

Rocco ZAMBELLI\*

NOTE SUI PHOLIDOPHORIFORMES

VI CONTRIBUTO

*Pholidophorinae* subfamiglia nuova del Triassico Superiore

**RIASSUNTO:** In seguito allo studio dei quattro generi di *Pholidophoridae* triassici della Lombardia si operano alcuni ritocchi alla definizione della famiglia. I quattro generi triassici formano una sottofamiglia molto omogenea: *Pholidophorinae subfamiglia nova*. Si prospetta la possibilità della loro evoluzione a partire da un gruppo ignoto di *Palaeoniscoiformes*, verificatasi in tre stadi: 1) impostazione delle caratteristiche del corpo esclusa la regione etmoidale; 2) evoluzione della regione etmoidale; 3) ritocchi ai caratteri della regione orbito-temporale, cui seguirà l'ulteriore evoluzione di un solo gruppo. Lo studio é basato sul materiale omogeneo di Cene e di Ponte Giurino.

**SUMMARY:** Following upon the study of the four genera of triassic *Pholidophoridae* of Lombardy, some changes occur in the definition of family. The four triassic genera form a very homogeneous subfamily: *Pholidophorinae subfamiglia nova*. The possibility of their evolution directly from an unknown group of *Palaeoniscoiformes*, that occurred in three stages, is advanced: 1) outlining of the characteristics of the body, except for the ethmoidal region; 2) evolution of the ethmoidal region; 3) corrections of the characteristics of the temporalorbit region, which will follow the evolution of one group only. The study is based on homogeneous material of Cene and Ponte Giurino.

**PAROLE CHIAVE:** Triassico superiore; Bergamo (Lombardia-Italia); *Actinoptergia*; *Pholidophoriformes*; *Pholidophoridae*.

**KEY WORDS:** Upper-Triassic; Bergamo (Lombardy, Italy); *Actinoptergian fish*; *Pholidophoriformes*; *Pholidophoridae*.

\* Già conservatore di Geologia e Paleontologia del Museo di Bergamo

## ABBREVIAZIONI

<b>Acl</b>	<i>Anocleitrum</i>
<b>Ant</b>	Anteorbitale
<b>ce</b>	connessura etmoidale
<b>ces</b>	connessura extrascapolare
<b>Cl</b>	<i>Cleitrum</i>
<b>Dpt</b>	Dermopterotico
<b>Dsf<sub>1</sub> e Dsf<sub>2</sub></b>	Dermosfenotico 1 e 2
<b>Ext</b>	Extratemporale
<b>Fr</b>	Frontali
<b>Fr-Pa-Dpt</b>	Frontale+Parietale+Dermopterotico (saldati)
<b>Ifo<sub>1</sub> -Ifo<sub>5</sub></b>	Infraorbitali da 1 a 5
<b>Iop</b>	Interopercolo
<b>ll</b>	linea laterale
<b>Im<sub>1</sub></b>	prima porzione della III parte della linea sopramaxillare
<b>Im<sub>2</sub></b>	seconda porzione della III parte della linea sopramaxillare
<b>lo</b>	linea orale
<b>lp</b>	segmento dorsale della III parte della linea postmaxillare
<b>Mx</b>	Maxillare
<b>Mn</b>	Mandibola
<b>Na</b>	Nasali
<b>na</b>	narice anteriore
<b>np</b>	narice posteriore
<b>Op</b>	Opercolo
<b>Pa</b>	Parietale
<b>pa</b>	pit-line anteriore
<b>Pcl</b>	<i>Postcleitrum</i>
<b>Pg</b>	Piastra golare
<b>py</b>	<i>pit-line</i> ad y sulla Pg
<b>pm</b>	<i>pit-line</i> mediana
<b>Pmx</b>	Premaxillare
<b>Pop</b>	Preopercolo
<b>pp</b>	<i>pit-line</i> posteriore
<b>Pro</b>	Postrostro
<b>Psp</b>	Postspiracolare
<b>Rbr</b>	Raggi branchiostegali
<b>Ro</b>	Rostro
<b>Ro-Pro-Pmx-Ant</b>	Rostro+Postrostro+Premaxillare+Anteorbitale (saldati)
<b>Sbo</b>	Suborbitale
<b>Scl</b>	<i>Sopracleitrum</i>
<b>Smx<sub>1</sub> e Smx<sub>2</sub></b>	Sopramaxillare 1 e 2
<b>So<sub>1</sub> e So<sub>2</sub></b>	Sopraorbitale 1 e 2
<b>Sop</b>	Subopercolare
<b>Sp</b>	Spiracolare
<b>Ssc</b>	Soprascapolare

**INTRODUZIONE**

Nel passato sono stati studiati numerosi *Pholidophoriformes*, perlopiù giurassici, alcuni dei quali sono stati distribuiti in diverse famiglie, e di esse sono stati descritti i caratteri considerati tipici. La famiglia *Pholidophoridae sensu Nybelin*, é una delle meglio conosciute e ricca di generi. Nella distinzione delle famiglie si é data molta importanza alla morfologia di alcune ossa della parte anteriore del muso: Rostro e Nasali. Nel presente lavoro invece si dimostra che le famiglie dei *Pholidophoriformes* si sono differenziate per i caratteri del corpo e della faccia laterale; e che il muso ha raggiunto la sua morfologia più tardi, acquisendo caratteri convergenti nelle diverse famiglie.

Per lo studio mi sono servito di due popolazioni omogenee di recente acquisizione: i fossili di Cene e quelli di Ponte Giurino. I fossili di Cene, comprendenti i generi *Parapholidophorus*, *Pholidoctenus*, *Pholidorhynchodon*, con specie ognuna rappresentata da alcune centinaia di esemplari perlopiù in ottimo stato di conservazione, sono stati raccolti in uno strato di cm 6 di spessore nella formazione del Calcare di Zorzino; i fossili di Ponte Giurino, comprendenti *Pholidophorus latiusculus gervasuttii*, con parecchie centinaia di esemplari ben conservati sono stati raccolti in uno straterello di pochi millimetri di spessore nelle Argilliti di Riva di Soltó. Ambedue le località fossilifere, si trovano sul territorio di Bergamo (Lombardia-Italia) e le rocce sono di età norica (Triassico superiore). I fossili di altre località bergamasche, bresciane, friulane ed austriache appartenenti agli stessi generi e alla stessa età norica sono stati utilizzati solo per confronti, verificando che i loro caratteri entrano nei limiti di variabilità intraspecifica riscontrata tra gli esemplari della ricca fauna bergamasca. Sono stati studiati quasi unicamente i caratteri dell'esoscheletro perché trattasi di pesci di piccole dimensioni, rivestiti di dermascheletro robusto che ha quasi sempre impedito l'adeguata osservazione dello scheletro interno.

I ritrovamenti bergamaschi riguardano generi di recente classificazione che si attribuiscono ad una nuova sottofamiglia, pur presentando caratteri fino ad ora considerati tipici di famiglie diverse (rosto con o senza denti; nasali contigui o no).

L'origine e l'evoluzione delle ossa del dermascheletro, nei pesci presenta dei problemi che a tutt'oggi credo lontani dalla soluzione. Non sono per esempio chiarite le norme che regolano la divisione e la saldatura delle ossa tra loro e di conseguenza i nomi da attribuire ad esse, né l'origine delle ossa del dermascheletro che potrebbe essere imputata ai soli neuromasti oppure ad ossa anamnestiche. Non si conosce quale possibilità abbia un osso di dividersi in più ossa, o di fondersi con altre, o di crescere o essere assorbito; né la modalità con cui la regione occupata da un osso viene "ricoperta"

da altre ossa e, nel caso di un osso che aumenta di superficie, se l'invasione debba essere imputata a crescita autonoma oppure ad assorbimento di una parte dell'osso destinato a scomparire; ed infine non si sa, in che modo avvenga l'assorbimento: se gradualmente o improvvisamente. Penso che sia necessario acquisire molti nuovi dati prima di poter tentare una risoluzione definitiva di questi problemi, risoluzione che probabilmente non sarà unica per tutti i casi.

Queste difficoltà si ripercuotono sulla risoluzione dei problemi riguardanti l'evoluzione dei *Pholidophoridae* ma non fino al punto di impedire che si prospettino utili ipotesi di lavoro.

I *Pholidophoridae* di Bergamo dimostrano che si deve escludere dalla origine dei *Pholidophoriformes*, sia la linea dei *Parasemionotiformes*, sia quella di altri ordini finora noti, nei quali è già delineata la direzione evolutiva della regione etmoidale. L'origine dei *Pholidophoriformes* va ricercata fra *Palaeoniscoiiformes* che possedevano un Rostro-Postrosto-Premaxillo-Anteorbitale dispari munito di denti. Da tali antenati, dividendosi in modi diversi l'unico osso che rivestiva la parte anteriore del muso, può essersi differenziata la regione etmoidale degli *Ichthyokentemidae*, degli *Archaeomenidae*, dei *Majokiidae*, dei *Ligulellidae*, dei *Pleuropholidae*, oltre che dei *Pholidophoridae* e dei generi di *Pholidophoriformes* che non hanno ancora trovato sistemazione in famiglie ben definite. Per quanto riguarda la denominazione delle singole ossa mi atterrò ai termini comunemente usati o a quelli che mi sembrano meno ambigui.

La massima parte del materiale di questa sottofamiglia è conservato presso le collezioni paleontologiche del Museo Civico di Scienze Naturali di Bergamo. Fanno eccezione *Pholidophorus latiusculus latiusculus*, *Ph. latiusculus pusillus* e *Ph. beckeii* i cui esemplari sono conservati presso l'Institut für Geol. und Palaont. di Innsbruck e presso le collezioni del British Museum di Londra. Alcuni esemplari che mi sono serviti per confronti, si trovano nel Museo Civico di Storia Naturale di Brescia e nel Museo Friulano di Storia Naturale di Udine.

## 2. PHOLIDOPHORIDAE S. STR.

Sottoclasse	<i>Actinopterygia</i>
Ordine	<i>Pholidophoriformes</i>
Famiglia	<i>Pholidophoridae</i> s.str. Nybelin, 1966

Pesci fusiformi di piccola o media taglia; ossa del dermascheletro e scaglie con o senza ganoina; Rostro con o senza denti che separa o no i Premaxillari; Nasali piuttosto estesi in contatto dorsalmente o no; Frontali più o meno allungati verso l'avanti; Maxillari leggermente curvi, Dermosfenotico non allungato postero-ventralmente e, almeno in alcuni generi, composto di due ossa; da 5 a 7 Infraorbitali dei quali il secondo è molto sottile e il terzo

é molto grande; uno o due Sopraorbitali; due Sopramaxillari; la Mandibola, che raggiunge il Preopercolo, é composta da Dentale, Articolare e Angolare, é posteriormente molto elevata e ventralmente attraversata da una robusta costola; denti molto deboli (un poco meno deboli in *Pholidorhynchodon*); un Golare; Preopercolo più o meno simile ad una pera, curvo anteroventralmente, unico o diviso in due parti, con notevole varietà intraspecifica; sutura fra Opercolo e Subopercolo obliqua; un osso Spiracolare ed uno Postspiracolare almeno in alcuni generi; Anocleitro e Supracleitro; il canale sopraorbitale irizia nel Nasale, tra la narice anteriore e la posteriore e termina nel Parietale senza anastomosi con l'Infraorbitale; ci sono le pit-lines anteriore, mediana e posteriore; la mediana dal Parietale si estende sul Dermopterotico; tracce della linea Sopramaxillare sul Preopercolo e sul terzo Infraorbitale dove si anastomizza (almeno in alcuni esemplari) con la linea Infraorbitale; pit-line orale sulla Mandibola; pinne di grandezza media; pinna dorsale sopra la ventrale; fulcri presenti su tutte le pinne (eccetto in *Pholidolepis*); scaglie posteriormente lisce o dentellate, rombiche di osso con ganoina o cicloidi con sottili striature concentriche. I caratteri della colonna vertebrale descritti da Patterson 1968 (235) vanno così modificati: centra vertebrali costituiti da calcificazioni notocordali in alcuni generi di tipo diplospondilo, in altri di tipo monospondilo; centra in forma di selle, quelle dorsali sovrapposte a quelle ventrali; le selle talora sono libere, talora quelle dorsali sono saldate a quelle ventrali formando strutture anulari non regolari, che non restringono la notocorda. In nessun esemplare ho potuto verificare le altre caratteristiche dello scheletro interno. Le diagnosi di Nybelin e di Patterson erano basate sullo studio di pochi esemplari, incompleti. Il ritrovamento sulle Alpi bergamasche di molte centinaia di esemplari appartenenti a quattro generi (tre generi ed una sottospecie sono nuovi; cfr. Zambelli: 1975, 1978, 1980a, 1980b, 1980c) ha permesso di ridescrivere alcuni caratteri del dermascheletro ed esporre nuovi caratteri prima sconosciuti.

