

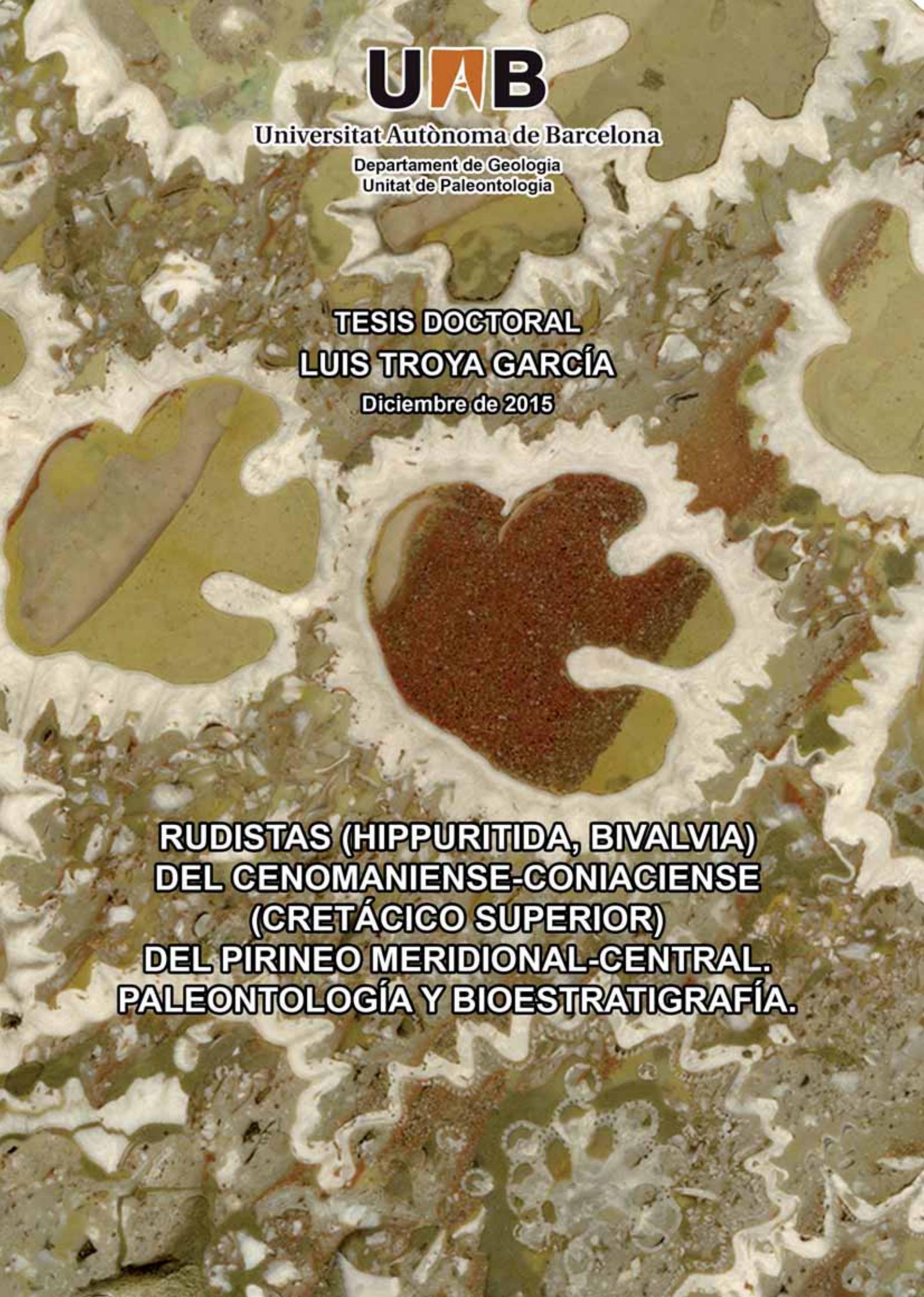


Universitat Autònoma de Barcelona

ADVERTIMENT. L'accés als continguts d'aquesta tesi queda condicionat a l'acceptació de les condicions d'ús establertes per la següent llicència Creative Commons:  http://cat.creativecommons.org/?page_id=184

ADVERTENCIA. El acceso a los contenidos de esta tesis queda condicionado a la aceptación de las condiciones de uso establecidas por la siguiente licencia Creative Commons:  <http://es.creativecommons.org/blog/licencias/>

WARNING. The access to the contents of this doctoral thesis it is limited to the acceptance of the use conditions set by the following Creative Commons license:  <https://creativecommons.org/licenses/?lang=en>



UAB

Universitat Autònoma de Barcelona

Departament de Geologia
Unitat de Paleontologia

TESIS DOCTORAL
LUIS TROYA GARCÍA

Diciembre de 2015

**RUDISTAS (HIPURITIDA, BIVALVIA)
DEL CENOMANIENSE-CONIACIENSE
(CRETÁCICO SUPERIOR)
DEL PIRINEO MERIDIONAL-CENTRAL.
PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA.**



Universitat Autònoma de Barcelona

**Rudistas (Hippuritida, Bivalvia) del
Cenomaniense-Coniaciense (Cretácico superior)
del Pirineo meridional-central.
Paleontología y bioestratigrafía.**

Tesis Doctoral realizada por Luis Troya García en la Unitat de Paleontologia del Departament de Geologia de la Universitat Autònoma de Barcelona, dentro del programa de Doctorado en Geología, para la obtención del grado de Doctor en Geología, bajo la dirección del Dr. Josep Maria Pons Muñoz.

Bellaterra, Diciembre de 2015

Dr. Jose Maria Pons

Director de la tesis

(Departament de Geologia, UAB)

Luis Troya García

Autor

Índice

Resumen / Abstract.....	7
Agradecimientos.....	9
1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS.....	11
2. GEOLOGÍA Y ESTRATIGRAFÍA.....	15
2.1. Marco geológico y antecedentes generales.....	15
2.2. Localidades estudiadas.....	19
2.2.1. Sierra de Sant Gervàs y Sopeira.....	20
2.2.2. El Congost d'Erinyà y Norte de Espluga de Serra.....	29
2.2.2.1. El Congost d'Erinyà.....	29
2.2.2.2. Norte de Espluga de Serra.....	35
2.2.3. Hortonedà.....	37
2.2.4. Área del anticlinal de Bóixols-Abella-Sant Corneli y sinclinal de Santa Fe.....	38
2.2.4.1. Valle del Riu de Carreu y Prats de Carreu.....	41
2.2.4.2. Abella de la Conca: Coll del Jovell y Cal Perdiu.....	46
2.2.4.3. Montanissell.....	48
2.2.5. Sierra del Montsec.....	49
2.3. Síntesis bioestratigráfica.....	55
3. PALEONTOLOGÍA.....	59
3.1. Material y métodos.....	59
3.1.1. Material estudiado.....	59
3.1.2. Métodos para el estudio de rudistas.....	60
3.1.3. Otras observaciones.....	64
3.2. Sistemática.....	65
3.2.1. Familia Requiiniidae Kutassy, 1934.....	65
Género <i>Bayleia</i> Munier-Chalmas, 1873.....	66
<i>Bayleia</i> sp.....	66
3.2.2. Familia Caprinidae d'Orbigny, 1847.....	68
Género <i>Caprina</i> d'Orbigny, 1822.....	71
<i>Caprina adversa</i> d'Orbigny, 1822.....	71
3.2.3. Familia Hippuritidae Gray, 1848.....	82

Género <i>Hippurites</i> Lamarck, 1801.....	87
<i>Hippurites resectus</i> DeFrance, 1821.....	88
<i>Hippurites incisus</i> Douvillé, 1895.....	99
<i>Hippurites socialis</i> Douvillé, 1890.....	112
Género <i>Hippuritella</i> Douvillé, 1908.....	117
Grupo de <i>Hippuritella toucasi</i>	118
<i>Hippuritella</i> sp. 1.....	120
<i>Hippuritella</i> sp. 2.....	129
Género <i>Pseudovaccinites</i> Sésenne, 1946.....	145
<i>Pseudovaccinites inferus</i> (Douvillé, 1891).....	146
Grupo de <i>Pseudovaccinites giganteus</i>	149
<i>Pseudovaccinites praegiganteus</i> (Toucas, 1904).....	151
<i>Pseudovaccinites giganteus</i> (d'Hombres-Firmas, 1838).....	158
<i>Pseudovaccinites rousseli</i> (Douvillé, 1894).....	173
<i>Pseudovaccinites marticensis</i> (Douvillé, 1891).....	178
<i>Pseudovaccinites petrocoriensis</i> (Douvillé, 1891).....	190
<i>Pseudovaccinites corbaricus?</i> (Douvillé, 1891).....	199
<i>Pseudovaccinites zurcheri</i> (Douvillé, 1892).....	211
Consideraciones sobre la familia Hippuritidae: comparación entre taxones y clasificación de las especies.....	230
3.2.4. Familia Ichthyosarcolitidae Douvillé, 1887.....	247
Género <i>Ichthyosarcolites</i> Desmarest, 1812.....	248
<i>Ichthyosarcolites triangularis</i> Desmarest, 1812.....	249
<i>Ichthyosarcolites tricarinatus</i> Parona, 1921.....	254
<i>Ichthyosarcolites monocarinatus</i> Slišković, 1966.....	260
<i>Ichthyosarcolites</i> sp.....	265
3.2.5. Familia Monopleuridae Munier-Chalmas, 1873.....	271
Género <i>Gyropleura</i> Douvillé, 1887.....	273
<i>Gyropleura?</i> sp. 1.....	273
<i>Gyropleura?</i> sp. 2.....	276
3.2.6. Familia Plagiptychidae Douvillé, 1888.....	280
Género <i>Plagiptychus</i> Matheron, 1843.....	281
<i>Plagiptychus aguilloni</i> (d'Orbigny, 1840).....	282
<i>Plagiptychus</i> cf. <i>toucasi</i> Matheron, 1843.....	290
3.2.7. Familia Radiolitidae d'Orbigny, 1847.....	292

Género <i>Radiolites</i> Lamarck, 1801.....	299
<i>Radiolites praegalloprovincialis</i> Toucas, 1908.....	300
<i>Radiolites</i> sp. 1 (gr. <i>angeiodes</i>).....	315
<i>Radiolites</i> sp. 2.....	322
Género <i>Biradiolites</i> d'Orbigny, 1850.....	327
<i>Biradiolites canaliculatus</i> d'Orbigny, 1850.....	328
<i>Biradiolites</i> cf. <i>beasseutentis</i> Toucas, 1909.....	347
Género <i>Durania</i> Douvillé, 1908.....	353
<i>Durania blayaci</i> (Toucas, 1909).....	353
Género <i>Eoradiolites</i> Douvillé, 1909.....	362
<i>Eoradiolites</i> sp.....	363
cf. <i>Eoradiolites</i>	366
Género <i>Praeradiolites</i> Douvillé, 1903.....	368
<i>Praeradiolites paillettei</i> (d'Orbigny, 1842).....	369
<i>Praeradiolites requieni</i> (d'Hombres-Firmas, 1839).....	388
Género <i>Sauvagesia</i> Bayle, 1886 (in Douvillé, 1886).....	400
<i>Sauvagesia tellensis</i> Chikhi-Aouimeur, 1998.....	400
Género <i>Sphaerulites</i> Lamarck, 1819.....	407
<i>Sphaerulites foliaceus</i> Lamarck, 1819.....	409
<i>Sphaerulites patera</i> Arnaud, 1877.....	422
<i>Sphaerulites</i> sp.....	430
4. CONCLUSIONES	439
5. BIBLIOGRAFÍA	447
6. ANEXOS	469
6.1. Anexo A: Tablas de material.....	469
6.2. Anexo B: Tablas de medidas.....	497

**RUDISTAS (HIPURITIDA, BIVALVIA) DEL CENOMANIENSE-CONIACIENSE
(CRETÁCICO SUPERIOR) DEL PIRINEO MERIDIONAL-CENTRAL.
PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA.**

Luis Troya García

RESUMEN

Los bivalvos rudistas están ampliamente representados entre las sucesiones de materiales carbonatados someros correspondientes al margen sur de la cuenca pirenaica durante el Cretácico superior y que hoy día afloran a lo largo del Pirineo meridional-central. Las faunas del Coniaciense superior/Santonense inferior al Maastrichtense son bastante bien conocidas y han sido objeto de diferentes estudios, pero no es así para las anteriores que, si se conocen, es principalmente por citas en algunos trabajos.

El estudio de diferentes afloramientos correspondientes al Cenomaniense, Turoniense superior y Coniaciense, alrededor de la cuenca de Tremp (zona de Sopeira y la Sierra de Sant Gervàs, Congost d'Erinyà, Hortonedà, anticlinal de Bóixols-Abella-Sant Corneli y sinclinal de Santa Fe, y Sierra del Montsec), ha proporcionado una abundante fauna de rudistas a partir de la cual se ha podido realizar un exhaustivo estudio paleontológico que comprende descripciones detalladas y actualizadas de los diferentes taxones representados, análisis de la variabilidad intraespecífica y distribución bioestratigráfica. En total se han reconocido 35 especies correspondientes a 15 géneros de 7 familias distintas.

La fauna de rudistas del Cenomaniense medio-superior está representada por *Caprina adversa*, *Ichthyosarcolithes triangularis*, *I. monocarinatus*, *I. tricarinatus*, *Durania blayaci*, *Eoradiolites* sp., *Sauvagesia tellensis* y *Sphaerulites foliaceus*. *Caprina adversa* también se registra desde el Cenomaniense inferior.

El Turoniense superior contiene una fauna formada por *Hippurites resectus*, *Pseudovaccinites inferus*, *P. petrocoriensis*, *P. praegiganteus*, *P. rousseli*, *Praeradiolites paillettei* y *Sphaerulites patera*. Algunas especies bien representadas en el Coniaciense se registran de forma puntual en algún afloramiento atribuido al Turoniense superior, entre ellas *Biradiolites canaliculatus*, *Hippurites incisus*, *Pseudovaccinites zurcheri* o *P. corbaricus?*. De la misma forma, *Pseudovaccinites petrocoriensis* y *P. corbaricus?* aún se reconocen en el Coniaciense inferior.

El Coniaciense inferior, medio y superior se distingue en diferentes localidades. Se reconocen *Bayleia* sp., *Hippurites incisus*, *H. socialis*, *Hippuritella* sp. 1, *Hippuritella* sp. 2, *P. corbaricus?*, *Pseudovaccinites giganteus*, *P. marticensis*, *P. petrocoriensis*, *P. zurcheri*, *Gyropleura?* sp. 1, *Gyropleura?* sp. 2, *Plagioptychus aguilloni*, *Plagioptychus* cf. *toucasii*, *Radiolites praegalloprovincialis*, *Radiolites* sp. 1, *Radiolites* sp. 2, *Biradiolites canaliculatus*, *Biradiolites* cf. *beaussetensis*, *Praeradiolites paillettei*, *Praeradiolites requieni* y *Sphaerulites* sp.

Algunas especies están representadas durante la mayor parte del Coniaciense, mientras que otras solamente de forma local. El momento de mayor diversidad taxonómica se produce en el Coniaciense superior, cuando se registran conjuntamente la mayoría de especies de esa edad.

CENOMANIAN-CONIACIAN (UPPER CRETACEOUS) RUDISTS (HIPPURITIDA, BIVALVIA) FROM THE SOUTH-CENTRAL PYRENEES. PALEONTOLOGY AND BIOSTRATIGRAPHY.

Luis Troya García

ABSTRACT

Rudist bivalves are widely represented among the successions of shallow carbonate materials corresponding to the southern margin of the Pyrenean basin during the Late Cretaceous and that emerge today along the South-central Pyrenees. The upper Coniacian/lower Santonian to Maastrichtian faunas are well known and have been the subject of several studies but it is not the case for the older ones, mainly known through appointments in some works.

The study of different outcrops of the Cenomanian, upper Turonian, and Coniacian around the Tremp basin (Sopeira area and the Sierra de Sant Gervàs, Congost d'Erinyà, Hortonedà, Bóixols-Abella-Sant Corneli anticline and Santa Fe syncline, and Sierra del Montsec), has provided an abundant rudists fauna on which it has been possible to perform an exhaustive paleontological study, comprising detailed and updated descriptions of the various taxa represented as well as an analysis of both their intraspecific variability and biostratigraphical distribution. In total, 35 species corresponding to 15 genera of 7 different families have been recognized.

The middle-upper Cenomanian rudists fauna is represented by *Caprina adversa*, *Ichthyosarcolithes triangularis*, *I. monocarinatus*, *I. tricarinatus*, *Durania blayaci*, *Eoradiolites* sp., *Sauvagesia tellensis* and *Sphaerulites foliaceus*. *Caprina adversa* also is recorded from the lower Cenomanian.

The upper Turonian contains a rudists fauna composed of *Hippurites resectus*, *Pseudovaccinites inferus*, *P. petrocoriensis*, *P. praegiganteus*, *P. rousseti*, *Praeradiolites paillettei* and *Sphaerulites patera*. Species well represented in the Coniacian as *Biradiolites canaliculatus*, *Hippurites incisus*, *Pseudovaccinites zurcheri* or *P. corbaricus?*, are recorded sporadically in some outcrops attributed to the upper Turonian. At the same time, *Pseudovaccinites petrocoriensis* and *P. corbaricus?* are still recorded in the lower Coniacian.

The lower, middle and upper Coniacian is identified in different locations. The following rudist taxa are recognized: *Bayleia* sp., *Hippurites incisus*, *H. socialis*, *Hippuritella* sp. 1, *Hippuritella* sp. 2, *P. corbaricus?*, *Pseudovaccinites giganteus*, *P. marticensis*, *P. petrocoriensis*, *P. zurcheri*, *Gyropleura?* sp. 1, *Gyropleura?* sp. 2, *Plagioptychus aguilloni*, *Plagioptychus* cf. *toucasi*, *Radiolites praegalloprovincialis*, *Radiolites* sp. 1, *Radiolites* sp. 2, *Biradiolites canaliculatus*, *Biradiolites* cf. *beaussetensis*, *Praeradiolites paillettei*, *Praeradiolites requieni* and *Sphaerulites* sp.

Some species are represented during most of the Coniacian, while other only locally. The time of greatest taxonomic diversity occurs in the upper Coniacian, when most of that age species are recorded together.

Agradecimientos

Mis agradecimientos en primer lugar son para el Dr. Jose Maria Pons por ofrecerme la oportunidad de realizar una tesis bajo su dirección, por su apoyo, por sus enseñanzas y especialmente por su paciencia. El camino ha sido largo pero ha valido la pena recorrerlo.

También una mención especial al Dr. Enric Vicens, de quien igualmente he tenido la oportunidad de aprender mucho y por toda la ayuda técnica prestada, y mis agradecimientos al resto de profesores de la Unitat de Paleontologia por estar siempre a disposición para lo que fuera necesario, y en particular a la Dra. Esmeralda Caus y el Dr. Ricard Martínez por tantos momentos agradables, divertidos y de buenas conversaciones que hemos tenido, científicas y otras.

Durante estos años son muchos los compañeros que he tenido el placer de conocer en la universidad y muchos los que se han convertido en amigos, muchas gracias a todos por tantos buenos momentos: Carme, Raquel V., Vicent, Sergi, Javier, Yolanda, Angélica, Marc, Albert, Ramón, Raquel R., Gerard, Maru, Lorenzo, Erzika y a tantos otros que me dejo.

A mis compañeros del Museu de Geologia, con quien tengo el placer de trabajar actualmente y en especial a los conservadores, Jaume Gallemí y Vicent Vicedo, por la oportunidad de poder hacer de la paleontología mi medio de vida y por toda la ayuda prestada siempre que ha sido necesaria.

A Elena y Jordi por su amistad y por acogerme en casa cada vez que he necesitado ir a hacer trabajo de campo, y a todos los geólogos, o no geólogos, que he tenido oportunidad de conocer por el Pallars.

A mi grupo de amigos, solamente decirles que ya está, no hace falta que volváis a preguntarme cómo va la tesis, por fin la he acabado! Gracias por vuestra preocupación.

A mi familia gracias por el apoyo y la paciencia, y especialmente a Carolina, ya que es la que más ha padecido que siempre tuviera que dedicar parte de mi tiempo a la tesis y sobre todo en esta recta final. Gracias además por la ayuda de última hora.

Esta investigación se ha financiado por una beca predoctoral de formación de investigadores propia de departamentos y por los proyectos BTE2003-03606, CGL2007-60054 y CGL2011-25581 de la Dirección General de Investigación Científica y Técnica. Ministerio de Educación y Ciencia

1. Introducción y objetivos.

Los rudistas (Orden Hippuritida Newell, 1965) son un grupo de bivalvos fósiles que habitaron y proliferaron en los ambientes marinos cálidos y someros de los márgenes del Tetis, desde el Jurásico superior hasta finales del Cretácico cuando se extinguen. Fueron importantes, junto a otros organismos también productores de conchas calcáreas, en la construcción de las plataformas carbonatadas marinas que se desarrollaron durante el Cretácico, constituyendo una destacada fuente de sedimentos e influyendo en la arquitectura de las facies y el desarrollo de la estratigrafía y la porosidad en las rocas (Kauffman & Sohl, 1974; Carbone & Sirna, 1981; Masse & Philip, 1981; Bilotte, 1985; Simo et al., 1993; Cestari & Sartorio, 1995; Sanders & Pons, 1999).

En los márgenes de la cuenca Pirenaica, en el extremo noroccidental del Tetis Mediterráneo, se extendían amplias plataformas carbonatadas y mixtas carbonático/siliciclásticas durante el Cretácico superior. La sucesión Cenomaniense-Coniaciense documenta grandes cambios paleoambientales globales en los océanos. El Cenomaniense está marcado por una tendencia transgresiva, desarrollando amplias plataformas someras sobre áreas previamente emergidas. En el intervalo Cenomaniense/Turonense, las condiciones para el desarrollo de carbonatos de aguas someras desaparecen como resultado de un aumento relativo del nivel del mar, extendiéndose la sedimentación pelágica y produciéndose una eutrofización de la plataforma (Philip, 1978; Hancock & Kauffman, 1979; Caus et al., 1997). Esta crisis tuvo efectos drásticos sobre las comunidades marinas de la plataforma, incluyendo rudistas y otros moluscos, corales o foraminíferos bentónicos, causando su desaparición abrupta, e incluso la extinción de algunos grupos (por ejemplo caprínidos e ichthyosarcólidos entre los rudistas). La formación de carbonatos de plataforma se reanuda de nuevo durante el Turonense superior, en relación con una bajada del nivel del mar y una mayor estabilidad tectónica, pero con una extensión de menor importancia que en el Cenomaniense, y a partir del Coniaciense se registra un mayor desarrollo de las plataformas y una restauración de la diversidad en la fauna bentónica (Masse & Philip, 1981).

Las vertientes Norte (Francia) y Sur (España) del Pirineo registran actualmente numerosas formaciones de rudistas correspondientes a los depósitos de las plataformas desarrolladas en el Cretácico superior. Las faunas de rudistas del Cenomaniense-Coniaciense en el Pirineo del Sur de Francia son bien conocidas y han sido ampliamente estudiadas tradicionalmente. Numerosos investigadores han llevado a cabo trabajos detallados de descripción y de distribución bioestratigráfica desde el siglo XIX; entre estos destacan algunos como los de d'Orbigny (1847-1851), Douvillé, Toucas (1903, 1904, 1907-1909), Sénesse (1937, 1939, 1946, 1952, 1956, 1957), Astre (1954, 1955, 1957), Philip & Bilotte (1983), Bilotte (1985) o Simonpietri (1999), entre otros. Por otro lado, si bien los rudistas del Cretácico superior del Pirineo meridional (central y oriental) también han recibido en general una merecida atención por su abundancia y distribución (por ejemplo: Vidal, 1874, 1878, 1921; Douvillé, 1895; Astre, 1932; Pons, 1977, 1982; Pascual et al., 1989; Caus et al., 1981; Gili, 1983; Vicens, 1984, 1992a, 1992b; Vicens et al., 1998, 2004; Lucena, 2014), se adolece de una falta de estudios paleontológicos detallados para las faunas por debajo del Coniaciense superior/Santoniense inferior, que mayoritariamente solo se conocen por citas en algunos trabajos.

En el Cenomaniense del Pirineo meridional-central se conoce la presencia de rudistas después de algunas citas. Souquet (1967) señala la presencia de *Caprina adversa* en la Sierra de Sant Gervàs y Pons (1982) reconoce *Sphaerulites foliaceus* en Sopeira. Algunos trabajos de estratigrafía secuencial citan también rudistas caprínidos en las calizas de la plataforma cenomaniense (Drzewiecki & Simó, 2000, 2002).

La presencia de rudistas en el Turoniense surpirenaico ha sido siempre motivo de controversia, ligada a la atribución al Turoniense o al Coniaciense de los primeros depósitos de plataforma somera que se desarrollan posteriormente a la transgresión del Cenomaniense/Turoniense, y debida a la ausencia en estos materiales de fósiles de utilidad bioestratigráfica que precisen su edad. Aun así, los estudios de estratigrafía secuencial sí que reconocen el desarrollo de calizas de plataforma en el Turoniense superior de la región. Vidal (1875, 1878) fue el primero en señalar rudistas en el Turoniense de la Sierra del Montsec. Otros autores como Dalloni (1930), Rosell (1967) o Souquet (1967), que citaron rudistas hippurítidos en las calizas del sinclinal de Santa Fe, discreparon en su atribución al Turoniense o al Coniaciense. Pons (1982) y

Pascual et al. (1989) reconocen una asociación característica del Turoniense superior en el primer nivel con rudistas del Cretácico superior de la Sierra del Montsec.

Las faunas de rudistas del Coniaciense, del mismo modo, son conocidas principalmente por citas en listados de especies en algunos trabajos de índole estratigráfica o bioestratigráfica (Caus et al., 1981; Pons, 1982; Pascual et al., 1989). Solamente algunos taxones de rudistas de esta edad son descritos con más detalle por Vidal (1878), Douvillé (1895), Pons (1977) o Vicens et al. (1998).

Los depósitos de plataforma del Cretácico superior del Pirineo meridional-central se encuentran intercalados en algunas áreas entre depósitos de cuenca y plataforma distal en los que se han reconocido biozonas estándar, basadas en la distribución de especies de ammonites, inocerámidos y foraminíferos planctónicos (Martínez, 1982; Gómez-Garrido, 1989; Gallemí et al., 2004).

A partir del estado actual de conocimiento, se ha planteado como objetivo el estudio paleontológico y bioestratigráfico de la fauna de rudistas de los afloramientos correspondientes a los pisos Cenomaniense, Turoniense y Coniaciense. Por un lado, se pretende aportar descripciones detalladas y actualizadas de las especies que se registran. La abundancia y preservación del material correspondiente a este intervalo de tiempo permite la realización de un estudio paleontológico descriptivo preciso de los diferentes taxones y de la variabilidad intraespecífica que muestran, contribuyendo así a mejorar su conocimiento. Algunas especies son conocidas poco más que por sus descripciones originales, que se muestran imprecisas o incompletas, por lo que requieren de una revisión sistemática basada en el conocimiento actual de los caracteres morfológicos. Por otro lado, se pretende integrar los taxones de rudistas identificados en el marco bioestratigráfico, litoestratigráfico y secuencial que se reconoce en la región, y contribuir así a mejorar la correlación con las áreas donde los rudistas no están acompañados por buenos marcadores de biozonas.

2. Geología y estratigrafía.

2.1. Marco geológico y antecedentes generales.

Los Pirineos son una cordillera orogénica alpina situada al norte de la Península Ibérica, entre Francia y España, que se extiende desde el Golfo de Vizcaya en el Oeste hasta el Mar Mediterráneo en el Este.

La historia geológica de los Pirineos se remonta al Pérmico, cuando la evolución global de la tectónica de placas posthercínica, individualizó la microplaca Ibérica, constituyendo el dominio Pirenaico su margen septentrional respecto al resto de la placa Eurasiática (Puigdefàbregas & Souquet, 1986). La tectónica extensiva actuó durante el Triásico y Jurásico, dando lugar a subcuencas sedimentarias. No es hasta el Cretácico inferior cuando la apertura del Océano Atlántico Norte varió la trayectoria de la placa Ibérica, provocando un desplazamiento hacia el este y dando lugar a una tectónica direccional siniestra transtensiva. Ya bien entrados en el ciclo del Cretácico superior, en el Santoniense superior, y comenzando por el Este, empezó una progresiva convergencia entre las placas Ibérica y Eurasiática que dio lugar al levantamiento de los Pirineos y la formación de mantos de cabalgamiento de dirección Norte-Sur, finalizando esta etapa en el Mioceno.

Durante el Cretácico superior la cuenca Pirenaica estaba constituida por un surco sedimentario estrecho que se abría hacia el Golfo de Vizcaya en dirección NW (Fig. 1), en cuyos márgenes se desarrollaron extensas plataformas carbonatadas y/o mixtas que fueron colonizadas por abundante y variada fauna, entre ella los rudistas. La cuenca estaba localizada aproximadamente entre 30° y 40° de latitud N (Owen, 1983) y el clima variaba entre subtropical a tropical y semiárido a árido (Nagtegaal, 1972). En aquel momento, los aportes sedimentarios que recibía la cuenca provenían tanto del Norte (Macizo Central Francés) como del Sur (Macizo del Ebro).

La orogenia desarrolló en la vertiente sur de los Pirineos una estructura formada por tres láminas cabalgantes progresivamente más delgadas hacia el sur, las láminas de Bóixols, Montsec y Sierras Marginales, conocida como Unidad Surpirenaica Central (Seguret, 1972), o mantos superiores del Pirineo (Muñoz et al., 1986). Los

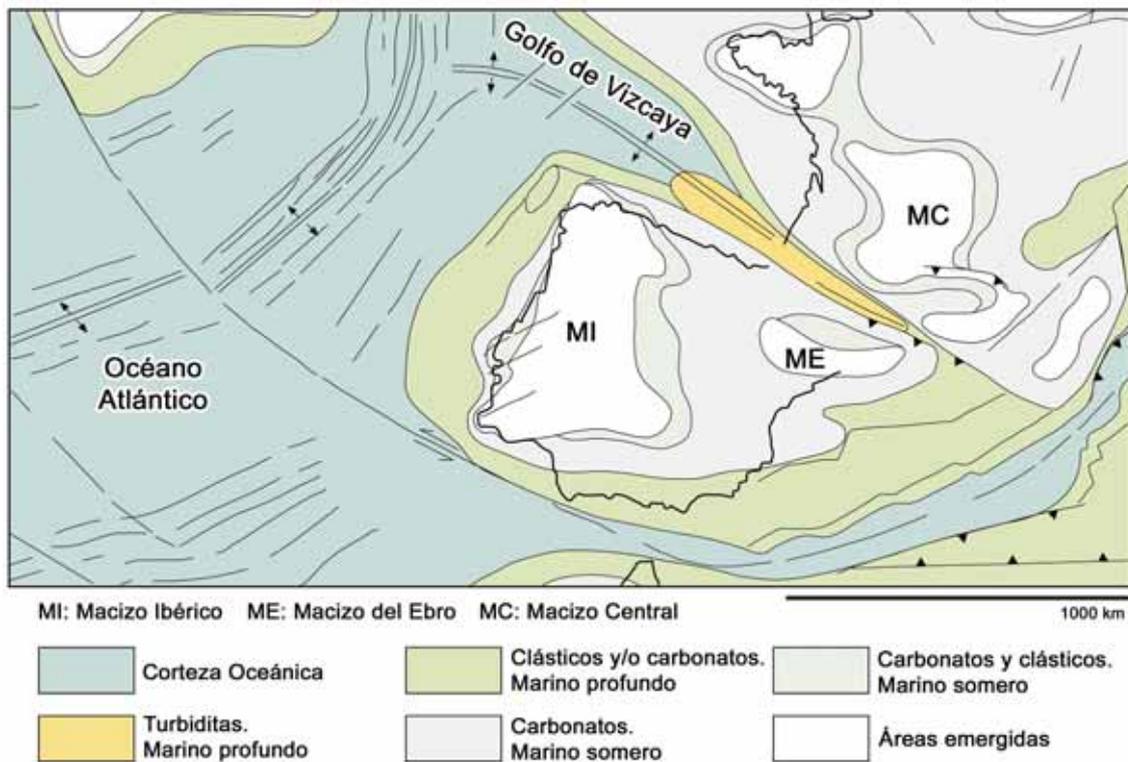


Fig. 1. Mapa paleogeográfico del suroeste de Europa durante el Turoniense-Campaniense. Modificado y simplificado de Ziegler (1988).

afloramientos con rudistas del Cenomaniense-Coniaciense que constituyen el objeto de este estudio se sitúan en las láminas de Bóixols y del Montsec (Fig. 2).

La geología de la región surpirenaica ha sido objeto de numerosos estudios desde el siglo XIX. En una primera etapa destacan algunos como los de Vidal (1878), Dalloni (1910, 1930), Misch (1934) o Almela & Ríos (1947), trabajos generalistas que abordaban cuestiones tanto paleontológicas, como estratigráficas o tectónicas. Los trabajos de Rosell (1967) y Souquet (1967) constituyeron un cambio en la visión y el estudio de la geología, aplicando una estratigrafía de más detalle e incorporando la micropaleontología en las dataciones. Las siguientes investigaciones llevadas a cabo, como las de Mey et al. (1968), Garrido-Mejías y Ríos (1972), Nagtegaal (1972), Seguret (1972), Garrido-Mejías (1973) y Muñoz (1985), entre otros, contribuyeron a establecer las bases del conocimiento actual de la estratigrafía y la tectónica regional, y sirvieron como punto de partida de numerosos estudios posteriores. Contemporáneamente, diferentes trabajos paleontológicos, particularmente del Cretácico, han ido completando el conocimiento de la bioestratigrafía surpirenaica (ver por ejemplo Pons & Caus, 1996 para más detalles).

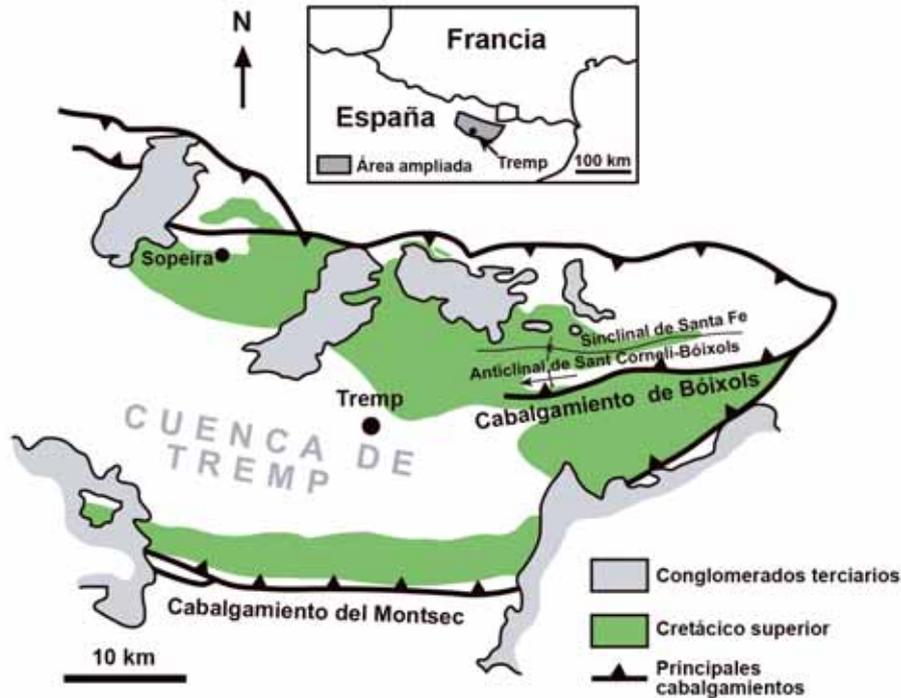


Fig. 2. Esquema geológico simplificado de la cuenca de Tremp en los Pirineos sur-centrales de la provincia de Lleida, mostrando la distribución de los afloramientos del Cretácico superior así como las principales características estructurales. Modificado de Drzewiecki & Simó (2000).

La paleontología de los rudistas, grupo bien representado y ampliamente distribuido a lo largo del Cretácico de la región surpirenaica, también ha sido el objetivo particular de otros tantos trabajos de investigación. Los primeros se deben a Vidal (1874, 1878 y 1921) y Douvillé (1895), en los que se describieron numerosas nuevas especies o sirvieron para ampliar el conocimiento de otras que ya se conocían. Pons (1977) describió los principales yacimientos con rudistas del Cretácico superior, integrando la paleontología de este grupo en la correlación estratigráfica de diferentes áreas y estableciendo por primera vez una serie de biozonas entre el Coniaciense/Santoniense y el Maastrichtiense inferior. Posteriores trabajos, como los de Pons (1982), Gili (1983), Pascual et al. (1989), Vicens (1992a), entre muchos otros, han contribuido al conocimiento de la distribución de los rudistas, su sistemática y otros aspectos geológicos o paleoecológicos relacionados con los ambientes en los que vivieron y que hoy en día se muestran en los afloramientos.

Del mismo modo, la geología del Pirineo meridional-central ha sido objeto de estudios que se han basado en el reconocimiento de la estratigrafía secuencial (por ejemplo: Souquet, 1984; Simó, 1985, 1986, 1993; Puigdefàbregas y Souquet, 1986;

Caus et al., 1993; Drzewiecki & Simó, 1997; Ardèvol et al., 2000; Booler & Tucker, 2002). Los resultados han permitido conocer la geometría y evolución de las plataformas que se desarrollaron en la cuenca Pirenaica en respuesta a la tectónica, las fluctuaciones relativas en el nivel del mar y los cambios en el espacio de acomodación, llegando a distinguir las diferentes secuencias deposicionales del Cretácico superior, cada una de ellas comprendiendo depósitos de plataforma carbonatada o mixta (con carbonatos y siliciclásticos), talud y cuenca profunda y separadas por periodos de exposición o no deposición. El número de secuencias deposicionales de 3r orden reconocidas ha ido variando y creciendo en el tiempo a medida que aumentaba el grado de conocimiento y se hacían estudios más detallados, llegándose a identificar actualmente hasta 9 secuencias deposicionales entre el Cenomaniense y el Campaniense medio (Fig. 3) (Booler & Tucker, 2002), y hasta otras 4, aunque variables entre diferentes trabajos, entre el Campaniense medio y el Maastrichtiense superior (Ardèvol et al., 2000).

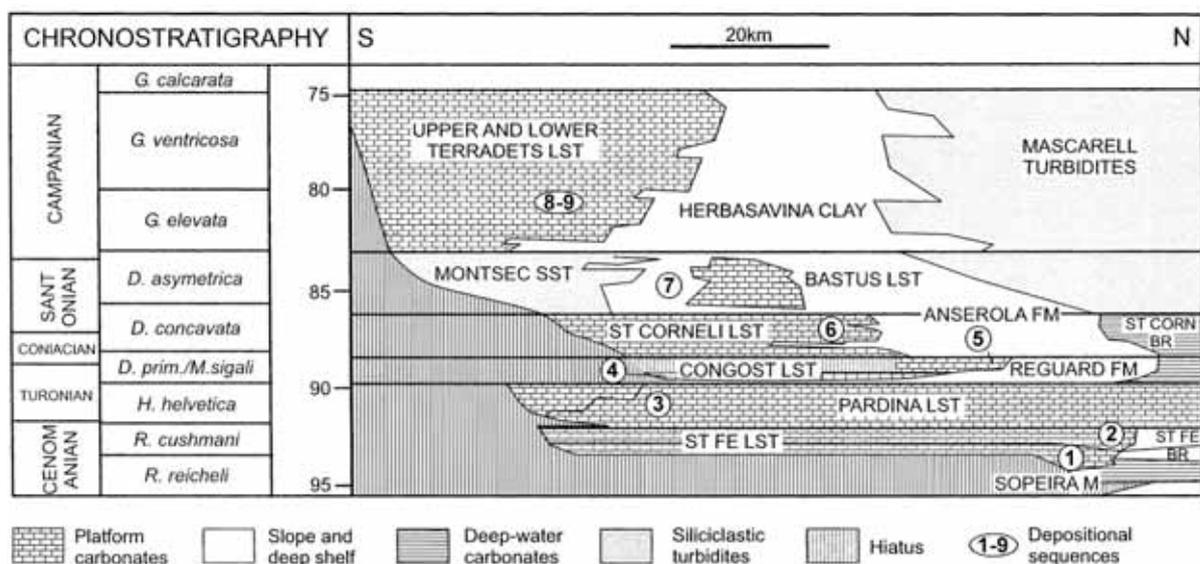


Fig. 3. Marco cronoestratigráfico del Cenomaniense al Campaniense en la región de Tremp, con las secuencias deposicionales que se reconocen. Figura modificada de Booler & Tucker (2002), a su vez modificada de Simó (1993), con la información de Drzewiecki & Simó (1997) y Booler & Tucker (2002) añadida.

2.2. Localidades estudiadas.

Las localidades estudiadas se localizan en las láminas cabalgantes de Bóixols y Montsec de la Unidad Surpirenaica Central, alrededor de la conocida como Cuenca de Tremp (Provincia de Lleida, España) (Fig. 4). Los materiales del Cretácico superior están bien expuestos en el Sur, Este y Norte, pero cubiertos en la parte central y Oeste por sedimentos del Terciario. A continuación se describen las localidades siguiendo un orden de Oeste a Este, comenzando por el Norte y finalizando con los afloramientos del Sur, en la Sierra del Montsec.



Fig. 4. Situación geográfica de las localidades estudiadas alrededor de la Cuenca de Tremp. Modificado del mapa de relieve de Google Maps.

Las principales unidades litoestratigráficas que se reconocen en la región fueron definidas por Mey et al. (1968) y posteriormente ampliadas por Gallemí et al. (1982, 1983), o modificadas por otros autores. Algunas de estas unidades están distribuidas por toda la región, mientras que otras son más locales, equivalentes laterales entre algunas de ellas en correspondencia a diferentes facies de una misma plataforma-cuenca. En cada una de las localidades se detallan las diferentes unidades reconocidas.

Entre las diferentes secuencias deposicionales que se han descrito para la región, los afloramientos con rudistas que se tratan en este trabajo corresponden a materiales pertenecientes a las 6 primeras secuencias deposicionales (Fig. 3):

- *Secuencia 1* (Santa Fe-1): Cenomaniense inferior-superior.
- *Secuencias 2 y 3* (Santa Fe-2 y Pardina): interpretadas como una única secuencia por Soriano (1992), Simó (1993) y Caus et al. (1993), posteriormente diferenciada en 2 por Drzewiecki & Simó (1997). Cenomaniense superior y Cenomaniense superior-Turonense medio, respectivamente.
- *Secuencias 4 y 5* (Congost-A y B): Considerada inicialmente como una misma secuencia (Simó, 1993; Drzewiecki & Simó, 2002); Booler & Tucker (2002) proponen diferenciarla en 2, Congost-A (área de Sant Corneli-Santa Fe) y Congost-B (Congost d'Erinyà). Turonense superior-Coniacense medio.
- *Secuencia 6* (Sant Corneli): Coniacense medio-Santonense inferior.

La secuencia 3, correspondiente a la Fm. Pardina (Cenomaniense superior-Turonense medio), no contiene fauna de rudistas.

2.2.1. Sierra de Sant Gervàs y Sopeira.

La Sierra de Sant Gervàs se sitúa en el NO de la comarca del Pallars Jussà y forma una franja elevada que se extiende de oeste a este a lo largo de unos 5 kms. Junto a la terminación occidental de la Sierra se encuentra el municipio Oscense de Sopeira, cruzado por el río Noguera Ribagorçana (Fig. 5).

La Sierra de Sant Gervàs y Sopeira forman un área estructuralmente muy deformada que constituye un excelente afloramiento de una zona transicional de margen de plataforma (Sierra de Sant Gervàs) y talud-cuenca (Sopeira) en el Cenomaniense. Tectónicamente, su ubicación corresponde a la lámina cabalgante de Bóixols. La Sierra de Sant Gervàs está formada por el flanco norte inverso de un sinclinal O-E tumbado hacia el Sur. De este modo, la serie del Cretácico superior (Cenomaniense-Campanense) que aflora en la vertiente sur de la sierra se muestra invertida y buzando hacia el Norte; las calizas del Cenomaniense coronan la sierra (Fig. 6A), discordantes con la unidad estratigráfica superior por un pequeño cabalgamiento, mientras que hacia su base los materiales son progresivamente más

modernos. En Sopeira, la serie del Cretácico (Albiense-Santoniense) aflora de E a O y está fuertemente inclinada hacia el Sur (Fig. 6B, C); niveles con materiales más competentes forman dos resaltes característicos a norte y sur del municipio y entre este y la Sierra de Sant Gervàs, el Roc de Sant Cugat y la Cinglera dels Feixans, alojando una pequeña depresión entre ambos relieves.

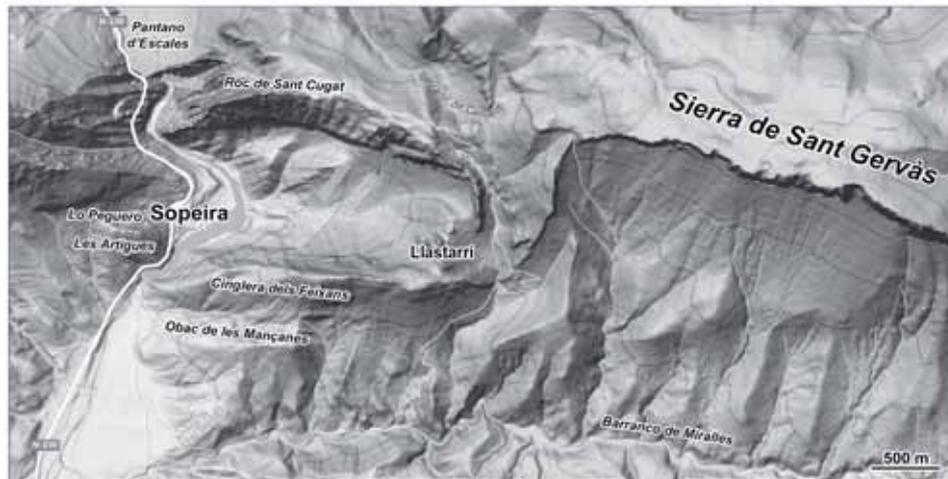


Fig. 5. Mapa geográfico del área de Sopeira y la Sierra de Sant Gervàs. Modificado del mapa de relieve de Google Maps.

Unidades litoestratigráficas

Las principales unidades litoestratigráficas que se reconocen en el Cenomaniense, y sus características, son las siguientes:

Formación Sopeira (Mey et al., 1968). Unidad compuesta por una alternancia de margas y margocalizas nodulosas que alcanza un espesor de 350 m. El límite inferior se establece en la base de una secuencia nodulosa en la que margas y margocalizas dominan sobre las calizas masivas bioclásticas de la infrayacente Formación Aulet (Albiense superior-Cenomaniense inferior). Caus et al. (1993) diferencian tres unidades en la Fm. Sopeira. Una primera, de 130 m de potencia, con margas y margocalizas alternadas con calizas nodulares, con foraminíferos bentónicos presentes y en la que se reconoce una asociación de foraminíferos planctónicos de la Zona de *Rotalipora brotzeni* (Cenomaniense inferior). Una segunda unidad, de 71 m, con margas masivas y en menor medida capas de calizas ricas en glauconita y con ammonoideos muy frecuentes, en la que se continua reconociendo la Zona de *Rotalipora brotzeni*. La asociación de ammonoideos corresponde a la Zona de

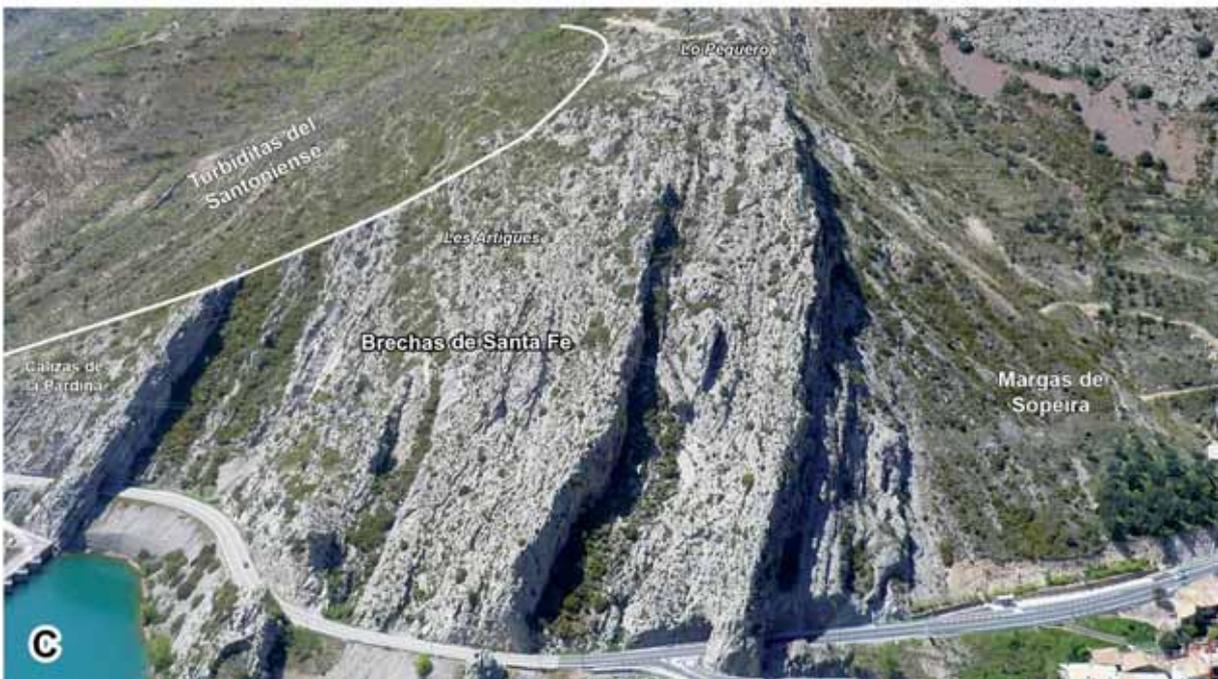


Fig. 6. Fotografías de afloramientos del área de la Sierra de Sant Gervàs y Sopeira. □A. Vista hacia el Este de las calizas del margen de plataforma cenomaniense (calizas de Santa Fe) de la cima de la Sierra de Sant Gervàs en su parte occidental. □B-C. Vistas hacia el Este y Oeste, respectivamente, mostrando los sedimentos de talud y cuenca cenomanienses que afloran en Sopeira.

Mantelliceras mantelli (Cenomaniense inferior) (Martínez, 1982). La tercera unidad, de 146 m de potencia, consiste en una sucesión de calizas y margocalizas con intervalos margosos que decrecen hacia el techo de la formación; se reconoce una asociación de foraminíferos planctónicos que corresponde a la parte inferior de la Zona de *Rotalipora cushmani* y una asociación de ammonoideos de la Zona de *Acanthoceras rothomagense* (Cenomaniense medio). Se interpreta como una sucesión de facies de cuenca que se profundiza en la parte inferior y se someriza en la superior. Esta formación se reconoce en la zona de Sopeira, pero no así en la Sierra de Sant Gervàs.

Calizas de Santa Fe (Parte inferior de la Fm. Santa Fe de Mey et al., 1968). Unidad competente de calizas ricas en foraminíferos bentónicos (principalmente *Praealveolina*) que se extiende desde la Sierra de Sant Gervàs hacia el Este y el Sur. Sus facies varían geográficamente, correspondiendo a una plataforma interna en el Este y en el Sur, aflorando en el anticlinal de Bóixols y sinclinal de Santa Fe, y en la Sierra del Montsec, respectivamente, a una plataforma media en el Norte, en el valle del río Flamicell, y a facies de margen de plataforma en la Sierra de Sant Gervàs, donde son característicos los biostromas de rudistas. Se distinguen en la unidad dos ciclos, separados por un periodo de exposición que se reconoce en la plataforma interna y el margen de plataforma (Caus et al., 1993; Drzewiecki & Simó, 1997). Se interpretada como una plataforma somera carbonatada depositada durante el Cenomaniense medio-superior (Caus et al., 1997).

Brechas de Santa Fe. Término introducido por Simó (1986), equivale a la parte inferior de la Fm. Santa Fe de Mey et al. (1968) en la zona de Sopeira. Esta unidad litoestratigráfica corresponde a facies de talud que contienen bloques de sedimentos cementados derivados de la plataforma y fauna de rudistas resedimentada del margen de la plataforma, mezclados con sedimentos de talud y cuenca. Se diferencia una unidad inferior y una superior, equivalentes a los dos ciclos que se reconocen en la plataforma. La asociación de foraminíferos corresponde a la Zona de *Rotalipora cushmani*. Kennedy & Bilotte (2014) describen una fauna de ammonoideos que permite reconocer el Cenomaniense medio a la parte inferior del Cenomaniense superior, en la unidad inferior de brechas, y la parte inferior del Cenomaniense superior en la unidad superior (Zona de *Calycoceras (Proeucalycoceras) guerangeri*).

Formación Pardina (Caus et al., 1993; equivalente a las *Calizas con Phitonella* de Souquet (1967) y a la parte superior de la Fm. Santa Fe de Mey et al. (1968)). Unidad de calizas grises masivas ricas en calcisferas, con foraminíferos planctónicos correspondientes a las zonas de *Rotalipora cushmani*-*Marginotruncana schneegansi* en la zona de Sopeira (Cenomaniense superior-Turonense medio) (Caus et al., 1993) y a las zonas de *Helvetoglobotruncana helvetica*-*Marginotruncana schneegansi* (Turonense medio) en zonas internas de la plataforma (Sierra del Montsec y anticlinal de Bóixols) (Caus et al., 2013). Esta unidad yace concordante sobre las brechas de Santa Fe y discordante sobre las calizas de Santa Fe, donde el límite entre las dos unidades está marcado por un hiato sedimentario. En Sopeira se reconoce un nivel con chert nodular cerca de la base de la formación. Se interpreta como facies de rampa y plataforma profunda.

Interpretación deposicional y secuencias reconocidas

La cuenca de Sopeira era durante el Cretácico una pequeña cuenca extensional con un registro continuo de sedimentos desde el Albiense superior hasta el Santoniense (Caus et al., 1997). La sedimentación de las Margas de Sopeira recoge un episodio de profundización en la cuenca durante el Cenomaniense inferior, que resultó en la inundación de una extensa área donde se sedimentó una plataforma somera (calizas de Santa Fe) durante el Cenomaniense medio y superior. Una caída relativa del nivel del mar durante este último intervalo, dio lugar a una interrupción en la sedimentación de la plataforma y a una superficie de exposición subaérea. Bajo el margen de la plataforma (Sierra de Sant Gervàs), donde se habían desarrollado biostromas de rudistas y corales, una falla sinsedimentaria creó un relieve deposicional escalonado que dio lugar a la deposición de facies de talud (Sopeira), conteniendo brechas derivadas del margen de la plataforma (Drzewiecki & Simó, 2000) (Fig. 7). Durante el intervalo del Cenomaniense-Turonense una fuerte transgresión marina profundizó y eutrofizó la plataforma, causando la extinción de la fauna productora de carbonatos, incluyendo rudistas y foraminíferos bentónicos, y la deposición de sedimentos pelágicos condensados (calizas de la Pardina).

Los estudios de estratigrafía secuencial llevados a cabo por Drzewiecki & Simó (1997, 2000, 2002) (Fig. 8) han permitido diferenciar 2 secuencias deposicionales en el desarrollo de la plataforma-talud-cuenca Cenomaniense. Una primera secuencia

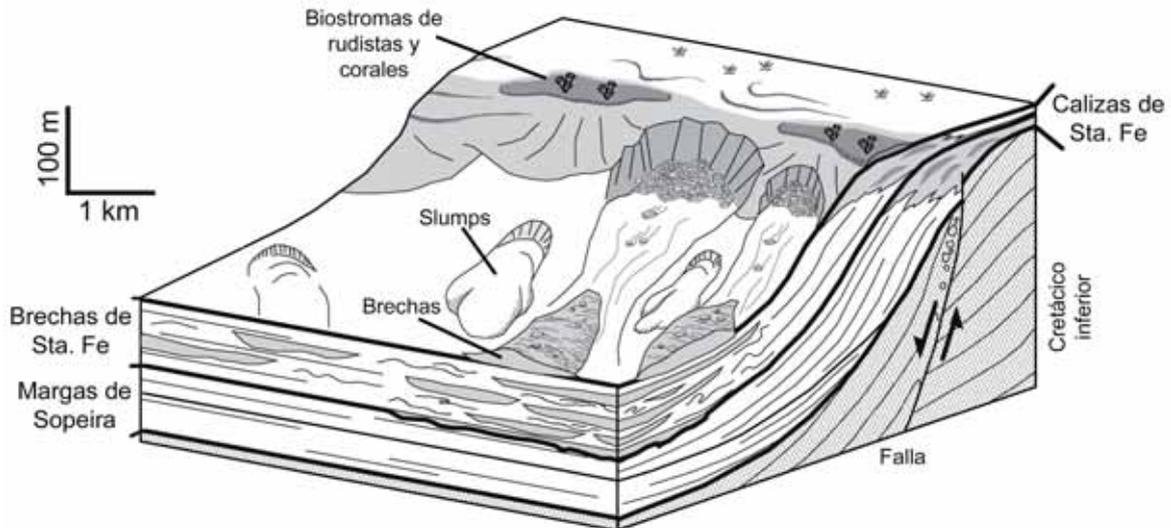


Fig. 7. Diagrama interpretativo mostrando el modelo deposicional de las calizas de margen de plataforma (Sierra de Sant Gervàs) y las brechas de talud (Sopeira) durante el Cenomaniense. Modificado de Drzewiecki & Simó (2002).

(Cenomaniense inferior-superior) comprende las Margas de Sopeira y la parte inferior de las calizas y brechas de Santa Fe. Una segunda secuencia (Cenomaniense superior) está compuesta por la parte superior de las calizas y brechas de Santa Fe. La tercera secuencia corresponde a la sedimentación pelágica de las calizas de la Pardina. En el registro sedimentario de la zona de Sopeira se reconocen otras 3 secuencias más por encima de las anteriores. La cuarta y quinta están sólo representadas localmente. La secuencia 6 (Coniaciense superior-Santonense) contiene brechas en su base, cuya composición sugiere que los clastos son derivados de la erosión de los márgenes de plataforma exhumados de las dos primeras secuencias (Drzewiecki y Simó, 2002).

Fauna reconocida

Los afloramientos, en la base de la secuencia deposicional 1 (Norte de Llastarri), en las facies de margen de plataforma (Sierra de Sant Gervàs) y en las facies de talud (Sopeira) de las secuencias deposicionales 1 y 2, así como de las brechas resedimentadas en la base de la secuencia 6, han proporcionado abundante fauna de rudistas. La Fig. 5 muestra la posición de los afloramientos. Se han reconocido taxones de las familias Caprinidae, Ichthyosarcolitidae y Radiolitidae (Anexo A, tabla A1).

Al Norte del pueblo abandonado de Llastarri (Fig. 5), en la base de la Fm. Sopeira (Cenomaniense inferior), se distinguen localmente varios cuerpos

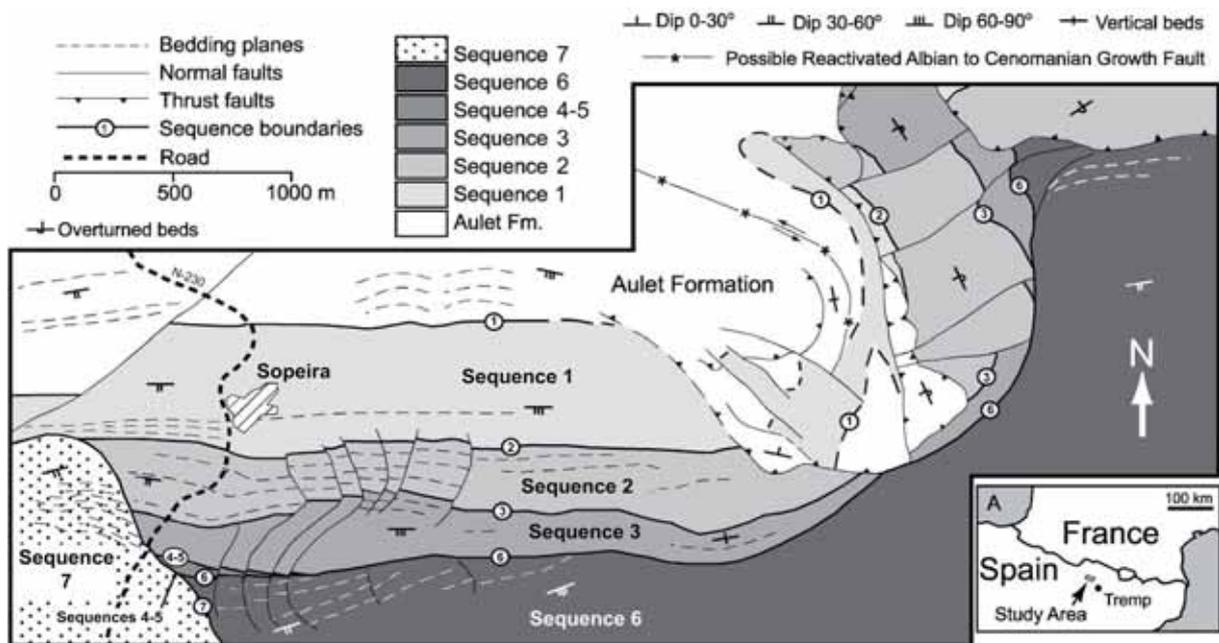


Fig. 8. Mapa geológico esquemático con las secuencias deposicionales que se reconocen en el área de Sopeira. Modificado de Drzewiecki & Simó (2002). La numeración de las secuencias se ha adaptado a la información de Booler & Tucker (2002).

sigmoidales de margocalizas nosulosas, progradantes hacia el Oeste y con poca continuidad lateral, formando una secuencia retrogradante (Fig. 9A, B). Entre los materiales, son muy frecuentes las conchas de *Caprina adversa* (Fig. 9C, D), así como foraminíferos orbitolínidos.

En la unidad de calizas de Santa Fe de la Sierra de Sant Gervàs (Cenomaniense medio-superior) se han reconocido: *Caprina adversa*, *Durania blayaci*, cf. *Eoradiolites*, *Ichthyosarcolites tricarinatus*, *Ichthyosarcolites monocarinatus* e *Ichthyosarcolites* sp.

En la unidad superior de brechas de la Fm. Santa Fe (Cinglera dels Feixans, Lo Peguero, Les Artigues y entre Llastarri y Sant Gervàs) (Fig. 10A, B), se han identificado rudistas principalmente incluidos en clastos cementados y en menor medida algunos ejemplares sueltos entre el material más margoso. Se han reconocido: *Caprina adversa*, *Durania blayaci*, *Eoradiolites* sp., *Sauvagesia tellensis*, *Sphaerulites foliaceus*, *Ichthyosarcolites monocarinatus*, *I. triangularis?*, *I. tricarinatus* e *Ichthyosarcolites* sp. Además de los rudistas, también se han reconocido algunos equinoideos: *Crassiholaster subglobosus* (Leske, 1778), *Holaster trecensis* Leymerie, 1842 y *Epiaster* sp. Un nivel inmediatamente por encima del último paquete de brechas en la Cinglera dels Feixans, previamente a las calizas de La Pardina, ha



Fig. 9. Fotografías del afloramiento al Norte de Llastarri, en la base de la Fm. Sopeira. □A. Vista general del afloramiento. □B. Detalle de las margocalizas nodulosas. □C-D. *Caprina adversa*, valva izquierda en relieve y en sección natural en la roca, respectivamente.

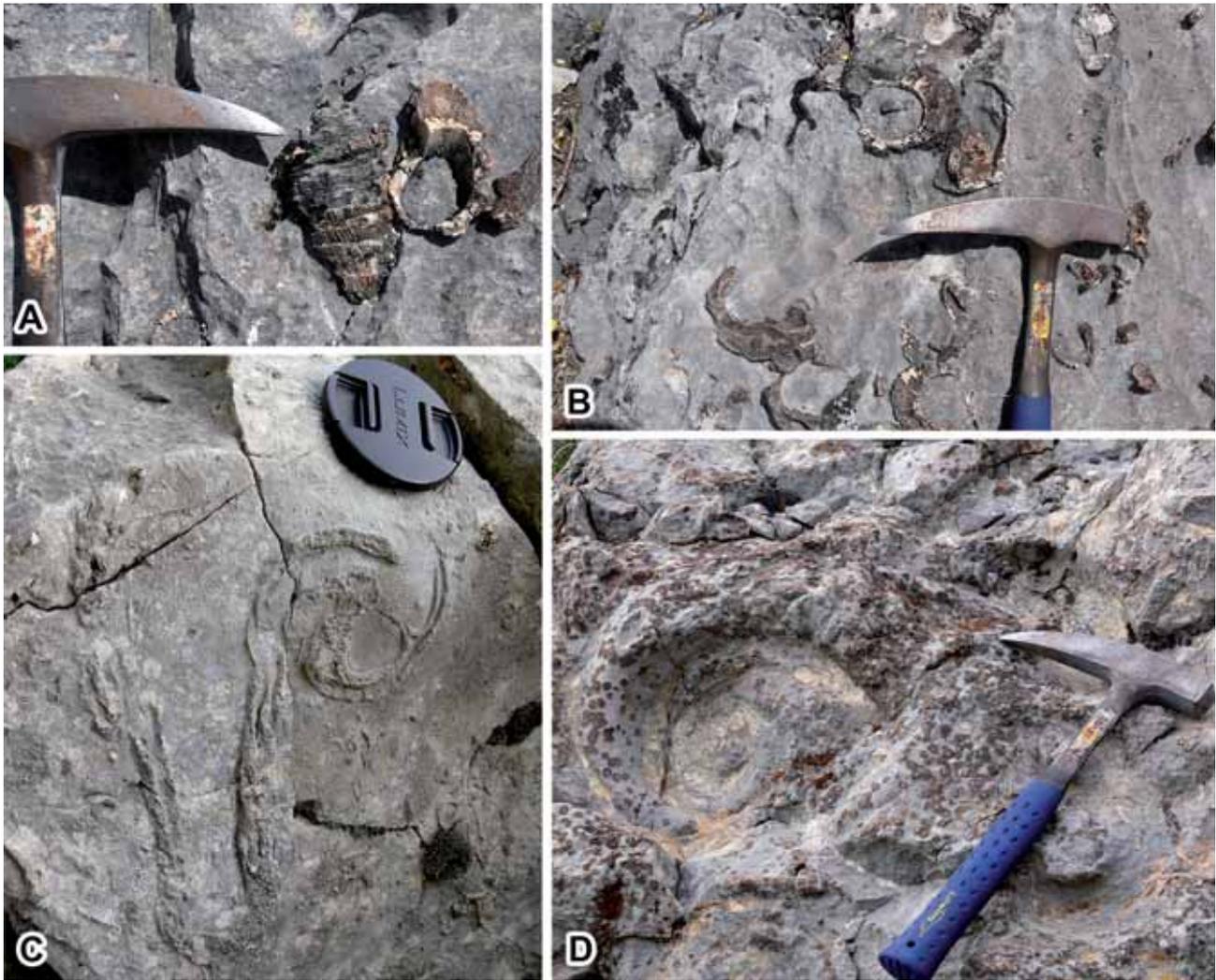


Fig. 10. Fotografías de rudistas en los afloramientos de Sopeira. □A-B. Radiolítidos de la Brecha de Santa Fe en la Cinglera dels Feixans. □C-D. *Caprina adversa* en las brechas del Coniaciense, Obac de les Mançanes; sección longitudinal cortando las dos valvas y valva izquierda de grandes dimensiones en relieve sobre la superficie de la roca, respectivamente.

proporcionado diversos ammonoideos que se han identificado como *Eucalycoceras pentagonum* (Jukes-Browne, 1896) y *Thomelites sornayi* (Thomel, 1966), las mismas especies descritas por Kennedy & Bilotte (2014) en esta unidad, pero por debajo del último nivel de brechas.

Entre los materiales del Coniaciense de la base de la secuencia 6, un nivel de brechas que aflora en el Obac de les Mançanes contiene fragmentos de roca del margen de la plataforma cenomaniense con abundante fauna de rudistas. Se han reconocido principalmente conchas de *Caprina adversa* (Fig. 10C, D) y en menor medida *Ichthyosarcollites monocarinatus*, *I. triangularis* e *Ichthyosarcollites* sp.

Entre los radiolítidos recogidos en los diferentes afloramientos, numerosos ejemplares corresponden a fragmentos de conchas que no se corresponden con ninguna de las especies identificadas, pero no se han podido determinar ni a nivel de género al no observarse las características diagnósticas suficientes.

2.2.2. El Congost d'Erinyà y Norte de Espluga de Serra.

Estas dos localidades están relacionadas por sus yacimientos de rudistas; la primera con afloramientos in situ y la segunda con la misma fauna, pero resedimentada.

2.2.2.1. El Congost d'Erinyà.

Al norte de La Pobla de Segur, siguiendo la carretera N-260 en dirección a Pont de Suert (Fig. 4), la erosión de los conglomerados oligocenos de la Formación Collegats (Mey et al., 1968) por parte del río Flamicell deja al descubierto parte de la serie estratigráfica del Cretácico. Cerca del pueblo de Erinyà, el río corta un potente paquete de calizas formando un estrecho desfiladero que recibe el nombre de Congost d'Erinyà. Esta unidad corresponde a la Formación Congost (Mey et al., 1968) y su erosión deja al descubierto una sección de margen de plataforma (Fig. 11) que muestra un arrecife coralino y sus depósitos asociados (Nagtegaal, 1972), hacia el techo del cual se desarrollan una serie de niveles con fauna de rudistas.



Fig. 11. Vista panorámica, hacia el suroeste, del afloramiento del margen de plataforma de la Fm. Congost en el Congost d'Erinyà.

Unidades litoestratigráficas

Las unidades litoestratigráficas del Cretácico superior que se reconocen en el valle del río Flamicell (Fig. 12), de norte a sur y de más antiguas a más modernas son las siguientes:

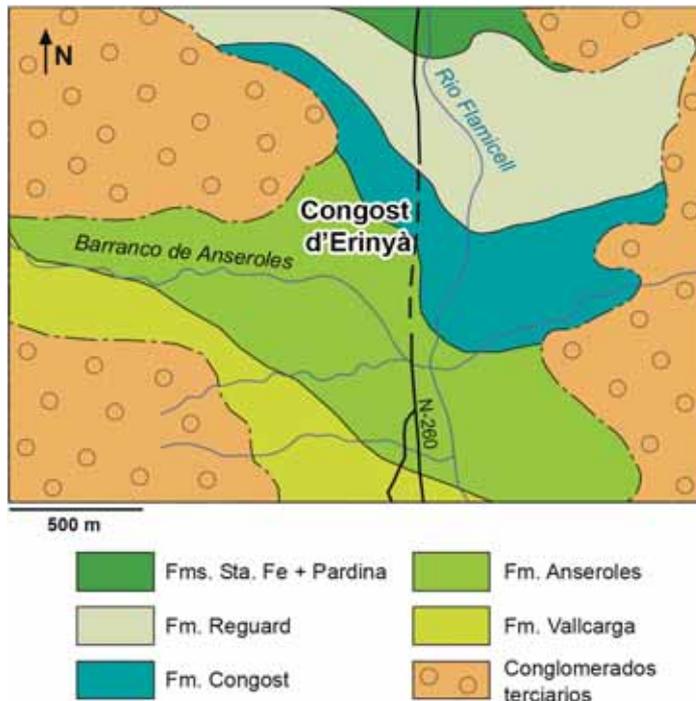


Fig. 12. Mapa geológico del valle del río Flamicell con las unidades litoestratigráficas que se distinguen. Modificado del Mapa geològic comarcal de Catalunya, nº 25 Pallars Jussà, 1:50000, del Institut Cartogràfic i Geològic de Catalunya.

interna (Sierra del Montsec) (Caus et al., 1993). La segunda unidad, discordante por un hiato sedimentario, está formada por calizas masivas y de color gris claro con foraminíferos planctónicos de las Zonas de *Helvetoglobotruncana helvética-Marginotruncana schneegansi* (Turonense inferior-medio).

Formación Reguard (Mey et al., 1968). Secuencia de 240 m de margas y margocalizas con fauna pelágica, en la que a partir de los foraminíferos planctónicos se reconoce la Zona de *Marginotruncana schneegansi* (Turonense medio-superior) (Gómez-Garrido, 1981). Hacia el techo la formación se vuelve más caliza y pasa gradualmente a la unidad superior. Corresponde a ambiente de rampa externa bajo la zona fótica (Caus et al., 2013).

Calizas de Santa Fe y Fm. Pardina. Estas dos unidades muestran las facies equivalentes laterales, en la plataforma media, de las que se han descrito en el área de la Sierra de Sant Gervàs y Sopeira. El espesor de ambas es aquí más reducido, con unos 42 m en conjunto (Caus et al., 1981). La primera está constituida por margocalizas nodulosas con alveolínidos, pero no se diferencian los dos intervalos como en el margen de plataforma (Sierra de Sant Gervàs) o en la plataforma

Formación Congost (Mey et al., 1968). Unidad compleja de calizas de más de 300 m de potencia que consiste en un arrecife de coral y sus depósitos asociados. Sus características están estudiadas con detalle por Nagtegaal (1972) y Booler & Tucker (2002). En la formación se diferencian tres unidades. Una primera, con depósitos cíclicos nerítico-someros y de barrera bien estratificados; una segunda unidad que consiste en una serie de construcciones masivas de coral, progradantes hacia la cuenca (al norte) y las facies asociadas (back-reef, fore-reef); una tercera unidad está formada por una secuencia bien estratificada, de niveles regresivos con rudistas y corales alternados por otros transgresivos, más competentes, interpretados respectivamente como facies de lagoon y de barrera. En el techo de la formación se reconocen estructuras de paleokarst que indican un periodo de exposición subaérea previo a la deposición de la siguiente formación. Coniaciense inferior.

Formación Anseroles (Mey et al., 1968). Margocalizas nodulosas y margas, con abundante fauna de equinoideos (conocidas como Margas con *Micraster*), con una potencia de unos 250 m. El alto contenido en glauconita es característico. Coniaciense medio-Santoniense medio.

Formación Vallcarga (Mey et al., 1968), *Miembro Mascarell*. Unidad muy potente; su miembro inferior (de tres), el Mb. Mascarell, tiene más de 1000 m de espesor y está constituido por turbiditas. Santoniense superior-Campaniense.

