

APORTACIÓN AL CONOCIMIENTO DEL SUBGÉNERO *Sphaeronassa* (LOCARD) (GASTROPODA, NEOGASTROPODA) DEL PLIOCENO DEL MEDITERRÁNEO Y DEL ATLÁNTICO ADYACENTE

Carles GILI y Jordi MARTINELL

Laboratori de Paleontologia; Departament de Geologia Dinàmica, Geofísica i Paleontologia; Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona.
08028 BARCELONA.

ABSTRACT

The forms related to the species *Nassarius (Sphaeronassa) mutabilis* (Linneo, 1758) from the Western Mediterranean and adjacent Atlantic Pliocene are studied. Two morphotypes are distinguished: "sulcated", with the surface of all whorls covered by furrows, and "no sulcated", without furrows in the middle of the whorls.

The study of the numerous specimens corresponding to the "sulcated" morphotype collected in different outcrops and, especially, the study of their protoconch, lead us to separate them from the extant form *N. (S.) mutabilis*. We will call them henceforward *N. (S.) pliomagna* (Sacco, 1904). The protoconch and teleoconch are described, and biometrical data and the species distribution in the Pliocene are furnished. Moreover, some ecological and evolutionary aspects concerning the environmental conditions, developmental pattern, dispersal capability and possible ancestral species, are discussed.

In relation to the "non sulcated" morphotype, the limited number of studied specimens do not permit us to determine to which specific taxon or taxa they correspond. It is evident that they do not belong to *N. (S.) mutabilis*, which appeared after the Pliocene.

Keywords: Gastropoda, Nassariidae, Pliocene, Mediterranean, Atlantic, Systematics, Paleocology, Evolution.

RESUMEN

Se estudian las formas afines a *Nassarius (Sphaeronassa) mutabilis* (Linneo, 1758) del Plioceno del Mediterráneo Occidental y del Atlántico adyacente. Entre ellas se pueden distinguir dos morfotipos: "surcado", con la totalidad de la superficie de las vueltas recorrida por surcos, y "no surcado", sin surcos en la zona media de las vueltas.

El estudio de numerosos ejemplares del morfotipo "surcado" de distintos yacimientos, y, en especial, el estudio de su protoconcha, nos lleva a separarlos de la forma actual *N. (S.) mutabilis*, dándoles el nombre específico de *N. (S.) pliomagna* (Sacco, 1904). Se describen su protoconcha y teleoconcha, aportando datos biométricos, se da la distribución de la especie en el Plioceno, y se discuten aspectos ecológicos y evolutivos en relación a las condiciones ambientales, tipo de desarrollo, capacidad de dispersión y posibles especies antecesoras.

En cuanto al morfotipo "no surcado", el número restringido de ejemplares estudiado no permite concretar a que taxón o taxones específicos corresponden, aunque es evidente que no pertenecen a *N. (S.) mutabilis*. Esta última sería una especie aparecida después del Plioceno.

Palabras clave: Gasterópodos, Nassariidae, Plioceno, Mediterráneo, Atlántico, Sistemática, Paleocología, Evolución.

INTRODUCCIÓN

Entre los Gasterópodos fósiles del Neógeno del Mediterráneo son abundantes las formas afines a la especie actual *Nassarius (Sphaeronassa) mutabilis* (Linneo, 1758) (Neogastropoda, Nassariidae), a la cual han sido normalmente asociadas. Sin embargo, pensamos que se han omitido una serie de diferencias importantes entre las formas Mio-pliocénicas y la especie viviente.

Por un lado, y a grandes rasgos, entre las formas fósiles pueden distinguirse dos morfotipos:

a) Morfotipo "surcado", con la totalidad de la

superficie de las vueltas recorrida por surcos longitudinales. (Lám. III, figs. 1 - 9; Lám. IV, figs. 1 - 4, 7 - 9).

b) Morfotipo "no surcado", con surcos únicamente en la zona adapical de cada vuelta y en la abapical de la última vuelta. (Lám. IV, figs. 5 - 6).

Igualmente, el aspecto general de la concha de unos y otros presenta algunas diferencias. Se advierte que el morfotipo "surcado" tiene la espira más elevada y las vueltas menos globosas que el morfotipo "no surcado". Entre estos dos morfotipos no se observan estadios intermedios.

Por otro lado, el conjunto de las formas fósiles suele tener la concha más gruesa y sus medidas llegan a ser superiores a las de *N. (S.) mutabilis* actual.

Aparte de que en muchos yacimientos coexisten fósiles de los dos morfotipos, los caracteres mencionados, por sí solos, no serían quizás suficientes para diferenciar especies dentro del grupo. Ahora bien, el análisis de la protoconcha revela otras divergencias entre los ejemplares fósiles y los actuales.

Esta estructura larvaria se considera cada vez más como un carácter fundamental en la taxonomía de los Prosobranquios (Adam & Glibert, 1974 y 1976; Robertson, 1974; Rodríguez Babio, 1978; Bouchet, 1989; etc.). Por nuestra parte, hemos hallado una notable constancia en el tipo de protoconcha en relación a los caracteres de la teleoconcha, tanto en el morfotipo "surcado" como en *N. (S.) mutabilis* actual. Las diferencias encontradas entre ellas nos han llevado a la conclusión de que se trata de formas taxonómicamente separadas.

A las formas pliocénicas del morfotipo "surcado", de las cuales hemos podido estudiar un buen número de ejemplares, les hemos asignado el nombre de *Nassarius (Sphaeronassa) pliomagna* (Sacco, 1904) que, por prioridad, les corresponde.

La falta de material suficiente del morfotipo "no surcado" no permite, de momento, llegar a ninguna conclusión en cuanto a la situación taxonómica que debe otorgársele. Ahora bien, parece evidente que ninguna de las formas fósiles Mio-pliocénicas puede asimilarse a *N. (S.) mutabilis* actual; a nuestro modo de entender, ésta sería una especie aparecida con posterioridad.

ANTECEDENTES

Las formas afines a *N. (S.) mutabilis* han sido consideradas, según los diferentes autores, como simples variaciones de la especie viviente, la cual presentaría una amplia y continua variabilidad; se les ha dado nombre con categoría de variedad (subespecie en los autores modernos), para indicar morfologías diferenciadas; o bien se han interpretado como especies diferentes.

En la literatura clásica para la región Lusitánica se citan como variedades a: *helvetica* (Peyrot, 1927), en el Mioceno, y *companyoi* (Fontannes, 1882), *pliomagna* (Sacco, 1904), *pliosulcatissima* (Sacco, 1904), *plioacuta* (Sacco, 1904) *subinflata* (Cerulli-Irelli, 1911), *subelongata* (Cerulli-Irelli, 1911), *praeinflata* (Chavan, 1940), etc., en el Plioceno. Con categoría de especie se encuentra: *N. conglobatissima* (Costa, 1866), *N. cacellense* (Costa, 1866), *N. instabilis* (Bellardi, 1882), *N. tornata* (Bellardi, 1882), citadas en el Mioceno, y *N. gibbum* (Michelotti, 1838) y *N. praecedens* (Bellardi, 1882) en el Plioceno. Los autores más modernos se han limitado, en general, a asociar las diferentes formas a la especie *N. (S.) mutabilis* s.l. sin designación de subespecies.

Centrándonos en las formas del morfotipo "surcado" del Plioceno, las variedades más características son *pliomagna* y *plioacuta*, establecidas por Sacco (1904, p. 63, Tav. XV, fig 27 - 28, y p. 63,

respectivamente) para designar las variedades B y D de *N. (S.) mutabilis* de Bellardi (1882), y que consideramos sinónimos por las razones que se aducen más adelante (véase epígrafe Variabilidad); y la variedad *praeinflata* establecida por Chavan (1940, p. 94, Pl. II, figs. 13 - 15) en individuos del Saheliense de Dar-Bel-Hamri (Marruecos). La diagnosis de estas formas, en comparación con *N. (S.) mutabilis* es, para *pliomagna*: "*Testa magna; spira longior, medio inflata. Anfractus postice magis inflati; ultimus dimidiam longitudinem subaequans. Superficies transverse sulcata; sulci linearis, inter se statis distantes*" (Bellardi, 1882, p. 26); y para *praeinflata*: "*... leur spire est nettement plus allongée, le dernier tour plus évasé et moins convexe, avec labre plus dilaté dans la région medio-postérieure; les tours ne sont pas, non plus, en abrupt contre la suture; ils sont sillonnés sur toute leur surface*" (Chavan, 1940, p. 94). Las dos diagnosis insisten en las vueltas totalmente surcadas, la espira más alargada y en la forma de las vueltas menos globosa. Las ilustraciones son también coincidentes y creemos que deben considerarse sinónimos. Por tanto, *N. (S.) pliomagna* (Sacco) y *N. (S.) plioacuta* (Sacco) son sinónimos, y *N. (S.) praeinflata* (Chavan) es sinónimo de las anteriores.

N. (S.) mutabilis pliomagna ha sido poco citada como tal en la literatura posterior. Sólo nos constan las citas de Ruggieri *et al.* (1959), donde citan y figuran un ejemplar procedente de Altavilla (Italia) (p. 46, Tav. X, fig. 55 a-b), de Caprotti (1974, p. 27, Tav. 2, fig. 2) que no consideramos como tal puesto que pertenece con toda claridad al morfotipo "no surcado", y de Landau (1984, p. 140) que la cita para Bonares (Huelva) sin dar ni descripción ni figura.

N. (S.) mutabilis praeinflata no es citada posteriormente hasta que Martinell (1976) encuentra formas similares en el Plioceno del Alt Empordà y tiene ocasión de compararlas con topotipos depositados en el Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique en Bruselas, redescubriéndolas haciendo hincapié en el aspecto de la protoconcha.

Martinell & Cuadras (1977) publican un estudio biométrico y estadístico donde demuestran que las formas actual (*mutabilis*) y fósil (*praeinflata*) se comportan como entidades morfológicas diferenciadas, llegando a la conclusión de que la forma *praeinflata* debía considerarse como una subespecie real de *N. (S.) mutabilis*. Posteriormente, en yacimientos como los de Bonares o Lucena, en Huelva, se ha observado que la especie en cuestión coexiste con formas "no surcadas" (González-Delgado, 1983), atribuidas a *N. (S.) mutabilis*, por lo cual se consideró más correcto elevar la forma exclusivamente fósil (*praeinflata*) a la categoría de especie, como queda patente en Martinell & Hoffman (1983).

