



Universitat Autònoma de Barcelona

Departament de Geologia  
Unitat de Paleontologia

# REVISIÓN DE LA FAUNA DE RUDISTAS DE LES COLLADES DE BASTURS (LLEIDA, PIRINEOS CENTRO-MERIDIONALES)



TESIS DOCTORAL

Gerard Lucena Santiago

Septiembre 2014





Universitat Autònoma de Barcelona

Departament de Geologia  
Unitat de Paleontologia

**REVISIÓN DE LA FAUNA DE RUDISTAS DE LES COLLADES DE BASTURS  
(LLEIDA, PIRINEOS CENTRO-MERIDIONALES)**

Tesis Doctoral realizada por Gerard Lucena Santiago  
en la Unidad de Paleontología del Departamento de Geología de la  
Universidad Autònoma de Barcelona, dentro del programa de Doctorado en  
Geología, para la obtención del grado de Doctor en Geología bajo la dirección del Dr.  
Enric Vicens Batet

Bellaterra, Septiembre del 2014

Dr. Enric Vicens Batet

Gerard Lucena Santiago

Director de la Tesis

Autor



# REVISIÓN DE LA FAUNA DE RUDISTAS DE LES COLLADES DE BASTURS (LLEIDA, PIRINEOS CENTRO-MERIDIONALES)

Disertación Doctoral, Gerard Lucena Santiago

Unitat de Paleontologia, Departament de Geologia

Universitat Autònoma de Barcelona

## RESUMEN

La localidad surpirenaica de les Collades de Basturs presenta afloramientos extensos y bien expuestos de rocas Santonienses que muestran una sucesión de margas neríticas y calizas someras, localmente con calcarenitas arenosas y que terminan con margas de profundidad. Los cambios laterales de facies son evidentes. Los requiénidos, monopleuridos, caprotínidos, radiolítidos, hippurítidos y plagiptychidos son abundantes en esta sucesión, pero se han notado importantes diferencias en la composición de las asociaciones de rudistas, incluso en la morfología de una sola especie, entre las diferentes facies.

Los radiolítidos, hippurítidos y plagiptychidos son los rudistas más abundantes y diversificados en la localidad, además de tener los caracteres morfológicos más complejos. Por esta razón, ellos merecían un profundo tratamiento de paleontología sistemática que incluyera una exhaustiva descripción de todas las características de su concha, su variabilidad intraespecífica y su revisión taxonómica.

Las siguientes especies han resultado bien caracterizadas: *Radiolites angeiodes* Lamarck, *R. squamosus* d'Orbigny, *R. vallispetrosae* Astre, *Biradiolites acuticostatus* (d'Orbigny), *B. angulosissimus* Toucas, *B. beaussetensis* Toucas, *B. canaliculatus* d'Orbigny, *B. carezi* Toucas, *Bournonia excavata* (d'Orbigny), *Praeradiolites plicatus* (Lajard, Négrel y Toulouzan), *P. toucasi* (d'Orbigny), y *Sphaerulites caderensis* (Toucas) entre los radiolítidos, *Hippurites matheroni* Douvillé, *H. microstylus* Douvillé, *H. praecessor* Douvillé, *H. socialis* Douvillé, *H. sublaevis* Matheron, *Hippuritella maestrei* (Vidal), *H. toucasi* (d'Orbigny), *Vaccinites beaussetensis* Toucas, *V. galloprovincialis* (Matheron), *V. giganteus major* Toucas, y *V. zurcheri* (Douvillé) entre los hippurítidos, y *Plagiptychus aguilloni* (d'Orbigny) y *P. toucasi* Matheron entre los plagiptychidos. Como consecuencia de este estudio sistemático, la taxonomía de los rudistas del Santoniense inferior pirenaico ha sido fuertemente simplificada y aclarada.

El registro y el análisis posterior de las apariciones de las especies de rudistas, y también las diferencias morfológicas en la concha de una misma especie en facies diferentes contribuye a entender la relación entre los parámetros paleoambientales y la composición faunística de las bioconstrucciones de rudistas en el Cretácico superior.



# REVIEW OF RUDIST FAUNA OF LES COLLADES DE BASTURS (LLEIDA, SOUTH-CENTRAL PYRENEES)

PhD Dissertation, Gerard Lucena Santiago

Unitat de Paleontologia, Departament de Geologia

Universitat Autònoma de Barcelona

## ABSTRACT

The south Pyrenean locality Collades de Basturs provides extensive and well exposed outcrops of Santonian rocks displaying a succession of shelf marls and shallow-water limestones, with sandy calcarenites locally, and ending with deep-water marls. Lateral changes of facies are evident. Requierid, monopleurid, caprotinid, radiolitid, hippuritid and plagioptychid rudists are abundant there, but important differences are noticed on the composition of the rudist associations, and even the morphology of single species, among the different facies.

Radiolitids, hippuritids and plagioptychids are the most abundant and diverse rudists in the locality, besides having the more complex morphological characters. For that reason, they deserved a deep systematic palaeontology treatment including an exhaustive description of all their shell characters and their intraspecific variability, and their taxonomic revision.

The following species resulted well characterized: *Radiolites angeiodes* Lamarck, *R. squamosus* d'Orbigny, *R. vallispetrosae* Astre, *Biradiolites acuticostatus* (d'Orbigny), *B. angulosissimus* Toucas, *B. beaussetensis* Toucas, *B. canaliculatus* d'Orbigny, *B. carezi* Toucas, *Bournonia excavata* (d'Orbigny), *Praeradiolites plicatus* (Lajard, Négrel y Toulouzan), *P. toucasi* (d'Orbigny), and *Sphaerulites caderensis* (Toucas) among the radiolitids, *Hippurites matheroni* Douvillé, *H. microstylus* Douvillé, *H. praecessor* Douvillé, *H. socialis* Douvillé, *H. sublaevis* Matheron, *Hippuritella maestrei* (Vidal), *H. toucasi* (d'Orbigny), *Vaccinites beaussetensis* Toucas, *V. galloprovincialis* (Matheron), *V. giganteus major* Toucas, and *V. zurcheri* (Douvillé) among the hippuritids, and *Plagioptychus aguilloni* (d'Orbigny) and *P. toucasi* Matheron among the plagioptychids. As a consequence of this systematic study, the taxonomy of the lower Santonian Pyrenean rudists became highly simplified and clarified.

The record and subsequent analysis of the rudist species occurrences, and also of the different shell morphologies of the same species, in the different facies contributes to the understanding of the relationship between the palaeoenvironmental parameters and the faunal composition in the Late Cretaceous rudist bioconstructions.



## AGRADECIMIENTOS

Llegado este momento me cuesta saber que decir. Han pasado ya los años y a lo largo de este tiempo han pasado muchas cosas, personas queridas que ya no están y amigos que tomaron otras direcciones.

En primer lugar quisiera dar las gracias al Dr. Enric Vicens y en especial al Dr. Jose Maria Pons por sus sabios consejos. Nunca pensé que acabaría pasando unos cuantos años de mi vida dedicándome a la investigación, gracias por brindarme la oportunidad.

Gracias al Dr. Ricard Martinez por tantos momentos divertidos a lo largo de estos años. Gracias también a la Dra. Esmeralda Caus a la que le debo gran parte de mis conocimientos sobre foraminíferos. Sin ellos no sé cómo podría haberme enfrentado a esas clases de micropaleontología. También quisiera dar las gracias a todas aquellas personas que de una manera u otra han conseguido que esta tesis llegara a su fin.

Le doy las gracias al Ministerio de Economía y Competitividad, proyecto CGL 2011-25581.

Por otro lado no quisiera olvidarme de ti, Jordi Maria. Tú fuiste la persona que me despertó el interés por la paleontología. Fuiste un mentor y un amigo. Un fuerte abrazo allá donde estés.

Gracias a mis compañeros de unidad: Raquel, Luis, Vicent, Maru, Lorenzo, Erzika..... sin vosotros no hubiese sido lo mismo. Nunca olvidare esas tertulias intentando resolver el gran enigma de Lost, esos breaks parties y esos fiestorros Cretácicos. Cuando se lo explico a la gente nadie me cree. Gracias a mis amigos, muchos de los cuales me han acompañado al campo a recoger "nudistas". Gracias por aguantar mis monólogos.

Gracias a mi familia y en especial a mis padres. Que puedo decir... siempre habéis estado ahí para apoyarme, dando fuerzas, una palabra de aliento, buenos consejos. Os quiero.

Y a ti mi amor. Gracias por ser como eres, gracias por aguantarme y por quererme. Te amo.

Y por último no quisiera olvidarme de ti lector que estás leyendo estas palabras. No te conozco pero sé que debes tener buen gusto. Un saludo



## ÍNDICE

<b>INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>15</b>
<b>CONTEXTO GEOGRÁFICO-GEOLÓGICO.....</b>	<b>19</b>
<b>MATERIAL Y MÉTODO.....</b>	<b>25</b>
Fotografiado.....	26
Corte y pulido del material.....	27
Escaneo y fotografía.....	27
Dibujo y láminas.....	27
Paleontología sistemática.....	29
Abreviaciones.....	31
<b>PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA.....</b>	<b>33</b>
<b>Familia HIPPURITIDAE Gray, 1848.....</b>	<b>33</b>
Género <i>Hippuritella</i> Douvillé, 1908.....	37
<i>Hippuritella maestrei</i> (Vidal, 1878).....	38
<i>Hippuritella toucasi</i> (d'Orbigny, 1847).....	45
Género <i>Hippurites</i> Lamarck, 1801.....	53
<i>Hippurites matheroni</i> Douvillé, 1983.....	54
<i>Hippurites microstylus</i> Douvillé, 1985.....	62
<i>Hippurites praecessor</i> Douvillé, 1895.....	70
<i>Hippurites socialis</i> Douvillé, 1890.....	80
<i>Hippurites sublaevis</i> Matheron, 1842.....	87
Género <i>Vaccinites</i> Fischer, 1887.....	97

<i>Vaccinites beaussetensis</i> Toucas, 1904.....	98
<i>Vaccinites galloprovincialis</i> (Matheron, 1842).....	106
<i>Vaccinites giganteus major</i> Toucas, 1904.....	117
<i>Vaccinites zurcheri</i> (Douvillé. 1891).....	129
<b>Familia PLAGIOPTYCHIDAE Douvillé, 1888.....</b>	<b>139</b>
Género <b><i>Plagioptychus</i></b> Matheron, 1842.....	<b>140</b>
<i>Plagioptychus aguiloni</i> (d'Orbigny, 1840).....	141
<i>Plagioptychus toucasi</i> Matheron, 1842.....	147
<b>Familia RADIOLITIDAE Gray, 1848.....</b>	<b>151</b>
Género <b><i>Biradiolites</i></b> d'Orbigny, 1850.....	<b>155</b>
<i>Biradiolites acuticostatus</i> (d'Orbigny, 1842).....	157
<i>Biradiolites angulosissimus</i> Toucas, 1909.....	164
<i>Biradiolites beaussetensis</i> Toucas, 1909.....	171
<i>Biradiolites canaliculatus</i> d'Orbigny, 1850.....	177
<i>Biradiolites carezi</i> Toucas, 1909.....	186
Género <b><i>Bournonia</i></b> Fischer, 1887.....	<b>192</b>
<i>Bournonia excavata</i> (d'Orbigny, 1842).....	193
Género <b><i>Praeradiolites</i></b> Douvillé, 1903.....	<b>200</b>
<i>Praeradiolites plicatus</i> (Lajard et al., 1821).....	201
<i>Praeradiolites toucasi</i> (d'Orbigny, 1849).....	208
Género <b><i>Radiolites</i></b> Lamarck, 1801.....	<b>214</b>
<i>Radiolites angeiodes</i> Lamarck, 1801.....	215
<i>Radiolites squamosus</i> d'Orbigny, 1842.....	224

<i>Radiolites vallispetrosae</i> Astre, 1955.....	231
Género <b>Sphaerulites</b> Lamarck, 1819.....	238
<i>Sphaerulites caderensis</i> (Toucas, 1907).....	239
<b>DISTRIBUCIÓN PALEOECOLÓGICA.....</b>	<b>247</b>
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>261</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>273</b>



## INTRODUCCIÓN

Las plataformas carbonatadas de les Collades de Basturs se localizan al noreste de la Península Ibérica y son una zona de gran interés paleontológico mundial ya que constituyen uno de los mejores ejemplos en formaciones mixtas de rudistas y corales. Esta importancia queda reflejada en la Direcció General del Medi Natural de la Generalitat de Catalunya (Departament de Medi Ambient i Habitatge) otorgándole el número de inventario geozona 169.

