

L'ittiofauna fossile di Bolca e le sue relazioni biogeografiche con i pesci attuali: vicarianza o dispersione?

Lorenzo SORBINI

Museo Civico di Storia Naturale
di Verona

(manoscritto ricevuto l'8 giugno 1982,
accettato il 2 dicembre 1982)

KEY WORDS — *Fishes, Biogeography, Bolca (N. Italy), Tethys.*

RIASSUNTO — Nel quadro della discussione esistente tra biogeografi dispersionisti e biogeografi vicarianti vengono presentati alcuni dati che derivano soprattutto, ma non esclusivamente, dallo studio del giacimento eocenico di Bolca (Verona-Nord Italia).

L'ittiofauna di Bolca è costituita da 180 generi di cui 61 sono stati ristudiati in anni recenti. Di questi 61 generi 22 possono essere considerati affini a forme viventi, intendendo con ciò che le variazioni osteologiche avvenute nel corso di oltre 50 milioni di anni sono state poco rilevanti ed è quindi possibile pensare, tra generi eocenici e corrispondenti generi attuali ad uno stretto rapporto filogenetico.

Se si considerano i rapporti biogeografici tra i 22 generi di Bolca e i 22 generi attuali osteologicamente affini, risulta che tutti questi ultimi vivono nella regione biogeografica Indo-Pacifica Occidentale, ma 14 generi vivono anche nell'Atlantico tropicale o sub-tropicale e qualcuno anche in Mediterraneo.

Sulla base di questi dati il vecchio concetto di una stretta affinità biogeografica dell'ittiofauna di Bolca con quella dell'Oceano Indo-Pacifico va modificato ed ampliato tenendo presente che un considerevole numero di generi attuali affini a quelli di Bolca si trova nelle acque calde dell'Atlantico.

Questa distribuzione assume per l'elevato numero di generi che la presentano i caratteri di « general track », essa è probabilmente legata alla Tetide e risale a periodi non recenti.

In quasi tutti i casi esaminati risulta che l'interpretazione più parsimoniosa della distribuzione di specie attuali affini tra loro o affini a specie fossili si ottiene considerando che l'attuale areale deriva dall'areale maggiormente esteso di specie ancestrali (figg. 1, 2, 3). In seguito detto areale venne suddiviso in conseguenza al sorgere di barriere dovute ad eventi geodinamici e climatici; ciò in accordo con l'ipotesi dei biogeografi vicarianti.

Variazioni climatiche, variazione nel livello dei mari, competizione biologica portarono poi alla estinzione in certe aree di alcune specie. Tuttavia almeno in un caso, quello dei Lates africani, è possibile individuare il centro d'origine, situato lungo la fascia costiera del Nord-Africa, della specie che colonizzò le acque interne africane procedendo da Nord verso Sud. Ciò in accordo con le ipotesi dei biogeografi dispersionisti.

SUMMARY — [The fossil fish fauna of Bolca and its biogeographical relationship with the living specimens] — A number of findings drawn mainly — but not solely — from the Eocene fossil beds of Bolca in Northern Italy are presented within the framework of the debate existing between dispersal vs vicariance biogeographers.

The fish fauna of Bolca is represented by 180 genera, 61 of which have been re-examined during the last few years. Out of these 61 genera, 22 can be considered similar to specimens now living. By this we mean that the osteological changes which took place during more than 50 million years have been of minor import, which allows us to believe that a close phylogenetic kinship may exist between the Eocene fish specimens and their corresponding existing ones.

If we consider the biogeographical affinities between the 22 genera from Bolca on one side, and the 22 actual genera that are osteologically similar on the other, we see that all of the latter ones are now living in the western Indo-Pacific biogeographical region, but 14 genera are living also in the tropical or sub-tropical Atlantic, and some even in the Mediterranean.

On the basis of such findings, the old concept of a close biogeographical affinity between the fish fauna of Bolca and that of the Indo-Pacific Ocean should be modified and extended on account of the fact that a considerable number of present genera similar to the Bolca ones are available in the warm waters of the Atlantic.

The distribution then, assumes the character of a general track, on account of its being represented by a large number of genera, and is probably in connection with Tethys, thus dating back to a much earlier time than is expected.

In the study of the distribution of actual species, both similar among them or similar to the fossil ones, one conclusion seems to be inferred by the great majority of cases examined to wit, the present area is the result of a former and much wider one to which the old species belonged. This area was then split by barriers produced by geodynamic and climatological events, which agrees with the vicariance biogeographers' hypothesis. Additional factors such as climatic changes, sea level changes and biological

competition later accounted for the extinction of some species in some areas. However, at least in one case (viz. Lates from Africa) it is possible to spot along the coasts of northern Africa the point of origin of the species which colonized the African inland waters proceeding along a North-South direction, which would give credit to the dispersal biogeographers' hypotheses.

Le basi logiche e teoriche della biogeografia storica sono state oggetto negli ultimi anni di importanti contributi da parte di numerosi autori; ciò a seguito delle nuove idee sviluppate da Croizat (1952, 1958, 1964) che propose un nuovo metodo di analisi biogeografica.

Così, in contrasto alla tradizionale ipotesi dispersionistica si è venuta precisando l'ipotesi della vicarianza. Il dibattito tra i vari autori si è sviluppato soprattutto nelle pagine di « Systematic Zoology » ma altri importanti contributi sono stati pubblicati in occasione di congressi e simposi (es. Vicariance Biogeography: A Critique, Columbia Univ. Press, 1981).

Volendo riassumere i concetti che stanno alla base delle due ipotesi potremo dire che i biogeografi dispersionisti interpretano la distribuzione come il risultato della dispersione di una specie o di un gruppo di specie dalla propria area di origine superando le barriere incontrate lungo la propria strada. I biogeografi vicarianti ritengono invece che i taxa non si espandono in continuazione, in modo attivo o passivo, ma vivono dove sono perché si sono evoluti in quell'area. La vicarianza si riferisce ad un'idea del processo storico attraverso il quale una specie ancestrale largamente diffusa si divide in due o più specie discendenti separate da barriere, prodotte da variazioni geologiche o climatiche, entro l'areale della specie ancestrale.

In pratica considerando due « sister-species » di pesci d'acqua dolce che vivono una da una parte ed una dall'altra di una montagna i biogeografi dispersionisti si chiedono come e quando i pesci hanno attraversato la catena montuosa; i biogeografi vicarianti si chiedono quando il sollevamento della montagna interruppe l'areale originario dei pesci (Patterson, 1981).

Scopo di questa nota è quello di presentare, nel quadro della discussione esistente, alcuni dati che derivano soprattutto, ma non esclusivamente, dallo studio del giacimento eocenico di Bolca (Verona - Nord Italia) e di vedere quale delle due ipotesi permetta di meglio spiegare la distribuzione di certi generi fossili ed attuali.

L'ittiofauna di Bolca è costituita da circa 180 generi dei quali circa un terzo (61) sono stati ristudiati in anni recenti (Blot, 1969, 1975, 1976, 1978; Sorbini, 1970, 1973, 1974, 1975, 1979; Sorbini Frigo e Sorbini, 1973; Cappetta, 1975).

