

***Lithioperna*, un nuovo genere fra i grandi Lamellibranchi della facies a "*Lithiotis*" Morfologia, tassonomia ed analisi morfofunzionale**

Claudia ACCORSI BENINI

Istituto di Geologia, Università di Ferrara

(manoscritto ricevuto il 15 giugno 1979

accettato il 10 ottobre 1979)

KEY WORDS — Pelecypoda, Liassic, Carbonate platform, morphology, taxonomy, morphofunctional analysis.

RIASSUNTO — Questa ricerca rappresenta un ulteriore contributo al programma di revisione della malacofauna appartenente alla facies a «*Lithiotis*» (Giurese inf., Liassico). Nell'ambito di questa facies la malacofauna è reperibile nell'intervallo di tempo corrispondente al Domeriano. È stato esaminato un nuovo genere: *Lithioperna* n. gen. compreso nel gruppo dei lamellibranchi bissati, a legamento multivincolare la cui presenza come «*Perna*» sp. è già stata segnalata in lavori precedenti. Lo studio del taxon comprende l'analisi morfologica e microstrutturale, l'inquadramento sistematico ed alcuni dati concernenti l'analisi morfofunzionale.

Lithioperna è caratterizzato da una morfologia insolita dovuta alla sproporzione che si crea fra la superficie complessiva delle valve e la cavità conchigliare (a discapito di quest'ultima), alle grandi dimensioni raggiunte, al rapido allungamento nel senso dell'altezza dell'area legamentare, al comportamento delle valve (che sono l'una come il negativo dell'altra, realizzando così una efficace aderenza reciproca), all'incisura bissale, che va incontro ad obsolescenza nel corso dell'ontogenesi.

Analisi roentgenografiche e colorimetriche hanno evidenziato la presenza dell'aragonite. Il guscio ha di conseguenza conservato inalterata in molti casi la microstruttura, che è di tipo prismatico-madreperlacea.

L'architettura del guscio può definirsi insolita per la presenza di madreperla come strato esterno e per la comparsa di una struttura ripetitiva che modifica l'aspetto della parte esterna. Ad un certo momento dell'ontogenesi, per cause legate a stresses di vario genere ed in seguito alle quali l'organismo è costretto a respirare anaerobicamente, la madreperla lenticolare esterna subisce periodiche alterazioni ed assume un aspetto pseudoprismatico. Ne consegue che la parte esterna del guscio presenta gradualmente una struttura ripetitiva per l'alternanza di lamine madreperlacee e lamine formate da elementi pseudoprismatici.

L'insieme di alcuni caratteri morfologici ed il tipo di microstruttura rendono impossibile l'identificazione della forma liassica con i generi attualmente inclusi nella fam. *Isognomonidae* Woodring, 1925 (sensu Cox, in Moore, 1969, *Treatise on Inv. Palaeont. N., v. I*), si propone pertanto l'istituzione di un nuovo genere *Lithioperna* n. gen. L'analisi morfofunzionale, rivolta soprattutto all'etologia, si è rivelata ricca di problemi, poiché *Lithioperna* mostra una rilevante variabilità intraspecifica (numerosi morfotipi), conseguenza non solo di abitudini di vita in popolazioni fortemente addensate ma anche risposta al fluttuare delle condizioni fisico-chimiche dell'ambiente. Negli individui adulti, una volta raggiunto un certo peso, a causa del rapido accrescimento delle valve, l'attacco bissale diviene inefficiente e può andare incontro ad obsolescenza. Di conseguenza *Lithioperna* passa da uno stadio giovanile bissato ed oscillante, ad uno stadio di epibionte semplicemente appoggiato al substrato. Il taxon perde uno stabile equilibrio idrodinamico e si ritiene che ciò sia una delle cause della sua instabilità fenotipica.

L'organismo a stretto contatto con il substrato può andare incontro a pericolosi spostamenti con conseguente copertura ad opera del sedimento della commessura e quindi impossibilità di tenere aperte le valve. I frequenti cambiamenti di direzione di sviluppo delle valve possono essere interpretati come una risposta ecofenotipica a periodi fluttuanti del regime sedimentario.

Il tipo di microstruttura inoltre ha fornito dati riguardanti le proprietà meccaniche del guscio.

SUMMARY — [*Lithioperna* n. gen., a new genus between the large Bivalves belonging to the «*Lithiotis*» facies. Morphology, taxonomy and morphofunctional analysis] — This study represents a further contribution to the revision program of the malacofauna of the «*Lithiotis*» facies (lower Jurassic, Liassic).

Within this facies the malacofauna may be placed in the time interval corresponding to the Domerian. A new genus, *Lithioperna* n. gen. has been examined, which belongs to the bivalve byssal group with a multivincular ligament, whose presence as «*Perna*» sp. has been discussed in preceding publications.

The research is based on the original Dubar collection (1948), on vast material collected in the Gray Limestone Formation in Veneto (N. Italy) and placed in the Geological Institute of Ferrara University, and also on living and non, material of comparison deposited in some Italian and foreign museums.

* Lavoro eseguito con il contributo CNR 7800232 (intestato alla Dott. Carmen Broglio Loriga), nell'ambito del gruppo informale di ricerca CNR Paleonbenthos.

The taxon study includes the morphological and microstructural analysis, the systematic position and some data regarding the morphofunctional analysis.

Lithioperna occurs generally in oligotypic associations. The specimens are in occasionally dark micritic limestones and are frequent biostromal deposits. The samples include single and more frequently coupled valves. The marginal parts are generally missing; the shell cavity, which becomes very thin, is almost always absent. *Lithioperna* is characterized by an unusual morphology because the shell cavity is very reduced in comparison to the whole surface of the valves. Other distinctive features include large dimension; the rapid ventral growth of the ligamental area; the behaviour of the valves, one of which acts as opposite to the other, thus achieving an efficient reciprocal contact; the byssal groove, which becomes obsolete during the ontogenesis.

The taxon displays many phenotypical adaptations which are interpreted as specific response to ecological necessities and should therefore be interpreted as controlled by the environment. Roentgenographic and colorimetric analyses have emphasized the presence of aragonite. As a result, in many cases the shell has conserved unaltered its prismatic nacreous microstructure. The microstructure preservation is particularly useful in defining the systematic position of the taxon, as well as providing new knowledge, up to now incomplete, of the fossil Bivalves. The architecture of the shell is unusual for the presence of the nacre in the external layer and because of the appearance of a repetitions pattern which modifies the features of the shell's exterior during the ontogenesis. In the juvenile stages the outermost layer (primarily in thickness) is lenticular nacre, the middle is a thick prismatic layer and the inner is a thin nacreous sheet. Then, due to various stresses, the organism is forced to breathe anaerobically, the external, lenticular nacre undergoes periodic alteration and takes on a pseudoprismatic appearance. The result is that the outermost part of the shell gradually assumes a repetitive structure by alternation between nacreous laminae and laminae formed by pseudoprismatic elements. The sequence varies however from one exemplar to another.

The morphological characteristics together with the microstructure make it impossible to place this Liassic organism with the taxa of the fam. *Isognomonidae* Woodring, 1925 so it proposed a new genus: *Lithioperna* included in the subordo *Pteriina* Newell, 1965 and in the superfam. *Pteriacea* Gray, 1847. The systematic position, in respect to the family is uncertain, because the knowledges about the microstructures of the taxa of the fam. *Isognomonidae* are still incomplete.

The morphofunctional analysis, dealing primarily with the ethology, revealed numerous problems, because the *Lithioperna* considerable intraspecific variability is due to life conditions in dense populations and to physical chemical fluctuations of sedimentary regime, instability of the bottom, currents and environmental stresses in general.

Some morphological characteristics show recurrent variability: extreme variations of the H/L valves ratio; frequent changes in the direction growth of the valves, ligamental area anomalous growth and differing aspects of the byssal groove. Other outstanding characteristics are unchanged: remarkable size (up to 30-40 cm in H); very great thickness, reduced shell cavity in comparison to whole of the valves and rapid ligament development in the ventral direction. In the adults the rapid growth of the valves causes the byssus obsolescence. Thus *Lithioperna* goes from a young floating condition to an epibiontic condition, resting on the bottom. The taxon loses stable hydrodynamic equilibrium and this is one of the causes of his phenotypical instability.

It is a well known fact that physical stability is an extremely important factor for all Pelecypods and especially for the benthonic suspension feeders ones. The external geometry of the *Lithioperna* valves shows the extreme importance of maintaining this stability.

The organism living in close contact with the bottom was exposed dangerous movements which resulted in the cowering of the commissure by sediment and therefore the impossibility of keeping the valves open. The frequent directional changes in valve development may be interpreted as an ecophenotypical adaptation of the organism to periodical sedimentary fluctuations.

The microstructure type also revealed interesting details with respect to the morphofunctional analysis. Based upon recent data regarding the mechanical properties of the microstructural types which make up bivalve shells, it is may be noted that *Lithioperna* has a resistant shell because it is primarily composed of lenticular nacre. Nevertheless, since the nacre undergoes repeated alterations during ontogenesis, the shell's strength is somewhat decreased. Furthermore, opening and closing mechanism is moderately flexible due to the presence of the prismatic structure in only one part of the internal surface of the valves.

All this data resulting from this morphological structural and morphofunctional study, make *Lithioperna* one of the most significant bivalve forms of the «*Lithiotis*» facies.

INTRODUZIONE

Questo lavoro rappresenta un ulteriore contributo alla revisione della malacofauna della facies a «*Lithiotis*» (Giurese inferiore, Liassico) con scopi prevalentemente paleoautoecologici; infatti molti taxa appartenenti a tale facies non hanno rappresentanti attuali. Questi dati paleoautoecologici rappresentano la base necessaria per poter affrontare in seguito ricerche riguardanti le caratteristiche sinecologiche della facies. I lamellibranchi, come ormai si sa, costituiscono la componente principale della malacofauna e comprendono in particolare un gruppo di taxa a morfologia

insolita, vi sono generi con abitudini gregarie e non, bissati o cementati. A quest'ultimo gruppo appartengono *Lithiotis* Gümbel, 1871 e *Cochlearites* Reis, 1903, taxa che sono stati oggetto di studio di un precedente contributo (Accorsi Benini & Broglio Loriga, 1977).

Il gruppo dei bissati, comprendente il nuovo genere, la cui esistenza come «*Perna*» è già stata messa in evidenza in una precedente nota introduttiva (Berti Cavicchi, Bosellini, Broglio Loriga, 1971), è quello più rappresentato. Esso comprende forme estinte a legamento multivinculare e non. Citiamo ad esempio *Gervilleioperna* Krumbeck, 1923; *Isognomon* (*Mytilo-*

perna) von Iehring, 1903; *Pseudopachymytilus* Krumbeck, 1923. Lo studio di questo nuovo taxon si è rivelato particolarmente interessante per i numerosi interrogativi di carattere biologico legati alla sua insolita morfologia, per le numerose manifestazioni fenotipiche che testimoniano non solo la sua abbondanza genetica ma anche grandi capacità di adattamento al fluttuare delle condizioni ambientali e per l'esistenza di alcuni caratteri morfologici ecofenotipici, cioè direttamente controllati da alcuni fattori abiotici ambientali.

Nell'ambito di questo lavoro vengono fornite alcune notizie riguardanti l'analisi morfofunzionale del taxon, in particolare sull'etologia, ricavate in parte dall'interpretazione di dati recenti riguardanti l'etologia di bivalvi bissati, attuali e non e dati riguardanti la microstruttura del guscio.

Sono state prese in esame la collezione originale di Dubar, la collezione Stefanini e la collezione Caretto, comprendente numerosi esemplari di *Isognomon* (*Ippochaeta*) Philippi, 1844 e numerosissimo materiale inedito raccolto durante più ricerche di campagna, a partire dal 1970 da ricercatori del nostro Istituto.

RINGRAZIAMENTI

La ricerca si è svolta sotto la direzione della Dott.ssa Carmen Broglio Loriga, alla quale l'Autore esprime un ringraziamento particolarmente sentito e riconoscente per i consigli ricevuti e per il metodo di ricerca acquisito lavorando insieme in precedenti lavori.

L'Autore ringrazia il Prof. Ruffo S. (Direttore del Museo Civico di Storia Naturale di Verona) per i consigli di carattere nomenclaturale; il Prof. Mc Stanley S. (Departm. of Earth and Planetary Sc., John Hopkins Univ., Baltimore) per i continui ed utili scambi di opinione riguardanti alcune interpretazioni di carattere etologico; il Dott. Lutz R. (Departm. of Geol. and Geoph., Yale Univ.), il Prof. Trueman E. (Departm. of Zoology, Univ. of Manchester) ed il Prof. Pannella (Departm. of Geol. Mayaguez, Puerto Rico) per i suggerimenti ed i recentissimi dati riguardanti l'interpretazione della microstruttura dei bivalvi. Molti ringraziamenti vanno alla Dr. Brice D. per aver messo a disposizione la collezione di Dubar e per il prestito di una parte del materiale (Laboratoire de Geologie, Inst. Catholique Lille, Francia); al Dott. Caretto P. G. per alcune ulteriori notizie riguardanti *Isognomon* (*Ippochaeta*) *soldani* (Desh.). Al Prof. Pinna G. (vice direttore del Museo Civico

di storia Naturale di Milano) per il prestito delle collezioni di bivalvi studiate dal Dott. Caretto e di materiale recente; al Dr. Dent J. (Museum of Comp. Zool., Harvard Univ., Cambridge, Massachusetts) per l'invio di numerosi esemplari di *Isognomon* (*Isognomon*) Light. attuali; al Dott. Tevesz (Cleveland State Univ., Ohio) per l'invio di lavori riguardanti la microstruttura dei bivalvi, il conservatore del Museo paleontologico, Università di Pisa, per il prestito dell'olotipo di *Perna sacchii* n. sp. della collezione Stefanini. Per l'analisi roentgenografica l'Autore è grato al Prof. M. Sacerdoti e al Dott. S. Chiorboli (Istituto di Mineralogia dell'Università di Ferrara); per le micrografie al microscopio elettronico a scansione l'Autore ringrazia il Dott. Aleotti A. e il Dott. Ferri R. per le numerose sezioni sottili eseguite ed il tecnico F. Nalin per i disegni inediti.

GEN. LITHIOPERNA N. GEN.

NOTIZIE BIBLIOGRAFICHE

La necessità di istituire questo nuovo genere è dovuta al riconoscimento di più forme un tempo incluse tutte indistintamente nel gen. « *Perna* », Bruguière, 1789. Le prime citazioni riferibili a *Lithioperna* n. gen. si trovano in lavori di Autori che in passato si sono occupati dello studio della malacofauna della formazione dei Calcari grigi (Suess, 1867; Boehm, 1884; Negri, 1891). Negli elenchi di fossili riportati nei lavori sono citate fra le forme più frequenti ed abbondanti: *Perna taramellii* Boehm, *Perna* aff. *taramellii* Boehm e *Perna* sp.

Boehm (1884, p. 749, 766) data l'abbondanza numerica che caratterizzava queste forme, conio la denominazione *Perna-Schichten* per alcuni affioramenti caratteristici nell'Altopiano dei Sette Comuni (Albaredo, Roveré di Velo, Malcesina).

Ricerche di campagna relative al programma di revisione della malacofauna appartenente alla facies a « *Lithiotis* » (Berti Cavicchi, Bosellini, Broglio, Loriga 1971; Benini & Loriga, 1974) hanno permesso di chiarire che nelle specie sopracitate sono state incluse in passato più taxa a legamento multivinculare, che sono attualmente inclusi nella fam. Isognomonidae Woodring, 1925, *sensu* Cox, 1969 in Moore (Treatise on Invert. Palaeont., N, v. 1). Queste ricerche hanno anche messo in evidenza che è possibile distinguere in campagna le varie forme, anche se non sono estraibili, direttamente sulla testata degli strati, purché si siano conservate entrambe le valve. La prima citazione bibliografica sicuramente riferibile a *Lithioperna* si ritro-

va nell'ampia monografia di Dubar (1948) riguardante la fauna domeriana del Marocco, nella quale sono descritti fra gli altri numerosi generi di lamellibranchi comuni alla facies a « *Lithiotis* » del Veneto, fra essi l'Autore descrive e raffigura *Perna scutata* n. sp., una forma che si identifica esattamente con il nuovo genere.

De Castro (1962) in un lavoro sul Liassico dei M. Lattari (Appennino meridionale) ha descritto ed illustrato come appartenenti a *Lithiotis problematica* Gümbel alcune: « sezioni di valve costituite da due striscie allungate, biancastre, subparallele ecc. . . », figure e descrizione corrispondono perfettamente al caratteristico aspetto di un guscio di *Lithioperna* completo delle due valve, visto in sezione longitudinale o trasversale.

Infine nel lavoro di Clari (1975), rivolto in particolare alle caratteristiche sedimentologiche e paleontologiche di alcune sezioni dei Calcari grigi del Veneto, viene citato e raffigurato come appartenente ad *Isognomon* sp. un esemplare riconducibile esattamente a *Lithioperna*. Nel recente lavoro di Broglio Loriga & Neri (1976), nel quale sono trattati alcuni aspetti paleobiologici e paleobiogeografici della facies a « *Lithiotis* », viene raffigurato con la denominazione *Lithiopedalion* Buser, 1972 un tipico esem-

plare riconducibile a *Lithioperna*. Questo è dovuto al fatto che il Dott. S. Buser, del Servizio Geologico jugoslavo, nel 1968 ha segnalato in terreni di età liassica delle Dinaridi settentrionali la presenza di *Lithiotis problematica* Gümbel, di *Cochlearites loppianus* Tausch e di una nuova forma per la quale istituì il nuovo genere *Lithiopedalion* Buser. L'Autore però non ha mai descritto questa nuova forma, di conseguenza la denominazione *Lithiopedalion* Buser non può ritenersi valida, non ottemperando alle regole del Codice internazionale di nomenclatura zoologica.

LE COLLEZIONI STUDIATE E LE LOCALITÀ FOSSILIFERE

Per lo studio di questo nuovo genere sono state prese in esame le seguenti collezioni:

- Menchikoff - Dubar, studiata dall'Abate Dubar (1948), depositata presso il Laboratoire de Géologie, Facultés Catholiques, Lille (Francia);
- Stefanini, studiata da Stefanini (1939), depositata presso l'Istituto di Paleontologia della Università di Pisa;
- Caretto, comprendente gli esemplari di *Isognomon* (*Ippochaeta*) *soldani* (Desh.), studiati

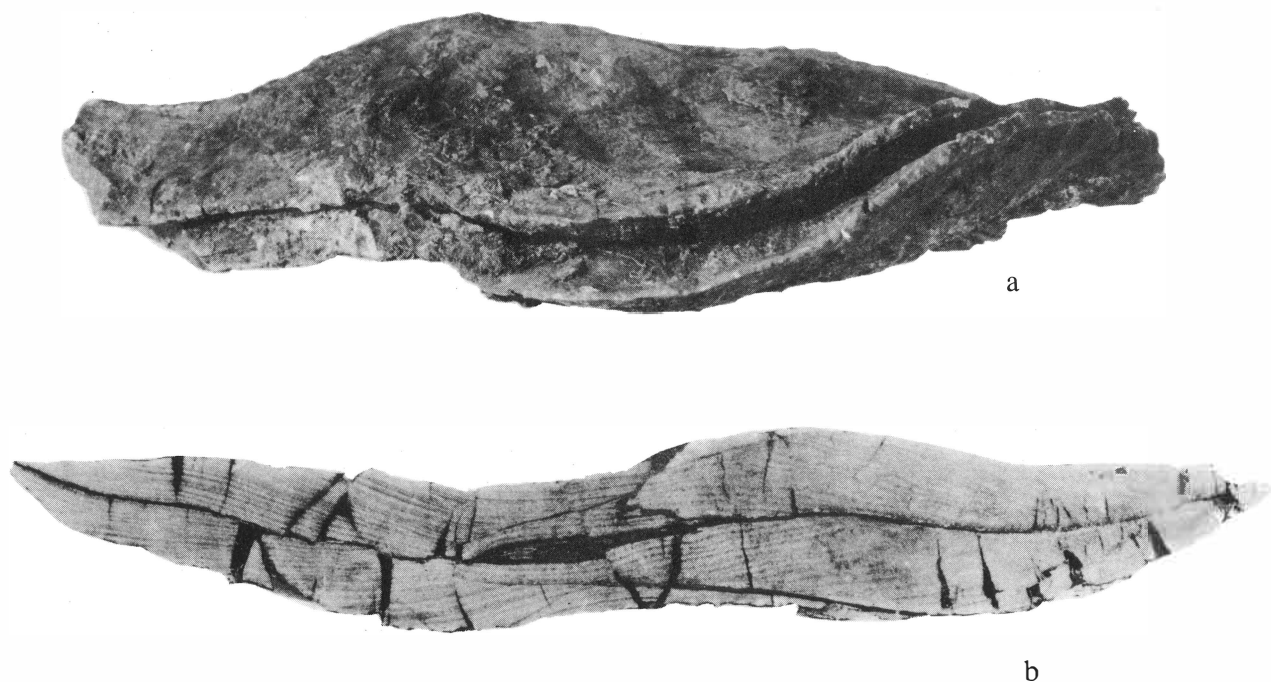


Fig. 1 - *Lithioperna scutata* (Dubar). a: visione laterale di un esemplare completo delle due valve, è evidente il comportamento reciproco delle stesse e le variazioni di direzione di sviluppo nel corso dell'ontogenesi. 1x. LVS 41, 42.

b: sezione trasversale antero-posteriore di esemplare completo delle due valve. Sono evidenti l'andamento ondulato delle stesse e la presenza di lamine opache (madreperla) e lucide (elementi pseudoprismatici). La sezione è stata eseguita su campione inglobato in resina. 1x. Vaio dell'Anguilla (Monti Lessini, Verona). Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara. LVS 46, 47.

dal Dott. Caretto (1963), depositati presso il Museo Civico di Storia Naturale di Milano;

- numerosi esemplari attuali appartenenti ad *Isognomon* (*Isognomon*) *alata* Gmelin e *Isognomon* (*Isognomon*) *radiatus* Anton, provenienti da località dell'America centrale ed inviati dal Dott. Dent (Museum of Comparative Zoology, Harvard University);
- esemplari attuali e non appartenenti ad *Isognomon* (*Isognomon*) Lightfoot; esemplari attuali di *Placuna sella* Gmelin, depositati presso il Museo di Storia Naturale di Milano;
- alcuni esemplari di *Lithioperna* n. gen. raccolti dalla Dott.ssa Broglio Loriga C. e provenienti da terreni liassici delle Dinaridi slovene (Jugoslavia), depositati presso l'Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara. A queste si aggiunge il numeroso materiale proveniente dagli affioramenti del Veneto raccolto durante più ricerche di campagna a partire dal 1970 ed ora depositato presso l'Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara. Questa collezione comprende 228 esemplari di cui 100 sono gusci completi, 78 sono valve sinistre e 50 valve destre.

