

Nassarius martinelli n. sp. (NEOGASTROPODA: NASSARIIDAE) DEL PLIOCENO DEL MEDITERRÁNEO OCCIDENTAL

Carles GILI

Department de Geologia Dinàmica, Geofísica i Paleontologia,
Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona.
08071 Barcelona.

ABSTRACT

This new species from the West Mediterranean Pliocene is very close to *Nassarius elatus* (Gould), from which it can be distinguished basically by the protoconch. The holotype is described and the morphological and biometrical variation of the species is given. Its stratigraphic and geographical distribution is commented upon as well as the palaeobiological aspects justifying the recognition of the studied material as a new species.

Keywords: Gastropoda, Nassariidae, Pliocene, Mediterranean, Systematics, Paleobiology.

RESUMEN

La nueva especie que se propone para el Plioceno Mediterráneo es una forma muy afín a *Nassarius elatus* (Gould), de la cual se diferencia, básicamente, por su protoconcha. Se da la descripción del holotipo y la variabilidad de la especie, tanto morfológica como biométrica. Se comenta su repartición estratigráfica y biogeográfica, así como algunos aspectos paleobiológicos, los cuales justifican la separación de las formas estudiadas en una nueva especie.

Palabras clave: Gasterópodos, Nassariidae, Plioceno, Mediterráneo, Sistemática, Paleobiología.

INTRODUCCIÓN

En el marco de un estudio más amplio de los Nassariidae del Plioceno Mediterráneo (Gili, 1991), se procedió a separar los individuos de la especie *Nassarius semistriatus* (Brocchi) de los de *Nassarius elatus* (Gould), procedentes de un yacimiento de edad Plioceno, cercano a Niza (Francia), denominado Saint Isidore (Martinell y Domènech, 1986). En este proceso, sorprendió la presencia de formas extraordinariamente afines a *N. elatus*, pero que eran fácilmente diferenciables por su concha larvaria, en general muy bien conservada. Este hecho, que inmediatamente se consideró de relevancia, condujo a un análisis de los aspectos implicados, principalmente en relación al significado taxonómico, ecológico, biogeográfico y evolutivo de la protoconcha en los Prosobranquios. Todo ello nos lleva a proponer dicha forma como una nueva especie de Nassariidae.

Los sedimentos donde fueron hallados estos ejemplares son arcillas gris azuladas de facies profunda, correspondientes a depósitos marinos del frente de un delta pliocénico tipo Gilbert. Las características sedimentológicas y estructurales, de notable complejidad, se hallan ampliamente descritas en Clauzon *et al.* (1991). Los puntos de muestreo del material estudiado de este yacimiento se han indicado sobre la columna estratigráfica (Fig. 1), siendo la zona D la más rica en individuos.

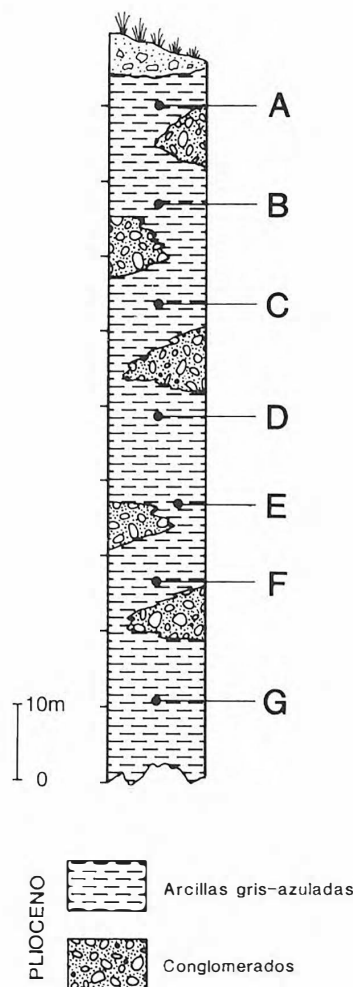


Figura 1. Columna estratigráfica del yacimiento de Saint Isidore (Alpes Marítimos, Francia). Los puntos A, B,..., G, corresponden a la situación de las muestras estudiadas.

CLASE GASTROPODA
SUBCLASE PROSOBRANCHIA
Orden NEOGASTROPODA
Familia Nassariidae

Nassarius martinelli n. sp.

Lám. I, Figs. 3-8. Lám. II, Figs. 1-8

Derivatio nominis: En reconocimiento al Prof. Dr. Jordi Martinell i Callicó, catedrático de Paleontología de la Universitat de Barcelona.

Material: Holotipo.—Número 01113, colección J. Martinell, Dep. Geologia, Dinàmica, Geofísica i Paleontologia. Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona. Paratipos.—21 ejemplares, separados por estadios de crecimiento y por niveles de recolección en el yacimiento tipo. Números 01114 a 01135 correlativos de la misma colección.