Descripción del afloramiento del Congost d'Erinyà-barranco de Anseroles y fauna reconocida

En la unidad superior con rudistas del afloramiento de la Fm. Congost solamente son fácilmente accesibles los últimos 26 m (de alrededor de 40 m de espesor de la unidad). La sección (Fig. 13) comprende una serie de niveles regresivos que contienen abundante fauna constituida principalmente por colonias de corales amplias y de poca altura (entre los que se han identificado *Synastraea* sp. y *Phyllocaeniopsis* sp.) y rudistas (principalmente hippurítidos), generalmente en posición de vida, envueltos por una matriz de textura wackestone. Estos niveles se intercalan con otros menos potentes pero con un mayor resalte, de textura grainstone, formados por fragmentos bioclásticos y abundantes foraminíferos miliólidos. Hacia el techo son frecuentes los braquiópodos rinconélidos y se distinguen fisuras rellenas de

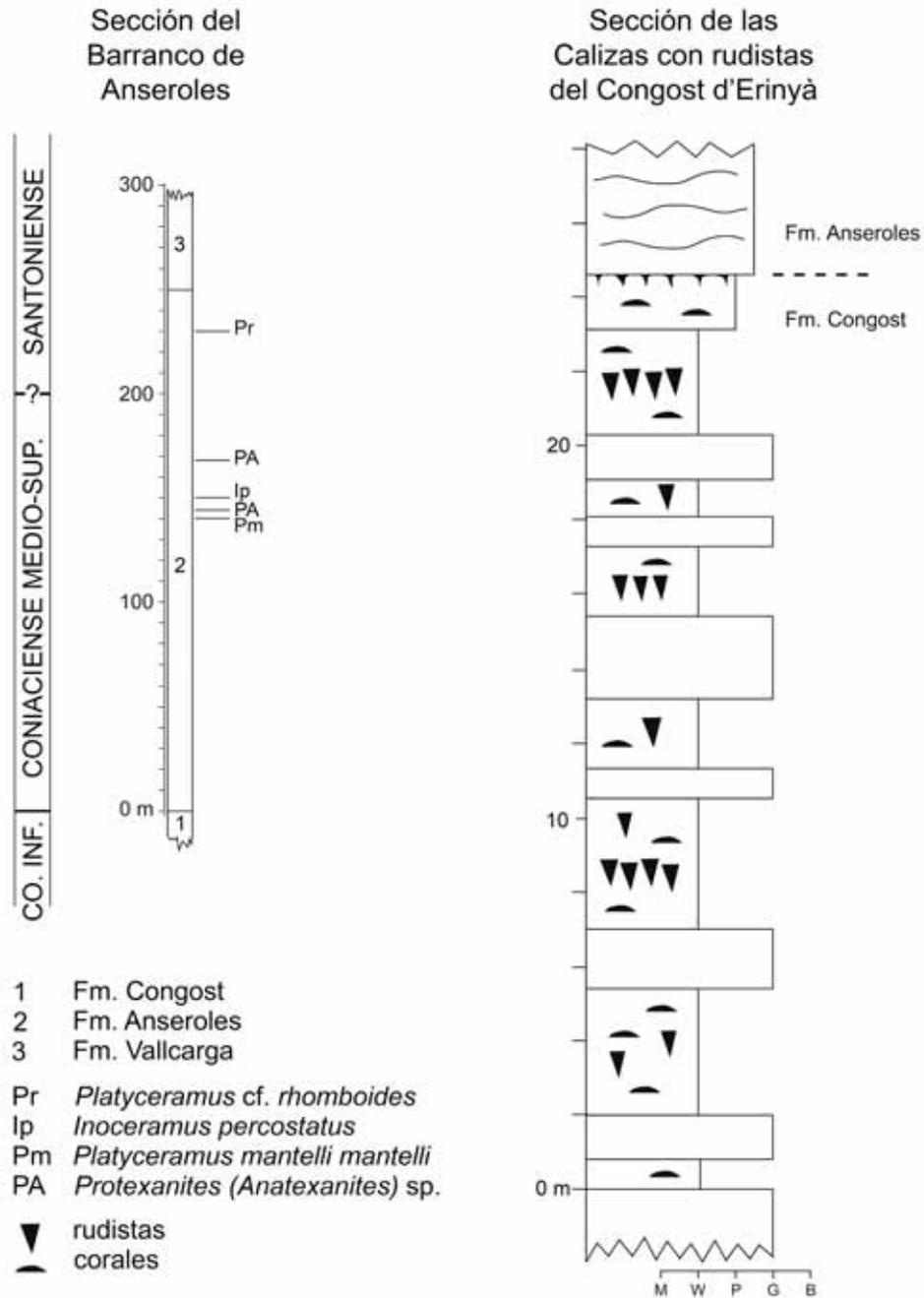


Fig. 13. Sección estratigráfica medida en el Congost d'Erinyà y barranco de Anseroles (izquierda), comprendiendo la parte superior de la Fm. Congost, la Fm. Anseroles y la parte inferior del Mb. Mascarell de la Fm. Vallcarga. Se indican los inocerámidos y ammonoideos reconocidos. A la derecha, sección de detalle medida en la parte superior de la Fm. Congost, en la unidad con rudistas.

calcita de origen kárstico, que indican un periodo de exposición subaérea previo a la deposición de la formación contigua (Booler & Tucker, 2002).

Entre los rudistas se encuentran *Pseudovaccinites* de grandes dimensiones, normalmente aislados unos de otros, y *Hippurites*, más pequeños y formando ramilletes o thickets con numerosos ejemplares agrupados. Entre los

Pseudovaccinites hay ejemplares cuyos diámetros llegan a 14 cm de diámetro, u otros con conchas que superan los 40 cm de altura. Son frecuentes los casos en que estas grandes conchas presentan geniculaciones producidas al continuar el crecimiento vertical después de quedar tumbadas, al perder la estabilidad en el sustrato. La mayoría de conchas, tanto en las formas pequeñas como en las grandes, están fuertemente erosionadas y perforadas por organismos endobiontes.

La fauna de rudistas reconocida (Anexo A, tabla A2) está formada principalmente por: *Pseudovaccinites giganteus*, *P. zurcheri*, *P. marticensis* y *Hippurites incisus*. Las especies *P. petrocoriensis*, *Radiolites* sp. 1 (gr. *angeiodes*) y *Plagioptychus aguilloni* solamente se han identificado por un ejemplar de cada una. No se han notado diferencias en la distribución de especies en los diferentes niveles, más allá de que en algunos niveles los rudistas son más abundantes que en otros.

En *Pseudovaccinites giganteus* se ha observado que cerca de la mitad de ejemplares estudiados presentan la cresta del ligamento truncada, carácter primitivo y característico de la especie precedente en el Turoniense superior, *P. praegiganteus*. Esta particularidad permite situar la especie en un estadio de evolución aun no completo, siendo de utilidad para la ubicación estratigráfica relativa del afloramiento respecto a otros en los que se conoce la especie.

Sobre el techo de la Fm. Congost, los primeros metros de la Fm. Anseroles muestran packstones/grainstones con fauna de ostréidos (principalmente) y otros bivalvos, braquiópodos, briozoos y serpúlidos; los sedimentos pasan rápidamente a ser margocalizas nosulosas, constantes a lo largo de toda la serie por el barranco de Anseroles junto al Congost d'Erinyà. Hacia el techo de la formación el contenido arcilloso aumenta, pasando gradualmente hacia las turbiditas del Miembro Mascarell de la Fm. Vallcarga. *Micraster brevis* se encuentra repartido desde los niveles inferiores a los superiores; *Micraster matheroni* aparece a unos 175 m de la base de la formación. El registro de inocerámidos es escaso en la sección (Fig. 13). Se han reconocido *Platyceramus mantelli mantelli* y *Inoceramus percostatus*, respectivamente a 140 y 150 m de la base de la formación. Ambos caracterizan la Zona de *Platyceramus mantelli*, atribuida al Coniaciense medio. A 230 m de la base, casi al techo de la formación, se ha reconocido *Platyceramus* cf. *romboides*, característico de la Zona de *Cordiceramus cordiformis* (Santoniense inferior-medio).

Aunque no se ha registrado ningún ejemplar de *Platyceramus undulatoplicatus*, que marca el límite Coniaciense/Santonense, es conocido un nivel con esta especie en la parte superior de la Fm. Anseroles en el barranco de Montsor, localidad muy cercana. El registro de ammonioideos en la sección es aún más escaso; a 144 y 168 m de la base se ha identificado *Protexanites (Anatexanites) sp.* Martínez (1982) identificó en la base de la Fm. Anseroles, en el barranco de Anseroles, *Peroniceras sp.* y en la parte alta *Protexanites sp.?*; en el barranco de Montsor citó ammonioideos bostrichocerátidos.

Contexto estratigráfico secuencial

La plataforma de la secuencia Congost (y los correspondientes afloramientos de la Fm. Congost a lo largo de diferentes puntos de la cuenca de Tremp) fue considerada como correspondiente a una única secuencia por Simó (1993); aspectos sedimentológicos y geométricos, llevaron a Booler & Tucker (2002) a proponer el desarrollo de esta plataforma en dos fases, correspondientes a dos secuencias deposicionales diferenciadas (Congost A y B). Como resultado de un periodo de regresión forzada durante el desarrollo de la primera plataforma, una segunda se desarrolló sobre su talud (Fig. 14). El paleokarst que se distingue en el afloramiento del Congost d'Erinyà es superficial, afectando solamente a los últimos metros de la formación, mientras que en afloramientos correspondientes a la primera secuencia (Hortonedada y área del anticlinal de Sant Corneli al sinclinal de Santa Fe) el paleokarst es muy profundo, afectando a más de 30 m de profundidad de la plataforma, lo que implica un periodo mucho más largo de exposición subaérea.

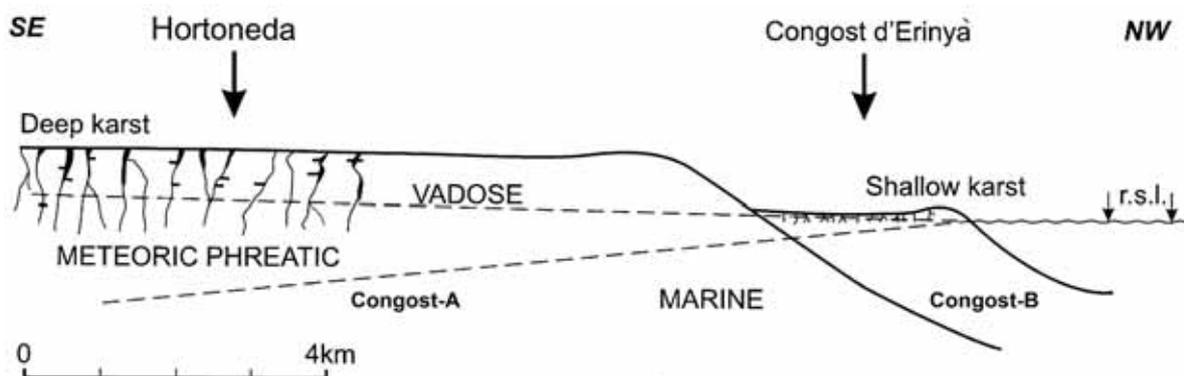


Fig. 14. Modelo secuencial propuesto por Booler & Tucker (2002, fig. 15) diferenciando el desarrollo de dos plataformas correspondientes a dos secuencias deposicionales (Congost-A y B) durante el Turoniense medio-Coniaciense medio, y que explica las diferencias en la penetración del paleokarst que se distingue en diferentes afloramientos (Hortonedada y Congost d'Erinyà en la figura).

2.2.2.2. Norte de Espluga de Serra.

A 7'5 km hacia el Oeste del Congost d'Erinyà, al Sur de la terminación oriental de la Sierra de Sant Gervàs, se encuentra el pueblo de Espluga de Serra. Al Norte de esta localidad, al pie de la sierra, se encuentran varios niveles de brechas con fauna de rudistas que se extienden hacia el Este.

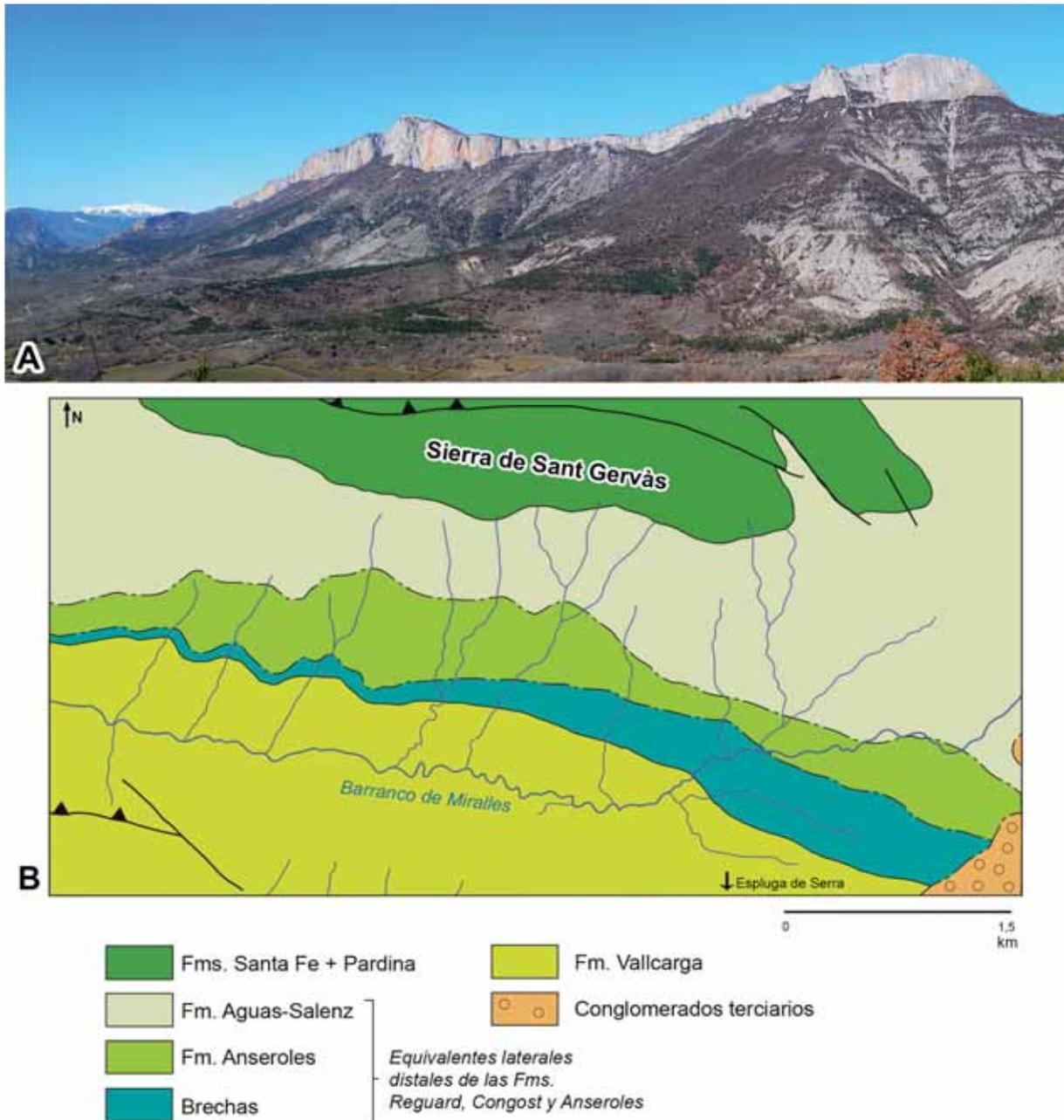


Fig. 15. □A. Vista panorámica, hacia el NO, de la Sierra de Sant Gervàs desde la cabecera del barranco de Miralles. Al fondo a la izquierda se sitúa el municipio de Sopeira. □B. Mapa geológico con las unidades litoestratigráficas que se distinguen en la zona. Modificado del Mapa geològic comarcal de Catalunya, nº 25 Pallars Jussà, 1:50000, del Institut Cartogràfic i Geològic de Catalunya.

La Sierra de Sant Gervàs, como se ha descrito anteriormente, se extiende de Este a Oeste y muestra la serie del Cretácico superior invertida tectónicamente. Las calizas del Cenomaniense forman un escarpado en lo alto de la sierra (Fig. 15A), y hacia su base los materiales son progresivamente más modernos (Fig. 15B), distinguiéndose: una unidad potente de calizas y margocalizas que se atribuyen a la Fm. Aguas-Salenz (ICGC, 2007), equivalentes laterales distales de las Fms. Reguard y Congost; la Fm. Anseroles, con facies más margosas que en el Este y las turbiditas del Mb. Mascarell de la Fm. Vallcarga. En la Fm. Anseroles se diferencian esporádicamente *Platyceramus undulaticatus*, indicando el límite Coniaciense-Santonense. Hacia la parte superior de la formación se desarrolla un intervalo con capas de brechas y conglomerados. Esta unidad es más potente en el Este, con más de 80 metros y donde se distinguen bloques de mayor tamaño, y se adelgaza hacia el Oeste. En estos niveles son muy frecuentes los bloques de calizas arrecifales y con rudistas (Fig. 16) y su composición sugiere que los clastos son derivados de la erosión del margen de la plataforma exhumada de la secuencia Congost-B.

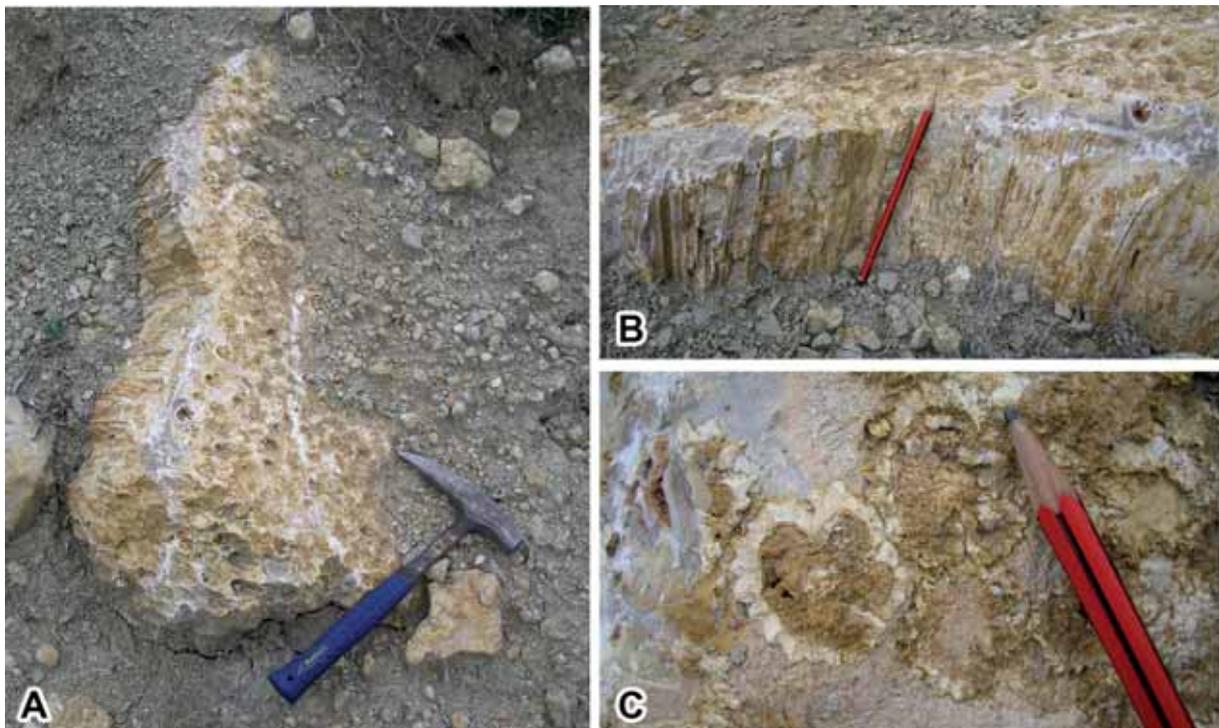


Fig. 16. □A. Fragmento de thicket de *Hippurites incisus* resedimentado en las brechas de la parte superior de la Fm. Anseroles en los alrededores del Barranco de Miralles, al Norte de Esplug de Serra. □B-C. Detalles del thicket. Martillo y lápiz de escala.

La fauna de rudistas (Anexo A, tabla A3) es muy similar a la del afloramiento del Congost d'Erinyà. Se reconocen *Pseudovaccinites giganteus*, *P. corbaricus?*,

Hippurites incisus, *Biradiolites canaliculatus* y *Radiolites* sp. 1 (gr. *angeiodes*).

Espluga de Serra es la localidad tipo de la especie de rudista *Hippurites incisus*, descrita por Douvillé en 1895.

2.2.3. Hortonedada.

Hortonedada es un pequeño pueblo localizado a unos 6 kms al Este de La Poble de Segur. La erosión local de los conglomerados paleógenos sobre los que se asienta la localidad deja al descubierto un afloramiento de materiales del Cretácico superior, de poca extensión, a través de varios barrancos que convergen en el barranco del Llabro, afluente del río Noguera Pallaresa a escasos 3 kms al N (Fig. 17). En este afloramiento se reconocen parcialmente las Formaciones Reguard y Congost.

La Formación Congost está aquí representada por un tramo de unos 40 m de potencia de margocalizas nodulosas alternadas con niveles de calizas wackestones y

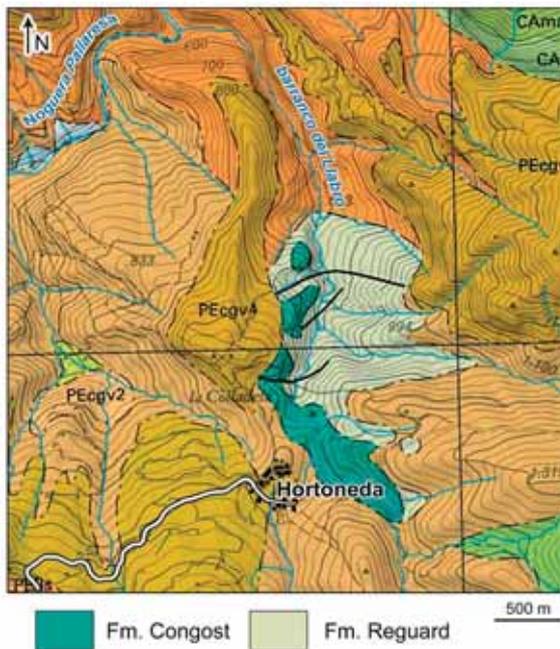


Fig. 17. Mapa geológico de Hortonedada, mostrando el afloramiento de las Formaciones Reguard y Congost, rodeado por los conglomerados paleógenos. Modificado del Mapa geològic comarcal de Catalunya, nº 25 Pallars Jussà, 1:50000, del Institut Cartogràfic i Geològic de Catalunya.

packstones con abundante fauna de rudistas y corales en posición de vida. La parte superior, de unos 50 m de potencia, está constituida por calizas masivas bioclásticas. El límite inferior es discordante sobre la Formación Reguard, que presenta una potencia aún mayor (ICGC, 2010). Los niveles con rudistas y corales se interpretan como facies de lagoon (Booler & Tucker, 2002).

La fauna de rudistas que se ha reconocido (Anexo A, tabla A4) está formada por *Pseudovaccinites praegiganteus*, principalmente, y en menor medida *Pseudovaccinites corbaricus?* y *Hippurites incisus*.

El afloramiento de Hortonedada se atribuye a la secuencia deposicional Congost-A, anterior a la correspondiente al afloramiento del Congost d'Erinyà (secuencia Congost-B) (Booler & Tucker, 2002). La fauna de rudistas reconocida apoya esta

hipótesis; aun siendo similar a la del afloramiento del Congost d'Erinyà, la presencia de *Pseudovaccinites praegiganteus* en Hortonedá y de *Pseudovaccinites giganteus* en el Congost d'Erinyà, especie que sucede a la primera (ver el apartado de sistemática para más detalles), permite establecer una ubicación temporal relativa en la que el afloramiento de Hortonedá es anterior.

2.2.4. Área del anticlinal de Bóixols-Abella-Sant Corneli y sinclinal de Santa Fe.

Diversos afloramientos con rudistas se localizan en el NE de la Cuenca de Tremp alrededor del área del anticlinal de Bóixols-Abella-Sant Corneli y del sinclinal de Santa Fe (Figs. 4 y 18). Ambas estructuras se desarrollan en la lámina cabalgante de Bóixols y tienen una orientación O-E, extendiéndose desde el río Noguera Pallaresa hasta el río Segre. Las localidades estudiadas se encuentran repartidas en el Norte, Valle del Riu de Carreu y Prats de Carreu, en el Este, Montanissell, y en el Sur, Cal Perdiu y Coll del Jovell, cerca del pueblo de Abella de la Conca.



Fig. 18. Mapa geológico simplificado del anticlinal de Bóixols-Sant Corneli y del sinclinal de Santa Fe. Modificado de Caus et al. (2013).

Unidades litoestratigráficas

Las unidades que se reconocen en el área fueron descritas por Gallemí et al. (1982, 1983), ya que la subdivisión litoestratigráfica de los depósitos cretácicos definida por Mey et al. (1968) se revelaba insuficiente al intentar aplicarla fuera de lo que era estrictamente la serie Flamicell-Pallaresa.

Calizas de Santa Fe (Fm. *Santa Fe* (Mey et al., 1968) p.p.) y Fm. *Pardina* (Caus et al., 1993). Estas dos unidades muestran las facies equivalentes laterales, en la plataforma interna, de las que se han descrito en el área de la Sierra de Sant Gervàs y Sopeira y en el valle del río Flamicell. Cenomaniense medio-Turoniense medio.

Formación Cal Trumfo (Gallemí et al., 1982). Unidad constituida por calizas grises claras con nódulos limoníticos frecuentes y niveles margosos. Es equivalente al conjunto de las formaciones Reguard y Congost (Caus et al., 2013). Se interpreta como una plataforma caliza progradante, (la parte correspondiente a la Fm. Congost y donde son reconocibles clinofomas a gran escala) y sus facies de profundidad correspondientes hacia la base (Fm. Reguard) (Booler & Tucker, 2002). Ammonoideos de la Zona de *Collignonicerias woollgari* y del límite entre esta y la siguiente, Zona de *Subprionocyclus neptuni*, registrados por Martínez (1982) hacia la base de esta unidad en Cal Trumfo y alrededores de Coll de Jovell (próximas a Abella de la Conca), indican una edad de Turoniense medio a límite entre Turoniense medio-superior.

El conjunto de unidades anteriores forma un elevado escarpado sobre los materiales del Cretácico inferior, de Oeste a Este, principalmente a lo largo del flanco Norte del anticlinal de Bóixols-Abella-Sant Corneli y del flanco sur del sinclinal de Santa Fe.

Formación Collada Gassó (Gallemí et al., 1982). Unidad constituida por calcarenitas bioclásticas y margo-calizas nodulosas, con una pátina de meteorización superficial color ocre o marrón característica que permite reconocer en el campo esta formación. Su potencia es de 140 m en el flanco norte del anticlinal y de menos de 100 en el flanco sur. Se atribuye a facies de plataforma somera. Su contenido en fósiles está constituido por foraminíferos bentónicos, briozoos, gasterópodos, ostreidos y otros bivalvos y equinoideos. Se atribuía a esta unidad una edad Turoniense superior-Coniaciense inferior. Estudios recientes (Caus et al., 2013) han precisado a partir de técnicas de datación por isótopos de estroncio, una edad de Coniaciense medio en la base de la formación, en un nivel característico por su contenido en *Broeckina gassoensis*.

Las unidades anteriores están representadas en los dos flancos, tanto del anticlinal de Bóixols-Abella-Sant Corneli como del sinclinal de Santa Fe. Por encima,

las unidades están diferenciadas en ambos flancos del anticlinal, siendo equivalentes laterales entre ellas (Fig. 19).

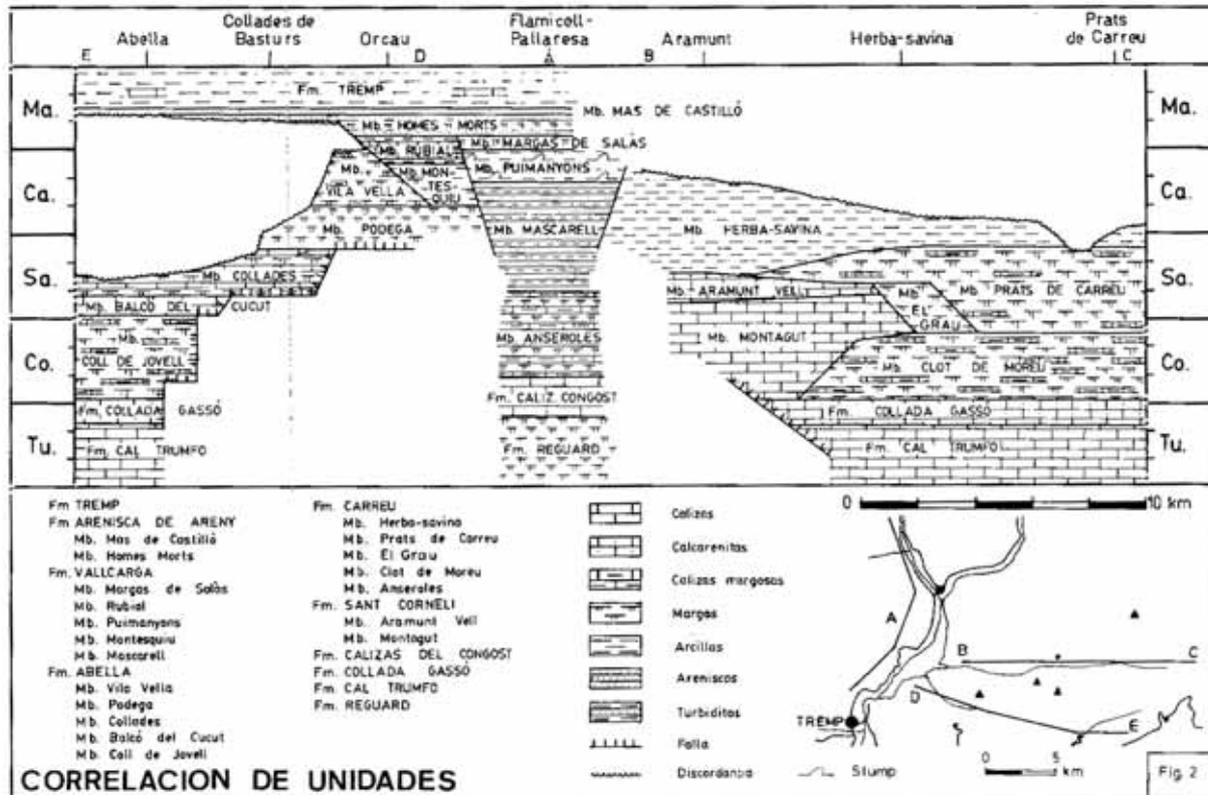


Fig. 19. Esquema de correlación de las unidades litoestratigráficas del Turoniense-Maastrichtiense del área del anticlinal de Sant Corneli-Abella-Baixols. Tomado de Gallemí et al. (1982).

En el flanco norte, los depósitos del Coniaciense medio-Campaniense están representados por la *Formación Sant Corneli* y la *Formación Carreu*, ambas definidas por Gallemí et al. (1982). Las dos formaciones se subdividen en diferentes miembros. El límite superior de la Fm. Carreu es por discordancia con los conglomerados terciarios de la Formación Collegats en el flanco norte del anticlinal de Sant Corneli o por la primera aparición, hacia el Este, de las turbiditas de la Formación Vallcarga en el valle del río Noguera Pallaresa.

En el flanco sur los depósitos equivalentes en el Coniaciense medio-Campaniense están representados por la *Formación Abella* (Gallemí et al., 1982) y la *Fm. Vallcarga* (Mey et al., 1968), en las que también se diferencian diversos miembros (algunos de la Fm. Vallcarga establecidos también por Gallemí et al. (1982) para ampliar los descritos por Mey et al. (1968)). A este lado del anticlinal, a diferencia del flanco norte, también aflora el Campaniense-Maastrichtiense representado por las formaciones *Arenisca de Areny* y *Tremp* (Mey et al., 1968).

2.2.4.1. Valle del Riu de Carreu y Prats de Carreu.

El Valle del Riu de Carreu y Prats de Carreu se localizan a lo largo de la vertiente Norte de la Sierra de Carreu, formando una franja que se extiende de Oeste a Este más de 18 kilómetros. El área constituye un excelente afloramiento de los materiales del Coniaciense y Santoniense. Los afloramientos con rudistas estudiados forman parte del flanco Norte de la estructura anticlinal de Sant Corneli-Abella-Bóixols, en la parte Oeste, y del núcleo del sinclinal de Carreu, en la parte Este. Su ubicación se ha integrado en el marco bioestratigráfico realizado por Gallemí et al. (2004) en el que se documentan las zonas de ammonoideos e inocerámidos, a partir de la distribución de las especies registradas de los dos grupos, mediante nueve secciones medidas, cuatro en la primera área y cinco en la última (Figs. 20 y 21). Entre las unidades litoestratigráficas definidas por Gallemí et al. (1982, 1983) se reconocen, de base a techo:

Formación Collada Gassó, tomada como base de las secciones medidas.

Miembro Clot de Moreu de la Formación Carreu, constituido por calizas margosas en estratos gruesos, alternando regularmente con margas grises y algún nivel calcarenítico de poca extensión, interpretado como facies de plataforma. Aflora sobre la formación anterior en toda el área de estudio.

Miembro Montagut de la Formación Sant Corneli, constituido por calizas masivas alternadas con calcarenitas y calizas margosas. Es característica en la base de la unidad una bioconstrucción con rudistas, corales y poríferos. Se encuentra



Fig. 20. Situación geográfica del área del Valle del Riu de Carreu y Prats de Carreu y posición de las secciones: 1. Collada Gassó; 2. Herbasavina W; 3. Clot dels Avellaners; 4. Casa Urtó; 5. Cal Rebolter; 6. Cal Magí; 7. Cal Mas; 8. Roca Senyús; 9. Cal Roi. Tomado de Gallemí et al. (2004).

solamente representado en la parte oeste del área estudiada, sección 1 (Collada Gassó), correspondiendo al límite oriental de una plataforma carbonatada bien desarrollada hacia el Oeste.

Miembro El Grau de la Formación Carreu, formado por margas nodulosas de plataforma. Descansa sobre la unidad anterior en la sección 1 y pasa a ser su equivalente lateral hacia el Este, cubriendo al Mb. Clot de Moreu en las secciones 2 y 3.

Miembro Prats de Carreu de la Formación Carreu, constituido por una alternancia de margas gris azuladas y niveles menos potentes de calizas margosas. Se interpreta como facies de plataforma abierta. Es equivalente lateral hacia el Este del Mb. El Grau, descansando sobre el Mb. Clot de Moreu a partir de la sección 5.

Miembro Herbasavina de la Formación Carreu, formado por arcillas azuladas e intercalaciones de calizas margosas y niveles limolíticos en su parte inferior. Interpretado como facies de plataforma profunda y talud. No aflora en todas las secciones.

Distribución de rudistas y fauna reconocida

Los rudistas son solamente abundantes localmente, pero ausentes en la mayor parte del área. Los dos afloramientos más importantes, que con diferencia han aportado más fauna, son los de la Collada de Gassó, en la base del Miembro Montagut de la sección de Collada Gassó (sección 1) en la parte occidental del área de estudio, y el de Prats de Carreu, en el Miembro Clot de Moreu de la sección de Cal Roi (sección 9), en la parte oriental del área de estudio. En el resto de niveles con rudistas, en la primera o en otras secciones, su registro es muy puntual. En la Fig. 21 se indican los niveles con registro de rudistas en las diferentes secciones en que se reconocen.

En el Valle del Riu de Carreu, al Oeste, los hippurítidos y los radiolítidos son los grupos predominantes; requiénidos, monopleuridos y plagiptychidos son accesorios (Anexo A, tabla A5). La mayor diversidad taxonómica se da en el afloramiento de la Collada de Gassó, a 74 m sobre la base de la sección de Collada Gassó, donde una bioconstrucción de rudistas y corales con un espesor total de 1'5 m aflora a lo largo de 150 m (Fig. 22). En la base de la bioconstrucción el sedimento es más margoso y

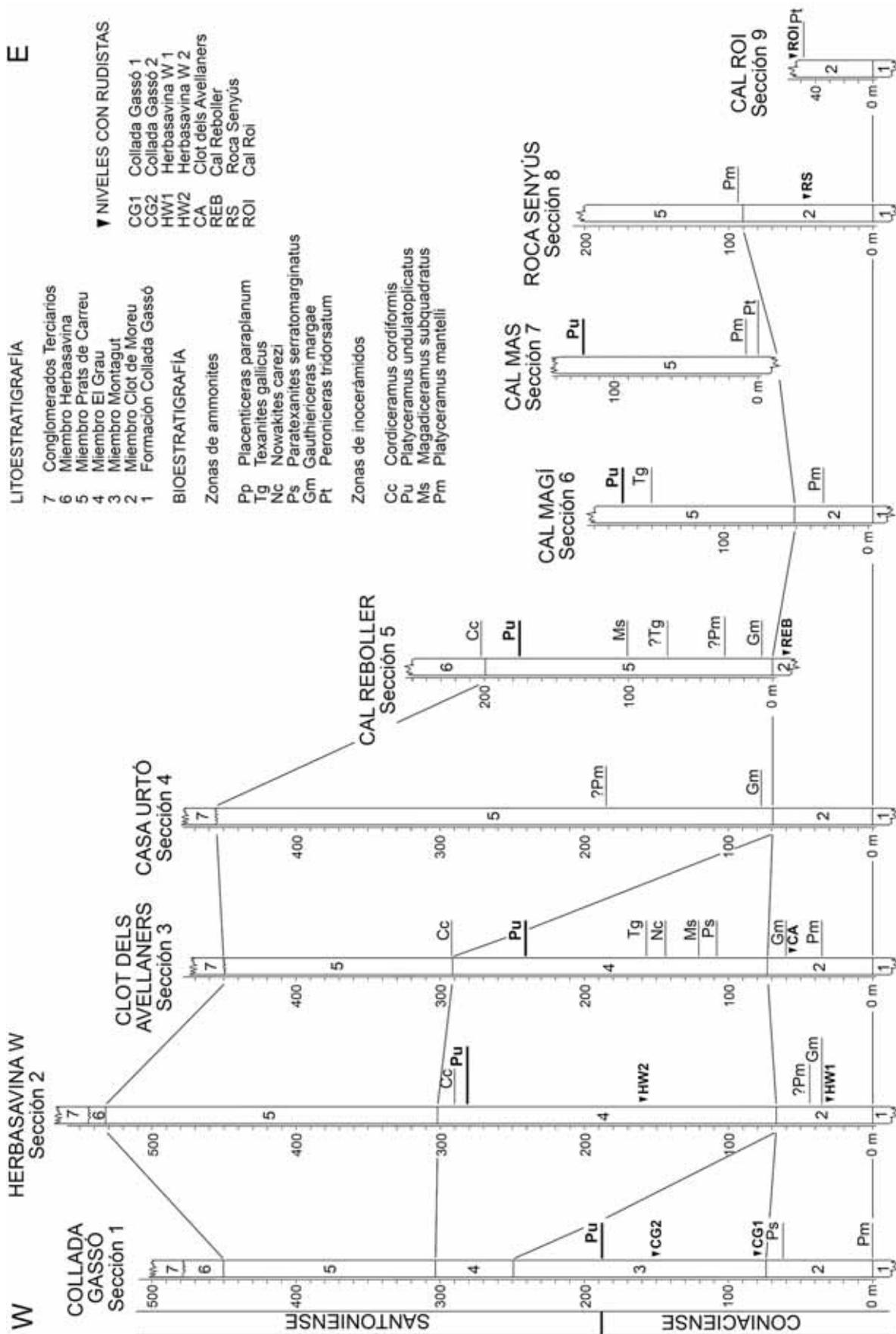


Fig. 21. Panel de correlación entre las secciones con indicación de la base de las zonas de inocerámidos y ammonites que se reconocen y la posición de los niveles con rudistas en cada sección. Modificado de Gallemí et al. (20004).



Fig. 22. Afloramiento de la Collada de Gassó. □A. Vista panorámica hacia el Oeste desde el afloramiento, mostrando el flanco norte del anticlinal de Sant Corneli-Abella-Bóixols. □B. Vista general del afloramiento de la Collada de Gassó. □C-E. Detalles del afloramiento mostrando la fauna en posición de vida: *Pseudovaccinites giganteus*, corales coloniales aplanados y *Biradiolites* cf. *beaussetensis*, respectivamente. Martillo de escala.

también rico en rudistas, proporcionando ejemplares en un estado de conservación muy bueno, a pesar de una silicificación incipiente, preservándose detalles frágiles de las conchas como el sistema de poros y canales de los hippurítidos. Casi todas las especies registradas ocurren allí. En el afloramiento se reconocen: *Bayleia* sp., *Biradiolites canaliculatus*, *Biradiolites* cf. *beaussetensis*, *Hippuritella* sp. 1 (grupo *toucasí*), *Hippurites incisus*, *Gyropleura?* sp. 1, *Plagioptychus aguilloni*, *Plagioptychus* cf. *toucasí*, *Praeradiolites requieni*, *P. paillettei*, *Pseudovaccinites giganteus*, *P. marticensis* y *P. zurcheri*. Tan solo *Gyropleura?* sp. 2 no se reconoce. Este taxón se registra hacia la parte media del mismo Miembro Montagut, aún por debajo del límite Coniaciense/Santoniense, junto a algunos ejemplares de *Praeradiolites requieni* y *Biradiolites canaliculatus*.

En secciones hacia el Este en el Valle del Riu de Carreu los registros de rudistas son aislados. En la sección 2, a unos 30 m de la base, se reconoce *Praeradiolites requieni* en el Miembro Clot de Moreu, y a 160 m, en el Miembro El Grau, se reconocen *Praeradiolites requieni*, *Hippurites incisus* y *Pseudovaccinites giganteus*. A 59 m de la base de la sección 3, en el Miembro Clot de Moreu, se registran *Biradiolites canaliculatus* y *Praeradiolites requieni* y la sección de Cal Reboller ha proporcionado un ejemplar de *Hippurites incisus* hacia el techo del Miembro Clot de Moreu.

En el Este, en Prats de Carreu, se han reconocido rudistas en las secciones de Roca Senyús y de Cal Roi, a 45 m y 50 m de la base de cada sección, respectivamente, en el Miembro Clot de Moreu (Anexo A, tabla A6). Solamente se registran hippurítidos, con una conservación excelente; ninguno de los otros grupos está representado. En ambas secciones se reconocen *Hippurites incisus*, *Pseudovaccinites giganteus* y *P. marticensis*; en la de Cal Roi, donde el afloramiento ha proporcionado un mayor número de ejemplares, se reconoce también *Pseudovaccinites zurcheri*.

Todos los registros de rudistas están por debajo del límite Coniaciense/Santoniense (Fig. 23), que es conocido por una capa con *Platyceramus undulatoplicatus* que se sigue a lo largo de toda el área: en el Miembro Clot de Moreu, los rudistas están en la Zona de *Peroniceras tridorsatum*, sobre el primer registro de esta zona en Prats de Carreu y por debajo del primer registro de la Zona de *Gauthiericeras margae* en secciones al Oeste; en el miembro El Grau, sección de

Herbasavina W, en la Zona de *Gauthiericeras margae*, y en la Zona de *Paratexanites serratomarginatus* en la sección de Collada Gassó. Es decir, las ocurrencias de rudistas dentro del Coniaciense, son más antiguas hacia el Este. Comparando los dos afloramientos más importantes a Oeste y Este (afloramientos de la Collada de Gassó y de Prats de Carreu), los últimos son más antiguos.

AMMONITES			INOCERÁMIDOS		
SANTONIENSE	<i>Placenticeras polyopsis</i>	¿ <i>Placenticeras paraplanum</i> ?	SANT.	<i>Cordiceramus cordiformis</i>	INF. M. SANT.
		<i>Texanites gallicus</i>		<i>Platyceramus undulatopticatus</i>	
		<i>Nowakites carezi</i>		CONIACIENSE	<i>Magadiceramus subquadratus</i>
<i>Paratexanites serratomarginatus</i>	MEDIO CONIACIENSE				
<i>Gauthiericeras margae</i>		<i>Platyceramus mantelli</i>			
CONIACIENSE MED. SUPERIOR			<i>Peroniceras tridorsatum</i>		

Fig. 23. Correlación entre las zonas de ammonites y las zonas de inocerámidos reconocidas en el área de estudio. Figura tomada de Gallemí et al. (2004).

2.2.4.2. Abella de la Conca: Coll del Jovell y Cal Perdiu.

En el flanco sur del anticlinal de Bóixols-Abella-Sant Corneli se encuentra el pueblo de Abella de la Conca (Figs. 18 y 24). La serie del Cretácico superior aflora con un buzamiento casi vertical (Fig. 25), localmente invertida, y muy tectonizada, ya que esta zona constituye el frente del cabalgamiento de la lámina de Bóixols.

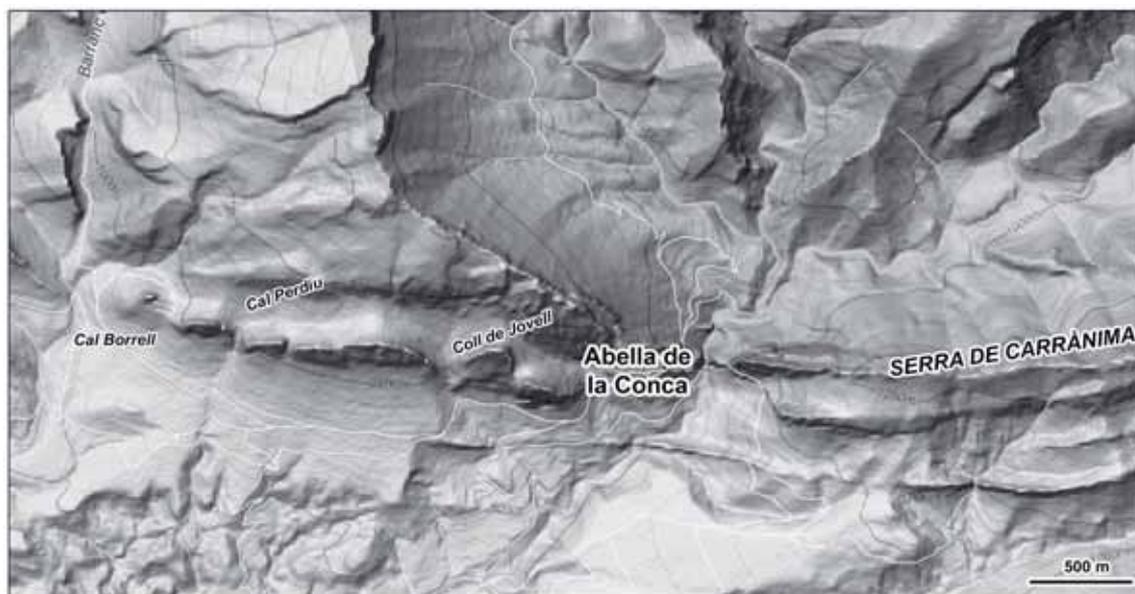


Fig. 24. Mapa geográfico del área de Abella de la Conca. Modificado del mapa de relieve de Google Maps.

De base a techo, por encima del Cretácico inferior, se reconocen las unidades litoestratigráficas Calizas de Santa Fe, Fm. Pardina, Fm. Cal Trumfo (Reguard + Congost) y Fm. Collada Gassó, comunes en toda el área del anticlinal de Bóixols-Abella-Sant Corneli y del sinclinal de Santa Fe; por encima de estas, las unidades son equivalentes laterales a las que afloran en el flanco norte y también fueron definidas por Gallemí et al. (1982, 1983):

Miembro Coll de Jovell de la Formación Abella, constituido por margas grises alternando con calizas margonodulosas, más arenosas en la base, y con abundante macrofauna bentónica. Es equivalente al Mb. Clot de Moreu del flanco norte. Coniaciense medio-superior.

Miembro Balcó del Cucut de la Formación Abella, formado por calizas masivas en su base, con corales y rudistas dispersos, seguidas por calcarenitas y calizas margonodulosas en la parte superior. Coniaciense superior-Santoniense inferior.

Miembro Collades de la Formación Abella, con margocalizas y calizas bioconstruidas con rudistas y corales. Santoniense.

Al sur de Abella de la Conca la serie es tectónicamente discordante con el Maastrichtiense, debido al cabalgamiento, mientras que hacia el Oeste se reconocen sucesivas unidades que abarcan el resto del Cretácico superior.



Fig. 25. Vista panorámica, hacia el NE, del flanco Sur del anticlinal de Bóixols-Abella-Sant Corneli desde el pueblo de Suterranya. Abella de la Conca queda oculto, situado detrás de las últimas crestas. Se sitúa la posición de los afloramientos al norte de Cal Borrell y de Cal Perdiu. CG: Fm. Collada Gassó; CJ: Mb. Coll de Jovell; BC: Mb. Balcó del Cucut.

Dos afloramientos cercanos al pueblo de Abella de la Conca han aportado fauna de rudistas. El primero se sitúa en el collado de Coll de Jovell, a 500 m al Oeste del pueblo, en la base del Miembro Balcó del Cucut. Se han registrado algunos ejemplares de *Pseudovaccinites marticensis*. En las unidades precedentes en ese collado, se reconoce el ammonites *Romaniceras (Romaniceras) devenarium*, del límite entre las zonas de *Collignoniceras woolgari* y *Subprionocyclus neptuni* (Turonense medio-superior) en la Formación Cal Trumfo, y en la parte media del Miembro Coll de Jovell, se reconoce la Zona de *Gauthiericeras margae*, primera zona del Coniaciense superior (Pascual, 1987). El segundo afloramiento, Cal Perdiu, se localiza a 1 km hacia el Oeste del Coll de Jovell, en la parte superior de la Formación Cal Trumfo. Se han registrado *Pseudovaccinites praegiganteus* y *P. zurcheri*.

Cal Perdiu es un afloramiento correspondiente a la plataforma de la secuencia deposicional Congost-A. Es equivalente lateral de un afloramiento al norte de Cal Borrell, a 500 m al Oeste de Cal Perdiu, estudiado por Booler y Tucker (2002) y en el que describen una sucesión de 6 m de facies de lagoon con rudistas y corales, con un paquete de calizas masivas al techo donde también se distingue el paleokarst reconocido en otras localidades atribuidas a esa secuencia.

2.2.4.3. Montanissell.

El pueblo de Montanissell se sitúa unos 6 km al Este de Prats de Carreu, al pie del escarpado que forma el Cretácico superior en el flanco sur del sinclinal de Santa Fe y que constituye además la extensión hacia el Este del flanco norte del anticlinal de Bóixols-Abella-Sant Corneli (Fig. 18). Las unidades litoestratigráficas que se reconocen en la serie del Cretácico superior son las mismas que en el Oeste: las Calizas de Santa Fe, discordantes sobre el Cretácico

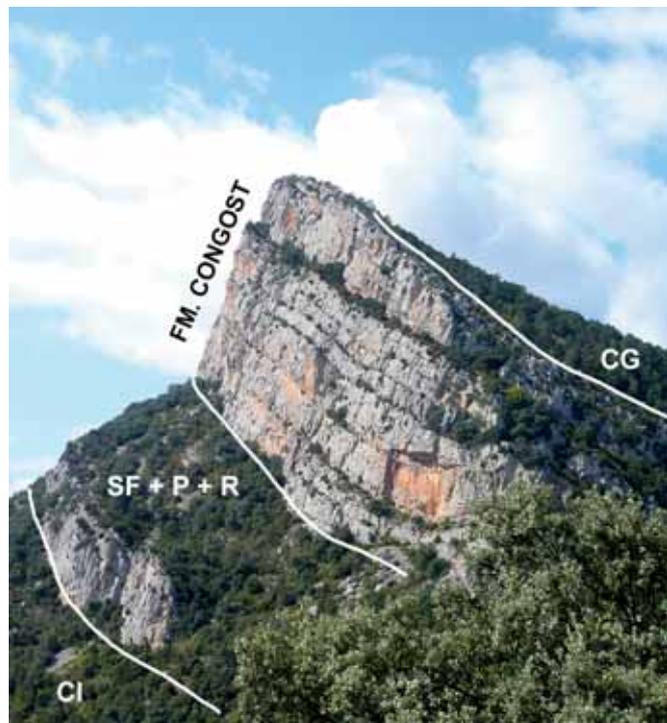


Fig. 26. Vista panorámica, hacia el Oeste, del afloramiento del Cretácico superior en Montanissell. CI: Cretácico inferior; SF: calizas de Santa Fe; P: Fm. Pardina; R: Fm. Reguard; CG: Fm. Collada Gassó.

inferior; las formaciones Pardina y Reguard y por encima las calizas masivas y bien estratificadas de la Formación Congost (Fig. 26). El conjunto de las primeras tiene una potencia de unos 50 m; la Fm. Congost, que forma el resalte principal, tiene un espesor de unos 40 m. Hacia el interior del sinclinal, sobre la unidad anterior, se distinguen calizas arenosas y calcarenitas rojizas correspondientes a la Formación Collada Gassó; en el núcleo del sinclinal afloran margas y margocalizas, con poca potencia, de la Formación Carreu.

Desde el pueblo de Montanissell un camino remonta hacia el norte y atraviesa el escarpado, aprovechando una falla normal que permite el acceso hacia el interior del sinclinal. En un punto del camino, la falla pone en contacto las calizas cenomanienses con *Praealveolina* con las calizas de la Fm. Congost y continúa ascendiendo a través de los 33 últimos metros de esta formación. Aunque se reconocen esporádicamente en todas las calizas, los rudistas son localmente más abundantes hacia la parte media-superior del afloramiento, y están ausentes en los últimos 9 m. La fauna reconocida y estudiada está formada por *Hippurites resectus* y *Pseudovaccinites petrocoriensis* principalmente (Anexo A, tabla A7). *Pseudovaccinites rousseii* se ha registrado a partir de alguna sección natural en el afloramiento, pero no se han obtenido muestras para su estudio. Algunos fragmentos de concha de radiolítidos también se distinguen en las rocas.

2.2.5. Sierra del Montsec.

La Sierra del Montsec es una cadena montañosa continua que se extiende E-O a lo largo de 35 kms (Fig. 4) entre las cuencas de Tremp, al Norte, y de Áger, al Sur, y constituye el margen sur del cabalgamiento del Montsec de la Unidad de láminas cabalgantes del Pirineo meridional-central. Está formada principalmente por carbonatos someros del Cretácico superior, casi sin interrupción, en el intervalo entre el Cenomaniense y el Maastrichtiense.

Unidades litoestratigráficas

Las unidades litoestratigráficas del Cretácico superior que afloran en la Sierra del Montsec, de base a techo son las siguientes (Fig. 27):

Calizas de Santa Fe (Fm. *Santa Fe* (Mey et al., 1968) p.p.) y Fm. *Pardina* (Caus et al., 1993). Facies correspondientes a la plataforma interna, somera y profunda

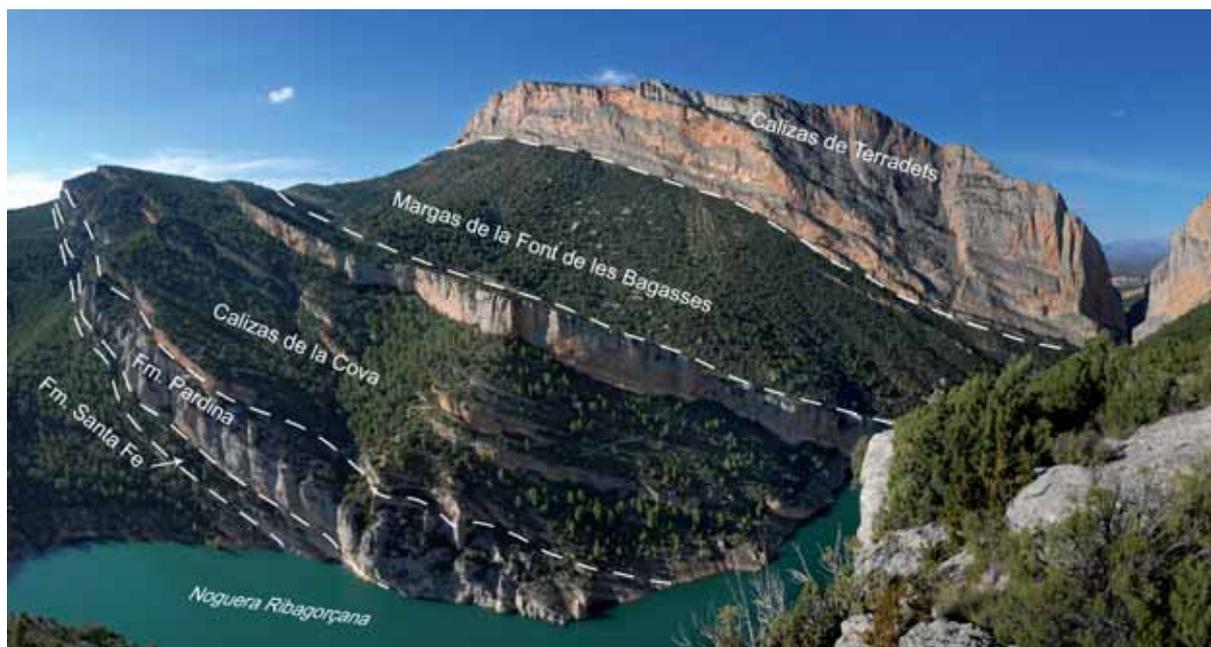


Fig. 27. Vista panorámica, hacia el NO, de la Sierra del Montsec en el valle del río Noguera Ribagorçana, con las unidades litoestratigráficas del Cretácico superior.

respectivamente, equivalentes laterales de las descritas en el área de la Sierra de Sant Gervàs y Sopeira y en el valle del río Flamicell. Cenomaniense medio-Turonense medio.

Calizas de la Cova (Pons, 1977). Unidad compleja compuesta por calizas masivas y calizas margosas principalmente. Se diferencian 4 subunidades (ver Caus et al., 2011 para mayor detalle): Subunidad 1, calizas con carófitas y miliólidos; Subunidad 2, calizas y margocalizas nodulosas y algunos cuerpos lenticulares de calizas bioclásticas con estratificación cruzada, con tres niveles discontinuos y sucesivos con bioconstrucciones de rudistas intercalados; Subunidad 3, calizas masivas; Subunidad 4, margas nodulosas alternadas con calizas, con bioconstrucciones de rudistas. Coniaciense inferior-Santoniense medio.

Margas de la Font de les Bagasses (Pons, 1977). Unidad de margas y margocalizas atribuidas al Santoniense.

Calizas de Terradets (Pons, 1977). Unidad de algo más de 400 m de espesor, constituida mayoritariamente por calizas bioclásticas, atribuida al Campaniense.

Calcarenitas y areniscas del Montsec. Conjunto principalmente arenisco, que se considera equivalente a la Formación Arenisca de areny (Mey et al., 1968). Se atribuye al Campaniense-Maastrichtiense inferior.

Grupo Tremp. Depósitos continentales rojizos que representan el final de la sedimentación marina en el área. Contiene el nivel Cretácico/Terciario.

Descripción de los afloramientos y fauna reconocida

Los afloramientos con rudistas estudiados corresponden a los niveles inferior y medio que se reconocen en la subunidad 2 de las Calizas de la Cova. Niveles más modernos con rudistas registran un cambio de fauna, reconociéndose una asociación Coniaciense superior-Santoniense inferior, que no forma parte del objetivo de este estudio. Los materiales de la subunidad 2 se interpretan como facies de lagoon, separado del mar abierto por un sistema de barras pobremente desarrollado, en el que se intercalan depósitos de delta mareal (Boix et al., 2011).

La serie de la subunidad 2 de las Calizas de la Cova aflora bien a través de la carretera que sube por la Sierra del Montsec, desde Àger y en dirección Alçamora. El primer nivel con rudistas del Cretácico superior de la Sierra del Montsec se desarrolla sobre las calizas bien estratificadas con foraminíferos miliólidos y algas carofíceas de la subunidad 1, hacia la parte superior de un paquete margocalizo de aspecto noduloso, formando un biostroma de poco más de un metro (Fig. 28, nivel A) constituido principalmente por *Praeradiolites paillettei*; localmente se reconocen *Hippurites resectus*, formando pequeños grupos, y en menor medida *Sphaerulites patera*, *Radiolites praegalloprovincialis*, *Biradiolites canaliculatus*, *Pseudovaccinites petrocoriensis* y *Pseudovaccinites rousseli* (Anexo A, tabla A9). El techo de este nivel, que en total tiene un espesor de 6 m, son calizas bioclásticas y bioturbadas, con gasterópodos y miliólidos. Un segundo nivel por encima (nivel B en Fig. 28), de unos 5 m, forma también un ciclo con margocalizas nodulosas, muy bioturbadas, y calizas grainstones en el techo. Entre las margocalizas se distinguen esponjas chaetétidas, miliólidos abundantes, algunos corales y escasos fragmentos de radiolítidos.

La serie continúa, parcialmente cubierta, con un tramo de unos 18 m de calizas margosas bioclásticas y calcarenitas, con intercalaciones margosas; en la parte superior, margo-nodulosa, se ha reconocido *Sphaerulites* sp., y por encima se

desarrolla un biostroma de rudistas (segundo nivel de la subunidad 2, Fig. 29A) de unos 4 m de espesor con *Radiolites praegalloprovincialis*, *Biradiolites canaliculatus*, *Praeradiolites requieni*, *Hippurites socialis* y *Hippuritella* sp. 2 (gr. *toucasii*). Los radiolítidos, principalmente *Radiolites praegalloprovincialis*, predominan sobre los hippuritidos (Anexo A, tabla A9). Sobre el biostroma hay dos capas de calizas, la segunda más margosa en la parte inferior, y por encima calcarenitas con estratificación cruzada.



Fig. 28. Afloramiento del primer nivel con rudistas de la Subunidad 2 de las Calizas de la Cova en la Sierra del Montsec. □A. Vista general del afloramiento; se distinguen los dos primeros niveles de la subunidad. □B. Detalle de las margocalizas con rudistas en el nivel A. □Detalle del afloramiento mostrando un thicket con *Hippurites resectus* y *Praeradiolites paillettei*. Martillo de escala.

A unos 800 m al Oeste, ambos niveles con rudistas afloran en el Barranco del Portell. El segundo nivel se reconoce en un entrante o sopeña hacia la base de una unidad caliza (Fig. 29B-D), formando un biostroma de más de 2 m de espesor,

constituido principalmente por *Hippuritella* sp. 2 (gr. *toucasii*) y *Hippurites socialis* y en menor medida *Radiolites praegalloprovincialis* y *Radiolites* sp. 2. A diferencia de la asociación identificada en el nivel equivalente más al Este, aquí predominan los hippurítidos sobre los radiolítidos. El paquete de calizas masivas que se desarrolla sobre los rudistas es también de mayor potencia en este punto. El contacto entre el biostroma de rudistas y las calizas de encima es erosivo y muy neto, encontrándose truncados los rudistas del techo del nivel. Sobre las calizas se desarrollan también calcarenitas con estratificación cruzada.

El primer nivel con rudistas muestra una asociación de rudistas en las que la mayoría de especies son características del Turoniense superior. Las localidades tipo de *Praeradiolites paillettei*, *Hippurites resectus*, *Sphaerulites patera*, *Pseudovaccinites petrocoriensis* y *Pseudovaccinites rousseli* corresponden al Turoniense superior de las cuencas Pirenaica y de Aquitania. Ejemplares que se han atribuido a *Radiolites praegalloprovincialis* y *Biradiolites canaliculatus*, raros en los afloramientos, corresponden a especies que se encuentran bien representadas en el Coniaciense. El segundo nivel con rudistas contiene especies típicas del Coniaciense. *Hippuritella* sp. 2 (grupo *toucasii*), parece una forma ligeramente evolucionada de *Hippuritella* sp. 1 (grupo *toucasii*) que se ha reconocido en la base del Miembro Montagut (Valle del Riu de Carreu), en un afloramiento correspondiente a la Zona de *Paratexanites serratomarginatus* (Coniaciense superior), por lo que se puede considerar que este afloramiento de la Sierra del Montsec es ligeramente posterior en el tiempo.

Estudios recientes basados en técnicas de datación por isótopos de estroncio en la unidad de Calizas de la Cova de la Sierra del Montsec (Boix et al., 2011), atribuyen al primer nivel con rudistas una edad correspondiente a la parte alta del Coniaciense inferior, resultado que entra en contradicción con la asociación reconocida. Para el segundo nivel no se aportan datos, pero para un tercer nivel dentro de la misma unidad, cuya fauna de rudistas muestra una asociación Coniaciense superior-Santoniense inferior (Pascual et al., 1989), se atribuye una edad Coniaciense superior.

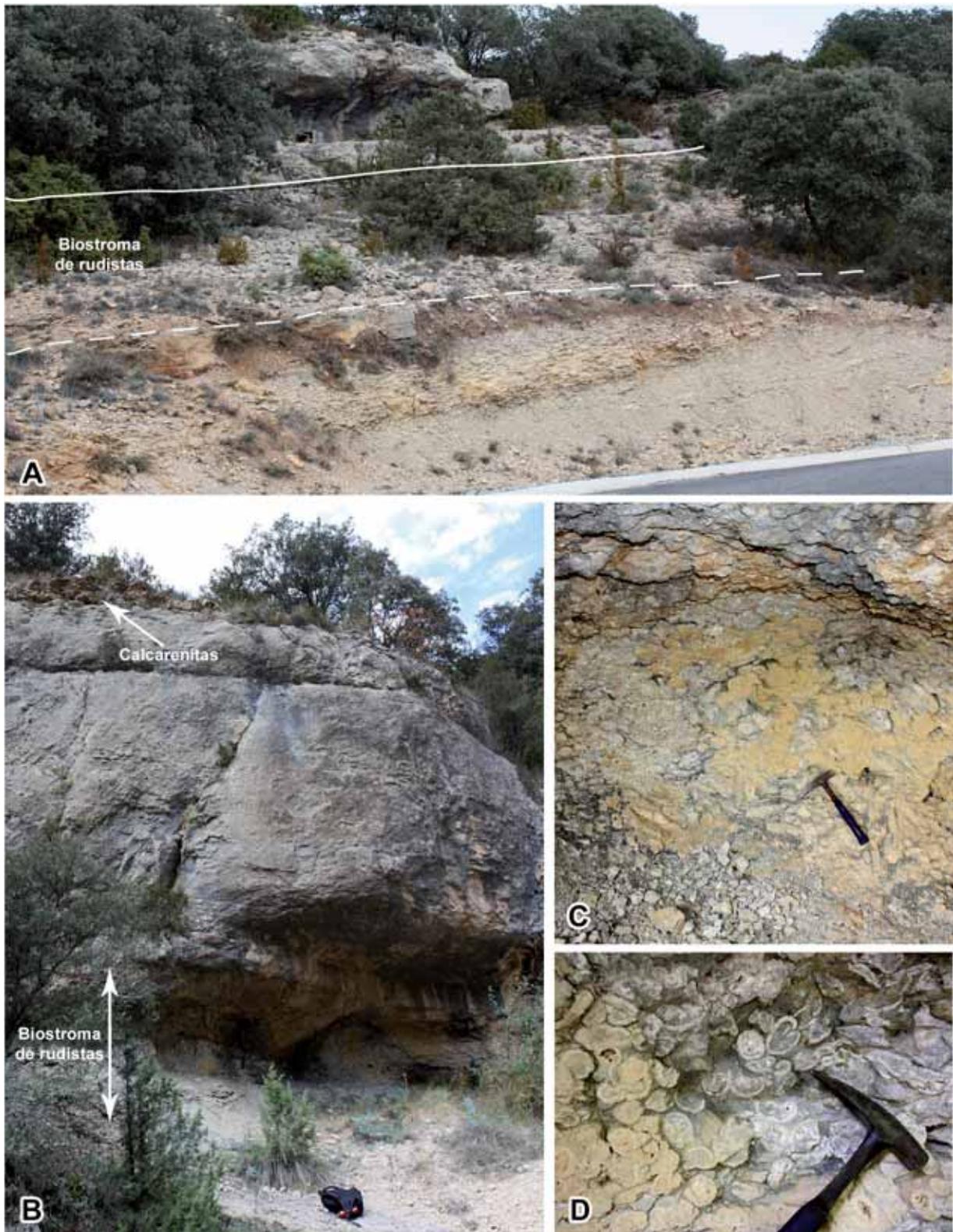


Fig. 29. Afloramientos del segundo nivel con rudistas de la Subunidad 2 de las Calizas de la Cova en la Sierra del Montsec. □A. Afloramiento en la carretera hacia Alçamora. □B. Afloramiento en el Barranc del Portell. El biostroma se desarrolla en la base de la unidad de calizas. □C-D. Aspecto en detalle del biostroma de rudistas.

2.3. Síntesis bioestratigráfica.

La integración de algunos afloramientos en un marco bioestratigráfico, a partir de las biozonas que se reconocen, y su correlación con otros donde la fauna de rudistas no está acompañada por buenos marcadores de biozonas, ya sea por correspondencia de especies, de unidades litoestratigráficas o secuencias deposicionales reconocidas, permite deducir un orden en el tiempo de los afloramientos y las especies estudiadas de forma aproximada. En la Fig. 30 se muestra de forma sintética la ordenación de los afloramientos estudiados y de las especies representadas en cada una de ellos.

En el Cenomaniense, solamente se registran rudistas en afloramientos de la Sierra de Sant Gervàs y Sopeira. En el Cenomaniense inferior (Zona de *Rotalipora brotzeni*) se sitúan en la parte inferior de la Fm. Sopeira (afloramiento al Norte de Llastarri). En las Brechas de Santa Fe, Sopeira (y por correlación en las Calizas de Santa Fe, Sierra de Sant Gervàs), corresponden al intervalo entre el Cenomaniense medio y la parte inferior del Cenomaniense superior (Zonas de *Mantelliceras mantelli* y *Calycoceras (Proeucalycoceras) guerangeri*).

Los afloramientos de Montanissell, Cal Perdiu y Hortonedá corresponden a afloramientos de la plataforma (Fm. Congost) de la secuencia deposicional Congost-A, atribuida al Turoniense superior. En la unidad inferior de la secuencia (Fm. Reguard), se reconoce la Zona de *Marginotruncana schneegansi* (Turoniense medio-superior) y en los alrededores de Abella de la Conca, en la Fm. Cal Trumfo (equivalente a las formaciones Reguard y Congost), la presencia del ammonites *Romaniceras (Romaniceras) devenarium* indica una edad de Turoniense medio-superior. De los tres afloramientos, el de Montanissell muestra una fauna que parece más primitiva que en el resto; la asociación de especies es característica del Turoniense superior y entre ellas se ha registrado *Pseudovaccinites inferus*, a partir de la cual se diversifican las otras especies del género. En Hortonedá y Cal Perdiu la especie predominante es *Pseudovaccinites praegiganteus*, también característica del Turoniense superior.

El primer nivel con rudistas de la Sierra del Montsec (subunidad 2 de las Calizas de la Cova) muestra una asociación de rudistas del Turoniense superior. Su posición

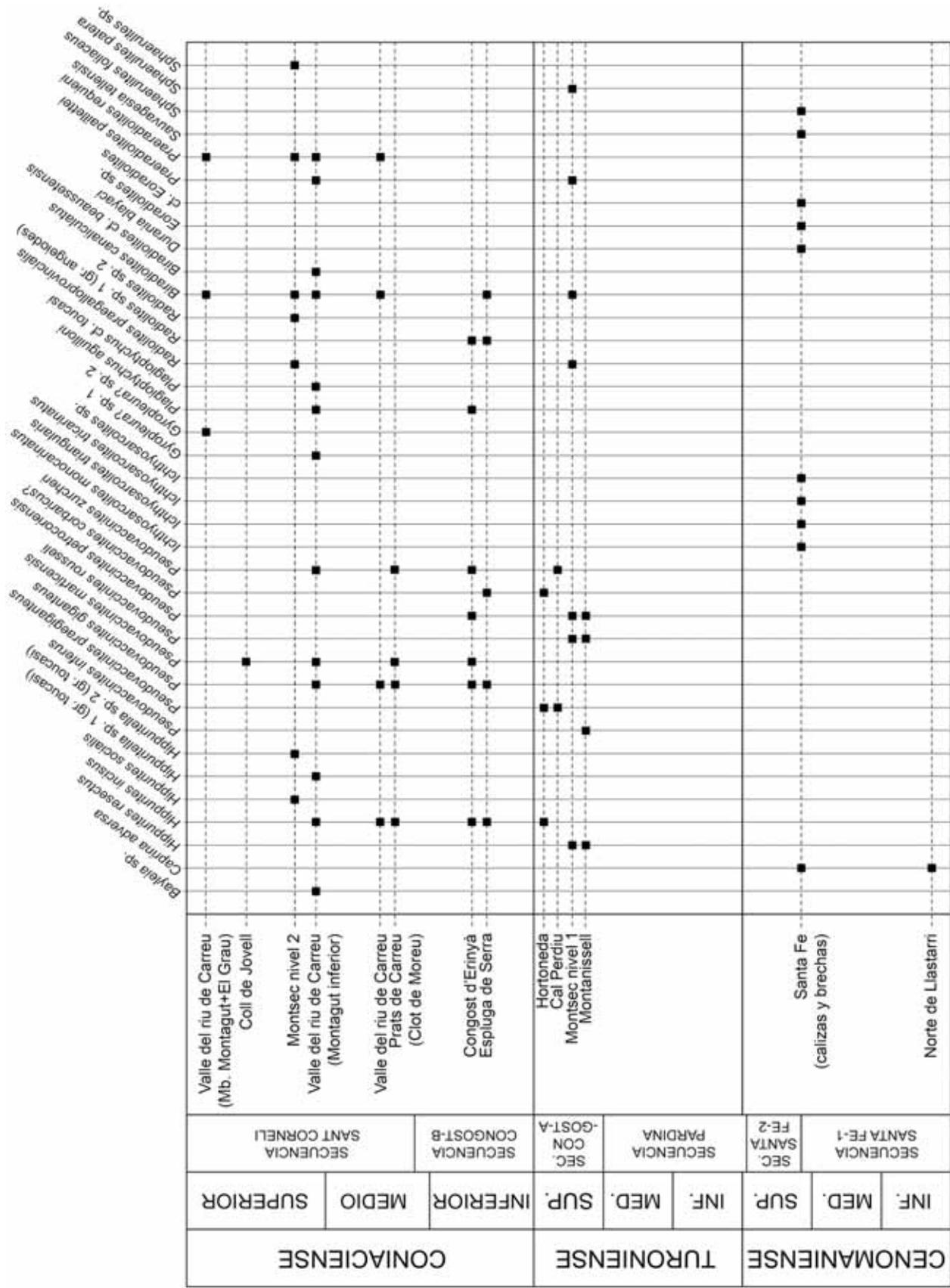


Fig. 30. Distribución estratigráfica aproximada de los afloramientos estudiados y de la fauna reconocida en cada uno. Las unidades cronoestratigráficas no están a escala

relativa o equivalencia respecto a los afloramientos anteriores es difícil de deducir, aunque algunas especies registradas en el afloramiento (*Hippurites resectus*, *Pseudovaccinites rousseli* y *P. petrocoriensis*) son las mismas que se han reconocido en Montanissell.

El afloramiento del Congost d'Erinyà corresponde al margen de la plataforma de la secuencia Congost-B, desarrollada progradante sobre el talud de la plataforma precedente, y se atribuye al Coniaciense inferior. En el Norte de Espluga de Serra se desarrolla una unidad de brechas derivadas de la erosión de esta plataforma y que contiene fauna similar. En ambos afloramientos se registra, entre otras especies, una población de *Pseudovaccinites giganteus* en la que la mitad de ejemplares muestra aún características primitivas (cresta del ligamento truncada), propias de la especie precedente, *Pseudovaccinites praegiganteus*. Esta característica es de utilidad tanto para ubicar estratigráficamente por encima el afloramiento del Congost d'Erinyà respecto a los correspondientes a la plataforma de la secuencia Congost-A, como para considerarlo anterior a otros donde no se distingue ese rasgo en la especie.

El Coniaciense medio está bien representado en el Miembro Clot de Moreu de la Formación Carreu (Zona de *Peroniceras tridorsatum*), en el área del valle del Riu de Carreu y Prats de Carreu. Los rudistas son muy abundantes al Este, en los afloramientos de Prats de Carreu, representados exclusivamente por hippurítidos. En el Oeste, en el valle del Riu de Carreu, los registros son puntuales pero también se distinguen radiolítidos entre la fauna.

El afloramiento de la Collada de Gassó, en la base del Miembro Montagut de la Formación Sant Corneli, en el valle del Riu de Carreu muestra una fauna de rudistas muy diversificada correspondiente al Coniaciense superior (Zona de *Paratexanites serratomarginatus*). Entre las especies se reconoce *Hippuritella* sp. 1 y resulta muy útil porque permite deducir que el segundo nivel con rudistas de la Sierra del Montsec (subunidad 2 de las Calizas de la Cova) es temporalmente posterior a este, ya que presenta una especie que se ha identificado como *Hippuritella* sp. 2 y que representa un estadio evolutivo posterior dentro del mismo grupo filético de *Hippuritella toucasi*. Esta forma, *Hippuritella* sp. 2, también se reconoce al Oeste de la Collada de Gassó, en el Coniaciense superior-Santonense inferior de los depósitos de plataforma del anticlinal de Sant Corneli (Vicens et al., 1998).

En la base del Miembro Balcó del Cucut, en el Coll de Jovell, los rudistas que se reconocen corresponden al Coniaciense superior, aunque muy por encima de la base de la Zona de *Gauthiericeras margae*, que se reconoce en la unidad precedente (Mb. Coll del Jovell).

Los miembros Montagut y El Grau en el Valle del Riu de Carreu recogen los últimos registros de rudistas correspondientes al Coniaciense superior, por debajo del límite Coniaciense/Santoniense que marca el inocerámido *Platyceramus undulatoPLICATUS*. Es significativa la presencia de una forma que se ha atribuido a *Gyropleura?* sp. 2, que se diferencia de *Gyropleura?* sp. 1 (reconocida en la base del Miembro Montagut) por un tamaño mucho mayor, y que se reconoce tanto por debajo como por encima del nivel de *Platyceramus undulatoPLICATUS*.

3. Paleontología.

3.1. Material y métodos.

3.1.1. Material estudiado.

El material estudiado comprende alrededor de 2125 ejemplares correspondientes a 1520 números de registro (ya que algunos registros corresponden a muestras con diversos ejemplares unidos o fragmentos de roca con diversos ejemplares incluidos).

