

Ann. Mus. civ. Rovereto	Sez.: Arch., St., Sc. nat.	Vol. 31 (2015)	297-347	2017
-------------------------	----------------------------	----------------	---------	------

CARLO SARTI

VARIAZIONI DI LIVELLO MARINO NEL KIMMERIDGIANO
(GIURASSICO SUPERIORE) E LORO EFFETTI
SULLA EVOLUZIONE E SUL DIMORFISMO DI AMMONOIDI
DEL GENERE *SOWERBYCERAS* (PHYLLOCERATINA)
E DI ALTRE FAUNE AD AMMONITI DEL PLATEAU PELAGICO
DISTALE “TRENTO PLATEAU”
NELLE ALPI MERIDIONALI (NORD ITALIA)

Abstract - CARLO SARTI - Sea-level changes in the Kimmeridgian (Late Jurassic) and their effects on the phenotype evolution and dimorphism of the ammonite genus *Sowerbyceras* (Phylloceratina) and other ammonoid faunas from the distal pelagic swell area of the “Trento Plateau” (Southern Alps, Northern Italy).

Ammonite faunas from the Kimmeridgian part of the Rosso Ammonitico Veronese Formation of the “Trento Plateau” (Southern Alps, Northern Italy) show that the change of faunal assemblages is strongly affected by fluctuations in sea level. The “Trento Plateau” was a distal epicontinental swell in the Tethyan Ocean and the present study shows that the effects of sea-level changes were comparable to those of epicontinental environments with the difference that, extinction and phyletic changes occur in transgressive phases instead of in regressive phases. Also that the maxima and minima of intraspecific variability are the opposite to those of the epicontinental environment. *Sowerbyceras* (Phylloceratina) are particularly abundant on the Trento Plateau. During times of high sea-level (transgressive phases = slight bottom currents) *Sowerbyceras* faunas decreased in numbers, and were smaller, with a lower thickness ratio Wb/D (whorl breadth/Diameter) and a more evolute conch. During times of low sea-level (regressive phases = higher bottom currents) there is an increase in frequency of *Sowerbyceras*, which were larger, with a greater t.r. Wb/D , and a more involute conch. Morphological parameters D , Uw , wH , also vary with sea level. Sea-level lows (regressive phases) correspond to high intraspecific variability of D and lower intraspecific variability of Wb . Sea-level highs (transgressive phases) correlate with lower intraspecific variability of D and higher intraspecific variability of Wb . New species do not originate from a population that presents a wide range of intraspecific variability, but the speciation only occurs when this variability decreases and the population is also numerically reduced. In the Trento Plateau a transgressive phase led to a numerically small population of *Sowerbyceras* that in turn resulted in low

intraspecific variability and as a consequence speciation occurred. This is of crucial importance for the survival of the species. In fact where, despite a low number of specimens, a high intraspecific variability is observed (at the top of the Beckeri-Pressulum Zone) *Sowerbyceras* became extinct in a short time. This observation assists the understanding of the process of extinction.

Key words: Sea-level changes - Evolution - Ammonites - *Sowerbyceras* - Kimmeridgian - Northern Italy

Abstract - CARLO SARTI - Variazioni di livello marino nel Kimmeridgiano (Giurassico superiore) e loro effetti sulla evoluzione e sul dimorfismo di ammonoidi del genere *Sowerbyceras* (Phylloceratina) e di altre faune ad ammoniti del plateau pelagico distale "Trento Plateau" nelle Alpi Meridionali (Nord Italia).

Lo studio della fauna ad ammoniti kimmeridgiane del "Trento Plateau" (Alpi Meridionali, Italia Settentrionale), nella Formazione che prende il nome di Rosso Ammonitico Veronese, mette in luce come i cambiamenti delle associazioni faunistiche sono stati fortemente influenzati dalle fluttuazioni di livello marino. Nel Kimmeridgiano (Giurassico superiore) il "Trento Plateau" era un plateau distale epioceanico dell'Oceano Tetideo; questo studio dimostra come gli effetti dovuti ai cambiamenti di livello marino sono comparabili a quelli degli ambienti epicontinentali, con la differenza che le estinzioni e i cambiamenti filetici avvengono in fasi di trasgressioni marine invece che in fasi regressive. Anche i massimi e i minimi di variabilità intraspecifica si verificano all'opposto degli ambienti epicontinentali. *Sowerbyceras* (Phylloceratina) è un genere particolarmente abbondante sul Trento Plateau. Abbiamo constatato che durante periodi di livello marino alto (fasi marine trasgressive che corrispondono a correnti deboli sul fondo marino del plateau sommerso) la fauna a *Sowerbyceras* decresce numericamente e gli individui sono più piccoli e più snelli (più basso rapporto S/D = Spessore del Ventre/Diametro) e con una conchiglia a morfologia più evoluta. Durante periodi di livello marino basso (fasi marine regressive che corrispondono a correnti marine più forti sul fondo del plateau) osserviamo un incremento numerico di *Sowerbyceras*, che sono anche più spessi (più alto rapporto S/D), e con una conchiglia più involuta. I parametri morfologici D (diametro), O (ombelico), H (altezza della spira), variano anch'essi con le variazioni di livello marino. Inoltre livello marino basso (fasi regressive) corrisponde ad alta variabilità intraspecifica del diametro D e a bassa variabilità intraspecifica di S (spessore del ventre). Livello marino alto (fasi trasgressive) si correla invece con bassa variabilità intraspecifica di D e alta variabilità intraspecifica di S. Abbiamo infine osservato che una nuova specie non si origina da una popolazione che presenta un'ampio range di variabilità intraspecifica, ma la speciazione avviene solo quando questa variabilità decresce e la popolazione è anche numericamente ridotta. Sul "Trento Plateau", dunque, una fase trasgressiva porta ad una popolazione numericamente ridotta di *Sowerbyceras* che a sua volta porta ad una bassa variabilità intraspecifica e come conseguenza avviene la speciazione. Questa osservazione è di cruciale importanza per la sopravvivenza della specie. Infatti dove, nonostante un basso numero di individui, si osserva un'alta variabilità intraspecifica (al tetto della Zona a Beckeri-Pressulum) *Sowerbyceras* si estingue in breve tempo. Questa osservazione rappresenta una novità per quanto riguarda i meccanismi evolutivi ed è molto importante per comprendere in generale i processi di estinzione delle specie.

Parole chiave: Variazioni di livello marino - Processi di evoluzione ed estinzione - Ammoniti - *Sowerbyceras* - Kimmeridgiano - Trento Plateau - Italia Settentrionale.

PREMESSA

questo lavoro è stato originariamente pubblicato in lingua inglese (SARTI 2003) e viene qui riproposto, con i dovuti aggiornamenti, perché possa servire da riferimento per gli studi sull'evoluzione, sull'interazione sinecologica (fra le specie) e autoecologica (interazione con i cambiamenti ambientali) delle faune marine in ambienti distali epioceanici che, a causa di questi fattori che mutano, evolvono nel

tempo. Si deve infatti sottolineare che gli studi sull'argomento trattano in gran parte ambienti epicontinentali e organismi neritici; poiché i modelli paleoambientali e di stratigrafia sequenziale sono stati utilizzati molto raramente per i depositi carbonatici epioceanici, la relazione tra i cambiamenti di livello marino e gli eventi evolutivi non sono conosciuti negli ambienti oceanici degli altofondi di mare aperto. Questo perché molto difficilmente è possibile studiare sezioni geologiche come quelle prese in esame nel presente lavoro, che possiedano: 1) una fauna così omogenea; 2) un numero altissimo di esemplari dello stesso genere in linea filetica diretta; 3) un rigoroso controllo stratigrafico degli esemplari con campionatura centimetrica. Le tre sopracitate condizioni sono indispensabili; purtroppo in diversi casi, nella letteratura scientifica sono stati analizzati dati alterati perché raggruppano intervalli stratigrafici troppo lunghi e gruppi morfologici troppo diversi tra loro, distorcendo così i risultati. È importantissimo invece lavorare su tipi strutturali o meglio, su singoli generi di ammoniti, perché all'interno di gruppi più ampi esistono morfologie che mostrano interazioni diversissime, sia autoecologiche (principalmente dovute alle fluttuazioni di livello marino) sia sinecologiche. Si è ritenuto quindi importante ripubblicare questo lavoro, con le dovute modifiche, anche perché come si vedrà sono noti pochissimi altri casi nella letteratura scientifica, e con un numero inferiore di esemplari a disposizione.

1. INTRODUZIONE

Le faune marine bentiche, pelagiche e planctoniche sono soggette a differenti gradi di stress ecologico causato dalle variazioni del livello marino nel tempo. Le faune più sensibili sono principalmente quelle bentiche ed epibentiche. Le ammoniti vagili tardo-giurassiche del genere *Sowerbyceras* (Phylloceratina) sono incluse nelle faune epibentiche. Questo lavoro mette in luce la strettissima relazione che esiste tra i cambiamenti delle faune ad ammoniti nel Giurassico superiore del "Trento Plateau" e i cambiamenti del livello marino. Tali cambiamenti influenzano fortemente l'evoluzione delle associazioni faunistiche nelle aree epioceaniche distali (cioè nelle acque oceaniche che si trovano sopra alla crosta continentale. Questi ambienti epioceanici possono essere adiacenti o no agli ambienti neritici) come quella del "Trento Plateau" e in particolare la risposta biologica delle faune a *Sowerbyceras* ai cambiamenti di livello marino è incredibilmente rapida e precisa.

Le faune ad ammoniti sono state raccolte *in situ*, con un intervallo tra un campione e l'altro di 1 cm, nella porzione Kimmeridgiana della Formazione "Rosso Ammonitico Veronese" (di seguito abbreviata: RAV). I calcari nodulari del RAV kimmeridgiano rivelano un regime deposizionale con un bassissimo apporto sedimentario e affiorano principalmente nella regione compresa tra il Lago di Garda a ovest e il Monte Grappa a est (Alpi Meridionali, Nord Italia) (Fig. 1). Questa facies

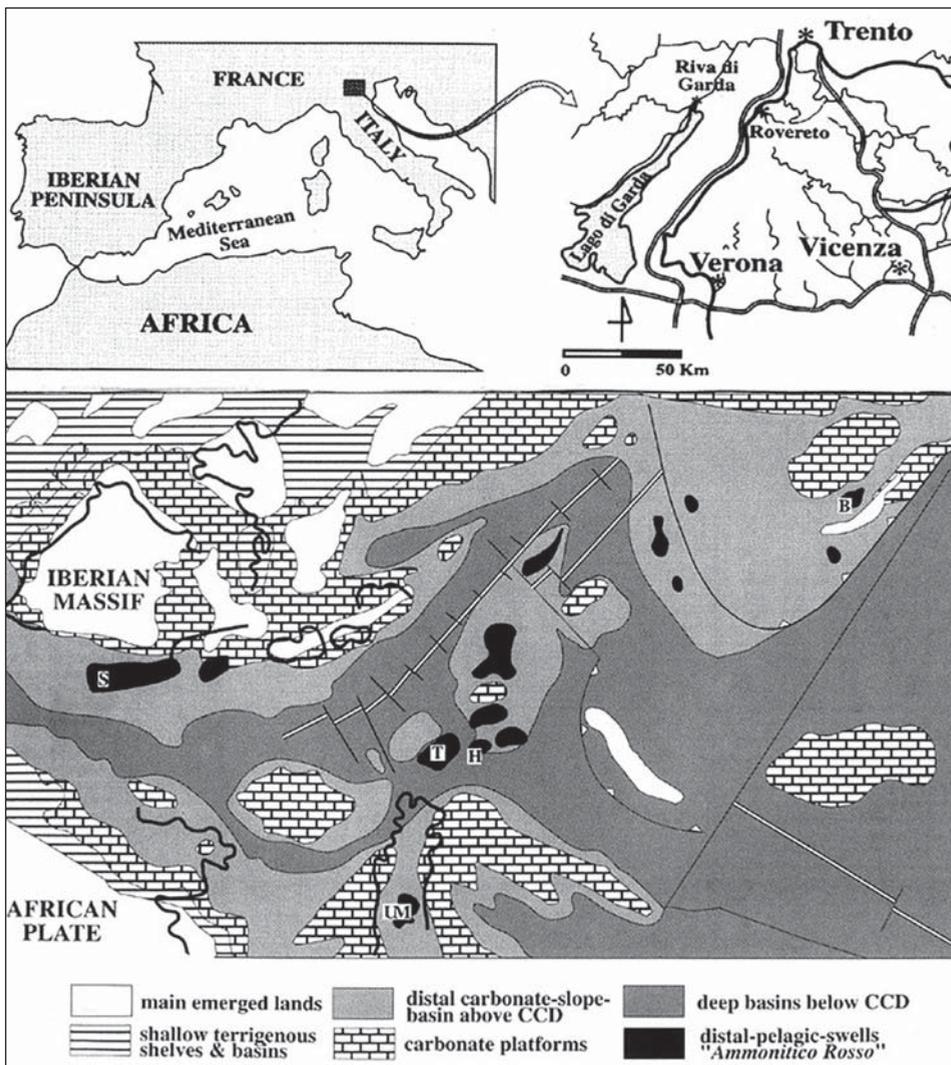


Fig. 1 - Ubicazione dell'area studiata (sopra) e schema paleogeografico della Tetide occidentale nel Kimmeridgiano (sotto) (modificato da Caracuel, Oloriz, Sarti, 1997), che mostra, con il colore più scuro, le principali aree di affioramenti delle facies di ammonitico rosso negli ambienti epiocceanici, cioè gli altofondi pelagici "sea mount": B (Bulgaria), H (Monti Bakony, Ungheria), S (Subbetic, Spagna meridionale), T (Trento Plateau, Italia). UM (Appennino umbro-marchigiano, Italia).

modulare si sviluppò su un sistema di altofondi pelagici distali in tutto l'oceano tetideo e non solo in Italia. Il plateau epioceanico "Trento Plateau" (chiamato anche "Piattaforma atesina") era situato nella parte più settentrionale del Blocco Apulo, che rappresentava una parte del margine continentale Nord-Africano (CARACUEL, OLORIZ & SARTI 1997, 1998) (Fig. 1). Tra i margini tetidei epioceanici occidentali, il Trento Plateau era contornato da profondi bacini oceanici che si estendevano per qualche centinaio di chilometri, ricevendo marne pelagiche e argille con occasionali orizzonti silicei. Il sea-mount del Trento Plateau costituiva una unità paleogeografica priva di apporti terrigeni e di carbonati alloctoni che si accumulavano invece nei bacini circostanti: il Bacino Lombardo a ovest e il Solco Bellunese a Est.

Come notano diversi autori (e.f. WIEDMANN 1973; HALLAM 1975; JABLONSKI 1980; LEHMANN 1981, ecc... e più recentemente RUBAN 2007) i maggiori eventi evolutivi durante il Fanerozoico sono da mettere in relazione ai cambiamenti di livello marino (per una accurata bibliografia sull'argomento si veda RUBAN 2015). Generalizzando, gli innalzamenti di livello marino paiono correlabili con un incremento della diversità di organismi neritici, mentre abbassamenti del livello marino con decrescita della diversità, in casi estremi culminante con estinzioni di massa (HALLAM 1987). Ma pressoché tutti gli Autori trattano di ambienti epicontinentali e organismi neritici. Infatti, poiché i modelli paleoambientali e di stratigrafia sequenziale sono stati utilizzati molto raramente per i depositi carbonatici epioceanici, la relazione tra i cambiamenti di livello marino e gli eventi evolutivi non sono conosciuti negli ambienti oceanici degli altofondi di mare aperto lontani dagli Shelf (piattaforme continentali) a cui l'altofondo pelagico distale "Trento Plateau" appartiene. I nostri studi hanno rivelato una fisiografia estremamente irregolare del Trento Plateau, a causa della quale le fluttuazioni di livello marino relativo determinano un frazionamento dell'ecospatio, in questo modo influenzando le condizioni ecologiche di energia, produttività, ossigenazione, il pattern delle correnti marine e i relativi effetti. La profondità del fondo marino, che controlla gli altri caratteri e in particolare il grado di instabilità, ha così determinato la distribuzione geografica dei gruppi di organismi e le loro modalità di evoluzione, non solamente a grande scala (si veda CARIOU & HANTZPERGUE, 1988), ma anche a piccola scala.

*1.1. Osservazioni sulla fauna a *Sowerbyceras**

In questo studio è stato possibile seguire l'evoluzione morfologica e il dimorfismo attraverso il tempo del genere *Sowerbyceras*, e per far ciò gli esemplari di questo genere sono stati raccolti in grande numero (960 esemplari) e tutti rigorosamente controllati da un punto di vista stratigrafico, in modo da essere messi in relazione in maniera appropriata alla curva di livello marino (Fig. 2).

Oltre a seguire attraverso il tempo il progressivo cambiamento nella ornamentazione e nella forma della sezione della spira di *Sowerbyceras*, è stato possibile

seguire le variazioni dei parametri D (diametro), O (ampiezza dell'ombelico), H (altezza della spira) e S (spessore del ventre) e la loro variabilità intraspecifica. Per quanto riguarda D ed S, si è tentato di spiegare l'enorme range di variabilità di questi parametri, che per le faune ad ammoniti di vari periodi geologici e località è documentata da diversi autori (cfr. Sarti 1999) ma che nel caso in questione è inaspettata, perché queste popolazioni mostrano una altissima omogeneità per altri caratteri della conchiglia.

Inoltre, nei *Sowerbyceras* è stato osservato e seguito nel tempo un peculiare dimorfismo (di probabile origine sessuale), in cui le micro- e macroconche differiscono tra di loro nell'ampiezza del ventre della camera d'abitazione, e non nel diametro della conchiglia come solitamente avviene nelle ammoniti (si veda SARTI 1990b, 1993, 1999).

L'evoluzione morfologica dei *Sowerbyceras* fu graduale nel tempo, sebbene alcuni cambiamenti avvennero durante intervalli stratigrafici brevissimi. Infatti la linea evolutiva dei *Sowerbyceras* kimmeridgiani mostra lunghi periodi pressochè senza cambiamenti nei parametri morfologici, che sono interrotti da tre eventi repentini che coinvolgono entrambi i dimorfi.

I cambiamenti morfologici sono da mettere in relazione agli incrementi dello stress ecologico (vedi paragrafo 7 di questo lavoro). Precedenti autori hanno considerato che i più importanti fattori di stress per le ammoniti sono le maggiori regressioni marine e le significative fluttuazioni climatiche (e.f. VALENTINE 1968; HALLAM 1987; GUX 1992). Altri autori hanno invece considerato che i cambiamenti faunistici possono essere stati provocati dalle trasgressioni marine (e.f. MOUTERDE *et al.* 1990).

Gli Autori sono comunque concordi nel ritenere che durante Giurassico e Cretaceo i Phylloceratidi e i Lytoceratidi erano meno influenzati dai cambiamenti ambientali, specialmente dalle oscillazioni eustatiche, rispetto ad altri gruppi di ammonoidi. Noi concordiamo in parte, perchè osserviamo che sul Trento Plateau si possono comunque seguire cambiamenti puntuali che seguono le oscillazioni eustatiche.

In questo studio sui *Sowerbyceras* si deve sottolineare che siamo in presenza sempre di speciazione filetica (pseudospeciazione). Viene inoltre messo in luce chiaramente che una nuova specie non si può originare da una popolazione che presenta un ampio range di variabilità intraspecifica, ma la speciazione filetica avviene solamente quando questa variabilità decresce fortemente e, allo stesso tempo, la popolazione è anche numericamente ridotta.

Questo modello di speciazione in parte ricorda l'effetto "collo di bottiglia" (STANLEY 1978). Riteniamo che questo meccanismo si verifichi come conseguenza di eventi fortuiti in popolazioni in diminuzione numerica e che siano molto dipendenti dall'ambiente di fondo. Nel caso del Trento Plateau il "collo di bottiglia" è causato da impulsi marini trasgressivi, ma nel nostro caso il fenomeno è molto più lento e molto meno drastico del "collo di bottiglia" in senso stretto (*sensu* STANLEY 1978):

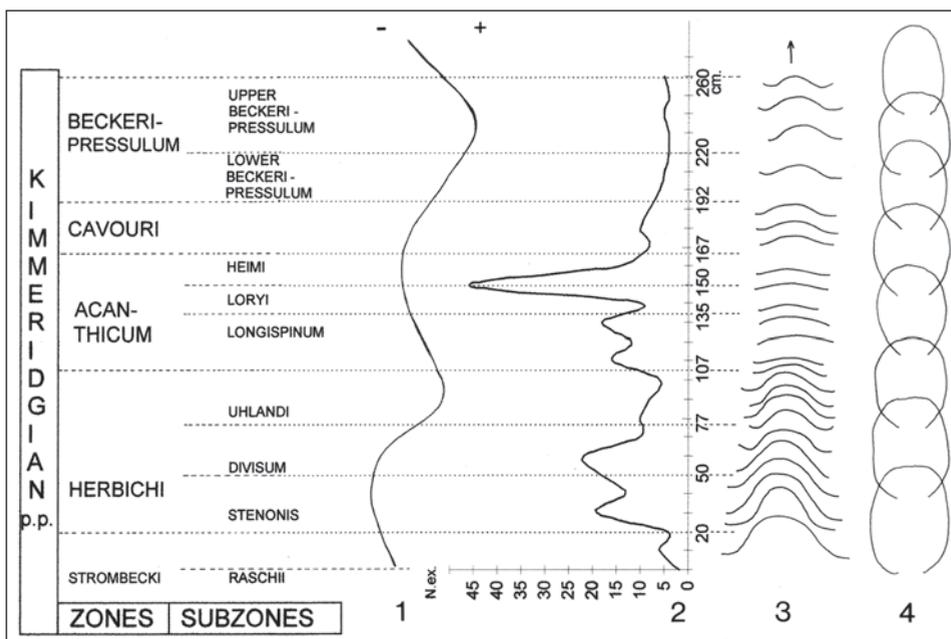


Fig. 2 - Bio-cronostratigrafia del Kimmeridgiano del "Trento Plateau" che mostra: (2) fluttuazioni dell'abbondanza di *Sowerbyceras* nel tempo (N.ex. = numero di esemplari; cm. = spessore della successione Kimmeridgiana in centimetri); (3) evoluzione morfologica delle costrizioni; (4) sezione della forma della spira attraverso il tempo, e (1) correlazione con la curva di livello marino (cicli di terzo ordine) come proposto da HAQ *et al.* (1988) (- = livello marino basso; + = livello marino alto).

più di una volta infatti il gruppo dei *Sowerbyceras* superò con successo le crisi della sua storia evolutiva.

