, ma con la base assente per dislocazione). In quest'ottica, lo studio della sezione del Pallareto permetterebbe di definire la parte basale del Carixiano in modo più chiaro ed ampio di quanto fatto in precedenza. A tale proposito va notato che la comparsa in massa di Galaticeras Spath, 1938, Radstockiceras Buckman, 1918, Catriceras Venturi, 1978 e di forme bispinate simili a Paramicroderoceras Dommergues, Ferretti & Meister 1994, viene complessivamente considerata in Appennino l'inizio del Carixiano, ma non è possibile verificare la sua sincronia con il limite Sinemuriano-Carixiano della sezione di Wine Haven, Gran Bretagna (proposta di formalizzazione G.S.S., Hesselbo et al., 2000), perché nella nostra area mancano forme ad affinità sinemuriana simili a quelle della sezione inglese.

Ammoniti di Cava Pallareto (livello Venturi, 1978)

Ammoniti della sezione del F. Bosso (strati 39-52)

Aegolytoceras varicosum (Venturi, 1978) Catriceras catriense Venturi, 1978 "Epideroceras" latinodosum (Bremer, 1965) "Paramicroderoceras" ancyrense (Bremer, 1965) Radstockiceras aff. numismale (Oppell, 1853) "Catriceras" sp. Galaticeras sp. Phylloceras sp. Asteroceras aff. varians Fucini, 1903 Calaiceras calais (Meneghini, 1881) Calliphylloceras sp. Epideroceras gr. lorioli (Hug, 1899) Galaticeras catriense (Venturi, 1978) Gleviceras sp. Juraphyllites nardii (Meneghini, 1881) Paramicroderoceras sp. Phricodoceras gr. taylori (Sowerby, 1826) Acanthopleuroceras sp. ?Tropidoceras sp. gen. nov. aff. Gemmellaroceras Hyatt. 1900

Aegolytoceras varicosum (Venturi, 1978) Catriceras catriense Venturi, 1978 "Epideroceras" latinodosum (Bremer, 1965) "Paramicroderoceras" ancyrense (Bremer, 1965) Radstockiceras aff. numismale (Oppell, 1853) Galaticeras sp. Phylloceras sp. Galaticeras marianii (Gemmellaro, 1884) "Gemmellaroceras" sp. Juraphyllites diopsis (Gemmellaro, 1884) Juraphyllites libertus (Gemmellato, 1884) Juraphyllites sp. Lytoceras fimbriatum (Sowerby, 1817) Lytoceras sp. Partschiceras striatocostatum (Meneghini, 1853) Radstockiceras sp. Tetraspidoceras quadrarmatum (Dumortier, 1869) Tetraspidoceras sp. "Polymorphites" calensis (Faraoni, Marini, Pallini & Venturi, 1996)

Tab. 2 - Confronto tra gli ammoniti di Cava Pallareto e della sezione del Fiume Bosso.

IL GENERE GALATICERAS

Diagnosi

La diagnosi che segue riprende, con qualche emendamento, quella di Venturi (1985): il genere Galaticeras Spath, 1938 [Amphiceras Gemmellaro, 1884 (non Gray, 1847)] è caratterizzato da gusci mediamente involuti, sub-discoidali ed appiattiti. L'area ventrale è arrotondata, priva di carena, e la sezione della spira (che cresce in altezza piuttosto rapidamente) è ogivale o sub-pentagonale alta. L'ornamentazione è costituita da strie falciformi, marcate in maniera variabile: possono essere alquanto fini, talvolta evanescenti nella metà del lato, ma altre volte, proprio in questa zona sono più accentuate, e si riuniscono a formare delle pseudo-coste; in ogni caso tali strie generalmente attraversano l'area ventrale. La spira può presentare, più o meno accentuate, costrizioni peristomatiche.

La linea suturale presenta il lobo E più corto (da 2/3 a circa la metà) di L; questo, almeno nelle specie Galaticeras catriense (Venturi, 1978) e Galaticeras canavarii (Fucini, 1899), è spostato rispetto alla mediana del giro (il carattere non è altrettanto evidente nelle forme descritte da Gemmellaro, 1884); parallelamente alla posizione del sifone si notano delle incisioni pseudosuturali pressoché rettilinee; il lobo L è tipicamente trifido e debolmente asimmetrico. La porzione ombelicale della sutura presenta numerosi lobi: un grande U2, un U3 inclinato, un U1 che si suddivide in U1v, U1m e U1d; il lobo I possiede delle branche laterali, che gli conferiscono quasi la forma "a croce" tipica dei litoceratini (si veda anche oltre).

SPECIE RICONOSCIUTE

Nella letteratura disponibile (essenzialmente Gemmellaro, 1884; Howarth & Donovan, 1964; Dommergues et al., 1994; Faraoni et al., 1996) le specie riconosciute sono le seguenti:

Galaticeras harpoceroide (Gemmellaro, 1884) (spe-

cie tipo del genere);

Galaticeras aegoceroide (Gemmellaro, 1884) (secondo Dommergues et al., 1994, le relazioni di questa forma con la specie tipo sono difficili da precisare, tanto che si potrebbe anche trattare di due stadi ontogenetici diversi dello stesso taxon);

Galaticeras flexistriatum (Gemmellaro, 1884); Galaticeras marianii (Gemmellaro, 1884);

Galaticeras propinquum (Gemmellaro, 1884) (stando ad Howarth & Donovan, 1964, questa forma sarebbe distinta dalla specie tipo in maniera dubbia);

Galaticeras canavarii (Fucini, 1899); Galaticeras catriense (Venturi, 1978).

In letteratura vengono inoltre ascritte al genere, molto probabilmente in maniera errata, anche:

Galaticeras falcicula (Meneghini, 1881) (come appare chiaramente dal lavoro in cui tale specie viene istituita, le suture sono di tipo filloceratino, e pertanto non confortano l'attribuzione al genere; sulla base della semplicità suturale e del numero di lobi ombelicali bisogna considerare questa forma come un Juraphyllitidae);

Galaticeras jacksoni Howarth & Donovan, 1964 (si tratta di una forma presente solo nel Sinemuriano dell'Inghilterra; secondo la nostra opinione l'aspetto della sutura e la presenza di una carena non permet-

tono l'attribuzione al genere *Galaticeras*; in particolare la conformazione del lobo E e della sua sella mediana suggerirebbero l'assegnazione ad un gruppo diverso, probabilmente agli Ammonitina);

Galaticeras? rosenbergi (Fucini, 1921) (istituita come Amphiceras rosenbergi Fucini, 1921, probabil-

mente appartiene ad un altro genere);

"Amauroceras?" sp. (questa forma viene segnalata come possibile Galaticeras da Howarth & Donovan, 1964, ed è basata su materiale rinvenuto a San Pedro de Muel, Portogallo; designata da Mouterde, 1951 come "Amauroceras?" sp., è stata successivamente identificata come un Polymorphitidae Haug, 1887, forse Tropidoceras masseanum (d'Orbigny, 1844); secondo la nostra opinione, fondata essenzialmente sulla linea suturale figurata da Howarth & Donovan, 1964, si tratta sicuramente di un genere diverso da Galaticeras, appartenente con tutta probabilità agli Ammonitina).

