

GIOVANNI MERLA

---

INDOGRAMMATODON  
NUOVI DELL'ETIOPIA E DELLA SOMALIA  
E OSSERVAZIONI SULLA FILOGENESI DEL GRUPPO

---

*(Con 4 figure nel testo)*

---



PADOVA  
SOCIETÀ COOPERATIVA TIPOGRAFICA  
1949



---

*Memorie dell' Istituto Geologico dell' Università di Padova - Vol. XVI.*

---



## 1. - P R E M E S S A

Il nome di *Indogrammatodon* è stato introdotto nel 1937 da COX, con significato di sottogenere subordinato a *Grammatodon*, per comprendere le specie del gruppo *Grammatodon egertonianus* (STOL.) e *Grammatodon virgatus* (SOW.), ampiamente diffuse nel Giurese dei territori circostanti all'Oceano Indiano. Nella nota del 1937 COX elenca le specie che a quell'epoca riteneva andassero ascritte al nuovo sottogenere. Esse sono: 1. *Grammatodon (Indogrammatodon) virgatus* (J. DE C. SOW.); 2. *Gramm. (Ind.) egertonianus* (STOLICZKA); 3. *Gramm. (Ind.) irritans* (HENNIG); 4. *Gramm. (Ind.) Stockleyi* (COX). Accennava inoltre a due altre nuove specie del sottogenere, provenienti dal Giurese di Kachh (secondo la grafia di COX 1937), che sarebbero state descritte dall'autore in progresso di tempo. Non so se la illustrazione sia poi comparsa.

Oltre alle quattro specie elencate nel lavoro di COX 1937, ho notizia delle seguenti forme che vanno aggiunte alla lista degli *Indogrammatodon*. STEFANINI 1925, p. 173, tav. 3.1 fig. 8, descrive la varietà nuova *crebricostatus* dell'*Ind. egertonianus* (STOL.) del Giurese di Bihendula (Coll. BALL). Questa varietà è anche presente (MERLA 1938 p. 280 sgg.) nell'Oolite medio (Lusitaniano-Kimmeridgiano) del Tigrà; come pure ritengo sia rappresentata nel materiale raccolto in Somalia dalle missioni AGIP nell'Ogaden e nella Somalia meridionale.

Nel Tigrà (MERLA 1938 p. 283) e precisamente nel materiale proveniente dalla Piana di Dolò è presente un *Ind. sp. nov.* E' quello descritto qui come *Ind. subtilis* n. sp. (Lusitaniano - Kimmeridgiano).

Un *Grammatodon (Indogrammatodon) agipi* n. sp. è figurato e brevemente diagnosticato da VENZO (1944 - 45), come proveniente da Cud - Finagubi nella regione di Dolo, Oltregiuba sett. (Lat. 3° 55' Long. 41° 51' 30"), da strati riferibili secondo VENZO al Batoniano superiore. Nella nota dello stesso autore su questo Batoniano di Cud - Finagubi e Gillaptu (VENZO 1944), la lista della fauna comprende oltre all'*Ind. agipi* VENZO ora detto anche un *Ind. n. sp. aff. virgatus* SOW., che peraltro non è stato ancora pubblicato. Anche l'*Ind. agipi* VENZO, che appare notevolmente diverso dalle specie congeneri meglio note, si potrà più compiutamente interpretare soltanto quando se ne avrà una illustrazione meno sommaria.

Finalmente, altre due forme sono da aggiungere, finora non segnalate nemmeno in via di notizia preliminare. La prima è la varietà dell'*Ind. egertonianus* (STOL.) che credo di poter fondare su parte degli esemplari di *Indogrammatodon* del Tigrà (Piana di Dolò pars; Passo Sallat, Lusitaniano - Kimmeridgiano), e che ritrovo nel Kimmeridgiano di Monte Allaio, sia pure con qualche differenza.



La seconda è una specie nuova, *Indogrammatodon Migliorinii* n. sp., che sono lieto di dedicare allo studioso che ha diretto le missioni geologiche dell'AGIP in Somalia. Essa è fondata su una quarantina di esemplari raccolti nel 1939 a Monte Allaio, Oltregiuba, come parte di una faunetta kimmeridgiana. Forse è presente nelle arenarie sopracalcaree di Mata Arba (progressiva 96.8 sulla pista Dolo - El Uach; vedi descrizione della specie).

In complesso le seguenti forme tra specie e varietà possono ascriversi agli *Indogrammatodon*:

1. *Ind. agipi* VENZO. Oolite inferiore della Somalia meridionale (Batoniano sup. secondo VENZO 1944).
2. *Ind. Stockleyi* COX. Calloviano del Tanganika.
3. *Ind. virgatus* (J. DE C. SOW.). Dal Batoniano all'Oxfordiano (Divesiano) in India. In Africa, dall'Oolite inferiore (Batoniano sup. dell'Oltregiuba, secondo VENZO; forse nel Calloviano dell'Africa Orient. ex-germanica: COX 1937 p. 196) al Lusitaniano (Ogaden; vedi avanti).
4. *Ind. egertonianus* (STOL.). Dal Lusitaniano al Portlandiano, in India, Arabia, Africa Orientale. Questa distribuzione stratigrafica ampia, che ricavo da COX 1937, potrebbe forse ridursi alquanto attenendosi ad un concetto ristretto della specie, cioè escludendone le varietà, come *crebricostatus* STEF. COX, invece, cita questa in sinonimia della specie tipica. Personalmente, ritengo che si possa seguire ancora la classificazione di STEFANINI. Nel materiale che ho a disposizione, il tipico *egertonianus* è presente nel Lusitaniano o Kimmeridgiano (Ogaden).
5. *Ind. egertonianus* (STOL.) var. *crebricostatus* STEF. Oolite medio (Lusitaniano-Kimmeridgiano) del Tigrà (MERLA 1938) e della Somalia (materiale AGIP segnalato nella presente nota).
6. *Ind. egertonianus* (STOL.) var. *nova decoratus*. Oolite medio (Lusitaniano-Kimmeridgiano) del Tigrà (MERLA 1938).
7. *Ind. subtilis* n. sp. Oolite medio (Lusitaniano - Kimmeridgiano) del Tigrà (MERLA 1938).
8. *Ind. irritans* (HENNIC). Kimmeridgiano dell'Africa orientale ex - germanica (COX 1937).
9. *Ind. Migliorinii* n. sp. Kimmeridgiano del Monte Allaio (Somalia meridionale). Per terminare colla nomenclatura, il lettore osserverà che sia nel precedente lavoro del 1938, sia in questo, ho preferito indicare gli *Indogrammatodon* come genere a se stante, lasciando cadere la subordinazione a *Grammatodon*. Ciò snellisce la nomenclatura, e d'altra parte le differenze fra *Indogrammatodon* e *Grammatodon* non mi sembrano sensibilmente minori di quelle fra *Grammatodon*, *Beushausenia* o *Parallelodon*, tanto che sembra lecito trattare i quattro gruppi nominati come altrettanti generi di una sottofamiglia Parallelodontinae. Ma non intendo certo attribuire alla questione più importanza di quanto meriti.



## II. - DESCRIZIONE E SEGNALAZIONE DI NUOVO MATERIALE

### INDOGRAMMATODON VIRGATUS (Sow.)

La specie è bene illustrata e descritta in Cox 1937. Come caratteristiche diagnostiche assumeremo le coste acute ed abbastanza fitte, il contorno non troppo allungato, le valve non rigonfie nel senso dell'altezza, la regione anteriore alquanto dilatata e concava, l'area moderatamente alta. Il rapporto fra altezza e lunghezza (misurando questa dalla metà della commessura anteriore alla metà della posteriore) è di 0,66 circa nell'adulto.

Attribuisco al *virgatus* i seguenti pezzi delle collezioni dell'Istituto Geologico dell'Università di Firenze: IGF 4422, 4424, 4425, 4426, 4427, 4428 (raccolte ACIP 1938). Essi provengono da località dell'Ogaden lungo la pista da Gabredarre per Dagabur, dalla parte basale di quegli strati argilloso-calcarei che nell'elaborazione del materiale ACIP hanno ricevuto la denominazione inedita di « gruppo di Uarandab ». Tali strati sono intercalati fra strati con fossili callovo-oxfordiani e strati con fossili indicanti il Portlandiano; ed essi stessi contengono fossili lusitaniani alla base e kimmeridgiani nella parte superiore. E' quindi indubbio che il *virgatus* nell'Ogaden visse in alto fino al Lusitaniano.