Sul Trento Plateau una fase trasgressiva è marcata da una bassa densità di *Sowerbyceras* che porta ad una bassa variabilità intraspecifica. Le mutazioni si diffondono quindi in un più breve intervallo di tempo e si verifica la speciazione. Questo è molto importante per la sopravvivenza della specie. Quando infatti osserviamo che, nonostante il basso numero di esemplari, è presente un'alta variabilità intraspecifica (per esempio al top della Zona a Beckeri-Pressulum) il genere si estingue in breve tempo. Questa osservazione è fondamentale per far luce sui meccanismi delle estinzioni. Abbiamo rintracciato in letteratura ulteriori esempi di questo tipo in altri gruppi di ammoniti del Giurassico e Cretaceo raccolti in gran numero di esemplari: ad esempio nel genere del Calloviano *Kosmoceras* e nelle Hecticoceratinae studiate da MARCHÉ, THIERRY & TINTANT (1985) osserviamo che in una condizione marina trasgressiva, il progressivo innalzamento del livello marino (con conseguente aumento di "eco-spazio") si correla facilmente ad una decrescita della variabilità intraspecifica e questo porta a evidenti cambiamenti morfologici.

Si deve perciò concludere che l'evoluzione fenotipica di *Sowerbyceras* non avviene come una serie di casualità “esplosive”, ma piuttosto per una sequenza di pseudospesiazioni che sono in relazione, correlate e coincidenti con impulsi marini trasgressivi.

2. LE SEZIONI STUDIATE

Il Rosso Ammonitico Veronese (RAV) è una formazione carbonatica del Giurassico medio e superiore che possiede un imprimatur illustre: è stata infatti studiata per la prima volta da Leonardo da Vinci (1505). Nel XIX secolo gli studi più particolareggiati sono stati effettuati da CATULLO (1853), OPPEL (1862-63), ZITTEL (1870) e NEUMAYR (1873). Ricerche biostratigrafiche più recenti in questa area sono state condotte da CLARI, MARTIRE & PAVIA (1990, 1991), PAVIA, BENETTI & MINETTI (1987), SARTI (1985, 1986a, 1986b, 1988, 1993) e da CARACUEL, OLORIZ & SARTI (1997, 1998), PETTI *et al.* (2011). Sarti precisa la distribuzione stratigrafica delle faune ad ammoniti e propone una nuova zonazione sempre basata sulle ammoniti. La correlazione tra le differenti unità biostratigrafiche e la loro posizione all'interno del sistema di riferimento fornito dalle ammoniti, è stato pubblicato dal FRENCH GROUP FOR JURASSIC STUDIES (1997). In particolare HANTZPERGUE *et al.* (1997) copre la biostratigrafia del Kimmeridgiano (vedi anche CARACUEL, OLORIZ & SARTI, 1998). Recenti lavori petrografici e biosedimentologici sul RAV sono di PREAT *et al.* (2006), MARTIRE *et al.* (2006) e LUKENEDER (2011).

La Formazione del RAV è suddivisibile in 3 unità litostratigrafiche in successione tra loro: l'unità inferiore (di età Bajociano-Batoniano) che consiste di calcari nodulari massicci, l'unità media (di età dal Calloviano superiore all'Oxfordiano e/o Kimmeridgiano inferiore) che consiste principalmente di calcari silicei e marne, e l'unità superiore (di età kimmeridgiana e titoniana), che è composta di calcari nodulari marnoso/calcarei ricchi di ammoniti.

Le successioni di RAV sul Trento Plateau sono state differenziate nei due tipi “A” e “B” (SARTI 1985, 1988). Tra l'unità inferiore e quella superiore le successioni di tipo “A” mostrano un significativo hardground mineralizzato in cui sono concentrate carcasse neomorfe di ammoniti e rostri di belemnite (il cosiddetto “quasi-belemnite battlefield” *sensu* DOYLE & MACDONALD 1993). La sezione di Cima di Campo Luserna mostra una tipica successione “A” (SARTI 1993), PETTI *et al.* (2011). Nelle successioni di tipo “B”, tra i calcari massicci nodulari dell'unità inferiore e i sovrastanti calcari nodulari marnoso/calcarei di quella superiore sono intercalati dei calcari silicei (unità intermedia del RAV). Lo spessore di questi depositi silicei varia nel Trento Plateau, raggiungendo localmente la potenza di 10 metri. Al top di questa unità intermedia si osservano degli orizzonti a bentonite descritti da Bernoulli e Peters (1970, 1974). Molto interessante è il lavoro di PELLENARD *et al.* (2013), che per la prima volta data questi orizzonti con il metodo $^{40}\text{Ar} - ^{39}\text{Ar}$, stimando una età di 156.1 ± 0.89 milioni di anni.

Le faune ad ammoniti sono state raccolte, strato per strato, in 13 successioni lungo una direzione che si estende dal margine Est al margine Ovest del Trento Plateau. Gli strati contenenti i *Sowerbyceras* si sono depositati sul Trento Plateau durante il Kimmeridgiano. I *Sowerbyceras* non erano presenti in 3 delle 13 sezioni studiate nell'area di circa 2500 Km² del plateau sottomarino; queste tre sezioni sono localizzate sul margine Est (M. Grappa), sul margine Ovest (M. Giovo) e sul margine Sud (M. Timarolo) del Trento Plateau. I margini Est e Ovest sono i margini paleogeografici del Plateau, quello Sud è l'attuale limite, ma è vicino all'originale margine paleogeografico. La raccolta di fossili in queste successioni, effettuata dallo scrivente tra il 1980 e il 2003, ha portato ad una ricchissima raccolta di *Sowerbyceras* ottenuti in situ in strato. Il bassissimo apporto di sedimentazione (lo spessore delle successioni Kimmeridgiane varia da 2,5 a 4 metri) obbliga alla raccolta di esemplari con l'intervallo ridottissimo di 1 cm e con un posizionamento stratigrafico molto accurato. Un campionamento centimetrico non era mai stato effettuato nelle facies di Ammonitico Rosso e permette le più precise informazioni, assumendo che successioni omotassiali sono comprovate per le ammoniti, come è appunto nelle successioni qui studiate.

La bioturbazione è presente solo in pochi livelli nelle successioni di tipo "A". In accordo con i dati pubblicati sulle facies di Rosso Ammonitico (vedi SARTI 1993), è estremamente improbabile che la bioturbazione abbia distorto i dati stratigrafici in maniera da avere un significato biostratigrafico. Non esistono dubbi circa l'incidenza della bioturbazione nel rimescolamento faunistico, ma la bioturbazione è precedente alla produzione di modelli interni durante la diagenesi (e.f. SADLER 1993). Così, se la litificazione era relativamente rapida, come avviene usualmente nelle facies di Ammonitico Rosso, questo è contro ogni significativo spostamento tafonomico che produca uno scompaginamento microstratigrafico. Una distorsione della posizione relativa che produca uno scompaginamento biostratigrafico dei modelli interni delle ammoniti è ancor meno probabile (per le osservazioni tafonomiche dettagliate si veda CARACUEL 1996, e CARACUEL *et al.* 1997).

L'area del Trento Plateau corrisponde ad un altofondo epioceanico con sedimentazione bassa e frequentemente condensata.

I cambiamenti morfologici che avvengono durante l'evoluzione del genere *Sowerbyceras* sono accompagnati dai mutamenti delle litofacies e mostrano che, a parte lacune stratigrafiche ben riconoscibili di diversa ampiezza, la sedimentazione fu scarsissima ma in molte successioni decisamente più continua di come è stato stimato in passato.

Questo ambiente era ricco di ammoniti (cosa che permette una datazione molto precisa) e l'instabilità tettonica era bassa e di scarso significato. Mancando un disturbo tafonomico, il diverso record tra i gruppi di ammoniti ha potuto indicare le differenze paleobiologiche in risposta alle fluttuazioni ambientali. Uno dei fattori che hanno provocato l'evoluzione delle litofacies è la fluttuazione del livello marino relativo. Studiando l'Ammonitico Rosso epioceanico della Spagna meridionale, OLORIZ *et al.*

(1993, 1996) analizzano i segnali ecostratigrafici e deposizionali in relazione al trend previsto in accordo con la curva eustatica di MARQUES *et al.* (1991) adattata da HAQ *et al.* (1988). Nelle Alpi venete, l'evoluzione delle litofacies per il Rosso Ammonitico del Giurassico superiore è stata studiata da MARTIRE (1988, 1992) attraverso analisi comparative delle facies studiate con il previsto trend deposizionale in accordo con la curva eustatica di HAQ *et al.* (1988). Una interpretazione più recente delle condizioni paleoambientali del Trento Plateau è stata fatta da CARACUEL, OLORIZ & SARTI (1997). Questi autori hanno effettuato una dettagliata correlazione per il Kimmeridgiano, legata alla carta dei cicli eustatici e alla curva di livello marino di HAQ, HARDENBOL & VAIL (1987, 1988).

Sul Trento Plateau è possibile riconoscere una relazione tra la distribuzione delle facies e il trend deposizionale in pieno accordo con le fluttuazioni eustatiche di terzo ordine. Gli studi di CARACUEL (1996), CARACUEL *et al.* (1997), SARTI (questo lavoro) analizzando l'evoluzione delle associazioni a megainvertebrati, i dati geochimici e isotopici, così come le osservazioni di tafonomia, supportano la validità dell'applicazione della curva eustatica al presente studio.

In accordo con le attuali proposte sulla eustasia globale, correliamo i depositi del Trento Plateau con innalzamenti di livello marino durante il Crono Uhlandi e il Crono Beckeri del Kimmeridgiano.

La deposizione di facies di Ammonitico Rosso nodulari-marnose (corrispondenti a correnti di fondo di bassa energia), nodulari-calcaree e pseudonodulari-calcaree massicce (più alta energia delle correnti) era controllata da una combinazione di produttività e idrodinamica, relativa alle fluttuazioni del livello marino relativo. Le facies nodulari-marnose (wackestones e occasionalmente packstones) sono ben rappresentate nella Zona a Herbichi (Subzona a Uhlandi) e nella Zona a Beckeri/Pressulum del Kimmeridgiano, e in alcuni intervalli delle Zone a Hybonotum e Albertinum del Titoniano inferiore. Le facies nodulari-calcaree (principalmente packstones, e talvolta wackestones) con o senza accrescimenti stromatolitici, sono quelle tipiche. Le facies pseudonodulari-calcaree massicce (principalmente packstones, e talvolta wackestones) sono presenti solamente alla base della Zona a Hybonotum, cioè alla base del Titoniano.

È interessante notare che la sedimentazione era fortemente influenzata dai cambiamenti di livello marino, caso emblematico ne è la successione del Monte Pasubio (SARTI 1986b, 1993): nella successione del Col Santino (successione tipo "A") la coincidenza della massima condensazione, di un vero e proprio hiatus, con il massimo impulso marino regressivo è davvero significativa. La successione del Col Santo (successione tipo "B"), che affiora a poche centinaia di metri di distanza dalla successione del Col Santino, si era depositata in un "bacino" piccolo e più profondo, e non si osserva alcuno hiatus (SARTI, 1993). Il fatto che queste due successioni siano molto vicine e nonostante questo, completamente differenti, è in accordo con il fondo marino molto irregolare degli altofondi epioceanici distali.

Nella successione del Col Santo, a partire dalla parte più alta della Subzona a Uhlandi in su, la scarsissima fauna trovata probabilmente è indicativa di mancanza di ossigeno. Diversi di questi piccoli bacini, talvolta con livelli radiolaritici e strati di selci (come è appunto il caso del Col Santo sul M. Pasubio) erano scarsamente ossigenati. I sedimenti ricchi di silice sono compatibili con i radiolari, leggerissimi (e perciò facilmente trasportabili), che venivano spazzati via dalle aree più sollevate del plateau, per essere depositati in aree più profonde del plateau.

3. VARIAZIONI FAUNISTICHE ATTRAVERSO IL TEMPO

La composizione dello spettro faunistico del Trento Plateau per il Kimmeridgiano è il seguente: *Sowerbyceras* (22.3%), altri Phylloceratina (7.8%), Lytoceratina (7.2%), “Perisphinctoidi” (= Ataxioceratidae + Idoceratinae) (25.5%), Aspidoceratidae (23.5%), Haplocerataceae (10.7%). In aggiunta a questi gruppi di ammoniti, 3 % dello spettro faunistico totale è rappresentato da faune bentiche (bivalvi, echinoidi, brachiopodi) e diverse belemniti. Le Figure 2 e 3 mostrano le fluttuazioni diacroniche dell’abbondanza dei gruppi di ammoniti selezionati.

Le relazioni sinecologiche tra le faune sono molto complesse. Per quanto riguarda i *Sowerbyceras* esiste una persistente correlazione inversa tra questi e il gruppo dei Lytoceratina. Una correlazione diretta (forte e contemporanea decrescita di *Sowerbyceras* e Lytoceratina) si osserva solamente durante l’acme delle fasi trasgressive. Rispetto alla curva degli “altri Phylloceratina” osserviamo un trend all’incremento del numero di Phylloceratina e alla decrescita del numero di *Sowerbyceras* durante la fase trasgressiva della Subzona a Uhlandi. L’enorme incremento numerico di *Sowerbyceras loryi* nella parte alta della Subzona a Longispinum e nella Subzona a Loryi è accompagnato da una chiara decrescita di Phylloceratina e da un record sparso e molto discontinuo dei Lytoceratina, tanto che essi in gran parte scompaiono dal record fino alla porzione medio-alta della Subzona a Heimi.

All’opposto di quello che ci si potrebbe aspettare, la curva dei *Sowerbyceras* e quella dei “Perisphinctoidi” sono strettamente similari e questo fatto corrobora, insieme con la correlazione esattamente inversa tra la curva di *Sowerbyceras* e la curva di Aspidoceratidae, una preferenza dei *Sowerbyceras* per gli habitat relativamente poco profondi, perché è noto che i “Perisphinctoidi” prediligevano acque poco profonde, come si osserva studiando le facies dove essi si ritrovano.

Seguendo il declino nell’abbondanza di *Sowerbyceras* al top della Subzona a Loryi, i tre gruppi dei “Perisphinctoidi”, Aspidoceratidae e Haplocerataceae aumentano. Generalmente questi tre gruppi mostrano un’aumento numerico, anche se con alti e bassi, fino al top del Kimmeridgiano, avvantaggiandosi del costante declino di *Sowerbyceras* a partire dalla Zona a Cavouri e anche dalla decrescita di Lytoceratina e “altri Phylloceratina”. A partire dalla parte più alta della Zona a Beckeri-Pressulum

le curve dei Lytoceratina, “altri Phylloceratina” e dei Sowerbyceras, chiaramente divergono, a causa della vicina e prossima estinzione dei *Sowerbyceras*.

Per quanto riguarda altri gruppi notiamo una evidente relazione complementare inversa tra gli Apidoceratidae e il gruppo dei “Perisphinctoidi” s.l. mentre la proporzione di Haplocerata è in relazione all’incremento e decremento degli altri gruppi.

Da sottolineare come, dalle curve di frequenza delle faune sia evidente una strettissima relazione tra l’abbondanza di *Sowerbyceras* e le variazioni di livello marino.

3.1. La profondità e i “Leiostraca”

Le variazioni di livello marino influiscono sulla composizione della associazione ad ammoniti perché inducono fluttuazioni eco-spaziali e relativi parametri abiotici. Per quanto riguarda le ammoniti necto-bentiche negli altofondi epioceanici i più importanti parametri sembrano essere i fattori dipendenti dalla profondità come la resistenza alla implosione e pressione idrostatica della conchiglia. Altri parametri associati includono: temperatura, ossigeno, idrodinamica delle acque, catena trofica e predatori (Marche, Thierry, Tintant, 1985). Questo perché le ammoniti erano probabilmente molto più dipendenti dagli ambienti del fondo marino di quanto generalmente si crede (WIEDMANN 1973). Molti ammonoidi e nautiloidi avevano, analogamente al *Nautilus* attuale, un modo di vita necto-bentico con limitata mobilità orizzontale ma con migrazione verticale lungo la colonna d’acqua. Questo significa una fortissima dipendenza dall’ambiente del fondo, alimentazione inclusa. Per questa ragione, molti gruppi di ammoniti erano influenzati dalle oscillazioni eustatiche del livello marino.

I Leiostraca (che includono Phylloceratina e Lytoceratina) sono usualmente considerati forme di acque profonde (e.f. KENNEDY & COBBAN 1976; WESTERMANN 1990; CECCA 1992) e molti autori (e.f. FERNANDEZ-LOPEZ E MELENDEZ, 1996; CECCA, FOZY & WIERZBOWSKY 1990, 1993; STEVENS 1997) hanno correlato un incremento nell’abbondanza di Leiostraca con cambiamenti accompagnati ad innalzamenti del livello marino. Infatti, quando la percentuale di questi gruppi di ammoniti aumenta nella associazione faunistica, la facies indica ambienti più profondi.

Generalizzando, una decrescita numerica di Phylloceratidae e Lytoceratidae e un aumento del benthos viene correlato con una riduzione dell’ecospatio e una maggiore attività delle correnti marine che corrisponde ad un abbassamento del livello marino negli ambienti epicontinentali. Lo spettro faunistico con una più alta percentuale di Phylloceratidae-Lytoceratidae e scarso benthos corrisponde invece ad un ecospatio comparativamente più allargato che è in relazione a tratti trasgressivi e a precoci highstand system tracts “HST” (= apparati deposizionali che si formano in condizioni di livello marino alto) (OLORIZ *et al.* 1996).

Ma è prudente non generalizzare. Per la loro conchiglia liscia è generalmente accettato che i Leiostraca vivessero in mare aperto, negli ambienti oceanici, ma local-

mente la loro abbondanza in depositi che sono chiaramente di acque basse indicano che i Leiostraca non erano interamente confinati in situazioni di acque profonde (KENNEDY & COBBAN 1976; WESTERMANN, 1990; CECCA 1992; STEVENS 1997, WESTERMANN pers. com.). È questo il caso dell'esplosivo incremento di *Lytoceras polycyclum* nel lowstand system tract "LST", (= apparati deposizionali formati in condizioni di livello marino basso) alla base della Subzona a Divisum e di *Sowerbyceras* nella Subzona a Loryi del Trento Plateau. Infatti le osservazioni precedenti, nel caso di un altofondo pelagico distale come è il Trento Plateau, sembrano essere l'opposto: nonostante in questi ambienti le variazioni faunistiche relative alle fluttuazioni di livello marino sono state considerate da molti Autori in maniera "classica" (cioè: trasgressione = aumento di Leiostraca) le evidenze sembrano contraddirli, forse perché questi Autori hanno messo insieme intervalli stratigrafici troppo lunghi e gruppi morfologici troppo diversi tra loro, distorcendo così i dati. È importantissimo invece lavorare su tipi strutturali o meglio, su singoli generi di ammoniti, perché all'interno di gruppi più ampi esistono morfologie che mostrano interazioni diversissime, sia autoecologiche (principalmente dovute alle fluttuazioni di livello marino) sia sinecologiche. È un fatto innegabile che, nelle sezioni da noi studiate, per molti gruppi è vero il contrario di ciò che si pensava in passato: ad esempio abbiamo constatato che la decrescita della abbondanza di *Lytoceras polycyclum* (una forma con costrizioni) e *Sowerbyceras* sono corrispondenti ad innalzamenti del livello marino; invece il numero di *Sowerbyceras* aumenta durante gli abbassamenti relativi di livello marino. D'altra parte abbiamo anche correlato in maniera classica un incremento dell'abbondanza di altri Phylloceratina con innalzamenti del livello marino.

Ne deduciamo quindi che, all'interno del comune range di profondità dei gruppi Phylloceratidae - Lytoceratidae e di certi Ammonitina, altri parametri ecologici oltre alla profondità erano al lavoro.