La mayoría de fósiles de rudistas estudiados para la realización de esta tesis se encuentran depositados en la colección de Paleontología de la Universitat Autònoma de Barcelona. Parte de este material se conservaba registrado en la colección, procedente de diferentes campañas de trabajo de campo durante la elaboración de trabajos de investigación por miembros o alumnos de la Unitat de Paleontologia del Departament de Geologia de la UAB, a lo largo de más de 30 años. Otra parte proviene de la recolección durante el trabajo de campo para esta tesis, y que se ha sumado a colección. Todos los ejemplares se encuentran registrados y marcados con su número correspondiente, y es el usado para identificarlos en las descripciones, figuras y tablas de este trabajo, siempre precedido por el acrónimo PUAB identificativo de la Colección de Paleontología de la Universitat Autònoma de Barcelona.

Por otro lado se ha revisado la Colección Vidal del Museu de Geologia de Barcelona (Museu de Ciències Naturals de Barcelona), que contiene numerosos rudistas del Pirineo, entre los cuales algunos correspondientes a afloramientos estudiados en este trabajo y que se han usado también en la descripción de las especies. En el texto, figuras y tablas, se citan con su número de registro correspondiente, precedido por el acrónimo MGB.

Los ejemplares de otras colecciones que se citan en el texto o se figuran también se han identificado con sus correspondientes números de registro y acrónimos de colección:

EM / EMP= École nationale supérieure des Mines de Paris, colección conservada actualmente en la Université Claude Bernard Lyon I, Villeurbanne (Francia).

IGM= Colección nacional de Paleontología, Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

MNHN= Muséum National d'Histoire Naturelle de Francia, en París.

MUA= Musée de Paléontologie de l'Université d'Alger (Argelia).

Además del material correspondiente a los afloramientos del Pirineo meridional-central, se han revisado ejemplares de otras localidades, de la colección PUAB, para usarlos de comparación con algunas especies: Juncal (Leiria, Portugal), Gattigues (Gard, Francia) y Castroserracín (Segovia, España).

La gestión documental del material estudiado se ha llevado a cabo mediante una base de datos en *Filemaker* que incluye la información taxonómica, geográfica, geológica de cada registro, así como información complementaria relacionada con el proceso de estudio.

3.1.2. Métodos para el estudio de rudistas.

Para el estudio del material, y su posterior descripción y figuración, se han usado diversas metodologías que se resumen a continuación.

Fotografiado: se han realizado numerosas fotografías para la ilustración de las especies descritas mostrando el aspecto externo de las conchas completas o bien de detalles de la concha. Para estos últimos casos, si ha sido necesario, las fotografías se han realizado con una lupa binocular provista de cámara digital. En aquellas especies en las que se ha considerado útil para apreciar mejor su morfología externa, se ha usado la fotografía estereoscópica, que consiste en el fotografiado de un mismo ejemplar con dos perspectivas ligeramente diferentes; al ser representadas las dos imágenes obtenidas (pares estereoscópicos), separadas por una determinada distancia, su observación permite ver el ejemplar tridimensionalmente. Su observación se puede realizar directamente o más fácilmente mediante un estereoscopio de uso habitual en cartografía.

Secciones orientadas: el uso de secciones orientadas (transversales, radiales y tangenciales) resulta indispensable para la observación, estudio y comprensión de los caracteres internos, como la forma y disposición de los elementos miocardinales u otros presentes dependiendo del taxón, o la estructura y morfología de las capas interna y externa de la concha. La realización de las secciones se ha llevado a cabo usando diferentes sierras de disco, en función del tamaño de la muestra a cortar. Las secciones se han pulido con carborundo en polvo de diferentes groesos y posteriormente se han escaneado, con la superficie pulida mojada para mejorar el contraste, con el fin de obtener la imagen digital.

Peels y láminas delgadas: para la comprensión y descripción de la estructura y morfología de las láminas de crecimiento de la capa externa de la concha de los rudistas radiolítidos, se han realizado peels y láminas delgadas a partir de las secciones pulidas obtenidas. En este grupo principalmente, el uso de estas técnicas resulta necesario para una correcta interpretación de los elementos de la estructura, que no son siempre visibles cuando se observan secciones pulidas con luz reflejada. La técnica del peel (Stewart & Taylor, 1965; Wilson & Palmer, 1989) se realiza aplicando papel de acetato sobre una sección pulida y mojada con acetona, que previamente ha sido atacada sumergiéndola durante unos segundos en una disolución de ácido clorhídrico al 10%. Una vez seco, el papel de acetato se retira, quedando un grabado de la estructura de la capa externa. Esta técnica permite obtener resultados similares a los de la lámina delgada, aunque a veces con una resolución menor, pero resulta menos destructiva, más rápida y requiere de menos recursos. Las láminas delgadas y peels se han escaneado para obtener la imagen digital.

Dibujos interpretativos: a partir de las imágenes obtenidas después de escanear las secciones pulidas, se han realizado dibujos interpretativos con el fin de ilustrar los diferentes elementos internos y las capas de la concha y facilitar así su diferenciación, ya que en muchas ocasiones son difíciles de distinguir directamente. Los dibujos se han realizado digitalmente con Adobe Illustrator.

Medidas lineales y dimensiones: como parte de las descripciones se aportan datos de medidas lineales tomadas en los ejemplares para cuantificar las dimensiones, generalmente indicando los rangos de variación de valores. Por regla general las longitudes (normalmente de la valva derecha, la inferior y más grande, en hippurítidos

y radiolítidos) corresponden a la distancia entre el umbo y la comisura, valor que suele corresponder con la altura de la valva. En ejemplares más o menos cilíndricos, la anchura (o amplitud) medida en la valva corresponde al diámetro máximo que presenta. En otros casos se especifica la dirección en que se han tomado las medidas (antero-dorsal, postero-ventral, antero-dorsal/postero-ventral, etc.). Excepto en las especies con pocos ejemplares, las medidas se han representado mediante diagramas de dispersión mostrando el rango de variación entre la longitud y la anchura, diferenciando entre los ejemplares con valvas derechas completas e incompletas.

Medidas angulares: en los rudistas hippurítidos se han medido además, en secciones transversales de la valva derecha cercanas a la comisura, los valores angulares entre los tres repliegues de la concha que se desarrollan internamente, correspondientes a la cresta del ligamento y a dos pilares, y los valores de angulares entre el eje cardinal y la cresta del ligamento. La medición de estas dimensiones es útil para determinar cuantitativamente la posición y/o orientación de estos elementos entre ellos, teniendo importancia en la sistemática, ya que varían tanto entre diferentes géneros como especies, así como para observar la variabilidad intraespecífica. El uso de medidas angulares en el estudio de los hippurítidos es común desde Toucas (1903-1904), quien utilizaba este tipo de medidas para determinar el espacio que ocupaban los tres repliegues respecto el contorno de la valva. Desde entonces, son diferentes metodologías las que se han usado para medir ángulos, las relaciones entre ellos y con el contorno, así como otros parámetros referentes a las longitudes de los repliegues (ver por ejemplo Vicens (1992a), Simonpietri (1999) o Steuber (1999) para más detalles). En este trabajo se ha utilizado el método propuesto por Vicens (1992a, 1992b), que consiste en medir los ángulos externos (ángulos LP2, LP1 y P1P2) e internos (ángulos LP2i, LP1i y P1P2i) entre los repliegues de la capa externa de la concha (L=cresta del ligamento; P1=primer pilar; P2=segundo pilar), respecto el centro de la sección, así como la inclinación del aparato cardinal (D=eje cardinal) respecto la cresta del ligamento (ángulo LD) (Fig. 31). El centro de la sección se obtiene utilizando una lámina de acetato transparente en la que se han imprimido círculos concéntricos, equidistantes entre sí 5 mm. La lámina se superpone sobre una hoja donde se ha imprimido la imagen de la sección, previamente pulida y escaneada, se hace coincidir alguno de los círculos ya sea con el contorno interno o externo de la

capa externa de la concha, y se marca el centro. Este método es práctico; aunque su precisión es aproximada, el error es muy pequeño si se repite diferentes veces en una misma sección.

Los ángulos LP2, LP1 y P1P2 los forman las rectas que pasan por el centro de la sección y por el punto donde la cicatriz del correspondiente repliegue intersecta con el perímetro externo. A partir de estas rectas se puede determinar el arco que ocupan los tres repliegues en el contorno de la sección.

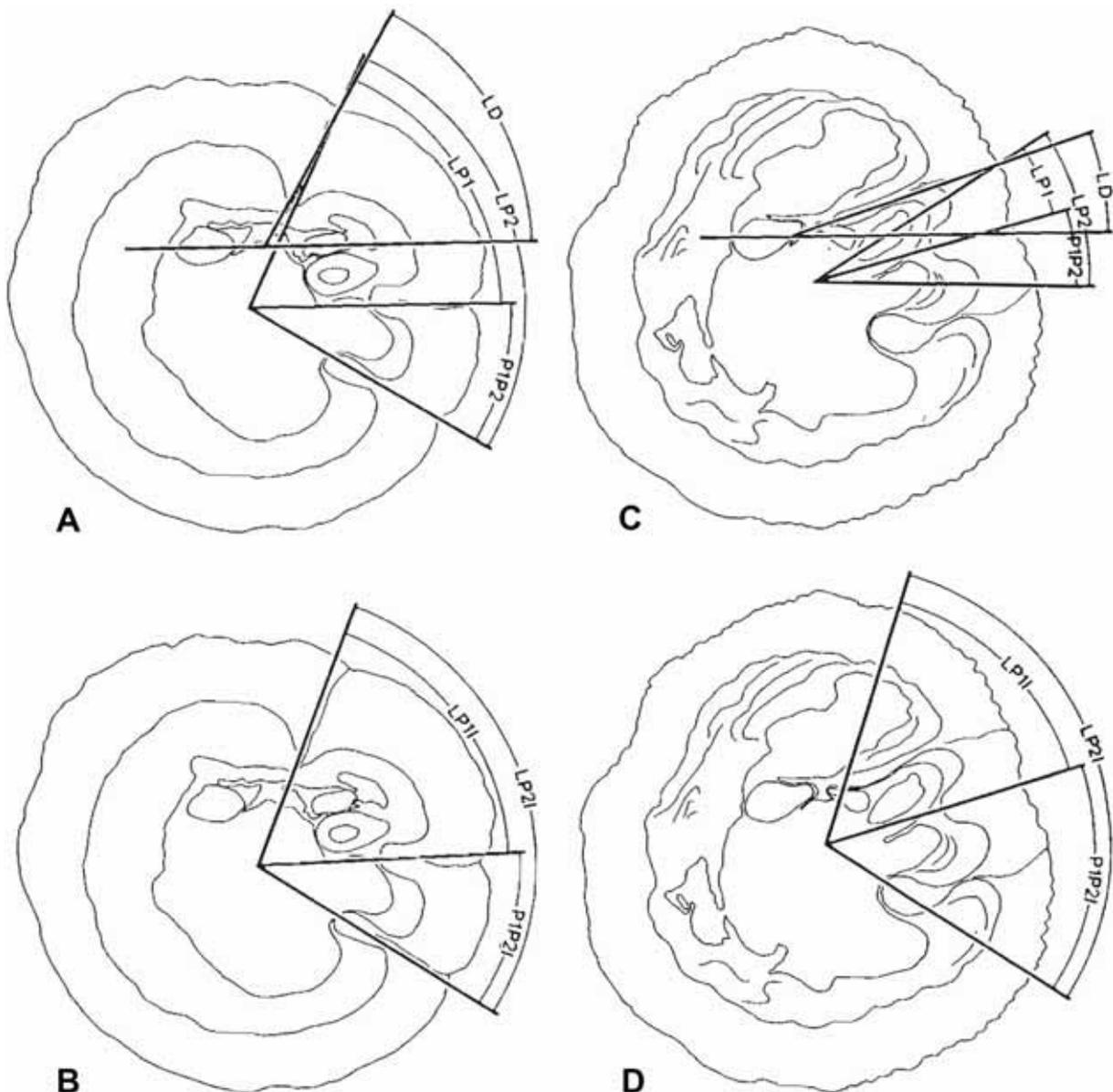


Fig. 31. Dibujos de secciones de hippurítidos mostrando los ángulos medidos. □A-B. Secciones de *Hippurites radiosus* des Moulins mostrando los ángulos externos (LP2, LP1 y P1P2) y entre el eje cardinal y la cresta del ligamento (LD) en A y los ángulos internos (LP2i, LP1i y P1P2i) en B. □C-D. Secciones de *Pseudovaccinites robustus* (Toucas) mostrando los ángulos externos (LP2, LP1 y P1P2) y entre el eje cardinal y la cresta del ligamento (LD) en C y los ángulos internos (LP2i, LP1i y P1P2i) en D. Figura tomada de Vicens (1992b).

Los ángulos LP2i, LP1i y P1P2i los forman las rectas que pasan por el centro de la sección y por el punto más interno de la cresta del ligamento o por el centro del pilar correspondiente. Los ángulos formados por estas rectas determinan la posición de la parte supuestamente funcional de las tres estructuras.

El ángulo LD determina la inclinación entre la cresta del ligamento y el eje cardinal. Está formado por la recta que pasa por el centro de los dos dientes y la recta que pasa por el extremo interno de la cresta del ligamento y el punto donde la cicatriz intersecta el contorno externo.

Los valores obtenidos se han tratado estadísticamente para calcular en cada conjunto la media, el valor máximo, el valor mínimo, la desviación estándar y el coeficiente de variación. Las medidas angulares obtenidas en cada especie se han representado mediante diferentes diagramas de dispersión mostrando el rango de variación entre cada ángulo respecto el diámetro máximo de la sección en la que se han medido. Además se han representado los valores de los ángulos LP1 respecto LP2. Al final de apartado correspondiente a la familia Hippuritidae, estos datos se han utilizado para realizar una comparación entre géneros y especies.

Los valores de las medidas lineales y angulares, así como los datos estadísticos de los valores angulares, se detallan en el Anexo 2, en diferentes tablas por cada especie.

3.1.3. Otras observaciones.

Abreviaciones en texto y figuras: A = anterior; BP = banda posterior; BV = banda ventral; CAP = cavidad accesoria posterior; CC = cavidad corporal; CE = capa externa; CI = capa interna; CMP = cavidad miofórica posterior; D = dorsal; DA =diente anterior; DC = diente central; DP = diente posterior; FA = foseta del diente anterior; FC = foseta del diente central de la valva derecha; FP = foseta del diente posterior; L = cresta del ligamento; MA = mióforo anterior; MP = mióforo posterior; P = posterior; P1 = primer pilar; P2 = segundo pilar; SL = surco ligamentario; SMI = surco marginal interno; SP = seno posterior; SV = seno ventral; V = ventral; VD = valva derecha; VI = valva izquierda.

Listas de sinonimias: Los signos usados en las listas de sinonimias son los introducidos por Richter (1948) y re-propuestos por Matthews (1973).

3.2. Sistemática.

Los rudistas (Orden Hippuritida Newell, 1965) son un grupo de moluscos bivalvos que apareció a finales del Jurásico y se extinguió a finales del Cretácico, poblando extensivamente el fondo de los mares poco profundos de los márgenes del océano Tetis. Desarrollaron una serie de modificaciones en la estructura y morfología de su concha que les distinguen de los demás bivalvos, entre las cuales una concha formada por dos capas, una externa, de calcita de bajo contenido en magnesio y con microestructura prismática simple, y otra interna, de aragonito y microestructura laminar cruzada, y una charnela con dentición paquidonta, dientes muy gruesos y en número reducido. Eran normalmente muy inequivalvos y vivían fijos al sustrato por una de las dos valvas. Que la valva fija sea la izquierda o la derecha se ha utilizado para diferenciar dos grandes grupos o superfamilias de rudistas, los Requienioidea Kutassy, 1934 (2 familias) y los Radiolitoidea d'Orbigny, 1847 (12 familias) (Carter et al., 2011). La charnela (dientes, fosetas y ligamento), mióforos (superficies de fijación de los músculos aductores) y estructuras derivadas, estructura de las capas o forma de las valvas, son características morfológicas usadas para la distinción taxonómica en familias.

Los rudistas reconocidos en los afloramientos estudiados del Cenomaniense-Coniaciense y que a continuación se describen corresponden a 7 familias de las dos superfamilias: familia Requieniidae (Superfamilia Requienioidea) y familias Caprinidae, Hippuritidae, Ichthyosarcolitidae, Monopleuridae, Plagioptychidae y Radiolitidae (Superfamilia Radiolitoidea).

3.2.1. Familia REQUIENIIDAE Kutassy, 1934.

Diagnosis.- (Adaptada de Gourrat et al., 2003): Concha fuertemente inequivalva, fijada por una VI grande. VI enrollada trocospiralmente a helicospiralmente alrededor de un eje orientado en un ángulo bajo con respecto al plano de la comisura, generando una superficie basal ampliamente extendida a lo largo de la concha anterior de la valva. VD operculiforme a más o menos inflada posteriormente. Dos dientes desiguales en la VD; un diente prominente en la VI.

Subfamilia REQUIENIINAE Kutassy, 1934

Diagnosis.- (Adaptada de Scott et al., 2010): VD plana a convexa, con enrollamiento presente o ausente; mióforos de la VI son dos áreas infladas en la pared de la concha o dos láminas proyectadas; lámina miofórica posterior de la VD separada de la plataforma cardinal. Algunos géneros con diente posterior de la VD de tamaño reducido, bandas radiales, estrías radiales o canales accesorios.

Género *Bayleia* Munier-Chalmas, 1873

Especie tipo.- *Bayleia pouechi* Munier-Chalmas, 1873, por designación original. Del Campaniense de Leychert (Ariège, Francia).

Diagnosis.- (Adaptada de Dechaseaux & Perkins, 1969a): VD muy enrollada; inserción muscular anterior en la pared de la concha en ambas valvas; VI con diente grande situado posteriormente en la charnela e inserción muscular posterior de la VI en una lámina que pasa por debajo de la plataforma cardinal; inserción muscular posterior de la VD en una lámina ensanchada distalmente y atenuada proximalmente; VD con tres cavidades accesorias posteriores pequeñas, una bajo el ligamento y otras dos separadas por la lámina miofórica.

***Bayleia* sp.**

(Fig. 32)

Material.- Un ejemplar con las dos valvas, una VD y un fragmento de VI; del afloramiento de la Collada de Gassó (Anexo A, tabla A5).

Descripción.- El ejemplar PUAB 27471 conserva las dos valvas completas articuladas (Fig. 32), ambas enrolladas; la VD, más hinchada y con las vueltas en contacto, tiene una altura de 28 mm desde el plano de la comisura. La VI, más corta y con un enrollamiento abierto, alcanza los 22 mm; en su parte apical tiene una superficie aplanada por donde estaba fijada en vida (Fig. 32A).

La VD se conserva en molde interno; en la zona posterior se distinguen dos surcos paralelos que sigue el enrollamiento de la valva (Fig. 32C). La VI conserva la

concha; es lisa, de color marrón oscuro, y se distinguen en su superficie líneas de crecimiento.

Otro ejemplar, PUAB 27416, corresponde a una VI ligeramente mayor y conservada del mismo modo en molde interno, sin nada de concha visible. También se observan los dos surcos paralelos situados posteriormente.

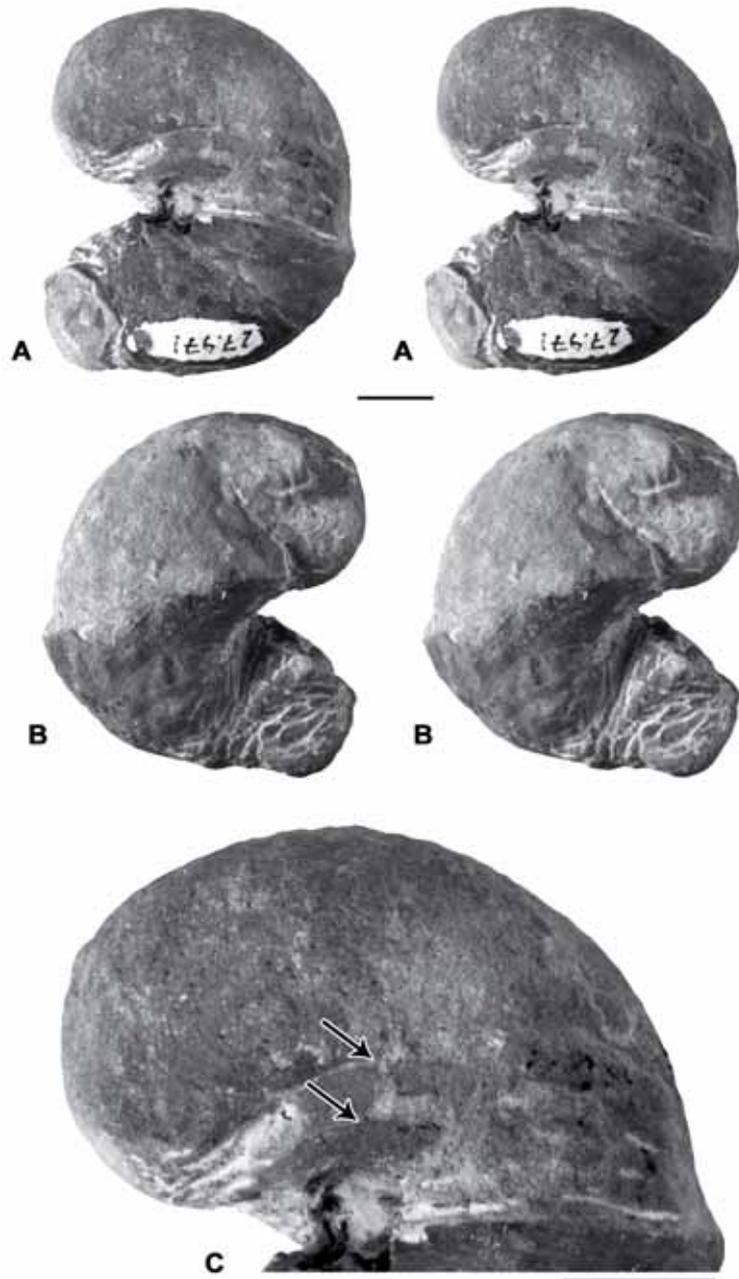


Fig. 32. *Bayleia* sp., PUAB 27471, de la Collada de Gassó. □A-B. Pares estereoscópicas, en vista posterior y anterior respectivamente. □C. Detalle de la VD del mismo ejemplar mostrando los dos surcos posteriores visibles en el molde interno. Barra de escala = 10 mm.

Discusión.- Las características externas observadas en los ejemplares descritos son muy similares a las de *Bayleia pouechi* Munier-Chalmas, 1873, del Campaniense de Ariège (Francia), sin embargo tienen unas dimensiones menores. Ejemplares similares y también atribuidos a *Bayleia* sp., pero del Santoniense medio, y otros atribuidos a *Bayleia pouechi*, en el Santoniense inferior a medio, del anticlinal de Sant Corneli, son citados por Vicens et al. (1998). Ninguna otra forma de *Bayleia* era conocida anteriormente en el Coniaciense del Pirineo.

Bayle (1878, pl. 107) describió y figuró un ejemplar de *Bayleia pouechi* en el que la VD, también conservada en molde interno, mostraba un surco en la misma posición en la que, en las dos VD del material estudiado, se distinguen dos surcos. Bayle interpretó la presencia de éste surco con la posición de la lámina interna de inserción del músculo posterior. Munier-Chalmas (1882) opinó que el surco debía corresponder a la lámina longitudinal que delimitaba la cavidad destinada a la inserción del musculo posterior. Para Astre (1962), por otro lado, el surco correspondería a la manifestación más distal de un tabique que limitaría la cavidad principal con la zona con las cavidades accesorias de la VD. Ya sea por uno u otro motivo, y sin poder precisar, en las dos VD observadas los surcos presentes son dos y no uno.

3.2.2. Familia CAPRINIDAE d'Orbigny, 1847a.

Diagnosis.- [Adaptada de Chartrousse, 1998b]: VD cónica, recta o curvada. VI cónica, normalmente más desarrollada que la VD, con enrollamiento variable. Capa externa muy fina; superficie lisa o con costillas longitudinales. Capa interna más gruesa, con canales paleales alineados radialmente, más frecuentes en la VI que en la VD. Canales de sección transversal piriforme en formas primitivas, a poligonales o redondeados en formas más modernas. Ligamento invaginado en un surco interno. Las dos valvas con una cavidad paleal principal y una cavidad accesoria posterior, separadas por una pared transversal en la VI y, dependiendo de la subfamilia, por una pared transversal o una lámina miofórica en la VD. Canales y cavidades presentan tábulas. Dos dientes desiguales en la VI, el anterior mayor que el posterior, que encajan en dos fosetas de la VD; un diente robusto en la VD, que encaja en una foseta entre los dientes de la VI. Inserción del músculo aductor anterior en una superficie

inclinada, en el margen interno abapical de la capa interna, que se prolonga a veces por una pequeña lámina sobre una de las dos valvas. Inserción del músculo aductor posterior subperpendicular a la comisura; en la VI el mióforo posterior corresponde a una lámina vertical más o menos desarrollada situada en el borde interno de la capa interna de la parte posterior de la concha; en la VD el mióforo corresponde a una lámina vertical más o menos desarrollada y de posición variable según la subfamilia.

Discusión.- La familia Caprinidae fue definida por d'Orbigny (1847a) por la presencia de canales en la concha, aunque fue Douvillé (1887, 1888) quien describió por primera vez los detalles del aparato miocardinal a partir del estudio del género *Caprina*. Posteriores estudios (Paquier, 1905; Mac Gillavry, 1937; Skelton, 1978; Chartrousse, 1998a, 1998b) han contribuido al conocimiento del grupo así como de sus géneros, resultando en la diferenciación de dos subfamilias (Caprininae d'Orbigny y Caprinuloideinae Damestoy) basada en función de la organización miofórica posterior. En los Caprininae, la lámina miofórica posterior de la VD sería la que se proyecta sobre la cavidad accesoria posterior de la VI, mientras que en los Caprinuloideinae, de forma opuesta, sería la lámina miofórica posterior de la VI la que se proyecta sobre la cavidad accesoria posterior de la VD, convirtiéndose la correspondiente cavidad accesoria en cada caso, de forma funcional, en una cavidad miofórica.

Subfamilia CAPRININAE d'Orbigny, 1847a

Diagnosis.- [Adaptada de Chartrousse (1998b) y Skelton (2013)]: Caprinidae con mióforo posterior de la VD formado por una lámina vertical robusta que se extiende desde el diente central hasta el margen postero-ventral, separada de la parte posterior de la concha por una cavidad accesoria posterior (ectomiofórica); el mióforo posterior de la VD se proyecta en la cavidad accesoria posterior (endomiofórica) de la VI. Inserción del músculo aductor posterior entre la cara externa de la lámina miofórica de la VD y la cara interna del mióforo posterior, menos desarrollado, de la VI. Mióforo anterior es una apófisis saliente, menos desarrollada en la VD que en la VI, que se inserta en una depresión somera en la VI; superficie de inserción muscular inclinada hacia el interior de la VD, entre la cara interna de la apófisis miofórica de la VD y la cara externa de la apófisis miofórica posterior (Fig. 33).

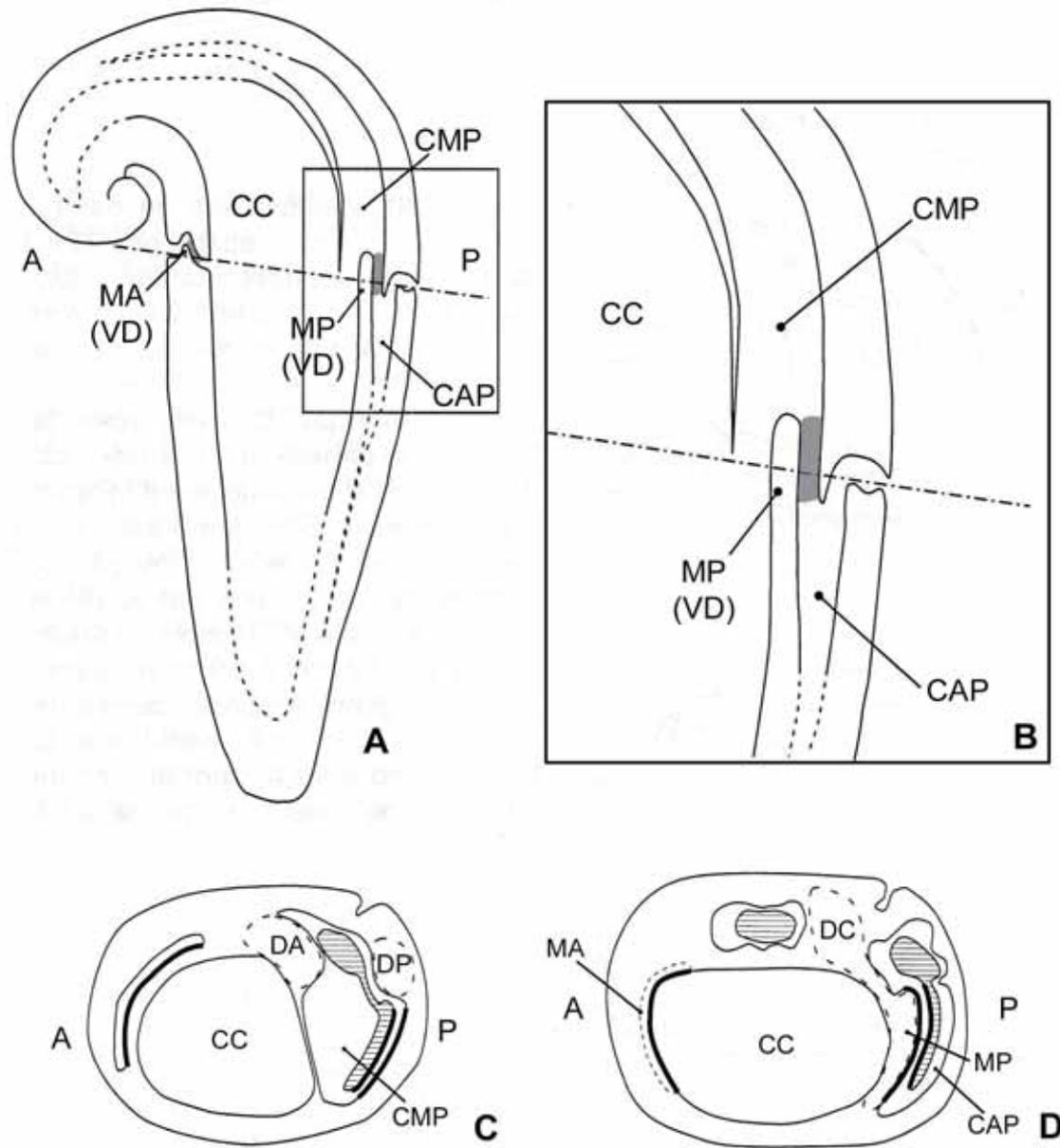


Fig. 33. Organización miofórica y función de las cavidades en la subfamilia Caprininae. □A. Sección longitudinal esquemática cortando las dos valvas. □B. Ampliación del recuadro marcado en A. En A y B los músculos aductores están representados en gris. □C. Sección transversal de la VI. □D. Sección transversal de la VD. En C y D las líneas negras gruesas indican las superficies de inserción muscular; las zonas ralladas indican los elementos miocardinales de la valva contraria. Modificado de Chartrousse (1998b, pp. 20-22).

Observaciones.- Los términos ‘cavidad ectomiofórica’ y ‘cavidad endomiofórica’ son los propuestos por Skelton (2013) para referirse a las cavidades accesorias separadas de la cavidad corporal y que, respectivamente, se encuentran en el lado exterior de un mióforo (separándolo de la pared de la concha) o en las que se introduce un mióforo (y están separadas de la cavidad corporal por una lámina). Otros términos como ‘cavidad perimiofórica’ y ‘cavidad miofórica’ (Chartrousse, 1998b) son equivalentes a

los anteriores, respectivamente, aunque de forma habitual se ha usado sencillamente el de 'cavidad accesoria (anterior, posterior...)'.

Género *Caprina* d'Orbigny, 1822

Especie tipo.- *Caprina adversa* d'Orbigny, 1822; del Cenomaniense inferior de l'Île d'Aix (Charente-Maritime, Francia).

Diagnosis.- Caprininae con canales radiales generalmente piriformes sobre la periferia de la capa interna de la VI; las láminas radiales que separan los canales pueden estar bifurcadas, formando sucesivas filas de canales cada vez más pequeños hacia el margen exterior. Canales en la VD ocasionalmente, sobre una parte limitada de los márgenes anterior y dorsal.

***Caprina adversa* d'Orbigny, 1822**

(Figs. 34-40)

- * 1822 *Caprina adversa* Var. A; d'Orbigny, p. 106, pl. 3, figs. 1-3.
- 1822 *Caprina adversa* Var. B; d'Orbigny, p. 107, pl. 3, figs. 4, 5.
- 1840 *Caprina adversa* d'Orbigny; d'Orbigny, p. 169.
- 1848 *Caprina adversa* d'Orb.; d'Orbigny, pl. 536, figs. 1-5; pl. 537, figs. 1-3.
- 1850 *Caprina adversa* d'Orb.; d'Orbigny, p. 182.
- 1887 *Caprina adversa*; Douvillé, p. 781, text-figs. 8, 9, pl. 29; pl. 30; pl. 31, fig. 1.
- 1888 *Caprina adversa*; Douvillé, p. 701, text-figs. 1-4.
- 1998a *Caprina adversa* d'Orbigny; Chartrousse, p. 78, fig. 2.1, 2.2.
- 1998b *Caprina adversa* d'Orbigny; Chartrousse, p. 49, pl. 1, figs. 1, 2.
- 2000 *Caprina adversa* d'Orbigny; Skelton & Smith, text-fig. 2c, d.
- 2002 *Caprina adversa* d'Orbigny; Steuber (con sinonimia completa).

Tipo.- Son sintipos los ejemplares MNHN.F.R07976, MNHN.F.R09074-2, MNHN.F.R09074-3 y MNHN.F.A25165, de la colección d'Orbigny, y usados para ilustrar los dibujos de las láminas de los trabajos de C.M. d'Orbigny (1822, pl. 3) y A. d'Orbigny (1848, pls. 536 y 537) (Fig. 34); del Cenomaniense inferior de l'Île d'Aix (Charente-Maritime, Francia).

Diagnosis.- *Caprina* de tamaño grande. VI con enrollamiento normalmente superior a dos vueltas. Umbo opistógiro. Canales paleales piriformes numerosos (más de 100) y estrechos en los márgenes anterior, ventral y posterior de la VI; láminas radiales separando canales frecuentemente bifurcadas. Canales poligonales grandes en el margen dorsal. Canales rectangulares a redondeados en márgenes anterior y dorsal de la VD.

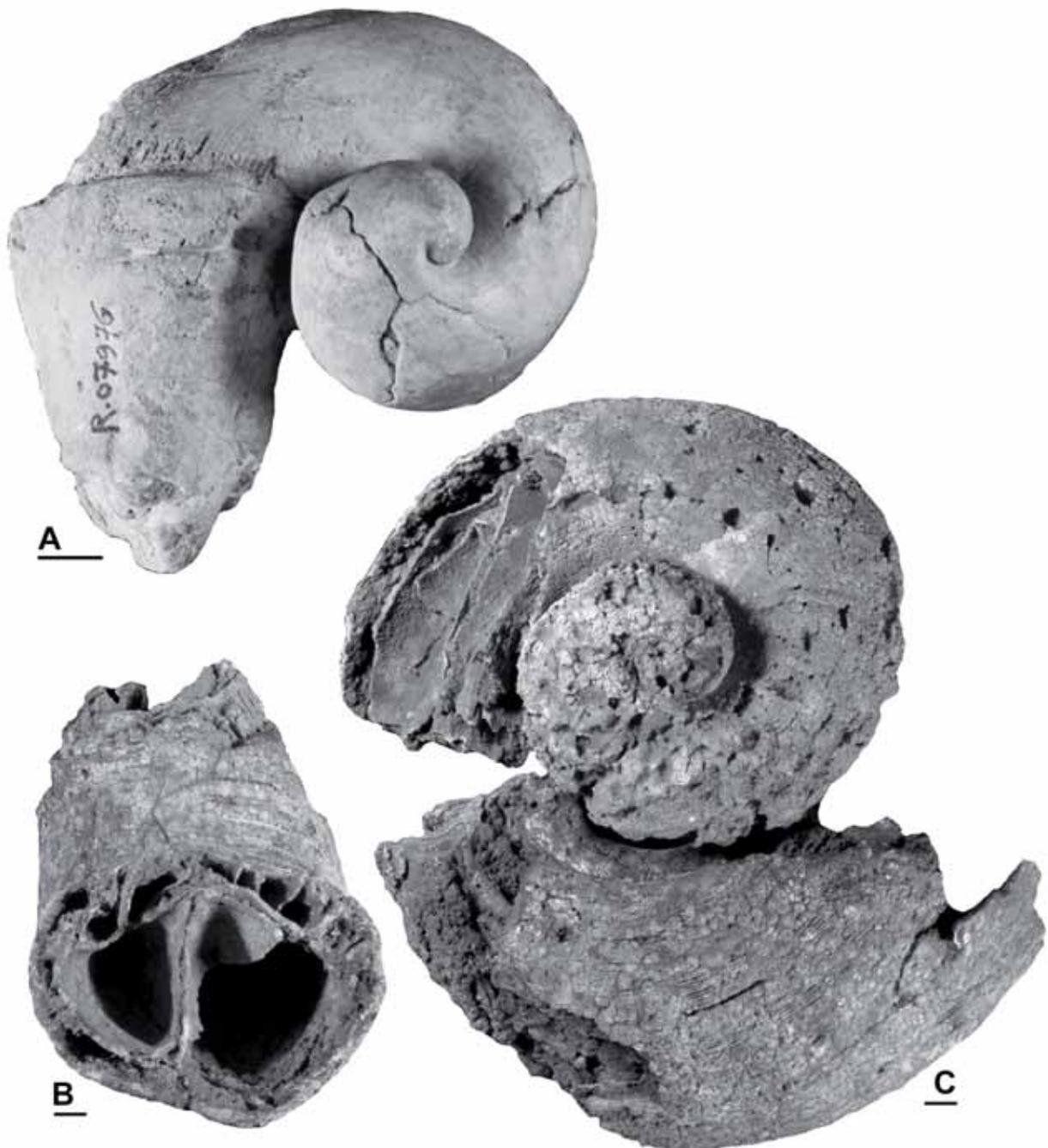


Fig. 34. *Caprina adversa* d'Orbigny, 1822, sintipos. □A. Ejemplar MNHN.F.R07976, vista lateral posterior. □B-C. Ejemplar MNHN.F.R09074-3, vista de la cara apertural de la VI y vista lateral posterior de la VI, respectivamente. Barras de escala = 10 mm. Nótese que la escala en A es diferente que en B y C. Fotografías tomadas y modificadas del catálogo online del MNHN. Autoría de las fotografías: Gaëlle Doitteau, 2014.

Material.- El material estudiado comprende 50 registros de la colección PUAB que corresponden varias valvas izquierdas y derechas, completas o incompletas, y numerosos fragmentos de VI y VD, tanto sueltos como incluidos en roca, provenientes de diferentes afloramientos de la zona de Sopeira y la Sierra de Sant Gervàs (Anexo A, tabla A1). También se han tenido en cuenta para la descripción fotografías de ejemplares no recolectados, tomadas en los afloramientos.

Descripción.- Concha fuertemente inequivalva. La VI es cónica y larga, con un enrollamiento abierto, casi planispiral, que llega hasta dos vueltas completas de espira, aunque valvas con una vuelta y media son frecuentes (Fig. 35A, B). El umbo es opistógiro. La superficie es lisa, pero la capa externa es muy fina y se conserva con dificultad, mostrándose típicamente finos surcos longitudinales y profundos correspondientes a los canales paleales de la capa interna. La VD es cónica, más corta y ligeramente curvada, pero no enrollada como la VI (Fig. 38A, C). Cuando se conserva la capa externa, la superficie es lisa y se distinguen las líneas de crecimiento (Fig. 38B). En ningún ejemplar se ha observado el aparato miocardinal en relieve; su descripción, así como la del resto de características internas, se ha hecho a partir de secciones pulidas en las valvas.

La sección transversal de la VI tiene un perfil elíptico, alargado en dirección antero-ventral/postero-dorsal (Figs. 35a-f, 36, 37); los márgenes antero-dorsal y postero-ventral son aplanados o ligeramente cóncavos. En el ejemplar más grande medido, PUAB 80384, la longitud es de 140 mm en dirección antero-ventral/postero-dorsal y de 76 mm en dirección antero-dorsal/postero-ventral. La capa externa, raramente conservada, se distingue por una fina línea externa en la sección. La capa interna, más gruesa, tiene un espesor variable y es más ancha en la zona dorsal; contiene canales paleales en todo el contorno de la valva.

En el aparato miocardinal de la VI, la forma de los dientes anterior y posterior no queda claramente definida en las secciones de los ejemplares estudiados, aunque el anterior parece ser más robusto que el posterior, que es más pequeños. Ambos dientes no parecen masivos ya que suelen haber canales en las zonas ocupadas por éstos. El diente anterior está situado en una posición central de la parte interior del margen dorsal, mientras que el diente posterior se desarrolla hacia la parte postero-dorsal de la concha. Entre ambos dientes se sitúa una foseta sub-rectangular donde

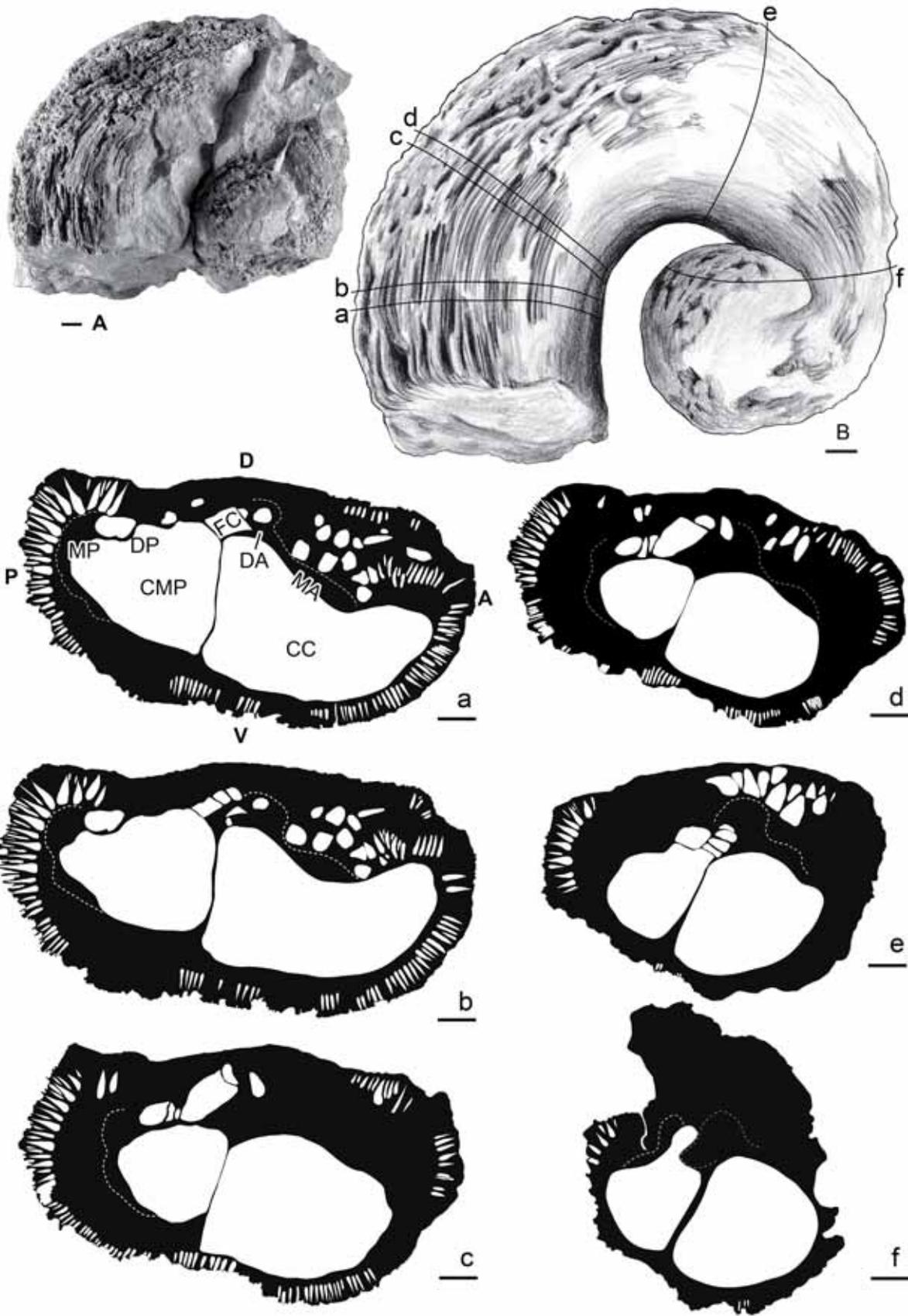


Fig. 35. *Caprina adversa* d'Orbigny, 1822. □A. PUAB 80261, vista posterior de la VI. □B. Dibujo Interpretativo de A, señalando los cortes seriados realizados. □a-f. Dibujos interpretativos de las secciones transversales seriadas señaladas en B, en vista adapical. Barras de escala = 10 mm.

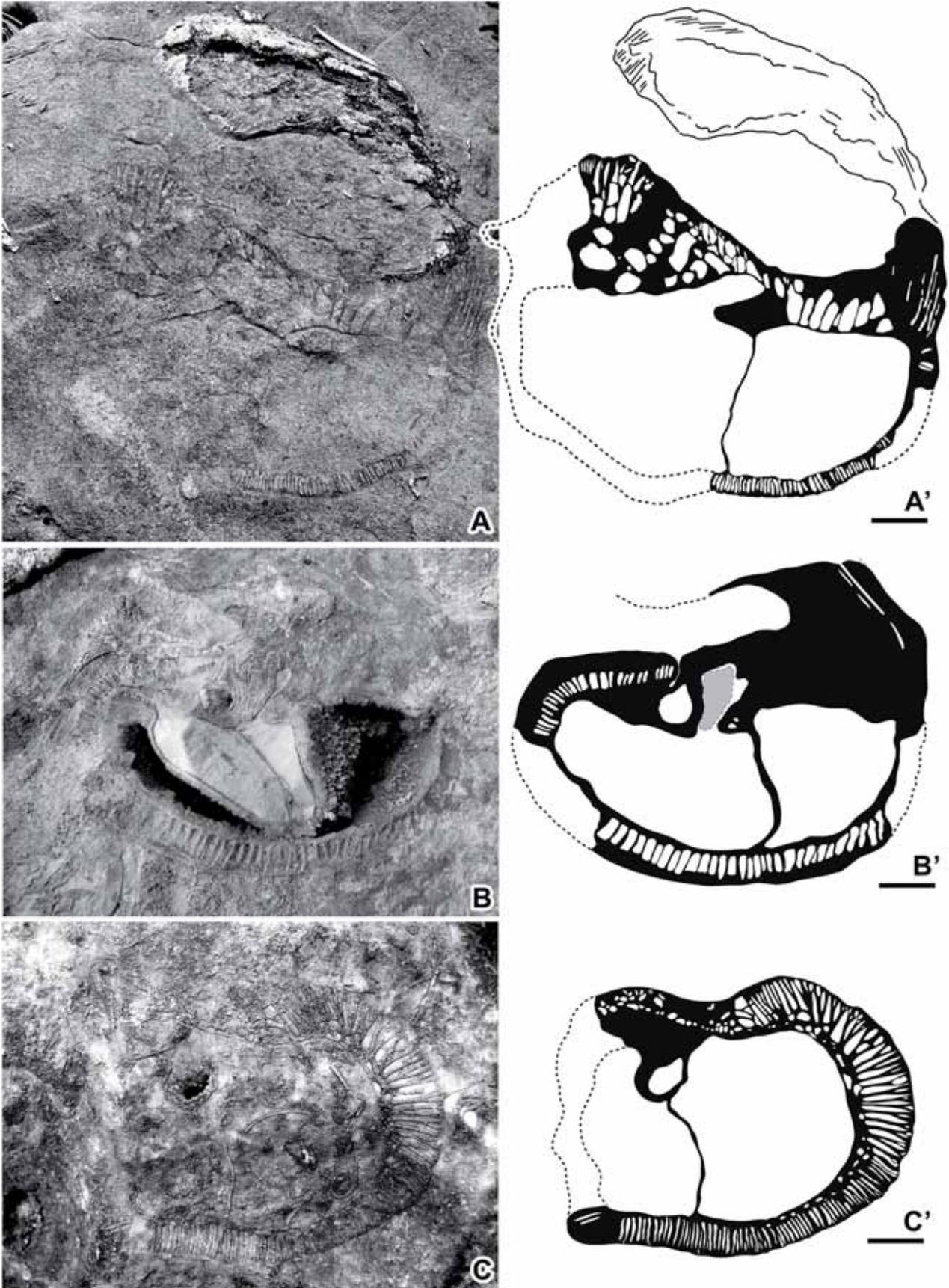


Fig. 36. *Caprina adversa* d'Orbigny, 1822. □A-C. Fotografías de campo de tres secciones naturales en la roca de diferentes de VI. □A'-C'. Dibujos interpretativos a partir de las fotografías. Barras de escala = 10 mm.

se inserta el diente central de la VD; solamente se ha reconocido el diente central, con forma triangular, insertado en su fosea en una sección natural fotografiada en la roca en un afloramiento (Fig. 36B). Desde el margen ventral del diente anterior hasta el margen ventral interno de la concha se extiende una pared transversal que divide el espacio interno de la valva en dos cavidades asimétricas, una anterior, más grande y que constituye la cavidad corporal, y una posterior, más pequeña, que constituye una cavidad endomiofórica en la que se inserta la lámina miofórica de la VD. En secciones cercanas a la comisura ambas cavidades son alargadas antero-posteriormente, separadas por una pared muy fina y la fosea del diente central está abierta hacia la

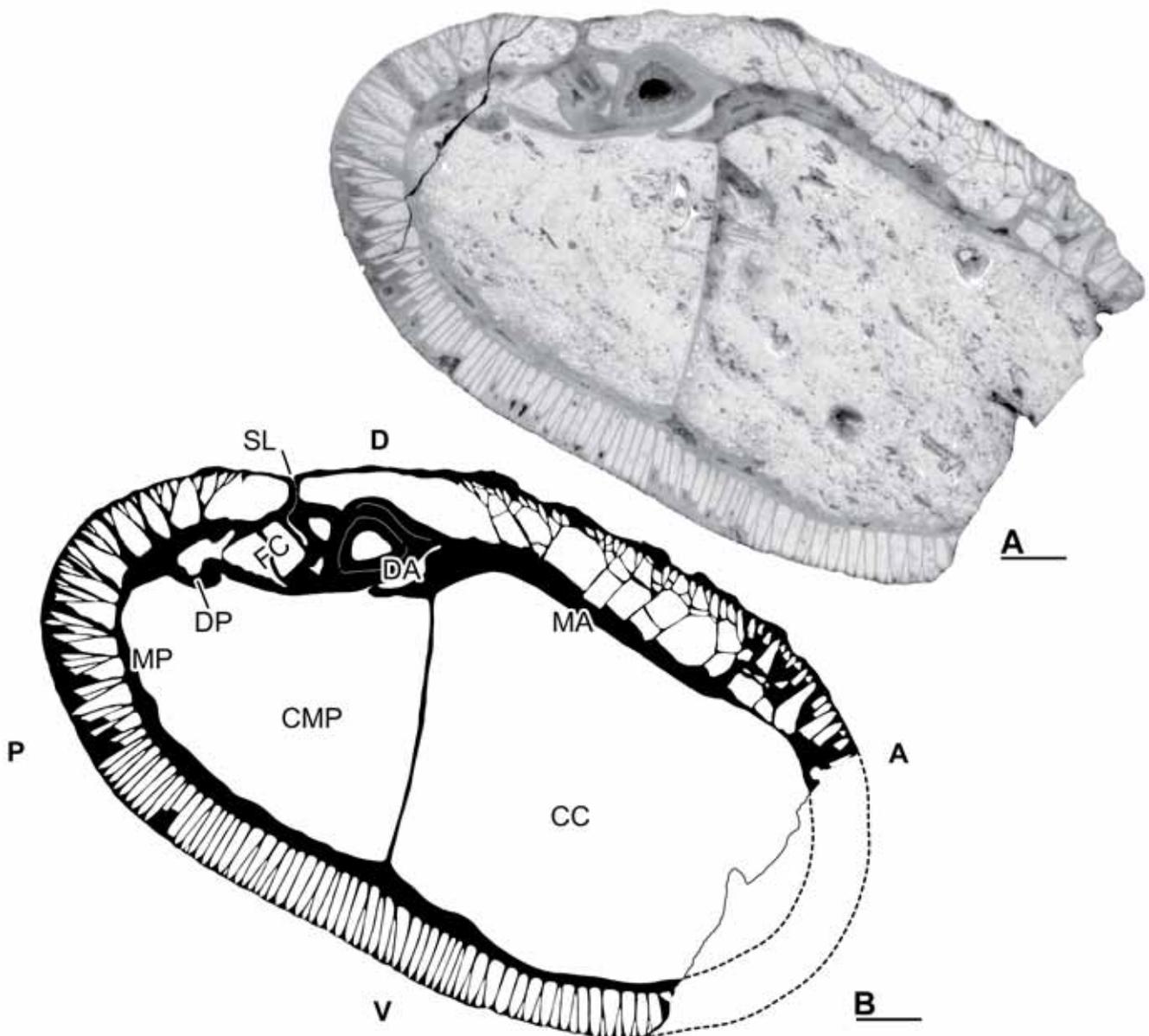


Fig. 37. *Caprina adversa* d'Orbigny, 1822, PUAB 80384. □A. Sección transversal pulida de la VI. □B. Dibujo interpretativo de la misma. Barra de escala = 10 mm.

cavidad endomiofórica; en secciones progresivamente más alejadas de la comisura las dos cavidades son más redondeadas y la pared que las separa se vuelve más gruesa (Fig.35a-f); adapicalmente, la foseta queda individualizada y subdividida por láminas verticales. La posición de los dos mióforos se distingue en la sección por un engrosamiento de la concha entre los canales y el margen interno de la capa interna. El mióforo anterior es alargado, situado dorsalmente a continuación del diente anterior. El mióforo posterior se prolonga a partir del diente posterior, bordeando el margen posterior curvado de la cavidad endomiofórica. Dorsalmente, entre el diente posterior y la foseta central o sobre ésta, una invaginación estrecha de la concha forma un surco, más o menos alargado hacia el interior, correspondiente al ligamento. Aunque no es siempre visible, se puede distinguir en algunas de las secciones (Figs. 35f, 36B, 37).

Los canales paleales se desarrollan a lo largo de todo el contorno de la capa interna. En el margen posterior, ventral y anterior (aproximadamente desde el surco del ligamento hasta la terminación antero-dorsal del mióforo anterior), los canales son piriformes y alargados radialmente. En la parte ventral los canales son delgados y las paredes que los separan se bifurcan irregularmente hasta una vez, dando lugar a canales alternativamente largos y cortos. En los márgenes anterior y posterior los canales son también piriformes pero más anchos hacia el interior; las paredes que los separan se llegan bifurcan hasta tres veces, dando lugar a hasta cuatro filas de canales progresivamente más pequeños hacia el margen interno. En el margen dorsal, desde el surco del ligamento hasta la terminación antero-dorsal del mióforo anterior, y externamente al diente y mióforo anterior, se desarrollan canales grandes, irregulares y poligonales, limitados con el margen externo de la capa por una fila de canales pequeños y alargados radialmente (Fig. 37). A nivel de la comisura esta zona constituye una depresión somera y alargada donde se inserta la apófisis miofórica anterior de la VD y que adapicalmente queda dividida rápidamente por láminas transversales que dan lugar a canales irregulares.

La sección transversal de la VD tiene un contorno forma elíptica, alargada en dirección antero-ventral/postero-dorsal (Figs. 38D, 39, 40). En el ejemplar más grande medido, PUAB 80383, las medidas son de 125 mm en dirección antero-ventral/postero-dorsal y de 76 mm en dirección antero-dorsal/postero-ventral. La capa externa es muy fina y la externa gruesa, más ancha en la zona dorsal. En secciones

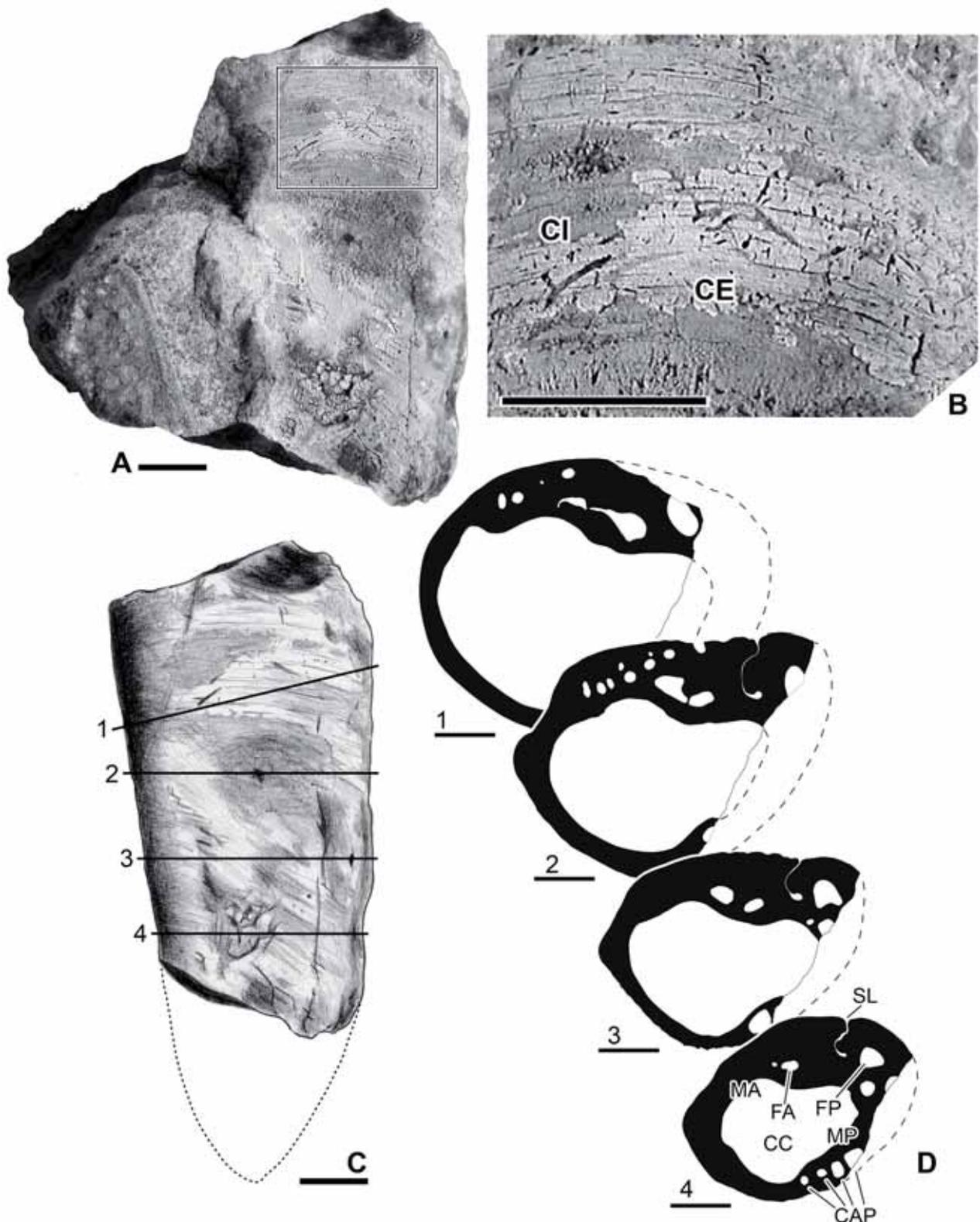


Fig. 38. *Caprina adversa* d'Orbigny, 1822, PUAB 80253. □A. Fotografía de la VD. □B. Detalle ampliado del recuadro en A. Se observa la superficie con zonas donde se conserva la CE, más clara y con líneas de crecimiento, y zonas donde se distingue directamente la CI, más oscura. □C. Dibujo interpretativo de A, señalando la posible extensión de la valva y la situación de las secciones transversales realizadas (dibujadas en D1-D4). □1-4. Barras de escala = 10 mm.

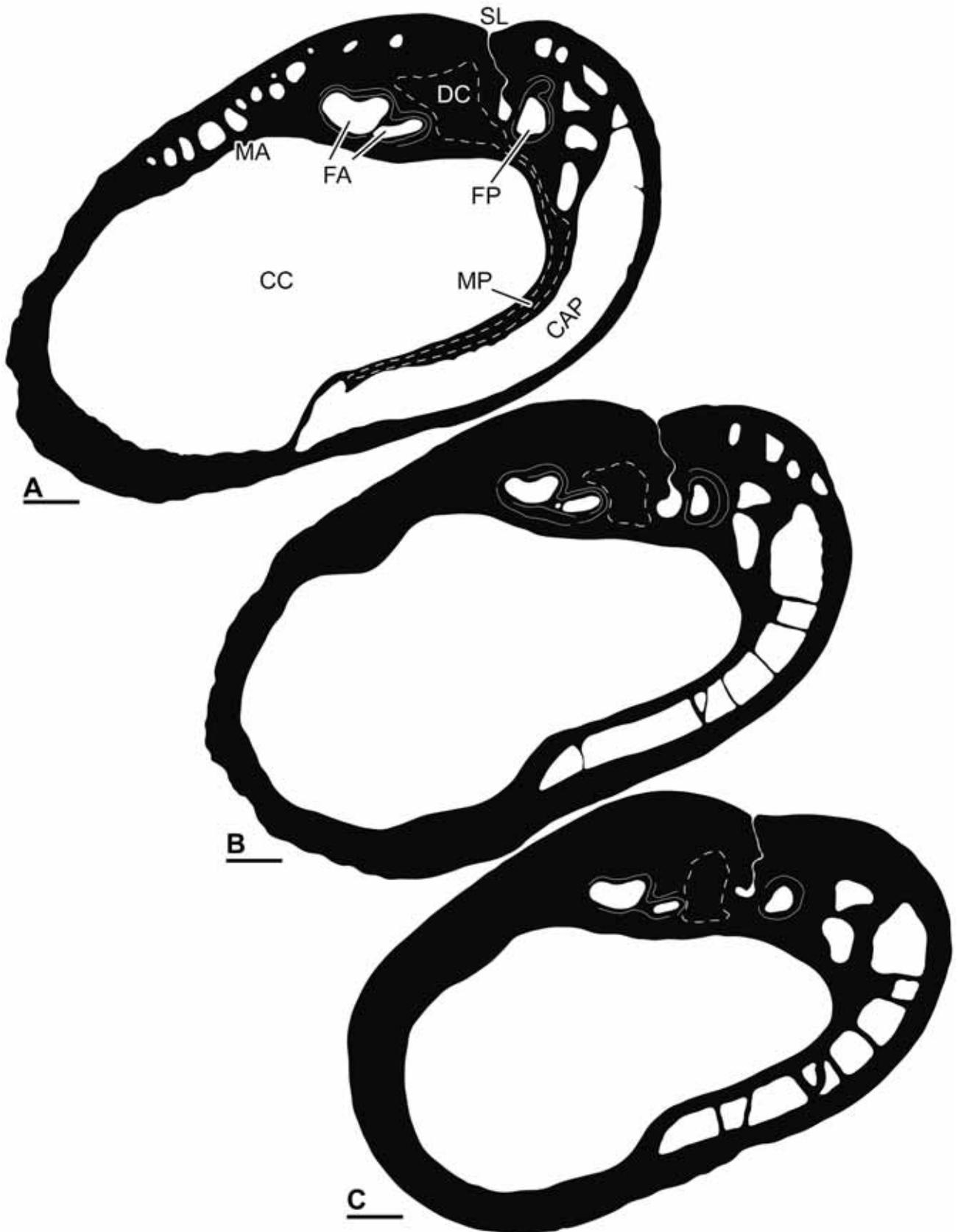


Fig. 39. *Caprina adversa* d'Orbigny, 1822, PUAB 80383. □A-C. Dibujos interpretativos de tres secciones transversales seriadas de la VD. La sección A es la más cercana a la comisura; la C, la más alejada. Barra de escala = 10 mm.

cercanas a la comisura (Fig. 39A), se distingue el aparato miocardial con un solo central grueso y de sección subrectangular, situado entre las fosetas del diente anterior y del diente posterior de la VI. Las dos fosetas son desiguales. La anterior, de mayor tamaño, se prolonga por su margen ventral en dirección al diente central, quedando rápidamente subdividida en secciones más alejadas de la comisura (Figs. 38D, 39B-C, 40). La estructura que da lugar al diente central se prolonga desde su parte postero-ventral formando una lámina miofórica posterior curvada que se extiende hasta la parte ventral de la concha, dividiendo la cavidad paleal en una cavidad corporal grande y una cavidad ectomiofórica estrecha. La cavidad ectomiofórica, que separa la lámina miofórica de la concha posterior, es continua cerca de la comisura pero queda rápidamente dividida por láminas radiales que dan

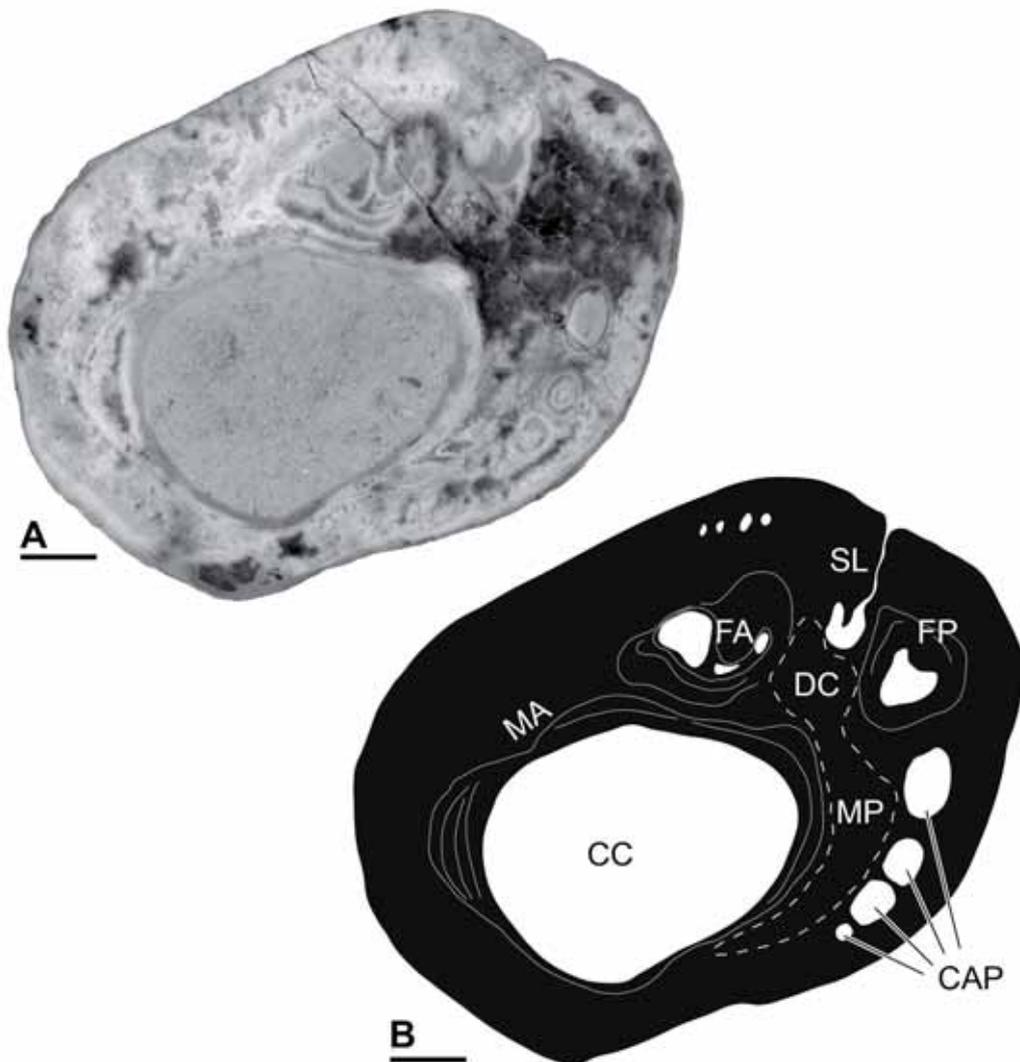


Fig. 40. *Caprina adversa* d'Orbigny, 1822, PUAB 80244. □A. Sección transversal pulida de la VD. □B. Dibujo interpretativo de la misma. Barra de escala = 10 mm.

lugar a canales en secciones más alejadas (Figs. 39, 40). En el margen anterior y postero-dorsal de la concha se desarrolla una hilera de canales paleales irregulares y subredondeados. Estos canales normalmente no se distinguen en secciones alejadas de la comisura. En el espacio entre la foseta posterior, la cavidad ectomiofórica y la lámina miofórica de algunas secciones también se localizan dos o tres canales grandes. Una invaginación de la concha en el margen dorsal forma un surco ligamentario alargado que termina en una cavidad amplia y curvada entre el diente central y la foseta posterior.

Discusión.- Las descripciones de C.M. d'Orbigny (1822) y A.D. d'Orbigny (1840, 1848, 1850) se basaron principalmente en las características externas de la concha de *Caprina adversa*, siendo Douvillé (1887, 1888) quien describió e interpretó con detalle los elementos del aparato miocardinal de la especie, tanto en relieve como a partir de secciones transversales de las dos valvas.

En los ejemplares descritos el aparato miocardinal no se ha podido observar en relieve, sin embargo las secciones estudiadas coinciden de forma precisa con las descritas por Douvillé (1888).

Distribución.- *Caprina adversa* es una especie ampliamente reconocida en numerosos afloramientos del Cenomaniense de Francia. También se encuentran citas de la especie en Albania, Croacia, República Checa, Italia, Eslovenia y Líbano. Las citas correspondientes a Albania son dudosas ya que corresponden al Barremiense-Aptiense, mientras que la especie se atribuye al Cenomaniense. Un listado detallado de localidades se puede consultar en la base de datos online de Steuber (2002).

En la zona estudiada la especie se ha reconocido en el Cenomaniense inferior, en la base de la Formación Sopeira al Norte de Llastarri, en varios afloramientos del Cenomaniense medio-superior de la Sierra de Sant Gervàs y Sopeira, en las calizas y en las brechas, respectivamente, de la Fm. Santa Fe, y en las brechas del Coniaciense con fauna de la plataforma Cenomaniense en el Obac de les Mançanes y el barranco de les Mançanes, en Sopeira.

3.2.3. Familia HIPPURITIDAE Gray, 1848

Diagnosis.- [Adaptada de la más reciente, Skelton (2013)]. Concha inequivalva, VD cilíndrico-cónica, VI operculiforme, plana a ligeramente convexa. Ligamento fuertemente invaginado en un repliegue de la capa externa de la concha, secundariamente ausente en algunos taxones. Concha de la VD con capa interna fina y capa externa más gruesa; dos invaginaciones de la capa externa forman dos pilares longitudinales en el lado posterior de la valva, coincidiendo con dos ósculos (aberturas) en la VI; algunos géneros tienen múltiples invaginaciones adicionales. Canales radiales contenidos en la capa externa de la VI, abiertos a través de poros hacia el exterior en la mayoría de géneros. Charnela formada por la capa interna, con dos dientes y mióforos desiguales en la VI y un diente en la VD; dientes y mióforo posterior de la VI proyectados hacia abajo y encajando en las correspondientes fosetas de la VD; mióforo anterior formando una lámina ancha, menos profunda que el mióforo posterior, que encaja en una superficie cóncava y alargada de la VD.

Distribución.- Turoniense-Maastrichtiense del reino del Tetis.

Aspectos morfológicos generales de la concha de los hippurítidos

Los hippurítidos (familia Hippuritidae) muestran conchas fuertemente inequivalvas, con VD cilíndrico-cónicas que pueden ser muy alargadas, y VI operculiformes, generalmente aplanadas o ligeramente convexas (Fig. 41A). Inicialmente adheridos por el umbo de la VD a algún elemento duro del sustrato, crecían verticalmente sustentándose por un enterramiento parcial en el sedimento o por la adhesión a otros individuos en una asociación.

La mayoría de hippurítidos presentan una superficie externa de la VD cubierta de costillas de forma variable, ocasionalmente con arrugas concéntricas de crecimiento y generalmente con tres surcos longitudinales correspondientes a los tres repliegues o invaginaciones de la concha que forman en el interior de la concha la cresta del ligamento y los dos pilares. En el interior, la capa interna de la concha forma sucesivamente tábulas cóncavas durante el crecimiento, restringiendo la cavidad corporal a la parte superior de la valva.

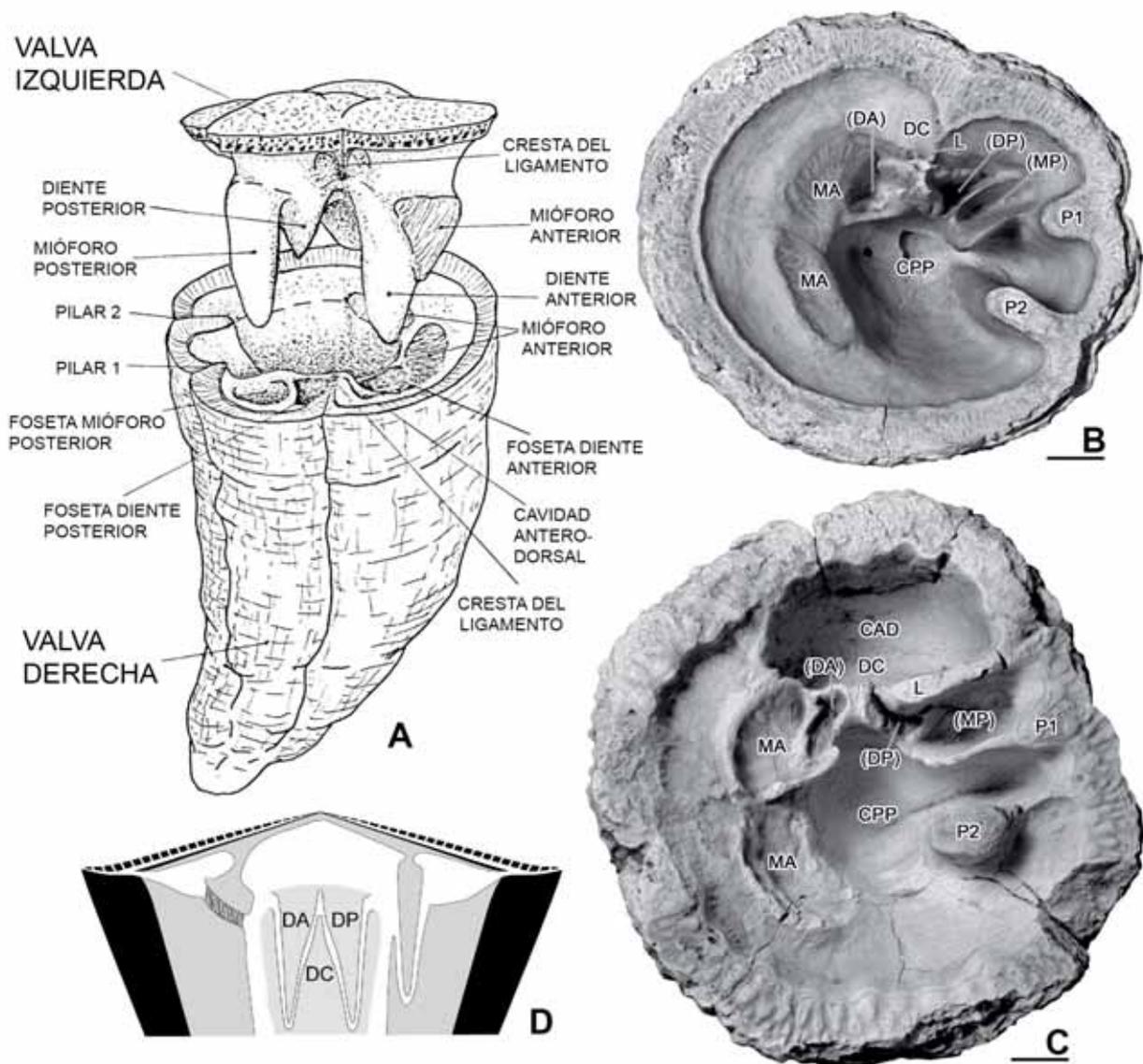


Fig. 41. □A. Dibujo de un hippurítido (*Hippurites radiusus* Des Moulins, 1826) desde un punto de vista dorsal mostrando los diferentes elementos de la concha. □B-C. Vista interna adapical de la VD de dos hippurítidos. □B. *Hippurites radiusus* Des Moulins, 1826, EMP-Rs/n. □C. *Pseudovaccinites cornuvaccinum* (Bronn, 1831) EMP-R.218. □D. Esquema en sección del aparato miocardinal e inserción de la musculatura aductora en Hippuritidae. Los dientes dibujados corresponden a una sección paralela. Barra de escala = 10 mm. Figura A, modificada de Skelton (1976a, fig. 31). Figuras B, C y D, tomadas de Pons & Vicens (2012, figs. 9D, 9E y 8H respectivamente).

