

<i>Bollettino della Società Paleontologica Italiana</i>	36 (1-2), 1997	ISSN 0375-7633	239-244	-	Parma, Dicembre 1997
---	----------------	----------------	---------	---	----------------------

Riflessioni sulla diversità dei Nuculoidi (Bivalvi Protobranchiati) nel Mediterraneo durante il Plio-Pleistocene

Gian Franco LAGHI
Dipartimento di Scienze della Terra
Università di Modena

KEY WORDS - *Nuculoida (Mollusca, Bivalvia), Biodiversity, Plio-Pleistocene, Mediterranean.*

RIASSUNTO - L'analisi della diversità dei Nuculoidi nell'area mediterranea, dalla fine del Miocene all'Attuale, mostra l'introduzione in detta area, nel Pliocene inferiore, di specie atlantiche e, nel Pliocene superiore a seguito di un forte deterioramento climatico, di specie boreali. Le une e le altre erano prima sconosciute nel popolamento paleomediterraneo. Lo smistamento di specie, dovuto all'instaurarsi di una zonazione climatica latitudinale nel Pliocene, e l'episodica introduzione dell'elemento caldo senegalese nel Pleistocene, non hanno interessato i Nuculoidi. La generale caduta di diversità nel tempo dei Nuculoidi non sembra imputabile direttamente a variazioni di temperatura delle acque, sia dello strato superficiale, sia di quello profondo, come si evince dal modello attualistico del Golfo del Messico. Una probabile spiegazione potrebbe essere ricercata nella teoria della stabilità-tempo di Sanders che mostra i caratteri di una convincente teoria delle estinzioni, di tipo non-catastrofista.

ABSTRACT - [Consideration on Nuculoid diversity in the Mediterranean area during the Plio-Pleistocene interval] - The taxonomic diversity of Nuculoids in the Mediterranean region, from Upper Miocene to the Recent, was reviewed. The analysis shows that two migration events of species, not present in the Mediterranean Miocene, was recorded: some Atlantic species were migrated during the Lower Pliocene, and some boreal species during the Upper Pliocene, in relation to a strong climatic deterioration. The Nuculoids have not been involved by taxonomic changes as a consequence of building, in the Pliocene, of a latitudinal climatic zonation and by the sudden introduction, during the Pleistocene, of the Senegalese hot elements. The decrease in time of the Nuculoid diversity seems not to be directly caused by changes in the shallow and deep water temperature as shown in the Mexico Gulf uniformitarian model. It is possible to interpret this decrease with Sanders stability-time model which seems a good, non catastrophist theory for explain the biological extinction.

PREMESSA

Gli studi effettuati da Marasti & Raffi (1977), Raffi & Marasti (1982) sui bivalvi mediterranei plio-quaternari - inseriti da Stanley (1995) in una problematica che coinvolge tutto l'emisfero boreale - hanno mostrato l'importanza della instabilità climatica nel processo di estinzione di numerosi taxa nel Mediterraneo.

D'altra parte, si comincia anche a pensare (vedi ad es. Di Geronimo & La Perna, 1996) che l'evoluzione della biodiversità nel Mediterraneo dal Pliocene ad oggi, sia strettamente connessa con la contemporanea evoluzione fisiografica di questo bacino.

Lo studio della diversità di un gruppo di bivalvi, come i Nuculoidi, sembra che possa contribuire a chiarire il fenomeno suddetto, poichè tale gruppo ha un massimo di taxa nell'ambiente abissale, al riparo, perciò, dalle vicende climatiche ed è composto da specie infaunali la cui diversità non è quindi in funzione della latitudine (Thorson, 1957, *vide* Barnes & Hughes, 1987).

Il concetto di biodiversità, come ricchezza di specie, è senz'altro particolarmente utile per descrivere l'informazione ricavata dallo studio di significative variazioni biologiche nello spazio e nel tempo.

Tale concetto è, tuttavia, correttamente utilizzabile qualora - come in questo caso - sia stato raggiunto un accettabile assetto tassonomico del gruppo studiato (Cox *et al.*, 1969; McAlester, 1964).