DISTRIBUZIONE STRATIGRAFICA E GEOGRAFICA

Il genere, secondo i dati raccolti in Appennino, ha distribuzione temporale relativa al solo Lias medio (Pliensbachiano): più precisamente esso copre un intervallo stratigrafico che comprende tutto il Carixiano inferiore (Zona a Tetraspidoceras quadrarmatum) e la parte medio-bassa del Carixiano medio (Zona a Metaderoceras gemmellaroi). Blau (1998), basandosi su di un campione raccolto ex situ, afferma che il genere comparirebbe già dal Sinemuriano terminale (Lotharingiano, Zona a Echioceras raricostatum di Dean, Donovan & Howarth, 1961), ma questo dato non è accettabile, dal momento che si fonda su un'identificazione tassonomica dubbia: come si può vedere nelle figure riportate dall'Autore, il suo esemplare si presenta molto più involuto (il rapporto do/d misurabile è circa 0.22) ed appiattito rispetto ai Galaticeras (in cui do/d va mediamente da 0.28 a 0.36); inoltre la sutura ha il tipico impianto strutturale dei Juraphyllitidae per la presenza di intagli filloidi, per i rapporti tra E, L ed U e per il fatto che i lobi ombelicali sono inclinati ed inseriti su una linea molto obliqua (caratteri assenti nei Galaticeras). Anche Dommergues et al. (1994) segnalano la presenza di Galaticeras nel Sinemuriano superiore, ma, pur essendo la loro attribuzione sistematica corretta, non è convincente il contesto stratigrafico della località da cui il loro individuo proviene (Gorgo a Cerbara, Appennino Marchigiano): qui infatti la grande condensazione deposizionale ha messo insieme forme (come ad esempio Epophioceras Spath, 1924, Asteroceras Hyatt, 1867, Paltechioceras Buckman, 1924, Vicinodiceras Trueman, 1918 e Tetraspidoceras Spath, 1926) tipiche di tempi differenti, che vanno dal Sinemuriano medio-superiore, al Sinemuriano superiore, e forse al Carixiano inferiore.

Arealmente Galaticeras è limitato alle regioni mediterranee (Appennino Umbro-Marchigiano, Toscana, Sicilia, Marocco, e, da quanto riportato da Dommergues et al., 2000, anche Albania); finora tutte le segnalazioni che riguardano la sua presenza altrove, ovvero Caucaso (Arkell et al., 1957), Alpi Austriache (Rosenberg, 1909; Blau, 1998), Svizzera (Wiedenmayer, 1977), Inghilterra (Howarth & Donovan, 1964), sembrano frutto di identificazioni errate.

POSIZIONE SISTEMATICA ED AFFINITÀ TASSONOMICHE

Secondo Arkell et al. (1957) il genere Galaticeras apparterrebbe al Sottordine Phylloceratina Zittel, 1884, Famiglia Juraphyllitidae Arkell, 1950, e ciò nonostante l'assenza di selle filloidi nella linea suturale (il fatto è giustificato come perdita del carattere, similmente a quanto avviene nei Phylloceratina cretacici, ma per la nostra opinione non è nota nessuna forma del Giurassico in cui ciò sia avvenuto); medesima attribuzione riportano Howarth & Donovan (1964) ed El Hariri et al. (1996); Dommergues et al. (1994) lo annoverano nel Sottordine Phylloceratina, sotto la dicitura "Famiglia da precisare"; Wiedmann (1970) lo pone nel Sottordine Ammonitina Hyatt, 1889, Famiglia Polymorphitidae Haug, 1887; lo stesso fa Bremer (1965), perché cosidera Galaticeras come sinonimo di Gemmellaroceras Hyatt, 1900, ma l'Autore ha semplicemente travisato la sinonimia, dal momento che il suo esemplare è proprio un Gemmellaroceras. Alcuni Autori (Dubar, 1961; Rakús, 1994; Blau, 1998) ritengono Galaticeras affine a Bouhamidoceras Dubar, 1961, e lo includono nel Sottordine Ammonitina Hyatt, 1889, Famiglia Psiloceratidae Hyatt, 1867, Sottofamiglia Discamphiceratinae Guex & Rakús, 1991: in realtà i rapporti tra Bouhamidoceras e Discamphiceras Spath, 1923 non sono sicuri (Guex, 2000, comunicazione personale), e non si hanno prove né della parentela tra Discamphiceras e Bouhamidoceras, né di quella di quest'ultimo con Galaticeras, perché i caratteri comuni possono essere attribuiti a convergenza evolutiva (infatti si ritrovano in altri taxa, sicuramente non affini fileticamente); le differenze nella linea suturale (il Bouhamidoceras presenta lobo L bifido), nell'avvolgimento, nell'ornamentazione, nella distribuzione temporale ed in parte in quella areale, portano a concludere che Bouhamidoceras e Galaticeras appartengono a gruppi diversi, già a livello di famiglia.

Venturi (1978 e 1985), seguendo anche le opinioni di Wiedmann (1973), pone i Galaticeras nel Sottordine Lytoceratina Hyatt, 1899, ma adduce solo motivazioni generiche, concernenti l'aspetto della linea suturale. Conferme di quest'ultima attribuzione si hanno, attualmente, dall'avvolgimento, dai dettagli della sutura (in particolare dall'osservazione del lobo E) e dalle striature pseudosuturali (intese come probabili strutture di rinforzo tra un'inserzione settale e l'altra) che, nelle forme appenniniche, sono visibili solo sull'area ventrale. Nei Phylloceratina infatti, la sella mediana del lobo E termina appuntita, ed il setto

mediano che da essa parte non giunge fino alla fine della sella del lobo successivo; le pseudosuture appaiono come leggerissime incisioni a V che iniziano insieme al setto mediano e terminano prima del fondo della sella (Fig. 3a e Tav.1, figg. 1-2).

