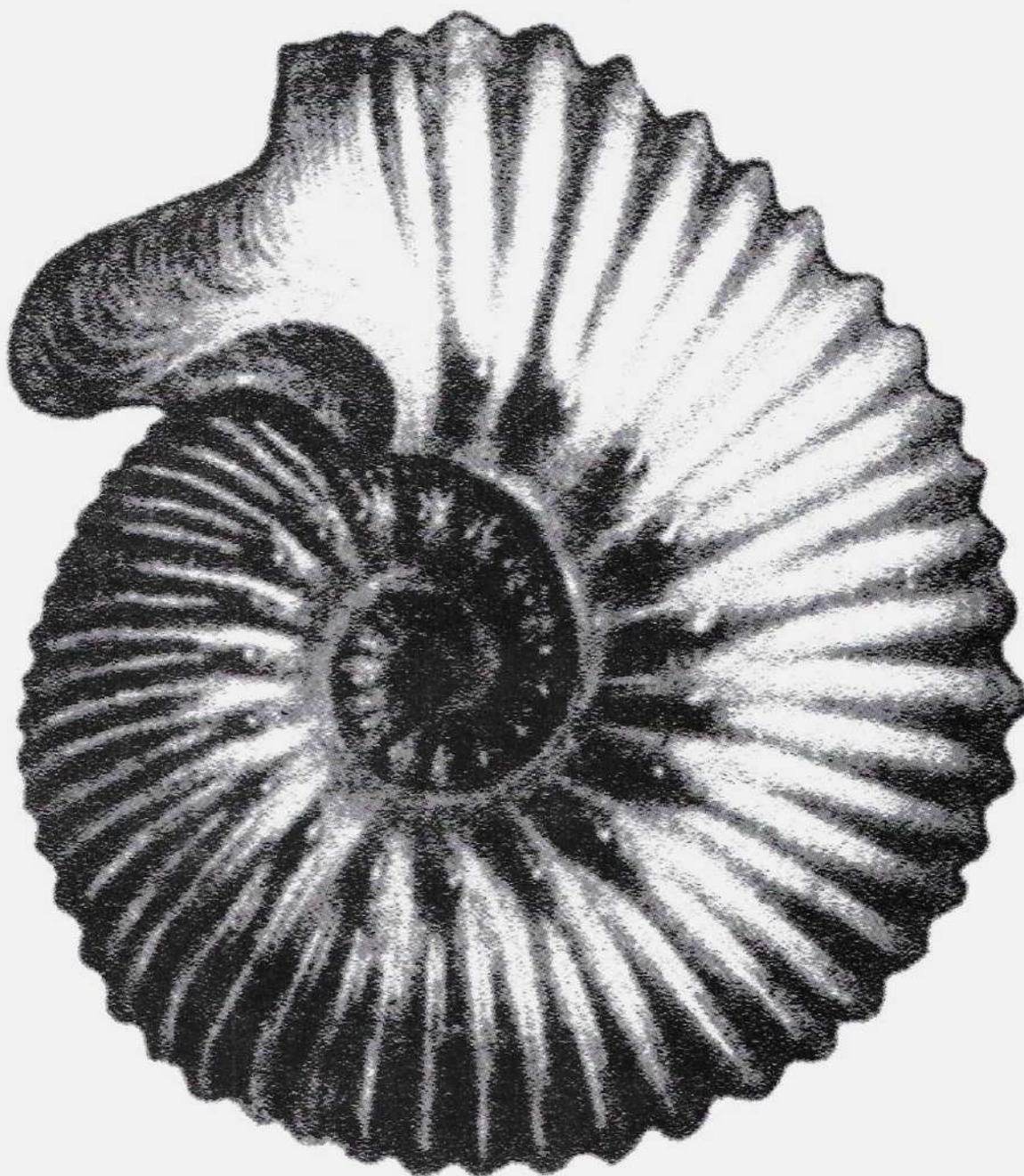


ALBERTO FERRETTI  
Geologo - Cagli (PU)

# Il sesso delle ammoniti



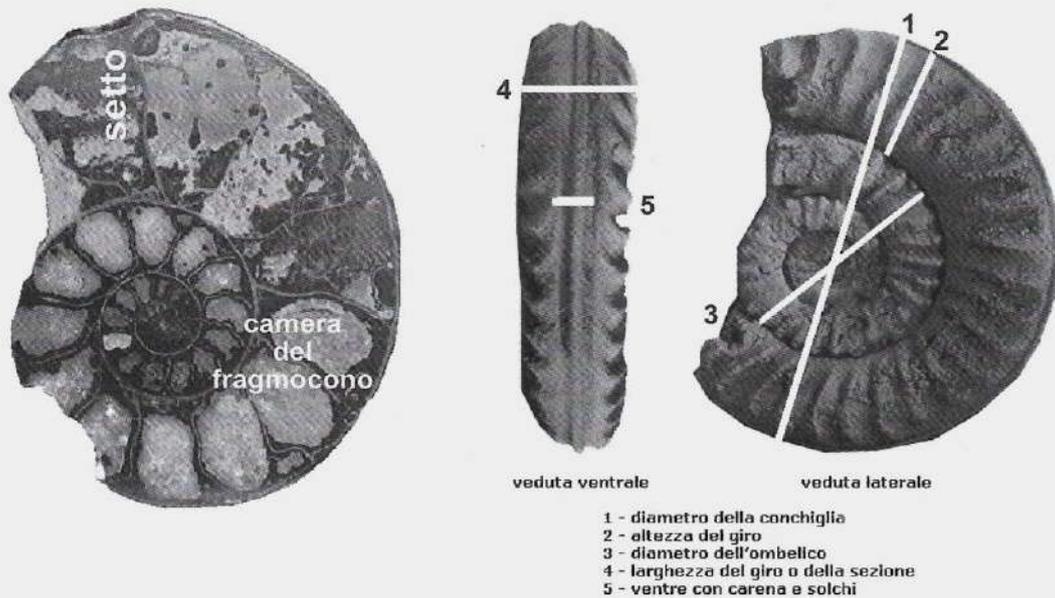
Maschio e femmina, naturalmente. Le ammoniti, però, vissute fra 390 e 65 milioni di anni fa, sono conservate solo allo stato fossile, o meglio, è conservata solo la loro conchiglia pietrificata. Per riconoscere il sesso dei vari esemplari che possiamo raccogliere, il metodo di sollevare il lenzuolino, come si fa con i neonati, con loro non funziona. È possibile, allora, distinguere i due sessi nelle varie specie? Gli ammonitologi ci hanno provato.