Come avvertono KENNEDY & COBBAN (1976) a proposito dei Leiostraca, molte caratteristiche ed evidenze di ritrovamenti di acque profonde, sono un riflesso della distanza dalla terraferma e quindi condizionate dagli influssi terrigeni e delle acque dolci, piuttosto che condizionate dalla batimetria. Le faune "offshore" vs. "profonde" documentate da KENNEDY & COBBAN (1976) coincidono negli studi di OLORIZ (1985, 1990). La prossimità/distalità relativa di un ecospazio dalla terraferma, una condizione non direttamente in relazione con la profondità e con il volume dell'ecospazio può essere più importante nel determinare i fattori ecologici e gli effetti sulle popolazioni piuttosto che la profondità (OLORIZ *et al.* 1996), specialmente su fondi marini molto irregolari come nel caso del Trento Plateau. E a tal proposito si noti come il Trento Plateau fosse situato più distale dalle piattaforme epicontinentali durante gli impulsi trasgressivi e viceversa.

È qui importante sottolineare la sovrapposizione nel range di profondità in cui diverse specie di Phylloceratidae e di Lytoceratidae possono coesistere con alcune specie di Ammonitina. Il range di profondità in cui Phylloceratidae, Lytocerati-

dae e Ammonitina coesistevano era sufficientemente ampio, almeno nelle frange epioceaniche dei paleomargini continentali della Tetide occidentale (OLORIZ *et al.* 1996). D'altra parte, diversi Phylloceratidae (e.g. *Sowerbyceras* e *Ptychophylloceras*) con costrizioni o cercini sono comuni nelle associazioni epicontinentali (OLORIZ *et al.* 1996). Questo ben si adatta con le curve di frequenza di *Sowerbyceras* e dei Perisphinctoidi sul Trento Plateau (Figg. 2 e 3).

I dettagli dell'ecologia delle ammoniti Leiostraca sono quindi un pò controversi, ma esiste un consenso su questi punti: 1) il carattere principalmente da oceano aperto dei Phylloceratidi e Lytoceratidi, che generalmente hanno conchiglie lisce, avvolgimenti delle spire variabili; 2) la euritopia di Phylloceratidi e di *Sowerbyceras* che hanno conchiglie con costrizioni, all'interno di latitudini subtropicali; e 3) gli ambienti relativamente di acque basse per i Perisphinctoidi epibentici o nectonici (Ataxioceratidae e Idoceratinae nel nostro caso), sia in acque epicontinentali sia in acque epioceaniche (OLORIZ *et al.* 1995).

L'habitat è dunque differente tra : 1) Phylloceratina lisci e con pseudo-costrizioni, 2) Lytoceratina e 3) *Sowerbyceras*: i gruppi 1 e 2 vivevano fuori dal plateau, e forse per questa ragione sul plateau essi sono meno abbondanti. Sul Trento Plateau, scarsi esemplari di Lytoceratina, confinati in alcuni orizzonti dei bio-croni a Strombecki e Divisum sono interpretabili come evidenze di organismi ademici (cioè fuori dall'area dove vivevano) o parademici (cioè, in un'area di vita occasionalmente raggiunta da bio-dispersi passivi (vedi FERNANDEZ-LOPEZ & MELENDEZ 1994, 1996), ad eccezione di orizzonti dove osserviamo un forte epibole di *Lytoceras polycyclum* con costrizioni, a nostro avviso una popolazione demica. Si deve sottolineare la eccezionale fragilità dei *Lytoceras polycyclum* con costrizioni, perchè la conchiglia molto evoluta e la delicatissima porzione ombelicale della conchiglia è relativamente molto più sottile che in altre ammoniti.

Phylloceratidi lisci o con pseudo-costrizioni, sono indicatori di acque profonde (HEWITT & WESTERMANN 1986). FERNANDEZ-LOPEZ & MELENDEZ (1994) propongono che popolazioni con alta proporzione di Phylloceratina con costrizioni sono tipiche di piattaforme esterne prossimali e di altofondi pelagici distali. Invece, popolazioni con alta proporzione di Phylloceratina senza costrizioni sono distali, cioè faune di ambienti più esterni, oltre i plateau epioceanici.

Per quanto riguarda le altre faune ad ammoniti, il record di Aspidoceratidae non è, come segnalato finora in letteratura, indipendente dalla facies, sebbene un certo modo di vita pelagico può essere previsto. Fluttuazioni nella frequenza del gruppo sono fortemente correlabili ai cambiamenti di livello marino e ai parametri ecologici (Fig. 3).

Gli Haploceratidi hanno una ecologia meno chiara, ma in ogni caso strettamente legata all'abbondanza degli altri gruppi. Come avviene usualmente negli altofondi epioceanici, si osserva una bassa proporzione di benthos (3%). Phylloceratidi e Lytoceratidi specializzati evolvono compatibilmente con la prevista evoluzione

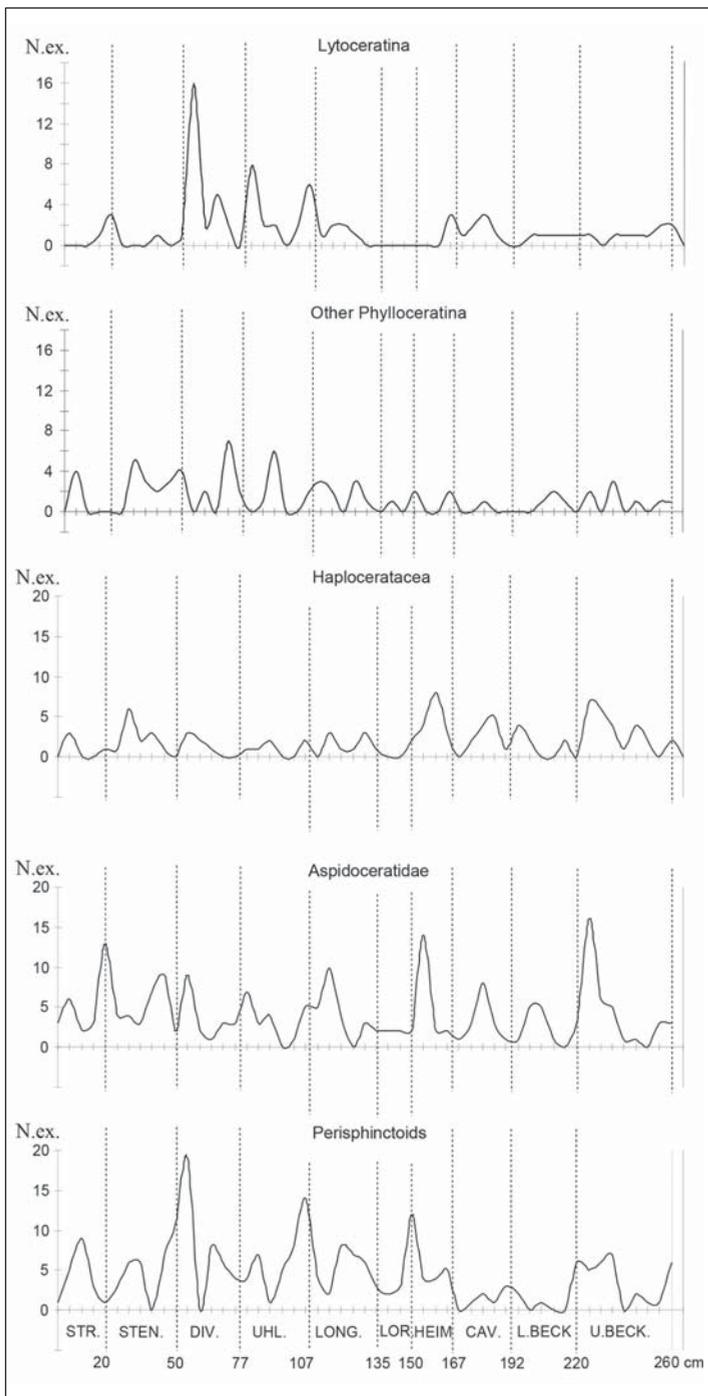


Fig. 3 - Fluttuazione nell'abbondanza dei gruppi di ammoniti attraverso il tempo.

In ascissa: spessori delle successioni del Kimmeridgiano (in centimetri) e biozone.

Abbreviazioni:

STR = Strombecki;

STEN = Stenonis;

DIV = Divisum;

UHL = Uhlandi;

LONG = Longispinum;

LOR = Loryi;

HEIM = Heimi;

CAV = Cavouri;

L.BECK = Zona a

Beckeri inferiore;

U.BECK = Zona a

Beckeri superiore.

In ordinata:

N.ex. = numero di esemplari.

dell'ecospatio, sebbene, come detto prima, gli ubiquitari *Sowerbyceras* aumentano numericamente in maniera molto consistente in condizione di LST, invece che in condizioni di highstand systems tract (HST). Questo record inaspettato di *Sowerbyceras* potrebbe esemplificare un record deviante indotto dai cambiamenti di livello marino. Inoltre, una migrazione da altri ambienti non può essere esclusa (Oloriz et al., 1995), specialmente nella Subzona a Loryi, dove registriamo l'acme del Genere *Sowerbyceras*.

Per quanto riguarda i valori paleobatimetrici si veda CECCA (1992); WESTERMANN (1996); OLORIZ et al. (1997, 2000); GYGI (2012).

4. IL GENERE *SOWERBYCERAS* E I SUOI CAMBIAMENTI MORFOLOGICI NEL TEMPO

Il Genere *Sowerbyceras* Parona e Bonarelli, 1895 appartiene ai Phylloceratina Arkell, 1950. La distribuzione stratigrafica del genere è Calloviano - Kimmeridgiano - base del Titoniano. Per quanto riguarda le specie del Kimmeridgiano, la distribuzione biostratigrafica di *S. silenum* è limitata alle Zone a Silenum, Strombecki ed Herbichi; il range biostratigrafico di *S. loryi* è: Zona ad Acanthicum, Zona a Cavouri e parte bassa della Zona a Beckeri-Pressulum (SARTI, 1986a, 1986b, 1988, 1990, 1993, 2003; SCHAIRER et al. 2003; GRIGORE 2011; LAZAR et al. 2011; REHAKOVA et al. 2011; FOZY et al. 2011). Sul Trento Plateau un forte epibole di questa specie è registrato nella parte media della Zona ad Acanthicum (Subzona acme a Loryi) (SARTI 1993, CARACUEL et al. 1998). SARTI (1993) descrive anche un morfotipo *pseudosilenum* di *S. loryi*. Nel presente studio il range biostratigrafico di *pseudosilenum* è stato definito (dalla parte media della Zona a Beckeri-Pressulum Zone fino alla base della Zona a Hybonotum del Titoniano). Poiché *loryi* e *pseudosilenum* rappresentano differenti distribuzioni biostratigrafiche, e la prima specie può essere l'antenata di *pseudosilenum*, possiamo assumere *loryi* e *pseudosilenum* come due specie distinte.

Tipi e materiali

L'esemplare di *Sowerbyceras loryi* figurato da PILLET & FROMENTEL (1875, Tav. 5, Figs. 3-4), originariamente conservato nel Museo e Dipartimento di Scienze della Terra di Lione (Francia), è andato perduto (PRIEUR com. pers.). Il tipo di *Sowerbyceras silenum*, figurato da DUMORTIER & FONTANNES (1876, p. 33, Tav. 5, Figs. 2, 2a) è conservato presso il Museo e Dipartimento di Scienze della Terra di Lione. Il tipo di *S. pseudosilenum*, figurato da Sarti (1993, p. 55, Tav. 1, Fig. 2 e Tav. 3h in questo lavoro) e gli esemplari di *Sowerbyceras* descritti in questo lavoro sono conservati nel Museo di Geologia e Paleontologia "G. Capellini", Università di Bologna, Italia, collezione "Sarti - Rosso Ammonitico Veronese".

Caratteristiche chiave per l'identificazione dei Sowerbyceras Kimmeridgiani

Una descrizione dettagliata di *Sowerbyceras* è presente in Sarti (1993); si veda anche Lukeneder et al. (2003). Il diametro degli esemplari adulti varia tra 40 e 95 mm. L'ornamentazione consiste di costrizioni che sono costantemente presenti sulla camera d'abitazione e molto raramente sul fragmocono (4 esemplari su un totale di 960 *Sowerbyceras*).

Le costrizioni cambiano nel tempo come numero e posizione: la posizione delle costrizioni sulla camera d'abitazione è ottenuta calcolando l'angolo tra la costrizione e la linea che interseca l'ultima linea lobale prima della camera d'abitazione, prendendo il centro dell'ombelico come punto di partenza dell'angolo. Si osserva che:

Biozone	Numero di costrizioni	Variabilità dell'angolo formato dalle costrizioni				
		costr. 1	costr. 2	costr. 3	costr. 4	costr. 5
Zona a Hybonotum inferiore	4	15-40°	90-110°	150-180°	220-230°	–
Zona a Beckeri-Pressulum sup.	5	5-20°	40-80°	110-120°	180-190°	210-220°
Zona a Beckeri-Pressulum inf.	4	15-40°	100-120°	150-180°	200-230°	–
Zona a Cavouri	4	20-50°	100-120°	155-180°	220-230°	–
Z. ad Acanthicum, Subz.Heimi	4	40-80°	110-140°	180-190°	220-230°	–
Z. ad Acanthicum, Subz.Loryi	4	20-60°	90-140°	150-180°	210-220°	–
Z. ad Acanthicum, Subzona a Longispinum	4	20-60°	95-125°	140-180°	210-230°	–
Z. a Herbichi, Subz. Uhlandi	4	20-70°	100-110°	140-180°	210-230°	–
Z. a Herbichi, Subz. Divisum	5	5-40°	50-80°	110-140°	180-190°	210-220°
Z. a Herbichi, Subz. Stenonis	5	5-40°	50-100°	115-140°	180-190°	210-220°
Zona a Strombecki	4	35-50°	100-110°	140-180°	210-220°	–

Quando la costrizione è vicina alla linea di sutura (formando un angolo variabile tra 5° e 20°) è solitamente molto superficiale. Le costrizioni sono debolmente falcoidi sul fianco. In generale, tutte le costrizioni su uno stesso esemplare hanno più o meno la stessa concavità e proiezione in avanti. Solamente l'ultima costrizione, adorale, (la quarta o quinta sulla camera d'abitazione, a seconda della specie), è leggermente più proiettata in avanti rispetto alle altre.

Molte caratteristiche morfologiche in *Sowerbyceras* indicano che c'era probabilmente una decelerazione nel tasso di crescita quando si avvicinava la piena maturità. La camera d'abitazione dell'adulto comunemente mostra un cambio nella forma e una riduzione dell'angolo. In più le costrizioni tendono a diventare più ravvicinate verso l'apertura della conchiglia (180°-210°, 220°). Tutte queste evidenze suggeriscono una decelerazione nel tasso di crescita e, infine, la cessazione della crescita. In ogni caso l'intervallo di tempo entro cui il tasso di crescita decelera può variare a seconda delle specie.

Elementi diagnostici tra i Sowerbyceras Kimmeridgiani (c.a. = camera d'abitazione):

SILENUM	LORYI	PSEUDOSILENUM
5 costrizioni sulla c.ca (diventano 4 nella Subz. Uhlandi)	4 costrizioni sulla c.a.	5 costrizioni sulla c.a. (diventano 4 alla base della Zona a Hybonotum)
Coste ventrali pronunciate	Senza (o con debolissime) coste ventrali	Cercini o coste ventrali più o meno marcate
Coste e costrizioni ventrolaterali - ventrali convesse verso l'avanti	Costrizioni ventro-laterali e ventrali quasi diritte	costrizioni ventrali e ventro-laterali più arcuate degli ultimi S. loryi
Sezione della spira tendente a sub-rettangolare	Sezione della spira arrotondata-ovale	Sezione della spira tendente a sub-rettangolare, compressa
costrizioni sul margine ventro-laterale tendenti a indebolirsi	Le costrizioni mantengono la loro forza sul margine ventro-laterale	costrizioni ventro-laterali tendenti a indebolirsi
I due bordi della costrizione si uniscono, a partire dal terzo esterno del fianco, formando una pronunciata costa ventro- laterale (indebolita nella Subzona a Uhlandi)	I due bordi della costrizione convergono ma non si uniscono, quindi non si formano mai coste	Senza coste ventro-laterali, ma i due bordi della costrizione possono unirsi sul ventre, formando un cercine o una costa ventrale

Le specie *silenum* e *pseudosilenum* si possono distinguere osservando che *pseudosilenum*: 1) è più piccola; 2) ha i fianchi più compressi; 3) il cercine ventrale, non sempre presente, è più spesso ed arrotondato che in *silenum*; 4) I cercini si formano all'inizio del margine ventrale, cioè più in alto che in *silenum*.

4.1. L'evoluzione del Genere *Sowerbyceras* nel Kimmeridgiano

Sowerbyceras silenum è distribuito dalla base della Zona a Silenum fino al top della Subzona a Uhlandi. Nella Subzona a Uhlandi osserviamo una transizione tra *S. silenum* e *S. loryi*, che inizia con alcune caratteristiche della conchiglia a partire dalla parte bassa della Subzona a Uhlandi, anche se nella parte media della Subzona a Uhlandi, i *Sowerbyceras* sono ancora veri *S. silenum*.

Vicino alla parte più alta della Subzona a Uhlandi, certi esemplari sono identificabili come *S. silenum* con alcuni caratteri di *S. loryi*, ad esempio: 4 costrizioni (carattere di *loryi*), costrizione sul ventre convessa verso l'avanti (carattere di *silenum*), una fine costicina ventrale transizionale da *silenum* a *loryi*. Allo stesso livello stratigrafico altri esemplari sono più simili a *loryi* che a *silenum*: la trasformazione evolutiva *silenum* → *loryi* avviene in soli 7 cm di distanza stratigrafica: negli ultimi 5 cm della

Subzona a Uhlandi gli esemplari sono più simili a *S. silenum*, nei primi 2 cm della sovrastante Subzona a Longispinum essi diventano *S. loryi*. *Loryi* che possiamo definire “ancestrali” perché possiedono costrizioni lievemente arcuate sul ventre, si osservano nella parte più bassa della Subzona a Longispinum. L'altro cambiamento fenotipico *loryi* → *pseudosilenum* avviene più gradualmente. Dalla base alla parte media della Zona a Beckeri-Pressulum ci sono esemplari caratteristici di *loryi* che convivono fianco a fianco con *loryi* che sono transizionali verso *pseudosilenum*. Dalla base della parte alta della Zona a Beckeri-Pressulum tutti i componenti dell'associazione a *Sowerbyceras* sono *pseudosilenum*: essi possiedono 5 costrizioni e i due bordi della costrizione frequentemente si uniscono a formare un cercine o una costicina ventrale, o con il bordo posteriore della costrizione più prominente del bordo anteriore.

Evoluzione morfologica delle costrizioni

Molti Ammonitina tardo-giurassici e Cretacei mostrano periodici solchi subradiali sulla superficie della conchiglia e sul modello interno chiamati costrizioni. Le costrizioni, analogamente alle varici dei gasteropodi, sono state generalmente interpretate come conseguenze di discontinuità, stasi, nella crescita (questa interpretazione è supportata da molte osservazioni, vedi BUCHER *et al.* 1996) e sono certamente in relazione a precedenti peristomi (CHECA & WESTERMANN, 1989). Queste costrizioni sono talvolta accompagnate da varici, cioè da un ispessimento della parete della conchiglia, causato principalmente da un incremento dello spessore dello strato madreperlaceo. Varici possono anche essere presenti senza una costrizione associata: queste varici sono state chiamate creste interne o pseudo-costrizioni (Westermann, 1990) e appaiono come solchi sul modello interno.

Le costrizioni dei *Sowerbyceras*, a differenza di altri Phylloceratina (*Calliphylloceras*, *Ptychophylloceras*) e anche Lytoceratina, sono decisamente sigmoidi e sono vere costrizioni, presenti cioè sia sul guscio sia sul modello interno, come nel caso di *Holcophylloceras*.

Dalla Zona a Strombecki fino alla parte media della Subzona a Divisum, gli esemplari mostrano costrizioni molto arcuate sul ventre. Le costrizioni possono attraversare i fianchi dall'ombelico al ventre. Altre partono da metà fianco. Le creste ventro-laterali che si formano quando due costrizioni si uniscono sul terzo esterno del fianco sono bene sviluppate in alcuni esemplari e meno sviluppate in altri. Sugli esemplari con creste ventro-laterali molto pronunciate le costrizioni, partendo dal ventre raggiungono metà fianco come loro massimo sviluppo. Al contrario, gli esemplari senza pronunciate creste ventro-laterali possiedono costrizioni che senza interruzioni raggiungono l'ombelico. Questo fatto potrebbe essere in relazione all'efficienza idrodinamica e all'equilibrio.

Dal top della Subzona a Divisum le creste ventro-laterali diventano progressivamente più deboli, ma comunque gli esemplari sono *S. silenum*, con costrizioni ventro-laterali e ventrali arcuate.

Nella parte media della Subzona a Uhlandi i *S. silenum* possiedono ancora costrizioni ventrali arcuate, ma essi non mostrano creste ventro-laterali. All'interno della variabilità intraspecifica di *S. silenum*, i due bordi della costrizione, unendosi sul terzo esterno del fianco, frequentemente causano la scomparsa della costrizione sul ventre, con la presenza di una costicina ventrale o, molto raramente, partendo dal margine ventro-laterale i due bordi della costrizione si separano ancora, formando due coste distinte invece di una costa singola. Comunque, in generale *S. silenum* possiede una singola costa ventrale, formatasi per il sollevamento del bordo posteriore della costrizione.