L'analisi osteologica dei fossili comparata a quella delle forme viventi ha permesso così di porre in evidenza, per le specie finora ristudiate, una serie di affinità e differenze che costituiscono la base non solo

per considerazioni sull'evoluzione delle ittiofaune ma anche per i rapporti biogeografici delle specie fossili e di quelle attuali.

Dei 61 generi di Bolca finora sottoposti a revisione 22 possono essere considerati affini a forme viventi, intendendo con ciò che le variazioni osteologiche avvenute nel corso di oltre 50 milioni di anni sono state poco rilevanti ed è quindi possibile pensare tra essi ad uno stretto rapporto filogenetico.

Ad esempio la specie *Eoplatax papilio* di Bolca si differenzia dalla specie attuale *Platax orbicularis* per

Generi presenti nel giacimento di Bolca	Generi attuali affini a quelli di Bolca
1) <i>Eogaleus</i>	1) <i>Prionace</i>
2) <i>Galeorhinus</i>	2) <i>Galeorhinus</i>
3) <i>Eoanguilla</i>	3) <i>Anguilla</i>
4) <i>Voltaconger</i>	4) <i>Conger</i>
5) <i>Eoaulostomus</i>	5) <i>Aulostomus</i>
6) <i>Paramphisile</i>	6) <i>Amphisile</i>
7) <i>Syngnathus</i>	7) <i>Syngnathus</i>
8) <i>Eolates</i>	8) <i>Lates</i>
9) <i>Cyclopoma</i>	9) <i>Percalates</i>
10) <i>Pristigenys</i>	10) <i>Pristigenys</i>
11) <i>Apogon</i>	11) <i>Apogon</i>
12) <i>Acropoma</i>	12) <i>Acropoma</i>
13) <i>Caranx</i>	13) <i>Trachurus</i>
14) <i>Seriola</i>	14) <i>Seriola</i>
15) <i>Paratrachinotus</i>	15) <i>Trachinotus</i>
16) <i>Mene</i>	16) <i>Mene</i>
17) <i>Sparnodus</i>	17) <i>Chrysophris</i>
18) <i>Eoplatax</i>	18) <i>Platax</i>
19) <i>Scatophagus</i>	19) <i>Scatophagus</i>
20) <i>Sphyræna</i>	20) <i>Sphyræna</i>
21) <i>Acanthurus</i>	21) <i>Acanthurus</i>
22) <i>Eozanclus</i>	22) <i>Zanclus</i>

Tab. 1 - Raffronto tra 22 generi presenti nel giacimento di Bolca con generi attuali osteologicamente affini.

la forma dei denti, conici e semplici nella prima, tricuspidi nella seconda e per la presenza sulla specie fossile di sopramascellari; la specie *Mene rhombea* di Bolca si differenzia dalla specie attuale *Mene maculata* per la minor lunghezza nella seconda dei raggi della pinna pelvica; la specie di Bolca *Acropoma lepidotus* si differenzia dalla specie attuale *Acropoma japonicum* per la presenza di denti faringei, per l'assenza di denti caniniformi e per una vertebra in meno.

Dei rimanenti 39 generi che non verranno presi in considerazione in questa sede alcuni sono da considerare completamente estinti (es. *Tenuicentrum*, *Berybolcensis*, *Blotichthys*), altri presentano rapporti filogenetici meno diretti con le specie viventi in quan-

to mostrano di possedere caratteri che oggi si ritrovano in generi o famiglie ben distinte le une dalle altre (es. *Eoholocentrum*, Sorbini e Tirapelle, 1974).

Tornando ai rapporti biogeografici tra i 22 generi di Bolca ed i 22 attuali osteologicamente affini, elencati in tab. 1, risulta che tutti questi ultimi vivono nella regione biogeografica Indo-Pacifico Occidentale ma solo 8 (*Amphisile*, *Lates* marini, *Acropoma*, *Mene*, *Chrysophris*, *Platax*, *Scatophagus*, *Zanclus*) sono esclusivi di questa poiché gli altri 14 generi vivono anche nell'Atlantico tropicale o sub-tropicale specialmente nella regione caraibico-antilleana, e qualcuno anche nelle acque temperate.

Sulla base di questi dati mi sembra che il vecchio concetto di una stretta affinità biogeografica dell'ittiofauna di Bolca con quella dell'Oceano Indo-Pacifico vada modificato ed ampliato tenendo presente che un considerevole numero di generi attuali affini a quelli di Bolca si trova anche nelle acque calde e temperate dell'Atlantico.

Questa distribuzione di tipo circumtropicale assume per l'elevato numero di generi che la presentano i caratteri di « general track » (Croizat *et al.*, 1974) ed è probabilmente legata a quell'antica via d'acqua che fu la Tetide. Ma quali dati porta la paleontologia per testimoniare una vasta ed antica distribuzione lungo la Tetide di ittioliti presenti a Bolca? Ed inoltre a quale epoca potrebbe risalire l'attuale distribuzione?

In realtà lo studio dei fossili ci dà solo pochi dati per risolvere questi problemi, dati che tuttavia acquistano un più ampio significato se si considerano unitamente a quelli sulla distribuzione di specie attuali che hanno rapporti di affinità con quelle fossili. L'unico caso di una larghissima distribuzione fin dal Terziario inferiore lungo la Tetide dimostrabile con fossili presenti anche nel giacimento di Bolca è quello del genere *Mene* (Fig. 1). Questo genere che compare nel Paleocene è noto con una specie (*M. novae hispaniae*) nell'Eocene dell'Isola di Antigua, due specie nell'Eocene inferiore di Bolca (*M. rhombea* e *M. oblonga*) una specie nel Paleocene della Turkmenia (*Mene triangulum*; Danilchenko, 1968) ed una specie nell'Eocene inferiore del Pakistan (J. Blot, comunicazione personale). Oggi il genere *Mene* è rappresentato da un'unica specie (*M. maculata*) che vive lungo le coste dell'Oceano Indiano e del Pacifico occidentale; pertanto l'attuale areale di questo genere deriva da quello assai più esteso esistente già nel Terziario inferiore.

In seguito il sorgere di barriere, dovute ad eventi geologici ed a variazioni climatiche, tra Oceano Indiano e Mediterraneo da una parte ed inoltre negli stessi Oceani Pacifico e Atlantico (Adams, 1981; Andel, 1979) suddivise l'areale originario di *Mene* e *Mene maculata* rappresenta la specie sopravvivenente.