La coexistencia en otros muchos yacimientos (de los estudiados y de los citados en la bibliografía) de los dos morfotipos que hemos definido y el estudio más detallado de la protoconcha al S.E.M., junto al análisis bibliográfico detallado en este apartado, nos ha llevado a la conclusión, anteriormente indicada, de que los individuos pertenecientes al morfotipo "surcado" son una especie distinta de *N. (S.) mutabilis*.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

CLASE GASTROPODA
SUBCLASE PROSOBRANCHIA
ORDEN NEOGASTROPODA
Familia Nassariidae Iredale, 1916
Género Nassarius Duméril, 1806
Subgénero Sphaeronassa Locard, 1886

Nassarius (Sphaeronassa) pliomagna (Sacco, 1904)

Lam. 1, figs. 1 - 6; Lam 2, figs. 5 - 6; Lam. 3
figs 1 - 9; Lam 4, figs. 1 - 4, 7 - 9.

- 1814 *Buccinum obliquatum* var. *spira elongata* Brocchi, 656, Tav. XV, fig. 21.
*1868 *Nassa mutabilis* (Linneo); Foresti, 26.
1882 *Nassa mutabilis* (Linneo); Fontanes, 70, Pl. V, figs. 14 - 15.
1882 *Nassa mutabilis* (Linneo) var. B; Bellardi, 26.
1882 *Nassa mutabilis* (Linneo) var. D; Bellardi, 26, Tav. I, fig. 21.
1898 *Nassa mutabilis* (Linneo); Almera & Bofill, 24.
1904 *Nassa mutabilis* (Linneo) var. *pliomagna* Sacco, 63, Tav. XV, figs. 27 - 28.
1904 *Nassa mutabilis* (Linneo) var. *plioacuta* Sacco 63.
1907 *Nassa mutabilis* (Linneo); Almera, 139
1918 *Nassa mutabilis* (Linneo); Harmer, 314, Tav. XXXIII, fig. 25.
1918 *Nassa mutabilis* (Linneo) var. *erthensis* (Wood, 1885); Harmer, 314, Tav. XXXIII, fig. 26
1940 *Nassa mutabilis* (Linneo) var. *praeinflata* Chavan, 94, Pl. II, fig. 13 - 15.

- *1952 *Nassa mutabilis* (Linneo); Lecointre, 127.
1958 *Nassa* sp. aff. *instabilis* (Bellardi); Erünal-Erentöz, 63, Pl. X, fig 7.
1959 *Nassa (Sphaeronassa) mutabilis* (Linneo) *pliomagna* (Sacco); Ruggieri, Bruno & Curti, 46, Tav. 10, figs. 5 a - b.
1963 *Sphaeronassa mutabilis praeinflata* (Chavan); Glibert, 102.
1974 *Nassarius (Nassarius) obliquatus* (Brocchi); Malatesta, 321, Tav. XXVI, Fig. 4.
*1975 *Nassa mutabilis* (Linneo); Fekih, 122.
1976 *Sphaeronassa mutabilis praeinflata* (Chavan); Martinell, 203, Lam. 26, figs. 1 - 2.
1977 *Sphaeronassa mutabilis praeinflata* (Chavan); Martinell & Cuadras, 89 - 103.
1978 *Buccinum obliquatum spira elongata* (Brocchi); Pinna & Spezia, Tav. XI, figs. 3 a - b.
1980 *Sphaeronassa mutabilis praeinflata* (Chavan); Andres, 9.
1982 *Sphaeronassa mutabilis praeinflata* (Chavan); Martinell, 67, Lam. I, figs. 7 - 8.
1983 *Sphaeronassa praeinflata* (Chavan); Martinell & Hoffman. 703.
1983 *Sphaeronassa mutabilis* morf. *praeinflata* (Chavan); González-Delgado, 279, Lam. 13, figs 13 - 15.
1984 *Sphaeronassa mutabilis praeinflata* (Chavan); Landau, 140.
1984 *Sphaeronassa mutabilis plioacuta* (Sacco); Landau, 140.
1984 *Sphaeronassa praeinflata* (Chavan); Martinell & Domenech, 8, Lam. II, fig. 1.

* Indica sinónimo en parte del material descrito.

YACIMIENTO	LOCALIDAD	ESTATIGRAFIA	SEDIMENTO	Nº INDIVIDUOS
Dar-Bel-Hamri	Marruecos	Plioceno inferior	Arenas	1
Bonares Km 6	Huelva	Plioceno inferior	Arenas	16
Bonares 5	Huelva	Plioceno inferior	Arenas	24
Sant Onofre	Baix Ebre (Tarragona)	Plioceno inferior	Arcillas azules	2
El Tarc	Baix Llobregat (Barcelona)	Plioceno inferior	Arcillas azules	4
Plaça de les Bruixes	Baix Llobregat (Barcelona)	Plioceno inferior	Arcillas azules	1
Can Albareda	Baix Llobregat (Barcelona)	Plioceno inferior	Arcillas azules	1
Mas Siurana	Baix Empordà (Girona)	Plioceno inferior	Arcillas azules	3
Cementiri Siurana	Baix Empordà (Girona)	Plioceno inferior	Arcillas azules	52
Nidolères	Rosellón (Francia)	Plioceno inferior	Arcillas arenosas	11
Millas	Rosellón (Francia)	Plioceno inferior	Arcillas arenosas	15
Néfiach	Rosellón (Francia)	Plioceno inferior	Arcillas arenosas	5
Le Rasteau	Vaucluse (Francia)	Plioceno inferior		3
Vauquières	Gard (Francia)	Plioceno inferior		4
Val d'Andona	Asti (Italia)	Plioceno superior	Arenas	6
Beni Rached	Argelia	Plioceno		1
Sonedié	Siria	Plioceno		1
Col de J. Simane	Siria	Plioceno		1

Tabla 1. Relación de los yacimientos de origen del material estudiado, con indicación de las características estratigráficas y sedimentológicas.

IND YACIMIENTO	vol	hp	dp	dp/dh	dp/vol
1 DAR-BEL-HAMRI	3	0,75	0,75	1	0,25
93 BAIX LLOBREGAT	2,75	0,63	0,63	1	0,23
53 CEMENTIRI CIURANA	3	0,75	0,75	1	0,25
53 CEMENTIRI CIURANA	3	0,85	0,75	0,88	0,25
63 CEMENTIRI CIURANA	2,75	0,70	0,68	0,96	0,25
64 CEMENTIRI CIURANA	2,50	0,63	0,63	1	0,25
65 CEMENTIRI CIURANA	3	0,85	0,80	0,94	0,27
66 CEMENTIRI CIURANA	3	0,78	0,75	0,97	0,25
69 CEMENTIRI CIURANA	3	0,63	0,68	1,08	0,23
70 CEMENTIRI CIURANA	2,50	0,68	0,70	1,04	0,28
71 CEMENTIRI CIURANA	2,25	0,53	0,63	1,19	0,28
72 CEMENTIRI CIURANA	2,25	0,53	0,60	1,14	0,27
73 CEMENTIRI CIURANA	3	0,80	0,75	0,94	0,25
80 NEFIACH	2,75	0,68	0,68	1	0,25
82 MILLAS	2,75	0,68	0,75	1,11	0,27
83 MILLAS	2,50	0,58	0,63	1,09	0,25
85 MILLAS	3	0,68	0,63	0,93	0,21
86 MILLAS	3	0,60	0,65	1,08	0,22
95 BONARES	2,50	0,58	0,63	1,09	0,25
96 ST. ONOFRE	2,25	0,50	0,58	1,15	0,26
97 MILLAS	3	0,63	0,68	1,08	0,23

NUMERO DATOS	21	21	21	21	21
VALOR MAXIMO	3	0,85	0,80	1,19	0,28
VALOR MINIMO	2,25	0,50	0,58	0,88	0,21
MEDIA	2,75	0,67	0,68	1,03	0,25
DESVIACION TIPICA	0,29	0,10	0,06	0,08	0,02

Tabla 2. Medidas tomadas en las protoconchas (en mm). IND = número del ejemplar; vol = número de vueltas (contadas siguiendo la sutura); hp = altura máxima; dp = diámetro máximo; dp/vol = "índice de Shuto".

Material Estudiado

El material estudiado procede mayoritariamente de diferentes yacimientos pliocénicos del Mediterráneo Occidental y, en menor número, de otros yacimientos pliocénicos del Mediterráneo y del Atlántico próximo al Estrecho de Gibraltar. (Ver Tabla 1).

Protoconcha

Se han estudiado 21 ejemplares con la protoconcha bien conservada de las localidades de Dar-Bel-Hamri (Marruecos), Bonares (Huelva), Sant Onofre (Tarragona), Baix Llobregat (Barcelona), Alt Empordà (Girona) y Rosellón (Francia). Algunas se han fotografiado al microscopio electrónico de barrido. (Tabla 2, Láms. I y II).

Está formada por tres vueltas o algo menos (2 3/4 y 2 1/2 son valores frecuentes, los valores menores son raros). La superficie no presenta ninguna ornamentación. El núcleo inicial no es prominente ni excesivamente pequeño. La sutura está bien marcada, aunque es superficial al inicio y se vuelve más profunda a medida que crece la espira. La espira tiene un desarrollo espiral regular; en la primera vuelta es bastante plana creciendo rápidamente en altura a partir de aquí. La convexidad de las vueltas es variable pero no acostumbra a ser

muy grande (la protoconcha de la Lam. 1, Figs. 4 - 5 - 6 presenta la máxima convexidad observada). En los ejemplares mejor conservados, el paso a la teleconcha es neto.

Por término medio, la protoconcha es tan alta como ancha (valor medio de dp/hp = 1,01), independientemente del número de vueltas. Los valores medios de la altura y del diámetro son, respectivamente, 0,68 mm y 0,69 mm, con desviaciones típicas pequeñas (0,1 y 0,06 respectivamente).

Tanto por la morfología como por las medidas, se puede decir que el conjunto de estas protoconchas es muy homogéneo y, sobre todo, muy diferente de la protoconcha de *N. (S.) mutabilis*. (Véase epígrafe ASPECTOS FILOGENETICOS). El aspecto de ambas protoconchas es tan distinto que las hace inconfundibles. Entre todos los ejemplares estudiados del morfotipo "surcado" del Plioceno, no hemos hallado ninguno que presentara una protoconcha distinta a la descrita.