I Nuculoidi mediterranei terziari e quaternari appartengono principalmente alle famiglie Nuculidae, Nuculanidae e Malletiidae. Un accettabile assetto tassonomico di queste famiglie si basa principalmente sui caratteri del legamento (Laghi, 1991).

LA DIVERSITÀ DEI NUCULOIDI NEL MEDITERRANEO DAL TORTONIANO ALL'ATTUALE

La Fig.1 mostra l'andamento della diversità dei Nuculoidi, nell'area mediterranea, dal Tortoniano all'Attuale.

L'istogramma è il risultato dell'informazione proveniente principalmente dalla letteratura. Si tratta, perciò, di una delle componenti tassonomiche di una mescolanza di faune di due tipi. L'uno è una mescolanza di specie di facies diversa, l'altro di specie risultante da modalità diverse di trasporto.

Se si pensa che giacimenti francamente in facies bati-abissale risultano generalmente assai raramente conservati, sia per le caratteristiche stesse della fossilizzazione e sia per il marginale coinvolgimento dei sedimenti abissali negli orogeni, se ne deduce che quella esaminata è una componente tassonomica di una mescolanza di faune vissute, soprattutto, in ambienti di piattaforma.

Infatti, un veloce saggio effettuato su una fauna tortoniana dell'Appennino settentrionale modenese, ha dato percentuali dell'ordine di quelle schematizzate nel diagramma (Fig. 2) tratto da Hickmann e riportato da Knudsen (1979). In particolare, i 23 taxa di Nuculoidi riconosciuti in detta fauna (Laghi, in preparazione) rappresentano circa il 10% dei bivalvi; cioè, una percentuale compatibile con una zona poco al di sotto di quella litorale.

Recenti studi (Bottjer, 1985) hanno confermato che Nuculoidi e Solemyoidi sono i bivalvi dominanti sugli slopes e nei mari profondi. Allen (1971) aveva già mostrato come i Paleotassodonti siano il gruppo di bivalvi di maggior successo nell'ambiente abissale e come questo gruppo mostri colà la piena estensione della sua radiazione adattativa. E' pertanto lecito chiedersi se il diagramma in Fig.1 sia completamente indicativo della vicenda evolutiva dei Nuculoidi nel Mediterraneo negli ultimi 10 milioni di anni, in quanto esso prende in considerazione soltanto una minima parte della diversità del gruppo. D'altra parte, è però improbabile che si possa aggiungere in futuro più di tanto alle nostre conoscenze in proposito.

Per quanto detto, sembra che vi siano già elementi sufficienti per un'utile riflessione. Infatti, se si fa riferimento ai dati attualistici e si considerano i rarissimi dati sugli ambienti bati-abissali ritrovati, si può avere un'idea verosimile dell'andamento della diversità bati-abissale mediterranea dei Nuculoidi. E' poi anche facile constatare come l'eventuale, problematica aggiunta dei dati bati-abissali nella Fig.1, avrebbe soltanto l'effetto di allungare verso l'alto l'istogramma, ma non quello di variarne l'andamento in funzione del tempo. Pertanto sembra possibile, pur con molte limitazioni, che la Fig.1 così come è stata costruita, rifletta abbastanza fedelmente la vicenda di tutto il gruppo nell'area e nell'intervallo di tempo indicati.

A questo punto, occorre inquadrare la vicenda

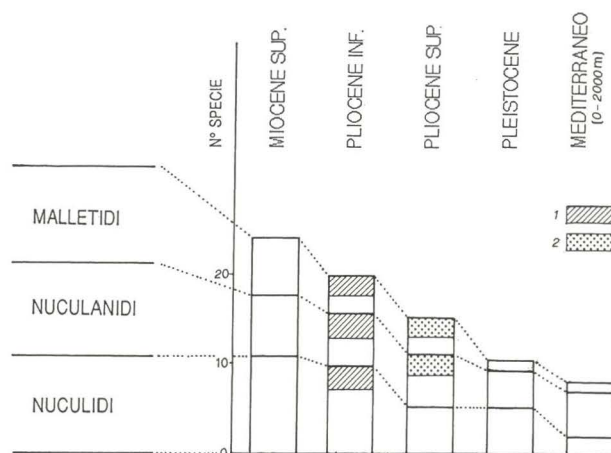


Fig. 1 - Diversità dei Nuculoidi nell'area mediterranea dal Tortoniano all'attuale. 1) Elemento faunistico atlantico; 2) elemento faunistico settentrionale.

suddetta dei Nuculoidi in quella complessiva del popolamento mediterraneo degli ultimi 10 milioni di anni.