La VI de la mayoría de hippurítidos presenta un exclusivo y complejo sistema de canales y poros en la capa externa de la concha, excepto en los géneros *Torreites* y *Praetorreites*, que lo han perdido. Los canales se disponen radialmente a partir del umbo, en un mismo plano, y quedan separados uno de otro por paredes finas, abriéndose su extremo distal en el margen interno del labio de la comisura. A medida que la valva crece en diámetro, nuevos canales se van añadiendo entre los anteriores. A veces el inicio de nuevos canales se sitúa sobre los dos canales contiguos hasta

que dispone de suficiente espacio entre ellos, formándose en estos casos pústulas: protuberancias sobre la superficie de la valva que corresponden al extremo proximal del canal y que son fácilmente erosionables. En pústulas erosionadas, aparece una típica forma de herradura, causada por una protuberancia interna en la base del extremo proximal del canal. Los canales se comunican con el exterior mediante un sistema de poros que cubre su superficie externa y con el interior de las valvas directamente a través del labio de la comisura, donde los canales desembocan. En el margen de la valva, sobre el labio de la comisura, los poros conectan directamente con el interior. Generalmente la concha sobre los canales es muy fina y los poros comunican directamente con los canales, aunque en algunos taxones esta capa es más gruesa y se desarrollan canales secundarios que comunican los poros con los canales principales. Los poros pueden mostrar una morfología muy variada y que es de utilidad en la taxonomía. En la superficie de la valva, los poros pueden ser simples (puntiformes, lineares, vermiculados o poligonales) o subdivididos (reticulados). En ocasiones, la erosión de los poros reticulados da lugar a una apariencia de poros que erróneamente y con frecuencia se ha denominado denticulados. La sección vertical de los poros tiene típicamente forma de embudo.

El margen de la VI también presenta invaginaciones en coincidencia con los tres repliegues de la VD que forman la cresta del ligamento y los dos pilares (Fig. 41B-C). En estos últimos, las invaginaciones dan lugar a dos ósculos o aberturas, cuya posición y forma dependerán de la posición y forma también de los dos pilares con los que encajan.

El aparato miocardial lo forma la capa interna de la VI y contiene dos dientes y dos mióforos conectados y formando un arco asimétrico. Los dos dientes son prominentes, el anterior más, y se proyectan dentro de dos fosetas que hay a los dos lados de un diente central en la VD. El mióforo posterior es también prominente y puntiagudo y se asemeja a los dientes, mientras que el mióforo anterior es más corto y se extiende hacia el lado ventral, adquiriendo una superficie notable. Es posible que el mióforo anterior correspondiera al único músculo aductor funcional, ya que el posterior se inserta en una profunda foseta como hacen los dientes (Pons & Vicens, 2012) (Fig. 41D).

Características de las secciones transversales de la VD de la concha

Con frecuencia los hippurítidos se conservan con ambas valvas unidas, por lo que es necesario realizar cortes transversales de la VD para el estudio de los elementos interno de la concha. Secciones cercanas a la comisura cortan los diferentes elementos del aparato miocardial de la VI, dientes y mióforos. Secciones transversales seriadas a lo largo de una VD permiten también observar el desarrollo de los repliegues de la concha que dan lugar a la cresta del ligamento y pilares, desde estadios juveniles a adultos. Otros aspectos como el grosor de la capa interna y externa, así como la ausencia o presencia de ondulaciones en el margen interno de la capa externa también pueden observarse en estas secciones.

La forma y posición de repliegues, dientes y mióforos junto a otras características como los poros de la VI, son herramientas útiles para la distinción entre taxones, tanto a nivel genérico como específico.

La cresta del ligamento en sección puede mostrar formas triangulares, anchas y redondeadas, estrechas y alargadas (lameliformes), o cualquier forma intermedia entre las anteriores. En algunos taxones la cresta del ligamento puede haber quedado reducida a una pequeña inflexión en el margen interno de la capa externa o incluso haber desaparecido. El extremo de la cresta puede ser truncado o redondeado, siendo el primero un rasgo más relacionado con formas primitivas que aún conservaban el ligamento.

Los pilares se describen a partir de la forma que muestran en sección transversal y tienen también una variabilidad amplia. Se diferencian como P1 y P2, el primero más corto y cercano a la cresta del ligamento y el segundo más largo y alejado. La base de los pilares puede ser más ancha o más estrecha. La combinación de estas características da lugar a pilares con formas triangulares, cuadrados, rectangulares, pinzados (en diferente grado) o pedunculados. Algunos géneros, como *Pironaea* o *Barrettia*, presentan múltiples invaginaciones secundarias alrededor de toda la cavidad interna de la concha.

La funcionalidad del conjunto de pilares y ósculos se interpreta como la de constituir la zona de expulsión de heces (pilar y ósculo más dorsales) y pseudoheces (pilar y ósculo más ventrales) (Yonge, 1967), aunque clásicamente se relacionaban

con sifones del manto, de entrada y salida, y se denominaban, a los pilares, como “S” y “E” (*sortie* y *entrée*) respectivamente (Douvillé, 1886; Coogan, 1969; Perkins, 1969).

El aparato miocardinal se reconoce normalmente en las secciones transversales cercanas a la comisura, cuando las valvas se conservan unidas e imposibles de separar. Secciones muy cercanas a la comisura puede cortar dientes y mióforos más o menos unidos, mientras que secciones un poco más alejadas cortan los dientes y el mióforo posterior individualizados, mostrando la forma que cada uno de los elementos pueda tener en sección; en el caso del mióforo posterior, su forma es una característica que a veces se ha tenido en cuenta en la diferenciación de especies (por ejemplo Toucas, 1903-1904). La alineación de los dientes respecto a los repliegues de la concha, así como los ángulos entre los repliegues respecto al centro de la sección, también pueden observarse en estas secciones y son de valor sistemático en la diferenciación taxonómica.

Clasificación de los hippurítidos

Desde el primer intento en establecer la distinción entre taxones en Hippuritidae por Fischer (1887), más de una quincena de subdivisiones se han creado, modificado, redefinido o recuperado a lo largo del tiempo, dando valor a géneros, subgéneros o subfamilias. Después de que Douvillé (1891-1897) introdujera el criterio de tipo de poro en la valva izquierda para su uso en la clasificación, el concepto de género ha sido variable en el tiempo y motivo de controversia entre algunos autores, por ejemplo Toucas (1903-1904), Douvillé (1908, 1910, 1935), Sénése (1939, 1946) o Bilotte (1981, 1985, 1992), según la relevancia que se diera a esta característica respecto a otras referentes a rasgos internos. Un resumen de las diferentes clasificaciones propuestas puede encontrarse, por ejemplo, en los trabajos de Bilotte (1981), Vicens (1992a) o Simonpietri (1999).

En este trabajo, las especies reconocidas y descritas corresponden a los géneros *Hippurites*, *Hippuritella* y *Pseudovaccinites*.

Género *Hippurites* Lamarck, 1801

Especie tipo.- *Hippurites bioculata* Lamarck, 1801. Del Santoniense superior de la Montagne des Cornes, Aude, Francia.

Diagnósis.- Hippuritidae con sistema de poros-canales simple y poros puntiformes, lineares y/o vermiculados en la VI; en algunas especies es típico el desarrollo de pústulas al inicio de los canales. VD con cresta del ligamento desde triangular y corta hasta ausente, pasando por ser poco más que una inflexión en alguna especie; extremo de la cresta truncado o redondeado; pilares cortos, pinzados o no, hasta no más que una débil protuberancia interna. Espacio ocupado por los tres repliegues de la concha siempre mayor a 1/4 del contorno de la concha, pudiendo llegar a ser de hasta más de 1/3. Ángulo entre cresta del ligamento y eje cardinal variable entre diferentes especies, con valores normalmente mayores a 50°; el desarrollo de una cavidad antero-dorsal pequeña en la VD es común en especies con ángulos más bajos.

Discusión.- La concepción de *Hippurites* como género ha sido variable desde su creación y usado en dos sentidos entre diferentes autores: en un sentido amplio, englobando la totalidad de los representantes de la familia Hippuritidae (excepto las formas con repliegues múltiples) y diferenciando entre subgéneros según las características internas y de la valva izquierda (*Hippurites*, *Orbignya*, *Hippuritella*, *Vaccinites*); en un sentido estricto, restringido a las formas con poros puntiformes, vermiculados y lineales, poseyendo o no una cresta del ligamento y dos pilares (Bilotte, 1981; Simonpietri, 1999). La acepción más aceptada de *Hippurites* es en la de este último sentido estricto y es la usada en este trabajo.

Distribución.- Las especies del género *Hippurites* están ampliamente representadas en todo el reino del Tetis, desde el Turoniense inferior hasta el Maastrichtiense (Cretácico superior).

***Hippurites resectus* Defrance, 1821**

(Figs. 42-47)

- * 1821 *H. resecta*; Defrance, p. 196.
- non 1843 *Hippurites requieniana* Matheron, p. 201, pl. 10, fig. 3.
- 1826 *Hippurites resecta* Defrance; Des Moulins, p. 144.
- p 1850 *Hippurites requieniana* Matheron; d'Orbigny, p. 175, pl. 534, figs. 4, 5 (no figs. 1-3, 6).
- 1892 *Hippurites resectus* Defrance; Douvillé, p. 54, text-figs. 37, 38; pl. 5, figs. 9-12.
- 1893 *Hippurites requieni* Matheron; Douvillé, p. 58, pl. 8, figs. 1-5.
- 1895 *Hippurites resectus* Defrance; Douvillé, p. 168, Pl. 26, figs. 1-3.
- 1903 *Orbignya requieni* Matheron; Toucas, p. 18, text-figs. 23-29, pl. 1, figs. 1-3.
- 1903 *Orbignya requieni* var. *resecta* Defrance; Toucas, p. 20, text-figs. 14, 30-31, pl. 1, fig. 4.
- p. 1903 *Orbignya incisa* Douv.; Toucas, p. 22, text-fig. 33.
- 1910 *Hippurites (Hippuritella) resectus* Defrance; Douvillé, p. 38, text-figs. 2a-b, 39-41, pl. 2, fig. 6.
- 1912 *Hippurites (Hippuritella) resectus* Defrance; Pervinquier, p. 302, text-fig. 7.
- 1939 *Orb. Requiens-resecta*; Sénesse, p. 235, text-figs. 13-17, 20-22, 24.
- 1984 *Hippurites (Hippurites) requieni* (Matheron); Bilotte, pl. 38, fig. 3.
- v 1989 *Hippurites requieni* Math.; Pascual et al., p. 218, text-fig. 3.
- 1999 *Hippurites resectus* Defrance; Simonpietri, p. 113, pl. 30, figs. 1-25, pl. 36, figs. 1-9.
- 2002 *Hippuritella resecta* (Defrance); Steuber (con sinonimia completa).
- 2002 *Hippurites requieni* Matheron; Steuber (con sinonimia completa).
- 2007a *Hippurites requienianus* Matheron; Macé-Bordy, p. 14, text-fig. 4A.

Tipo.- Sintipos ubicados en la colección Defrance de la facultad de ciencias de Caen? (Francia), del Turoniense superior de Saint-Paul-Trois-Châteaux (Drôme, Francia). Defrance (1821) describe la especie a partir de varios ejemplares, aunque sin figurarla. Douvillé (1892, pl. 5, figs. 9, 9a) figura uno de los sintipos.

Diagnosis.- *Hippurites* con cresta del ligamento triangular con extremo truncado. Ángulo LD normalmente mayor de 60°, dando lugar a una pequeña cavidad antero-dorsal. Espacio ocupado por los tres repliegues de la concha de alrededor de 1/3 del contorno (LP2 ~120°). Superficie de la VD lisa o con costillas redondeadas. Diámetro de la concha adulta alrededor de 30 mm. Pústulas frecuentes en la VI. Poros puntiformes a lineares e irregulares.

Material.- El material estudiado comprende más de 160 ejemplares correspondientes a 16 registros, ya que la mayor parte de los registros equivalen a fragmentos de thickets que contienen varios ejemplares cada una. Las muestras provienen de la Sierra del Montsec (primer nivel con rudistas del Cretácico superior, en la base de la

Subunidad 2 de las Calizas de la Cova) y de Montanissell. Se han tenido en cuenta también los ejemplares figurados por Douvillé (1895, pl, 26, figs. 1-3), de la Sierra del Montsec. Se ha usado, como comparación, el material disponible en la colección de paleontología PUAB proveniente de Gattigues (Francia). [Relación de ejemplares en Anexo A, tablas A8, A9 y A11].

Descripción.- Los ejemplares se encuentran en los afloramientos normalmente agrupados formando thickets, dando lugar a conjuntos densos con numerosos individuos en los que la mayoría de las valvas derechas se desarrollan soldadas unas a otras, dejando algunos pequeños espacios que se encuentran rellenos de sedimento.

Las valvas derechas son rectas y largas, cónicas en la base y cilíndricas en el resto, alcanzando longitudes de hasta 210 mm, medido en PUAB 36820. Sin embargo, ninguna de las valvas adultas se conserva completa desde el umbo hasta la comisura, por lo que su longitud original podía ser mayor. El diámetro de la VD en ejemplares adultos llega hasta los 30 mm. La superficie de la concha presenta costillas finas y redondeadas, separadas por surcos más finos, más marcadas en unos ejemplares o más tenues en otros (Fig. 42B, D). El plegamiento de las láminas de crecimiento que da lugar a las costillas también es evidente en el labio de la comisura (Fig. 42E-F), que está además muy inclinado hacia el interior. Los tres repliegues de la concha se pueden distinguir bien en la superficie por tres surcos longitudinales (Fig. 42B).

La valva izquierda no se ha conservado en ninguno de los ejemplares estudiados.

Se han realizado secciones transversales en diversas muestras, la mayoría de ellas correspondientes a fragmentos de thickets con numerosos ejemplares agrupados en las que generalmente los cortes correspondían a ejemplares adultos (Figs. 42A, 42C, 43A, 44). La sección tiene forma sub-circular, normalmente con el lado antero-ventral menos curvado. El margen entre la capa externa e interna es siempre liso. El margen exterior de la concha se muestra más o menos ondulado dependiendo de si las costillas son más o menos pronunciadas, respectivamente (comparar secciones figuradas en 42A, 42C, 44A-D). Estas diferencias se producen tanto entre diferentes ejemplares como a nivel individual en un mismo ejemplar, dependiendo de la zona de la concha. Observando en detalle la capa externa de un

ejemplar, las láminas de crecimiento son más lisas en la zona dorsal y posterior de la capa externa, mientras que están mucho más onduladas en el resto (Fig. 44). Internamente, en la parte posterior se sitúan los dos pilares que forman los repliegues

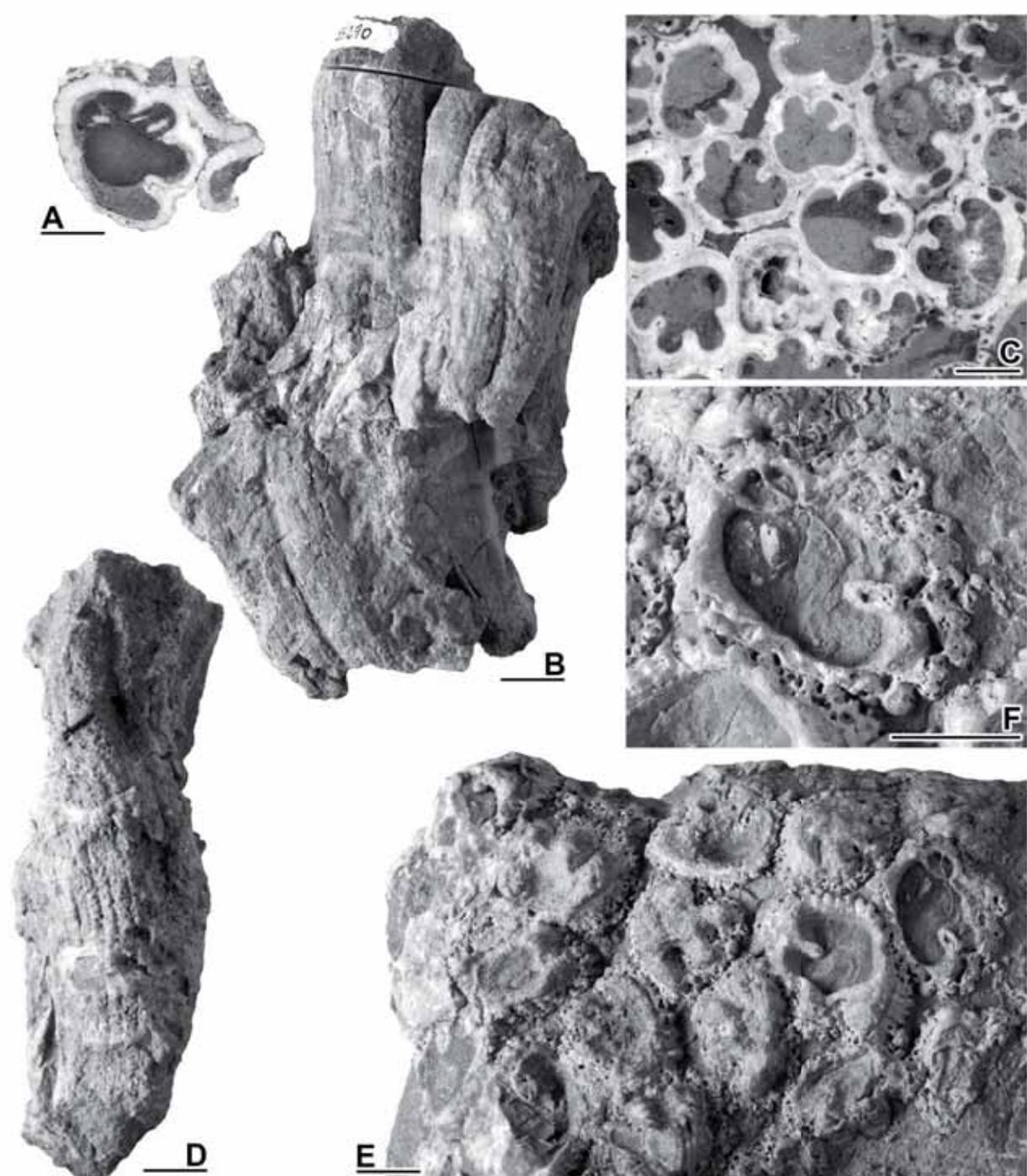


Fig. 42. *Hippurites resectus* DeFrance, 1821, de la sierra del Montsec (A-D) y de Montanissell (E-F). □A-B. PUAB 36290, sección transversal de la VD cercana a la comisura, mostrando dientes y mióforo posterior, y vista externa de la colonia de donde proviene el ejemplar, respectivamente. □C. PUAB 36820, sección de un fragmento de thicket cortando transversalmente varias valvas derechas. □D. PUAB 36294, vista externa de una VD donde se distinguen las costillas. □E-F. PUAB 30411, vista superior externa de un fragmento de thicket mostrando diversos ejemplares y detalle ampliado de una VD de la misma colonia donde se distingue una pequeña cavidad anterodorsal y la foseta anterior, respectivamente. Barra de escala = 10 mm.

de la concha. El primero es siempre corto y ancho, o bien con los lados paralelos, con forma cuadrada o rectangular, o bien más ancho en su base, adoptando una forma más triangular. El segundo pilar es alargado y estrecho, con forma rectangular si los lados son paralelos o, con más frecuencia, entre ligeramente y fuertemente pinzado hacia la base. Dorsalmente se sitúa la cresta del ligamento, triangular, con la base ancha y el extremo siempre truncado. Su longitud es generalmente corta, aunque en ocasiones puede mostrarse ligeramente más alargada y normalmente con tendencia a orientarse hacia la parte anterior de la sección.

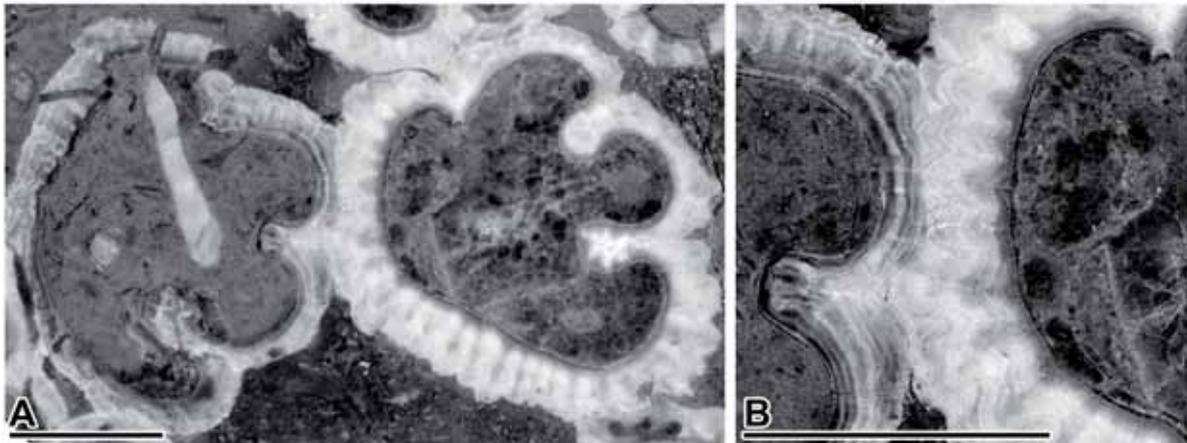


Fig. 43. *Hippurites resectus* DeFrance, 1821, Sierra del Montsec, PUAB 36299. □A. Sección transversal de dos ejemplares mostrando diferencias en el plegamiento de las láminas de crecimiento de la capa externa de la concha; en el de la derecha el plegamiento es más pronunciado. □B. Detalle ampliado de A. Barra de escala = 10 mm.

Solamente un ejemplar, PUAB 36290, presentaba el aparato miocardinal en la sección transversal (Fig. 42A, 44A-B). En la sección más próxima a la comisura se distinguen dientes y mióforo posterior unidos, aún sin diferenciarse por completo, y el incipiente desarrollo de una cavidad antero-dorsal. En una sección 3 mm más alejada, ambos dientes y mióforo posterior ya se encuentran individualizados. El diente anterior es irregular y algo más grande que el posterior, que es estrecho y alargado; el mióforo posterior tiene también una sección alargada, más grande que los dientes. El diente anterior se localiza en la parte ventral de la foseta anterior. El diente y el mióforo posterior se encuentran en otra foseta. La cavidad antero-dorsal ya se encuentra cerrada. El eje cardinal forma un ángulo con la cresta del ligamento de 62° . Además del este ejemplar, Douvillé (1895, pl. 26, fig. 3) figuró la sección transversal de un ejemplar del Montsec mostrando el aparato miocardinal (Fig. 44D). En esta sección los dientes tienen un tamaño mayor y la cavidad antero-dorsal es algo menor. Los tres

repliegues muestran las características de la especie. El ángulo entre el eje cardinal y la cresta es de 65° , muy similar al anterior.

Los valores angulares medidos entre los repliegues de la concha se han estudiado tanto por separado, distinguiendo los ejemplares por los afloramientos de la Sierra del Montsec y de Montanissell (tablas B1 y B3 en Anexo), como conjuntamente (Fig. 45A-B, tabla B3 en Anexo), con el fin de valorar diferencias. Los ejemplares del Montsec muestran valores angulares cercanos a aquellos de Montanissell, aunque ligeramente más altos. El diámetro de las secciones alcanza valores ligeramente mayores en los del Montsec, aunque en general son similares.

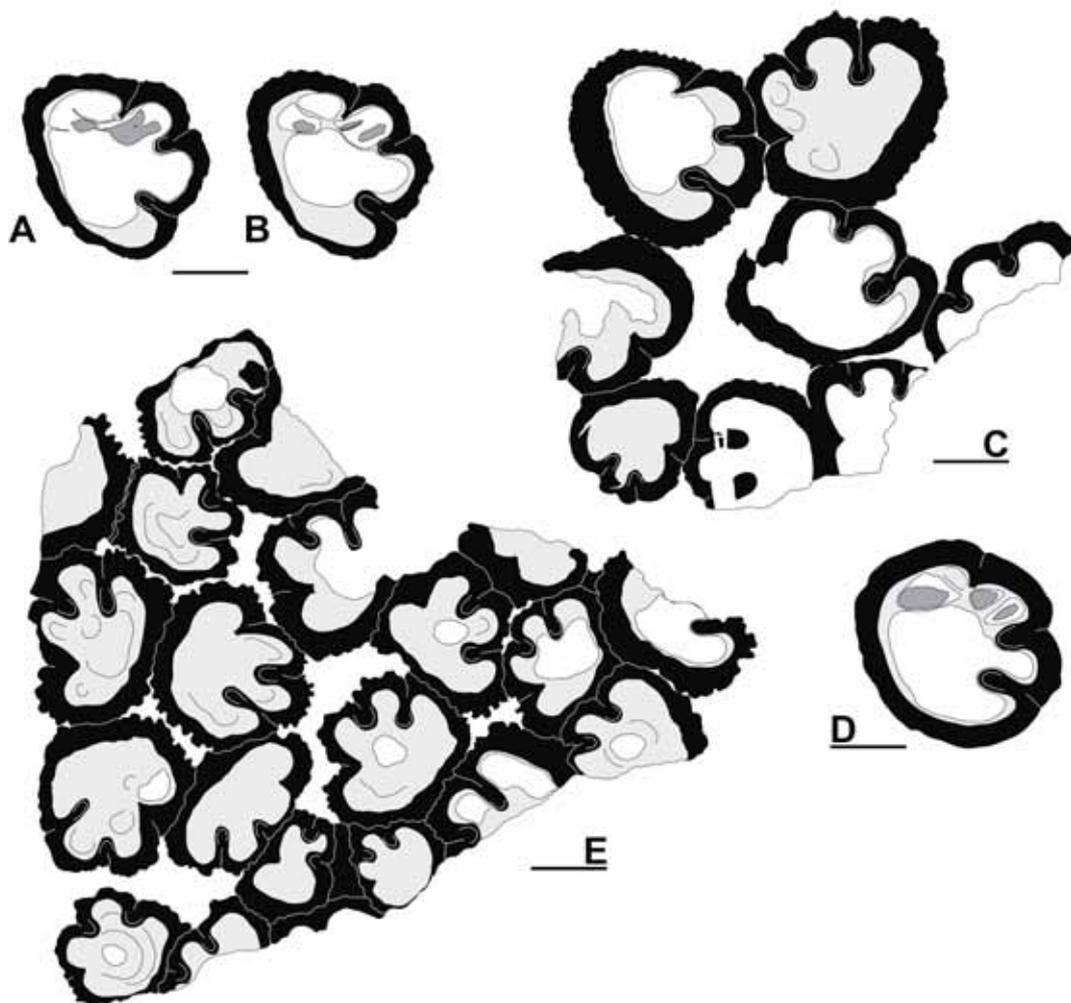


Fig. 44. *Hippurites resectus* DeFrance, 1821, de la Sierra del Montsec (A-D) y Montanissell (E). Dibujos interpretativos de secciones transversales de VD. □A-B. PUAB 36290, secciones transversales seriadas de una VD cercanas a la comisura y separadas por 3 mm. □C. PUAB 36299, sección transversal de un fragmento de thicket. □D. Dibujo a partir de la sección figurada por Douvillé (1895, pl. 26, fig. 3), de las capas inferiores con rudistas de la Sierra del Montsec. □E. PUAB 80381, sección transversal de un fragmento de thicket. Barra de escala = 10 mm.

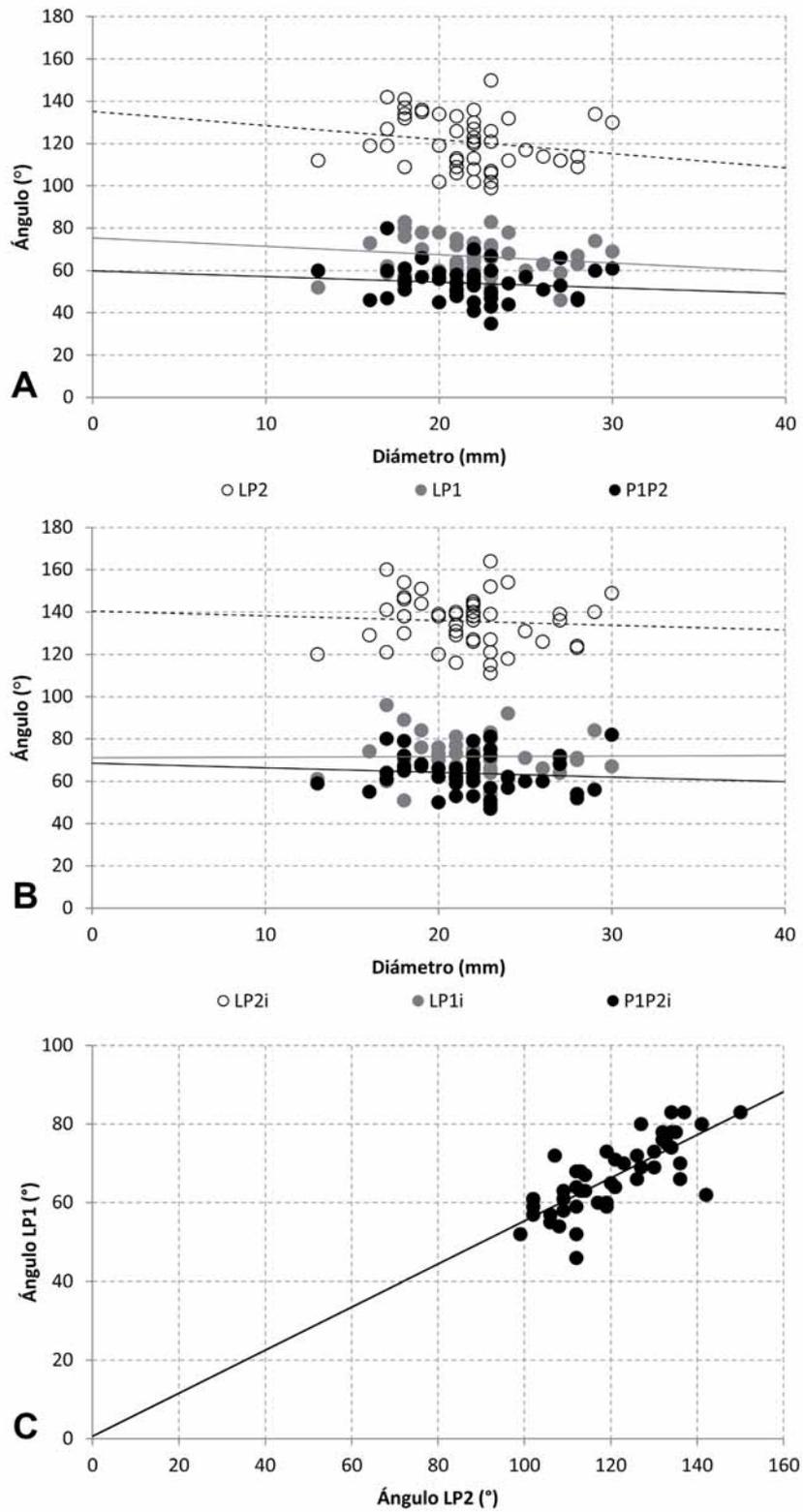


Fig. 45. Diagramas de dispersión mostrando el rango de variación entre los siguientes parámetros de la concha de ejemplares de *Hippurites resectus* estudiados: □A. Diámetro de la sección y ángulos externos entre los repliegues; □B. Diámetro de la sección y ángulos internos entre los repliegues; □C. Ángulo LP1 respecto ángulo LP2.

En conjunto, el espacio ocupado externamente por los tres repliegues (LP2) tiene un valor medio de 120,7°, variando entre 99 y 150° y con un coeficiente de variación de 10,4%; el ángulo LP1 tiene un valor medio de 66,7°, con un rango de variación entre 46 y 83° y un coeficiente de variación de 13,6%; el ángulo P1P2 tiene 54° de media, variando entre 35 y 80° y con un coeficiente de variación de 15,2°, siendo de los tres el más heterogéneo. Los tres ángulos decrecen simultáneamente con el aumento de diámetro de las conchas (Fig. 45A). Una relación de los valores de LP2 y LP1 se muestra en la figura 45C.

Internamente, LP2i tiene un valor medio de casi 135,6° variando entre 111° y 164° y con un coeficiente de variación de 9%; LP1i es de casi 72°, variando entre 51° y 96° y con un coeficiente de variación de 12,9%, y P1P2i tiene un valor medio de casi 64°, con un rango de variación desde 47° hasta 82° y un coeficiente de variación de 13,9%. En este caso también es el ángulo interno entre los dos pilares el que más variabilidad muestra. Los ángulos internos LP2i y P1P2i decrecen ligeramente con el aumento del diámetro, mientras que LP1i tiende a mantenerse estable (Fig. 45B). Los valores detallados correspondientes a cada ejemplar medido y los valores estadísticos se detallan en el Anexo, tablas B1 y B3 respectivamente.

Comparación entre los ejemplares del Prepirineo y los de Gattigues.- Ya Douvillé (1893) señaló y figuró la presencia de *Hippurites resectus* en Gattigues, indicando que en un mismo nivel se encontraban *H. resectus*, *H. requieni* y *Vaccinites giganteus*. La colección PUAB contiene material de los afloramientos de Gattigues, de edad Coniaciense, entre los que se encuentran numerosos ejemplares de esta especie y que se han revisado para comparar.

Entre las muestras (Anexo A, tabla A11) se encuentran tanto correspondientes a ejemplares aislados (Fig. 46A-B) como a fragmentos de thickets (Fig. 46C-E). Externamente, la superficie de algunos ejemplares parece más lisa (Fig. 46A), mientras que en otros se distinguen costillas (Fig. 46B). Esto mismo ya fue señalado por Douvillé (1893) y usado para distinguir, erróneamente, entre *H. requieni* y *H. resectus*, respectivamente, en este afloramiento.

Comparados visualmente con los ejemplares descritos en el Prepirineo, no parecen existir significativas diferencias más allá de que en general, en sección transversal de la VD, los ejemplares de Gattigues parecen tener los repliegues internos, tanto la cresta del ligamento como los pilares, ligeramente más cortos. Pero es una percepción no del todo correcta que está causada porque en los thickets que se han observado a partir de secciones transversales pulidas hay un número elevado de ejemplares más juveniles, de menor tamaño y en los cuales los pilares están menos desarrollados, son más cortos y más anchos en su base. Al observarse ejemplares adultos, de mayor diámetro, los ejemplares son más largos y el segundo pilar aparece ya a veces pinzado. En las secciones mostradas en las figuras 46D y 46E, pueden

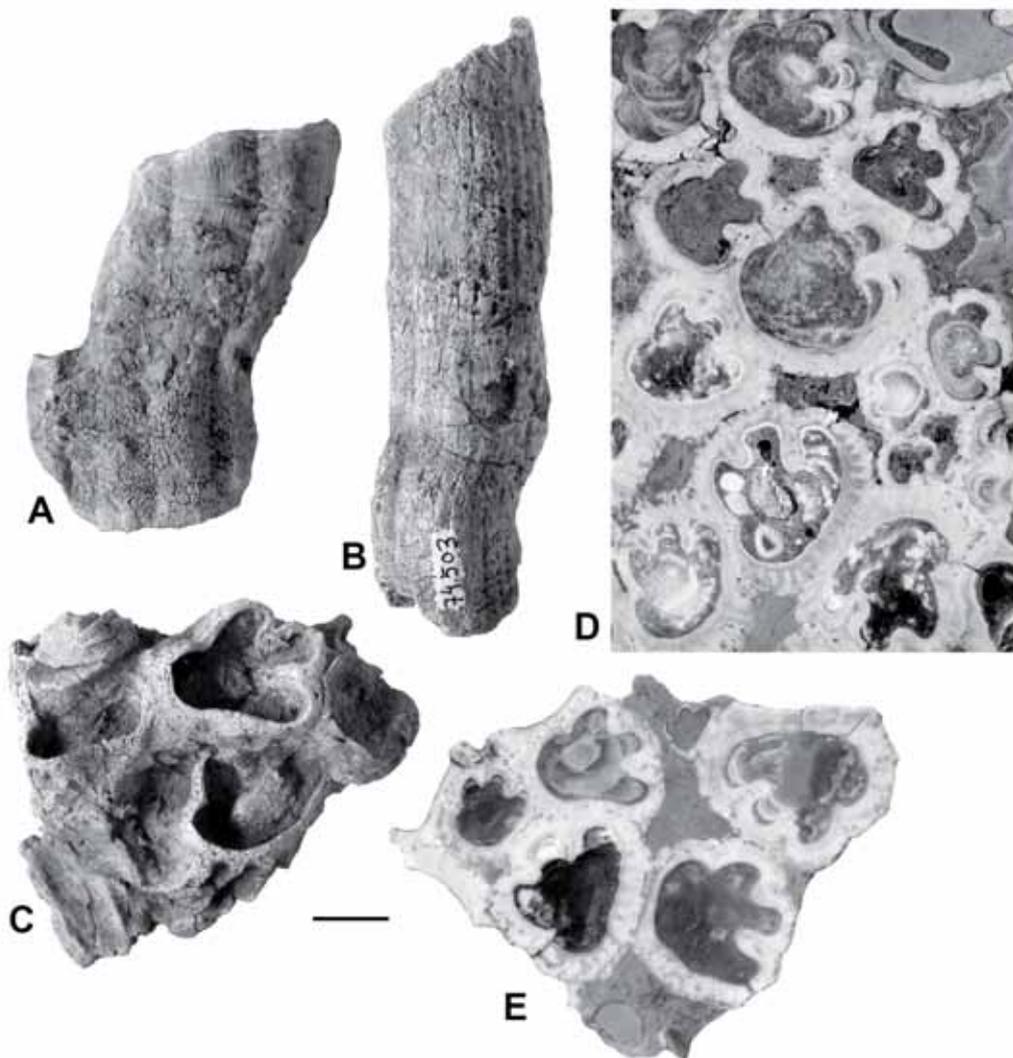


Fig. 46. *Hippurites resectus* DeFrance, 1821, del Coniaciense de Gattigues (Francia). □A. PUAB 74510, vista posterior de la VD. □B. PUAB 74503, vista anterior de la VD. □C. PUAB 74621, pequeño bouquet mostrando la vista superior de varios ejemplares desprovistos de VI. □D. PUAB 74521, vista parcial de la sección pulida de un thicket mostrando varios ejemplares, juveniles y adultos, cortados transversalmente por la VD. □E. PUAB 74501, sección de un bouquet con 5 ejemplares cortados transversalmente por la VD. Barra de escala = 10 mm.

distinguirse desde ejemplares juveniles muy pequeños, con pilares que no son más que dos abultamientos internos de la capa externa y una pequeña cresta ya truncada, hasta ejemplares más adultos y con los repliegues bien desarrollados, permitiendo observar las características del desarrollo morfológico durante la ontogenia de la valva derecha de *Hippurites resectus*.

Se han medido los valores angulares de diferentes ejemplares (Anexo, tablas B1 y B3), teniendo en cuenta también la sección de VD del ejemplar del mismo afloramiento figurada por Douvillé (1893, pl. 8, fig. 5). Si se comparan los valores estadísticos de los ejemplares de Gattigues y los del Prepirineo (tabla B3), así como las representaciones gráficas de éstos (Fig. 47), son prácticamente idénticos. La única diferencia es que aquellos de Gattigues muestran en todos los ángulos unos coeficientes de variación menores; son más homogéneos.

Discusión.- *Hippurites resectus* DeFrance y *Hippurites requieni* Matheron fueron dos especies descritas en el Turoniense en dos localidades cercanas de la cuenca de Uchaux (sureste de Francia), en ambos casos a partir de ejemplares desprovistos de valva izquierda. Sin diferenciarse por sus características internas, ambas especies fueron consideradas distintas principalmente por la ornamentación de la valva derecha, lisa en *H. requieni* y con costillas en *H. resectus*. La forma de los poros de la valva izquierda de éstas especies, variable en las descripciones, y su relación con las formas ancestrales de los hippurítidos generó una larga controversia entre Douvillé (1892, 1893, 1908, 1910) y Toucas (1903). Esta problemática fue abordada y discutida en diferentes trabajos por Sénése (1946, 1952, 1957) y bien descrita y sintetizada más recientemente por Simonpietri (1999), evidenciando que ambas especies son sinónimas y que la denominación correcta para referirse a ella es *Hippurites resectus*. Es de destacar además que el ejemplar que Matheron (1843) figura como holotipo de *Hippurites requieniana* se corresponde probablemente a un ejemplar de *Vaccinites*, tal y como indica Simonpietri (1999).

Douvillé (1895) identificó *Hippurites resectus* en el nivel inferior con rudistas de la Sierra del Montsec.

Toucas (1903) indicó que la forma de Gattigues citada por Douvillé como *H. requieni*, debía correctamente atribuirse a *Orbignya incisa* (= *Hippurites incisus*), ya que *H. requieni* no sobrepasaba el Turoniense superior, mientras que los ejemplares

de Douvillé se encontraban con *Vaccinites giganteus* y corresponderían a un nivel posterior al Turoniense. Después de la revisión de material de Gattigues, y teniendo en cuenta las características de *Hippurites incisus* (a continuación se describe la especie), mi opinión es que los ejemplares de Gattigues no corresponden a *Hippurites incisus* sino a *H. resectus*. De los ejemplares a los que Toucas (1903) se refiere como

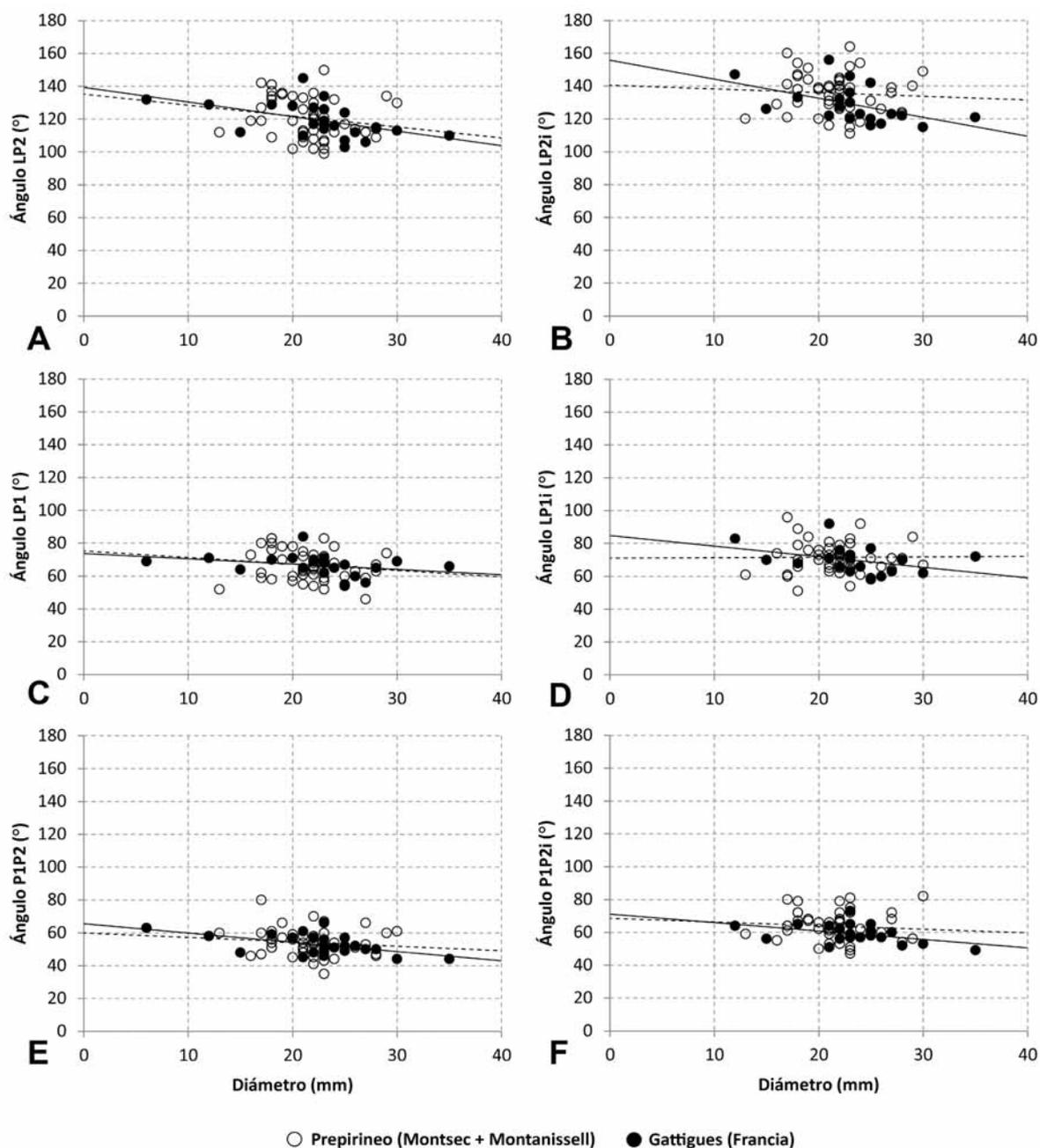


Fig. 47. Diagramas de dispersión mostrando una comparación entre los ejemplares de *Hippurites resectus* del Prepirineo (Sierra del Montsec y Montanissell) y de Gattigues (Francia). Se compara el rango de variación de los siguientes ángulos de la concha: □A. Ángulo LP2; □B. Ángulo LP2i; □C. Ángulo LP1; □D. Ángulo LP1i; □E. Ángulo P1P2; □F. Ángulo P1P2i.

Orbignya incisa en la descripción de esa especie, los de Gattigues deben considerarse *H. resectus*.

La valva izquierda no se ha conservado en ninguno de los ejemplares estudiados, aunque en algunos trabajos se recogen descripciones. Douvillé (1892) describió originalmente sus características a partir de uno de los ejemplares tipo de la colección DeFrance. La valva izquierda sería plana a ligeramente convexa y elevada bruscamente en la periferia, adaptándose a la superficie fuertemente inclinada del labio de la comisura. La superficie mostraría típicamente numerosas pústulas y sobre los canales poros pequeños y variables: irregularmente redondeados, alargados o en forma de croissant. Toucas (1903) también destacó la presencia de pústulas en la valva izquierda de *H. resectus* considerándolo un elemento útil a la hora de reconocer la especie.

Los valores de LD de los ejemplares del Prepirineo se han medido solamente en 2 conchas, resultando un valor medio de 63,5°. Para tener un valor más real se ha medido también el valor de ese ángulo a partir de los diferentes ejemplares figurados por Douvillé y Toucas de diferentes localidades de Francia (especificados en la tabla B2 del Anexo), resultando un valor medio de 62,7°, prácticamente similar al observado en el material estudiado.

Distribución.- *Hippurites resectus* tiene una distribución geográfica muy amplia, reconocida en toda el área mediterránea y México, típicamente en el Turoniense y en menor medida en el Coniaciense. Como bien indica Simonpietri (1999), la desaparición de la especie es difícil de situar con precisión, sobre todo por la dificultad de distinguirla a veces de las especies que la suceden. Un listado de las localidades donde se cita la especie y referencias puede consultarse en la base de datos online de Steuber (2002).

***Hippurites incisus* Douvillé, 1895**

(Figs. 48-56)

- v* 1895 *Hippurites resectus* var. *incisa*; Douvillé, p. 168, pl. 26, figs. 4, 4a, 5, 6, 6a, 7.
- 1903 *Orbignya incisa* (Douvillé); Toucas, p. 22, text-fig. 33.
- 1937 *Orbignya incisa* Douvillé; Sénesse, p. 106, pl. 1, figs. 5-9.
- v 1977 *Hippurites (Hippuritella) incisus* (Douvillé); Pons, p. 61, pl. 23, fig. 1, pl. 24, fig.1.
- v. 1981 *Hippurites socialis* Douvillé; Caus et al., p. 27.
- v. 1983 *Hippurites socialis* Gallemí et al., p. 2, tab. 3.
- . 2003 *Hippuritella vasseuri* (Douvillé); Götz, p. 123, text-figs. 1-3, pl. 1.

Tipo.- Holotipo, EM 15752 (Douvillé 1895, pl. 26, figs. 4, 4a) del Coniaciense del Norte de Espluga de Serra (Pallars Jussà, provincia de Lleida), depositado en la colección de l'École des mines. Paratipos en la colección de l'École des mines: EM 15888 (Douvillé 1895, pl. 26, fig. 5) y EM 15889 (Douvillé 1895, pl. 26, figs. 6, 6a). Paratipos en la colección del Museu de Geologia de Barcelona: MGB 1148a (ejemplar del cual EM 15889 corresponde a un corte enviado por Vidal a Douvillé) y MGB 1148b (Douvillé 1895, pl. 26, fig. 7). Fotografías recientes del holotipo y los paratipos se muestran en este trabajo en la figura 48.

Diagnosis.- *Hippurites* con costillas agudas acentuadas separadas por surcos más finos. Diámetro adulto de la VD alrededor de 30 mm. Espacio ocupado por los tres repliegues de la concha mayor de 1/3 del contorno. Cresta del ligamento triangular con extremo truncado. Ángulo LD medio de 78°, pero muy variable, dando lugar a una pequeña cavidad antero-dorsal. VI con pústulas y poros puntiformes y lineares irregulares.

Material.- El material estudiado es muy abundante y comprende 391 registros de la colección PUAB, que en total contienen alrededor de 600 ejemplares (completos, incompletos o fragmentos), ya que muchos registros corresponden a 2 o más valvas unidas, o fragmentos de thickets con abundantes conchas, de los afloramientos del Norte de Espluga de Serra, Congost d'Erinyà, Hortonedà, Valle del Riu de Carreu (secciones de Collada Gassó y Herbasavina W) y Prats de Carreu (secciones de Cal Reboller, Roca Senyús y Cal Roi). Los 70 registros de Espluga de Serra son topotipos. Además se han tenido en cuenta para la descripción los paratipos y topotipos del MGB y holotipo y paratipos de la colección de l'École des mines. [Relación de ejemplares en Anexo A, tablas A2-A6].

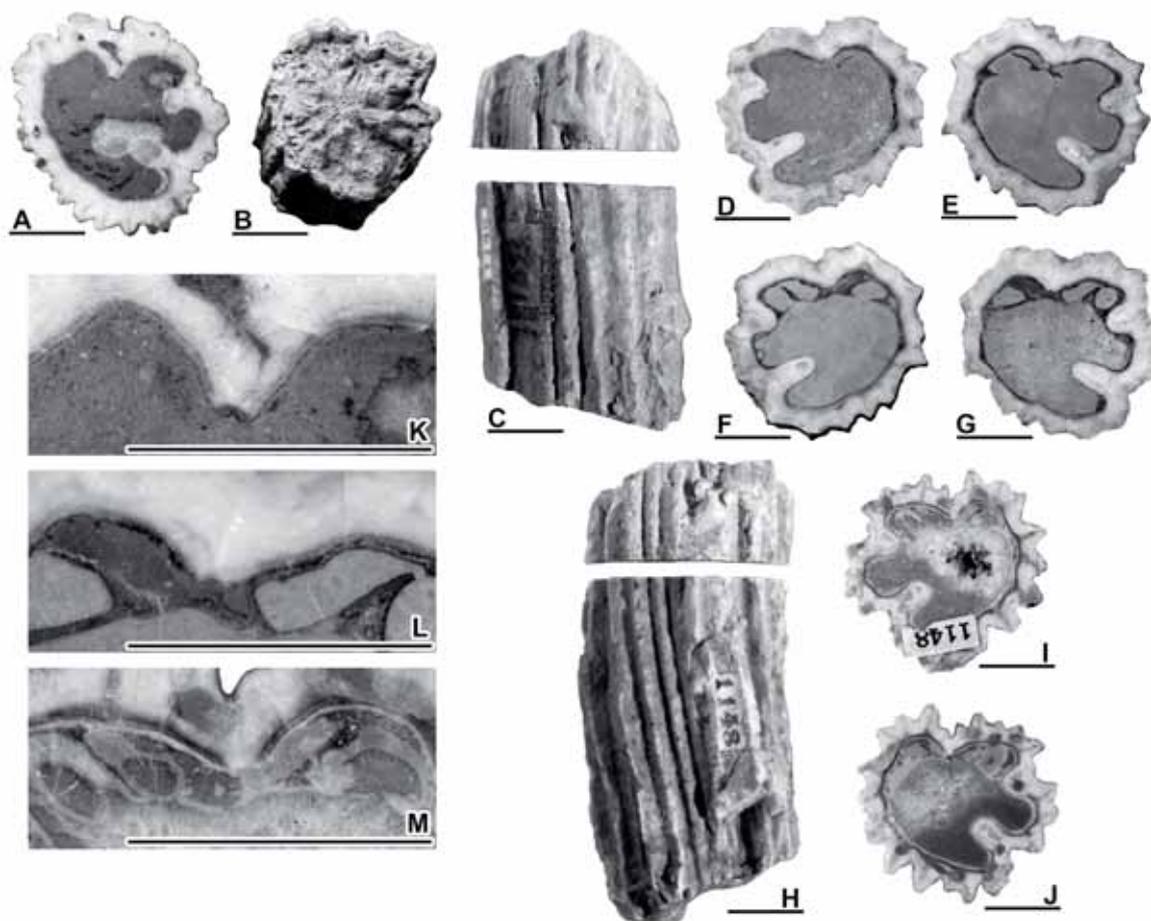


Fig. 48. *Hippurites incisus* Douvillé, 1895, de Espluga de Serra. □A. Holotipo EM 15752, sección transversal de la VD. □B. Paratipo EM 15888, vista superior de la VI. □C-G. Paratipo MGB 1148a/ EM 15889. □C, D, G. Vista externa y secciones transversales superior e inferior, respectivamente, de la parte del ejemplar conservada en el MGB. □E-F. Secciones transversales, superior e inferior, del segmento de VD conservado en la colección de l'École des Mines, correspondiente a la parte intermedia de las dos porciones del ejemplar del MGB. □H-J. Paratipo MGB 1148b, vista externa y secciones transversales superior e inferior, respectivamente. □K. Detalle ampliado de A. □L. Detalle ampliado de G. □M. Detalle ampliado de I. Ejemplares en A-B y E-F, depositados en la colección de l'École des Mines (Université Claude Bernard, Lyon, Francia). Ejemplares en C-D y G-J, depositados en la colección Vidal del Museu de Geologia de Barcelona. Barras de escala = 10 mm.

Descripción.- Las valvas derechas son cilíndricas y con la base cónica. La muestra PUAB 80347, correspondiente a un fragmento de thicket, contiene ejemplares que alcanzan la mayor longitud observada, 170 mm, aunque tienen la base de la VD rota y su longitud original era aún mayor. El diámetro puede llegar hasta los 34 mm, aunque son más frecuentes las conchas con menos de 30 mm (Fig. 56A, tabla B4 en Anexo). En los afloramientos de Espluga de Serra y Congost d'Erinyà es frecuente encontrar las conchas agrupadas formando conjuntos densos de numerosos individuos con un fuerte desarrollo vertical (Fig. 49I-Ñ). Por otro lado, en los afloramientos de la zona de Carreu los ejemplares se encuentran aislados y con un desarrollo vertical mucho menor (Fig. 49A-H). La superficie de la VD tiene costillas gruesas y angulosas, separadas por surcos más finos. Las costillas comienzan a desarrollarse a pocos

milímetros del umbo. Inicialmente su número es menor a 10 en el contorno de la valva, pero cuando la concha alcanza el estadio cilíndrico el número de costillas se eleva, apareciendo un gran número de ellas, aunque variable entre diferentes ejemplares, y se mantiene durante el crecimiento adulto. La posición de la cresta ligamentaria y los pilares está muy marcada externamente por surcos longitudinales profundos. El labio de la comisura está muy inclinado hacia el interior y está fuertemente plegado en correspondencia con las costillas de la superficie. El interior de la VD presenta tábulas cóncavas dispuestas regularmente y a poca distancia entre ellas (Fig. 49K).

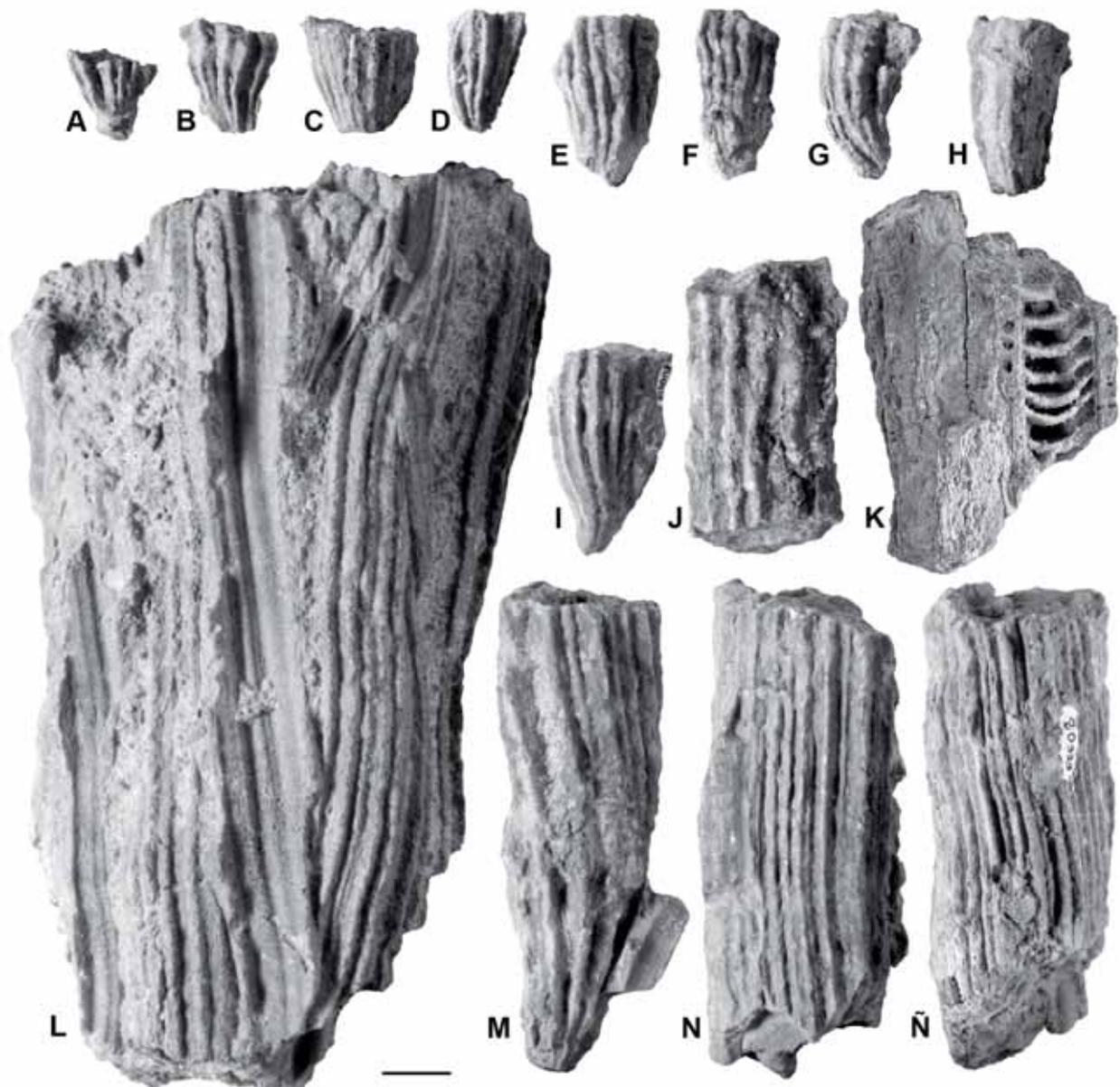


Fig. 49. *Hippurites incisus* Douvillé, 1895. Vista externa de valvas derechas. □A-H. Ejemplares de los afloramientos de Prats de Carreu. □I-K. Ejemplares del Congost d'Erinyà. □L-Ñ. Ejemplares de Espluga de Serra. □A. PUAB 80696. □B. PUAB 80675. □C. PUAB 80597. □D. PUAB 80613. □E. PUAB 80589. □F. PUAB 27648. □G. PUAB 80596. □H. PUAB 80671. □I. PUAB 80008. □J. PUAB 80052. □K. PUAB 80040. □L. PUAB 80421. □M. PUAB 2994. □N. PUAB 2992. □Ñ. PUAB 80333. Barra de escala = 10 mm.

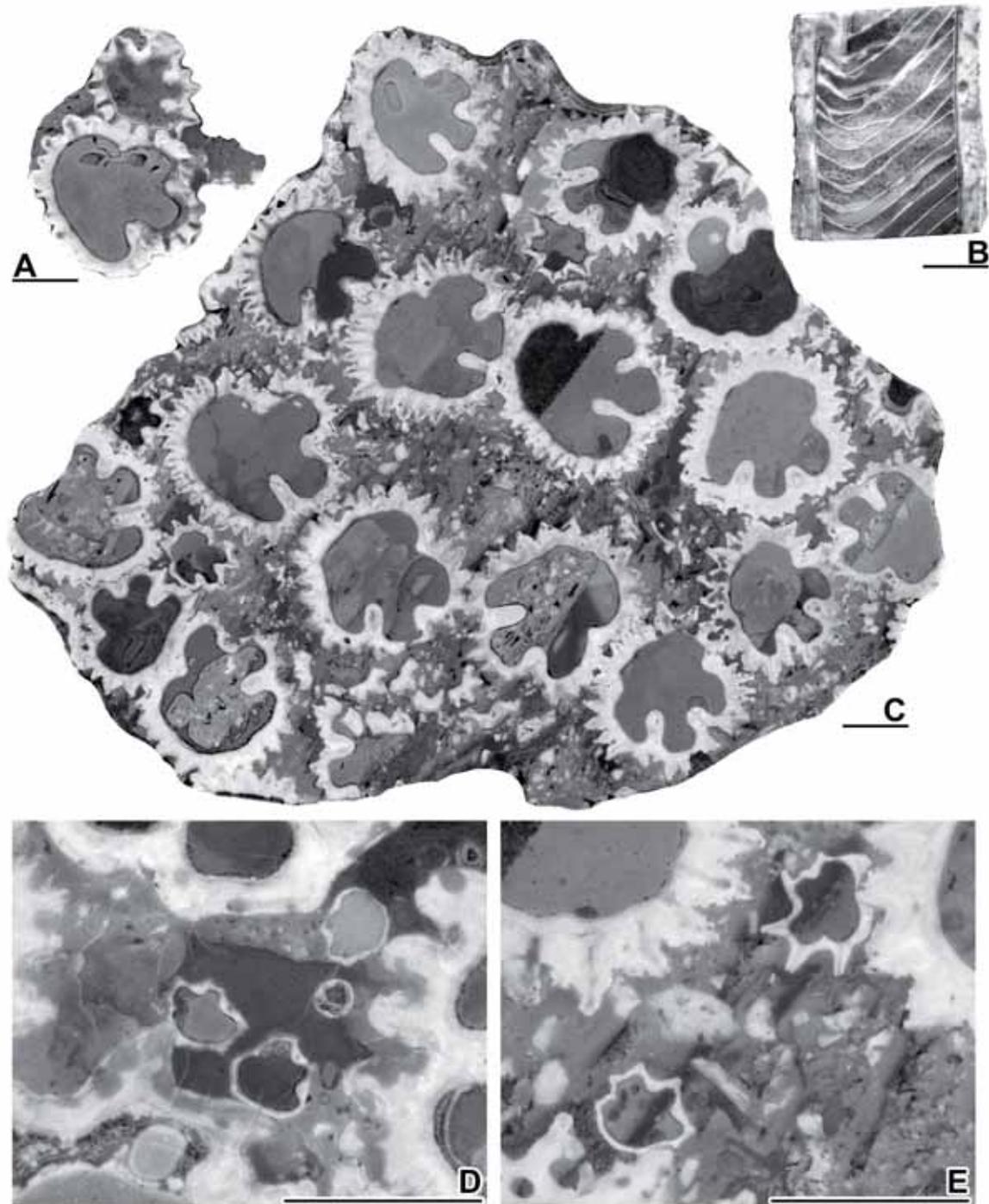


Fig. 50. *Hippurites incisus* Douvillé, 1895. Espluga de Serra. Secciones pulidas de VD. □A. PUAB 80328, sección transversal de dos ejemplares unidos. En el mayor se distingue el aparato miocardinal cortado distalmente, mostrando dientes y mióforo posterior. □B. PUAB 80333, sección radial de la VD con una orientación posterior-anterior. Se distinguen las tabulas internas y en la parte superior izquierda el primer pilar cortado tangencialmente. □C. PUAB 80310, sección de un thicket cortando diversos ejemplares transversalmente. □D. PUAB 3014, detalle de un thicket mostrando diversos ejemplares juveniles. □E. PUAB 80310, detalle de un thicket mostrando ejemplares juveniles que comienzan a desarrollar la ornamentación. Barras de escala = 10 mm.

La valva izquierda se conserva en muchos ejemplares y su preservación es muy buena en alguno de ellos. La forma de la VI es aplanada o ligeramente convexa en el centro, mientras que hacia los márgenes se eleva y se ondula siguiendo la forma

y la inclinación del labio comisural de la VD. La formación de pústulas es muy habitual al inicio de cada canal radial (Figs. 51, 52B). Los poros son redondeados o lineales pero irregulares (Figs. 51, 52A). Cuando la superficie está muy poco erosionada se puede llegar a distinguir como los poros se encuentran al fondo de alveolos de contorno anguloso que les da un aspecto poligonal (Fig. 52B).

La sección radial de la VD (Fig. 50B) muestra las tábulas de la cavidad interna. Son muy cóncavas y asimétricas, con la parte más hundida desplazada hacia la parte posterior de la valva.

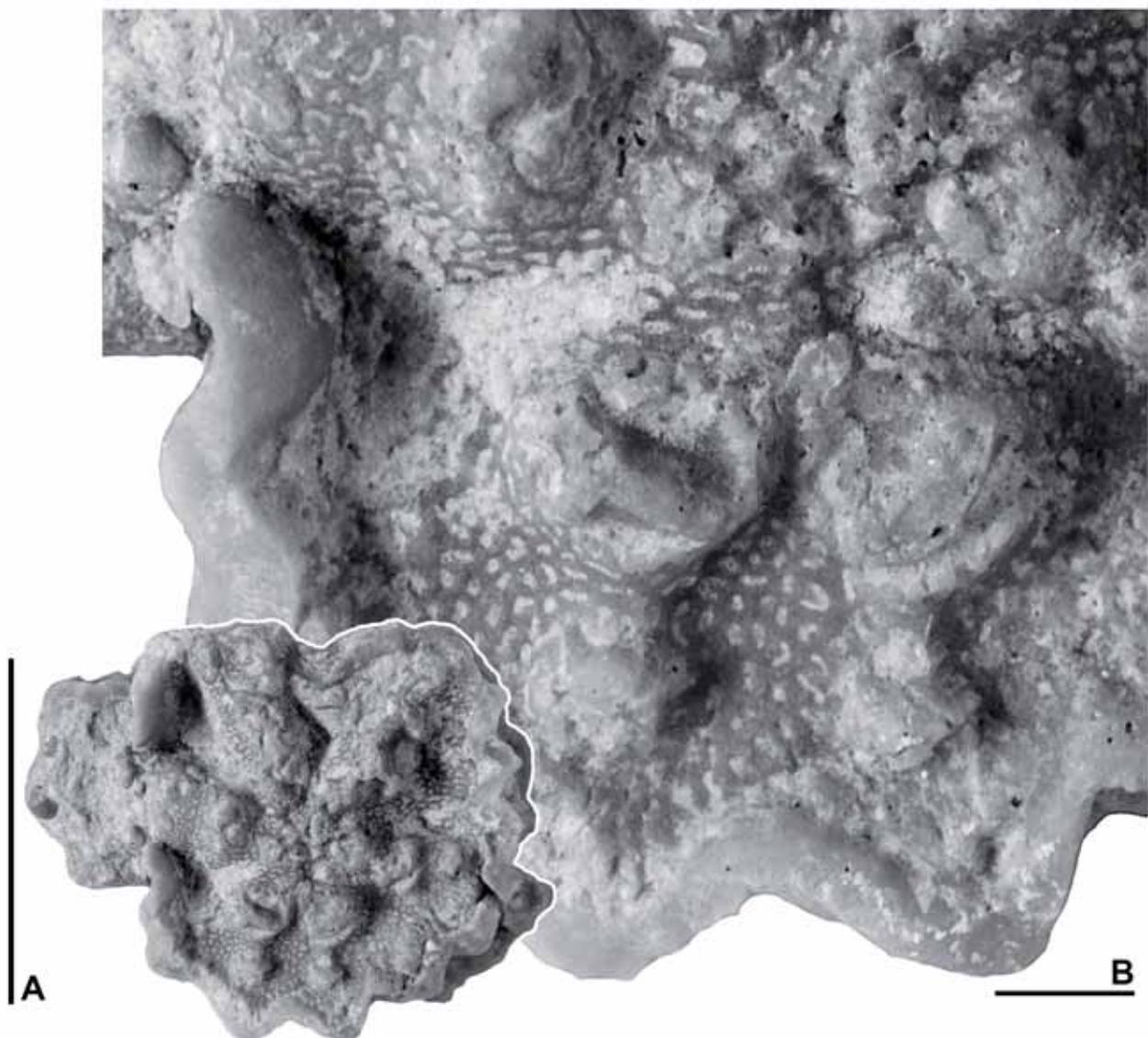


Fig. 51. *Hippurites incisus* Douvillé, 1895, PUAB 80374. Prats de Carreu (sección Cal Roi). □A. Vista superior de la valva izquierda. □B. Ampliación de la misma valva mostrando poros y pústulas. Barra de escala en A = 10 mm; en B = 1 mm.

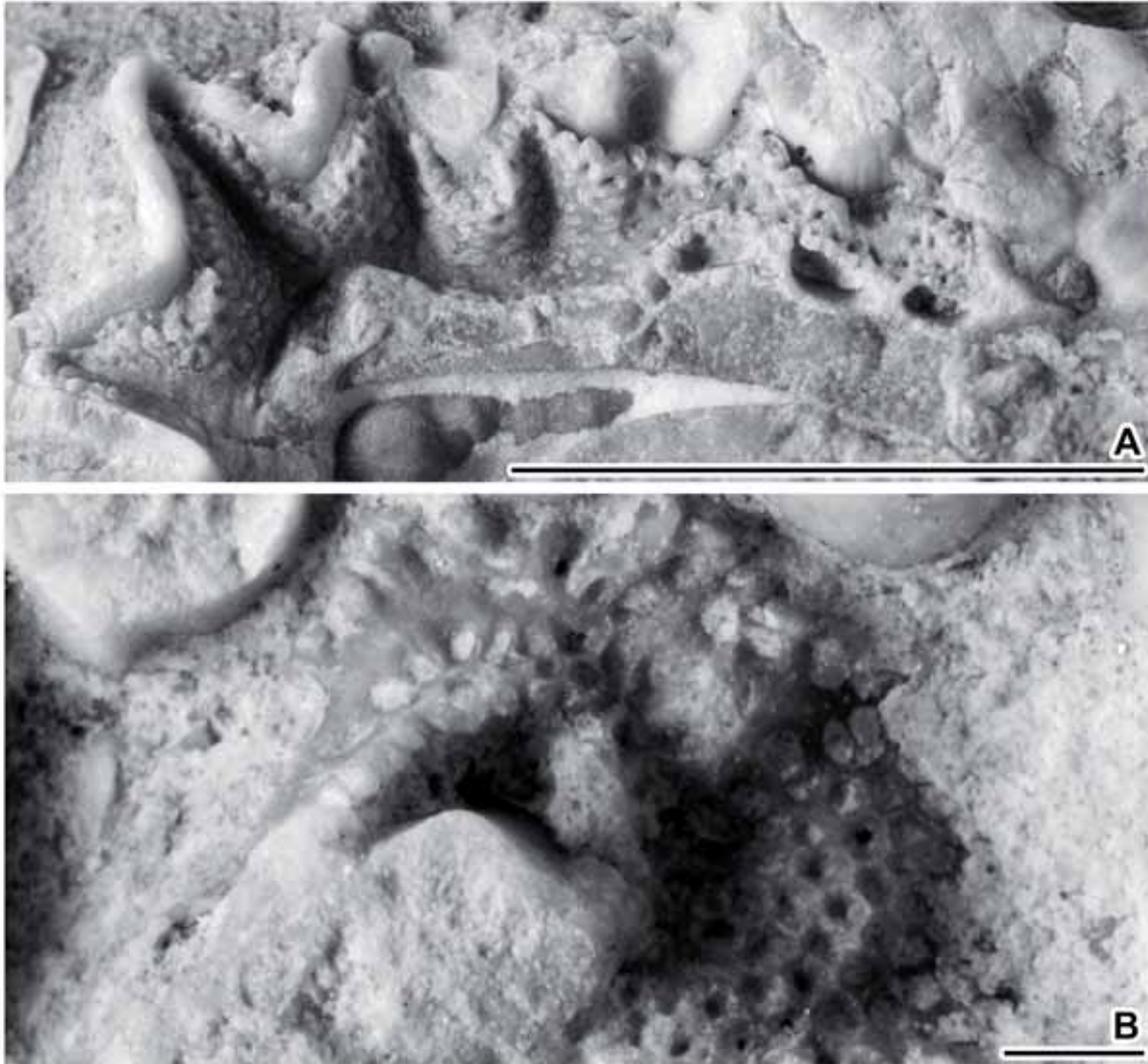


Fig. 52. *Hippurites incisus* Douvillé, 1895, PUAB 80310. Espluga de Serra. □A. Detalle de un ejemplar de la muestra (que corresponde a un fragmento de thicket con varios ejemplares), mostrando la comisura de la parte anterior de la concha. Se distingue como el borde de la VI se inclina hacia el interior siguiendo la disposición inclinada del labio de la VD, así como el plegamiento de la concha, y los poros. □B. Detalle de la superficie de la VI de otro ejemplar de la misma muestra mostrando los poros. Barra de escala en A = 10 mm; en B = 1 mm.

Numerosas muestras correspondientes a ejemplares aislados o thickets se han cortado para estudiar la sección transversal de la VD (Figs. 50A, 50C, 53A, 54). El margen externo de la valva está fuertemente ondulado por el plegamiento de las láminas de crecimiento que forma las costillas. El margen interno es liso y su contorno sub-circular. En la zona posterior se sitúan los dos pilares. El primer pilar es corto y robusto; el segundo pilar es más largo y algo más estrecho, con lados paralelos, o ligeramente pinzado en algunos ejemplares. La cresta del ligamento es triangular y con extremo truncado, mostrando cierta variabilidad en cuanto a su extensión. Aunque normalmente es corta, algunos ejemplares tienen una extensión lameliforme (Fig. 55).