La importancia de dicha zona queda de manifiesto en el gran número de trabajos realizados entorno a su geología y contenido paleontológico. El contenido paleontológico de rudistas de la zona de les Collades de Basturs fue citado por primera vez por Vidal (1878). En su trabajo sobre el Sistema Cretácico de los Pirineos de Cataluña, capítulo Provincia de Lleida, Vidal realiza una descripción sobre la estratigrafía y la fauna de rudistas de distintas localidades. Más tarde Douvillé (1895) describió parte de la fauna de rudistas de esta zona con material transferido por Vidal. En referente a la localidad de les Collades de Basturs destaca la creación de dos especies nuevas del género *Hippurites*: *Hippurites microstylus* Douvillé, 1895 e *Hippurites praecessor* Douvillé, 1895. Al mismo tiempo también describió otros ejemplares de *Vaccinites galloprovincialis* (Matheron, 1842) figurándolos como *Vaccinites dentatus* (Matheron, 1842) y *Vaccinites jeani* (Douvillé, 1894). Posteriormente Toucas (1904) y Bataller (1946-47), en sus respectivos trabajos, figuran y describen parte de las especies descritas y pertenecientes a les Collades de Basturs. Pons (1977) realizó un estudio estratigráfico y paleontológico de los yacimientos de rudístidos del Cretácico superior del Prepirineo de la provincia de Lerida. Entre estos estudios destaca el realizado en les Collades de Basturs. A través de una serie realizada siguiendo el cauce del Bc. de les Collades que corta en dirección norte-sur, pudo observar gran parte de la fauna de rudistas que se encuentran en esta localidad: *Hippurites microstylus*, *H. praecessor*, *H. socialis*, *H. sublaevis*, *Vaccinites galloprovincialis*, *V. giganteus major*, *Plagioptychus aguilloni*, *Praeradiolites plicatus*, *Radiolites angeiodes*, *R. vallispetrosae* y *Sphaerulites caderensis*. Después Gili (1984) realizó un estudio paleontológico sobre las interacciones sedimentológicas y biológicas en las formaciones calcáreas de rudistas de les Collades de Basturs y Gili y Pons (1988) realizaron un estudio sobre la distribución ecológica de los rudistas de les Collades de Basturs.

Este trabajo tiene como objetivo realizar una revisión de las distintas especies de rudistas de este afloramiento mediante la observación de una serie de parámetros morfológicos tanto externos como internos, observando en todo momento su principio

de prioridad y poniendo atención a aquellas otras especies que pudieran resultar sinónimas. También nos hemos centrado en sus relaciones biosedimentológicas mediante el estudio de ciertos aspectos paleoecológicos y el estudio de la influencia que ejerce el ambiente sedimentario en el desarrollo de estos organismos. Para atender este último punto nos hemos fijado en la distribución estratigráfica que presentan las distintas especies dentro del afloramiento.

Para llevar a cabo estos objetivos se ha procedido a la consulta de estudios paleontológicos previos sobre las distintas especies encontradas (Douvillé 1895, Toucas 1904, Pejovic 1953, Pons 1977, Bilotte 1984, Vicens et al., 1998, Simonpietri y Philip 2000). De esta manera se ha podido observar el formato descriptivo utilizado y advertir aquellas características que, a priori, tienen una cierta relevancia para los distintos autores. La mayoría de trabajos mantienen un gran interés en las estructuras internas dejando de lado los aspectos morfológicos que presenta la concha en superficie y que con su observación, nos aporta un gran número de información. A nivel estratigráfico hemos consultado una serie de trabajos (Mey et al., 1968, Gallemi et al., 1982, Pascual et al., 1989) y hemos aprovechado gran parte del trabajo realizado por Sanders y Pons (2001) en el que a través de la realización de un seguido de series estratigráficas hemos podido situar estratigráficamente un gran número de ejemplares de rudistas.

Una vez consultados dichos trabajos se realizó la revisión del material paleontológico de las especies de les Collades de Basturs recopilado en la PUAB (Colección de Paleontología de la Universidad Autónoma de Barcelona) para compararlo con el material descrito por los distintos autores y así descubrir la posible variabilidad de dichas especies. Para ello se observan las características externas e internas de los distintos ejemplares. Una vez observadas se comparan con las descritas por los distintos autores y así determinar el grado de variabilidad.

En particular, la atención se ha centrado en los taxones de la familia Hippuritidae, Plagioplichidae y Radiolitidae que por la amplia difusión que presentan en las distintas sucesiones estudiadas y por sus caracteres morfoestructurales de la concha, resultan de especial utilidad para intentar relacionar la morfología de la concha de los distintos taxones con el ambiente deposicional.

El estudio se inicia con una exposición del contexto geográfico y geológico del afloramiento y continúa con una explicación del material y metodología utilizada para llevar a cabo los objetivos. A continuación se presentan las distintas características de los rudistas estudiados en el apartado de paleontología sistemática donde se

señala el material tipo de cada especie, su diagnosis, una breve descripción de sus características morfológicas y un apartado final de discusión.

Al finalizar el apartado de paleontología sistemática se recogen aquellos aspectos relacionados con su distribución estratigráfica a lo largo de los distintos ambientes deposicionales. Se relaciona la morfología de la concha de los distintos taxones con el ambiente deposicional y se toma en consideración como estos aspectos morfológicos pudieron supuestamente condicionar el desarrollo de las distintas comunidades de rudistas en diversos contextos sedimentarios.

La discusión en conjunto de todos los aspectos tratados permite presentar las conclusiones del trabajo.



## **CONTEXTO GEOGRÁFICO-GEOLÓGICO**

Les Collades de Basturs se sitúan en el noreste de la Península Ibérica, al sur de los Pirineos. Se encuentran localizadas en la provincia de Lleida, más concretamente en la comarca del Pallars Jussà. Se encuentran limitadas al este por la población de Abella la Conca, en el sur por el núcleo abandonada de Basturs, en el oeste por Tremp (capital de la comarca) y al norte por las poblaciones de Aramunt y la Pobla de Segur (Fig. 1).

Les Collades de Basturs, durante la mayor parte del Cretácico superior, se situaban en el margen pasivo de la Cuenca Pirenaica. Esta formaba un estrecho surco, de dirección aproximada E-W, que se extendía entre los márgenes continentales de Iberia y Europa, desde el “Basin de Beausset” (cercanías de Marsella) al este, hasta los confines del off-shore de Galicia al oeste (Fig. 2). A ambos lados de este surco se desarrollaron extensas plataformas poco profundas, carbonatadas o mixtas, que fueron colonizadas por una abundante vida bentónica. Entre los organismos propios de estas plataformas destacaron los rudistas.

Estas plataformas corresponden, desde un punto de vista tectosedimentario, a dos grandes ciclos que representan, respectivamente, las fases de transición y convergencia (Berástegui et al., 2002). La fase de transición, que abarca desde el Cenomaniense medio-superior al Santoniense inferior, corresponde a un episodio durante el cual los depósitos reflejan una subsidencia homogénea y moderada relacionada con la contracción termal de la litosfera después de los periodos de extensión que tuvieron lugar durante el Cretácico inferior. Las plataformas carbonatadas de les Collades de Basturs sedimentaron cuando los primeros impulsos orogénicos empezaban a levantar el Sant Corneli durante el Cretácico superior (Santoniense).

Las características estratigráficas generales de les Collades de Basturs fueron descritas por primera vez por Rosell (1967) en su estudio geológico del Prepirineo meridional. Les Collades de Basturs forman parte del conjunto de materiales alóctonos del Cretácico Superior que se encuentran representados a lo largo de tres láminas cabalgantes, Bòixols, Montsec y Sierras Marginales (Seguret, 1972) imbricadas y desplazadas hacia el sur durante la convergencia de las placas ibérica y europea que dio lugar al levantamiento de los Pirineos durante el Cretácico superior y Mioceno Inferior (Muñoz, 1992; Deramond et al., 1993). Les Collades de Basturs se encuentra en el extremo norte de la unidad Montsec, en contacto con el frente de cabalgamiento de la unidad Bòixols (Fig.3).

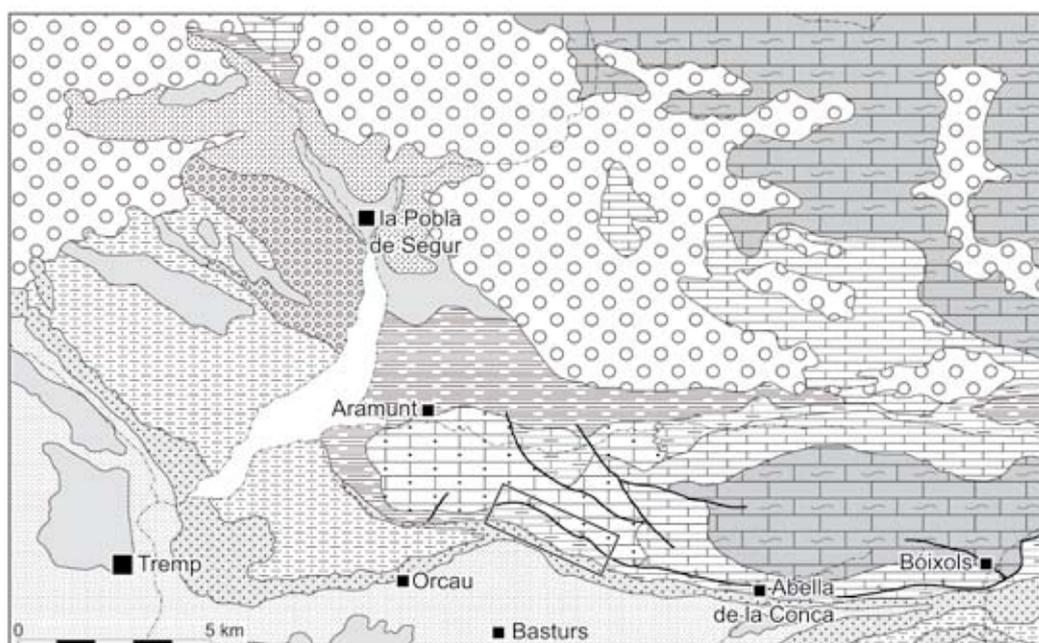
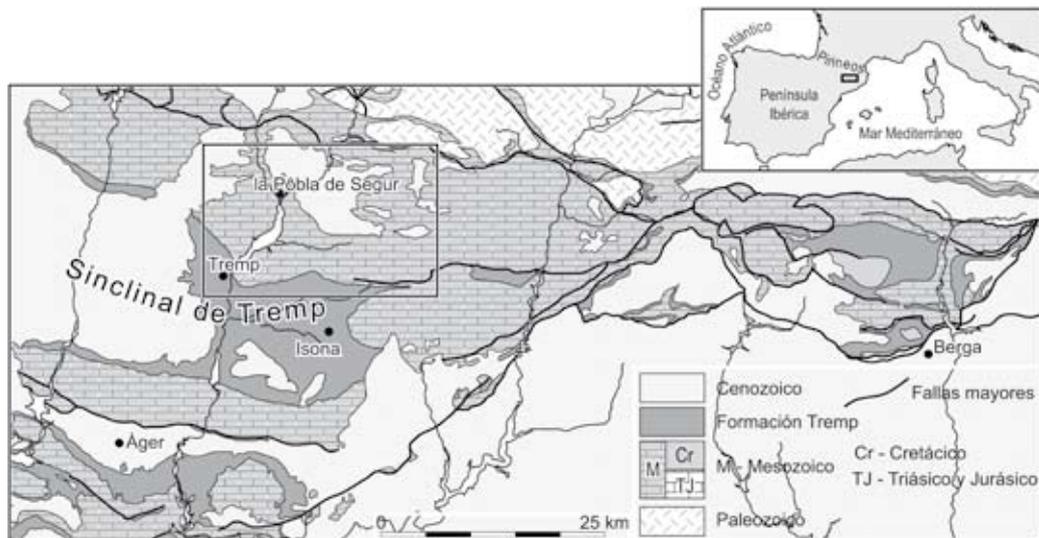


Fig.1- Mapa geológico del área de Tremp-La Pobla de Segur-Boixols. El área de les Collades de Basturs (Coordenadas: 42° 10' 4,41'' N 1° 2' 29,61'' E, 908 m s. n. m) está indicada por el rectángulo negro. El acortamiento tectónico asociado a la falla de Boixols cesó su empuje al oeste de Sant Corneli. En el área de Boixols, Aramunt Vell y Collades de Bastus, la sucesión Santoniense consiste principalmente en margas neríticas, calizas someras y calcarenitas arenosas. Al norte del anticlinal de Sant Corneli, al este de Aramunt Vell, el Santoniense consiste en calizas someras y calcarenitas arenosas que se interdigitizan con margas neríticas. En el área norte de la figura, el Santoniense consiste en una sucesión gruesa formada principalmente por areniscas y turbiditas. Modificado del ICC (Institut Cartogràfic de Catalunya).