### INDOGRAMMATODON SUBTILIS n. sp.

1938. MERLA, p. 283, *Indogrammatodon* n. sp.

*Olotipo*: IGF 4415 (una valva sinistra). Prov.: Piana di Dolò, Tigrà, da strati lusitaniani o kimmeridgiani. Coll. MERLA 1936.

Della stessa provenienza sono IGF 4416, 4417, 4418, 4419, 4420, 4421, che attribuisco alla medesima specie.

*Descrizione e rapporti*. Considero il *subtilis* strettamente affine al *virgatus*, che è talora contemporaneo, di solito più antico. Lo distinguo dal *virgatus* per il contorno più allungato: il rapporto altezza/lunghezza è di circa 0,60 (0,70 circa in *virgatus* giovane, 0,66 circa in *virgatus* adulto). Riferendo la lunghezza ad un'altezza fissa di 10 mm (vedi tavola dell'« analisi morfologica »), la lunghezza viene ad essere di 14 mm in *virgatus* giovane, 15 in *virgatus* adulto, 16,6 in *subtilis*. Le dimensioni assolute sono minori in *subtilis*: 30 mm di lunghezza nell'olotipo, di contro a 40 - 50 mm nel *virgatus*. Le valve sono assai poco rigonfie secondo l'altezza, quindi lo spessore della conchiglia è piccolo (17 mm (8,5×2), nell'olotipo). L'area è bassa (base di 26 mm e altezza di 2 mm, c. s.) e concava. Il piano dell'area forma un angolo decisamente ottuso col piano commessurale, così che gli umboni dovevano quasi toccarsi. L'umbone è più spostato anteriormente che in *virgatus*. In un esemplare (IGF 4419) lungo 25 mm, l'umbone è a 8 mm dall'estremità anteriore del cardine. Riferendo tutto (vedi l'« analisi morfologica ») a una lunghezza di 30 mm, abbiamo che l'umbone è già a 9,6 mm dall'estremità anteriore in *subtilis*, mentre è ancora a 12 mm in *virgatus*. La



cerniera, abbastanza ben visibile nell'olotipo, non differisce sensibilmente da quella di *virgatus* figurata in Cox 1937 (tav. 15 fig. 9). Anche l'ornamentazione è praticamente la stessa figurata per *virgatus* in Cox 1937 (tav. 15 fig. 8 a, b), cioè circa 20 coste acute e distanziate un po' irregolarmente nella valva sinistra, circa 30 c. s. nella v. destra. Nella regione dell'umbone della v. sinistra, lungo la carena, si notano alcune costicine minori intercalate, come avviene fino dalla regione anteriore nella v. destra. In questa, inoltre, verso la carena posteriore tutte le coste si fanno subeguali e più fini. *La valva destra è per l'ornamentazione più progredita della sinistra, e in ogni valva la regione posteriore è più progredita dell'anteriore*: questa è la conclusione che ci suggeriscono la presente specie e le altre congeneri, e che completa dal punto di vista della filogenesi del carattere il fatto già noto della diversità di ornamentazione delle due valve nelle specie per le quali Cox istituì la sezione *Indogrammatodon*.

#### INDOGRAMMATODON MIGLIORINII n. sp.

*Olotipo*. IGF 4457. Prov. Monte Allaio, Somalia meridionale (Lat. 4° 15' Long. 41° 18'), da strati kimmeridgiani. Coll. AGIP, 1939.

*Paratipi*. IGF 4458, 4459, 4460, 4461 (individui maturi). Inoltre IGF 4468, 4465, 4466, 4467, 4464, 4462, 4463, che riferisco alla stessa specie come individui immaturi, qui elencati in ordine di grandezza crescente, e quindi presumibilmente di età.

Attribuisco inoltre a questa bella specie un'altra ventina di esemplari, tutti della stessa località e provenienza.

*Descrizione e rapporti*. Ritengo che anche il *Migliorinii* appartenga, come più recente membro sicuramente databile, alla stirpe del *virgatus*. Il contorno è trapezoidale allungato. Il margine inferiore è acuto, subrettilineo e parallelo al margine cardinale. L'umbone non è molto spostato in avanti. Il margine anteriore, subrettilineo, sale abbastanza decisamente formando un angolo di circa 100° coll'inferiore. La carena posteriore è ben marcata. L'area è alta (base 35 mm, altezza 8 mm), pochissimo concava, e giace in un piano praticamente perpendicolare a quello commessurale, così che gli umboni distano circa il doppio dell'altezza dell'area. Le coste radiali sono a sezione acuta. Tipica è la regola dell'ornamentazione, che mostra meglio che in ogni specie congenere la progressività in ciascuna valva dall'avanti all'indietro e dalla valva sinistra alla destra. (1) Nella regione anteriore della valva sinistra si hanno coste forti e assai rade (circa 4 in 1 cm) ed i solchi tra le coste sono lisci. (2) La regione mediana ha coste un po' meno forti e più numerose (circa 5 in 1 cm). (3) Finalmente nella regione posteriore, che arriva fino alla carena sifonale, tra le coste c. s. compaiono 2-3 costicine minori. Questa fascia posteriore a costicine intercalate è molto ben visibile, e decisamente più sviluppata che non l'oscuro accenno di *Ind. subtilis*. La valva destra comincia allo stadio terminale della sinistra, cioè al (3). Segue nella porzione mediana lo stadio (4) in cui tutte le coste si fanno più fini, e si comincia a perdere la distinzione tra coste principali e secondarie. A questo punto si hanno in totale circa 10 coste in 1 cm. La regione posteriore mostra lo stadio (5): costicine uniformi e minute, in nu-



mero di 11-12 in 1 cm. Lo stadio (6) è presentato dall'area sifonale della valva destra, fra la carena sifonale e il lato posteriore dell'area cardinale: costicine uniformi ed esilissime (16 in 1 cm). Questa progressione di ornamenti determina una nettissima differenza nell'aspetto delle superfici delle valve, quale si può osservare bene osservando la conchiglia dal margine inferiore. Nella valva sinistra si può contare un numero di circa 18 coste radiali; nella destra tale conto è praticamente impossibile: soltanto nella metà anteriore si riescono ancora ad apprezzare una ventina di coste maggiori, poi segue, con una transizione abbastanza brusca, l'ornamentazione a costicine minute e uniformi. La gamma ornamentale del *Migliorinii* copre, ed accresce verso lo stadio finale, tutta quella spiegata dalle specie congeneri più affini (stirpi *virgatus* ed *egertonianus*). Infatti lo stadio (1) della valva sinistra è lo stadio meno progredito di *egertonianus* (vedi avanti).

Ecco alcuni indici per la forma della conchiglia matura. *Allungamento* (dato dalla lunghezza riferita ad un'altezza di 10 mm)=22 mm. *Spostamento dell'umbone in avanti* (dato dalla distanza dall'estremità anteriore riferita a una lunghezza di 30 mm)=10,5 mm. Le dimensioni assolute dell'olotipo sono: lunghezza (tra i punti di mezzo delle commessure ant. e post.; in quest'ultima il punto di mezzo coincide appr. coll'estremità della carena sifonale)=49 mm; altezza 28 mm; spessore 34 mm. Le valve sono legg. ineguali. La destra è più sviluppata in profondità, ed ha una curvatura verticale un po' diversa dalla v. sinistra, come mostra la tabella dell'« analisi morfologica ».

Osservando la serie degli individui immaturi, di cui il più piccolo (IGF 4468) ha una lunghezza di 13 mm per un'altezza di 11 mm, e il più grande (IGF 4463) di 34 per un'altezza di 24, si osservano le variazioni seguenti. (a) Il contorno è sensibilmente meno allungato nei giovani. Il rapporto altezza/lunghezza, che è di 0,57 nell'olotipo, varia da 0,84 nel più piccolo a 0,70 nel più grande dei giovani. (b) Il contorno è meno trapezoidale, per essere le commessure anteriore e posteriore meno oblique in avanti. Anzi, nel più piccolo tali commessure sono verticali, e passano con un decorso arrotondato alla commessura inferiore, anch'essa arrotondata. In complesso la conchiglia riproduce allora bene l'aspetto di una forma primitiva, presumibilmente progenitrice, quale *Parallelodon fallax* del Carbonifero (vedi lo schema filogenetico). (c) Il margine inferiore si mantiene arrotondato abbastanza a lungo (fino a IGF 4462). Questa circostanza, e il minore allungamento, riproducono allora abbastanza fedelmente le condizioni del *virgatus*. (d) L'area è dapprima listiforme, poi passa per stadi *subtilis* e *virgatus*. (e) L'ornamentazione è già come nell'adulto a partire dagli individui più piccoli che la mostrano in modo riconoscibile (IGF 4466). Ciò significa che le variazioni non sono una funzione della grandezza, come è del resto ovvio per il fatto che le zone differentemente ornate si succedono dall'avanti all'indietro e sono tagliate dalle linee di accrescimento.