## Una ricerca complessa

Il primo problema da risolvere è stato quello di riconoscere gli individui adulti e cioè sessualmente maturi. La conchiglia delle ammoniti è divisa in tre parti: la camera d'abitazione, il fragmocono, la protoconca. Quest'ultima è la prima cameretta dell'animale distinta per la sua peculiare conformazione. La camera d'abitazione è, invece, l'ultima e cioè quella dove abitava l'animale, aperta verso l'esterno da una parte e chiusa da una parete sul fondo. Esternamente la camera d'abitazione presenta spesso un'ornamentazione alquanto differente dal resto della conchiglia. A seconda delle specie le dimensioni delle camere d'abitazione variano da mezzo giro a più di un giro. Il fragmocono è la parte della conchiglia compresa fra la protoconca e la camera d'abitazione, suddivisa in tante camerette da pareti o setti. In un'ammonite sezionata

le camerette del fragmocono si riconoscono facilmente. I setti non hanno superfici piane, ma molto ondulate e si saldano alla conchiglia seguendo un percorso frastagliato in cui si possono distinguere le selle, rivolte verso l'apertura, e i lobi, rivolti verso la protoconca. Queste linee sono chiamate suture. Lungo i giri del fragmocono le suture sono regolarmente distanziate fra loro, ma ad un certo punto, in vicinanza della camera d'abitazione, s'infittiscono ed anche s'intersecano; la distanza fra l'una e l'altro si riduce parecchio. In tali parti della conchiglia si possono avere da tre a venti suture, a seconda delle specie, vicinissime fra loro. Siccome questo evento coincide con la taglia massima delle specie, si ritiene che l'infittimento delle suture sia una caratteristica dello stadio adulto. Alcuni autori hanno attribuito alla retrazione (una specie di srotolamento) dell'ultimo giro della conchiglia, il significato di raggiungimento dello stadio adulto; altri hanno messo in evidenza le modificazioni dell'apertura. Tutti questi elementi, particolarmente se presenti insieme, sono utili per riconoscere gli adulti e questo è il primo passo nella risoluzione del nostro problema.

Fin dal 1840 De Blainville, che aveva condotto importanti studi sui molluschi attuali e, in particolare, sul Nautilus, avanzò per primo l'ipotesi che nelle ammoniti i sessi fossero separati, anche se non si riusciva a distinguerli. Altri paleontologi, in seguito, come d'Orbigny (1842-51), Waagen



*Arleticeras almoetianum* in Fantini Sestini, 1977, tav. 36, fig. 5

Fig. 1 - Nomenclatura della conchiglia. Il diametro dell'ombelico, l'altezza del giro e la larghezza della sezione devono essere misurati in relazione con un diametro della conchiglia.

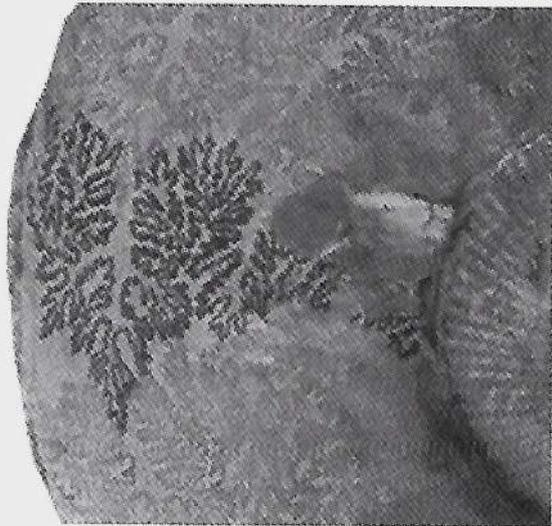


Fig. 2 – Sutura di *Sublithacoceras penicillatum* : esemplare raccolto negli strati del Giurassico superiore (Kimmeridgiano-Titoniano) dei monti del Furlo.

(1869), Reynés (1879), Douvillé (1880) e Quenstedt (1886-87) diedero ulteriori contributi per la risoluzione di questo problema. In particolare, questi ammonitologi, discussero su particolari elementi della conchiglia chiamati orecchiette. Si erano accorti che solo individui di piccola taglia avevano delle protuberanze lamellari che sporgevano dall'apertura. Il fatto curioso è che, escludendo le orecchiette, tali individui assomigliavano moltissimo ad altri di grandi dimensioni, specialmente ai loro giri più interni, presenti nello stesso strato<sup>1</sup>. Spesso, infatti, esemplari adulti di taglia piccola, ma con orecchiette, sono stati trovati accanto ad adulti di taglia grande, ma senza orecchiette. In qualche caso, gli esemplari con orecchiette hanno anche un lungo rostro che, dalla porzione ventrale dell'apertura, si prolunga in avanti.

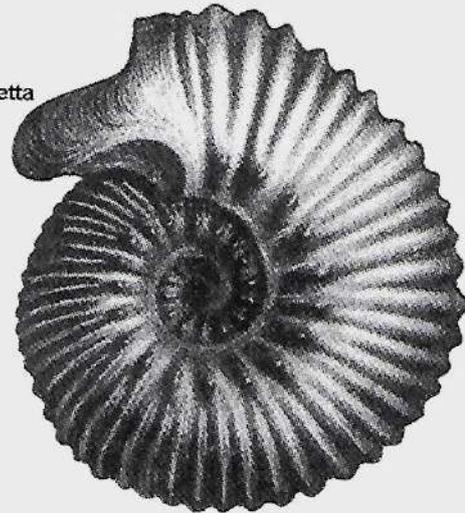
Nel 1892, discutendo il significato delle orecchiette, Munier-Chalmas<sup>2</sup> "accoppiò" alcuni generi d'ammoniti riaffermando l'esistenza di un dimorfismo sessuale. Alcuni accettarono la sua ipotesi, altri la contrastarono fortemente. Questi ultimi pensavano, ad esempio, che le orecchiette fossero connesse a fenomeni di gerontismo. Nel 1957, W. J. Arkell<sup>3</sup>, un emerito ammonitologo, ammise che la teoria del dimorfismo sessuale delle ammoniti era una teoria tutta da dimostrare, almeno fino a quando non fossero stati disponibili nuovi fatti.

<sup>1</sup> Waagen W. (1869) – Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus*. Geogn.-Palaont. Beitr., b. 2, h. 2.

