

Note su uno studio delle Ammoniti Liassiche della sottofamiglia Phymatoceratinae Hyatt, 1900

G. PINNA - F. LEVI-SETTI

Museo Civico di Storia Naturale di Milano

(Manoscritto ricevuto il 9 marzo 1974)

RIASSUNTO — Il lavoro vuole indicare alcune delle componenti che hanno mosso gli autori allo studio della sottofamiglia Phymatoceratinae e di proporre alcuni dei risultati raggiunti da tale studio, anche se esso non è del tutto terminato.

Gli autori mettono in evidenza l'importanza che assume per la comprensione della filogenesi della sottofamiglia il genere *Phymatoceras* auct. e, attraverso l'analisi stratigrafica e paleontologica, ritengono che tale genere non costituisca una unità sistematica indivisibile. Il genere *Phymatoceras* non è un gruppo omogeneo ma risulta costituito da tre linee separate che hanno origine da ceppi differenti e sono riconducibili ai tre generi *Phymatoceras* nel suo senso più ristretto, *Chartronia* e *Lillia*, generi che non hanno fra loro alcuna relazione di parentela.

Nel lavoro si è messo inoltre in evidenza il fatto che ciascun genere costituisce una linea di evoluzione filetica caratterizzata da variazioni graduali che non permettono, se non arbitrariamente, una suddivisione in specie successive. Nessuna delle tre linee filetiche sembra aver dato luogo durante la sua evoluzione a fenomeni di speciazione.

Il genere *Phymatoceras* ha origine nella parte inferiore della Zona a Bifrons dagli *Hildaites* del gruppo dell'*Hildaites proserpentinus* e dà origine nella Zona a Meneghinii al genere *Dumortieria* (= *Catulloceras* auct.) attraverso indiscutibili forme di passaggio. Il genere *Lillia* appare a circa metà della Zona a Bifrons, ha origine dagli *Hildoceras* del gruppo dell'*Hildoceras sublevisoni* e si estingue prima della fine della Zona a Erbaense. Il genere *Chartronia* deriva, nella parte inferiore della Zona a Bifrons, dai *Mercaticeras* del gruppo del *Mercaticeras skuphoi*, scompare prima della fine della Zona a Erbaense ed ha relazioni filetiche indirette con la serie *Pseudomercaticeras-Brodieia*, derivata anch'essa dai *Mercaticeras* della Zona a Bifrons.

Viene infine effettuato un tentativo di correlazione fra i *Phymatoceratinae* mediterranei e quelli boreali. In particolare gli autori ritengono che il genere *Haugia* abbia stretti legami di parentela con le specie di *Chartronia* della Zona a Bifrons, da cui sarebbe derivato durante una fase di espansione della loro area di distribuzione.

Sulla base di questa ricostruzione filetica la sottofamiglia *Phymatoceratinae* non risulta essere un gruppo omogeneo; ne deriva quindi la necessità di una revisione nomenclaturale.

SUMMARY - [Remarks on the ammonite subfamily Phymatoceratinae Hyatt, 1900] -- The object of this paper is to show some of the components which have prompted the authors to examine the subfamily Phymatoceratinae, and to propose some of the results obtained in the course of this study, even if this is not quite completed. A stress is made on the importance of the genus *Phymatoceras* auct. for the understanding of the phylogeny of the subfamily; after a stratigraphic and palaeontological analysis, the authors are led to believe that the genus is not an indivisible systematic unity. The genus *Phymatoceras* is not an homogeneous group but it consists of three separate phyletic lines, which originate from three different parent stocks, and can be led back to the genera *Phymatoceras* (sensu stricto), *Chartronia* and *Lillia*, which have no relationships among them. Evidence is also given that each genus constitutes a different phyletic line, characterized by gradual variations, which allow only an arbitrary subdivision in successive species. None of the three phyletic lines, seems to have produced phenomena of speciation in the course of its evolution. *Phymatoceras* originates in the lower part of the Bifrons Zone, from *Hildaites* of the *Hildaites proserpentinus* group, and gives origin, in the Meneghinii zone, to *Dumortieria* (= *Catulloceras* auct.), through unquestionable passage forms. *Lillia* appears towards the middle part of the Bifrons zone, originates from *Hildoceras* of the *Hildoceras sublevisoni* group and disappears before the end of the Erbaense Zone.

Chartronia derives, in the lower part of the bifrons zone, from the Mercaticeras of the Mercaticeras skuphoi group and disappears before the end of the Erbaense zone, having indirect phyletic relations with the series Pseudomercaticeras-Brodieia, which in turn derives from the Mercaticeras of the Bifrons zone. Lastly, an attempt is made to correlate Mediterranean and Boreal Phymatoceratinae. In particular the authors regard Haugia as having strict phyletic links with the Chartronia of the Bifrons zone, from which it might have derived by differentiation during a phase of expansion of its area of distribution.

On the basis of this phyletic reconstruction, the subfamily Phymatoceratinae does not appear to be an omogeneous group, hence the need for a revision of the nomenclature.

La sottofamiglia Phymatoceratinae Hyatt, 1900 come intesa attualmente (ARKELL 1957, DONAVAN 1958, GÉCZY 1966) comprende una serie di forme transizionali fra la sottofamiglia Hildoceratinae Hyatt, 1867 e la sottofamiglia Hammatoceratinae Buckman, 1887, distribuite stratigraficamente dalla parte superiore del Toarciano inferiore (Zona a Bifrons) alla sommità del Toarciano superiore (Zona a Levesquei), e caratterizzate in linea del tutto generale da una conchiglia i cui tratti più appariscenti sono la presenza di un'area esterna sempre carenata (accompagnata o meno da solchi laterali), da una ornamentazione in cui le coste mostrano una netta tendenza alla riunione al margine ombelicale (ove a volte sono presenti netti tubercoli) e da una linea lobale piuttosto semplice di tipo hildoceratino.

Nel 1957 Arkell, attribuendo alla sottofamiglia in questione i generi *Phymatoceras* Hyatt, 1867, *Pseudomercaticeras* Merla, 1933, *Crassiceras* Merla, 1933, *Brodieia*, Buckman, 1898, *Pelecoceras* Hyatt, 1867, *Haugia* Buckman, 1881, *Esericeras* Buckman, 1920 e *Nejdia* Arkell, 1952, mise in evidenza un fatto particolarmente importante: egli sostenne infatti che le forme dai lui riunite nello stesso gruppo sistematico derivavano probabilmente da Hildoceratinae diversi ed alcune di esse mostravano, verso questi ultimi, caratteri transizionali. Egli stabilì in definitiva che la sottofamiglia, come da lui intesa, era un gruppo polifiletico e nettamente transizionale fra la fauna del Toarciano inferiore e quella del Toarciano superiore.

L'origine polifiletica e questo carattere di transizionalità sono gli elementi da cui bisogna a nostro avviso partire per uno studio della sottofamiglia se si vuol giungere ad una

ricostruzione filogenetica e quindi ad una classificazione che corrisponda il più possibile alla realtà dei fatti.