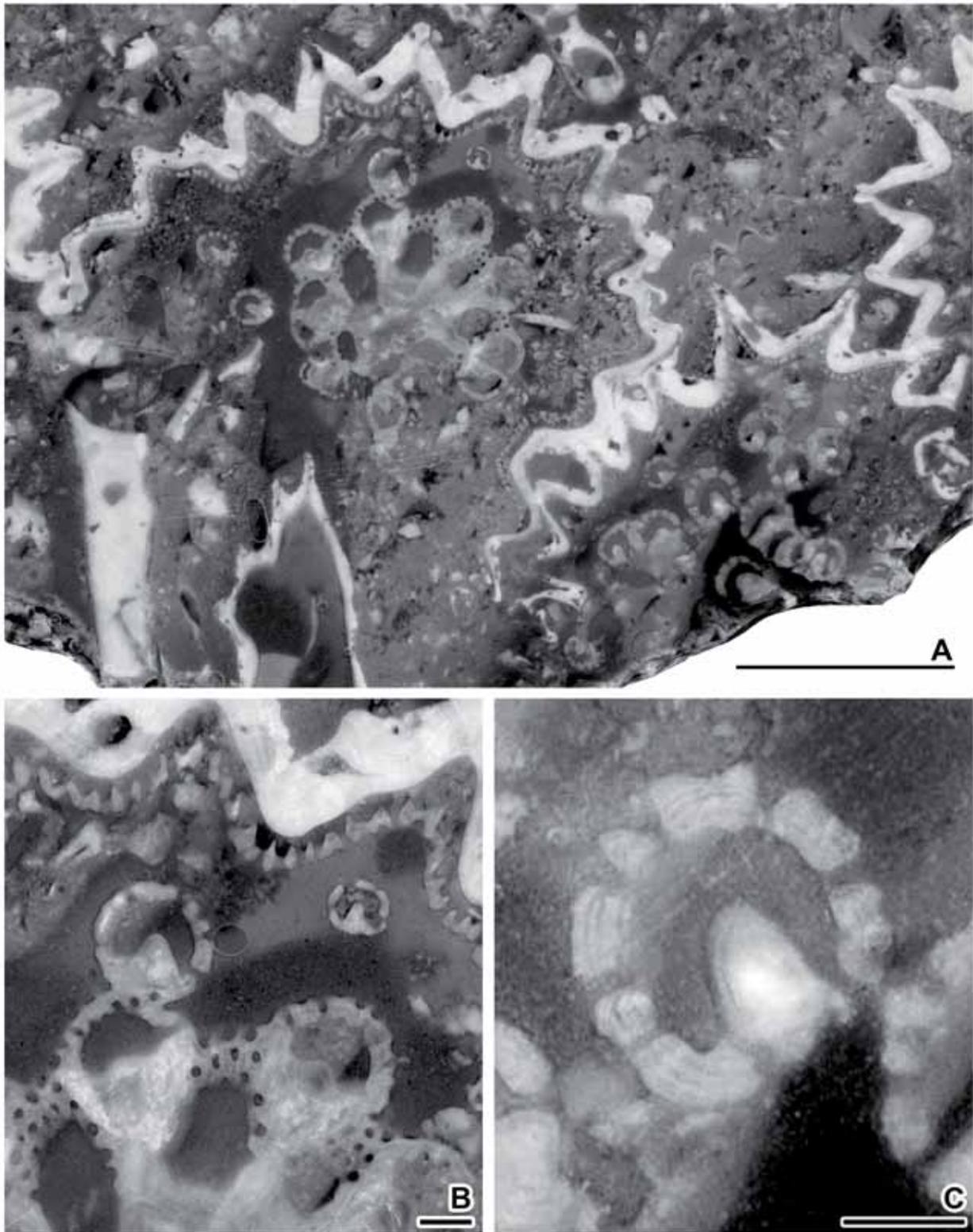


Fig. 53. *Hippurites incisus* Douvillé, 1895, PUAB 80310. Espluga de Serra. □A. Vista parcial de la sección transversal pulida de una muestra. La sección corta dos ejemplares a la altura de la valva izquierda y muestra: externamente la comisura entre las dos valvas y, hacia el centro de los dos ejemplares, diversos canales cortados oblicuamente en su inicio. □B. Detalle ampliado de A, mostrando canales y poros. □C. Detalle ampliado de un canal y la perforación de los poros. Se distingue la protuberancia interna típica en la base del inicio del canal. Barra de escala en A = 10 mm; en B y C = 1 mm.

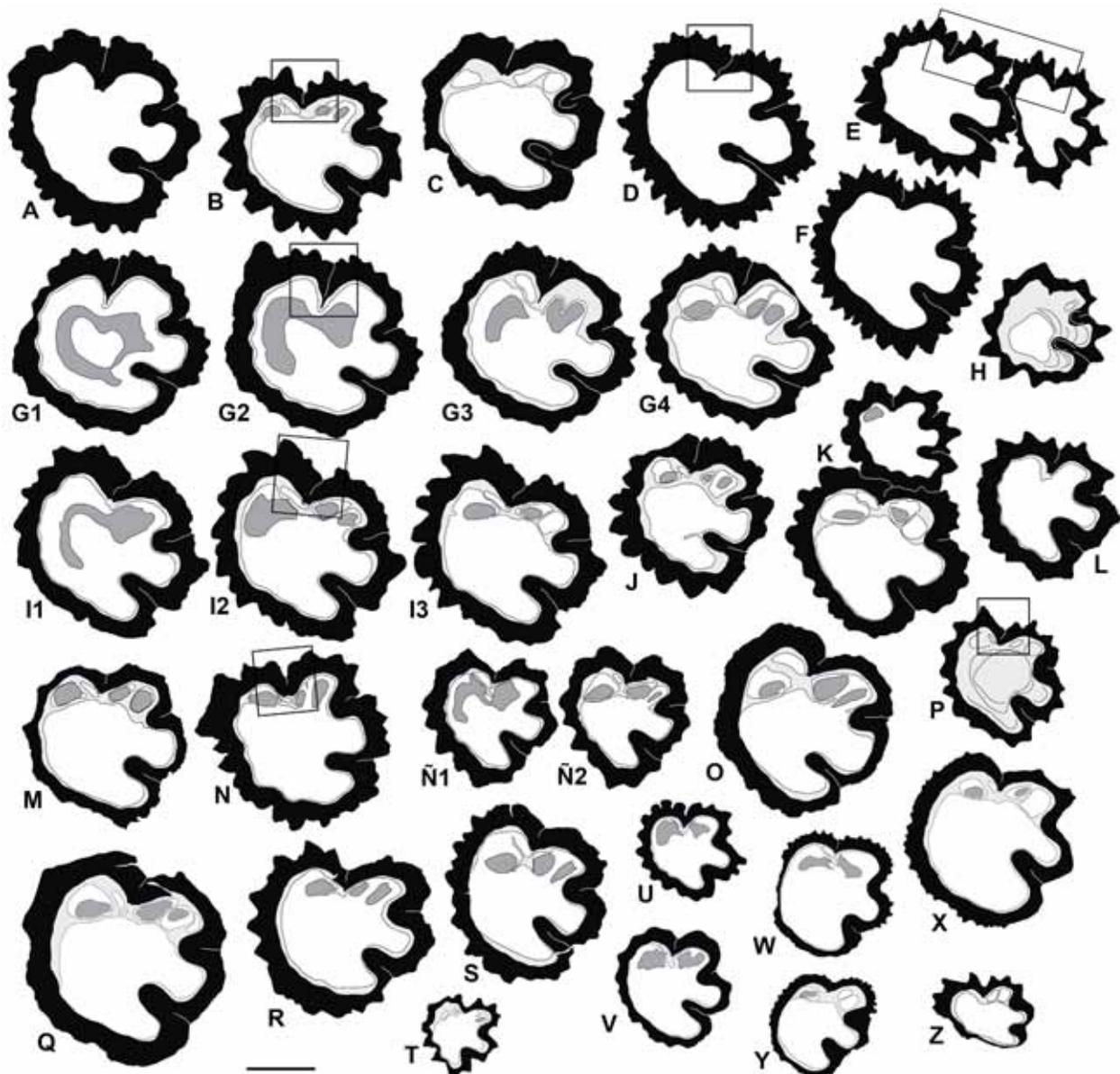


Fig. 54. *Hippurites incisus* Douvill , 1895. Dibujos interpretativos de secciones transversales de VD cercanas a la comisura. En G, I y   se representan secciones seriadas en un mismo ejemplar.  A-N. Ejemplares de Espluga de Serra.  N-P. Ejemplares del Congost d'Eriny .  Q-Y. Ejemplares del Valle del Riu de Carreu y Prats de Carreu.  Z. Ejemplar de Hortoned .  A. Holotipo EM 15752.  B. Paratipo MGB 1148b.  C. Paratipo MGB 1148a.  D-F. PUAB 80310, diferentes ejemplares de una colonia.  G. PUAB 80323.  H. PUAB 80343.  I. PUAB 80325.  J. PUAB 80327.  K. PUAB 80328.  L. PUAB 80316.  M. PUAB 2999.  N. PUAB 80334.   . PUAB 80088.  O-P. PUAB 60849, dos ejemplares de una misma muestra.  Q. PUAB 45368.  R. PUAB 80371.  S. PUAB 45364.  T. PUAB 80375.  U. PUAB 27618.  V. PUAB 27599.  W. PUAB 27335.  X. PUAB 27332.  Y. PUAB 27254.  Z. PUAB 80624. Los recuadros sealan las  reas ampliadas en la figura siguiente. Barra de escala = 10 mm.

En algunas muestras las secciones cortan ejemplares en los primeros estadios de crecimiento (Figs. 50D-E, 54T, 54U, 54Z). Se observa como inicialmente las valvas suelen crecer adheridas por el lado anterior a individuos adultos y su ornamentaci n a n no ha comenzado a formarse. Cresta y pilares no est n casi desarrollados y la capa externa de la concha es muy delgada. Al alcanzar un di metro de unos 5 mm las costillas comienzan a diferenciarse en la secci n y r pidamente se vuelven muy

pronunciadas. Los pilares son cortos y robustos, con la base ancha dando un aspecto triangular y no adoptan su forma final hasta que la concha no crece cilíndricamente.

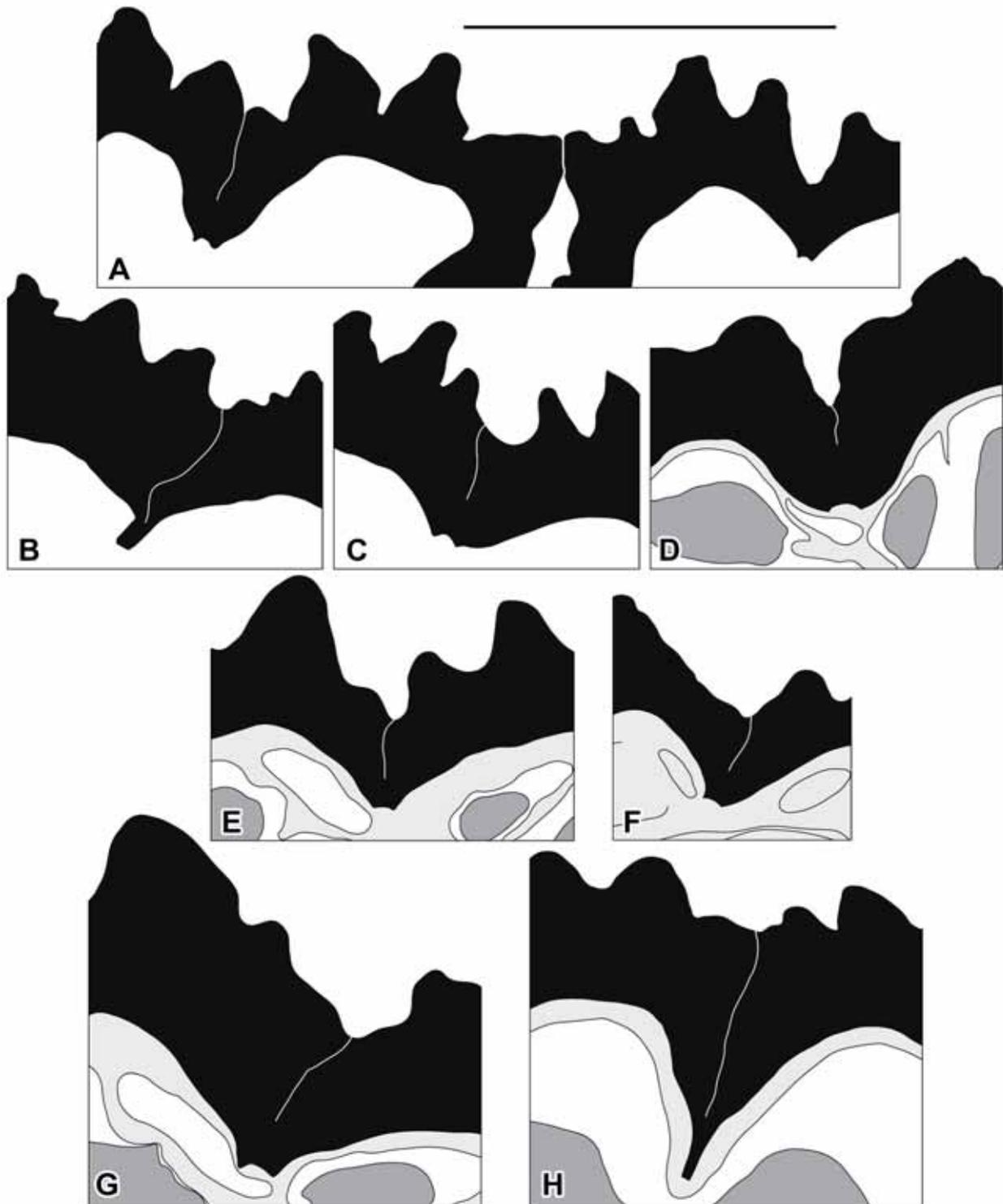


Fig. 55. *Hippurites incisus* Douvillé, 1895. Detalle de la cresta del ligamento de varios ejemplares, representando la variabilidad que muestra ese carácter. Los dibujos corresponden a ampliaciones de algunos ejemplares de la figura anterior. □A-C. PUAB 80310. □D. PUAB 80334. □E. MGB 1148b. □F. PUAB 60849. □G. PUAB 80325. □H. PUAB 80323. Barra de escala = 10 mm.

Las secciones transversales cercanas a la comisura cortan el aparato miocardial (Figs. 50A, 54). En algunos ejemplares se han hecho secciones seriadas separadas por poca distancia para ver dientes y mióforos cortados a diferente profundidad. En secciones cercanas a la comisura (Fig. 54G1) se corta la base del aparato miocardial, que forma un anillo cerrado y centrado, con una cavidad interior, donde aún no se diferencian los distintos elementos. En una sección a poca distancia (Fig. 54G2, 54I1, 54Ñ1) ya se distinguen mióforos y dientes, aunque aún fusionados; en consecutivas secciones más alejadas, el mióforo anterior ya desaparece y se van individualizando los dos dientes y el mióforo posterior. Entre el diente anterior y la cresta del ligamento se desarrolla una pequeña cavidad antero-dorsal. El eje cardinal forma un ángulo con la cresta del ligamento con un valor medio de $77,7^\circ$, calculado a partir de 26 ejemplares medidos. Aunque este valor es muy variable, tiene una tendencia clara a disminuir con el aumento del diámetro de la concha (Fig. 56B). En el ejemplar más pequeño medido el ángulo LD es de 93° y en el de mayor diámetro medido es de 60° , aunque valores más elevados se han reconocido en otros ejemplares, variando entre 101° y 48° (Anexo, tabla B6).

En PUAB 80310, una sección corta transversalmente dos valvas alrededor de la comisura, mostrando tanto la concha de la VD como parcialmente la VI. Se distinguen en ambos ejemplares numerosos canales radiales cortados oblicuamente en su inicio (Fig. 53), mostrando la típica forma de herradura. La pared de los canales está perforada por los poros, que en sección tienen forma de embudo, anchos hacia el exterior y estrechos hacia el interior. Cortados transversalmente los poros se muestran redondeados.

Se han medido los ángulos entre los repliegues de la concha en ejemplares de todas las medidas representadas. El espacio ocupado externamente por los tres repliegues (LP2) tiene un valor medio de casi 133° , variando entre 106° y 164° y con un coeficiente de variación de 7,7%; el ángulo LP1 tiene un valor medio de $72,1^\circ$, con un rango de variación entre 54° y 98° y un coeficiente de variación de 10,2%; el ángulo P1P2 tiene $60,8^\circ$ de media, variando entre 44° y 79° y con un coeficiente de variación de 9,4%. LP2 es el ángulo externo que se muestra más homogéneo, con una variación menor. En conchas juveniles, con un diámetro pequeño, LP2 y LP1 tienen valores más altos que decrecen rápidamente con el aumento del diámetro, pasando a tener igualmente una tendencia a disminuir pero de forma más moderada. P1P2 tiene una

tendencia a mantenerse estable pese al aumento del diámetro (Fig. 56C). La figura 56E muestra una relación entre los ángulos LP1 y LP2. Internamente, LP2i tiene un valor medio de 142,5° variando entre 117° y 173° y con un coeficiente de variación de 7,2%; el valor medio de LP1i es de 76,6°, variando entre 61° y 89° y con un coeficiente de variación de 8,1%, y P1P2i tiene un valor medio de casi 66°, con un rango de variación desde 52° hasta 96° y un coeficiente de variación de 11%. Los tres ángulos internos muestran tendencia a mantenerse estables con el aumento del diámetro (Fig. 56D). Los valores detallados correspondientes a cada ejemplar medido y los valores estadísticos se detallan en el apéndice, tablas B5 y B6 del Anexo B respectivamente.

Discusión.- Esta especie fue descrita por Douvillé (1895) en el yacimiento de Espluga de Serra como una variedad de *Hippurites resectus* (*Hippurites resectus* var. *incisa*). Los ejemplares recolectados se corresponden con los figurados y descritos por Douvillé.

Toucas (1903) consideró que no era una variedad de *Hippurites resectus* y la elevó a categoría de especie (*Orbignya incisa*), reuniendo bajo esta forma a los ejemplares de Gattigues que Douvillé atribuyó a *H. requieni* y los ejemplares de Martigues descritos como *Hippurites vasseuri* Douvillé, 1894. Como anteriormente se ha descrito, los ejemplares de Gattigues corresponden a *Hippurites resectus*, y no a *H. requieni* ni a *H. incisus* como habían indicado primero Douvillé y después Toucas, respectivamente. De igual manera, *Hippurites vasseuri* debe considerarse una especie diferente y válida, y no sinónima a *Hippurites incisus* tal y como indicó Toucas (1903), hecho que además ha causado posteriormente confusiones en la identificación de especies (por ejemplo: Götz 2003), o que en la base de datos online de Steuber (2002) *H. incisus* aparezca en sinonimia con *H. vasseuri*.

Entre el material de Gattigues de la colección PUAB, algunos ejemplares se han identificado como *Hippurites vasseuri* (Fig. 57), después de las descripciones y figuras de Douvillé (1894). Son formas de mayor diámetro que *Hippurites incisus*, con ambos pilares pinzados y la cresta más alargada, aunque también truncada; además no tiene la ornamentación característica de ésta última, por lo que son suficientemente diferentes para ser consideradas como dos especies distintas.

Los ejemplares citados por Caus et al. (1981) y Gallemí et al. (1983) como *Hippurites socialis* en los afloramientos del Congost d'Erinyà y en la unidad

litoestratigráfica Carregador de Carreu del Valle del Riu de Carreu (=Mb. Clot de Moreu), respectivamente, corresponden correctamente después de su revisión a *H. incisus*.

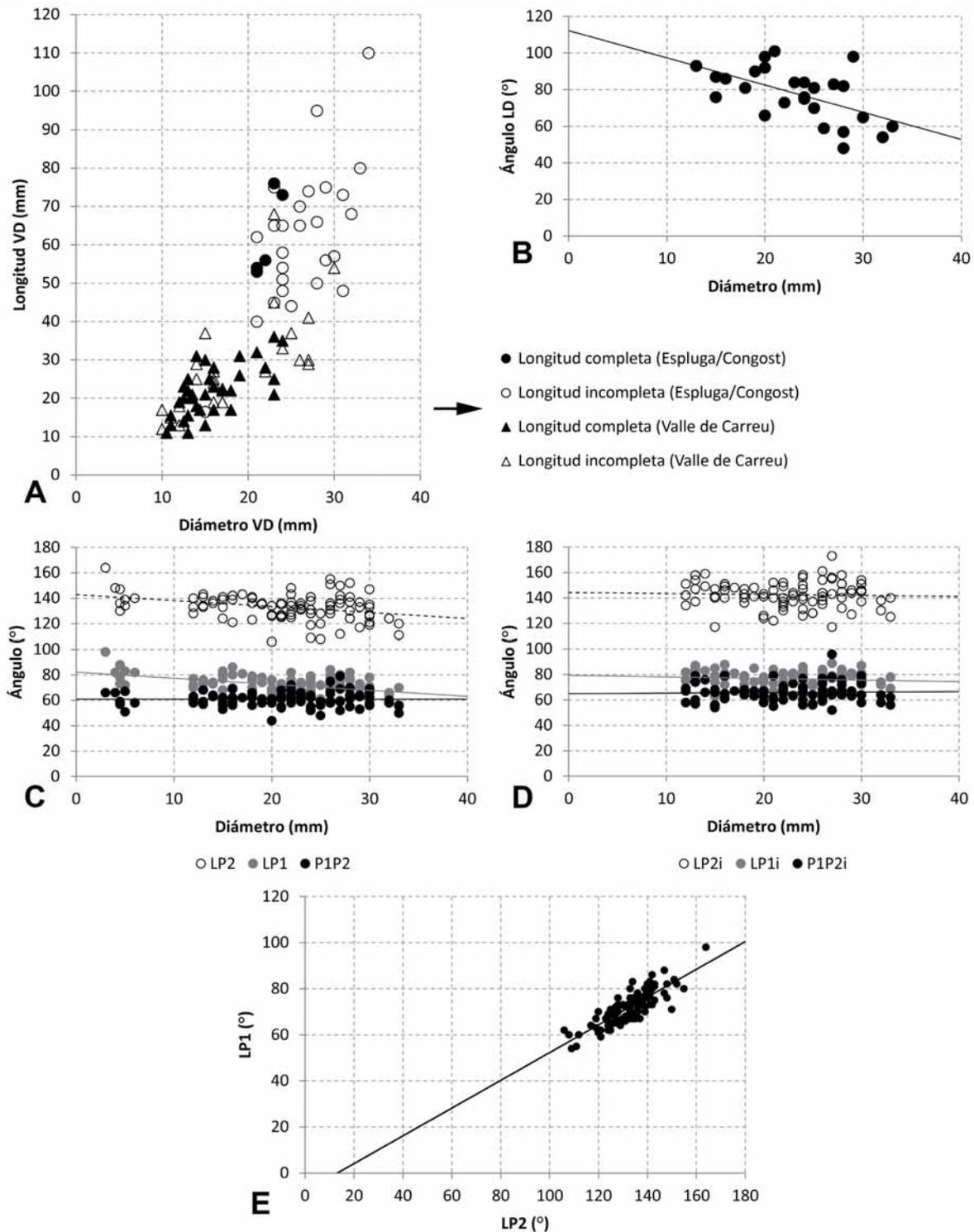


Fig. 56. Representación de medidas lineales y angulares en *Hippurites incisus*. □A. Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre longitud y diámetro máximo de la valva derecha. Se diferencian los ejemplares de los afloramientos de Espluga de Serra-Congost d'Erinyà y los del Valle de Carreu (valle del Riu de Carreu + Prats de Carreu), así como si se trata de valvas completas o incompletas. □B. Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el ángulo LD y el diámetro de la VD. □C-D. Diagramas de dispersión mostrando una comparación entre los ángulos externos (C) e internos (D) entre los repliegues de la concha, respecto el diámetro de la VD. □E. Relación entre los ángulos LP2 y LP1.

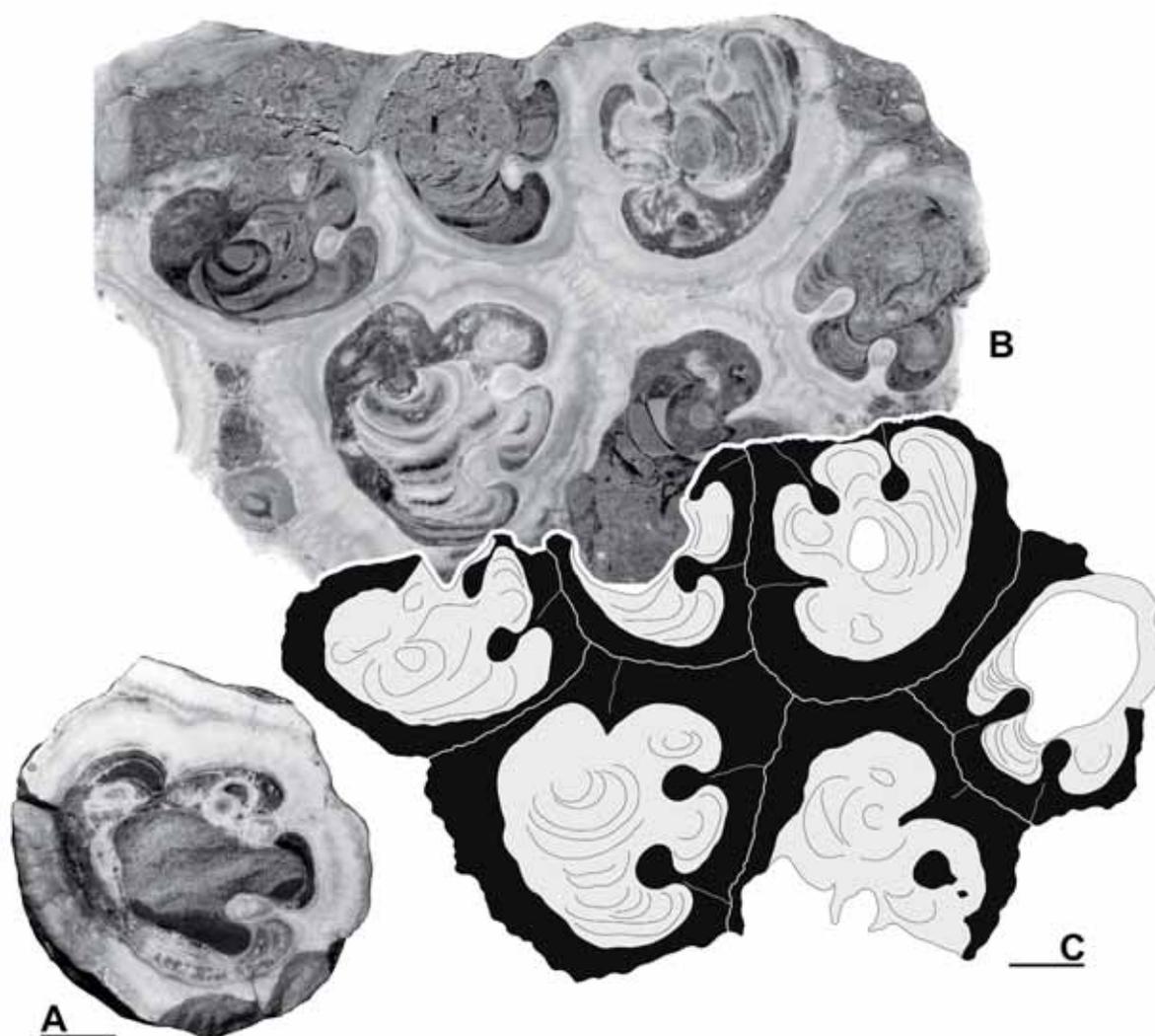


Fig. 57. *Hippurites vasseuri* Douvillé, 1894. □A. Fotografía del ejemplar R.773 de la colección EMP, de Martigues (Francia), figurado en la descripción original de Douvillé (1894, pl. 18, fig. 5), aunque sin indicar si éste era el holotipo. □B-C. PUAB 74531, de Gattigues (Francia). Sección transversal pulida de una muestra con diversos ejemplares y dibujo interpretativo, respectivamente de secciones transversales de VD cercanas a la comisura. Barras de escala = 10 mm.

Distribución.- *Hippurites incisus* se reconoce en la zona estudiada en Espluga de Serra (localidad tipo), en el Congost d'Erinyà, en Hortonedá y en diferentes secciones del Valle del Riu de Carreu y Prats de Carreu.

Es una especie común en Francia, en el Coniaciense de las regiones de La Provence (Toucas, 1904) y de Les Corbières (Sénesse, 1937). Götz (2003) la reconoce en Austria.

***Hippurites socialis* Douvillé, 1890**

(Figs. 58-61)

- * 1890 *Hippurites socialis* Douvillé, p. 324.
- 1891 *Hippurites socialis* Douvillé; Toucas, p. 541, text-fig. 9.
- 1893 *Hippurites socialis* Douvillé, p. 74, pl. 12, figs. 1-4.
- 1903 *Orbignya socialis* Douvillé; Toucas, p. 33, text-figs. 50-54; pl. 3, figs. 1, 2.
- 1937 *Orbignya socialis* Douvillé; Sénesse, p. 121, pl. 8, fig. 2.
- 1977 *Hippurites (Orbignya) socialis* Douvillé; Pons, p. 64, pl. 33, figs. 1, 2; pl. 34, figs. 1-3.
- v. 1989 *Hippurites resectus* Defrance; Pascual et al., p. 218, text-fig. 3.
- 1989 *H. socialis* Douv.; Pascual et al., p. 218, text-fig. 3.
- 1998 *Hippurites socialis* Douvillé; Vicens et al., p. 415, text-figs. 10.4, 14.8-11.
- v 2002 *Hippurites socialis* Douvillé; Steuber (con sinonimia completa).
- v 2014 *Hippurites socialis* Douvillé; Lucena, p. 80, figs. 43-47.

Tipo.- Holotipo R.559 de la colección de l'École des Mines de Paris, del Santoniense superior de Martigues (Bouches-du-Rhône, Francia). Designado y figurado por Douvillé (1893, pl. 12, figs. 1-2). Fotografías nuevas del holotipo se figuran en este trabajo (Fig. 58).

Diagnosis.- *Hippurites* con cresta del ligamento triangular con extremo redondeado. Ángulo LD mayor de 60°; cavidad antero-dorsal pequeña. Espacio ocupado por los tres repliegues de la concha alrededor de 1/3 del contorno. Superficie de la VD con costillas redondeadas. Diámetro de la concha adulta alrededor de 30 mm. Pústulas frecuentes en la VI. Se diferencia de *Hippurites resectus* por la pérdida del truncamiento de la cresta del ligamento.

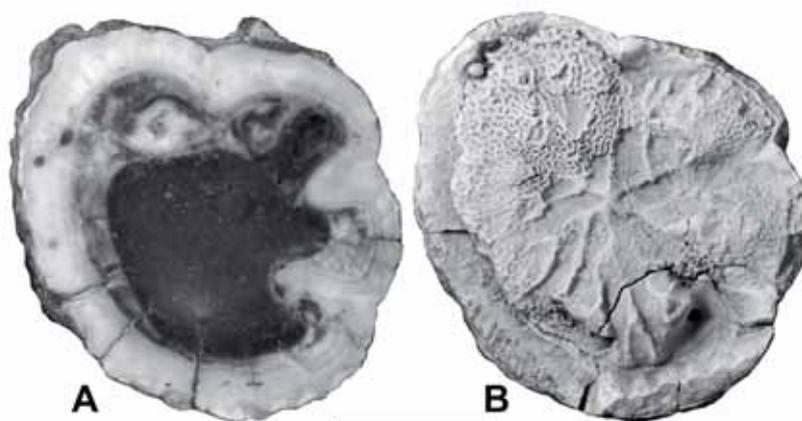


Fig. 58. Holotipo de *Hippurites socialis* Douvillé, 1890. Fotografías del ejemplar R.559 de la colección de l'École des Mines de Paris, del Santoniense superior de Martigues (Bouches-du-Rhône, Francia). □A. Sección transversal de la VD. □B. Vista superior de la VI. Barra de escala = 10 mm.

Material.- El material estudiado comprende 36 registros de la colección PUAB que contienen en total más de 130 ejemplares, ya que mayoritariamente corresponden a fragmentos de grupos con varias conchas; en general se trata de valvas derechas que se conservan incompletas o en fragmentos. Todos los ejemplares provienen del segundo nivel con rudistas de la Subunidad 2 de las Calizas de la Cova (Coniaciense superior) de la Sierra del Montsec (Anexo A, tabla A9).

Descripción.- Las valvas derechas son cilíndricas, con la base cónica (Fig. 59A, 59C). Los ejemplares se conservan incompletos por lo que la longitud es indeterminada, aunque se han llegado a medir ejemplares con una longitud de 200 mm, en la muestra PUAB 1186, correspondiente a un fragmento de thicket. El diámetro puede llegar hasta los 31 mm en los ejemplares estudiados, aunque son más frecuentes las conchas de menor diámetro. La superficie de la valva tiene costillas redondeadas, separadas por surcos más finos. Los tres repliegues de la concha están muy marcados externamente por tres surcos profundos longitudinales (Fig. 59C). El interior de la VD presenta tábulas cóncavas dispuestas regularmente y a poca distancia entre ellas.

La valva izquierda solamente se conserva en uno de los ejemplares, PUAB 35902 (Fig. 59E-F). Es ligeramente convexa, con la parte más elevada desplazada anteriormente. Aunque está parcialmente cubierta por sedimento, se distinguen algunos canales radiales. Los poros son redondeados y lineares (cortos e irregulares). No se distinguen pústulas en el ejemplar.

Se han cortado numerosas muestras para el estudio de la sección transversal de la VD (Figs. 59B, 59D, 60). En una gran parte de los ejemplares observados, la sección aparecía deformada por aplastamiento y las conchas bastante afectadas por la diagénesis. El contorno externo de la sección muestra las ondulaciones propias de la ornamentación superficial y tiene forma sub-circular, normalmente con el lado antero-ventral menos curvado. Internamente, el margen entre la capa externa y la interna es liso. En el lado posterior se encuentran los dos pilares. El primero es corto y ancho, normalmente más ancho en la base aunque puede tener también los lados paralelos. El segundo pilar es más alargado y estrecho que el primero, con forma rectangular si sus lados son paralelos o ligeramente pinzado en la base. En ejemplares juveniles ambos pilares son más cortos y anchos. La cresta del ligamento es corta y triangular, con tendencia a orientarse hacia la parte anterior de la sección. Su extremo

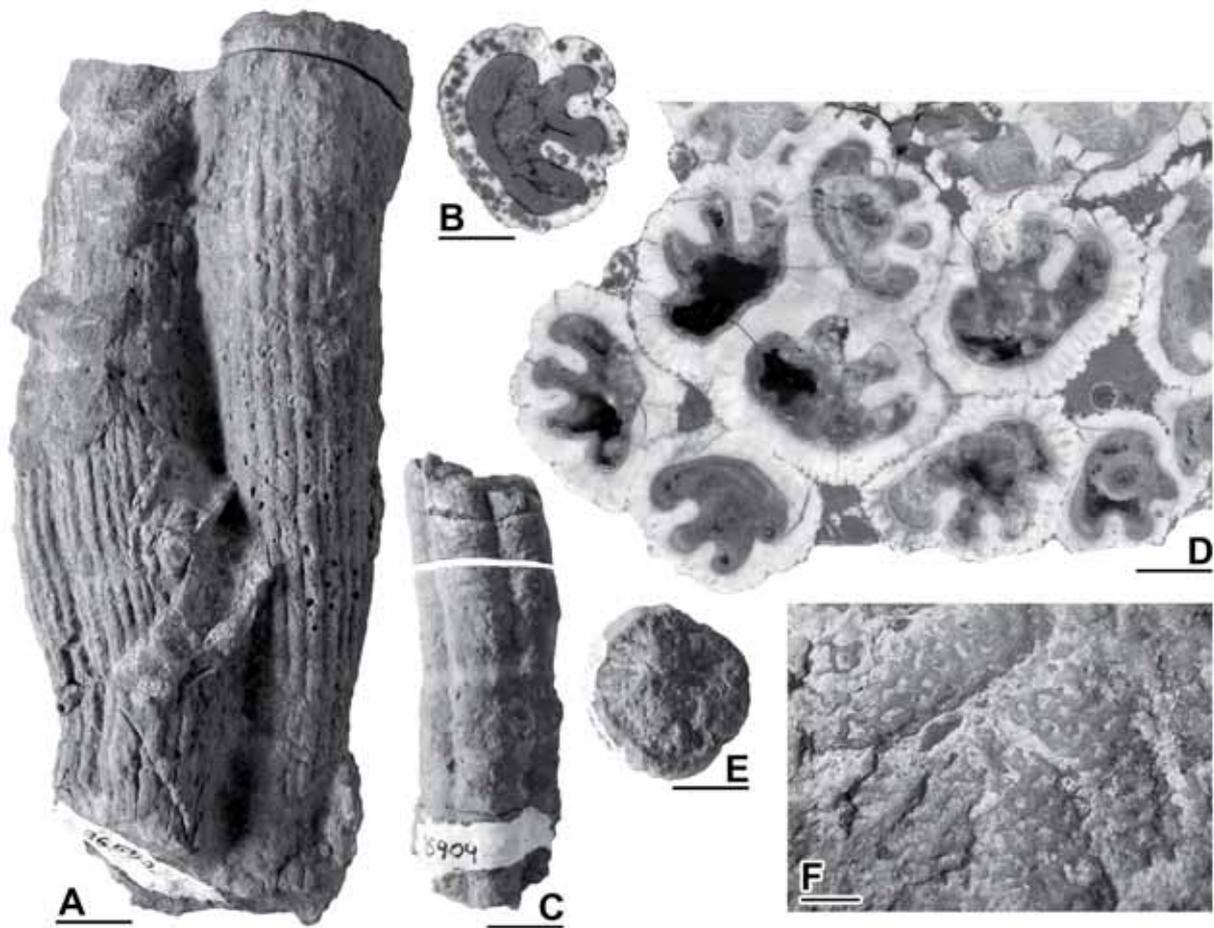


Fig. 59. *Hippurites socialis* Douvillé, 1890, de la sierra del Montsec. □A-B. PUAB 36552, vista externa de la muestra con 2 ejemplares y sección transversal de la VD de uno de ellos, respectivamente. □C. PUAB 35909, vista postero-dorsal de la VD. Se distinguen en la superficie, bien marcados, los surcos longitudinales correspondientes a los repliegues que forman la cresta del ligamento (derecha) y primer pilar (izquierda). □D. PUAB 1186, sección transversal de un fragmento de thickset que corta transversalmente la VD de varios ejemplares. □E-F. PUAB 35902, VI y detalle de los poros, respectivamente. Barras de escala en A-E = 10 mm; en F = 1 mm.

es redondeado generalmente, aunque en escasos ejemplares se distingue truncado (Fig. 60F, 60H). El aparato miocardinal solamente se ha observado en uno de los ejemplares cortados (Fig. 60A1-A2). En la sección más próxima a la comisura se distinguen dientes y mióforos unidos, aún sin diferenciarse. En una sección 2 mm más alejada el diente anterior aparece ya individualizado y es grande y cuadrangular, mientras que el diente y el mióforo posterior aún aparecen unidos; entre el diente y la cresta del ligamento se desarrolla una pequeña cavidad antero-dorsal. El eje cardinal forma un ángulo con la cresta del ligamento de 61° .

Los valores angulares entre los repliegues de la concha se han podido medir en pocos de los ejemplares, ya que mayoritariamente las conchas estaban un poco aplastadas y rotas.

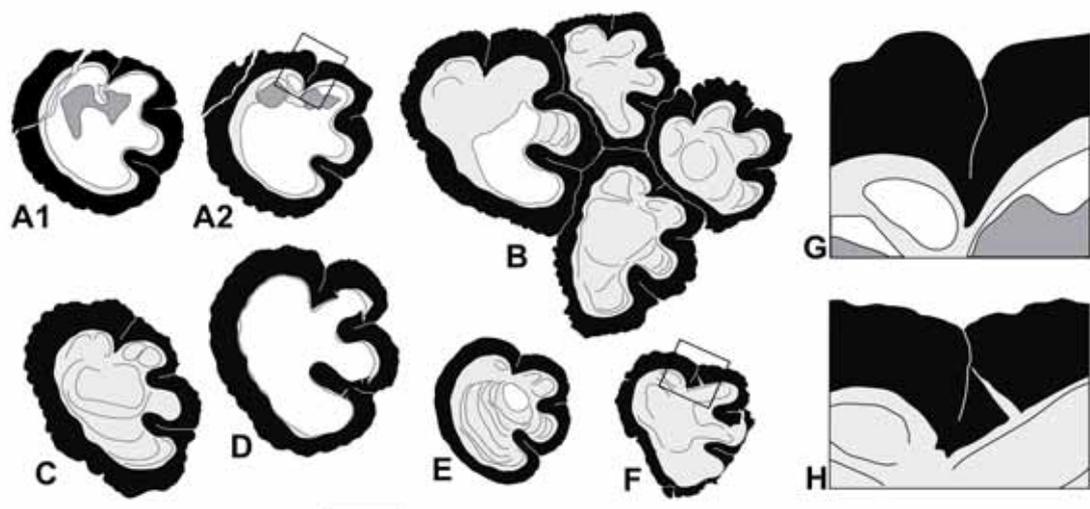


Fig. 60. *Hippurites socialis* Douvillé, 1890, de la sierra del Montsec. Dibujos interpretativos de secciones transversales de VD. □A1-A2. PUAB 35902, secciones transversales seriadas de una VD cercanas a la comisura y cortando el aparato miocardial, separadas por 2 mm. □B. PUAB 1183. □C. PUAB 80483. □D. PUAB 36552. □E. PUAB 35909. □F. PUAB 80521. □G-H. Detalles ampliados de los recuadros marcados en A2 y F, respectivamente, mostrando una cresta con extremo redondeado y una cresta con extremo truncado. Barras de escala = 10 mm.

El espacio ocupado externamente por los tres repliegues, LP2, tiene un valor medio de $116,7^{\circ}$, variando entre 104 y 128° y con un coeficiente de variación de $5,8\%$; LP1 tiene un valor medio de $59,1^{\circ}$, con un rango de variación entre 52 y 68° y un coeficiente de variación de $7,8\%$; P1P2 tiene $57,6^{\circ}$ de media, variando entre 47 y 64° y con un coeficiente de variación de $8,7^{\circ}$, siendo de los tres ángulos el más heterogéneo y LP2 el más homogéneo, aunque los tres tienen porcentajes de variación bajos. Los tres ángulos decrecen ligeramente de forma simultánea con el aumento de diámetro de las conchas (Fig. 61A). En la figura 61C se muestra una relación entre los ángulos LP2 y LP1.

Respecto a los ángulos internos entre los repliegues, LP2i tiene un valor medio de casi $133,7^{\circ}$ variando entre $125,5^{\circ}$ y 143° y con un coeficiente de variación de $3,8\%$; LP1i es de $67,1^{\circ}$ de media, variando entre 56° y 73° y tiene un coeficiente de variación de $7,5\%$; P1P2i tiene un valor medio de $66,6^{\circ}$, con un rango de variación desde 62° hasta 74° y un coeficiente de variación de $5,3\%$. En este caso los tres ángulos muestran una variabilidad aún menor que los externos, siendo LP2i el más homogéneo. Los tres ángulos internos prácticamente mantienen una tendencia a permanecer estables con el aumento del diámetro (Fig. 61B). Los valores detallados correspondientes a cada ejemplar medido y los valores estadísticos se detallan en el Anexo, tablas B7 y B8 respectivamente.

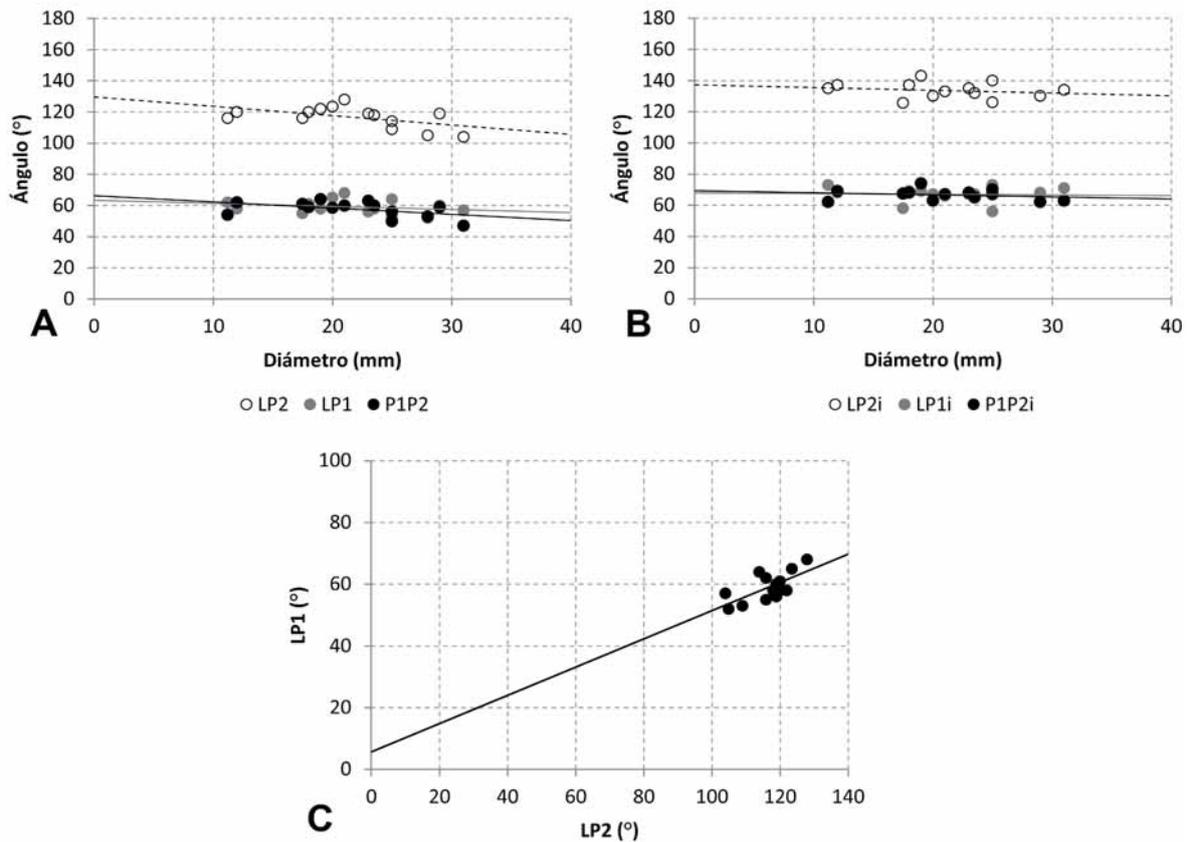


Fig. 61. Representación de medidas angulares en *Hippurites socialis*. □A-B. Diagramas de dispersión mostrando una comparación entre los ángulos externos (A) e internos (B) entre los repliegues de la concha, respecto el diámetro de la VD. □C. Relación entre los ángulos LP2 y LP1.

Discusión.- Douvillé (1890) cita *Hippurites socialis* por primera vez, refiriéndose a él como nueva especie, para nombrar a las formas descritas por d'Orbigny (1850) como *Hippurites organisans* y que eran diferentes del tipo de esa especie descrito por Montfort (1808). No es hasta 1893 cuando Douvillé publica una descripción detallada de la especie y designa un holotipo.

Los ejemplares estudiados y atribuidos a *Hippurites socialis*, son muy semejantes a los que se han descrito como *Hippurites resectus*. Tan solo se diferencian en que *H. socialis* muestra el extremo de la cresta del ligamento redondeado, mientras que en *H. resectus* está truncado. Aun así, como se ha indicado, algunos ejemplares de *H. socialis* todavía conservan el truncamiento en la cresta. El ángulo entre el eje cardinal y la cresta medido en un único ejemplar tiene un valor de 61° , semejante también al de *H. resectus*, y algo inferior a los que muestran tanto el holotipo, de 82° , como el otro ejemplar también figurado por Douvillé (1893) (ejemplar R.560 de la colección de la EMP), de 75° , ambos del Santoniense.

Pascual et al. (1989) citan *H. socialis* junto a *H. resectus* en la asociación Coniaciense de la Sierra del Montsec, a partir del material que aquí se ha descrito. La presencia de algún ejemplar con la cresta aun truncada puede ser la causa de tal atribución. *H. resectus* está presente en el Montsec, pero en un nivel inferior.

Distribución.- *Hippurites socialis* se reconoce en el Coniaciense y Santoniense de la Sierra del Montsec (Pascual et al., 1989). Además se conoce en otras localidades del Prepirineo de Lleida: Santoniense de las Collades de Basturs (Pons, 1977; Gili et al., 1996; Lucena, 2014) y Santoniense medio-superior del anticlinal de Sant Corneli (Vicens et al., 1998).

La especie es conocida y ampliamente citada entre el Turoniense superior-Santoniense de numerosas localidades del sureste de Francia, así como entre el Turoniense superior-Campaniense inferior de varios países europeos: Bosnia-Herzegovina, Croacia, Hungría, Italia, Rumania y Serbia. Un listado de las localidades donde se cita la especie y referencias puede consultarse en la base de datos online de Steuber (2002).

Género *Hippuritella* Douvillé, 1908

Especie tipo.- *Hippurites maestrei* Vidal, 1878, por designación original de Douvillé (1908). Del Santoniense de la Sierra del Montsec, Pirineo meridional-central, Lleida, España.

Diagnósis.- Hippuritidae con sistema de poros-canales simple y poros poligonales en la VI; en algunas especies es típico el desarrollo de pústulas al inicio de los canales. VD con cresta del ligamento triangular, de longitud variable, llegando a ser poco más que una inflexión en alguna especie; extremo truncado o redondeado; pilares cortos, desde ligeramente pinzados hasta una débil protuberancia interna. Espacio ocupado por los tres repliegues de la concha entre 1/4 y 1/3 de la concha. Ángulo entre cresta del ligamento y eje cardinal muy variable entre diferentes especies, con valores comprendidos entre 100° y 30°, impidiendo o permitiendo, respectivamente, el desarrollo de una cavidad antero-dorsal en la VD, de mayor tamaño cuanto menor es el valor del ángulo.

Discusión.- Douvillé (1908) propuso el género *Hippuritella* para aquellas especies de *Hippurites* que presentaban poros de tipo poligonal en la VI.

Se diferencian básicamente dos líneas o grupos dentro del género: el grupo de *Hippuritella variabilis* y el grupo de *Hippuritella toucasi*. Vicens (1992a) retomó el grupo de *Hippuritella castroi* propuesto por Douvillé (1985) y que incluía dos especies (*Hippurites castroi* y *Hippurites peroni*) que posteriormente Toucas (1903) consideró que pertenecían al grupo de *Hippuritella variabilis* (la segunda como una variedad de *Hippuritella sarthacensis*). En este grupo Vicens reunió tres nuevas especies, sin denominación, aunque ya indicó que las especies de este grupo eran muy semejantes a las del grupo de *Hippuritella variabilis*.

Como también señala Vicens (1992a), son muchas y muy importantes las diferencias entre las especies del grupo de *Hippuritella toucasi* y las del grupo de *Hippuritella variabilis* (+ grupo de *Hippuritella castroi*) y que justificarían la inclusión de las especies del grupo de *Hippuritella toucasi* en un nuevo género. Estas diferencias entre las especies de los grupos atienden a la forma de los pilares, el desarrollo de la cavidad antero-dorsal, el diámetro de las valvas, los ángulos entre repliegues o entre la cresta del ligamento y el eje cardinal o las diferencias en los poros poligonales. Las especies de estos grupos fueron incluidas por Douvillé (1908) en el género *Hippuritella* por presentar poros poligonales, sin embargo, y aunque tradicionalmente se hayan agrupado bajo la denominación de poligonales, los poros del grupo de *Hippuritella variabilis* son rectangulares y alargados radialmente y los del grupo de *Hippuritella toucasi* son poligonales pero más redondeados e irregulares.

Distribución.- Las especies del género *Hippuritella* están ampliamente representadas desde el Turoniense hasta el Maastrichtiense (Cretácico superior) de numerosos países de Europa, norte de África (Líbano, Túnez, Argelia) y Somalia, y Asia (Afganistán, Irán, Turquía, Yemen, Siria).

El grupo de *Hippuritella toucasi*.

Los ejemplares estudiados en este trabajo, sin corresponder a ninguna de las especies, muestran unas características, aunque más primitivas, que se ajustan a las del grupo de *Hippuritella toucasi* y por ello se incluyen en él.

Introducción

Douvillé (1892) reunió bajo el grupo de *Hippurites toucasi* las especies con poros denticulados o poligonales y con pústulas en la valva superior, incluyendo:

Hippurites sulcatoides Douvillé
Hippurites toucasi d'Orbigny
Hippurites sulcatus Defrance
Hippurites archiaci Munier-Chalmas

Posteriormente Douvillé (1894) describió dos nuevas especies, *Hippurites carezi* y *Hippurites sulcatissima*, que incluyó en el mismo grupo, y excluyó (1895) *Hippurites sulcatus* y *Hippurites archiaci*.

Toucas (1903) diferenció entre las formas con poros poligonales los grupos de *Orbignya toucasi* y *Orbignya variabilis*, reuniendo en el primero las especies con pilares más desarrollados y con una inclinación del aparato miocardial menos acentuada respecto la cresta del ligamento, dando lugar a una cavidad accesoria antero-dorsal relativamente desarrollada, y con pústulas en la VI. Las especies de este grupo se sucederían unas a otras entre el Coniaciense y el Campaniense:

<i>Orbignya praetoucasi</i> Toucas	Coniaciense
<i>Orbignya toucasi</i> d'Orb.	Santoniense inferior
<i>Orbignya carezi</i> Douv.	Santoniense superior
<i>Orbignya praesulcatissima</i> Toucas	Santoniense superior
<i>Orbignya sulcatissima</i> Douv.	Campaniense inferior
<i>Orbignya sulcatoides</i> Douv.	Campaniense

Bilotte (1981, 1985) abordando la clasificación de los hippurítidos, consideró *Hippuritella praesulcatissima* sinónima de *Hippuritella sulcatissima*, e incluyó en el grupo de *Hippuritella toucasi* a las especies siguientes:

Hippuritella toucasi
Hippuritella carezi
Hippuritella sulcatissima
Hippuritella sulcatoides

Vicens (1992a) consideró que *Hippuritella carezi* era sinónima de *Hippuritella sulcatissima*.

Pons et al. (1995) describieron *Hippuritella sharwaynensis* en el Maastrichtiense de Yemen y Somalia y por sus características la incluyeron en el grupo de *Hippuritella toucasi*, siendo ésta la especie más moderna del grupo.

Vicens et al. (1998) describieron en el Coniaciense-Santoniense del flanco norte del anticlinal de Sant Corneli (Prepirineo de Lleida) dos especies de *Hippuritella* que presentaban diferencias con especies conocidas y quedando en nomenclatura abierta, *Hippuritella* sp. 1 (Coniaciense medio) y *Hippuritella* sp. 2 (Coniaciense superior-Santoniense inferior), atribuyéndolas a la línea de *Hippuritella toucasi* por presentar las características comunes del grupo, aunque con algunos rasgos más primitivos que las diferenciarían del resto.

Material estudiado

Entre los ejemplares estudiados, e incluidos en el grupo de *Hippuritella toucasi*, se encuentra el material descrito por Vicens et al. (1998) y atribuido a *Hippuritella* sp. 1, así como los especímenes estudiados por Pons (1977), atribuidos a *Hippuritella toucasi* y posteriormente considerados como *Hippuritella praetoucasi* por Pascual et al. (1989). Además de la revisión de este material, depositado en la Colección de Paleontología de la UAB, se han estudiado numerosos especímenes recolectados en posteriores campañas de trabajo de campo para éste trabajo.

***Hippuritella* sp. 1 (grupo de *Hippuritella toucasi*)**

(Figs. 62-67)

v 1998 *Hippuritella* sp. 1, Vicens et al., p. 411, text-figs. 10.1, 11, 12.1-6.

Diagnosis.- *Hippuritella* con cresta del ligamento triangular con extremo truncado. Ángulo LD amplio, alrededor de 69°, dando lugar a una pequeña cavidad anterodorsal.

Material.- Veintinueve ejemplares del afloramiento de la Collada de Gassó en el Valle del Riu de Carreu (sección Collada Gassó, nivel 1). [Relación de ejemplares en el Anexo A, tabla A5].

Descripción.- Valva derecha inicialmente cónica, llegando a ser cilíndrica en los adultos, aunque de poca longitud (Fig. 62). En el espécimen más grande, PUAB 80540 (Fig. 62C), la VD llega a 100 mm de largo y alcanza 57 mm de diámetro, aunque no se conserva completa por lo que su longitud real se supone algo mayor. El único ejemplar conservado con las dos valvas completas, PUAB 27248 (Fig. 62B), tiene unas medidas de 58 mm de longitud y 49 mm de diámetro máximo (medidas en Anexo B, tabla B9). La mayoría de los ejemplares no tiene la superficie de la concha bien conservada; en los que sí, se distinguen costillas más o menos redondeadas, aproximadamente 3 o 4 por centímetro y separadas por surcos más finos. El plegamiento de las láminas de crecimiento también da lugar a un labio de la comisura

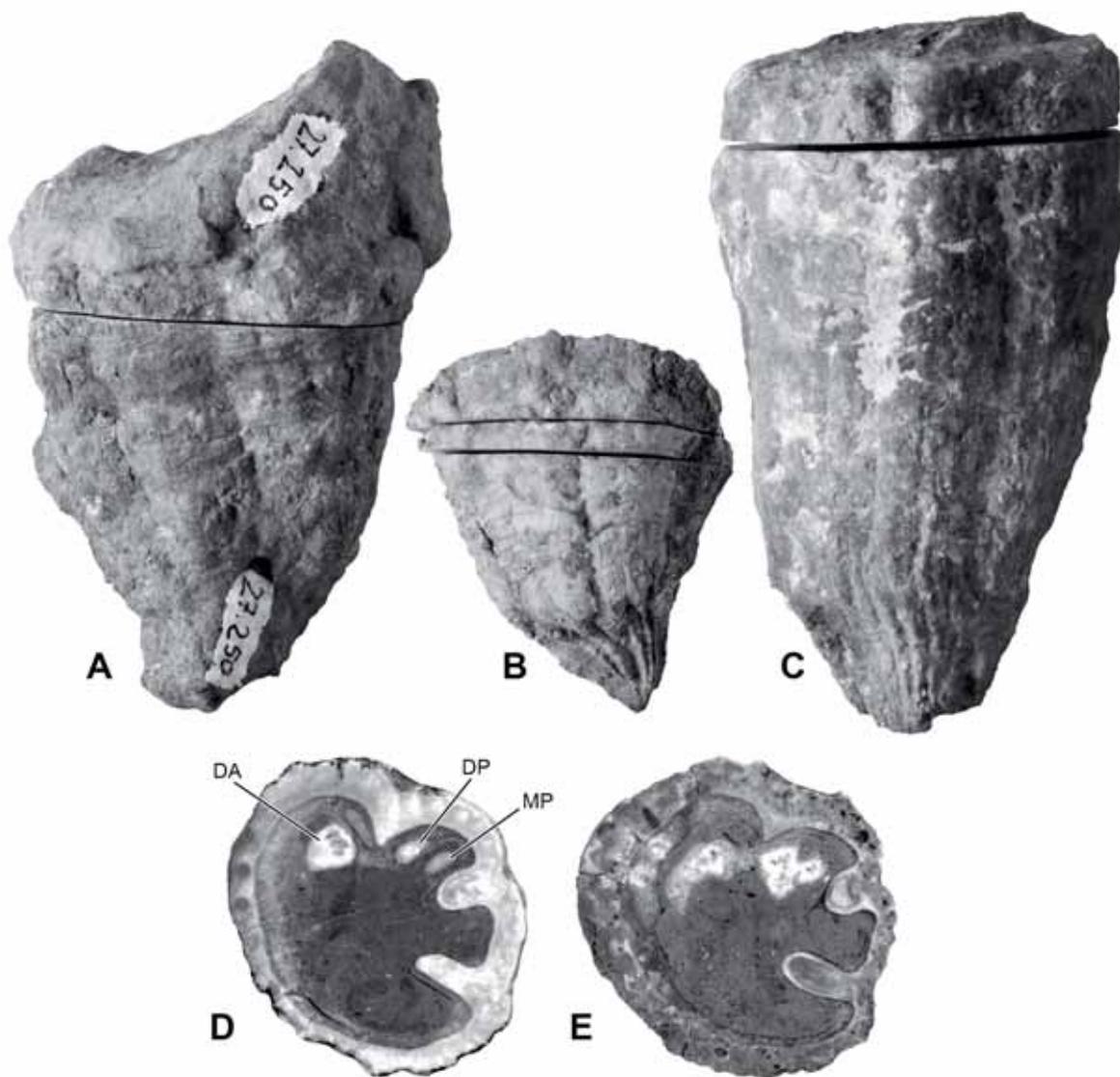


Fig. 62. *Hippuritella* sp. 1 (gr. *toucasi*) de la Collada de Gassó. □A-C. Vista postero-dorsal de tres ejemplares. □A. PUAB 27250. □B. PUAB 27248. □C. PUAB 80540. □D-E. Secciones transversales de dos valvas derechas cercanas a la comisura cortando el aparato miocardinal. □D. PUAB 27248 (mismo ejemplar que en B). □E. PUAB 80362. Barra de escala = 10 mm.

inclinado hacia el interior y ondulado, inversamente a las costillas y surcos de la superficie de la valva, con crestas más agudas y surcos más anchos y redondeados (Fig. 63A). Son frecuentes las líneas de crecimiento horizontales y bien marcadas, llegando a distorsionar las costillas en ocasiones. Los repliegues de la concha se distinguen bien marcados por surcos longitudinales en la superficie externa.

Seis ejemplares conservan la VI, en 2 de ellos, PUAB 27259 y 60685, en bastante buen estado, aunque afectadas por silicificación, y parcialmente libres de sedimento (Figs. 63 y 64). La VI es ligeramente convexa y presenta un sistema de poros y canales simple. La capa porosa que recubre los canales es delgada y los poros se abren directamente hacia los canales radiales. Los canales alcanzan una anchura de 2 mm. La formación de pústulas es habitual al inicio de cada nuevo canal radial y en general se conservan abiertas por la erosión mostrando una típica forma

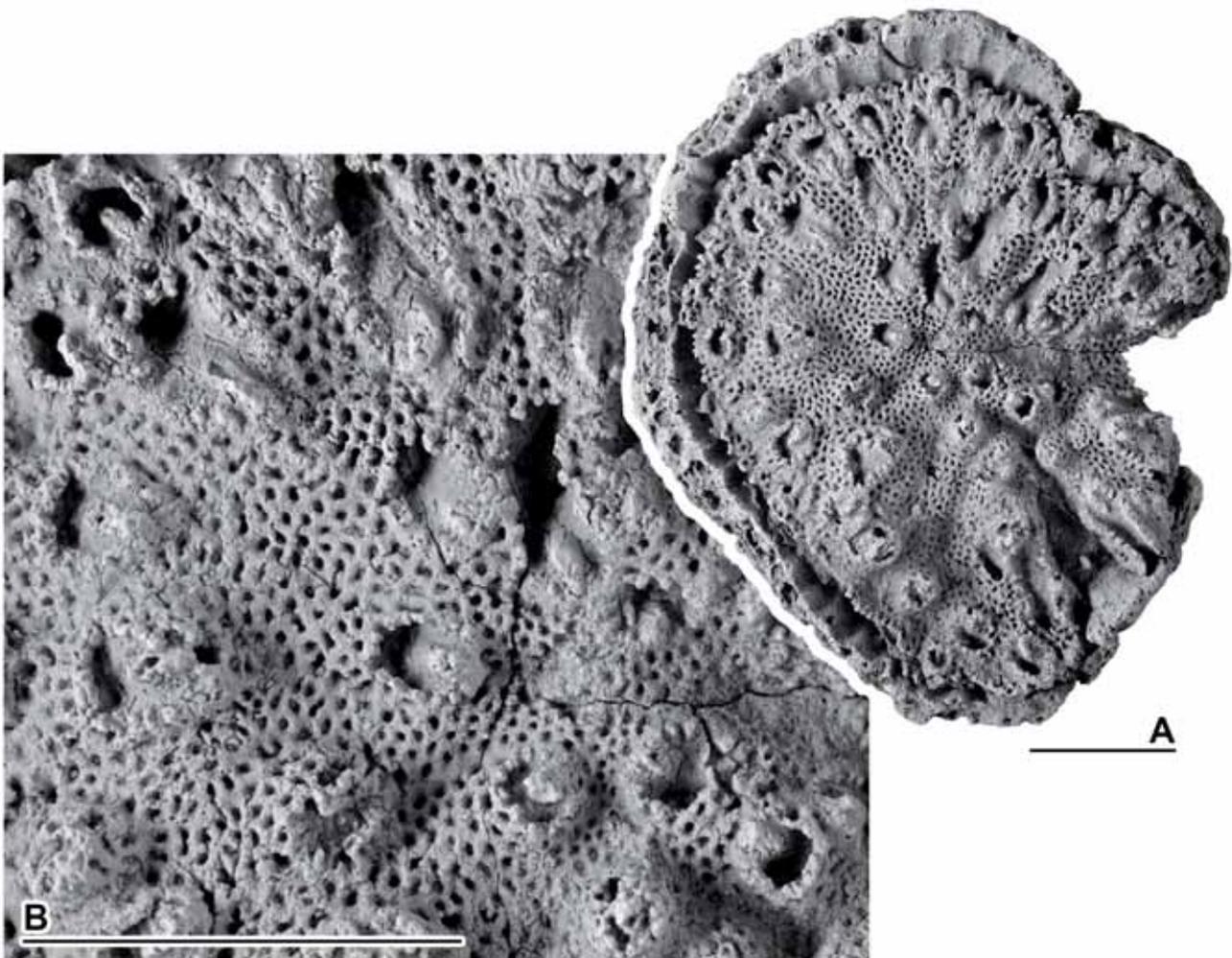


Fig. 63. *Hippuritella* sp. 1 (gr. *toucasi*) de la Collada de Gassó, PUAB 27259. □A. Vista superior de la valva izquierda. □B. Ampliación de un detalle de la misma valva izquierda mostrando poros y pústulas. Barras de escala = 10 mm.

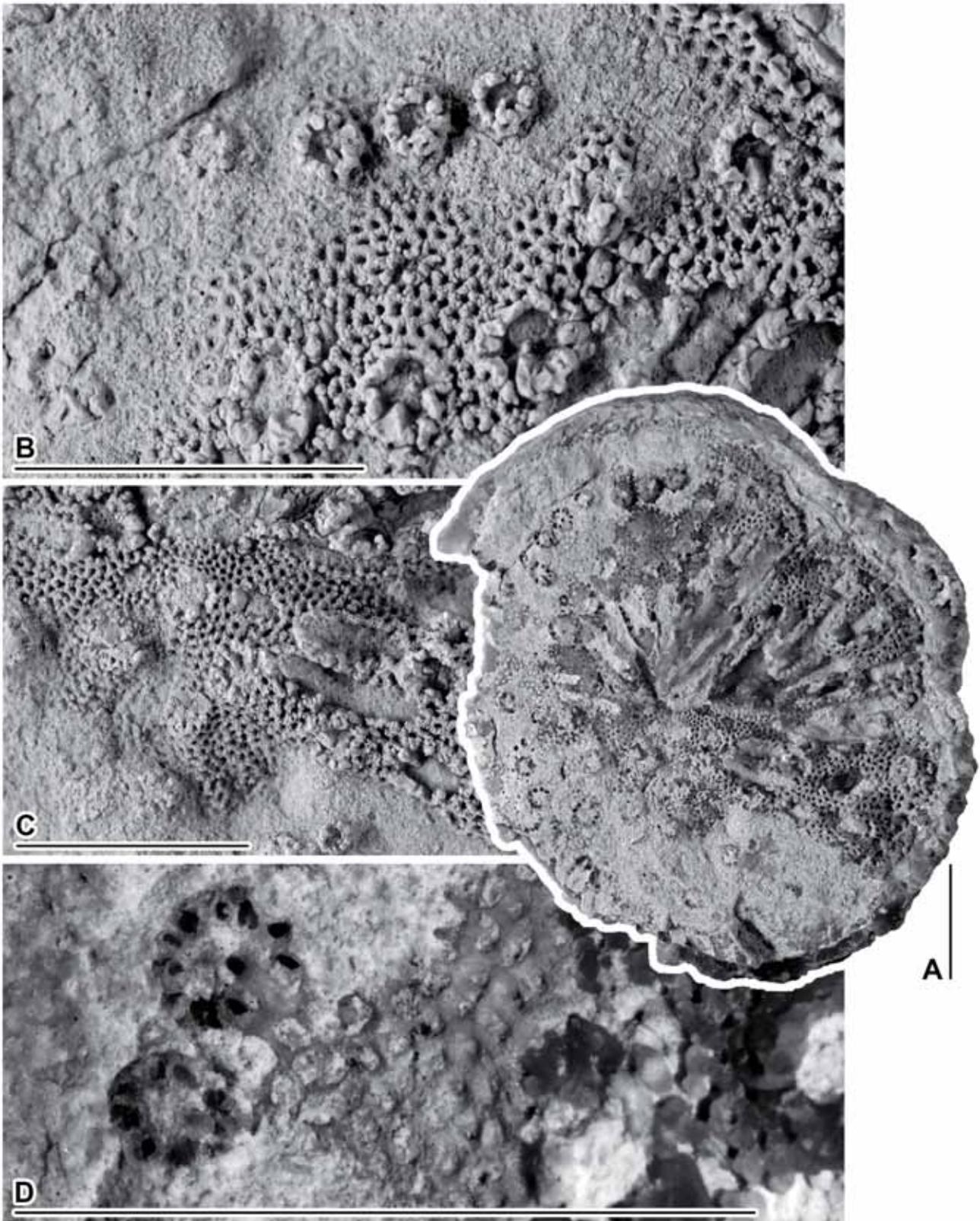


Fig. 64. *Hippuritella* sp. 1 (gr. *toucas*) de la Collada de Gassó, PUAB 60685. □A. Vista superior de la valva izquierda. □B-D. Ampliaciones en detalle de la misma valva izquierda mostrando poros y pústulas desgastadas. En la parte izquierda y superior de A y en D, se distinguen zonas menos afectadas por la silicificación mostrando los poros con apariencia más poligonal. Barras de escala = 10 mm.

de herradura o U. Los poros son sencillos, con un contorno superficial de forma poligonal pentagonal (Fig. 64B, 64D) y una abertura redondeada hacia el canal, aunque debido a la silicificación presente en la concha la forma poligonal suele quedar enmascarada y los poros se muestran muy redondeados. La densidad de poros es regular aún sin seguir un patrón específico de distribución, encontrando de 3 a 5 poros como máximo en la anchura de cada canal.

Se han realizado secciones transversales en la VD de 24 de los 29 ejemplares de *Hippuritella* sp. 1, la mayoría cercanas a la comisura a fin de obtener secciones que corten el aparato miocardial (Figs. 62D-E, 65); en algún ejemplar también se han hecho secciones seriadas separadas por poca distancia para ver la morfología de dientes y mióforos a diferentes alturas (Fig. 65A y 65B). La sección transversal es de forma sub-circular y tiene un diámetro promedio de 48 mm. El margen entre la capa externa y la interna de la concha es liso o ligeramente ondulado. En la zona posterior dos repliegues de la concha forman los dos pilares (Fig. 65). El primer pilar es más corto y ancho, con forma cuadrada a rectangular. El segundo pilar es rectangular y más alargado, normalmente más estrecho que el primero, ligeramente pinzado hacia la base en algunos ejemplares. Dorsalmente se desarrolla la cresta del ligamento, triangular, ancha en la base y muy variable en cuanto a su grosor y su extensión hacia el interior de la sección (Figs. 65, 66). Algunos ejemplares muestran una prolongación lameliforme en su extremo (Fig. 66G). La terminación de la cresta del ligamento es truncada en el 95% de los ejemplares cortados en los que la cresta se observaba completa (en 21 de 22) y redondeada en un solo ejemplar (Fig. 66J). Se ha distinguido también una cierta variabilidad en el tipo de truncamiento de la cresta del ligamento, siendo generalmente una incisión cóncava en su extremo que puede ser (1) de mayor o menor amplitud, abarcando desde todo el extremo de la cresta hasta ser más bien centrada y (2) de mayor o menor profundidad. Cuando el truncamiento es una incisión centrada y profunda el extremo de la cresta adopta una apariencia bífida (Fig. 66C).

Secciones transversales de la VD muy cercanas a la comisura cortan todo el aparato miocardial de la VI unido, formando un arco asimétrico donde dientes y mióforos aún no están bien diferenciados (Fig. 65A-B), estrechándose bajo la cresta del ligamento donde se sitúa el diente central de la VD. Solamente estas secciones cortan el mióforo anterior, que sigue la curvatura de la cavidad interna. Hacia la parte posterior y ocupando gran parte de la zona comprendida entre la cresta del ligamento

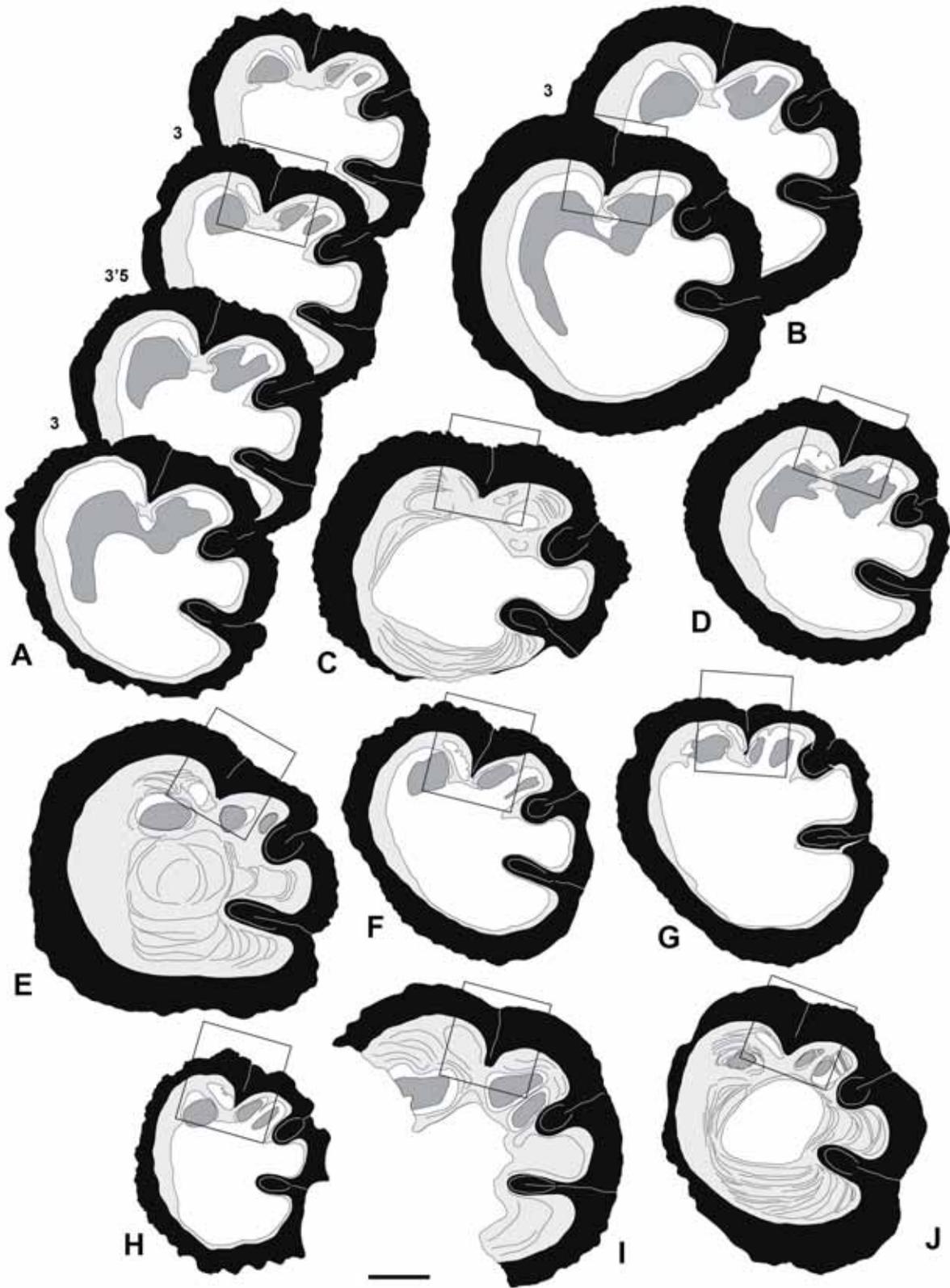


Fig. 65. *Hippuritella* sp. 1 (gr. *toucasi*) de la Collada de Gassó. Dibujos interpretativos de secciones transversales de VD cercanas a la comisura. En A y B se representan secciones seriadas en un mismo ejemplar. Los números indican la distancia entre secciones, en mm. □A. PUAB 27248. □B. PUAB 27250. □C. PUAB 27235. □D. PUAB 80362. □E. PUAB 80540. □F. PUAB 80542. □G. PUAB 27257. □H. PUAB 80543. □I. PUAB 60685. □J. PUAB 27240. Los recuadros señalan las áreas ampliadas en la figura siguiente. Barra de escala = 10 mm.

y el primer pilar, se sitúan el diente y el mióforo posterior, aún también sin diferenciar. En secciones pocos milímetros más alejadas de la comisura, el mióforo anterior deja rápidamente de observarse debido a que tiene poca profundidad. En secciones más alejadas, ya sea en secciones seriadas del mismo ejemplar (Fig. 65A-B) o en

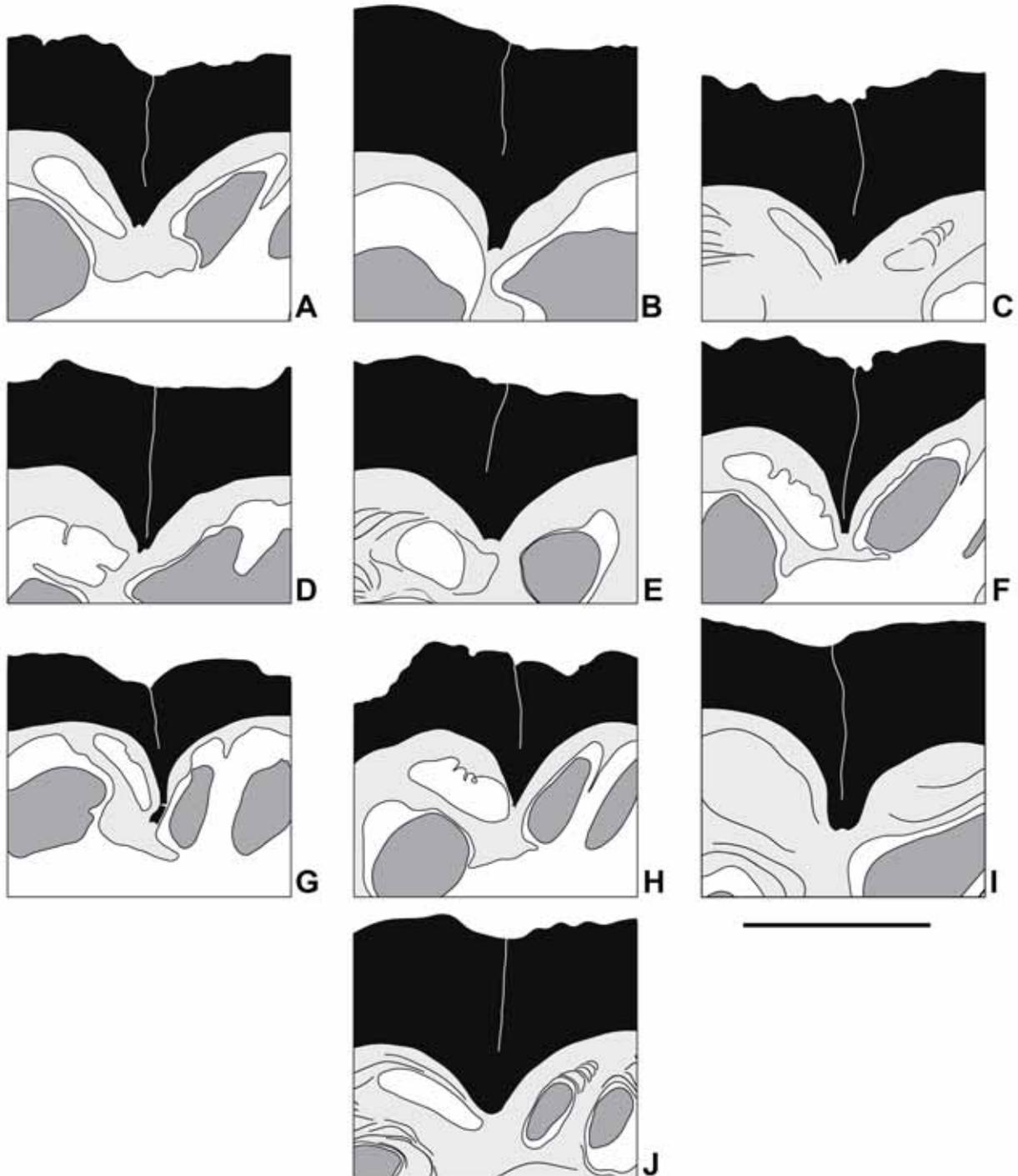


Fig. 66. *Hippuritella* sp. 1 (gr. *toucas*) de la Collada de Gassó. Detalle de la cresta del ligamento de varios ejemplares, representando la variabilidad que muestra ese carácter. Los dibujos corresponden a las áreas señaladas por un recuadro en la figura anterior. □A. PUAB 27248. □B. PUAB 27250. □C. PUAB 27235. □D. PUAB 80362. □E. PUAB 80540. □F. PUAB 80542. □G. PUAB 27257. □H. PUAB 80543. □I. PUAB 60685. □J. PUAB 27240. Barra de escala = 10 mm.

secciones aisladas de diferentes ejemplares (Fig. 65E-J), ambos dientes y mióforo posterior se individualizan y se muestran encajados en las respectivas fosetas. El diente anterior tiene una forma irregular y redondeada, siempre de mayor tamaño que el diente posterior, que suele ser alargado y normalmente dispuesto bordeando el margen posterior de la cresta del ligamento. El mióforo posterior es también alargado y se dispone generalmente paralelo al diente posterior y al primer pilar. El eje cardinal forma un ángulo con la cresta del ligamento (ángulo LD) de unos 69° de promedio, a partir de las medidas de 10 ejemplares, con un coeficiente de variación de 8,3%, dando lugar a una cavidad antero-dorsal pequeña y estrecha entre el diente anterior y el margen anterior de la cresta. El ángulo LD tiene tendencia a no variar con el aumento del diámetro entre diferentes ejemplares (Fig. 67B).