Nei Lytoceratina invece, la sella mediana del lobo E non finisce a punta, ma appare come interrotta da un taglio trasversale; i lati interni di E poi, proseguono meno incisi fino alla base del lobo stesso, si congiungono ad angolo molto acuto e continuano nell'incisione mediana, che non si interrompe mai e che non corrisponde ad un vero setto (come invece accade nei Phylloceratina). Le pseudosuture hanno andamento quasi parallelo all'incisione mediana, con una leggera curvatura a convessità esterna (Fig. 3b e Tav.1, fig. 5). Questo è proprio l'aspetto che si può osservare in vari modelli interni particolarmente ben conservati di *Galaticeras catriense*, dove il lobo E presenta l'interruzione trasversale e pseudosuture quasi parallele (Fig. 3c e Tav.1, fig. 8).

Negli Ammonitina infine, (almeno nelle forme liassiche dell'Appennino) il lobo E è caratterizzato da una sella mediana abbastanza larga, provvista di fondo dentellato, che non è mai appuntita come nei Phylloceratina, né tagliata come nei Lytoceratina; non è presente né un setto né un'incisione mediana e

non sono note pseudosuture.

Un ulteriore riscontro si ha nell'aspetto del lobo l: nei Lytoceratina esso è conformato più o meno marcatamente "a croce" (Fig. 5b e Tav.1, figg. 6-7), cosa osservabile in vari esemplari di Galaticeras (Fig. 5c), e questo può essere considerato un carattere indicativo proprio ed esclusivo del sottordine (Wiedmann & Kullmann, 1981), almeno nelle forme del Giurassico inferiore (Wiedmann, 1973). Nei Phylloceratina invece, i lobi interni, oltre ad avere forma più semplice (lobi lituidi sensu Wiedmann, 1970, con terminazione bipolare), sono organizzati diversamente: non sono "abbraccianti", ma sembrano "appoggiati" uno sull'altro, e possiedono tipiche strutture (simili ad

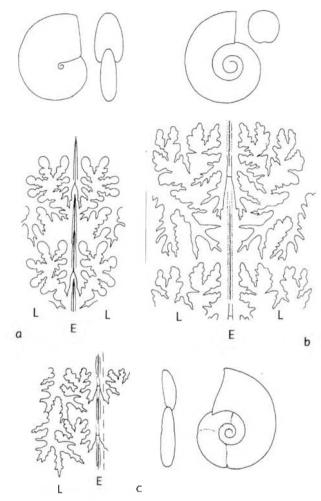


Fig. 3 - Linee suturali di *Phylloceras selinoides* (a), *Lytoceras cornucopia* (b) e *Galaticeras catriense* (c), provenienti rispettivamente dal Rosso Ammonitico della vallata del Fiume Burano (a e b), e dalla Corniola del Monte Catria (c); i tre esemplari sono molto ben conservati, e sono evidenti le caratteristiche delle pseudosuture: si noti la somiglianza tra il lobo E e le pseudosuture di *Galaticeras* e quelli di *Lytoceras* (Venturi, Schedario).

SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA 1

Frammenti di Phylloceratina e Lytoceratina che permettono di confrontare le aree ventrali e dorsali ed i lobi esterni e interni delle suture; le barrette verticali rappresentano 1 centimetro.

Figg. 1-2 - Phylloceras daderleinianum Catullo: lobi E: notare le selle appuntite che si prolungano nel setto mediano. Provenienza: Rosso Ammonitico di M. Petrano (Cagli).

Figg. 3-4 - Phylloceras gr. selinoides Meneghini: lobi II; notare i lati integri e le strutture subconiche all'interno dei lobi stessi. Provenienza: Rosso Ammonitico di Cima Panco (Monti Martani).

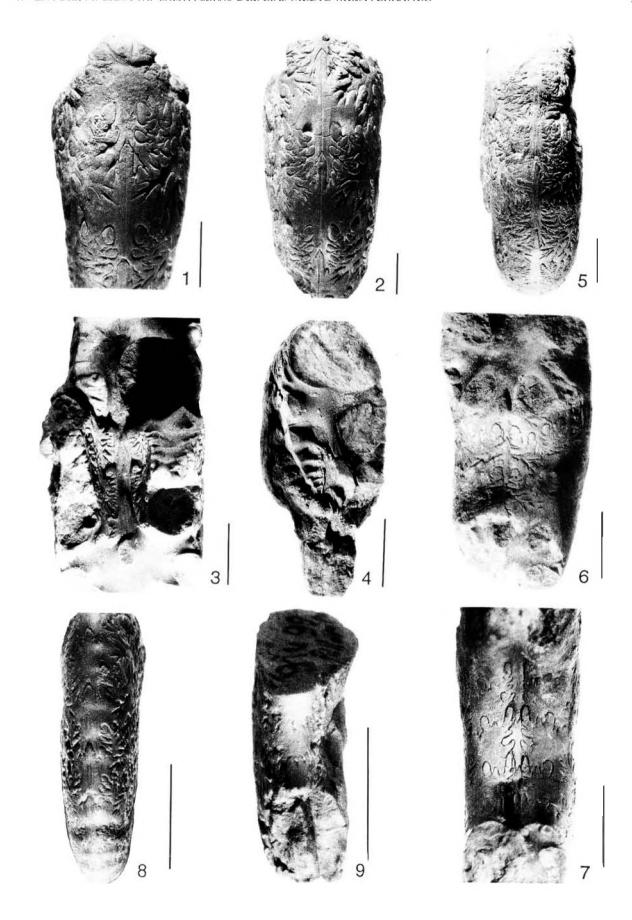
Fig. 5 - Lytoceras ktenasi Mitzopoulos: lobi E con selle "tagliate"; l'incisione mediana non rappresenta un vero setto, e le pseudosuture sono ad essa parallele. Provenienza: Rosso Ammonitico di S. Anna (Passo del Furio).

Fig. 6 - Lytoceras cornucopia Yung & Bird: lobi I trastagliati, quasi a forma di croce, "abbraccianti" uni gli altri. Provenienza: Rosso Ammonitico di M. Petrano (Cagli).

Fig. 7 - Audaxlytoceras dorcadis Meneghini: lobi I con rami laterali corti, "abbraccianti". Provenienza: Rosso Ammonitico di M. Petrano (Cagli).

Fig. 8 - Galaticeras catriense Ventuti: lobi E "tagliati", spostati su un lato (asimmetrici) e con le stesse pseudosuture degli altri Lytoceratina, subparallele alla mediana. Provenienza: Corniola della Cava del Pallareto (M. Acuto), strada Chiaserna-M. Catria,

Fig. 9 - Galaticeras catrierise Venturi: sutura ombelicale, che si presenta leggermente retratta (lobo suturale), ed in cui si intravedono i lobi I dentellati caratteristici dei Lytoceratina. Provenienza: Corniola della Cava del Pallareto (M. Acuto), strada Chiaserna-M. Catria.