Nelle arenarie silicee fini, grige ad alterazione rossa, della zona di Mata Arba, Oltregiuba sett.le (progressiva 96,8 della pista Dolò - El Uach), insieme con altri fossili di lamellibranchi marini, asterie ecc., è conservata un'impronta esterna di un *Indogrammatodon* (IGF 4597) che per quanto incompleta mostra indubbe somiglianze coll'*Ind. Migliorinii*. Si tratta di porzione della superficie di una valva sinistra, da circa la metà



fino alla regione sifonale. L'ornamentazione non si distingue da quella del *Migliorinii*. In particolare è da notare che la regione posteriore, che termina indietro alla carena sifonale, mostra già ben visibile lo stadio (3), mentre la porzione antistante è al (2). Questa è comunque una condizione decisamente progredita in confronto degli altri *Indogrammatodon*, nessuno dei quali, ch'io sappia, ha un chiaro stadio (3) nella valva sinistra (vedi accenno in *Ind. subtilis*).

La questione merita un cenno riguardante la stratigrafia, anche se il pezzo è troppo incompleto per fondarvi una determinazione specifica sicura. La località della progressiva 96,8 è quella che ha fornito i fossili di ambiente marino di cui parla DAINELLI (1943, vol. I p. 258 e vol. 2 pag. 587). Essa spetta alle cosiddette « arenarie di Merehan », che secondo DAINELLI (ibid. p. 587) iniziano nel Portlandiano o nell'Eocretaceo (nella carta DAINELLI 1943 sono indicate colla tinta del Giura alto). In VENZO (1944, p. 28) la suddetta località è livellata cogli strati di Gillaptu e Cud-Finagubi, e attribuita al Batoniano superiore. Così pure, in VENZO 1942-45 sono descritte due specie nuove di quella provenienza (*Tancredia Dainelli* VENZO e *Grammatodon* n. sp. aff. *concinnum* LYCETT non PHIL.) colla notazione stratigrafica di Batoniano superiore. Ritengo che tale attribuzione cronologica non sia valida, per le seguenti ragioni: (a) La faunetta di Mata Arba, secondo quanto mi è noto per le liste di VENZO e per materiale conservato a Firenze, è differente dalle faune di Gillaptu e Cud-Finagubi, e reca indizi di livelli sensibilmente superiori all'Oolite inferiore. Alla *Trigonia* (*Lyriodon*) *dainelli* VENZO var. *crassecostata* VENZO, citata a comune col Batoniano superiore di VENZO, non sembra prudente attribuire senz'altro il valore di fossile guida per la parte alta del Batoniano, poichè non è stata finora trovata che a Cud - Finagubi (e a Mata Arba: qui l'età è appunto in discussione). (b) Le arenarie di Mata Arba sono sovrastanti a un considerevole spessore di calcari che contengono forme indicanti il Lusitaniano, e che sono a loro volta sovrastanti agli strati di Gillaptu e Cud - Finagubi. Non sembra quindi che vi siano ragioni sufficienti per invecchiare fino all'Oolite inferiore le arenarie della località fossilifera di Mata Arba, che potrebbero essere all'incirca equivalenti al livello a *Indogrammatodon* di Monte Allaio cioè kimmeridgiane.

#### INDOGRAMMATODON EGERTONIANUS (Stol.)

Attribuisco alla specie tipica, come è figurato p. es. in Cox 1937 (tav. 15 fig. 11 a, b), due esemplari della collezione fiorentina, IGF 4455 e 4456. Essi fanno parte delle raccolte ACIP (1938 e 1937 rispettivamente), e provengono da località dell'Ogaden. Per quanto siano stati raccolti erratici, la loro provenienza è certamente da strati del gruppo di Uarandab, come indicano la fossilizzazione e le forme associate. L'età dei due esemplari è quindi lusitaniana o kimmeridgiana.

I caratteri diagnostici sono: il contorno allungato, con la regione ant. che tende a ridursi, anzichè ad espandersi come in *virgatus*; la posizione anteriore degli umboni; l'ornamentazione allo stadio (1) nella valva sinistra (lo stadio (2) vi è accennato nell'area sifonale), e allo stadio (3) nella valva destra.



INDOGRAMMATODON EGERTONIANUS var. CREBRICOSTATUS Stefanini

Ne ho 6 esemplari, che mi paiono abbastanza utilmente distinguibili dalla specie tipica, precisamente per i caratteri su cui STEFANINI fondò la varietà: contorno più raccorciato ed alato, cioè con regione posteriore più espansa e anteriore tendenzialmente ancora più ridotta; umbone leggermente più spostato in avanti; ornamentazione a coste più fitte, cioè più progredita. La valva sinistra è a uno stadio (2) circa, press'a poco corrispondente a quello di *virgatus* (v. sinistra). La valva destra arriva allo stadio (3), cioè alla comparsa di costicine minori tra le maggiori. Questo particolare si osserva nella regione posteriore della valva. Ho anche verificato il particolare che STEFANINI ricorda a proposito delle coste minori: esse appaiono in minor numero, in ciascun solco tra le maggiori, che in *egertonianus* tipico. La sezione delle coste, come nelle forme che attribuisco alla stirpe *egertonianus*, è arrotondata.

*Provenienza.* IGF 4448, 4450, piana di Dolò, Tigrà (Coll. MERLA 1936), da strati lusitaniani o kimmeridgiani. Questo materiale è citato in MERLA 1938 (p. 283). Riferii allora alla varietà *crebricostatus* tutti gli *Indogrammatodon* più grossi della località (i più piccoli furono allora citati come *Indogrammatodon* n. sp., ora *Ind. subtilis* n. sp.). In seguito però ho preferito dare una consistenza nella nomenclatura alle differenze a cui pur feci accenno nel lavoro citato (p. 288), e separare quindi da *crebricostatus* la maggior parte di quegli *Indogrammatodon* più grossi, che compaiono ora descritti come la nuova varietà *decoratus* dell'*egertonianus*.

IGF 4451, 4453, 4454. Coll. AGIP, Ogaden, 1938. Da strati del gruppo di Uarandab, di età lusitaniana (o kimmeridgiana). Insieme con i tre pezzi elencati è stato raccolto *Ind. virgatus* (IGF 4425, e 4422). Un'età certamente lusitaniana per il *virgatus* dell'Uarandab è peraltro attestata da IGF 4424, che è stato sicuramente raccolto nella parte basale dell'Uarandab, insieme con *Nucula cuneiformis*. Una simile conferma manca invece per i tre *crebricostatus*, la cui età resta quindi incerta entro i limiti suddetti.

IGF 4452, coll. AGIP, Oltregiuba, 1939, progressiva km. 69,5 della pista Bogolmagnò - Filtu, da strati del Lusitaniano a Kimmeridgiano.

INDOGRAMMATODON EGERTONIANUS var. nova DECORATUS

1938. MERLA, p. 283, 288, *Indogrammatodon egertonianus* var. *crebricostatus* STEF.  
(pars)

» » p. 284, *Indogrammatodon egertonianus* (STOL.)

*Olotipo.* IGF 4429. Prov.: piana di Dolò, Tigrà (coll. MERLA 1936), da strati lusitaniani o kimmeridgiani.

Anche il seguente materiale è a parer mio da ascriversi al *decoratus*. IGF 4430, 4431 ecc. fino a 4441, 4445, 4446, 4447, 4449, della stessa località dell'olotipo. IGF



4442, 4443, 4444, da Passo Sallat, Tigrai (coll. MERLA 1936), da strati lusitaniani o kimmeridgiani (più probabilm. kimmeridgiani). Gli *Indogrammatodon* di Passo Sallat sono stati elencati nel 1938 (MERLA) come *Ind. egertonianus* senza specificazione di varietà.