Per quanto riguarda l'evoluzione, nei *Pholidophoridae* del Triassico era fundamentalmente completata la struttura della regione orbito-temporale, della copertura del cranio e del corpo, mentre sussisteva ancora una grande varietà nei caratteri della regione etmoidale e della colonna vertebrale. Nel Giurassico, scomparso le forme di tipo *Parapholidophorus*, *Pholidoctenus* e *Pholidorhynchodon*, continuerà l'evoluzione delle forme di tipo *Pholidophorus*.

### 3. PHOLIDOPHORINAE *subfamilia nova*

*Pholidophoridae* con le seguenti caratteristiche: generi apparsi e vissuti nel Triassico superiore (solo *Pholidophorus becke*i é noto nel Giurassico inferiore); caratteri della regione orbito-scapolare, del tetto del neurocranio e del corpo, come quelli descritti nella

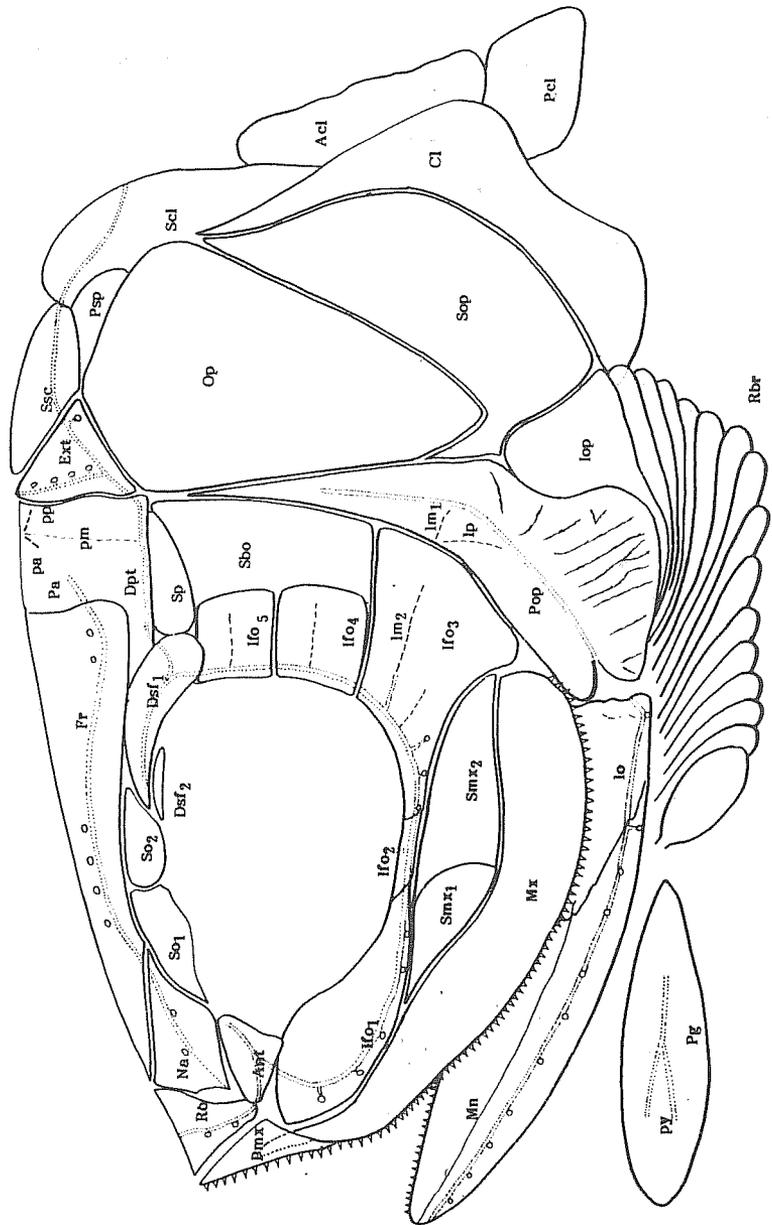


Fig. 1 - Regione orbito-temporale dei *Pholidophorinae* (da Zambelli *Pholidophorus latiusculus gervasuttii*) - schematico.

famiglia; Rostro con o senza denti; nasali in contatto o separati dai Frontali; scaglie ossee del tutto o almeno parzialmente rivestite di ganoina; 5 Infraorbitali; tendenza degli Infraorbitali posteriori a dividersi o a saldarsi (in un caso il Maxillare é saldato al primo Premaxillare); frequentissima la saldatura delle ossa del tetto del cranio per formare un osso solo o poche ossa; tendenza dei tubuli sensori del Preopercolo e degli Infraorbitali posteriori a trasformarsi in pit-lines; vertebre di tipo dispospondilo o monospondilo. Genere tipo: *Pholidophorus* Agassiz 1832.

I *Pholidophorinae* formano un taxon molto omogeneo per la maggior parte dei caratteri; essi si distinguono dagli altri tre generi che Nybelin (1966) ascrive ai *Pholidophoridae* s.str. I tre generi non compresi nelle *Pholidophorinae* presentano le seguenti caratteristiche: generi apparsi dopo il Triassico; la struttura della regione etmoidale é sempre di tipo *Pholidophorus* (faccia relativamente allungata, Ro senza denti, Pmx fra loro in contatto sotto il Ro, Na separati dai Fr allungati anteriormente); non é noto un secondo Dfs; non sono note trasformazioni di tubuli in pit-lines; vertebre di tipo monospondilo. Inoltre il genere *Pholidophoroides* ha dermascheletro con ganoina, ma un solo So, piú di 5 lfo e Mx molto robusto; *Pholidolepis* ha scaglie cicloidi e manca di fulcri alle pinne con eccezione solo della parte dorsale della caudale; *Pholidophoropsis* ha scaglie cicloidi e manca di ganoina anche sulle ossa del cranio, inoltre ha un solo So e piú di 5 lfo.

Nelle *Pholidophorinae* si distinguono quattro generi: *Pholidophorus* con due specie, *Parapholidophorus* con due specie, *Pholidoctenus* con una specie, *Pholidorhynchodon* con una specie. Nei diversi generi i caratteri della regione etmoidale differiscono notevolmente tra di loro mentre i rimanenti caratteri del corpo sono fondamentalmente simili; si incontra invece una grandissima variabilità intraspecifica nel dettaglio dei singoli caratteri. La omogeneità di tanti caratteri essenziali con la sola eccezione di quelli della regione etmoidale significa che i *Pholidophorinae* costituiscono un gruppo naturale che da poco tempo ha iniziato a differenziarsi nei caratteri della faccia anteriore.

#### **GENERE PHOLIDOPHORUS Agassiz, 1832.**

*Pholidophorinae* di taglia media o piccola, con dermascheletro di osso totalmente rivestito di ganoina, con Ro, sprovvisto di denti posto totalmente dietro i Pmx; Fr-Pa-Dpt relativamente lungo e lfo posteriori allungati posteriormente; Na fra loro separati dai Fr; il Mx finisce posteriormente all'orbita; centra di tipo monospondilo.

Specie tipo: *Ph. beckeii* Agassiz 1837.

età: Norico superiore-Lias inferiore.

*Pholidophorus beckeii* Agassiz, 1837:

Materiale custodito al British Museum of Natural History (Londra).  
*Pholidophorus* di taglia media (fino a 200 mm), dermascheletro con ossa robuste e rivestimento di ganoina spesso (cfr. Nybelin 1966).  
 età: Lias inferiore.

*Pholidophorus latiusculus* Agassiz, 1832:

*Pholidophorus* di taglia piccola (adulti da 60 a 85 mm) con dermascheletro di ossa e ganoina spessi o sottili (cfr. Zambelli 1980c). In *Ph. latiusculus* si distinguono tre sottospecie.

età: Norico super.

*Pholidophorus latiusculus latiusculus* Zambelli, 1980c:

Materiale tipico custodito ad Innsbruck; altro materiale a Londra, Udine e Brescia. Taglia degli adulti fino a 85mm; dermascheletro con osso e ganoina robusti.

*Pholidophorus latiusculus gervasuttii* Zambelli, 1980c:

1980a-*Pholidophorus gervasuttii* Zambelli.

Materiale tipico conservato presso il Museo di Bergamo. Taglia degli adulti fino a 82mm; dermascheletro con osso e ganoina molto sottili.

*Pholidophorus latiusculus pusillus* stat. nov.:

1832 - *Pholidophorus pusillus* Agassiz.

1895 - *Pholidophorus latiusculus* Agassiz; Woodward.

1966 - *Pholidophorus* cf. *pusillus* Agassiz; Nybelin.

*Ph. latiusculus* di dimensioni piccole con dermascheletro di osso e ganoina sottili. Olotipo es. P.4418 presso il British Museum di Londra; altri esemplari presso lo stesso Museo e presso l'Institut für Geol. di Innsbruck. Tutti i fossili sono stati raccolti a Seefeld in Austria.

La specie *Ph. pusillus* venne istituita da Agassiz solo sulla base della taglia che è inferiore a quella di *Ph. latiusculus*. Il materiale originale è andato perso. Woodward (1895) esaminando l'esemplare P.4418 conservato presso il British Museum giudicò di riconoscere il *Pholidophorus* classificato come *Ph. pusillus* e lo considerò sinonimo di *Ph. latiusculus*. Nybelin (1966) esaminando lo stesso esemplare vi scorse caratteri che gli permisero di distinguerlo da *Ph. latiusculus* e lo descrisse come *Ph. cf. pusillus*.

Riesaminando l'esemplare P.4418 riscontrai che i suoi caratteri, compresi quelli descritti da Nybelin, rientrano nel grado di variabilità da me descritto per *Ph. latiusculus*. Ho esaminato anche altri esemplari di *Pholidophorus* piccoli (sempre assai male conservati) sia presso il Museo di Londra sia a Innsbruck, riscontrando che tutti rientrano nei limiti di variabilità segnalati per *Ph. latiusculus* e che differisce dagli esemplari normali solo per la taglia inferiore e per la sottigliezza delle ossa del dermascheletro.

Il dr. Donofrio mi informa che presso Seefeld i *Pholidophorus* sono

stati raccolti in più strati fossiliferi. Il calcare sul quale sono i *Pholidophorus* piccoli é sempre di tipo diverso da quello sul quale si trovano gli esemplari più grandi. I due pesci pertanto vivevano in siti differenti: quindi nulla osta a che si possa pensare si tratti di sottospecie diverse.