Le località fossilifere più tipiche del Veronese sono: Vaio dell'Anguilla - strada Erbezzo-Boscochiesanuova (M. Lesini, Verona); Peri - strada Peri (Trento) - Fosse (Verona); nel Vicentino le seguenti località dell'Altopiano dei Sette Comuni:

M. Cucco - tav. Borgovalsugana; M. Verena (presso Malga Larici di Sotto);

Rifugio Vezzena - tav. M. Verena; Telve, Carbonare - tav. Rotzo.

Nei dintorni di Rovereto: Val Zibia presso Albarredo e presso Molino Costa (Val Terragnolo).

ALCUNE CONSIDERAZIONI DI CARATTERE GENERALE E LO STATO DI CONSERVAZIONE DELLA FAUNA

L'abbondanza di materiale estraibile, il grado di conservazione complessivamente buono, la grande plasticità di adattamento fenotipico rendono *Lithioperna* n. gen. uno dei taxon più significativi della facies a «*Lithiotis*»; fra l'altro è una delle forme più abbondanti numericamente ed anche una delle più frequenti (v. elenco località fossilifere). In *Lithioperna* si riscontrano tutte le peculiari caratteristiche, più o meno spiccatamente marcate, che accomunano i grandi lamellibranchi della facies (Broglio Loriga & Neri 1976): dimensioni e spessori notevoli (tavv. 1, 2; figg. 1a, b; 2), vi sono esemplari che superano i 40 cm in H e singole valve che arrivano ai 2 cm di spes-

sore; assenza di ornamentazione (esclusa la sporadica comparsa di pieghe concentriche molto rade); grande sviluppo della superficie complessiva delle valve a discapito della cavità occupata dal corpo (quindi minimo biovolume); efficace aderenza fra le due valve, che si comportano come l'una il negativo dell'altro (fig. 1a, b); infine componente aragonitica dei gusci e microstruttura prismatico-madreperlacea. A differenza degli altri lamellibranchi della facies, in *Lithioperna* prevale la struttura madreperlacea (fig. 5a, b).

Un'altra caratteristica comune è rappresentata dall'assenza di organismi epibionti, che per ora non ha trovato alcuna spiegazione plausibile; non sembra possibile, imputare tale assenza alla mancanza delle parti marginali esterne delle valve, in corrispondenza delle quali avrebbero potuto inserirsi gli epibionti, perché vi sono esemplari quasi integri che ne sono privi. D'altra parte osservazioni su numerosi esemplari attuali appartenenti ad *Isognomon* (*I.*) *radiatus* Gmel. ed *Isognomon* (*I.*) *alatus* Ant. hanno messo in evidenza che gli epibionti sono fissati prevalentemente in posizioni antero-ventrale e non esclusivamente in prossimità dei margini, in tal modo sfruttano le correnti nutritive che alimentano l'ospite.

La causa di tale assenza va probabilmente ricercata fra i vari fattori abiotici ambientali come ad esempio drastici cambiamenti salinità dell'acqua e suo chimismo.

La maggior parte degli esemplari da noi raccolti proviene dagli affioramenti del Vaio dell'Anguilla e di Peri, nei quali gli individui si ritrovano ancora a valve accoppiate ed il calcare micritico che li contiene è ridottissimo. In particolare nei campioni estratti nell'affioramento del Vaio dell'Anguilla si è conservato inalterato il minerale originale costituente i gusci: l'aragonite e di conseguenza anche la microstruttura.

Nel complesso le valve sono prive delle parti marginali esterne inclusa la parte corrispondente alla cavità del corpo, l'impronta di attacco del muscolo adduttore si è conservata solamente in due esemplari, di cui uno è raffigurato a tav. 1, figg. 1, 2. È possibile distinguere le valve sinistre dalle valve destre, anche se si tratta di frammenti, purché si sia conservata una parte di guscio comprendente le pieghe interne longitudinali.

Per quanto riguarda il riconoscimento in campagna, *Lithioperna* è facilmente distinguibile anche se i gusci sono ricristallizzati e se non sono facilmente estraibili. Sulle testate degli strati infatti i gusci in sezione longitudinale ed obliqua si presentano come figure allungate, accoppiate perfettamente uguali fra loro e con estremità affilate (fig. 1b). L'aspetto all'interno è tipicamente laminare, le lamine con an-

damento reciproco subparallelo sono alternativamente opache e lucide.

TERMINOLOGIA

In generale la terminologia usata per descrivere le valve di *Lithioperla* n. gen. è quella riportata nel glossario di nomenclatura generale dei bivalvi, che si trova nel Treatise on Invertebrate Palaeontology, N, v. 1 (redatto ad opera di Cox, Nuttall e Trueman). Tuttavia data la particolare morfologia delle valve che si realizza in *Lithioperla* si è reso necessario adottare alcuni termini morfologici particolari che vengono elencati qui di seguito, la fig. 2 ripro-

duce schematicamente la morfologia della faccia interna di una valva di *Lithioperla*.

Aree striate — Sono le aree anteriori e posteriori formate dalle strie di accrescimento hanno un tipico aspetto ondulato, le strie sono filiformi oppure riunite in fasci costulati; l'area striata anteriore è sempre più sviluppata rispetto a quella posteriore. La formazione di queste aree è dovuta essenzialmente al particolare appiattimento delle valve.

Pieghe marginali interne — Sono rilievi longitudinali che delimitano la cavità del corpo e che svolgono anche una certa funzione cardinale, dal momento che sono due su ciascuna valva e a valve chiuse si sistemano in modo da incastrarsi lateralmente.

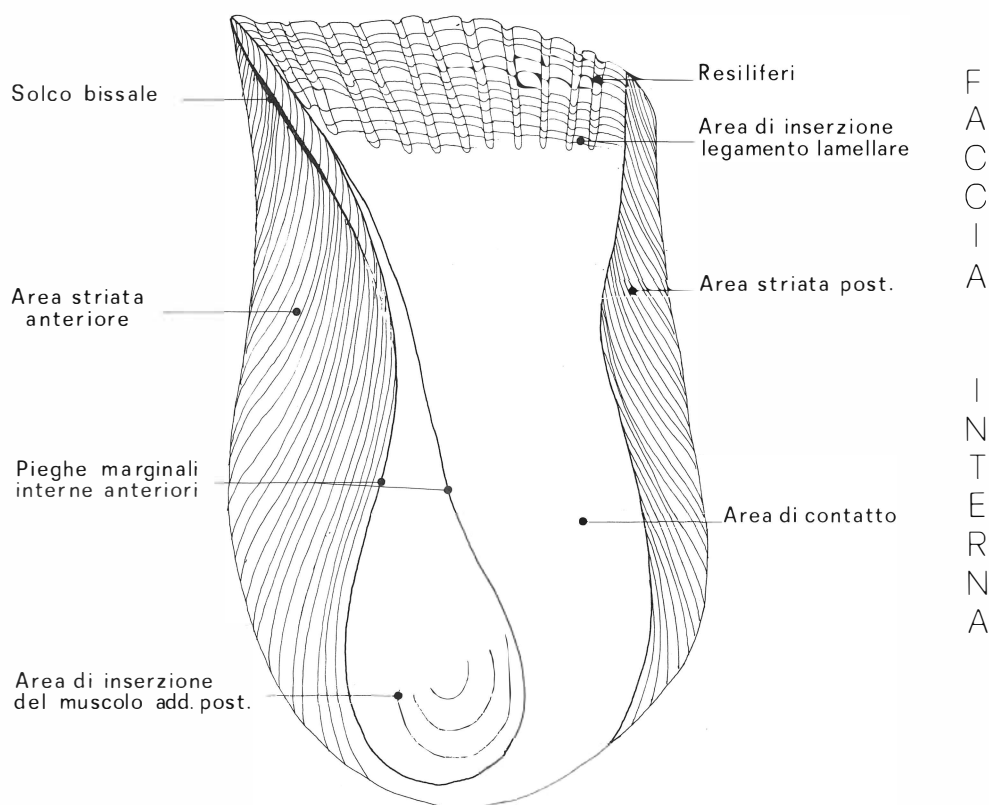


Fig. 2 - *Lithioperla scutata* (Dubar), schema morfologico di VD, faccia interna.

SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA 1

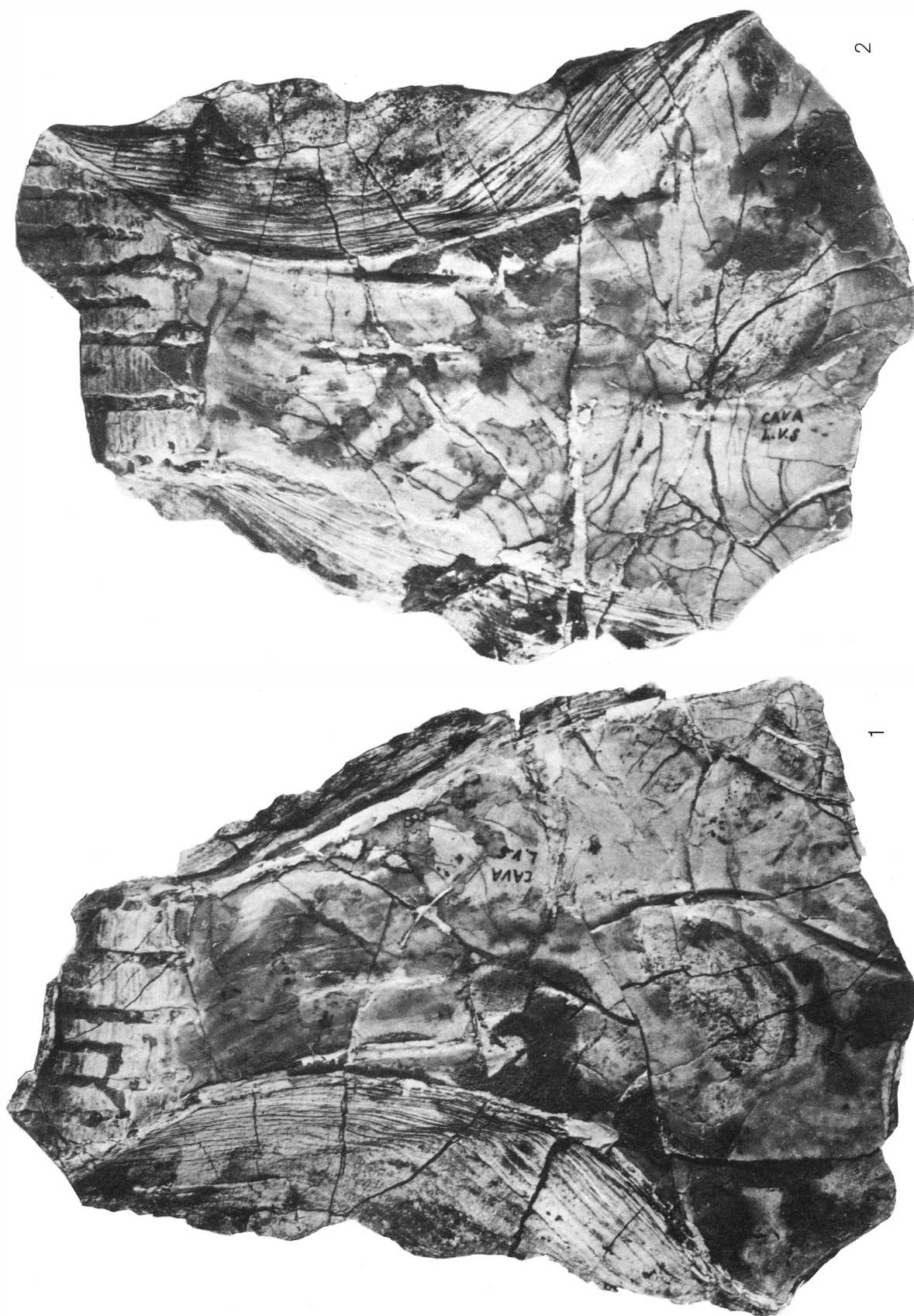
Lithioperla scutata (Dubar)

Figg. 1-2 - VD (1) e VS (2); sono evidenti su entrambe le valve il solco bissale e l'impronta di attacco del muscolo adduttore.

0,9x.

Vaio dell'Anguilla (M. Lessini, Verona).

Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara. LVS 20, 21.



Area di contatto — È una vasta superficie completamente piatta, che funziona come zona di aderenza fra le valve ed è compresa fra il margine posteriore della cavità conchigliare e quello ventrale dell'area cardinale. Raramente può portare in posizione centrale un solco longitudinale su una valva con corrispondente rilievo nell'altra, che si incastrano perfettamente.

COMPOSIZIONE CHIMICA, ARCHITETTURA E MICROSTRUTTURA

COMPOSIZIONE CHIMICA

Si è già accennato nella parte introduttiva che in *Lithioperla* n. gen., si è conservato inalterato il minerale originale costituente i gusci e quindi la microstruttura, talora anche nei minimi particolari. Questa prerogativa riguarda solamente i campioni provenienti dall'affioramento del Vaio dell'Anguilla (strada Erbezze - Boscohiesanuova, M. Lessini, Verona). La qualità della conservazione è tuttavia variabile anche fra gli esemplari stessi provenienti dal suddetto affioramento, si hanno gusci completamente integri ed altri solo parzialmente. In quest'ultimo caso la parte del guscio integra interessa indifferentemente la parte periferica o quella interna, l'alterazione comporta la sostituzione da parte di calcite spatica.

Nel caso di *Lithioperla* la conservazione della microstruttura porta un contributo utile alla conoscenza, per ora lacunosa, delle microstrutture dei bivalvi fossili.

La conservazione di gusci aragonitici è considerata un evento abbastanza eccezionale, i meccanismi che concorrono al mantenimento del reticolo aragonitico non sono ancora stati chiariti definitivamente; è comunque stato ormai accertato che intervengono contemporaneamente più fattori, uno di essi è ad es. legato alla natura stessa della microstruttura, in particolare alla matrice organica scheletrica, che permeabilizza la superficie dei cristalli rendendo impossibile la trasformazione dell'aragonite in calcite.

L'aragonite è stata individuata con il metodo diffrattometrico roentgenografico a raggi X (Debye - Scherrer) su polveri ottenute da un frammento corri-

spondente a tutta la parte del guscio, questo tipo di analisi ha evidenziato l'altra forma del CaCO_3 , cioè la calcite.

Per confermare ulteriormente la presenza dell'aragonite sono state eseguite prove colorimetriche su polveri (metodo della soluzione di Fiegl - Meigen), che hanno dato esito positivo.

Le osservazioni sulla microstruttura sono state inizialmente basate su sezioni lucide di esemplari inglobati in resina, per ovviare all'inconveniente della facile sfaldatura. Sono state eseguite numerose sezioni sottili seriate e non e sezioni longitudinali. Da ultimo è stato affrontato lo studio al microscopio elettronico a scansione sia su superfici di frattura che su superfici levigate ed attaccate con HC1 1% per frazioni di secondi variabili. La terminologia usata per indicare l'orientazione delle sezioni, i tipi microstrutturali e la denominazione degli strati è quella indicata da Taylor, Kennedy & Hall, 1969.

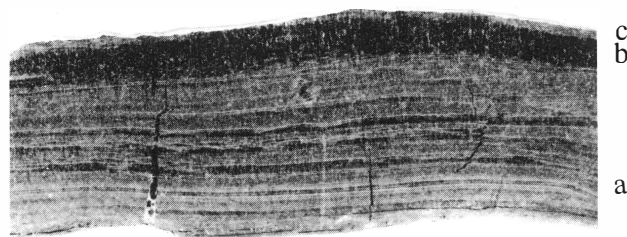


Fig. 3 - *Lithioperla scutata* (Dubar). Particolare di sezione sottile trasversale antero-posteriore condotta al di sotto dell'area legamentare. Sono distinguibili la struttura ripetitiva (a), lo strato prismatico (b) e il lembo madreperlaceo interno (c). Foto in negativo. Vaio dell'Anguilla (Monti Lessini, Verona). Istituto di Geologia della Università di Ferrara. LP4.

ARCHITETTURA

Ad una prima sommaria osservazione macroscopica su sezione lucida o più semplicemente anche su superfici di frattura, il guscio appare immediatamente multistratificato per un'alternanza ripetitiva di lamine dall'aspetto opaco e lamine con lucentezza sericea. Queste lamine hanno andamento parallelo fra loro

SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA 2

Lithioperla scutata (Dubar)

Figg. 1-2 - VD (1) e VS (2); esemplare quasi integro, sono evidenti sull'area legamentare alcuni resiliferi a crescita interrotta. 0,7x. Vaio dell'Anguilla (M. Lessini, Verona). Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara. LVS 31, 32.



ed alla superficie esterna del guscio (figg. 1b, 3). Al microscopio ottico si evidenzia (tav. 4, fig. 1) la corrispondenza delle lamine opache (prevalenti per numero) con la struttura madreperlacea e di quelle sericee con una struttura (fig. 7c) particolare che per comodità di esposizione chiamiamo pseudoprismatica, ma che in realtà corrisponde a madreperla che ha subito, periodicamente, un processo di alterazione in seguito al verificarsi di particolari condizioni fisico-chimiche. In corrispondenza della faccia interna è sempre presente uno strato prismatico che si distingue immediatamente dagli altri per essere più alto e per avere quindi gli elementi strutturali più alti e più larghi (figg. 3b, 10). La caratteristica struttura ripetitiva appare sia nelle sezioni longitudinali che in quelle trasversali, in queste ultime tuttavia, si riesce ad evidenziare meglio la diversa estensione in senso antero-posteriore delle varie componenti microstrutturali.

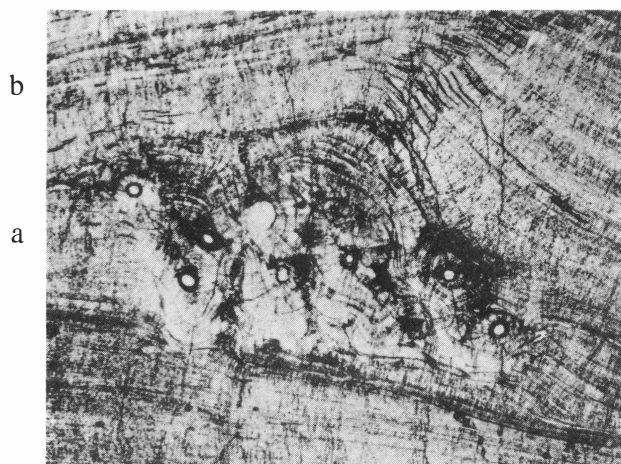


Fig. 4 - *Lithioperla scutata* (Dubar). Particolare di sezione sottile trasversale antero-posteriore in cui sono evidenti le strutture canalicolari e le pieghe formate dalle lamine in corrispondenza di una delle pieghe longitudinali interne. La base della foto è rivolta verso la faccia esterna. 15x. Vaio dell'Anguilla (Monti Lessini, Verona). Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara. LP2a.

Le lamine formate dagli elementi pseudoprismatici e dalla madreperla sono sviluppate per tutta la lunghezza delle valve; in prossimità della fascia anteriore, corrispondente alle strisce di accrescimento, quelle con aspetto pseudoprismatico si assottigliano e non arrivano al margine, mentre quelle madreperlacee si slargano a ventaglio. Un simile comportamento delle lamine madreperlacee è già stato osservato anche in corrispondenza dei margini anteriori e posteriori di

Lithiotis Gümbel, 1890 (Accorsi Benini & Broglio Loriga, 1977).

Lo strato prismatico alto ha invece un'estensione limitata alla parte di guscio corrispondente alla superficie di aderenza perfetta. In alcune sezioni trasversali antero-posteriori si è osservato interamente allo strato prismatico alto un sottile lembo madreperlaceo conservato in modo discontinuo (fig. 3 c), la cui presenza è stata confermata peraltro anche con l'osservazione al microscopio elettronico a scansione. L'andamento reciprocamente parallelo fra lamine pseudoprismatiche e lamine madreperlacee viene disturbato in corrispondenza delle pieghe interne longitudinali. Le lamine più prossime alla faccia interna perdono in modo vistoso l'andamento parallelo alla superficie esterna, si piegano e formano una concavità nella stessa direzione (fig. 4b). Le lamine invece più prossime alla faccia esterna mostrano solamente una debole ondulazione e non subiscono nessun schiacciamento. In alcune sezioni trasversali, antero-posteriori, condotte piuttosto dorsalmente, si sono evidenziate strutture particolari (fig. 4 a) in corrispondenza di una delle pieghe interne longitudinali. Queste strutture appaiono come elementi circolari cavi (5 o 6) attorno ai quali si trovano elementi prismatici disposti a raggiera, mentre le lamine madreperlacee rimangono più all'esterno dei prismi ed assumono andamento sinuoso.

Il diametro degli elementi circolari varia da 400 μ a 99 μ (es. LP2a, LP2); essi corrispondono ad originarie pieghe longitudinali del mantello, aventi la funzione di produrre sporgenze che si ripercuotono nella superficie interna delle valve. Le stesse strutture sono già state osservate in *Lithiotis* Gümbel, 1879, in corrispondenza della caratteristica piastra solcata (Accorsi Benini & Broglio Loriga, 1977).

L'aspetto pluristratificato del guscio è fortemente accentuato dalla presenza di bande scure (tav. 4 fig. 1), corrispondenti a residui di sostanza organica (l'originaria matrice interlaminaire).