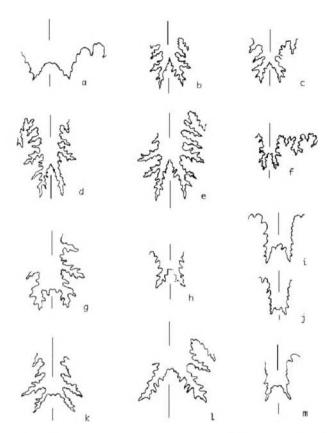


Fig. 4 - Linee suturali di vari Ammonitina provenienti dalle rocce liassiche dell'Appennino Umbro-Marchigiano: Hyperasteroceras (a), Dubariceras (b, e), Phricodoceras (c), Metaderoceras (d), Catriceras (f), Nodicoeloceras (g), Tropidoceras (h), Neolioceratoides (i), Mercaticeras (j), Praerycites (k), Rarenodia (l), Arieticeras (m); tutte mostrano la sella mediana del lobo E con le sue caratteristiche dentellature (Venturi, Schedario).

invaginazioni) coniche appiattite. Negli Ammonitina i lobi I hanno aspetto molto vario (possono essere mono-, bi-, o tripolari) ed hanno sempre rami o dentellature.

In conclusione, i caratteri concernenti l'aspetto dei lobi E ed I (e, in generale, di tutta la sutura) e delle psudosuture sono da cosiderarsi diagnostici a livello di sottordine, perché fanno parte di strutture complesse ed ormai consolidate all'interno delle diverse linee filetiche. Si può quindi escludere ragionevolmente l'attribuzione dei *Galaticeras* ai Phylloceratina od agli Ammonitina, e si deve convenire (per quanto detto sopra) che questo genere appartenga ai Lytoceratina.

È chiaro che la distinzione strutturale tra Phylloceratina, Lytoceratina ed Ammonitina appena evidenziata ha implicazioni più ampie, perché consente di verificare la posizione sistematica di molte forme che potrebbero essere state classificate erroneamente in passato. Poiché la sutura è un elemento complesso, che appare fileticamente stabile nei suoi tratti fondamentali, le informazioni che si possono trarre dalla sua analisi sono da ritenersi prioritarie e decisive rispetto a quelle dovute dal solo esame di elementi morfologici quali l'avvolgimento, la forma del guscio o l'ornamentazione (tutte caratteristiche importanti, ma che rispondono alla pressione selettiva in modo più marcato, divenendo quindi più altamente passibili di convergenza). Pur ammettendo per alcune forme (ad esempio tra i Phylloceratina) una semplificazione delle linee suturali, i dati a nostra disposizione non permettono di credere che questo possa cambiare completamente la conformazione strutturale dei lobi, i quali mantengono in ogni caso le loro principali caratteristiche.

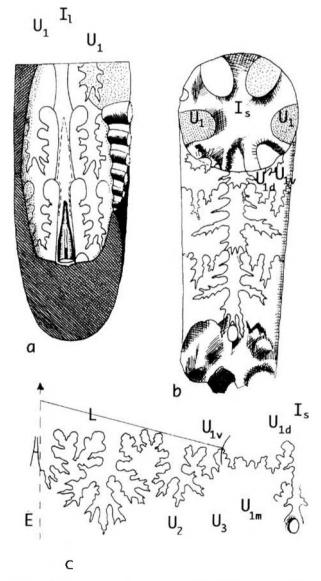


Fig. 5 - Lobi interni di *Phylloceras* (a), *Lytoceras* sp. (b) e *Galaticeras catriense* (c), provenienti rispettivamente dal Rosso Ammonitico della vallata del Fiume Burano (a e b), e dalla Corniola del Monte Catria (c); è evidente la diversa conformazione di I in (a) rispetto a quella di (b) e (c) (Venturi, Schedario).

Per quanto riguarda la composizione della sottofamiglia dei Galaticeras, si riscontra una stretta affinità (data dalla somiglianza nell'avvolgimento della conchiglia e dall'aspetto dei lobi E, L ed U2,) ai generi Exomiloceras Wiedenmayer, 1978, e Peltolytoceras Spath, 1924, entrambi del Sinemuriano; normalmente queste due forme vengono poste negli Ectocentritidae Spath, 1926 (che possiedono un lobo L trifido simile), ma sono da essi ben separati per l'assenza di un grosso lobo suturale, che gli Ectocentritidae s.s. (cioè gli Ectocentritinae Spath, 1926 nomen translatum nov., ex Ectocentritidae Spath, 1926) hanno. Riteniamo opportuno istituire un taxon separato per comprendere Exomiloceras, Peltolytoceras e Galaticeras, in modo da sancire formalmente la loro stretta parentela: si propone quindi la Sottofamiglia Peltolytoceratinae nov. all'interno della Famiglia Ectocentritidae Spath, 1926.

> Sottordine LYTOCERATINA Hyatt, 1899 Famiglia ECTOCENTRITIDAE Spath, 1926 Sottofamiglia PELTOLYTOCERATINAE nov.

Diagnosi – Conchiglie mediamente involute, appiattite, con sezione della spira ogivale alta, area ventrale arrotondata, senza carena. Ornamentazione striata o striato-costata, talvolta ripetuta anche nel modello interno; talora sono presenti costrizioni peristomatiche. Linea suturale tipica, non filloide, caratterizzata da lobo E più corto di L, e spesso spostato a destra o a sinistra rispetto alla mediana dell'area ventrale; lobo L trifido asimmetrico, sviluppato prevalentemente verso l'esterno a chiudere in basso il lobo E; lobi ombelicali in vario numero, rappresentati da U2, U1v, U1m e U1d (derivazione dalla formula suturale

litoceratina E L U2 U1 I); lobi E ed I a forma caratteristica dei Lytoceratina, e pseudosuture tipiche sull'area ventrale.

Genere tipo - Peltolytoceras Spath, 1924.

Distribuzione stratigrafica – Dal Sinemuriano al Carixiano medio.

Distribuzione geografica - Tetide mediterranea.