El espacio ocupado externamente por los tres repliegues de la capa externa (ángulo LP2) tiene un valor medio de unos 105°, con un rango de variación entre 89° y 128° y un coeficiente de variación de 9,5%; el ángulo LP1 tiene un valor medio de 55°, variando entre 43° y 68° y un coeficiente de variación de 12,4%; el ángulo P1P2 es de casi 51° de media, variando entre 38° y 66° y un coeficiente de variación de 13,8%, siendo de los tres el que más heterogeneidad presenta. Los tres ángulos externos tienen tendencia a decrecer ligeramente con el aumento del diámetro de la concha y el espacio entre los dos pilares es levemente menor que entre la cresta del ligamento y el primer pilar (Fig. 67A). Una relación de los ángulos LP2 y LP1 se muestra en la figura 67E.

Internamente, LP2i tiene un valor medio de casi 118° variando entre 101° y 137° y con un coeficiente de variación de 8%; LP1i es de casi 62°, variando entre 47° y 76° y con un coeficiente de variación de 11,56%, y P1P2i es de unos 56°, con un rango de variación desde 47° a 69° y un coeficiente de variación de 10,5%. LP1i es en este caso el que más variabilidad muestra. Los tres ángulos internos tienen del mismo modo que los externos a decrecer con el aumento del diámetro entre diferentes ejemplares (Fig. 67D). Los valores detallados correspondientes a cada ejemplar medido y los valores estadísticos se detallan en el Anexo B, tablas B9 y B12-A.

Discusión.- Se han considerado como *Hippuritella* sp. 1 (grupo de *Hippuritella toucasi*) los ejemplares que correspondiéndose al género y compartiendo características del grupo de *Hippuritella toucasi*, no se ajustan a la descripción de las

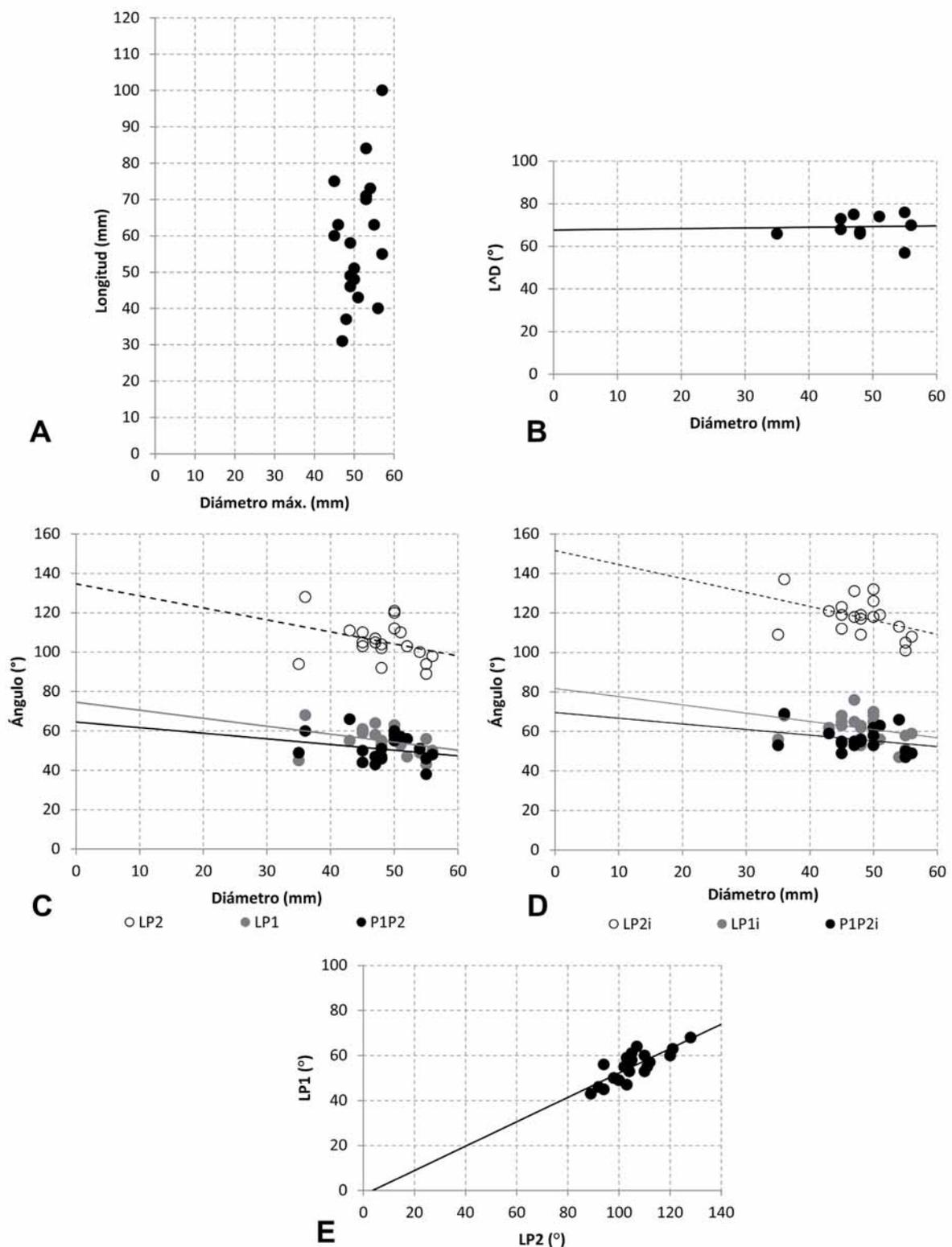


Fig. 67. Diagramas de dispersión mostrando el rango de variación entre los siguientes parámetros de la concha en ejemplares de *Hippuritella* sp. 1 (gr. *toucas*) de la Collada de Gassó: □A. Longitud y diámetro máximo; □B. Diámetro de la sección y ángulo LD; □C. Diámetro de la sección y ángulos externos entre los repliegues; □D. Diámetro de la sección y ángulos internos entre los repliegues. □E. Relación entre los ángulos LP2 y LP1.

especies ya descritas en la bibliografía, ya que muestran una inclinación del eje cardinal menor respecto a la cresta del ligamento, mostrando ángulos altos, impidiendo el desarrollo de una cavidad antero-dorsal y típica de especies posteriores en el grupo. El truncamiento del extremo de la cresta es una característica importante para reconocer la especie.

***Hippuritella* sp. 2 (grupo de *Hippuritella toucasii*)**

(Figs. 68-74)

- v. 1977 *Hippurites (Orbignya) toucasianus* d'Orbigny; Pons, p. 65, pl.39, figs.1, 2; pl.40, fig.1.
- v. 1989 *Hippuritella praetoucasii* (Toucas); Pascual et al., p. 218, text-fig. 3.
- v 1998 *Hippuritella* sp. 2, Vicens et al., p. 411, text-fig. 12.7-11.

Diagnosis.- *Hippuritella* con cresta del ligamento triangular con extremo mayoritariamente redondeado, aunque truncado en algunos ejemplares. Ángulo LD amplio de alrededor de 63,5°, dando lugar a una pequeña cavidad antero-dorsal.

Material.- 83 especímenes de la Sierra del Montsec, correspondientes a 64 registros entre los cuales algunos contienen más de un ejemplar unido (Anexo A, tabla A5). Además se han revisado y usado para comparar ejemplares también atribuidos a *Hippuritella* sp. 2 del Coniaciense superior-Santoniense inferior del anticlinal de Sant Corneli descritos por Vicens et al. (1998) (Anexo A, tabla A10).

Descripción.- Valva derecha de base cónica, adquiriendo rápidamente una forma cilíndrica y alargada (Fig. 68A-F). El ejemplar de mayor longitud, PUAB 1194, alcanza 189 mm y un diámetro de 50 mm, aunque no conserva completa la VD, por lo que su longitud original es aún mayor. El ejemplar de mayor diámetro tiene 53 mm y una longitud de 144 mm, aunque también está incompleto (medidas en Anexo B, tabla B10). La superficie de la concha tiene costillas redondeadas, entre 3 y 4 por cm, separadas por surcos más estrechos. Los repliegues de la concha están también bien marcados externamente por tres surcos longitudinales.

La valva izquierda se conserva en 4 ejemplares. En 2 de ellos, de una misma muestra PUAB 35908 con dos ejemplares unidos (Fig. 69), las valvas se observan

parcialmente y en buen estado, distinguiéndose los poros. Los canales radiales son estrechos, con una anchura de 2 o 3 mm. Las pústulas al inicio de nuevos canales son numerosas y habituales. La mayoría se conservan abiertas por la erosión. Los poros son sencillos, con un contorno poligonal, aunque mayoritariamente enmascarado por la erosión, y una abertura redondeada hacia el canal. La densidad de poros es regular aún sin seguir un patrón específico de distribución, encontrando de 4 a 5 poros como máximo en la anchura de cada canal. Hacia el margen de la valva los poros se alargan un poco radialmente.

Un total de 63 ejemplares (correspondientes a 49 de los 64 registros totales, ya que algunas muestras contienen más de un ejemplar unido) se han estudiado a partir secciones transversales de la VD (Figs. 68G-H, 70). La sección tiene forma sub-circular y un diámetro promedio de alrededor de 44 mm. El margen entre la CE y la CI de la concha es siempre liso. En la zona posterior dos repliegues de la concha forman los dos pilares (Fig. 70). El primer pilar es más corto y ancho, con forma cuadrada a rectangular y pudiendo estar ligeramente pinzado en algún ejemplar. El segundo pilar es rectangular y más alargado, normalmente más estrecho que el primero, y su pinzamiento en la base es muy variable entre diferentes individuos, desde nulo (Fig. 70E, 70G) hasta muy pinzado (Fig. 70B, 70F). Dorsalmente se desarrolla la cresta del ligamento, que tiene forma triangular, ancha en la base y variable tanto en su extensión hacia el interior de la sección como en su grosor (Fig. 71). En algunos ejemplares la cresta es corta y redondeada (Fig. 71A-C) aunque predominantemente es más alargada; otros pueden presentar una prolongación lameliforme (Fig. 71G). La terminación de la cresta del ligamento se distingue bien conservada en 60 de las secciones, mostrándose truncada en el 20% (12 ejemplares) mientras que es redondeada en la mayoría, el 80% (48 ejemplares). En los que tienen un truncamiento, éste es variable, mostrando una incisión cóncava centrada que puede ser (1) más estrecha o más amplia, o (2) más superficial o más profunda (Fig. 71H-I, 71K-L). Cuando el truncamiento es una incisión centrada y profunda el extremo de la cresta adopta una apariencia bífida (Fig. 71J).

El aparato miocardial solo se conserva en tres secciones transversales de la VD cercanas a la comisura (Figs. 68H, 70E, 70H y 70M). En las tres secciones, el aparato miocardial es cortado distalmente ya que tanto el diente anterior, el diente posterior y el mióforo posterior aparecen individualizados y ya no se distingue la

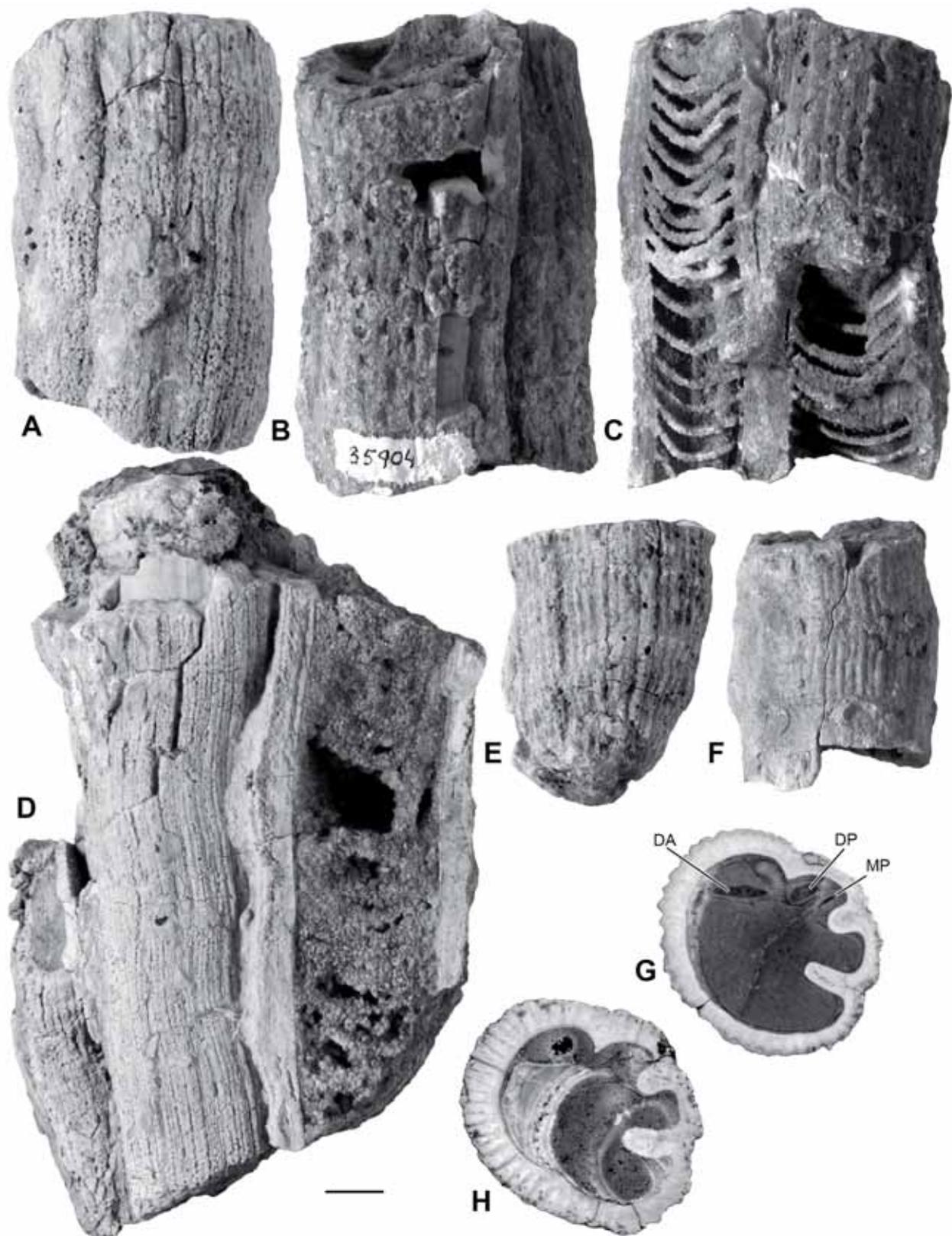


Fig. 68. *Hippuritella* sp. 2 (gr. *toucasi*) de la Sierra del Montsec. □A-F. Vistas externas de varias valvas derechas. □A. PUAB 80466. □B-C. PUAB 35904. □D. PUAB 80462. □E. PUAB 80478. □F. PUAB 35906. □G-H. Secciones transversales de dos valvas derechas. □G. PUAB 1191, sección cercana a la comisura cortando el aparato miocardinal. □H. PUAB 35907, sección más alejada de la comisura cortando varias tábulas. Barra de escala = 10 mm.

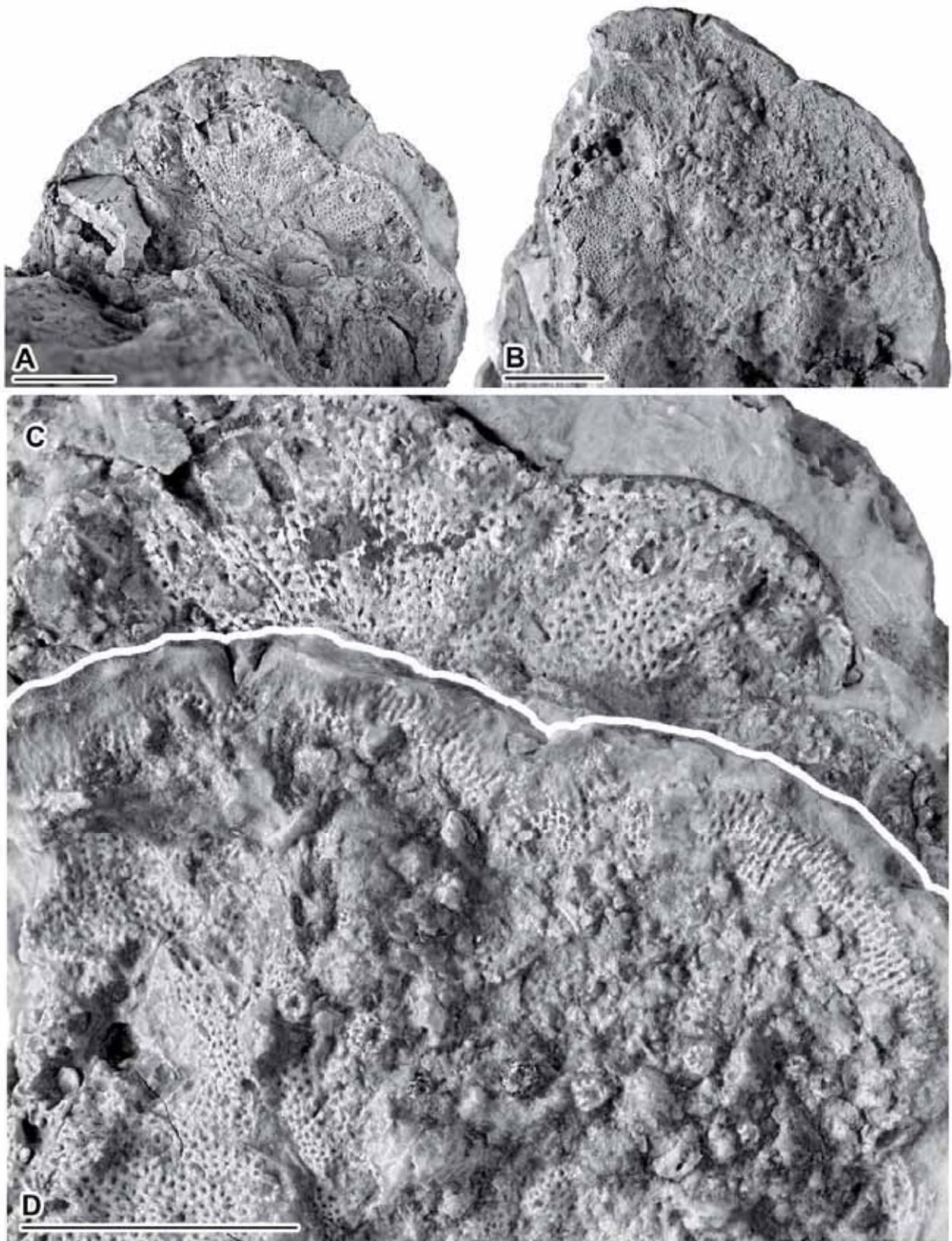


Fig. 69. *Hippuritella* sp. 2 (gr. *toucasi*) de la Sierra del Montsec. □A-B. Vista superior de las valvas izquierdas de dos ejemplares unidos, PUAB 35908. □C-D. Detalles ampliados de las dos valvas mostradas en A y B respectivamente, mostrando poros y pústulas. Barras de escala = 10 mm.

sección del mióforo anterior. El diente anterior tiene forma elíptica y alargada, siempre de mayor tamaño que la sección del diente posterior, que es también alargado y de forma más irregular, y situado paralelo a la parte posterior de la cresta del ligamento. El mióforo posterior también es alargado y más estrecho, paralelo al diente posterior y ocupando el espacio entre éste y el primer pilar. El eje cardinal forma un ángulo con la cresta del ligamento (ángulo LD) cercano a 60° de promedio, aunque solamente a partir de las medidas de 3 ejemplares que varían notablemente, entre 52° y 68°, dando lugar a una cavidad antero-dorsal de tamaño variable entre el diente anterior y el margen anterior de la cresta. El ángulo LD tiene tendencia a aumentar con el aumento del diámetro entre los diferentes ejemplares (Fig. 72B).

El espacio ocupado externamente por los tres repliegues de la capa externa (ángulo LP2) tiene un valor medio de 95,3°, con un rango de variación entre 83° y 109° y un coeficiente de variación de 6,8%; el ángulo LP1 tiene un valor medio de 51,4°, variando entre 42° y 63° y con un coeficiente de variación de 8,4%; el ángulo P1P2 es de casi 44° de media, variando entre 36° y 54° y con un coeficiente de variación de 9,8%, siendo de los tres el que mayor heterogeneidad presenta. El ángulo LP1 tiende a disminuir muy ligeramente respecto el incremento del diámetro entre diferentes ejemplares, mientras que el ángulo P1P2 tiene una tendencia más marcada a disminuir. Por el contrario, el ángulo LP1 tiende a aumentar con el aumento de diámetro (Fig. 72C). El espacio entre los dos pilares es menor que el espacio entre la cresta del ligamento y el primer pilar. Una relación de los ángulos LP2 y LP1 se muestra en la figura 72E.

Internamente, LP2i tiene un valor medio de 109° variando entre 94° y 123° y con un coeficiente de variación de 4,6%; LP1i es de unos 57°, variando entre 46° y 66° y con un coeficiente de variación de 8,7%; el valor de P1P2i es de casi 52°, con un rango de variación desde 43° a 60° y con un coeficiente de variación de 8,4%. LP1i y P1P2i muestran una mayor y similar variabilidad. En este caso, a diferencia que los externos, los tres ángulos internos tienden a decrecer del mismo modo con el aumento del diámetro entre diferentes ejemplares (Fig. 72D). Los valores detallados correspondientes a cada ejemplar medido y los valores estadísticos se detallan en el Anexo B, tablas B10 y B12-B.

Discusión.- Se han considerado como *Hippuritella* sp. 2 (grupo de *Hippuritella toucasi*) los ejemplares que correspondiéndose al género y compartiendo características del grupo de *Hippuritella toucasi*, no se ajustan a la descripción de las especies ya descritas en la bibliografía. Por un lado, la inclinación del eje cardinal es

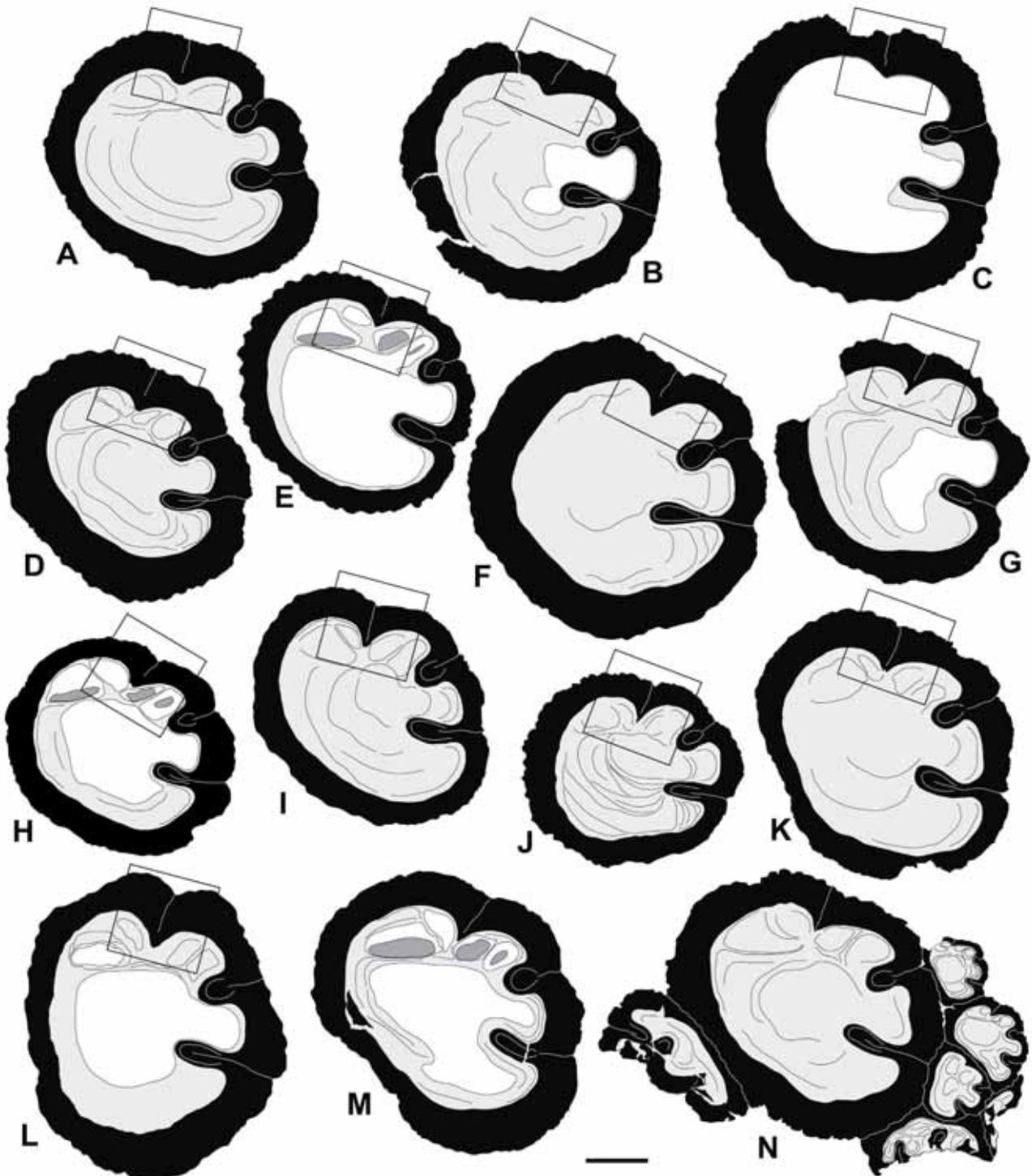


Fig. 70. *Hippuritella* sp. 2 (gr. *toucasi*) de la Sierra del Montsec. Dibujos interpretativos de secciones transversales de VD cercanas a la comisura. □A. PUAB 80466. □B. PUAB 80391. □C. PUAB 1194. □D. PUAB 1192. □E. PUAB 1191. □F. PUAB 1182. □G. PUAB 80393. □H. PUAB 36549. □I. PUAB 80476. □J. PUAB 80478. □K. PUAB 80482. □L. PUAB 1185. □M. PUAB 35908. □N. PUAB 1190. Los recuadros señalan las áreas ampliadas en la figura siguiente. Barra de escala = 10 mm.

menor respecto a la cresta del ligamento, permitiendo el desarrollo de una cavidad antero-dorsal más pequeña que en las especies posteriores en el grupo. Por otro lado, algunos ejemplares muestran el extremo de la cresta del ligamento truncado.

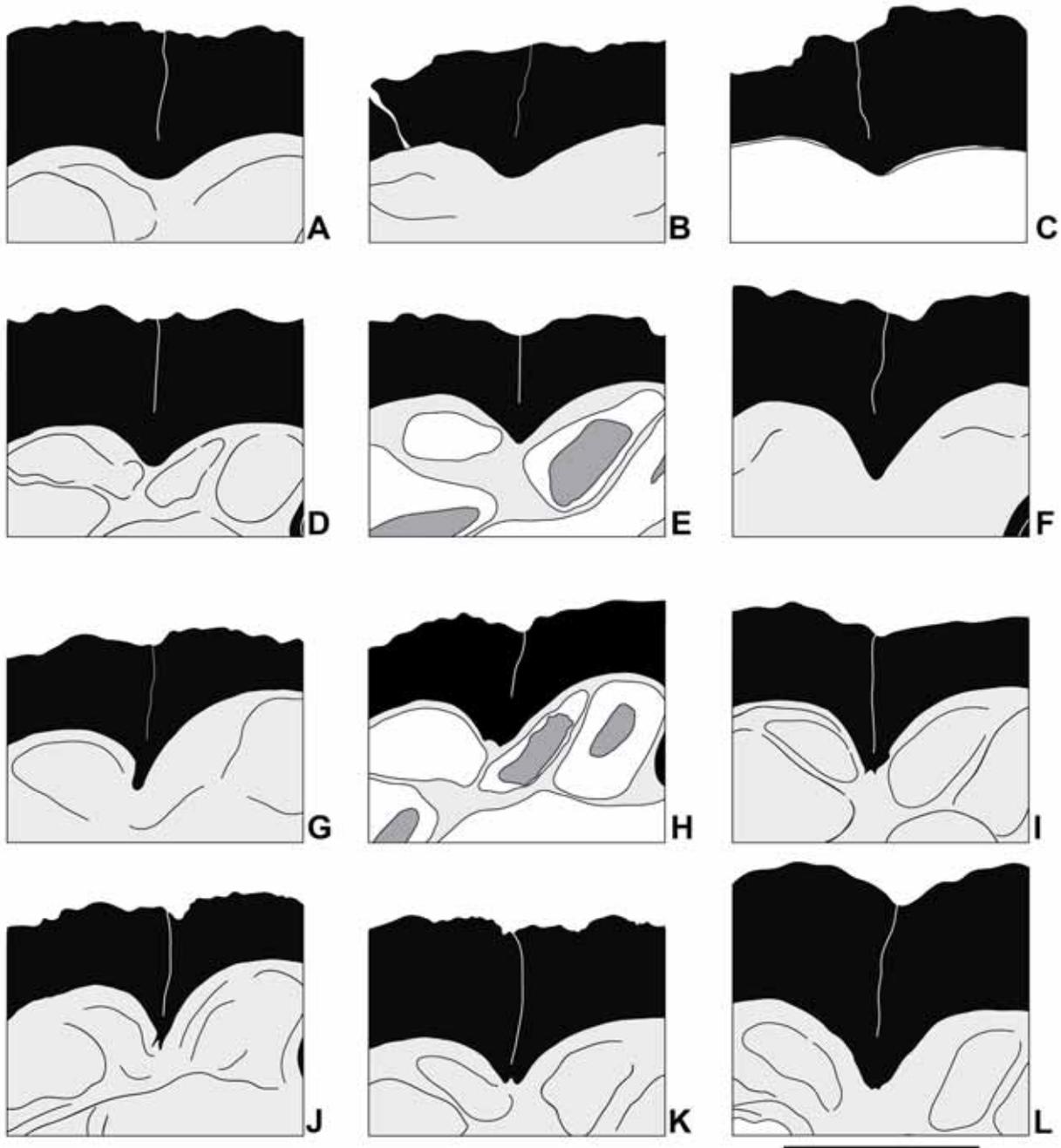


Fig. 71. *Hippuritella* sp. 2 (gr. *toucasi*) de la Sierra del Montsec. Detalle de la cresta del ligamento de varios ejemplares, representando la variabilidad que muestra ese carácter. Los dibujos corresponden a las áreas señaladas por un recuadro en la figura anterior. □A. PUAB 80466. □B. PUAB 80391. □C. PUAB 1194. □D. PUAB 1192. □E. PUAB 1191. □F. PUAB 1182. □G. PUAB 80393. □H. PUAB 36549. □I. PUAB 80476. □J. PUAB 80478. □K. PUAB 80482. □L. PUAB 1185. Barra de escala = 10 mm.

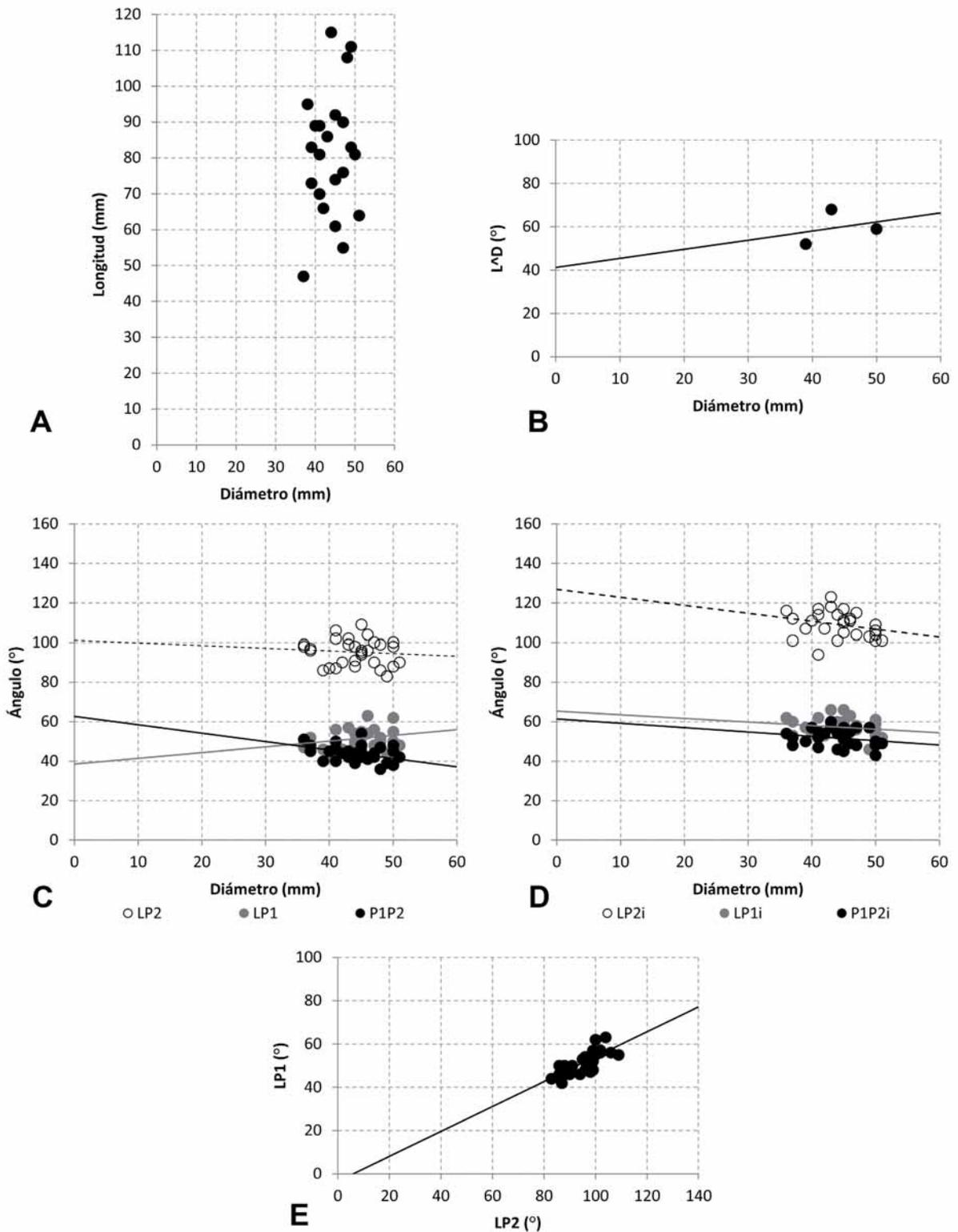


Fig. 72. Diagramas de dispersión mostrando el rango de variación entre los siguientes parámetros de la concha en ejemplares de *Hippuritella* sp. 2 (gr. *toucasii*) de la Sierra del Montsec: □A. Longitud y diámetro máximo; □B. Diámetro de la sección y ángulo LD; □C. Diámetro de la sección y ángulos externos entre los repliegues; □D. Diámetro de la sección y ángulos internos entre los repliegues. □E. Relación entre los ángulos LP2 y LP1.

Se diferencia de *Hippuritella* sp.1 principalmente por presentar una cresta del ligamento generalmente redondeada, aunque en un 20% de los ejemplares es truncado, y por tener un ángulo LD ligeramente menor.

Se incluyen en *Hippuritella* sp. 2 los ejemplares atribuidos por Pons (1977) a *Hippuritella toucasi* (aquellos correspondientes a la muestra P-014 de la serie de Clot d'Olsi-Alçamora) y que posteriormente fueron considerados como *Hippuritella praetoucasi* por Pascual et al. (1989).

Comparación entre los ejemplares de *Hippuritella* sp. 2 de la Sierra del Montsec y del anticlinal de Sant Corneli.- Se han comparado los especímenes estudiados y que he atribuido a *Hippuritella* sp. 2 del Coniaciense de la Sierra del Montsec con los ejemplares del Coniaciense superior-Santoniense inferior del anticlinal de Sant Corneli (Fig. 73), de la colección PUAB, que fueron estudiados por Vicens et al. (1998) y también dejados en nomenclatura abierta como *Hippuritella* sp. 2 (grupo *toucasi*). Los valores detallados correspondientes a cada ejemplar medido, de *Hippuritella* sp. 2 de Sant Corneli, y los valores estadísticos se detallan en las el Anexo B, tablas B10 y B12-C.

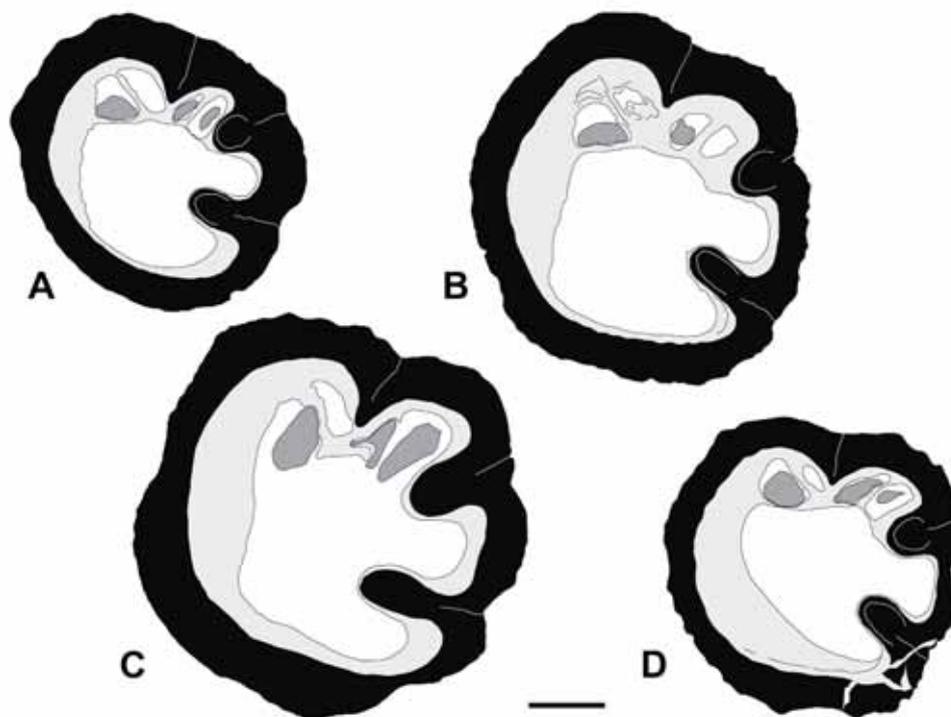


Fig. 73. *Hippuritella* sp. 2 (gr. *toucasi*) del anticlinal de Sant Corneli. Dibujos interpretativos de secciones transversales de VD cercanas a la comisura. □A. PUAB 60616. □B. PUAB 60655. □C. PUAB 60615. □D. PUAB 60618. Las secciones son correspondientes a las figuradas por Vicens et al. (1998), en las figuras 12.7, 12.8, 12.9 y 12.10, respectivamente. Barra de escala = 10 mm.

Externamente se diferencian por desigualdades en el desarrollo de la VD. Mientras que en los afloramientos de la Sierra del Montsec las conchas crecieron formando amplios thickets constituidos por numerosos individuos, dando lugar a valvas derechas cilíndricas muy alargadas, los especímenes del anticlinal de Sant Corneli crecieron aislados, formando conchas con valvas derechas más cortas y cónicas, similares a las descritas en *Hippuritella* sp.1.

Internamente, en secciones transversales de la VD, existen también algunas diferencias entre los ejemplares de la Sierra del Montsec y los del anticlinal de Sant Corneli: (1) los primeros muestran un 20% de crestas del ligamento truncadas mientras que en los segundos ninguno muestra truncamiento alguno; (2) los primeros tienen valores medios en el ángulo LD menores, de alrededor de 60° , mientras que en los segundos éste ángulo se sitúa alrededor de los $65,8^{\circ}$. Estos datos numéricos referidos a LD tampoco deben considerarse tan sólidos como para establecer una diferencia real, ya que solamente se ha podido medir este ángulo en 3 ejemplares del Montsec y 5 del anticlinal de Sant Corneli y existe un rango de variación alto entre las diferentes medidas; aunque tanto el valor más alto como el más bajo en los ángulos LD de los primeros son menores al valor máximo y mínimo que presentan los ejemplares del anticlinal de Sant Corneli, la diferencia no es muy grande. Aun así, si se comparan secciones transversales, los ejemplares de la Sierra del Montsec muestran una cavidad antero-dorsal un poco más desarrollada. En la Fig. 74A se representan gráficamente los valores de LD de ambas poblaciones de forma conjunta.

Aparte de estas ligeras diferencias, otros caracteres como la forma y posición de los pilares no muestran desigualdades significativas. Algunos ejemplares de la Sierra del Montsec muestran el segundo pilar más pinzado, pero también se trata de una muestra de población mucho más grande donde la variabilidad está mejor representada. La representación gráfica de los diferentes ángulos entre repliegues, tanto externos como internos (Fig. 74B-G) no muestran dispersiones que demuestren diferencias claras.

El hecho de que la población de la Sierra del Montsec muestre un 20% de crestas truncadas y considerando que este es un carácter primitivo en grupos donde las especies se suceden temporalmente, hace pensar que los ejemplares de la Sierra del Montsec podrían ser relativamente anteriores a los del anticlinal de Sant Corneli,

pero posteriores a los atribuidos a *Hippuritella* sp. 1, donde la cresta truncada es característica. Por estos motivos me inclino a considerar que los ejemplares de ambas localidades corresponden a una misma especie. En la tabla B12-D del Anexo B se detallan los valores estadísticos conjuntos de las dos poblaciones de *Hippuritella* sp.2.

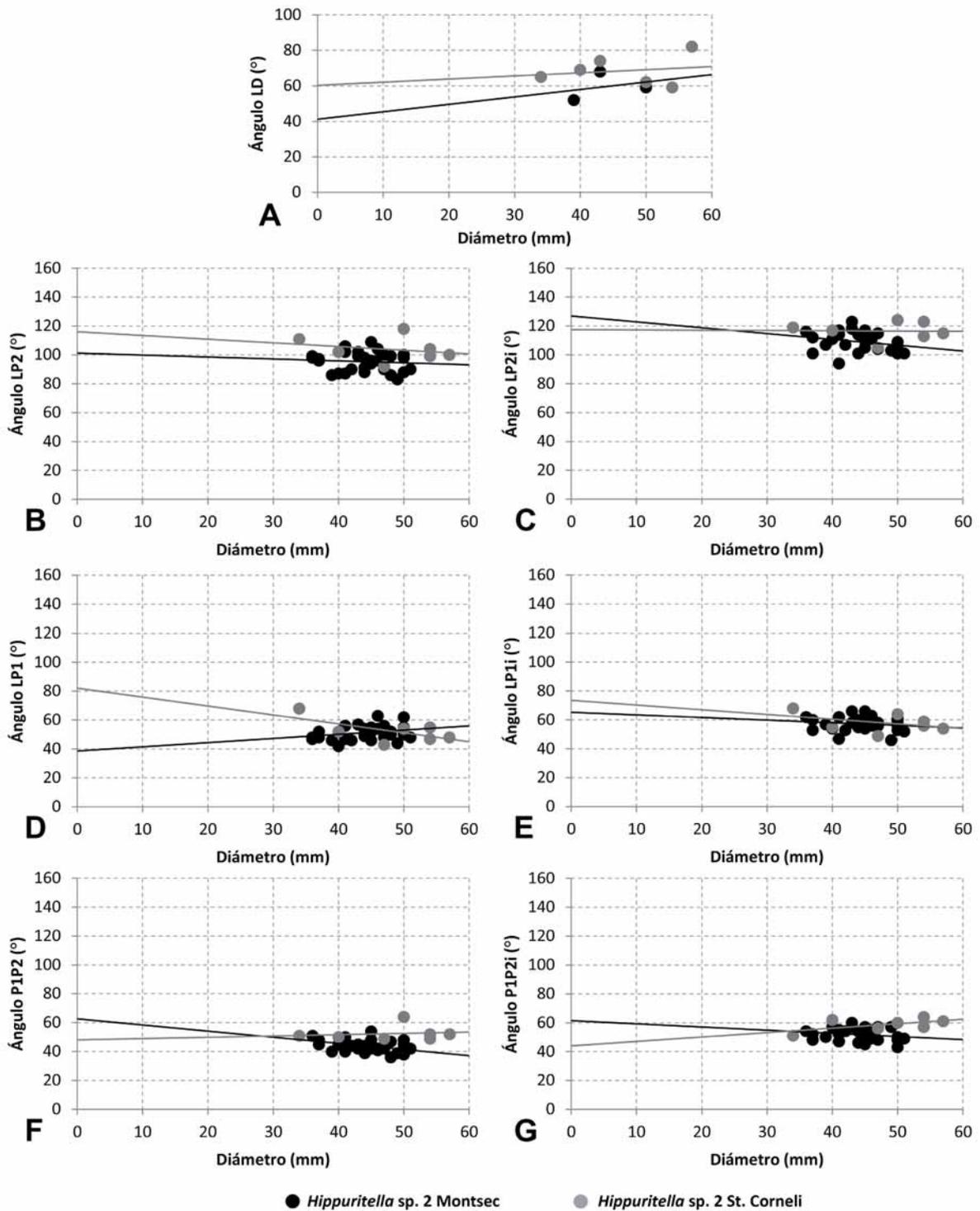


Fig. 74. Diagramas de dispersión mostrando una comparación, entre los ejemplares de *Hippuritella* sp. 2 (gr. *toucasii*) de la Sierra del Montsec y los del Coniaciense superior-Santoniense inferior del anticlinal del Sant Corneli, en el rango de variación de los siguientes ángulos de la concha: □A. Ángulo LD; □B. Ángulo LP2; □C. Ángulo LP2i; □D. Ángulo LP1; □E. Ángulo LP1i; □F. Ángulo P1P2; □G. Ángulo P1P2i.

Consideraciones sobre la evolución en el grupo de *Hippuritella toucasi*.

Antes de que Vicens et al. (1998) describiera la existencia de especies de *Hippuritella* del grupo *toucasi*, con caracteres más primitivos que las que se conocían, la especie más antigua atribuida al grupo era *Hippuritella praetoucasi*. Esta especie fue descrita por Toucas (1903) a partir de algunos ejemplares de Val d'Aren (Le Beausset, Dep. Var, Francia) y que consideró del Coniaciense, precediendo a *Hippuritella toucasi*, especie conocida del Santoniense inferior. Teniendo *Hippuritella praetoucasi* una cresta del ligamento con extremo redondeado, ésta característica se mantendría así en el resto de especies del grupo

Toucas (1903) indicó que externamente *Hippuritella praetoucasi* y *Hippuritella toucasi* no se diferenciaban, pero que la sección de *Hippuritella praetoucasi* presentaba caracteres de formas más antiguas, como eran los dos pilares pinzados en la base, además de que la apófisis miofórica posterior era más gruesa y que la cresta del ligamento tenía el extremo redondeado, sin dejar de ser triangular y saliente. Por otro lado, *Hippuritella toucasi* conservaba la misma cresta del ligamento pero los pilares se acortaban, sin ser pinzados en la base, y la apófisis miofórica posterior en sección comenzaba a alargarse. También indicó que la inclinación del eje cardinal respecto cresta era de 59° en *Hippuritella praetoucasi* y 55° en *Hippuritella toucasi*, y que el ángulo LP2 era de 75° y 85° respectivamente. La primera, según Toucas, sería común en el Coniaciense y la segunda en el Santoniense inferior.

Las dos especies que en este trabajo se describen, *Hippuritella* sp. 1 y *Hippuritella* sp. 2 se han identificado en afloramientos del Coniaciense, sin embargo son diferentes a *Hippuritella praetoucasi* en el desarrollo de la cavidad antero-dorsal por la rotación del aparato miocardinal. En las primeras el eje cardinal forma ángulos elevados con la cresta del ligamento, formando cavidades antero-dorsales reducidas. En *Hippuritella praetoucasi* el eje cardinal forma ángulos más bajos formando cavidades antero-dorsales amplias.

Pero, ¿es entonces *Hippuritella praetoucasi* una especie válida?. Después de una revisión de los ejemplares de *Hippuritella toucasi* de los afloramientos de Sant Corneli (Fig. 75A-C) y las Collades de Basturs (Fig. 75D-F), de la colección PUAB, así como de las secciones de *Hippuritella toucasi* figuradas por Douvillé (1892) (Fig. 75G-H) y Toucas (1903) (Fig. 75I) y de *Hippuritella praetoucasi* (Fig. 75J) descritas por

Toucas (1903), considero que las características que indica Toucas para diferenciar las especies no son útiles, ya que tanto la forma de los pilares y la forma del mióforo posterior son características variables si se examinan conjuntos grandes de ejemplares. En secciones transversales de la VD, los pilares pueden mostrarse tanto pinzados como sin pinzar; la forma del mióforo posterior, del mismo modo que los otros elementos del aparato miocardial, varían de forma dependiendo de la altura a la que se realiza el corte, más proximal o más distal, mostrándose más grueso o más estrecho y alargado respectivamente. Las diferencias angulares de LD y LP2 señaladas por Toucas son menores y también entran dentro de la variabilidad que muestra la especie.

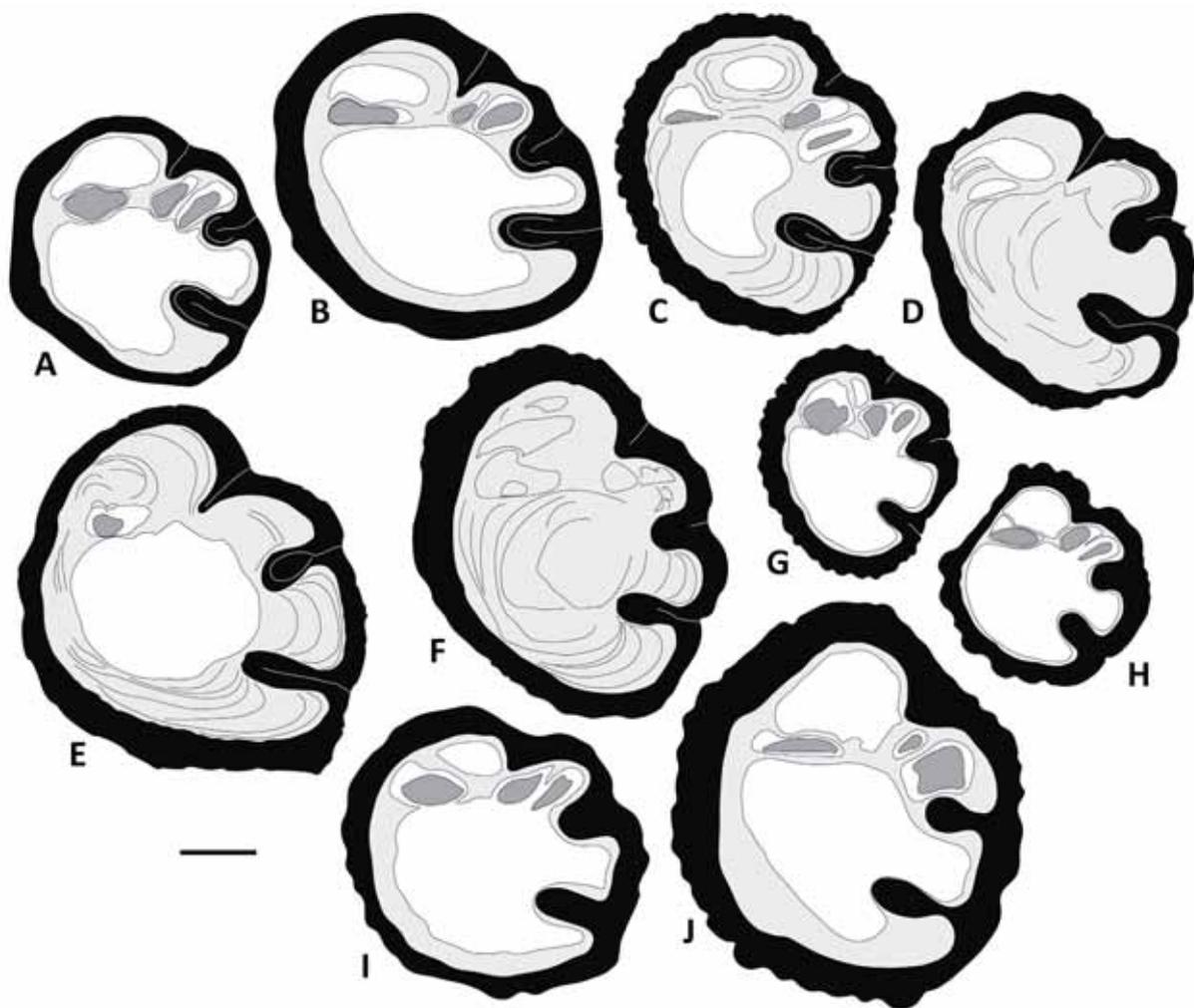


Fig. 75. *Hippuritella toucasi* (d'Orbigny). Dibujos interpretativos de algunas secciones transversales de VD cercanas a la comisura, de ejemplares previamente figurados. □A-C. Ejemplares de les Collades de Basturs: □A. PUAB 74755. □B. PUAB 58147. □C. PUAB 3807. A y B, modificados de Lucena (2014), figs. 21E y 21C respectivamente. □D-F. Ejemplares del anticlinal de Sant Corneli: □D. PUAB 60442. □E. PUAB 60421. □F. PUAB 60031. Modificados de Vicens et al. (1998), figs. 9.3, 9.6 y 9.5, respectivamente. □G-J. Ejemplares de Francia: □G-H. EMP R537, dibujos a partir de las secciones figuradas por Douvillé (1892), pl. VI, figs. 1a y 1b, respectivamente, de dos ejemplares de una misma muestra de La Cadière. □I. MNHN.F.J06889, dibujo del ejemplar de Le Beausset figurado por Toucas (1903), fig. 90. □J. MNHN.F.J06853, dibujo del ejemplar holotipo de *Hippuritella praetoucasi* de Le Beausset, figurado por Toucas (1903), fig. 88. Barra de escala = 10 mm.

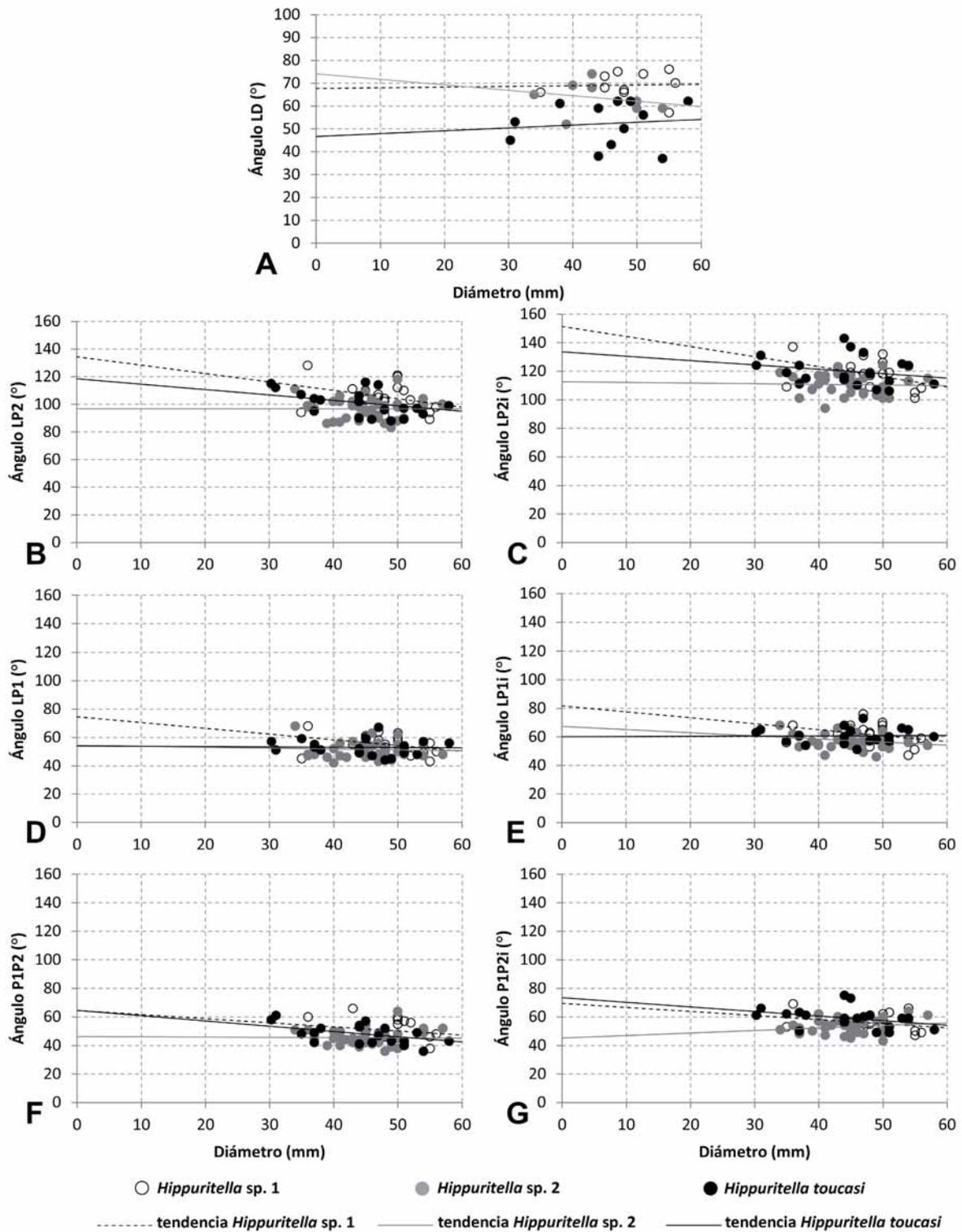


Fig. 76. Diagramas de dispersión mostrando una comparación entre los ejemplares de *Hippuritella sp. 1* (gr. *toucasi*) de la Collada de Gassó, *Hippuritella sp. 2* (gr. *toucasi*) de la Sierra del Montsec y anticlinal de Sant Corneli y *Hippuritella toucasi* de Collades de Basturs, anticlinal de Sant Corneli y Francia (incluyendo los ejemplares de *Hippuritella praetoucasi* figurados por Toucas, 1903). Se compara el rango de variación de los siguientes ángulos de la concha: □A. Ángulo LD; □B. Ángulo LP2; □C. Ángulo LP2i; □D. Ángulo LP1; □E. Ángulo LP1i; □F. Ángulo P1P2; □G. Ángulo P1P2i.

Además de estos aspectos referidos a las características de la concha, cabe apuntar un par de motivos más por la que la validez de la especie sería dudosa. Aparte de la descripción original de *Hippuritella praetoucas* hecha por Toucas, solamente se encuentran escasas citas de la especie o algunas atribuciones poco fiables, en base simplemente a la forma de los repliegues de alguna sección de VD, sin observar la VI ni la disposición de aparato miocardial (por ejemplo: Douvillé, 1910; Pervinquier, 1912). Por otro lado, *Hippuritella praetoucas* fue descrita en el afloramiento de Val d'Aren (comuna de Le Beausset) y atribuida al Coniaciense. Sin embargo, Philip (1970) atribuyó una edad de Santoniense inferior a este yacimiento de Val d'Aren y no de Coniaciense como había considerado Toucas.

Por estos motivos, personalmente creo que *Hippuritella praetoucas* Toucas es sinónima de *Hippuritella toucas* (d'Orbigny).

La línea o grupo de *Hippuritella toucas* se iniciaría en el Coniaciense superior con *Hippuritella* sp. 1, diferenciada por tener una cresta del ligamento truncada y un ángulo LD elevado, de alrededor de 69° , dejando espacio para el desarrollo de una cavidad antero-dorsal muy pequeña; en el Coniaciense superior, pero posteriormente a la anterior, y hasta el Santoniense inferior se encontraría *Hippuritella* sp. 2, con el extremo de la cresta redondeado y un ángulo LD también elevado, pero con un valor medio algo menor, de $63,5^\circ$. En el afloramiento de la Sierra del Montsec, la población de esta especie aun presenta un 20% de ejemplares con cresta truncada, lo que podría representar un estadio de transición avanzado entre las dos especies; durante el Santoniense inferior se reconoce *Hippuritella toucas*, con crestas claramente no truncadas y con un ángulo medio LD menor, de unos 52° , formando cavidades anterodorsales grandes. Ésta especie está claramente representada en el Santoniense de Les Collades de Basturs (Gili et al., 1996; Lucena, 2014) y en el anticlinal de Sant Corneli (Vicens et al., 1998).

Si se comparan los ángulos de las tres especies (Fig. 76), solamente el referido al que existe entre la cresta del ligamento y el eje cardinal (Fig. 76A) muestra diferencias entre las tres especies, mientras que los ángulos entre los repliegues de la concha, tanto externos como internos (Fig. 76B-G), se muestran prácticamente invariables e imposibles de diferenciar entre ellas. Comparando las tres especies mediante una relación de los ángulos LP2 y LP1 (Fig. 77) se observa como los valores

se superponen sin mostrar casi diferencias entre ellas, más allá de que algunos ejemplares de *Hippuritella* sp. 1 alcancen los mayores valores en el ángulo LP2. Las rectas de regresión de las tres especies muestran tendencias muy similares.

El grupo de *Hippuritella toucasi* continua con *Hippuritella sulcatissima* (en el Santoniense superior) y *Hippuritella sulcatoides* (en el Campaniense inferior), ambas representadas en de diversos afloramientos del Prepirineo de Lleida y Barcelona (Pons, 1977; Bilotte, 1985; Pascual et al, 1989; Vicens, 1992a), y finaliza con *Hippuritella sharwaynensis* en el Maastrichtiense de Yemen y Somalia (Pons et al., 1995).

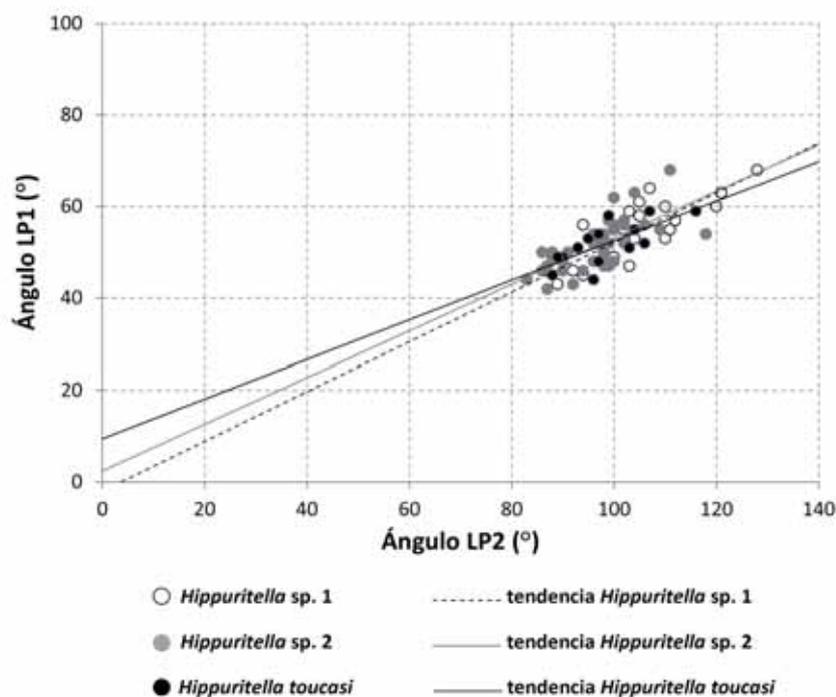


Fig. 77. Diagrama de dispersión mostrando una comparación entre los ángulos LP2 y LP1 de los ejemplares de *Hippuritella* sp. 1 (gr. *toucasi*) de la Collada de Gassó, *Hippuritella* sp. 2 (gr. *toucasi*) de la Sierra del Montsec y anticlinal de Sant Corneli y *Hippuritella toucasi* de Collades de Basturs y anticlinal de Sant Corneli.

Género *Pseudovaccinites* Sénesse, 1946

Especie tipo.- *Vaccinites latus* var. *major* Toucas, 1904, del Campaniense de Bénaix (Ariège, Francia).

Diagnósis.- Hippuritidae con poros reticulados sobre los canales de la valva izquierda. Ósculos bien diferenciados y alejados de la comisura. Valva derecha cilíndrico-cónica; los tres pliegues internos de la capa externa ocupando menos de 1/4 del contorno de la concha. En sección transversal, la cresta del ligamento es lameliforme y los dos pilares tienden a contraerse proximalmente. Ángulo entre la cresta del ligamento y el eje cardinal menor de 45°.

Discusión.- Fischer (1887) definió el género *Vaccinites* para incluir los hippurítidos con la cresta del ligamento bien desarrollada, aunque fue posteriormente Toucas (1903, 1904), considerándolo un sub-género de *Hippurites*, quien afinó las características del taxón, tales como la forma y disposición de los tres repliegues de la concha, la inclinación del eje cardinal respecto la cresta del ligamento o el tipo de poros desarrollados en la valva izquierda. Para Toucas, todas las formas con poros reticulados, sub-reticulados o denticulados, por sus características internas, pertenecían a *Vaccinites*. Las formas con poros poligonales o sub-poligonales quedaron divididas según si sus características internas correspondían a *Vaccinites* o a *Orbiginya*. Así Toucas, aun reconociendo la importancia sistemática de los poros, les otorga una utilidad en el interior de los sub-géneros para diferenciar entre grupos o líneas filéticas.

La forma de los poros constituía una característica problemática si se le concedía mayor relevancia sistemática que a las características internas de la concha. La especie tipo del género, *Vaccinites cornuvaccinum* (Bronn, 1831), presentaba poros sub-poligonales, así como otras especies que Toucas (1904) había reunido bajo el grupo de *Vaccinites sulcatus*, mientras que la mayoría de especies atribuidas al género se consideraba que tenían poros reticulados, sub-reticulados o denticulados. Este problema fue señalado por Sénesse (1939), para quien los poros tenían un valor genérico fundamental, explicando que sería lógico hacer una distinción para separar las formas con poros reticulados de aquellas con poros sub-poligonales. En ese momento ya propuso una distinción entre *Vaccinites* y *Pseudovaccinites*?, poniendo en interrogante al último, pero fue poco después, en 1946, cuando definió formalmente

el género *Pseudovaccinites*, diferenciando así aquellas especies atribuidas a *Vaccinites* con poros reticulados en la valva izquierda, de las especies con poros poligonales o sub-poligonales como la especie tipo del género.

La diferenciación entre *Vaccinites* (s.s.) y *Pseudovaccinites*, aparte de Bilotte (1981, 1985) quien sí que está de acuerdo con los postulados de Sénése, fue poco tenida en cuenta por autores posteriores, prevaleciendo el uso del nombre *Vaccinites* en su sentido amplio, de acuerdo con la clasificación de Toucas. Aun así, la propuesta reciente de clasificación de rudistas para la revisión del volumen de Bivalvos del 'Treatise on Invertebrate Paleontology' (Skelton, 2013), recoge la distinción entre los géneros *Vaccinites* y *Pseudovaccinites*.

En este trabajo, estando de acuerdo en la importancia de otorgarle valor sistemático al tipo de poros, se ha usado el género *Pseudovaccinites* para las formas con poros reticulados en la valva izquierda.

Distribución.- Cretácico superior del reino del Tetis.

***Pseudovaccinites inferus* (Douvillé, 1891)**

(Fig. 78)

- * 1891 *Hippurites inferus*; Douvillé, p. 23, pl. 2, fig. 6.
- 1904 *Vaccinites inferus* Douvillé; Toucas, p. 90, pl. 13, fig. 1, text-figs. 139-141.
- 1904 *Vaccinites praepetrocoriensis*; Toucas, p. 70, pl. 8, fig. 1, 1a, text-figs. 104-108.
- 1904 *Vaccinites praecorbaricus*; Toucas, p. 84, pl. 11, fig. 1, 1a, text-figs. 128, 129.
- 1981 *Pseudovaccinites inferus* Douv.; Bilotte, p. 112.
- 1999 *Vaccinites inferus* (Douvillé); Simonpietri, p. 17, pls. 1-3.
- 2002 *Vaccinites inferus* (Douvillé); Steuber [con sinonimia completa].
- 2002 *Vaccinites praecorbaricus* Toucas; Steuber [con sinonimia completa].

Tipo.- El holotipo es el ejemplar MNHN.F.J10222 de la colección Arnaud, figurado por Douvillé (1891, pl. 2, fig. 6) (Fig. 78A); del Turoniense superior de Angoulême (Charente, Francia).

Diagnosis.- *Pseudovaccinites* con cresta del ligamento truncada; primer pilar ligeramente pinzado; segundo pilar más largo y pinzado. Cresta y pilares

equidistantes, ocupando entre 1/4 y 1/5 del contorno de la VD. Ángulo LD de alrededor de 35°.

Material.- Un ejemplar, PUAB 80450, de Montanissell (Anexo A, tabla A8).

Descripción.- El ejemplar estudiado corresponde a un segmento corto de la valva derecha, parcialmente incluido en la roca, del que se ha podido obtener una sección transversal completa correspondiente a la zona bajo la comisura y que muestra el aparato miocardinal (Fig. 78C). La sección es sub-circular y tiene un diámetro máximo, en dirección antero-dorsal/postero-ventral, de 89 mm. La cresta del ligamento es lameliforme, con la base ancha y el extremo truncado. El primer pilar, más corto que

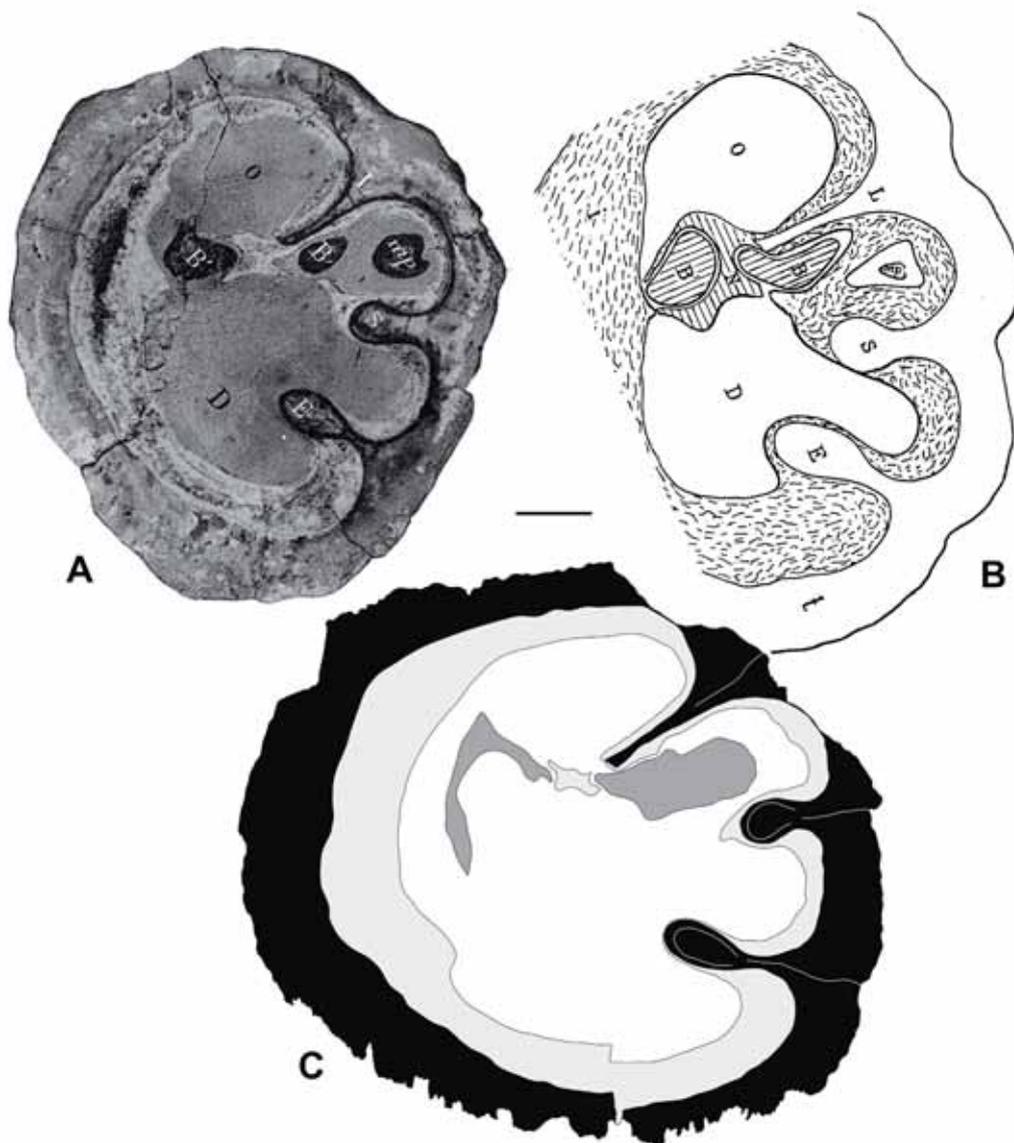


Fig. 78. *Pseudovaccinites inferus* (Douvillé, 1891). □A. Reproducción del holotipo, MNHN.F.J10222, figurado por Douvillé (1891), de Angoulême (Charente). □B. Reproducción de un ejemplar figurado por Toucas (1904, text-fig. 139), de Vallon de Faouvi (Le Beausset, Var). □C. PUAB 80450, dibujo interpretativo de la sección transversal de la VD cercana a la comisura; de Montanissell. Barra de escala = 10 mm.

el segundo, está ligeramente pinzado en la base. El segundo, que muestra un pinzamiento mayor, tiene la misma longitud que la cresta del ligamento. Los tres repliegues de la concha forman externamente un ángulo (LP2) de 76°. La distancia entre la cresta y el primer pilar y la distancia entre éste y el segundo son similares, formando entre ellos unos ángulos respecto al centro de la sección, LP1 y P1P2, de 40° y 36° respectivamente.