La forma piccola non può considerarsi forma giovanile di *Ph. latiusculus latiusculus*. Le forme giovanili hanno ossa piccole ma lo spessore dell'osso e dello strato di ganoina é simile a quello dell'adulto. Per queste ragioni propongo che la forma piccola, sia considerata come sottospecie di *Ph. latiusculus*. Essa differisce da *Ph. latiusculus gervasuttii* per la taglia e da *Ph. latiusculus latiusculus* anche per il dermascheletro sottile.

#### **GENERE PARAPHOLIDOPHORUS Zambelli, 1975**

*Pholidophorinae* di taglia piccola (70mm) con dermascheletro robusto di osso totalmente rivestito di ganoina; Ro sprovvisto di denti, totalmente dietro i Pmx; Fr-Pa-Dpt relativamente corto; il Fr separa totalmente i Na; il Mx finisce anteriormente all'orbita; centra di tipo diplospondilo.

Specie tipo: *P. nybelini* Zambelli, 1975.

età: Norico superiore - Retico inferiore.

#### *Parapholidophorus nybelini*

Zambelli, 1975:

Materiale tipico conservato presso il Museo di Bergamo. Dorsalmente all'ultima (caudale) scaglia della linea laterale, almeno 7-8 scaglie; il primo segmento dei lepidotrichi delle pinne (eccettuata la caudale) lungo circa quanto l'insieme degli articoli successivi.

Età: Norico superiore.

#### *Parapholidophorus caffii* (Airaghi) 1908:

1914 - *Pholidophorus latiusculus* Agassiz; Bassani.

1920 - *Pholidophorus latiusculus* Agassiz; Alessandri.

1937 - *Pholidophorus latiusculus* Agassiz; Boni.

1966 - *Pholidophorus* (?) *caffii* Airaghi; Nybelin.

1975 - *Parapholidophorus caffii* (Airaghi); Zambelli

Materiale tipico conservato presso il Museo di Bergamo. Dorsalmente all'ultima (caudale) scaglia della linea laterale, 5 scaglie; il primo segmento dei lepidotrichi delle pinne molto corto; pori sensori molto grandi, anteriormente protetti da una sopraelevazione dell'osso; presso la pinna dorsale 1-2 scaglie intercalate fra le normali file di scaglie inclinate postero ventralmente; pinna dorsale un poco più anteriore.

Età: Retico.

#### **GENERE PHOLIDOCTENUS Zambelli, 1978**

*Pholidophorinae* di taglia piccola con dermascheletro robusto di osso totalmente rivestito di ganoina; Ro sprovvisto di denti totalmente dietro al Pmx; Fr-Pa-Dpt relativamente corto; Na

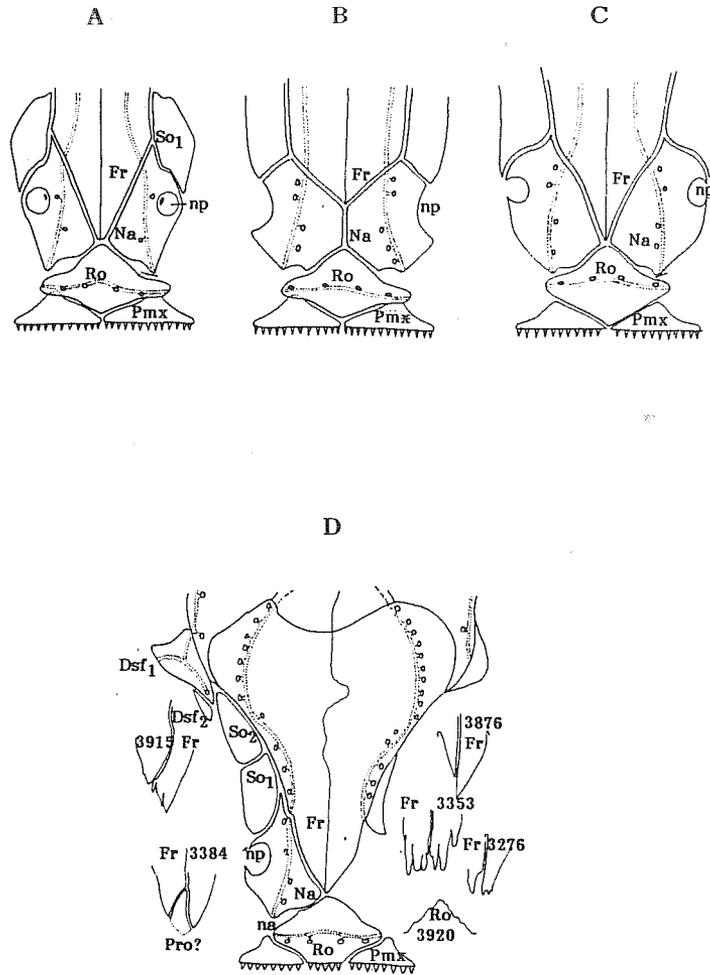


Fig. 2 - Regione etmoidale dei *Pholidophorinae*.

A: *Pholidophorus latiusculus gervasuttii*; B: *Pholidoctenus serianus*; C: *Parapholidophorus nybelinii*; D: *Pholidorhynchodon malzannii*, di questo ultimo viene illustrata la variabilità della parte anteriore dei Fr in alcuni esemplari

contigui su lungo tratto tra il Ro e il Fr; narice posteriore molto aperta; ossa e scaglie posteriormente dentellate; centra di tipo diplospondilo.

Specie tipo *Pholidoctenus serianus* Zambelli, 1978.

Età: Norico superiore.

*Pholidoctenus serianus* Zambelli, 1978:

Materiale tipico conservato presso il Museo di Bergamo. Probabilmente si possono distinguere due sottospecie: la forma tipica è stata descritta sugli esemplari raccolti nella formazione del calcare di Zorzino a Cene. L'esiguità del numero e il cattivo stato di conservazione dei reperti ascrivibili ad una seconda sottospecie, campionati nelle argilliti della formazione di Riva di Solto, in una località fossilifera nei pressi di Cene, non consentono, per ora, l'istituzione di una nuova sottospecie, tipica di un ambiente diverso da quello di scogliera. Sembra tuttavia che questi esemplari presentino dermascheletro più leggero (la sottostante colonna vertebrale appare come una linea rialzata sotto il dermascheletro che, in alcuni casi, è stato perforato dai centra); il bordo posteriore è munito di una dentellatura più abbondante. Non è possibile ipotizzare che la sottigliezza del dermascheletro sia attribuibile ai processi di fossilizzazione; assieme ai *Pholidoctenus* con dermascheletro sottile si raccolgono *Parapholidophorus* con dermascheletro robusto.

#### **GENERE PHOLIDORHYNCHODON Zambelli, 1980b**

*Pholidophorinae* di taglia piccola ma più grande di *Pholidophorus* e di *Pholidoctenus* (fino a 125mm) con dermascheletro di osso robusto, nella metà posteriore del corpo rivestito di ganoina spessa, nella parte anteriore con ganoina sottile o quasi del tutto assente; Ro munito di denti che separa i due Pmx; Na fra loro separati dai Fr; il Mx termina poco posteriormente all'orbita; pori sensori molto piccoli e numerosi; centra di tipo diplospondilo.

Specie tipo: *Pholidorhynchodon malzannii* Zambelli, 1980b.

Età: Norico superiore.

*Pholidorhynchodon malzannii* Zambelli, 1980b:

Materiale tipico conservato presso il Museo di Bergamo. Tra gli esemplari di questa specie si distinguono due forme: nella prima il dermascheletro della parte anteriore del corpo è coperto da ossa con superficie liscia totalmente coperta da sottile strato di ganoina; nella seconda le ossa della stessa regione sono più robuste, rugose, sprovviste o con rare chiazze di ganoina. Le due forme sono state raccolte nello stesso strato fossilifero spesso 6 cm presso Cene: vivevano contemporaneamente nello stesso ambiente. Pertanto non possono considerarsi due sottospecie distinte. Potrebbe trattarsi di caratteristiche legate al sesso.

### Osservazioni sui *Pholidophorinae*

La classificazione é basata sulla descrizione dei caratteri del dermascheletro e di pochissime caratteristiche dell'endoscheletro. I quattro generi descritti possono venire raggruppati in tre modi diversi.

1. Tenendo conto della lunghezza del Mx e della Mn si possono raggruppare in:

a) *Pholidophorinae* a Mx e Mn lunghi (*Pholidophorus* e *Pholidorhynchodon*); b) *Pholidophorinae* a Mx e Mn corti (*Parapholidophorus* e *Pholidoctenus*).

2. Tendendo conto della morfologia della regione etmoidale si possono dividere in tre gruppi:

a) Con Na non contigui e Ro sprovvisto di denti (*Pholidophorus* e *Parapholidophorus*); b) con Na non contigui e Ro munito di denti (*Pholidorhynchodon*); c) con Na contigui e Ro sprovvisto di denti (*Pholidoctenus*).

3. Tenendo conto dei rapporti lunghezza-larghezza dell'insieme Fr-Pa-Dpt e della struttura delle vertebre si possono dividere in due gruppi: a) *Pholidophorus* con Fr-Pa-Dpt lungo e vertebre di tipo monospondilo; b) gli alti generi con Fr-Pa-Dpt corto e vertebre di tipo diplospondilo.

Si esclude che i *Pholidophoridae* post-triassici, i *Leptolepidae* e gli altri Teleostei siano derivati per evoluzione dai generi *Parapholidophorus* (con Fr-Pa-Dpt corto), *Pholidoctenus* (con Na contigui) e *Pholidorhynchodon* (con Ro munito di denti). E' probabile invece che essi derivino da un gruppo tuttora sconosciuto ma molto affine a *Pholidophorus*.

### 4 LE LOCALITA' FOSSILIFERE

Tutti i *Pholidophorinae* esaminati appartengono al Triassico superiore e precisamente al Norico superiore ed al Retico iniziale. Nella stratigrafia alpina non é ancora possibile stabilire con precisione il limite Norico-Retico. Le formazioni geologiche di questa età nella Lombardia centro orientale si susseguono come di seguito. Inferiormente si trova la formazione almeno parzialmente evaporitica di S. Giovanni Bianco con la quale si conclude l'età carnica (parte basale del Triassico superiore). All'inizio del Norico su estesissimo territorio si imposta la piattaforma carbonatica, con i banchi massicci della Dolomia Principale.

Trasgressivamente alla Dolomia Principale si intercalano lenti composte da strati calcarei nerastri, bituminosi (Calcarea di Zorzino) che localmente raggiungono grande potenza verso la conclusione della sedimentazione della Dolomia. Il Calcarea di Zorzino venne considerato sedimento di fossa euxinica; ma studi recenti (Lualdi e Taunaia, 1985) dimostrano che, almeno in certe località, é un deposito di correnti di torbida presso la base di un pendio che corrisponde a faglie per distensione entro la Dolomia Principale.

Effettivamente presso il giacimento di Cene ho osservato un pacco di megabreccia dolomitica; ma gli esemplari di Cene conservano strutture delicatissime e presentano un perfetto stato di conservazione compatibile solo con acque calme. Sembra che, almeno nel tempo in cui si verificò la deposizione dei fossili, sul posto esistesse una tranquilla fossa euxinica.