Una distribuzione comparabile per certi aspetti a quella terziaria di *Mene* è quella del genere *Pristigenis*

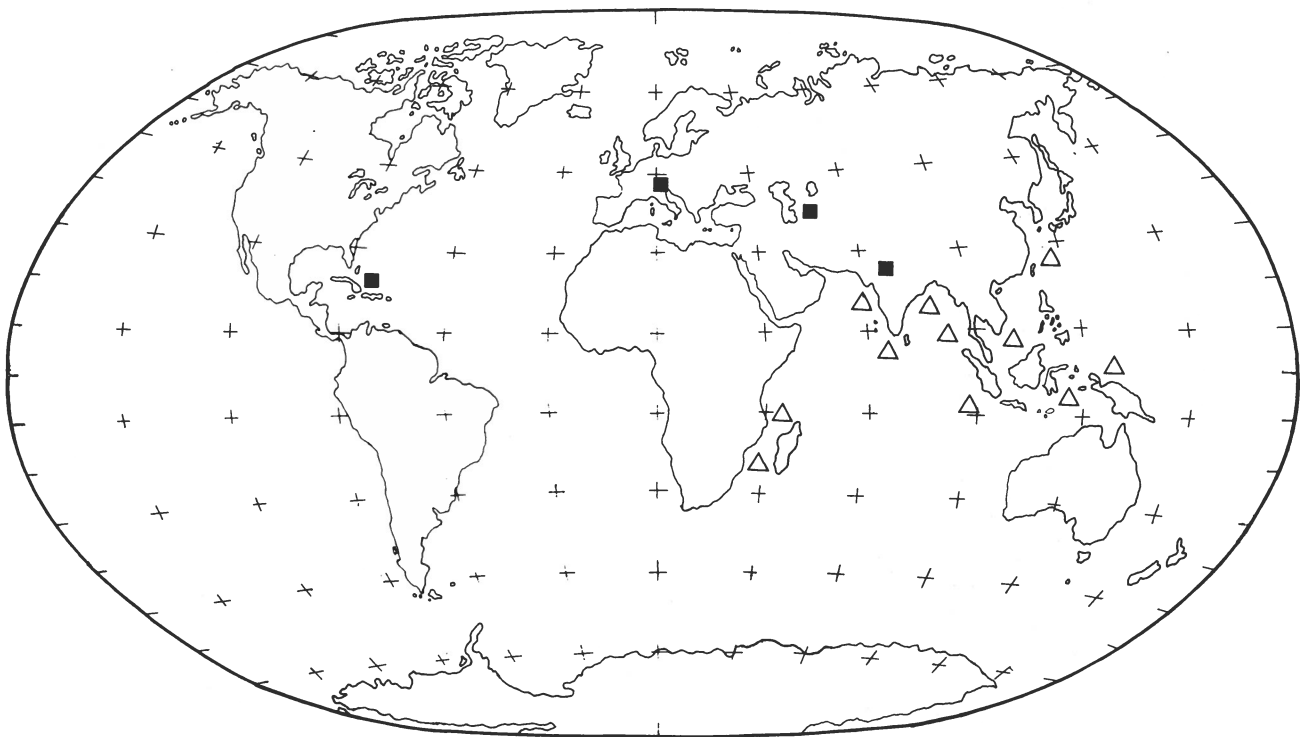


Fig. 1 - Distribuzione del genere *Mene* nel Terziario inferiore (■) e nei mari attuali (△).

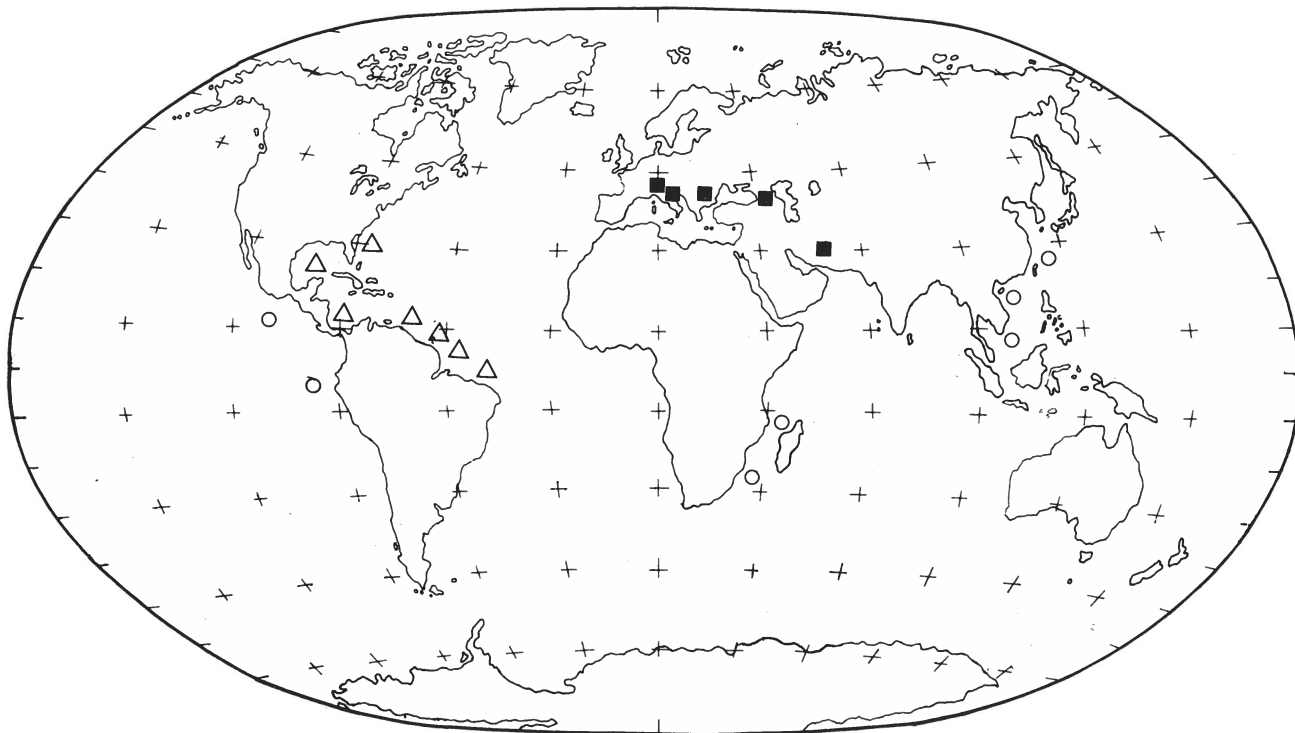


Fig. 2 - Distribuzione delle specie fossili del genere *Pristigenis* (■) e delle specie viventi, *P. alta* (Δ) e *P. nipponia* (○).

(Fig. 2). *Pristigenis* è oggi rappresentato da due specie *P. nipponia* delle acque costiere dell'Oceano Indo-Pacifico e *P. alta* delle acque temperate e tropicali dell'Atlantico occidentale (Smith, 1966).

Le specie fossili sono tre: *P. substriata* dell'Eocene di Bolca, *P. spinosus* dell'Oligocene della Svizzera, del Caucaso e della Romania (Ciobanu, 1977; Danilchenko, 1967), *P. macropus* dell'Oligocene dell'Iran (Arambourg, 1967).

Le due specie viventi sono piuttosto simili tra loro e si differenziano per la forma dei denti e per la presenza di una flangia ossea attorno al primo pterigioforo inerme su *P. alta*; esse hanno inoltre la stessa ecologia. La specie di Bolca, *P. substriata*, che è stata recentemente studiata (Fritzsche, 1981), risulta però essere praticamente identica a *P. alta* ovvero la specie che vive nell'Atlantico occidentale. Anche le altre specie fossili presentano le maggiori affinità con la specie di Bolca.