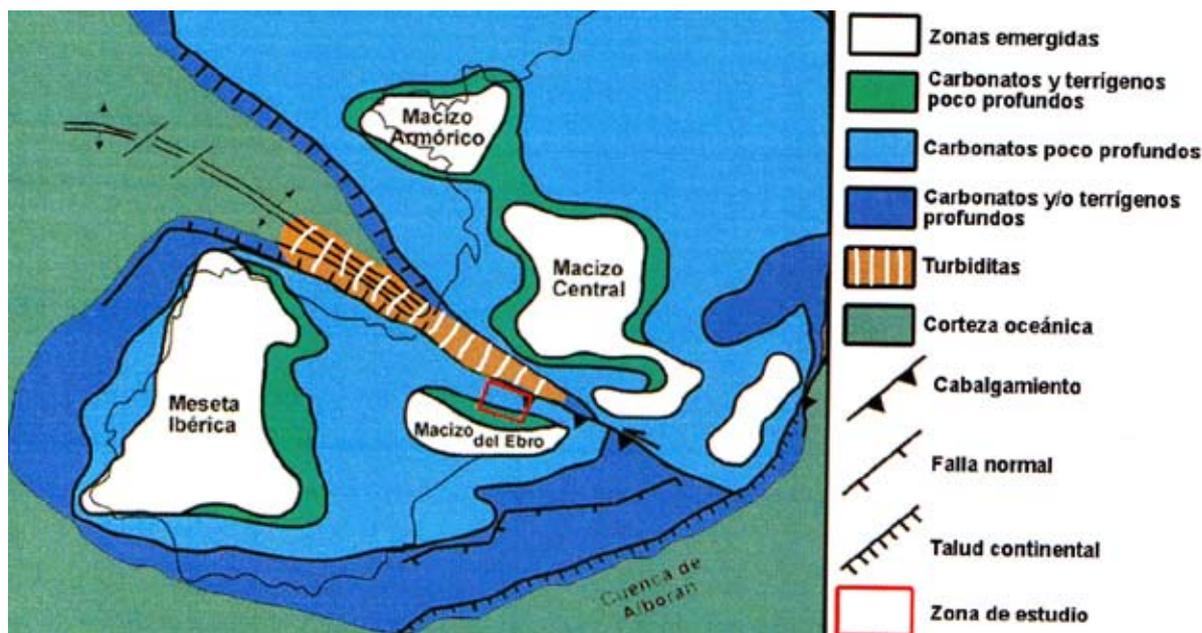


Fig.2- Paleogeografía de la cuenca Pirenaica durante el Cretácico superior, durante el Turoniense-Campaniense (Extraído de Ziegler, 1988). En el recuadro rojo se representa la posición aproximada de la zona de estudio.

La lámina cabalgante de Bòixols – Sant Corneli forma parte estructuralmente de la unidad surpirenaica central, que como consecuencia de la colisión continental entre la placa Ibérica y la Europea durante la orogenia Alpina, se desplazaron hacia el sur como mantos de corrimiento, sobre el margen continental ibérico (Muñoz, 1992; Deramond et al., 1993). Estas plataformas carbonatadas de les Collades de Basturs son un buen ejemplo de complejo transgresivo (Gili, 1993). Este complejo estaría formado por cuatro unidades calcáreas de plataforma, que pasan lateralmente y de forma gradual a margas y calizas margo-nodulosas con corales de talud (Sanders y Pons, 2001). Las cuatro unidades calcáreas están intercaladas por margas neríticas y calizas margo-nodulosas con corales de plataforma abierta. El fuerte buzamiento de la serie (70-90°), determina el característico relieve de los serrados longitudinales con dirección SE-NW (unidades calcáreas). En la zona más occidental de la serie, donde afloran las margas de talud, abundan las fallas sinsedimentarias y slumps posiblemente relacionados con la desestabilización del margen de la plataforma como consecuencia de los diferentes impulsos tectónicos que iban produciendo el levantamiento del Sant Corneli (Figs. 3, 4).

El complejo sedimentario de les Collades de Basturs, perteneciente a la Formación Abella, comprende dos unidades litoestratigráficas formalmente definidas por Gallellí et al. (1982,1983) y Martínez (1982):

1) Miembro Collades (alternancia de rudistas y corales, margas de plataforma abierta y margas con corales de talud superior).

## 2) Miembro Podega (margas de plataforma externa).

Al Miembro Collades se le ha atribuido una edad Santoniense (Pons, 1977; Gallemí et al., 1982; Gili, 1984) y al Miembro Podega Campaniense inferior (Gallemí et al., 1982). El Miembro Podega yace concordante sobre el Miembro Collades. La base del complejo sedimentario está en contacto tectónico con la formación Sant Corneli (Gallemí et al., 1983) (Miembro Balcó del Cucut) y el techo se halla cubierto discordantemente por los sedimentos siliciclásticos de la formación Arén (Mey et al., 1968) (Fig. 4).

Entre la parte oriental y occidental del afloramiento, las margas están deformadas en pliegues abiertos y pliegues triangulares. El Miembro Collades está cubierto por margas que vienen desde ambientes neríticos profundos a zonas batiales superiores (Miembro Podega). Tanto el Miembro Podega como el Miembro Collades están cubiertos a lo largo de una disconformidad angular por una sucesión onlapping formada por las areniscas de la Formación Aren (Maastrichtian) (Fig. 4).

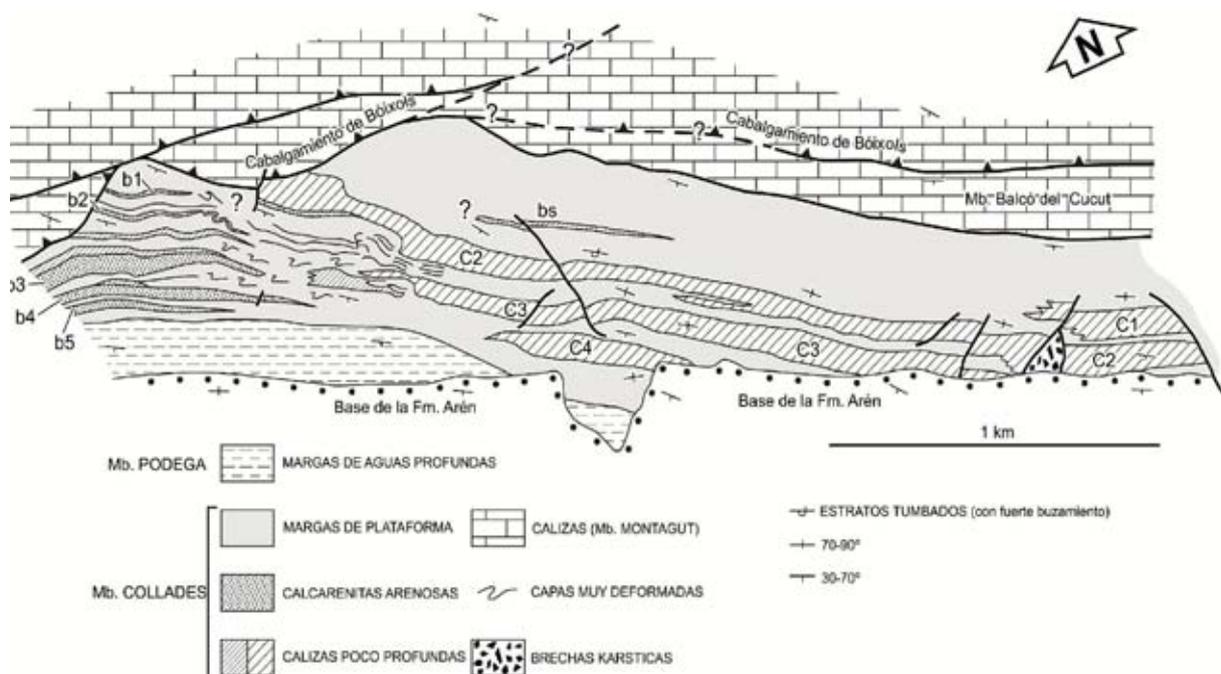


Fig.3- Mapa geológico de les Collades de Bastus. El substrato del miembro de Collades es una sucesión principalmente de bioconstrucciones de corales-rudistas y calizas bioclásticas (miembro Balcó del Cucut, de la Formación de Caliza Montagut). En la parte este del afloramiento, el miembro Collades consiste en margas neríticas con cuatro intervalos intercalados (C1 a C4) de calizas someras. Hacia el oeste, los intervalos de carbonato C1, C2 y C3 se interdigitizan con margas neríticas. En la parte occidental del afloramiento, el miembro Collades consiste en margas neríticas con cinco intercalaciones (b1 a b5) de capas de calcarenitas arenosas y con intervalos relativamente delgados (finos) de calizas someras. Tomado de Sanders y Pons (2001).

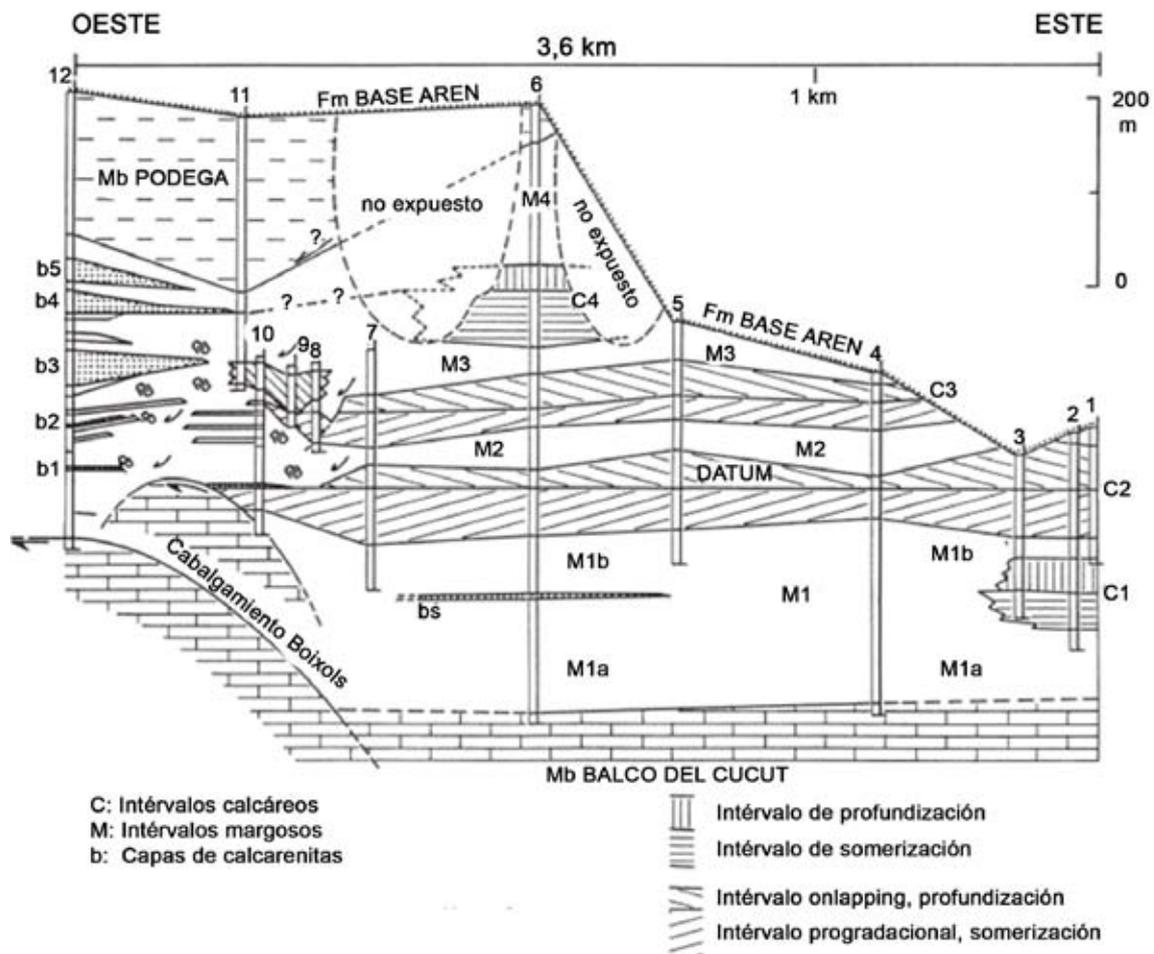


Fig.4- Secciones correlacionadas a lo largo de las Collades de Bastus. El DATUM es un nivel de máxima somerización dentro del intervalo carbonatado C2. El Miembro del Balco del Cucut pasa verticalmente a un intervalo M1 de margas nerfíticas. A causa del intervalo carbonatado C1 y una capa (bs) de calcarenitas arenosas, se pueden diferenciar localmente un intervalo de margas inferior M1a y un intervalo superior M1b. La sección superior, parte oriental del Miembro Collades consiste en intervalos carbonatados C2 a C4 e intervalos de margas nerfíticas M2 a M4. El intervalo carbonatado C4 es recubierto por margas nerfíticas M4 que, en la sección superior, pasan a margas profundas del Miembro Podega. Cada intervalo carbonatado consiste en una parte inferior que registra somerización y progradación (intervalos C2 y C3) o somerización al menos por agradación (intervalos C1, C4; exposición limitada). La parte superior de cada intervalo de carbonato registra profundización y retrogradación (intervalos C2 y C3) o por lo menos una profundización progresiva en la sección superior intervalos C1 y C4; exposición limitada). En las secciones 8 a 11, está presente un cuerpo de calizas poco profundas que está incrustada entre margas nerfíticas. En la parte occidental del afloramiento, el Miembro Collades consiste en margas nerfíticas, delgadas lenguas de calizas poco profundas y cinco capas (b1-b5) principalmente de calcarenitas arenosas. Tanto el Miembro Podega como el Miembro Collades están cubiertos a lo largo de una disconformidad angular por las areniscas de la Formación Aren. Tomado de Sanders y Pons (2001).