Sia la Dolomia, che i Calcari neri vengono interrotti dalla sedimentazione delle Argilliti di Riva di Solto che in certe località raggiungono spessori di molte centinaia di metri. La sedimentazione delle argille si può attribuire alla emersione di territori poco distanti; si può pensare che su tutto il territorio lombardo il suo inizio sia pressoché contemporaneo e pertanto la fauna delle Argilliti sia coeva e che sia posteriore alla fauna del Calcare di Zorzino ma appartenga ancora al Norico superiore. Verso l'alto le Argilliti

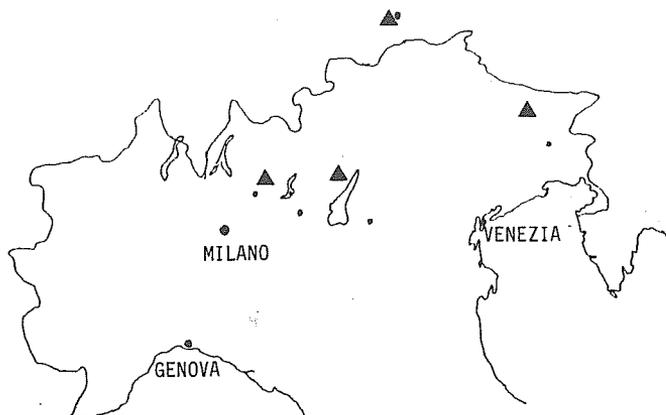


Fig. 3 - I triangoli indicano i territori dove sono stati raccolti i Folidofori triassici.

vengono gradualmente sostituite da strati calcarei o marnosi con interstrati argillitici: il Calcare di Zu. Questa ultima formazione nei dintorni di Cene (M.Rena e M.Cornagera) sul mezzo è attraversata da un bancone di calcare chiaro con coralli e *Conchodon*. Appena sotto il bancone vennero raccolte *Choristoceras* sp. e (?) *Cladiscites* sp.: ammoniti tipiche della zona vicina al limite Norico-Retico; alla sommità del bancone venne raccolto *Choristoceras ammonitifforme* (Gumbel) del Retico.

Sopra il Calcare di Zu presso il limite tra il Triassico ed il Giurassico si estende il pacco della Dolomia a *Conchodon*.

Entro il Calcare di Zorzino venne raccolta l'abbondantissima fauna di Cene e successivamente di numerose località bergamasche, particolarmente presso Zogno. Della stessa formazione sono gli ittioliti di Rest e Andria sul territorio di Brescia. I fossili di Cene

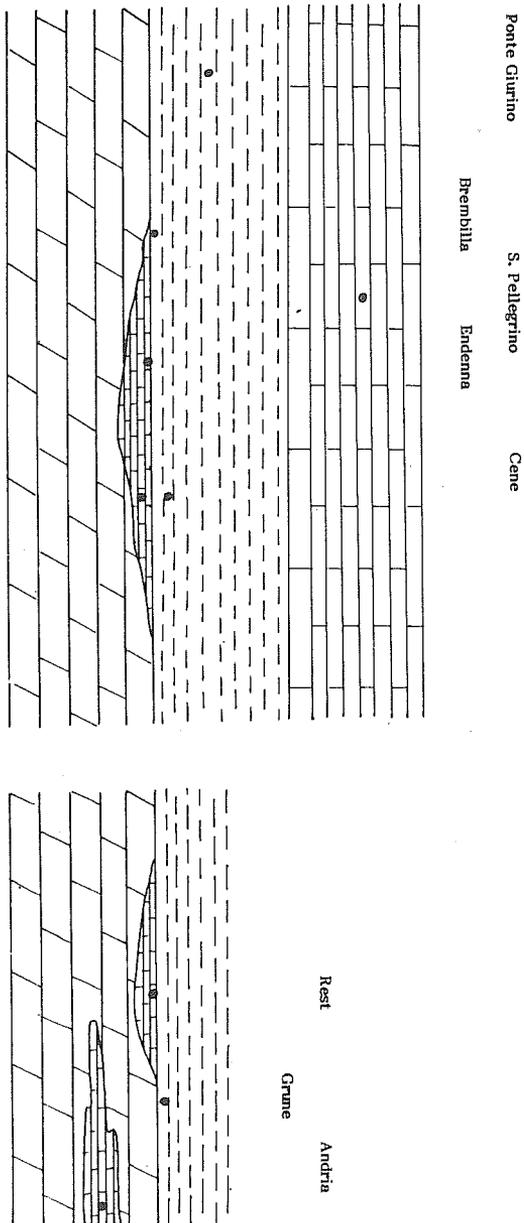


Fig. 4 - Sezione geologica schematica con ubicazione delle principali località fossilifere. Dolomia principale: linee spaziate con trasversali oblique; Calcare di Zorzino: linee molto dense con trasversali perpendicolari; Argillite di Riva di Soltro: linee interrotte; Calcare di Zu: linee a media spaziatura e trasversali perpendicolari.  
Cene in linea d'aria dista da Ponte Giurino Km 21; da Endenna Km 12; da Andria Km 62. Ponte Giurino dista da Andria Km. 83.

sono i meglio preservati. Tutta la fauna del Calcarea di Zorzino é vissuta nello stesso tempo e in ambienti simili; si tratta infatti di numerosissimi esemplari che presentano identici caratteri in tutte le località, mentre si notano differenze con le forme raccolte nelle argilliti.

Rest e Andria distano 62 km in linea d'aria da Cene. Anche qui ci sono scogliere di Dolomia Principale con lenti di Calcarea di Zorzino interrotti dalle argilliti di Riva di Solto (Grune). Nei Calcari di Zorzino si é raccolta una fauna simile a quella di Cene. Entro le Argilliti di Riva di Solto venne raccolta la fauna di Ponte Giurino, e la fauna di Grune sopra Rest nel Bresciano. Anche nelle Argilliti di altre località bergamasche venne raccolta una fauna analoga. I *Pholidophorus* della Bergamasca appartengono alla sottospecie *Ph. gervasuttii*, quelli di Grune, alla sottospecie *Ph. latiusculus* come i *Pholidophorus* di Seefeld (Austria) che però vennero raccolti nel calcarea.

E' logico supporre che la fauna di Rest-Andria sia coeva a quella del calcarea di Cene e quella di Grune sia coeva a quella delle argilliti di Ponte Giurino. A Grune i fossili sono stati raccolti pochi metri sopra il limite Dolomia-Argillite mentre a Ponte Giurino sono stati raccolti alcune decine di metri sopra tale limite. Anche la formazione in cui sono stati raccolti i fossili di Udine (Friuli) é attribuita al Norico.

La fauna delle Argilliti di Riva di Solto differisce dalla fauna del Calcarea di Zorzino: essa viveva in ambiente a sedimentazione pelitica molto diverso dall'ambiente della scogliera. Recentemente nelle stesse argilliti vennero scoperti alcuni livelli fossiliferi anche presso Cene dove le argilliti si sovrappongono allo Zorzino. I nuovi livelli fossiliferi di Cene si trovano a quasi 100 metri sopra il livello fossilifero dello Zorzino. Finora vi sono stati raccolti pochi esemplari con *Pholidoctenus* simile a quello raccolto nelle argilliti di Ponte Giurino.

I *Pholidophorus* di Seefeld erano considerati di età retica. Ma il dr. A. Donofrio sta terminando lo studio dei Conodonti raccolti in quella formazione che definisce "alternanza ciclica di sedimenti laminati di Dolomia Principale, marna bituminosa e calcari". Egli conclude che lo strato a pesci "é, senza ombra di dubbio, base del Norico superiore (Alaunico) e precisamente ...zona a *Cyrtopleurites bicrenatus* ed eventualmente *Himavatites hogarti*" (Comunicazioni verbali).

Entro il calcarea di Zu, in uno strato calcareo sottostante alla base del bancone a coralli e *Conchodon* venne raccolto, presso S. Pellegrino Terme (Bergamo), l'olotipo e unico esemplare di *Parapholidophorus caffii*. In seguito alla classificazione delle ammoniti fattami gentilmente dal prof. Ulrichs di Stoccarda, il limite Norico-Retico va posto in vicinanza della base del bancone con coralli e *Conchodon* compreso entro il Calcarea di Zu. Pertanto quasi tutti gli ittioliti

in studio sono da considerare vissuti nel Norico Superiore. Solo *Parapholidophorus caffii* può essere considerato di età retica. Nelle diverse località vennero raccolti anche numerosi altri fossili. Oltre a pesci appartenenti a diversi ordini, dal Calcare di Zorzino si ottennero Pterosauri e altri Rettili, Crostacei, Lamellibranchi, un Gasteropode e pochi Briozoi; nelle Argilliti si raccolsero, Crostacei e Insetti con rari Echinodermi.

Riassumendo: tutti i *Pholidophorinae*, ad eccezione di *P. caffii*, sono del Norico e le località fossilifere principali si distinguono così:

Calcare di Zorzino (Norico medio-superiore): Cene, Zogno, Rest, Andria. Fauna presente: *Parapholidophorus nybelini*, *Pholidoctenus serianus*, *Pholidorhynchodon malzannii*.

Argilliti di Riva di Solto (Norico superiore): Ponte Giurino, Cene, Brembilla, S. Pellegrino, Grune. Fauna presente: *Pholidophorus latiusculus gervasuttii* (in Bergamasca), *Pholidophorus latiusculus latiusculus* (Grune), *Pholidoctenus serianus* (con dermascheletro sottile), rari *Parapholidophorus nybelini*.

Calcare di Zu (Norico superiore-Retico inferiore): S. Pellegrino. Fauna presente: *Parapholidophorus caffii*, rari *Parapholidophorus nybelini*.

Formazione del Friuli (Norico): Valle di Preone. Fauna presente: *Parapholidophorus nybelini*, *Pholidorhynchodon malzannii*.

Strati di Seefeld (Norico superiore). Fauna presente: *Pholidophorus latiusculus latiusculus*, *Pholidophorus latiusculus pusillus*.

##### 5 - DESCRIZIONE DI ALCUNI PARTICOLARI

Nelle righe che seguono, descrivendo le *Pholidophorinae* si distinguerà: a) la regione etmoidale, b) la regione orbito-temporale; c) la copertura del neurocranio; d) il corpo post-temporale; e) le linee sensorie; f) l'endoscheletro.

Nel corso dell'evoluzione precedente al Triassico, il dermascheletro dei futuri *Pholidophorinae* aveva acquisito le sue caratteristiche pressochè definitive tranne che nella regione etmoidale dove si era conservata la struttura primitiva palaeoniscoiforme consistente in un solo osso Ro-Pro-Pmx-Ant. I *Pholidophorinae* primitivi possedevano un corpo di tipo *Pholidophoridae* e la regione etmoidale di tipo palaeoniscoiforme primitivo. All'inizio del Triassico superiore incominciò la differenziazione della regione etmoidale che si concluse con la formazione dei generi principali. Tra i singoli generi sussistono grandi differenze nei caratteri della regione etmoidale, ma molte somiglianze nei caratteri delle altre parti del corpo.