A questi elementi va aggiunta un'analisi dettagliata della distribuzione geografica dei diversi gruppi sistematici in cui la sottofamiglia viene attualmente suddivisa, distribuzione che assume un'importanza determinante nella chiarificazione delle relazioni esistenti fra i gruppi stessi.

Si è soliti dire che la sottofamiglia Phymatoceratinae fu, durante il Toarciano superiore, un gruppo cosmopolita poichè i suoi rappresentanti furono diffusi sia nella provincia boreale, sia nella provincia mediterranea, sia nella provincia arabo-malgascia. In effetti, se tale affermazione è vera, è anche vero che i Phymatoceratinae di una data provincia presentano caratteri tali da essere ben differenti dai Phymatoceratinae presenti nelle altre provincie; pertanto si può dire che, se la sottofamiglia nel suo insieme è cosmopolita, i gruppi da cui è composta sono invece limitati ad aree geografiche ben delimitate e non possono perciò in alcun modo essere considerati cosmopoliti.

Dal punto di vista paleobiogeografico i Phymatoceratinae possono essere distinti, in via preliminare, in tre gruppi, ciascuno dei quali è caratteristico e, entro certi limiti, esclusivo di un'area geografica ben precisa:

1) Phymatoceratinae mediterranei

Generi: *Phymatoceras* (1) (comprensivo del sottogenere *Phymatoceras* e del sottogenere *Chartronia*, rispettivamente con le

(1) Il genere è qui per ora inteso nel suo significato classico che verrà discusso e rifiutato nelle pagine che seguono.

specie *Ph. robustum*, *Ph. fabale*), *Pseudomercaticeras*, *Crassiceras* e *Brodieia*.

2) Phymatoceratinae boreali

Generi: *Haugia*, *Esericeras*, *Pelecoceras*, *Phymatoceras* di tipo non mediterraneo (tipo *Ph. malagma*, *Ph. rudis*, ecc.), *Brodieia* di tipo non mediterraneo (tipo *B. vitiosa*, *B. curva*, ecc.) (2).

3) Phymatoceratinae arabo-malgasci

Genere: *Nejdia*

E' chiaro da quanto fino ad ora esposto che un'analisi paleontologica della sottofamiglia in questione non può prescindere da questa distribuzione geografica per i riflessi che essa ha avuto sull'evoluzione e quindi sulla sistematica della sottofamiglia stessa. Tralasciando il genere *Nejdia* (3) di cui attualmente si conosce ben poco, possiamo affermare infatti che i rappresentanti mediterranei e boreali effettuarono nelle due provincie un'evoluzione separata che diede luogo a linee filetiche distinte il cui punto di contatto corrisponde all'inizio di quel movimento di popolamento che portò i Phymatoceratinae mediterranei a colonizzare l'area boreale verso la fine della Zona a Bifrons e l'inizio della Zona a Variabilis e che segna appunto l'origine dei Phymatoceratinae boreali.

Che le origini della sottofamiglia vadano ricercate nell'area mediterranea risulta chiaro dalla distribuzione stratigrafica dei primi rappresentanti e dalle relazioni filetiche che questi mostrano con gruppi mediterranei preesistenti.

Nella provincia mediterranea i primi Phymatoceratinae appaiono nelle assise inferiori della Zona a Bifrons con forme nettamente

transizionali a vari Hildoceratinae (DONOVAN 1958, KOTTEK 1966, FISCHER 1966, GALITELLI 1969), mentre nella provincia boreale l'apparizione in forza di forme decisamente boreali è posteriore; qui la fauna a Phymatoceratinae si stabilizza con lo sviluppo del genere *Haugia* verso la base della Zona a Variabilis.

Che i rappresentanti boreali siano derivati dai Phymatoceratinae mediterranei risulta poi evidente dall'esistenza di forme transizionali indiscutibili fra i primi rappresentanti del genere *Haugia*, il genere che costituisce lo « stock » principale della provincia boreale, ed alcuni Phymatoceratinae mediterranei del gruppo « *Chartronia* » caratteristici della parte medio-superiore della Zona a Bifrons.

Sotto questo aspetto i Phymatoceratinae mediterranei risultano dunque i rappresentanti di gran lunga più interessanti di tutta la sottofamiglia. Essi tuttavia non sono, allo stato attuale, così ben conosciuti come ci si potrebbe invece attendere da un gruppo che ha una notevole importanza, in quanto rappresenta il termine di passaggio fra le faune liassiche e mediogiurassiche: così, per quanto riguarda la stratigrafia, mentre si conosce nelle grandi linee la distribuzione dei diversi generi mediterranei (PINNA 1973), non è invece nota con esattezza la posizione delle diverse specie; anche la filogenesi della sottofamiglia non appare, allo stato attuale, completamente convincente: mancando infatti una conoscenza stratigrafica esatta, valida per tutta la provincia, non sono conosciute se non in linea teorica le relazioni fra i *Phymatoceras s.l.*, le *Brodieia*, gli *Pseudomercaticeras* ed i *Crassiceras*, e per quanto riguarda la sistematica, mancando una conoscenza filogenetica di base, essa risulta in buona parte contraddittoria.

Il nostro lavoro si propone dunque di effettuare uno studio dettagliato dei rappresentanti mediterranei della sottofamiglia Phymatoceratinae, partendo da una analisi dei numerosi lavori sistematici e stratigrafici esistenti in letteratura e sulla base di una fauna di diverse migliaia di esemplari, provenienti da varie località italiane. Fra queste, hanno

(2) I *Phymatoceras* e le *Brodieia* di tipo non mediterraneo non mostrano strette relazioni con i generi citati nella provincia mediterranea e vanno attribuiti ad altre entità sistematiche: *Phymatoceras* e *Brodieia s. str.* non sono quindi gruppi cosmopoliti.

(3) Fuori dalla provincia arabo-malgascia il genere *Nejdia* è stato segnalato recentemente da GUÉX (1973) nella Zona a Bifrons dell'Atlante marocchino. L'autore esclude nel lavoro l'appartenenza del genere stesso alla sottofamiglia Phymatoceratinae.

fornito materiale soprattutto la serie dell'Alpe Turati nelle Prealpi Lombarde e la serie del Passo del Furlo nell'Appennino Centrale. In particolare si vuole analizzare la distribuzione stratigrafica delle diverse entità sistematiche e si vogliono mettere in luce le relazioni esistenti fra i diversi gruppi mediterranei e fra questi ed i Phymatoceratinae della provincia boreale, onde giungere alla ricostruzione della storia evolutiva della sottofamiglia, alle modalità attraverso cui questa evoluzione ha avuto luogo, e ad una sistematica che, per quanto possibile, sia legata alla realtà evolutiva.

Sulla base di quanto oggi si conosce non è ancora possibile, mancando un'analisi dettagliata, stabilire in modo netto i rapporti che legano i Phymatoceratinae mediterranei a quelli boreali. Nella prima fase del lavoro la nostra attenzione si è infatti polarizzata sulle faune mediterranee ed in particolare su quelli che riteniamo i punti essenziali per ricostruire la filogenesi della sottofamiglia, e cioè da un lato il problema delle relazioni fra il gruppo *Pseudomercaticeras-Brodieia* ed il gruppo dei *Phymatoceras s.l.*, dall'altro il problema del polifiletismo del genere *Phymatoceras* stesso.