Prendendo in esame anche gli altri taxa della famiglia Ectocentritidae, si avrebbe la seguente gerarchia:

Famiglia ECTOCENTRITIDAE Spath, 1926 Sottofamiglia ECTOCENTRITINAE Spath, 1926 (nomen translatum nov.) Genere ECTOCENTRITES Canavari, 1888 Genere LYTOTROPITES Spath, 1924

Sottofamiglia da precisare Genere FUCINITES Gugenberger, 1936 ?Genere LYTOCONITES Wiedmann, 1973

Sottofamiglia PELTOLYTOCERATINAE nov. subfam. Genere PELTOLYTOCERAS Spath, 1924 Genere EXOMILOCERAS Wiedenmayer, 1978 Genere GALATICERAS Spath, 1938

L'ASIMMETRIA POSIZIONALE DI E

Nell'ambito dei Peltolytoceratinae è stato riscontrato uno spostamento del lobo esterno della sutura (e quindi del sifone) rispetto alla mediana del giro: tale carattere si osserva in tutti i generi della sottofamiglia

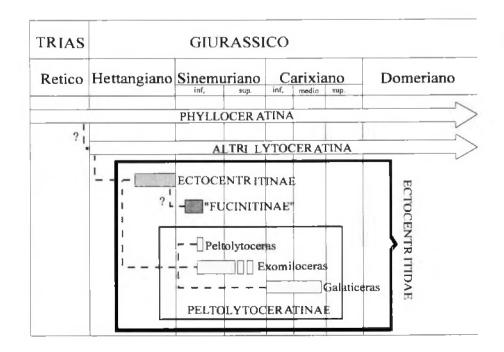


Fig. 6 - Schema delle relazioni filogenetiche esistenti all'interno della Famiglia Ectocentritidae; come si può vedere, essa si è distinta dagli altri Lytoceratina all'inizio del Giurassico, c comprende, secondo la nostra opinione, tre Sottofamiglie: gli Ectocentritinae, limitati al solo Hettangiano medio-superiore, i Peltolytoceratinae, che sono conosciuti dal Sinemuriano (generi Exomiloceras e Peltolytoceras) al Carixiano medio (genere Galaticeras), ed un gruppo ancora privo di designazione formale (ma ben caratterizzato sia per le particolarità suturali che per la presenza di un rilicvo sifonale) del Sinemuriano inferiore.

(ma, apparentemente, non in tutte le specie). Come evidenziato soprattutto dalle osservazioni eseguite sugli esemplari di Galaticeras catriense (Venturi, 1978) provenienti dalla cava del Pallareto (livello Venturi, 1978), la sua entità è variabile, con valore assoluto apparentemente indipendente sia dal diametro, che dalla larghezza del guscio (ovvero a diametri e/o larghezze maggiori non corrispondono necessariamente spostamenti maggiori); inoltre la grandezza dello spostamento non sembra riflettersi sulla posizione dei lobi L, ma solo sulla larghezza delle selle ES. È interessante notare che in alcuni individui il lobo esterno è spostato verso destra, in altri verso sinistra, e che, anche se spesso il fenomeno sembra leggermente accentuato a maggior diametro, ad un'osservazione accurata si riscontra che il carattere si mantiene abbastanza costante duran-

te lo sviluppo ontogenetico.

Per cercare una motivazione a tutto questo, si può immaginare che la posizione asimmetrica del sifone rifletta una distribuzione non del tutto uniforme ed omogenea delle parti molli all'interno della camera di abitazione, fatto che sussisteva durante tutta la crescita dell'animale. Una spiegazione puramente meccanica dell'asimmetria è che le sollecitazioni a cui i due lati del guscio erano sottoposte non fossero uguali, e ciò potrebbe forse indicare anche che l'ammonite era in grado di assumere temporaneamente posizioni non verticali (adagiato in assetto obliquo) mentre stava in agguato in attesa delle prede o in riposo. Con questo non si vuole certo intendere che l'animale vivesse solo su un lato, adagiato sul fondale, perché una specializzazione di questo tipo si riflette normalmente in un'asimmetria molto più marcata, ed estesa a tutto il corpo (come ad esempio accade oggi nei pesci Pleuronectiformi, cioè Sogliole, Passere di mare e Rombi), mentre nei Galaticeras (e negli altri taxa in cui tale carattere è noto) la posizione del sifone è l'unica parte della conchiglia che non rispetta la simmetria bilaterale. Inoltre appare ragionevole pensare che se un ammonite si fosse poggiato sul fondo lo avrebbe fatto più probabilmente con la camera di abitazione, cioè il centro di gravità, e non con il fragmocono (sede del sifone). Di certo, comunque, lo spostamento sifonale poteva avere una qualche ripercussione sulle capacità di nuoto: sia che permettesse all'animale di stare per tempi più o meno brevi in posizione non perfettamente verticale, magari per ripararsi in qualche anfratto (non è necessariamente detto che la biologia di tutti gli ammonoidi fosse confrontabile con quella del genere Nautilus, il quale, tra l'altro, appartiene ad una sottoclasse diversa), sia che, comportando uno spostamento del centro di gravità, consentisse un nuoto più "manovriero" ed agile, con movimenti imprevedibili. In effetti la forma del guscio, unita al fatto che la camera di abitazione è al massimo mezzo giro, suggeriscono per i Peltolytoceratinae buona stabilità idrodinamica e discreta attitudine alla manovrabilità (osservazioni generiche di Jacobs & Chamberlain, 1996; Westermann, 1996; Okamoto, 1996).

Questa asimmetria del lobo E non è unica del Galaticeras catriense, ma si osserva anche in Galaticeras canavarii (Fucini, 1899), ed in realtà sembra piuttosto diffusa nella parte bassa del Lias medio, sia tra i Lytoceratina (cosa evidente ad esempio in Peltolytoceras ed in un Exomiloceras nov. sp. proveniente dalla successione del Burano) che tra gli Ammonitina (Gemmellaroceras Hyatt, 1900, "Gemmellaroceras", ? "Gemmellaroceras" nov. sp., "Polymorphites" e Catriceras Venturi, 1978), manifestandosi anche nel Sinemuriano superiore (Bouhamidoceras Dubar, 1961 e Dudresnayceras Rakús, 1990) e nell'Hettangiano (Discamphiceras Spath, 1923).

L'ipotesi apparentemente più plausibile è che ciò sia frutto di un simile adattamento funzionale (convergenza evolutiva): il carattere in questione è stato acquisito indipendentemente dai vari taxa, in risposta, probabilmente, ad esigenze simili, e ciò verosimilmente implica che si tratti di una peculiarità adattativa che assolvesse ad una o più finalità particolari.