<sup>2</sup> Munier-Chalmas E. (1892) – Sur la possibilité d'admettre un dimorphisme sexuel chez les Ammonitidés. Soc. Geol. France, C.R., s. 3, v. 20.

<sup>3</sup> Arkell W. (1957) – Treatise of Invertebrate Paleontology, part L. Univ. Kansas Press.

orecchietta



*Otoites sauzei* (d'Orbigny, 1846)

Fig. 3 – Orecchiette in *Otoites sauzei*.

L'interesse per l'argomento, tuttavia, era sempre vivo fra i paleontologi che rilevarono la presenza di esemplari adulti di taglia piccola (detti microconche) o di taglia grande (macroconche) appartenenti alla stessa specie, in molti gruppi di ammoniti del Giurassico medio e superiore e, in particolare, nelle Stephanoceratoidea e nelle Perisphinctoidea. Al contrario sono pochissimi i casi di dimorfismo conosciuti nelle Phylloceratoidea e Lytoceratoidea. Altro problema. Se le microconche e le macroconche sono connesse al sesso, qual è il maschio e qual è la femmina? Qualche autore suggerì che la femmina è la macroconca perché essendo più grande poteva contenere meglio le uova. È tutto da dimostrare, ma è l'ipotesi attualmente accettata.

### La sottofamiglia Arieticeratinae

Nella fig. 4 è proposta una nuova sintesi delle Arieticeratinae plienschbachiane delle regioni mediterranee (Tetide) che sono le ammoniti protagoniste di questo lavoro. Un breve commento introduttivo (vedi anche fig. 14). Il gen. *Fontanelliceras* appartiene al phylum dei *Fucinieras* per la sua morfologia (grado di evoluzione della conchiglia, conformazione del ventre e tipo di coste). Il gen. *Arietice-  
ras*, invece, ha una morfologia più vicina a *Leptaleoceras*, come dimostra, per esempio, un confronto fra le specie *Arietice-  
ras ruthenense* e *Leptaleoceras ugdulenai*. *Lioceratoides* è, a mio parere, un genere sottovalutato nella filogenesi della famiglia Hildoceratidae alla quale appartiene la sottofamiglia Arieticeratinae. La conchiglia di *Lioceratoides* si sviluppa in tre stadi successivi: il primo è carat-



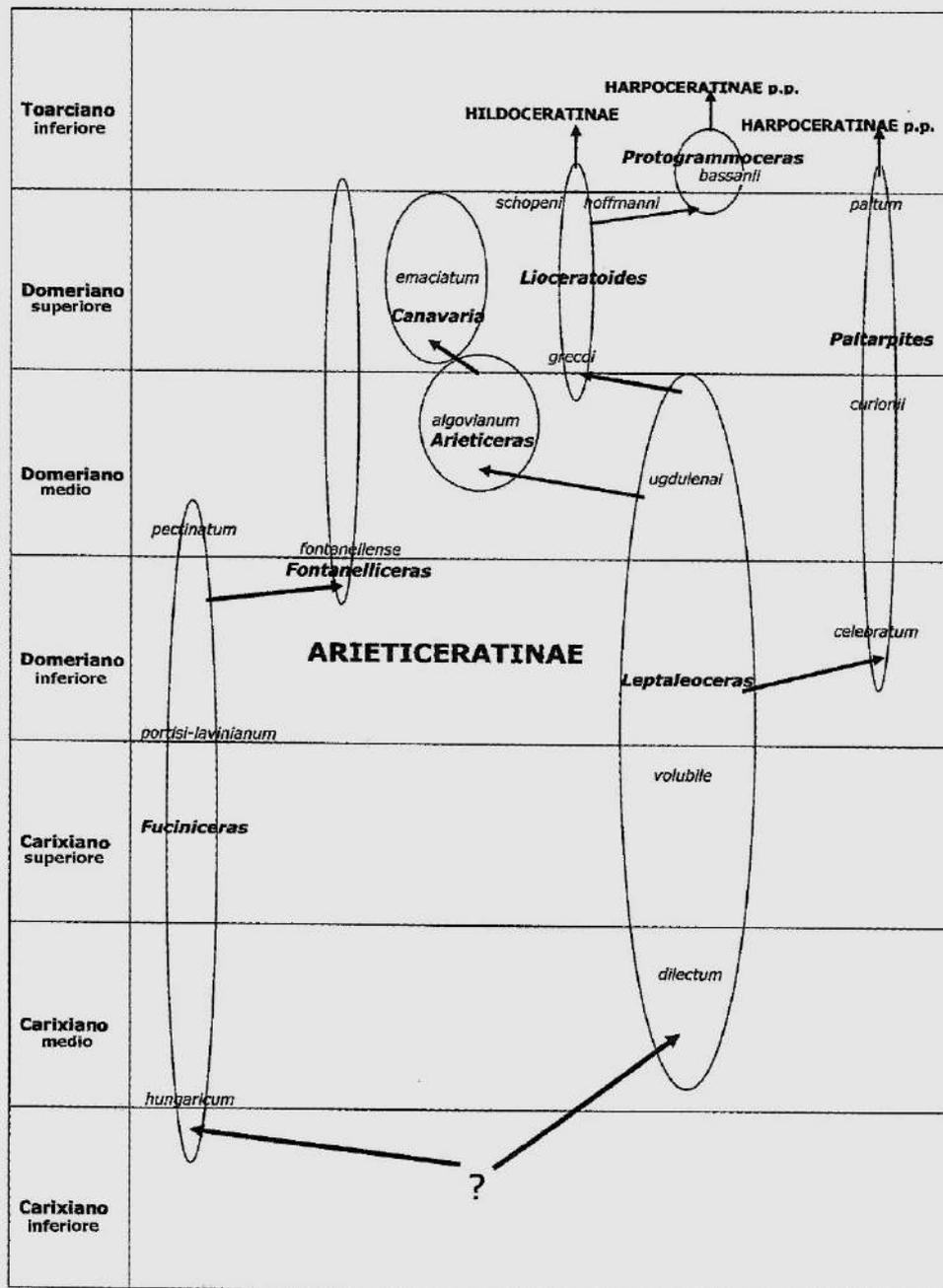


Fig. 4 – Filogenesi della sottofamiglia Arieticeratinae.