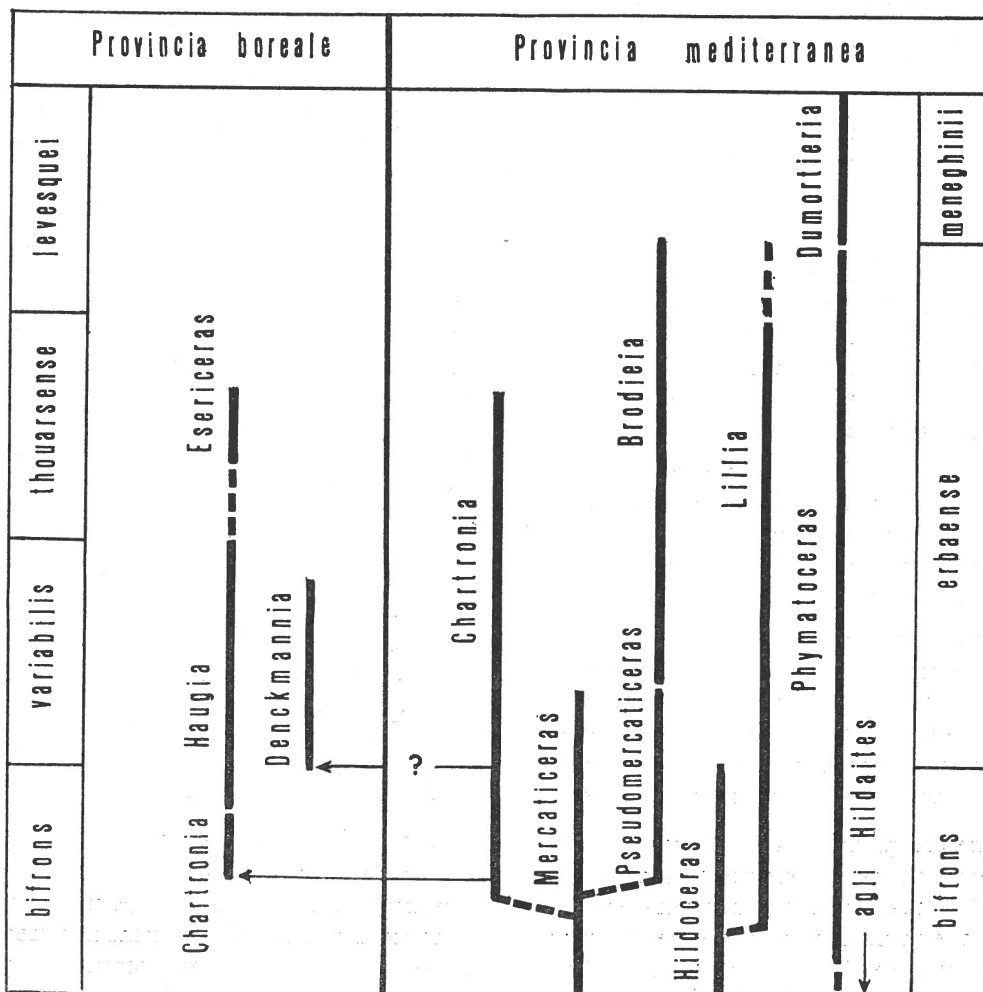


Fig. 1 - Relazioni filetiche fra i diversi generi della « sottofamiglia Phymatoceratinae ».

Il genere *PHYMATOCERAS* s.l.

Il genere *Phymatoceras*, come inteso fino ad ora, è una entità chiaramente polifiletica poichè ad esso sono attribuite forme che a nostro avviso vanno distinte nettamente sia sulla base dei caratteri morfologici, sia considerando che esse hanno avuto origine da gruppi sistematici diversi. I *Phymatoceras* mediterranei intesi nel senso più ampio possono venir distinti in tre gruppi sulla base dei seguenti caratteri: la presenza o l'assenza di solchi a fianco della carena, la presenza o l'assenza di forti variazioni ontogenetiche, la presenza di una ornamentazione regolare a coste accoppiate in un tubercolo periombelicale (ornamentazione tipo *Chartronia*) o di una ornamentazione irregolare costituita da strozzature precedute da coste accoppiate in un tubercolo periombelicale, spesso in rilievo rispetto al resto dell'ornamentazione, che interrompono una serie più o meno lunga di coste semplici e regolari (ornamentazione phymatoceratina):

- A) Gruppo dell'*Ammonites erbaensis* Hauer, 1856 (sottogenere *Phymatoceras auct.*). Forme con solchi dorsali marcati, a forti variazioni ontogenetiche, ad ornamentazione irregolare phymatoceratina più o meno sviluppata.
- B) Gruppo della *Lillia narbonensis* Buckman, 1898 (sottogenere *Chartronia auct.*, pars). Forme prive di solchi dorsali, a deboli variazioni ontogenetiche, ad ornamentazione tipo *Chartronia* molto regolare.
- C) Gruppo dell'*Hildoceras (Lillia) Chelussii* Parish e Viale, 1906 (sottogenere *Chartronia auct.*, pars.). Forme a solchi marcati, a deboli variazioni ontogenetiche, ad ornamentazione tipo *Chartronia* ancor più regolare del gruppo precedente.

I tre gruppi citati hanno avuto un'origine differente ed hanno effettuato, sempre nell'ambito della Provincia mediterranea, una evoluzione su tre linee parallele che corrispondono a tre linee di *evoluzione filetica*, un'evoluzione consistente cioè in trasformazioni nel tempo da una specie in un'altra senza che si

originassero dallo « stock » principale altri gruppi specifici.

Prima di passare ad una analisi dettagliata dei tre gruppi è bene premettere che l'origine differente ed il fatto di essere caratterizzati ciascuno da una storia evolutiva nettamente distinta portano inevitabilmente a concludere che i tre gruppi stessi non possono che essere considerati come delle entità sistematiche distinte.

Ciascuna delle tre linee filetiche è caratterizzata da una sorprendente continuità e da variazioni temporali progressive estremamente uniformi. La gradualità di queste variazioni è tale da rendere assai difficile il porre un limite netto fra entità specifiche cronologicamente contigue. Tutto l'insieme delle variazioni, e cioè tutta la linea filetica nel suo complesso, potrebbe venir definita come un'unica cronospecie, nel senso di « complesso di popolazioni varianti gradualmente nel tempo, in cui è praticamente impossibile porre dei limiti per mancanza di interruzioni nella sequenza evolutiva ».

E' chiaro come tale concetto non sia di facile utilizzazione pratica. Ci si è sforzati perciò di porre dei limiti, seppure arbitrari, individuando, quando possibile, alcuni tipi morfologici che abbiamo considerato come specie vere e proprie. A ciascuna linea evolutiva è stato invece attribuito il rango di genere.

A questo punto è necessario effettuare alcune brevi considerazioni sui nomi generici utilizzati dagli autori per definire quelle forme che oggi vengono assai genericamente attribuite al gruppo dei *Phymatoceras* s.l. Tale gruppo, considerato a volte come una unità omogenea, fu altre volte smembrato in diverse unità sistematiche cui furono attribuiti diversi nomi generici: *Phymatoceras* Hyatt, 1867, *Lillia* Bayle, 1878, *Denckmannia* Buckman, 1898, *Chartronia* Buckman, 1898.