Anche se non si hanno dati sufficienti per motivare completamente la presenza o l'assenza dello spostamento di E nei vari taxa, in via preliminare si può osservare che tale carattere si riscontra, nei Lytoceratina e negli Ammonitina (però in maniera discontinua), soprattutto nel Carixiano inferiore, ma sembra scomparire con il tempo (ad esempio non è

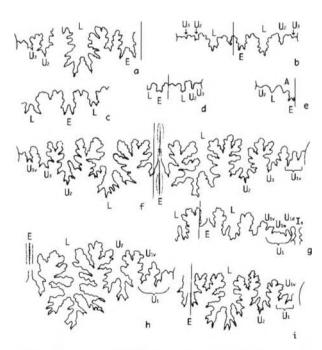


Fig. 7 - Linee suturali di "Catriceras" sp. (a), Catriceras sp. (b), "Polymorphites" (c), "Gemmellaroceras" (d), Gen. Nov. Indet. (e), Galaticeras catriense (f), Bouhamidoceras (g), Exomiloceras sp. (h), Peltolytoceras sp. (i); tutte mostrano il lobo E spostato rispetto alla mediana dell'area ventrale; in (f) sono evidenti, oltre alle striature pseudosuturali, anche le compensazioni dello spostamento da parte delle selle ES (Venturi, Schedario; g ridisegnato da Raktis, 1994).

noto nei Galaticeras del Carixiano medio). Non dovrebbe essere un caso che questa caratterística morfologica sia comune tra gli ammonoidei mediterranei nel Carixiano inferiore (quali Galaticeras, "Gemmellaroceras", Catriceras) e medio (? "Gemmellaroceras" nov. sp.), ed anzi proprio in guesto si potrebbe cercare una spiegazione della sua possibile funzionalità. Infatti, in un'area con varie piattaforme carbonatiche in via di separazione (e relativa differenziazione delle zone adiacenti per l'elevata frammentazione degli ambienti marini) potevano esistere delle opportunità speciali (ad esempio molti anfratti, oppure l'esigenza di destreggiarsi bene in un ambiente complesso, sia per cacciare che per sfuggire ai predatori), che richiedevano un adattamento particolare. In sostanza le singolarità del paleoambiente, unite ad una competizione sufficientemente elevata, avrebbero permesso l'instaurarsi di nicchie ecologiche molto peculiari e diversificate; in condizioni differenti, ad esempio nel Carixiano tipico della Germania meridionale e della Svizzera (Schlatter, 1980, 1991), tali nicchie (e le specializzazioni ad esse relative) potrebbero essere in minor numero, e ciò spiegherebbe l'assenza, o comunque la minor frequenza dello spostamento sifonale negli ammoniti di altri periodi e/o luoghi.

CONCLUSIONI

Lo studio della linea suturale (in particolare dei lobi E, delle terminazioni della sella mediana, e del lobo I) e delle pseudosuture ha dimostrato che Galaticeras, Exomiloceras, e Peltolytoceras appartengono ad uno stesso raggruppamento di Lytoceratina, posto nella famiglia Ectocentritidae, ed individuano

in particolare una nuova sottofamiglia.

Secondo i nostri dati, i Peltolytoceratinae costituirebbero un taxon provinciale, endemico della Tetide centrale (o centro-occidentale, seguendo Meister & Stampfli, 2000), e confermerebbero, fino a prova contraria, la separazione biogeografica, durante il Sinemuriano-Carixiano, tra le faune di questa porzione della Tetide (comprendente Alpi Austriache, Prealpi, Appennino, Sicilia, Marocco ed Albania) e quelle del Mare Boreale. Più difficili da valutare sono i rapporti delle aree sopracitate con altre regioni, come la Turchia (Bremer, 1965; Alkaya & Meister, 1995), dove non sono mai stati trovati rappresentanti dei Peltolytoceratinae.

E comunque probabile che fra la Tetide centrale ed il Mare Boreale ci fossero una o più barriere paleogeografiche; in effetti molti Autori (tra cui Dercourt

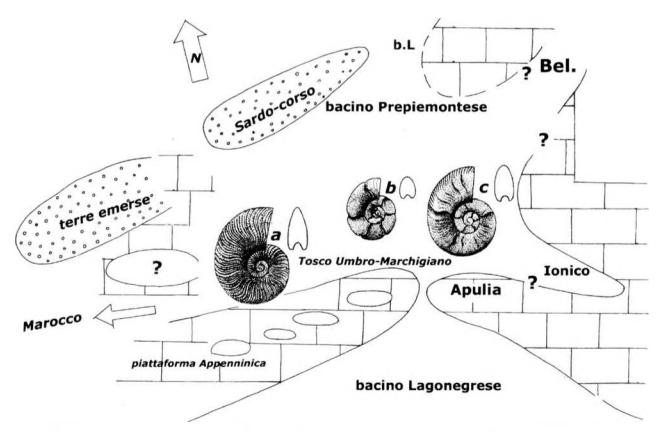


Fig. 8 - Ipotetica situazione paleogeografica centro-tetidea durante il Lias medio, che spiegherebbe la distribuzione dei Galaticeras; Bel.: Bacino Bellunese; b.L: Bacino Lombardo; a: Galaticeras harpoceroide, b: Galaticeras canavarii, c: Galaticeras catriense; la freccia indica l'esistenza di una comunicazione verso il Marocco (mappa basata principalmente su Bassoulet et al., 1993 e su Ciarapica & Passeri, 1998; disegni Venturi, Schedario).

et al., 1993; Ciarapica & Passeri, 1998) suggeriscono con varie ricostruzioni, che durante il Lias esisteva una notevole complessità dell'area da questo punto di vista. I Galaticeras, che in Appennino hanno una "esplosione" improvvisa all'inizio del Carixiano (e si ritrovano con certezza nella parte alta del Carixiano inferiore, fino al Carixiano medio, anche in Sicilia e Marocco), dimostrano una relazione durante questo intervallo di tempo tra i bacini Tosco-Umbro-Marchigiano, Siciliano orientale e Marocchino, anche se nella seconda e terza area mancano dati sicuri sulla Zona a Tetraspidoceras quadrarmatum (Carixiano inferiore).

Ziegler (1981) osserva come l'esistenza di faune anche parzialmente endemiche sia piuttosto frequente in tutto il Giurassico dell'Europa, e mette questo fatto in relazione sia alle variazioni dei parametri ecologici (in particolare disponibilità di nutrienti, temperatura e profondità), che all'apertura/chiusura di

soglie e corridoi marini.