*Descrizione e rapporti.* Contorno allungato come nella specie tipica (vedi le figure in STEFANINI 1925, tav. 31, fig. 6 a, b, c, e COX 1937, tav. 15, fig. 10, 11). Umbone assai spostato in avanti. La porzione anteriore è assai ridotta e rigonfia, e forma come una punta; il margine anteriore, corto e obliquo, sfuma impercettibilmente nel margine inferiore. Le valve sono fortemente rigonfie. L'area è alta; a differenza del *Migliorinii* è concava e forma un angolo assai aperto col piano commessurale, in modo che gli umboni sono abbastanza ravvicinati, distando non più dell'altezza dell'area di una valva singola. Il margine inferiore è subarrotondato (con variazioni secondo gli esemplari, da una condizione subrettilinea a una arrotondata). La carena sifonale tende a obliterarsi (diff. da *virgatus*-*Migliorinii*). Le coste sono, come nell'*egertonianus* tipico, a sezione arrotondata. L'ornamentazione è poco rilevata e tende a sfumare; essa è allo stadio (2) nella valva sinistra, e raggiunge il (4) nella porzione posteriore della v. destra. In complesso, quindi, è più avanzata che in *egertonianus* tipico, come si rileva a prima vista dal numero maggiore delle coste, specialmente nella valva sinistra, che non porta praticamente mai le poche e grosse coste di quello.

I seguenti indici si riferiscono, come al solito, alla forma generale. *Allungamento* = 20 mm. *Spostamento dell'umbone in avanti* = 7 mm. Le dimensioni assolute sono (olotipo): lunghezza 47 mm; altezza 30 mm; spessore 34 mm. Le valve sono legg. ineguali, essendo la destra un po' più arcuata nel senso dell'altezza e con umbone più grosso e più sporgente.

Dal Monte Allaio (stesso livello di *Ind. Migliorinii*) provengono alcuni esemplari (IGF 4598 - 4602) che mi sembrano assimilabili alla var. *decoratus* del Tigrai. Qualche differenza è rilevabile nella estremità anteriore più appuntita, nella linea cardinale più corta, nel margine inf. più arcuato. Il contorno di IGF 4598, che è l'esemplare che più si discosta da quelli del Tigrai, è figurato nello schema filogenetico.

### III. - CONSIDERAZIONI SULLA FILOGENESI

Le osservazioni che seguono vanno precedute dalla lettura delle note pubblicate da ARKELL sugli Arcidi giuresi (ARKELL 1930). Divideremo dunque il gruppo (famiglia) degli Arcidae in due sottogruppi, o sottofamiglie, degli Arcinae, con *Eonavicula*, *Navicula* (= *Byssosarca*), *Barbatia* ecc. e dei Parallelodontinae, con *Parallelodon*, *Beushausenia*, *Grammatodon*, *Indogrammatodon* ecc. Le due sottofamiglie, distinte già in tempi pre-carboniferi, si sono date in certo modo il cambio durante il Mesozoico: infatti i Parallelodontinae si estinguono praticamente alla fine del Cretaceo, mentre da quell'epoca prosperano gli Arcinae. La cerniera serve da elemento diagnostico, poichè gli Arcinae vanno costruendo una tipica dentizione tassodonte a denticoli numerosi e



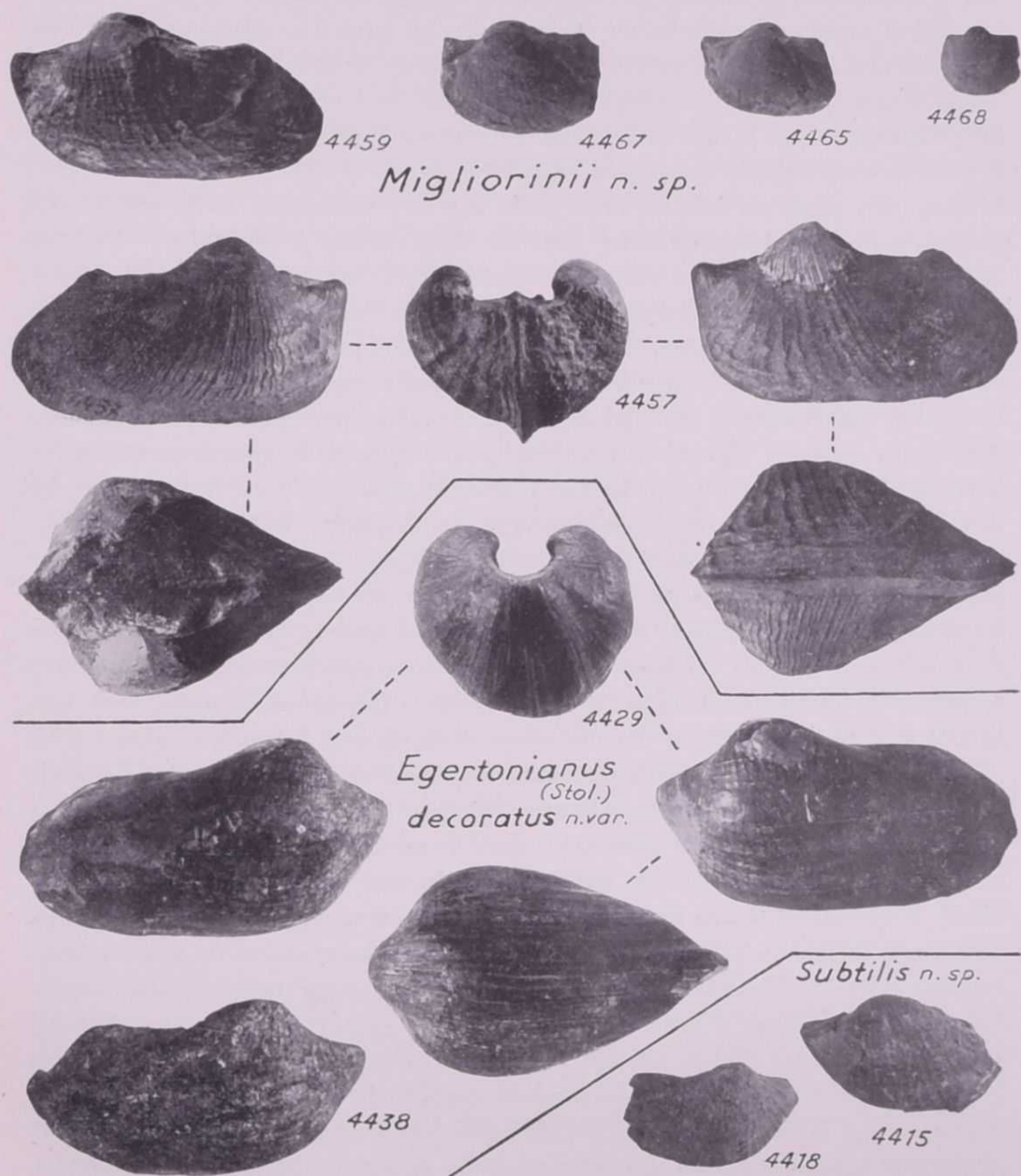


FIG. 1. - *Indogrammatodon* nuovi della Somalia e del Tigray. Grand. nat. I numeri si riferiscono all'inventario I. G. F. (Istituto Geologico di Firenze). 4457 ha l'umbone della v. sinistra restaurato; 4429 e 4415 sono stati restaurati nella regione sifonale e anteriore (parti chiare). Provenienza: 4457-4468 Monte Allaio, Somalia merid., Kimmeridgiano; 4429, 4438, Dolo, Tigray, Lusitaniano o Kimmeridgiano; 4415, 4418 della stessa località e livello.