El holotipo pertenece al estadio de crecimiento 5 (cinco vueltas de teleoconcha, protoconcha aparte) y ha sido elegido en función de que se encuentra entre los que han llegado a un mayor desarrollo, que no presenta ataques ni perforaciones, que la protoconcha se halla en

perfecto estado y que no está alterado por fenómenos diagenéticos.

Aparte de los 371 individuos recolectados en el yacimiento tipo, de esta especie sólo se conocen los siguientes ejemplares:

—Depositados en las colecciones del Département des Sciences de la Terre, de la Université Claude Bernard de Lyon (Francia): 1 ejemplar del yacimiento de La Mantega (Niza) (etiquetado como *Nasaa neglecta* Bellardi), 1 ejemplar de Biot (etiquetado como *Nassa semistriata* Brocchi var. *edwarsi* P. Fischer), y 2 ejemplares de Antibes (etiquetados como *Nassa semistriata* Brocchi).

—Depositados en las colecciones del Muséum National d'Histoire Naturelle de París: 9 ejemplares de Biot (B34626) etiquetados como *Nassa semistriata* Brocchi, 70 ejemplares de Alpes Maritimes (B34624) sin determinar, 10 ejemplares de La Mantega (Niza) (B34632) sin determinar, 29 ejemplares de Cannes (B34628) sin determinar, y 4 ejemplares de Saint Martin du Var (B34633) sin determinar.

En todos los casos, estos ejemplares se localizaron mezclados con otras especies, principalmente *N. semistriatus* y *N. elatus*. No se conocen otros ejemplares y no hay constancia de que las muestras citadas de los museos hayan sido objeto de publicación.

Yacimiento y localidad tipo: Saint Isidore (Niza, Alpes Marítimos, Francia), de edad Plioceno Superior. (Fig. 2).

Diagnosis: Concha bucciniforme, vueltas poco convexas, primeras vueltas de espira con costillas transversales, un cordón subsutural adapical recorre toda la concha, cordones longitudinales en la mitad abapical de la última vuelta, abertura elíptica, labio dentado, canal corto.

Descripción del Holotipo: La protoconcha tiene una vuelta y media, con un núcleo grande y prominente (0,45 mm de diámetro), de perímetro irregular. Crece rápidamente en diámetro y poco en altura durante la primera vuelta, la cual es muy convexa. En la media vuelta restante, crece fuertemente en altura y muy poco en diámetro, pasando a ser muy poco convexa. El punto más elevado no es el extremo del núcleo, sino la parte correspondiente a la mitad de la primera vuelta. La sutura está muy bien marcada. La espiral de la protoconcha es de desarrollo irregular, presentando, hacia 1,25 vueltas, un entrante o concavidad abapical, que sólo afecta a la mitad de la altura de la vuelta. En toda la protoconcha son patentes estrías de crecimiento, unas más fuertes y otras más débiles, espaciadas irregularmente. Se observan una serie de 7 surcos finos (difícilmente visibles al estereomicroscopio) que la recorren en sentido longitudinal, sin ser paralelos a la sutura.

Las medidas de esta protoconcha son:

- Número de vueltas (vol): 1,5.
- Diámetro máximo (dp): 0,875 mm.
- Altura máxima (hp): 0,675 mm.