La sección es muy cercana a la comisura y corta el aparato miocardial hacia su base; dientes y mióforos no están aún bien diferenciados y forman un arco asimétrico, con una parte posterior más gruesa correspondiente al diente y mióforo posterior unidos, que ocupa la zona entre el extremo de la cresta y parte del golfo formado entre ésta y el primer pilar, y una parte anterior más delgada y que se extiende hacia el margen anterior de la cavidad y se arquea para seguirlo ventralmente. Entre ambas partes se distingue el diente de la VD. El ángulo LD no se puede precisar con exactitud ya que los dientes no están bien individualizados, pero parece estar alrededor de los 35°.

Discusión.- Este único ejemplar tiene una sección transversal que muestra unas características muy similares a las del ejemplar figurado originalmente por Douvillé (1891, pl. 2, fig. 6) (Fig. 78A), así como a uno de los figurados por Toucas (1904, p. 90, text-fig. 139) (Fig. 78B). Otros ejemplares figurados, por ejemplo por Toucas (1904) o Simonpietri (1999) parecen tener secciones de menores dimensiones y con repliegues más robustos, aunque como ya indica Simonpietri (1999), la especie muestra una amplia variabilidad en la forma de los repliegues.

Este ejemplar se asemeja también a los que se describen a continuación como *Pseudovaccinites praegiganteus*; sin embargo, estos muestran los pilares pedunculados y más próximos entre ellos, quedando el primer pilar más alejado de la cresta del ligamento.

Pseudovaccinites inferus se considera la forma primitiva de los Hippuritidae, ya desde que Douvillé (1894) lo señalara. En 1904, Toucas crea *Pseudovaccinites praepetrocoriensis* e indica que esta forma constituye el verdadero tipo primitivo de todos los *Vaccinites* (s.l.). Después de un estudio comparativo entre las dos especies, Simonpietri (1999) propone que ambas especies son sinónimas, considerando a *Pseudovaccinites inferus* como una especie con una importante variabilidad

morfológica, que muestra dos tendencias ontogénicas según el acercamiento relativo de los tres repliegues de la concha y el pinzamiento de la base de los pilares. Bilotte (1985) también considera que *Pseudovaccinites praecorbaricus* (Toucas) es una especie sinónima de *P. inferus*.

Distribución.- *Pseudovaccinites inferus* se ha reconocido en Montanissell junto a *Pseudovaccinites petrocoriensis*, *Pseudovaccinites rousseli* y *Hippurites resectus*.

En Francia está ampliamente citado en el Turoniense medio-superior de numerosas localidades; en la zona pirenaica, en los departamentos de Ariège (Bilotte, 1985) y Aude (Toucas, 1904; Astre, 1954, 1957; Bilotte, 1974, 1985). En el sureste de Francia, en los departamentos de Bouches-du-Rhône (Douville, 1891; Toucas, 1904; Antonini, 1933; Fabre, 1940; Simonpietri, 1999) y Var (Toucas, 1904). En el oeste de Francia, en Charente (Douville, 1891), de donde es la localidad tipo, y Dordogne (Toucas, 1904).

La especie también se cita ocasionalmente en Albania, Bosnia-Herzegovina, Bulgaria y norte de Italia.

Grupo de *Pseudovaccinites giganteus*.

Introducción

Douville (1891) reúne bajo el grupo de *Hippurites giganteus* (= *Pseudovaccinites giganteus*) a tres especies que, además de tener poros reticulados, tienen un primer pilar largo y pedunculado: *Pseudovaccinites giganteus*, *P. inferus* y *P. gosaviensis*. Posteriormente, en 1894, considera además que *P. inferus* es la forma primitiva de los Hippuritidae. Toucas (1904) añade en el grupo una nueva especie, *Pseudovaccinites praegiganteus*, y una variedad, *P. giganteus* var. *major*. Para Toucas, el concepto de grupo tiene un significado de línea evolutiva en la que varias especies se suceden en el tiempo. Considera que *Pseudovaccinites praepetrocoriensis* constituye el verdadero tipo primitivo de todos los *Vaccinites* (s.l.) y que *P. inferus* es una forma derivada de él. El grupo de *Vaccinites giganteus* de Toucas queda compuesto y distribuido en el tiempo de la siguiente forma:

<i>Vaccinites inferus</i> (Douvillé)	Turoniense superior (Angoumiense inferior)
<i>Vaccinites praegiganteus</i> Toucas	Turoniense superior (Angoumiense superior)
<i>Vaccinites gosaviensis</i> (Douvillé)	Turoniense superior (Angoumiense superior)
<i>Vaccinites giganteus</i> (Douvillé)	Coniaciense
<i>Vaccinites giganteus</i> var. <i>major</i> Toucas	Santoniense inferior

El concepto del grupo no ha variado mucho con posterioridad. Bilotte (1981) considera que *P. praegiganteus* es una variedad de *P. inferus* y excluye *P. gosaviensis* del grupo. Simonpietri (1999), considera que *P. praepetrocoriensis* es sinónimo de *P. inferus*, y por tanto esta última es la forma de la cual deriva tanto esta línea filogenética como otras. También mantiene *P. praegiganteus* como especie, quedando el grupo reducido a tres formas: *P. praegiganteus*, *P. giganteus* y *P. giganteus major*.

Material estudiado

El material estudiado comprende numerosos ejemplares de diferentes afloramientos que corresponden al grupo, en los que se han reconocido *Pseudovaccinites praegiganteus* y *P. giganteus*.

P. praegiganteus y *P. giganteus* son dos especies atribuidas a dos pisos estratigráficos diferentes, Turoniense superior y Coniaciense respectivamente, que se diferencian principalmente por tener una cresta del ligamento con el extremo truncado en la primera y una cresta con el extremo no truncado (redondeado) en la segunda. El truncamiento en la cresta es un carácter primitivo que también presentan las especies basales de otros grupos; su pérdida representa la pérdida del área de inserción del ligamento interno. *Pseudovaccinites praegiganteus* constituye una forma derivada de *P. inferus*, en la que los pilares se acercan entre ellos; además, un aumento en el pinzamiento de ambos da lugar a dos pilares pedunculados.

En las localidades estudiadas de Cal Perdiu y Hortonedá, todos los ejemplares correspondientes a este grupo muestran la cresta del ligamento truncada y los he atribuido a *P. praegiganteus*. En los afloramientos de Congost d'Erinyà y Norte de Espluga de Serra, el conjunto de ejemplares del grupo muestra una división entre los que tienen la cresta truncada y los que tienen la cresta redondeada, constituyendo la mitad en cada caso. A éstos los he atribuido a *P. giganteus* y representan una población transicional entre ambas especies.

Un ejemplo similar es el estudiado por Simonpietri (1999) en el yacimiento francés de Lavéra (Bouches-du-Rhône, Francia), atribuido al tránsito entre Turoniense superior a Coniaciense, en el que a lo largo de cuatro niveles sucesivos reconoce una transición entre *P. praegiganteus* y *P. giganteus*, en base al paso de poblaciones con cresta del ligamento truncada a poblaciones con cresta redondeada. Identifica en los ejemplares tres tipos de morfología intermedias entre las crestas netamente truncadas y las redondeadas. A partir de los porcentajes de cada tipo de cresta en los diferentes niveles, establece que en los tres primeros, con un 93% de crestas truncadas, los ejemplares corresponden a *P. praegiganteus*, y en el cuarto nivel, donde el porcentaje de crestas redondeadas es alrededor de la mitad y el resto presenta crestas truncadas o transicionales entre los dos tipos, corresponden a *P. giganteus*.

Por último, en los afloramientos del Valle del Riu de Carreu y Prats de Carreu, los ejemplares se han atribuido a *P. giganteus* y en todos los casos la cresta del ligamento es redondeada.

***Pseudovaccinites praegiganteus* (Toucas, 1904)**

(Figs. 79-82)

- * 1904 *Vaccinites praegiganteus*; Toucas, p. 91, text-figs. 102, 142-145, pl.13, fig. 2, 2a.
- 1932 *Hippurites (Vaccinites) praegiganteus* Toucas; Kühn, p. 61.
- 1981 *Vaccinites praegiganteus* Toucas; Sánchez, p. 53.
- v 1987 *Vaccinites praegiganteus* Toucas; Pascual, p. 56, fig. 28.
- 1999 *Vaccinites praegiganteus* Toucas; Simonpietri, p. 37, pl. 4, figs. 1-3; pl. 5, figs. 1-12; pl. 6, figs. 1-6; pl. 9, figs. 1-5, 7-11, 13, 14, 16.
- 2002 *Vaccinites praegiganteus* Toucas; Steuber [con sinonimia completa].
- 2004 *Vaccinites praegiganteus* Toucas; Sari et al., 241, figs. 12-14.

Tipo.- *Vaccinites praegiganteus* Toucas (1904, p. 91, text-fig. 142, pl. 13, figs. 2-2a), del Turoniense superior de Roquefort (Dep. de Bouches-du-Rhône, Francia). Colección de la Sorbonne de París. En la Fig. 79 se reproducen las figuras del holotipo.

Diagnosis.- *Pseudovaccinites* con cresta del ligamento de extremo truncado. Pilares pedunculados, el segundo más largo, más cercanos entre ellos que el primer pilar de la cresta. Espacio ocupado por los tres repliegues de la concha variable, alrededor de 1/6 del contorno de media. Ángulo LD alrededor de 30°. Se diferencia de *P. inferus*

por la pedunculación de los dos pilares, un acercamiento entre ellos y un menor ángulo entre la cresta y el segundo pilar.

Material.- El material estudiado corresponde a 19 ejemplares de los afloramientos de Hortonedá y Cal Perdiu de la colección PUAB (Anexo A, tablas A4 y A7).

Descripción.- La valva derecha es cilíndrico-cónica (Fig. 80). Gran parte de los ejemplares corresponden a VD incompletas y en menor medida a fragmentos de VD. El ejemplar más grande, PUAB 27767, la VD mide 249 mm de largo y alcanza 130

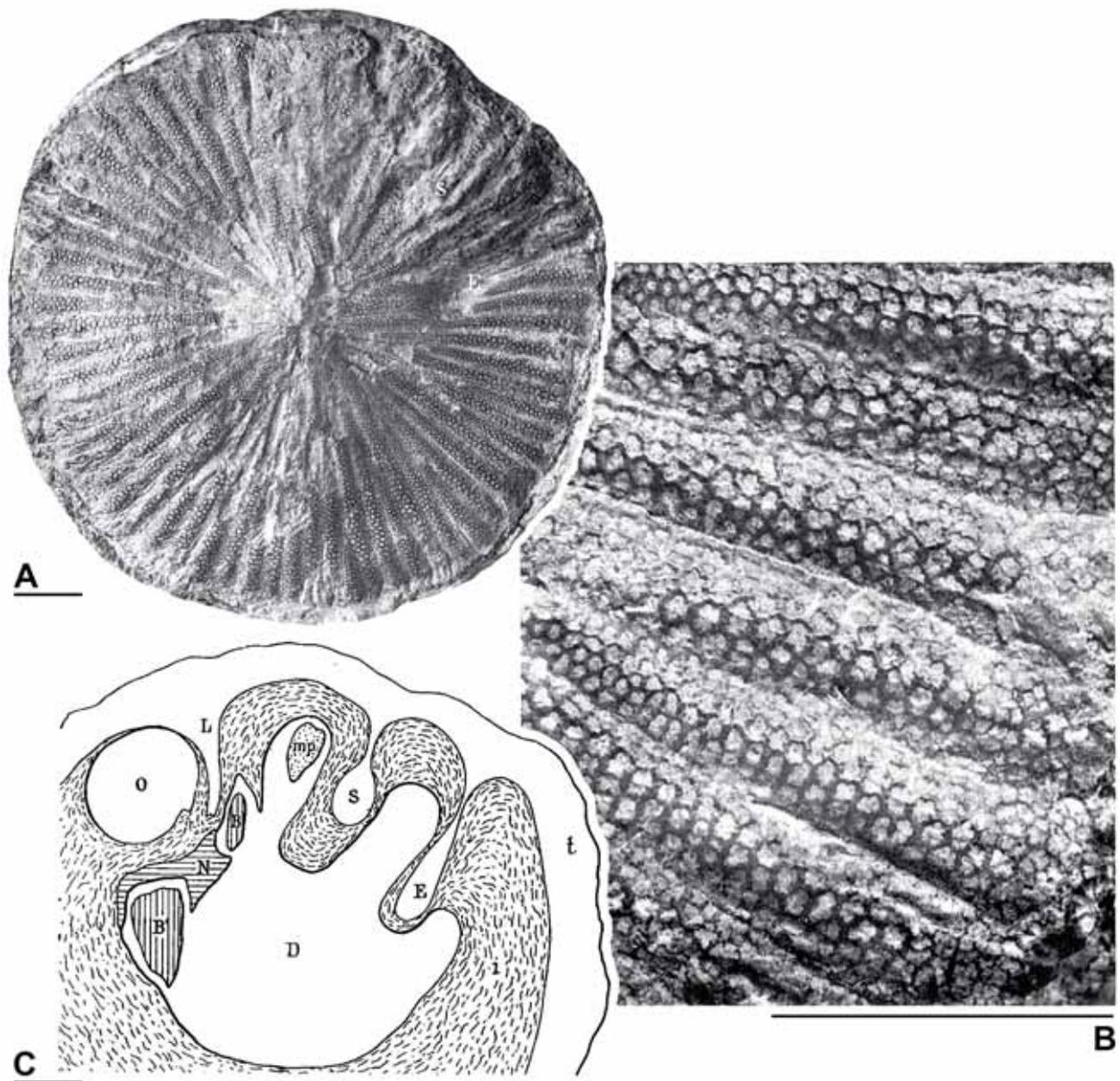


Fig. 79. *Pseudovaccinites praegiganteus* (Toucas, 1904). Reproducción de las figuras de Toucas (1904) del ejemplar holotipo. □A. Vista superior de la valva izquierda. □B. Detalle ampliado mostrando los poros. □C. Dibujo interpretativo de la sección transversal de la valva derecha. Barras de escala = 10 mm.

mm de diámetro. Otros ejemplares incompletos superan también los 200 mm de largo, aunque la mayoría muestran diámetros algo menores (Fig. 82A, tabla B13 en Anexo B). La superficie de la concha presenta costillas finas y redondeadas, separadas por surcos más finos. En el interior, la capa interna forma tábulas cóncavas muy finas y juntas. Ningún ejemplar conserva la valva izquierda.

La sección transversal de la VD (Fig. 81) tiene un contorno circular. En el interior, el margen entre la capa externa y la capa interna es poco ondulado, casi liso, en algunos ejemplares mientras que otros presentan una ondulación más fuerte (Fig. 81C). En algunas secciones se distinguen numerosas tábulas de la capa interna cortadas oblicuamente. En el lado posterior se encuentran los tres repliegues internos de la concha. La cresta del ligamento es lameliforme, fina y larga, con el extremo truncado. El primer pilar es largo, pero es el repliegue más corto de los tres y, aunque puede ser muy pinzado, es más común que sea pedunculado. El segundo pilar es largo, alcanzando o superando a veces la longitud de la cresta, y está pedunculado. En ambos pilares el pedunculado da lugar a cabezas elípticas, o bien similares entre ellas o bien la del segundo pilar más grande y alargada. La distancia entre los dos pilares es menor que la distancia entre la cresta del ligamento y el primer pilar. En algunos ejemplares los pilares se aproximan mucho en su base (Fig. 81D), e incluso llegan a fusionarse en PUAB 80628 (Fig. 81B), formando un único surco longitudinal externamente.

Solamente se reconoce el aparato miocardinal en una de las secciones transversales (Fig. 81D). Se distinguen los dos dientes y el mióforo posterior; los tres son robustos y están alineados, encajando cada uno en diferentes fosetas. El mióforo posterior se sitúa junto a la cabeza del primer pilar; es triangular y tiene el margen externo dentado. El diente posterior se sitúa junto al extremo de la cresta, sin sobrepasarla. El eje cardinal y la cresta del ligamento forman un ángulo de 30°.

Se han medido los ángulos externos entre los repliegues de la concha en 11 ejemplares cortados transversalmente. El ángulo externo entre la cresta del ligamento y el segundo pilar, LP2, tiene un valor medio de 57°, variando entre 41° y 68°, con un coeficiente de variación bajo, del 13,4%. El ángulo LP1 tiene un valor medio de 38,4° y varía entre 29° y 47°, con un coeficiente de variación de 15%. El valor medio de P1P2 es de 18,5° y varía ampliamente, entre 0° y 32°; su coeficiente de variación es

muy elevado, de casi el 46%. La razón de estos valores en el ángulo P1P2 es que en algunos ejemplares los pilares están muy próximos entre ellos, mostrando ángulos bajos, o soldados; en este extremo el ángulo es de 0°. En todos los ejemplares, en

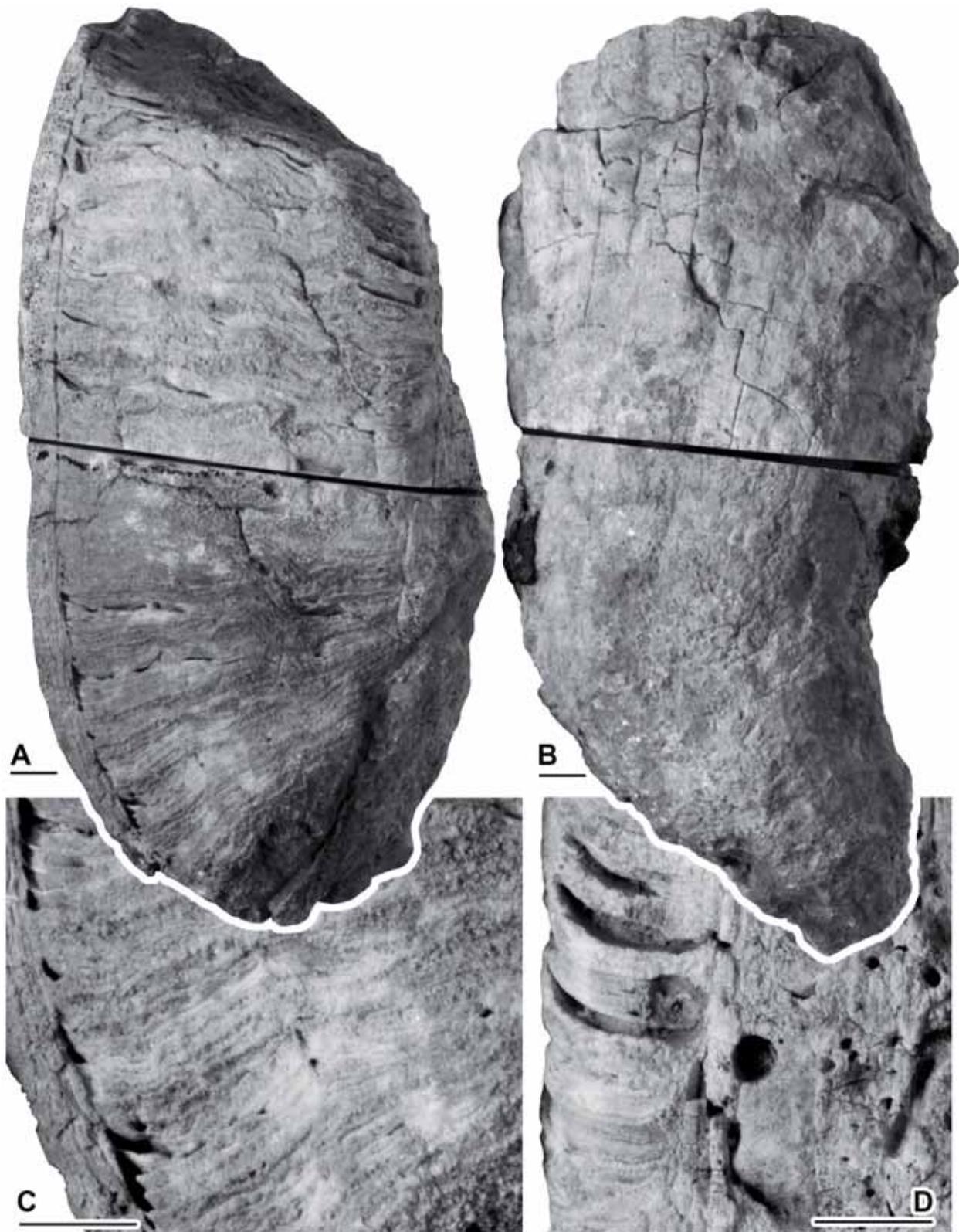


Fig. 80. *Pseudovaccinites praegiganteus* (Toucas, 1904). Fotografías de valvas derechas. □A. PUAB 80622, Hortonedá. Ejemplar con la CE erosionada, mostrando la CI. □B. PUAB 29614, Cal Perdiu. □C-D. Detalles del ejemplar en A, donde se distinguen las tábulas de la CI. Barras de escala = 10 mm.

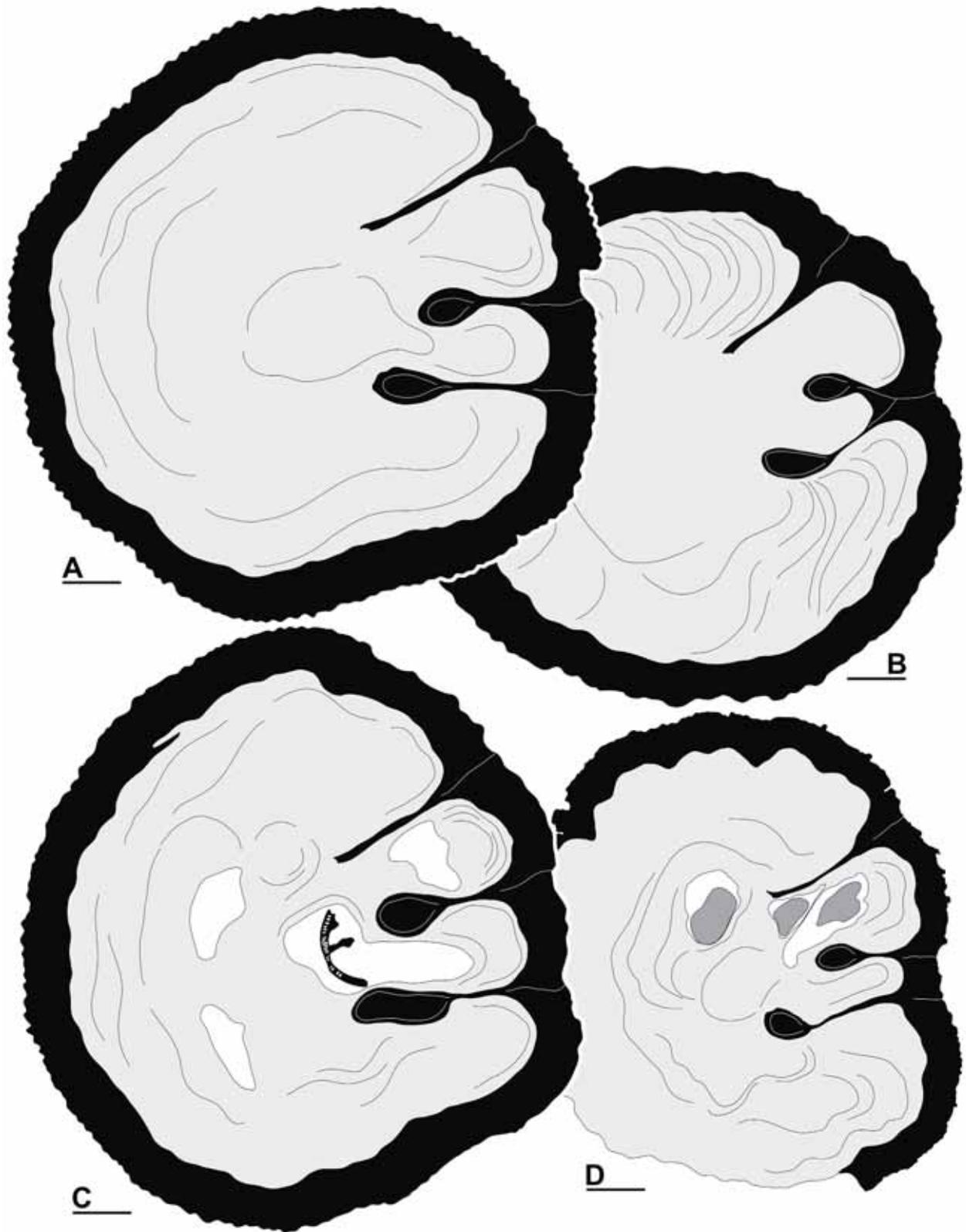


Fig. 81. *Pseudovaccinites praegiganteus* (Toucas, 1904). Dibujos interpretativos de secciones transversales de VD cercanas a la comisura. □A. PUAB 29612, de Cal Perdiu. □B. PUAB 80628. □C. PUAB 80621. □D. PUAB 80629. B-D, ejemplares de Hortonedada. En C, se diferencia en la cavidad corporal un fragmento de VI de *Plagioptychus*. Barras de escala = 10 mm.

menor o mayor medida, el ángulo P1P2 es menor que el LP1 ya que siempre están más próximos los pilares entre ellos que el primer pilar respecto a la cresta del ligamento. LP2 y LP1 muestran tendencias a disminuir ligeramente con el aumento del diámetro. P1P2 tiende a permanecer estable (Fig. 82B).

Los ángulos internos entre repliegues se han medido en 10 de las 11 secciones, ya que un ejemplar presentaba la cresta del ligamento rota. Entre los ángulos internos, LP2i muestra un valor medio de 105,7°, variando entre 94° y 133°, y con un coeficiente de variación de 12,4%; LP1i es de 60,6° de media y varía entre 50° y 80°, con casi un

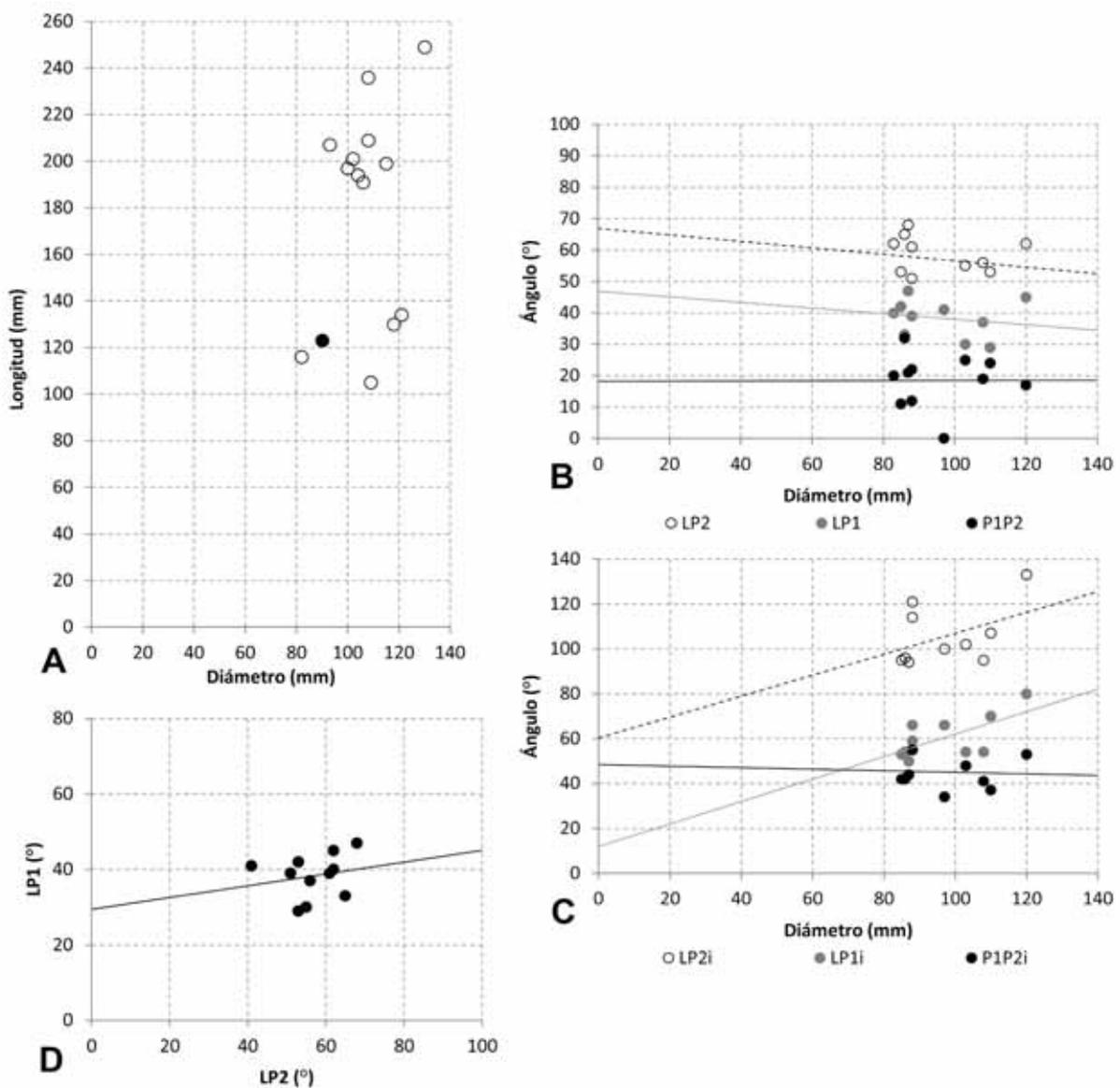


Fig. 82. Diagramas de dispersión mostrando el rango de variación entre los siguientes parámetros de la concha en ejemplares de *Pseudovaccinites praegiganteus*: □A. Longitud de la VD respecto el diámetro máximo. Se diferencian entre el ejemplar con la valva completa (redonda negra) y los ejemplares con la valva incompleta (redondas blancas). □B. Diámetro de la sección y ángulos externos entre los repliegues; □C. Diámetro de la sección y ángulos internos entre los repliegues. □D. Relación entre los ángulos LP2 y LP1.

16% de coeficiente de variación. P1P2i tiene un valor medio de 45°, variando entre 34° y 55°, y un coeficiente de variación de 16,4%. LP2i y LP1i muestran tendencia a aumentar con diámetros mayores, mientras que en P1P2 permanece estable (Fig. 82C).

Los valores detallados correspondientes a cada ejemplar medido y los valores estadísticos se detallan en el apéndice, tablas B14 y B15 del Anexo B respectivamente.

Discusión.- La VI no se ha conservado en ninguno de los ejemplares estudiados. El ejemplar holotipo figurado por Toucas (1904) muestra unos poros poligonales denticulados, resultado de la erosión de poros reticulados.

Sari et al. (2004) describen una población de *Pseudovaccinites praegiganteus* del Turoniense superior de Bey Dağlari (sureste de Turquía) donde reconocen un 71% de ejemplares con los pilares fusionados en la base, y destacan que este carácter difiere de los ejemplares de los afloramientos de las áreas mediterráneas central y occidental. Aunque sin tanta representación, los ejemplares estudiados aquí también muestran que esta característica puede desarrollarse. La fusión de los pilares en su base es algo habitual en las especies del grupo de *P. giganteus*, del mismo modo que puede reconocerse en las especies de otros grupos.

Distribución.- En las localidades estudiadas, *Pseudovaccinites praegiganteus* se ha identificado en Hortonedá y Cal Perdiu.

Es una especie ampliamente reconocida en el Turoniense superior de Francia: en la zona pirenaica se cita en diferentes afloramientos de los departamentos de Ariège (Bilotte, 1985) y Aude (Toucas, 1904; Astre, 1954, 1957; Bilotte, 1985); en la región de la Provence, se cita en los departamentos de Bouches-du-Rhône y Var (Toucas 1904; Antonini, 1933; Fabre, 1940; Simonpietri, 1999); Toucas (1904) también la reconoce en la base del afloramiento de Gattigues (Gard).

También se cita en el Turoniense medio-Coniaciense de Bosnia-Herzegovina (Slišković, 1968), Turoniense superior-Coniaciense de Croacia (Polšak, 1959) y Turoniense superior de Grecia (Steuber, 1999), Serbia (Pašić, 1957) y Turquía (Sari et al., 2004).

***Pseudovaccinites giganteus* (d'Hombres-Firmas, 1838)**

(Figs. 83-91)

- * 1838 *Hipp. Gigantea*; d'Hombres-Firmas, p. 198, pl. 4, fig. 1.
- 1891 *Hippurites giganteus* d'Hombres-Firmas; Douvillé, p. 19, text-figs. 7, 8, pl. 3, figs. 4-6.
- 1891 *Hippurites giganteus* d'Hombres-Firmas; Toucas, p. 533, text-fig. 4.
- v 1895 *Hippurites giganteus* d'Hombres Firmas; Douvillé, p. 152, pl. 22, fig. 1.
- 1904 *Vaccinites giganteus* d'Hombres-Firmas; Toucas, p. 93, text-figs. 102, 148, 149, pl.13, fig.4.
- 1932 *Hippurites (Vaccinites) giganteus* d'Hombres-Firmas; Kühn, p. 49.
- v 1977 *Hippurites (Vaccinites) giganteus* d'Hombres-Firmas; Pons, p. 60, pl. 18, fig. 1, pl. 19, figs. 1, 2.
- 1981 *Vaccinites giganteus* (d'Hombres Firmas); Sánchez, p. 45.
- v 1981 *V. giganteus* d'Hombres-Firmas; Caus et al., p. 27, 60, 64.
- v 1982 *Vaccinites giganteus* (d'Hom.-Firm.); Pons, p. 1029.
- v 1998 *Vaccinites giganteus* (d'Hombres Firmas); Vicens et al., p. 423, text-fig. 19.1-2.
- 1999 *Vaccinites giganteus* (d'Hombres Firmas); Simonpietri, p. 37, pl. 4, figs. 4-6; pl. 6, figs. 7-2; pl. 7; pl. 9, figs. 6, 12, 15.
- 2002 *Vaccinites giganteus* (d'Hombres Firmas); Steuber [con sinonimia completa].
- v 2009 *Vaccinites giganteus* (d'Hombres Firmas); Gil et al., p. 533, fig. 7b.
- v 2012 *Vaccinites giganteus* (d'Hombres Firmas); García-Hidalgo et al., p. 277, fig. 9l.

Tipo.- *Hippurites giganteus* D'Hombres-Firmas (1838, pl. 4, fig. 1) (Fig. 83F), del Coniaciense de Gattigues (Dep. de Gard, Francia). El holotipo se considera desaparecido (Douvillé, 1891). La primera descripción detallada corresponde a Douvillé (1891), quien también figura dos fotografías de topotipos (Fig. 83A-E).

Diagnosis.- *Pseudovaccinites* diferenciándose principalmente de *P. praegiganteus* por la pérdida del truncamiento de la cresta del ligamento. Los repliegues ocupan también 1/6 del contorno de media, pero el espacio tiende a ser mayor en muchos ejemplares. El ángulo LD es también mayor, de 40° de media.

Material.- Se han estudiado 56 ejemplares, algunos completos y con ambas valvas, otros correspondientes a valvas derechas incompletas o fragmentos, provenientes de los afloramientos del Norte de Espluga de Serra, Congost d'Erinyà, Valle del Riu de Carreu y Prats de Carreu, de la colección PUAB (Anexo A, tablas A2, A3, A5 y A6). También se ha tenido en cuenta el ejemplar figurado por Douvillé (1895, pl. 22, fig. 1), proveniente de Espluga de Serra. De este ejemplar, una valva derecha cortada, se conserva una parte en la colección de la EMP (enviada por Vidal a Douvillé) con

número de registro original R.522 (Fig. 84A); el resto de la valva se conserva en la colección Vidal del MGB, con número de registro MGB 1147 (Fig. 84B-D).

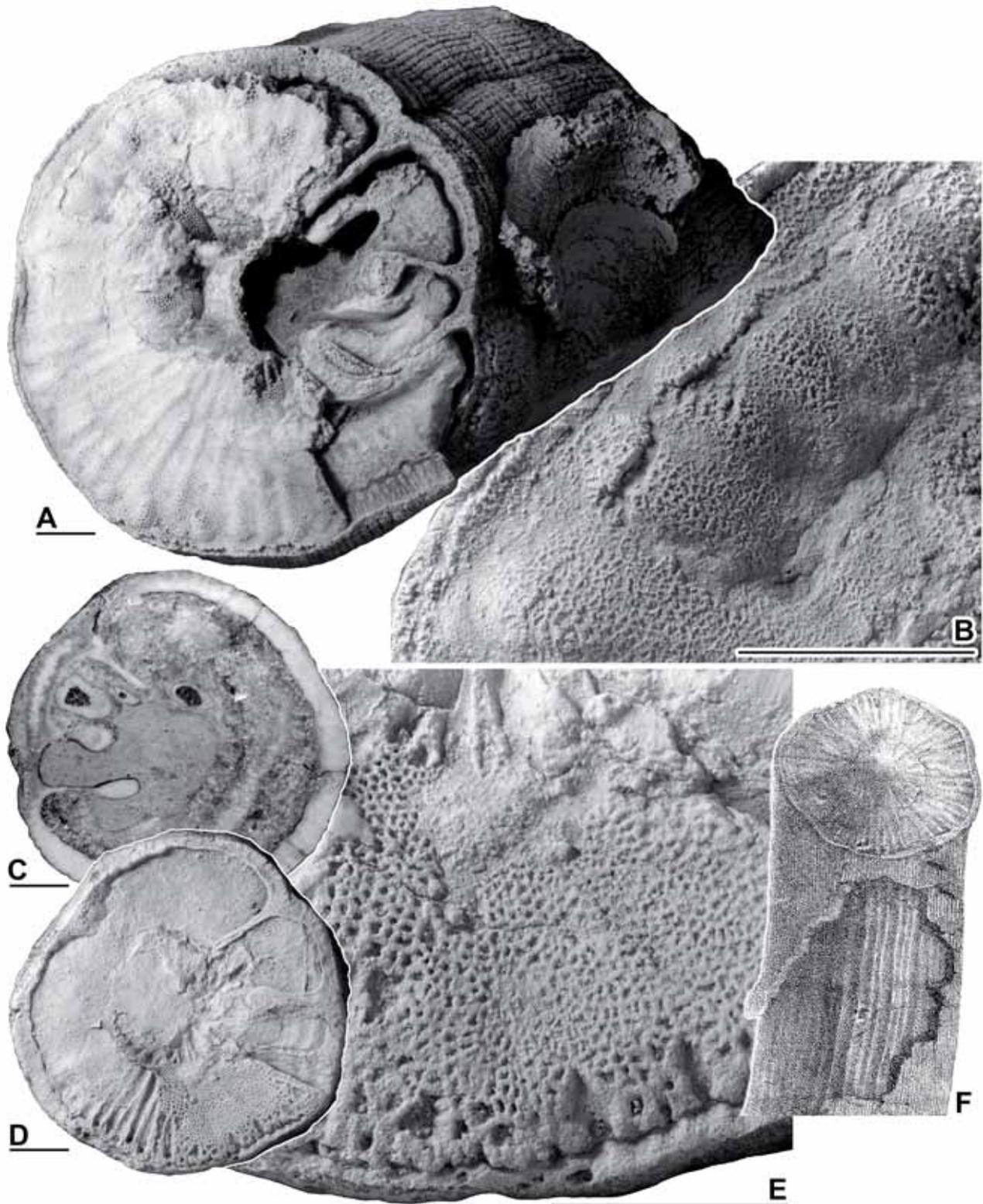


Fig. 83. *Pseudovaccinites giganteus* (d'Hombres-Firmas, 1838). □A-E. Fotografías nuevas de los ejemplares de Gattigues figurados por Douvillé (1891). □A-B. Ejemplar que figura en pl. 3, fig. 6, y detalle de la VI mostrando los poros reticulados erosionados, respectivamente; de la colección EMP, nº de registro desconocido. □C-E. Ejemplar EMP-R.510, sección transversal de la VD figurada en pl. 3, fig. 5 (C), superficie de la VI (D) parcialmente erosionada, del mismo ejemplar y detalle de los poros (E). □F. Reproducción, reducida a la mitad, del dibujo del ejemplar holotipo figurado por d'Hombres-Firmas (1838). Barras de escala = 10 mm.

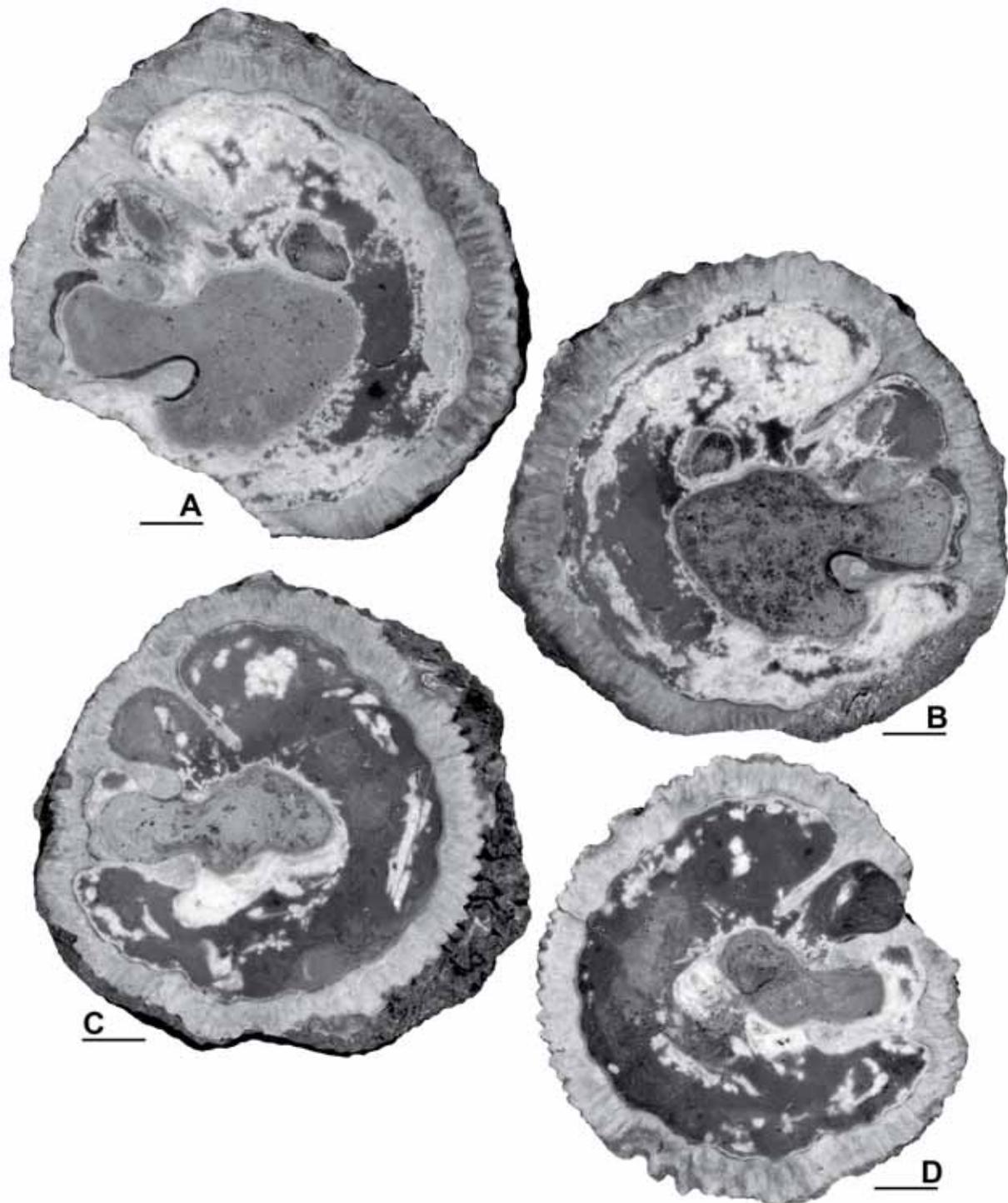


Fig. 84. *Pseudovaccinites giganteus* (d'Hombres-Firmas, 1838). Fotografías nuevas del ejemplar figurado por Douvillé (1895, pl. 22, fig. 1), proveniente de Esplugas de Serra. De este ejemplar, una VD cortada transversalmente, se conserva una parte en la colección de la EMP (enviada por Vidal a Douvillé) con número de registro original R.522 (A); el resto de la valva se conserva en la colección Vidal del MGB, con número de registro MGB 1147 (B-D). Barras de escala = 10 mm.

Descripción.- La valva derecha es cónica durante los primeros centímetros, correspondiendo a su estadio de crecimiento juvenil, y pasa a ser cilíndrica durante el resto de crecimiento (Fig. 85), correspondiente a la etapa de desarrollo adulto, aumentando muy ligeramente su diámetro a medida que crece verticalmente. Algunos

ejemplares llegan a alcanzar alturas considerables (Fig. 91A, tabla B16 en Anexo B). Por ejemplo, PUAB 80003 (Fig. 85C) tiene una altura de 416 mm, aunque su base no es el umbo sino una geniculación a poca distancia. Su longitud real, medida desde el umbo hasta la comisura por su lado anterior, siguiendo el vector de crecimiento, es de 490 mm. El diámetro máximo que alcanza este ejemplar es de 113 mm, aunque en otros es mayor, llegado a medir hasta 141 mm de diámetro máximo. Las geniculaciones no son raras durante el crecimiento de la concha (Fig. 85A, 85C); se generan al continuar creciendo la concha verticalmente después de quedar tumbadas al perder la estabilidad en el sustrato. La superficie de la valva presenta costillas finas redondeadas, unas 4-5 por centímetro, separadas por surcos más finos.

Algunos ejemplares conservan la valva izquierda (Fig. 86). Es ligeramente convexa y presenta un sistema de poros reticulados (Fig. 87). Cada poro está subdividido externamente por un reticulado fino que da lugar a numerosos poros secundarios, que es difícil que se conserve. Son comunes los poros más erosionados, distinguiéndose como un poro denticulado si aún hay restos del reticulado en su margen, o como poros poligonales cuando el reticulado esté completamente erosionado.

La sección de la valva derecha es circular (Figs. 88-90). El margen entre la capa externa y la interna está poco ondulado en algunos ejemplares, pero es más común que la ondulación sea fuerte o muy fuerte. La mayoría de ejemplares muestran la capa interna vesiculosa. La cresta del ligamento es lameliforme, larga y delgada; su grosor no es siempre constante ya que algunas muestran ondulaciones como en el resto del margen interno de la capa externa, aunque más suaves. Si bien es característico en la especie que el extremo de la cresta sea redondeado, algunos ejemplares conservan aun un truncamiento neto, como la especie de la que derivan. Los dos pilares son pedunculados, el segundo siempre más largo que el primero y normalmente sobrepasando la longitud de la cresta del ligamento; el segundo es más corto que los otros dos repliegues. Los pedúnculos de los dos pilares son finos, aunque también pueden ser irregulares por variaciones en su grosor debido a las ondulaciones, del mismo modo que en la cresta. Ambos terminan internamente en dos cabezas elípticas, aunque en el segundo pilar pueden adquirir formas más alargadas o arriñonadas, que además tienden a inclinarse dorsalmente. Los dos pilares son paralelos o subparalelos entre ellos, separados por un espacio menor que el que hay entre la cresta

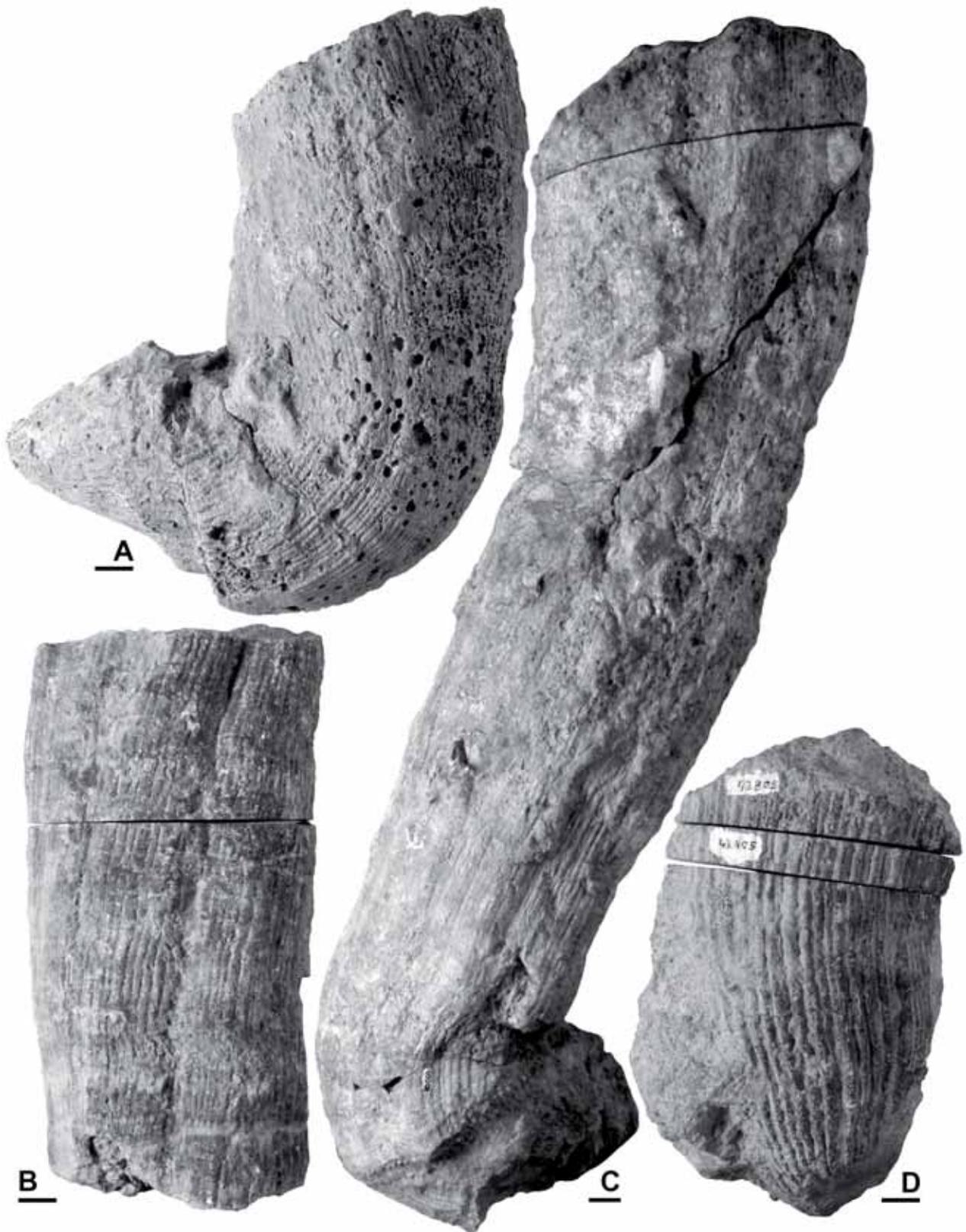


Fig. 85. *Pseudovaccinites giganteus* (d'Hombres-Firmas, 1838). Fotografías de valvas derechas □A. PUAB 45349, Prats de Carreu. □B. PUAB 2979, Espluga de Serra. □C. PUAB 80003, Congost d'Erinyà. □D. PUAB 43805, Espluga de Serra. A y C muestran conchas geniculadas. Barras de escala = 10 mm. Nótese que C está reducido respecto los otros ejemplares.

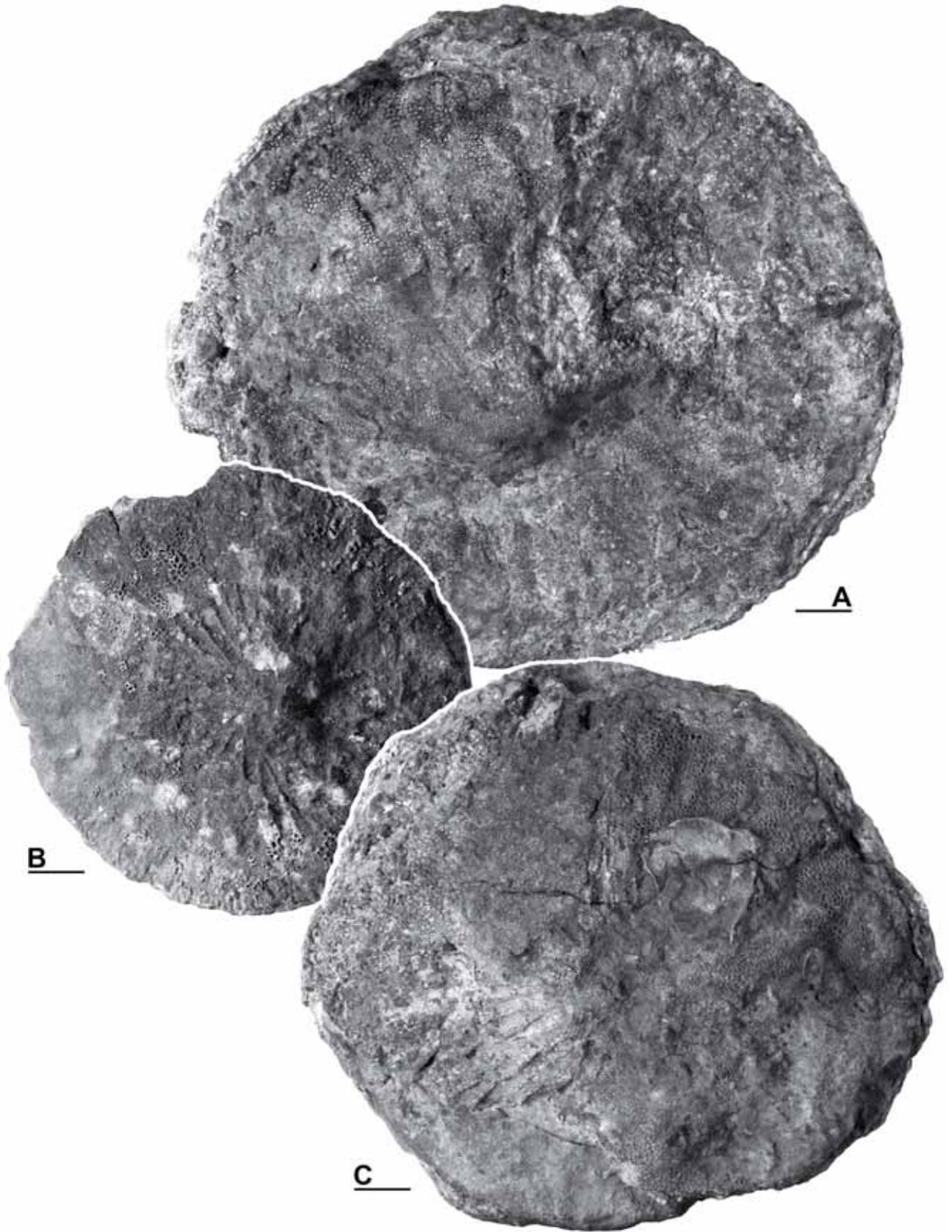


Fig. 86. *Pseudovaccinites giganteus* (d'Hombres-Firmas, 1838). Valvas izquierdas de varios ejemplares. □A. PUAB 60832. □B. PUAB 60715. □C. PUAB 27692. A y C, del Congost d'Erinyà. B, de Collada de Gassó. Barras de escala = 10 mm.

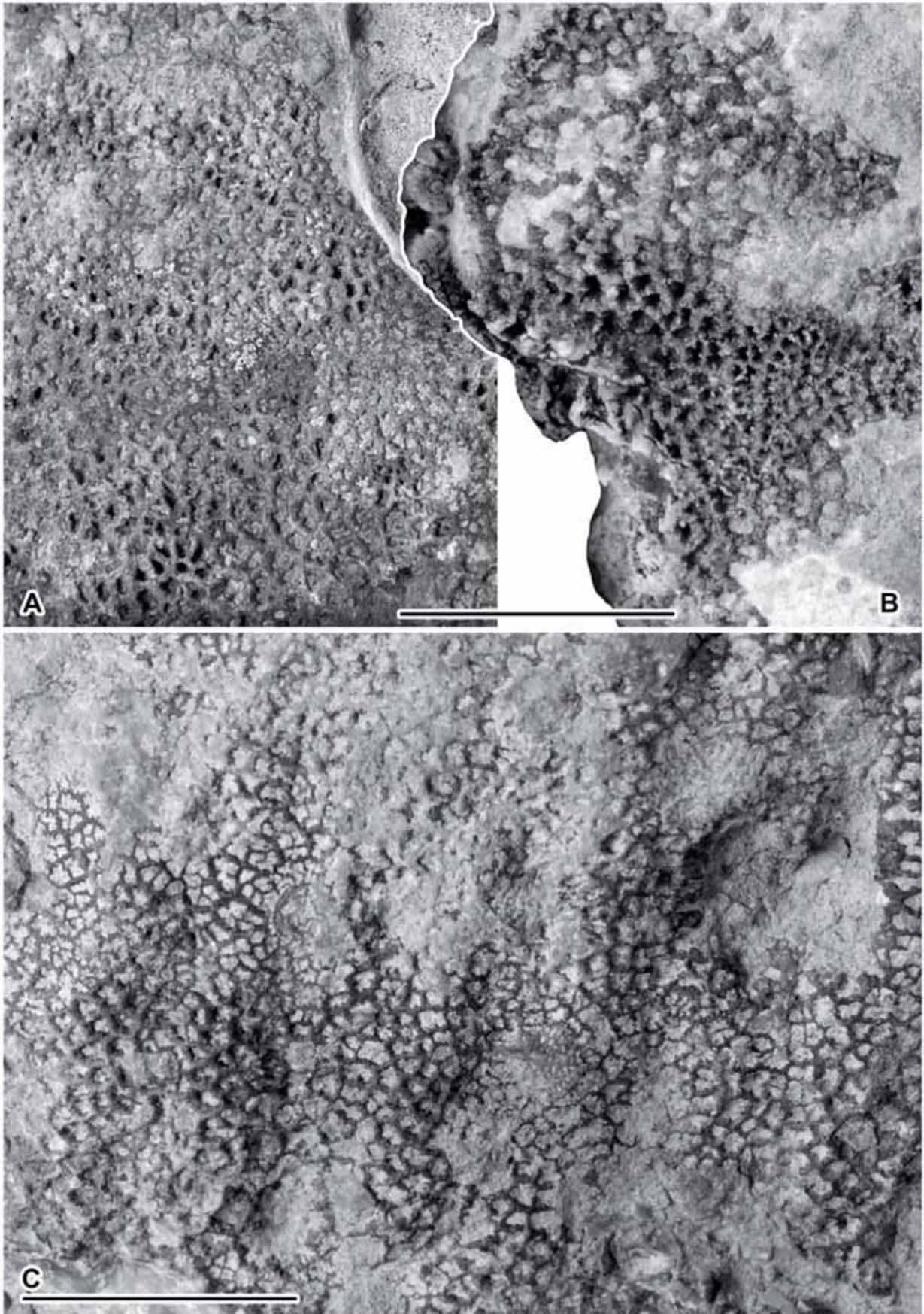


Fig. 87. *Pseudovaccinites giganteus* (d'Hombres-Firmas, 1838). Detalle de los poros de varias valvas izquierdas. □A. PUAB 27692. □B. PUAB 60833. □C. PUAB 60832. A y C corresponden a C y A, respectivamente, en la figura anterior. Barras de escala = 10 mm.

del ligamento y el primer pilar. Algunos ejemplares muestran los pilares muy próximos en su base y con frecuencia fusionados, formando un único surco externamente. En secciones transversales seriadas de la valva derecha de un mismo ejemplar se puede distinguir un desarrollo de los pilares durante el crecimiento. En secciones cercanas al umbo, ambos pilares son muy cortos, rectangulares o bien ligeramente pinzados. En secciones sucesivas los pilares se alargan y se pinzan progresivamente hasta alcanzar la forma pedunculada característica del estadio adulto.

El aparato miocardial se reconoce en pocas secciones transversales de la VD. El mióforo posterior es triangular o alargado radialmente, situado a la altura de la cabeza del primer pilar, aunque puede estar más periférico en algún ejemplar. El diente posterior, más pequeño que el anterior, está situado junto al extremo de la cresta del ligamento. El eje cardinal y la cresta del ligamento forman un ángulo de casi 40° de media. Aunque en un ejemplar se ha medido un ángulo de 20° , valores mayores son más frecuentes, llegando hasta 50° .

Entre los ejemplares cortados, se han usado 40 secciones para el estudio de los parámetros angulares. En 11 de estas secciones no se han medido los ángulos internos, por estar alguno de los repliegues rotos.

El ángulo externo entre la cresta del ligamento y el segundo pilar, LP2, tiene un valor medio de 62° , pero tiene una variabilidad muy alta, con valores desde 28° hasta 90° . Los valores más bajos ocurren cuando los pilares se aproximan mucho entre ellos, o se fusionan, ya que suele ser el segundo pilar el que se desplaza hacia el primero, reduciendo el ángulo. Este ángulo presenta además una tendencia a reducirse con el aumento del diámetro. El ángulo LP1 tiene un valor medio de casi 40° , variando entre 14° y 63° , con un coeficiente de variación elevado de 28,4%. P1P2 tiene un valor medio de $22,6^\circ$ y su variabilidad es más alta aún que la de LP2, del 43,8%, con ángulos que van desde 0° , cuando los dos pilares están fusionados, hasta 38° cuando están más separados. En todos los ejemplares, en menor o mayor medida, el ángulo P1P2 es menor que el LP1 ya que siempre están más próximos los pilares entre ellos que el primer pilar respecto a la cresta del ligamento. LP1 y P1P2 también muestran tendencia a disminuir con el aumento del diámetro (Fig. 91B). La figura 91D representa una relación del ángulo LP1 respecto LP2.

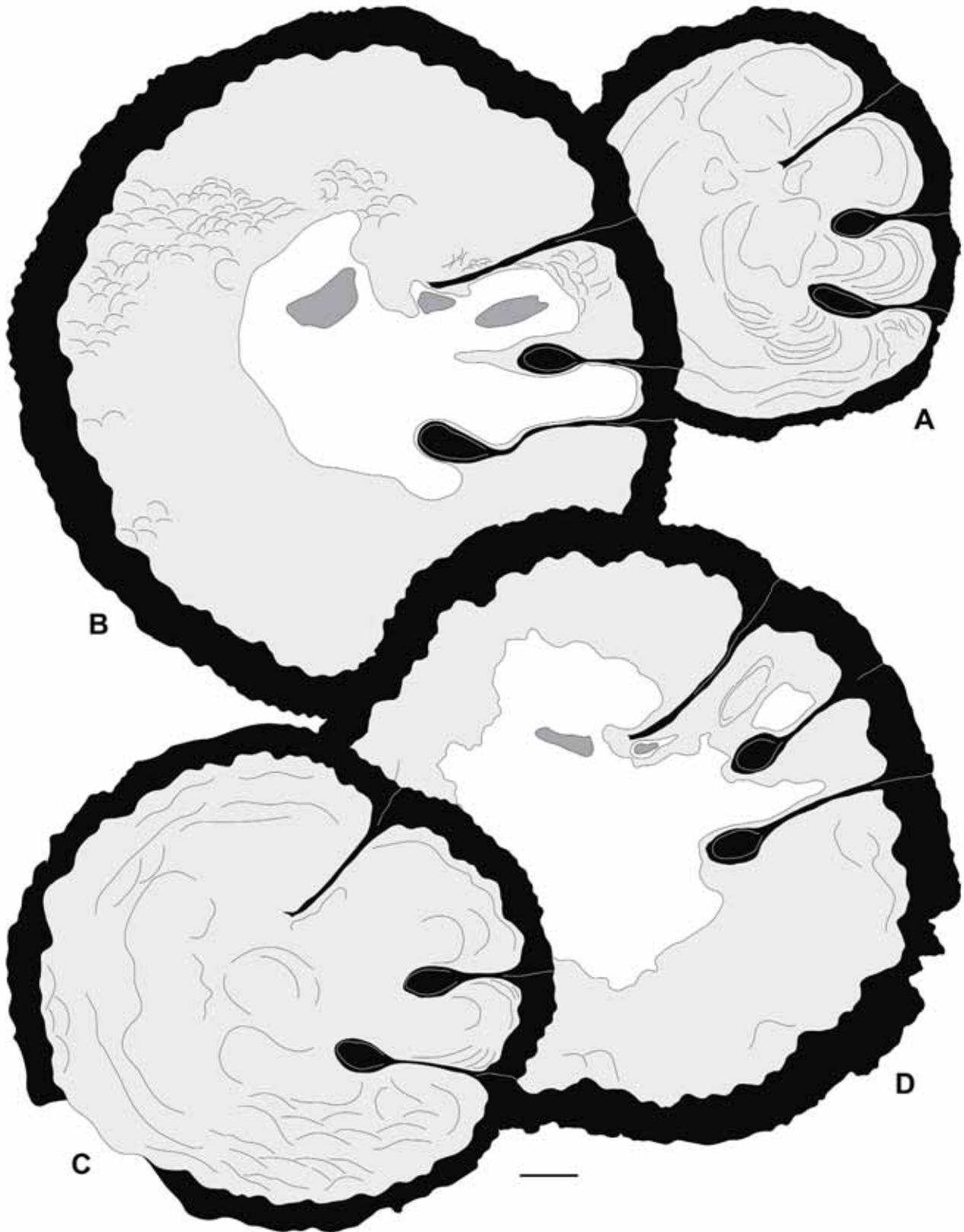


Fig. 88. *Pseudovaccinites giganteus* (d'Hombres-Firmas, 1838). Dibujos interpretativos de secciones transversales de VD cercanas a la comisura de ejemplares con la cresta truncada. □A. PUAB 43804, de Esplug de Serra. □B. PUAB 60834. □C. PUAB 80005. □D. PUAB 60826. B-D, ejemplares del Congost d'Erinyà. Barra de escala = 10 mm.

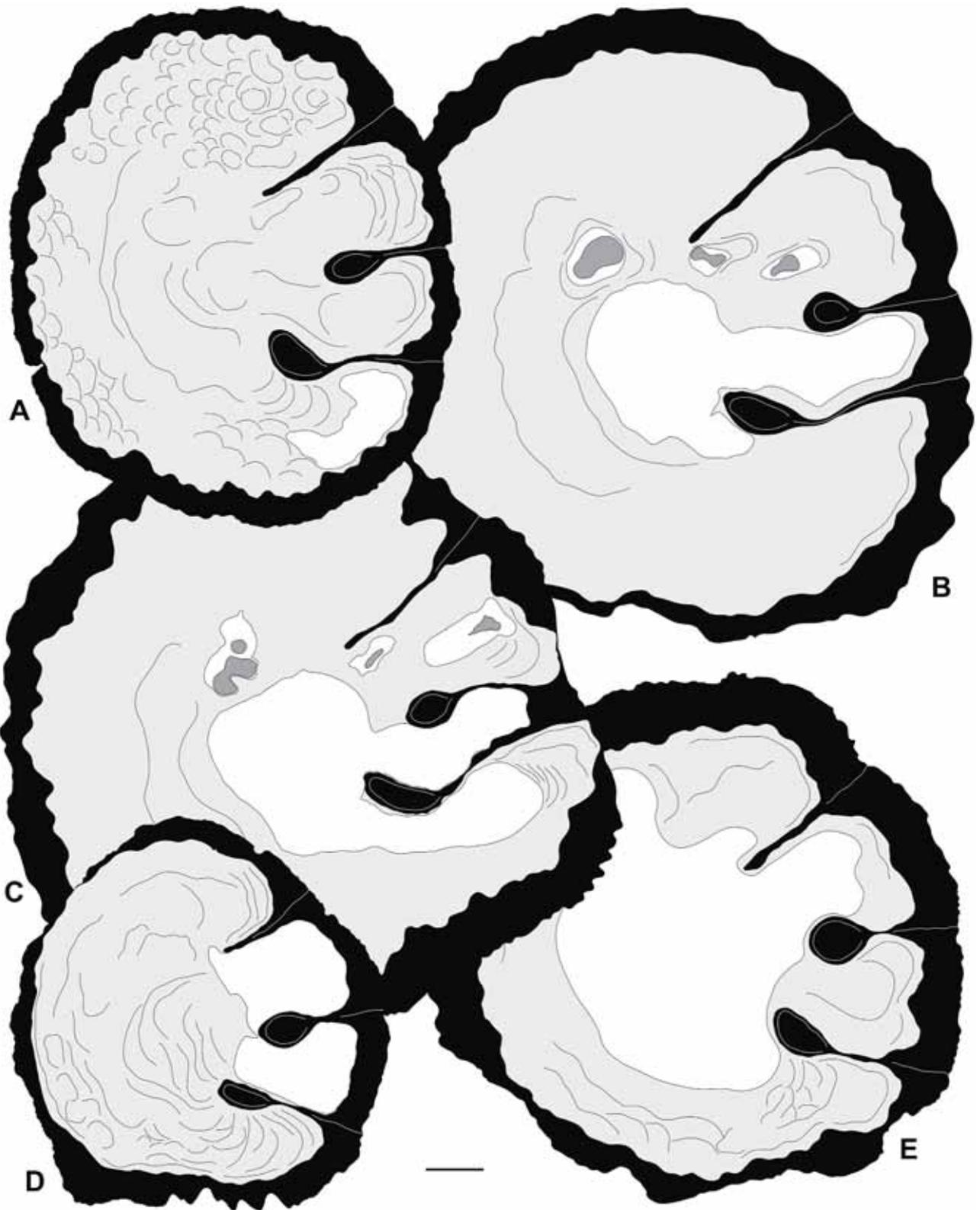


Fig. 89. *Pseudovaccinites giganteus* (d'Hombres-Firmas, 1838). Dibujos interpretativos de secciones transversales de VD cercanas a la comisura de ejemplares con la cresta truncada. □A. PUAB 80096. □B. PUAB 27692. □C. PUAB 80003. □D. PUAB 80313. □E. PUAB 2978. A-C, ejemplares del Congost d'Erinyà. D-E, ejemplares de Espluga de Serra. Barra de escala = 10 mm.

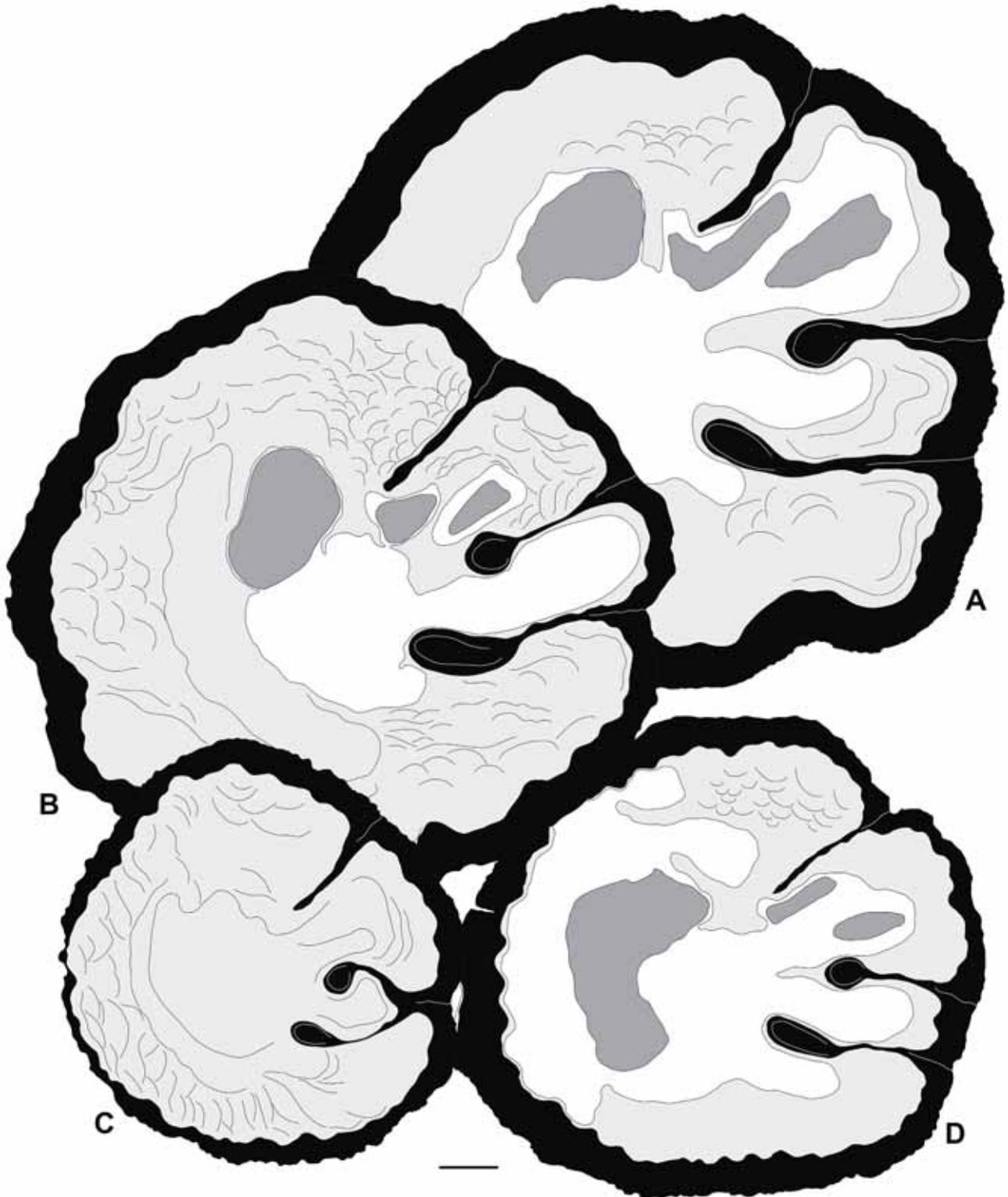


Fig. 90. *Pseudovaccinites giganteus* (d'Hombres-Firmas, 1838). Dibujos interpretativos de secciones transversales de VD cercanas a la comisura de ejemplares con la cresta no truncada, en ejemplares del Valle del Riu de Carreu y Prats de Carreu. □A. PUAB 80536, secció Collada Gassó. □B. PUAB 27669, secció Roca Senyús. □C. PUAB 27541, secció Cal Roi. □D. PUAB 27208, secció Collada Gassó. Barra de escala = 10 mm.

En los ángulos internos, LP2i muestra un valor medio de 102,8°, variando entre 78° y 128°, y con un coeficiente de variación de 13,3%; LP1i mide 58,4° de media y varía entre 38° y 80°, con un coeficiente de variación de 16,3%. P1P2i tiene un valor medio de 44,4°, variando entre 33° y 55°, y un coeficiente de variación de 13,8%. Los tres ángulos tienen tendencias a disminuir con el aumento de diámetro y se muestran menos variables que los externos (Fig. 91C).

Los valores detallados correspondientes a cada ejemplar medido y los valores estadísticos se detallan en el apéndice, tablas B17 y B18 del Anexo B respectivamente.