## **MATERIAL Y MÉTODO**

El material paleontológico utilizado en este trabajo procede de la Colección de Paleontología de la Universidad Autónoma de Barcelona (PUAB). Este material se ha ido recogiendo a lo largo de varias campañas de campo, desde Pons (1977) hasta la actualidad. Cada ejemplar recogido ha sido marcado con un número formado por el número de muestra (PUAB-xxx) + el número de registro del ejemplar. El número total de muestras pertenecientes a les Collades de Basturs asciende a un total de 125 de las que se han registrado un total de 2890 ejemplares de rudistas hasta la fecha. Debido al gran número de salidas paleontológicas que se realizan a lo largo del año la PUAB está en continuo crecimiento.

Para trabajar con tal volumen de material se decidió crear una base de datos para la localidad de les Collades de Basturs. Esta base se creó basándose en el formato de una base anterior sobre los rudistas americanos realizada por Oviedo (2005), con el programa Microsoft Access.

Después de ajustar el formato anterior a uno que cumpliera con las necesidades de este trabajo, se aprovecharon los registros americanos existentes en la base de datos anterior y se incluyeron otros, almacenados en papel y en archivos. Con la información recopilada en la base de datos de Thomas Steuber (<http://www.paleotax.de/rudists/intro.htm>) se procedió a compilar todos los datos hallados sobre las distintas especies que aparecen en les Collades de Basturs y realizar una actualización de la información. Luego se paso al etiquetado a castellano, para hacer más accesible la información. A partir de la base bibliográfica de rudistas de la PUAB, se extrajo la información sobre los rudistas de este afloramiento que se ha ido completando y actualizando.

Para esto se realizó una revisión de todo el material paleontológico que se encuentra en la PUAB, Colección de Paleontología de la Universidad Autónoma de Barcelona. Existen también otras carpetas que contienen de un modo práctico las descripciones y figuras originales de cada especie de rudista de les Collades de Basturs. Una vez terminada la base de datos con los datos de los ejemplares de estudio, se procedió a la descripción e identificación del material fósil, controlando en todo momento el estado de los ejemplares en la base de datos. Esta base de datos se sigue actualizando continuamente.

La base de datos tiene una tabla principal denominada Rudist Catalog (Fig. 5) que incluye el género (genus), especie (species), autor (authoryear), localidad (locality),

GENUS	SPECIES	AUTHORYEAR	LOCALITY
Hippurites	matheroni	Douville 1933a	Collades de Basturs
Hippurites	microstylus	Douville 1935	Collades de Basturs
Hippurites	praecessor	Douville 1935	Collades de Basturs
Hippurites	socialis	Douville 1930b	Collades de Basturs
Hippurites	sublaevis	Matheron 1842a	Collades de Basturs
Monopleura	minuta	(Vidal 1978)	Collades de Basturs
Monopleura	sp.		Collades de Basturs
Plagioptichus	toucaei	Matheron 1842a	Collades de Basturs
Plagioptichus	paradoxus	Matheron 1842a	Collades de Basturs
Praeradolites	caderensis	Toucas 1907	Collades de Basturs
Praeradolites	cocquandi	(Bayle 1857)	Collades de Basturs
Praeradolites	plicatus	Lajard et al. 1834	Collades de Basturs
Praeradolites	toucaei	Orbigny 1850c	Collades de Basturs
Praeradolites	sp.		Collades de Basturs
Radiolites	galloprovincialis	Matheron 1842a	Collades de Basturs
Radiolites	squamosus	Orbigny 1842c	Collades de Basturs
Radiolites	sp.		Collades de Basturs
Requienia	sp.		Collades de Basturs
Requienidae	indet 1		Collades de Basturs
Requienidae	indet 2		Collades de Basturs
Sauvagesia	aliciae	Pons 1977	Collades de Basturs
Sauvagesia	tenuicostata	Polsak 1967b	Collades de Basturs
Vaccinites	beaussetensis	Toucas 1904a	Collades de Basturs
Vaccinites	chapen	(Douville 1937a)	Collades de Basturs
Vaccinites	dentatus	(Matheron 1842)	Collades de Basturs
Vaccinites	galloprovincialis	(Matheron 1842a)	Collades de Basturs
Vaccinites	giganteus major	Toucas 1904a	Collades de Basturs
Vaccinites	zurcheri	Douville 1931b	Collades de Basturs

Formulario de búsqueda y registro de datos paleontológicos. Campos visibles: GENUS (Hippurites), SPECIES (giganteus major), AUTHORYEAR (Toucas 1904a). Sección REFERENCIAS muestra: 1904 Vaccinites giganteus var. major - TOUCAS, p. 95, text-figs 150-151; 1935 Hippurites cf. gouvarensis Douville - DOUVILLE, p. 153, text-fig. 17; 1937 V. galloprovincialis - TOUCAS, pp. 33, 56; 1937 Hippurites (Vaccinites) giganteus var. major Toucas - KUHN, p. 49; 1937 Vaccinites (Vaccinites) giganteus d'Hombres-Finias var. major Toucas - ASTRE, p. 62; 1938 V. giganteus var. major Toucas - ANTONINI, p. 181; 1967 Sauvagesia aliciae - PONS, p. 10, text-fig. 10; 1967 V. galloprovincialis - TOUCAS, pp. 33, 56; 1967 Vaccinites giganteus var. major - TOUCAS, p. 95, text-figs 150-151; 1983 V. zurcheri - TOUCAS, p. 55, text-fig. 10.

Fig.5: Muestra de la tabla catálogo junto al formulario (superpuesta).

primera referencia (first referente), depósito (repository), registro (register), referencias (referentes) y observaciones (observations).

Posteriormente hay una serie de campos donde se consideran distintos aspectos: si está publicado, si se trata del tipo, si está figurado, si es diapositiva escaneada, fotografía, peel o dibujo; si está cortado o tiene lámina delgada (Type, Figured, cutted, slide, scanned, picture, sketch, peel y Thin section).

Existen cuatro librerías o tablas secundarias 1) Systematics (sistemática del grupo), 2) Species (listado de especies de rudistas), 3) Authoryear (listado de autores con año de publicación de especies tipo), 4) Samples, con el número de otra colección (si la hay), además de información geográfica y geológica del ejemplar. Esta última tabla, está relacionada con otras dos: localidad (locality) y municipio (municipality) con información geográfica adicional. Toda esta información ha sido trabajada a su vez con otros programas como Filemaker y Excel.

Para la descripción e identificación del material fósil se realizaron una serie de procedimientos:

Fotografiado: Se han realizado fotografías de todos aquellos ejemplares bien conservados o que presentaran algún carácter morfológico bien conservado. Para los ejemplares de la familia Plagioptichidae y Radiolitidae se han realizado pares estereoscópicos que permiten observar en 3D las características externas de la concha.

## *Material y Método*

Corte y pulido del material: Para su estudio se ha recurrido cuando ha sido necesario, a cortes transversales, longitudinales o tangenciales en los ejemplares, por medio de una cortadora Highland Park con disco de diamante (Fig. 6). Posteriormente se pulen a mano, utilizando carborundum con 4 calibres distintos de grano (230, 320, 600 y 800) (Fig. 6) y analizados por medio de un microscopio binocular Meiji Emz.



Fig. 6- Vista general de la máquina utilizada para el corte del material y la repisa donde se pulen los ejemplares cortados a través del carborundum.

Escaneo y fotografía: La mayor parte de los ejemplares de estudio son fotografiados y aquellos a los que se les haya practicado algún corte han sido escaneados. En cualquier caso se almacenan todas las imágenes con su número de muestra y registro.

Dibujo y láminas: Se han dibujado secciones transversales tanto de la VD como de la VI próximas a la comisura por medio de una ampliadora fotográfica en papel. El dibujo se escanea en formato tif y se pasa a formato eps (encapsulated postscript), con el programa Adobe Streamline, el cual puede ser tratado posteriormente con el programa Macromedia FreeHand 9.0, Illustrator y Photoshop. El dibujo se realiza con una tableta digital Wacom y posteriormente se convierte a formato jpg. En el caso de los ejemplares de la familia Radiolitidae se han realizado peels y láminas de las secciones transversales próximas a la comisura debido a la complejidad que

presenta la CE (Fig. 7). Como se puede observar las láminas delgadas y los peels son las que presentan un mayor grado de calidad de imagen. Debido a este motivo son las secciones utilizadas en este trabajo para mostrar la estructura de la CE. Las secciones pulidas son utilizadas para dibujar secciones transversales y mostrar el aparato miocardinal.

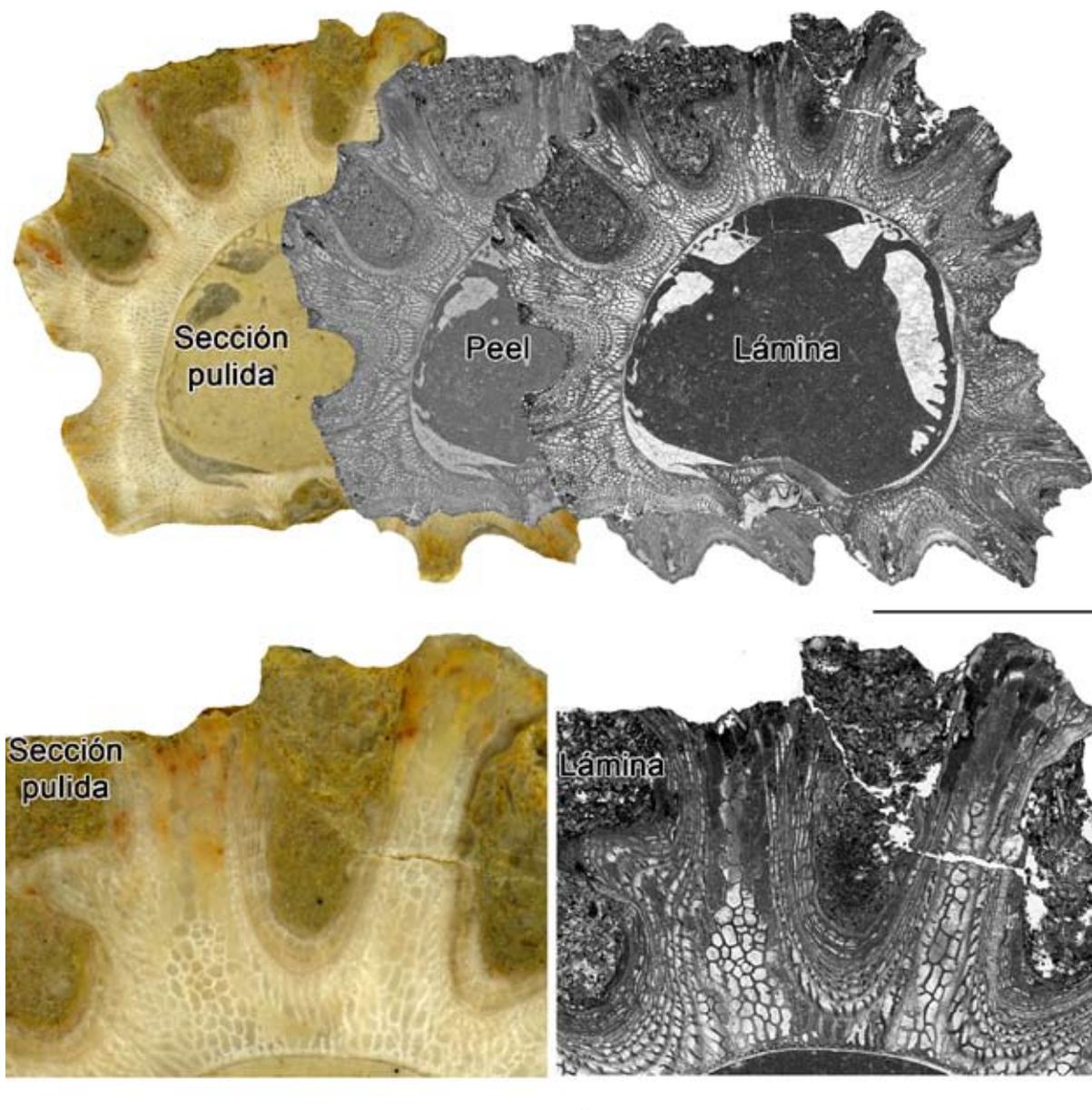


Fig. 7- *Biradiolites angulosissimus* Toucas, 1909, PUAB: 28489. Detalles de la estructura de la CE en una sección transversal de la VD justo por debajo de la comisura. En la imagen de arriba se observa una sección pulida escaneada con luz reflajada (izquierda), un peel escaneado con luz transmitida (medio) y una lámina escaneada con luz transmitida (derecha) con ampliaciones de la parte dorsal de la sección pulida y de la lámina debajo. El conjunto de láminas de crecimiento dentro de cada paquete de láminas de crecimiento no es visible en la sección pulida. Los detalles de la estructura de la CE son mucho más visibles en las láminas. Barras de escala representan 10 mm.