Teleconcha

Su aspecto general es similar al de *N. (S.) mutabilis* pero con la espira más alta, las vueltas menos convexas adapicalmente y la última vuelta no tan globulosa. El grosor varía según las localidades, pudiendo ser muy sólida o bastante ligera.

En su inicio, las costillas son ortoclinas, pasando pronto a ser ligeramente prosoclinas (curvatura en dirección opuesta a la de crecimiento del helicócono); la separación entre ellas va creciendo a medida que aumenta el diámetro de las vueltas. Su número varía entre 9 y 14 en la primera vuelta (los valores más frecuentes son 10 y 11) y se mantiene muy constante en cada individuo hasta su desaparición. Normalmente se extienden más allá de la tercera vuelta, espaciándose y atenuándose, hasta desaparecer a lo largo de la cuarta vuelta.

Los cordones espirales suelen ser 4 en la primera vuelta y 4 ó 5, muy raramente 6, en la segunda. En estas primeras vueltas son convexos, prominentes y están separados por surcos iguales a su grosor. A partir de la tercera o cuarta vuelta, los cordones se ensanchan y aplanan dejando surcos muy finos y profundos entre ellos. Desde este punto, su anchura no es uniforme, siendo más estrechos los de la zona adapical de la vuelta y más anchos en la parte central. En la zona abapical de la última vuelta, los cordones vuelven a estrecharse, se hacen más convexos y los espacios van creciendo. El número de cordones aumenta desde las primeras vueltas; en las dos penúltimas se cuentan 6 y 8, mientras que en la última la media es de 17, variando ligeramente según los yacimientos (Tabla 3). Estos últimos valores crecen mucho, en ciertos casos, debido a que los cordones centrales pueden estar subdivididos por un surco central más débil que los demás. Esto sólo lo hemos observado en algunos ejemplares (8 en total) entre los de mayor tamaño, sin que se haya podido establecer una correlación entre la altura máxima (H) de la concha, o el número de vueltas (VOL), y la presencia de los surcos subdivididos.

Baix Llobregat (El Tarc, Can Albereda, Plaça de les Bruixes)

	VOL	H	D	hv	D/H	hv/H	Cd-úl-v	Dents
NUMERO DATOS	3	2	2	2	2	2	3	2
VALOR MAXIMO	6	20,20	13,50	16,70	0,67	0,83	17	0
VALOR MINIMO	4,50	14,20	5,65	6,75	0,40	0,48	14	0
MEDIA	5,25	17,20	9,60	11,73	0,53	0,65	15,33	0
DESVIACION TIPICA	0,75	4,24	5,59	7,04	0,19	0,25	1,53	0

Rosellón (Millas, Néfiach, Nidelères)

	VOL	H	D	hv	D/H	hv/H	Cd-úl-v	Dents
NUMERO DATOS	10	9	8	9	8	9	9	4
VALOR MAXIMO	7,25	35,10	22,80	27,35	0,66	0,81	27	26
VALOR MINIMO	5	8,70	5,20	6,40	0,58	0,70	14	16
MEDIA	5,80	21,64	13,88	16,63	0,63	0,76	17,56	21,25
DESVIACION TIPICA	0,86	10,19	7,08	8,07	0,03	0,04	4,13	4,57

Alt Empordà (Cementiri Siurana)

	VOL	H	D	hv	D/H	hv/H	Cd-úl-v	Dents
NUMERO DATOS	28	28	26	28	26	28	28	21
VALOR MAXIMO	7,50	33,35	21,15	25,40	0,84	0,98	21	18
VALOR MINIMO	5	10,35	7,05	7,15	0,43	0,69	12	0
MEDIA	5,81	22,15	14,49	17,42	0,65	0,78	16,61	6,38
DESVIACION TIPICA	0,68	6,26	3,86	5,00	0,06	0,05	2,10	7,29

Italia (Asti)

	VOL	H	D	hv	D/H	hv/H	Cd-úl-v	Dents
NUMERO DATOS	2	2	2	2	2	2	2	2
VALOR MAXIMO	6,75	32,45	21,50	25,95	0,66	0,80	17	7
VALOR MINIMO	6,50	32,35	21,05	25,15	0,65	0,78	17	5
MEDIA	6,63	32,40	21,28	25,55	0,66	0,79	17	6
DESVIACION TIPICA	0,18	0,07	0,32	0,57	0,01	0,02	0	1,41

Marruecos (Dar-Bel-Hamri)

	VOL	H	D	hv	D/H	hv/H	Cd-úl-v	Dents
EJEMPLAR UNICO	5,25	23,85	14,45	19,15	0,61	0,80	18	0

Huelva (Bonares Km 8)

	VOL	H	D	hv	D/H	hv/H	Cd-úl-v	Dents
NUMERO DATOS	12	9	8	9	8	9	13	10
VALOR MAXIMO	6	34,10	20,05	25,70	0,80	0,96	19	11
VALOR MINIMO	4	21,75	12,85	20,85	0,48	0,75	14	0
MEDIA	5,33	28,71	18,09	22,90	0,63	0,80	16,62	1,80
DESVIACION TIPICA	0,65	3,28	2,41	1,44	0,09	0,06	1,26	3,91

Huelva (Bonares 5)

	VOL	H	D	hv	D/H	hv/H	Cd-úl-v	Dents
NUMERO DATOS	13	11	14	14	10	10	18	17
VALOR MAXIMO	6,25	33,25	24,55	25	1,18	0,80	19	11
VALOR MINIMO	4,50	20,75	16,35	20,05	0,61	0,75	15	0
MEDIA	5,52	28,84	19,51	22,65	0,70	0,78	17,06	1
DESVIACION TIPICA	0,48	3,50	2,10	1,55	0,17	0,02	1,11	2,85

Baix Ebre (Sant Onofre)

	VOL	H	D	hv	D/H	hv/H	Cd-úl-v	Dents
NUMERO DATOS	2	1	1	1	0	1	2	1
VALOR MAXIMO	6,50	22,05	15,70	17,60	0,80	0,80	18	0
VALOR MINIMO	6	22,05	15,70	17,60	0,80	0,80	17	0
MEDIA	6,25	22,05	15,70	17,60	0,80	0,80	17,50	0
DESVIACION TIPICA	0,35						0,71	

Tabla 3. Resumen de las medidas (en mm) tomadas sobre las teleoconchas, agrupadas por yacimientos. VOL = número de vueltas de la teleoconcha (excluida la protoconcha); H = altura máxima (incluye la protoconcha); D = diámetro máximo; hv = altura de la última vuelta sobre el plano de la abertura; Cd-úl-v = número de cordones en la última vuelta; Dents = número de dientes internos del labio.

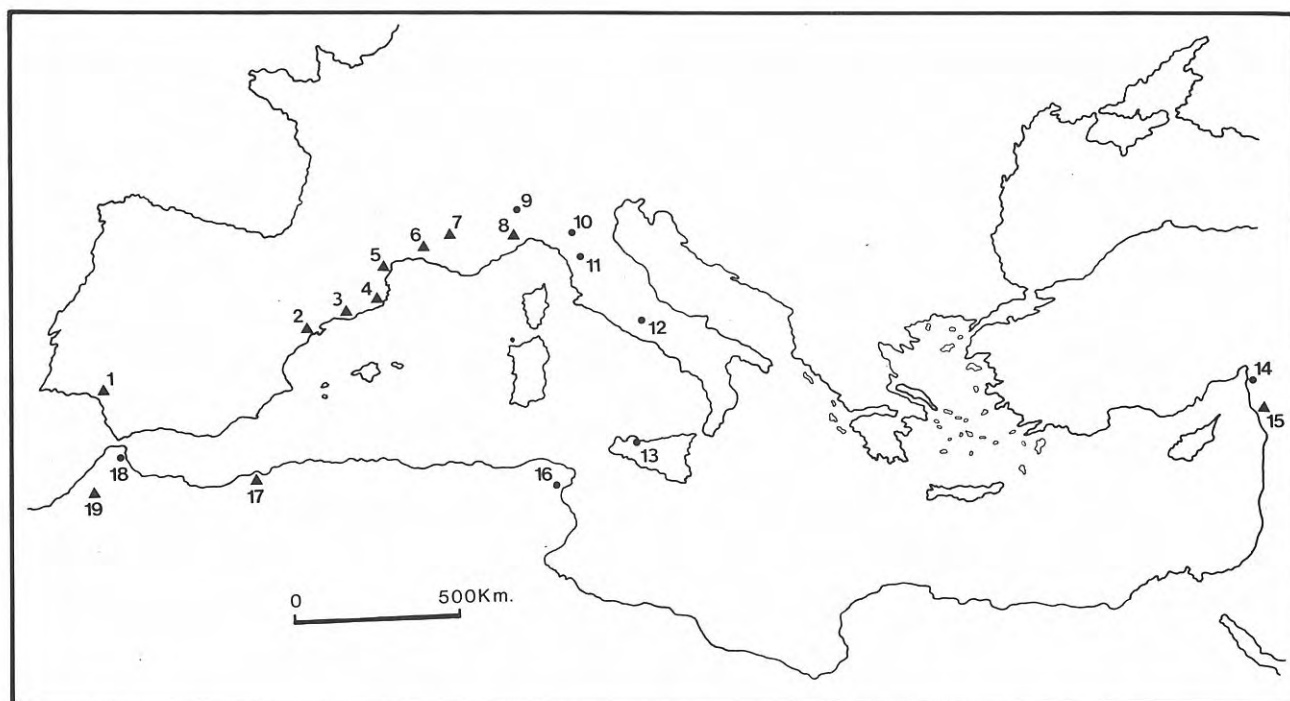


Figura 1. Mapa de distribución de *Nassarius (Sphaeronassa) pliomagna*. ▲ = procedencia de las formas estudiadas, ● = localidades extraídas de la bibliografía. 1.- Bonares (Huelva). 2.- Baix Ebre (Tarragona), 3.- Baix Llobregat (Barcelona), 4.- Alt Empordà (Girona), 5.- Roussillon (Francia), 6.- Gard (Francia), 7.- Vaucluse (Francia), 8.- Asti (Italia), 9.- Masserano (Italia), 10.- Bologna (Italia), 11.- Poggibonsi (Italia), 12.- Umbria (Italia), 13.- Palermo (Italia), 14.- Hatay (Turquía), 15.- Sonedié, Col de J. Simane (Siria), 16.- Ouet el Galaa (Túnez), 17.- Beni Rached (Argelia), 18.- Tetuán (Marruecos), 19.- Dar-Bel-Hamri (Marruecos).