terizzato da coste primarie-secondarie che collega questo genere ai *Leptaleoceras* in cui le coste sinuose tendono ad unirsi a coppie; il secondo stadio è caratterizzato da coste sinuoso-falcoidi semplici ed il terzo stadio, coincidente con la camera d'abitazione, da coste falciformi molto larghe ed appiattite. Tali coste si ritrovano, per un processo di accelerazione ontogenetica, nei primi giri di *Protogrammoceras bassanii* (specie-tipo del gen. *Protogrammoceras*) che stratigraficamente compare un po' più tardi di *Lioceratoides grecoi*, ma

si ritrova insieme con *L. hoffmanni* e *L. schopeni*. Non ritengo corretto assimilare la specie *celebratum* al gen. *Protogrammoceras* sia perché è molto più antica di *bassanii* (e mancano le specie di collegamento), sia per uno sviluppo ontogenetico del tutto differente, anche se, alla fine, le loro camere d'abitazione hanno un'ornamentazione simile. La specie *celebratum*, invece, è connessa molto bene con *paltum*, specie-tipo del gen. *Paltarpites*, tramite le specie del gruppo *curtonii*. In considerazione della loro filogenesi, morfologia e biostratigrafia, il

complesso delle Hildoceratidae pliensbachiane può essere assimilato in una sola sottofamiglia e cioè Arieticeratinae Howarth, 1955, gruppo capostipite della maggior parte di ammoniti giurassiche.

mediterranee. Negli strati rocciosi del M. Catria, del M. Nerone, del M. Cucco, o nei monti del Furlo sono presenti allo stato fossile una gran parte di tutte le ammoniti giurassiche. È questo un tesoro solo in parte scoperto. Ammoniti del periodo Giurassico sono ben conosciute anche in Sicilia. Per molto tempo le faune ad ammoniti della Sicilia sono state considerate come faune strettamente locali, molto rare. In realtà mancavano adeguate ricerche paleontologiche non solo in Italia, ma anche nelle altre regioni mediterranee come hanno dimo-stra-

## Dimorfismo nelle ammoniti dell'Appennino umbro-marchigiano

L'Appennino umbro-marchigiano è un grande archivio della storia, non solo geologica, delle regioni

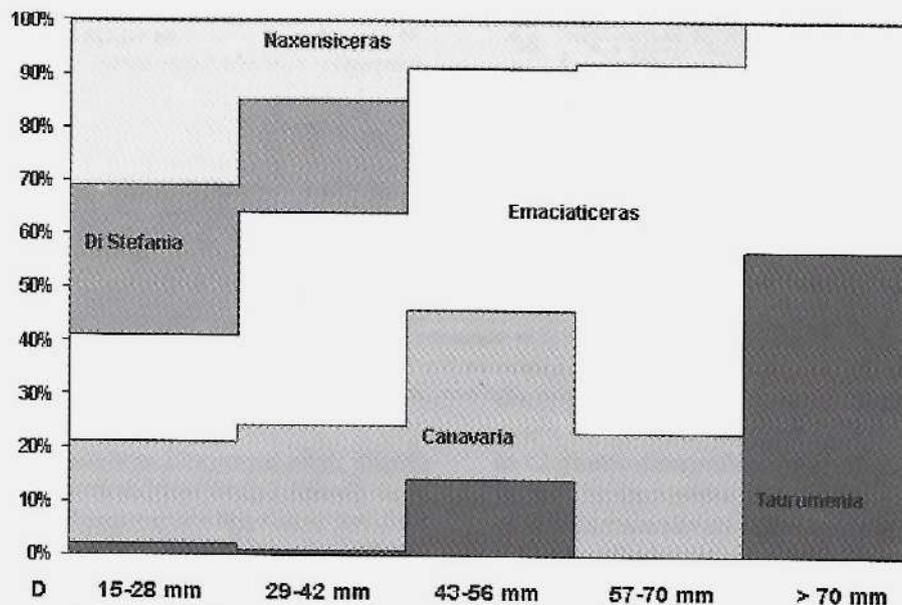


Fig. 5 – Percentuale di esemplari di *Canavaria*, *Di-Stefania*, *Emaciaticeras*, *Naxensiceras* e *Tauromenicer*s suddivisi per taglia (diametro D).

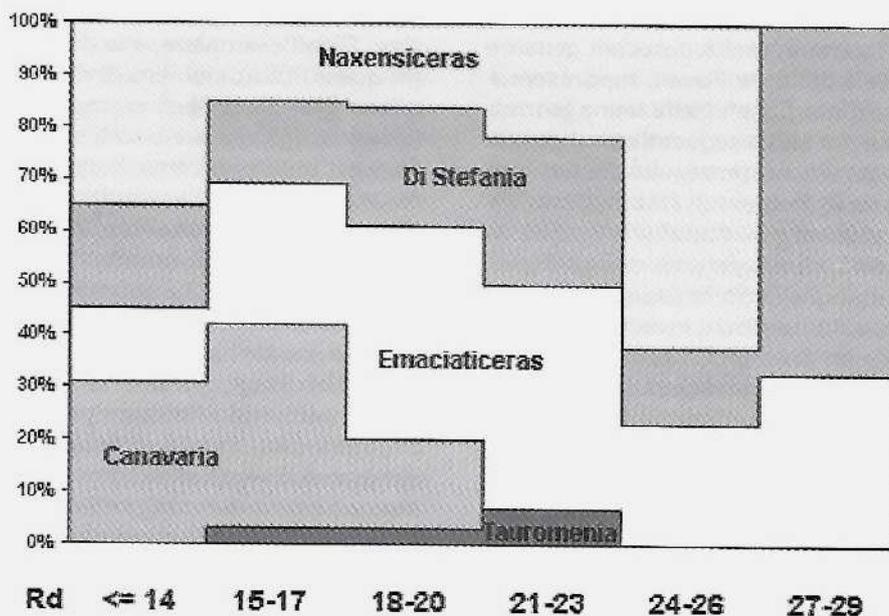


Fig. 6 – Percentuale di esemplari di *Canavaria*, *Di-Stefania*, *Emaciaticeras*, *Naxensiceras* e *Tauromenicer*s per classi di densità delle coste Rd.