Paleontología sistemática: En este apartado se ha realizado una descripción de los ejemplares revisados pertenecientes a la PUAB y a los recopilados posteriormente. Para ello se han observado aquellos trabajos en los que aparecen figuras o fotografías de dichas especies. En primer lugar se hace una descripción de cada familia, dando datos como el género tipo de cada familia, su diagnosis y la distribución. En segundo lugar se hace una descripción del género, siguiendo el mismo procedimiento que para la familia. Por último, se hace una descripción de cada una de las especies empezando por la sinonimia más relevante, seguido de un apartado *tipo* en el que se muestra el tipo de dicha especie, número de registro y su localización (si se conoce), un apartado de *diagnosis* de la especie, un apartado de *material* en el que se muestra el número de ejemplares encontrados en les Collades de Basturs, su estado de conservación y su número de registro. Una vez mostrado esto se pasa al apartado de *descripción* en el que se describe en primer lugar la valva derecha (VD). Se observa su tipo de crecimiento, la morfología de la concha y la posible ornamentación que pueda presentar. Una vez observado esto, se pasa a la observación y descripción de la valva izquierda (VI). En estas dos primeras descripciones tan solo se detallan las características morfológicas que presenta la concha en superficie. Finalizada esta observación en superficie, se pasa al estudio de sus estructuras internas. Esto se hace mediante la observación en sección de los ejemplares. Se utilizan secciones transversales, radiales y longitudinales para mejorar la descripción de sus distintas partes. En el caso de los radiolítidos se han realizado peels y láminas para la mejor identificación de las características de sus partes internas. Finalizado todo este proceso descriptivo se pasa a interpretar aquello observado en el apartado de *discusión*. Por último se muestra la distribución de cada una de las especies.

Para los apartados de *descripciones* se ha seguido un procedimiento a la hora de describir cada una de las especies. En el caso de las especies de hippurítidos se ha empezado describiendo la morfología externa de la VD centrándose en su forma y en la ornamentación que presenta. Después se pasa a describir la morfología externa de la VI centrándose en su forma, el sistema de canales y la morfología de sus poros. Por último se pasa a describir la morfología de sus partes internas observándolas en secciones transversales de la VD realizadas justo por debajo de la comisura. En ellas se observa la morfología de la cresta ligamentaria (L), de los dos pilares (P1 y P2), la del aparato miocardinal y se calcula el ángulo entre la cresta ligamentaria y el aparato cardinal ( $L^{\wedge}C$ ), y entre la cresta ligamentaria y el segundo pilar ( $L^{\wedge}P2$ ) (Fig. 8).

Para el estudio de los hippurítidos se han utilizado una serie de parámetros biométricos. Para este trabajo únicamente se han tenido en consideración dos parámetros:  $L^{\wedge}C$ = ángulo que se forma al unir en un vértice una línea que pasa por la

base y la cabeza de la cresta ligamentaria con otra que pasa por el aparato miocardinal (FMp-FDp-FDa) y  $L^2P^2$ = ángulo que se forma al unir en un vértice una línea que pasa por la base y la cabeza de la cresta ligamentaria con otra que pasa por la base y la cabeza del segundo pilar (Fig. 9). Estos dos parámetros son los que presentan un mayor valor taxonómico. Sin embargo, a lo largo de la historia otros autores (Vicens, 1992, Simonpietri, 1999, Lucena, 2010) han utilizado otros parámetros relacionados con los pilares como la longitud de los pilares, índice de pinzamiento de los pilares, longitud y anchura de la cabeza del pilar, etc., intentando dar un valor taxonómico a estos parámetros biométricos. Factores tales como la deformación y la fracturación en muchas de las conchas observadas distorsiona la medida de estos parámetros. Como se verá más adelante, los parámetros relacionados con los pilares presentan una variabilidad intraespecífica muy grande y no permiten otorgar un valor taxonómico. En este trabajo se han figurado aquellos ejemplares de una misma especie con los valores de estos parámetros más alejados para así mostrar esta variabilidad.

Para las especies de plagiptychidos se ha descrito la morfología externa de la VD y VI. Una vez hecho esto se pasa a describir la morfología de sus partes internas observando las características que presentan vistas en secciones transversales realizadas en la VI. Para los plagiptychidos nos hemos centrado en la observación de la morfología de sus canales paleales. Todo este proceso descriptivo se realiza para cada una de las especies descritas en este trabajo.

En el caso de las especies de radiolítidos se sigue el mismo procedimiento, primero la morfología externa de la VD, luego la VI y por último la morfología de sus partes internas. Para la VD se observa la morfología que presenta la concha, las estructuras radiales y la ornamentación del resto de la concha. Después se pasa a describir la morfología de la VI centrándose en su forma y en la ornamentación. Por último se pasa a describir la morfología de sus partes internas, observándolas en secciones transversales de la VD y de la VI realizadas justo por debajo o por encima de la comisura. En algunos casos se han realizado secciones radiales y longitudinales para una mejor observación de sus características internas. En el caso de los radiolítidos nos hemos centrado en la morfología y empaquetamiento de las láminas de crecimiento de la capa externa (CE), tanto en la VD como en la VI, y en el tipo de estructura que presentan.

Una vez realizado el capítulo de sistemática se pasará al capítulo de distribución estratigráfica. En este se tratarán de examinar los modos de fijación, la distribución y las relaciones que las distintas comunidades de rudistas de les Collades de Basturs tienen con el sustrato y entre ellos mismos.

- Abreviaciones

BP = banda posterior; BV = banda ventral; CA = cavidad accesoria; CC = cavidad corporal; CE = capa externa; CI = capa interna; CP = costilla radial posterior; CV = costilla radial ventral; Da = diente anterior; Dp = diente posterior; Eb = estructura radial ventral; ER = estructuras radiales; ERP = estructura radial posterior; ERV = estructura radial ventral; FDa = foseta diente anterior; FDp = foseta diente posterior; FMp = foseta mióforo posterior; IMa = impresión del mióforo anterior; IMp = impresión del mióforo posterior; L = cresta ligamentaria; L<sup>C</sup> = ángulo entre L y el aparato cardinal; L<sup>P2</sup> = ángulo entre L y P2; Ma = mióforo anterior; Mp = mióforo posterior; N = diente medio; P1 = primer pilar; P2 = segundo pilar; Sb = estructura radial posterior; SL = surco de la cresta ligamentaria; SMI = surco marginal interno; SP = seno radial posterior; SP1 = surco del primer pilar; SP2 = surco del segundo pilar; SV = seno radial ventral; VD = valva derecha; VI = valva izquierda.

EM = Colección de la École nationale supérieure des Mines de Paris, Université Claude Bernard (Lyon, Francia); MGB = Colección Vidal del Museu de Ciències Naturals, (Barcelona, España); MNHM = Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille (Marseille, Francia) Colección Matheron; MNHN = Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, Francia). Colección d'Orbigny (C.O.), Colección Sorbone y Colección Toucas; MNHT = Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse (Toulouse, Francia); PUAB = Colección de Paleontología de la Universitat Autònoma de Barcelona (Barcelona, España).



## PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Sólo se dan las referencias más importantes en las listas de sinonimias. Consultar <http://www.paleotax.de/rudists/species.htm> para una lista de sinonimia más completa. Las listas de sinonimia están anotadas con símbolos del código que aparece en Matthews (1973). El material estudiado se conserva en la Colección de Paleontología de la Universitat Autònoma de Barcelona (PUAB) (Barcelona, España).

### Familia HIPPURITIDAE Gray, 1848

*Género tipo.*—*Hippurites* Lamarck, 1801 (op. 613 del ICZN).

*Diagnosis.*—Adaptada de Dechaseaux y Coogan (1969, p. 799) Skelton (1976, p. 83-90) y Skelton y Smith (2000, p. 96-127), Pons y Vicens (2012a) y Skelton (2013). Concha fuertemente inequivalva formada por una capa externa de calcita compacta y otra interna originariamente de aragonita. La VD o inferior es mayor que la VI o superior. Se fijaba al sustrato a través de la VD (formas inversas).

La VD presenta 2 estadios de crecimiento; un estadio cónico asimétrico seguido de otro cilíndrico. En el estadio cónico, el crecimiento espiral de la concha tipo bivalvo (que resulta de un crecimiento helicoidal de las partes blandas) está más marcado que en el estadio cilíndrico. En algunos especímenes se pueden observar formas geniculadas. La ornamentación a base de costillas y surcos parte del umbo. En algunos casos también se observan líneas de crecimiento y arrugas concéntricas.

Internamente posee tres o más repliegues formados por la invaginación de la CE: la L y dos pilares (P1 y P2). Estos últimos presentan el extremo distal redondeado o ensanchado, en coincidencia con los dos ósculos de la VI. Algunos taxones presentan además otras invaginaciones, siendo éstas discontinuas en algunos de ellos. En el lado posterior, entre la L y el P1, hay dos fosetas. La más cercana a la L acoge el Dp de la VI (FDp) y la más cercana al P1 al Mp de la VI (FMp). En el lado anterior se encuentra otra foseta que acoge el Da de la VI (FDa). Entre las fosetas que acogen los dos dientes de la VI se encuentra el N (Fig. 8). Tanto las fosetas que acogen a los dientes de la VI como el N están formados de CI. La inserción del músculo posterior en la valva derecha se realiza por el lado dorsal de la FMp. La inserción del músculo anterior está marcada por una impresión superficial entre la FDa y el P2 (IMa). En la parte central de la VD se encuentra la CC. Pueden aparecer cavidades accesorias

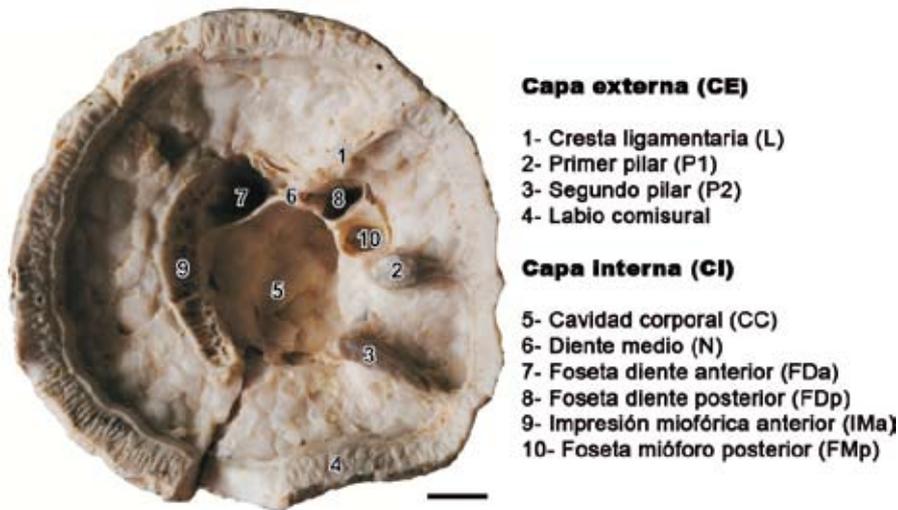


Fig. 8- Morfología interna de la VD (vista apertural) de un *Vaccinites vesiculosus* (Woodward, 1855) PUAB: 3393). Barra de escala representa 10 mm.

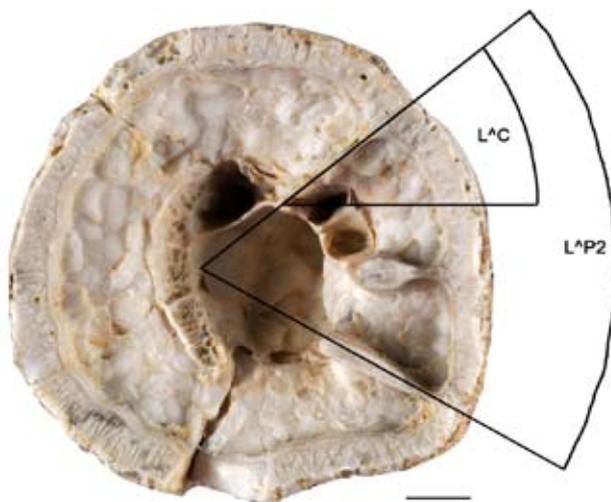


Fig. 9- Medidas de los parámetros biométricos utilizados vistos en *Vaccinites vesiculosus*, PUAB: 3393). Barra de escala representa 10 mm.

(CA) más o menos desarrolladas en la región antero-dorsal de la VD. Los canales son muy raros en la VD. Dependiendo del género en sección longitudinal se pueden observar unas particiones o tábulas con el lado cóncavo enfocado hacia la VI o bien unas vesículas en forma de domo.