La abertura es más o menos estrecha adapicalmente, formando un breve canalículo a veces inapreciable. Hacia la zona abapical se ensancha mediante un labio que crece oblicuamente, en relación al eje de la concha, y que luego se curva ampliamente hacia este eje, sobrepasando un poco la longitud del labio columelar. En algunos individuos el labio presenta la primera mitad casi recta, mientras que en otros, es más regularmente arqueado. El conjunto de estos caracteres da como resultado una abertura muy ancha, sobre todo abapicalmente.

El perfil del labio es sigmoidal y en su borde externo acostumbra a existir líneas de crecimiento muy marcadas, con la misma forma. Internamente, el labio puede presentar denticulaciones o no. La mayor parte de ejemplares estudiados no los tienen. Cuando están presentes, su número, desarrollo y forma son enormemente variados; desde pocos dientes e irregulares hacinados en la mitad adapical, hasta dientes finos, profundos, regulares, en gran número y extendiéndose desde la periferia del labio.

El borde columelar de la abertura describe una suave convexidad en la mitad adapical, que se transforma en una fuerte concavidad abapical. Está acabado por una cresta columelar muy evidente.

La callosidad puede estar más o menos desarrollada pero es bastante regular entre los individuos de un mismo yacimiento. Su grosor suele coincidir con el de la concha. En los individuos de Bonares y de Asti, la callosidad está bien desarrollada en la parte columelar y se atenúa, hasta casi desaparecer, en la zona adapical de la abertura. En los ejemplares del Rosellón la callosidad es siempre gruesa y prominente, sobre todo a lo largo de la columela, donde también es un poco arqueada. En los yacimientos de las cuencas pliocénicas de Catalunya, se dan unos caracteres intermedios. Este callo columelar nunca supera el borde adapical de la abertura.

El canal sifonal es ancho, muy corto y curvado hacia la izquierda. Los dos bordes forman un ángulo bastante agudo en el extremo distal del canal. La parte externa presenta estrías de crecimiento y, ocasionalmente, algún cordón. El canal queda separado de la base de la última vuelta por un surco, no muy profundo ni ancho, delimitado por una cresta elevada.

El individuo más desarrollado de los estudiados, recolectado en la cuenca del Rosellón, posee una teleoconcha (protoconcha a parte) de 7,5 vueltas; su altura (H) es de 35,1 mm (incluida protoconcha) y su diámetro máximo (D) es 22,8 mm. Estas

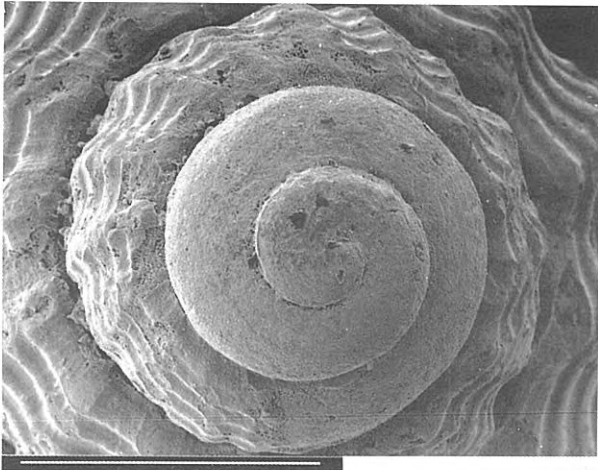
Lámina I. Protoconchas de *Nassarius (Sphaeronassa) pliomagna* (Sacco, 1904).

1-3. Localidad: Bonares (Huelva). Col. J.M.

4-6. Localidad: Sant Onofre (Tarragona). Col. J.M.

Escala gráfica = 500 μ m.

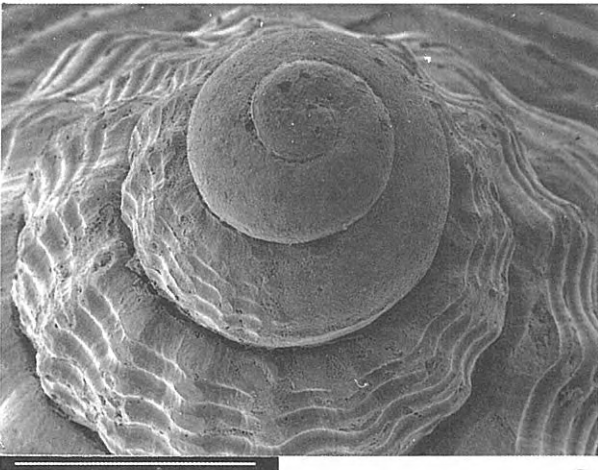
Col. J.M. = colección Jordi Martinell.



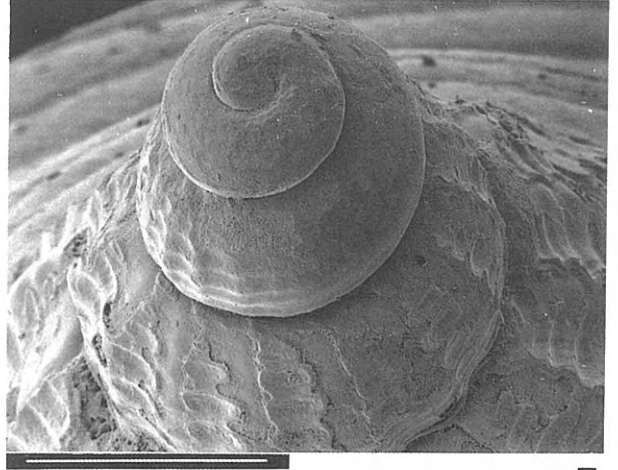
1



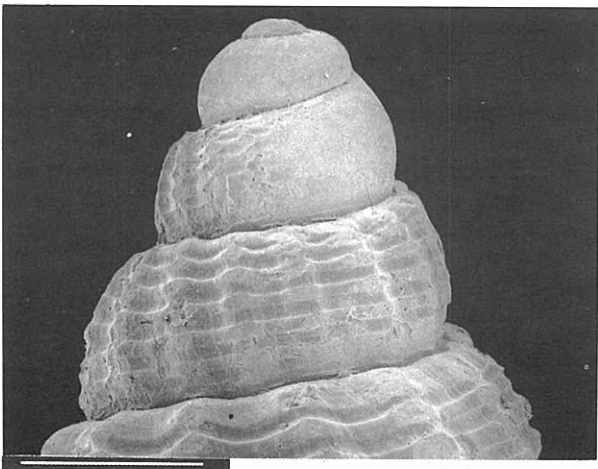
4



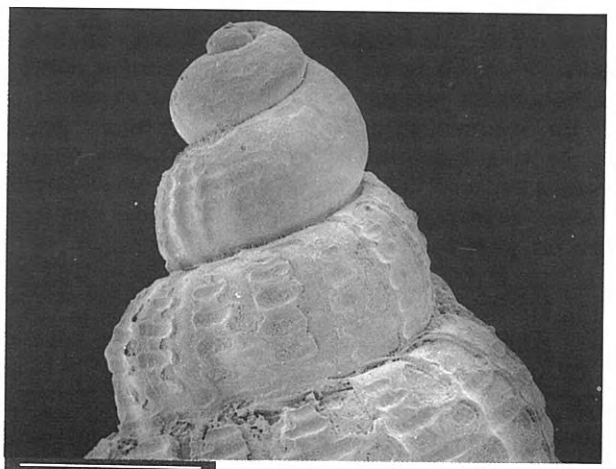
2



5



3



6

medidas, dentro de un mismo estadio de crecimiento (definido por el número de vueltas —VOL— de la teleoconcha), son muy variables, ya que dependen más del desarrollo de las vueltas que de su número. Un resumen de los valores medidos, agrupados por yacimientos, se presenta en la Tabla 3.

Área de distribución

La distribución geográfica que presentamos (Fig. 1) ha sido elaborada a partir de las localidades de procedencia del material estudiado, del material del I.R.S.N.B. de Bruselas, de las colecciones del Dep. Sci. de la Terre (Universidad Lyon I) y de las localidades citadas en la bibliografía mencionada en la sinonimia

Martinell & Domènech (1984) proporcionan una primera relación de localidades, referidas a la variedad *praeinflata*, donde había sido identificada esta especie con seguridad. Incluyen Marruecos, Huelva y la cuenca del Mediterráneo Septentrional (Baix Ebre, Baix Llobregat, Alt Empordà) hasta el Rosellón.

El estudio que hemos realizado en las colecciones de la Universidad de Lyon, nos permite añadir el Plioceno de Le Rasteau (Vaucluse, Francia), Vauquières (Gard, Francia), Val d'Andona (Asti, Italia), Sonedié y Col du J. Simane (Siria) y Beni Rached (Argelia).

Aparte de las zonas anteriores, del análisis bibliográfico realizado deducimos la presencia de *N. (S.) pliomagna* también en Tetuán (Marruecos) (Lecoin-tre, 1952), Hatay (Turquía) (Erünal-Erentöz, 1958), Poggibonsi (Florencia, Italia) (Chirli, 1988), Masserano (Italia) (Bellardi, 1882), Ficulle y St. Faustino (Umbria, Italia) (Malatesta, 1974), Bologna (Italia) (Foresti, 1868), Ouet el Galaa (Túnez) (Fekih, 1975) y Altavilla (Sicilia, Italia) (Ruggieri *et al.*, 1959).

Así pues, esta especie consiguió una muy amplia repartición en la cuenca mediterránea durante el Plioceno. Es difícil estimar su abundancia en las distintas zonas. De todas maneras, no hay duda de que fue bastante frecuente en la zona occidental septentrional. La bibliografía referente a estas localidades es abundante y el conocimiento de su fauna malacológica es muy extenso. En cambio, por lo que se refiere a la costa africana y a la zona oriental mediterránea, los datos de que se dispone son escasos, aunque su presencia en dichas zonas es segura.

En resumen, la especie *N. (S.) pliomagna* presentaba una distribución circunmediterránea y se extendía por el Atlántico, por lo menos en la zona próxima al estrecho de Gibraltar y, posiblemente, hasta las Islas Británicas (Harmer, 1918).

Variabilidad

En el conjunto de las formas estudiadas se observan una serie de diferencias entre los individuos de los distintos yacimientos, pero también se da una notable homogeneidad dentro de cada localidad. Las mayores diferencias se ponen de manifiesto al comparar los ejemplares de las localidades del Plioceno inferior del Mediterráneo con aquellos de los yacimientos del Plioceno inferior del Atlántico.