##### a) La regione etmoidale.

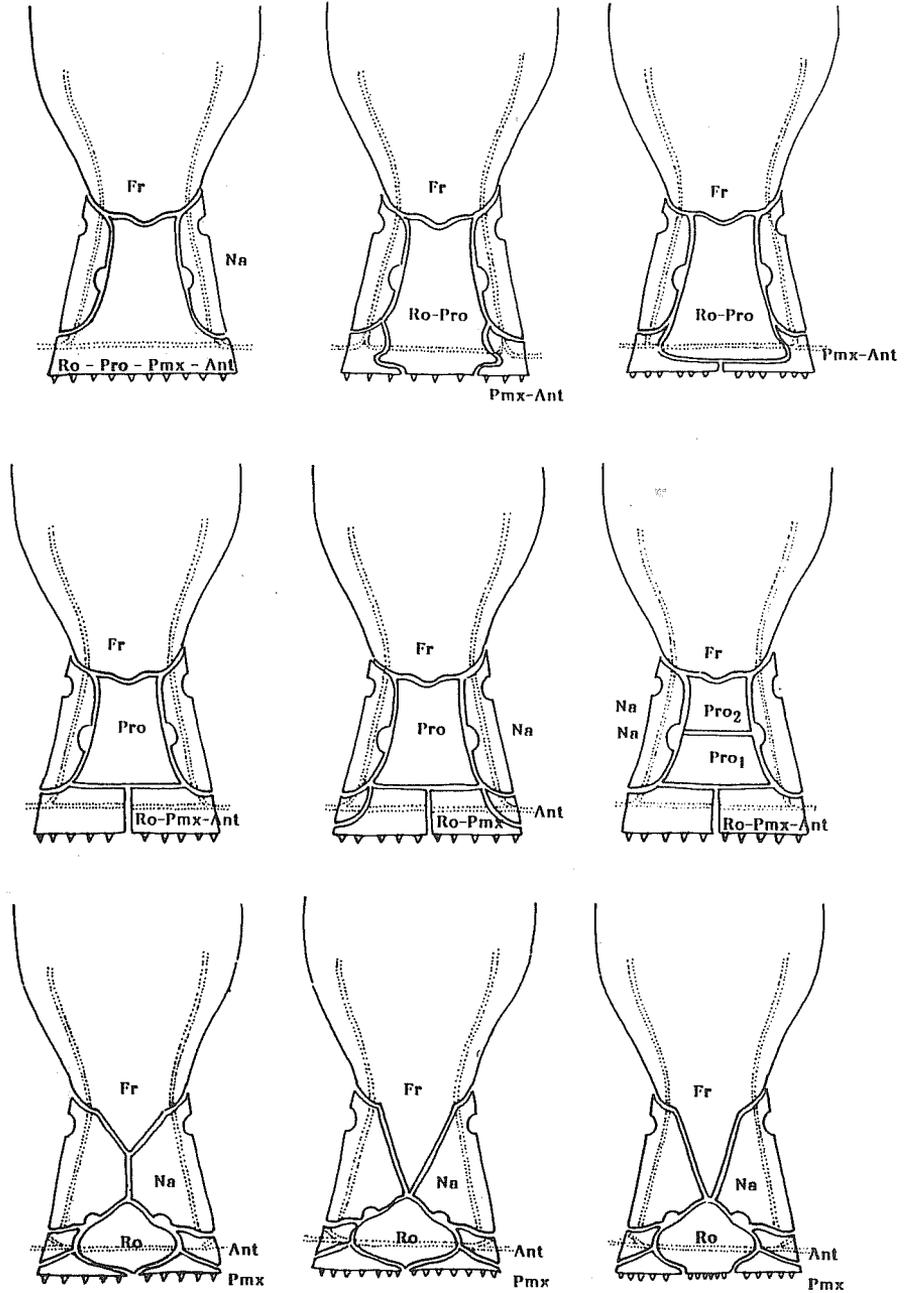
In tutti i *Pholidophorinae* la regione etmoidale é composta dalle seguenti ossa: Rostro dispari, Premaxillare, Anteorbitale, Nasale, punta anteriore dei Frontali. Il Rostro, attraversato dalla connessione

etmoidale, é un osso unico; in *Pholidophorus*, *Parapholidophorus* e *Pholidoctenus* esso ha forma di un rombo, senza denti, posto completamente dietro i Premaxillari; in *Pholidorhynchodon* é allungato anteriormente, munito di denti e affiancato dai Pmx. Questi ultimi hanno forma di triangolo. In *Pholidorhynchodon* il triangolo é circa equilatero e i due Pmx sono fra loro separati dal Ro; negli altri generi i Pmx sono triangoli con l'angolo anteriore piú allungato: gli angoli anteriori che avanzano sotto il Ro fino a toccarsi. Gli Anteorbitali sono triangolari, contengono la tipica biforcazione a Y del canale sensorio e sono molto simili tra loro in tutti i quattro generi: il canale sensorio collega la linea infraorbitale con la connessione etmoidale, mentre la sopraorbitale é interrotta ed il terzo ramo del canale termina con un foro presso l'angolo posteriore dell'Ant. I Frontali avanzano con la loro punta anteriore sottile fino al Ro (in *Pholidophorus*, *Parapholidophorus*, *Pholidorhynchodon*) o con una punta piú corta lasciano maggiore spazio ai Na (in *Pholidoctenus*). Il Postrostrale nei *Pholidophorinae* non esiste; di esso compare solo una testimonianza nell'esemplare n° 3384 (*Pholidorhynchodon*: Cfr Zambelli 1980b e la fig. 2). Quella parte del muso che in alcuni pesci é protetta dal Pro, nei *Pholidophorinae* é stata invasa dalle ossa adiacenti che sono piú estese di quanto non lo fossero negli antenati *Palaeoniscoiformes*. I Na robusti, trapezoidali, sono del tutto separati dalla punta dei Fr (in *Pholidophorus*, *Parapholidophorus*, *Pholidorhynchodon*) oppure sono in contatto per un lungo tratto tra i Fr e il Ro (*Pholidoctenus*). Presso l'estremità antero-ventrale dei Na inizia il canale della linea sopraorbitale che separa le due narici. La na si apre sul lato anteriore dell'osso tra il Na e il Ro, dorsalmente al canale sensorio; la np conserva la posizione che aveva nelle forme primitive. In coincidenza della np il Na presenta una concavità molto aperta (in *Pholidoctenus*) oppure un foro circolare che si apre del tutto, o quasi, all'interno dell'osso stesso (negli altri generi). Si può pensare che in questi ultimi tre generi il Na abbia incorporato una parte del Sopraorbitale anteriore; per cui la np sarebbe rimasta chiusa entro l'osso.

#### Osservazioni sulla regione etmoidale.

La maggior parte degli Autori ritiene che la struttura di tipo piú primitivo della regione etmoidale negli *Actinopetrigia* consistesse in due Na, un Pro dispari, e Ro-Pmx-Ant costituenti due ossa disgiunte sul mezzo (Wenz 1966, Gardiner 1963). Le recenti osservazioni di Gardiner (1984) in seguito al riesame di alcuni *Palaeoniscoiformes* del Devonico arrivano alla conclusione che almeno alcuni *Palaeoniscoiformes* molto primitivi possedevano un Ro-Pro consistente in un unico osso, in qualche caso munito di denti, in altri casi, in membri della stessa famiglia, sprovvisto di denti. (Ritengo che la terminologia semplificata usata da Gardiner -1984- si presti a confusioni. Preferisco mantenere la terminologia

Fig. 5



più chiara anche se più complessa indicante con nome doppio o triplo le ossa che coprono uno spazio che nelle forme più evolute è occupato da più ossa).

Le osservazioni fatte sui *Pholidophorinae* escludono la possibilità della derivazione del loro muso da un Ro-Pmx-Ant, pari. Il Ro nei *Pholidophorinae* é sempre un osso unico. In seguito all'esame di oltre mille esemplari, presentanti grande variabilità intraspecifica nella forma e nella divisibilità delle singole ossa, non ho mai riscontrato una disgiunzione o una traccia di distinzione che dividesse il Ro in due parti. Mi sembra verosimile che la regione etmoidale più primitiva degli *Actinoptergia* fosse protetta da un unico Ro-Pro-Pmx-Ant affiancato da due Na (situazione schematizzata nella fig. 3A). L'osso unico nell'evoluzione si sarebbe diviso e sarebbe stato parzialmente assorbito dalle ossa adiacenti in modi diversi.

Gli Autori più recenti pretendono a credere che i *Pholidophoriformes* non derivino dai *Parasemionitidae* come si era ritenuto a lungo. La regione etmoidale dei *Parasemionotidae* non é ben nota; la regione etmoidale dei *Pholidophorinae* da me studiati esclude la possibilità della loro derivazione da Ordini nei quali le ossa di questa regione sono già determinate e induce a considerare *Pholidophoriformes* e *Parasemionotiformes* come gruppi paralleli.

Nella seconda parte del Triassico, quando molto Ordini si erano già distinti, da un gruppo di *Palaeoniscoiformes* con unico Ro-Pro-Pmx-Ant sarebbero derivati i *Pholidophoriformes*. Gli *Amiiformes* probabilmente si sono differenziati da un gruppo di pesci strettamente imparentato con i diretti antenati dei *Pholidophoriformes*.

Da un gruppo di *Paleoniscoiformes* in un primo tempo si sarebbero differenziati dei gruppi che, conservando l'unico osso che proteggeva la regione etmoidale, avevano modificato altre caratteristiche del corpo: quelle della regione caudale, della colonna vertebrale e della regione orbito-temporale. Si sarebbero così individuate le diverse famiglie dell'Ordine *Pholidophoriformes*. Successivamente all'interno delle singole famiglie sarebbe iniziata la divisione del Ro-Pro-Pmx-Ant, in modi diversi ma spesso convergenti. Tra i fossili preservati, in *Oreochema*, della famiglia *Archaeomaenidae*,

Fig. 5 - Evoluzione della regione etmoidale negli *Actinoptergia* (schematica). A: Ipotetico modello primitivo; B): *Moytomasia durgaringa* Gard et Bart. (Devon. Super.); C : *Mima toombsi* Gard. et Bart. (Devon. Super.); D: *Kentukia deani* (Eastman) sec. Rayner 1951 (Carbon. Infer.); E: *Nematoptychius greenocki* (Tarquair) (Carbon. Infer.); F: *Cheirolepis trailli* Ag. sec. Gardiner 1964 (Devon. Medio); I: *Pholidorhynchodon malzannii* Zambelli (Trias. Super.); G: *Pholidoctenus serianus* Zambelli (Trias. Super.); H: *Pholidophorus latiusculus gervasuttii* Zambelli (Trias. Super.)

L'osso si é diviso in modo simile a *Pholidoctenus*; negli *Ichthyoken-temidae* invece rimase un Ro munito di denti e due Na contigui. Nei generi dei *Pholidophoridae* sono testimoniate tre soluzioni distinte della regione etmoidale.

Dopo il Triassico la selezione naturale lasciò sopravvivere solo i *Pholidophoridae* che avevano adottato la divisione di tipo *Pholidophorus*. Di tale tipo è la divisione etmoidale di tutti i *Pholidophoridae* post-triassici, dei *Leptolepidae* e degli altri Teleostei.

Mano a mano che i Na incorporavano settori del Pro, spostavano anteriormente la na che nei *Paleoniscoiformes* si apriva sul lato dorsale dei Na. Il fatto che la narice si sposta verso l'avanti, indica che il Na ha cominciato a crescere nell'area dorsale a partire dal suo settore posteriore, spingendo innanzi l'apertura della narice.

Gli Ant dopo essersi staccati dal Ro-Pro-Pmx-Ant hanno compiuto una torsione in senso postero-ventrale provocando la interruzione del canale sensorio che continuava nei Na.

In *Pholidorhynchodon* la delimitazione tra Fr e Ro non é ben definita. L'osso sulla punta anteriore dei Fr é debole, non rivestito da ganoina, e talora diviso in più ossa; la morfologia della punta varia molto da un esemplare all'altro e le due punte dei Fr non sono simmetriche sia nella lunghezza che nella forma mentre spesso presentano dei profondi intagli irregolari e dei vuoti; nell'es. 3384 nel vuoto tra le punte assimetriche dei Fr é presente un osso ben distinto che penso sia da considerare come un residuo non assorbito del Pro (fig. 2).