La VI es opercular. Su lado externo es generalmente plano aunque puede mostrar cierta convexidad o concavidad. Generalmente está atravesada por dos orificios situados en el lado anterior de los pilares, los ósculos( Fig. 10A, G y H). La superficie, formada por CE, está cubierta por canales dispuestos radialmente que alcanzan la comisura y los distintos repliegues de la concha. Estos canales están separados unos de otros por finas paredes (Fig. 10A, B y H). Empiezan en número pequeño cerca del umbo pero a medida que la VD crece en diámetro se van incorporando nuevos canales entre los anteriores (Fig. 10A, C, D, E, F, H). Todos los canales se sitúan

aproximadamente en el mismo plano, aunque en algunos casos el inicio de un nuevo canal se sobrepone a los dos adyacentes hasta que dispone de suficiente espacio entre ellos, formándose en este caso unas protuberancias que se conocen como pústulas (Fig. 10L). La superficie externa de los canales está atravesada por poros que comunican los canales con el exterior, así como éstos comunican a través del

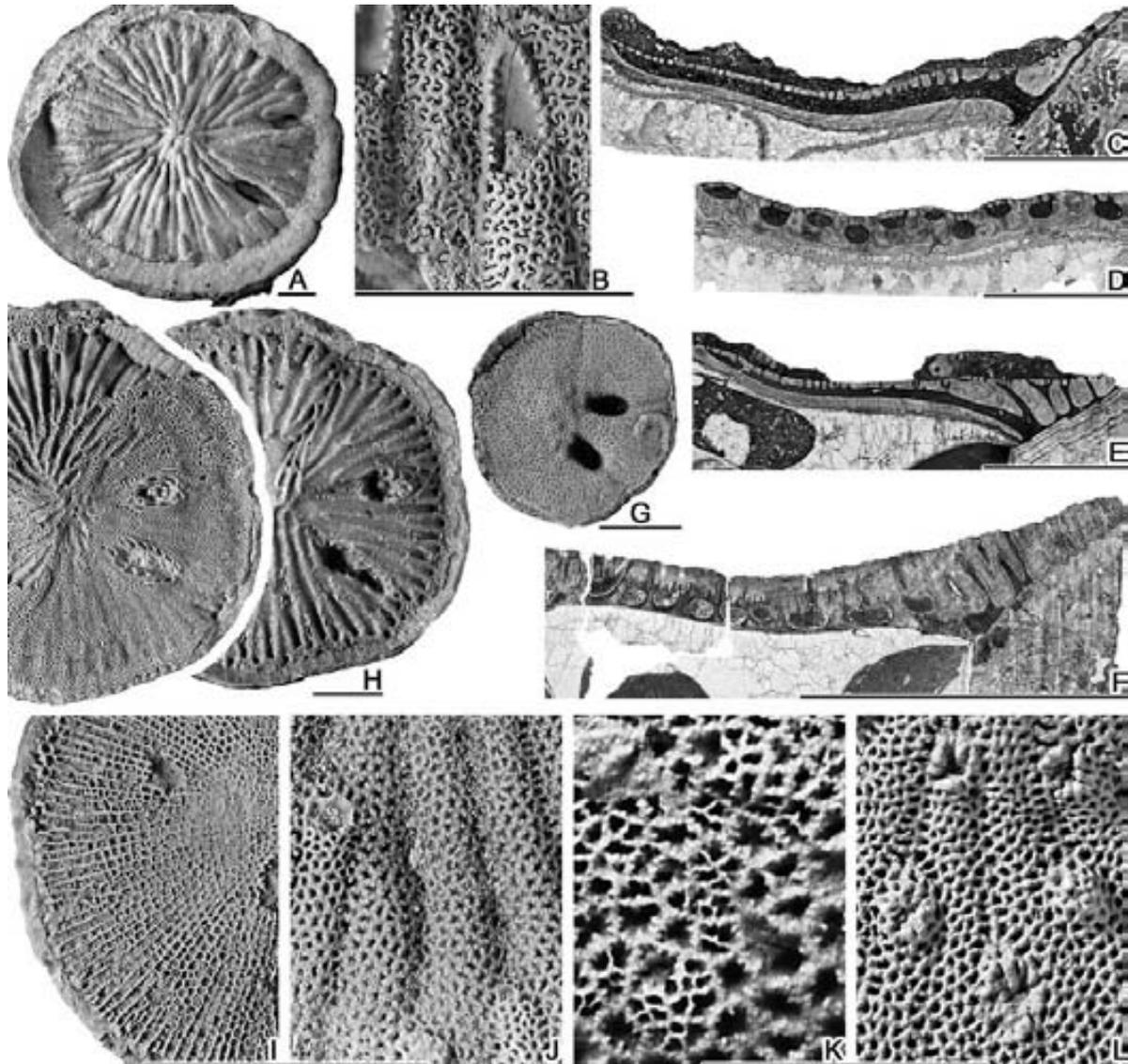


Fig. 10- Sistema de canales y poros en la CE de la concha de la VI en los Hippuritidae. A-D, *Hippurites radiosus* Des Moulins, 1826. A, Vista apical, PUAB: 46000. B, Detalle de los poros lineales vermiculados y del inicio de un canal erosionado, PUAB: 64085. C, Sección radial cortando longitudinalmente un canal y el labio de la comisura, PUAB: 46105. D, Sección tangencial cortando transversalmente los canales, mismo ejemplar. E, Sección radial cortando longitudinalmente un canal y el labio de la comisura, PUAB: 29108, *Vaccinites oppeli* (Douvillé, 1892). F-G, *Hippurites praecessor* Douvillé, 1895. F, Sección tangencial cortando transversalmente los canales radiales y longitudinalmente los canales secundarios que comunican con los poros, PUAB: 27997. G, Vista apical, PUAB: 49898. H, Vista apical de dos VI diferentemente erosionadas, PUAB: 81281 y 81286, *Vaccinites vesiculosus* (Woodward, 1855). I-L, Detalle de los poros. I, cuadrangulares alineados, PUAB: 34540, *Hippuritella maestrei* (Vidal, 1878). J, poligonales, PUAB: 1783, *Hippuritella sulcatissima* (Douvillé, 1892). K, reticulados, erosionados en la parte inferior derecha, EMP-R219, *Vaccinites corbaricus* Douvillé, 1891. L, poligonales, con pústulas, EMP-R519 y R520, *Hippuritella sulcatissima* (Douvillé). Las barras de escala representan 10 mm. Extraído de Pons y Vicens (2012a).

labio de la comisura con la cavidad interior de las valvas. En la parte más distal de la valva, situada encima del labio de la comisura, no hay canales radiales y los poros comunican directamente con el interior (Fig. 10C, E y F). La morfología de los poros es muy variada (Figura 10B, I-L), hay poros de sección redondeada, lineal, vermiculada o poligonal, así como poros grandes subdivididos (reticulados, subreticulados), y pueden disponerse ordenados, agrupados o irregularmente (Fig. 85). Es frecuente que cada poro presente, en sección vertical, forma de embudo. En algunos taxones, la parte de concha por encima de los canales es muy delgada y, como se ha expuesto, los poros comunican directamente con los canales. En otros, esta capa es muy gruesa y la comunicación de los poros con los canales radiales (principales) se realiza mediante unos canales secundarios (Fig. 10F). La erosión diferencial de la superficie de la valva, por un lado, puede dificultar la correcta identificación del tipo de poros, pero por otro, puede ayudar a interpretar el modelo ya que facilita, en una única vista, la observación de secciones a distintos niveles. A modo de excepción los géneros *Torreites* y *Praetorreites* no presentan poros y los canales radiales están situados en la CI de la VI.

Internamente posee dos dientes verticales subiguales (Da y Dp) que se proyectan hacia unas fosetas situadas en la VD (FDa y FDp). Entre los dos dientes hay otra foseta que acoge el diente N de la VD. También posee dos apófisis miofóricas; una vertical situada en el lado posterior (Mp), con una forma similar a los dientes que se proyecta sobre otra foseta situada en la VD (FMP). La otra apófisis esta situada en la zona anterior (Ma) y tiene una forma arqueada que se extiende bordeando el lado anterior de la concha. Se proyecta sobre una superficie curvada situada en la zona anterior de la VD (IMa). Tanto las apófisis miofóricas como los dientes están compuestos por CI (Fig. 11).

*Distribución.*—Cretácico superior (Turonense-Maastrichtense).

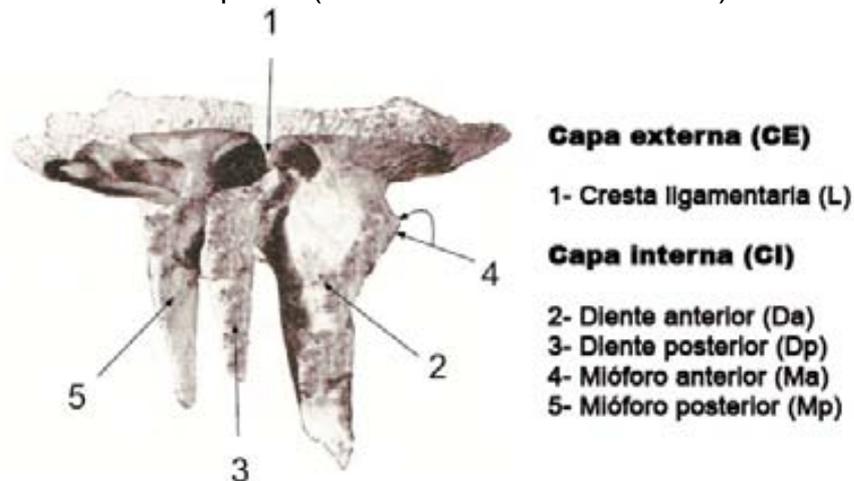


Fig. 11- Vista lateral por la región dorsal de la VI de un Hippurítido. Tomado de Piveteau (1952).

Género HIPPURITELLA Douvillé, 1908

*Especie tipo.*—*Hippuritella maestrei* (Vidal, 1878). Perteneciente al Santoniense de la Sierra del Montsec d'Ares (Lleida, España).

*Diagnosis.*—Adaptada de Douvillé (1908a). Poros poligonales en la VI.

*Observaciones.*—El concepto del género y su posición sistemática ha sido polémico desde su creación por Douvillé (1908a) que señaló a *Hippuritella* como una forma antecesora de *Vaccinites*: “Dentro de las etapas siguientes las *Hippuritella* típicas crecen lentamente de ancho, la forma general suele ser larga y estrecha (en tubo de órgano), la disposición de los pliegues (L, P1 y P2) se mantienen poco diferente con respecto a cuando eran jóvenes. Dentro de los *Vaccinites* por el contrario, se distinguen tres estadios sucesivos: 1º un primer estadio donde la concha presenta exactamente la misma forma y la misma disposición de los pliegues que en las jóvenes *Hippuritella*, indicando un origen común; 2º un segundo estadio donde la concha se desarrolla muy rápidamente en anchura; el resultado es una exageración en la reducción del crecimiento en los puntos que corresponden al ligamento y a los sifones, donde una elongación muy acentuada de L, P1 y P2, que restan cerrados, y el desarrollo de la cavidad accesoria; 3º un tercer estadio de crecimiento normal donde la concha toma su forma cilindro-cónica habitual. *Vaccinites* por lo tanto, debe ser considerado como derivado de *Hippuritella*; sus caracteres diferenciales resultan de un crecimiento muy rápido en anchura durante el segundo estadio de desarrollo; al mismo tiempo; es concebible que los poros se complicaran progresivamente, deviniendo denticulados, después reticulados.”

Las dos especies de *Hippuritella* encontradas en Les Collades de Basturs, *H. maestrei* e *H. toucasi*, presentan muchas diferencias. Destaca la diferencia en la inclinación del aparato miocardinal con respecto a la L (L<sup>^</sup>C), la presencia o la ausencia de una CA desarrollada y la morfología de los poros. En el caso de *H. maestrei* podríamos decir que debido a la inclinación del aparato miocardinal (L<sup>^</sup>C) nos encontraríamos ante una especie cercana filogenéticamente al género *Hippurites*. Sin embargo, si nos fijamos en *H. toucasi*, la inclinación de su aparato miocardinal nos acerca más al género *Vaccinites*, rasgo que destacó Douvillé (1908a) del género *Hippuritella*. La revisión del género dentro del contexto de la familia es extremadamente necesaria.

*Distribución.*—El género aparece desde el Turoniense hasta el Maastrichtiense en toda el área del Tetis.

*Hippuritella maestrei* (Vidal, 1878)

Figs. 12, 13, 14, 15 y 16

- \*1878 *Hippurites maestrei*. Nov. sp. - Vidal, p. 355, pl. 1a, fig. 5-8
- \*1892 *Hippurites Bayani* n. sp. - Douvillé, p. 52, pl. 7, figs. 19-21, text-fig. 36
- 1893 *H. Maestrei* (=Bayani) - Douvillé, t. XXI ;p. LXIII
- 1894 *H. Maestrei* (=Bayani) - Douvillé, p. 133
- \*1895 *Hippurites Maestrei* Vidal - Douvillé, p. 163, pl. 24, figs. 1-6
- 1903 *Orbignya Maestrei* Vidal - Toucas, p. 50, pl. 6, figs. 4-6, text-figs. 78-79
- 1969 *Hippurites (Hippuritella) maestrei* Vidal - Lupu, p. 209, pl. 1, fig. 19, text-fig. 5
- 1976 *Hippuritella maestrei* Vidal - Lupu, p. 123, pl. 11, fig. 8, pl. 38, figs. 2-3
- v1977 *Hippurites (Hippuritella) maestrei* VIDAL - Pons, p. 62, pl. 26, figs. 1-3
- v1992 *Hippuritella maestrei* (Vidal) - Vicens, p. 46, pl. 3, fig. 1, pl. 4, figs. 1-7, pl. 5, figs. 1-9, pl. 6, figs. 1-9, pl. 7, figs. 1-13, pl. 39, figs. 1-3, text-figs. 71-77, text-figs. 83-86, tabs. 3-4.
- v1992 *Hippuritella maestrei* (Vidal) - Vicens, p. 123, text-fig. 6, tab. 2
- 2002 *Hippuritella maestrei* (Vidal) - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)
- 2007 *Hippuritella maestrei* (Vidal) - Chikhi-Aouimeur, text-fig. 2L

*Tipo.*—Sintipos MGB 1680 (Vidal 1878, pl. 1, figs. 5-8) pertenecientes al Santoniense superior del Montsec (Lleida, España). No aparece en la Official Lists and Indexes of Names in Zoology (actualizado Marzo 2012).