Estas diferencias se refieren a la solidez de la concha, más fina y ligera en los individuos del Atlántico; a la forma del labio, más regularmente arqueada en los del Mediterráneo y con una porción adapical recta y oblicua en los del Atlántico; a los surcos, siempre más finos en los ejemplares mediterráneos; a la superficie de los cordones, totalmente plana en los ejemplares del Mediterráneo y ligeramente convexa en los atlánticos; a la medida de los cordones centrales de la última vuelta, más anchos en los individuos mediterráneos; a la presencia de cordones subdivididos, que no se han observado en ningún ejemplar del Atlántico; a la callosidad columelar, constantemente más desarrollada en el Mediterráneo; y a las denticulaciones internas del labio, que se dan con menor frecuencia y son menos numerosas en los ejemplares del Atlántico.

En esta relación de diferencias entre las poblaciones del Atlántico y Mediterráneo, no hay ninguna lo bastante importante por sí sola, ni lo son todas en conjunto, frente a las grandes similitudes tanto de la protoconcha como de la teleoconcha, para considerar dos especies diferentes en el Plioceno inferior, una mediterránea y la otra atlántica.

Por lo que se refiere a los individuos estudiados del Plioceno superior, del yacimiento de Val d'Andona, destaca su total similitud con los ejemplares atlánticos del Plioceno inferior. Este hecho es interesante y sobre él volveremos más adelante.

Los ejemplares mediterráneos del Plioceno inferior corresponden a la var. B de *N. (S.) mutabilis* de Bellardi (1882, p. 26) a la cual Sacco (1904, p. 63, Tav. XV, figs. 27-28) dio el nombre de var. *pliomagna*, denominación que hemos recuperado para la especie estudiada. Los ejemplares atlánticos del Plioceno inferior y los mediterráneos del Plioceno superior, coinciden con la descripción de *N. (S.) mutabilis* var. D de Bellardi (1882, p. 26, Tav. I, fig. 21) que Sacco (1904, p.63) denominó var. *plioacuta*. Puesto que consideramos que sólo hubo una especie durante el Plioceno, ya fuera en el Mediterráneo o en el Atlántico, las formas *pliomagna* y *plioacuta* las consideramos sinónimas.

Lámina II. Protoconcha de *Nassarius (Sphaeronassa) mutabilis* (Linneo, 1758).

1-4. Localidad: Santa Pola (Alicante). Col. C.G.

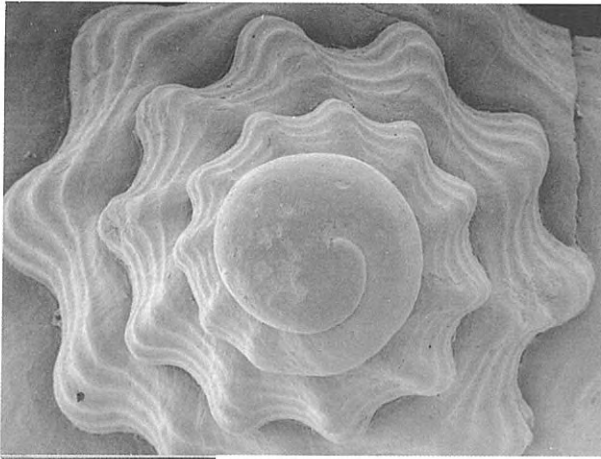
Protoconcha de *Nassarius (Sphaeronassa) pliomagna* (Sacco, 1904).

5-6. Localidad: Millas (Rosellón, Francia). Col. J.A.

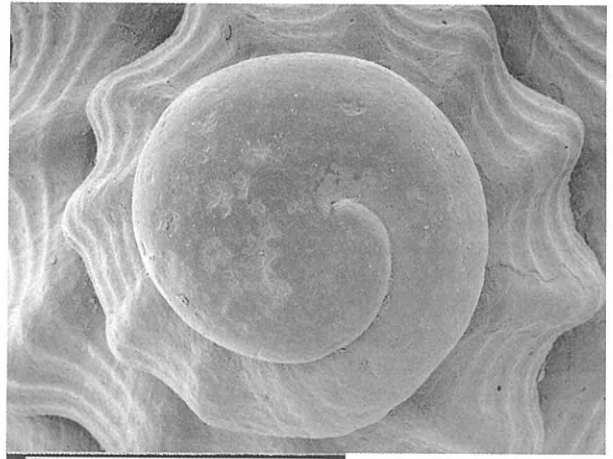
Escala gráfica = 500 μ m. excepto fig. 6 = 1 mm.

Col. C.G. = colección Carles Gili.

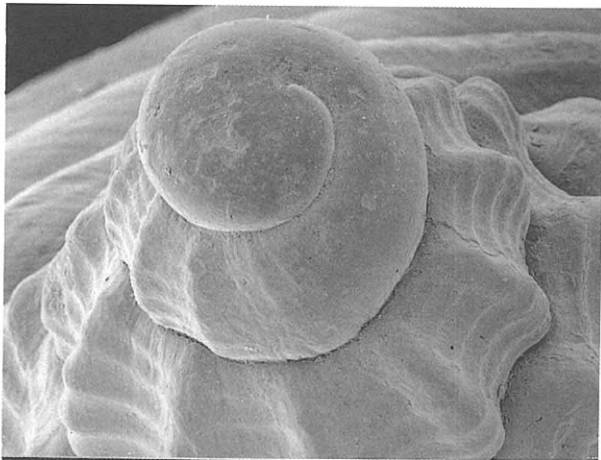
Col. J.A. = colección Jaques Aymar.



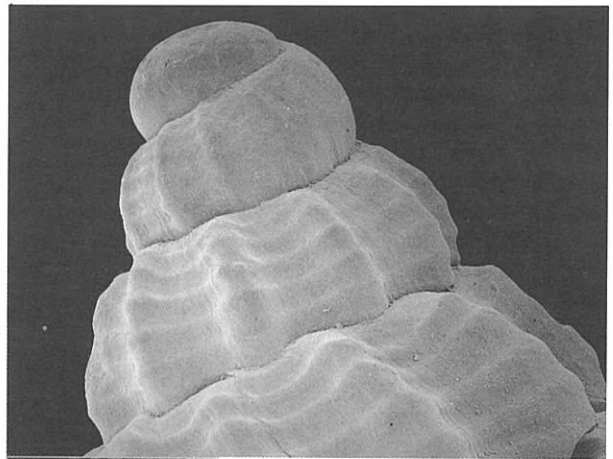
1



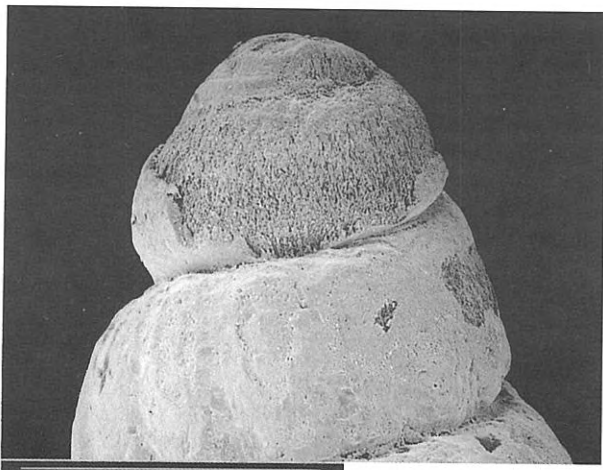
2



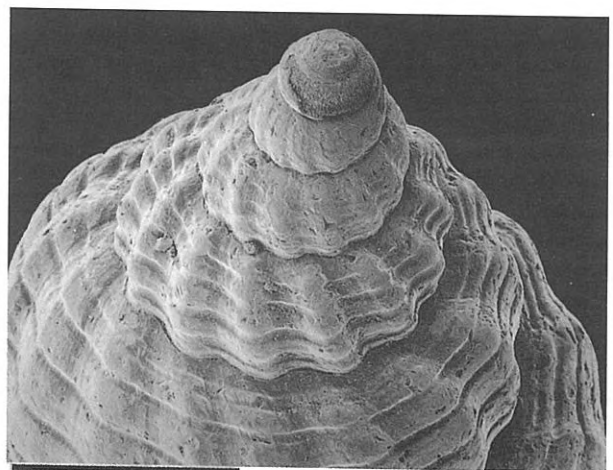
3



4



5



6

Aspectos Paleocológicos y Evolutivos

Todos los yacimientos de los que disponemos de datos suficientes (Dar-Bel-Hamri, Bonares, Baix Ebre, Baix Llobregat, Alt Empordà, Millas, Nidolères, Néfiach, Val d'Andona) corresponden a comunidades fósiles residuales.

Se nos presentan dos aspectos interesantes a tratar. En primer lugar, como ya quedó expuesto, los ejemplares del Plioceno inferior poseen características distintivas según procedan del Mediterráneo o del Atlántico. Además, existe una gran coincidencia entre los ejemplares atlánticos del Plioceno inferior y los mediterráneos del Plioceno superior.

Creemos que estos hechos deben explicarse mediante una única hipótesis. No parece que la temperatura pueda ser un factor determinante — tanto los yacimientos del Mediterráneo como los del Atlántico denotan un mar cálido durante el Plioceno inferior (González-Delgado, 1987; Martinell, 1982a; Martinell & Doménech, 1984) — ni tampoco parece serlo la salinidad — en ninguno de los yacimientos la salinidad se apartaba de la normal.

En cambio, sí que existe una correspondencia entre aspecto morfológico y naturaleza del sustrato (ver Tabla 1). La forma típica del Plioceno inferior del Mediterráneo la hallamos en sedimentos arcilloso-margosos; la forma de los yacimientos atlánticos del Plioceno inferior y mediterráneos del Plioceno superior se encuentra en sedimentos de arenas. Así pues, parece mucho más correcto hablar de formas diferenciadas, no regionalmente, sino según el sustrato. Las diferencias morfológicas irían ligadas a una diferente eficacia funcional en el proceso de enterramiento del animal.

Entre los gasterópodos, se ha comprobado que muchas de las estructuras de la concha, llamadas "ornamentales", tienen una función en el proceso de enterramiento (*burrowing*) en el sedimento, anclando el animal a éste e impidiendo que la concha se deslice en el subsiguiente movimiento de penetración del pie. La velocidad de enterramiento, el ángulo de deslizamiento hacia el interior del sedimento y la profundidad que se alcanza, varían en relación a la granulometría del sustrato para una morfología determinada. Esto, a su vez, puede determinar aspectos como la capacidad de escapar a los depredadores, la capacidad de desplazamiento, etc. La eficacia de un diseño u otro, según la naturaleza del sustrato, habría sido un factor determinante en la ocupación del espacio, aunque las diferencias morfológicas sean leves. Las formas típicas de arenas subsistirían difícilmente en fondos arcillosos, donde competirían

en desventaja frente a los individuos típicos de este sustrato, y viceversa.