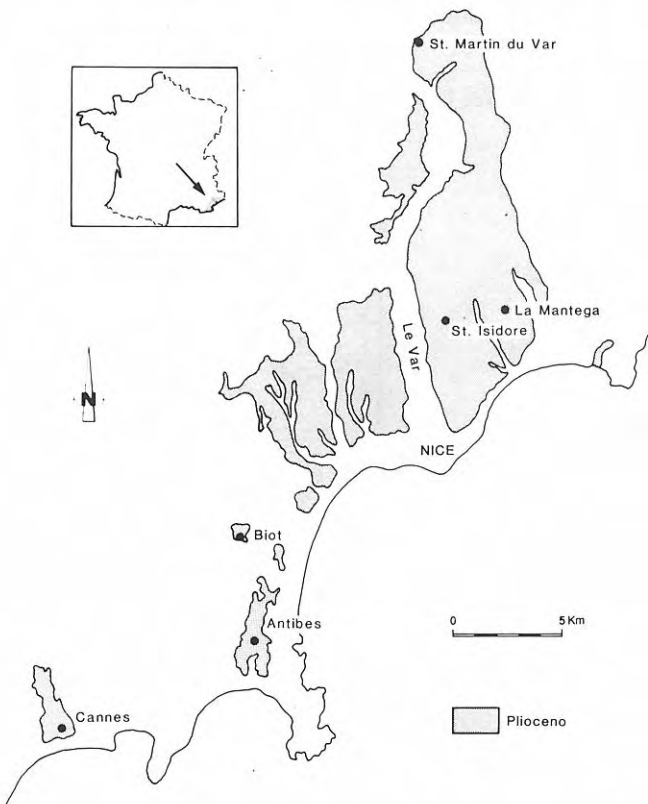
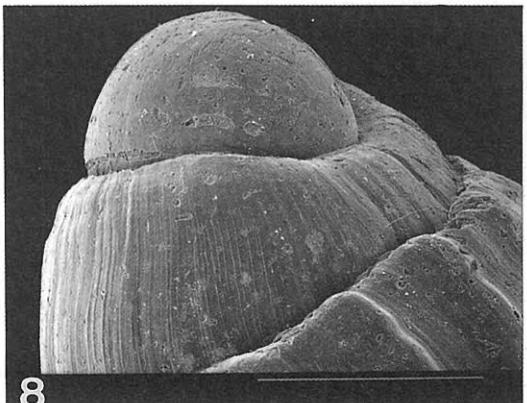
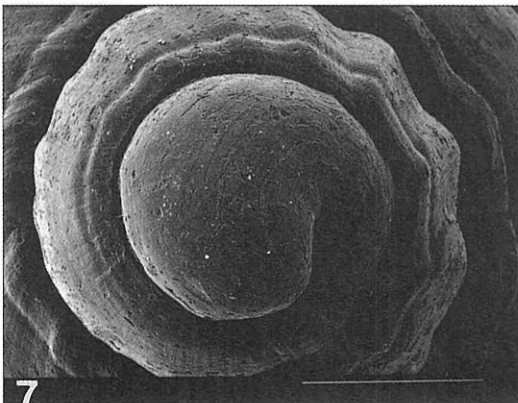
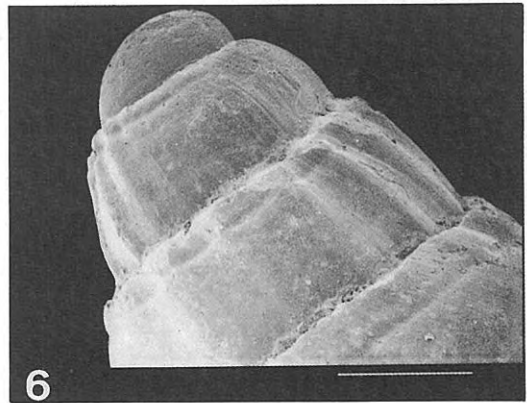
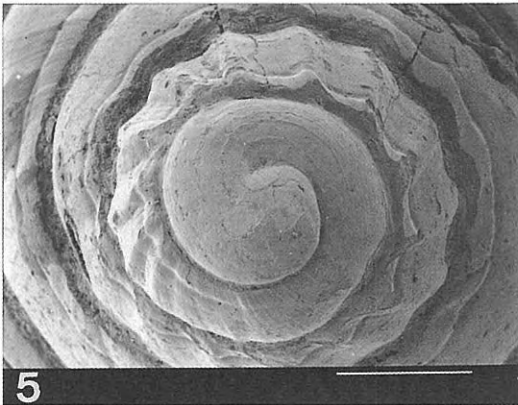
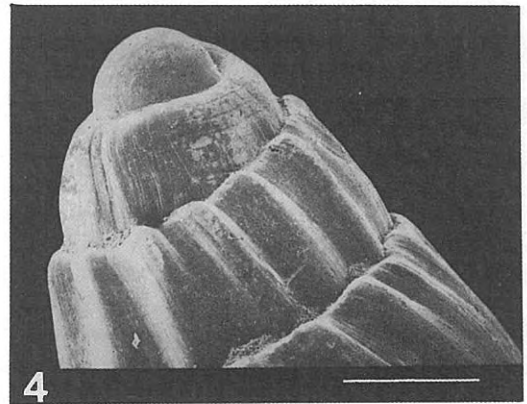
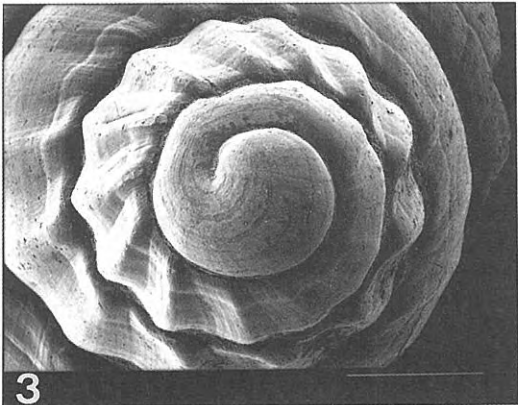
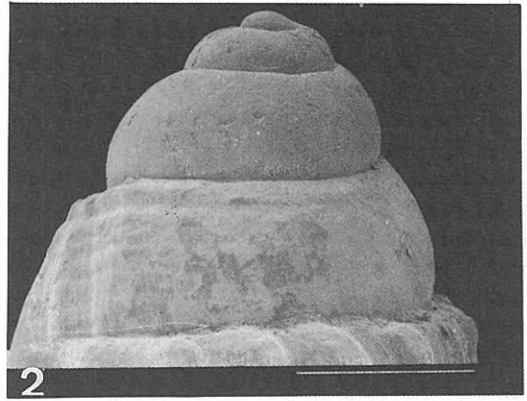
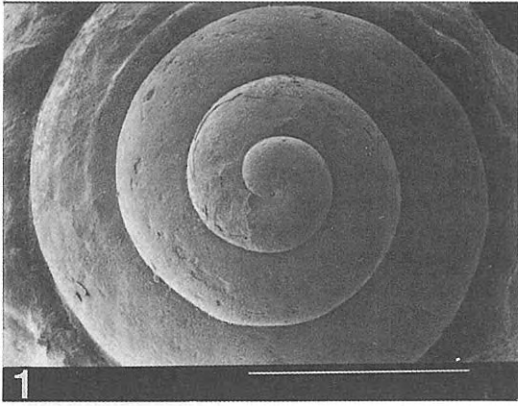