Alla base of Subzona a Longispinum tutti gli esemplari di *Sowerbyceras* sono *loryi*, con costrizioni ventrali marcatamente più diritte. Le costrizioni sono quasi diritte sul ventre e meno falcoidi partendo dal terzo esterno del fianco.

Nella parte inferiore della Zona a Beckeri-Pressulum si osserva una debole tendenza verso un più sviluppato seno ventrale delle costrizioni in rapporto alle precedenti biozone, ma senza creste ventro-laterali e coste ventrali. Nella parte media della Zona a Beckeri-Pressulum avviene il cambio a *S. pseudosilenum*.

Nella evoluzione di *Sowerbyceras* durante il Kimmeridgiano, il cambiamento da cinque a quattro costrizioni è il carattere che si modifica più marcatamente. Infatti, alla base della Subzona a Uhlandi sebbene siamo in presenza di tutti i caratteri di *S. silenum*, gli esemplari si modificano mostrando quattro costrizioni similmente ai successivi *S. loryi*. Il cambio improvviso avviene in una distanza stratigrafica di 5 cm ed avviene per tutti gli esemplari. Osserviamo che anche il cambio da quattro (*S. loryi*) a cinque (*S. pseudosilenum*) costrizioni nella parte alta della Zona a Beckeri-Pressulum, avviene improvvisamente.

Un altro carattere che cambia più lentamente è la graduale riduzione della costa ventrale che si forma dal sollevamento del bordo (usualmente il posteriore) della costrizione sul ventre di *S. silenum*. Questo cambio corrisponde alla scomparsa più o meno completa della costa ventrale in in *S. loryi*.

La cresta prodotta dalla giunzione dei due bordi della costrizione sul terzo esterno del fianco è un altro carattere che si modifica in maniera relativamente veloce e che scompare alla base della Subzona a Uhlandi.

Il progressivo "raddrizzamento" della costrizione arcuata sul ventre (Fig. 2) è un carattere che accelera repentinamente vicino al tetto della Subzona a Uhlandi, solamente in 2 cm, cioè circa 10.000 anni sul Trento Plateau. In due centimetri, cioè in diecimila anni, avviene il cambiamento evolutivo tra *S. silenum* e *S. loryi*. Più graduale è invece il cambio da *S. loryi* a *S. pseudosilenum*: all'inizio della Zona a Beckeri-Pressulum, la costrizione è debolmente più arcuata sul ventre, la sezione della spira debolmente meno rigonfia che nei *loryi* tipici. Alcuni esemplari mostrano un leggero rigonfiamento ventrale prima di ogni costrizione. Nella parte inferiore della Zona a Beckeri-Pressulum questi esemplari sono fianco a fianco con i veri *S. loryi*. Vicino al tetto della parte inferiore della Zona a Beckeri-Pressulum, esem-

plari di *S. loryi* sono ancora presenti con caratteri di *S. pseudosilenium* (sezione della spira, debole curvatura della costrizione ventrale, bordo posteriore della costrizione ventrale più prominente). A partire dalla base della parte superiore della Zona a Beckeri-Pressulum tutti gli esemplari di *Sowerbyceras* sono *pseudosilenium*. Al tetto della Zona a Beckeri-Pressulum (cioè al limite Kimmeridgiano / Titoniano) i fianchi degli esemplari sono decisamente appiattiti, e la sezione della spira compressa, come nel caso dell'unico esemplare di *Sowerbyceras* trovato nel Titoniano (un esemplare della parte più bassa della Zona a Hybonotum, 35 cm sopra al limite K/T, tav. 3i).

Variazioni nel tempo dell'abbondanza di Sowerbyceras

Il numero di esemplari fluttua in maniera molto evidente attraverso il tempo (vedi Fig. 2) mostrando un minimum tra la metà e l'ultimo terzo della Subzona a Uhlandi. Un minimum si osserva anche a metà della Zona a Beckeri-Pressulum, dove il numero di esemplari è molto basso e prelude alla vicina estinzione, ma dove in ogni caso, anche se moderatamente, questo numero gradualmente aumenterà nuovamente. *Sowerbyceras* si estinguerà nel Titoniano inferiore. Il più alto numero di esemplari si osserva invece nel primo terzo della Subzona a Divisum e nella Subzona "acme" a Loryi. È di notevole importanza notare che prima di ogni speciazione fletica, il numero di esemplari è molto basso. Dopo il cambio da una specie all'altra il numero di esemplari cresce nuovamente.

Le variazioni del diametro

Il diametro degli esemplari varia anch'esso nel tempo (Fig. 4). In particolare, dalla Zona a Strombecki le forme mostrano un graduale incremento di taglia che arriva al massimo tra il primo terzo e la metà della Subzona a Divisum, successivamente la taglia decresce nella parte media della Subzona a Uhlandi. Da qui il diametro gradualmente cresce fino alla Subzona a Loryi e in seguito decresce ancora fino a metà della Zona a Beckeri-Pressulum, poi gradualmente cresce ancora. Osserviamo i diametri massimi del genere *Sowerbyceras* tra l'ultimo terzo della Zona a Strombecki e il primo terzo della Subzona a Stenonis.

Le variazioni di S/D, H/D e O/D

La curva del rapporto di spessore S/D mostra attraverso il tempo un trend analogo a quello della curva del diametro (vedi Fig. 5). Le variazioni di H/D e O/D attraverso il tempo mostrano un trend opposto, speculare, infatti l'incremento nel rapporto H/D corrisponde alla decrescita di O/D e viceversa: cioè un aumento dell'altezza della spira porta ad una involuzione dell'ammonite. La curva di H/D nel tempo è, al contrario, simile alle curve di S/D e D.

È chiaro che tutte queste variazioni di parametri hanno ben precise ragioni morfo-funzionali: la morfologia delle ammoniti è direttamente collegata con il loro modo di vita e, di conseguenza, con la loro abilità nel nuoto relativa all'ambiente in

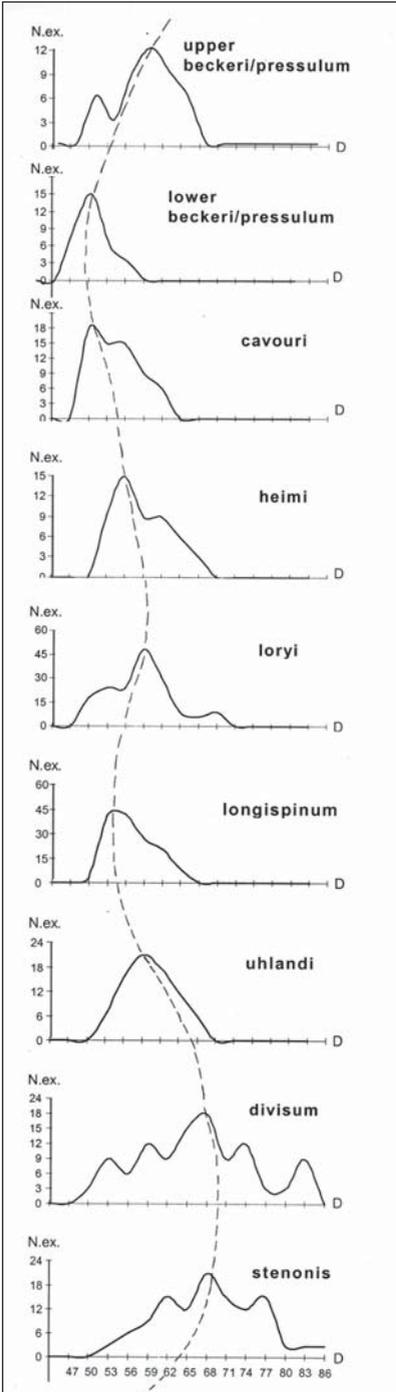


Fig. 4 - Curve del Diametro dei *Sowerbycenas kimmeridgiani* con l'indicazione delle mode attraverso il tempo (si noti la somiglianza della curva modale con la curva di livello marino!). D = Diametro (in millimetri).

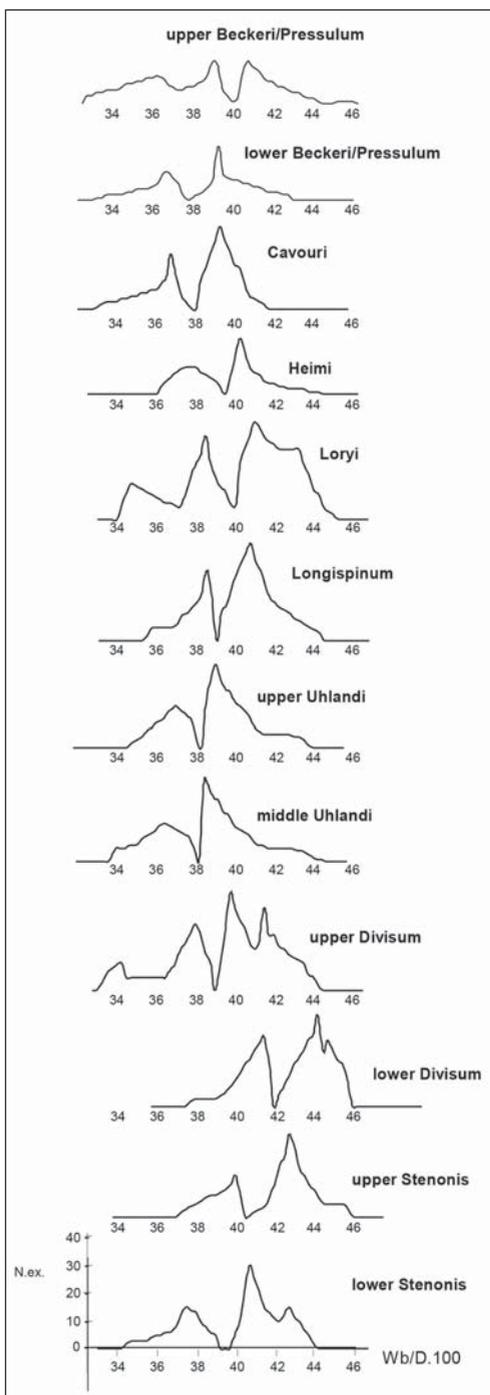


Fig. 5 - Curve del rapporto S/D nei *Sowerbyceras* kimmeridgiani attraverso il tempo (si noti la bimodalità). N.ex. = numero di esemplari.

cui vivevano. Il comportamento delle ammoniti nell'acqua è governato dalla stabilità della conchiglia, dalla sua manovrabilità (abilità nel cambiare direzione) e dalla efficienza idrodinamica. Ma il punto cruciale che vogliamo qui evidenziare non è solo la covarianza delle caratteristiche della conchiglia, ma la sua correlazione con il trend ambientale (ad esempio le fluttuazioni di livello marino).

4.2. *Le conchiglie immature di Sowerbyceras*

Gli esemplari di conchiglie adulte sono enormemente più comuni delle conchiglie immature nel record fossile. La frequenza di veri esemplari immaturi (con la camera d'abitazione preservata) è solo del 2% dei *Sowerbyceras* (19 esemplari sul totale di 960). La letteratura documenta molti ritrovamenti fossili dove gli esemplari giovanili sono assenti, e dove sono presenti in collezione solo esemplari vicino alla maturità (KENNEDY & COBBAN 1976). Poiché altri gruppi di ammoniti mostrano esemplari immaturi, probabilmente una ipotesi accettabile può essere una forte segregazione tra adulti e immaturi: WESTERMANN (1990) suggerisce che le ammoniti con costrizioni del tipo *Sowerbyceras* vivevano sullo slope come necto-bentiche e si muovevano sopra alle "piattaforme distali" per deporre le uova (migrazione attiva tra i cicli di vita e il comportamento alimentare e migrazione diurna). Questo può essere vero, ma nell'area del Trento Plateau i *Sowerbyceras* vivevano sopra al plateau e non sullo slope (i *Sowerbyceras* sono infatti assenti dai margini del Trento Plateau). In ogni caso, il fondo marino irregolare del Trento Plateau poteva causare un effetto simile: e.f. le uova erano deposte in anfratti di aree rialzate del fondo fortemente irregolare del Trento Plateau, ma comunque, come giustamente nota Westermann (com. pers. 2004), dopo la nascita gli individui immaturi dovevano subito trasferirsi in aree più profonde, perché in acque superficiali sarebbero state facile preda. Questo pattern corrisponde con quello che è conosciuto del comportamento migratorio nei cefalopodi recenti, ed è supportato dalle enormi differenze morfologiche tra individui immaturi e individui adulti che si osservano in molte ammoniti, differenze che sono una conseguenza del modo di vita che cambia durante l'ontogenesi (KENNEDY & COBBAN 1976; LEHMANN 1981; HEWITT E WESTERMANN 1996).

4.3. *Crescita allometrica dei Sowerbyceras*

Nei *Sowerbyceras* kimmeridgiani le misure relative di S, H e O presentano una correlazione inversamente proporzionale con la taglia della conchiglia adulta tra individui della stessa specie. Infatti in molti esemplari, se non in tutti, il rapporto S/D, H/D e O/D presenta i valori più grandi all'interno dei diametri più piccoli e i valori decrescono poco a poco verso i diametri più grandi. Questa correlazione inversa tra la taglia della conchiglia adulta e la taglia relativa di S, H, O riflette la conseguenza di una relazione allometrica negativa di questi parametri durante l'on-

togenesi. Tale relazione allometrica è molto forte per i rapporti S/D e O/D e meno chiara per il rapporto H/D. Di conseguenza, raggiungere la maturità ad un piccolo diametro della conchiglia può aver prodotto individui con un rapporto S/D, H/D e O/D relativamente più grande. Anche nei cefalopodi viventi come ad es. seppie e calamari, la testa è relativamente più grande negli esemplari giovanili che in quelli adulti (O' DOR, 1983; NIXON 1983).

4.4. Meccanismi della evoluzione

S. loryi è caratterizzata da una taglia dell'adulto piccola. Osserviamo la presenza, negli individui maturi di questa specie, di caratteristiche morfologiche che sono tipiche degli individui immaturi della specie più primitiva *S. silenum*, sia nella forma della sezione della spira sia nel fatto che gli esemplari immaturi di *S. silenum* della Suzona a Stenonis mostrano quattro costrizioni (come gli adulti di *S. loryi* e gli ultimi morfotipi di *S. silenum* nella Subzona a Uhlandi) invece delle cinque costrizioni degli adulti, e le costrizioni sono più diritte sul ventre che in altri contemporanei individui adulti.

È evidente dall'analisi di questo lavoro che il cambio evolutivo tra *S. silenum* e *S. loryi* avviene per pedomorfosi, perché diverse caratteristiche giovanili della specie ancestrale sono mantenute nei discendenti. Il trasferimento di caratteri durante l'ontogenesi è talvolta ricapitolativo, e talvolta ipometrico. La ipomorfosi (*sensu* REILLY *et al.* 1997) è associata con l'accelerazione nell'acquisizione della forma, ed è anche associata con la taglia più piccola.

Come osservano CHECA & OLORIZ (1988) le forme pedomorfiche possiedono un grande potenziale per adattarsi all'ambiente, cioè queste forme mostrano una più alta tolleranza in confronto alle specie più "elaborate". È il caso di *Sowerbyceras silenum* e *S. loryi*. La Pedomorfosi è prodotta da numerosi processi, principalmente ipomorfosi. La trasformazione da *S. silenum* a *S. loryi* è ancora eterocronica, ma *loryi* è al tempo stesso pedomorfica e più piccola del suo antenato *silenum*. Questa eterocronia è di tipo "ipomorfosi" (= pedomorfosi per troncamento) prodotta per una accelerazione della maturità relativa alla forma. Questo processo generalmente porta ad una più piccola taglia adulta e a generazioni più brevi. Il tasso di crescita e le trasformazioni morfologiche sono le stesse in entrambe le forme ipomorfiche e non ipomorfiche. La forma ipomorfica, comunque, arriva alla sua maturità più precocemente; per cui essa è caratterizzata da una longevità più corta, una taglia finale più piccola, e da stadi morfologici giovanili che si osservano nella maturità. Inoltre, la specie ipomorfica assomiglia agli esemplari giovanili della specie più primitiva da cui deriva (LEHMANN *et al.* 1991).

Se il cambio evolutivo da *silenum* a *loryi* avviene per ipomorfosi possiamo dire che *S. loryi* è ipomorfica perché arriva alla maturità ad una taglia relativamente piccola e mostra un insieme di caratteristiche tipiche dello stadio di sviluppo giovanile

della specie più primitiva *silenum*. Per esempio, la costrizione ventrolaterale diritta è osservabile nelle prime spire giovanili di *S. silenum*, ed è mantenuta alla maturità in *S. loryi*, ma le specie ipomorfe non sono semplicemente individui immaturi in uno stadio di sviluppo interrotto. In contrasto, esse comunemente sviluppano un numero di loro caratteristiche uniche nella maturità, così come quelle associate con gli stadi maturi delle specie più primitive (LEHMANN *et al.* 1991).

Contrariamente a quanto avviene in *S. silenum* e *S. loryi*, in *S. pseudosilenum* la proiezione verso l'avanti della costrizione sul ventre e il cercine ventrale compaiono tardivamente durante l'ontogenesi, in corrispondenza o dopo la seconda costrizione della camera d'abitazione degli esemplari adulti.

Questa trasformazione non è semplicemente una eterocronia come nel caso della pedomorfosi: *S. pseudosilenum* frequentemente è più simile all'antenato del suo antenato che ad un immaturo del suo immediato antenato. Ad esempio, il cambio da costrizioni diritte ad arcuate sul ventre potrebbe essere un esempio di "proterogenesi": fenomeno che coinvolge la sovrapposizione di una "innovazione juvenile" con un processo pedomorfico (e.f. decelerazione *sensu* REILLY *et al.* 1997).

Al contrario, la comparsa ad esempio dei due bordi della costrizione che si uniscono molto alti sul ventre della camera d'abitazione dell'adulto di *S. pseudosilenum* nella Zona a Beckeri-Pressulum superiore e la presenza di rigonfiamenti ventrali invece che di coste potrebbe essere un esempio di "palingenesi": sovrapposizione di una "innovazione adulta (= tarda)", con un processo peramorfico (e.f. accelerazione *sensu* REILLY *et al.* 1997). Così, *Sowerbyceras* mostra almeno tre tipi di caratteristiche alla maturità: 1) caratteristiche derivate, cioè reminiscenze di quelle degli immaturi dei ceppi ancestrali, presumibilmente dovute a ipomorfosi, 2) caratteristiche mature, in comune con *silenum*, e 3) caratteristiche uniche, la cui presenza non è chiaramente in relazione ai processi di ipomorfosi (si veda LEHMANN *et al.* 1991).

La speciazione filetica da *S. silenum* a *S. loryi* avviene perchè *loryi* è ipomorfo, infatti la ipomorfosi, che avviene per stress ecologici, produce una riduzione della taglia dovuta a limitazioni ambientali come ad esempio impulsi regressivi del livello marino o stress termici o stress alimentari. La mancanza di cibo è uno dei principali fattori che ha effetto sull'accrescimento della conchiglia (produce un più basso tasso di crescita, BOLETZKY 1974; MIGNOT 1993), ma la persistenza di una conchiglia di piccola taglia con un aspetto "giovanile" non impedisce la maturità sessuale e la riproduzione. Oltre alla mancanza di cibo, questi effetti sono determinati da acque più fredde con bassa disponibilità di carbonato di calcio. Effettivamente il tasso di accrescimento delle giovani ammoniti variava con la temperatura del loro ambiente: infatti, nel caso del presente studio, la speciazione è avvenuta durante fasi trasgressive e osserviamo che: fasi trasgressive = acque fredde = piccola taglia dei *Sowerbyceras*; questo fatto comporta una più breve durata di vita e una successione più veloce di generazioni. Probabilmente questa è la ragione del tempo brevissimo in cui avviene la speciazione filetica da *silenum* a *loryi*.

È però prudente non generalizzare questi dati riportandoli alle specie viventi. Attualmente, infatti, acqua fredda non è sempre e necessariamente sinonimo di piccola taglia e breve durata di vita. È oggi dimostrato che almeno in un caso, quello di *Sepia officinalis*, la durata di vita e di conseguenza la taglia corporea, sono più grandi in acque fredde (e.f. Canale della Manica) che in acque calde (e.f. nel Mediterraneo) (DOMMERGUES, pers. comm.).

Il fatto che i caratteri si modificano in *S. loryi* con un cambio della costrizione ventrale da molto convessa in avanti a quasi diritta può essere interpretato come una decrescita del vettore di crescita radiale, cioè, una diminuzione nel tasso di accrescimento durante l'ontogenesi.

4.5 Il Trento Plateau come centro evolutivo dei *Sowerbyceras*

Callomon (1985) elenca i seguenti fattori per riconoscere un'area come vero centro di evoluzione di un gruppo: a)abbondanza, b)dominanza, c)conservazione, d)maturità, e)polarizzazione sessuale, f)diversità specifica, g)stasi geografica.