Se si considera contemporaneamente la distribuzione delle forme fossili e di quelle viventi risulta un'areale legato chiaramente a tutta la Tetide, un poco simile a quello del genere *Mene* nel Terziario inferiore.

Anche in questo caso è possibile ipotizzare una larga distribuzione circumtropicale almeno fin da periodi non troppo recenti; infatti la chiusura delle comunicazioni tra l'area mediterranea, in cui si trovano

le forme fossili, ed Oceano Indiano avvenne nel Miocene inferiore o nell'Oligocene superiore, mentre il sollevamento dello stretto di Panama avvenne durante il Pliocene. A seguito di questi fenomeni sarebbe avvenuta la frammentazione dell'areale originario e la differenziazione di *P. nipponia* dalla forma ancestrale *P. substriata* - *alta*. Non si può tuttavia escludere, ed anzi lo ritengo probabile, che la distribuzione circumtropicale di *Pristigenis* sia molto più antica e risalga all'Eocene.

I generi *Caranx* e *Sphyræna* sono oggi presenti in tutti i mari caldi e temperati, con una distribuzione che ben ricorda l'andamento della Tetide (Fig. 3), i fossili più antichi riferibili a questi generi risalgono all'Eocene inferiore (parte alta) di Bolca, ma una loro larga distribuzione è dimostrabile almeno fin dal Miocene come dimostrano i fossili di questa età trovati sia in giacimenti europei (Kramberger, 1882; Caretto, 1972) che nell'isola di Celebes (Leriche, 1954).

Come sopra accennato un numeroso gruppo di generi attuali affini a quelli di Bolca, 8 su 22, vive esclusivamente nella regione Indo-Pacifica occidentale, tra questi ricorderò i generi *Zanclus*, *Scatophagus*, *Acropoma*, ecc., essi sono noti allo stato fossile solo in giacimenti europei o del vicino e medio Oriente. Anche per tutti questi casi è tuttavia possibile ipotizzare una larga distribuzione lungo la Tetide fin da periodi piuttosto antichi.

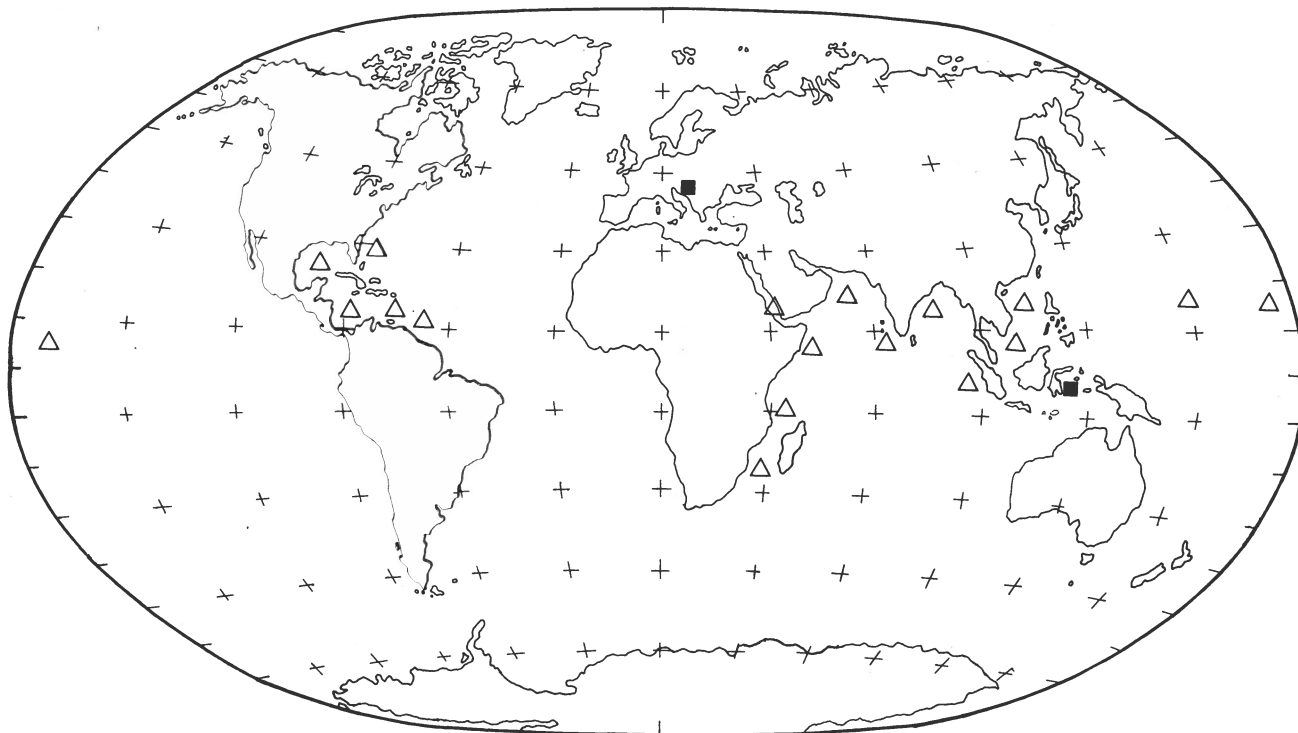


Fig. 3 - Distribuzione di alcune specie fossili del genere *Sphyraena* (■) e delle attuali (△).

Infatti la comunicazione tra l'area in cui sono stati trovati i fossili (parte centro occidentale della Tetide) e quella ove vivono le specie attuali affini (che corrisponde all'area centro-orientale della Tetide) venne interrotta durante l'Oligocene superiore o il Miocene inferiore (Hallam 1981). Pertanto anche in assenza di fossili nell'area orientale si può pensare che almeno fin dal Miocene fossero già presenti in questa regione o le specie attuali affini a quelle fossili o specie affini da una parte alle attuali e dall'altra a quelle fossili.

Gli esempi sopra illustrati permettono pertanto di ipotizzare (anche se non di dimostrare) per questo gruppo di generi il fatto che parallelamente ad una notevole stabilità nelle strutture ossee si sia verificata anche una grande costanza, pur nelle grandi linee, nella loro distribuzione legata alla Tetide.

L'areale di alcuni generi sopra citati (*Mene*, *Scatophagus*, *Acropoma*, ecc.) e di molti altri ha subito però nel tempo almeno una importante modificazione in quanto oggi essi sono assenti nel bacino Mediterraneo proprio nell'area in cui sono meglio documentati allo stato fossile (Fig. 4). La riduzione dell'areale si può far risalire a fenomeni geodinamici e climatici avvenuti durante il Terziario. Per primo avvenne la chiusura delle comunicazioni tra Mediterraneo ed Oceano Indiano nel Miocene inferiore o nell'Oligocene superiore, fatto questo che forse favorì la penetrazione in Mediterraneo di forme atlantiche. Ciò risulta dagli

elenchi faunistici dei giacimenti miocenici in cui si rileva un netto aumento di forme atlantiche che diventano predominanti rispetto alle vecchie forme di tipo indo-pacifico (Arambourg, 1925, 1965). Poi avvenne la chiusura delle comunicazioni anche con l'Oceano Atlantico e la conseguente crisi di salinità del Messiniano. Gli effetti della crisi di salinità sono evidenti nei numerosi giacimenti con resti di pesci del Messiniano ove la ricca ittiofauna marina finora ritrovata, circa 90 generi, ancora con elementi di tipo indo-pacifico viene quasi completamente sostituita fin nei primissimi livelli evaporitici da un limitato numero di generi, circa 10, eurialini e di acqua dolce, rarissime sono poi le forme marine (Sorbini e Tirapelle, 1979).