Questo caratteristico « banding », come lo definiscono gli AA. anglossassoni, non è un evento insolito nei gusci dei bivalvi, esso può manifestarsi sia nello ambito di uno stesso tipo strutturale sia come elemento che evidenzia in modo particolare il passaggio da uno strato all'altro dei gusci (Taylor, Kennedy & Hall, 1969, 1973; Kennedy, Taylor & Hall, 1969). In particolare questo fenomeno è stato osservato in alcuni taxa appartenenti a famiglie diverse, ma tutti con gusci a componente aragonitica e con prevalenza della struttura madreperlacea. In *Lithioperla* n. gen. la limpidezza dell'osservazione al microscopio ottico è legata in particolare alla presenza più o meno abbondante di sostanza organica residua. L'unico limite, che in tutte le sezioni trasversali eseguite appare ben de-

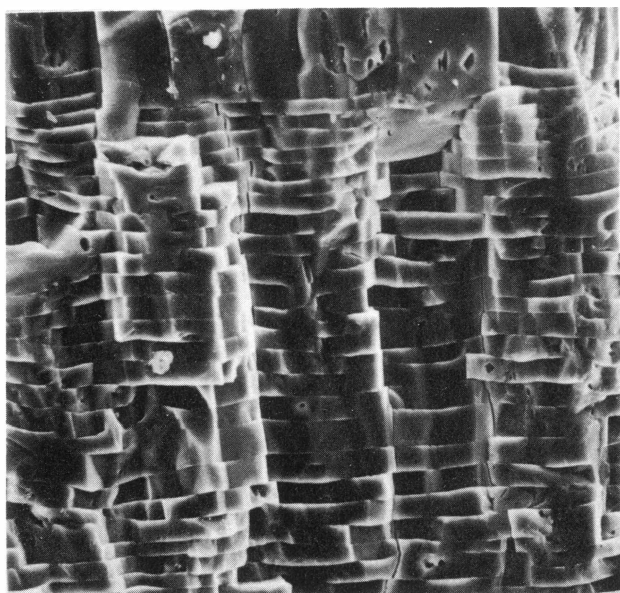
finito, è quello che intercorre tra lo strato prismatico alto (fig. 10) e la madreperla sovra e sottostante, mentre è più difficile distinguere i limiti fra le lamine che formano la struttura ripetitiva, nonostante spesso vi sia una certa condensazione di bande scure in prossimità del passaggio della madreperla agli elementi pseudoprismatici. Le numerose sezioni seriate condotte trasversalmente ai gusci mettono in evidenza che nel corso dell'ontogenesi si verificano dei cambiamenti nei rapporti tra le componenti microstrutturali. Le sezioni condotte in prossimità dell'umbone mostrano che il guscio è formato all'esterno e per la maggior parte da madreperla lenticolare (tav. 4, fig. 2), su di essa si deposita lo strato prismatico alto (figg. 3b, 10, 11) che forma anche le sporgenze sulle quali si inserisce la componente lamellare del legamento e più all'interno vi è un sottile lembo madreperlaceo; quindi negli stadi ontogenetici giovanili sembra possibile identificare in *Lithioperna* i tre strati (interno-medio-esterno) che normalmente costituiscono il guscio dei bivalvi.

Mano a mano che si procede in direzione ventrale le sezioni mostrano il verificarsi di cambiamenti che interessano la parte di guscio (esterna) formata da madreperla. Gradualmente compaiono le lamine formate da elementi pseudoprismatici (tav. 4, fig. 1; figg. 1, 3). Ciò che rende particolarmente insolita l'architettura di *Lithioperna* non è la sola presenza della deposizione ripetitiva dei due tipi strutturali ma so-

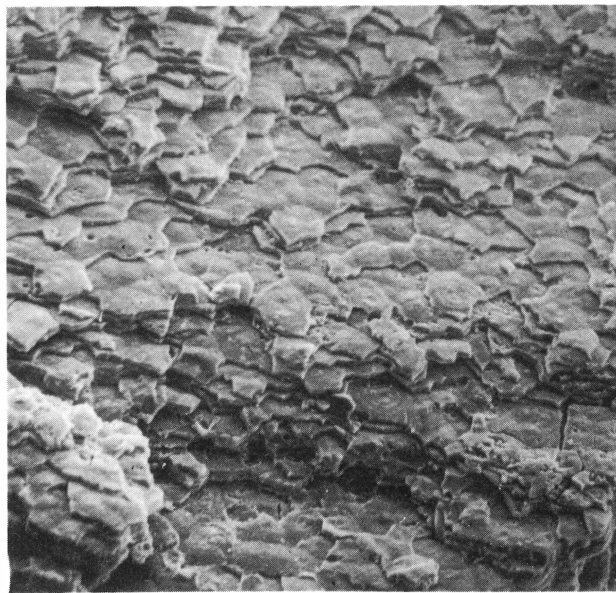
prattutto la diversità con cui si manifestano da un esemplare all'altro. Dalle numerose sezioni seriate eseguite appare evidente che non esiste una regola che possa inquadrare le modalità di deposizione degli strati alternati.

Le uniche caratteristiche che rimangono costanti sono il lembo madreperlaceo interno, lo strato prismatico alto e la presenza di madreperla, sempre come lamina più esterna, nonostante l'irregolarità delle sequenze ripetitive; quest'ultimo carattere contraddistingue fortemente il taxon e lo pone in condizioni di singolarità. Normalmente infatti, come strato più esterno nel guscio dei bivalvi, si trovano altri tipi microstrutturali (a lamelle incrociate, prismatico o la struttura omogenea). Complessivamente in ciascun guscio sembrano prevalere per numero e per spessore le lamine madreperlacee; gli spessori di entrambi i due tipi di lamine variano molto anche nell'ambito di uno stesso individuo; le lamine non seguono nessuna regola di deposizione come per es. aumenti o diminuzioni a seconda della loro posizione rispetto alla faccia interna od esterna delle valve; non esiste neppure un rapporto diretto o inverso fra numero delle lamine e spessore dei gusci.

Vi sono per es. sezioni di gusci, fra i più sottili, nei quali il numero delle lamine che si contano è elevato. Non sembra neppure esistere una relazione fra forma e convessità delle valve e numero delle lamine. L'architettura del guscio in *Lithioperna* è un esempio



a



b

Fig. 5 - *Lithioperna scutata* (Dubar). Micrografie al SEM su superfici di frattura delle madreperla lenticolare a: frattura parallela all'asse *c*, in alto è visibile il limite irregolare con gli elementi « pseudoprismatici ». 660x. LP10b. b: struttura madreperlacea su frattura obliqua, le lamine sono in successione embriciata ed è evidente il contorno esagonale dei mattoni madreperlacei. 660x LP10c. Vaio dell'Anguilla (Monti Lessini, Verona). Istituto di Geologia della Università di Ferrara.

insolito, rispetto alla maggior parte dei tipi di gusci conosciuti nei bivalvi attuali e non, nei quali le sequenze deposizionali dei vari tipi strutturali spiccano per la loro regolarità.

MICROSTRUTTURA

Lamine madreperlacee — Le lamine madreperlacee si osservano chiaramente in tutte le sezioni eseguite, i tentativi di misurarne l'altezza hanno dato i valori riportati nella tabella 1.

Anche la semplice osservazione al microscopio ottico di sezioni sottili condotte trasversalmente e longitudinalmente mette in evidenza che la madreperla ha la tipica disposizione *lenticolare*. Si distinguono molto chiaramente le pile dei mattoni tabulari madreperlacei (tav. 4, figg. 1, 2) e sviluppate con una direzione perpendicolare alla superficie esterna delle valve e che corrisponde a quella dell'asse cristallografico *c* dei cristalli tabulari madreperlacei.

Tab. 1 - Dimensioni delle lamine madreperlacee secondo l'H calcolate in μ .

LP13c	320	280	1000	960	720
	400	200	120	240	320
LP2a	600	800	120	160	320
	200	360			
LP4	920	560	480	400	320

La faccia esposta nelle sezioni trasversali longitudinali è quella secondo gli assi cristallografici 110, essa mostra un contorno rettangolare a margini ben netti (tav. 4, fig. 2; fig. 5a). La faccia corrispondente agli assi cristallografici 001, che è quella più sviluppata dei mattoni madreperlacei, non si evidenzia con le sezioni sottili trasversali e longitudinali. Le « pile » di mattoni possono essere formate da un cospicuo nu-

mero di elementi, in tal caso assumono il caratteristico aspetto colonnare. Sono stati contati anche fino a 30 elementi impilati esattamente gli uni sugli altri con le facce 001 perfettamente coincidenti per uno spessore di 240 μ (es. LP4a3).

In tal caso la stessa pila interessa tutto lo spessore della lamina madreperlacea.

Spesso può verificarsi anche che vi sono pile formate da pochi elementi (5-6) ed i successivi sono depositati con le facce corrispondenti agli assi cristallografici 001 non perfettamente coincidenti, sfasate, per cui anche le facce 110, evidenti nelle sezioni trasversali, non sono coincidenti. Questa sfasatura dei mattoni madreperlacei può interessare 3-4 elementi susseguenti, in loro corrispondenza la madreperla assume l'aspetto a « brick-wall ».

Attualmente dalla bibliografia (Wise, 1970) è noto che la temporanea sfasatura nella deposizione dei mattoni della madreperla lenticolare si è verificata nel corso dell'evoluzione che ha interessato le microstrut-

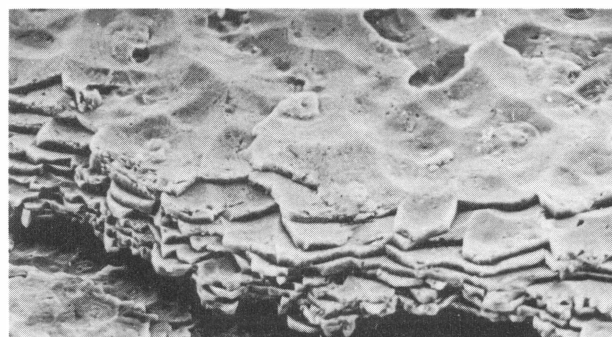


Fig. 6 - *Lithioperla scutata* (Dubar). Micrografia al SEM su superficie di frattura della struttura madreperlacea. Le facce 001 sono concave, su di esse sono visibili le linee di accrescimento con andamento concentrico; 200x. Vaio dell'Anguilla (M. Lessini, Verona). Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara. LP4a3.

SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA 3

Lithioperla scutata (Dubar). Vari aspetti dell'area legamentare.

Fig. 1 - VS, esemplare a crescita allometrica in H con sviluppo irregolare nelle aree corrispondenti all'inserzione del legamento lamellare. Vaio dell'Anguilla (M. Lessini, Verona). Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara. LVS39.

Fig. 2 - VS, parte apicale, sono particolarmente evidenti i resiliferi a crescita interrotta. Vaio dell'Anguilla (M. Lessini, Verona). Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara. LVS40.

Fig. 3 - VS, parte apicale, area legamentare a crescita obliqua. Vaio dell'Anguilla (M. Lessini, Verona). Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara. LVS35.

Fig. 4 - VD, parte apicale, area legamentare molto allungata e a crescita obliqua. Vaio dell'Anguilla (M. Lessini, Verona). Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara. LVS36.

Tutti gli esemplari sono in grandezza naturale.



1



2



3



4

ture dei bivalvi; la madreperla lenticolare, una delle strutture più arcaiche, va incontro ad una diminuzione di regolarità nella modalità di deposizione dei mattoni in ordinate pile verticali.

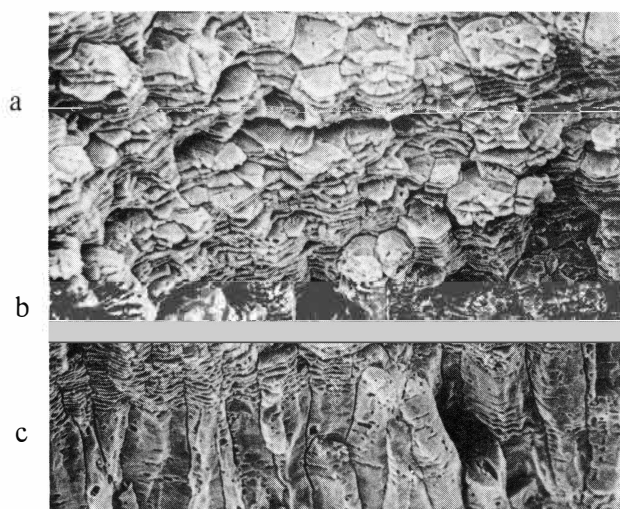


Fig. 7 - *Lithioperla scutata* (Dubar). Micrografia al SEM su superficie di frattura obliqua in alto e verticale in basso della madreperla, che mostra il passaggio dalla madreperla lenticolare (b) agli elementi « pseudoprismatici » (c). In alcuni punti (a) si osserva la disposizione « a rosetta » dei mattoni madreperlarei. 230x. Vaio dell'Anguilla (M. Lessini, Verona). Istituto di Geologia della Università di Ferrara. LP11m.

Le casuali dislocazioni che si possono osservare nella madreperla di tipo lenticolare, testimoniano temporanei rallentamenti nella nucleazione e coalescenza dei cristalli aragonitici quando si uniscono per formare un mattone madreperlaceo. Questo rallentamento provoca non più l'accrescimento in altezza ma l'inizio della formazione di un altro complesso di mattoni impilati, che però raggiungono difficilmente un numero elevato di elementi.

In tabella 2 sono riportate le misure calcolate al microscopio ottico corrispondenti a quelle dei lati della faccia esposta (110) dei mattoni madreperlarei, misure prese indipendentemente dalla posizione delle lamine nell'ambito del guscio.

Il valore massimo calcolato per il parametro H è di 10,5 μ .

Dalle misure riportate in tabella ed anche in base alle osservazioni eseguite al microscopio ottico appare evidente che nel complesso le dimensioni dei cristalli tabulari madreperlarei si mantengono costanti non solo nell'ambito di uno stesso individuo ma anche in generale. Si è pure ricavato che l'altezza dei « mattoni » è il parametro con valori più costanti e che non

esiste nessun andamento crescente o decrescente dei valori del parametro L in rapporto alla posizione dei mattoni stessi rispetto alla geometria della valva.

Tab. 2 - Dimensioni secondo H ed L della faccia esposta (110) dei mattoni madreperlarei, calcolate in μ .

	H	L		
LP6b	6,5	32,5	45	26
LP3b	6,5	24	20	16
LP2a	6,5	32,5	28	26
LP4	6,5	24	20	16
	10	32	26	39

Secondo dati recenti che riguardano studi sperimentali sulla modalità di nucleazione e di deposizione dei cristalli aragonitici durante la formazione della madreperla (Wada, 1966; 1972; Hudson, 1968; Lutz & Rhoads, 1977), sembra che le variazioni delle dimensioni dei cristalli e della loro forma siano strettamente legate al variare stagionale della temperatura. Da osservazioni eseguite al microscopio ottico sulla madreperla di alcuni bivalvi attuali e tenendo in considerazione i dati offerti dalla bibliografia, le dimensioni dei mattoni madreperlarei in *Lithioperla* sono da considerarsi grandi, e questo è indice di primitività (Wise, 1970; Taylor, Kennedy & Hall, 1969).

Al microscopio elettronico a scansione la madreperla è stata osservata su superfici di frattura e su frammenti sezionati tangenzialmente alla parete del guscio ed attaccati con HCl diluito al 10% per 2".

Quando la frattura è condotta verticalmente alla parete del guscio (fig. 5 a) si ottiene la visione dei mattoni madreperlarei allineati ordinatamente in pile verticali secondo la disposizione lenticolare; i mattoni sono isoorientati e mostrano le facce cristallografiche corrispondenti agli assi 110 e 010. Pile adiacenti possono apparire ben distinte le une dalle altre, a causa probabilmente della dissoluzione dell'originaria matrice intercristallina. Si è potuto anche confermare, quanto già osservato al microscopio ottico, riguardo la sfasatura che sporadicamente si verifica nella disposizione verticalmente allineata dei mattoni madreperlarei, inoltre questa sfasatura interessa al massimo 3-4 mattoni susseguenti.

Se la frattura da cui si è staccato il frammento interessa la madreperla obliquamente appaiono evidenti vari strati madreperlarei nella loro sequenza deposizionale embriciata nelle quali i cristalli madreper-

lacei presentano un'orientazione uniforme (figg. 5b, 6).

La faccia esposta è quella più sviluppata, è indicata come 001 rispetto agli assi cristallografici, ha forma perfettamente esagonale (figg. 5a, b; 6; 7b), i mattoni appaiono quindi « maturi » ed euedrali, può presentarsi a superficie concava oppure leggermente convessa. Nel primo caso si osservano facilmente le linee di accrescimento (figg. 5b, 6) sotto forma di bande concentriche subcircolari con andamento parallelo alle facce dei cristalli tabulari. Queste linee di accrescimento sono state studiate ed osservate sui « mattoni » madreperlaci di molti generi attuali di bivalvi (Wise, 1970; Wada, 1966, 1972; Taylor, Kennedy & Hall, 1969; Lutz & Rhoads, 1977; Bevelander & Nakahara, 1969). Esse rappresentano periodiche riprese nell'accrescimento dei cristalli, collegate probabilmente con cicli tidali.

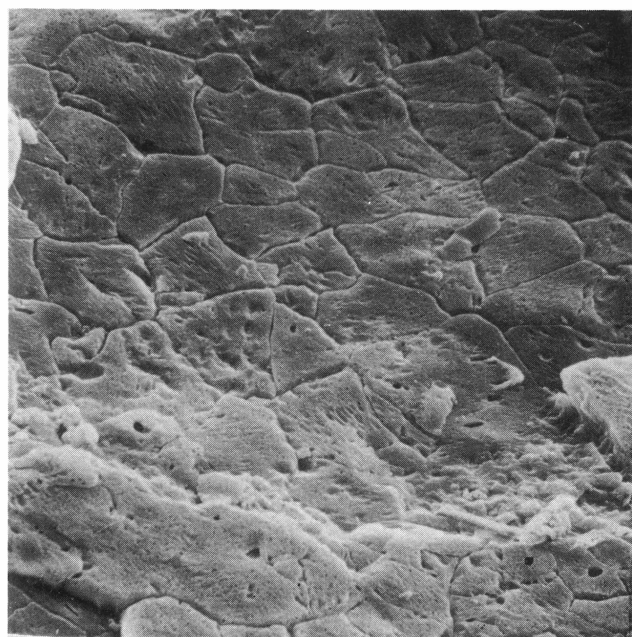
Il meccanismo di formazione delle bande di accrescimento sembra sia dovuto all'accumulo particolare di conchiolina durante la fusione dei singoli cristalli aragonitici per formare un mattone madreperlaceo.

Sempre in frammenti di madreperla, sezionata obliquamente, si è evidenziata in più punti la caratteristica disposizione dei mattoni madreperlaci denominata « rosette-like » patterns (fig. 7 a). Questa disposizione è stata per ora osservata solo (Taylor, Kennedy & Hall, 1969, p. 115) in *Margaritifera margaritifera*

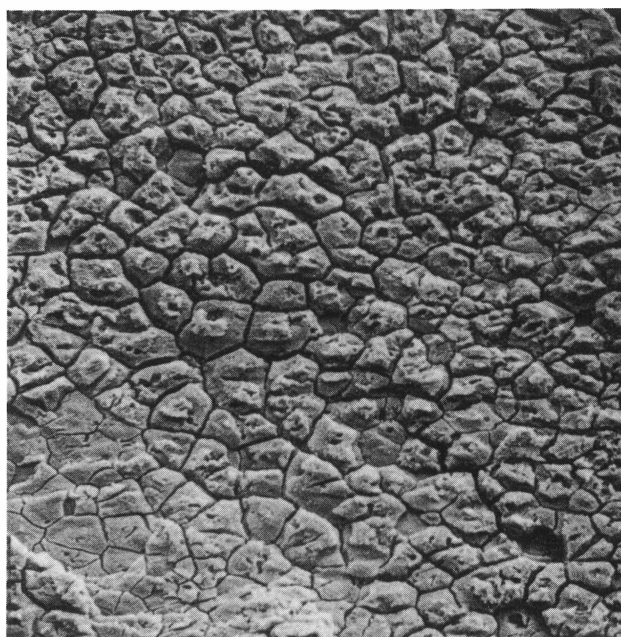
(L.), caratterizzato da un guscio a componente esclusivamente aragonitica, con struttura predominante madreperlacea. È appunto nella madreperla dello strato interno che si osserva la disposizione a rosetta che si origina perché, i mattoni madreperlaci (che in questo caso hanno dimensioni più piccole rispetto a quelli circostanti) si dispongono in modo che uno è al centro e gli altri sono situati intorno a raggiera. Questa disposizione in *Lithioperla* è molto limitata in senso spaziale e può ripetersi più volte nell'ambito della stessa lamina madreperlacea. Sino ad ora non è stata fornita nessuna spiegazione per quanto riguarda l'origine e la possibile funzione di una simile figura spaziale della madreperla.

Infine, per ottenere la visione dei poligoni esagonali madreperlaci, si sono levigati frammenti di guscio e sezionati in modo da tagliare la madreperla planarmente; poi si è attaccata la superficie ottenuta con HCl al 10% per 2" (fig. 8 a). I poligoni esagonali corrispondenti alla faccia 001, hanno contorni ben definiti.

Lamine « prismatiche » — Il comportamento delle lamine formate dagli elementi pseudoprismatici è già stato ampiamente descritto nella parte riguardante l'architettura dei gusci. La vera natura di questi elementi è stata chiarita solamente con lo studio al microscopio elettronico a scansione, tuttavia già con la semplice osservazione al microscopio ottico, si nota l'aspetto estremamente irregolare di questi « pri-



a



b

Fig. 8 - *Lithioperla scutata* (Dubar). Micrografie al SEM su superfici levigate. a: sezione planare condotta attraverso la madreperla; 480x, LP11a. b: sezione planare condotta attraverso lo strato prismatico; 340x, LP5a. Vaio dell'Anguilla (M. Lessini, Verona). Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara.

smi »; (tav. 3, figg. 1, 3); non è possibile misurarne esattamente l'altezza poiché i mattoni madreperlacci sembrano continuare la loro deposizione all'interno di questi elementi.

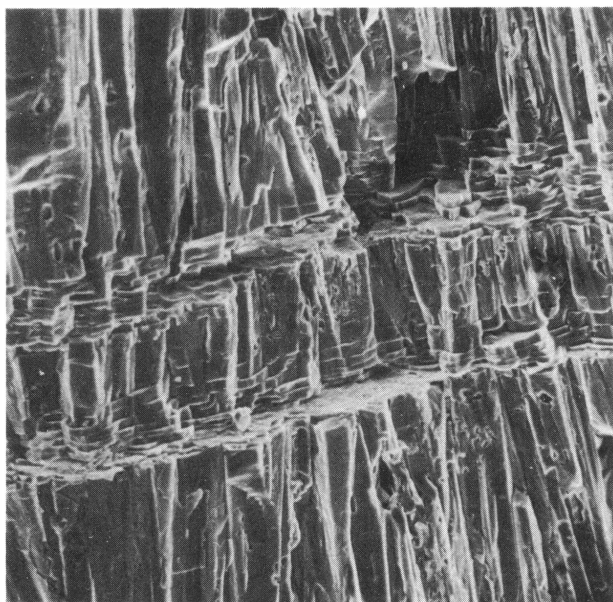


Fig. 9 - *Lithioperla scutata* (Dubar). Micrografia al SEM su superficie di frattura, particolare della struttura ripetitiva. 279x. Vaio dell'Anguilla, M. Lessini (Verona). Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara. LP10a.