L'associazione a *Sowerbyceras* corrisponde a tutti e sette i fattori di Callomon e dunque il Trento Plateau rappresenta un vero centro evolutivo ("un" centro, non "il" centro). Probabilmente è vera l'ipotesi di centri multi-origine per i trend morfologici identificati. Ulteriori dettagliate ricerche nelle facies di Ammonitico Rosso della Tetide Occidentale saranno necessarie su questa questione, per risolvere un dibattito sui centri di origine che ha "drammaticamente" opposto biogeografi cladistici e dispersalisti.

In ogni caso le ammoniti *Sowerbyceras* sono demiche, i loro resti si trovano nella loro area di vita e, può essere dedotto, nella loro area di alimentazione (eudemiche).

5. DIMORFISMO E RAPPORTO S/D (SPESSORE DEL VENTRE/DIAMETRO) NEI PHYLLOCERATINA

La più chiara indicazione di dimorfismo nelle ammoniti è considerata il diametro delle conchiglie tra forme che presentano identiche spire interne ma che arrivano alla maturità con taglie molto diverse. CALLOMON (1955) conio il termine molto significativo di macroconche (M) e microconche (m) per le forme rispettivamente più grandi e più piccole. Il carattere delle spire più o meno larghe e rigonfie della camera d'abitazione, chiaramente rappresentato nel rapporto di spessore S/D, è a mio giudizio un'altra manifestazione molto importante del dimorfismo. Questo carattere è stato utilizzato per separare le conchiglie che possiamo chiamare LARGIVENTRE (= "L") da conchiglie che chiamiamo LEVIVENTRE (= "l") a livello di specie e con una chiara distribuzione bimodale dello spessore del ventre (SARTI, 1990b, 1993, 1999). L'idea di un dimorfismo nei phylloceratidi basato

sull'ampiezza del ventre fu formulata per la prima volta da JOLY (1976). L'intuizione di Joly era giusta sebbene ipotetica perchè basata su esemplari generalmente privi di camera d'abitazione. JOLY (2000) ha descritto un dimorfismo legato alla "taglia" nei Phylloceratidi, ma utilizzando pochi esemplari, mentre questi studi hanno un valore scientifico solo se si è in presenza di un grande numero di esemplari, raccolti strato per strato, o ancora meglio, con precisione centimetrica. È importante dunque che venga raccolto materiale addizionale, e che venga raccolto con grande precisione stratigrafica. All'interno del sotto-ordine Phylloceratina, le differenze nell'ampiezza della spira sono quindi la principale espressione fenotipica del dimorfismo sessuale. Termini utilizzabili per questo tipo di dimorfismo sono: "Largiventre - L" (L come "ventre largo", dal latino *venter* = ventre, e *largus* = largo, ampio: morfotipo della conchiglia a spire più larghe, più spesse) e "leviventre - l" (l come "ventre leggero", dal latino *levis* = leggero, esile, sottile: morfotipo della conchiglia più compressa).

Questo tipo di dimorfismo è visibile nel *Nautilus* vivente (STENZEL 1952; HAVEN 1977; SAUNDERS & SPINOSA 1978) e fossile (SILBERLING 1959; MAKOWSKI 1962). Infatti, nel *Nautilus* il diametro della conchiglia dei due sessi è quasi identico, ma l'ampiezza relativa del ventre nella camera d'abitazione è più grande nei maschi che nelle femmine. Quest'ultimo fatto è da mettere in relazione con la presenza nel maschio dello spadix, un organo specializzato per la copulazione (STENZEL 1952; HAVEN 1977; SAUNDERS & SPINOSA 1978).

Per spiegare il diverso diametro e le divergenze morfo-ornamentali nella coppia dimorfica di ammoniti macro- e microconche, GUÉX (1981) propose la occorrenza di neotenia e ipomorfofi nelle microconche relative alle corrispondenti macroconche. A livello intraspecifico questi processi eterocronici producono dei patterns pedomorfici di conservazione dei caratteri giovanili della macroconca nella microconca adulta.

Ma questo non è vero per *Sowerbyceras* (e probabilmente per i Phylloceratina in generale), probabilmente per una ragione legata a una restrizione del fenotipo in ammonoidi con camera d'abitazione corta. Infatti osserviamo che il dimorfismo Macroconca-microconca non è ben precisato e riconosciuto in molti gruppi con camera d'abitazione corta, perlomeno nel Giurassico superiore (Aspidoceratidae, Oppedidae come Taramelliceratinae, Phylloceratina, ecc...). Il più marcato cambiamento nell'accrescimento dell'ampiezza della spira avviene all'inizio della maturità. Il dimorfismo all'interno della stessa specie inizia a manifestarsi all'inizio della camera d'abitazione dell'adulto: l'ampiezza della spira inizia ad aumentare più lentamente, o non aumenta per niente, nelle conchiglie leviventre dove invece essa continua ad aumentare con lo stesso tasso nelle conchiglie largiventre.

In esemplari di *Sowerbyceras* dello stesso livello stratigrafico è evidente che, a parte le variazioni eterocroniche della sezione della spira, sono presenti due diverse morfologie, che riflettono i due dimorfi: da una parte un ventre più largo e ampio e una sezione della spira più rigonfia e dall'altra parte un ventre più arcuato e una sezione della spira più compressa. Anche lo studio delle costrizioni ventrali è significativo.

In definitiva gli esemplari possono essere suddivisi in due gruppi che rappresentano una coppia dimorfica Largiventre-leviventre, sulla base di deboli differenze della ornamentazione (SARTI, 1993) e principalmente sulla base della sezione della spira: il primo gruppo con ventre spesso e spire rigonfie (Largiventre), il secondo gruppo con ventre sottile e spire più compresse (leviventre) (Fig. 5).

La più efficace evidenza a favore dell'interpretazione sessuale di questo dimorfismo è il suo carattere inalterato su lunghi periodi della linea filetica, accompagnati in parallelo a ripetuti cambiamenti evolutivi della morfologia. Si è potuto osservare che il rapporto dimorfico dello spessore della spira, S/D (adulto l): S/D (adulto L) è il carattere più persistente di tutti.

Le conchiglie largiventre quasi sempre sono più numerose delle leviventre; solo nella Zona a Beckeri-Pressulum osserviamo al contrario l= 62.5% e non casualmente poco dopo, nella parte basale del Titoniano, assistiamo alla estinzione del genere *Sowerbyceras*.

BIOZONE	% Largi-ventre	% Leviventre
Zona a Beckeri-Pressulum	37.5	62.5
Zona a Cavouri	58.5	41.5
Z. ad Acanthicum, Subz.Heimi	57.2	42.8
Z. ad Acanthicum, Subz.Loryi	56.7	43.3
Z. Acanthicum, Subz.Longisp.	63.9	36.1
Zona Herbichi, Subz.Uhlandi	63	37
Zona Herbichi, Subz.Divisum	62.9	37.1
Zona Herbichi, Subz.Stenonis	61.2	38.8
Zona a Strombecki	60	40

6. LA VARIABILITÀ INTRASPECIFICA E LA SPECIAZIONE FILETICA

I fattori ambientali hanno un effetto sulla forma della conchiglia degli ammonoidi e possono avere prodotto un'ampia variabilità intraspecifica (KENNEDY & COBBAN 1976; CALLOMON 1985; LEMAN & WAAGE 1993; BUCHER *et al.* 1996). Distinguiamo usualmente due tipi di variabilità: 1) un continuum morfologico (variabilità come si intende usualmente), 2) una variabilità discontinua chiamata polimorfismo (MATYIA 1986; GUÉX 1992; STEVENS 1997; MATYIA & WIERZBOWSKI 2000). Nei *Sowerbyceras* studiati in questo lavoro, a parte il parametro S, è evidente il primo tipo.

La variazione di forma come risultato delle variazioni di condizioni ambientali è stata segnalata anche nei gasteropodi e l'esistenza di una relazione tra stress ecologico e aumento della variabilità è stato il soggetto di diverse pubblicazioni riguardanti gruppi diversi dalle ammoniti. Per esempio, WILLIAMSON (1981) mostra che la variabilità dei Molluschi lacustri nel Cenozoico superiore del Turkana subisce un

incremento durante i periodi di regressione marina (si veda anche LAURIN 1986, per i Brachiopodi).

Per quanto riguarda i cefalopodi, già diversi autori hanno messo in relazione le fluttuazioni della diversità delle ammoniti alle variazioni di livello marino (e.g. HALLAM 1990; HOUSE 1993; RAWSON 1993; WESTERMANN 1993; YACOBUCCI 1999). Ma non esiste tra gli Autori un chiaro consenso se la diversità degli ammonoidi tipicamente aumenti durante gli impulsi marini trasgressivi o regressivi.

Questo dibattito può essere chiarito comprendendo che la diversità faunistica può essere generata in due differenti maniere. Le regressioni causano la frammentazione dell'habitat, che rafforzeranno la probabilità di formare ceppi isolati e superstiti (HALLAM 1990; BECKER 1993; RAWSON 1993; YACOBUCCI 1999). Se questo è vero, dovremmo aspettarci di vedere un incremento di diversità dovuto a speciazione convenzionale durante un impulso regressivo. D'altra parte, gli impulsi trasgressivi spesso coinvolgono l'annegamento dei continenti, il che produce ambienti più instabili, con fluttuazioni dei livelli di salinità e ossigeno (CHECA & OLORIZ, 1988). È mia opinione che l'aumento / diminuzione di una data specie e l'ammontare di variabilità intraspecifica possono essere correlati con la tolleranza ecologica, che è indubitabilmente connessa con il carattere "steno-" o "euro-topico" della specie e anche con l'habitat epioceanico o di shelf. Così, durante le trasgressioni che inondano le aree continentali, la diversità è generata da unmasking selettivo e da un mix di variazioni già presenti per mezzo di processi eterocronici (YACOBUCCI 1999). Per cui potremmo aspettarci che la diversità degli ammonoidi possa aumentare in entrambi i casi, talvolta durante impulsi trasgressivi e talvolta durante impulsi regressivi, ma per ragioni differenti. Il livello tassonomico a cui la diversità aumenta, comunque, può differire. Infatti, in accordo con YACOBUCCI (1999), gli impulsi trasgressivi possono produrre molti nuovi taxa di livello inferiore, simili nella forma complessiva (e.f. i *Sowerbyceras* del Trento Plateau), mentre gli impulsi regressivi possono produrre nuovi taxa di livello superiore e nuovi "Bauplane". Impulsi regressivi del livello marino frammentano e isolano gli habitat marini, promuovendo la vicarianza e un grande ammontare di variabilità intraspecifica. Questo isolamento può non aver prodotto speciazione sul Trento Plateau perché l'isolamento era molto temporaneo e non completo. Al contrario, una trasgressione crea mari epicontinentali con ambienti instabili, promuovendo la rapida radiazione di gruppi evolutivamente plastici ma bassa variabilità intraspecifica sugli altofondi epioceanici. Nei *Sowerbyceras* del presente studio, infatti, si osserva un aumento di variabilità intraspecifica durante gli abbassamenti di livello marino (solo la variabilità intraspecifica di S decresce). Anche in altre caratteristiche l'associazione a *Sowerbyceras* è diversa dalla regola comune, in quanto le forme di piccola taglia sono più resistenti all'estinzione e sono solitamente più abbondanti come numero di individui. La probabilità di trovarle all'inizio di nuove linee filetiche è quindi molto alta. Questo è vero per i *Sowerbyceras* (al limite Kimmeridgiano / Titoniano le forme di grande taglia non sopravvivono),

ma quando osserviamo il cambio filetico da una specie all'altra, dove la taglia degli esemplari è più piccola, anche il numero di esemplari, comparativamente alla storia del gruppo, decresce.

Costrizioni. Le costrizioni dei *Sowerbyceras* mostrano una bassa variabilità intraspecifica (con graduali variazioni nel tempo), variabilità legata al seno ventrale più o meno arcuato, e una variabilità leggermente più ampia legata all'angolo variabile tra l'ultima linea lobale e le costrizioni della camera d'abitazione.

Diametro. La variabilità intraspecifica aumenta dalla Zona a Strombecki alla Subzona a Stenonis, con un acme all'interno del primo terzo fino alla parte media della Subzona a Divisum, poi decresce e raggiunge un minimum dall'ultimo terzo della Subzona a Uhlandi fino alla base della Subzona a Longispinum. Successivamente aumenta di nuovo fino alla Subzona a Loryi, decresce all'interno della Subzona a Heimi, aumenta nella Zona a Cavouri e decresce all'interno della parte inferiore fino alla base della parte alta della Zona a Beckeri-Pressulum (vedi Fig. 4), poi cresce ancora.

Parametro "S". Confrontata con la variabilità di H/D e O/D, per quanto riguarda S/D la variabilità intraspecifica è molto alta. Precedenti lavori hanno mostrato che, in generale, il parametro S nelle ammoniti mostra uno straordinario range di variabilità intraspecifica (e.f. CALLOMON 1985; COOPER & KENNEDY 1987; DAGYS & WEITSCHAT 1993; ecc..., vedi SARTI 1999 su questo argomento). Questo dato è utilizzabile solamente quando si è in presenza di un grande numero di esemplari.

Molto interessante è comparare la variabilità intraspecifica di D e S/D attraverso il tempo: le due curve (variabilità di D e S/D) variano in una maniera quasi perfetta: osserviamo infatti che quando la variabilità intraspecifica del diametro aumenta, la variabilità intraspecifica di S/D decresce e vice versa (si vedano le Figg. 4 e 5).

Parametri "O" e "H". Il range di variabilità intraspecifica nel rapporto ombelicale O/D e in H/D (altezza della spira / Diametro) sono molto simili e il loro trend è molto simile a quello della variabilità del parametro D, ma con un range più basso di D.

Una interpretazione. I cambiamenti morfologici più evidenti nella speciazione filetica di *Sowerbyceras* del Kimmeridgiano avvengono nell'ultimo terzo della Subzona a Uhlandi e nella porzione media della Zona a Beckeri-Pressulum, dove si sviluppano le facies nodulari-marnose di RAV. Che cosa guida il cambiamento evolutivo? Perché le litofacies nodulari-marnose si sviluppano in concomitanza con questo cambiamento?

Mi pare non sia la alta variabilità intraspecifica che innesca il cambio evolutivo da una specie all'altra, essendo molto bassa esattamente dove osserviamo il turnover delle specie, ma questo cambio è influenzato proprio dall'opposto, cioè una bassa variabilità intraspecifica accompagnata da una scarsa popolazione. Ad esempio, nel cambio da *S. silenum* a *S. loryi* osserviamo il più basso numero di individui in tutta la storia del genere *Sowerbyceras* durante il Kimmeridgiano, a parte vicino all'estinzione del genere cioè oltre la metà della Zona a Beckeri-Pressulum (si veda fig.2). Dunque una più bassa variabilità intraspecifica della morfologia, più facilmente porta

al cambiamento. Questo è vero anche per il cambio filetico da *loryi* a *pseudosilenium* che avviene nella parte media della Zona a Beckeri-Pressulum, dove l'abbondanza di *Sowerbyceras* è la stessa che osserviamo nella Subzona a Uhlandi, e anche la variabilità intraspecifica è bassissima.

Per quanto riguarda la variabilità intraspecifica di D, si osserva che la massima profondità dell'acqua corrisponde ad una bassissima variabilità intraspecifica di D. Invece, la più bassa profondità dell'acqua corrisponde ad una altissima variabilità intraspecifica di D (Fig. 4). In questo secondo caso la grande differenziazione di nicchie ambientali, nel fondo oceanico estremamente irregolare delle aree di alto-fondo pelagico, induce un'alta variabilità intraspecifica. Il genere *Sowerbyceras* sul Trento Plateau aumenta dunque comprensibilmente la variabilità intraspecifica (che decresce all'interno delle diverse nicchie), ma non c'è tempo a sufficienza per formare nuove specie quando ritornano più ampie condizioni di connessione (i.e. allargamento dell'ecosazio).

Per quanto riguarda la curva di variabilità intraspecifica di S (qui quantificata dal rapporto di spessore S/D) osserviamo il contrario di quanto avviene per D, cioè la più bassa profondità dell'acqua corrisponde al minimo di variabilità intraspecifica di S/D (non di ampiezza del ventre che al contrario è molto largo!). Più il mare è basso, più bassa è la variabilità intraspecifica dell'ampiezza del ventre, probabilmente perché acque più basse significano minore possibilità di muoversi su e giù nella colonna d'acqua e questo si riflette in una più bassa variabilità dello spessore del ventre. Al contrario la massima profondità dell'acqua corrisponde al massimo grado di variabilità intraspecifica dell'ampiezza del ventre e del rapporto di spessore S/D.

Nelle sezioni studiate si osserva quindi: un'alta variabilità intraspecifica dei parametri, (con l'eccezione di S) durante gli abbassamenti del livello marino, ma questo fatto è chiaro, perché durante le fasi regressive osserviamo un più grande numero di habitat nel fondo marino irregolare. E questo è vero anche sui plateaux sommersi come il caso del Trento Plateau ed è anche una ulteriore conferma che i *Sowerbyceras* per varie ragioni prediligevano un comportamento nectobentico (ad es. perché si nutrivano vicino al fondo marino).

7. CAMBIAMENTI DI LIVELLO MARINO E CAMBIAMENTI MORFOLOGICI DEI *SOWERBYCERAS* ATTRAVERSO IL TEMPO

È chiaro, dai dati presentati in questo capitolo, che le faune marine del Trento Plateau sono state esposte all'effetto di cicli di regressioni e trasgressioni durante il Giurassico superiore. Comparando la curva di frequenza numerica di *Sowerbyceras* e la curva di livello marino, osserviamo una rassomiglianza sorprendentemente simile fra le due curve (Fig. 2). L'incremento nel numero di *Sowerbyceras* può essere messo in relazione a profondità dell'acqua più bassa e viceversa, seguendo i cambiamenti

di livello marino. In tutte le successioni stratigrafiche studiate è stato osservato un considerevole decremento in frequenza o anche un'assenza, di *Sowerbyceras* e altri generi di ammoniti (Fig. 3) nella Subzona a Divisum alta, Subzona a Uhlandi medio-alta, e a metà della Zona a Beckeri-Pressulum, che precedono tre cambiamenti morfologici e il seguente incremento numerico della fauna a *Sowerbyceras*. Questo fenomeno diffuso è relazionato all'approfondimento del Trento Plateau, che produce un cambiamento nella deposizione del carbonato di calcio. Nel Trento Plateau, cambiamenti biologici che sono probabilmente accompagnati da innalzamenti del livello marino, includono bassa diversità, e aumento del tasso di speciazione. Cadute del livello marino, d'altra parte, sono accompagnate da alta diversità, lacune biostratigrafiche e aumento dell'endemismo (STEVENS 1997). Anche nei mari epicontinentali gli impulsi trasgressivi del livello marino possono indurre un cambio temporaneo nella chimica delle acque dannoso a diversi organismi, che a loro volta possono disturbare la catena trofica e di conseguenza portare una rapida diminuzione nella densità della macrofauna (MARCINOWSKY 1980).

Negli ambienti epicontinentali, la scomparsa di taxa di ammoniti è spiegata assumendo che, come conseguenza della caduta del livello marino, molti biotopi scompaiono (HOEDEMAEKER 1995; OLORIZ *et al.* 1996). Questa riduzione di biotopi avrebbe potenziato la pressione di selezione e in ultimo l'estinzione. Il massimo di diversità è ascrivito ad innalzamenti eustatici del livello marino. Durante questi innalzamenti, ampie porzioni dello shelf vengono inondate e molti nuovi biotopi si creano, che vengono poi occupati da nuove specie (HOEDEMAEKER 1995). Ma sui plateaux distali, come il Trento Plateau, si osserva il contrario, perchè con mare profondo c'è una riduzione di biotopi, e viceversa. Le due trasgressioni del Kimmeridgiano (vicino al limite Subzona a Uhlandi/Subzona a Longispinum e a metà della Zona a Beckeri-Pressulum) coincidono con un minimo nel numero di *Sowerbyceras*. Il secondo impulso trasgressivo fu così marcato che portò alla estinzione del genere *Sowerbyceras*. Anche la curva di abbondanza numerica dei *Sowerbyceras* comparata con la curva di livello marino è compatibile con un habitat necto-bentico di acque basse "offshore" di queste ammoniti planulate.

La curva dei diametri delle conchiglie (-D-) è anch'essa molto simile alla curva di livello marino (Fig. 4). Il diametro degli esemplari aumenta con l'abbassamento del livello marino e viceversa (acque più profonde = più piccola taglia adulta; acque più superficiali = più grande taglia adulta). Molti fattori ambientali influenzano il tasso di crescita dei cefalopodi, includendo temperatura, reperibilità di cibo, intensità della luce, pressione, ossigeno nelle acque, lunghezza del giorno, abbondanza e tipo di predatori (MARCHE *et al.* 1985; BUCHER *et al.* 1996). La temperatura è uno dei principali fattori che influenzano il tasso di accrescimento. Una decrescita della temperatura si riflette in una decelerazione del tasso di crescita, una riduzione nello spazio tra i setti, e un aumento nel tempo di formazione di una camera (HEWITT & STAIT 1988). WIEDMANN & BOLETZKY (1982) e BOLETZKY (1983) hanno dimostrato

che la mancanza di cibo durante il ciclo di vita di *Sepia officinalis* porta ad un più basso tasso di crescita e ad uno spazio tra i setti più ravvicinato. Sul Trento Plateau durante le fasi trasgressive la più grande profondità delle acque produce acque più fredde e i *Sowerbyceras* sono di piccola taglia. Questo fatto non è univoco: altri ammonitoidi che vivevano in acque profonde e crescevano più lentamente di quelli che vivevano in acque superficiali (BUCHER *et al.* 1996), in diversi casi presentano taglia più grande, a causa del più basso metabolismo (OLORIZ, pers. comm.).