Premesso che i geofisici (Hsu & Bernoulli, 1978) danno per certa l'esistenza nell'area mediterranea di profondità abissali durante il Tortoniano e vista la consistenza dello stock di forme litorali di Nuculoidi, si può pensare che, in quell'età, vi fosse una ben diversificata fauna abissale, di tipo oceanico, in continuità con l'adiacente popolamento abissale atlantico, ricco, come ora, di più di cento specie di Nuculoidi. Il popolamento tardo miocenico mediterraneo è indicato dagli autori come "elemento paleomediterraneo".

La chiusura ad oriente del bacino ed il suo disseccamento (crisi di salinità messiniana) provocarono in seguito un rapido riarrangiamento degli areali di molte specie. Fra l'altro, tutte le specie adattate all'ambiente di scogliera contrassero i loro areali entro la fascia intertropicale, uscendo pertanto dal Mediterraneo divenuto temperato. Anche i Nuculoidi risentirono di quella profonda crisi.

La rapida trasgressione che segnò l'inizio del Pliocene riportò nel bacino buona parte dell'elemento paleomediterraneo, insieme con forme tipicamente atlantiche.

Nella Fig.1 (aree tratteggiate) è messa in evidenza, anche fra i Nuculoidi, la presenza di un modesto gruppo di forme di nuova introduzione dall'Atlantico, oltre ad un consistente residuo di forme paleomediterranee.

Complessivamente, tuttavia, i Nuculoidi del Pliocene inferiore erano meno diversificati di prima.

Essi diminuirono ulteriormente nel Pliocene

superiore, ove si verificò un notevole deterioramento climatico (Capozzi & Sartori, 1989) che favorì l'ingresso nel Mediterraneo di un elemento faunistico di provenienza settentrionale (aree punteggiate).

La forma più caratteristica di tale elemento, fra i Nuculoidi, è certamente *Nuculana excisa* (Philippi).

Nel Pleistocene diminuì ulteriormente la diversità dei Nuculoidi mediterranei, soprattutto fra i Nuculanidi e Malletidi, che quasi sparirono dalla piattaforma. Nel giacimento batiale di Archi, in Calabria, sono state individuate 17 specie di Nuculoidi (Di Geronimo *et al.*, 1996). Pertanto, si può ipotizzare, con un ragionamento analogo a quello fatto per il Tortoniano, che una eventuale fauna abissale pleistocenica contasse non più di una trentina di specie di Nuculoidi.

Nella fauna mediterranea attuale, i Nuculoidi costituiscono, fra i bivalvi, una componente del tutto trascurabile, soprattutto per quel poco che si sa dell'ambiente abissale.

Il diagramma di Fig.1 evidenzia essenzialmente due tipi di fenomeni:

1°- l'introduzione, in tempi diversi, di specie estranee al bacino mediterraneo;

2°- una costante diminuzione, nel tempo, della diversità dei Nuculoidi, nonostante l'introduzione, ad intermittenza, di specie dall'esterno del bacino.