Estas esculturas de la concha presentan ciertas características definidas, que les permiten realizar la función de anclaje. Entre ellas, la de conservar las propiedades óptimas de función en relación al grano del sedimento, a lo largo de la ontogenia, manteniendo más o menos constantes sus medidas. La aparición, que hemos indicado, de cordones subdivididos en los ejemplares de mayor tamaño se podría interpretar en este sentido. La última vuelta es muy alta y los cordones llegarían a ser demasiado anchos para la medida de grano del sedimento; la subdivisión mantendría unas medidas más próximas al rendimiento óptimo de fricción. Pero la simple presencia de estas esculturas no presupone forzosamente dicha función (para una discusión más amplia de esta cuestión, véase Savazzi, 1989).

En este contexto de la morfología funcional, quisiéramos sugerir una nueva cuestión. Tanto en las especies fósiles del morfotipo "surcado" como del "no surcado", tanto del Mioceno como del Plioceno, como también en la especie actual *N. (S.) mutabilis*, se observa un cambio de ornamentación entre las 3 ó 4 primeras vueltas de teleoconcha (véase este epígrafe), en las cuales existen costillas transversales y cordones espirales longitudinales, y el resto de la concha más adulta. Pensamos que esto puede ser un indicio de una mejor relación funcional del diseño más adulto, al crecer la medida de la concha, frente a un sedimento de granulometría constante en el tiempo; o bien, ser indicio de un cambio de hábitos importante en la ontogenia de la especie. El segundo punto nos parece más factible y sugerente. En efecto, conocemos en buena medida los rasgos principales del ciclo biológico de la especie actual *N. (S.) mutabilis*. Esta especie vive en aguas someras, sobre fondos de arenas de granulometría próxima a las 300 μm bien calibradas (Verdaguer, com. per.), pero las hembras realizan la puesta sobre las hojas de fanerógamas marinas (*Posidonia* sp.). Los jóvenes pasan cierto tiempo en el ecosistema de las praderas de fanerógamas hasta que emigran a las zonas arenosas donde completarán su desarrollo. El cambio de escultura de su concha podría coincidir con este cambio ambiental, que comportaría la adquisición del hábito de enterramiento. Estos aspectos que aquí apuntamos, deberían ser verificados mediante estudios más detallados de campo y laboratorio.

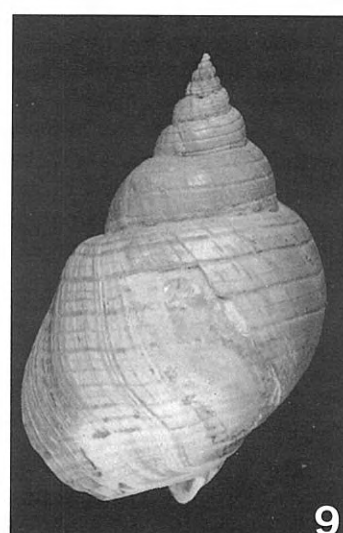
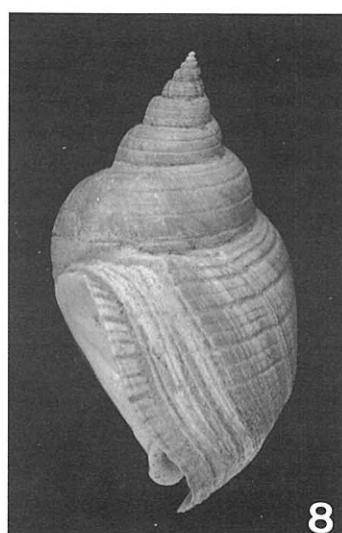
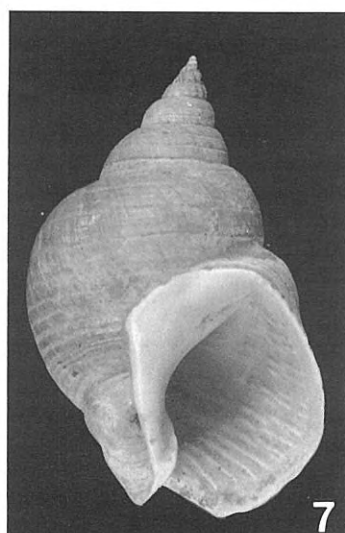
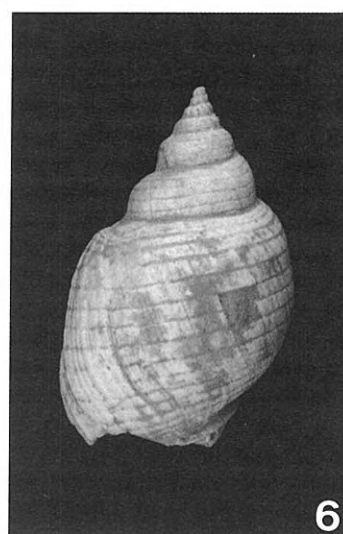
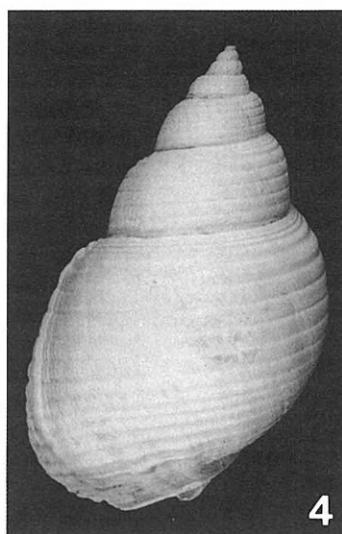
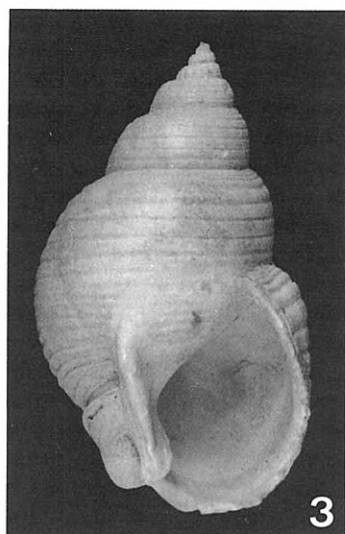
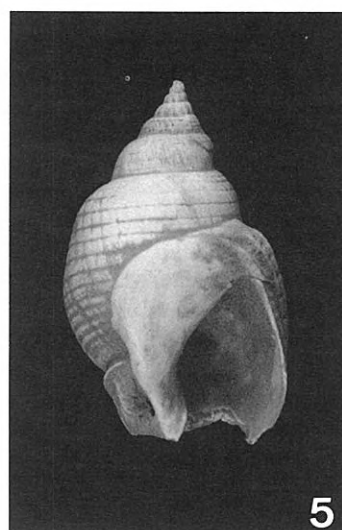
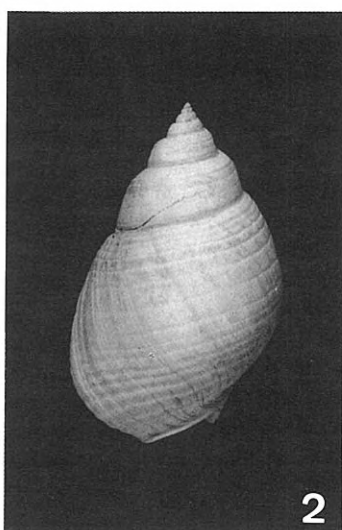
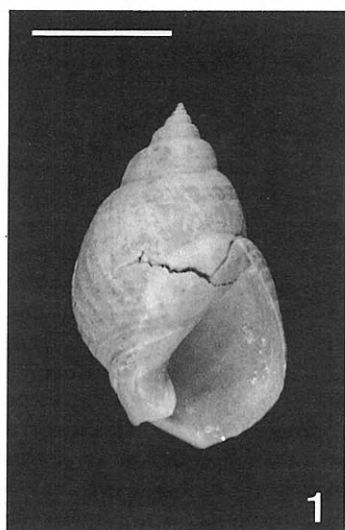
Así pues, por el momento, no podemos afirmar categóricamente que las diferencias morfológicas se deban totalmente a diferencias funcionales, aunque

Lámina III. *Nassarius (Sphaeronassa) pliomagna* (Sacco, 1904).

- 1-2. Localidad: Dar-Bel-Hamri (Marruecos). Topotipo de *N. mutabilis* (L.) var. *praeinflata* (Chavan, 1940). Plioceno inferior. Col. J.M.
- 3-4. Localidad: Bonares (Huelva). Plioceno inferior. Col. J.M.

- 5-6. Localidad: Sant Onofre (Tarragona). Plioceno inferior. Col. J.M.
 - 7-9. Localidad: Cementerio Siurana (Girona). Plioceno inferior. Col. J.M.
- Escala gráfica = 1 cm.
Col. J.M. = colección Jordi Martinell.

Lámina III



pensamos que pudieron ser importantes. La relevancia de este factor de granulometría del sustrato no es más que una sugerencia, que deberá confirmarse mediante el estudio comparativo de otras especies de hábitos similares de los mismos yacimientos. Si se confirmara que las diferencias morfológicas corresponden a diferencias funcionales, cabría postular la presencia de dos especies distintas. En efecto, la componente genética de tal adaptación al sustrato, que podemos considerar como una "estrategia evolutivamente estable" (en el sentido de Maynard-Smith), y la discriminación de formas existente sobre un sustrato determinado (los dos tipos morfológicos no se encuentran en un mismo sustrato), llevaría a un aislamiento reproductor, ya que estos animales tienen fecundación interna, y por consiguiente, a una especiación alopátrida. Estas dos especies serían *N. (S.) pliomagna* (Sacco, 1904), en fondos arcillosos, y *N. (S.) plioacuta* (Sacco, 1904), en fondos arenosos.