divergenti in fuori, e piastra cardinale sottile, che diventa assolutamente predominante dalla fine del Mesozoico; mentre i *Parallelodontinae* hanno già nelle forme più antiche una dentizione stabile sul tipo di *Parallelodon rugosus*, cioè alcuni lunghi denti subparalleli al margine posteriormente all'umbone, e altri (da tre a sette) piccoli e obliqui lateralmente e in fuori davanti all'umbone. Nei cenni descrittivi che precedono ho sempre ommesso di parlare del cardine, perchè le mie osservazioni sulle varie specie di *Indogrammatodon* mi hanno in ogni caso confermato la grande stabilità della cerniera in tutta la sottofamiglia, così che essa non serve per distinzioni sistematiche minori. Di contro alla differenza della cerniera, sta la notevole somiglianza nella costruzione generale della conchiglia, arciforme, nelle due sottofamiglie. E non solo vi è questa somiglianza generale, ma vi è anche una assai interessante ripetizione di tendenze. Infatti ritroviamo rispettivamente in *Navicula* e *Barbatia* i due tipi alato e non alato di ARKELL, cioè la conformazione di *Parallelodon* da una parte e *Beushausenia*, *Grammatodon*, *Indogrammatodon* dall'altra. In *Parallelodon* (vedi lo schema filogenetico) la massima lunghezza è in corrispondenza della linea cardinale, la cui estremità posteriore forma un'aletta separata a mezzo di un'insenatura dalla commessura postero-inferiore. Questa è anche la condizione, nell'altra sottofamiglia, di molte *Navicula*. Invece *Beushausenia* ecc. (come pure, nell'altra sottofamiglia, *Barbatia* e anche *Eonavicula*) non ha aletta all'estremità posteriore del cardine, e misura la sua maggior lunghezza all'estremità della carena sifonale (margine postero-inferiore). Il fatto che la condizione non alata e alata ci sono offerte rispettivamente da *Eonavicula* e *Navicula* dimostra che la seconda condizione è derivata; come suggerirebbe del resto anche una seriazione puramente morfologica, e come conferma la successione dalle forme più antiche a quelle più recenti nei *Parallelodontinae* durante il Paleozoico.

Un altro parallelismo interessante nelle due sottofamiglie è dato dalla condizione del margine ventrale, che può essere incavato o integro a seconda della presenza o meno di un tratto beante lungo la commessura palleale per la uscita del bisso. Fra gli *Arcinae* hanno la condizione integra *Anadara*, *Cucullaea* e a quanto sembra alcune *Eonavicula*; la condizione beante *Barbatia*, *Navicula*. Allo stesso modo, fra i *Parallelodontinae*, hanno la prima condizione *Grammatodon* e *Indogrammatodon*, la seconda *Beushausenia* e *Parallelodon*. La prima condizione è morfologicamente primitiva e cronologicamente più antica. Siamo in presenza di chiari esempi di parallelismi evolutivi (vedi, p. es., COLOSI 1935 p. 106 sgg.) per effetto dei quali nei due ceppi in cui una popolazione primitiva si è venuta smistando a causa della divergenza in un carattere (in questo caso la cerniera) vengono via via insorgendo le stesse modificazioni di quegli altri caratteri che sono passati, a un comune stadio primitivo, dal patrimonio della popolazione progenitrice al patrimonio dei due ceppi in cui essa si è differenziata. Chiamando A, B, C, D ecc. i vari caratteri o « unità morfologiche » (ciascuno dei quali può presentarsi in una serie di modificazioni A<sub>1</sub> A<sub>2</sub> A<sub>3</sub> A<sub>4</sub> A<sub>5</sub> ecc.) lo schema generale del fenomeno sarebbe: dalla popolazione progenitrice, poniamo, A<sub>2</sub> B<sub>3</sub> C<sub>3</sub> si smistano due ceppi per effetto di una differenziazione di C che dà luogo alle due unità morfologiche nuove D ed E. La popolazione non è più ora sistematicamente indifferenziata, ma sarà ripartita in due entità sistematiche designabili con gli schemi A<sub>2</sub> B<sub>3</sub> D<sub>1</sub>, e A<sub>2</sub> B<sub>3</sub> E<sub>1</sub>. Successivamente troviamo che le modificazioni delle due stirpi figlie sono, p. es.:



A<sub>2</sub> B<sub>5</sub> D<sub>2</sub>

A<sub>3</sub> B<sub>5</sub> D<sub>2</sub>

A<sub>3</sub> B<sub>6</sub> D<sub>2</sub>

A<sub>3</sub> B<sub>6</sub> E<sub>1</sub>

A<sub>3</sub> B<sub>6</sub> E<sub>2</sub>

A<sub>4</sub> B<sub>6</sub> E<sub>3</sub> ecc.

in cui il fenomeno del parallelismo evolutivo è espresso dall'insorgere degli stessi caratteri A<sub>3</sub> e B<sub>6</sub> in due stirpi la cui più prossima popolazione progenitrice non li possedeva. A questo schema descrittivo, che è certo generalissimo nell'evoluzione degli organismi, si potranno applicare delle interpretazioni che oggi sembrano restringersi a due modi: la spiegazione selezionistica e quella ortogenetica. Ho discusso con qualche particolare la questione in altro lavoro in corso di pubblicazione (MERLA, *I Leptobos italiani*, presentato nel giugno 1948 alla redazione della *Palaeontographia Italica*, Pisa). Qui basterà richiamarci ad alcuni principi generali. Intanto si può premettere, come condizione di partenza a cui applicare, secondo le opinioni, l'una o l'altra interpretazione, che le varie possibili modificazioni di una singola unità morfologica sembrano essere sostanzialmente comandate e in fin dei conti limitate dalla costituzione del patrimonio genomico che governa quell'unità, in modo che anche seguendo il punto di vista selezionistico si potrebbe dire con SWINNERTON (1947 p. 207) che «gryphaeoid shells occur.... throughout the Jurassic and Cretaceous rocks. These latter forms probably arose independently from *Ostrea*. Because they inherited the same potentialities from that stock they followed the same lines of unfolding.... The disappearance of gryphaeoid forms at the close of the Cretaceous suggests that these potentialities had by that time become eliminated from the *Ostrea* radical stock». Le possibilità di mutazione erano ad ogni livello probabilmente ben definite, come farebbe pensare in linea teorica la struttura probabilmente molecolare dei genidi, ed in linea di fatto il ripetersi frequentissimo di relativamente poche modificazioni di una determinata struttura, che si ritrovano, talora con grande fedeltà di particolari anche minuti, in gruppi sistematici indipendenti. Sempre in tema di presentazione formale del fenomeno filogenetico, indipendentemente dalla discussione delle cause e dei meccanismi, possiamo aggiungere come generalizzazione di amplissima portata che le modificazioni di una stessa unità morfologica, che abbiamo dianzi rappresentato con la notazione A<sub>1, 2, 3</sub> ecc., sono di regola progressive (vedi tabella dell'analisi morfologica). In complesso, si possono formulare le seguenti tre regole che emergono dal modo di successione delle forme genealogicamente distribuite: (1) indipendenza delle unità morfologiche, (2) ortoevoluzione, (3) parallelismo evolutivo. Anche (2) e (3) si riferiscono essenzialmente ai singoli caratteri, e soltanto secondariamente e indirettamente alle specie.

Accennando alla questione riguardante il meccanismo dello schema formale di cui ho parlato, osserverò che ovviamente ortoevoluzione non significa ortogenesi, così che una volta accertato il primo processo, il secondo va provato a parte. E' stato detto (p. es. HUXLEY 1948 p. 38) che i fatti paleontologici non possono di per sé dimostrare questo o quello dei meccanismi evolutivi, la cui ricerca è materia di pertinenza del biologo. Anche se questa conclusione si possa accettare, resta sempre vero che i modi di sviluppo nel tempo delle varie stirpi come ci sono presentati dallo studio dei fossili rappresentano un criterio di prova a cui necessariamente i meccanismi escogitati dai biologi debbono



essere sottoposti. Ora, non credo si possa ritenere per dimostrato che il vaglio esercitato col criterio paleontologico sulla interpretazione selezionistica e su quella ortogenetica sia inefficace, in quanto sia l'una che l'altra possano spiegare ugualmente bene i modi di successione e i rapporti genealogici delle forme fossili. Personalmente, mi sembra che molto ci si possa aspettare, per un miglior chiarimento della questione, da minute analisi di successioni filogenetiche, non molto abbondanti finora in paragone dell'enorme quantità di dati accumulati dalla paleontologia descrittiva e stratigrafica. Mi sembra, inoltre, che quanto si sa circa i fatti di ortoevoluzione e di parallelismo evolutivo fornisca buoni motivi per seriamente domandarsi se l'ortogenesi non abbia concorso in misura larghissima alla evoluzione naturale degli organismi. Il meccanismo ortogenetico di una « bioserie » (vedi oltre) consisterebbe nella comparsa di serie di mutazioni orientate per lo meno statisticamente nei genidi che hanno il loro effetto principale sul carattere considerato. A questo meccanismo si potrebbero poi assimilare fatti del genere dell'allometria di HUXLEY (1932; vedi p. es. fig. 10 ecc.; 1936), in quanto pertinenti ad una categoria di modificazioni del soma che si sviluppano per un determinismo interno senza che la selezione sia dovuta intervenire per integrarle pezzo a pezzo.