*Diagnosis.*—Adaptada de Vidal (1878, p. 355-356), Douvillé (1895, p. 163-164), Toucas (1903, p. 50-51) y Vicens (1992a, p. 46-51). La VD es de pequeña talla con una ornamentación a base de costillas finas redondeadas y finísimas líneas de crecimiento. El labio comisural es muy agudo y está ondulado. Los surcos correspondientes a la L, P1 y P2 están poco marcados. La VI es plano-convexa. Los canales radiales tienen una anchura de 1-2 mm. Los poros tienen forma rectangular y están alineados radialmente. Puede presentar pústulas. Vista en sección transversal de la VD la L es corta, triangular y siempre está truncada. El P1 y el P2 son cortos, anchos y siempre son triangulares. El P1 ligeramente más pequeño que P2. El ángulo L<sup>^</sup>C está entorno los 80-90° y el ángulo L<sup>^</sup>P2 está entorno los 140-150°. En algunos ejemplares se observa una pequeña cavidad accesoria.

*Material.*—22 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento, 10 de ellos con la VI mejor o peor conservada (PUAB: 2148-50, 2152-54, 2160, 3868, 27.970, 27987-88, 27990, 28791, 42204-05, 42334-40).

*Descripción.*—La VD es pequeña y de forma cónica más o menos simétrica (Fig. 12). Los ejemplares más grandes alcanzan los 33 mm de altura y los 19 mm de diámetro (Fig. 13). Presenta una ornamentación a base de costillas finas muy angulosas de 0,5-1 mm de ancho y separadas por surcos de 1,5 mm de ancho (Fig. 12B-C). Esta

ornamentación solo se observa en tres de los ejemplares. En el resto de los ejemplares las costillas están redondeadas o bien han desaparecido debido a la abrasión o a la silicificación (Fig. XA). Los surcos correspondientes a la L, P1 y P2 (SL, SP1 y SP2) están muy bien marcados, apreciándose mejor en los ejemplares de mayor diámetro (Fig. 12A). El SL es el más profundo y SP2 el que menos. En la mayoría de los ejemplares, las VD están recubiertas por una película de sedimento y se hace difícil la observación de las costillas y especialmente de los surcos. Este hecho entorpece el reconocimiento de la ornamentación de la VD. El labio comisural presenta una inclinación cercana a los 70° cerca de la L y acercándose a la horizontal entre P1 y P2. En aquellos ejemplares bien conservados se aprecia unas ondulaciones radiales muy marcadas (Fig. 14E).

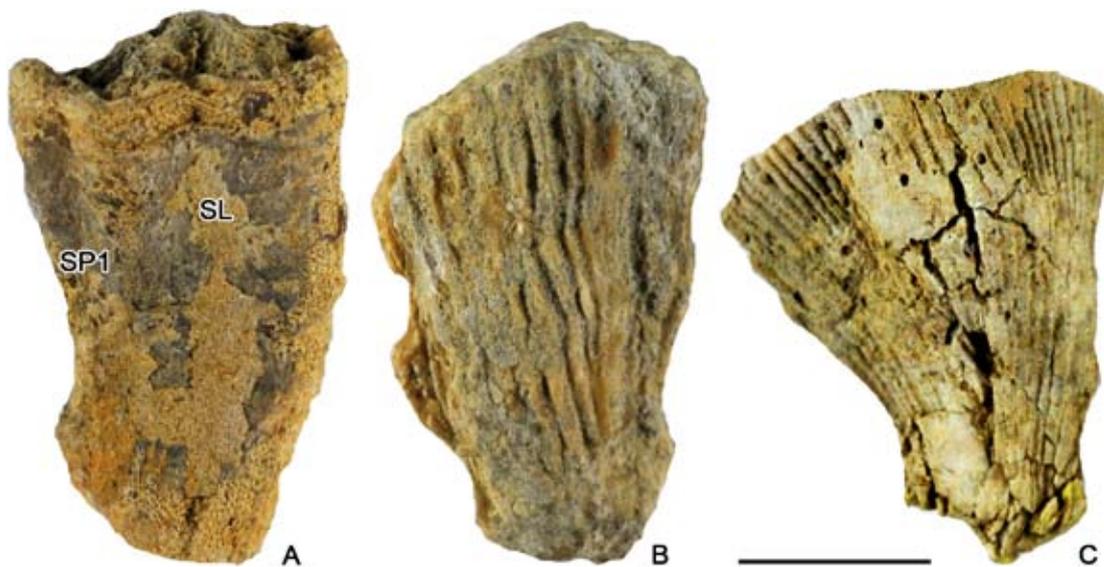


Fig. 12- *Hippuritella maestrei* (Vidal, 1878). A, vista lateral por la región postero-ventral mostrando ambas valvas de PUAB: 27988. B, vista lateral por la región antero-ventral de la VD de PUAB: 42204. C, vista lateral por la región anterior de la VD de PUAB: 42205. Barra de escala representa 10 mm.

La VI es ligeramente convexa. Los canales son anchos en relación al diámetro de la valva, alcanzando entre 1-2 mm de ancho cerca de la comisura. Estos canales están cubiertos por una malla de poros redondeados en la zona próxima al umbo y a medida que nos alejamos del umbo estos poros se van alargando progresivamente hasta convertirse en poros rectangulares (Fig. 14D-F). Los poros redondeados cercanos al umbo no parecen estar orientados sin embargo los poros rectangulares sí. Los poros rectangulares son bastante homogéneos y están alineados radialmente formando filas de poros a lo largo de cada canal. Los ósculos pertenecientes al P1 y al P2 están poco desarrollados quedando relegados a dos muescas en el borde de la comisura (Fig. 14A). El ósculo correspondiente al P2 es ligeramente más ancho. No se observan pústulas.

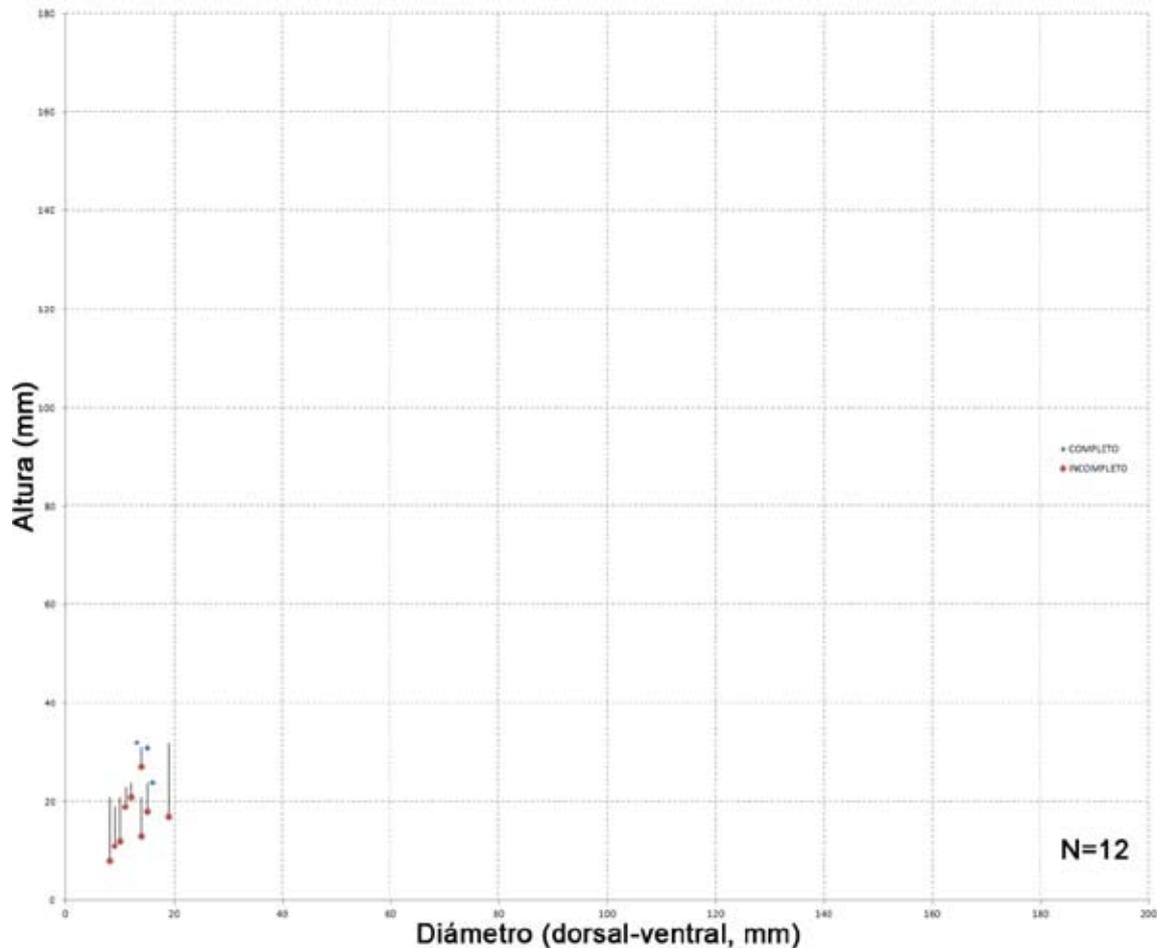


Fig. 13- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Hippuritella maestrei* (Vidal, 1878). El ejemplar incompleto muestra una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

Vista en sección cerca de la comisura, la CE tiene un espesor de 2 mm medido en un ejemplar de 17 mm de diámetro. El margen interno de la CE es liso. La L es triangular, más o menos ancha en su base, más o menos alargada y con su extremo truncado. La truncadura de la L puede estar más o menos marcada. El P1 es corto, ancho y de forma subtriangular. El P2 muy próximo a la región ventral, presenta la misma forma que el P1 y es más ancho. El ángulo L<sup>^</sup>C está entorno a los 80-90°. El ángulo L<sup>^</sup>P2 está entorno a los 140-150°. La CI es fina. Tanto los dientes como el Mp son prominentes en comparación con la CC (Fig. 15). El Mp no está alineado ni con el Dp ni con el Da (Fig. 15C, H). No se observa ninguna CA.

*Discusión.*—De los cuatro especímenes figurados por Vidal (1878), sólo uno, el ejemplar dibujado en (pl. 1a, fig. 6-6a) está ubicado en el MGB Colección Vidal con número de registro MGB 1680A. Pons et al., (2014) han considerado la posibilidad de encontrar los restantes sintipos originales entre los especímenes no registrados de la EM. Sabemos que Vidal envió especímenes no figurados a Douvillé y que este



Fig. 14- *Hippuritella maestrei* (Vidal, 1878). A-B, vista superior de la VI y vista en detalle respectivamente de PUAB: 27988. C, vista superior de la VI de PUAB: 28625. D, vista superior de la VI de PUAB: 58050. E-F, vista superior de la VI y vista en detalle respectivamente de PUAB: 35693. Ejemplar perteneciente a la Sierra del Montsec d'Ares. Barra de escala de la izquierda representa 10 mm y es la misma para todas las vistas de la VI. La barra de escala de la derecha representa 1 mm y es igual para las vistas en detalle B y F.