La definizione di tali generi non fu sempre impeccabile e poichè i generi stessi furono stabiliti per lo più su forme non mediterranee, ciò generò una certa confusione quando essi furono applicati alle specie di questa provincia.

Nel presente lavoro si ritiene che il genere *Phymatoceras* s.l. non sia un gruppo omogeneo, ma che sia invece costituito da tre linee fletiche indipendenti cui è assegnato il rango di genere. Per attribuire un nome generico a ciascuna di tali linee fletiche è necessario risalire alla descrizione originale dei vari generi ed alla specie tipo o agli esemplari figurati dall'autore del genere stesso:

Phymatoceras Hyatt, 1867: la definizione originale di Hyatt ed il genotipo scelto da Buckman nel 1898 (*Ph. tirolense* Hauer, 1856 in Dumortier, 1874 = *Ph. robustum* Hyatt, 1867) corrispondono appieno al gruppo dell'*Amm. erbaensis* come definito in precedenza.

Lillia Bayle, 1878: il genere fu stabilito senza descrizione su un esemplare de La Verpillière attribuito alla specie *Lillia lilli* (Hauer, 1856) cui tuttavia non corrisponde. L'esemplare, che dovrebbe trovarsi presso l'École de Mines a Parigi, non è stato rintracciato né da noi, né da Gabilly (lettera personale, 1974) e deve probabilmente considerarsi perduto. La mancanza di descrizione e l'impossibilità di osservare la forma del dorso ed in particolare l'eventuale presenza di solchi, non permette una facile attribuzione dell'esemplare. Questo sembra tuttavia corrispondere più al gruppo dell'*Hild. (Lillia) chelussii* che al gruppo della *Lillia narbonensis*, come si è voluto a volte credere, soprattutto per la grande evoluzione della conchiglia e per l'ornamentazione a coste fini, molto numerose e sinuose sulla parte terminale dell'ultimo giro. In base alla somiglianza con le forme del gruppo dell'*Hild. (Lillia) chelussii* riteniamo, per non proporre nuovi nomi, che il nome generico *Lillia* possa venire attribuito al gruppo in questione. Il nome *Lillia* non va invece applicato alle forme del gruppo *narbonensis* che rientrano nei limiti del genere *Chartronia*.

Chartronia Buckman, 1898: il genere fu stabilito su una forma (*Ch. binodata* Buckman, 1898) che presenta tutti i caratteri del gruppo della « *Lillia* » *narbonensis* come da noi definito.

Denckmannia Buckman, 1898: il genere fu stabilito sulla specie *D. tumefacta* Bu-

ckman, 1898, che presenta i caratteri tipici di quei *Phymatoceratinae* boreali ad ornamentazione molto accentuata, limitati stratigraficamente a parte della Zona a Variabilis: *D. aspera* Buckman, 1898, *D. rudis* (Simpson, 1843), *D. malagma* (Dumortier, 1874), *D. robusta* (Denckman, 1887).

Riassumendo, per le tre linee fletiche sopra definite possiamo utilizzare la seguente nomenclatura:

Gruppo dell'*Am. crbaensis* Hauer, 1856 = genere *Phymatoceras* Hyatt, 1867

Gruppo della *Lillia narbonensis* Buckman, 1898 = genere *Chartronia*, Buckman, 1898.

Gruppo dell'*Hild. (Lillia) chelussii* Parish e Viale, 1906 = genere *Lillia* Bayle, 1878.

Genere PHYMATOCERAS Hyatt, 1867

Il genere *Phymatoceras* fa la sua apparizione nelle assise inferiori della Zona a Bifrons con la specie *Ph. elegans* (Merla, 1933), che è senza dubbio il più antico rappresentante della sottofamiglia *Phymatoceratinae* come fino ad ora intesa, e mostra una successione di stadi di sviluppo di grande interesse per comprendere l'origine del gruppo. Nel primo stadio di sviluppo il *Ph. elegans* presenta caratteri conservativi assai prossimi a quelli di alcuni *Hildaites* della Zona a Falcifer (tipo *Hildaites proserpentinus* (Buckman, 1921)), e cioè conchiglia evoluta a fianchi convessi, a giri di sezione arrotondata con altezza uguale alla larghezza, dorso ristretto provvisto di carena accompagnata da un accenno a due solchi, ornamentazione a coste semplici, numerose, sinuose e retroverse che tendono ad accoppiarsi al margine ombelicale giungendo però solo raramente ad una effettiva saldatura (« stadio a coste semplici » o « stadio *Lillia* » di Merla, 1933). Il secondo stadio (« stadio *Denckmannia* » di Merla, 1933) è caratterizzato, rispetto al primo, da una modifica-

zione radicale dell'ornamentazione mentre resta costante la forma della conchiglia. Gli accoppiamenti delle coste si fanno evidenti e sono a volte preceduti da strozzature anulari che appaiono senza una precisa regolarità. Le coste accoppiate tendono a rilevarsi rispetto al resto dell'ornamentazione. Si tratta del primo abbozzo di una ornamentazione tipo *Phymatoceras*.

Con un miscuglio di caratteri conservativi (stadio hildaitico) e di caratteri evoluti (stadio phymatoceratino) il *Ph. elegans* è un'ottima forma transizionale che tende ad indicare, come probabile diretto progenitore del gruppo, il genere *Hildaites*. Questo è diffuso nella provincia mediterranea più di quanto non si creda e raggiunge il suo apogeo nella Sottozona e Falcifer (FISCHER 1966, KOTTEK, 1966, MOUTERDE e RUGET 1967), cioè nei livelli stratigrafici sottostanti a quelli in cui appaiono, con la specie *Ph. elegans*, i primi *Phymatoceras*.

I rapporti fra il *Ph. elegans* e l'*H. proserpentinus* sono molto stretti: la linea lobale è identica con 1L largo e corto, 2L stretto ed allungato e leggermente obliquo verso 1L; l'area esterna è perfettamente confrontabile, stretta e percorsa da solchi appena accennati; l'ornamentazione è tale da rendere indistinguibili i giri interni delle due specie.

Il passaggio fra gli *Hildaites* ed i *Phymatoceras* avviene dunque senza intaccare la struttura della linea lobale e la forma generale della conchiglia, ma con l'instaurarsi di una ornamentazione di tipo *Phymatoceras* nel secondo stadio di sviluppo, cioè con evoluzione centripeta.

Con il *Ph. elegans* prende inizio una linea di evoluzione caratterizzata da una sorprendente continuità e da variazioni temporali progressive estremamente uniformi. L'evoluzione avviene soprattutto tramite graduali variazioni dell'ornamentazione che portano in un primo tempo alla sparizione dei caratteri conservativi (stadio *Hildaites*), ed all'instaurarsi poi di uno stadio *Phymatoceras* sempre più esteso. Nelle assise superiori della Zona a Bifrons si ha così un tipo morfologico assai prossimo all'*Ammonites escheri* Hauer, 1856 (tav. 10,

figg. 1 e 2), caratterizzato appunto dalla scomparsa dello stadio hildaitico e dalla maggiore estensione dello stadio phymatoceratino.