Sempre osservati al microscopio ottico in sezione trasversale appaiono come elementi disposti con l'asse lungo, corrispondente all'asse cristallografico *c*, perpendicolare alla superficie esterna del guscio. Il loro diametro è l'unico elemento che si può facilmente misurare ed è compreso fra i 16,5 μ e 49 μ , questi valori estremi possono interessare anche elementi di una stessa lamina, a conferma della notevole irregola-

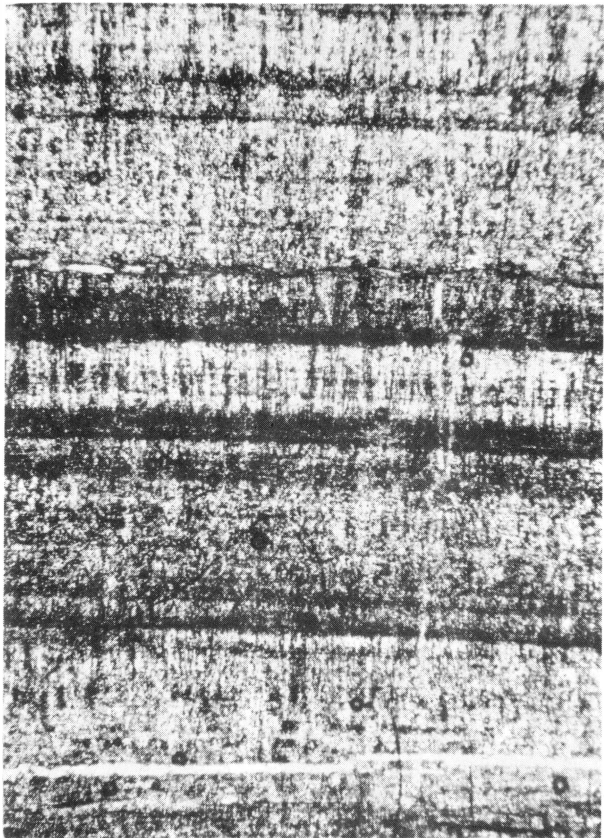
rità degli elementi stessi. Anche le sezioni planari eseguite (tav. 3, fig. 3) hanno evidenziato figure poligonali irregolari per forma, dimensioni e disposizione reciproca. Al microscopio elettronico a scansione, su superfici di frattura si è potuto osservare distintivamente (fig. 7 b, c) come i « prismi » corrispondano in realtà a pile di mattoni madreperlacci che hanno subito fenomeni di alterazione. Questa determina la dissoluzione superficiale degli stessi per cui i mattoni perdono l'individualità reciproca, si compattizzano, intervengono fenomeni di fessurazione longitudinale (in direzione corrispondente all'asse cristallografico *c* oppure anche obliqua), di conseguenza le pile di mattoni madreperlacci assumono l'aspetto di elementi prismatici irregolari e da un'originaria pila di cristalli tabulari possono derivare 2 o più elementi di tipo « prismatico ». La « compattizzazione » non rispetta neppure l'originaria individualità delle pile di mattoni madreperlacci adiacenti per cui un elemento « prismatico » può in realtà corrispondere alla somma di elementi di due o più pile adiacenti. Questo spiega perché al microscopio ottico gli elementi « prismatici » appaiono in sezione trasversale antero-posteriore tanto irregolari nel diametro ed altrettanto irregolari in sezione planare (tav. 4, fig. 3).

Non da tutti i campioni osservati al microscopio elettronico si è ricavata l'immagine della modalità di formazione degli elementi « prismatici », anzi questa ultima condizione è di per sé un fatto da considerarsi estremamente fortuito, perché legato all'incompletezza del fenomeno di alterazione, subito dalla madreperla lenticolare. Normalmente al microscopio elettronico si ricava l'immagine di elementi prismatici di aspetto grossolano ed estremamente irregolare, in alcuni casi però la superficie esterna di questi « prismi » (fig. 9) è leggermente decorticata per cui si possono riconoscere ancora gli elementi madreperlacci. Lo studio al microscopio elettronico a scansione conferma quindi quanto già osservato in alcune sezioni al microscopio ottico e cioè che i limiti fra lamine « pri-

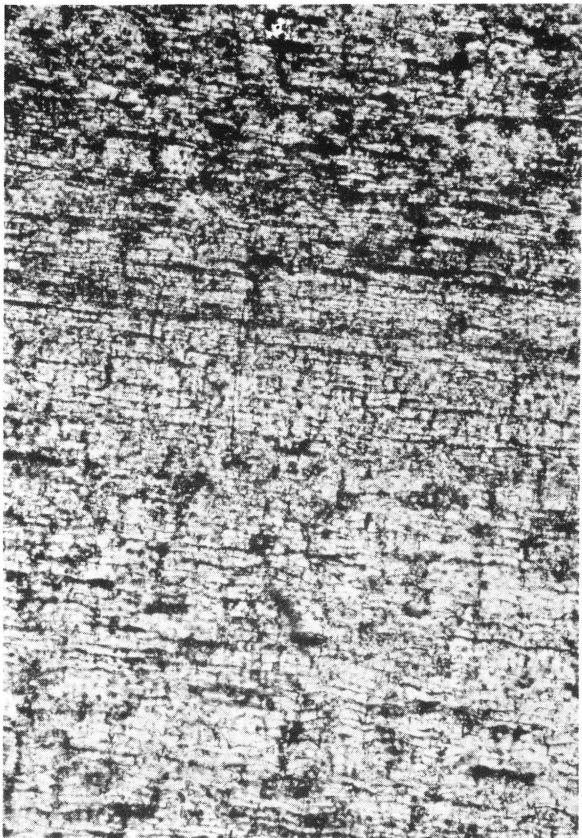
SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA 4

Lithioperla scutata (Dubar)

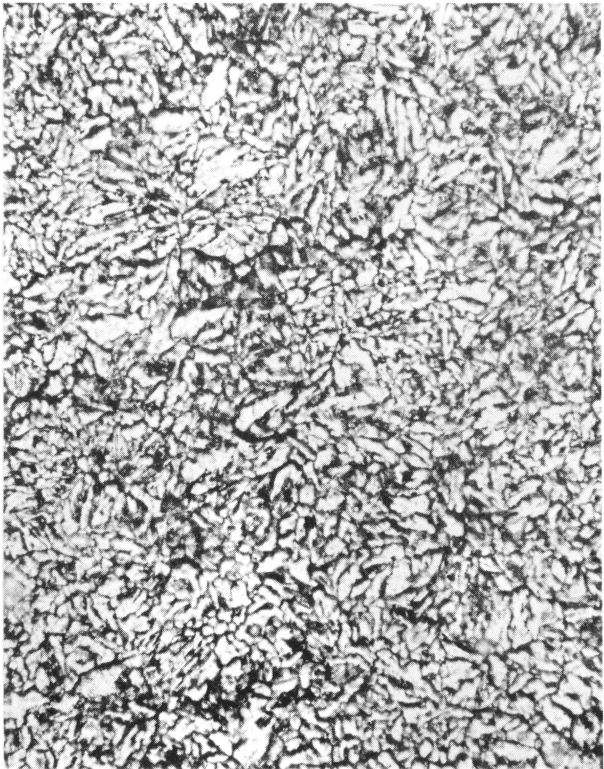
- Fig. 1 - Sezione sottile trasversale antero-posteriore che mostra l'alternanza ripetitiva fra le lamine madreperlaccie e le lamine formate da elementi « pseudoprismatici ». Le intercalazioni di bande scure rappresentano residui dell'originaria matrice interlaminaire. 50x. Vaio dell'Anguilla (M. Lessini, Verona). Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara. LP4.
- Fig. 2 - Sezione sottile trasversale antero-posteriore condotta in corrispondenza della madreperla lenticolare. 200x. Vaio dell'Anguilla (M. Lessini, Verona). Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara. LP3a.
- Fig. 3 - Sezione sottile planare condotta in corrispondenza degli elementi « pseudoprismatici » 128x. Vaio dell'Anguilla (M. Lessini, Verona). Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara. LPa.
- Fig. 4 - Sezione sottile planare condotta attraverso lo strato prismatico. 72,5x. Vaio dell'Anguilla (M. Lessini, Verona). Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara. LP4a1.



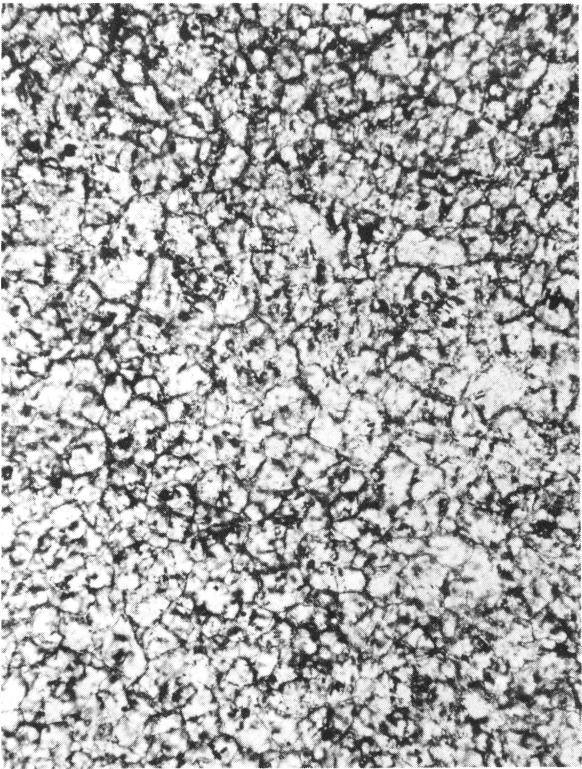
1



2



3



4

smatiche » e lamine madreperlachee sono difficilmente evidenti, dal momento che all'interno dei « prismi » si distinguono, ancora i mattoni madreperlachei. Inoltre quando l'alterazione è tale per cui non vi è più nessuna traccia della struttura madreperlacea i limiti fra i due tipi di lamine non sono ugualmente definiti (figg. 5a, 9), perché l'alterazione non interviene contemporaneamente con la stessa intensità e con la stessa velocità.

Per quanto riguarda le cause che provocano ritmicamente l'alterazione della madreperla si veda alla fine di questo capitolo.

Strato prismatico — Questo strato si distingue molto bene anche ad occhio nudo in corrispondenza della faccia interna, sia su superfici di frattura sia su sezioni lucide; perché è più alto di tutti gli altri strati del guscio ed è formato da elementi più grandi, può raggiungere in H anche i 3 mm (figg. 1, 3b, 10). Le numerose sezioni seriate trasversali come pure le sezioni longitudinali evidenziano la sua secrezione costante per tutto lo sviluppo ontogenetico, anche negli stadi più giovani.

L'altezza di questo strato tende a diminuire leggermente in prossimità della cavità conchigliare; esso strato risulta chiaramente individuabile perché ha i limiti inferiori e superiori ben definiti per la presenza di bande scure discontinue, residui dell'originaria matrice interlaminare.

Si è calcolato che gli spessori di queste bande variano fra i 10 μ ed i 16,5 μ e frequentemente esse interessano lo strato prismatico solamente in corrispondenza dei suoi margini laterali posteriori.

Osservati in sezione trasversale antero-posteriore gli elementi prismatici appaiono disposti perpendicolarmente alla superficie del guscio (direzione corrispondente all'asse cristallografico *c*). Sono di aspetto grossolanamente colonnare, la parte più larga è generalmente rivolta verso la faccia interna. I valori del diametro variano da 40 μ a 120 μ ; i valori dell'H calcolati su numerosi esemplari, ci confermano che di solito è superato il mm (tab. 3).

Tab. 3 - Dimensioni in mm. dell'H dello strato prismatico in alcuni esemplari.

LP11	LP4	LP6a
0,4-0,6	1,5-2	1,6-2

Osservazioni (confermate al SEM) hanno messo in evidenza che spesso l'altezza reale di questo strato non corrisponde a quella di un solo elemento prismatico ma è dovuta alla somma di due elementi che si toccano opponendo i vertici (figg. 10, 11).

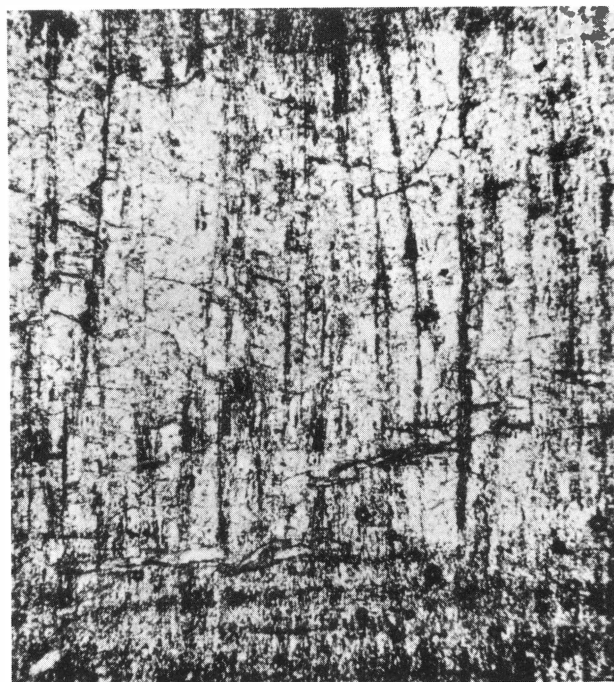


Fig. 10 - *Lithioperla scutata* (Dubar). Particolare della sezione sottile trasversale condotta parallelamente allo strato prismatico. La base della foto corrisponde alla parte esterna della valva. 50x. Vaio dell'Anguilla (Monti Lessini, Verona). Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara. LP4.

I limiti fra elementi cristallini adiacenti sono ben netti e ciò è dovuto probabilmente a residui dell'originaria matrice intercristallina. A nicol paralleli sono distinguibili sulla superficie degli elementi delle bande trasversali chiaro-scure.

Le sezioni planari mettono in evidenza il contorno di poligoni esagonali degli elementi prismatici ed il caratteristico aspetto a « favo » (tav. 3, fig. 4). Da una valutazione delle dimensioni calcolate sui poligoni secondo gli assi cristallografici *a* e *b* (tab. 4) si può affermare che gli elementi prismatici non sono schiacciati secondo nessuna particolare direzione e quindi tendono ad essere equidimensionali; gli angoli possono essere rientranti e penetrare in quelli dei prismi adiacenti.

Lo studio al microscopio elettronico a scansione su superfici di frattura ha permesso di visualizzare l'orientamento spaziale degli elementi prismatici ed ha confermato, quanto già osservato al microscopio ottico e cioè che spesso un elemento prismatico è in realtà formato da due elementi che oppongono i vertici verso l'interno. Si è pure confermato che verso la faccia interna delle valve i prismi offrono sempre la parte basale larga e che la superficie ester-

Tab. 4 - Dimensioni in μ dei poligoni prismatici secondo la direzione degli assi *a* e *b*.

LP9b	<i>a</i>	32,5	45,5	45,5	32,5
	<i>b</i>	26	39	32	32,5
LP4al	<i>a</i>	99	82,5	99	99
	<i>b</i>	66	66	82,5	99
LP5a2	<i>a</i>	82,5	82,5	66	115,5
	<i>b</i>	49,5	66	49,5	99

na presenta quasi costantemente delle bande chiaro-scure trasversali regolarmente alternate (già osservate anche al microscopio ottico); non sono visibili striature longitudinali. Attualmente simili bande chiaro-scure sono state osservate e studiate nei prismi aragonitici di alcuni bivalvi bissati a guscio completamente aragonitico, attuali e fossili (Nakahara & Bevelander, 1971, Lutz & Rhoads 1977; Kauffman & Runnegar, 1975; Waterhouse, 1963). La loro formazione sembra essere legata all'accumulo di residui organici durante la stasi metabolica dovuta alla respirazione anaerobica che a sua volta è influenzata da cicli tidali, o comunque da stimoli ambientali.

Da frammenti, dapprima levigati e poi attaccati con HCl diluito all'1% per 15" si è ottenuta l'immagine dei poligoni corrispondenti agli elementi prismatici sezionati perpendicolarmente all'asse *c* (planamente). Le micrografie ottenute (fig. 8b) mostrano il caratteristico aspetto a favo e si evidenziano gli ampi spazi vuoti attorno a ciascuno elemento, originariamente occupati dalla guaina organica intercrystalina.

Nella parte riguardante la descrizione dell'architettura del guscio di *Lithioperna*, si è accennato alla presenza in alcune sezioni trasversali, di sottili lembi madreperlacei situati internamente allo strato prismatico alto. Queste lamine sono discontinue e sottili, in tabella 5 sono riportati i valori degli spessori calcolati per questa madreperla, che ha disposizione lenticolare. Spesso è di difficile osservazione, si presenta poco trasparente, a causa evidentemente di un residuo organico molto ricco.

Tab. 5 - Dimensioni, secondo H espresse in μ , del lembo madreperlaceo interno calcolate in alcuni esemplari.

LP4	LP3a	LP3b	LP6b
80-120	66	82,5-165	80-200

Fig. 11 - *Lithioperna scutata* (Dubar). Micrografia al SEM su frattura parallela all'asse *c* dello strato prismatico; 60x. Vaio dell'Anguilla (M. Lesini, Verona). Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara. LP10b.

ALCUNE CONSIDERAZIONI DI CARATTERE EVOLUTIVO E FUNZIONALE

La conservazione della microstruttura in *Lithioperna* n. gen. nella sua integrità è estremamente utile nel definire la posizione sistematica di questo nuovo taxon, ci permette inoltre, tenendo presenti i dati più recenti riguardanti la microstruttura dei bivalvi, di trarre alcune considerazioni di carattere evolutivo e funzionale. La combinazione microstrutturale prismi-madreperla pone senza dubbio *Lithioperna* nel trend più primitivo, fra quelli riconosciuti recentemente (Hudson 1968; Taylor, Kennedy & Hall, 1969-71; Taylor, 1973; Wise, 1970) nell'ambito dei bivalvi e che caratterizza le più antiche superfam. del Paleozoico.

All'inizio di questo capitolo si è parlato per *Lithioperna* di microstruttura insolita, questo è dovuto a due caratteristiche: 1) presenza della struttura madreperlacea come strato esterno e 2) deposizione ripetitiva di lamine madreperlacee e lamine formate da elementi pseudoprismatici, in sequenze che sono diverse da un esemplare all'altro.

La presenza di madreperla all'esterno dei gusci è considerata una situazione insolita, normalmente es-

sa si trova nello strato medio o in quello interno. La bibliografia fornisce alcuni esempi di lamellibranchi appartenenti alla fam. Mytilidae (attuali e non) caratterizzati da questa insolita posizione della madreperla, in seguito alla perdita dello strato prismatico più esterno, sono forme che vivono in acque calde tropicali, ipoaline.

Gli AA. (Hudson, 1968; Lowenstam, 1954; Taylor, 1973) sono concordi nel mettere in rapporto la perdita dello strato prismatico esterno con l'alta temperatura dell'acqua in cui essi vivono e con i valori bassi della salinità, fattori che evidentemente influenzano sulla componente mineralogica dei gusci, favorendo la deposizione dei cristalli madreperlacei. Per questi bivalvi si parla di un trend transizionale, derivato però sempre da quello più primitivo.

La presenza in *Lithioperla* di madreperla come strato esterno non può ricondursi agli esempi sopracitati, poiché in questo genere la madreperla si trova all'esterno come terzo strato e quindi rappresenta una caratteristica primaria del taxon. A nostro avviso in *Lithioperla* la struttura madreperlacea, come strato esterno, ha un preciso significato « meccanico-funzionale », di cui si parlerà nel capitolo riguardante l'analisi morfofunzionale. In questo senso recentemente Carter & Tevesz (1977, 1978) hanno interpretato la presenza di madreperla come strato esterno in alcuni generi appartenenti alle Nuculidae (Gray, 1824, Devoniano, America sett.) ed alle Pterineidae Miller, 1877; così anche Kauffman, 1967 per alcuni Inocerami di dimensioni molto grandi diffusi nel Cretacico (America settentrionale). La componente prismatico-madreperlacea pone *Lithioperla* nel trend evolutivo più antico, fra quelli riconosciuti attualmente per i bivalvi. Altri due elementi strutturali confermano ulteriormente il carattere « primitivo » del suo guscio: la disposizione lenticolare della madreperla e le dimensioni grandi dei « mattoni » che la compongono. Entrambe queste caratteristiche contraddistinguono (Taylor, Kennedy & Hall, 1969-71; Wise, 1970; Lutz & Rhoads, 1977) oltre le più antiche superfamiglie di lamellibranchi, le conchiglie delle ammonoidi, del *Nautilus* e di molti archeogasteropodi. Secondo Wise (1970) la deposizione lenticolare avviene quando si verificano condizioni molto rapide di nucleazione dei

cristalli, per cui la formazione di pile di mattoni faciliterebbe la deposizione dei cristalli madreperlacei, sfruttando contemporaneamente una zona di accrescimento minima.