È possibile che la zona in questione fosse all'epoca molto più articolata (riguardo alle relazioni fra mari e terraferma) di quanto normalmente si pensava fino a qualche anno fa: tra le altre cose il ritrovamento di impronte attribuite a Rettili Arcosauri nella Corniola del Monte Catria indicherebbe (se la loro interpretazione fosse valida) l'esistenza di terre emerse, magari sotto forma di piccole isole nelle vicinanze delle piattaforme carbonatiche liassiche. Comunque sia, dal punto di vista paleoambientale, le orme sono indice di acqua relativamente bassa, perché esse si sono potute formare e conservare solo grazie ad un substrato parzialmente consolidato, e quindi poco profondo, come quello che si ritrova in prossimità dei litorali marini.

L'elevata biodiversità (intesa come notevole ricchezza di generi e specie) riscontrabile nelle faune ad ammoniti, principalmente Lytoceratina ed Ammonitina, fra il Sinemuriano ed il Carixiano dà l'idea di un paleoambiente complesso e variabile con una paleotopografia in continua modificazione, sia nello spazio che nel tempo. Ciò può essere stato, almeno in parte, la conseguenza di un cambiamento ambientale o paleogeografico avvenuto alla fine del Sinemuriano superiore (in accordo con quanto riportato da Colacicchi & Bigozzi, 1995 per le successioni di piattaforma), come del resto suggerirebbe la radiazione adattiva dei Polymorphitidae, accompagnata dalla massiccia comparsa di Galaticeras e di Radstockiceras all'inizio del Carixiano, dopo la scomparsa degli Echioceratidae.

BIBLIOGRAFIA

- ALKAYA, F. & MEISTER, C., 1995, Liassic ammonites from the Central and Eastern Pontides (Ankara and Kelkit areas, Turkey): Revue Paléobiol., 14 (1): 125-193, 14 pls., 50 figs.
- Ardunt, P., 1996, Early Jurassic tracks from Monte Acuto (Appennino Marchigiano), central Italy: Ichnos. 4: 239-240, 2 figs.

- ARKELL, W.J., KUMMEL, B. & WRIGHT, C.W., 1957. Mesozoic Ammonoidea. In Moore, R.C. (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology. Part I.: Mollusca 4, Cephalopoda: L80-L465, 434 figs., Geol. Soc. Amer. Univer. Kansas Press.
- BASSOULET, J.P., POISSON, A., ELMI, S., CECCA, F., BELLION, Y., GUIRAUD, R., LE NINDRE, Y.M. & MANVIT, J., 1993, Middle Toarcian pleoenvironments. In Dercourt, J., Ricou, L.E. & Vrielynck, B., (eds.), Atlas in Tethys Paleoenvironmental Maps.: 63-80., 1 fig., 1 map. BECIP-FRANLAB, Paris.
- BLAU, J., 1998, Monographie der Ammoniten des Obersinemuriums (Lotharingium, Lias) der Lienzer Dolomiten (Österreich): Biostratigraphie, Systematik und Paläobiogeographie: Revue Paléobiol., 17 (1): 177-285, 16 pls., 40 figs.
- Bremer, H., 1965, Zur Ammonitenfauna und Stratigraphie des unteren Lias (Sinemurium bis Carixium) in der Umgebung von Ankara (Türkei): N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 122 (2): 127-221, 5 pls., 4 figs.
- CENTAMORE, E., CIOCCHINI, M., DEIANA, G., MICARELLI, A. & PIERUCCINI, V., 1971, Contributo alla conoscenza del giurassico dell'Appennino Umbro-Marchigiano: Studi Geologici Camerti, I: 7-89, 45 pls., 16 figs., 17 tabs.
- CIARAPICA, G. & PASSERI, L., 1998, Evoluzione Paleogeografica degli Appennini: Atti Tic. Sc. Terra, 40: 233-290, 13 figs.
- COLACICCHI, R. & BIGOZZI, A., 1995, Event Stratigraphy and carbonate platform-basin interrelations during the Jurassic in the Central Appennines: Paleopelagos, 5: 111-128, 8 figs.
- DEAN, W.T., DONOVAN, D.T. & HOWART, M.K., 1961, The liassic ammonite zones and subzones of North-Western european province: Bull. British Mus. (Nat. Hist.) Geol., 4 (10): 435-505, 75 pls.
- DERCOURT, J., RICOU, L.E. & VRIELYNCK, B. (eds), 1993, Atlas Tethys Paleocovironmental Maps: 307 pp., 24 figs., 22 maps, BECIP-FRANLAB, Paris.
- DOMMERGUES, J.-L., FERRETTI, A., GÉCZY, B. & MOUTERDE, R., 1983. Eléments de correlation entre faunes d'Ammonites mésogéennes (Hongrie, Iralie) et subboréales (France, Portugal) au Carixien et au Domérien inférieur. Précisions sur la limite Carixien / Domérien Mésogée: Geobios, 16 (4): 471-484, 7 pls., 5 figs.
- —, & MEISTER, C., 1994, Les faunes d'ammonites du Sinémurien de l'Apenin Central (Marches et Toscane, Italie): Boll. Soc. Paleont. Ital., 33 (1): 13-42, 4 pls., 10 figs.
- —, —, BONNEAU, M., CADET, J.-P. & FILI, I., 2000, Les Ammonites du Sinémurien supérieur et du Carixien inférieur à moyen du gisement de Lefterochori (Albanie méridionale). Témoin exceptionnel des faunes de la Térhys méditerranéenne orientale: Geobios, 33 (3): 329-358, 12 figs.
- DONOVAN, D.T., 1990, Sinemurian and Pliensbachian Ammonite Faunas of Central Italy. *In Pallini*, G., Cecca, F., Cresta, S. & Santantonio, M. (eds.), Atti II Conv. Int. "Fossili, Evoluzione, Ambiente", Pergola, 25-30 Ottobre 1987; 253-262, 1 fig.
- DUBAR, G., 1961, Sur quelques Ammonites du Lias inférieur du Haut-Atlas marocain: Bull. Soc. géol. France, 7 (3): 320-323, 1 pl.
- El Hariri, K., Dommergues, J.-L., Meister, C., Souhel, A. & Chafiki, D., 1996, Les ammonites du Lias inférieur et moyen du Haut-Atlas central de Béni Méllal (Maroc): taxonomic et biostratigraphie à haute résolution: Geobios, 29 (5): 537-576, 5 pls., 15 figs.
- Faraoni, P., Marini, A., Pallini, G. & Venturi, E., 1996, New Carixian ammonite assemblages of Central Appennines (Italy), and their impact on Mediterranean Jurassic biostratigraphy: Paleopelagos, 6: 75-122, 13 pls., 7 figs.
- GEMMELLARO, G.G., 1884, Sui fossili degli strati a *Terebratula* aspasia della contrada Rocche Rosse presso Galati (Messina): Giorn. Sc. Nat. Econ. Palermo, 16 (4): 3-48, 7 pls.