Dalla base della Zona a Erbaense (Sottozona a Variabilis della provincia boreale) si assiste al susseguirsi di diversi tipi morfologici caratterizzati da uno sviluppo sempre crescente dello stadio phymatoceratino: *Ph. iserense* (Oppel, 1856) nelle assise basali della zona, *Ph. robustum* Hyatt, 1867 (= *Amm. tirolensis* Hauer, 1856 in DUMORTIER 1874, tav. 24) presente per quasi tutta la parte centrale della zona (Zona a Variabilis della provincia boreale) e *Ph. erbaense* (Hauer, 1856) nelle assise medio superiori (parte inferiore e media della Zona a Thouarsense della provincia boreale).

Le differenze esistenti fra il *Ph. erbaense* ed il *Ph. robustum* sono molto tenui ed una netta separazione fra i due tipi morfologici non è sempre agevole e forse non del tutto giustificata. A questo riguardo è da segnalare che le differenze messe in luce fra le due specie (compressione maggiore o minore del giro e coste semplici più o meno numerose e sinuose) si riscontrano nei due tipi di *Ph. erbaense* figurati da Hauer (1856, tav. 11, figg. 10 e 12), il primo dei quali è stato scelto da DONOVAN (1958) come lectotipo della specie. Il *Ph. erbaense* avrebbe rispetto al *Ph. robustum* conchiglia più compressa, coste più serrate e coste semplici più numerose (GAILITELLI 1969, pag. 47).

Con il *Ph. erbaense* inizia una inversione di tendenza nelle variazioni dell'ornamentazione. Lo stadio phymatoceratino va regolarizzandosi attraverso un processo che consiste nel progressivo aumento delle coste semplici nell'intervallo compreso fra due strozzature susseguenti accompagnate da coste riunite, tubercolate e rilevate. Questi elementi, strozzature+coste accoppiate e rilevate+tubercolo, divengono più radi nelle specie che seguono cronologicamente il *Ph. erbaense*, e cioè nel *Ph. merlai* Pelosio, 1968 e nel *Ph. mavigliai* Pelosio, 1968. Mentre il *Ph. merlai* occupa la parte superiore della Zona a Erbaense (Sottozona a Struckmanni della provincia boreale) il *Ph. mavigliai* è limitato alle assise terminali di

detta zona (Sottozona a Dispansum della provincia boreale) e si trova quindi direttamente sotto ai livelli contenenti le prime *Dumortieria* di tipo mediterraneo (tipo *D. meneghinii* = *Catulloceras* secondo alcuni autori) (ATROPS e ELMI 1971, pag. 3).

Nelle due ultime specie citate la variazione del numero delle coste semplici porta ad una generale regolarizzazione dell'ornamentazione; contemporaneamente la conchiglia si fa più evoluta, l'area esterna si restringe, i solchi si attenuano, le coste accoppiate tendono a non essere più rilevate, gli accoppiamenti stessi diminuiscono, i nodi si smussano fino a sparire, mentre permangono le strozzature. Il tipo morfologico terminale di tutta la linea fletica, *Ph. mavigliai*, risulta così molto prossimo alle *Dumortieria* che appaiono nel livello stratigrafico direttamente superiore e che conservano nella persistenza delle strozzature e nella forma della linea lobale alcuni caratteri tipici dei *Phymatoceras*.

Genere CHARTRONIA Buckman, 1898

Il genere *Chartronia* costituisce una linea fletica nettamente separata da quella del genere *Phymatoceras*, caratterizzata dallo sviluppo di quelli che abbiamo chiamato caratteri « tipo *Chartronia* », e cioè assenza di solchi sul dorso, deboli variazioni ontogenetiche, ornamentazione a coste riunite più o meno regolarmente in gruppi di due-quattro in un tubercolo periombelicale, assenza di strozzature e di coste rilevate.

I primi rappresentanti del genere *Chartronia* appaiono nelle assise medio-inferiori della Zona a Bifrons (Sottozona a Bifrons). Si tratta di forme evolute a giro quadrato, area esterna percorsa da solchi, ornamentazione a coste retroverse accoppiate al margine ombelicale, senza una precisa regolarità. Tali forme sono molto vicine all'esemplare figurato da Merla nel 1933 (tav. 2, fig. 7, *sub Denckmannia cornucopia* n. sp.). Questo tipo morfologico, non certo attribuibile alla *D. cornucopia* di Merla dalla quale differisce in modo abbastanza netto, presenta caratteri molto vi-

cini a quelli tipici del genere *Mercaticeras*. In particolare esso fa transizione al *M. skuphoi* (Mitzopoulos, 1930) (= *Mercaticeras raricostatum* Merla, 1933), specie presente alla base della Zona a Bifrons (КОТТЕК, 1966) e cioè nei livelli direttamente sottostanti a quelli in cui appaiono le prime *Chartronia*, e nella quale è presente la tendenza all'accoppiamento ed alla retroversione delle coste che si osserva in modo quasi identico nelle prime *Chartronia*.

Sulla base di queste analogie morfologiche e della posizione stratigrafica si può ritenere che, attraverso la forma evoluta prima descritta, il genere *Chartronia* abbia avuto origine, poco prima della metà della Zona a Bifrons, dal ceppo costituito dal genere *Mercaticeras*.

Da questa forma transizionale prende inizio una linea evolutiva caratterizzata dalla tendenza alla sparizione dei solchi ventrali, all'involutione della spira, alla compressione del giro, alla riunione regolare delle coste in nodi periombelicali ed all'aumento del numero delle coste stesse.

In livelli direttamente sovrastanti quelli contenenti la forma transizionale, a circa metà della Zona a Bifrons (Sottozona a Bifrons di Mouterde ed altri, 1971) è presente la specie *Ch. lilli* (Hauer, 1856), diretta mutazione della precedente, caratterizzata da un maggiore avvolgimento della conchiglia, dalla scomparsa dei solchi ventrali e dalla formazione di una tipica ornamentazione tipo *Chartronia* con coste retroverse, accoppiate regolarmente al margine ombelicale. Segue nei livelli più alti della Zona a Bifrons (Sottozona a Semipolitum) la specie *Ch. narbonense* (Buckman, 1898) nella quale si nota un'accentuazione dell'ornamentazione con aumento notevole del numero delle coste che contemporaneamente si fanno più esili.

Al di sopra della Zona a Bifrons la successione delle diverse specie diviene molto complessa da seguire e necessita di ulteriori revisioni. Secondo i dati in nostro possesso, il genere non dovrebbe superare la parte medio-superiore della Zona a Erbaense (Sottozona a Striatulum della provincia boreale).