El segundo aspecto a considerar es el conjunto de detalles que distinguen a los individuos pertenecientes a cada uno de los yacimientos mediterráneos del Plioceno Inferior (Rosellón, Alt Empordà, Baix Llobregat, Baix Ebre). Si observamos aspectos como el grosor de la concha, el de la callosidad columelar, el número de dientes labiales y la esbeltez de la concha, vemos que, a grandes rasgos, presentan una disminución desde los yacimientos situados más al E hacia los situados más al W. Esta variación regular de caracteres en un sentido a lo largo de una dirección, hace pensar en la posible existencia de una clina en dirección E-W. La variación en esta dirección, debido al singular perfil geográfico de la zona, corresponde también a un cambio en sentido N-S, es decir, a una variación latitudinal y no longitudinal, lo cual es mucho más frecuente.

La existencia de esta clina es difícil de asegurar, ya que haría falta un estudio de un número mucho mayor de ejemplares y su análisis biométrico y estadístico, para cada yacimiento, que nos asegurara que las diferencias no se deben a las particularidades de los ejemplares estudiados. Otro obstáculo es la falta de estudio de los yacimientos situados más al S (principalmente los de la Andalucía mediterránea), puesto que nos impide observar si se mantiene el sentido de variación de la hipotética clina. Toda clina va ligada a la variación regular de algún o algunos factores ambientales en una cierta dirección. En el caso que analizamos, el conocimiento paleoecológico de los yacimientos quizá no sea lo

suficientemente fino, o se nos escapan multitud de factores, como para dar una respuesta satisfactoria.

ASPECTOS FILOGENÉTICOS

Otro aspecto a tener en cuenta es la relación filética que pudiera haber entre *N. (S.) pliomagna* y *N. (S.) mutabilis* con la cual ha sido tradicionalmente asociada. *N. (S.) pliomagna* se extinguió al final del Plioceno y estaría estrechamente emparentada con la especie antecesora de *N. (S.) mutabilis*, pero no lo sería en realidad. Como antepasado directo de *N. (S.) mutabilis* nos inclinamos preferentemente por alguna especie del morfotipo "no surcado".

Ahora bien, si se analiza la ascendencia teniendo en cuenta el tipo de protoconcha, observamos que en el grupo *Sphaeronassa* se ha dado la tendencia evolutiva, frecuente en muchos Prosobranquios, del paso de un desarrollo embrionario con una fase pelágica más o menos larga, a un desarrollo en el cual la metamorfosis se realiza dentro de la cápsula ovígera (Jablonski, 1985). El tipo de desarrollo puede ser deducido a partir de la morfología de la protoconcha (Thorson, 1950; Shuto, 1974). Shuto establece que el valor del cociente dp/vol ("índice de Shuto") en relación al número de vueltas (vol), proporciona una buena estimación del tipo de desarrollo en los Prosobranquios. Las ambigüedades que pudieran aparecer deben solventarse con el análisis de otros morfocaracteres significativos de la protoconcha, ya indicados por Thorson (1950).

El desarrollo de la especie viviente *N. (S.) mutabilis* se conoce bien (Soderi, 1975 y observaciones personales en acuario y en el medio natural). La hembra deposita cápsulas ovígeras sobre *Posidonia* sp. de las cuales salen jóvenes reptantes que ya han realizado la metamorfosis. La concha larvaria de *N. (S.) mutabilis* (Lam. 2, figs 1-4) está formada por una vuelta y media de espira, su núcleo es muy grande, bastante prominente, y la sutura muy profunda desde su inicio. Las medidas realizadas dan valores ligeramente inferiores a los de *N. (S.) pliomagna*, sobre todo en la altura hp (hp = 0,5 mm; dp = 0,65 mm). Estos caracteres y el "índice de Shuto" igual a 0,4, son característicos de larvas lecitotróficas.

En el caso de *N. (S.) pliomagna*, por el número de vueltas (media de 2 3/4) e "índice de Shuto" (media de 0,25), se presenta una cierta ambigüedad, por lo que es necesario fijarse en otros caracteres. La medida del núcleo, que correspondería al de un

Lámina IV. *Nassarius (Sphaeronassa) pliomagna* (Sacco, 1904).

- 1-2. Localidad: Can Albareda (Barcelona). Plioceno inferior. Col. J.M.
- 3-4. Localidad: Néfiach (Rosellón, Francia). Plioceno inferior. Col. J.M.
- 5-6. Localidad: Val d'Andona (Asti, Italia). Plioceno superior. Col. U.L.

- 7-9. Localidad: Val d'Andona (Asti, Italia). Plioceno superior. Col. U.L.

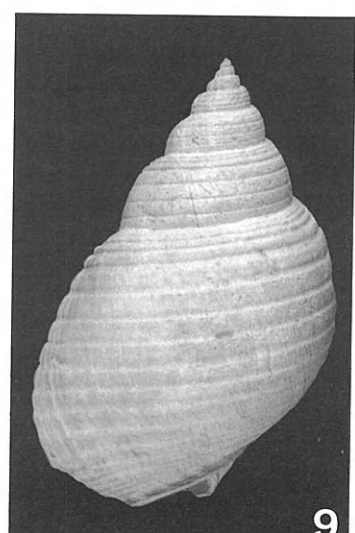
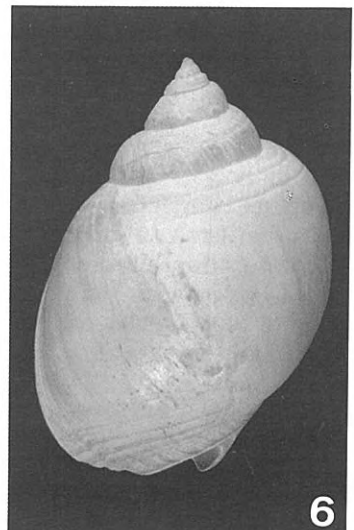
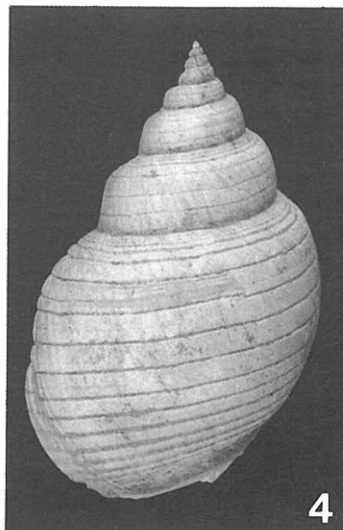
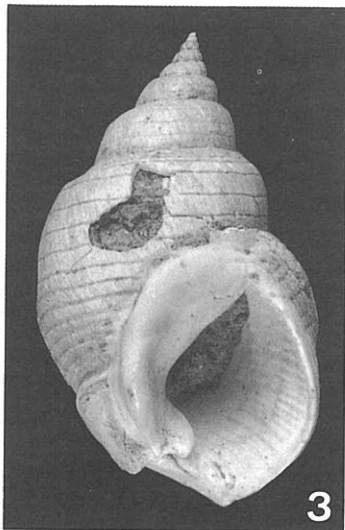
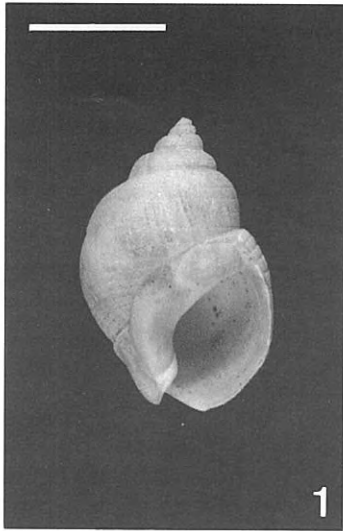
Nassarius (Sphaeronassa) aff. *mutabilis* (Linneo, 1758). Morfotipo "no surcado".

Escala gráfica = 1 cm.

Col. J.M. = colección Jordi Martinell.

Col. U.L. = colección Université Claude Bernard. Lyon I.

Lámina IV



huevo no excesivamente pequeño ni muy pobre en vitelo, y el diámetro no muy grande de la protoconcha (media de 0,69 mm), hacen pensar en un desarrollo con una fase pelágica no muy larga y larva probablemente no planctotrófica. (Un estudio sobre la diferenciación biométrica de esta especie, en relación a *N. (S.) mutabilis* actual, puede encontrarse en Martinell & Cuadras, 1977)

Este tipo de desarrollo de *N. (S.) pliomagna* podría explicar las diferencias, ya comentadas, entre los individuos de los distintos yacimientos del Plioceno inferior mediterráneo, tanto si existiera realmente una clina como si no. El flujo genético entre poblaciones de diferentes localidades se mantendría a un nivel bajo por el limitado poder de dispersión de las larvas. Esto permitiría la diferenciación de las poblaciones de áreas distintas, las cuales conservarían ciertas características propias pero sin llegar a separarse definitivamente. En las especies con desarrollo planctotrófico largo, las poblaciones alejadas presentan una gran uniformidad.

Debemos preguntarnos ahora por el origen del grupo *Sphaeronassa*. La forma más antigua entre las afines a *N. (S.) mutabilis* es la var. *helvetica* (Peyrot, 1927) del Helvetiense, que pertenece al morfotipo "no surcado". Su propio autor (p. 41) indica que en ninguna de las colecciones por él consultadas encontró forma alguna de este grupo anterior en el tiempo, y, de la bibliografía que hemos consultado, tampoco ha surgido cita alguna estratigráficamente más baja. Esta forma también debe separarse de *N. (S.) mutabilis* por las mismas razones que nos han hecho separar *N. (S.) pliomagna*. En efecto, el mismo Peyrot describe la protoconcha con las siguientes palabras: "... les trois premiers (tours) lisses, forment la protoconque à nucleus obtus." (p. 41).

Por tanto, esta especie sería la antecesora de todas las posteriores con ella relacionadas. Durante el Mioceno, se diversificó dando formas del morfotipo "surdado": *N. conglobatissima* (Costa, 1866), *N. cacellense* (Costa, 1866) en el Atlántico y *N. instabilis* (Bellardi, 1882), *N. tornata* (Bellardi, 1882) en el Mediterráneo, manteniéndose simultáneamente el morfotipo "no surcado", con *N. crassilabris* (Bellardi, 1882) y *N. mutabilis* s. l. citada por muchos autores, tanto en el Atlántico como en el Mediterráneo.

Estas formas, de aguas poco profundas (Martinell, 1982a, Martinell & Domènech, 1985; Martinell & Domènech, *in litt.*; González-Delgado, 1987), habrían sufrido, posiblemente, una total desaparición durante la crisis mesiniense del final del Mioceno, en el Mediterráneo. Posteriormente, las poblaciones se habrían regenerado en el Plioceno, a partir de las formas atlánticas, las cuales no se debieron ver afectadas por dicha crisis, dando las formas *pliomagna*, dentro del morfotipo "surdado", y otras que hemos agrupado en el morfotipo "no surcado", no tratadas en este estudio.