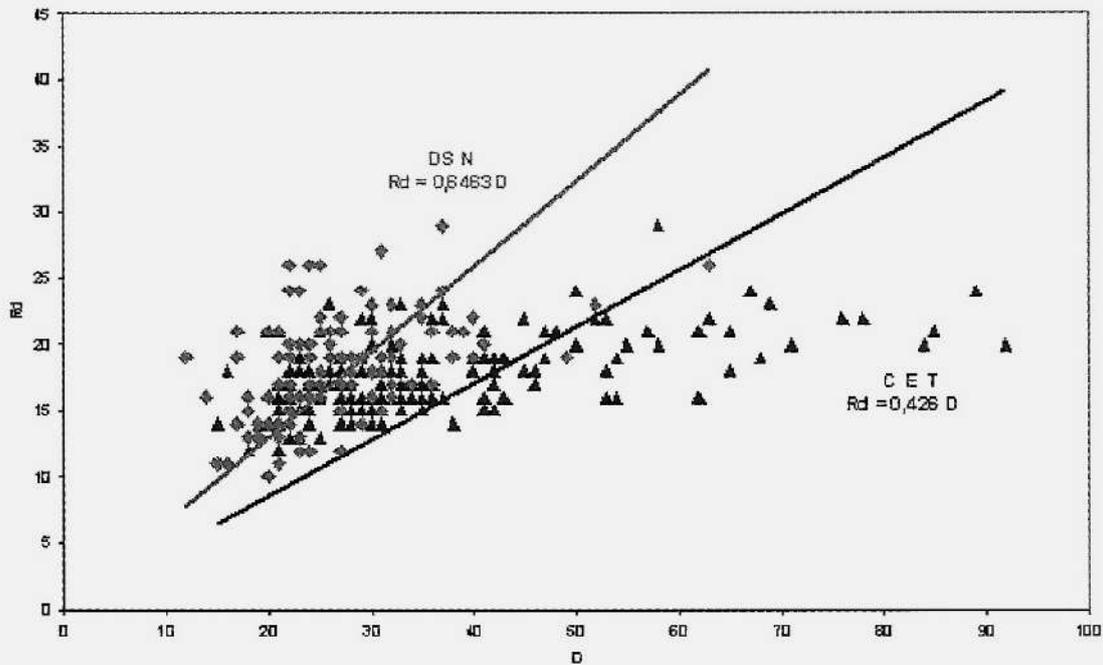


Fig. 7. Grafico di dispersione della densità delle coste (Rd) in relazione alla taglia (D) degli esemplari assimilati ai generi C= *Canavaria*, E= *Emaciaticerias* e T= *Tauromenia* (triangoli) o DS= *Di Stefania* e N= *Naxensiceras* (rombi), figurati da Fucini (1929-31). I valori sono stati ricavati da misure, oppure conteggi presi sulle figure degli esemplari.

to lavori recenti nell'Appennino e nelle Prealpi, ma anche in Spagna, Portogallo, nella catena dell'Atlante, in Giappone. La fauna liassica ad ammoniti di Taormina, studiata in passato da Seguenza e Gemmellaro e pubblicata in seguito a più riprese da Fucini (1919-1935), nella *Paleontographia Italica*, è stata appunto una di tali faune cosiddette rare. Fin dagli anni della laurea ho dedicato ad essa la maggior parte dei miei studi ed ultimamente mi sono convinto che in realtà parecchi generi e numerose specie istituiti da Fucini, rappresentavano delle forme dimorfiche<sup>4</sup>. Nella fauna taorminese Fucini istituì, fra altri, i seguenti nuovi generi: *Emaciaticerias*, *Tauromenia* (in seguito denominato *Tauromeniceras* da R. Mouterde), *Naxensiceras*, *Di Stefania*, molto vicini al gen. *Canavaria* istituito da Gemmellaro (1886). Il diagramma di Fig. 5 mostra che Fucini attribuì a *Di Stefania* solo esemplari di taglia piccola, a *Tauromenia*, invece, esemplari di taglia grande e ad *Emaciaticerias* di ogni taglia. Nel diagramma di Fig. 6, invece, *Di Stefania* ha una grande variabilità nella densità delle coste e così pure *Emaciaticerias*; *Canavaria* e *Tauromenia* hanno densità meno variata.

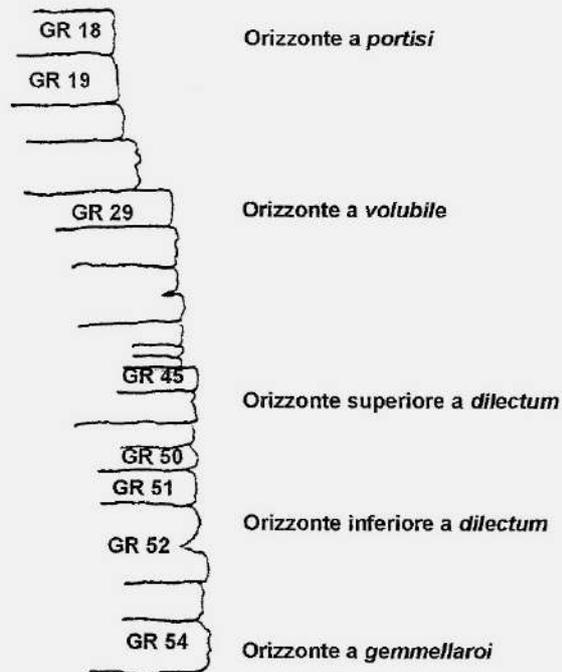
I grandi esemplari di *Emaciaticerias* e di *Tauromenia* hanno le coste dei giri interni alquanto diverse da quelle dei giri più esterni e ciò potrebbe essere imputato al fatto che l'accrescimento delle con-

chiglie delle ammoniti avviene spesso attraverso stadi diversi. I giri interni di *Emaciaticerias* e di *Tauromenia* assomigliano però agli esemplari che Fucini ha denominato *Naxensiceras* e *Di-Stefania*. Le ricerche biostratigrafiche hanno dimostrato che tutti questi gruppi sono vissuti contemporaneamente (Crono Emaciatum del Domeriano). Il seguente grafico di dispersione (fig. 7) mette in evidenza la relazione fra la taglia, espressa dal diametro massimo D dell'esemplare, e la densità delle coste Rd (in questo caso: numero di coste in mezzo giro). La maggior parte degli esemplari di taglia piccola ( $D \leq 40$  mm), che sono stati assimilati ai generi *Di Stefania* e *Naxensiceras*, hanno una densità delle coste più alta degli esemplari assimilati ai generi *Canavaria*, *Emaciaticerias* e *Tauromenia*.