Nella Zona a Erbaense si assiste alla formazione di diversi tipi morfologici in cui si attuano un sempre maggiore appiattimento della spira, un restringimento dell'area esterna, un'accentuazione dei tubercoli, un assottigliamento ed un aumento delle coste attraverso una successione di specie che si può sintetizzare come segue: *Ch. sp. ind.* a sezione del giro ovale, a coste sottili e retroverse a forti tubercoli periombelicali; *Ch. venustulum* (Merla, 1933) (a circa metà della Zona a Variabilis della provincia boreale) (ATROPS e ELMI 1971, pag. 3) a spira ancor più involuta giro molto alto, tubercoli periombelicali accentuati ed allungati radialmente, coste meno retroverse e tendenti a riunirsi in fasci; *Ch. venustulum* forma a coste fitte di Pelosio (1968, pag. 172) a conchiglia ancor più compressa ed involuta, giri molto alti a sezione lanceolata, coste numerose e sottili, poco retroverse con tendenza a riunirsi in fasci, nodi marcati.

A questo livello stratigrafico (Sottozona a Striatulum della provincia boreale), il genere *Chartronia* scompare: le sue relazioni con altri gruppi sono, allo stato attuale delle nostre conoscenze, molto dubbie.

Genere *LILLIA* Bayle, 1878

Il più antico rappresentante della linea evolutiva che costituisce il genere *Lillia* è la specie *Lillia tirolensis* (Hauer, 1856) (tav. 7, figg. 1-3), che è presente nelle assise centrali della Zona a Bifrons (Sottozona a Fibulatum di Dean, Donovan e Howarth 1961 - parte superiore della Sottozona a Sublevisoni di Mouterde ed altri 1971).

L'origine del genere *Lillia* non è ancora nota con sicurezza ma la posizione stratigrafica della specie *L. tirolensis* ed il miscuglio di caratteri conservativi ed evolutivi che essa presenta, sembrano indicare come probabile progenitore il ceppo dell'*Hildoceras sublevisoni* Fucini, 1919. I caratteri conservativi infatti, cioè la marcata evoluzione della conchiglia, la sezione subrettangolare, l'area esterna ampia, i solchi dorsali marcati, le coste

rade, diritte, evanescenti al margine ombelicale e bruscamente piegate in avanti al limite del dorso, la linea lobale estremamente semplice con L largo, profondo e diritto, sono tutti elementi che si riscontrano nella specie di Fucini ed in quelle forme transizionali a coste più rade che segnano il passaggio fra gli *Orthildaites* della Zona a Falcifer e gli *H. sublevisoni* tipici.

La specie *L. tirolensis* non è tuttavia una specie realmente transizionale al gruppo dell'*H. sublevisoni*; in essa i caratteri evoluti mostrano una forza ben maggiore dei caratteri conservativi: la riunione delle coste al margine ombelicale è qualche cosa più di una tendenza, la formazione di uno stadio tuberculato ben sviluppato è una realtà ormai acquisita. Sotto questo aspetto, non avendo trovato cioè fino ad ora delle forme intermedie fra la *L. tirolensis* ed il gruppo dell'*H. sublevisoni*, dobbiamo considerare questa derivazione del tutto ipotetica anche se numerosi sono i punti che giocano a suo favore.

Con la specie *L. tirolensis* inizia una linea evolutiva caratterizzata, durante il suo sviluppo, da una tendenza alla perdita dei caratteri hildoceratini e dall'acquisizione, in un primo tempo di caratteri phymatoceratini, in una seconda fase di caratteri analoghi a quelli presenti nel genere *Chartronia*. La definizione dei diversi tipi morfologici successivi della linea evolutiva è molto complessa poichè le variazioni sono estremamente graduali se si fa eccezione dai primi mutamenti che appaiono quasi improvvisamente.

La presenza di caratteri tipo *Phymatoceras* e tipo *Chartronia* non è certo indice di un legame filetico fra il genere *Lillia* ed i generi *Phymatoceras* e *Chartronia* prima esaminati. Ogni legame è infatti senza dubbio da escludersi sulla base dell'origine del tutto separata che tali generi hanno avuto nella Zona a bifrons. Si tratta dunque di un caso di convergenza morfologica, una convergenza che non è tuttavia perfetta: nel genere *Lillia* lo stadio phymatoceratino manca infatti delle strozzature, mentre lo stadio tipo *Chartronia* ha una ornamentazione molto più regolare con coste meno retroflesse e poco sinuose, e so-

prattutto conserva sempre l'area esterna solcata, un carattere questo del tutto assente nelle vere e proprie *Chartronia*.

Nel primo rappresentante conosciuto del genere, *L. tirolensis*, uno stadio interno phymatoceratino è dunque già stabilizzato. A questa specie segue verso la fine della Zona a Bifrons e l'inizio della Zona a Erbaense (Sottozona a Variabilis della provincia boreale) un secondo tipo morfologico in cui è ancora presente lo stadio tipo *Phymatoceras*, cui si accompagna però una maggiore involuzione della conchiglia, una maggiore compressione del giro, area esterna più ristretta e fianchi declivi all'esterno. Si tratta della specie *L. masciadrii* (Pelosio, 1968) (tav. 19, fig. 12, non 10) che sembra conservare ancora nelle coste alcuni dei caratteri tipici degli *Hildoceras* del gruppo *sublevisoni*.

Dopo la specie *L. masciadrii*, si assiste alla brusca scomparsa dei caratteri hildoceratinini dello stadio interno phymatoceratino ed alla apparizione di una ornamentazione tipo *Chartronia*, accompagnata da una leggera involuzione e da un brusco appiattimento laterale della conchiglia. I tipi morfologici successivi a questa specie non sono ancora definiti con esattezza: nella Zona a Erbaense si assiste ad una successione di forme molto vicine che si differenziano fra loro esclusivamente per l'aumento delle coste, lo sviluppo di tubercoli periombelicali ed una sempre maggiore compressione della conchiglia. Verso l'inizio della Zona a Erbaense si ha così un tipo morfologico ascrivibile alla specie *L. anomala* (Merla, 1933) (tav. 3, fig. 10, Lectotipo), segue poi *L. chelussii* Parish e Viale, 1906 cui fa seguito la specie *L. pulchra* (Merla, 1933) (tav. 3, fig. 1) che rappresenta forse lo stadio finale a conchiglia estremamente compressa, a giri piuttosto alti, ad ornamentazione costituita da coste sottili, leggermente sinuose e regolarmente accoppiate al margine ombelicale in una serie molto uniforme di tubercoli.

Con la specie *L. pulchra* la linea evolutiva sembra estinguersi. Gli ultimi rappresentanti di questa specie occupano la parte alta della Zona a Erbaense, corrispondente probabil-

mente alla Zona a Thouarsense o addirittura alla Sottozona a Dispansum della provincia boreale.

La divisione del genere *Phymatoceras auct.* in tre linee filetiche derivate da gruppi differenti stabilita nelle pagine precedenti, porta necessariamente ad una modificazione delle idee che fino ad ora si avevano sui rapporti esistenti fra i diversi generi della sottofamiglia Phymatoceratinae. In particolare risultano modificati i rapporti che legano i tre generi *Phymatoceras*, *Chartronia* e *Lillia* da un lato con la serie *Pseudomercaticeras-Brodieia* e dall'altro con i Phymatoceratinae boreali e cioè con il genere *Haugia*.