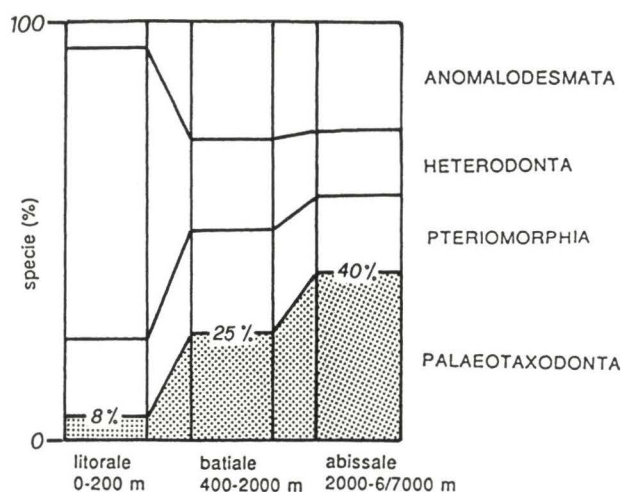


Fig. 2 - Attuale struttura tassonomica dei bivalvi in differenti intervalli di profondità, secondo Hickmann (Knudsen, 1979).

Ultimamente, è stato approfonditamente discusso (Marasti & Raffi, 1977; Raffi & Marasti, 1982) un terzo fenomeno notato in Mediterraneo nello stesso intervallo di tempo, che non si evince dalla Fig.1. Esso consiste in uno smistamento di specie, a seguito del differenziamento climatico latitudinale verificatosi nel Pliocene.

Quest'ultimo fenomeno, che dovette interessare soprattutto le specie stenoterme, non coinvolge i Nuculoidi per almeno due ragioni:

1) Il modello latitudinale della diversità del macrobenthos costiero è largamente, se non interamente, attribuibile alla variazione della componente epifaunale (Thorson, 1957, *vide* Barnes & Hughes, 1987). I Nuculoidi, al contrario, sono forme infaunali e, per di più, generalmente non litorali.

2) Il differenziamento climatico latitudinale si risente in mare fino alla profondità del termoclino; perciò, esso viene avvertito prevalentemente dall'epibenthos litorale.

Come già si è detto, uno smistamento di specie in senso latitudinale si era già verificato nel Miocene superiore, quando abbandonarono l'area mediterranea le specie adattate all'ambiente di scogliera. Anche in questo caso non furono, ovviamente, interessate specie di Nuculoidi.

L'introduzione intermittente di specie estranee nel bacino mediterraneo nel Pliocene superiore ha il carattere di un'invasione o "trasgressione biologica" di specie psicrofile.

Un fenomeno analogo, ma che interessò specie termofile, si verificò più tardi nel Pleistocene, con l'introduzione nel bacino del cosiddetto "elemento senegalese". Quest'ultima invasione, però, non risulta dalla Fig.1, poichè il gruppo dei Nuculoidi non comprende specie termofile.

La causa dello smistamento latitudinale dell'epifauna litorale va ricercata nella variazione dei parametri ambientali dello strato superiore dell'acqua marina mediterranea, in particolare, della temperatura di tale strato d'acqua per l'istaurarsi di un termoclino stagionale.

La "trasgressione" dell'elemento settentrionale, invece, ha un evidente carattere di eccezionalità, corrispondente verosimilmente ad un notevole raffreddamento dello strato superficiale del mare. Cosicché, in quel tempo, il Mediterraneo assunse i caratteri di un mare boreale avendo, anche al fondo, acque fredde di tipo oceanico (Russo, 1981; Benson, 1984). Attualmente, come è noto, il Mediterraneo ha al fondo temperature anormalmente alte.

MODELLI ATTUALISTICI

Scarse e frammentarie sono le notizie sulla fauna abissale del Mediterraneo. Peres & Picard (1964) avevano, in un primo tempo, addirittura negato l'esistenza di una vera fauna abissale nel Mediterraneo. Eppure, esso raggiunge profondità corrispondenti alla parte alta della zona abissale nel sottobacino algero-provenzale o balearico, nel più recente mar Tirreno e nel complesso ionico-levantino, retaggio della Tetide mesozoica.

In quest'ultimo comparto, la crociera Meteor ha dragato, a profondità abissale, una fauna poco differenziata in cui, fra i Nuculoidi, è citata soltanto la *Malletia obtusa* Sars (*vide* Di Geronimo & Panetta, 1973). Sembrerebbe quindi che il processo di progressiva estinzione dei Nuculoidi mediterranei (Fig.1) sia stato più rapido nelle zone abissali, dove invece ci si dovrebbe aspettare di avere il massimo di diversificazione ed il centro della loro irradiazione.