- GUIDE GEOLOGICHE REGIONALI N° 7, 1994, 15 Itinerari. Appennino Umbro-Marchigiano: 301 pp.
- HESSELBO, S.P., MEISTER, C. & GRÖCKE, D.R., 2000, A potential global stratotype for the Sinemurian-Pliensbachian boundary (Lower Jurassic), Robin Hood's Bay, UK: ammonite faunas and isotope stratigraphy: Geol. Mag., 137 (6): 601-607, 4 figs., 1 tab.
- HOWARTH, M.K., & DONOVAN, T.D., 1964, Ammonites of the Liassic family Juraphyllitidae in Britain: Palaeontology, 7 (2): 286-305, 2 pls., 2 figs.
- ISTITUTO GEOGRAFICO MILITARE, 1955, Foglio 116, Tavoletta 1:25.000, Quadrante III NE (Cantiano).
- ISTITUTO GEOGRAFICO MILITARE, 1955, Foglio 116, Tavoletta 1:25.000, Quadrante II NW (Serra S. Abbondio).
- JACOBS, D.K. & CHAMBERLAIN, J.A. Jr, 1996, Buoyancy and Hydrodynamycs in Ammonoids. In Landman, N.H., Tanabe, K. & Davis, R.A. (eds.), Ammonoid Paleobiology: 169-224, 16 figs.
- MEISTER, C., 1995, Essai de correlations au Lias moyen (Sinemurien supérieur et Carixien) entre les Pontides et les principales regions adjacentes de la Téthys occidentale et de l'Europe du nord-ouest: Hantkeniana, 1: 75-82, 2 figs.
- & STAMPFLI, G., 2000, Les ammonites du Lias moyen (Pliensbachien) de la Néotéthys et de ses confins; compositions fauniques, affinités paléogéographiques et biodiversité: Revue Paléobiol., 19 (1): 227-292, 22 figs., 13 maps.
- MOUTERDE, R., 1951, Ammonites du Lias moyen Portugais: Bol. Soc. Geol. Portug., 9: 175-190, 2 pls.
- OKAMOTO, T., 1996, Theoretical Modeling of Ammonoid Morphology. In Landman, N.H., Tanabe, K. & Davis, R.A. (eds.), Ammonoid Paleobiology: 225-251, 12 figs.
- PALLINI, G., 1984, L'orizzonte a Paltechioceras del Lotharingiano superiore nella "Corniola" del Monte Catria, Appennino Marchigiano. In Pallini, G. (ed.), 1986, Atti I Conv. Int. Pergola 25-28 Ottobre 1984 "Fossili, Evoluzione, Ambiente": 119-122, 1 pl.
- PHELPS, M., 1985, A refined ammonite biostratigraphy for the Middle and Upper Carixian (Ibex and Davoei Zones, Lower Jurassic) in Northwest Europe and stratigraphical details of the Carixian-Domerian boundary: Geobios, 18 (3): 321-362, 2 pls., 10 figs.
- RAKUS, M., 1994, Les ammonites Lotharingiennes du Jebel Bou
 Hamid (Haut-Atlas de Rich, Maroc). In Pallini, G. (ed.),
 1994, Proc. III Pergola Int. Symp. "Fossili, Evoluzione,
 Ambiente" Pergola, 25-30 October 1990: Paleopelagos
 Special Pubblication 1: 299-316, 3 pls., 20 figs.
- ROSENBERG, P., 1909, Die liassische Cephalopodenphauna der Kratzalp im Hasengebitge: Beitr. Paläont. Geol. Oest.-Ung. Orient., 22: 193-345, 7 pls., 1 fig.

- Schlatter, R., 1980, Biostratigraphie und Ammonitenfauna des Unter-Pliensbachium im Typusgebiet (Pliensbach, Holzmaden und Württemberg, SW-Deutschland): Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 65: 1-261, 23 pls., 15 figs., 25 adds.
- —, 1991, Biostratigraphie und Ammonitenfauna des Ober-Lotharingium und Unter-Pliensbachium im Klettgau (Kanton Schaffausen, Schweiz): Schweiz. Paläont. Abh., 113: 1-133, 21 pls., 89 figs.
- SERVIZIO GEOLOGICO D'ITALIA, 1952, Foglio 116 (Gubbio), Carta Geologica d'Italia 1:100.000, Stabilimento Luigi Salomone, Roma.
- VENTURI, F., 1978, Ammoniti della "Corniola" del Monte Catria (Appennino Marchigiano). Un orizzonte fossilifero attribuibile all'intervallo Lotharingiano sup.-Carixiano inf.: Boll. Soc. Paleont. Ital., 17 (1): 99-117, 1 pl., 12 figs.
- —, 1985, Ammoniti liassici dell'Appennino Centrale con un supplemento sugli ammoniti del Dogger: 126 pp., 2 pls., 154 figs., Città di Castello (PG).
- WESTERMANN, G.E.G., 1996, Ammonoid Life and Habitat. In Landman, N.H., Tanabe, K. & Davis, R.A. (eds.), Ammonoid Paleobiology: 607-707, 16 figs.
- WIEDENMAYER, F., 1977, Die Ammoniten des Besazio-Kalks (Pliensbachian, Südtessin): Mém. Suiss. Paléont., 98: 1-169, 19 pls., 19 figs.
- WIEDMANN, J., 1970, Über den Ursprung der Neoammoniden -Das Problem einer Typogenese: Ecl. Geol. Helv., 63 (3): 923-1020, 10 pls., 31 figs.
- —, 1973, Evolution or revolution of ammonoids at Mesozoic system boundaries: Biol. Rev., 48: 159-194, 11 figs.
- & KULLMANN, J., 1981, Ammonoid Sutures in Ontogeny and Phylogeny. In House, M.R. & Senior, J.R. (eds.), The Ammonoidea. The Systematic Association, Special Volume 18: 215-255, 22 figs.
- ZIEGLER, B., 1981, Ammonoid Biostratigraphy and Provincialism. In House, M.R. & Senior, J.R. (eds.), The Ammonoidea. The Systematic Association, Special Volume 18: 433-457, 22 figs.

(manoscritto ricevuto il 12 marzo 2001 accettato il 26 settembre 2001)

> Federico VENTURI Massimiliano BILOTTA

Dipartimento di Scienze della Terra Università degli Studi di Perugia Piazza Università, 1, 06100 Perugia, Italia