In un precedente lavoro (PINNA 1973) è stato schematizzato quello che è il nostro punto di vista sull'origine e sui rapporti fra *Pseudomercaticeras* e *Brodieia*. Si ritiene cioè che i due generi rappresentino una linea di evoluzione filetica continua, la cui origine deve venir ricercata nei *Mercaticeras* della Zona a Bifrons. Da questi ultimi sarebbe derivato il genere *Pseudomercaticeras* che avrebbe dato origine, all'inizio della Zona a Erbaense (Sottozona a Variabilis di Mouterde ed altri 1971), al genere *Brodieia*.

Da tutto questo risulta chiaro che non esiste alcuna relazione filetica fra il gruppo *Pseudomercaticeras-Brodieia* ed i generi *Phymatoceras* e *Lillia* mentre esiste una relazione indiretta fra questo gruppo ed il genere *Chartronia*, relazione dovuta ad una derivazione da un identico ceppo originario, i *Mercaticeras*.

I Phymatoceratinae mediterranei non sono dunque un gruppo omogeneo; nel complesso si possono infatti osservare tre linee nettamente separate che possono così schematizzarsi:

- a) *Hildaites* → *Phymatoceras* → *Dumortieria* (= *Cattulloceras*)
- b) *Hildoceras* → *Lillia*
- c) *Mercaticeras* $\begin{cases} \nearrow \text{Chartronia} \\ \searrow \text{Pseudomercaticeras} \rightarrow \text{Brodieia} \end{cases}$

Più complessa risulta l'analisi dei rapporti esistenti fra i Phymatoceratinae mediterranei

ed i Phymatoceratinae boreali, e cioè il genere *Haugia* e quelle forme che fanno capo all'*Ammonites malagma* Dumortier, 1874.

Nella provincia boreale i Phymatoceratinae sono assenti durante la Zona a Bifrons, se si fa eccezione per alcuni rappresentanti del genere *Chartronia*. Nella Francia meridionale ed occidentale, al di sotto della base della Zona a Variabilis, sono presenti con una certa frequenza le specie *Ch. lilli* e *Ch. narbonensis* che testimoniano un'ampliamento dell'area di diffusione del genere *Chartronia* durante la parte superiore della Zona a Bifrons. Con l'inizio della Zona a Variabilis appaiono in forze nell'area boreale i rappresentanti del genere *Haugia* che costituiscono un gruppo omogeneo esclusivo di questa provincia, e che mostrano di essersi differenziati dal genere *Chartronia* proprio in concomitanza dell'aumento dell'area di diffusione di questo genere.

La derivazione *Chartronia-Haugia* si basa essenzialmente su due punti principali:

- 1) l'esistenza di forme transizionali fra i tipici rappresentanti del genere *Chartronia* della Zona a Bifrons e le prime *Haugia* della Zona a Variabilis.
 - 2) La presenza di caratteri tipo *Chartronia* sia nelle forme transizionali, sia nelle *Haugia* vere e proprie.
- 1) forme transizionali.

Fin dal suo primo apparire nella Sottozona a Variabilis sono definibili nel genere *Haugia* due gruppi di forme che, secondo i dati stratigrafici fornitici dagli autori francesi, sembrano coesistere: il primo fa capo alla specie *H. variabilis* ed è caratterizzato da conchiglia relativamente compressa, ornata da coste rade, quasi diritte che si accoppiano regolarmente in nodi periombelicali piuttosto piccoli; il secondo fa capo all'*H. navis* ed all'*H. ogerieni*, specie che presentano conchiglia molto crassa, coste larghe e grossolane e nodi molto marcati.

È proprio in quest'ultimo gruppo che possiamo osservare le maggiori analogie con le *Chartronia* mediterranee. Fra i giri inter-

ni delle *Chartronia* e quelli delle *Haugia* del gruppo *H. navis* non vi è in effetti alcuna sostanziale differenza. Le *Haugia* differiscono solo per una accentuazione dei caratteri dell'ornamentazione ed in particolare per l'ingrossamento delle coste che si fanno inoltre più rade e per una maggiore individualizzazione dei nodi periombelicali (MONESTIER, 1931, tav. IV). Tale costanza di caratteri nei giri interni ha portato spesso a notevoli indecisioni nella classificazione di alcune forme che sono state ora attribuite allo stesso gruppo delle tipiche *Chartronia*, ora sono invece state definite come delle vere e proprie *Haugia*.

È invece nei giri esterni che appaiono i caratteri differenziali del genere *Haugia*. A questo riguardo si consideri il tipo di *H. navis* (BUCKMAN 1898) (tav. 2, fig. 5) che mostra l'attenuarsi dell'ornamentazione tipo *Haugia* ad un certo livello del suo sviluppo (coste più sottili e ravvicinate, tubercoli periombelicali subrotondi e regolari, giro più alto) ed il tipo di DUMORTIER (tav. 19, fig. 5), attribuito da Buckman alla specie *H. ogerieni*.

La trasformazione da caratteri tipo *Chartronia* a caratteri tipo *Haugia* durante la crescita si osserva in modo indiscutibile nella specie *H. oblecta* (Buckman, 1898) (pag. 21, tav. 4, figg. 4-6) che mostra un miscuglio di caratteri ed una gradualità nella variazione degli stessi tali da rendere veramente incerta la sua classificazione. Contrariamente al parere di Buckman che considerò la specie dubitativamente nel genere *Denckmannia*, Krumbeck (1943) e noi stessi riteniamo che si possa considerare la specie *oblecta* una vera *Haugia* per la tipica involuzione della conchiglia, per la sezione del giro lanceolata a dorso ristretto e per la presenza di una carena particolarmente alta, una *Haugia* molto vicina al gruppo dell'*H. navis*, sia per i caratteri morfologici, sia per le modalità dello sviluppo ontogenetico.

H. oblecta è la più antica *Haugia* conosciuta; essa è citata per la parte superiore della Zona a Bifrons (KRUMBECK 1943, pag. 309, strati a *bifrons* in associazione con *H.*

bifrons, *C. crassum* e *C. mucronatum*) e rappresenta un perfetto elemento transizionale fra le *Chartronia* della Zona a Bifrons e le *Haugia* della Zona a Variabilis.

2) persistenza di caratteri conservativi.

Nel gruppo che fa capo all'*H. navis*, nelle *Haugia* del gruppo dell'*H. variabilis* e dell'*H. jugosa* e nel gruppo dell'*H. illustris* persistono alcuni caratteri conservativi tipici delle *Chartronia* mediterranee della Zona a Bifrons ed in particolare la mancanza di solchi sul dorso, una carena settata molto alta e l'ornamentazione a coste forti accoppiate regolarmente ad un tubercolo periombelicale molto evidente. Tali caratteri conservativi sono naturalmente accompagnati da caratteri evoluti che permettono di differenziare nettamente la linea evolutiva del genere *Haugia*, una linea filetica caratterizzata da una sempre maggiore involuzione della conchiglia, da una tendenza alla compressione laterale e ad una ornamentazione sempre più evanescente. Il risultato finale di questa evoluzione sfociata nel genere *Esericeras* della Sottozona a Striatulum.

Per concludere si ritiene, in linea del tutto indicativa, che il genere *Haugia* abbia preso origine al limite fra la Zona a Bifrons e la Zona a Variabilis dai rappresentanti del genere *Chartronia* che avevano in quel periodo popolato parte della provincia boreale. Tale differenziazione fu resa possibile con ogni probabilità dalla concomitante scomparsa dalla provincia boreale dell'ampio gruppo degli *Hildoceras* che vi aveva fino ad allora dominato.