Lo stesso fenomeno di riduzione della taglia, che nel nostro caso è in termini eterocronici, si osserva in termini sincronici negli *Hildoceras* liassici (Almeras e Elmi, 1982; Mignot, 1993), dove si registra una differenza di taglia negli esemplari toarciiani dell'Appennino umbro-marchigiano: ipomorfo più accentuate si osservano nelle ammoniti toarciane delle aree più profonde (ALMERAS & ELMI 1982; CECCA *et al.* 1990; MIGNOT 1993). Si tratta in parte dell' "Effetto Piattaforma" di OLORIZ (1985). L' "Effetto Piattaforma" si può trasportare dove c'è un impulso regressivo come è ad es. il Trento Plateau, perchè un impulso regressivo produce, parzialmente, un effetto simile all'effetto piattaforma nelle associazioni prossimali. Questo "effetto" produce: 1) una tendenza all'aumento di taglia, sia in termini ecologici sia di evoluzione della taglia nel tempo; 2) una tendenza a sviluppare una "esuberanza" ornamentale (nel caso di *Sowerbyceras* costrizioni più pronunciate e coste/cercini ventro-laterali); 3) un'espressione di fenotipi caratteristici, differenziati da quelli delle associazioni distali (sul Trento Plateau si differenzia l'impulso regressivo da quello trasgressivo); 4) opportunità selettive di colonizzare (OLORIZ, 1985). Le ammoniti di grande taglia vivevano sugli altofondi pelagici e in acque relativamente poco profonde. Le ammoniti di piccola taglia vivevano in mari più profondi. Anche all'interno della stessa specie possiamo osservare diametri diversi, a seconda che si tratti di mari più superficiali o mari più profondi.

Anche la curva S/D attraverso il tempo segue le variazioni di D, perchè lo spessore della spira degli esemplari aumenta durante abbassamenti del livello marino e viceversa: il rapporto S/D ben si adatta con la curva eustatica (mari più profondi = decrescita di S/D; mari più superficiali = aumento di S/D). Un supporto indipendente per la relazione tra la grande taglia degli esemplari, la loro compressione laterale, e la più alta velocità di nuoto, può essere dato da evidenze paleoambientali: nelle successioni del Kimmeridgiano da noi studiate le litofacies analizzate mostrano chiaramente che un deposito nodulare-marnoso è compatibile con acque più profonde e bassa velocità delle correnti marine sul fondo (e corrisponde ad un più basso numero di *Sowerbyceras*, come descritto nel presente lavoro); invece un deposito nodulare-calcareo è compatibile con acque più superficiali e più alta velocità delle correnti sul fondo marino (e corrisponde ad un più alto numero di *Sowerbyceras*, come descritto nel presente lavoro).

Nelle facies di mare basso, nodulari-calcaree, i *Sowerbyceras* tendono ad essere più grandi e meno slanciati di quelli che si trovano in facies nodulari-marnose di mare più profondo. Perciò le variazioni morfologiche sono una funzione dei cambiamenti

di livello marino e strettamente in relazione con questi cambiamenti (e.f. forme più slanciate = mari profondi; forme meno slanciate = mari più superficiali).

La relazione tra le condizioni di bassa-alta energia e la variabilità dello spessore della spira dei *Sowerbyceras* (ad esempio: più grande profondità = più basso rapporto S/D), è qui interpretato come fortemente correlato all'influenza delle deboli correnti di fondo sul plateau sottomarino. Questo perchè i *Sowerbyceras* più piccoli e più slanciati si trovano in facies nodulari-marnose che si sono depositate in acque profonde. Dunque la deduzione di "camera d'abitazione più slanciata e ventre più sottile = forma di mare profondo" è piuttosto ovvia. D'altra parte, le forme con camera d'abitazione a ventre largo e ampio, e meno slanciate, offrivano una buona quantità di resistenza alle correnti di fondo sul plateau sottomarino. Questi *Sowerbyceras* si muovevano lentamente, perchè si nutrivano prevalentemente vicino al fondo marino, ed erano obbligati a mantenere la loro posizione relativamente al fondo. Essi si trovano frequentemente in sedimenti di acque relativamente superficiali.

Questa situazione è compatibile con quella descritta da BATT (1989) per il Cretaceo del Nord America, con la differenza che Batt osserva che le forme lateralmente compresse erano predominanti in zone sotto costa a sedimenti grossolani, mentre sul plateau epioceno avviene il contrario. Cicli ripetuti di evoluzione da forme più piccole a forme più grandi e più compresse, sono anche descritti in linee filetiche del Giurassico del bacino germanico durante fasi eustatiche di acque basse (BAYER & MCGHEE 1984). Questo fatto, considerando il modo di vita dei *Sowerbyceras*, è esattamente lo stesso anche per i diametri degli esemplari e con simile frequenza per la medesima ragione: *Sowerbyceras* (e altri ammonoidi) scendevano sul fondo a procurarsi il cibo o erano altrimenti strettamente associati con un ambiente bentico. Ammonoidi che vivevano vicino a, e dipendevano da, risorse bentiche dovevano mantenere la loro posizione relativa al fondo marino. Gli ammonoidi possedevano un galleggiamento neutro; conseguentemente, rimanere stazionari in una corrente richiedeva un nuoto attivo. JACOBS (1992) ha dimostrato che rimanere stazionari in una corrente è estremamente difficoltoso per piccoli ammonoidi adulti e individui giovanili. Con un diametro della conchiglia di 2.5 cm, nessuna forma di ammonoide avrebbe potuto sostenere velocità maggiori di 15 cm/s. Anche mantenere velocità di nuoto di 10 cm/s era comunque molto faticoso.

La massima velocità di nuoto sostenibile (MSV) aumenta drasticamente con la taglia. JACOBS (1992) calcola che, a 1 cm di diametro, forme più slanciate avevano una MSV dai 7 agli 8 cm/s; forme meno slanciate avevano una MSV di 10 cm/s. A 100 cm di diametro, forme più slanciate avevano una MSV di 55-58 cm/s; forme meno slanciate da 41 a 46 cm/s. I *Sowerbyceras* qui analizzati hanno dei diametri compresi tra 4 e 9 cm (nella Subzona a Uhlandi da 4 a 6 cm): a 4 cm di diametro, i *Sowerbyceras* più slanciati hanno una MSV di 28 cm/s, i *Sowerbyceras* meno slanciati = 40 cm/s; a 6 cm in diametro, le forme più slanciate hanno una MSV di 42 cm/s, e le forme meno slanciate = 60 cm/s.

JACOBS (1992) nota inoltre che le ammoniti più slanciate avevano coefficienti discendenti di resistenza Cd (consumo energetico associato con il nuoto costante). Forme ornamentate e forme rigonfie avevano un più alto Cd. Quindi il consumo energetico associato con il nuoto costante è significativamente in relazione al rapporto di spessore (r.s.). I risultati citati da Jacobs (1992) indicano che per gli ammonoidi planospiralati esiste una forte relazione tra Cd e r.s. Forme più slanciate hanno un calante Cd con un incremento di Re (coefficiente di velocità di nuoto negli ammonoidi); non così avviene per le forme meno slanciate.

La riduzione nello spessore della spira (cioè più basso r.s. S/D) contribuisce direttamente all'efficienza idrodinamica della conchiglia. Forme più slanciate con un r.s. di 0.3 - 0.4 (e.f. il range S/D dei *Sowerbyceras* durante gli impulsi trasgressivi) avranno la più bassa potenza richiesta in condizioni di correnti di fondo debolissime o assenti. Quindi i *Sowerbyceras* di dimensioni più piccole delle fasi trasgressive sono più slanciati e con più piccolo S di quelli delle fasi L.S.T., perchè essi ne traggono un più grande vantaggio nel nuoto. Per quanto riguarda la velocità di nuoto allora, in condizioni di correnti di fondo nulle o deboli, forme più piccole, più slanciate e con spire involute, richiedono sostanzialmente meno potenza delle forme più grandi e spesse, ma queste ultime forme sono avvantaggiate in condizioni di correnti di fondo più forti. Secondo JACOBS (1992) le forme più grandi e meno slanciate erano in grado di sostenere più alte velocità delle correnti di fondo per periodi di tempo più lunghi. Conseguentemente, le forme più grandi, più rigonfie e più grosse dovevano preferire ambienti di alta energia dove una abilità a rimanere stazionari in una corrente di fondo era cruciale. Ammonoidi più piccoli non avrebbero potuto superare anche moderate velocità delle correnti e dovevano essere condizionati a vivere in ambienti di bassa energia (JACOBS 1992). L'optimum preciso dipende fortemente dal particolare range di nuoto e comportamenti alimentari che sono selettivamente importanti ad ogni specifico gruppo di ammonoidi.

Dunque nei *Sowerbyceras* le conchiglie di grande taglia e meno slanciate erano favorite durante periodi di livello marino basso perchè esse più facilmente potevano rimanere stazionarie, mantenere la loro posizione, nelle condizioni di correnti di fondo decisamente più forti che si verificavano durante i periodi di livello marino basso.

Anche nell'indice delle curve S/D dei caratteri dimorfici, all'interno di "maschi" e "femmine" con maggiore o minore ampiezza del ventre, si osserva che aumento dello spessore delle spire corrisponde a fasi regressive del mare, e riduzione in spessore delle spire corrisponde a fasi trasgressive. Inoltre, lo stesso pattern si osserva nei dimorfi "Largiventre" con più grande ampiezza del ventre, e dimorfi "Largiventre" con minore ampiezza del ventre; e la stessa cosa anche con le conchiglie dei dimorfi "leviventre".

Inoltre, nei *Sowerbyceras* di questo studio la variazione di H/D nel tempo è simile alla variazione di D, mentre un aumento di O/D corrisponde ad una decrescita di H/D e viceversa. Le curve di S/D e di D sono simili e seguono il trend della curva

di livello marino, così come anche la curva di H/D, chiaramente per la ragione che H cambia in proporzione alla variazione di diametro degli esemplari. Al contrario, come detto prima, si osserva una correlazione esattamente inversa tra la curva H/D e la curva O/D. Questa concomitanza, che sostanzialmente è un avvolgimento della conchiglia più o meno spinto (conchiglia più involuta durante fasi regressive e conchiglia meno involuta durante fasi trasgressive) caratterizza anche altri gruppi di ammonoidi. Questo è dovuto a due ragioni: 1) più grande resistenza: la maggiore involuzione dà alla conchiglia più resistenza durante gli episodi di turbolenza associati con livello marino basso (GUEx, 1992); 2) decrescita del galleggiamento con l'incremento dell'involuzione della conchiglia: più slanciata ed evoluta è la conchiglia, più grande è la possibilità di innalzamento verticale nella colonna d'acqua (KENNEDY & COBBAN, 1976).

I fattori sopracitati si possono mettere in relazione con la osservazione che le variazioni più importanti nei *Sowerbyceras* kimmeridgiani avvengono nell'ultimo terzo della Subzona a Uhlandi e nella parte media della Zona a Beckeri-Pressulum. Questo è anche perchè c'è corrispondenza tra questo fatto e lo sviluppo delle facies nodulari-marnose di Rosso Ammonitico. Effettivamente durante l'episodio di maximum system tract trasgressivo di tutto l'apparato deposizionale trasgressivo "TST", nella Subzona a Uhlandi e nella Zona a Beckeri-Pressulum, osserviamo nel primo caso il cambio evolutivo da *S. silenum* a *S. loryi*, nel secondo caso da *S. loryi* a *S. pseudosilenum*. Il periodo di massima distalità e/o profondità dell'ambiente (maximum flooding) corrisponde alla minima abbondanza di *Sowerbyceras*, correlabile con l'ultimo terzo della Subzona a Uhlandi e la parte media della Zona a Beckeri-Pressulum (e si osserva la speciazione filetica in entrambi i casi). Questo trend è sovrimposto su un trend generale verso una decrescita nella frequenza di *Sowerbyceras* nel tempo, a partire dalla Subzona a Loryi. Queste variazioni faunistiche comunque concernono tutti i gruppi di Ammonoidi; ad esempio, al limite Zona a Herbichi / Zona ad Acanthicum molte specie si estinguono o danno origine ad altre specie. Questo fatto è chiaramente dovuto all'impulso marino trasgressivo nella Subzona a Uhlandi.

Perciò è importante sottolineare che i cambiamenti delle condizioni ambientali (e in generale ecologiche), promuovono cambiamenti e diversificazioni dei *Sowerbyceras* sul Trento Plateau e che una fase trasgressiva del livello marino riduce il numero di esemplari che a sua volta porta a una bassa variabilità intraspecifica. Sotto queste circostanze le mutazioni si diffondono più rapidamente ed avviene la speciazione (si veda il paragrafo 1-1). Questo è un fatto molto importante per la sopravvivenza della specie, infatti dove, a dispetto di un basso numero di esemplari, si osserva un'ampia variabilità intraspecifica (top della Zona a Beckeri-Pressulum nelle successioni del Trento Plateau), il genere *Sowerbyceras* si estingue in breve tempo.

Per quanto riguarda il numero di costrizioni sulla camera d'abitazione dei *Sowerbyceras*, questo è un carattere indirettamente influenzato dai cambiamenti di livello

marino, essendo legato alle variazioni del diametro della conchiglia del gruppo. Infatti nelle Subzone a Stenonis e Divisum e nella porzione superiore della Zona a Beckeri-Pressulum si osservano esemplari con i più grandi diametri della conchiglia e cinque costrizioni. Nelle altre biozone osserviamo diametri della conchiglia più piccoli e quattro costrizioni. Si deve rimarcare che nelle popolazioni di *Sowerbyceras* non osserviamo individui con quattro e altri con cinque costrizioni che convivono fianco a fianco, ma essi sono rigidamente segregati in livelli stratigrafici differenti. Nella popolazione, dai più piccoli ai più grandi esemplari, tutti gli esemplari possiedono lo stesso numero di costrizioni (quindi si tratta di un carattere delle specie). Semplicemente, nelle subzone dove osserviamo il numero più grande di costrizioni, il range di variabilità intraspecifica del diametro raggiunge i diametri più grandi delle conchiglie, anche con pochi esemplari, e in queste subzone la variabilità intraspecifica del diametro delle conchiglie è più alta. L'unica eccezione è rappresentata dal record scarsissimo di conchiglie immature (2% del numero totale di *Sowerbyceras*) che sono state raccolte nella Zona a Herbichi (Subzone a Stenonis e Divisum) e che sono provviste di quattro costrizioni perché il cambiamento filetico è ipomorfo.

8. SELEZIONE R, SELEZIONE K E VARIAZIONI DI LIVELLO MARINO VS. UNA CONCLUSIONE

In questo studio si è dimostrato che le variazioni di livello marino hanno influenzato l'evoluzione dell'associazione faunistica nel plateau distale, epioceanico, denominato "Trento Plateau". In particolare abbiamo messo in luce che l'evoluzione dei parametri morfologici nel genere *Sowerbyceras* è fortemente influenzata dagli eventi marini. Ci siamo soffermati su questo genere perché è particolarmente abbondante sul Trento Plateau e tutti gli esemplari sono stati raccolti con precisione centimetrica nelle successioni.

Le variazioni di livello marino influenzano l'evoluzione delle faune anche negli ambienti epicontinentali, ma con una fondamentale differenza rispetto a quanto conosciuto dagli studi precedenti: sul Trento Plateau le estinzioni e i cambiamenti filettici avvengono durante le fasi trasgressive invece che nelle fasi regressive, e anche i maxima e i minima di variabilità intraspecifica sono l'opposto di quelli conosciuti in letteratura per gli ambienti epicontinentali.

Per quale ragione? Il concetto di r-selezione e K-selezione può fornire una spiegazione. HALLAM (1978) propone un modello nel quale i periodi di impulsi trasgressivi del livello marino sono caratterizzati da regimi K-selettivi, mentre gli intervalli regressivi favoriscono le specie a strategia r. Periodi di livello marino relativo basso significano periodi di restringimento e deterioramento dell'habitat neritico, caratterizzato da aumento della variabilità della temperatura e aumento della salinità di acque estremamente basse. La r-selezione sarebbe dunque favorita in ambienti instabili, contrastanti e limitanti, o in corso di colonizzazione. L'aumento

di stress ambientale che favorisce gli organismi r-selettivi viene registrato dalla piccola taglia dei nuovi taxa rapidamente evolutisi dai loro antenati più grandi e più stenotopici; perciò avviene la speciazione, così come l'estinzione (HALLAM 1987). Le specie "r-selettive" tendono ad avere alta fertilità, maturità precoce, vita breve, ontogenesi accorciata (diametro dell'adulto più piccolo) e molta energia dedicata alla riproduzione sessuale.

Regressioni del livello marino saranno poi accompagnate da un processo associato dove la fauna più stenotopica e localizzata verrà eliminata, a causa del deterioramento ambientale e del probabile aumento delle interazioni competitive. Dato che le specie a strategia r tendono a essere eurotopiche, più tolleranti cioè agli stress dell'ambiente, e molto diffuse (e.f. VERMEIJ 1978), questo suggerisce che periodi di regressione marina potranno portare ad un endemismo ridotto (JABLONSKI 1980). I taxa più tolleranti e diffusi diverranno dominanti, come risultato di un declino dell'endemismo.

D'altra parte, un regime K-selettivo sarà favorito in ambienti stabili e prevedibili dove la competizione è forte. Una "K-strategia" generalmente possiede i seguenti attributi: poca energia dedicata alla riproduzione sessuale, ontogenesi allungata, vita più lunga (più grande diametro dell'esemplare adulto).

Le strategie K e r rappresentano i punti estremi di un continuum e pertanto essi sono molto di rado perfettamente realizzati in natura. Infatti l'ipomorfosi sembra corrispondere ad un regime r-selettivo, mentre invece la decelerazione (*sensu* REILLY *et al.* 1997) si correla con un regime K-selettivo.

Negli ambienti epioceanici del Trento Plateau avviene l'opposto. Qui, i cambiamenti più importanti avvengono durante le fasi trasgressive e non durante le fasi regressive. A questo proposito è degno di nota il fatto che durante gli episodi trasgressivi il Trento Plateau era ancora più distale, e che in ecologia attualistica è un fatto che, più gli ambienti sono isolati più queste aree sono occupate da specie altamente specializzate e solamente un piccolo numero di individui appartiene a specie che sono le meno specializzate e le più adattabili.

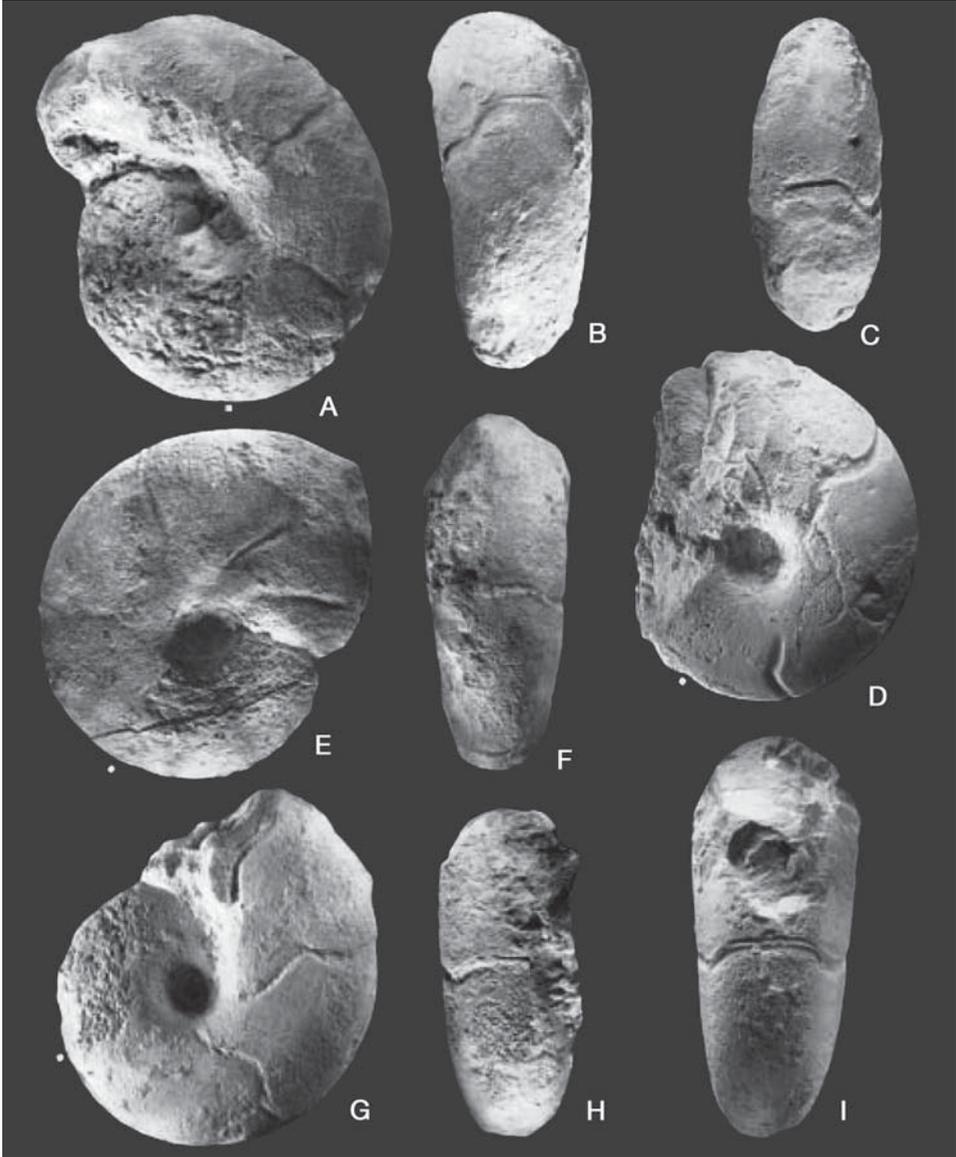
Infatti abbiamo osservato che sul Trento Plateau durante un periodo di innalzamento di livello marino (fasi trasgressive = deboli correnti di fondo) si osserva una decrescita nell'abbondanza di *Sowerbyceras*, una taglia più piccola, un più basso r.s. S/D, e una conchiglia più evoluta. Durante gli abbassamenti di livello marino (fasi regressive = più forti correnti di fondo) si osserva un aumento nell'abbondanza di *Sowerbyceras*, una taglia più grande, un più grande r.s. S/D, e una conchiglia più involuta.