Similmente al Mediterraneo, sebbene posto a latitudini più basse, anche il Golfo del Messico è un bacino con profondità abissali e temperature anomalmente alte al fondo. Esso però ha una vera fauna abissale con un molto diversificato gruppo di Nuculoidi, nonostante che la temperatura ecceda quella normalmente associata con una fauna abissale.

Il modello centroamericano fa escludere che la caduta di diversità abissale nel Mediterraneo sia stata causata dal passaggio da una condizione psicrosferica ad una termosferica, avvenuta nel Pleistocene (Russo, 1981). Tanto più che un simile passaggio si era già verificato precedentemente nel Tortoniano senza conseguenze sulla biodiversità abissale.

In generale, la temperatura sembra avere poca influenza sui Nuculoidi. Infatti, James (*vide* Knudsen, 1979), studiando i paleotassodonti, ha dimostrato che la temperatura non è un fattore decisivo neppure per la loro distribuzione nel Golfo del Messico.

Anche l'isolamento quasi completo del Mediterraneo dall'Atlantico non sembra essere stato determinante per la suddetta caduta di diversità. Infatti, anche il Golfo del Messico è piuttosto isolato, ma ciò non ha influito sulla sua fauna abissale. L'isolamento del Mediterraneo ha certamente causato fenomeni di provincializzazione, come stanno ad indicare ricerche tuttora in corso su varietà di specie che sono o sono state comuni al Mediterraneo ed all'Atlantico.

Il Mediterraneo comunica con l'Atlantico soltanto attraverso lo stretto di Gibilterra, che è

ostruito in profondità da una soglia che arriva tutt'al più a 350 m dalla superficie marina. Ciò ha impedito eventuali processi di ricolonizzazione da parte delle faune abissali atlantiche, poichè alla base di un'alta biodiversità abissale sembra esservi generalmente una scarsa mobilità delle larve e, talora, la modalità diretta di riproduzione (Rex & Waren, 1981). Tali processi, se avessero potuto avvenire, avrebbero potuto opporsi alla caduta di diversità abissale, ripristinando un livello oceanico di biodiversità.

LA TEORIA DI SANDERS:
UNA PROBABILE SPIEGAZIONE

Una riduzione della biodiversità deve necessariamente inibire i fenomeni che la governano; deve, cioè, operare a livello della struttura popolazioneistica delle specie che, in questo caso, sono quelle che vivono nell'ambiente abissale.

Similmente al plancton, la biomassa del benthos declina marcatamente con la profondità.

Soltanto sorgenti idrotermali possono sostenere, nel mare profondo, una biomassa anomalmente grande.

Sebbene poco produttivo, però, il benthos abissale presenta elevata diversità. La biodiversità nell'ambiente di mare profondo è paragonabile a quella dell'ambiente tropicale di acque basse (Sanders & Hessler, 1969).

I recenti progressi nella conoscenza della biologia dei mari profondi ha convinto alcuni Autori (Knudsen, 1979; Barnes & Hughes, 1987) che nella zona abissale e nelle fosse sono situati centri di generazione di nuove specie.

Sanders (1968) ha formulato l'ipotesi della stabilità-tempo secondo la quale l'elevata diversità della fauna abissale è attribuibile, in primo luogo, all'elevata persistenza della struttura faunistica ed inoltre alle condizioni di stabilità di quell'ambiente su lunghi periodi.

Quanto detto impone, per le faune abissali, un modello "cladista" di dispersione, secondo cui i gruppi più antichi (plesiomorfi) popolano i centri profondi di irradiazione; mentre i gruppi derivati (apomorfi) sono risaliti, nel tempo evolutivo, lungo lo slope, sulla piattaforma continentale.

Nel caso dei Nuculoidi, tale modello biogeografico sembra confermato dal fatto che le specie che popolano le profondità abissali del Golfo del Messico, appartengono soprattutto alle Neilonelline e ai Malletidi. Il primo gruppo è costituito da forme con legamento alvincolare-esterno e rappresentano gli antenati dei Nuculanidi (Laghi, 1991). I Malletidi, poi, non

sarebbero, come sosteneva Yonge (1939), dei Nuculanidi specializzati, ma il loro legame parivincolare li farebbe considerare i discendenti diretti dei più antichi gruppi di Nuculoidi.