Figura 2. Situación geográfica de los yacimientos donde ha sido localizada *Nassarius martinelli* n. sp.

Lámina I

- 1-2 Protoconcha de *Nassarius elatus* (Gould, 1845). Saint Isidore (Alpes Marítimos, Francia). Plioceno Superior. 1. Vista vertical. 2. Vista lateral.
- 3-8 Protoconcha de tres ejemplares de *Nasarius martinelli* n. sp. (Figs. 3-4, Figs. 5-6, Figs. 7-8, respectivamente). Saint Isidore (Alpes Marítimos, Francia). Plioceno Superior. 3, 5 y 7. Vista vertical. 4, 6 y 8. Vista lateral.
- Escala gráfica: 500 μ m.



La teleoconcha se inicia con la aparición del cordón adapical subsutural, que se extiende por toda la concha adulta, al mismo tiempo que se observa la aparición de costillas transversales algo desiguales inicialmente. Al principio, las costillas tienen espacios de separación irregulares y son ligeramente prosoclinas;

	vol	dp	hp	dp/hp	dp/vol
n	158	158	158	158	158
M	2	1,10	0,95	1,67	2,67
m	1,25	0,68	0,50	1,06	1,22
x	1,50	0,91	0,69	1,33	1,66
s	0,14	0,08	0,08	0,12	0,23
s2	0,38	0,02	0,01	0,01	0,01

Tabla 1. Resumen de medidas tomadas sobre la protoconcha de *N. martinelli* n. sp. vol = número de vueltas; dp = diámetro máximo; hp = altura máxima. (Todas las medidas expresadas en mm). n = número de datos; M = valor máximo; m = valor mínimo; x = medida; s = desviación típica; s2 = varianza.

Estadio 5

	VOL	H	D	Hv	D/H	Hv/H	vct
n	13	13	12	13	12	13	13
M	5,25	11,80	6,20	8,20	0,53	0,70	3
m	5	9,95	4,85	6,35	0,46	0,61	1
x	5,06	10,88	5,30	7,25	0,48	0,67	2,23
s	0,11	0,59	0,40	0,59	0,02	0,03	0,60
s2	0,01	0,35	0,16	0,34	0,00	0,00	0,36

Estadio 4

	VOL	H	D	Hv	D/H	Hv/H	vct
n	103	103	99	103	99	103	103
M	4,75	12,10	5,70	8,35	0,57	0,75	3
m	4	6,40	3	4,05	0,44	0,62	1
x	4,20	8,35	4,07	5,70	0,49	0,68	2,20
s	0,23	1,24	0,64	0,87	0,03	0,02	0,43
s2	0,05	1,53	0,41	0,76	0,00	0,00	0,18

Estadio 3

	VOL	H	D	Hv	D/H	Hv/H	vct
n	93	92	91	93	90	92	93
M	3,75	8,65	4,55	6,25	0,85	1,18	3
m	3	3,35	2,50	3,45	0,37	0,51	1
x	3,50	6,58	3,32	4,62	0,51	0,71	2,10
s	0,25	0,87	0,39	0,53	0,05	0,06	0,42
s2	0,06	0,76	0,15	0,28	0,00	0,00	0,18

Tabla 2. Resumen de medidas de la teleoconcha, distribuidas por estadios de crecimiento de *N. martinelli* n. sp. vol = número de vueltas de la teleoconcha (protoconcha aparte); H = altura máxima; D = diámetro máximo; Hv = altura ventral de la última vuelta; vct = vuelta hasta la que se prolongan las costillas transversales. (Todas las medidas expresadas en mm excepto vct). n = número de datos; M = valor máximo; m = valor mínimo; x = media; s = desviación típica; s2 = varianza.

posteriormente, pasan a ser ortoclinas y separadas regularmente, para acabar, finalmente, otra vez prosoclinas. Son más estrechas adapical que abapicalmente. Estas costillas transversales se extienden sobre las dos primeras vueltas (13 en la primera, 11 en la segunda), haciéndose cada vez menos marcadas en la zona central y abapical de las vueltas. En la tercera vuelta, se observan residuos de costillas, solamente sobre la sutura. No hay ninguna otra ornamentación transversal.