#### **b) La regione orbito-temporale.**

La regione orbito-temporale dei *Palaeoniscoiformes* primitivi era caratterizzata da un grande Mx-Smx posteriormente allungato e da un Pop che si estendeva anteriormente con una protuberanza triangolare. Nei *Pholidophorinae* primitivi dal Mx si sono staccati i due Smx di cui il posteriore é molto più grande; l'area occupata dalla parte posteriore del Mx-Smx é stata invasa da Ifo, Pop e Sbo il quale ultimo osso ha occupato anche parte dell'area prima coperta dal triangolo anteriore del Pop.

Nei *Pholidophorinae* le ossa della faccia sono in parte (in *Pholidorhynchodon*) o del tutto (negli altri generi) rivestite di ganoina liscia. La ganoina presenta rugosità solo su Mx, Smx, Mn e pieghe su Cl e sulla parte anterodorsale dell'Op. La mandibola di forma circa triangolare, è molto elevata nella parte posteriore. La sua zona ventrale é percorsa in senso antero-posteriore da una costa rilevata che distingue l'area dentale dall'area spleniale. La Mn raggiunge, posteriormente, il Pop. Posteriormente la parte spleniale é distinta dalla angolare mediante una discontinuità dell'osso, che non raggiunge il bordo dorsale della Mn.

I denti su Mn, Mx, Pmx e Ro sono piccoli, delicatissimi, appiattiti,

di forma triangolare allungata. Sono un po' meno delicati in *Pholidorhynchodon*, soprattutto anteriormente.

La Maxilla, un poco arcuata, é poco robusta e anteriormente termina con una sottile appendice per l'articolazione del Pmx. Dei due Smx l'anteriore é piccolo e in forma di semicerchio; nell'unico esemplare noto di *Parapholidophorus caffii* é saldato al Mx. La corona circumoculare é composta da due So e da 5 Ifo; i due gruppi di ossa anteriormente sono separati dall'Ant e dal Na, posteriormente dal Dsf. Il secondo Ifo é sottilissimo, il terzo é molto grande e si estende sotto il Sbo fino al Pop. Gli ultimi tre Ifo talora si dividono in modi diversi in piú ossa o si saldano riducendosi a due ossa.

Il Dermosfenotico é doppio; il principale (Dsf<sub>1</sub>) ha forma di triangolo sottile con la punta rivolta anteriormente. Ventralmente alla punta anteriore esiste sempre un ossicino allungato (Dsf<sub>2</sub>); il poro sensorio col quale termina il ramo cieco della linea infraorbitale talora si apre presso la punta del Dsf<sub>1</sub>, talora invece si apre entro Dsf<sub>2</sub>.

Il Suborbitale é unico ed ha forma rettangolare o quadrata. Il Preopercolo ha forma di pera curvata antero-ventralmente; dorsalmente la punta non raggiunge il Dpt; ventralmente é sempre munito di due lobi: uno anteriore al canale sensorio e l'altro posteriore. Sulla fascia anteriore del Pop esiste un segmento della pit-line della linea premaxillare ed un segmento della linea postmaxillare. In *Pholidoctenus* il lobo anteriore é staccato dal resto dell'osso e il Pop si presenta composto da due ossa. Contrariamente a quanto ritiene Nybelin (1966) i caratteri del Pop non sono importanti per distinguere i generi e le specie; essi presentano nella stessa specie (Zambelli 1980a fig. 3 e 4) un notevole grado di variabilità che riguarda la profondità della concavità posteriore dell'osso, la grandezza assoluta e relativa dei due lobi ventrali, la centralità del canale sensorio, il numero, la posizione e la forma dei tubuli sensori. In *Pholidorhynchodon* molti tubuli in quasi tutti gli esemplari sono sostituiti da pit-lines.

L'Infraopercolo ha forma di triangolo molto allungato ed i Raggi Branchiostegali sono circa 12-15.

L'Opercolo é triangolare, superiormente molto curvo, col limite Op-Sop inclinato anteroventralmente. Il Sop é grande circa come l'Op, con processo antero-dorsale in forma di uncino. Dorsalmente al Sbo e all'Op esistono due ossa del gruppo delle ossa spiracolari. Negli studi precedenti avevo indicato come "Postspiracolare" l'osso semicircolare posto sopra il bordo posterodorsale dell'Op, riprendendo il nome dato ad un osso presente in tale posizione in diversi *Actinoptergia*. Avevo invece considerato il primo osso come un "Suborbitale accessorio". Si tratta di un osso sottile, di forma ellittica appuntito posteriormente, collocato posteriormente al Dsf e sopra il Sbo. Le sue dimensioni ridotte sopra il Sbo grande, il fatto che, in contrasto con la frequente variabilità delle ossa adiacenti, esso conservi in tutti gli esemplari la stessa forma e le stesse dimensioni

e che occupi una posizione analoga a quella occupata dagli ossi spiracolari in molti *Actinoptergia*, mi porta a concludere che esso appartenga alla serie spiracolare e vada denominato "Spiracolare". Nybelin (1966 e 1974) disegna un osso molto simile sulla faccia dei generi *Pholidophoroides* e *Proleptolepis*. Tali piccole ossa collocate posteriormente ai Dsf e da Nybelin denominate "Sbo accessori" sono identiche ai miei Spi; e forse sono presenti in tutti i *Pholidophoridae* e i *Leptolepidae*.

Il Cl é robusto e attraversato da una vigorosa costa accompagnata da linee rialzate talora minutamente denticolate. Il Postcleitrum é doppio: Anocleitrum grande e, ventralmente, Postcleitrum quasi quadrato.

### c) La copertura del neurocranio

Le ossa che costituiscono la copertura del neurocranio in tutti i *Pholidophorinae* tendono a saldarsi per formare un'unica piastra: il Fronto-Parieto-Dermopterotico. In numerosi esemplari nei Fr l'area anteriore é divisa in due parti da una linea che anteriormente é diritta ma poi diventa notevolmente sinuosa: il senso delle sinuosità varia molto da un individuo all'altro. La linea di solito scompare nella parte posteriore dei Fr o entro i Pa, lasciando il rimanente della piastra indivisa. In rarissimi esemplari i Pa ed i Dpt sono distinti fra loro; meno raramente un solco o una linea rialzata sull'unico osso permette di distinguere il limite delle singole sei ossa, e di descriverle separatamente.

I Frontali terminano anteriormente con una punta triangolare molto avanzata, ma un poco tozza in *Pholidoctenus*. I Parietali sono di forma quasi quadrata e portano sempre le pit-lines anteriore, mediana e posteriore; i Dpt hanno forma trapezoidale la cui superficie é quasi uguale a quella dei Pa; essi avanzano antero-ventralmente sul bordo dei Fr. Il limite posteriore della piastra Fr-Pa-Dpt presenta un rafforzamento dell'osso ed é diritto. Gli Extratemporali hanno la forma di un triangolo quasi isoscele attraversato sul mezzo dalla connessione extratemporale, mentre i Soprascapolari sono triangoli scaleni. Il Scl piuttosto robusto si trova tra il Ssc e l'Anocleitrum.

### d) Il corpo post-scapolare

Il corpo é fusiforme, idrodinamico. Compresa la testa ed esclusa la pinna caudale é lungo da 80 a 120mm (200mm in *Pholidophorus beckeri* giurassico). Le scaglie sono di osso rivestito di ganoina liscia. Sono del tipo *peg-and-sokked* e presentano dimensioni medie; quelle della linea laterale sono poco più alte delle altre. Il numero delle scaglie della II in tutte le specie sono 37-40. Il lato posteriore delle scaglie é liscio o appuntito e in *Pholidoctenus* é munito di dentellatura grossolana. In *Pholidorhynchodon* nella metà anteriore del corpo le scaglie sono di osso robusto senza ganoina o rivestito da sottile strato di ganoina o da rare piccole chiazze di ganoina. In *Pholidophorus latiusculus gervasuttii* le scaglie sono di osso sottile

rivestito da strato sottile di ganoina. Nei *Pholidophorinae* normalmente il rivestimento delle scaglie nasconde la traccia della sottostante colonna vertebrale, mentre in *Pholidophorus latiusculus gervasuttii* il dermascheletro sottile lascia intravedere la forma dei centra. Le pinne hanno forme e dimensioni medie. Le distanze pettorale-ventrale, ventrale-anale e anale-caudale sono quasi uguali; la dorsale si trova circa sopra le ventrali ed inizia quasi in coincidenza della stessa linea di scaglie inclinate posteroventralmente sulla quale inizia la anale.

Il numero dei lepidotrichi é uguale a quello degli actinotrichi. Il primo articolo dei lepidotrichi della dorsale, della ventrale e della anale é circa lungo quanto l'insieme degli articoli distali, tranne che in *Parapholidophorus caffii* dove il primo articolo é molto corto. Tutti i lepidotrichi sono sempre rivestiti di ganoina.

Le pinne dorsale, anale e caudale sono precedute da una scaglia modificata (scudo), da scaglie sottili o da fulcri con punta doppia infitta nel corpo (basal fulcra) e da fulcri impostati sui lepidotrichi (fringing fulcra). La pinna caudale é composta da una ventina di raggi principali: semplici quello dorsale e quello ventrale, ramificati gli altri. Dorsalmente al raggio semplice dorsale esiste un raggio ridottissimo composto da 1-2 articoli.

La pinna caudale é quasi perfettamente simmetrica; il corpo invece finisce con un peduncolo dorsale avanzato postero-dorsalmente ed uno ventrale arretrato. Il canale della linea laterale finisce sul mezzo del corpo tra i due peduncoli. Negli esemplari meglio conservati si osserva, posteriormente all'ultima fila di scaglie che riveste il corpo, una fila di scaglie di osso più sottile senza ganoina che coprono gli articoli prossimali della prima.

#### e) Le linee sensorie

Lo schema delle linee sensorie é identico in tutti i *Pholidophorinae*. Le differenze che si notano tra i diversi generi sono le seguenti: i pori sensori sono di numero e grandezza media, però in *Parapholidophorus caffii* sono più grandi e anteriormente sono protetti da una sporgenza dell'osso e in *Pholidorhynchodon* sono molto numerosi e piccoli. Nella maggior parte dei *Pholidorhynchodon* parecchi tuboli nel Pop e alcuni negli Ifo posteriori sono sostituiti da pitlines, dimostrando ancora una volta l'analogia fra canali e pit-lines.

1.- Linea supraorbito-infraorbitale. E' costituita unicamente da canali. Anteriormente l'infraorbitale destra é collegata con la sinistra mediante la connessura etmoidale. Nell'Ant si trova la giunzione a Y: il ramo che collegava il canale infraorbitale col supraorbitale é interrotto in seguito alla torsione dell'Ant. Il canale supraorbitale inizia presso il bordo antero-ventrale del Na. Anche posteriormente il collegamento tra linea infraorbitale e supraorbitale é interrotto in coincidenza del Dsf che pure porta la giunzione a Y. Dal Dsf

la infraorbitale si collega con la linea laterale. Il canale sopraorbitale termina posteriormente vicino al limite Fr-Pa anteriormente alla pit-line anteriore. La pit-line posteriore è sempre presente ma è molto corta. La pit-line mediana attraversa il Pa e il Dpt e raggiunge, in alcuni casi, il canale della parte cefalica della linea laterale. La pit-line mediana in qualche caso è intera, altre volte è divisa in due segmenti: uno sul Pa, uno sul Dpt.