Ho cercato di presentare l'evoluzione della conchiglia dei *Parallelodontinae*, e in particolare di *Indogrammatodon*, mediante la tabella della loro analisi morfologica. Mi pare che si possa considerare quella evoluzione, che si è svolta per un periodo dell'ordine di grandezza di 150 milioni di anni (vedi schema filogenetico) ossia per un analogo numero di generazioni, come dovuta all'ortoevoluzione (se ortogenetica oppure ortoselettiva è una questione distinta) di un ristretto numero di unità morfologiche, le quali, con un certo grado di reciproca indipendenza, governano la forma e l'ornamentazione della conchiglia. Ho considerato le seguenti: A allungamento, B spostamento dell'umbone in avanti, C ornamentazione, D sezione delle coste, E area ligamentare, F curvatura verticale, G margine ventrale. Ciascuna unità si presenta nel tempo sotto una serie di stadi che si succedono con una norma ortoevolutiva.

A. - Allungamento della conchiglia. - Lo possiamo esprimere coi mm di lunghezza riferiti ad un'altezza fissa convenzionale di 10 mm. Ciò consente di presentare graficamente il fenomeno; ma equivale all'espressione mediante il rapporto fra altezza e lunghezza (vedi parte descrittiva). Che la trasformazione sia proceduta da forme a basso allungamento a forme con allungamento elevato è dimostrato: (a) dal modificarsi del carattere in tal senso durante l'ontogenesi, (b) dalla successione nel tempo lungo le varie stirpi: statisticamente le forme allungate sono di comparsa tardiva sia in *Beushasenia* che in *Parallelodon*, *Grammatodon*, *Indogrammatodon*, e in nessuna di queste quattro stirpi siamo obbligati a far discendere forme a basso allungamento da forme ad alto allungamento. L'allungamento è sensibilmente indipendente da:

B. - Spostamento dell'umbone in avanti. - Anche per B ho scelto un'espressione che consentisse una presentazione grafica (distanza dell'umbone dall'estremità ant. riferita ad una lunghezza fissa convenzionale di 30 mm). Per la direzione ortoevolutiva di B valgono le stesse ragioni che per A. L'indipendenza di A e B è indicata dal fatto che una maggiore progressione di una può essere accompagnata da



una minore progressione dell'altra unità (cfr. le varie specie di *Beushausenia*; *Parallelodon* è nel suo complesso più progredito di *Beushausenia* per B, meno progredito per A). E' ben possibile che l'ortoevoluzione di A e B sia governata, per ciascuna unità singolarmente, da qualche legge di allometria piuttosto che dall'insorgere di una catena di mutazioni a effetto morfologicamente seriato nei complessi genomici che hanno il loro effetto principale sulla forma della conchiglia.

C. - Ornamentazione. - Il carattere di progressività da  $C_1$  a  $C_6$  è dimostrato: (a) dal fatto che  $C_6$  si trova nell'area sifonale, la quale sappiamo essere sovente sede di modificazioni progressive (es. *Protocardia* ecc.). Durante l'ontogenesi sembra anzi che compaia per prima una condizione progredita (5 o 6) sia nell'area sifonale che sulla superficie della valva presso l'umbone. Osservando p. es. il pezzo IGF 4464 (*Indogrammatodon Migliorinii* immaturo, alla lunghezza di mm 27) si vedono gli umboni, come la parte umbonale dell'area sifonale, coperti da costicine strettamente addossate le une alle altre. Mentre questa condizione di attiva e fitta produzione di costicine è mantenuta dal pallio sifonale durante tutto l'accrescimento, le costicine si diradano ben presto nel restante pallio, ed in misura maggiore nelle porzioni via via anteriori, di modo che si ricade nella formazione di coste distanziate. Sarebbe qualcosa di analogo a quanto ci mostra lo sviluppo del raddosoma in *Dicranograptus*, che dapprima (nella porzione più vicina alla sicula, di più precoce formazione) mostra la condizione a due stipi addossati (stadio *Diplograptus*, evoluto) e più tardi la condizione a stipi separati e divergenti (stadio *Dichograptus*, primitivo); o a quanto ci mostrano gli ultimi metameri formati nei Trilobiti, spesso più primitivi. Non sempre cioè quello che nell'ontogenesi è tardivo è anche filogeneticamente più evoluto. (b) Dalla comparsa tardiva delle condizioni  $C_{4-6}$  rispetto alle condizioni  $C_{1-3}$  nel tempo (*Ind. Migliorinii*, *decoratus*, rispetto a *virgatus*, *egertonianus*). Lo sviluppo di C riguarda in particolare gli *Indogrammatodon*, non gli altri membri della sottofamiglia; e può aver richiesto una durata dell'ordine di 20 milioni di anni. Non mi pare che esso possa attribuirsi a fatti di allometria ma che richieda piuttosto l'insorgere di mutazioni successive.

D. - Sezione delle coste. - Ho rappresentato l'evoluzione di questo carattere come procedente da una condizione in cui la costa ha sezione arrotondata ad una a sezione acuta. Non sono peraltro sicuro che la prima sia veramente uno stadio primitivo della seconda. Potrebbe trattarsi, invece, di due condizioni alternative e divergenti, di cui la prima sarebbe propria della stirpe *egertonianus* - *decoratus*, la seconda della stirpe *virgatus* - *Migliorinii*. L'ipotesi che ho seguito è suggerita dall'essere le prime coste rade nella parte anteriore della valva sinistra in *Ind. Migliorinii* (stadio 1) larghe e più arrotondate. Le coste arrotondate sono anche le prime ad apparire nel tempo (*Ind. Stockleyi*), ma questo argomento ha poco valore, perchè molto probabilmente *Stockleyi* è fuori della linea di discendenza a cui spettano le forme a coste acute.

E. - Area ligamentare. - La direzione della serie ortoevolutiva è chiaramente indicata dallo sviluppo ontogenetico di *Ind. Migliorinii*, e dal senso di successione in tutte le stirpi, in cui non troveremmo da collegare forme ad area bassa con ascendenti ad area decisamente più alta.



FIG. 2. - Analisi morfologica della conchiglia di *Indogrammatodon*. Sono state distinte alcune « unità morfologiche » (A - G), o caratteri a variazione più o meno indipendente nelle varie forme del gruppo sistematico. Di ciascuna è indicata la presumibile evoluzione nel tempo, o filogenesi (« filogenesi dell'unità morfologica » è termine equivalente a « bioserie » di SWINNERTON).







Una possibile eccezione a questa regola esiste. E' infatti concepibile che *Indogrammatodon subtilis* discenda da forme tipo *virgatus* o un po' più primitive, che siano andate progredendo per il maggiore allungamento della conchiglia e per l'ornamentazione. Ho detto « un po' più primitive » perchè l'area di *subtilis* è più bassa di quella di *virgatus*, cioè più primitiva secondo il nostro concetto. Se allora si vuole che la regola della progressività sia rigidamente rispettata, bisognerà ricollegare il *subtilis* un po' più in basso dello stadio *virgatus*. Ma non conosco nessun altro motivo che confermi una derivazione da un pre-*virgatus*, e ritengo quindi perfettamente possibile che la derivazione sia avvenuta precisamente da *virgatus*, con un leggero regresso per l'area, e un progresso per l'ornamentazione e la forma della conchiglia. Siccome poi le dimensioni assolute sono un po' minori in *subtilis*, potrebbe ben essere che lo sviluppo dell'area in altezza sia legato da qualche rapporto con le variazioni di dimensione. Anche le dimensioni vanno, grosso modo, crescendo lungo le stirpi. D'altra parte è perfettamente compatibile con una validità statistica del tutto soddisfacente della regola della progressività l'esistenza di un certo numero di eccezioni; né certi casi potrebbero apparire come eccezioni se una regola non vi fosse. Quello che si deve evitare, nel controllare la regola e nello stabilire il senso delle variazioni, è unicamente il circolo vizioso, in quanto il senso ortoevolutivo deve essere dimostrato da stadi di una catena genealogica reale, che non va ovviamente costruita soltanto o prevalentemente col criterio di rispettare la regola di progressività.