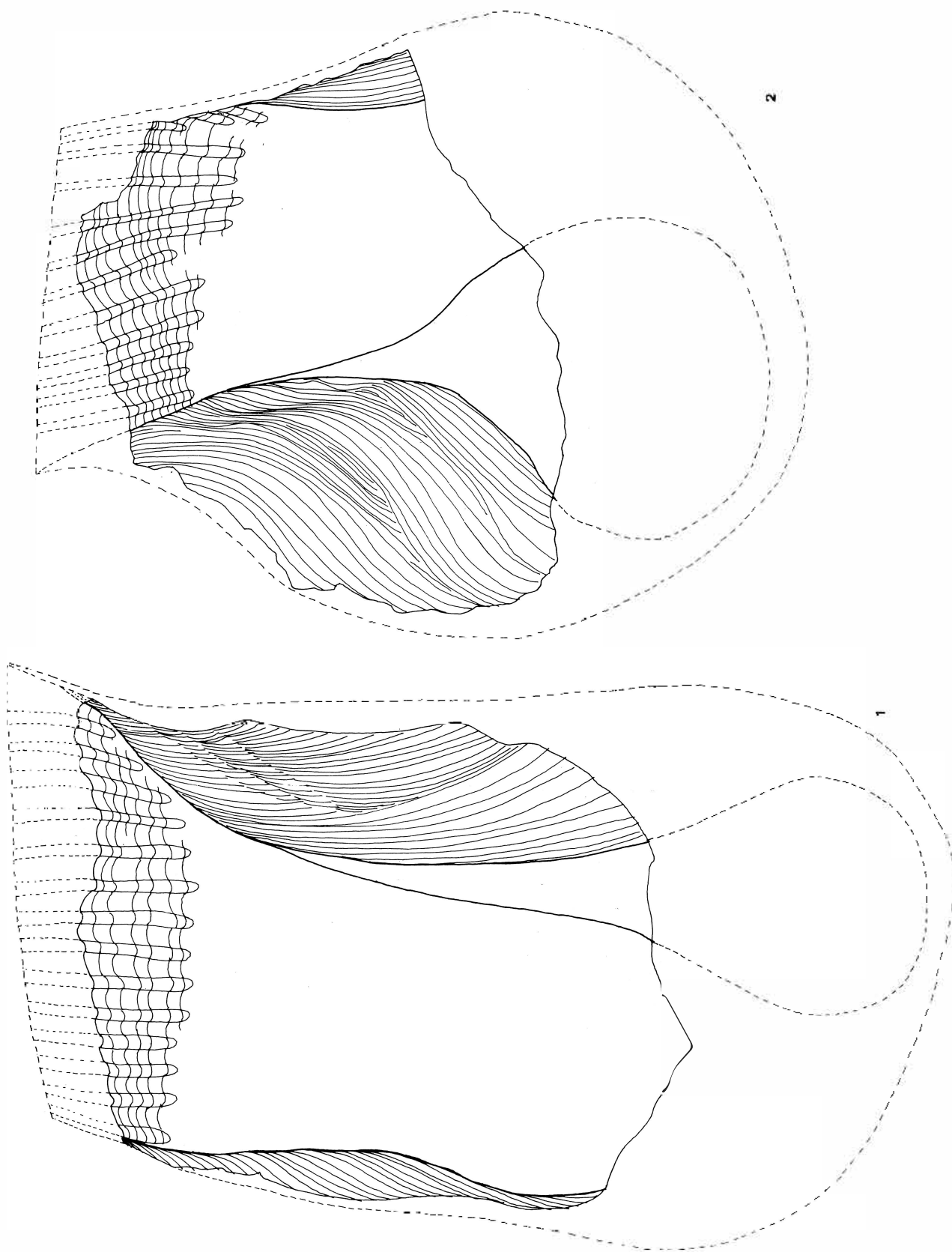
L'altra caratteristica microstrutturale che conferisce al guscio di *Lithioperla* carattere di particolarità è la struttura ripetitiva che si forma per l'alternanza di lamine madreperlacee e lamine formate da elementi di tipo pseudoprismatico derivati dall'alterazione della madreperla.

Attualmente l'alterazione della struttura madreperlacea, in particolare la sua dissoluzione (più o meno accentuata), è messa in rapporto con diminuzioni dell'alcalinità in seno al fluido extrapalleale. Il fluido extrapalleale, nel quale avviene normalmente la nucleazione dei cristalli madreperlacei, è compreso fra la parete della valva e l'epitelio esterno del mantello, cui si deve la secrezione della madreperla (Wilbur & Yonge, 1964; Wada, 1972; Bewelander & Nakahara, 1968). Nel fluido extrapalleale vanno gli ioni Ca^{++} ed altri ioni inorganici che vengono adsorbiti dall'acqua. I fattori fisico-chimici che possono influenzare l'alcalinità del fluido sono la temperatura, i cicli tidali, stresses fisiologici, che avvengono normalmente nell'organismo, come ad es. il fenomeno della senescenza, il periodo di deposizione delle uova, stasi di crescita; la torbidità dell'acqua o il pericolo di entrata di sedimento. Studi recenti, di tipo sperimentale (Pannella & McKlintock, 1968; Dugal, 1930; Wise, 1970; Wilbur & Yonge, 1964; Trueman *et alii*, 1977; Lutz & Rhoads, 1977) hanno messo in evidenza che nei bivalvi, soprattutto quelli a componente prismatico-madreperlacea (Trueman, *in litteris*; Kauffman & Runnegar, 1975; Pannella, *in litteris*), la microstruttura può essere fortemente influenzata dai fattori sopracitati. I bivalvi reagiscono ad una qualsiasi delle cause elencate, chiudendo ermeticamente le valve, in queste condizioni il mantello non risulta più disteso lungo i margini ma viene ritirato all'interno; l'organismo non assorbe più acqua, quindi ioni Ca^{++} , per cui cessa temporaneamente di accrescersi ed attua la respirazione anaerobica. Durante il metabolismo anaerobico si determinano cambiamenti fisico-chimici nella cavità paleale per accumulo di prodotti acidi (ac. succinico ed alanina). Questi prodotti reagiscono a

SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA 5

Lithioperla scutata (Dubar)

Figg. 1, 2 - Sono raffigurati schematicamente i morfotipi più ricorrenti. Di essi è stata fatta (vedi parte tratteggiata) la ricostruzione delle parti mancanti per rendere più evidenti i rapporti che intercorrono fra le varie caratteristiche della morfologia interna. 0,7x. Istituto di Geologia, Università di Ferrara.



contatto con il guscio dissolvendolo ed alterandolo, per cui gli ioni Ca^{++} , che si liberano durante questo processo, compensano in parte l'aumento dell'acidità. Facendo riferimento a *Lithioperla* quindi, l'alterazione degli elementi madreperlacei, che assumono aspetto pseudoprismatico, si attua durante periodi di respirazione anaerobica in seguito a stress di vario genere, subiti dall'organismo (v. cap. Analisi morfofunzionale).

ANALISI MORFOFUNZIONALE

I problemi di carattere biologico legati all'insolita morfologia del taxon ed alle sue prerogative di instabilità fenotipica sono numerosi ed offrono spunti di interesse stimolante ai fini di un'indagine di tipo morfofunzionale.

Questo tipo di ricerca, che può essere molto complessa, qualora non vi siano esaurienti termini di confronto attuali, tiene conto in particolare dell'etologia e dell'eventuale presenza di organismi epibionti (molto utili per risalire all'originale posizione di vita dell'ospite rispetto al substrato). Per quanto riguarda la etologia essa prende in considerazione i rapporti che si instaurano fra organismo e ambiente (quello fisico in particolare, quindi energia idrodinamica, stabilità del fondo e stress ambientali in generale). Questi fattori provocano fenomeni di modificazione *funzionale*, soprattutto nelle parti dure: es. variazioni di forma, di spessore, di ornamentazione ecc., che sono la risposta alle diverse esigenze di tipo ecologico-ambientali.

Per *Lithioperla* n. gen. l'applicazione del principio dell'attualismo è parziale nel senso che il taxon non ha diretti rappresentanti attuali e fra l'altro rappresenta anche fra i bivalvi fossili un evento molto particolare ed insolito (come del resto altri bivalvi della facies a *Lithiotis*). Tuttavia essendo *Lithioperla* un bissato oscillante, per lo meno negli stadi giovanili, si sono rivelati estremamente utili i dati recenti (McStanley, 1970-72; Kauffman, 1967; Kauffman, 1969 in Moore: Treatise on Invertebrate Paleont. N, v. I, pp. N129 - N183; Kauffman & Runnegar, 1975; Yonge 1953a, b; 1968) che riguardano l'etologia dei bissati attuali e non.

Ulteriori dati, utili per l'analisi morfofunzionale, sono forniti dallo studio della microstruttura, che si è conservata in molti casi integra. Sembra infatti ormai accertato, in base a studi molto recenti (Rhoads & Pannella, 1970; Waller, 1972; Taylor & Layman, 1972; Taylor, 1973; Lutz & Rhoads, 1977; Carter & Tevesz, 1977, 1978; Trueman, *in litteris*), che nei bivalvi la microstruttura è in parte controllata geneticamente ed in parte si realizza adeguandosi alle necessità di resistenza agli stress ambientali, quindi all'etologia dell'organismo. Di conseguenza la deposizione di un tipo microstrutturale piuttosto che di un altro può avere un preciso significato *funzionale*.

Si definisce *Lithioperla* un lamellibranco insolito per la morfologia particolare delle valve, che non trova riscontro fra i lamellibranchi bissati attuali e non, noti sino ad ora e per le numerose manifestazioni fenotipiche, realizzate sotto l'influenza di vari stimoli ambientali.

Il taxon è bissato, almeno negli stadi giovanili, con gusci spessi a morfologia tendenzialmente appiattita (tavv. 1, 2, 5), con abitudini di vita gregarie, fortemente addensate e privo di una qualsiasi configurazione idrodinamica delle valve. Si ritiene che la causa principale da cui deriva l'instabilità fenotipica sia la perdita progressiva, nel corso dell'ontogenesi, dell'attacco bissale o perlomeno la sua progressiva inefficienza in concomitanza con il rapido sviluppo della conchiglia ed il conseguente aumento di peso.

Si può definire *Lithioperla* un organismo con prerogative ecofenotipiche, alcune varianti morfologiche cioè si considerano una risposta al variare di alcuni fattori abiotici ambientali e quindi giustificate dal punto di vista funzionale (tavv. 5, 6).

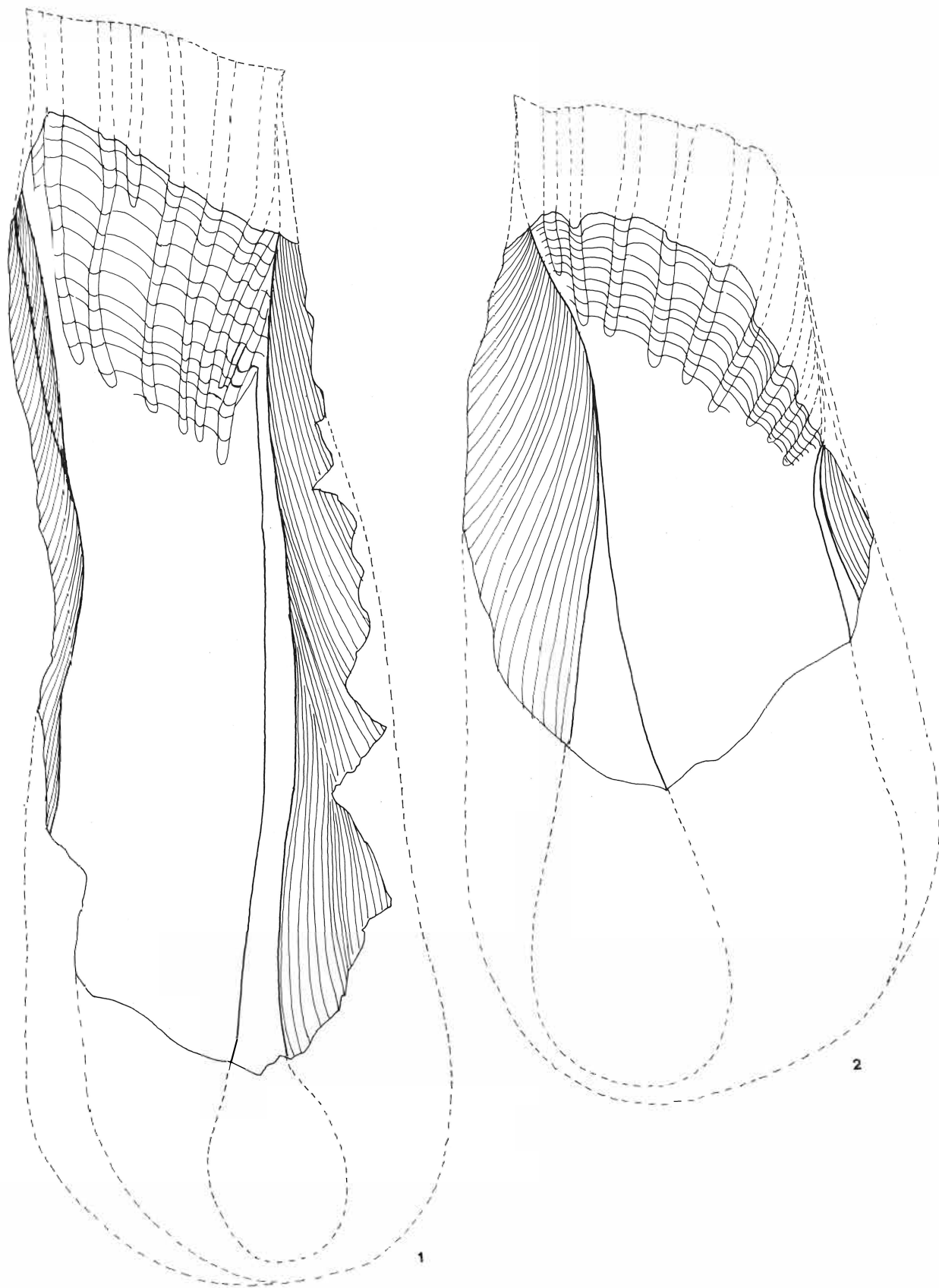
Secondo gli AA. citati in precedenza, i bissati attuali si possono suddividere in gruppi principali per quanto riguarda l'etologia: rigidamente attaccati al substrato, non rigidamente attaccati (con specie fotonegative), liberamente oscillanti e gli endobissati; gli AA. hanno potuto dimostrare che l'assetto idrodinamico delle valve, la loro convessità, le modalità di uscita del bisso ed il tipo stesso di apparato bissale (posizione e numero delle impronte corrispondenti ai muscoli retrattori bissali, aspetto della fessura bissale) e simmetria delle valve sono i caratteri morfo-

SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA 6

Lithioperla scutata (Dubar)

Figg. 1, 2 - Sono raffigurati schematicamente i morfotipi più ricorrenti. Di essi è stata fatta (vedi parte tratteggiata) la ricostruzione delle parti mancanti per rendere più evidenti i rapporti che intercorrono fra le varie caratteristiche della morfologia interna. 0,7 x. Istituto di Geologia, Università di Ferrara.

C. ACCORSI BENINI, LITHIOPERNA, NUOVO GENERE



gici che variano a seconda dei tipi di attacco elencati. Su base attualistica sembra possibile ricostruire anche per bissati esclusivamente fossili, il loro comportamento rispetto al substrato e quindi le loro modalità di vita.

Nel caso di *Lithioperna* l'instabilità fenotipica e la labilità cui va incontro l'apparato bissale rendono difficile l'attribuzione ad uno dei gruppi sopracitati; solamente negli stadi giovanili, quando è ancora bisdato ed oscillante, anche se con una minima inclinazione rispetto al substrato, il taxon può avvicinarsi al gruppo dei bissati non rigidamente attaccati al substrato.

L'insolita morfologia di *Lithioperna* (tavv. 1; 2; 5; fig. 2) è dovuta all'accentuato sviluppo delle valve nel senso dell'altezza e con direzione di sviluppo di tipo aclino(*), alla realizzazione di un efficace contatto reciproco, facilitato dall'andamento reciproco ondulato, alla mancanza di un'area legamentare in rilievo, alla presenza di un'ampia superficie adibita al contatto, ed alla cavità conchigliare, estremamente ridotta in rapporto alla superficie totale delle valve. La morfologia appiattita determina il caratteristico aspetto delle aree striate, soprattutto le anteriori, che formano due caratteristiche fascie. L'area legamentare risulta enormemente sviluppata (tav. 2; tav. 3, fig. 1; tav. 5) con prevalenza della componente lamellare su quella striata. L'incisura bissale infine si presenta con caratteristiche di estrema labilità, è molto allungata in senso ventrale, obliqua rispetto al margine anteriore, soggetta ad absolescenza nel corso dell'ontogenesi.

I caratteri morfologici ecofenotipici sono: il grado di convessità delle valve, con casi di rapida ed improvvisa attenuazione della stessa nel corso dell'ontogenesi, l'inversione di convessità, l'accrescimento con estreme variazioni nei rapporti fra i parametri H ed L, si verificano alcuni vistosi casi di crescita allometrica (fig. 12); la labilità dell'attacco bissale; le anomalie di sviluppo del legamento (tav. 3) e dell'area striata anteriore. Si può infine considerare indicativo ed utile per l'analisi morfofunzionale il variare in senso ritmico della parte madreperlacea esterna del guscio, per cui si determina il caratteristico aspetto ripetitivo: lamine « prismatiche » - lamine madreperlacee.

Il taxon rimane tuttavia fortemente caratterizzato da alcuni attributi morfologici che sembrano essere stabili acquisizioni: la direzione di sviluppo delle valve di tipo aclino, il comportamento reciproco (fig. 1a, b) delle stesse, l'acquisizione di dimensioni e spessori, a volte veramente notevoli (tavv. 5, 6) e comunque

sempre da considerarsi cospicui; queste due ultime caratteristiche sono da collegarsi con un elevato metabolismo del Ca^{++} , prerogativa comune anche ad altre forme della facies a « *Lithiotis* ».

Da un'analisi particolareggiata del numeroso materiale a disposizione si può affermare che non è possibile suddividere i morfotipi in gruppi ben distinti fra loro, nel senso che in essi si riscontrano tutte le possibili sfumature di variabilità dei caratteri morfologici ecofenotipici.

Sembra che prevalgano individui nei quali i valori dei rapporti fra i parametri H ed L sono leggermente a favore del primo (tav. 1; fig. 15), con incisura bissale debolmente marcata, attenuantesi in direzione ventrale; valve con moderata convessità e con oscillazioni sia in altezza che in lunghezza. In caso di crescita allometrica in H, l'area striata anteriore è ridottissima e spesso porta solamente una debolissima traccia corrispondente all'incisura bissale (fig. 12).

Il mantenimento della stabilità idrodinamica è un fattore di vitale importanza per i bivalvi epibionti o leggermente semiendobionti, se questa stabilità viene a mancare essi possono essere danneggiati: 1) dagli effetti dovuti al variare del tasso di sedimentazione, per cui la commessura può venire temporaneamente occlusa da sedimento, con le conseguenze negative che ne derivano data la natura di « sospensivoro » del taxon; 2) dall'azione dell'energia idrodinamica (correnti in particolare) che può provocare capovolgimenti o dannosi spostamenti portando, come immediata conseguenza, la perdita della regolare entrata ed uscita delle correnti nutritizie. I bivalvi reagiscono a queste avversità adottando alcuni accorgimenti che aiutano a mantenere la stabilità idrodinamica e modificando soprattutto l'assetto delle parti dure. Le anomalie morfologiche che si riscontrano in *Lithioperna* sono in parte dovute agli squilibri causati dalla perdita della stabilità idrodinamica in seguito all'inefficienza della forza esplicata dal bisso, se non addirittura in seguito alla sua totale obsolescenza, una volta raggiunto da parte dell'organismo un certo stadio di sviluppo. Osservando l'assetto dell'apparato bissale sembra che si realizzino condizioni molto negative per quanto riguarda la sua efficienza meccanica; la massima efficienza della forza esercitata dal bisso si ha quando i filamenti sono corti ed escono perpendicolarmente al margine anteriore.

Da un numeroso materiale a disposizione appare evidente che l'incisura bissale ha sempre una direzione di sviluppo molto obliqua rispetto al margine anteriore ed è molto allungata nel senso dell'altezza a causa del rapido accrescimento in quel senso delle valve.

(*) Il termine aclino viene usato nel senso di Stanley (1972).

La direzione di uscita del bisso molto obliqua, che si realizza in *Lithioperna*, è un elemento negativo dal punto di vista funzionale, se a questo si aggiunge il notevole allungamento (esasperato nei casi di allometria in H) dei filamenti stessi si deduce che ad un certo stadio dello sviluppo ontogenetico i muscoli bissali non sono più in grado di esplicare un'azione sufficientemente efficace. L'attivo accrescimento delle valve nel senso dell'altezza provoca lo slittamento del piede nella medesima direzione e di conseguenza l'esagerato allungamento dei filamenti bissali, che vengono a perdere progressivamente di efficacia. In nessuno degli esemplari a nostra disposizione si sono conservate le impronte corrispondenti all'inserzione dei muscoli retrattori del bisso, impronte che possono facilmente conservarsi, anche nei bissati fossili, purché i filamenti siano di una certa consistenza numerica.

In *Lithioperna* il bisso diviene un organo inutilizzabile dal punto di vista meccanico, è funzionante solo entro certi limiti del binomio peso-accrescimento, può atrofizzarsi oppure può continuare ad essere secreto, rimanendo tuttavia inutilizzabile. L'obsolescenza del bisso si verifica con ogni probabilità abbastanza precocemente, dal momento che *Lithioperna* è caratterizzato da un veloce raggiungimento della maturità (non esistono esemplari di piccole dimensioni, questa sembra essere una delle più esclusive proprietà ascritte alle specie cosiddette « opportunistiche » (Alexander, 1977; Rhoads & Pannella, 1970).

Un altro elemento morfologico che rende ancora più difficile l'azione del bisso è rappresentato dalle aree striate anteriori (fig. 2; tavv. 2, 5): che allungano ulteriormente il percorso dei filamenti bissali rispetto al substrato.

Nel corso dell'ontogenesi *Lithioperna* va incontro a cambiamenti di tipo etologico in seguito alla perdita o all'inefficienza dell'attacco bissale; da uno stadio giovanile bissato oscillante passa gradatamente e con velocità che è in rapporto all'aumento di peso e di dimensioni, ad uno stadio di epibionte, semplicemente « appoggiato » al substrato; è probabile (v. oltre) che spesso l'organismo potesse venire temporaneamente e parzialmente sepolto da sedimento.

Per individuare quale valva è appoggiata al substrato, nel caso naturalmente di esemplari completi delle due valve, è necessario osservare (Stanley, *in litteris*) il guscio in profilo longitudinale (fig. 1), ne risulta, anche nei casi di irregolare andamento di crescita delle valve, che una è sempre leggermente più convessa rispetto all'altra ed è questa che è a contatto con il substrato poiché in tal modo la commessura rimane al di sopra dell'interfaccia acqua-sedimento.

L'osservazione in questo senso di numerosi esemplari completi delle due valve rivela che *Lithioperna*

sta appoggiata indifferentemente con la valva destra o con la valva sinistra.

Kauffman (1967) ha citato il verificarsi di casi analoghi per alcune specie appartenenti al gen *Inoceramus* del Cretacico (Colorado, USA) caratterizzati da dimensioni molto grandi ($L = 30-60$ cm), a componente quasi esclusivamente madreperlacea e da gusci appiattiti.

Una volta perduta la stabilità idrodinamica l'organismo è oggetto all'azione negativa rappresentata dal fattore sedimentazione, all'azione dell'energia idrodinamica e alla stabilità del fondo. L'analisi morfofunzionale ci permette di dimostrare che l'organismo reagisce positivamente all'influenza negativa di questi fattori. Una delle varianti morfologiche più significative per l'analisi morfofunzionale è rappresentata dalla notevole gamma di variazioni della convessità delle valve e dalle anomalie di sviluppo delle stesse (inversione di convessità, o arresto nella formazione della stessa con conseguente totale appiattimento). Si ritiene che in *Lithioperna* il contatto con un substrato morbido (fango calcareo) in un ambiente caratterizzato da irregolarità nel regime sedimentario e la vita in popolazioni addensate (condizioni biostromali) abbiano determinato una immediata risposta ecofenotipica all'eventuale presenza di sedimento sulla commessura o comunque sulla valva superiore.