2- La linea mandibulo-preopercolare è costituita da canali; però molti tubuli su *Pholidorhynchodon* sono sostituiti da pit-lines. Tali pit-lines talora sono canali che nella parte prossimale assomigliano a dei tubuli leggermente aperti verso l'alto mentre distalmente sono molto aperti (Zambelli 1980b fig. 5E, D). Il canale mandibolare continua col preopercolare, essendo la Mn in contatto con il Pop. Il canale termina presso la sommità del Pop senza anastomosi con la ll.

3- La linea sopramaxillare (orizzontale) è composta pit-lines e precisamente da un segmento posto sul Pop e da uno che si trova sulla stessa linea ma su Ifo<sub>3</sub>. Quest'ultimo segmento spesso inizia, anteriormente, dal poro sensorio di un tubolo di Ifo<sub>3</sub>, suggerendo l'interpretazione di una anastomosi tra linea sopramaxillare e linea infraorbitale. La linea sopramaxillare nella sua evoluzione appare una delle linee più tormentate. La si considera divisa in tre parti: la parte posteriore, in seguito all'evoluzione, sarebbe fusa entro la parte dorsale del canale preopercolare; l'intermedia sarebbe ridotta ad un punto situato anteriormente al canale preopercolare; la parte anteriore si divide in tre porzioni: la prima è un segmento che, partendo dal punto che rappresenta la parte intermedia, si orienta verso Ifo<sub>3</sub>; la seconda porzione, continuando la prima si inoltra sull'Ifo; la terza porzione dovrebbe svilupparsi sotto il canale suborbitale nello spazio attualmente occupato dai Smx. Nei *Pholidophorinae* si può supporre la presenza della parte intermedia puntiforme; ad essa è collegata la pit-line posta sul Pop, corrispondente alla prima porzione della terza parte; la seconda porzione della terza parte, distaccata dalla prima, si trova sull'Ifo<sub>3</sub> e si anastomizzerebbe con la linea infraorbitale. Non si è scorta traccia della terza porzione.

4.- La linea postmaxillare-orale (verticale) ridotta a pit-lines, è pure non facile da interpretare. Negli animali in cui essa è completa, dagli Autori viene divisa in tre parti: la dorsale si trova sopra la linea sopra-maxillare; poi scende attraversando la sopramaxillare in coincidenza del limite tra la fine della sua parte intermedia (puntiforme) e l'inizio della parte anteriore. La parte mediana della postmaxillare, dall'incrocio con la sopramaxillare scende obliqua antero-ventralmente; dalla sua fine la parte inferiore si dirige verso la linea orale. Nei *Pholidophorinae* manca la prima e la seconda parte, mentre un segmento, posto sul Pop, rappresenta il tratto dorsale della terza parte. La linea orale inizia dal canale

mandibolare e sale verticalmente sulla mandibola.

5.- La linea golare é rappresentata dalla pit-line ad Y presente sulla Pg.

6.- Le linee laterali sono totalmente costituite da canali. Nella parte cefalica la Il destra si collega alla sinistra mediante la connessione extratemporale; dopo essersi curvata nel Scl la Il principale va diritta a raggiungere l'ultima scaglia del corpo mantenendosi circa sulla metà del corpo stesso. Nel tratto caudale essa non piega dorsalmente e non sale nel peduncolo caudale.

Dalla Il appena uscita dal Scl si stacca il ramo della Il dorsale che dapprima sale verticalmente fino a raggiungere la fila di scaglie adiacente alla fila dispari che riveste il dorso del pesce; poi procede posteriormente mantenendosi entro le scaglie di questa fila fino all'inizio (anteriore) della pinna dorsale. In alcuni esemplari appartenenti alle diverse specie ci sono pori sensori anche sulle scaglie che si trovano a fianco della pinna dorsale (per *Parapholidophorus* cfr. es. n. 2889 e 2993). In nessun pesce é stata riscontrata traccia della Il ventrale.

7.- Strutture opercolari enigmatiche. Nelson G.J (1972) segnala sugli *Esocidae* (pesci Teleostei) la presenza di una linea opercolare composta da pit-lines. Anche Stensio 1947 segnala la presenza di pit-lines sull'Op di alcuni Teleostei (*Phoxinus laevis* ed *Esox* sp.), mentre Taverne 1974 le disegna su *Elops* (fig. 1). I tre Autori non descrivono le pit-lines, ma i loro disegni le indicano come linee tortuose, irregolari. Nybelin (1979 pag.28) riscontra tali strutture in tutti gli *Elops*: "*Thei look partly like very delicate canals in the bone tissue, ending in a perforation, partly like shallow furrows on the lateral surface of the bone with a corresponding elevation or low ridge on its medial surface*". Proseguendo, Nybelin esclude che si tratti di una linea sensoria; ma dubita, senza prendere posizione, che sottili vene attraversino l'osso e salgano ad irrorare la pelle lasciando impresso nell'osso un solco sul loro passaggio. Osserva inoltre che tali strutture si presentano anche in altre ossa, soprattutto in Ifo<sub>3</sub>.

La citazione di pit-lines opercolari sui Teleostei mi portò a riesaminare l'Op dei *Pholidophorinae*, gruppo dal quale si presume che almeno molti Teleostei derivino. L'Op di *Pholidophorus latiusculus gervasuttii* é sottile e tanto rotto in tutti gli esemplari che non vi si potrebbero scorgere strutture tanto sottili. L'Op di *Parapholidophorus* e di *Pholidoctenus* é di osso spesso, coperto da grosso strato di ganoina e molto ben conservato; in nessun esemplare sulla sua superficie ho trovato tracce di sottili strutture. L'Op di *Pholidorhynchodon* spesso é senza ganoina. Sull'Op ben conservato dell'es. n.3276, nella parte anteriore, presso la metà dell'osso, ho osservato tre delicate linee curve che avanzano posteriormente divergendo tra di loro. Le strutture assomigliano a quelle della foto n.3 alla Tav. II di Nybelin (1979). Penso che

siano strutture analoghe a quelle ondulazioni sparse che nelle figg. 1, 2, 7, 9, 10 di Nelson (1972) vengono indicate come "opercular pit-line". Potrebbero essere strutture tipiche di ossa del dermascheletro rivestite non più da ganoina ma dalla pelle. Corrisponderebbero al passaggio di piccoli vasi sanguigni come indicato da Nybelin e forse anche al passaggio di sottili nervature, destinati ad irrorare e sensibilizzare la pelle.

#### f) Scheletro interno.

In pochissimi esemplari parte del dermascheletro é spostato in modo da esporre l'endoscheletro, i cui componenti delicati sono molto mal conservati. Il loro studio non é ancora stato intrappreso. E' facile osservare che il numero degli actinotrichi é uguale a quello dei lepidotrichi. Ho effettuato alcune osservazioni sulla colonna vertebrale, di cui nei fossili sono esposti rarissimi frammenti.

Queste osservazioni hanno portato a due conclusioni: 1. la colonna vertebrale di *Pholidophorus* differisce da quella degli altri generi; 2. anche nelle vertebre, come nelle ossa del dermascheletro, si nota una grande varietà di forme entro la stessa specie, soprattutto, sembra, in rapporto all'età dei singoli individui.

Patterson (1967) ha constatato che in *Pholidophorus beckeii* le vertebre della zona caudale intermedia sono di tipo diplospondilo mentre sono di tipo monospondilo le vertebre del corpo rimanente; afferma egli anche che tutti i centra sono in forma di selle dorsali non saldate alle sottostanti selle ventrali. In *Pholidophorus latiusculus gervasuttii* non ho osservato la regione caudale intermedia; tutte le altre vertebre sono di tipo monospondilo, composte da sella dorsale e sella ventrale. Nell'es. n.6576, posteriormente alla pinna anale le diverse selle non sono saldate tra loro; così anche nell'es. n.4734c, anteriormente alla pinna dorsale. Invece negli es.n.6577a, 6578, 6579 le vertebre anteriormente alla pinna dorsale sono composte

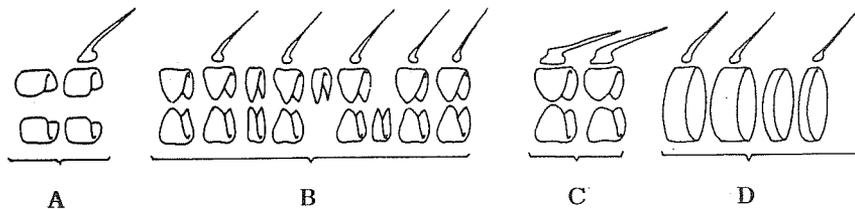


Fig. 6 - Centra notocordali. A: diplospondili di *Pholidorhynchodon* giovane; B: diplospondili di *Pholidoctenus* adulto; C: Monospondili di *Pholidophorus*; D: di *Amia*.

da selle che sembrano saldate, le dorsali alle ventrali, per formare specie di anelli che non restringono la notocorda.

Nei generi *Parapholidophorus*, *Pholidoctenus* e *Pholidorhynchodon* le vertebre sono di tipo diplospondilo. Perlopiù sono composte da postcentra cui si appoggiano gli arcualia, preceduti da precentra più sottili senza traccia di intercalari. Spesso la sella dorsale è saldata alla ventrale formando un anello. Nella colonna vertebrale di questi tre generi i postcentra sono sempre presenti e tutti sono ugualmente robusti, mentre il numero e la robustezza dei precentra variano nei singoli individui. Nella parte posteriore del corpo alcuni precentra mancano, alcuni sono rappresentati solo dalla sella dorsale o da quella ventrale e i precentra presenti sono molto sottili. Avanzando verso la testa anche i precentra diventano grandi fino a rassomigliare ai postcentra. Alcune vertebre nel settore caudale sembrano di tipo monospondilo. Penso però che tutte le vertebre del settore caudale si debbano considerare come vertebre di tipo diplospondilo con precentra ridotti, non formati o oblitterati.

In alcuni esemplari predominano le vertebre in forma di anelli, in altri predominano le copie di selle non saldate. Nell'es. n.2876 (*Pholidoctenus*) sono esposte le vertebre dell'area caudale e pre-caudale. Caudalmente ci sono tre copie di selle opposte, non saldate. Procedendo verso l'avanti si succedono due anelli composti da selle saldate tra loro, ad ognuno dei quali si appoggiano gli arcualia. Continuando ancora verso l'avanti esiste un terzo anello simile ai precedenti, con arcualia, ma che è preceduto da una sella stretta e lunga identificabile come un precentrum dorsale. Anteriormente c'è un postcentrum ad anello con arcualia e un precentrum ad anello sottile; continuano poi, visibili fino a tutta la pinna anale, i postcentra ad anello coi quali si alternano precentra ad anello, precentra a doppia sella e precentra costituiti dalla sola sottile sella dorsale.

Nell'es.n.4804 (*Pholidorhynchodon* giovane lungo 55mm) sono ben esposte sei vertebre dorsalmente alla pinna anale. Ogni vertebra consiste di 4 pezzi uguali, costituiti da selle lunghe circa il doppio della loro larghezza. I due postcentra sono accompagnati dai rispettivi arcualia, mentre presso i precentra non si riscontrano intercalari liberi. La sezione dei singoli centra è molto inferiore a una semicirconferenza.

In *Amia* e nell'ordine dei *Pholidopleuriformes* i centra sono costituiti da anelli di forma regolare; nei *Pholidophorinae* gli anelli presentano sezioni irregolari: sono più larghi ventralmente e dorsalmente, più stretti lateralmente, assomigliando a selle non molto bene saldate. Forse nei giovani si parte da selle rudimentali che si allungano gradualmente con molta lentezza fino ad avvolgere totalmente la corda ed allora cominciano a saldarsi sempre meglio fra loro, giungendo all'età senile prima di aver formato un anello perfetto.