F. - Curvatura verticale. - Come sopra.

G. - Margine ventrale. - La condizione beante è manifestamente successiva alla condizione serrata. Non abbiamo casi in cui si debba ammettere la successione inversa. In alcuni casi (*Parallelodon*, *Navicula*) una condizione beante marcata si accompagna ad un'età relativamente tarda nella stirpe.

La presentazione dei fatti morfologici ora esposta consente di configurare la condizione strutturale delle varie forme per mezzo di diagrammi che diano lo stadio raggiunto in ciascuna unità morfologica, sull'esempio di SWINNERTON (1947 p. 369 ecc.). Poichè in tutto il gruppo di cui ci stiamo occupando le divergenze sono ben poche di contro ai parallelismi, ne consegue che la varietà sistematica delle conchiglie è ottenuta principalmente mediante la diversa velocità di trasformazione in ciascuna serie (vedi tabella dei diagrammi morfologici). Come è caso generale, una stessa forma può essere progredita più di un'altra per un'unità morfologica, meno per un'altra unità (come accade ad *Indogrammatodon* in confronto di *Beushausenia* e *Parallelodon*, *Grammotodon*, invece, resta genericamente primitivo). Poichè nella storia generale delle stirpi il senso di ciascuna serie ortoevolutiva non presenta eccezioni, i diagrammi consentono anche di apprezzare facilmente quali sono le discendenze probabili e quali le improbabili: per es. *Migliorinii* e *subtilis* da *virgatus*; *decoratus* da *egertonianus* (vedi SWINNERTON 1921, 1947 p. 151 ecc.). Un'apparente eccezione alla progressività delle modificazioni potrebbe essere suggerita dal diagramma di *Migliorinii* adulto a confronto con quello degli individui immaturi che ho ascritto alla stessa specie: il primo ha  $D_{1-2}$  nella valva sinistra, i secondi già  $D_2$ . Il fatto si spiega bene ricordando quanto si è detto



a proposito della successione ontogenetica in C. Del resto la seriazione  $D_{1-2-3}$  non è sicura, come sappiamo, e allora l'eccezione non sussiste in nessun caso.

Le stirpi si possono differenziare anche per un carattere parallelo, ma che si arresta in una linea o gruppo di linee di discendenza ad un determinato stadio, evidentemente dimostratosi di equilibrio particolarmente stabile; mentre in altre linee lo stesso carattere segue un'evoluzione più dispiegata. Per es., è probabile che la cerniera, assai stabile, di tutti i *Parallelodontinae* non sia che uno stadio alquanto primitivo nella stessa serie di cambiamenti attraversati dalla cerniera degli *Arcinae*. Si vedano a questo proposito la cerniera, per quanto se ne conosce, delle bissoarche del *Magnesian Limestone*, e le osservazioni di ARKELL 1930.

Il modo di presentare i fatti seguito in questa nota mi sembra offrire, in ogni caso, dei vantaggi pratici, in quanto semplifica le descrizioni e rende perspicui i rapporti. Consente esso anche dei vantaggi di ordine teorico? Forse sì, se si pone mente a due circostanze. In primo luogo, esso sembra mettere nella giusta luce un fatto assai interessante e di portata generale: la costituzione, per dir così, particellare della consistenza morfologica delle singole unità sistematiche, la quale costituzione suggerisce un confronto, di cui da molte parti si sente oggi l'opportunità, con i fatti della genetica sperimentale e citologica. Le parti integranti delle strutture, filogeneticamente seriate, diventano così più facilmente riconoscibili, ed acquistano un risalto maggiore. Incidentalmente, la filogenesi dei caratteri o « unità morfologiche » (filogenesi che corrisponde alla « bioserie » secondo la terminologia di SWINNERTON 1947 p. 362 sgg., ecc.) è spessissimo documentata con una gradualità di passaggi più che soddisfacente, poichè il fenomeno dei parallelismi evolutivi permette di supplire alle lacune paleontologiche di una stirpe con i documenti di altre; mentre le filogenesi delle specie sono quanto mai imperfette, poichè la soppressione durante la fossilizzazione, sempre severissima, è probabilmente una barriera ben difficilmente superabile per le popolazioni interfeconde piccole, forse per l'appunto le più variabili, perchè in esse pare che dovessero essere più sollecitate la diffusione e sostituzione degli alleli, sia per ripetute mutazioni, sia per selezione o per effetto di soppressioni casuali. Più stabili sarebbero state invece proprio le popolazioni a maggior probabilità di fossilizzazione perchè più numerose.

In secondo luogo, la ricostruzione delle bioserie, di cui spessissimo emerge il carattere ortoevolutivo e parallelo, anche in particolari di cui non si riesce ad apprezzare l'importanza ai fini selettivi, con salti spesso insignificanti fra uno stadio e l'altro, e con una lentezza talora estrema di svolgimento, fornisce a mio avviso una quantità, non di prove se vogliamo, ma di indizi cumulativi in favore della natura frequentemente o sostanzialmente ortogenetica delle bioserie. Questa ortogenesi si potrà poi attribuire a mutazioni orientate e ricorrenti nei genidi che hanno il loro effetto principale sul carattere in questione, oppure a fatti del genere dell'allometria, in cui l'effetto somatico di quei genidi varierebbe, pur senza mutazioni loro, col mutare di altri genidi che hanno effetto principale su un altro carattere (vedansi applicazioni alla filogenesi in SHULL 1936 p. 242 sgg., SIMPSON 1947 p. 4 sgg.).



Certamente, il metodo dell'analisi delle bioserie si presta a critiche, in quanto ha un inevitabile carattere di approssimazione e di artificialità, e rischia spesso il circolo vizioso nella sua parte che riguarda l'unidirezionalità delle modificazioni successive. Ma questi inconvenienti mi sembrano rappresentare piuttosto motivi di cautela che argomenti d'infondatezza. Il metodo in sè stesso appare come un mezzo appropriato per utilizzare la congerie di dati a disposizione dei paleontologi ai fini di un controllo storico dei meccanismi elaborati dai biologi, orientati oggi di massima verso un neo-darwinismo.

E' ben vero che la storia delle serie ortoevolutive e parallele si può raccontare anche usando il linguaggio dell'ortoselezione: e dico questo senza alcuna intenzione derogatoria. Ma il vantaggio selettivo delle singole tappe, per cui comparirebbe una unidirezionalità nella bioserie che non esisterebbe nelle mutazioni, si trova spesso piuttosto presupposto che mostrato plausibile; ed il presentarsi di serie ortoevolutive e parallele, se è una conseguenza necessaria del meccanismo ortogenetico, non mi pare accordarsi altrettanto bene con quello selettivo.

Anche i fatti di allometria si possono addurre, come è stato fatto, per eliminare alcune difficoltà della selezione e spiegare certe bioserie di utilità non apparente o addirittura, secondo opinioni ripetutamente espresse, dannose in certi stadi finali. Non penso ad ogni modo che esistano prove indiscutibili nè per l'ortogenesi, nè per l'ortoselezione: ma soltanto dei complessi di indizi a favore dell'una e dell'altra opinione, e di questi sono portato a dar maggior peso a quelli indicanti un determinismo interno. Mi sembra poi che approfondite ricerche sulle bioserie, condotte associando il punto di vista del biologo ai controlli e alle informazioni del paleontologo, possano gettare molta luce sul problema. I controlli e le informazioni potranno dimostrare (cosa che non mi pare ancora verificata) la piena sufficienza del meccanismo selezionistico; oppure potranno completare le conoscenze sul meccanismo dell'evoluzione naturale rendendo verosimile l'esistenza di serie orientate di mutazioni. E' superfluo avvertire che ho sempre parlato delle bioserie, cioè delle variazioni seriate di caratteri singoli, senza voler estendere alla filogenesi delle specie le ipotesi circa una natura ortogenetica di quelle. L'adeguamento costante degli organismi alle incessantemente variabili necessità ambientali sembra poter ricevere una spiegazione naturale soltanto ammettendo una scelta dall'esterno (che non sarebbe necessariamente identica con la causa che dà la direzione alle bioserie) delle molteplici ma definite possibilità strutturali di quelli.