Longitudinalmente, la única estructura ornamental consiste en el cordón adapical subsutural, muy suave, que aparece ya en el tránsito con la protoconcha, y continúa sobre casi toda la concha, desapareciendo en la última vuelta. Aparte de esto, en la mitad abapical de la última vuelta hay nueve surcos, más profundos cuanto más abapicales, que separan cordones más estrechos y prominentes cuando más abapicales son. Todo el resto de la concha es liso.

La sutura, ligeramente sinuosa a la altura de las costillas, está bien marcada, casi canaliculada y, en las dos primeras vueltas, forma una estrecha rampa sutural.

La abertura es subelíptica, estrecha en la parte adapical y más ancha abapicalmente. El labio describe un arco de convexidad suave y uniforme. El borde columelar de la abertura tiene una primera mitad (adapical) ligeramente convexa y una segunda mitad (abapical) casi recta, siguiendo el eje de la concha, acabando con un pliegue columelar prominente. Internamente, el labio presenta 13 denticulaciones cortas separadas regularmente. Hay dos pequeños tubérculos columelares por encima del pliegue columelar.

La callosidad es fina y adherida a la concha. Su parte columelar es recta y se ensancha sobre la última vuelta, no sobrepasando el extremo superior del labio. El canal sifonal es muy corto y poco curvado.

Las medidas del holotipo son:

– Altura (H): 10,85 mm.

– Diámetro (D): 4,65 mm.

– Altura ventral última vuelta (Hv): 6,90 mm.

– Índice D/H: 0,43.

– Índice Hv/H: 0,64.

Variabilidad de la especie: La protoconcha presenta diferencias entre individuos, pero siempre corresponde al patrón descrito para el holotipo. El núcleo es bastante variable, tanto en forma como en diámetro; la estriación no siempre se observa; la concavidad indicada a 1,25 vueltas puede faltar o encontrarse antes, o ser más o menos pronunciada. Las estrías de crecimiento son muy variables en grosor y espaciamiento en cada espécimen. En algunos individuos, la protoconcha tiene un desarrollo espiral más regular y se acerca más a dos vueltas. Las medidas son también bastante variables. Se han podido medir 158 protoconchas, hallándose unos valores medios de diámetro (dp) de 0,91 mm y de altura (hp) de 0,69 mm, con una media del índice dp/hp de 1,33. Es decir, la protoconcha es siempre más

Lámina II

Nassarius martinelli n. sp.

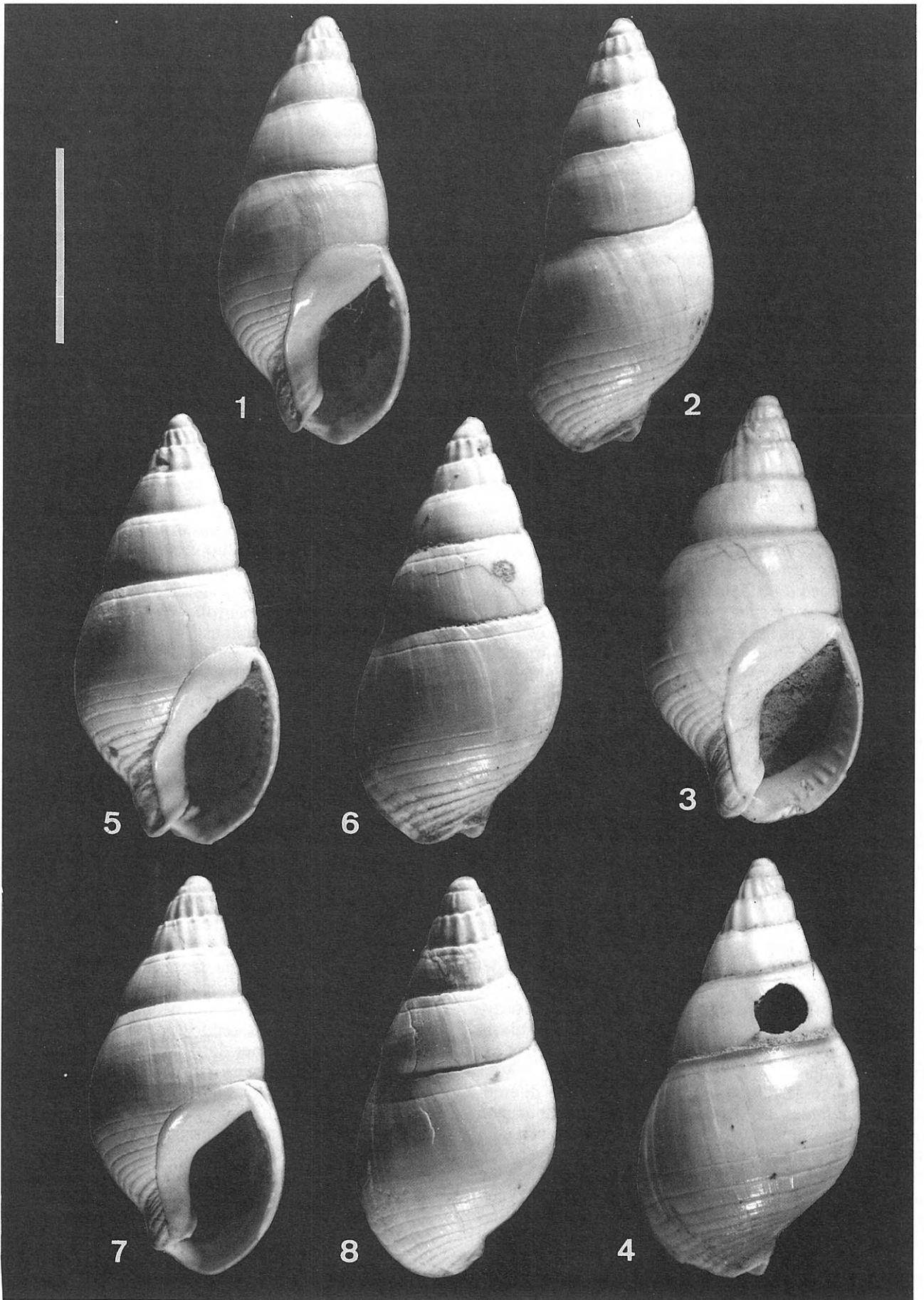
1-2 Holotipo. Colección J. Martinell, número 01113. Saint Isidore (Alpes Marítimos, Francia). Plioceno Superior.