CONCLUSIONES

Dentro del Subgénero *Sphaeronassa*, el nombre

Nassarius (Sphaeronassa) mutabilis (Linneo, 1758) debe aplicarse exclusivamente a las formas que presentan la protoconcha aquí descrita y figurada, aparecidas en el Cuaternario y vivientes en la actualidad.

Las formas afines del Plioceno han de separarse en: mor fotipo "surdado", que hemos agrupado bajo el nombre específico de *N. (S.) pliomagna* (Sacco, 1904), y morfotipo "no surcado", cuya homogeneidad y unidad taxonómica no podemos asegurar por el momento.

Los distintos aspectos morfológicos de *N. (S.) pliomagna* parecen estar ligados a la naturaleza del sustrato. De confirmarse este factor, deberíamos definir dos especies: *N. (S.) pliomagna* s.s., propia de sustratos arcillosos, y *N. (S.) plioacuta* (Sacco, 1904), propia de sustratos arenosos.

En el Plioceno, existen otras especies con toda la superficie recorrida por surcos — *N. (S.) obliquatus* (Brocchi, 1814), por ejemplo — que normalmente han sido consideradas independientes de *N. (S.) mutabilis* y que no se han tratado en el presente trabajo.

Finalmente, las especies miocénicas citadas también hay que considerarlas independientes de *N. (S.) mutabilis*.

AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestro agradecimiento al personal del "Servei de Microscòpia electrònica" de la Universitat Central de Barcelona por el servicio y ayuda prestados, al Dr. A. Prieur, conservador de las colecciones paleontológicas del "Département des Sciences de la Terre" (Université Claude Bernard, Lyon I), por las facilidades que nos dio para consultar el material bajo su custodia, a Mr. J. Aymar, de Saint Esteve (Rosellón) por los ejemplares que nos ha proporcionado, al Dr. A. Verdaguer por su información sobre la biología de *N. (S.) mutabilis* y a la Dra. R. Domènech por sus comentarios críticos del original. Asimismo queremos hacer constar nuestro agradecimiento a los correctores de la revista, cuyas apreciaciones y sugerencias han permitido mejorar considerablemente este estudio.

BIBLIOGRAFÍA

- Adam, W. et Glibert, M. 1974. Contribution à la connaissance de *Nassarius semistriatus* (Brocchi, 1814). *Bulletin de l'Institut royal de Sciences Naturelles de Belgique*, Bruxelles, 50-3 (s. Biologie), 1-78.
- Adam, W. et Glibert, M. 1976. Observations sur le groupe de *Nassarius clathratus* (Born, 1778) (Mollusca, Prosobranchia). *Bulletin de l'Institut Royal de Sciences Naturelles de Belgique*. Bruxelles, 51-4 (s. Biologie), 1-69.
- Almera, J. 1907. Catálogo de la fauna y flora fósiles contenidas en los depósitos pliocénicos de la cuenca del Bajo Llobregat y llano de Barcelona. *Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona*, T. III, Mem. 56, 2.ª parte, 109-355. Barcelona.
- Almera, J. y Bofill, A. 1898. Moluscos fósiles recogidos en los terrenos pliocénicos de Cataluña. Descripciones y figuras de las formas nuevas y enumeración de todas

- encontradas en dichos yacimientos. *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España*. T. **XVIV**, 1-223, Madrid.
- Andres, I. 1980. Estudio malacológico y tafonómico de un afloramiento del Neógeno de Bonares (Huelva). *Comunicaciones del Primer Congreso Nacional de Malacología*, 7-11.
- Bellardi, I. 1882. I molluschi dei terreni terziari del Piemonte e della Liguria. Parte III. *Memorie della Reale Accademia delle Scienze*. Torino, (2) **34**, V. XXXIV, 1-253.
- Bouchet, P. 1989. A review of poecilology in Gastropods. *Journal of Molluscan Studies*, **55**, 67-78.
- Caprotti, E. 1974. Molluschi del Pliocene inferiore (Tabianiano) della Val d'Arda. Loro connessioni temporali e spaziali. *Conchiglie*, (1-2). Milano.
- Cerulli-Irelli, S. 1911. Fauna malacologica Mariana. Parte quinta. *Paleontografia Italica*, **XVII**, 1-229, Museo Geologico della Reale Università di Pisa. Forni Editore. Bologna.
- Chavan, A. 1940. Étude analytique de la faune de Dar-Bel-Hamri. *Comité du Service Geologique du Portugal*, **XXI**, 79-98.
- Chirli, C. 1988. *Malacofauna Pliocenica Poggibonsi. Cava delle Piaggiole*. Lalli Editore. Poggibonsi.
- Erünal-Erentöz, L. 1958. Mollusques du Neogène des bassins de Karaman, Adana et Hatay (Turquie). *Publications de l'Institut d'Études et Recherches Minières de Turquie*. Ser C, **4**, 1-232. Ankara.
- Fekih, M. 1975. Paleocologie du Pliocene marin du Nord de la Tunisie. *Annales des Mines et de la Geologie*, **27**. Editions du Service Geologique de Tunisie.
- Fontannes, F. 1879-82. *Les mollusques Pliocènes de la Vallée du Rhône et du Roussillon*. Tome Premier. Gastropodes. Ed. Savy. Lyon-Paris.
- Glibert, M. 1963. Les Muricacea et Buccinacea fossiles du Cénozoïque étranger des collections de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 2.^a sér. fasc. **74**, 11-79.
- González-Delgado, J.A. 1983. *Estudio de los Gasterópodos del Plioceno de Huelva*. Tesis doctoral, Fac. de Ciencias, Universidad de Salamanca.
- González-Delgado, J.A. 1987. Tafonomía y paleocología en diferentes yacimientos de la formación Arenas de Huelva. In: *Paleontología del Neógeno de Huelva (W. Cuenca del Guadalquivir)*, 89-125. Ed. Universidad de Salamanca.
- Harmer, F.W. 1918. The Pliocene Mollusca of Great Britain. *Paleontographical Society*, **72**, 344, II, part I, 485-652. London.
- Jablonski, D. 1985. Molluscan development. In: *Mollusks. Notes for a short course*. (D.J. Bottjer, C.S. Hickman, P.D. Ward, org.). University of Tennessee. Department of Geological Sciences. Studies in Geology **13**. T.W. Broadhead, eds.
- Landau, B. 1984. A discussion of the Molluscan Fauna of two Pliocene localities in the province of Huelva (Spain), including description of six new species. *Tertiary Research*, **6**, 135-155.
- Lecointre, G. Recherches sur le Neogène et le Quaternaire marins de la côte du Maroc. Vol. 2. *Paléontologie: Service Géologique du Maroc, Notes et Mémoires*, **99**, 1-173.
- Malatesta, A. 1974. Malacologia Pliocenica Umbra. *Servizio Geologico d'Italia*, **12**, 1-498.
- Martinell, J. 1976. *Estudio de la fauna malacológica (Gastropoda) del Plioceno del Empordà (Girona)*. Tesis doctoral, Fac. Geología, Universidad de Barcelona.
- Martinell, J. 1982.^a Pliocenic shallow marine environments from NE Spain. *Bolletino della Societa Paleontologica Italiana*, **21**, n. 2-3.
- Martinell, J. 1982b. Estudio de los Buccinacea (Neogastropoda, Gastropoda) del Plioceno del Empordà (Cataluña). Descriptiva y sistemática. *Butlletí de l'Institutió Catalana d'Història Natural*, **48** (Sec. Geología 3), 61-90. Barcelona.
- Martinell, J. y Cuadras, C. 1977. Bioestadística y análisis multivariable aplicados a la comparación de una población actual y otra fósil atribuidas a *Sphaeronassa mutabilis* (Linneo): aportación a la sistemática del Género *Sphaeronassa* Locard, 1886. *Studia Geologica*, **13**, 89-103. Salamanca.
- Martinell, J. y Domenech, R. 1984. Malacofauna del Plioceno de Sant Onofre (Baix Ebre, Tarragona). *Iberus*, **4**, 1-2.
- Martinell, J. i Domenech, R. 1985. Característiques tafonòmiques i paleoecològiques del Pliocè marí de l'Empordà. *Centre d'Investigacions Arqueològiques. Sèrie monogràfica*, **6**. Girona.
- Martinell, J. et Domenech, R. in. litt. Malacofaune du Pliocène marin du Roussillon: taphonomie et paléocologie. *Paleobiologie continentale*.
- Martinell, J. and Hoffman, A. 1983. Species duration patterns in the Pliocene Gastropod fauna of Empordà (Northeast Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **11**, 698-704. Stuttgart.
- Peyrot, A. 1927. Conchologie néogénique de l'Aquitaine. T. V, fasc. 1. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*. **LXXVII**.
- Pinna, G. e Spezzia, L. 1978. Catalogo dei tipi del Museo Civico di Storia Naturale di Milano. I tipi dei Gastropodi fossili. *Atti Societa Italiana Scienze Naturali. Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, **119** (2), 125-180.
- Robertson, R. 1974. Marine Prosobranch Gastropods: larval studies and systematics. *Thalassia Jugoslavica*, **10** Nenes Jahebuch für Geologie und Paläontologie, 213-238.
- Rodríguez Babio, C. 1978. Trascendencia sistemática y ecológica de la protoconcha de los Prosobranquios. *Trabajos compostelanos de biología*, **7**.
- Ruggieri, G., Bruno, F. e Curti, G. 1959. La malacofauna pliocenica di Altavilla (Palermo). Parte prima. *Atti Accademia Scienze Lettere e Arti Palermo*, ser. IV, **28**, 1-98.
- Sacco, F. 1904. *I molluschi dei terreni terziari del Piemonte e della Liguria*. Parte 30, 1-203. Clausen Ed. Torino.
- Savazzi, E. 1989. Burrowing mechanisms and sculptures in recent gastropods. *Lethaia*, **22**, 31-48.
- Shuto, T. 1974. Larval ecology of Prosobranch Gastropods and its bearing on biogeography and paleontology. *Lethaia*, **7**, 239-256.
- Soderi, A. 1975. Osservazioni relative a l'ovodeposizione di *Sphaeronassa mutabilis* (L.) (Gastropoda, Neogastropoda) in acquario. *Conchiglie*, **11** (11/12), 247-251.
- Thorson, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Review*, **25**, 1-45.