Alcune osservazioni e ricerche di tipo morfofunzionale su brachiopodi fossili (Richards, 1972; Alexander, 1975, 1977) hanno evidenziato la stretta relazione che si instaura fra convessità delle valve e regime sedimentario; il termine ecofenotipico è stato creato in questo senso. Nel caso di sedimentazione scarsa, in cui è minimo il pericolo che la commessura venga occlusa da sedimento, gli individui sono piatti o a convessità ridottissima. Individui soggetti ad apporti sedimentari più intensi aumentano il grado di convessità. Allo stesso modo si interpretano le inversioni di convessità (fig. 1) o le irregolarità nell'andamento di sviluppo delle valve sia nel senso dell'altezza che in lunghezza. Appare evidente che la presenza di sedimento sulla conchiglia provoca una immediata risposta nella secrezione della conchiglia stessa con accelerazione di crescita della componente perpendicolare al substrato rispetto a quella parallela ad esso.

Le variazioni dell'intensità del regime sedimentario sono in rapporto con cicli stagionali e con i normali movimenti tidali e delle correnti, quindi l'accumulo di sedimento sulle valve può verificarsi durante periodi di rallentamento di crescita o di arresto della stessa, che si verificano normalmente nei bivalvi (Pannella, *in litteris*, Pannella & Mc Clintock, 1969; Farrow, 1971). Comportamento reciproco delle valve, realizzazione di geome-

trie compresse, acquisizione di spessori cospicui sono tutti da considerarsi meccanismi di stabilizzazione, sfruttati dai bivalvi che vivono semplicemente appoggiati al substrato e che caratterizzano anche *Litbioperna*. Nel taxon si realizza un'efficacissima aderenza reciproca delle valve, l'una segue in negativo l'andamento di crescita dell'altra, questo si nota osservando un esemplare completo sia in profilo longitudinale che trasversale; l'assenza di un'area legamentare in rilievo (che normalmente determina la formazione di una cavità interna) e la presenza di una estesa superficie di aderenza facilitano l'adesione fra le valve (fig. 2; tavv. 1, 2). Un simile comportamento delle valve assicura una chiusura ermetica delle stesse (essenziale nei pe-

riodi di respirazione anaerobica), previene eventuali slittamenti in caso di aumento dell'energia idrodinamica e nei normali movimenti di apertura e di chiusura delle valve. Le forme compresse, nelle quali si raggiungono valori alti del perimetro (P) in rapporto allo spazio occupato dall'organismo sono considerate come meccanismo di stabilizzazione, è abbassato il centro di gravità e sono evitati capovolgimenti. Anche il raggiungimento di valori cospicui negli spessori (tab. 7) è da considerarsi come risposta ad un'esigenza di maggior stabilità piuttosto che di irrobustimento, a quest'ultimo provvede generalmente l'ornamentazione; infine l'aumento della superficie a con-

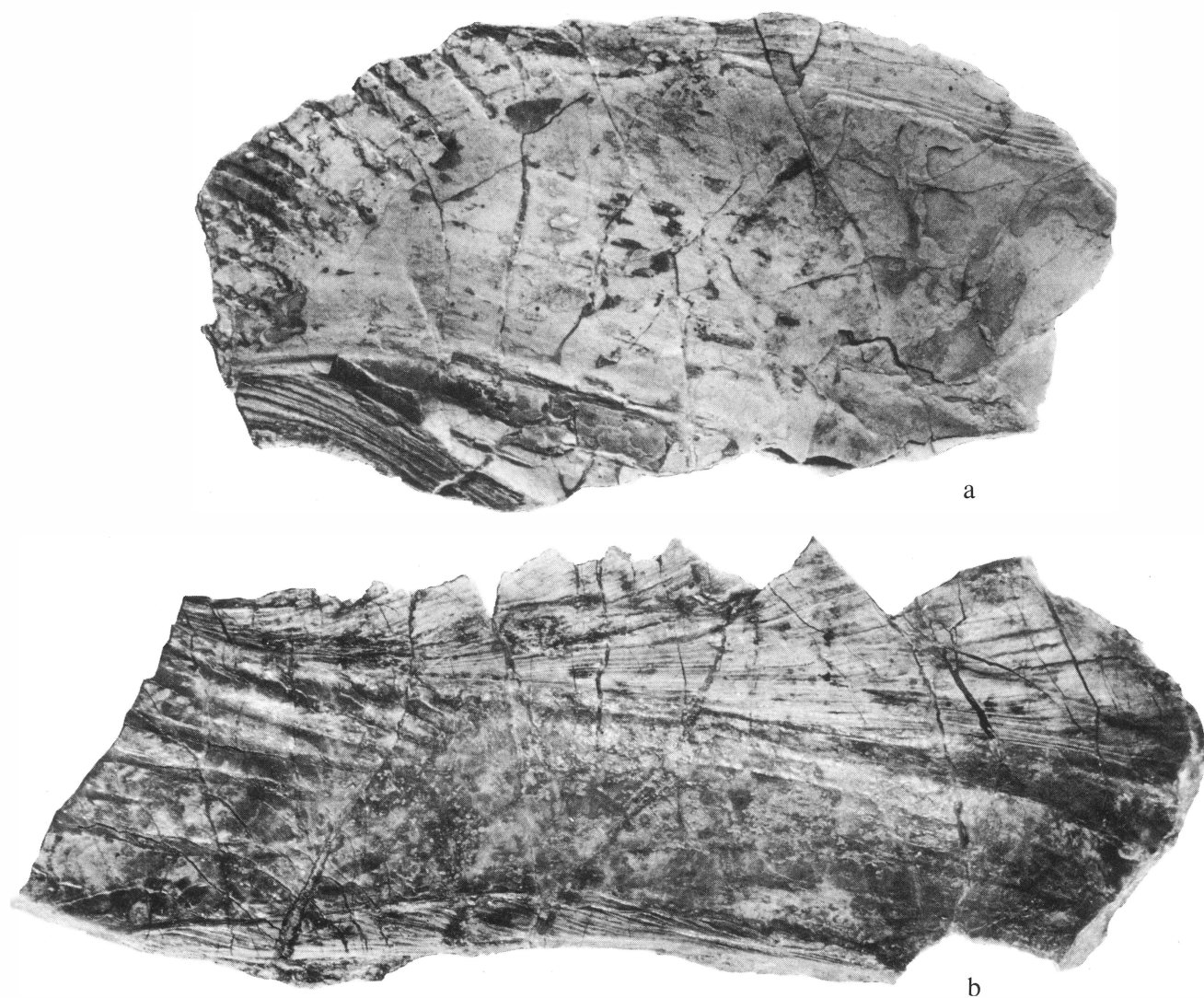


Fig. 12 - *Litbioperna scutata* (Dubar) a: VD, esemplare a crescita allometrica con area legamentare sviluppata irregolarmente. 0,8x. Peri — strada Peri (TN) — Fosse (VR). Ist. Geol. Univ. Ferrara. LP6/27. b: VS, parte apicale di un esemplare a crescita allometrica con sviluppo obliquo dell'area legamentare. 0,8x. Vaio dell'Anguilla (Monti Lessini, VR). Ist. Geol. Univ. Ferrara. LVS30.

tatto con il substrato impedisce un eventuale affondamento in esso.

Le variazioni dei valori del perimetro (P) e dei valori di L ed H vanno intese anche come risposta alle condizioni di vita ad alta densità di popolazione. Ciascun individuo pertanto, già esposto all'azione del tasso di sedimentazione e dell'energia idrodinamica, deve regolare la sua crescita in modo da assicurarsi un regolare apporto delle sostanze nutritive (correnti inalanti ed esalanti). Tutti i meccanismi realizzati da *Lithioperna* per il mantenimento di un'adeguata stabilità idrodinamica caratterizzano i bivalvi attuali e non, che vivono semplicemente appoggiati al substrato. Questa condizione è considerata (Stanley 1972; Kauffman, 1967) una conseguenza derivata da antiche abitudini di vita bissata o cementata; alcuni bivalvi avendo perduto tali prerogative hanno riadattato adeguatamente le loro morfologie (*Placuna* Lightf., 1786, è un tipico es. attuale; alcune specie appartenenti ad *Inoceramus* Sow., 1814 e ad *Atomodesma* Beyr., 1864, lo sono fra i fossili). La realizzazione di geometrie compresse con un'ampia superficie di contatto fra le due valve sembra ripercuotersi anche sulla fisiologia dell'individuo. L'ampio contatto fra le due valve in *Lithioperna* determina una estensione particolarmente sviluppata della superficie del mantello. L'estesa superficie adsorbente (superficie respiratoria) che si realizza, aumenta la capacità di assunzione dell'O₂ disciolto nell'acqua e delle sostanze nutritive. *Lithioperna*, pur avendo una biomassa ridotta rispetto alla superficie totale delle valve, riesce ad utilizzare, con un minimo sforzo molto O₂ (Rhoads & Pannella, 1970; Alexander, 1975, 1977; Thayer, 1975) ed aumenta le sue capacità respiratorie e nutritive.

Dal punto di vista funzionale questa caratteristica (sfruttata da specie opportunistiche appartenenti ai bivalvi ed ai brachiopodi) è interpretata come necessità da parte dell'organismo, che vive in un ambiente a bassa tensione di O₂, di sfruttare al massimo questo elemento. Nel caso di *Lithioperna* possono essere fatte altre considerazioni: 1) il taxon è svantaggiato nei movimenti di apertura delle valve per due motivi, grandi dimensioni raggiunte e per il tipo di commessura, che non essendo dentellata, obbliga l'organismo ad aprire di più le valve con il pericolo di infiltrazioni dannose di sedimento. Ne consegue che in *Lithioperna* l'estesa superficie respiratoria che si realizza, assicura l'adsorbimento della massima quantità di O₂ con un minimo sforzo. 2) Essendo un sospensivoro di basso livello, vivente cioè a contatto con il fondo, dove più facilmente può scarseggiare l'O₂ in circolazione, l'estesa superficie mantellare aumenta la capacità adsorbente.

Tenendo in considerazione la perdita dell'attacco

bissale ad un certo stadio dello sviluppo ontogenetico o per lo meno la sua azione inefficace una volta che l'organismo ha raggiunto un certo peso, ci si è anche posti la domanda se *Lithioperna* potesse passare ad un certo momento ad un tipo di vita semien-dobionte per bilanciare l'eccessivo peso raggiunto. Il gruppo degli endobissati è una ulteriore suddivisione riconosciuta nei bissati attuali e non. In base a studi recenti (Kauffman 1976, 1969; Kauffman & Runnegar 1975; Stanley 1970, 1972) sono state riconosciute alcune caratteristiche costanti e molto indicative proprie degli endobissati per cui è possibile riconoscerli, anche se esclusivamente fossili. La direzione di sviluppo delle valve è di tipo prosocline, equivalvi e con eguale convessità, spessori poco rilevanti, assetto generale delle valve subcilindrico (che favorisce l'azione scavatrice durante la penetrazione nel substrato), assenza di meccanismi di stabilizzazione, esiguità dell'apparato bissale (fessura, e muscoli retrattori bis-sali), sopperisce a quest'ultimo fattore l'azione del substrato circostante che aiuta a mantenere la stabilità fisica necessaria. Queste caratteristiche riguardano solo il gruppo di endobissati (che sono la maggior parte) che penetrano nel sedimento con una direzione più o meno obliqua. Attualmente si conoscono due soli generi che si infossano nel sedimento in direzione perpendicolare: *Malleus* Lam., 1799 (con la sola specie *Malleus malleus* (Linn.)) e *Pinna* Linn., 1758, questi hanno un apparato bissale piuttosto sviluppato, con impronte dei muscoli retrattori del bisso situate in direzione perpendicolare all'uscita dei filamenti stessi e sono a simmetria bilaterale. I gusci sono molto sottili e possono penetrare nel substrato per oltre 2/3 dell'altezza delle valve e la massa dei visceri è sempre all'interno del substrato.

Da questa rapida rassegna appare evidente che nella morfologia di *Lithioperna* non si riconoscono le caratteristiche degli endobissati, qualunque sia la direzione con cui essi si infossano nel sedimento. Questo è in accordo con quanto è stato detto in precedenza riguardo la presenza di caratteri morfologici ecofenotipici e di vari meccanismi di stabilizzazione cui fa ricorso il taxon per mantenere la stabilità idrodinamica.

Sulla faccia interna le variazioni manifestate dall'area legamentare possono essere interpretate in senso morfofunzionale.

L'area legamentare generalmente molto sviluppata nel senso dell'altezza, è a volte di aspetto irregolare (tav. 3); questo è dovuto alla diversa ampiezza degli spazi occupati dal legamento lamellare.

In *Lithioperna* prevale nettamente la componente lamellare su quella striata (tavv. 3, 5, 6) e questo ha un preciso significato funzionale. Le due componenti

legamentari hanno diversa funzione (Yonge, 1973) nei movimenti di apertura delle valve, una volta che l'adduttore si è rilassato. La componente lamellare ha funzione principale nel tenere unite le valve, mentre quella striata è la vera antagonista dell'adduttore. Il diverso sviluppo delle due parti in *Lithioperla* indica che nell'organismo è prevalente la necessità di unione fra le valve. La parte lamellare in certi casi può avere un'estensione doppia o tripla rispetto a quella striata; molto spesso si verificano anomalie di sviluppo (tavv. 1, 2, 3; figg. 1, 2) sempre a discapito della parte striata; alcuni resiliferi (anche 2-3 susseguenti) interrompono la crescita ed al loro posto si inserisce il legamento lamellare. Vi sono esemplari nei quali la parte ventrale del legamento (e quindi quella effettivamente funzionante) è costituita prevalentemente da legamento lamellare. La presenza di resiliferi obsoleti si verifica indipendentemente dallo stadio di sviluppo ontogenetico dell'area legamentare. Dal punto di vista funzionale questo comportamento anomalo del legamento dimostra che nel corso dello sviluppo alcuni individui riescono ad effettuare una più efficace unione fra le valve, nello stesso tempo però è meno efficace l'apertura delle valve (durante la quale l'organismo ha la possibilità di assumere Ca^{++} dall'acqua e quindi di accrescersi), queste anomalie dell'area legamentare infatti sono più frequenti in individui di modeste dimensioni. Altre « anomalie » di sviluppo dell'area legamentare possono presentarsi in alcuni morfotipi nei quali si verificano cambiamenti allometrici dei valori relativi all'H rispetto a quelli della L (tav. 3, figg. 3, 4). In essi l'area legamentare ha una velocità di crescita maggiore nella parte posteriore per cui si sviluppa obliquamente rispetto alla direzione di sviluppo delle valve e può arrivare a ridosso del margine posteriore della cavità conchigliare. In queste condizioni è aumentata l'adesione fra le due valve e sono facilitati i movimenti di apertura e di chiusura, perché si è accorciata la distanza fra adduttore e legamento.

Si è già accennato nella parte introduttiva che nei bivalvi la secrezione dei tipi microstrutturali del guscio è in parte controllata geneticamente e in parte rappresenta una risposta dell'organismo alle esigenze funzionali (resistenza agli stress ambientali in conformità alle abitudini di vita); quindi anche la microstruttura può fornire elementi utili per l'analisi morfofunzionale. Nel caso di *Lithioperla* essa può fornirci dati non solo per quanto riguarda le caratteristiche di efficienza meccanica del guscio, ma, data la presenza della deposizione rispettiva « prismi »-madreperla, fornisce alcuni elementi utili riguardo le abitudini di vita dell'organismo. I dati sperimentali for-

niti di recente, riguardanti le proprietà meccaniche dei vari tipi microstrutturali, attribuiscono alla struttura madreperlacea le maggiori capacità di resistenza e di elasticità sotto sforzi di tensione e di compressione, caratteristiche inoltre più spiccate nella madreperla di tipo lenticolare (Taylor & Layman, 1972; Taylor 1973; Wainwright, 1969). Sembra che queste proprietà derivino dall'abbondante matrice intercrystallina e dalla sua particolare composizione (maggiore o minore quantità di proteine che la compongono, Hudson, 1967).

È probabile che in *Lithioperla*, i ripetuti fenomeni di alterazione subiti dalla madreperla lenticolare nel corso dell'ontogenesi, diminuiscano progressivamente le proprietà meccaniche delle valve.

Alla struttura prismatica, i recenti dati sperimentali attribuiscono spiccate proprietà di flessibilità (Taylor & Layman, 1972; Waller 1972; Carter & Tevesz 1977, 1978) preziose nel meccanismo di apertura e di chiusura delle valve, poiché la presenza di questo tipo strutturale rende più « dolce » il contatto fra le valve. Dati attualistici confermano che molto spesso i movimenti di apertura e di chiusura sono violenti. In *Lithioperla* lo strato prismatico alto corrisponde proprio a quella parte delle valve (l'area di perfetta aderenza) sulla quale avviene il contatto più diretto mentre, in corrispondenza delle aree striate anteriori, le due valve non si toccano perfettamente, quindi l'assenza di uno strato prismatico, in loro corrispondenza, non nuoce in modo particolare durante i movimenti di apertura e di chiusura delle valve. In *Lithioperla* si realizza un meccanismo di chiusura delle valve moderatamente rigido e di conseguenza moderatamente efficace, a questo si deve aggiungere la presenza di un'area legamentare poco elastica, di un muscolo adduttore poco sviluppato (se paragonato alla superficie totale delle valve) e di una commessura di tipo semplice).

Nel paragrafo riguardante la microstruttura si è detto che le modificazioni che interessano la madreperla lenticolare e che danno origine alla struttura di tipo ripetitivo sono causate da periodi di respirazione anaerobica attuata dall'organismo sotto l'influenza di svariati fattori. Le sequenze ripetitive « prismi-madreperla » variano per numero, estensione e spessore anche nell'ambito di una stesso guscio, gli individui reagiscono in modo diverso ai momenti di stress e questo dipende dal grado di sviluppo raggiunto, dalle dimensioni, dal grado di convessità delle valve (che è in rapporto con il tasso di sedimentazione), dalla posizione di vita reciproca assunta nelle antiche associazioni. L'azione negativa dovuta ad alcuni stress, come ad es. il tasso di sedimentazione è stata sentita

dall'organismo quando, perduta precocemente un'adeguata stabilità idrodinamica in seguito all'inefficienza dell'attacco bissale (v. pag. 245), ha subito un cambiamento etologico, passando da uno stadio bissato ed oscillante ad uno stadio di epibionte semplicemente appoggiato al substrato.

PARTE SISTEMATICA

POSIZIONE SISTEMATICA DEL GENERE

Seguendo la più recente sistematica dei lamellibranchi indicata nel Moore (Treatise on Invert. Palaeont., N, Mollusca, v. 1-3, 1969-71) non sembra possibile includere questo nuovo genere in nessuno di quelli bissati a legamento multivinculare, noti attualmente.

Si ritiene necessaria l'istituzione di un nuovo genere *Lithioperna* n. gen. anche se ad una prima sommaria osservazione vi è una certa convergenza morfologica fra la forma liassica ed *Isognomon* (*Ippochaeta*) Philippi, 1844, taxon attualmente incluso nella fam. Isognomonidae Woodring, 1925. La convergenza morfologica è dovuta in particolare ai cospicui valori raggiunti da entrambi i taxa nelle dimensioni e negli spessori, al rapido accrescimento in senso ventrale dell'area legamentare ed al minimo spazio a disposizione del corpo rispetto alla superficie complessiva delle valve. Un confronto eseguito in dettaglio fra le due forme (p. 250) mette in evidenza l'esistenza di elementi fondamentali di divergenza, aventi valore tassonomico a livello generico, in particolare il tipo di microstruttura e l'assetto dell'area legamentare; di conseguenza la forma liassica rappresenta un bissato a legamento multivinculare con caratteristiche particolari tali da giustificare l'istituzione di un nuovo genere.

Per quanto riguarda la collocazione sistematica di *Lithioperna*, a livello di ordine rientra in Pterioida Newell 1965, essendo inequilaterale, monominario, per il legamento multivinculare e per la componente prismatico-madreperlacea del guscio. Rientra anche nel sottordine Pteriina Newell, 1965 per la presenza del bisso, anche se per un periodo di variabile durata dello sviluppo ontogenetico. Il legamento multivinculare opistodetico e la presenza di un lembo madreperlaceo nella parte più interna del guscio pone il taxon nella superfam. Pteriacea Gray, 1847.

Rimane incerta per ora la collocazione del nuovo genere a livello di famiglia, anche se esistono numerosi caratteri comuni fra *Lithioperna* ed i taxa che contraddistinguono la fam. Isognomonidae: grandi dimensioni, spessori cospicui, possibile accentuato svi-

luppo della area legamentare nel senso dell'altezza, assenza di un'orecchietta anteriore e di elementi cardinali. Il tipo di microstruttura e l'assenza nella forma liassica di un'area legamentare in rilievo, che permette la formazione di una cavità interna, sono elementi di divergenza anche se sono per ora ancora lacunose le conoscenze delle microstrutture dei taxa inclusi nella fam. Isognomonidae.

Ordo PTERIOIDA Newell, 1965

Subordo PTERIINA Newell, 1965

Superfam. PTERIACEA Gray, 1847

Fam. ISOGNOMONIDAE ? Woodring, 1925

Gen. LITHIOPERNA n. gen.

1948 *Perna scutata* n. sp. DUBAR, pp. 158-59, tav. 14, figg. 1-3;
1948 *Perna* sp. nov. DUBAR, pp. 159-61, fig. 51, tav. 13, fig. 10a-b;

1962 *Ostrea* DE CASTRO, p. 14;

1968 *Lithiopedalion Küebni* BUSER, p. 59;

1971 « *Perna* » sp. BERTI CAVICCHI, BOSELLINI, BROGLIO LORIGA, pp. 47-48, fig. 5, tav. 3, figg. 1-3;

1975 *Isognomon* CLARI, tav. 2, fig. 1;

1976 *Lithiopedalion* BROGLIO LORIGA & NERI, tav. 85, figg. 1-2.

Derivatio nominis — da λίθος = roccia e nome riferito alla facies a *Lithiotis*; *Perna* dal primo nome usato per includervi le forme a legamento multivinculare.

Specie-tipo — *Lithioperna scutata* (Dubar), 1948, pp. 159-161, tav. 14, fig. 1a-b.