Inoltre un'alta variabilità intraspecifica di D e bassa variabilità intraspecifica di S si correlano con periodi di livello marino basso (fasi regressive). Invece una più bassa variabilità intraspecifica di D e più alta variabilità intraspecifica di S si correlano con periodi di livello marino alto (fasi trasgressive).

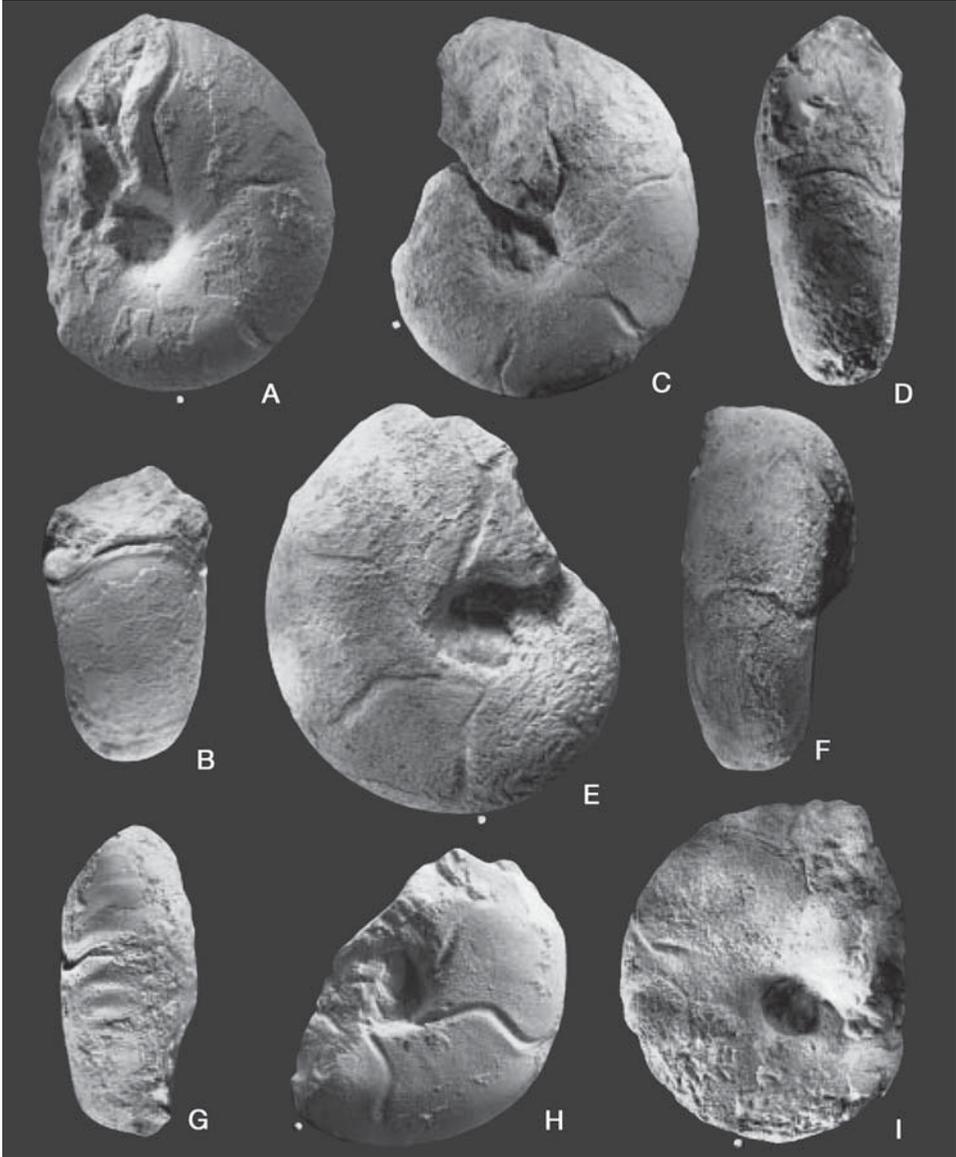
Per quanto riguarda i *Sowerbyceras* Kimmeridgiani, la specie iniziale *S. silenum*, presente in un periodo regressivo, è contraddistinta da molte caratteristiche morfolo-



Tav. 1 - *Sowerbyceras* del Trento Plateau, Formazione del Rosso Ammonitico Veronese. *Sowerbyceras sile-
num*. A : JMR2/11, vista ventrale, parte bassa della Subzona a Stenonis, orizzonte 25 cm. B, C : ME669,
vista laterale e ventrale, parte alta della Subzona a Stenonis, orizzonte 45 cm. D : MR9, vista ventrale,
parte alta della Subzona a Stenonis, orizzonte 40 cm. E : ME670, vista ventrale, parte alta della Subzona
a Stenonis, orizzonte 40 cm. F : V744-54bis, vista ventrale, parte media della Subzona a Divisum, oriz-
zonte 60 cm. G : V742-53, vista laterale, parte media della Subzona a Divisum, orizzonte 60 cm. X 0,7.
Il punto bianco indica l'inizio della camera d'abitazione.



Tav. 2 - *Sowerbyceras* del Trento Plateau, Formazione del Rosso Ammonitico Veronese. *Sowerbyceras silenum* trans. *loryi*. A, B : JMR2/12, vista laterale e ventrale, tetto della Subzona a Uhlandi, orizzonte 100 cm. C, D : 386-2SA37, vista laterale e ventrale, limite Subzona Uhlandi / Longispinum, orizzonte 105 cm. *Sowerbyceras loryi*. E, F : V191-51, vista laterale e ventrale, parte media della Subzona a Longispinum, orizzonte 120 cm. G,H : MR77, vista laterale e ventrale, Subzona a Loryi, orizzonte 140 cm. I : ME489, vista ventrale, tetto della Subzona a Loryi, orizzonte 147 cm. X 0,7. Il punto bianco indica l'inizio della camera d'abitazione.



Tav. 3 - *Sowerbyceras* del Trento Plateau, Formazione del Rosso Ammonitico Veronese. *Sowerbyceras loryi*. A, B : ME466, vista laterale e ventrale, base della Subzona a Heimi, orizzonte 150 cm. C, D : JBPV/41, vista laterale e ventrale, base della Zona a Cavouri, orizzonte 167 cm. G : JMR2/23, vista ventrale (si noti il ventre teratologico con rigonfiamenti), parte media della Zona a Cavouri, orizzonte 180 cm. *Sowerbyceras pseudosilenium*. E, F : JMR1/26, vista laterale e ventrale. Parte superiore della Zona a Beckeri-Pressulum, orizzonte 230 cm. H : LU63, Olotipo, vista laterale, tetto della Zona a Beckeri-Pressulum, orizzonte 255 cm. I : VI46, vista laterale, parte bassa della Zona a Hybonotum. X 0,7. Il punto bianco indica l'inizio della camera d'abitazione.

giche che conferiscono a queste ammoniti altissima stabilità, qualche manovrabilità e scarsa efficienza idrodinamica. Molti altri gruppi di ammoniti che abitavano l'alto-fondo pelagico avevano scarsa abilità al nuoto attivo, che li restringeva ad un modo di vita epibentico. I *Sowerbyceras* hanno poi dato luogo a morfologie diversificate durante periodi di maximum flooding, cioè di massima distalità dell'ambiente o profondità del livello marino.

Le analisi rivelano che il cambio filetico da *S. silenum* a *S. loyi* avviene per ipomorfosi, mentre il cambio filetico da *S. loyi* a *S. pseudosilenum* non è semplicemente una eterocronia: *S. pseudosilenum* è più simile alla forma antenata del suo antenato piuttosto che a una forma giovanile (juvenile) del suo immediato antenato.

L'esempio dei *Sowerbyceras* mostra che questi Cefalopodi, esposti ad ambienti apparentemente meno favorevoli (= minor numero di individui), reagiscono con una strategia tipica della colonizzazione opportunistica (ipomorfosi). Il risultato è una riduzione della taglia, ed è importante notare che (come osserva anche MIGNOT 1993 per gli *Hildoceras* Liassici), l'ipomorfosi coinvolge una reazione attiva e non passiva di queste ammoniti allo stress ecologico. D'altra parte, lo stress non è necessariamente correlato a una decrescita dell'apporto nutrizionale. Prendendo in considerazione la scarsa densità di popolazione, la produzione trofica potrebbe essere sufficiente, e il vincolo provenire dalla semplice instabilità di uno dei suoi componenti (MIGNOT 1993).

Al contrario, le fasi regressive sul Trento Plateau frammentarono gli habitat marini nella misura che si produsse un aumento di competizione, tendendo verso una K-selezione. Come notano OLORIZ *et al.* (1993a), gli ambienti oceanici, comparati agli ambienti epicontinentali, hanno indubbiamente un enorme volume di ecospazio a loro disposizione, ma gli ambienti dei plateau distali, come è il Trento Plateau durante il Kimmeridgiano, rappresentano ambienti ristretti, per quelle ammoniti che sono epibentiche e perciò molto sensibili ai cambiamenti di livello marino.

In questo quadro, le strategie demografiche r-K ci permettono di comprendere i rispettivi vantaggi dei tipi eterocronici in accordo con gli ambienti a cui gli individui vengono esposti.

RINGRAZIAMENTI

Ringrazio vivamente il Dr. G.R. Stevens (Institute of Geological and Nuclear Science, Lower Hutt, Nuova Zelanda) per la sua attenta revisione del manoscritto e per i suoi preziosi suggerimenti. Un ringraziamento particolare va anche al Dr. J.L. Dommergues (CNRS, Université de Bourgogne, Dijon, Francia), al Dr. G.E.G. Westermann (Royal Ontario Museum, Toronto, Canada) e al Dr. N.H. Lehmann (Dept. Invertebrate Paleontology, American Museum of Natural History, New York, USA) per i loro importanti commenti e al Dr. F. Oloriz (Dep.to Estratigrafia

y Paleontologia, Universidad de Granada, Spagna) per il suo supporto e costante incoraggiamento, e per le vivaci discussioni durante questo studio. Sono debitore a Paolo Ferrieri (Dipartimento Scienze della Terra, Università di Bologna, Italia) per la realizzazione delle magnifiche fotografie.

BIBLIOGRAFIA

- ALMERAS Y. & ELMIS S., 1982 - Fluctuations des peuplements d'ammonites et de brachiopodes en liaison avec les variations bathymétriques pendant le Jurassique inférieur et moyen en Méditerranée occidentale. *Boll. Soc. Pal. It.*, 21(2-3), pp. 169-188.
- ARKELL W.J., 1950 - A classification of the Jurassic Ammonites. *Journ. Paleont.*, 24, pp. 354-364.
- BATT R.J., 1989 - Ammonite shell morphotype distributions in the Western Interior Greenhorn Sea e some paleoecological implications. *Palaios*, 4, pp. 32-42.
- BAYER U. & MCGHEE G.R. Jr., 1984 - Iterative evolution of middle Jurassic ammonite faunas. *Lethaia*, 17, pp. 1-16.
- BECKER R.T., 1993 - Anoxia, eustatic changes, e Upper Devonian to lowermost Carboniferous global ammonoid diversity. In: HOUSE M.R. (Ed.), *The Ammonoidea: Environment, Ecology e Evolutionary Change. Syst. Ass. sp.*, 47, pp. 115-163.
- BERNOULLI D. & PETERS T., 1970 - Traces of rhyolitic-trachitic volcanism in the Upper Jurassic of the Southern Alps. *Eclogae geologicae Helvetiae*, 63(2), pp. 609-621.
- BERNOULLI D. & PETERS T., 1974 - Traces of rhyolitic-trachitic volcanism in the Upper Jurassic of the Southern Alps. *Eclogae geologicae Helvetiae*, 67(1), pp. 209-213.
- BOLETZKY S.V., 1974 - Effet de la sous-nutrition prolongée sur le développement de la coquille de *sepia officinalis* L. (Mollusca, Cephalopoda). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 99(4), pp. 667-673.
- BOLETZKY S.V., 1981 - Reflexion sur les strategies de reproduction chez les cephalopodes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 106(3), pp. 293-304.
- BOLETZKY S.V., 1983 - *Sepia officinalis*. In: BOYLE P.R. (Ed.), *Cephalopod Life Cycles 1, Acad. Press*, New York, pp. 31-52.
- BUCHER H., LEMAN N.H., KLOFAK S.M. & GUEX J., 1996 - Mode e Rate of Growth in Ammonoids. In: LEMAN N.H., *et al.* (eds), *Ammonoid Paleobiology*. Plenum Press, New York, pp. 407-461.
- CALLOMON J.H., 1955 - The ammonite succession in the Lower Oxford Clay e Kellaways beds at Kidlington, Oxfordshire, e the zones of the Callovian stage. *Phyl. Trans. Roy. Soc.*, 239, pp. 215-264.
- CALLOMON J.H., 1985 - The evolution of the Jurassic Ammonite family *Cardioceratidae*. *Spec. Pap. Palaeont.*, 33, pp. 49-90.
- CARACUEL J., 1996 - Asociaciones de Megainvertebrados, Evolucion Ecosedimentaria e Interpretacion Ecoestratigraficas en Umbrales Epioceanicos del Tethys Occidental (Jurassico Superior). *Ph.D. Th. Univ.*, Granada, pp. 1-474.

- CARACUEL J., OLORIZ F. & SARTI C., 1997 - Environmental evolution during the Upper Jurassic at Lavarone (Trento Plateau, Italy). *Palaeogr. Palaeoclimat. Paleocol.*, 135, pp. 163-177.
- CARACUEL J., OLORIZ F. & SARTI C. (with the collaboration of CEREGATO A.), 1998 - Updated biostratigraphy of the Kimmeridgian e Lower Tithonian at Lavarone (Trento Plateau, Italy). Correlation for epiocceanic Western Tethys. *Geologica et Palaeontologica*, 32, pp. 235-251.
- CARIOU E. & HANTZPERGUE P., 1988 - Modalités et taux d'évolution des Ammonoidea en relation avec les environnements : exemples dans le Jurassique de la marge européenne de la Téthys. *C.R. Acad. Sci.*, 307(II), Paris, pp. 1037-1043.
- CATULLO T.A., 1853 - Intorno ad una nuova classificazione delle calcarie rosse ammonitiche delle Alpi Venete. *Mem. R. Ist. Ven. Sc.Lett. Arti*, 5, pp. 1-57.
- CECCA F., 1992 - Ammonite habitats in the early Tithonian of Western Tethys. *Lethaia* 25, pp. 257-267.
- CECCA F., CRESTA S., PALLINI G. & SANTANTONIO M., 1990 - Il Giurassico di Monte Nerone (Appennino Marchigiano, Italia Centrale). Biostratigrafia, Litostratigrafia ed evoluzione paleogeografica, in PALLINI G., et al. (Eds.), *Atti del Secondo Convegno Internazionale Fossili, Evoluzione, Ambiente*, Ancona, pp. 63-139.
- CECCA F., FOZY I. & WIERZBOWSKY A., 1990 - Signification paléocéologique des faunes d'ammonites du Tithonique inférieur de la Téthys occidentale. *C.R. Acad. Sci.*, 311, Paris, pp. 501-507.
- CECCA F., FOZY I. & WIERZBOWSKY A., 1993 - Ammonites et Paléocéologie: étude quantitative d'associations du Tithonien inférieur de la Tethys Occidentale. *Geobios mém. spéc.*, 15, pp. 39-48.
- CHECA A. & OLORIZ F., 1988 - Ecological dynamics of Upper Jurassic ammonites (Aspidoceratidae: AspIdoceratinae e Physodoceratinae), in: WIEDMANN J. & KULLMANN J. (Eds.), *Cephalopods Present e Past*, Schweizerbart, Stuttgart, pp. 413-424.
- CHECA A. & WESTERMANN G.E.G., 1989 - Segmental growth in planulate ammonites: inferences on costal function. *Lethaia* 22, pp. 95-100.
- CLARI P.A., MARTIRE L. & PAVIA G., 1990 - L'unità selcifera del Rosso Ammonitico Veronese (Alpi Meridionali). In: Pallini, G. et al. (Eds.), *Atti del Secondo Convegno Internazionale Fossili, Evoluzione, Ambiente*, 151-162, Ancona.
- CLARI P.A., MARTIRE L. & PAVIA G., 1991 - Il significato stratigrafico della sezione di Cima Campo di Luserna (Giurassico delle Alpi Meridionali, Italia Nord orientale). *Paleopelagos*, 1, pp. 56-65.
- COOPER M.R. & KENNEDY W.J., 1987 - A revision of the Puzosiinae (Cretaceous Ammonites) of the Cambridge Greense. *N. Jb. Geol. Pal. Abh.*, 174(1), pp. 105-121.
- DAGYS A.S. & WEITSCHAT W., 1993 - Extensive intraspecific variation in a Triassic ammonoid from Siberia. *Lethaia*, 26, pp. 113-121.
- DOYLE P. & MACDONALD D.I.M., 1993 - Belemnite Battlefields. *Lethaia*, 26, pp. 65-80.
- DUMORTIER E. & FONTANNES F., 1876 - Description des ammonites de la Zone à Ammonites tenuilobatus de Crussol (Ardèche) et de quelques autres fossiles Jurassique nouveaux ou peu connus. *Mem. Acad. Lyon*. 31, pp. 5-159.

- FERNANDEZ-LOPEZ S. & MELENDEZ G., 1994 - Dispersion biogeografica y tafonomica de ammonoideos filoceratinos hacia la Cuenca Ibérica durante el Jurásico Medio. *Col. Paleont.*, 46, pp. 129-149.
- FERNANDEZ-LOPEZ S. & MELENDEZ G., 1996 - Phylloceratina ammonoids in the Iberian Basin during the middle Jurassic: a model of biogeographical e taphonomic dispersal related to relative cambiamenti di livello marino. *Paleogeogr. Paleoclim. Paleoecol.*, 120, pp. 291-302.
- FŐZY I., JANSSEN N.M.M. & PRICE G., 2011 - High-resolution ammonite, belemnite and stable isotope record from the most complete Upper Jurassic section of the Bakony Mts. (Transdanubian Range, Hungary). *Geologica Carpathica*, 62/5, pp. 413-433.
- FRENCH GROUP FOR JURASSIC STUDIES, 1997 - Biostratigraphie du Jurassique Ouest-Européen et Méditerranéen. (CARIOU E. & HANTZPERGUE P., Eds.) *Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod.*, 17.
- GRACIANSKY DE. P.C., JACQUIN T. & HESSELBO S.P., 1998 - The Ligurian cycle: an overview of Lower Jurassic 2nd order transgressive-regressive facies cycles in western Europe, in GRACIANSKY, DE. P. C., HARDENBOL J., JACQUIN T., FARLEY M. & VAIL P.R. (eds), Mesozoic-Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins, *Spec. Publ. Soc. Sedim. Geol. (SEPM)*, 60, pp. 468-479.
- GRIGORE D., 2011 - Kimmeridgian - Lower Tithonian Ammonite assemblage from Ghilcos - Haghimas Massif (Eastern Carpathians, Romania). *Acta Palaeontologica Romaniaae*, 7, pp. 177-189.
- GUÉX J., 1981 - Quelques cas de dimorphisme chez les ammonoïdes du Lias inférieur. *Bull. Lab. Geol. Min. Geoph. Mus. Geol. Univ. Lausanne*, 258, pp. 239-248.
- GUÉX J., 1992 - Origine des sauts évolutifs chez les ammonites. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, 82(2), pp. 117-144.
- GYGI R., 2012 - Quantitative geology of Late Jurassic epicontinental sediments in the Jura Mountains of Switzerland. Monograph, Springer Ed. Basel, pp. 1-215.
- HALLAM A., 1975 - Jurassic Environments. *Cambridge Univ. Press*, Cambridge, 269 pp.
- HALLAM A., 1977 - Jurassic Bivalve biogeography. *Paleobiol.*, 3, pp. 58-73.
- HALLAM A., 1978. How rare is phyletic gradualism e what is its evolutionary significance? Evidence from Jurassic bivalves. *Paleobiol.*, 4, pp. 16-25.
- HALLAM A., 1987 - Radiations e extinctions in relation to environmental change in the marine Lower Jurassic of northwest Europe. *Paleobiol.*, 13(2), pp. 152-168.
- HALLAM A., 1990 - Biotic e abiotic factors in the evolution of early Mesozoic marine molluscs, in: ROSS R.M. & ALLMON W.D. (Eds.), *Causes of Evolution: A paleontological Perspective*, Univ. Chicago press., pp. 249-268.
- HALLAM A., 2001 - A review of the broad pattern of Jurassic cambiamenti di livello marino e their possible causes inthe light of current knowledge. *Palgeogr. Palclimat. Paleoecol.*, 167(1-2), pp. 23-37.
- HANTZPERGUE P., ATROPS F. & ENAY R., 1997 - Kimméridgien, in: CARIOU E. & HANTZPERGUE P. (Eds.), French Group for Jurassic Studies; Biostratigraphie du Jurassique Ouest-Européen et Méditerranéen. *Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod.*, 17, pp. 87-96.