3-4 Paratipo número 01128. Col. J. Martinell.

5-6 Paratipo número 01122. Col. J. Martinell.

7-8 Paratipo número 01118. Col. J. Martinell.

Escala gráfica: 5 mm.



ancha que alta, pero con variaciones bastante notables en todos los valores (véase Tabla 1).

En el tránsito a la teleoconcha, puede faltar el surco que limita el cordón subsutural y aparecer, en primer lugar, las costillas transversales. En otros casos, las costillas no aparecen hasta 1/4 de vuelta después de aparecer el cordón y, en muy pocos individuos, se han observado 3 ó 4 cordones en esta zona.

Por lo que se refiere a la ornamentación, la variabilidad es pequeña. Las costillas transversales no sobrepasan en mucho la segunda vuelta. En algún caso, desaparecen después de la primera, pero es más frecuente que ocupen parte de la tercera vuelta. Son muy escasos los ejemplares que presentan otros cordones longitudinales, aparte del subsutural, y cuando los tienen, no superan la primera vuelta de espira. El surco que delimita el cordón subsutural se extiende, normalmente, hasta el borde del labio, pero puede no hacerlo.

El número de dientes internos del labio varía entre 15 y 8, siendo 11 lo más frecuente. No son raros los individuos sin ninguna denticulación, sobre todo entre los del estadio 3 (tres o más vueltas de teleoconcha, pero menos de cuatro). Los tubérculos columelares pueden ser dos, uno o ninguno, sin que se haya observado ninguna tendencia en este sentido.

Algunos individuos conservan parte de la coloración original de la concha, la cual es de color pardo pálido, con el cordón subsutural más oscuro.

Se han medido 215 individuos, distribuidos en los tres estadios de crecimiento que se han hallado. En cada estadio de crecimiento los valores son muy variables. Esto puede observarse en el resumen de medidas (Tabla 2).

Discusión: *Nassarius martinelli* sp. nov. es una especie enormemente similar a *N. elatus* (Gould); sólo se diferencian claramente por la protoconcha, la cual indica modos de desarrollo diferentes en cada una. La protoconcha de *N. elatus* está formada por tres vueltas, o un poco más, lisas, de crecimiento espiral regular tanto en diámetro como en altura (Adam y Glibert, 1974; Martinell, 1976; Martinell, 1982) (Lám. I, Figs. 1-2). Dado que actualmente han sido descartados prácticamente los fenómenos de pecilogonia (desarrollos distintos dentro de la misma especie) en los Prosobranquios (Hoagland & Robertson, 1988; Bouchet, 1989), y dado que coexistieron las dos formas en la misma área y se hallan mezcladas tanto a lo largo como a lo ancho del yacimiento tipo, así como en los otros donde se ha localizado la especie, sin que se den formas de desarrollo intermedias, se considera que estos hechos justifican suficientemente la separación de las dos formas en especies distintas.

Por lo que se refiere a la teleoconcha, las diferencias más notables las hallamos en la ornamentación espiral de las primeras vueltas, que normalmente consiste en 4 ó 5 cordones; en las costillas transversales, que a menudo se prolongan más allá de la tercera vuelta; en una mayor convexidad de las primeras vueltas en *N. elatus*; y una muy ligera disminución de las medidas, para un mismo estadio de crecimiento, en la especie que se propone, la cual llega mucho más raramente al estadio 5 de crecimiento. De hecho, *N. elatus* es una especie con fuerte variabilidad (Adam & Glibert, 1974) y es difícil delimitar más diferencias.