Più complessa risulta l'analisi di quelle forme esclusivamente boreali che fanno capo alla specie *Ammonites malagma* Dumortier, 1874.

Si tratta di forme esclusive della provincia boreale, piuttosto rare, citate con una certa frequenza solo nei giacimenti della Francia meridionale ed occidentale, con una posizione stratigrafica molto precisa. Si possono distin-

guere le seguenti specie che, seguendo la descrizione originale di Buckman, possono venir riunite nel genere *Denckmannia* Buckman, 1898 (4):

Sottozona a Vitiosa: *Denckmannia aspera* Buckman 1898

Sottozona a Illustris: *Denckmannia rudis* (Simpson 1843),
Denckmannia malagma (Dumortier, 1874),
Denckmannia tumefacta Buckman, 1898,

Sottozona a Variabilis: *Denckmannia robusta* (Denckman, 1887)

L'origine di queste forme è sconosciuta: esse costituiscono per ora un vero problema anche se per alcuni caratteri quali l'assenza di solchi dorsali, la carena molto alta, l'ornamentazione a coste grossolane che si bipartono da un giro di grossi tubersoli periombelicali e la linea lobale con 1 L molto sviluppato, sembrano più affini alla serie *Chartronia-Haugia* che agli altri gruppi noti di Phymatoceratinae.

BIBLIOGRAFIA

- ATROPS, F., & ELMI, S., 1971, Les divisions chronostratigraphiques du Toarcien de l'Oranie occidentale (Algérie) et leurs corrélations: C.R. Acad. Sc. Paris, vol. 273, pagg. 2422-2425.
- BAYLE, E., 1878, Explication de la Carte Géologique de la France. Vol. 4, Parigi.
- BUCKMAN, S.S., 1886-1898, Monograph of the ammonites of the Inferior Oolite Series: Pal. Soc., voll. 40-52.
- DEAN, W.T., DONOVAN D.T. & HOWARTH M.K., 1961, The liassic Ammonite Zones and Subzones of the North-West European Province: Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol., vol. 4, pagg. 437-505, 13 tavv.
- DONOVAN, D.T., 1958, The Ammonite Zones of the Toarcian (Ammonitico Rosso Facies) of Southern Switzerland and Italy: Ecl. Geol. Helv., vol. 51, pagg. 33-60.

(4) Il genere *Denckmannia* come qui inteso non comprende le specie ad esso attribuite da Merla nel 1933 che vanno invece riferite in parte al genere *Phymatoceras* ed in parte al genere *Chartronia*.

- DUMORTIER, E., 1874, Etudes paléontologiques sur le dépôts jurassiques du Bassin du Rhône. IV part., Lias Supérieur. 339 pagg., 62 tavv.
- FISCHER, R., 1966, Die *Dactylioceratidae* (*Ammonoidea*) der Kammerker (Nordtirol) und die Zonengliederung des alpinen Toarcien: Verh. Bayer. Akad. Wiss. Abh., vol. 126, pagg. 1-83, 6 tavv.
- GALLITELLI WENDT, M.F., 1969, Ammoniti e stratigrafia del Toarciano umbro-marchigiano (Appennino Centrale): Boll. Soc. Pal. It., vol. 8, pagg. 12-62, 5 tavv.
- GÉCZY, B., 1966, Ammonoïdes Jurassiques de Csernye, Montagne Bakony, Hongrie. Part. I (*Hammatoceratidae*): Geol. Hung., fasc. 34, 183 pagg., 44 tavv.
- GUÉX, J., 1973, Sur l'âge et la position systématique du genre *Nejdia* Arkell (*Cephalopoda. Ammonitina*): Bull. Lab. Geol. Min. Univ. Lausanne, n. 201, 5 pagg., 1 tav.
- HAUER, F., 1856, Über die Cephalopoden aus dem Lias der nordöstlichen Alpen: Denk. Akad. Wiss. Wien, vol. 11, 86 pagg., 25 tavv.
- HYATT, A., 1867, The Fossil Cephalopods of the Museum of Comparative Zoology: Bull. Mus. Com. Zool., vol. 1, pagg. 71-102.
- KOTTEK, A. V., 1966, Die Ammonitenabfolge des Griechischen Toarcium: Ann. Sc. P. Hell., vol. 17, pagg. 1-157, 17 tavv.
- KRUMBECK, L., 1943, Zur stratigraphie und Faunenkunde des Lias Lambda in Nordbayern, Teil 1: Zeit. Deut. Geol. Gesell., vol. 95, pagg. 279-340.
- LEVI SETTI, F., 1968, Ammoniti del genere *Dumortieria* nella serie toarciana del Passo del Furlo (Appennino Centrale). Atti Soc. It. Sc. Nat. Museo Milano, vol. 107, pagg. 317-347, 3 figg., 3 tavv.
- MERLA, G., 1933, Ammoniti giuresi dell'Appennino Centrale. I. *Hildoceratidae*: Pal. It., vol. 33, 1932, pagg. 1-54, 8 tavv.
- MITZOPOULOS, M.K., 1930, Beiträge zur Cephalopodenfauna des oberen Lias der Alta Brianza: Prag. Akad. Ath., vol. B, pagg. 1-117, 8 tavv.
- MOUTERDE, R. & RUGET, CH., 1967, Le Lias des environs de Porto de Moz (SW du Plateau de Fátima): Com. Serv. Geol. Port., vol. 51, pagg. 253-281.
- , ED ALTRI, 1971, Les Zones du Jurassique en France: C.R. Soc. Geol. Fr., 27 pagg.
- PARISH, C. & VIALE, C., 1906, Contribuzione allo studio delle Ammoniti del Lias superiore: Riv. It. Pal., vol. 12, pagg. 141-168, 5 tavv.
- PELOSIO, G., 1968, Ammoniti del Lias superiore (Toarciano) dell'Alpe Turati (Erba, Como). Parte IV ed ultima: generi *Hildoceras*, *Phymatoceras* e *Frechiella* - Conclusioni generali: Mem. Soc. It. Sc. Nat. Museo Milano, vol. 17, pagg. 143-204, 6 tavv.
- PINNA, G., 1973, La zona a erbaense del Toarciano mediterraneo e la sua correlazione con la stratigrafia della provincia europea nord-occidentale: Atti Soc. It. Sc. Nat. Museo Milano, vol. 114, pagg. 93-124, 3 figg.
- VENTURI, F., 1972, Evoluzione dei gusci in « *Hildoceratidae* » e biostratigrafia del Toarciano al Monte Serano (Umbria): Boll. Soc. Geol. It., vol. 91, 9 pagg.
- , 1973, Ammoniti toarciane dei generi *Mercaticeras*, *Pseudomercaticeras*, *Crassiceras* e *Brodieia* (Famiglia Hildoceratidi) di Monte Serano (Umbria centrale) e Monte Aspra (Umbria meridionale): Boll. Soc. Pal. It., vol. 11, pagg. 198-228, 3 tavv.