Questo modello biogeografico è in accordo anche con alcune sporadiche osservazioni fatte in Mediterraneo: cioè, la più rapida scomparsa dei Malletidi dalla piattaforma ed il ritrovamento di *Malletia obtusa* nella fauna abissale.

Oltre alla maggiore antichità della fauna, l'ipotesi di Sanders richiede anche un'alta stabilità dell'ambiente su lunghi periodi. Questo sarebbe il caso dell'ambiente profondo del Golfo del Messico, mentre sarebbe richiesta una frequente instabilità nelle profondità del Mediterraneo per spiegare, con questa teoria, la caduta di diversità del benthos abissale e dei Nuculoidi in particolare.

Di fatto, nel Plio-Quaternario è sufficientemente documentata una intensa e frequente instabilità tettonica, dovuta anche ad ampi movimenti di tipo isostatico riconosciuti nel Tirreno (Capozzi & Sartori, 1989) e nel sottobacino ionico-levantino (Hsu & Bernoulli, 1978).

Come hanno osservato Capozzi e Sartori, gli effetti dei movimenti verticali suddetti potrebbero essersi aggiunti, in taluni casi, a quelli indotti da intervalli di forte raffreddamento climatico, rafforzando così l'intensità dei cicli eustatici, la cui periodicità è anch'essa (almeno nel Quaternario) molto alta.

Le intense variazioni ambientali che ne derivano, hanno un periodo notevolmente inferiore al tempo di speciazione dei taxa considerati, valutato mediamente da Sacco (1898, p. XXVI, pp. 50, 53, 56) in un'epoca. In tali condizioni, i processi diversificativi non arriverebbero a conclusione.

CONSIDERAZIONE FINALE

L'ipotesi di Sanders, sulla stabilità di un sistema biologico, sembra spiegare convincentemente la caduta di diversità dei Nuculoidi mediterranei durante il Plio-Quaternario.

Più in generale, la frequente e forte instabilità, non soltanto tettonica, ma anche climatica (risentita particolarmente dall'epifauna litorale) che ha caratterizzato negli ultimi 5-10 milioni di anni il Mediterraneo che andava chiudendosi, può ben costituire il fondamento di una teoria che spiega le estinzioni plio-quaternarie, avendo essa i requisiti di selettività nelle estinzioni e potenzialità biodiversificative ed inoltre opportune caratteristiche temporali, richiesti da una accettabile teoria non-catastrofista delle estinzioni biologiche.