Infine anche le variazioni di temperatura durante il Miocene devono aver contribuito a far scomparire dal Mediterraneo le specie più strettamente legate all'ambiente tropicale e sub-tropicale.

Un interessante fenomeno biogeografico è quello legato alla riconquista da parte di alcuni generi, di antichi areali mediante il superamento di barriere ecologiche. Ciò è dimostrato dalla recente colonizzazione del Mediterraneo, attraverso il Canale di Suez, da parte di alcuni generi indo-pacifici che erano presenti nei mari europei fino a poco prima della crisi di salinità del Miocene superiore e che sono parimenti segnalati nel Terziario delle Filippine.

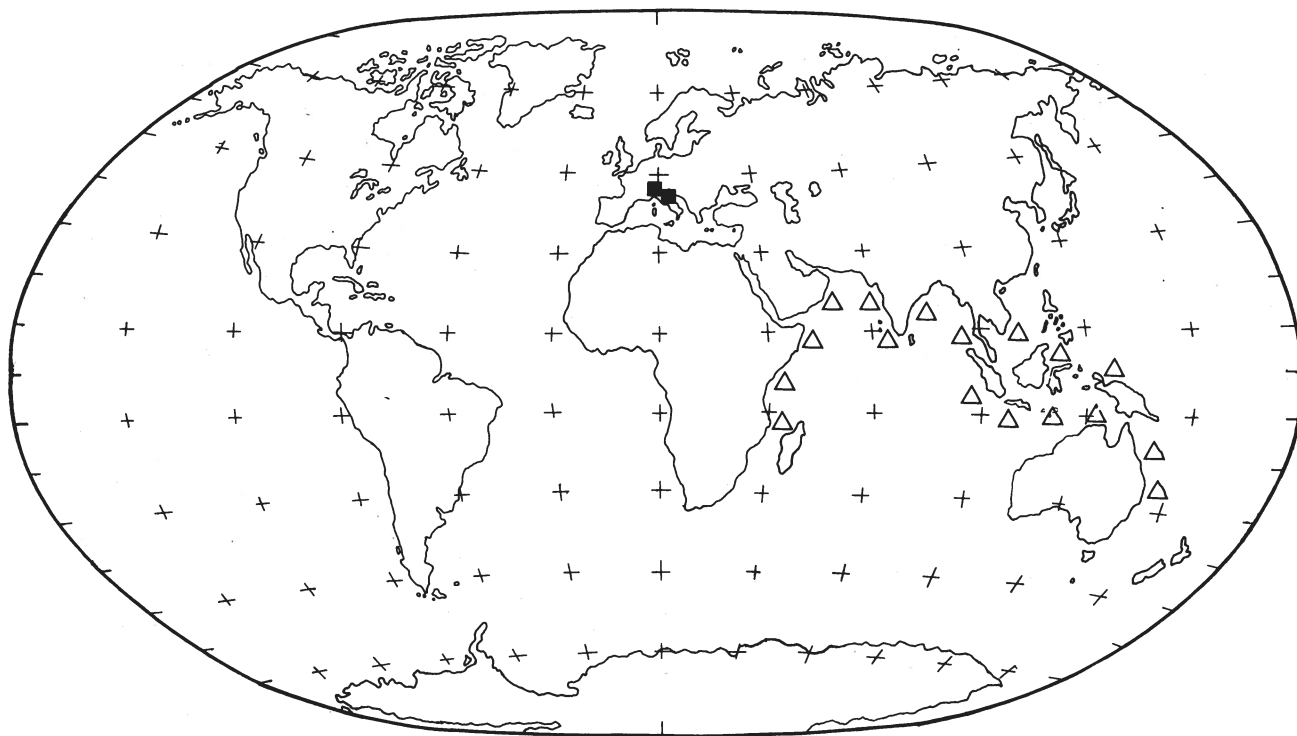


Fig. 4 - Distribuzione delle specie fossili (■) e attuali (Δ) del genere *Scatophagus*.

È questo il caso del genere attuale indo-pacifico *Holocentrum* segnalato in giacimenti europei fino al Miocene e presente anche nell'Isola di Cèlébes nel Miocene superiore (Leriche, 1954).

Ora gli *Holocentrum* sono rientrati da breve tempo in Mediterraneo attraverso il Canale di Suez.

Tentativi simili si sono verificati anche in passato; il genere *Centriscus* L. = *Amphisile* = *Aeoliscus* è noto in numerosi giacimenti europei oligocenici e miocenici precedenti la crisi di salinità (Svizzera, Romania, Caucaso, Francia, Italia), oggi i *Centriscus* vivono nei mari costieri dell'Oceano Indo-Pacifico e sono assenti dal Mediterraneo e dall'Atlantico. Nel giacimento del Pliocene medio del F. Marecchia nell'Italia Centrale ho ritrovato numerosi *Centriscus* (Sorbin, 1982), fatto questo che testimonia probabilmente l'apertura di comunicazioni tra Mediterraneo e Mar Rosso nel Pliocene inferiore o medio (si vedano a questo proposito anche i dati in Tchoumakof, 1967).

I *Centriscus*, che nel giacimento del Marecchia si trovano assieme ad altre specie di mare caldo e di tipo indo-pacifico anche esse oggi assenti dal Mediterraneo, scompaiono nei giacimenti del bacino Mediterraneo dal Pliocene superiore; ciò è da imputare probabilmente alle variazioni climatiche in senso freddo ben documentate in questo piano. Mi sembra pertanto che i *Centriscus* dimostrino che variazioni di areali posso-

no avvenire sia per fatti geodinamici (crisi di salinità) sia per motivi climatici (raffreddamento del Pliocene superiore), ma ciò nel quadro della tendenza a mantenere costante l'area di distribuzione.

Un caso completamente diverso da quelli sopra illustrati è invece rappresentato dai generi *Cyclopoma* e *Percalates*, in cui si ha una variazione di areale in conseguenza della competizione biologica (Fig. 5).

Il genere *Percalates* è rappresentato da un'unica specie vivente *P. colonorum* (un'altra specie viene considerata valida da alcuni autori, *P. novemaculeatus*, ma non solo è difficilmente distinguibile morfologicamente dalla prima, ma anche vive nel medesimo areale) il cui areale è limitato alle coste sud-orientali dell'Australia a Sud del Fiume Mary e da una forma fossile trovata nell'Eocene-Oligocene del Queensland (Long, 1980). Nell'Eocene di Bolca sono stati ritrovati numerosi esemplari della specie *Cyclopoma gigas* osteologicamente molto affine alla specie *P. colonorum* tanto da far pensare all'esistenza di un unico genere. Ora se si considera la distribuzione delle specie fossili del gruppo « *Percalates* - *Cyclopoma* » risulta un areale legato alla Tetide ed è quindi possibile pensare ad una distribuzione durante l'Eocene-Oligocene assai più ampia di quella attuale del genere *Percalates* (Fig. 5).