Distribución estratigráfica: La especie se conoce exclusivamente en el Plioceno. El yacimiento tipo (Saint Isidore) y, por tanto, todos los individuos en él recolectados, pertenecen a la base del Plioceno Superior (Matias, 1990), ya que no se han apreciado fenómenos de reelaboración (Martinell y Domènech, 1986). La posición estratigráfica de los otros yacimientos anteriormente citados es incierta. Actualmente son inaccesibles y su fauna sólo se conoce por las colecciones de los museos, sin que se sepa con exactitud el punto de recolección. Los estudios geológicos de la zona, realizados por Irr (1984) y Clauzon *et al.* (1991), atribuyeron a los materiales de estos yacimientos una edad Plioceno Inferior.

Distribución geográfica: La distribución geográfica conocida de esta especie es muy restringida. Todos los yacimientos donde ha sido hallada (Saint Isidore, La Mantega, Biot, Antibes, Cannes y Saint Martin du Var) se sitúan en la zona francesa de los Alpes Marítimos (Fig. 2).

PALEOBIOLOGÍA

Las medidas y morfología de la protoconcha indican para esta especie un desarrollo larvario intracapsular, es decir, el individuo eclosionaría en forma de joven reptante. En efecto, el valor medio del número de vueltas ($vol = 1,5$) y del índice dp/vol ($dp/vol = 1,66$) suponen un desarrollo de este tipo (Thorson, 1950; Shuto, 1974; Jablonski y Lutz, 1980). Por otro lado, el crecimiento irregular de la protoconcha podría atribuirse al fenómeno de la "adelfofagia" que consiste en que, en el conjunto de la puesta, sólo se desarrollan algunos embriones, los cuales se alimentan de los otros huevos que no se desarrollan, llamados "nodriza" (Thorson, 1950; Spight, 1976). Cuando esto ocurre juntamente con el desarrollo con metamorfosis intracapsular, las protoconchas de los diferentes individuos son bastante variables en medidas y forma, en relación a la cantidad de alimento "suplementario" que han tenido a disposición, aunque todas mantienen idéntico patrón de formación (Spight, 1976; Sabelli y Tommasini, 1982). La irregularidad en la distribución de las estrías de crecimiento podría estar asociada a la irregularidad en la obtención del alimento.

Este tipo de ecología larvaria comporta un poder de dispersión muy pequeño, aunque este hecho por sí solo no parece suficiente para explicar la tan restringida distribución geográfica conocida para esta especie. Esta distribución podría tener dos tipos de interpretación, una histórica y otra ecológica, sin descartar la combinación entre ambas.

En el aspecto histórico, podría darse el hecho de que la especie se hubiera originado en esta zona y no hubiera logrado dispersarse debido a las particulares condiciones del lugar en aquel momento, causadas por la fuerte actividad tectónica alpina de la cuenca durante el Plioceno. La restricción a su expansión podría ser debida a la inestabilidad característica de los ambientes sedimentarios de los frentes deltaicos encajados en una ría (delta Gilbert). Esta inestabilidad podría mantener las poblaciones confinadas en enclaves con poco acceso a mar abierto.

Desde el punto de vista ecológico, hay que tener en cuenta que los sedimentos donde ha sido hallada esta especie corresponden a facies profunda, y no se han estudiado afloramientos comparables en este aspecto en otras zonas. Por tanto, quizá la especie tuviera una mayor dispersión, pero no ha sido hallada en otros puntos. En este caso su origen hubiera podido ser también algún otro lugar y haber colonizado posteriormente la cuenca de los Alpes Marítimos. Esta hipótesis podría confirmarse en caso de ser hallado un yacimiento de facies profunda donde existiera *N. martinelli*, coincidiera o no con *N. elatus*. *N. elatus* es una forma frecuente en yacimientos de aguas someras y *N. martinelli* no ha sido hallada, hasta el presente, en estas condiciones, que son las más habituales de los afloramientos pliocénicos del Mediterráneo.

Hubieran podido conjugarse también los dos tipos de factores. Si *N. martinelli*, a diferencia de *N. elatus*, fuera una forma exclusiva de aguas profundas, su dispersión se habría visto restringida por barreras ecológicas que no habría podido salvar (p. ej. zonas de fondos demasiado someros, competencia con otras especies, etc.). En este caso *N. martinelli* sería una especie neoenémica del Plioceno de los Alpes Marítimos franceses.

En gran parte de los ejemplares se han observado señales de depredación, tanto perforaciones (debidas a otros moluscos, por ejemplo, Naticidae), como fracturas reparadas de la abertura de la concha (debidas a fauna carcínica o a peces). En algunos individuos se han encontrado hasta 7 señales de durófagos. A nivel poblacional, se ha observado una incidencia diferencial de la depredación entre las dos formas que se discuten. Esta diferencia se concreta principalmente en la depredación por organismos perforantes, los cuales afectan mayormente a *N. martinelli*, referidos a un mismo número de individuos de cada especie, y cuyos ataques son mortales para el individuo. Tanto es así que el hecho de que los individuos del estadio 5 de crecimiento de *N. martinelli* sean muy raros quizás no sea una cuestión ontogénica, sino el resultado de una presión de depredación que eliminaría muchísimos individuos antes de completar su máximo desarrollo potencial. Se puede afirmar, por tanto, que una y otra especie (*N. martinelli* y *N. elatus*) no ocupaban exactamente el mismo nicho ecológico. Un análisis más exhaustivo de la diferenciación entre las poblaciones de *N. elatus* y *N. martinelli*, a niveles distintos del taxonómico, será motivo de una próxima publicación.