BIBLIOGRAFIA

- ALLEN, J.A., 1971, Evolution and functional morphology of the deep water protobranch bivalves of the Atlantic: Proc. Joint Oceanogr. Assembly (Tokyo 1970): 251-253.
- , 1978, Evolution of the deep sea protobranch bivalves: Phil. Trans. R. Soc. Lond., B., 284 (1001): 387-401.
- BARNES, R.S.K. & HUGHES, R.N., 1987, Introduzione alla ecologia marina. Piccin, Padova (Trad. Rossi L. e Nobile L.).
- BENSON, R.H., 1984, Estimating greater paleodepths with ostracodes, especially in past thermospheric oceans: Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology, 48: 107-141.
- BOTTJER, D.J., 1985, Bivalve Paleocology. In Broadhead, T.W. (ed.), Mollusks: Univ. Tennessee Dpt. Geol. Sc. St. Geol., 13: 122-137.
- CAPOZZI, R. & SARTORI, R., 1989, La regressione medio-pliocenica in Italia: una ipotesi di lavoro sulle possibili cause: Giornale di Geologia, s. 3a, 51 (2) 1989: 31-39.
- COX, L.R., et alii, 1969, Bivalvia, Systematic descriptions. In Moore, R.C. & Teichert, C. (eds.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, 1 (of 3): Geol. Soc. Am. and Univ. Kansas Press, Lawrence: 225-241.
- DI GERONIMO, I., D'ATRI, A., LA PERNA, R., ROSSO, A., SANFILIPPO, R. & VIOLANTI, D., 1996, The Pleistocene bathyal section of Archi (Southern Italy): XIII Convegno S.P.I., Parma 1996, Abstract book: 44.
- & LA PERNA, R., 1996, *Bathyspinula excisa* (Philippi, 1844) (Bivalvia, Protobranchia): a witness of the Plio-Quaternary history of the deep mediterranean benthos: Riv. It. Paleont. e Strat., 102 (1): 105-118, 2 tavv.
- & PANETTA, P., 1973, La malacofauna batiale del Golfo di Taranto: Conchiglie, 9 (5-6): 69-122.
- HSU, K.J. & BERNOULLI, D., 1978, Genesis of the Tethys and the Mediterranean: Initial reports of the Deep Sea Drilling Project, 42 (1): 943-949.
- KNUDSEN, J., 1969, Remarks on the biology of abyssal bivalves: Proc. third Europ. Malac. Congr., Malacologia, 9 (1): 271-272.
- , 1979, Deep-sea bivalves. In van der Spoel, S., van Bruggen, A.C. & Lever, J., (eds.), Pathways in Malacology, 9: 195-224.
- LAGHI, G.F., 1991, Ruolo dei modelli legamentari nella classificazione dei Nuculoidi: Atti Acc. Peloritana Pericolanti, classe I, Sc. Fis. Mat. e Nat., vol. LXVII (1989), Suppl. n. 1: Celebrazioni 1° Centenario in mem. di G. Seguenza Nat. e Paleont.: 459-471.
- MARASTI, R. & RAFFI, S., 1977, Diversità tassonomica dei Bivalvi pliocenici del Bacino padano: 1° I bivalvi dell'Emilia occidentale: Ateneo Parmense, Acta Nat., 13 suppl. 1 (1977): 3-7, 3 tavv.
- MC ALESTER, A.L., 1964, Preliminary suggestions for a classification of nuculoid Bivalves: Jour. Paleont., 38 (2): 397-400.
- PERES, J.M. & PICARD, J., 1964, Nouveau manuel de Bionomie benthique de la mer Méditerranée: Travaux de la Station Marine d'Endoume, Bull., 31 (47): 1-137.
- RAFFI, S. & MARASTI, R., 1982, The mediterranean bioprovince from the Pliocene to the Recent: observations and hypotheses based on the evolution of the taxonomic diversity of Molluscs. In Montanaro Gallitelli E. (ed.), Prooc.

- 1st Intern. Meeting "Paleontology, Essential of Historical Geology", Venice 2-4 June 1981: 151-177.
- REX, M.A. & WARÉN, A., 1981, Evolution in the deep sea: taxonomic diversity of gastropod assemblages. *In* Vinogradova, N.G. (ed.), *Biology of the Pacific Ocean depths: Proc. XIV Pacific Science congress* (Khabarovsk, August 1979).
- RUSSO, A., 1981, The psicospheric coral fauna from the lower Pliocene of northern Italy: *Acta Palaeont. Polonica*, 25 (3-4): 613-617.
- SACCO, F., 1898, I Molluschi dei terreni terziari del Piemonte e della Liguria, parte XXVI: 70pp., 12 tavv.
- SANDERS, H.L., 1968, Marine benthic diversity: a comparative study: *Am.Naturalist*, 102: 245-282.
- & HESSLER, R.R., 1969, The ecology of the deep-sea benthos: *Science*, 163: 1419-1424.
- STANLEY, S.M., 1995, New horizons for Paleontology, with two examples: the rise and fall of the Cretaceous super-tethys and the cause of the modern ice age, Presidential address: *J. Paleont.*, 69 (6): 999-1007.
- YONGE, C.M., 1939, The protobranchiate Mollusca; a functional interpretation of their structure and evolution: *Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B*, 230: 79-147.

*(manuscript received November 30, 1996
accepted June 30, 1997)*

Gian Franco LAGHI
Dipartimento di Scienze della Terra
Via Università 4, 41100 Modena, Italy