A Bolca sono stati ritrovati esemplari della specie *Eolates gracilis* affine all'attuale specie *L. calcarifer*

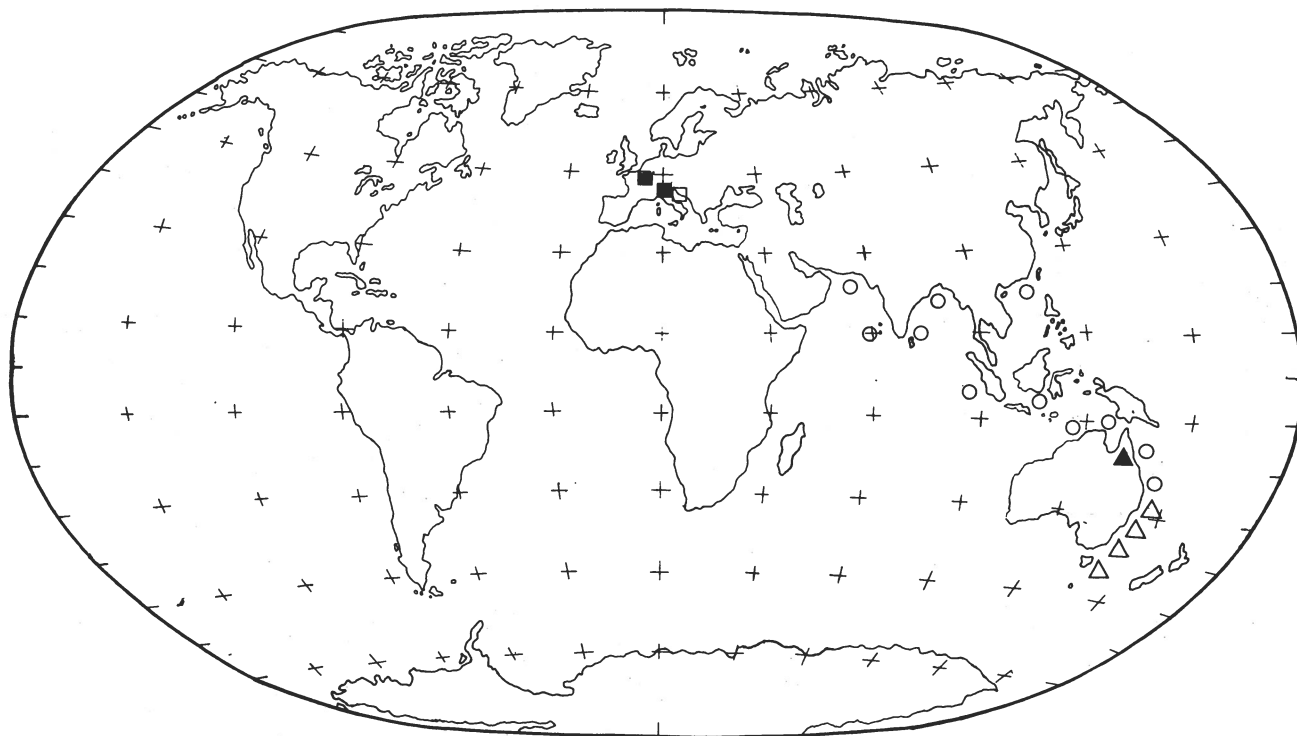


Fig. 5 - Distribuzione delle specie fossili *Cyclopoma gigas* (□), *Percalates* sp. (▲), *Eolates gracilis* (■) e delle specie attuali *Percalates colonorum* (△) e *Lates calcarifer* (○).

largamente distribuita lungo i mari costieri dell'Oceano Indo-Pacifico ed il cui areale confina con quello di *P. colonorum*. In realtà *P. colonorum* ed *L. calcarifer* hanno caratteri ecologici affini essendo ambedue le specie predatrici costiere e di cui *L. calcarifer* sarebbe la specie dominante che ha determinato l'accantonamento in un areale periferico di *P. colonorum* (Williams, 1970). Da quanto detto mi sembra che si possa ipotizzare che il gruppo « *Cyclopoma-Percalates* » abbia avuto nel passato, almeno per un certo periodo, una distribuzione assai più ampia della attuale e che in seguito l'areale si sia ridotto a seguito della competizione biologica con le forme riferibili al gruppo « *Eolates-Lates* ».

Potremo aggiungere che la competizione biologica che ha agito in senso biogeografico non ha dato luogo ad importanti variazioni nella struttura ossea di *Percalates colonorum* la quale come detto è molto simile a quella forma eocenica *Cyclopoma gigas* (Sorbini e Sorbini Frigo, 1973).

Gli esempi presentati finora hanno mostrato le strette affinità tra l'ittiofauna di Bolca e quelle di altri giacimenti terziari europei con le ittiofaune dell'attuale regione biogeografica Indo-Pacifica occidentale ed Atlanto-Mediterranea. Esistono però altri casi in cui si possono osservare distribuzioni diverse. Un esempio di colonizzazione delle acque dolci da parte

di specie originariamente marine è ben illustrato dal genere *Lates*, oggi assente dal Mediterraneo ma presente con ben sette specie nei fiumi e nei laghi africani. Abbiamo già visto che l'unica specie marina del genere *Lates* vive nei mari costieri della regione Indo-Pacifica. Delle specie di acqua dolce una, *Lates niloticus*, che presenta le maggiori affinità morfologiche con la specie terziaria marina *Eolates gracilis* e con la specie attuale marina *L. calcarifer*, ha una ampia distribuzione, essa vive infatti nei fiumi Nilo, Niger, Congo e nei laghi Ciad, Alberto e Rodolfo. Delle altre specie *L. macrophthalmus* vive nel lago Alberto, *L. longispinus* nel lago Rodolfo e ben quattro specie nel lago Tanganika.

I « *Lates* » eocenici (*Eolates gracilis* ed *Eolates macrurus*) sono stati trovati in Europa in sedimenti marini (Bolca e Bacino di Parigi) mentre una specie: *Lates fajumensis* Weiler dell'Eocene superiore è stata trovata in Egitto a Nord di Fajum associata ad una fauna di estuario e marina (Weiler, 1929).

Nel Miocene i *Lates* (*L. karungae* e *L. rhachirhincus*) erano già presenti nella regione equatoriale dell'Africa, nella zona del Lago Vittoria e dei laghi Alberto ed Edoardo, a circa 3750 Km dalle coste mediterranee.