Lo schema filogenetico che accompagna questa nota è stato disegnato sul fondamento del citato lavoro di ARKELL (1930; ivi riferimenti alle illustrazioni delle varie specie), e di HIND 1897 per le forme carbonifere. Queste, e in genere le forme primitive, andrebbero probabilmente smistate fra il genere *Parallelodon* e altro o altri generi di nuova istituzione che tenessero conto delle sensibili differenze, di primitività, nella forma di conchiglia. Anche se la cerniera è stabile, queste differenze andrebbero introdotte nella sistematica, poichè non sono minori di quelle che separano *Beushausenia* da *Parallelodon* o *Indogrammatodon* da *Grammatodon*.

Dal punto di vista degli adattamenti, il gruppo dei *Grammatodon*-*Indogrammatodon* è rimasto durante tutta la sua storia nella condizione di forme vagili senza meccani-



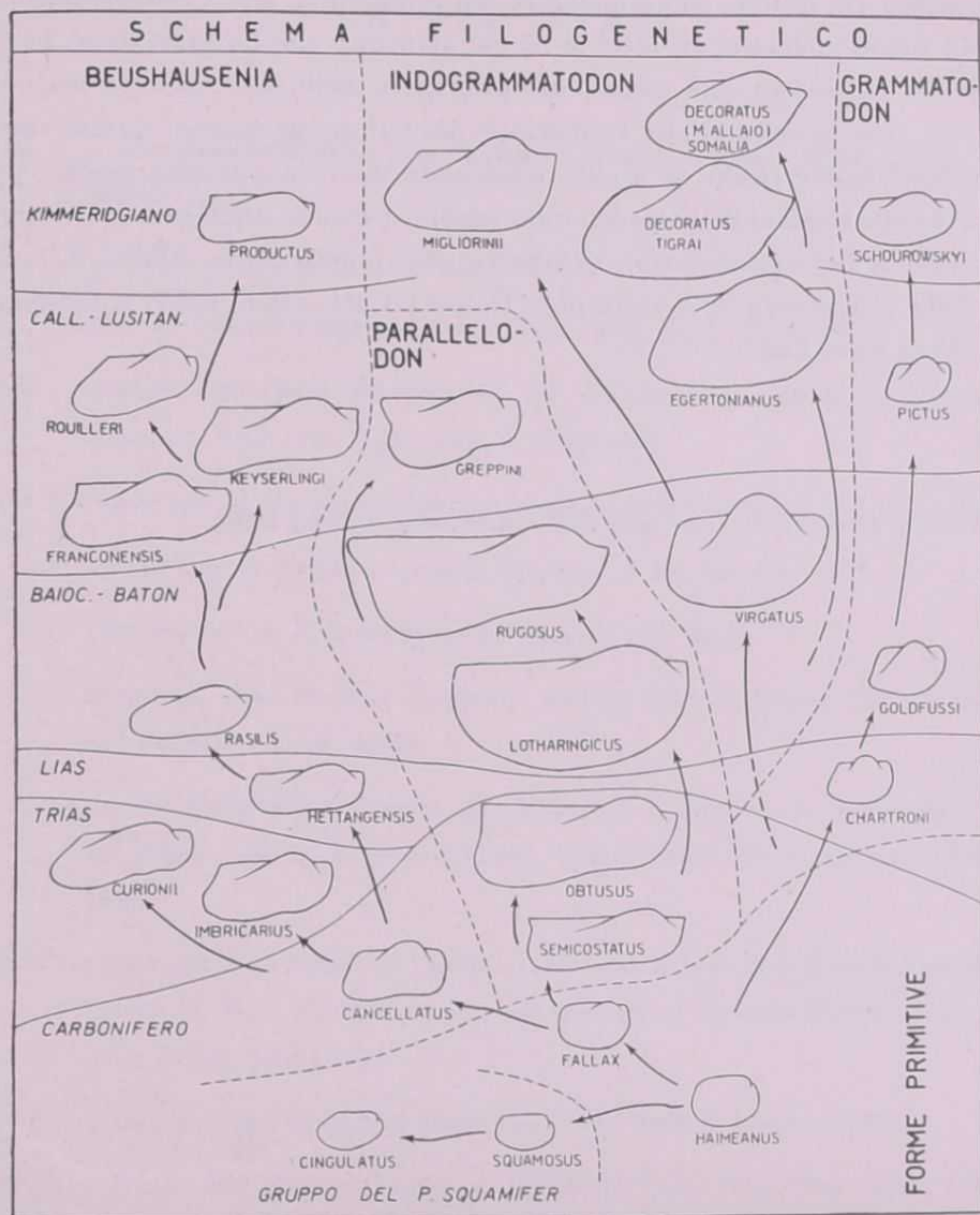


FIG. 4. - I raccordi filogenetici mostrano che nella maggioranza dei casi la trasformazione di A, B e G (le tre unità morfologiche rappresentate nella figura) sono state progressive. D'altro canto, non si è mai costretti ad ammettere derivazioni in senso regressivo. I disegni sono stati tratti da materiale originale e dalle illustrazioni degli autori (vedi ARKELL e HIND). Circa 2/5 della gr. nat.



smi di fissazione. Invece *Beushausenia* e *Parallelodon*, come indica la condizione del loro margine ventrale, hanno ben presto sviluppato una fissazione pediale o bissale. Fra gli *Indogrammatodon* ve ne sono alcuni leggermente inequivalvi (*Migliorinii*, *decoratus*): probabilmente gli individui di queste forme usavano stazionare a lungo colla valva più grossa (la destra, che è anche la più progredita per l'ornamentazione) appoggiata sul fondo melmoso. In tutte le forme africane, che ho esaminato, la roccia è infatti tale da richiedere una consistenza originaria melmosa. Anche il materiale del Tigrà, p. es., che proviene dalla formazione dei Calcari di Antalo, è stato raccolto in calcari marnosi molto ricchi di argilla intercalati con vere e proprie argille. Gli strati lusitaniani - kimmeridgiani dell'Ogaden sono argille o marne argillose, e così pure può dirsi del livello a *Indogrammatodon* (kimmeridgiano) del Monte Allaio. L'*Indogrammatodon* della progressiva 96,8 sulla pista Dolo-El Uach (IGF 4597) è fossilizzato in arenaria silicea assai fina.

*Firenze, Istituto di Geologia dell'Università, marzo 1949.*



## LAVORI CITATI

- ARKELL W. J. - *The generic Position and Phylogeny of some Jurassic Arcidae*, Geol. Mag., 67, 1930.
- COLOSI G. - *Organismi e vita*, Hoepli, Milano, 1935.
- COX R. L. - *Notes on Jurassic Lamellibranchia*, Proc. Mal. Soc., 22, 1937.
- DAINELLI G. - *Geologia dell'Africa Orientale*, R. Acc. d'Italia, Centro Studi Africa Orientale Italiana, 7, 1943 (con carta geol. 1:2.000.000).
- HIND W. - *A Monograph of the British Carboniferous Lamellibranchiata*, Pal. Soc., 1897.
- HUXLEY J. S. - *Problems of Relative Growth*, Methuen & Co., London, 1932.
- - *Terminology of Relative Growth*, Nature, 137, 1936.
- - *Evolution. The Modern Synthesis*, George Allen & Unwin Ltd., London, 1948 (5ª ristampa; 1ª ed. 1942).
- MERLA G. - *La serie sedimentaria mesozoica*, in: MERLA G. e MINUCCI E. - *Missione Geologica nel Tigray*, vol. 1, R. Acc. d'Italia, Centro Studi Africa Orientale Italiana, 3, 1938.
- STEFANINI G. - *Description of Fossils of South Arabia and British Somaliland*, Appendice I a: LITTLE O. H. - *The Geography and Geology of Makalla (South Arabia*, Government Press) Cairo, 1925.
- SHULL A. F. - *Evolution*, Mc Graw-Hill Book Co., New York & London, 1936.
- SIMPSON G. G. - *Tempo and Mode in Evolution*, Columbia Univ. Press, New York, 1947 (2ª ristampa; 1ª ed. 1944).
- SWINNERTON H. H. - *Outlines of Palaeontology*, Arnold & Co., London, 1947 (3ª ed.; 1ª ed. 1923).
- - *The use of Graphs in Palaeontology*, Geol. Mag., 1921.
- VENZO S. - *Sul Batoniano a Trigonina dell'Oltre Giuba settentrionale e del Borana sud-orientale*, Boll. Soc. Geol. It., 62, 1944.
- - *Diagnosi di forme nuove del Batoniano sup. dell'Oltre Giuba settentrionale e del Borana sud-orientale*, Riv. It. di Paleontologia, 1942-45.