In questo insieme di ammoniti taorminesi che presentano caratteristiche abbastanza uniformi, è dunque possibile mettere in evidenza che gli esemplari di taglia grande hanno sempre coste più rade degli esemplari di taglia piccola. Le coste dei loro giri più interni, però, sono sinuose e proiettate come quelle degli individui di taglia piccola, mentre le coste dei giri grandi diventano più grosse, più rilevate, svaniscono prima del margine latero-ventrale e sono più o meno nodose sul margine latero-ombelicale. Abbiamo dunque due morfotipi, uno di microconche ed un altro di macroconche. Maschi e femmine? Forse, perché purtroppo queste ammoniti non hanno orecchiette.

Nel gruppo montuoso del Catria, a q. 1425 m s.l.m.

<sup>4</sup> Ferretti A. (2004) – Dimorphism in some Domerian Hildoceratidae. *Revue de Paléobiologie*, v. 23, n. 2. Genève.



Scala 1:100

Fig. 8 - Sezione delle Gorghe di M. Acuto. Le sigle e i numeri corrispondono alla numerazione provvisoria di campagna dei livelli fossiliferi.

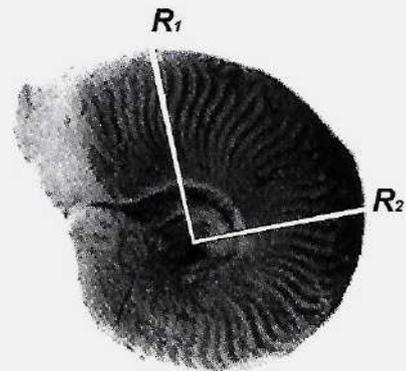
al di sotto della vetta di M. Acuto, affiorano degli strati di calcari ricchi di ammoniti distribuite in più livelli riferibili ad un'età compresa fra il Carixiano medio ed il Domeriano basale<sup>5</sup>.

Negli Orizzonti a *dilectum* e a *volubile* (fig. 8), sono presenti le specie *dilectum* Fucini, 1900 e *volubile* Fucini, 1900 che in un precedente lavoro<sup>6</sup> ho riferito al gen. *Leptaleoceras*. L'analisi degli ornamenti di queste specie, rappresentati da coste sinuosofalcoidi, ha permesso di redigere dei diagrammi a dispersione (fig. 10) della densità delle coste. In pratica, in una conchiglia ho delimitato dei settori retti, ho misurato i relativi raggi ventrali (R) ed ho contato il numero di coste (Rd) contenute in ciascun settore (fig. 9). Nei grafici il numero delle coste è riferito al raggio ventrale maggiore del settore. Invece di riferire il numero delle coste di un intero giro (o di mezzo giro) al diametro della conchiglia per esprimere la densità delle coste, ho preferito utilizzare quest'altro metodo perché esso permette di tener conto anche degli esemplari che non si

<sup>5</sup> Ferretti A. (1991) - Introduzione ad uno studio morfometrico degli Ammoniti pliensbachiani della catena del Catria (Appennino Marchigiano). Riv. It. Paleont. Strat., v. 97, n. 1.

<sup>6</sup> Ferretti A. (2002) - The genera *Fucinoceras* Haas, 1913 and *Protogrammoceras* Spath, 1913. Revue Paléobiol. Genève, v. 21, n. 1.

$R_1, R_2$  raggi della spirale ventrale



$R_d$  numero di coste in un settore retto del giro

Fig. 9 - Il settore retto è delimitato dai raggi  $R_1$  ed  $R_2$  della spirale ventrale. Il numero di coste  $R_d$  contenute in questo settore è attribuito al raggio  $R_1$ .

estraggono interi dalla roccia, ma come frammenti più o meno grossi. In tal modo, è dunque possibile avere un maggior numero di dati a disposizione. In ciascuno dei grafici di Fig. 10, è possibile verificare che la densità delle coste  $R_d$  presenta delle evidenti lacune al di sopra di un determinato valore di R. Ho messo in evidenza tali lacune disegnando una linea continua che ad un certo punto forma come dei cunei che s'insinuano fra i punti-immagine. Gli esemplari individuati da punti-immagine che stanno sopra al cuneo hanno un numero di coste maggiore di quelli che, in corrispondenza, stanno sotto al cuneo, pur avendo raggi ventrali uguali. È vero che ciò avviene anche al di fuori del cuneo per raggi ventrali piccoli, ma in queste parti del diagramma non si osservano marcate lacune per assenza di dati che sono invece abbastanza fitti. Altro fatto interessante è che il cuneo in GR 51 si sovrappone bene, ossia coincide con quello di GR 52. Non sono, dunque, lacune casuali. Negli esemplari indicati con la sigla GR 29, il ramo superiore del cuneo termina per mancanza di dati, mentre il ramo inferiore continua anche per raggi ventrali relativamente grandi. Possiamo concludere che nella specie *Leptaleoceras volubile*, presente nello strato indicato con GR 29, vi sono esemplari di taglia piccola con molte coste ed esemplari di taglia grande che, in proporzione, hanno un numero minore di coste (anche nei giri più interni). Ad esempio, si vede bene che esemplari con un raggio ventrale di 40 mm hanno un numero uguale o inferiore di coste rispetto ad esemplari con un raggio di 15-20 mm. In questa specie siamo, dunque, in presenza di due morfotipi: uno di taglia picco-