I « *Lates* » marini scompaiono dal Mediterraneo con il Miocene superiore probabilmente a seguito del-

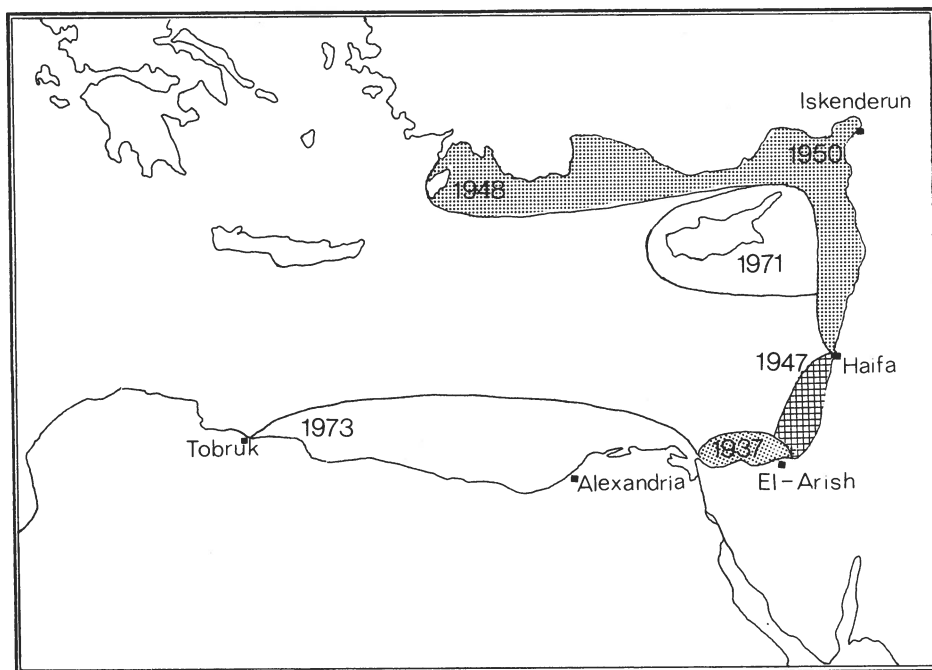


Fig. 6 - Graduale colonizzazione del Mediterraneo della specie *Holocentrum ruber* entrata dal Canale di Suez (da Por 1978).

le variazioni di salinità e di clima e non vi sono più rientrati.

Se si considera che la specie *L. niloticus*, l'unica oggi largamente distribuita nei fiumi e nei laghi africani, è nota già con una ampia distribuzione nel Pliocene essendo stata trovata a Wadi Natrum (Nilo) nell'area del Ciad e nel Tibesti ed inoltre che detta specie presenta le maggiori affinità morfologiche con le specie terziarie marine dell'antico Mediterraneo, si può pensare che detta specie, o un suo diretto progenitore, sia quella che abbia originariamente (Eocene? Oligocene?) invaso l'Africa procedendo da Nord verso Sud. Da questa forma originaria si sarebbero poi separate a seguito dell'isolamento nei vari laghi africani le altre specie di *Lates* africani fossili ed attuali (Sorbini, 1973; Greenwood, 1976).

Questo esempio dimostra che l'ipotesi dei centri di origine e della successiva colonizzazione di vaste aree, negata da alcuni biogeografi vicarianti, abbia in qualche caso una sua fondatezza; infatti la presenza dei *Lates* di acqua dolce solo nelle acque interne africane fa pensare ad un centro di origine paleomediterraneo, probabilmente nella fascia costiera del Nord-Africa da cui si iniziò la colonizzazione del continente africano.

La variazione di areali in conseguenza del superamento di barriere geografiche è inoltre dimostrato, come già detto, dall'attuale ingresso in Mediterraneo, attraverso il canale di Suez, di specie viventi nel Mar Rosso. A questo proposito è interessante rilevare da una figura di Por (1978) la grande rapidità, in termi-

ni di tempo geologico, con cui avviene la colonizzazione del Mediterraneo da parte del genere *Holocentrum* (Fig. 6).

Negli altri casi l'interpretazione più parsimoniosa della distribuzione di specie attuali affini tra loro (es. *Pristigenys alta* e *P. nipponia*) o affini a specie fossili si ottiene considerando che l'attuale areale deriva dall'areale maggiormente esteso di specie ancestrali. In seguito detto areale venne suddiviso in conseguenza al sorgere di barriere dovute ad eventi geodinamici. Ciò in accordo con l'ipotesi dei biogeografi vicarianti.

Variazioni climatiche, variazioni nel livello dei mari, competizione biologica portarono poi alla estinzione in certe aree di alcune specie.

In definitiva mi sembra che le ipotesi dei biogeografi dispersionisti e dei biogeografi vicarianti non siano in contrasto e che in natura si possano verificare ambedue le ipotesi, così come il processo di speciazione può avvenire sia mediante splitting, sia attraverso la graduale trasformazione di una specie ancestrale.

Mi sembra infine che merito dell'ipotesi della vicarianza sia stato quello di aver messo in risalto come molte distribuzioni attuali risalgano ad epoche assai più antiche di quanto non si credesse.

RINGRAZIAMENTI

Ringrazio il prof. Sandro Ruffo ed il prof. Danilo Torre per gli utili consigli e per la lettura critica del manoscritto. I disegni sono stati preparati dal sig. M. Pangrazio.