## 6. CONCLUSIONI.

Il Paleozoico è caratterizzato, a livello degli *Actinopteria*, dalla lenta evoluzione del grande ordine dei *Palaeniscoiformes*. Invece il Triassico è caratterizzato da una serie di più veloci differenziazioni che hanno portato alla apparizione di molte nuove forme. Per i pesci triassici sono stati creati tanti Ordini, spesso istituiti affrettatamente su basi che, almeno in alcuni casi, penso si possano considerare insufficienti, data la limitata quantità di fossili rinvenuti e la incompletezza delle loro parti anatomiche.

Tra i tanti gruppi di *Palaeniscoiformes* in evoluzione, il gruppo che avrebbe portato ai *Parasemionotiformes* e il grande gruppo incamminato verso l'insieme *Amiiformes-Pholidophoriformes* devono aver fatto un buon tratto di cammino assieme. Penso inoltre che *Amiiformes* e *Pholidophoriformes* siano tanto parenti fra di loro da poter mettere in discussione la divisione in due Ordini distinti.

Diversi argomenti mi fanno sospettare una stretta parentela fra questi due Ordini, e particolarmente la tendenza simultanea degli appartenenti ai due gruppi a: 1. sostituire il pesante dermascheletro con scaglie di tipo cicloide riducendo l'osso e la ganoina a partire dalla testa e procedendo verso la regione caudale (come appare da alcuni amiiformi in studio); 2. munire la colonna vertebrale di "centra" di origine cordale e a forma di selle che poi si saldano a formare un anello oppure un doppio anello (precentrum e postcentrum); 3. la vertebra primitiva consistente in un anello di origine cordale che non strozza la notocorda.

Il gruppo destinato a dar origine ai *Pholidophoridae* si può pensare abbia iniziato la sua evoluzione alla fine del Triassico medio; nel Norico medio *Pholidorhynchodon* non aveva ancora determinato gli ultimi particolari nella competizione dello spazio tra Fr e Ro.

La grande variabilità dei caratteri intraspecifici in popolazioni coeve fa pensare che i *Pholidophorinae* costituiscono un gruppo che si trova in uno stadio evolutivo molto attivo.

Nella storia dei *Pholidophoridae* si possono distinguere tre fasi evolutive:

1. La prima fase doveva essere conclusa all'inizio del Triassico superiore, e doveva aver formato un gruppo di specie con la regione etmoidale che conservava la struttura primitiva e un corpo simile a quello di *Pholidophorus*, ma con pori sensori numerosi e piccoli.
2. Nella seconda fase si differenziano le ossa della regione etmoidale e si ritoccano alcuni particolari nella struttura del rimanente corpo. Tra i ritocchi si ricorda la riduzione del numero dei pori sensori, il raccorciamento delle ossa della faccia laterale e della copertura del neurocranio, la dentellatura del bordo posteriore delle ossa, l'assottigliamento delle ossa, la riduzione o la scomparsa della ganoina e la trasformazione dei tubuli in pit-lines.
3. Nella terza fase verificatasi dopo il Triassico, per selezione

naturale sono state eliminate le soluzioni di tipo *Pholidoctenus* e *Pholidorhynchodon*, allargando lo spazio per la evoluzione del tipo *Pholidophorus*. Lo studio sui recenti ritrovamenti bergamaschi permette di dimostrare che entro il gruppo dei *Pholidophorinae* ci sono stati almeno tre tipi di differenziazione del muso: quello di tipo *Pholidophorus*, (comprendente anche *Parapholidophorus* il cui muso era però più corto), quello di tipo *Pholidoctenus* con nasali contigui e quello di tipo *Pholidorhynchodon* con Ro munito di denti.

Tra i *Pholidophorinae*, *Pholidorhynchodon* conserva caratteri primitivi (come i pori sensori numerosi e piccoli e il Ro munito di denti) assieme a caratteri evoluti (come la parziale perdita della ganoina e la trasformazione di molti tuboli in pit-lines); *Pholidophorus latiusculus gervasuttii* presenta caratteri più evoluti (come l'assottigliamento dell'osso e della ganoina nel dermascheletro e le vertebre di tipo monospondilo). I *Pholidophoridae* alla fine del Triassico perdono le forme di tipo *Pholidoctenus* e *Pholidorhynchodon*. Perché le leggi della selezione hanno eliminato le due forme? Si può argomentare che in *Pholidorhynchodon* la robustezza del Ro munito di denti fosse un intralcio allo sviluppo della mobilità dei pezzi boccali alla quale sarebbero giunti i Teleostei. Con argomentazione ancora più debole si può osservare che *Pholidoctenus* aveva tutte le ossa del dermascheletro posteriormente munite di denticoli e quindi troppo specializzate. I Teleostei derivano, almeno nella massima parte, dai *Pholidophorinae* di tipo *Pholidophorus*. Tra i generi dei *Pholidophoridae* post triassici, dei *Leptolepidae* e dei Teleostei primitivi ci sono pesci con Mx lungo (come in *Pholidophorus*) e pesci con Mx corto (come in *Parapholidophorus*): però il Fr-Pa-Dpt dei *Leptolepidae* e dei Teleostei è più lungo anche del Fr-Pa-Dpt di *Pholidophorus*. Penso che nessuno di questi due generi possa essere considerato diretto antenato dei Teleostei; i quali potrebbero derivare da forme sconosciute presentanti caratteri intermedi tra quelli dei due generi. I progenitori dei Teleostei dovevano possedere anche una tendenza che è caratteristica in *Pholidoctenus*: staccare dal Pop il lobo anteriore. La parte principale del Pop di *Pholidoctenus* in seguito al distacco del lobo anteriore è molto simile al Pop dei Teleostei primitivi; la perdita successiva del lobo anteriore lascerà il vuoto nel quale apparirà il "Quadrato". A tutt'oggi è impossibile conoscere le vicissitudini alle quali sono andati incontro gli antenati triassici delle altre famiglie dei *Pholidophoriformes* e se tra essi qualche gruppetto si sia evoluto in modo da diventare compartecipe nella preparazione dei Teleostei.

**Riconoscimenti.**

Il dr. Mario Guerra mi ha consentito di lavorare con serenità nel Museo di Scienze Naturali di Bergamo ed é amichevolmente intervenuto traducendo in bella copia i miei appunti iconografici; il dr. Max Ulrichs del Museo di Stoccarda mi ha gentilmente classificato le Ammoniti: il dr. Donato Antonio Donofrio dell'Università di Innsbruck mi ha chiarito la stratigrafia della località di Seefeld.

**BIBLIOGRAFIA**

FRANCOIS Y., 1967 - Structures vertébrales des Actinoptérygiens. in *Problèmes Actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés)*, ed. C.N.R.S., Paris: 155-172.

GARDINER B.G., 1960 - A revision of certain actinopterygian and coelacanth fishes, chiefly from the Lower Lias. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.)* 4: 239-384.

GARDINER B.G., 1963 - Certain palaeoniscoid fishes and the evolution of the snout in actinopterygians. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Geol.)*, 8: 255-325.

GARDINER B.G., 1984 - The relationships of the Palaeoniscid fishes, a review based on new specimens of *Mimia* and *Moythomasia* from the Upper Devonian of Western Australia. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.)*, 37: 173-428.

GRIFFITH J. & PATTERSON C., 1963 - The structure and relationships of the Jurassic fish *Ichthyokentema purbeckensis*. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.)*, 8: 1-43.

LUALDI e TANNIOIA G., 1985 - Evidenza di un bacino norico eteropico alla Dolomia Principale in Val Menaggio (Co). *Rend. Soc. Geol. Ital., Roma*, VIII: 37-42.

NELSON G.J., 1969 - Infraorbital bones and their bearing on the phylogeny and geography of osteoglossomorph fishes. *Am. Mus. Novit.*, 2394: 1-37.

NELSON G.J., 1972 - Cephalic sensory canals, pit-lines and the classification of Esocoid fishes, with notes on Galaxiids and other Teleosts. *Am. Mus. Novit.*, 2492: 1-49.

NYBELIN O., 1966 - On certain Triassic and Liassic representatives of the family Pholidophoridae s.str.. *Bull. Br. Mus. nat.Hist. (Geol.)*, 11: 351-432.

NYBELIN O., 1974 - A revision of the Leptolepid Fishes. *Acta R. soc. scient. litt. gothoburg.*, (Zool.) 9: 1-202.

NYBELIN O., 1979 - Contribution to taxonomy and morphology of the genus *Elops* (Pisces, Teleostei). *Acta R. soc. scient. litt. gothoburg.*, 12: 1-37.

PATTERSON C., 1968 - The caudal skeleton in Lower Liassic pholidophorid fishes. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Geol.)*, 16: 201-239.

PATTERSON C., 1973 - Interrelationship of holosteans in *Interrelationship of Fishes. suppl.n.1 to Zool. Jour. Linn. Soc., London: 233-305.*

SCHAEFER B., 1972 - A Jurassic Fish from Antarctica. *Am. Mus. Novit.*, 2495: 1-17.

STENSIO E.A., 1947 - The sensory lines and dermal bones of the cheek in fishes and amphibians. *K. svenska Vetenskakad. Handl.*, (3) 22, 3: 1-195.

TAVERNE L., 1974 - L'ostéologie d'*Elops* Linnée, C. 1776 (Pisces Elopiformes) et son intérêt philogénétique. *Acc.Reg.Belg.Cl.sc.*, 8 (2) 61 (2).

TINTORI A. MUSCIO C. NARDON S., 1985 - The Triassic fossil fishes localities in Italy. *Riv. Ital. Paleont. Stratigr.*, 91: 197-210.

WENZ S., 1967 - Remarques sur les transformations des os dermiques du museau chez les Actinoptérigens in *Problèmes Actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés)*, ed. C.N. R.S., Paris: 8992.

WESTOLL T.S., 1937 - On the cheek bones in Teleostome Fishes. *Journal Anat.*, 72: 362-382.

WOODWARD A.S., 1941 - The Mesozoic Ganoiid Fishes of the genus *Pholidophorus*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (II) 8: 88-91.

ZAMBELLI R., 1975 - Note sui Pholidophoriformes: I. *Paraphophorus nybelini* gen.n.sp.n.. *Rend. Ist. Lomb. Sc. e Lett. (Scienze B)*, 109: 3-49.

ZAMBELLI R., 1978 - Note sui Pholidophoriformes: II. *Pholidoctenus serianus* gen.n.sp.n.. *Rend. Acc. Naz. XL, V, 3: 101-123.*

ZAMBELLI R., 1980a - Note sui Pholidophoriformes: III, *Pholidophorus gervasuttii* sp.n.. *Riv. Mus. civ. Sc. Nat. Bergamo, 1: 5-44.*

ZAMBELLI R., 1980b - Note sui Pholidophoriformes: IV contributo: *Pholidorhynchodon malzannii* gen. n. sp. n.. *Riv. Mus. civ.Sc. Nat. Bergamo, 2: 129-168.*

ZAMBELLI R., 1980c - Note sui Pholidophoriformes: V contributo: i Pholidophoridae dell'Alta Valvestino (Brescia, Italia). *Natura Bresc., Ann. Mus. civ. St. Nat., 17: 77-88.*

Indirizzo dell'Autore: Museo di Scienze Naturali "E. Caffi"  
Piazza Cittadella 10  
24100 BERGAMO