Diagnosi — Per la formulazione di questa diagnosi ci si è basati sulla osservazione diretta della collezione originale di Dubar, del numeroso materiale proveniente dal Veneto e della moderna sistematica dei lamellibranchi (Treatise on Invert. Palaeont., N. v. 1-2, 1969).

La collezione originale di Dubar comprende sette esemplari non tutti raffigurati nella monografia del 1948, di cui quattro sono valve sinistre incomplete, tre sono valve destre e un solo esemplare comprende le due valve, anch'esse però parzialmente conservate. L'esemplare raffigurato da Dubar a tav. 13, fig. 10 ed indicato come *Perna* sp., non è stato per ora reperito. Tutti gli esemplari hanno un guscio pulvirulento, molto fragile, in cui non rimane nulla dell'originaria struttura.

Conchiglia grande, appiattita da subquadrangolare a subcircolare, fortemente inequilaterale e subequivalve, valve con sviluppo acilino, apice terminale poco sporgente, commessura ondulata. Spessore generalmente cospicuo. Valve a convessità variabile

nel corso dell'ontogenesi, l'una segue l'andamento dell'altra, di conseguenza le sezioni longitudinali e trasversali sono di aspetto ondulato, biconvesse e biconcave. Superficie esterna liscia, molto raramente con rade e marcate pieghe concentriche. Faccia interna priva di area legamentare in rilievo; area legamentare opistodetica multivinculare, area striata anteriore più sviluppata della posteriore, incisura bissale variamente incisa diretta obliquamente in direzione ventrale a partire dall'apice; cavità del corpo piriforme, appuntita in direzione cardinale, spostata anteriormente, allungata longitudinalmente e delimitata nello stesso senso da due pieghe interne, presenti su ciascuna valva e da due deboli solchi, aventi funzione di incastro. Area di aderenza molto estesa situata posteriormente alla cavità conchigliare. Area di inserzione del muscolo adduttore unica, antero-ventrale, semilunare.

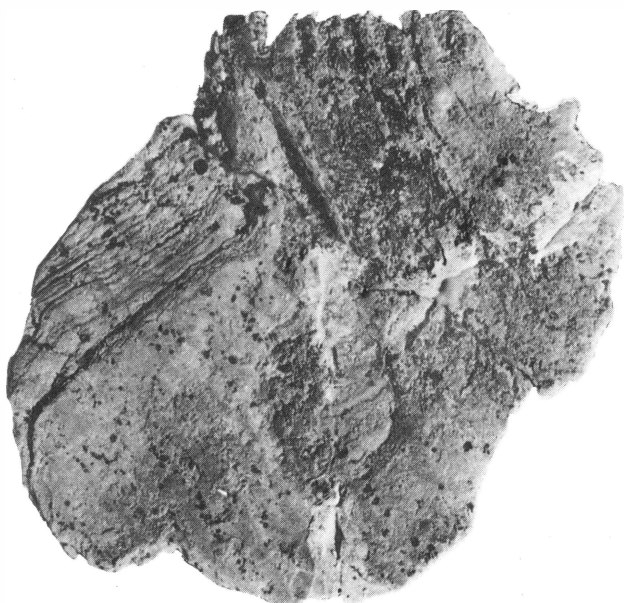


Fig. 13 - *Lithioperna scutata* (Dubar), VD, Lectotipo. 0,7x. Minière de Jebel Bou Dahar, presso Beni Tajjite (Alto Atlante, Marocco). Laboratoire de Géologie, Facultés Catholiques, Lille (France).

Composizione aragonitica. Microstruttura prismatico-madreperlacea; gran parte del guscio è costituita da madreperla lenticolare che a partire da un certo momento dello sviluppo ontogenetico risulta alternata a lamine formate da elementi « pseudoprismatici ». Strato prismatico situato fra la struttura ripetitiva ed il sottile lembo madreperlaceo interno.

Età — Giurassico inferiore (Liassico).

Confronti — Dubar aveva incluso la specie *scutata* nel gen. *Perna* Bruguière, 1789, basandosi pro-

abilmente sul tipo di legamento, sulle dimensioni e sulla forma della conchiglia. L'Autore aveva giudicato opportuno istituire una nuova specie poiché dal confronto con altre specie incluse nel gen. *Perna* e diffuse in terreni giurassici dell'Europa (es. *Perna quadrata* Goldf., 1863; *Perna lugdunensis* Dumort., 1809; *Perna taramellii* Boehm, 1844) risultavano vistose differenze soprattutto nell'aspetto della faccia cardinale.

Attualmente il gen. *Perna* Bruguière 1789, è caduto in sinonimia con *Isognomon* (*Isognomon*) Lightfoot 1786, incluso nella fam. Isognomonidae Woodring, 1925 (in Moore, Treatise on Invert. Paleont., N, v. 1, p. N 322), non esistono però sufficienti elementi morfologici di contatto tali da giustificare un suo confronto con *Lithioperna* n. gen. L'unico taxon incluso nelle Isognomonide con il quale esiste una certa convergenza morfologica è *Isognomon* (*Ippochaeta*) Philippi, 1844, diffuso solamente in terreni terziari. I caratteri morfologici che avvicinano le due forme e che si evidenziano immediatamente anche con una sommaria osservazione sono: le vistose dimensioni raggiunte, i valori cospicui di spessori, il rapido sviluppo dell'area legamentare nel senso dell'altezza e la sproporzione esistente fra superficie complessiva delle valve e cavità del corpo a discapito di quest'ultima. Una valutazione dettagliata dell'assetto morfologico della superficie interna e del tipo di microstruttura impedisce però l'identificazione fra le due forme.

In *Isognomon* (*Ippochaeta*) Phil. le valve sono regolarmente biconvesse, data la presenza di un'area legamentare in rilievo. Differenze esistono anche nell'assetto dell'apparato bissale che nella forma terziaria si desume molto efficace, considerata la posizione delle impronte dei muscoli retrattori del bisso, che sono in direzione quasi perpendicolare rispetto a quella del solco bissale.

Nonostante l'area legamentare si presenti notevolmente sviluppata in entrambi i generi, esiste una situazione esattamente opposta per quanto riguarda la distribuzione delle due parti che formano il legamento.

In *Isognomon* (*Ippochaeta*) Phil. infatti i resiliferi hanno ampiezza doppia e più rispetto alle aree occupate dal legamento lamellare.

La cavità del corpo risulta ben definita in *Lithioperna* perché è delimitata da due pieghe longitudinali, mentre la restante superficie interna funziona come area di contatto (fig. 2), in *Isognomon* (*Ippochaeta*) Phil. la cavità del corpo non è ben delimitata dalla restante superficie interna e non esiste un'area di contatto vera e propria.

A livello di microstruttura vi sono altre importanti differenze, poiché mentre nella forma terziaria

l'acquisizione di cospicui valori avviene per opposizione di lamine madreperlacee (con elementi disposti a brick-wall), in *Lithioperna* la maggior parte del guscio ha una struttura di tipo ripetitivo, dovuta alla alternanza di lamine madreperlacee e lamine costituite da elementi pseudoprismatici.

In definitiva sussistono più elementi morfologici aventi valore generico, che impediscono l'identificazione fra *Isognomon* (*Ippochaeta*) Phil. e *Lithioperna*.

Osservazioni — Sulla base del numeroso materiale a nostra disposizione, si conferma come appartenente a questo genere la sola specie *scutata*, istituita da Dubar (1948). Le numerose manifestazioni fenotipiche sono da ritenersi controllate dall'ambiente (v. capitolo riguardante l'analisi morfofunzionale).

Distribuzione geografica — Alpi meridionali, Appennino centro-meridionale (Italia); Jugoslavia; Albania; Grecia; Spagna; Francia; Marocco.



Fig. 14 - *Lithioperna scutata* (Dubar), VS, Paralectotipo. 1x. Minière de Jebel Bou Dahar, presso Beni Tajjite (Alto Atlante, Marocco). Laboratoire de Géologie, Facultés Catholiques, Lille (France).

LITHIOPERNA SCUTATA (Dubar, 1948)
Tavv. 1-6; figg. 1-15 n.t.

- 1948 *Perna scutata* DUBAR, pp. 158-59, tav. 14, figg. 1-3;
1949 *Perna* sp. DUBAR, pp. 159-61, fig. 51, tav. 13, fig. 10a-b;
1971 «*Perna*» sp. BERTI CAVICCHI, BOSELLINI & BROGLIO LORIGA, pp. 47-48, fig. 5; tav. 3, figg. 1-3;
1975 *Isognomon* sp. CLARI, tav. 2, fig. 1;
1976 *Lithiopetalion* Buser - BROGLIO LORIGA & NERI, tav. 85; figg. 1-2;

1975 *Gervilleioperna* (*Perna*) *scutata* Dubar - DU DRESNAY, pag. 305;

1977 *Isognomon scutatus* Dubar - GEYER, pag. 314.

Lectotipo — Fig. 13, valva destra quasi integra, mancante solamente di una parte del margine dorsale e di quello posteriore; si è conservata traccia della impronta di attacco del muscolo adduttore, il guscio è ricristallizzato.

Collezione Dubar, 1948, pp. 158-159, tav. 14, figg. 1a-b; Laboratoire de Géologie, Facultés Catholiques, Lille (Francia). Dei tre esemplari raffigurati da Dubar a tav. 14 ed indicati come *Perna scutata* n. sp., è stato scelto come lectotipo l'esemplare n° 1 (anche se si tratta di una valva singola), perché è quello meglio conservato.

Località-tipo — Minière di Jebel Bou Dahar, presso Beni Tajjite (Alto e Medio Atlante, Marocco).

Livello-tipo — Domeriano (Liassico inf., Giurassico).

Paralectotipi — Fig. 14; Dubar, 1948, tav. 14, figg. 2-3, tav. 13, figg. 10a-b. Collezione Dubar, 1948. Laboratoire de Géologie, Facultés Catholiques, Lille (Francia).

Descrizione — La conchiglia è grande, subequivalve e fortemente inequilaterale. La forma varia da subquadrangolare a subrettangolare. La direzione di sviluppo delle valve è di tipo aclino, l'apice è terminale, poco sporgente rispetto al margine dorsale. La commessura è ondulata. La spessore generalmente notevole, varia molto nell'ambito di ciascuna valva, il massimo valore è raggiunto in corrispondenza della regione dorsale anteriore, mentre verso i margini si riduce anche più della metà. La superficie esterna presenta molto raramente rade e marcate pieghe concentriche. Le sezioni longitudinali e trasversali di un guscio completo sono biconvesse o biconcave, ed offrono l'immagine di due spesse lamine che si assottigliano in prossimità degli apici, con andamento talora ondulato, perché la convessità può variare nel corso dell'ontogenesi e le due valve si comportano come l'una il negativo dell'altra.

La faccia interna è priva di un'area legamentare in rilievo; l'area legamentare è opistodetica multivinculare, molto sviluppata nel senso dell'altezza con resiliferi di ampiezza (2 mm circa) sempre minore rispetto a quella delle aree di inserzione del legamento lamellare. I resiliferi possono assottigliarsi in direzione ventrale, alcuni interrompono la crescita ed al loro posto si inserisce il legamento lamellare. Le aree striate, anteriore e posteriore, si sviluppano variamente in rapporto alla forma ed alle dimensioni delle valve, quella anteriore è sempre la più sviluppata. Le strie di accrescimento hanno andamento ondulato, sono

filiformi oppure riunite a formare fasci, che conferiscono a queste aree un aspetto lamelloso.

L'incisura bissale parte dall'apice e solca le aree striate anteriori con un'intensità ed una lunghezza molto variabili, si attenua proseguendo ventralmente e con l'aumento dell'altezza delle valve. L'incisura può essere più evidente indifferentemente sia sulla valva destra che sulla sinistra.

La cavità del corpo è ridotta, piriforme, spostata anteriormente, allungata ed appuntita in direzione cardinale, delimitata in senso longitudinale da due pieghe interne e da due solchi deboli, su ciascuna valva, aventi funzioni di incastro. Posteriormente alla cavità conchigliare le superfici di entrambe le valve sono piatte, formano così una sviluppata area di contatto.

L'impronta del muscolo adduttore, di forma semi-lunare, è situata in posizione antero-ventrale.

La composizione del guscio è aragonitica, la microstruttura è di tipo prismatico-madreperlaceo. Nel corso dell'ontogenesi si verificano mutamenti nella sequenza degli strati. Negli stadi giovanili il guscio è costituito all'esterno da una spessa lamina di ma-

dreperla (con disposizione degli elementi di tipo lenticolare), su cui si deposita un alto strato prismatico semplice ed in corrispondenza della parte più interna è presente un sottile lembo madreperlaceo. Durante l'accrescimento cambia l'aspetto della parte di guscio formata da madreperla lenticolare. Gradualmente, con modalità diverse da un individuo all'altro, compare l'aspetto ritmico per la comparsa di lamine formate da elementi di aspetto pseudoprismatico, derivati in realtà dall'alterazione della madreperla preesistente. Tutto lo spessore del guscio è interessato da bande scure residui dell'originaria matrice organica.

Variabilità — La variabilità è molto accentuata e comporta variazioni in tutti i caratteri morfologici, variazioni legate alla sensibilità ecofenotipica del taxon. Tuttavia per completare il quadro estremamente ricco, offerto dalla variabilità portiamo altri elementi indicativi per quanto riguarda le dimensioni relative all'H, L e S dei gusci. Nelle tavole 5 e 6 sono schematizzati i morfotipi più ricorrenti del taxon, per i quali è stato ricostruito l'aspetto delle parti mancanti.



Fig. 15 - *Lithioperla scutata* (Dubar). a: VD; b: VS.

Valve con sviluppo molto regolare dell'area legamentare, si è conservata parte della cavità conchigliare. 1x.
Vaio dell'Anguilla (M. Lessini, Verona). Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara. LVS 43, 44.

Nella tab. 6 riportiamo le misure relative all'H ed alla L di alcuni esemplari, fra i più integri a nostra disposizione. Non è possibile indicare valori reali dal momento che mancano costantemente le parti marginali, i valori più falsati sono quelli relativi all'H, poiché le parti mancanti che si riferiscono a questo parametro possono rappresentare anche 1/3 del valore effettivo.

Tab. 6 - Dimensioni in cm di alcuni esemplari misurati secondo H ed L.

H	14	11	17	15	16	25	17	21
L	12	7,5	13	14	13	19	9	16

La subequivalvità che caratterizza *Lithioperna* va intesa nel senso dello spessore, che è leggermente diverso fra le due valve, sono comunque differenze che vanno espresse nell'ordine dei mm. Nel complesso si può affermare che lo spessore è un carattere estremamente variabile, ma non risulta in rapporto diretto con l'H e con la L. Nell'ambito di una singola valva i valori più cospicui sono raggiunti in corrispondenza della regione medio-dorsale anteriore. Nella tab. 7 sono riportati i valori massimi e minimi calcolati in alcune valve singole.

Tab. 7 - Valori in cm degli spessori minimi e massimi calcolati in alcune valve singole.

min.	0,3	0,3	5	0,3	0,4	0,4	0,2
max.	1,4	1,5	1,2	0,8	1,3	1,5	1,7

Un valore medio indicativo, sempre riferito allo spessore di valve singole è dai 6 ai 12 mm per le parti più spesse e dai 2 ai 5 mm per le parti marginali meno spesse.

Per quanto riguarda l'area legamentare si può affermare che il numero dei resiliferi può non essere in rapporto con la lunghezza raggiunta dai gusci (fig. 15), questo dipende dall'ampiezza dell'area occupata dal legamento lamellare (tav. 3), vi sono casi di valve lunghe che non hanno un numero elevato di resiliferi, perché molto distanziati.

Si è più volte messo in evidenza come caratteristica peculiare del taxon il rapido accrescimento nel senso dell'altezza dell'area legamentare. A scopo orientativo e tenendo conto che dorsalmente è sempre mancante una parte, si può parlare per l'area legamentare, di una H pari circa ad 1/3 dell'H totale della valva (tavv. 5, 6; fig. 12).

Dimensioni (in cm) — Lectotipo: H = 11,5; L = 10,5; S = 0,2-0,8 (Dubar, 1948, tav. 14, fig. 1a-b).

Paralectotipi (fig. 14): H = 6,5; L = 4,5; S = 0,3-0,8 (Dubar, 1948, tav. 14, fig. 2).

H = 10,5; L = 9; S = 0,3-0,6 (Dubar, 1948; tav. 14, fig. 3).

H = 8; L = 7; S = 1-0,5.

H = 6; L = 5; S = 8-2; H = 18; L = 15;

S = 2-0,5; H = 9; L = 9; S = 0,2-0,7.

Provenienza — Miniere di Jebel Bou Dahar, presso Beni Tajjite (Alto e Medio Atlante, Marocco); Vaio dell'Anguilla (strada Erbezzo-Bosco Chiesanuova, M. Lessini, Verona); Peri, strada Peri (Trento)-Fosse (Verona); Altopiano dei Sette Comuni (M. Lessini, Vicenza): M. Cucco (tav. Borgo Valsugana); M. Verena (tav. M. Verena, presso Malga Larici di Sotto); Telve e Carbonare (tav. Rotzo); Rifugio Vezzena (tav. M. Verena); Val Zibia (presso Albaredo, Rovereto); Val Terragnolo (presso Molino Costa, Rovereto).

Distribuzione geografica — Alpi Meridionali, Appennino centro-meridionale (Italia); Jugoslavia; Albania; Spagna; Marocco.

BIBLIOGRAFIA

- ACCORSI BENINI C. & BROGLIO LORIGA C., 1977, *Lithiotis* Gümbel, 1871 e *Cochlearites* Reis, 1903 I°. Revisione morfologica e tassonomica: Boll. Soc. Pal. It., v. 16, n. 1, pp. 15-60, tavv. 1-9, figg. testo 1-21, Modena.
- AGARD J. & DU DRESNAY R., 1965, La region mineralisée du Jebel Bou-Dahar, près de Beni-Tajjite (Haute-Atlas oriental): Étude géologique et métallogénique. Notes Mem. Serv. Geol. Mar., n. 181, pp. 135-152, tav. 1-8, figg. testo 1-7, Rabat.
- AKBERALI H. B., MARRIOT K. R. & TRUEMAN E. R., 1977, Calcium utilisation during anaerobiosis induced by osmotic shock in a bivalve mollusc: Nature, v. 266, n. 5605, pp. 552-553, figg. testo 1-4, London.
- ALEXANDER R., 1975, Phenotypic lability of the Brachiopod *Rafinesquia alternata* (Ordovician) and its correlation with the sedimentologic regime; Journ. of Paleont., v. 49, n. 4, pp. 607-618, tavv. 1-2, figg. testo 1-4, Tulsa.
- , 1977, Growth, morphology and ecology of Paleozoic and Mesozoic opportunistic species of Brachiopods from Idaho-Utah: Journ. of Paleont., v. 51, n. 6, pp. 1133-1149, tav. 1, figg. testo 1-14, Tulsa.
- BENINI C. & LORIGA C., 1974, *Isognomon* (*Mytiloperna*) v. Ihering, 1903 e *Gervilleioperna* Krumbeck, 1923 fra i grossi Lamellibranchi della facies a « *Lithiotis* » del Veneto: Rend. Acc. Naz. Lincei, Cl. Sc. Mat., Fis. e Nat. v. 57, n. 3-4, pp. 233-44, tavv. 1-5, Roma.