BIBLIOGRAFIA

- ADAMS, C. G., 1981, An outline of Tertiary palaeogeography. In *The evolving earth: British Museum (N.H.)*. Cambridge Univ. Press, pp. 221-235, 8 figg.
- ANDEL (VAN), T. H., 1979, An eclectic overview of Plate Tectonics, Paleogeography, and Paleogeography. In *Historical biogeography, plate tectonics, and the changing environment: Oregon State Univ. Press. Corvallis*, pp. 9-25, 18 figg.
- ARAMBOURG, C., 1925, Revision des Poissons fossiles de Licata (Sicile): *Ann. Paleont.*, v. 14, pp. 39-132, 12 figg., 10 tavv., 6 tabb.
- , 1965, Considérations nouvelles au sujet de la faune ichthyologique paléoméditerranéenne: *Senk. Leth.* 46a, pp. 13-17, 1 fig.
- , 1967, Résultats scientifiques de la mission C. Arambourg en Syrie et en Iran (1938-1939). II. Les poissons oligocènes de l'Iran: *Notes et Mém. Moyen Orient.*, v. 8, pp. 1-247, 65 figg., 17 tavv., Paris.
- BLOT, J., 1969, Les Poissons fossiles du Monte Bolca: Carangidae, Menidae, Ephippidae et Scatophagidae: *Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca, Verona*, v. 1, pp. 1-540, 160 figg., 58 tabb., 100 tavv.
- , 1975, A propos des Téléostéens primitifs: l'ordre des Apodes: *Coll. Intern. CNRS, (Paris, juin 1973), Paris*, 218, pp. 281-292, 1 fig., 1 tab.
- , 1976, Les Anguilliformes fossiles du Monte Bolca: 2^e Congrès Européen des Ichthyologistes Européens, Paris, 1976: *Revue Trav. Inst. Pech. Marit.*, Nantes, v. 40 (3-4), pp. 509-511, 1 tab.
- , 1978, Les Anguilliformes du Monte Bolca: *Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca, Verona*, v. 3 (1), pp. 1-260, 120 figg., 21 tabb., 39 tavv.
- , & VORUZ C., 1970, Les Poissons fossiles du Monte Bolca: la famille des Zanclostidae: *Mem. Mus. Civ. Stor. Nat.*, Verona, v. 18, pp. 31-42, 2 tavv.
- , —, 1975, La Famille des Zanclostidae: *Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca, Verona*, v. 2, pp. 223-271, 18 figg., 2 tabb., 5 tavv.
- CAPPETTA, H., 1975, Les Sélaciens éocènes du Monte Bolca. I. Les Carcharhinidae: *Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca, Verona*, v. 2, pp. 279-305, 12 figg., 2 tabb., 8 tavv.
- CARETTO, P. G., 1972, Osservazioni tassonomiche su alcuni Galeoidei del Miocene piemontese: *Boll. Soc. Paleont. It.*, v. 11 (1), pp. 14-85, 11 tavv., 7 figg.
- CIOBANU, M., 1977, Fauna fosila din Oligocenul de la Piatra Neamt: Editura Academiei Republicii Socialiste Romania, Bucuresti, pp. 5-159, 7 figg., 48 tavv.
- CROIZAT, L., 1952, *Manual of Phytogeography: The Hague: W. Junk.*
- , 1958, *Panbiogeography*, v. 1, 2a, 2b: Caracas, [pubblicato dall'autore].
- , 1964, *Space, Time, Form: The Biological Synthesis: Caracas*, [pubblicato dall'autore].
- , NELSON, G., ROSEN, D. E., 1974, Center of origin and related concepts: *System. Zoology*, v. 23 (2), pp. 265-287.
- DANILCHENKO, P. G., 1967, Bony fishes of the Maikop deposits of the Caucasus: *Acad. Sciences USSR., Trans. Paleont. Inst.*, pp. 1-219, 32 figg., 28 tavv.
- , 1968, Pesci del Paleocene superiore della Turkmenia. In *Ocherki po filogenii i sistematike iskopaemykh ryb i berchelivstnykh*: pp. 113-156. [In russo].
- FRITZSCHE, R. A., 1981, *Pseudopriacanthus* Bleeker, a synonym of the priacanthid genus *Pristigenys* Agassiz: *Copeia*, v. 2, pp. 490-492, 2 figg.
- GREENWOOD, P. H., 1976, A review of the family Centropomidae (Pisces, Perciformes): *Bull. British Mus. (N.H.) Zoology*, v. 29 (1), pp. 1-81, 37 figg.
- HALLAM, A., 1981, Methods of palaeobiogeographic analysis: *Acta Geologica Hispanica. Concept and method in Paleontology*, v. 16 (1-2), pp. 65-69.
- KRAMBERGER - GORJANOVIC, D., 1882, Die Jungtertiäre fischfauna croatien: *Beiträge zur Paläont. Österreich-Ungarns und des Orients*, II, pp. 135-185, 30 tavv., 8 tabb.
- LERICHE, M., 1954, Les faunes ichthyologiques marines du Néogène des Indes orientales: *Mem. Suisses Paleont.*, v. 70, pp. 7-21, 2 figg., 2 tavv.
- LONG J., 1980, The history of fishes on the Australian Continent. In P.V. Rich and E. M. Thompson (Eds.). *The fossil vertebrate record of Australasia*, 32 pp.
- PATTERSON, C., 1981, The development of the North American fish fauna - a problem of historical biogeography. In *The evolving biosphere: British Museum (N.H.)*. Cambridge Univ. Press, pp. 265-281, 17 figg.
- POR, F. D., 1978, *Lessepsian Migration: Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.*
- SMITH, J. L. B., 1966, The rare big eye. *Pristigenys nipponia* (C. et V.). In *South Africa: Occasional paper*, v. 9, pp. 97-102, 1 fig., 1 tav.
- SORBINI, L., 1970, Un nuovo genere fossile nell'ittiofauna di M. Bolca: *Eolates* nov. gen.: *Mem. Mus. Civ. Stor. Nat.*, Verona, v. 18, pp. 11-29, 10 figg.
- , 1973, Evoluzione e distribuzione del genere fossile *Eolates* e suoi rapporti con il genere attuale *Lates* (Pisces, Centropomidae): *Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca, Verona, Mus. Civ. St. Nat. Verona*, v. 2, pp. 1-43, 10 figg., 6 tabb., 10 tavv.
- , 1974, Studio Paleontologico di *Acropoma lepidotus* (Agassiz), (Pisces, Acropomidae): *Ibid.*, v. 2, pp. 177-197, 16 figg., 1 tab., 5 tavv.
- , 1975, Gli Holocentridae di M. Bolca, II: *Tenuicentrum pattersoni* (nov. gen., nov. sp.). Nuovi dati a favore dell'origine monofiletica dei Beryciformi (Pisces): *Ibid.*, v. 2, pp. 455-472, 9 figg., 1 tab., 4 tavv.
- , 1979, *Blotichthys*, Un nouveau genre parmi les Perciformes généralisés de Bolca: *Ibid.*, v. 4, pp. 1-12, 4 figg., 1 tab., 5 tavv.
- , 1979, Les Holocentridae du Monte Bolca. III: *Berybolcensis leptacanthus* (Agassiz): *Ibid.*, v. 4, pp. 19-35, 3 figg., 2 tabb., 3 tavv.
- , 1979, Résultats de la révision des Beryciformes et des Perciformes généralisés du Monte Bolca: *Ibid.*, v. 4, pp. 41-48.
- , 1982, Il giacimento con vertebrati fossili del Fiume Marecchia (Poggio Berni, Appennino romagnolo). In: G. Cremonini & F. Ricci Lucchi (a cura di): *Guida alla geologia del margine appenninico-padano*, pp. 181-182, Guida Geol. Reg. S.G.I., Bologna.

- SORBINI-FRIGO, M., & SORBINI L., 1973, Revisione del genere fossile *Cyclopoma* Agassiz e suoi rapporti con l'attuale genere *Percalates* Ramsay e Ogilby (Pisces): Mus. Civ. St. Nat. Verona, v. 2, pp. 55-84, 11 figg., 2 tabb., 18 tavv.
- SORBINI, L., & TIRAPELLE, R., 1974, Gli Holocentridae di M. Bolca, I: *Eoholocentrum* (nov. gen.), *Eoholocentrum macrocephalum* (de Blainville) (Pisces, Actinopterygii): Ibid., v. 2, pp. 206-228, 6 figg., 1 tab., 4 tavv.
- , TIRAPELLE RANCAN, R., 1979, Messinian fossil fish of the Mediterranean: Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., v. 29, pp. 143-154, 3 figg., 1 tab.
- TCHOUMAKOV, I. S., 1967, Pliocene and Pleistocene deposits of the Nile Valley in Nubia and Upper Egypt (in Russian): Acad. Science, U.S.S.R., Geol. Institute Trans., Moscow. 170, 5.
- WEILER, W., 1929, Die mittel-und obereocäne Fischfauna Ägyptens mit besonderer Berücksichtigung der Eleostomie: Bayer. Akad. Wissen. Mat. Natur. Abh., v. 1, pp. 1-57.
- WILLIAMS, N. J., 1970, A comparison of the two species of the genus *Percalates* Ramsay and Ogilby (Percomorphi: Macquariidae), and their taxonomy: State Fisheries - Research Bull., v. 11, pp. 1-60, 21 figg., 1 tav.