Así pues, *N. martinelli* y *N. elatus*, que coexistieron por lo menos durante el Plioceno Superior en el área de los Alpes Marítimos franceses, son una pareja de especies gemelas.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento al Dr. Jordi Martinell por la ayuda y facilidades que me ha dado en todo momento, a la Dra. Rosa Domènech por sus opiniones y sugerencias sobre el original, y al Dr. A. Prieur, de la Universidad de Lyon, y a la Dra. A. Lauriat-Rage, del Museo Nacional de Historia Natural de París, por las atenciones que tuvieron durante mis visitas a las colecciones por ellos gestionadas. Las

imágenes del MEB han sido posibles gracias a la colaboración del personal del Servei de Microscòpia Electrònica de la Universitat de Barcelona, y las fotografías de los ejemplares han sido realizadas por el Sr. Lluís Dantart de la Secció d'Invertebrats del Dep. de Biologia Animal de la Fac. de Biologia (UB). Este trabajo se ha desarrollado en el marco de la DGICYT (PB 90-0489).

BIBLIOGRAFÍA

- Adam, W. et Glibert, M. 1974. Contribution à la connaissance de *Nassarius semistriatus* (Brocchi, 1814) (Mollusca Prosobranchia). *Bulletin de l'Institut royal de Sciences Naturelles de Belgique* (S. Biologie), **50-3**, 1-78.
- Bouchet, P. 1989. A review of poecilogony in Gastropods. *Journal of Molluscan Studies*, **55**, 67-78.
- Clauzon, G., Suc, J. P., Aguilar, J. P., Ambert, P., Cappetta, J., Cravatte, J., Drivaliari, A., Domènech, R., Dubar, M., Leroy, S., Martinell, J., Michaux, J., Poiron, P., Rubino, J. L., Savoye, B. and Vernet, J. L. 1991. Pliocene geodynamic and climatic evolutions in the French Mediterranean Region. In: Iberian Neogene Basins. *Paleontologia i Evolució, Memòria especial*, **2**, 131-207.
- Gili, C. 1991. *Els Nassariidae (Gastropoda, Prosobranchia) del Pliocè de la Mediterrània Occidental*. Tesis doctoral, Universitat Barcelona, 563 pp.
- Hoagland, K. E. and Robertson, R. 1988. An assessment of poecilogony in marine invertebrates: phenomenon or fantasy? *Biological Bulletin*, **174**, 109-125.
- Irr, F. 1984. *Paléoenvironnements et évolution géodynamique néogènes et quaternaires de la bordure nord du bassin méditerranéen occidental*. Thesis, Université de Nice. *Travaux C.R.M.J.C.*, **6**, 464 pp.
- Jablonski, D. and Lutz, R. A. 1980. Molluscan larval shell morphology: Ecological and Paleontological applications. In: *Skeletal growth of aquatic organisms* (D. C. Rhoads & R. A. Lutz Eds.), 323-377. Plenum, New York.
- Martinell, J. 1976. *Estudio de la fauna malacològica (Gastropoda) del Plioceno de Empurdà* (Girona). Tesis doctoral, Universidad de Barcelona, 525 pp.
- Martinell, J. 1982. Estudio de los Buccinacea (Neogastropoda, Gastropoda) del Plioceno de l'Empordà (Catalunya). Descriptiva y sistemática. *Bulletí de la Institució Catalana d'Història Natural* (Sec. Geol. 3), **48**, 61-90.
- Martinell, J. et Domènech, R. 1986. Malacofaune du Pliocène marin de Saint-Isidore (Bassin du Var, Alpes-Maritimes). *Geobios*, **19** (1), 117-121.
- Matias, I. 1990. *Els nanofòssils del Pliocè de la Mediterrània Nord-Occidental*. Tesis doctoral, Universitat Barcelona, 241 pp.
- Sabelli, B. e Tommasini, S. 1982. Osservazioni sulla radula e sulla protoconca di *Bolinus brandaris* (L., 1758) e *Phyllonotus trunculus* (L., 1758). *Bolletino Malacologico*, **18** (9-12), 291-300.
- Shuto, T. 1974. Larval ecology of Prosobranch Gastropods and its bearing on biogeography and paleontology. *Lethaia*, **7**, 239-256.
- Spight, T. M. 1976. Hatching size and the distribution of nurse eggs among prosobranch embryos. *Biological Bulletin*, **150**, 491-499.
- Thorson, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Review*, **25**, 1-45.

Manuscrito recibido: 2 de diciembre, 1991

Manuscrito aceptado: 8 de mayo, 1992