- HAQ B.U., HARDENBOL J. & VAIL P., 1987 - Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, 235, pp. 1156-1167.
- HAQ B.U., HARDENBOL J. & VAIL P., 1988 - Mesozoic e Cenozoic chronostratigraphy e eustatic cycles. In: Wilgus, C.K. et al (Eds.), Cambiamenti di livello marino. An Integrated Approach. *Soc. Econ. Pal. Min. Spec.Pubb.*, 42, pp. 71-108.
- HAVEN N., 1977 - The reproductive biology of *Nautilus pompilus* in the Philippines. *Mar. Biol.* 42, pp. 177-184.
- HEWITT R.A. & STAIT B., 1988 - Seasonal variation in septal spacing of *Sepia officinalis* e some Ordovician actinocerid nautiloids. *Lethaia*, 21, pp. 383-394.
- HEWITT R.A. & WESTERMANN G.E.G., 1986 - Function of complexly fluted septa in ammonoid shells. II. Septal evolution e conclusions. *N. Jahrb. Geol. Pal. Abh.*, 174 , pp. 135-169.
- HOEDEMAEKER P.J., 1995 - Ammonite evidence for long-term sea-level fluctuations between the 2nd e 3rd order in the lowest Cretaceous. *Cret.Res.*, 16, pp. 231-241.
- HOUSE M.R., 1993 - Fluctuations in ammonoid evolution e possible environmental controls, in: House M.R. (Ed.), The Ammonoidea: Environment, Ecology e Evolutionary Change. *Syst. Ass. sp.*, 47, pp. 13-34.
- JABLONSKI D., 1980 - Apparent versus real biotic effects of transgressions e regressions. *Paleobiol.*, 6(4), pp. 397-407.
- JACOBS D.K., 1992 - Shape, drag e power in ammonoid swimming. *Paleobiol.* 18(2), pp. 203-220.
- JOLY B., 1976 - Les Phylloceratidae malgaches au Jurassique. Generalités sur les *Phylloceratidae* et quelques *Juraphyllitidae*. *Doc. lab. Geol. Fac. Sc. Lyon*, 67, pp. 1-471.
- JOLY B., 2000 - Les Juraphyllitidae, Phylloceratidae, Neophylloceratidae de France au Jurassique et au Crétacé. *Mém. Soc. Géol. France*, 174 (en co-édition avec *Mém. Geobios*, 23), pp. 5-204.
- KENNEDY W.J. & COBBAN W.A., 1976 - Aspects of Ammonite biology, Biogeography, e Biostratigraphy. *Spec. Pap. Palaeont.*, 17, pp. 1-94.
- LAZA I, PANAIOTU C.E., GRIGORE D., SANDY M.R. & PECKMANN J., 2011 - An unusual brachiopod assemblage in a Late Jurassic (Kimmeridgian) stromatactis mud-mound of the Eastern Carpathians (Haghimas Mountains), Romania. *Facies*, 57, pp. 627-647.
- LEHMANN N.H. & WAAGE K.M., 1993 - Scaphitid ammonites of the upper Cretaceous (Maastrichtian) Fox Hills Formation in South Dakota e Wyoming. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 215, pp. 3-257.
- LEHMANN N.H., DOMMERGUES J.L. & MARCHE D., 1991 - The complex nature of progenetic species - examples from Mesozoic ammonites. *Lethaia*, 24, pp. 409-421.
- LAURIN B., 1986 - Hétérochronies, variabilité morphologique et tendances évolutives chez les brachiopodes jurassiques. *Coll. Int. CNRS*, Dijon, pp. 299-314.
- LEHMANN U., 1981 - The Ammonites, their life and their world, Cambridge University Press, 246 pp.
- LEONARDO DA VINCI, 1505. *Codice Leicester*, G. Calvi Ed., Milan, 1909, 243 pp.

- LUKENDER A., 2011 - The Biancone and Rosso Ammonitico facies of the northern Trento Plateau (Dolomites, Southern Alps, Italy). *An. Naturhist. Mus. Wien*, S.A. 113, pp. 9-33.
- LUKENEDER A., KRZYSTYN L., RASSER M. W. & MARZENDORFER G., 2003 - A unique ammonoid fauna from the Upper Jurassic Loser section (Northern Calcareous Alps, Salzkammergut), in: PILLER W.E. (Ed.): *Stratigraphia Austriaca. - Österr. Akad. Wiss., Schriftenr. Erdwiss. Komm.*, 16, pp. 217-229.
- MAKOWSKY H., 1962 - Problem of Sexual Dimorphism in Ammonites, *Palaeont. Polon.*, 12, pp. 1-92.
- MARCHE D., THIERRY J. & TINTANT H., 1985. Influence des seuils et des hauts-fonds sur la morphologie et l' évolution des Ammonoidés. *Bull. Sect. Science*, IX, pp. 191-202.
- MARCINOWSKY R., 1980 - Cenomanian ammonites from German Democratic Republic, Pole, e the Soviet Union. *Acta Geol. Pol.*, 30(3).
- MARQUES B., OLORIZ F. & RODRIGUEZ-TOVAR F.J., 1991 - Interaction between tectonics e eustasy during the Upper Jurassic e lowermost Cretaceous. Examples from the South of Iberia. *Bull. Soc. Geol. Fr.*, 162(6), pp. 1009-1024
- MARTIRE L., 1988 - Età, dinamica deposizionale e possibile organizzazione sequenziale del Rosso Ammonitico dell'Altopiano di Asiago (VI). *Rend. Soc. Geol. It.*, 11, pp. 231-236.
- MARTIRE L., 1992 - Sequence stratigraphy e condensed pelagic sediments - An example from the Ammonitico Rosso Veronese, northern Italy. *Palaeogr. Palclimat. Paleoecol.*, 94, pp. 169 -191.
- MARTIRE L., CLARI P. & LOZAR F. & PAVIA G., 2006 - The Rosso Ammonitico Veronese (Middle-Upper Jurassic of the Trento Plateau), *Riv Ital. Pal. Str.*, 112, pp. 227-250.
- MATYIA B.A. & WIERZBOWSKI A., 2000 - Biological response of ammonites to changing environmental conditions : an example of Boreal *Amoeboceras* invasions into Submediterranean province during Late Oxfordian. *Acta Geol. Pol.*, 50(1), pp. 45-54.
- MATYIA B.A., 1986 - Developmental polymorphism in Oxfordian ammonites. *Acta Geol. Pol.*, 36(1-3), pp. 37-68.
- MIGNOT Y., 1993 - Un problème de paléobiologie chez les Ammonoides (Cephalopoda): croissance et miniaturisation en liason avec les environnements. *Doc. Lab. Geol.*, Lyon, 124, pp. 1-113.
- MOUTERDE R., CHEVALIER T., CORNA M. & SADKI D., 1990 - Variations eustatiques et évolution des ammonites au Lias et au Bajocien. *Bull. Soc. Géol. France* 616, pp. 985-988.
- NEUMAYR M., 1873 - Die Fauna der Schichten mit *Aspidoceras acanthicum*. *Abh. K. K. Geol. Reich.*, 5(6), pp. 141-258.
- NIXON M., 1983 - *Teuthowenia megalops*, in BOYLE P.R. (Ed.), *Cephalopod Life Cycles 1*, *Acad. Press*, New York, pp. 233-247.
- O' DOOR R.K., 1983 - *Illex illecebrosus*, in BOYLE P.R. (Ed.), *Cephalopod Life Cycles 1*, *Acad. Press*, New York, pp. 175-199.
- OLORIZ F., 1985 - Paleogeography e ammonites in the Upper Jurassic. Outlines for a pattern, in PALLINI G. (Ed.), *Atti 1° Conv. "Fossili, Evoluzione, Ambiente"*, Pergola, pp. 1-9.
- OLORIZ F., 1990 - Ammonite phenotypes e ammonite distributions. Notes e Comments, in PALLINI G. (Ed.), *Atti 1° Conv. "Fossili, Evoluzione, Ambiente"*, Pergola, pp. 417- 426.

- OLORIZ F., RODRIGUEZ-TOVAR J.F., MARQUES B. & CARACUEL J.E., 1993a - Ecostratigraphy e sequence stratigraphy in high frequency sea level fluctuations: examples from Jurassic macroinvertebrate assemblages. *Palaeogr. Palaeoclimat. Paleocol.*, 101, pp. 131-145.
- OLORIZ F., SARTI C. & TAVERA J.M., 1993b - *Simospiticeras* (Ammonitina): una forma rara ma tipica nel Titoniano superiore della Tetide Mediterranea. *Boll. Soc. Pal. Ital.*, 32/2, pp. 265-275.
- OLORIZ F., CARACUEL J. & RODRIGUEZ-TOVAR F., 1995 - Using Ecostratigraphic Trends in sequence Stratigraphy, in HAQ B.U. (ed.), Sequence Stratigraphy e Depositional Response to Eustatic, Tectonic e Climatic Forcing. *Kluwer Acad. Publ.*, pp. 59-85.
- OLORIZ F., CARACUEL J. RUIZ-HERAS J.J., RODRIGUEZ-TOVAR F.J. & MARQUES B., 1996 - Ecostratigraphic approaches, sequence stratigraphy proposals e block tectonics: Examples from epicceanic swell areas in South e East Iberia. *Paleogeogr. Paleoclimat. Paleocol.*, 121(3-4), pp. 273-295.
- OLÓRIZ F., PALMQVIST P. & PÉREZ-CLAROS J.A., 1997 - Shell features, main colonized environments, e fractal análisis of sutures in Late Jurassic ammonites. *Lethaia*, 30, pp. 191-204.
- OLÓRIZ F., VILLASEÑOR A.B. & GONZÁLEZ-ARREOLA C., 2000 - Geographic control on phenotype expresión. The case of *Hybonoticeras mundulum* (Oppel) from the Mexican Altiplano. *Lethaia*, 33, pp. 157-174.
- OPPEL A., 1862-63 - Ueber Jurassische Cephalopoden. *Palaeont. Mitteil. Kgl. Bayer. Staats.*, 1(3), pp. 127-266.
- PARONA C.F. & BONARELLI G., 1895 - Sur la faune du Callovien inférieur (Chanazien) de Savoie. *Mém. Acad. Savoie*, IV(6), 183 pp.
- PAVIA G., BENETTI A. & MINETTI C., 1987 - Il Rosso Ammonitico dei Monti Lessini Veronesi (Italia NE). Faune ad ammoniti e discontinuità stratigrafiche nel Kimmeridgiano inferiore. *Boll. Soc. Paleont. Ital.*, 26(1-2), pp. 63-92.
- PELLENARD P., NOMADE S., MARTIRE L., DE OLIVEIRA RAMALHO F., MONNA F. & GUILLOU H., 2013 - The first ⁴⁰Ar-³⁹Ar date from Oxfordian ammonite-calibrated volcanic layers (bentonites) as a tie-point for the Late Jurassic. *Geol. Mag.*, pp. 1-7.
- PETTI F.M., SARTI C., BERNARDI M., DEFLORIAN M.C., FERRETTI P., TODESCO R. & AVANZINI M., 2011 - Le ammoniti del Giurassico Superiore di Cima Campo (Trentino - Alto Adige) nelle collezioni paleontologiche del Museo Tridentino di Scienze Naturali. *St. trent. Sc. Nat.*, 88, pp. 159-185.
- PILLET L. & FROMENTEL E. de, 1875 - Description géologique et paléontologique de la Colline de Lémenc sur Chambéry. *Mém. Ac. Savoie*, 1, pp. 1-193.
- PREAT A., MORANO S., LOREAU J.P., DURLET C. & MAMET B., 2006 - Petrography and biosedimentology of the Rosso Ammonitico Veronese (middle-upper Jurassic, north-eastern Italy). *Facies*, 52, pp. 265-278.
- RAWSON P.F., 1993 - The influence of cambiamenti di livello marino on the migration e evolution of early Cretaceous (pre-Aptian) ammonites, in HOUSE M.R. (Ed.), The Ammonoidea: Environment, Ecology e Evolutionary Change. *Syst. Ass. sp.*, 47, pp. 227-242.
- REHAKOVA D., MATYJA B.A., WIERZBOWSKI A., SCHLOGL J., KROBICKI M. & BARSKI M., 2011 - Stratigraphy and microfacies of the Jurassic and lowermost Cretaceous of the

- Veliky Kamenets section (Pieniny Klippen Belt, Carpathians, Western Ukraine) *Volumina Jurassica*, 9(1), pp. 61-104.
- REILLY S.M, WILEY E.O & MEINHARD D.J., 1997 - An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific e intraspecific phenomena. *Biol. Journ. Linn. Soc.*, 60/1, pp. 119-143.
- RUBAN D.A., 2007 - Jurassic transgressions and regressions in the Caucasus (Northern Neotethys ocean) and their influences on the marine biodiversity. *Palaeogr. Palclimat. Paleoecol.*, 251, pp. 422-436.
- RUBAN D.A., 2015 - Mesozoic long-term eustatic cycles and their uncertain hierarchy. *Geoscience Frontiers*, 6(4), pp. 503-511.
- SADLER P., 1993 - Models of time-averaging as a maturation process: How soon do sedimentary sections escape reworking? *Pal. Soc. Short C. Paleontology*, 6, pp. 188-209.
- SARTI C., 1985 - Biostratigraphie et faune a ammonites du Jurassique supérieur de la plate-forme atesine (Formation du Rosso Ammonitico Veronais). *Rev. Paléobiol.*, 4(2), pp. 321-330.
- SARTI C., 1986a - Fauna e biostratigrafia del Rosso Ammonitico del Trentino centrale (Kimmeridgiano- Titoniano). *Boll. Soc. Paleont. Ital.*, 23(3), pp. 473-514.
- SARTI C., 1986b - Considerazioni sul Rosso Ammonitico Veronese del Col Santino (M.Pa-subio) e raffronti con altre successioni del Trentino, in PALLINI G. (Ed.), *Atti 1° Conv. "Fossili, Evoluzione, Ambiente"*, Pergola, Ostra Vetere (AN), pp. 63-66.
- SARTI C., 1988 - Biostratigraphic subdivision for the Upper Jurassic of the Venetian Alps (northern Italy) on the basis of ammonites, in 2nd *International Symposium on Jurassic Stratigraphy*, Lisboa, pp. 459-476.
- SARTI C., 1990a. Taxonomic revision of the Kimmeridgian (Upper Jurassic) genus *Mesosimoceras* (Ammonoidea) e institution of the new genus *Presimoceras* (Ammonitina, Idoceratinae). *Paläont. Zeit.* 64(1/2), pp. 39-55.
- SARTI C., 1990b - Dimorfismo nella specie *Sowerbyceras loryi* (Mun.Chlm.) del Kimmeridgiano, in PALLINI G. (Ed.), *Atti 1° Conv. "Fossili, Evoluzione, Ambiente"*, Pergola, Ostra Vetere (AN), pp. 427-439.
- SARTI C., 1993 - Il Kimmeridgiano delle Prealpi Veneto-Trentine. Fauna e Biostratigrafia. *Mem. Mus. Civ. St. Nat. Verona. Sez. Sc. Terra*, 5, Verona, 204 pp.
- SARTI C., 1999 - Whorl width in the body chamber of Ammonites as a sign of Dimorphism, in OLORIZ F. & RODRIGUEZ-TOVAR F.J. (Eds.), *Advancing Research on Living e Fossil Cephalopods*, Kluwer Acad./Plenum Publ., New York, pp. 315-332.
- SARTI C., 2003 - Sea-level changes in the Kimmeridgian (Late Jurassic) and their effects on the phenotype evolution and dimorphism of the ammonite genus *Sowerbyceras* (Phylloceratina) and other ammonoid faunas from the distal pelagic swell area of the "Trento Plateau" (Southern Alps, Northern Italy). *GeoActa*, 2, pp. 115-144.
- SAUNDERS B.W. & SPINOSA C., 1978 - Sexual dimorphism in *Nautilus* from Palau. *Paleobiol.* 4/3, pp. 349-358.
- SCHAIRER G., FÜRSICH T., WILMSEN M., SEYED-EMAMI K. & MAJIDIFARD M., 2003 - Stratigraphy and ammonite fauna of Upper Jurassic basinal sediments at the eastern margin of the Tabas Block (east-central Iran). *Geobios*, 36, pp. 195-222.

- SILBERLING N.J., 1959 - Pre-Tertiary Stratigraphy e upper Triassic Palaeontology of the Union District, Shoshone Mountains, Nevada. *Geol. Surv. Prof. Pap.*, 322, pp. 1-67.
- STANLEY S.M., 1978 - Macroevolution: Pattern e Process. The Johns Hopkins University Press, Baltimore MD, 1998, reprint.
- STENZEL H.B., 1952 - Living *Nautilus* in MOORE R.C. (Ed.), *Treatise Inv. Paleont., Nautiloidea H*, pp. 2-19.
- STEVENS G.R., 1990 - The influence of palaeogeography, tectonism e eustasy on faunal development in the Jurassic of New Zeale, in PALLINI G. (Ed.), *Atti 1° Conv. "Fossili, Evoluzione, Ambiente"*, Pergola, Ostra Vetere (AN), pp. 441-457.
- STEVENS G.R., 1997 - The Late Jurassic Ammonite Fauna of New Zeland. *Inst. Geol. Nucl. Sc. Monograph*, 18, Lower Hutt, New Zeland., 260 pp.
- VALENTINE J.W., 1968 - Climatic regulation of species diversification e extinction. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 79, pp. 273-276.
- VERMEIJ G.J., 1978 - Biogeography e Adaptation: Patterns of marine Life. Harvard Univ. Press, Cambridge, 332 pp.
- WESTERMANN G.E.G., 1990 - New developments in Ecology of Jurassic-Cretaceous ammonoids, in PALLINI G. (Ed.), *Atti 1° Conv. "Fossili, Evoluzione, Ambiente"*, Pergola, Ostra Vetere (AN), pp. 459-478.
- WESTERMANN G.E.G., 1993 - Global bio-events in mid-Jurassic ammonites controlled by seaways. In: HOUSE M.R. (ed.), *the Ammonoidea: Environment, Ecology e Evolutionary change, Syst. Ass. Sp.*, 47, pp. 187-226.
- WESTERMANN G.E.G., 1996. Ammonoid life e habitat, in LEMAN N. *et al.* (eds.), *Ammonoid Paleobiology, Topics in Geobiology*, 13, Plenum press, New York, pp. 608 - 710.
- WIEDMANN J., 1973 - Evoultion or revolution of ammonoids at mesozoic system boundaries. *Biol. Rev.*, 48, pp. 159-194.
- WIEDMANN J. & BOLETZKY S.V., 1982 - Wachstum und differenzierung des Schlups von *Sepia officinalis* unterkuenstlichen Aufzuchtbedingungen - Grenzen der Anwendung im palaokologischen Modell. *N. Jb. Geol. Pal. Abh.*, 164(1-2), pp. 118-133.
- WILLIAMSON P.G., 1981 - Paleontological documentation of speciation in Cenozoic Mollusks from Turkana basin. *Nature*, 293, pp. 437- 443.
- YACOBUCCI M.M., 1999 - Plasticity of developmental timing as the underlying cause of high speciazione rates in ammonoids, in OLORIZ F, RODRIGUEZ-TOVAR F.J. (Eds.), *Advancing Research on Living e Fossil Cephalopods*, Kluwer Acad./Plenum Publ., New York, pp. 59-73.
- ZITTEL K.A., 1870 - Die Fauna der aelteren Cephalopoden-fuehrenden Tithonbildungen. *Palaeont.*, 1, pp. 9-117.

Indirizzo dell'autore:

Carlo Sarti - Museo di Geologia e Paleontologia "Giovanni Capellini" dell'Università di Bologna,
Via Zamboni 67, 40127 Bologna, Italia. e-mail: carlo.sarti@unibo.it