Discusión.- Aunque la especie fue definida por d'Hombres-Firmas (1838), es Douvillé (1891) quien describe los caracteres generales de la especie que permiten una definición más rigurosa. Douvillé explica que el holotipo ilustrado por d'Hombres-Firmas no se ha podido localizar y se encuentra desaparecido y figura otros dos ejemplares (Fig. 83) de la localidad tipo, Gattigues. El mismo Douvillé (1895), describe la especie en Espluga de Serra, Prepirineo de Lleida (Fig. 84).

Los afloramientos donde se ha reconocido *Pseudovaccinites giganteus* muestran poblaciones que difieren en el extremo de la cresta del ligamento. Mientras que en los afloramientos del Valle del Riu de Carreu y Prats de Carreu los ejemplares muestran siempre la cresta redondeada en su extremo, en los afloramientos de Congost d'Erinyà y Espluga de Serra, en conjunto, presentan un 46,6% de crestas del ligamento truncadas. En Espluga de Serra, en 12 secciones observadas, la mitad tienen la cresta truncada y la otra mitad no. En el Congost d'Erinyà, en 18 secciones observadas, 8 muestran la cresta truncada y 10 redondeada. Este porcentaje, cercano a la mitad, es comparable al nivel D (superior) del afloramiento de Lavéra (Francia) estudiado por Simonpietri (1999), donde también poco más de la mitad de ejemplares muestra la cresta del ligamento no truncada, y los ejemplares son atribuidos a *P. giganteus*, mientras que en tres niveles inferiores, A-C, los porcentajes de crestas truncadas son del 93% y los ejemplares son atribuidos a *P. praegiganteus*. Para Simonpietri, el afloramiento muestra un ejemplo de transición en el tiempo entre las dos especies. Esta característica es de utilidad como herramienta de cronología relativa y permite determinar que los afloramientos del Valle del Riu de Carreu y Prats de Carreu son más modernos que los de Espluga de Serra/Congost d'Erinyà.

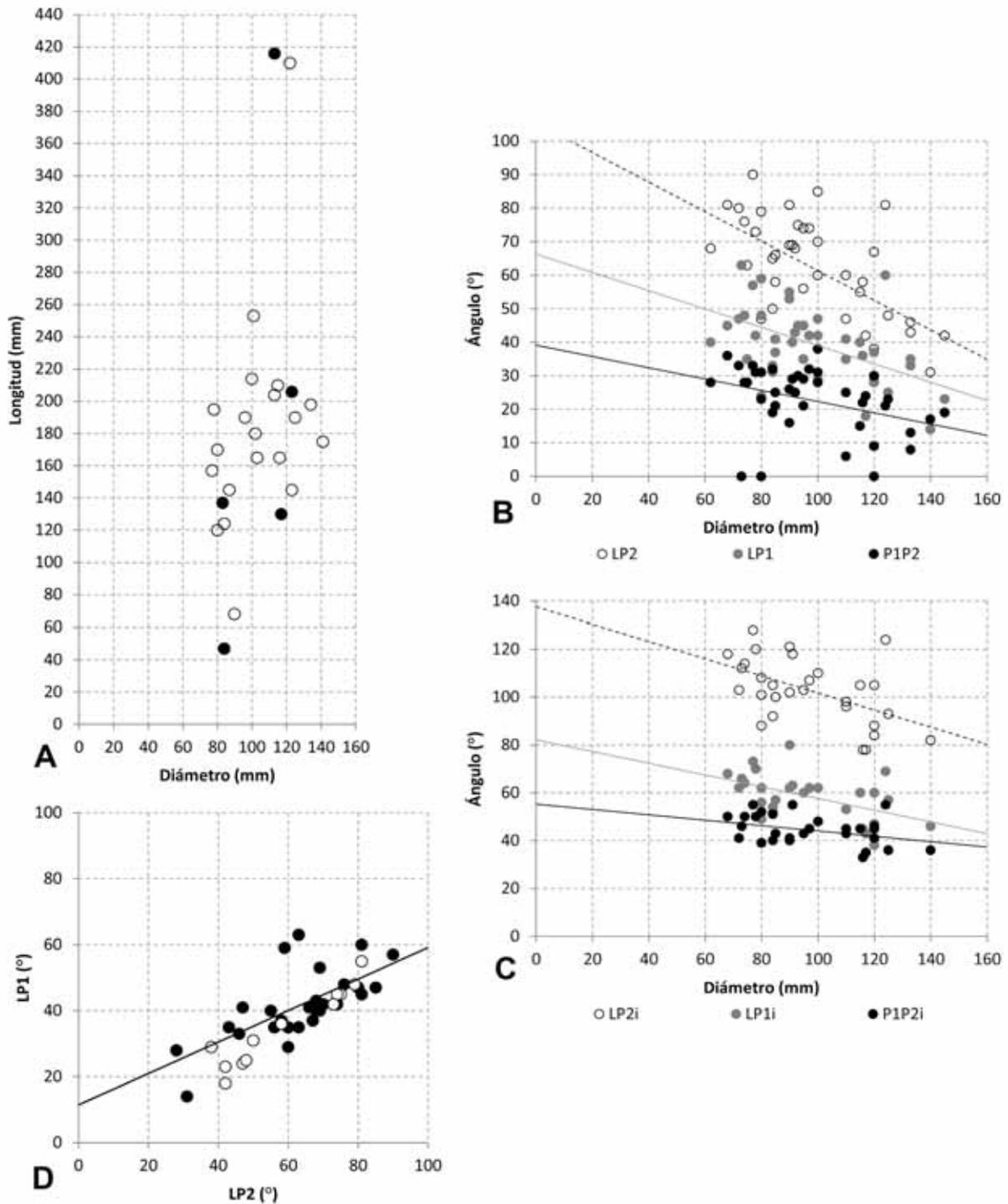


Fig. 91. Diagramas de dispersión mostrando el rango de variación entre los siguientes parámetros de la concha en ejemplares de *Pseudovaccinites giganteus*: □A. Longitud de la VD respecto el diámetro máximo. Se diferencian entre los ejemplares con la valva completa (redonda negra) y los ejemplares con la valva incompleta (redondas blancas). □B. Diámetro de la sección y ángulos externos entre los repliegues; □C. Diámetro de la sección y ángulos internos entre los repliegues. □D. Relación entre los ángulos LP2 y LP1. Se diferencian entre ejemplares con la cresta del ligamento truncada (redondas blancas) y no truncada (redondas negras).

Distribución.- En las localidades estudiadas, *Pseudovaccinites giganteus* se ha identificado en Congost d'Erinyà, Norte de Espluga de Serra y en diferentes afloramientos del Valle del Riu de Carreu y Prats de Carreu. La especie ya había sido identificada en afloramientos estudiados por Douvillé (1891), Pons (1977, 1982) y Vicens et al. (1998). También se conoce en otros afloramientos de España, como en Castrojimeno y Castroserracín (Segovia) (Gil et al., 2009; García-Hidalgo et al., 2012).

En Francia se reconoce en el Coniaciense de la zona pirenaica en el departamento de Aude (Astre, 1954; Bilotte, 1985) y ampliamente en diferentes afloramientos de las regiones del Valle del Rhône y Provence (d'Hombres-Firmas, 1838; Douvillé, 1891; Toucas, 1904; Fabre, 1940; Simonpietri, 1999).

La especie también se encuentra citada en Grecia, en el Turoniense superior-Coniaciense inferior (Steuber, 1999); en otros países de la península balcánica, así como en Hungría e Italia las citas son dudosas ya que se atribuyen a afloramientos del Santoniense y del Campaniense (ver referencias en Steuber, 2002).

Comparación entre los ejemplares de *Pseudovaccinites praegiganteus* y *Pseudovaccinites giganteus* y evolución del grupo.

El grupo o línea de *Pseudovaccinites giganteus* engloba tres formas muy parecidas entre ellas, siendo similares esencialmente por la forma del primer pilar, siempre relativamente alargado y pedunculado (además del segundo pilar que también es pedunculado, pero como en otras líneas de *Pseudovaccinites*). Las mayoría de diferencias entre las dos primeras especies del grupo, *P. praegiganteus* y *P. giganteus*, como ya se han puesto de manifiesto en las descripciones, ya fueron señaladas por Toucas (1904).

La principal característica que distingue ambas especies es el paso (gradual, como se ha visto) de una cresta del ligamento truncada en la primera, a una cresta que pierde el truncamiento, en la segunda. Esta diferencia va acompañada por un aumento del ángulo entre la cresta y el eje cardinal (LD), pasando de valores medios de 30° a valores de 40°, así como también un aumento relativo del contorno de la VD ocupado por los tres repliegues (ángulo LP2). En una representación gráfica de los valores medidos en los ejemplares de las dos especies para los ángulos externos entre los tres repliegues (Fig. 92A-C), se han diferenciado los ejemplares de *P.*

praegiganteus, así como los ejemplares de *P. giganteus* con la cresta aún truncada y los de cresta redondeada. Entre los últimos no se aprecian diferencias; las tendencias de ambos conjuntos son casi idénticas y los valores ocupan los mismos rangos. Comparando estos valores con los de *P. praegiganteus*, la diferencia se nota esencialmente en el ángulo LP2 (Fig. 92A), donde para diámetros equivalentes, los valores de LP2 son menores en *P. praegiganteus* que en *P. giganteus*. En los tres ángulos las tendencias a disminuir con el aumento de diámetro son más suaves en *P. praegiganteus* que en *P. giganteus*. En una relación del ángulo LP1 respecto LP2 (Fig. 92D), los valores de *P. giganteus* muestra una mayor variabilidad que los de *P. praegiganteus*, aunque estando en estos últimos ocupando valores medios dentro de ese rango.

Otras diferencias que pueden apuntarse son las siguientes: (1) aumento del tamaño de la valva derecha, tanto en longitud como en diámetro, en *P. giganteus*; (2)

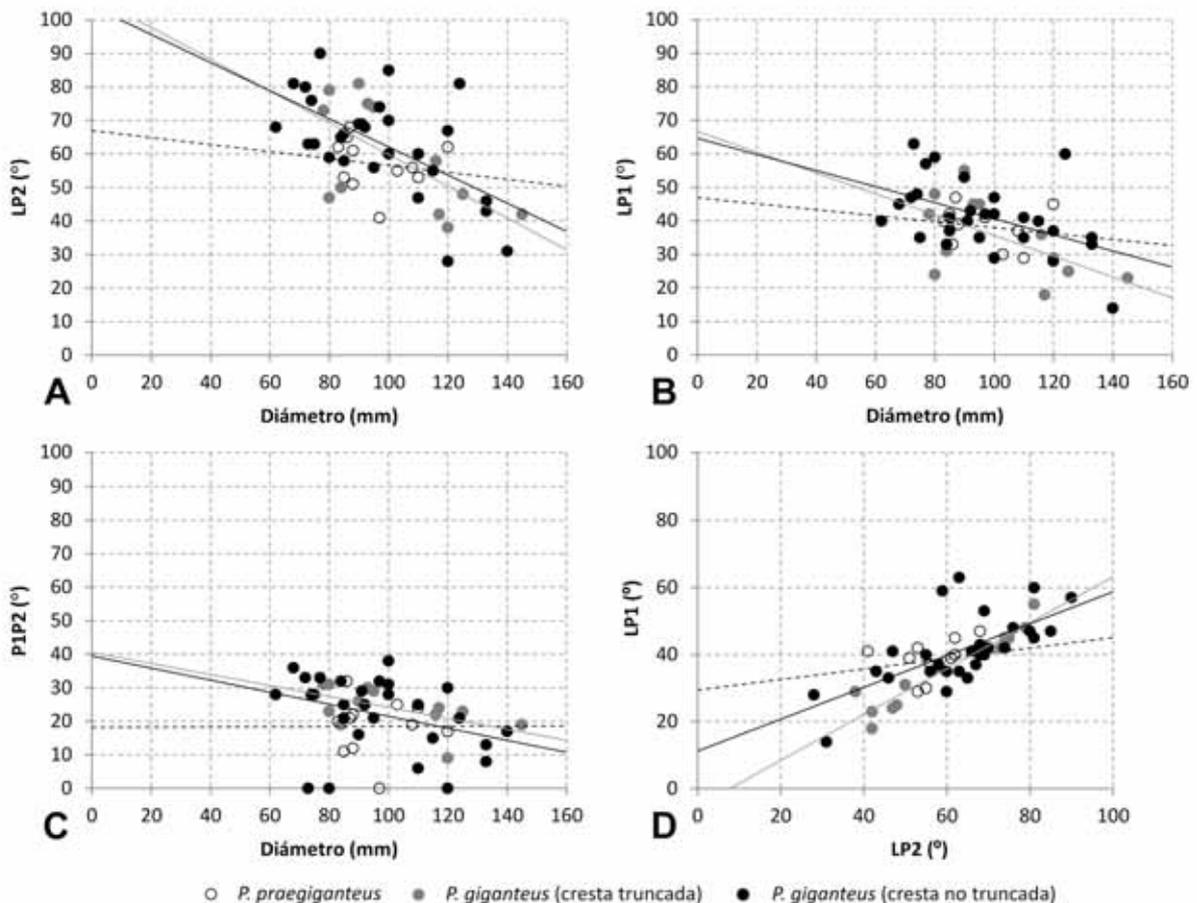


Fig. 92. Diagramas de dispersión comparando los valores de los ángulos externos, y sus tendencias, entre los repliegues de la concha en secciones transversales de la VD de ejemplares de *Pseudovaccinites praegiganteus* y *Pseudovaccinites giganteus* (con cresta truncada o no truncada). □A. Ángulo LP2 respecto el diámetro máximo de la sección. □B. Ángulo LP1 respecto el diámetro máximo de la sección. □C. Ángulo P1P2 respecto el diámetro máximo de la sección. □D. Ángulo LP1 respecto el ángulo LP2.

capa interna predominantemente tabulada en *P. praegiganteus* y vesiculosa en *P. giganteus*; (3) aumento de la ondulación del margen interno de la capa externa, afectando también a los repliegues internos, de *P. praegiganteus* a *P. giganteus*.

La tercera y última forma del grupo, *Pseudovaccinites giganteus major* (Toucas), también está bien representada en otros afloramientos de la zona correspondientes al Coniaciense superior (Vicens et al., 1998) y Santoniense (Pons, 1977, 1982; Vicens et al., 1998; Lucena, 2010, 2014). Originalmente descrita como una variedad de *P. giganteus* por Toucas (1904), debe tratarse como una subespecie al ser creada antes de 1961, de acuerdo al código internacional de nomenclatura zoológica (artículo 45). Vicens et al. (1998) y Lucena (2014) consideran que las diferencias no son suficientes para separarlas en dos especies. Estas diferencias entre *P. giganteus* y *P. giganteus major* continúan en la misma línea que entre las especies anteriores: aumento de las dimensiones de la VD, mayor ondulación en el margen interno de la capa externa, extensión de los tres repliegues, incremento del ángulo LD (40°-55°) y del espacio ocupado por los tres repliegues, llegando a ser de hasta 1/4 del contorno de la VD.

***Pseudovaccinites rousseli* (Douvillé, 1894)**

(Figs. 93, 94)

- * 1894 *Hippurites rousseli*; Douvillé, p. 117, pl. 19, fig. 1; pl. 20, figs. 1, 1a, 2, 3.
- 1897 *Hippurites rousseli* Douvillé; Douvillé, p. 206, pl. 34, fig. 6.
- 1904 *Vaccinites rousseli* Douvillé; Toucas, p. 78, text-figs. 100, 118-120; pl. 10, figs. 1, 1a, 2.
- 1910 *Hippurites (Vaccinites) rousseli* var. *batnensis*; Douvillé, p. 43, text-figs. 46-50 ; pl. 2, fig. 5.
- 1932 *Hippurites (Vaccinites) rousseli* Douvillé; Kühn, p. 65.
- 1981 *Vaccinites rousseli* (Douvillé); Sánchez, p. 54.
- v 1989 *Vaccinites rousseli* (Douvillé); Pascual et al., p. 218, text-fig. 3.
- v 1992 *Vaccinites rousseli* (Douv.); Pons & Sirna, p. 344.
- 1998a *Vaccinites rousseli* (Douvillé); Chikhi-Aouimeur, p. 86, text-figs. 28, 57; pl. 18, figs. a-c.
- 1999 *Vaccinites rousseli* (Douvillé); Simonpietri, p. 80, pl. 20, figs. 1-6 [copia de Douvillé, 1894 y Toucas, 1904]; pl. 21, figs, 1-6.
- 2002 *Vaccinites rousseli* (Douvillé); Steuber [con sinonimia completa].

Tipo.- El holotipo es el ejemplar R.576 (Fig. 93) de la colección de la EMP, figurado por Douvillé (1894, pl. 20, figs. 1, 1a); del Turoniense de La Pourteille, norte de

Bugarach, Corbières (Aude, Francia). Douvillé (1894) también figura otros ejemplares del Turoniense de Saint-Cirq (Dordogne) (EMP R.654, pl. 19, fig. 1; EMP R.530, pl. 20, figs. 2, 3).

Diagnosis.- *Pseudovaccinites* con cresta del ligamento triangular y truncada; pilares con pinzamiento ausente o muy leve; segundo pilar más largo que la cresta y con tendencia a curvarse hacia ella. Cresta y pilares equidistantes, ocupando 1/4 del contorno de la VD. Ángulo LD de alrededor de 45°.

Material.- Dos ejemplares incluidos en un mismo fragmento de roca, PUAB 36300, del primer nivel con rudistas de la Sierra del Montsec, en la base de la Subunidad 2 de las Calizas de la Cova (Anexo A, tabla A9).

Descripción.- Los dos ejemplares corresponden a dos valvas derechas incompletas y cortas, cubiertas por matriz, que alcanzan un diámetro de 73 y 64 mm cada una. Se han estudiado a partir de una sección en la muestra que corta las 2 valvas, una de forma bastante transversal (Fig. 94, ejemplar superior), la otra oblicuamente (Fig. 94, ejemplar inferior). La valva izquierda no se conserva.

La capa externa de la concha es muy ancha y tiene un margen interno liso. La cresta del ligamento es triangular y con la base muy ancha. El extremo es netamente truncado en las dos secciones. Los dos pilares son rectangulares, con lados paralelos; el primero es el más corto y el segundo más largo que la cresta del ligamento. En un ejemplar el segundo pilar está ligeramente curvado en dirección dorsal con una leve tendencia a inclinarse hacia la cresta. Los tres repliegues son más o menos equidistantes entre ellos, ocupando alrededor de 1/4 del contorno externo. Los ángulos externos, medidos solamente en el ejemplar cortado más transversal, son de 91° para LP2, 46° para LP1 y de 45° en P1P2. El aparato miocardinal no se distingue en ninguna de las dos secciones.

Discusión.- Las características internas observadas en las dos secciones son las mismas que tanto Douvillé (1894) como Toucas (1904) describen y figuran. El ángulo entre la cresta del ligamento y el eje cardinal no se ha podido medir, pero tiene unos 45° de media según Toucas, y varía entre 40° y 50°. Los poros de la valva superior

tampoco se han observado en estos ejemplares, pero son claramente reticulados en el holotipo (Fig. 1D-E).

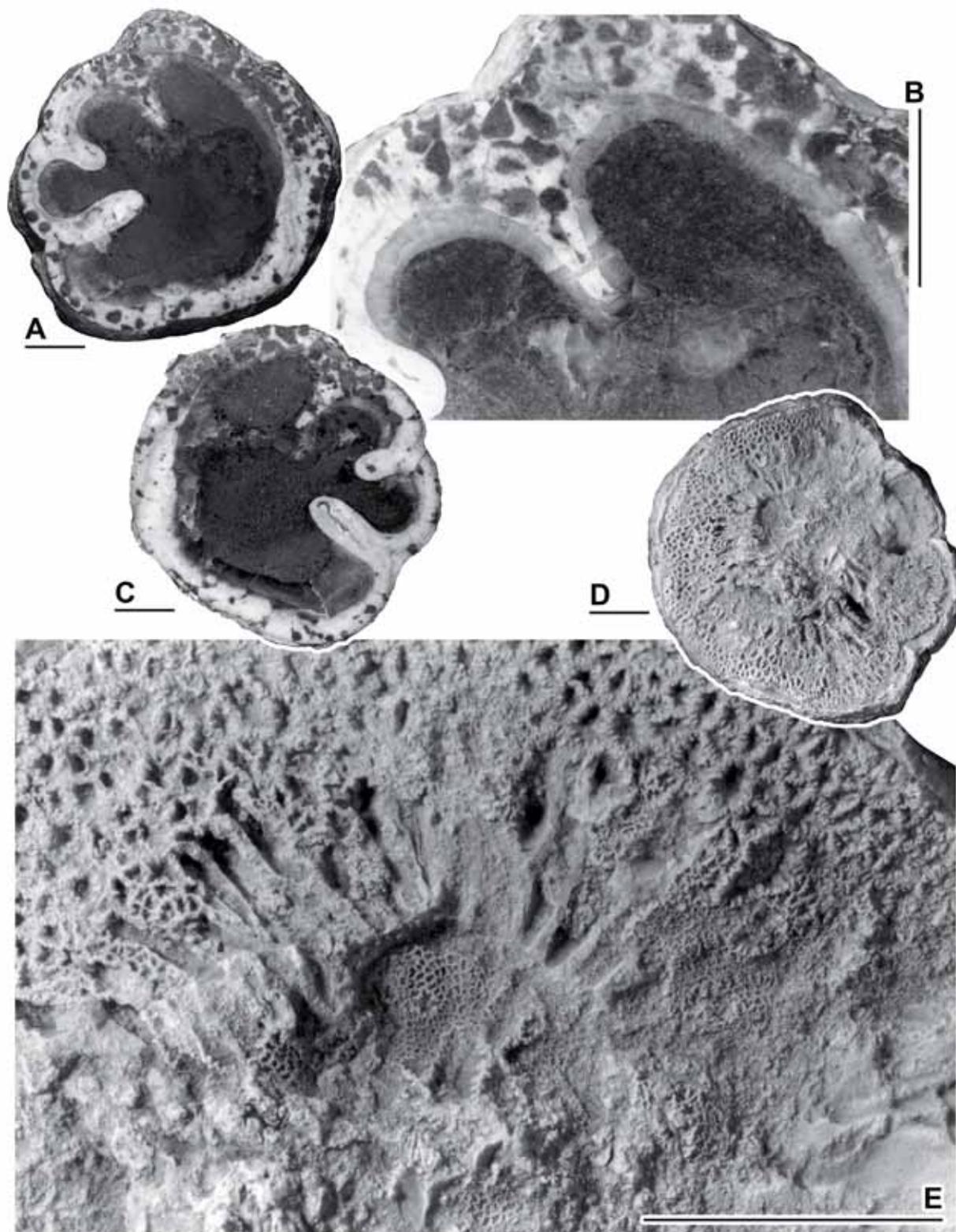


Fig. 93. *Pseudovaccinites rousseli* (Douvillé, 1894), EMP R.576. Fotografías nuevas del holotipo, figurado por Douvillé (1894). □A. Sección transversal de la VD, que en la figura original (pl. 20, fig. 1) aparece volteada. □B. Detalle de la cresta del ligamento mostrando el truncamiento en el extremo. □C. Vista adapical de la sección opuesta. □D. Vista superior de la VI, figurada originalmente en pl. 20, fig. 1a. □E. Detalle de la superficie de la VI mostrando los poros reticulados. Barras de escala = 10 mm.

La especie se considera como la base del grupo de *Pseudovaccinites moulinsi*. Douvillé (1895) fue el primero en reunir bajo el nombre de ‘grupo de *Hippurites moulinsi*’ tres especies con poros reticulados y cresta triangular: *P. rousseli*, *P. praemoulinsi* y *P. moulinsi*. Posteriormente Toucas (1904) redefinió el grupo; puso en sinonimia *P. praemoulinsi* con *P. moulinsi*, describió una nueva especie, *P. beaussetensis* e incluyó en el grupo otra especie, *P. loftusi*; la línea filética definida por Toucas como ‘grupo de *Vaccinites moulinsi*’, quedando constituida de la siguiente forma:

<i>Vaccinites rousseli</i> (Douvillé)	Turoniense superior
<i>Vaccinites moulinsi</i> (d'Hombres-Firmas)	Coniaciense
<i>Vaccinites beaussetensis</i> Toucas	Santoniense
<i>Vaccinites loftusi</i> (Woodward)	Campaniense

Vicens (1992b) y posteriormente Simonpietri (1999) consideran que *P. loftusi* no forma parte de la línea de *P. moulinsi*.

Por otro lado, algunos ejemplares estudiados, principalmente del afloramiento del Congost d'Erinyà, que se han atribuido a *Pseudovaccinites marticensis* muestran secciones que en algunos aspectos pueden parecerse a *P. rousseli*. Los pilares tienen forma semejante. El primero es corto y robusto; el segundo tiene los lados paralelos o es ligeramente pinzado en la base, con tendencia a curvarse en dirección dorsal. Aun así, la separación de los tres repliegues es menor a la que muestra *P. rousseli*. En algunos ejemplares la cresta del ligamento también es ancha, aunque más lameliforme.

Como se indica en la discusión de *P. petrocoriensis*, existe una problemática al considerar esa especie (con cresta no truncada) como la basal en el grupo de *P. galloprovincialis*, ya que se sitúa como su sucesora a *P. marticensis* (con cresta truncada). Dadas las similitudes entre algunos ejemplares de *P. marticensis*, posiblemente más primitivos, con *P. rousseli*, me inclino a pensar que podría ser que la línea de *P. galloprovincialis* derive, del mismo modo que la línea de *P. moulinsi*, de una misma especie: *P. rousseli*.

Distribución.- La especie se reconoce en la Sierra del Montsec. La especie ya había sido citada en esa localidad por Pascual et al. (1989) y Pons & Sirna (1992) en base a los ejemplares aquí descritos, atribuyéndola al Turoniense. En el afloramiento de

Montanissell se han observado diversas secciones naturales de ejemplares en la roca, que no se han podido extraer, y que podrían bien corresponder a la especie.

Es una especie descrita en diversos afloramientos del Turoniense superior de Francia, en los departamentos de Ariège, Aude, Charente, Bouches-du-Rhône, Dordogne, Haute-Savoie y Vaucluse (Douville, 1891; Toucas, 1904, 1907; Astre, 1954; Bilotte, 1985). En Argelia Douville (1910) la reconoce en la región de Batna, como variedad *batnensis*, en un nivel que considera correspondiente a la base del Santoniense. Chikhi-Aouimeur (1998a) reconoce la especie en el Turoniense superior de esa misma región, así como en Tébessa, y considera que la variedad es realmente sinónima de la especie, estando además el Santoniense de esa región desprovisto de fauna de rudistas. También se cita en el Turoniense medio-superior de Bosnia Herzegovina, Turoniense superior de Bulgaria, Egipto y Serbia.

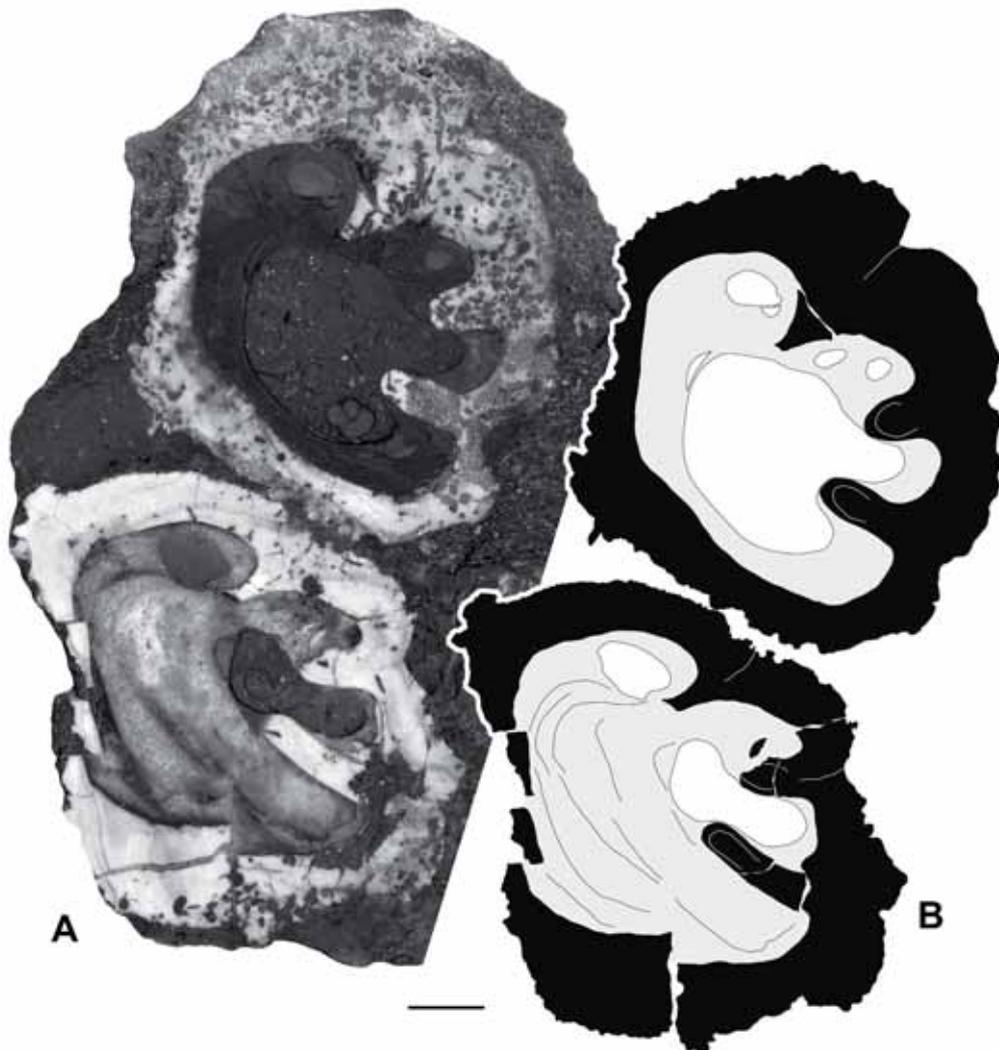


Fig. 94. *Pseudovaccinites rousseli* (Douville, 1894), PUAB 36300, de la Sierra del Montsec. □A. Sección transversal de dos VD incluidas en matriz. La capa externa de las conchas está localmente muy bioerosionada. □B. Dibujo interpretativo. Barra de escala = 10 mm.

***Pseudovaccinites marticensis* (Douvillé, 1891)**

(Figs. 95-102)

- * 1891 *Hippurites corbaricus* var. *marticensis*; Douvillé, p. 10, pl. 2, fig. 4.
- 1904 *Vaccinites marticensis* (Douvillé); Toucas, p. 73, text-figs. 111, 112; pl. 8, fig. 4.
- 1932 *Hippurites* (*Vaccinites*) *marticensis* Toucas; Kühn, p. 55.
- 1937 *Vaccinites marticensis* Douvillé; Sénesse, p. 109, pl. 1, fig. 10.
- 1957 *Hippurites* (*Vaccinites*) *marticensis* Douvillé; Pašić, p. 128, pl. 34, fig. 4.
- 1981 *Vaccinites marticensis* (Douvillé); Sánchez, p. 50.
- v 1982 *Vaccinites marticensis* (Douvillé); Pons, p. 1029.
- v 1987 *Vaccinites marticensis* (Douvillé); Pascual, p. 50, figs. 22-24.
- 2002 *Vaccinites marticensis* (Douvillé); Steuber.
- v 2011 *Vaccinites marticensis* (Douvillé); Pons et al., p. 9.

Tipo.- Son sintipos los ejemplares MNHN.F.J07178 y MNHN.F.J07179 de la colección Toucas, figurados por Toucas (1904) en la fig. 111, pág. 74, y la pl. 8, fig. 4, respectivamente (reproducidos aquí en la Fig. 95A y 95C), y ubicados en el MNHN de Paris; del Coniaciense de Val d'Aren, Le Beausset (Var, Francia). El figurado originalmente como *Hippurites corbaricus* var. *marticensis* por Douvillé (1891, pl. 2, fig. 4) corresponde al ejemplar R.507 de la colección EMP, de la misma localidad. En la figura 95D se reproduce la fotografía original de Douvillé, una vista externa del ejemplar; en la figura 95E-F se muestra una fotografía nueva de la sección transversal de ese ejemplar y un detalle de la cresta del ligamento, respectivamente.

Diagnosis.- *Pseudovaccinites* con cresta del ligamento lameliforme de extremo truncado. Primer pilar corto; segundo pilar alargado, de lados paralelos o variablemente pinzado. Espacio ocupado por los tres repliegues de la concha variable, alrededor de 1/6 del contorno de media. Ángulo LD alrededor de 25°. Costillas redondeadas en la superficie de la VD. Poros de la VI con reticulado sencillo, subdivididos en 3 a 5 poros secundarios.

Material.- El material estudiado comprende alrededor de 255 ejemplares correspondientes a 240 registros de la colección PUAB (13 registros tienen 2 o 3 ejemplares unidos), de los afloramientos del Congost d'Erinyà, Coll del Jovell (Abella de la Conca), Valle del Riu de Carreu (secció Collada Gassó) y Prats de Carreu (secciones Roca Senyús y Cal Roi), siendo de la última sección de donde proviene el 78% de ejemplares) (Anexo A, tablas A2, A5, A6 y A7).

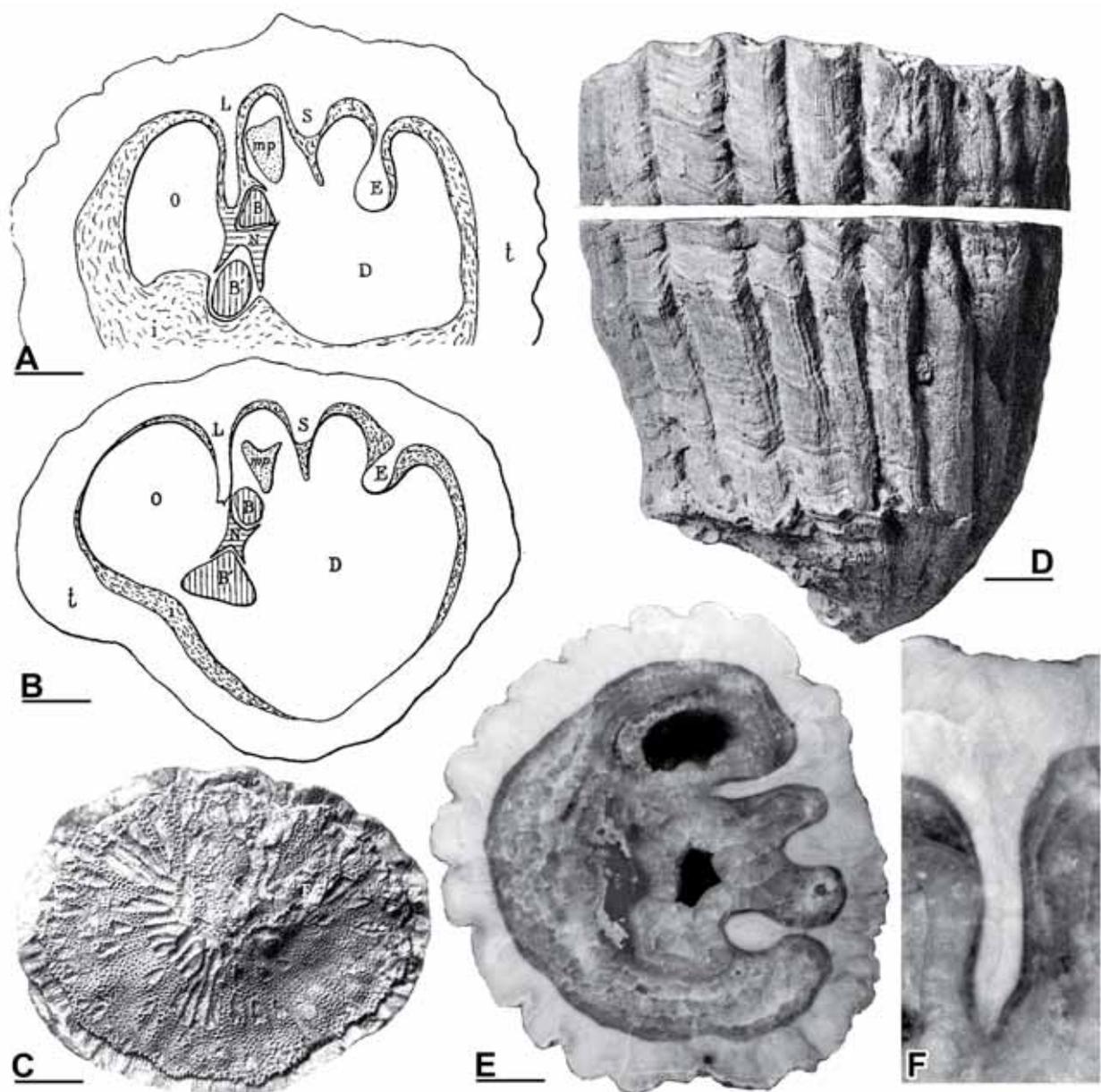


Fig. 95. *Pseudovaccinites marticensis* (Douvillé, 1891), del Coniaciense de Val d'Aren, Le Beausset (Var, Francia). □A. MNHN.F.J07178, ejemplar sintipo de la especie. □B. MNHN.F.J09098, topotipo. □C. MNHN.F.J07179, sintipo. A-C, figurados por Toucas (1904) en las figuras 111 y 112 de la página 74 y en figura 4 de la pl. 8, respectivamente. □D-F. Ejemplar EMP R.507, de la colección de l'École des Mines de Paris. □D. Reproducción de la fotografía original de Douvillé (1891, pl. 2, fig. 4), figurada bajo el nombre de *Hippurites corbaricus* var. *marticensis*. □E. Fotografía reciente de la sección transversal de la valva derecha. □F. Detalle de la cresta del ligamento. Se distingue el pequeño truncamiento en el extremo de la cresta. Barras de escala = 10 mm.

Descripción.- Se han reconocido dos morfotipos, difiriendo en el tamaño de las conchas adultas y el grosor de la capa externa y siendo el resto de caracteres iguales, dependiendo del afloramiento del que provienen. En los afloramientos de Prats de Carreu (secciones de Roca Senyús y Cal Roi) los ejemplares muestran valvas derechas cilíndricas y estrechas (Fig. 96). El ejemplar con la VD más larga, PUAB 45272, tiene una longitud completa de 210 mm y un diámetro de 57 mm. En los otros

afloramientos los ejemplares suelen mostrar generalmente valvas derechas más cónicas y cortas, con un diámetro mayor y un mayor grosor en la capa externa. El ejemplar con la VD más ancha, PUAB 60837, del Congost d'Erinyà, tiene un diámetro que alcanza 106 mm, con una longitud incompleta de la valva de 80 mm. En la figura 101A se muestra un gráfico de longitud respecto al diámetro. Los ejemplares con un diámetro menor a 70 mm corresponden mayoritariamente a los afloramientos de Prats de Carreu, mientras que los de diámetro mayor corresponden a los otros afloramientos. Estos últimos, a la vez, presentan longitudes menores a 100 mm, excepto PUAB 27718, de Cal Perdiu, que llega a 160 mm de largo, pero con un diámetro también grande, de 98 mm. Los datos referentes al diámetro y longitud, ordenados por localidad, se pueden consultar en la tabla B19 del Anexo B.

La superficie de la VD presenta costillas redondeadas y gruesas, de 3 a 5 en cada centímetro, separadas por surcos finos (Fig. 96). Las láminas de crecimiento, perpendiculares a las costillas, suelen ser visibles en la superficie de numerosos ejemplares. En el lado posterior se distinguen bien marcados los repliegues de la capa externa por tres surcos longitudinales profundos.

Muchos ejemplares conservan en buen estado la valva izquierda mostrando la capa porosa que cubre los canales radiales (Fig. 97). Es ligeramente convexa o plana, a veces algo más elevada en el centro, y presenta un sistema de poros reticulados (Fig. 98). El reticulado subdivide la abertura exterior de cada poro principal, dando lugar a 3, 4 o 5 poros secundarios más pequeños y redondeados (Fig. 99D). Dependiendo del grado de abrasión, de menor a mayor, los poros pueden parecer denticulados (la denticulación corresponde a los restos del reticulado en el margen del poro principal) (Fig. 98A-C), o de contorno poligonal, cuando el reticulado está completamente erosionado (Fig. 98E). En este extremo, se puede distinguir la forma interna de embudo del poro, más estrecho hacia el interior.

Se han cortado numerosos ejemplares para el estudio de las características internas a partir de las secciones transversales de la VD (Figs. 99, 100). Internamente, el margen entre las dos capas está ondulado ligeramente. En el lado posterior se encuentran los tres repliegues de la concha, siendo el correspondiente a la cresta del ligamento el más largo. La cresta es lameliforme y de grosor variable, con el extremo netamente truncado. El primer pilar es corto, con lados paralelos y forma cuadrada a

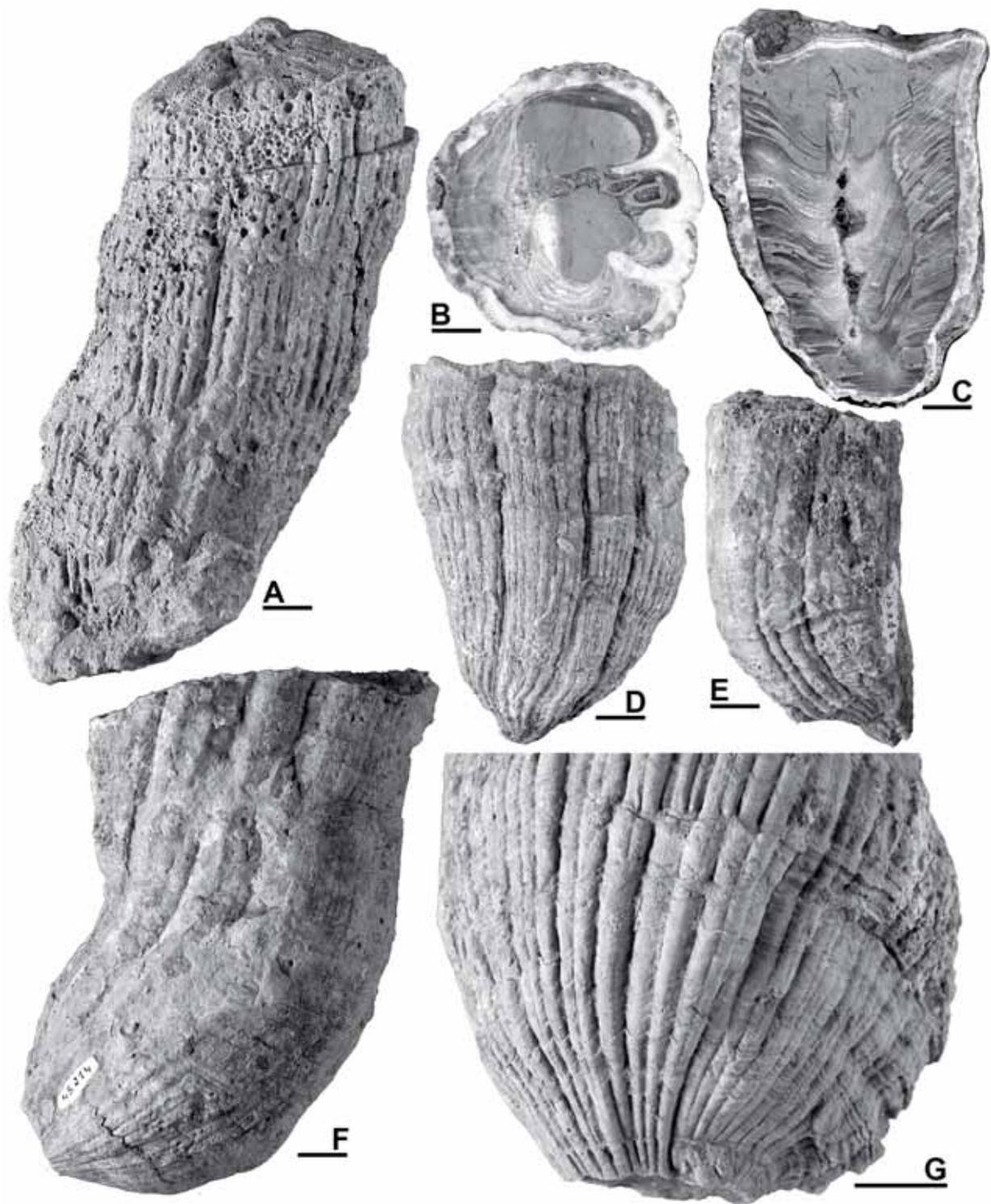


Fig. 96. *Pseudovaccinites marticensis* (Douvill , 1891), de Prats de Carreu. □A. PUAB 27545, vista externa de un ejemplar con las dos valvas. □B. PUAB 80370, secci3n transversal de la VD cercana a la comisura mostrando el aparato miocardinal. □C. PUAB 45285, secci3n longitudinal, con una orientaci3n dorso-ventral, cortando las dos valvas. Se distingue la secci3n del diente anterior encajada en la foseta y las t bulas de la VD. □D. PUAB 45238, vista postero-dorsal de la VD. Se distinguen en la superficie, bien marcados, los tres surcos longitudinales correspondientes a los repliegues de la concha. □E. PUAB 45317, valva derecha incompleta. □F-G. PUAB 45214, VD incompleta y detalle de la base de la valva mostrando las costillas, respectivamente. Barras de escala = 10 mm.

rectangular, o más ancho en la base, con forma triangular. El segundo pilar es largo, pero sin alcanzar la longitud de la cresta del ligamento, y tiene forma variable. En algunos ejemplares el pilar tiene lados paralelos, en ocasiones con tendencia a curvarse dorsalmente; en otros, el pilar muestra un pinzamiento hacia la base, también variable, desde ligero hasta muy marcado, casi dando lugar a un pilar pedunculado.

El aparato miocardinal se reconoce en una parte importante de los ejemplares cortados transversalmente cerca de la comisura de la VD, ya que muchos conservan las dos valvas articuladas (Figs. 96B, 99, 100). La mayoría de secciones cortan dientes y mióforo posterior; el mióforo anterior es muy corto y no se distingue. Los dientes tienen una sección de forma irregular y son alargados; el anterior es de mayor tamaño que el posterior. El diente posterior se sitúa siempre bajo la terminación de la cresta

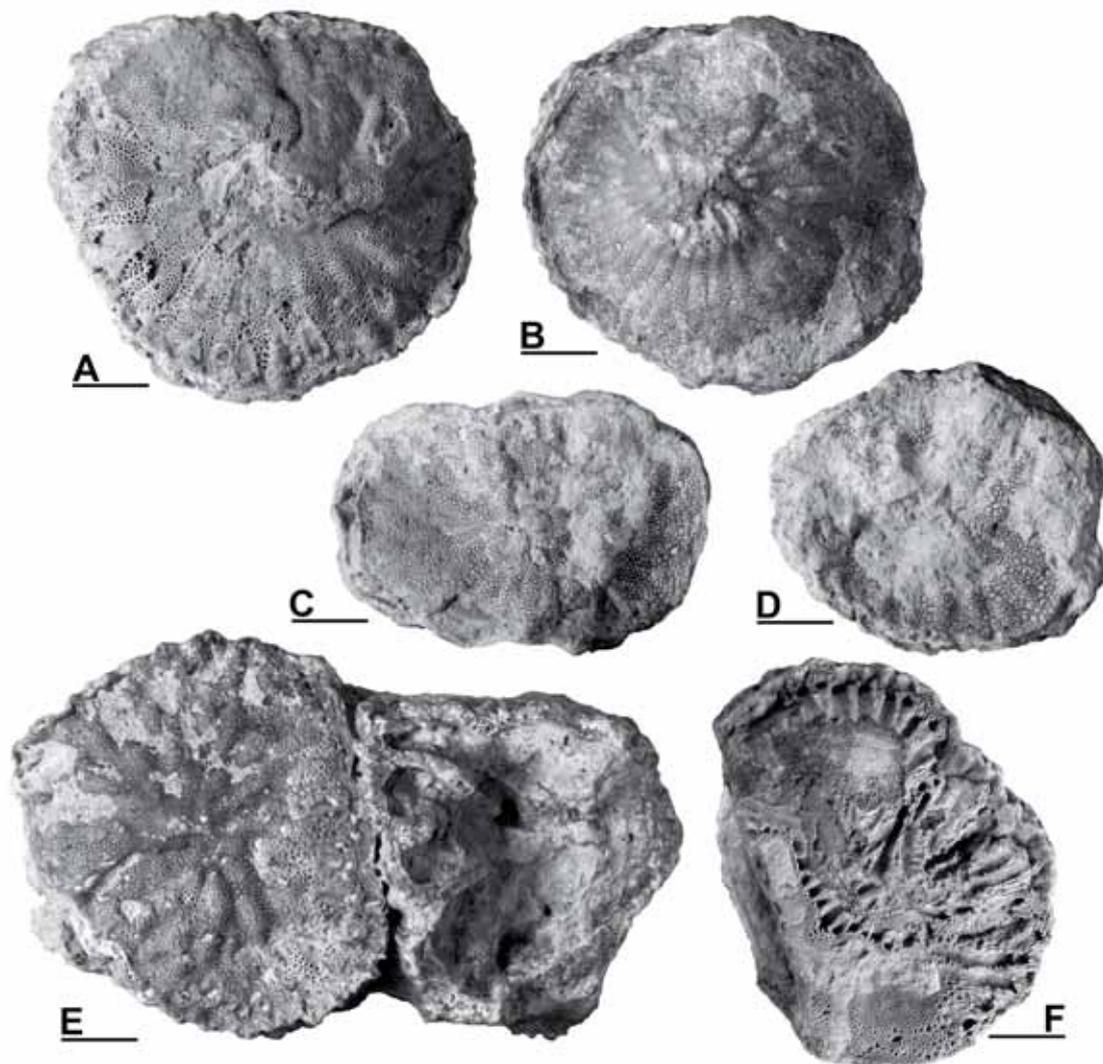


Fig. 97. *Pseudovaccinites marticensis* (Douvillé, 1891). Valvas izquierdas de varios ejemplares de Prats de Carreu. □A. PUAB 27545. □B. PUAB 27551. □C. PUAB 45310. □D. PUAB 45331. □E. PUAB 80612. □F. PUAB 45292. Barras de escala = 10 mm.

del ligamento. El mióforo posterior es también alargado en sección, a veces con el margen externo mellado, y normalmente está alineado con el eje cardinal. Entre el aparato miocardinal y el margen dorsal de la valva, se desarrolla una amplia cavidad.

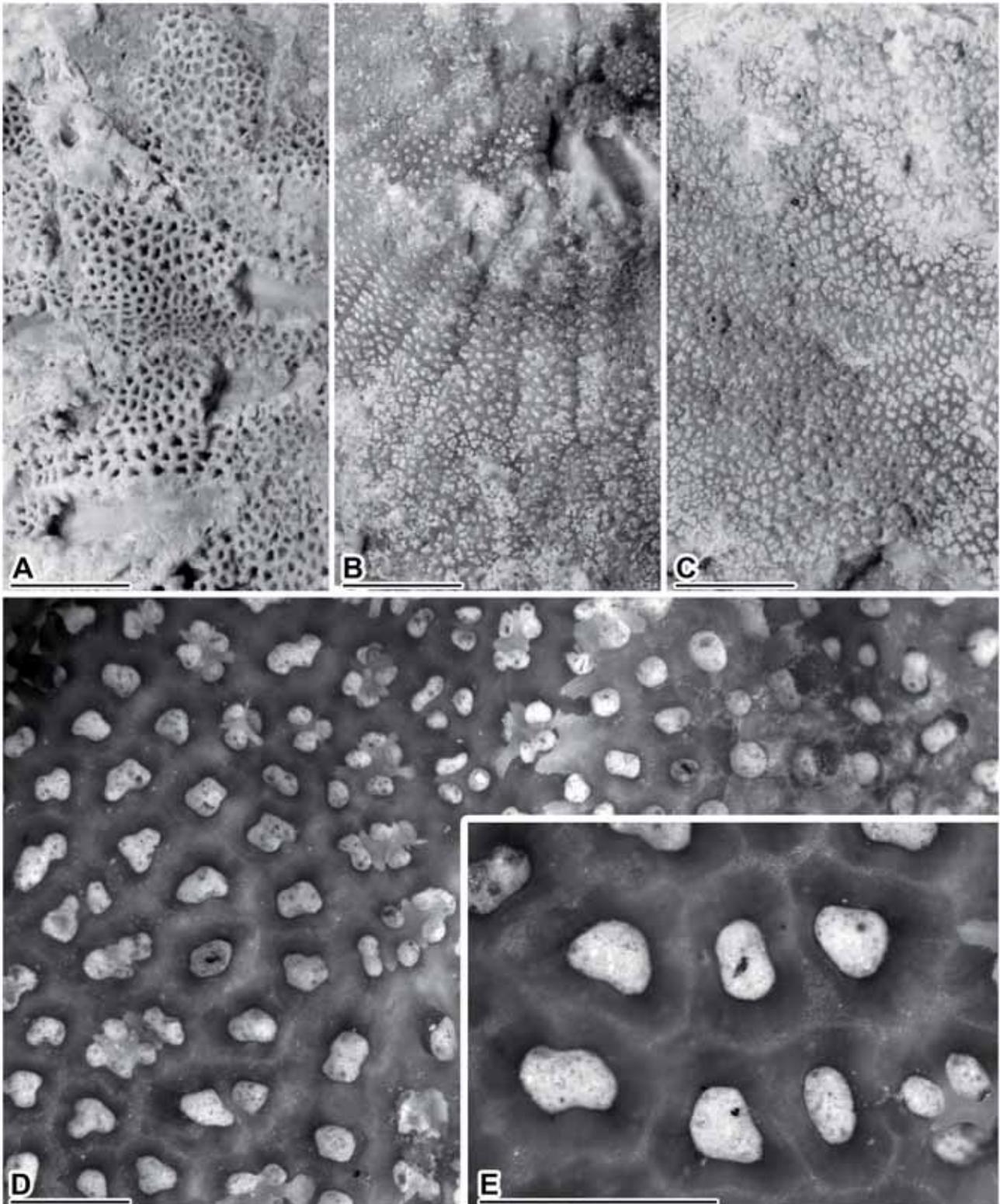


Fig. 98. *Pseudovaccinites marticensis* (Douvillé, 1891). Detalle de los poros de varias valvas izquierdas de ejemplares de Prats de Carreu. □A. PUAB 27545. □B. PUAB 27551. □C. PUAB 45310. □D-E. PUAB 80612. Barras de escala en A-C = 10 mm; en D-E = 1 mm.

El eje cardinal forma un ángulo con la cresta del ligamento de casi 25° de media, aunque es muy variable entre diferentes ejemplares, siendo el menor valor de 14° y el mayor de 44° (Fig. 101B).

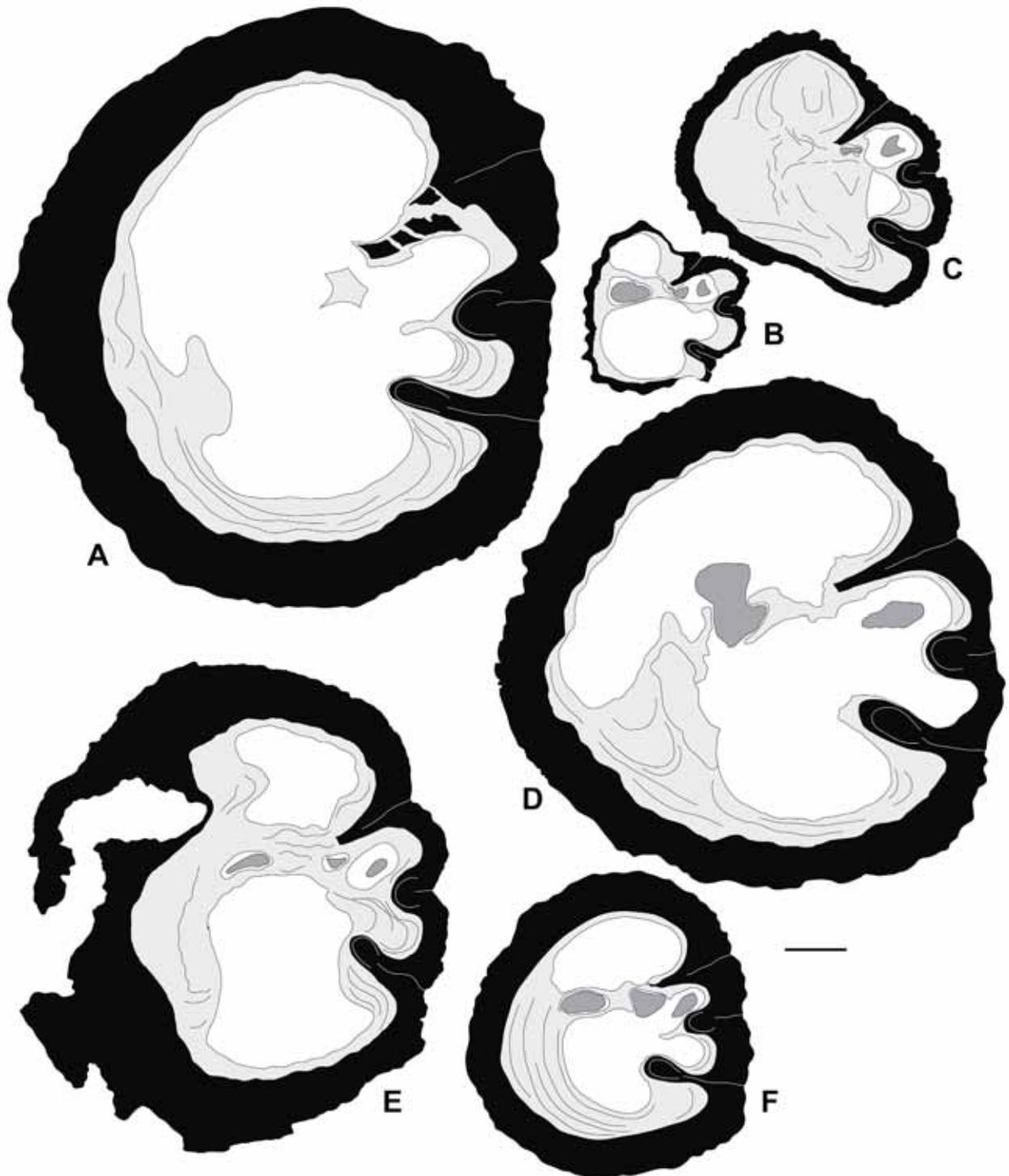


Fig. 99. *Pseudovaccinites marticensis* (Douvillé, 1891). Dibujos interpretativos de secciones transversales de VD cercanas a la comisura. □A. PUAB 60837. □B. PUAB 27699. □C. PUAB 60844. □D. PUAB 27693. □E. PUAB 60842. A-E. Ejemplares del Congost d'Erinyà. □F. PUAB 27720, ejemplar del Coll de Jovell (Abella de la Conca). Barra de escala = 10 mm.

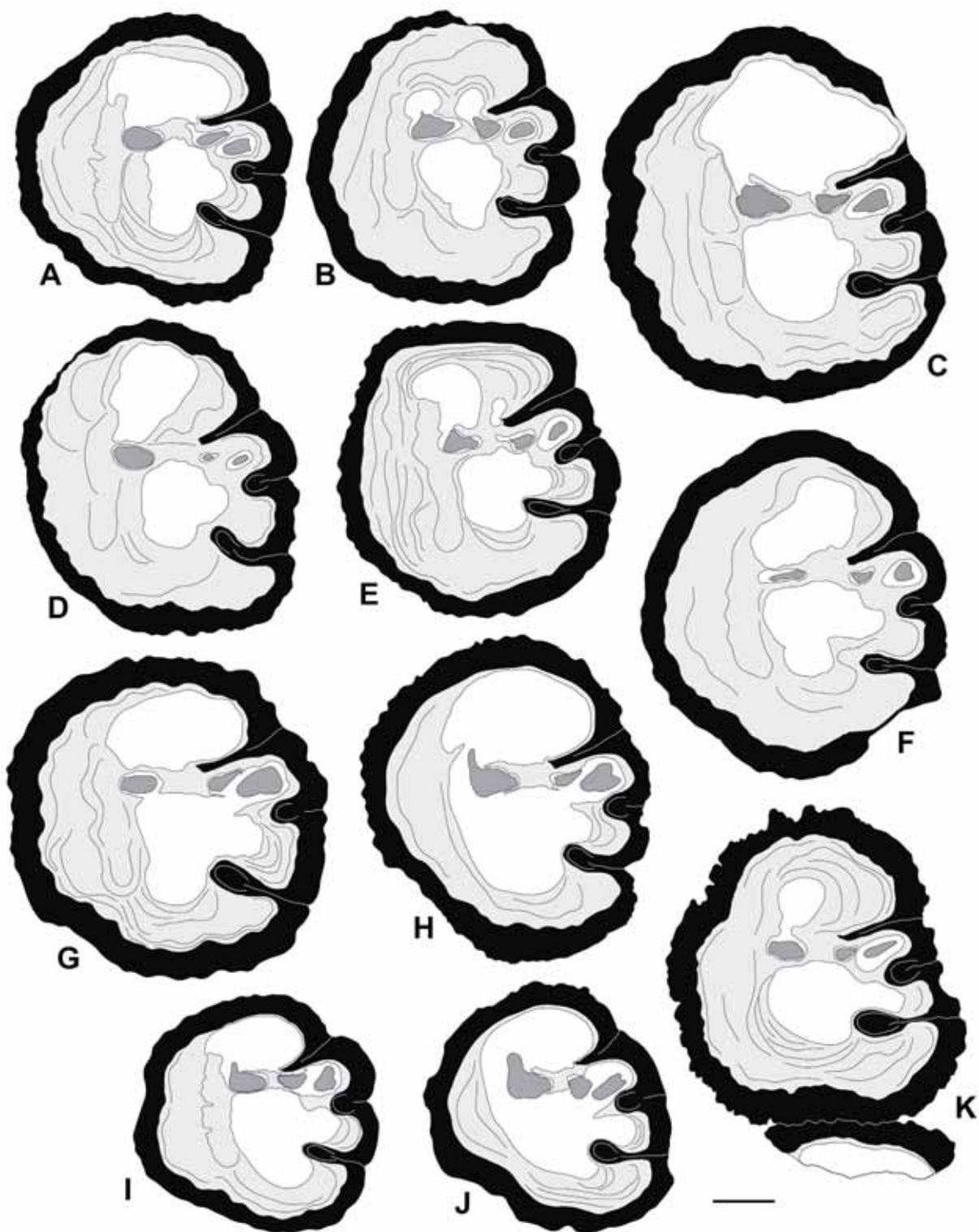


Fig. 100. *Pseudovaccinites marticensis* (Douvillé, 1891). Dibujos interpretativos de secciones transversales de VD cercanas a la comisura, en ejemplares de Prats de Carreu (A-I) y del Valle del Riu de Carreu, afloramiento de la Collada de Gassó (J-K). □A. PUAB 80370. □B. PUAB 45351. □C. PUAB 27544. □D. PUAB 27549. □E. PUAB 45278. □F. PUAB 45352. □G. PUAB 45290. □H. PUAB 45304. □I. PUAB 45317. □J. PUAB 80539. □K. PUAB 27210. Barra de escala = 10 mm.

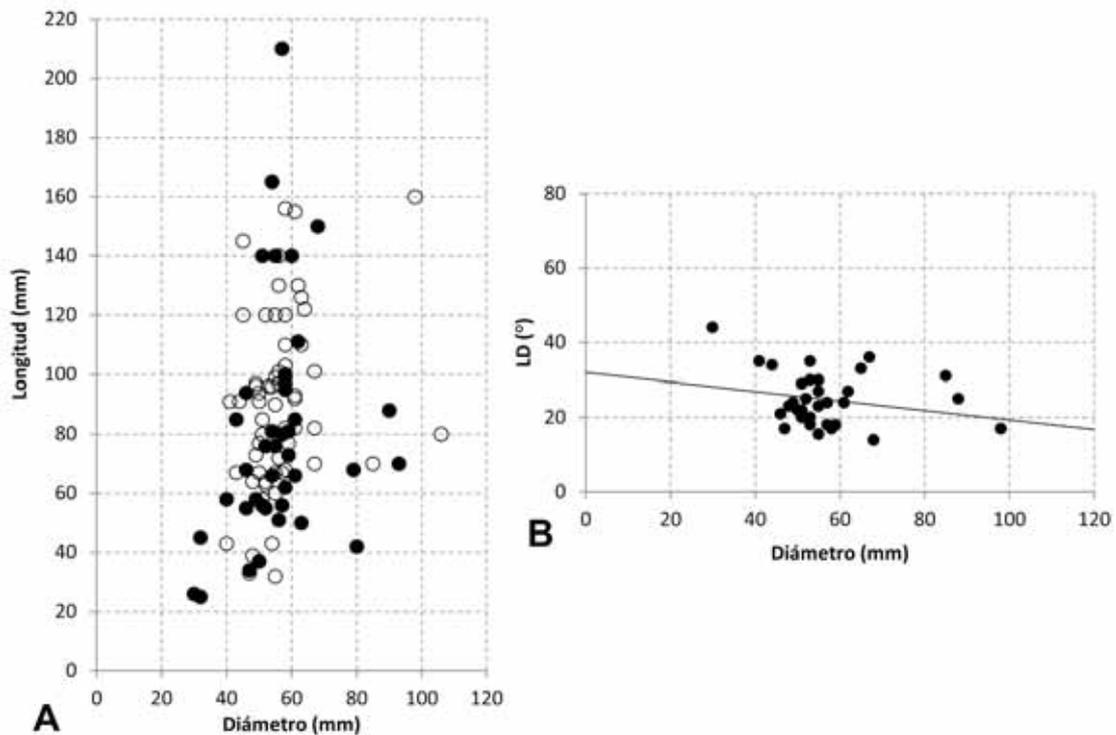


Fig. 101. Diagramas de dispersión mostrando el rango de variación entre los siguientes parámetros de la concha en ejemplares de *Pseudovaccinites marticensis*: □A. Longitud de la VD respecto el diámetro máximo. Se diferencian entre los ejemplares con la valva completa (redondas negras) y los ejemplares con la valva incompleta (redondas blancas). □B. Ángulo LD respecto el diámetro de la sección.

La sección longitudinal de la valva derecha (Fig. 96C) muestra las tábulas desarrolladas en la capa interna del interior de la VD. Las tábulas son cóncavas, más profundas en el centro, y están separadas regularmente a poca distancia unas de otras. El espacio entre ellas está frecuentemente relleno de sedimento fino.

Se han usado 84 ejemplares cortados transversalmente para medir los ángulos entre los repliegues de la capa externa. En la mayoría se han medido los ángulos externos e internos. En 5 de ellos, los ángulos internos no se han tenido en cuenta al estar la cresta o los pilares rotos. El espacio ocupado externamente por los tres repliegues, LP2, tiene un valor medio de 60° ; aunque varía entre 33° y 95° , la mayoría de valores se sitúan entre 40° y 80° . Su coeficiente de variaciones de 16,6%. El ángulo LP1 tiene un valor de $30,4^{\circ}$ de media y varía entre 10° y 50° , siendo el coeficiente de variación de 23,1%; P1P2 tiene un valor medio de casi 30° , con un rango de valores entre 19° y 45° y un coeficiente de variación de 18%. De los tres ángulos, LP2 es el más homogéneo y LP1 el más heterogéneo, aunque los tres son bastante variables. LP1 y P1P2 tienen valores muy similares; representados conjuntamente (Fig. 102), se solapan. Los tres ángulos disminuyen con el aumento del diámetro. En LP2 la

tendencia es mayor. La figura 102C muestra gráficamente una relación entre los ángulos LP2 y LP1.

Respecto los ángulos internos entre repliegues, LP2i tiene un valor medio de 87,5°, variando entre 63° y 120°, con un coeficiente de variación de casi 14%; LP1i tiene un valor medio de alrededor de 47°, variando entre 29° y 66°, y con un coeficiente de variación de 17,6°; el ángulo interno entre pilares, P1P2i, tiene un valor medio de 40,2° y varía entre 30° y 59°, con un coeficiente de variación de 13,9%. Los tres ángulos disminuyen con el aumento del diámetro (Fig. 102B). LP1i es el que más variabilidad presenta. A diferencia de los ángulos externos, en los internos LP1i tiene valores mayores que P1P2. Los valores correspondientes a los ángulos medidos en los diferentes ejemplares y los datos estadísticos se detallan en el Anexo B, tablas B20 y B21 respectivamente.

Discusión.- Douvillé (1891) describe originalmente *Hippurites corbaricus* var. *marticensis*, una variedad o raza de esa especie caracterizada por tener unas costillas más gruesas. Solamente muestra un ejemplar visto externamente (reproducido en la Fig. 95D). Lo sitúa en el grupo de *Hippurites corbaricus*, donde las especies tienen un primer pilar corto y no pedunculado. Posteriormente, en 1894, el propio Douvillé dice que la sección (que no figura) de ese ejemplar se aproxima más a la de *Hippurites dentatus*, incluyéndolo en la sinonimia de éste.

Toucas (1904) considera que la variedad descrita por Douvillé debe ser una especie válida y la eleva de categoría, definiéndola como *Vaccinites marticensis* y describiendo sus características. Indica que los ejemplares son similares a *V. dentatus*, aunque difieren por sus trazos de truncamiento aún netos en el extremo de la cresta del ligamento, además de que la sección del mióforo posterior es ancha, triangular y con el margen exterior mellado. Figura tres ejemplares (dos secciones transversales dibujadas y la fotografía de una valva izquierda) y señala que dos de ellos son los tipos de la especie (correctamente deben considerarse sintipos) (reproducidos en la Fig. 95A-C). Incluye la especie en el grupo de *Vaccinites dentatus*, sucediendo a *V. petrocoriensis* y precediendo a *V. dentatus*.

Además de estos autores, solamente Sénesse (1937) y Pašić (1957) figuran la especie (éste último figura la sección de un ejemplar mal conservado de Serbia que atribuye a *V. marticensis*), y otros solo la citan, aunque en escasas ocasiones (por

ejemplo: Antonini, 1933, 1938; Fabre, 1940; Astre, 1957; Pons, 1982). También se recoge en los catálogos de Kühn (1932), Sánchez (1981) y Steuber (2002).

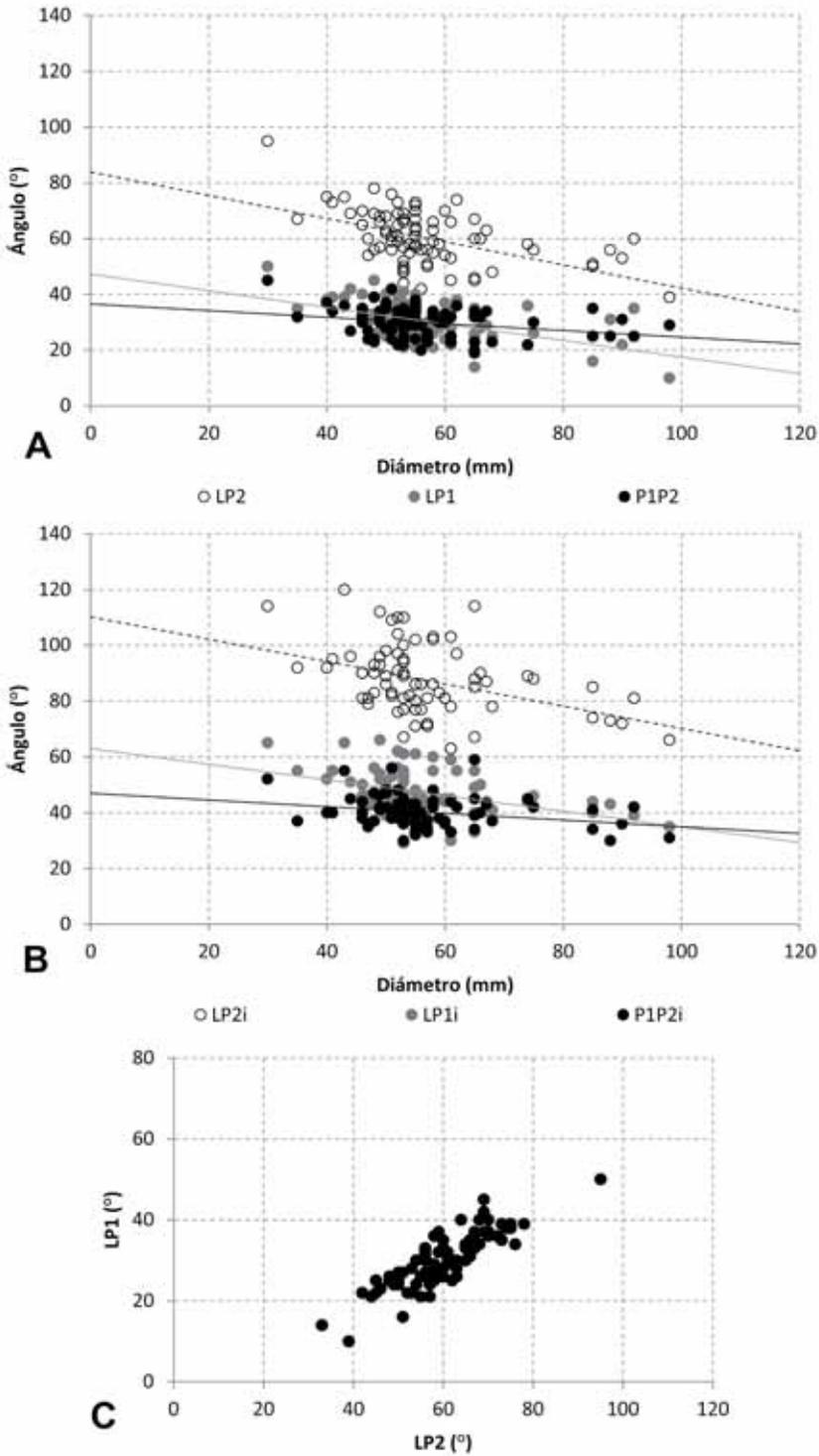


Fig. 102. Diagramas de dispersión mostrando el rango de variación entre los siguientes parámetros de la concha en ejemplares de *Pseudovaccinites marticensis*: □A. Diámetro de la sección y ángulos externos entre los repliegues; □B. Diámetro de la sección y ángulos internos entre los repliegues. □C. Relación entre los ángulos LP2 y LP1.

Simonpietri (1999), en referencia a la inclusión de la especie en el grupo de *V. dentatus* definido por Toucas, considera que sería sorprendente que *V. marticensis*, con cresta truncada, derivara de *V. petrocoriensis*, con cresta de extremo redondeado, y que derivara posteriormente hacia *V. dentatus*, de nuevo con cresta redondeada, teniendo en cuenta que el truncamiento es un carácter considerado primitivo. Además indica que *V. marticensis* diferiría de *V. dentatus* tan solo por el truncamiento de la cresta y por un mióforo posterior con sección más ancha y triangular, y que el truncamiento estaría poco marcado en el sintipo figurado por Toucas (1904), así como en otros ejemplares del yacimiento, y que este es un carácter minoritario que solo se presenta en un 10 % de ejemplares mientras que el resto tienen una cresta de extremo redondeado. De este modo Simonpietri pone en duda la distinción entre *V. marticensis* y *V. dentatus*, e incluye a la primera en sinonimia con la segunda.

En mi opinión, considero que el material que se ha descrito pone de manifiesto que *Pseudovaccinites marticensis* es una especie válida. Simonpietri (1999) indica que la localidad tipo de la especie, considerada tradicionalmente como Coniaciense, actualmente se atribuye al Santoniense inferior. El material aquí estudiado se reconoce durante todo el Coniaciense, en diferentes afloramientos, siendo por tanto temporalmente anterior al de la localidad tipo. Del mismo modo que ocurre en otras líneas de especies, hay momentos de transición entre unas y otras que pueden manifestarse en poblaciones que presenten ejemplares con crestas del ligamento de extremo truncado o redondeado. Probablemente sea el caso del material de Val d'Aren y que las diferencias que Simonpietri observa en las crestas se deban a una población transicional. Por otro lado, algunos ejemplares del afloramiento del Congost d'Erinyà (Fig. 99A-E), temporalmente anterior a los otros afloramientos donde se reconoce la especie, muestran secciones que se asemejan a las de *P. rousseli*. Los repliegues tienen características similares, aunque en *P. marticensis* el espacio que ocupan es menor. Podría ser que *P. rousseli* diera lugar tanto a la línea de *P. moulinsi*, de la que se considera la especie basal, como a la línea de *P. galloprovincialis*, a la cual pertenece *P. marticensis*.

Distribución.- *Pseudovaccinites marticensis* se conoce en los departamentos de Bouches-du-Rhône y Var, en el sureste de Francia y en los Pirineos de Francia y Cataluña. Pašić (1957) cita la especie en Serbia, aunque la identificación es dudosa ya que está hecha a partir de la sección de un ejemplar mal conservado.