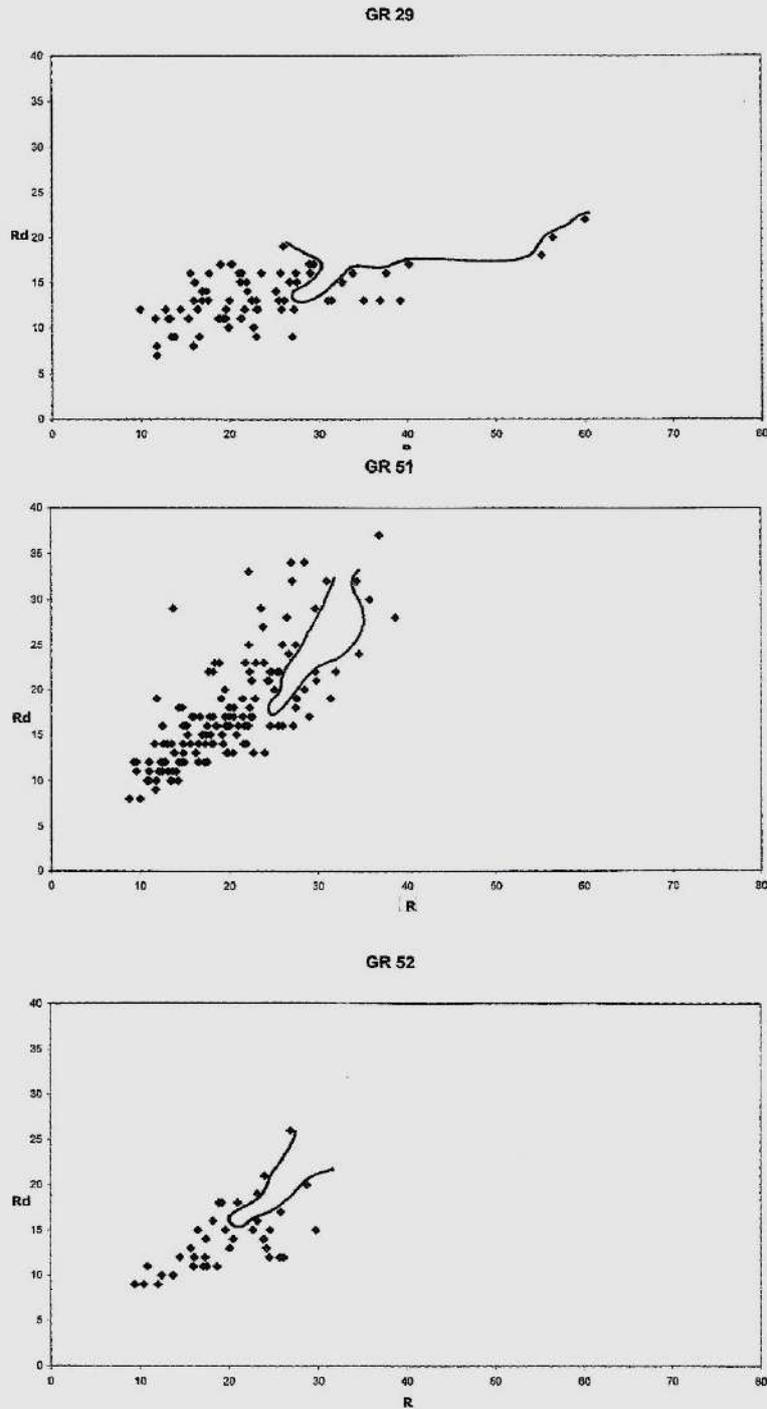


Fig. 10 – Diagrammi a dispersione R/Rd della densità delle coste Rd riferita al raggio ventrale R delle specie *Leptaleoceras dilectum* (livelli GR 52 e GR 51) e *Leptaleoceras volubile* (livello GR 29).

la con coste numerose ed un altro, che raggiunge una taglia grande, con coste rade, meno numerose. In *Leptaleoceras dilectum* questi due morfotipi non sono così netti perché le taglie massime degli esemplari raggiungono più o meno gli stessi valori. La presenza di una lacuna tra i punti-immagine,

sottolineata dal disegno del cuneo, potrebbe, tuttavia, non essere convincente o tale da giustificare due morfotipi; potrebbe anche sembrare qualcosa di artefatto. Occorre un'analisi più rigorosa. Per questo motivo ho cercato di analizzare i dati della densità delle coste in *Leptaleoceras volubile*

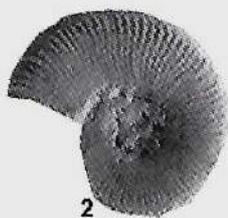
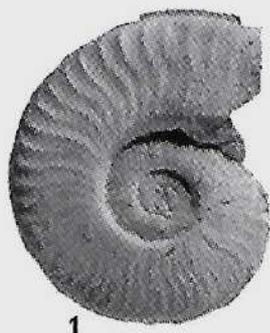


Fig. 11 – Morfotipi di *Leptaleoceras volubile* (Fucini, 1900): 1) a coste rade; 2) a coste fitte.



Fig. 12 – Morfotipi di *Leptaleoceras dilectum* (Fucini, 1900): 1) a coste rade; 2) a coste fitte.

Tab. 1 – Campione suddiviso in gruppi di ampiezza pari a metà deviazione standard dei raggi.

gruppo	esemplari	media raggi (mm)	densità media coste
1	8	12,2	10
2	15	16,2	12
3	24	21,3	13
4	11	26,4	14
5	6	30,4	15
6	4	35,8	15
7	3	39,5	14
8	3	57,2	20

con qualche procedimento matematico, statistico. Ho pertanto calcolato il raggio medio e la deviazione standard del campione statistico costituito da tutti gli esemplari utilizzati per redigere il diagramma di fig. 10 (GR 29). Tale campione è costituito da 74 individui (o meglio settori retti di giro) di cui ho misurato il raggio ventrale R1 e contato il numero delle coste. Il raggio medio è uguale a 23,8 mm e la deviazione standard vale 9,9. Partendo dal valore corrispondente al raggio medio ho suddiviso il mio campione in gruppi di ampiezza uguale a metà della deviazione standard. Ho così ottenuto otto gruppi. Il grafico di fig. 13 mostra un gradino che corri-

sponde ad una netta diminuzione della densità delle coste in corrispondenza di raggi ventrali di 35-45 mm. Ciò si spiega se si ammette che a determinare la media della densità delle coste dopo il gradino sono rimaste solo macroconche che in seguito però hanno un più alto numero di coste per settore in quanto che raggiungono dimensioni grandi.

## I due morfotipi nelle Arieticeratinae

Nella fig. 14 sono rappresentati alcuni esemplari che esprimono i due morfotipi (macroconche e microconche) in raggruppamenti che ho denominato:

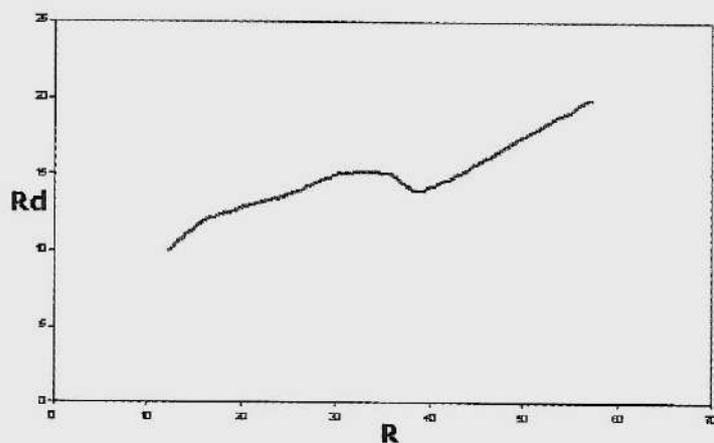


Fig. 13 – *Leptaleoceras volubile*: densità delle coste (medie dei gruppi di tab. 1).