- BERTI CAVICCHI A., BOSELLINI A. & BROGLIO LORIGA C., 1971, Calcari a *Lithiotis problematica* Gümbel o calcari a «*Lithiotis*»? : Mem. Geopaleont. Univ. Ferrara, v. 3, f. 1, n. 3, pp. 41-53, tavv. 1-3, figg. testo 1-5, Ferrara.
- BEVELANDER G. & NAKAHARA H., 1969, An electron microscope study of the formation of the nacreous layer in the shell of certain Bivalve Molluscs: Calc. Tiss. Res., v. 3, pp. 84-92, figg. testo 1-5, Houston, Texas.
- BISCHOFF J. L., 1969, Temperature controls on aragonite-calcite transformation in aqueous solution: Am. Mineralogist, v. 54, n. 1-2, pp. 149-155, figg. testo 1-3, Washington.
- , FYFE W. S., 1968, Catalysis inhibition and the calcite-aragonite problem; P. I: the aragonite-calcite transformation: Am. Journ. Sc., v. 266, n. 2, pp. 65-79, figg. testo 1-7, New Haven.
- BOEHM G., 1884, Beiträge zur Kenntniss der Grauen Kalke in Venetien: Abd. Zeitsch. D. Geol. Gesell., Bd. XXXVI, pp. 737-82, tavv. 1-9, Berlin.
- , 1887, Die Facies der Grauen Kalke von Venetien in Departm. der Sarthe: Zeitschr. d. D. Geol. Ges., Bd. XXIX, pp. 204-211, Berlin.
- BOGGILD O. B., 1930, The shell structure of the mollusks: D. K.D. Vidensk. Selsk. Skr. s. 9, v. 2, pp. 231-325, tav. 1-15, figg. testo 1-10, Copenhagen.
- BOSELLINI A., 1972, Paleoeologia dei calcari a «*Lithiotis*» (Giurassico inferiore, Prealpi Venete): Riv. Ital. Paleont. e Stratigr., v. 78, n. 3, pp. 441-464, tav. 49-56, figg. testo 1-2, Milano.
- , BROGLIO LORIGA C., 1971, I «Calcari grigi» di Rotzo Giurassico inferiore, Altopiano di Asiago: Ann. Univ. Ferrara, N.S., Sez. IX, Sc. Geol. e Paleont., pp. 1-61, v. 5, n. 1, tav. 1-4; figg. testo 1-23, Ferrara.
- BROWN W. H., FYFE W. S. & TURNER F. J., 1962, Aragonite in California glaucophane schists, and the Kinetics of the aragonite-calcite transformation; Journ. Petrology, v. 3, pp. 566-82, tav. 1-5, figg. testo 1-7, London.
- BUSER S., 1968, The development of Jurassic strata in the outer Dinarids of Slovenia; in First Coll. Geology of Dinarids Alps, v. 1, pp. 59-67, Ljubljana.
- , 1972, Die charakteristik und systematische Stellung der Lithiotiden: manoscritto depositato presso l'Istituto di Geologia dell'Università di Ferrara.
- CARETTO P. G., 1963, Nuovi dati sulla estensione della formazione a facies piacentiana a Ovest della città di Asti: Atti Soc. Ital. Sc. Nat. Mus. Civ. Stor. Nat. Milano, v. CII, n. 1, pp. 1-31, tav. 1-4, figg. testo 1-6, Milano.
- , 1975, Un raro Lamellibranco periferico nel Pliocene piemontese: Atti Soc. Ital. Museo Civ. Stor. Nat. Milano, v. 116, n. 2, pp. 33-64, tav. 1-5, figg. testo 1-4, Milano.
- CARTER J. G. & TEVESZ M. J., 1977, The shell structure of *Ptychodesma* (Cyrtodontidae; Bivalvia) and its bearing on the evolution of the Pteriomorphia; Phil. Trans. (B) Royal Soc. London, v. 284, pp. 11-12, London.
- , —, 1978, Shell microstructure of a middle devonian (Hamilton Group) Bivalve fauna from Central New York; Journ. of Paleont., v. 52, n. 4, pp. 859-880, figg. testo 1-21, Tulsa.
- CHAVE E. K., 1954, Aspect for the biogeochemistry of magnesium. I Calcareous marine organisms: Journ., Geol., v. 62, n. 6, pp. 587-599, figg. testo 1-4, Chicago.
- , 1964, Skeletal durability and Preservation. In IMBRIE J., NEWELL, «Approaches to paleoecology: J. Wiley and Sons, pp. 377-387, figg. testo 1-3, New York.
- , 1965, Carbonates: association with organic matter in surface seawater; Science, v. 148, pp. 1723-1724, figg. testo 1-2, Washington.
- CLARI P., 1975, Caratteristiche sedimentologiche e paleontologiche di alcune sezioni dei calcari grigi del Veneto; Mem. Ist. Geol. e Mineral. Univ. Padova, v. XXXI, pp. 1-63, tav. 1-2, figg. testo 1-34, Padova.
- COWEN R., 1970, Analogies between the recent Bivalve *Tridacna* and the fossil Brachiopods Lytoniacea and Richtofeniacea; Palaeogeogr. Palaeoclim., Palaeoecol., v. 8, n. 4, pp. 329-44, figg. testo 1-6, Amsterdam.
- COX L. R. et alii, 1969-71, Bivalvia. In R.C. Moore (Ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part. N, v. 1, 2, (Mollusca 6, Bivalvia): Geol. Soc. Am., Inc. and Univ. Kansas, Lawrence.
- CRAIG G. Y. & JONES N. S., 1966, Marine benthos, substrate and palaeoecology: Paleontology, v. 9, n. 1, pp. 3038, figg. testo 1-2, London.
- DE CASTRO P., 1962, Il Giura-Lias dei Monti Lattari e dei rilievi ad ovest della valle dell'Irno e della Piana di Montoro; Boll. Soc. Nat. Napoli, v. LXXI, pp. 1-34, tav. 1-19, Napoli.
- DODD J. R., 1965, Environmental control of strontium and magnesium in *Mytilus*; Geoch. Cosm. Acta, v. 29, n. 5, pp. 385-98, figg. testo 1-11, Oxford.
- DUBAR G., 1948 - La faune domérienne du Jebel Bou Dahar: Notes et Mem. Serv. Geol. Maroc, v. 68, pp. 1-248, tavv. 1-30, figg. testo 1-86, Lille.
- DU DRESNAY R., 1975, Le milieu récifal fossile du Jurassique inférieur (Lias) dans le domaine des Chaînes atlasiques du Maroc: Mem. B.R.G.M., pp. 296-312, tav. 1-4, figg. testo 1-8, Paris.
- DUGAL L. P., 1939, The use of calcareous shell to buffer the product of anaerobic glycolysis in *Venus mercenaria*: Journ. Cell. Comp. Physiol., v. 13, pp. 235-251, figg. testo 1-10, Philadelphia.
- EISMA D., MOOK W. G. & DAS H. A., 1976, Shell characteristics, isotopic composition and trace element contents of some euryhaline molluscs as indicators of salinity: Palaeog., Palaeocl., Palaeoecol., v. 19, n. 1, pp. 39-69, figg. testo 1-10, Amsterdam.
- FARROW G. E., 1971, Periodicity structures in the bivalve shell: experiments to establish growth controls in *Cerastoderma edule* from the Thames estuary; Palaeontology, v. 14, n. 4, pp. 571-88, tav. 108, figg. testo 1-9, London.
- GEYER O. F., 1977, Die «*Lithiotis*-Kalke» im Bereich der unterjurassischen Tethys: N. Jb. Geol. Paläont. Abh., v. 153, n. 3, pp. 304-340, 10 figg. testo, Stuttgart.
- GRÉGOIRE C., 1957, Topography of the organic components in mother-of-pearl: Journ. Bioph. & Bioch. Cytol., v. 3, n. 5, pp. 797-808, tav. 251-257, fig. testo 1, Liegi.
- HEDGPETH J. W., 1957a, Treatise on marine Ecology and Paleocology; Geol. Soc. Am., Mem. 67, v. 1, pp. 1-1296, Hedgpeth Ed., La Jolla.
- , 1957b, Treatise on marine Ecology and Paleocology; Geol. Soc. Am., Mem. 67, v. 2, pp. 1-1077, Ladd Ed., Washington.
- HORNELL J., 1909, Report upon the anatomy of *Placuna placenta*, with notes upon its distribution and economic uses; Marine Zool. Okhamandal Rept., v. 1, pp. 43-97, tav. 1-5, Kattiawar, India.

- HUDSON J. D., 1963, The recognition of salinity - controlled mollusc assemblages in the Great Estuarine series (Middle Jurassic) of the inner Aebrides; *Palaeontology*, v. 6, n. 2, pp. 318-326, fig. testo 1, London.
- , 1963, The ecology and stratigraphical distribution of the invertebrate fauna of the Great Estuarine series; *Palaeontology*, v. 6, n. 2, pp. 327-48, tav. 53, figg. testo 1-3, London.
- , 1967, The elemental composition of the organic fraction, and the water content of some recent and fossil mollusc shell; *Geoch., Cosm., Acta*, v. 37, pp. 2361-78, figg. testo 1-3, Oxford.
- , 1968, The microstructure and mineralogy of the shell of a Jurassic Mytilid (Bivalvia); *Palaeontology*, v. 11, n. 2, pp. 163-182, tav. 31-35, figg. testo 1-5, London.
- KAUFFMAN E. G., 1965, Taxonomic, ecologic and evolutionary significance of interior shell morphology in the Inoceramidae (Mesozoic Bivalvia); *Geol. Soc. Amer. Abstr., Ann. Meet.*, p. 85, Kansas City.
- , 1967, Coloradoan macroinvertebrate assemblages, central western Interior United States: in *Paleoenvironments of the Cretaceous seaway in the Western Interior: a symposium*, E. G. Kauffman & Kent H. C. Ed., pp. 67-143, figg. testo 1-12.
- , 1969, Form, function and evolution. In Cox *et al.*, *Bivalvia: Treatise on Invertebrate Paleontology*, R. C. Moore Ed., P. N., Mollusca 6, v. 1, pp. N 129-N 183, figg. testo 87-91, *Geol. Soc. Am., Inc.*, and Univ. Kansas, Lawrence.
- , RUNNEGAR B., 1975, *Atomodesma* (Bivalvia), and Permian species of the United States: *Journ. of Paleont.*, v. 49, n. 1, pp. 23-51, tav. 1-4, figg. testo 1-8, Tulsa.
- KENNEDY W. J. & HALL A., 1967, The influence of organic matter on the preservation of aragonite in fossils: *Proc. Geol. Soc., Lond.*, n. 1643, pp. 253-255, London.
- , TAYLOR J. D. & HALL A., 1969, Environmental and biological controls on Bivalve shell mineralogy; *Biol. Rev.*, v. 44, pp. 499-530, tav. 1-4, figg. testo 1-13, London.
- KITANO Y., HOOD D. W., 1965, The influence of organic material on the polymorphic crystallization of calcium carbonate; *Geoch. Cosmoc. Acta*, v. 29, pp. 29-41, figg. testo 1-5, Oxford.
- , KANAMORI N. & TOKUYAMA A., 1970, Influence of organic matter on inorganic precipitation, in *Inorganic Precipitation: in D. W. Hood Ed., Organic Matter Waters: Univ. Alaska Inst. Mar. Sci., Occas., Publ.*, pp. 413-447, figg. testo 1-11.
- KOLESNIKOV Ch. M., 1974, Shell microstructure in the Jurassic Limnic genus *Pseudocardinia* (Bivalvia): *Paleontol. Journ.*, v. 8, n. 1, pp. 61-66, tav. 1, Mosca.
- LEVINTON J., 1970, The paleontological significance of opportunistic species: *Lethaia*, v. 3, n. 1, pp. 69-78, fig. testo 1, Oslo.
- , 1974, Trophic group and evolution in Bivalve Molluscs: *Palaeontology*, v. 17, p. 3, pp. 579-585, fig. testo 1, London.
- LOWENSTAM H. A., 1954, Factors affecting the aragonite: calcite ratios in carbonate secreting marine organisms: *J. Geol.* v. 62, n. 3, pp. 284-322, figg. testo 1-15, Chicago.
- LUTZ R. A., 1976, Geographical and seasonal variation in the shell structure of an estuarine bivalve: *Geol. Soc. Am. Abstr. Ann. Meet.*, v. 67, p. 988, Kansas City.
- , RHOADS D. C., 1977, Anaerobiosis and a Theory of growth line formation: *Science*, v. 198, n. 4323, pp. 1222-1227, figg. testo 1-2, Washington.
- MAC ARTHUR R., 1960, On the relative abundance of species: *Am. Natur.*, v. 44, n. 94, pp. 25-36, figg. testo 1-4.
- MAC DONALD G. J. F., 1956, Experimental determination of calcite-aragonite equilibrium relations at elevated temperatures and pressures: *The Americ. Mineral.*, v. 41, n. 9-10, pp. 744-56, fig. testo 1.
- MEENAKSHI V. R., BLACKWELDER P. & WILBUR C. M., 1973, An ultrastructural study of shell regeneration in *Mytilus edulis* (Mollusca Bivalvia): *J. Zool. London*, v. 171, n. 4, pp. 475-84, tavv. 1-4, London.
- MERCIER G., 1929, A propos des variations de l'aire ligamentaire d'*Ostrea wiltonensis* Lyc. e du genre *Pernostrea* Mun. Chalm.: *Bull. Soc. Linn. de Normandie*, s. 8, v. 1, pp. 1-7, Caen.
- MONTANARO GALLITELLI E., MORANDI N. & PIRANI R., 1973, Corallofauna triassica aragonitica ad alto contenuto in stronzio: studio analitico e considerazioni: *Boll. Soc. Paleont. Ital.*, v. 2, n. 2, pp. 130-144, tav. 31, Modena.
- MORRIS J., LYCETT J., 1850-54, A monograph of the Mollusca from the Great Oolite chiefly from Minchinhampton and the coast of Yorkshire: *Palaeontogr. Soc. London*, v. 4, n. 9 (1850); v. 7, n. 23 (1853); v. 8, n. 28 (1854), London.
- NEGRI A., 1891, Sopra alcuni fossili raccolti nei calcari grigi dei Sette Comuni: *Boll. Soc. Geol. Ital.*, v. 10, n. 2, pp. 309-331, tavv. 13-14, Roma.
- NEWELL N. D., 1942, Late paleozoic Pelecypods: Mytilacea: Kansas State Geol. Survey, Publ., v. 10, n. 1, pp. 1-115, figg. testo 1-22, Lawrence.
- ÖBERLING J. J., 1964, Observations on some structural features of the pelecypod shell: *Mitteil. Naturf. Gesellsch. Bern*, N. F., v. 20, pp. 1-60, tav. 1-6, figg. testo 1-3, Bern.
- OWEN G., TRUEMAN E. R. & YONGE C. M., 1953, The ligament in the Lamellibranchia: *Nature*, v. 171, n. 4341, pp. 73-75, figg. testo 1-5, London.
- PANNELLA G., MAC CLINTOCK C., 1968, Biological and environmental rhythms reflected in molluscan shell growth: *Journ. of Paleont.*, v. 42, n. 5, p. 21, pp. 64-79, tavv. 1-8, figg. testo 1-4, Tulsa.
- PHILIP J., 1972, Paléocéologie des Formations à Rudistes du Crétacé supérieur: *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, v. 11, n. 2, pp. 205-222, figg. testo 1-4, Amsterdam.
- RHOADS D., PANNELLA G., 1970, The use of Molluscan shell growth patterns in ecology and paleoecology: *Lethaia*, v. 3, n. 2, pp. 143-161, figg. testo 1-9, Oslo.
- , MORSE J., 1971, Evolutionary and ecologic significance of oxygen-deficient marine basins: *Lethaia*, v. 4, n. 4, pp. 413-428, figg. testo 1-5, Oslo.
- RICHARDS R., 1969, Biology and ecology of *Rafinesquina alternata* (Emmons): *Geol. Soc. Amer. Abs.*, n. 6, pp. 41-42, Boulder (Colorado).
- , 1972, Autecology of Richmondian Brachiopods (Late Ordovician of Indiana and Ohio): *Journ. of Paleont.*, v. 46, n. 3, pp. 386-405, tavv. 1-5, figg. testo 1-10, Tulsa.
- , BAMBACH R., 1975, Population dynamics of some paleozoic Brachiopods and their paleoecological significance: *Journ. of Paleont.*, v. 49, n. 5, pp. 775-798, figg. testo 1-19, Tulsa.
- RICHTER R., 1948, Introduction à la Nomenclature Zoologique par l'explication des règles internationales: *Bur. Rech. Geol. Min. trad. n. 1443*, pp. 1-197, Paris.

- RUNNEGAR B., GOBBET D., 1975, *Tanchintongia* gen. nov., a bizarre permian myalinid Bivalve from West Malaysia and Japan: *Palaeontology*, v. 18, n. 2, pp. 315-322, tavv. 45-46, figg. testo 1-3, London.
- SCARSELLA F., 1961, Sulla presenza del Lias nell'isola di Capri: *Rend. Acc. Sc. Fis. Mat. Soc. Naz. Sc. LL.AA.*, Napoli, s. 4, v. 28, pp. 391-394, Napoli.
- SCHOPF T. J., FARMANFARMAIAN A., & GOOCH J. L., 1971, Oxygen consumption rates and their paleontologic significance: *Journ. of Paleont.*, v. 45, n. 2, pp. 247-252, Tulsa.
- SCOTT R. W., WEST R. R., 1974, Structure and classification of Paleocommunities, Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Stroudsburg, Pennsylvania.
- SEILACHER A., 1972, Divaricate patterns in pelecypods shells: *Lethaia*, v. 5, n. 3, pp. 325-343, figg. testo 1-18, Oslo.
- SIEGEL F. R., 1960, The effect of strontium on the aragonite-calcite ratios of Pleistocene corals: *Journ. Sedim. Petrol.*, v. 30, n. 2, pp. 297-304, tav. 1, figg. testo 1-3, Tulsa.
- SOMEREN V. P. von, WHITEHEAD P. J., 1961, An investigation of the biology and culture of an East African Oyster *Crassostrea cucullata* (von Born): *Fish. Publ. 14*, Colonial Office, pp. 1-23, tavv. 1-5, figg. testo 1-5, London.
- STANLEY S. M., 1970, Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca): *Geol. Soc. of Amer., Mem.* 125, pp. 1-199, tavv. 1-40, figg. testo 1-48, Boulder (Colorado).
- , 1972, Functional morphology and evolution of byssally attached Bivalve Mollusks: *Journ. of Paleont.*, v. 46, n. 2, pp. 165-212, figg. testo 1-34, Tulsa.
- STEFANINI G., 1939, Molluschi del Giurassico della Somalia. P. II Gasteropodi e Lamellibranchi: *Paleont. Ital.*, vol. XXXII, suppl. 4, pp. 103-268, tavv. 1-27, figg. testo 15-19, Siena.
- STENZEL H. B., 1971, Oysters. In Cox *et al.*, Bivalvia: Treatise on Invertebrate Paleontology, R.C. Moore Ed., P.N., Mollusca 6, v. 3, pp. N 953- N 1124, Geol. Soc. Am., Inc., and Univ. Kansas, Lawrence.
- TAUSCH L., 1890, Zur Kenntniss der Fauna der «Grauen Kalke»: *Abh. K.K. Geol. Reich.*, Bd. XV, H. 2, pp. 1-42, tavv. 1-9, fig. testo 1, Wien.
- TAYLOR J. D., 1973, The structural evolution of the Bivalve shell: *Palaeontology*, v. 16, n. 3, pp. 519-534, tav. 60, figg. testo 1-5, London.
- , KENNEDY W. J., HALL A., 1969, The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. Introduction, Nuculacea-Trigonacea: *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool.*, Suppl., 3, pp. 1-125, tavv. 1-29, figg. testo 1-6, London.
- , —, 1973, The shell structure and mineralogy of the Bivalvia II. Lucinacea-Clavagellacea conclusions: *Bull. Br. Mus. Nat. Hist., Zool.*, Suppl., v. 22, n. 9, pp. 1-294, tavv. 1-14, figg. testo 1-32, London.
- , LAYMAN M., 1972, The mechanical properties of Bivalve (Mollusca) shell structures: *Palaeontology*, v. 15, n. 1, pp. 73-87, figg. testo 1-10, London.
- THAYER C., 1975, Morphologic adaptations of benthic invertebrates to soft substrata: *Journ. Mar. Res.*, v. 33, pp. 177-189, fig. testo 1, Philadelphia.
- TRUEMAN E. R., 1954, The structure of the ligament of *Pedalion* (Perna): *Malac. Soc. London, Proc.* v. 30, pp. 160-166, figg. testo 1-4, London.
- , 1964, Adaptive morphology in Paleocological interpretation. In IMBRIE I., NEWELL N., Approaches to Paleocology, pp. 45-74, J. Wiley and Sons Ed., New York.
- , 1969, Ligament in Bivalvia. In R. C. Moore (Ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, v. 1, (Mollusca 6, Bivalvia), pp. N 58 - N 64, figg. testo 51-53: Geol. Soc. Am., Inc. and Univ. Kansas, Lawrence.
- VALENTINE J., 1971, Resource supply and species diversity patterns: *Lethaia*, v. 4, n. 1, pp. 51-61, fig. testo 1, Oslo.
- VOGEL K., 1975, Endosymbiotic algae in Rudists?: *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, v. 17, n. 4, pp. 327-332, tavv. 1-3, Amsterdam.
- WADA K., 1966, Spiral growth of nacre: *Nature*, v. 211, n. 5056, pag. 1427, fig. testo 1, London.
- , 1972, Nucleation and growth of aragonite crystals in the nacre of some bivalve molluscs: *Biominalisation*, v. 6, pp. 141-159, figg. testo 1-34.
- WAINWRIGHT S., 1968, Stress and design in Bivalved Mollusc Shell: *Nature*, v. 22, n. 0, pp. 777-779, figg. testo 1-3, London.
- WALLER F. R., 1972, The functional significance of some shell microstructures in the Pectinacea (Mollusca: Bivalvia): *Int. Geol. Congr., 24th Sess.*, pp. 48-56, figg. testo 1-3, Montreal.
- , 1978, Morphology, morphoclines and a new classification of the Pteriomorphina (Mollusca: Bivalvia): *Phil. Trans. R. Soc. Lond., B*, v. 284, pp. 345-65, London.
- WARNE S. ST. J., 1962, A quick field or laboratory staining scheme for the major carbonate minerals: *Journ. Sed. Petrol.*, v. 32, n. 1, pp. 29-38, figg. testo 1-3, Tulsa.
- WATHERHOUSE J. B., 1963, New Zealand species of the permian Bivalve *Atomodesma* Beyrich: *Palaeontology*, v. 6, n. 4, pp. 699-717, tavv. 100-105, figg. testo 1-3, London.
- WILBUR K. M., YONGE C. M., 1964, Shell formation and regeneration. In Wilbur & Yonge Ed., Physiology of Molluscs, v. 1, pp. 243-282, figg. testo 1-14, Acad. Press., New York.
- WILLIAMS A., 1968, A history of skeletal secretion among Articulate Brachiopods: *Lethaia*, v. 1, n. 3, pp. 268-287, figg. testo 1-13, Oslo.
- WISE S. W., 1970, Microarchitecture and Mode of Formation of Nacre (Mother of Pearl) in Pelecypods, Gastropods and Cephalopods: *Eclogae Geol. Helv.*, v. 63/3, pp. 775-797, tavv. 1-10, figg. testo 1-4, Basel.
- , 1971, Shell ultrastructure of the Taxodont Pelecypod *Anadara nobilis* (Röding): *Eclogae Geol. Helv.*, v. 64, n. 1, pp. 1-12, tavv. 1-9, figg. testo 1-3, Basel.
- , HAY W., 1968, Scanning electron microscopy of molluscan shell ultrastructures I. Techniques for polished and etched sections: *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, v. 87, n. 4, pp. 411-18, figg. testo 1-8.
- , —, 1968, Scanning electron microscopy of molluscan shell ultrastructures II. Observations of growth surfaces: *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, v. 87, n. 4, pp. 419-430, figg. testo 1-17.
- WRIGHT, R. P., 1974, Jurassic bivalves from Wyoming and South Dakota: a study of feeding relationships: *Journ. of Paleont.*, v. 48, n. 3, pp. 425-433, figg. testo 1-7, Tulsa.
- YONGE C. M., 1953, Form and habit in *Pinna carnea* Gmelin: *Royal Soc. London, Philos. Trans.*, ser. B, v. 237, pp. 335-374, figg. testo 1-19, London.
- , 1953, The monomyarian condition in the Lamellibranchia:

- Royal Soc. Trans., v. 62, n. 2, pp. 443-78, figg. testo 1-13, Edinburgh.
- , 1957, Mantle fusion in the Lamellibranchia: Stazione Zool. Napoli, Pubbl. v. 29, pp. 151-71, figg. testo 1-11, Napoli.
- , 1957, Symbiosis: Soc. Geol. Am., Mem. 67, v. 1, pp. 429-442, figg. testo 1-6, Hedgpeth, Ed. La Jolla.
- , 1962, On *Etheria elliptica* Lam. and the course of evolution including assumption of monomyarism, in the family Etheriidae (Bivalvia: Unionacea): Philos. Trans. Roy. Soc. London, S.B. Biol. Sc., n. 715, v. 244, pp. 423-458, figg. testo 1-20, London.
- , 1968, Form and habitat in species of *Malleus* (including the « Hammer Oysters ») with comparative observations on *Isognomon* *Isognomon*: Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole 135, pp. 378-405, figg. testo 1-13, Woods Hole, Massachusetts.
- , 1973, Functional morphology with particular references to hinge and ligament in *Spondylus* and a discussion on relations within the superfamily Pectinacea (Mollusca: Bivalvia): Philos. Trans. Roy. Soc. London, v. 267, n. 883, pp. 173-208, figg. testo 1-26, London.