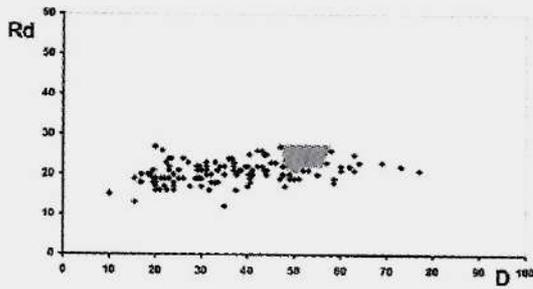


Fig. 14 a – *Leptaleoceras* (sottoinsieme *ugdulena*)

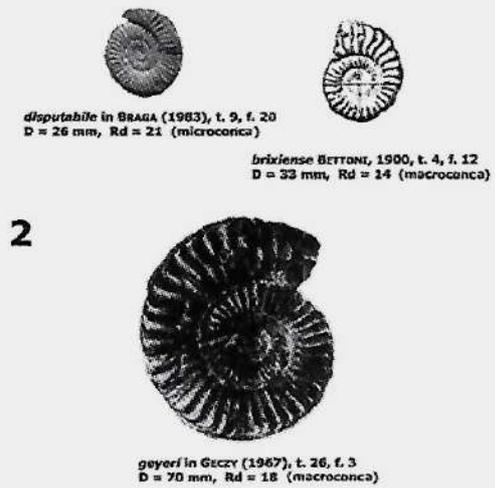
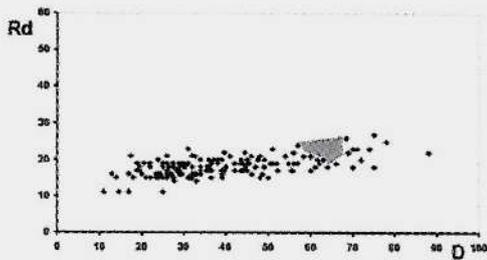


Fig. 14 b – *Arieticeras* (sottoinsieme *algovianum*)

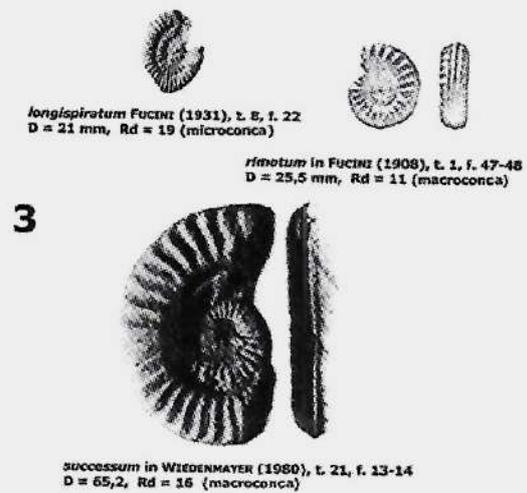
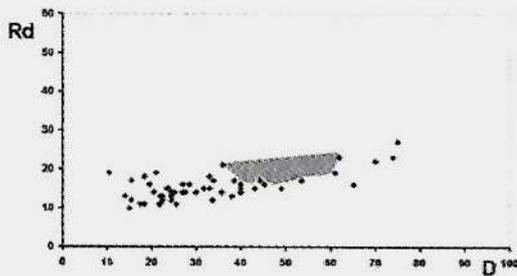


Fig. 14 c – *Fontanelliceras* (sottoinsieme *fontanellense*).

- 1) sottoinsieme *ugdulerai*
- 2) sottoinsieme *algovianum*
- 3) sottoinsieme *fontanellense*

ed i rispettivi grafici D/Rd elaborati mediante i dati e le figure di esemplari tratti dalla letteratura paleontologica (il valore di Rd corrisponde in questo caso a mezzo giro). La macchia grigia nei grafici (fig. 14 a, b, c) evidenzia la lacuna tra il morfotipo microconche, caratterizzato da taglie piccole e coste dense e il morfotipo macroconche caratterizzato da taglie grandi e coste rade (anche nei giri interni).

È sufficiente individuare nelle Arieticeratinae del Pliensbachiano dell'Appennino umbro-marchigiano la presenza dei due morfotipi per giustificare il riconoscimento dei sessi e cioè gli esemplari di piccola taglia a coste numerose (microconche) sono i maschietti e quelli di taglia grande (macroconche) le femminucce? No, perché mancano le orecchiette. Però ... Ritorniamo alla figura della filogenesi delle Arieticeratinae. *Leptaleoceras dilectum* e *L. volubile* sono due specie molto antiche, si può dire all'origine della superfamiglia Hildoceratoidea<sup>7</sup>.

<sup>7</sup> Ferretti A. (2002) – The genera *Fuciniceras* Haas, 1913 and *Protogrammoceras* Spath, 1913. *Revue Paléobiol. Genève*, v. 21, n. 1.

Da questa superfamiglia, attraverso più eventi evolutivi, discendono tutti i gruppi di ammoniti del Giurassico medio e superiore provvisti di orecchiette che devono pur avere ereditato le loro orecchiette da qualche struttura presente nei loro antenati. Le Hildoceratidae del Pliensbachiano, appartenenti alla sottofamiglia Arieticeratinae, hanno perlopiù coste sinuose o anche sinuoso-falcoidi; nelle Hildoceratidae del Toarciano le coste sono più decisamente falciformi. Alcuni autori ritengono che le orecchiette siano una struttura prodotta, nel corso dell'evoluzione, dal prolungamento in avanti della curva che le coste formano fra il "manico" e la "lama della falce", struttura che a poco a poco non solo ha assunto funzioni diverse da quelle di partenza, ma che è presente anche in specie che non hanno mantenuto le coste falciformi. La netta separazione fra microconche e macroconche in *Leptaleoceras volubile* (che è invece meno evidente nel suo antenato *Leptaleoceras dilectum*) e la presenza di coste sinuoso-falcoidi sembrano, dunque, buoni argomenti per ritenere che in questa specie, caratteristica dell'Appennino umbro-marchigiano, sia iniziato marcatamente quel dimorfismo sessuale che ha poi caratterizzato numerose specie di ammoniti giurassiche.