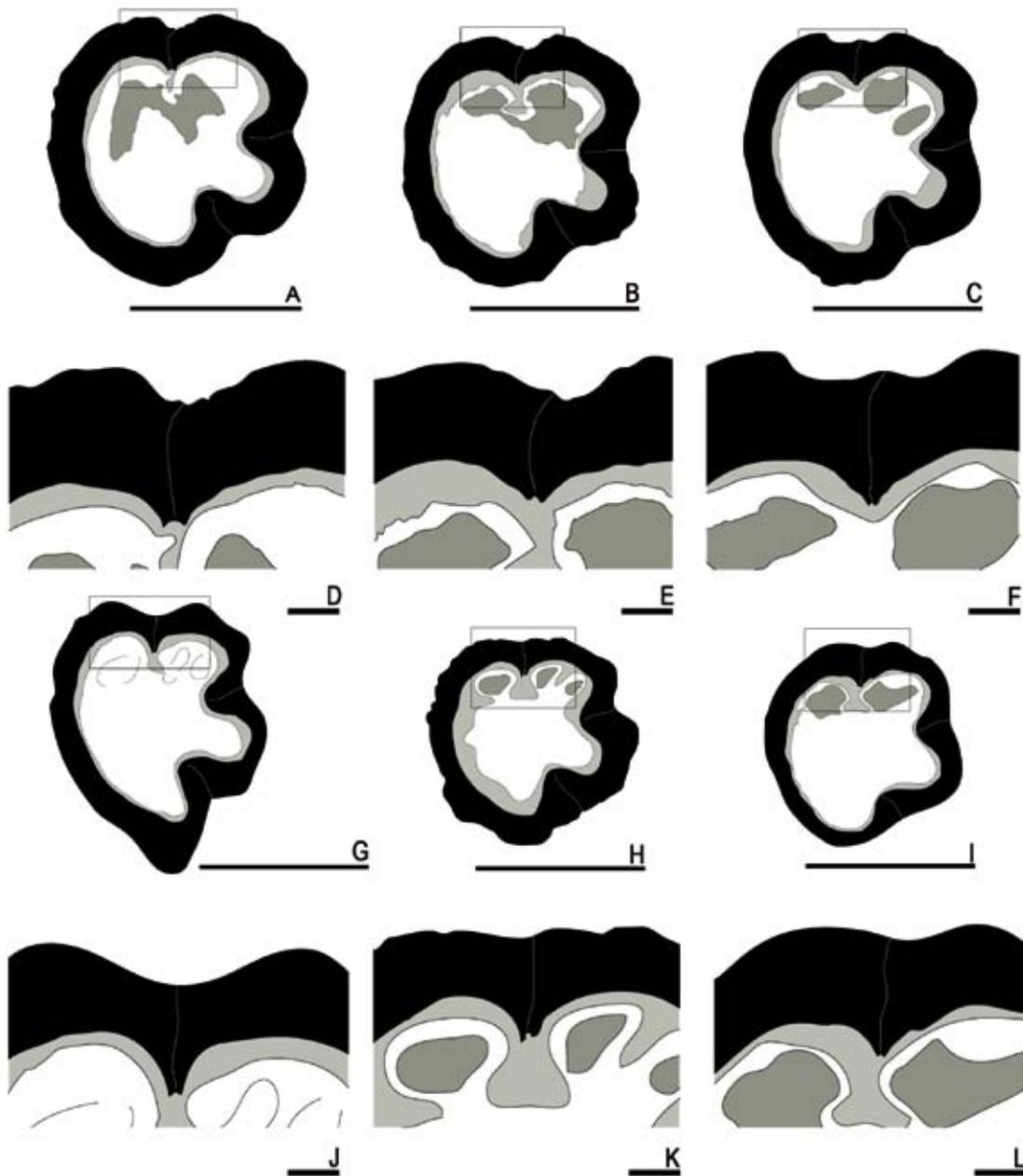


Fig. 15- *Hippuritella maestrei* (Vidal, 1878). A-C, dibujos de secciones transversales seriadas de la VD por debajo de la comisura respectivamente de PUAB: 27988. D-F, vistas en detalle de las secciones A-C respectivamente. G, dibujo de la sección transversal de la VD por debajo de la comisura de PUAB: 42335. H, dibujo de la sección transversal de la VD por debajo de la comisura de PUAB: 42340. I, dibujo de la sección transversal de la VD por debajo de la comisura de PUAB: 42337. J-L, vistas en detalle de las secciones G-I respectivamente. Las barras de escala grandes representan 10 mm. Las barras de escala pequeñas representan 1 mm.

no figuraba ninguno que no tuviera registro por lo que los especímenes restantes podrían permanecer inactivos en la EM en lugar de haber sido devueltos. Sólo a los especímenes figurados les era dado un número de registro. Junto a MGB 1680A están los ejemplares figurados por Douvillé (1895, pl. 24, fig. 2 y 4) con el mismo número de registro MGB-1680. El ejemplar dibujado por Vidal en (pl. 1a, fig. 7-7a) parece ser el

figurado por Douvillé (1895, pl. 24, fig. 1-1a). Este está ubicado en la EM con número de registro EM R-516. Los ejemplares figurados por Douvillé (1895, pl. 24, fig. 3, 6) están ubicados en la EM con número de registro EM R-517 (Fig. 3) y EM R-542 (Fig. 6) respectivamente. El ejemplar figurado por Douvillé (1895, pl. 24, fig. 6) es el mismo que figura como *Hippurites Bayani* Douvillé (1892, pl. 7, Figs. 21-21a) que es una especie sinónima juvenil de *H. maestrei*. A excepción de la muestra EMP R-542, todos los ejemplares pertenecen al Santoniense superior de la Sierra del Montsec d'Ares (Lleida, España).

Los ejemplares estudiados de la localidad tipo presentan una variabilidad morfológica muy baja. En los Collades de Basturs se han recogido ejemplares aislados en el intervalo calcáreo C2 y en los intervalos de margas neríticas M2 y M3 (Fig. 16). Los ejemplares recogidos en C2 presentan la ornamentación de la VD bien conservada. Las costillas pueden ser más o menos finas y angulosas (Fig. 12B-C). Las VI no se han conservado o están cubiertas de sedimento. Las formas de la L, del P1 y P2 son idénticas a las observadas en los ejemplares de la localidad tipo. Los ejemplares recogidos en M2 y M3 presentan una preservación muy deficiente en superficie, tanto la VD como la VI, y están ligeramente silicificados. Tan solo se ha podido estudiar la morfología de sus partes internas (Fig. 15G-L) y presentan las mismas características que las de la localidad tipo.

Las características de esta especie y su variabilidad morfológica ya había sido observada por Douvillé (1892, 1895) y Toucas (1903) (ver Vicens, 1992). Estos autores indicaron que algunos ejemplares presentaban las costillas finas, otros más gruesas o que la L podía ser más o menos larga con la truncadura más o menos visible y presentar una prolongación lamelar. La variabilidad morfológica observada en los ejemplares recogidos en los Collades de Basturs es relativamente baja. Se ha visto que los cambios en la ornamentación de la VD pueden ser debidos al nivel de abrasión que hayan sufrido las conchas de los distintos ejemplares (Fig. 12) y al proceso de silicificación. Con respecto a la forma de la L se ha observado que un mismo ejemplar presenta pequeñas variaciones durante su ontogenia (Fig. 15A-F). No se ha observado una prolongación lamelar en la L de ninguno de los ejemplares.

*Distribución.*—Localidad tipo en la Sierra del Montsec d'Ares (Lleida, España) (asociación Sa2 en Pascual et al., 1989). La especie es conocida a lo largo del Santoniense-Campaniense del Tetis Mediterráneo. Citada en Bosnia-Herzegovina, Bulgaria, Croacia, Grecia, España, Francia, Italia y Rumania. Los registros de Bosnia-Herzegovina (Slišković, 1974, 1975a, 1975d, 1976), Bulgaria (Swinburne et al. 1992), Croacia (Polšak y Mamučić, 1969b) y Grecia (Steuber, 1999b) son dudosos.

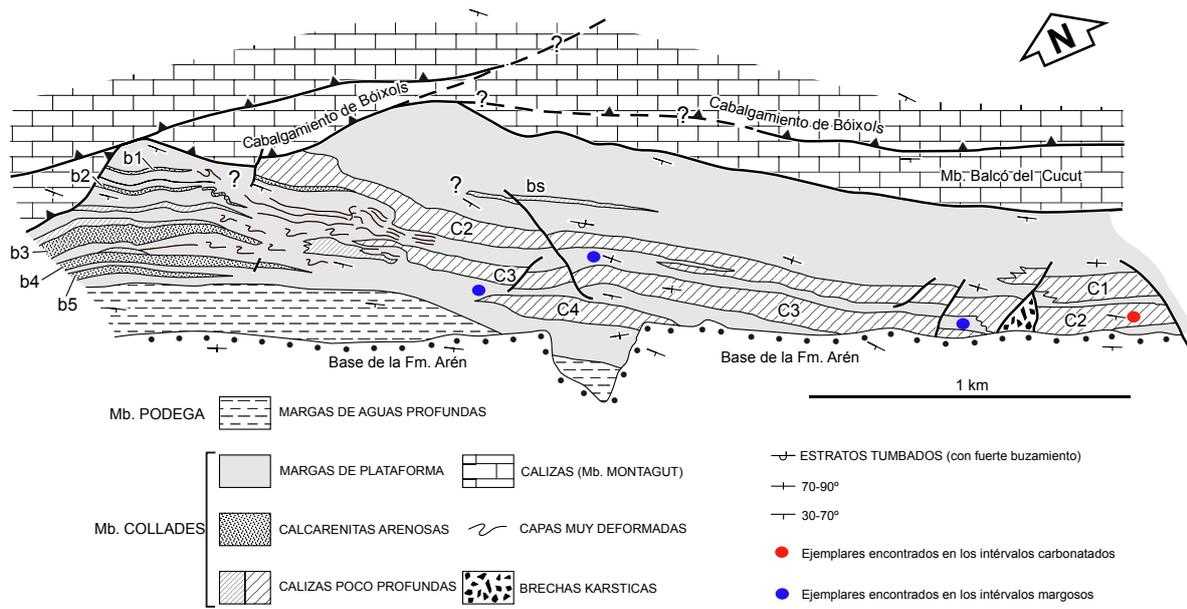


Fig. 16- *Hippuritella maestrei* (Vidal, 1878). Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos rojos representan aquellos ejemplares hallados en las plataformas mientras que los azules aquellos que han sido encontrados en las margas.

*Hippuritella toucasi* (d'Orbigny, 1847)

Figs. 17, 18, 19, 20, 21 y 22

- \*1847 *Hippurites Toucasianus* - Orbigny, p. 270, pl.7, fig. 50
- \*1848 *Hippurites Toucasiana* d'Orb. - Orbigny, pl. 532, figs. 1-8
- \*1850 *Hippurites Toucasiana* d'Orb. - Orbigny, p. 172
- 1857 *H. organisans*, Montfort, sp. - Bayle, p. 698
- 1892 *Hippurites Toucasi* d'Orbigny - Douvillé, p. 41, pl. 6, figs. 1-2, text-fig. 28
- 1903 *Orbignya Toucasi* d'Orb. - Toucas, p. 56, pl. 7, fig. 2, text-figs. 6, 19, 90-92
- v1977 *Hippurites (Orbignya) toucasianus* d'Orbigny - Pons, p. 65, pl. 39, figs.1-2, pl. 40, fig.
- 1998 <sup>1</sup>*Hippuritella toucasi* (d'Orbigny) - Vicens et al., p. 411, tex-figs. 8, 9/1-6, 10/2
- 2002 *Hippuritella toucasi* Orbigny - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)
- \*2007 *Hippuritella toucasiana* d'Orbigny - Macé-Bordy, p. 15-16, fig. 3D, E

Tipo.—Lectotipo figurado en d'Orbigny (1848, pl. 532, fig. 3, 6 y 7) (Todas las figuras pertenecen al mismo ejemplar) y en Macé-Bordy (2007a, fig. 3D-E) con número de registro R08519 (C.O. 6922a-I) recogido en Beausset (Var, Francia). Medidas del lectotipo: longitud de la concha, 36mm; diámetro externo máximo, 38 mm. Longitud de los pliegues internos: L, 2mm; P1, 4mm; P2, 6 mm. Ángulo L<sup>^</sup>P2 de 85°. También se han nombrado tres paralectotipos. El primero R63737-1(C. O. 6922-I) nos puede servir de modelo para representar los figurados por d'Orbigny (1848, pl. 532, figs. 1 y 4). Los otros dos paralectotipos, R63737-2 y R63737-3 respectivamente (C.O. 6922-II, III), fueron utilizados como modelo para representar el figurado por d'Orbigny (1848, pl. 532, fig. 5). Todos los ejemplares están ubicados en la MNHN y pertenecen al Santoniense inferior de Beausset (Var, Francia) considerada la localidad tipo (Macé-Bordy, 2007a).

*Diagnosis.*—Adaptada de d'Orbigny (1850, p. 172), Douvillé (1892, p. 41), Toucas (1903, p. 56) y Vicens et al., (1998, p. 411). La VD es cónica alargada en la etapa juvenil y cilíndrica en la etapa adulta con un diámetro entorno los 30-40 mm. Esta ornamentada con costillas angulosas o redondeadas desiguales de unos 2-4 mm de ancho y separadas por estrechos surcos. En algunos casos aparecen costillas secundarias en los flancos de las costillas principales. También se observan líneas de crecimiento. Los surcos correspondientes a L, P1 y P2 (SL, SP1 y SP2) están bien marcados. El labio comisural presenta una ondulación marcada. La VI es ligeramente convexa y su superficie está cubierta por una red alveolar en forma de mallas poligonales, esta malla con alveolos presenta la forma de un pequeño embudo que resulta en un poro. En el centro de la VI las mallas son hexagonales o pentagonales regulares, al acercarse al borde estos se alargan volviéndose más irregulares y disponiéndose alineados de forma radial. Los canales sobre los que se asientan los poros tienen de 2-2,5 mm de

ancho y sus inicios tienen forma de pústulas. Vista en sección transversal de la VD la L es triangular con su extremo redondeado. El P1 y el P2 son robustos y no están pedunculados. El P2 ligeramente pinzado. Presenta una CA muy grande. El ángulo  $L^{\wedge}C$  va desde los 55-60° y el  $L^{\wedge}P2$  va desde los 70-85°.

*Material.*—20 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento, 6 de ellos con la VI mejor o peor conservada (PUAB: 2034, 2137, 3477, 3480-81, 3732, 3806-07, 27848, 42022, 42028, 42030, 42102-04, 42107, 42184, 58147, 74755, 74761).

*Descripción.*—La VD presenta dos estadios de crecimiento. Un estadio inicial cónico y un estadio cilíndrico. El estadio cilíndrico suele empezar una vez ha alcanzado los 30-35 mm de diámetro (Fig. 17). Los ejemplares más grandes superan los 148 mm de altura y un diámetro de hasta 65 mm (Fig. 18). Presenta una ornamentación a base de costillas redondeadas de entre 1-1,5 mm de espesor separadas por estrechos surcos de 0,5 mm de ancho. Los surcos correspondientes a L, P1 y P2 están bien marcados (Fig. 17B). El surco correspondiente a la L tiene una anchura de 2 mm, el de P1 tiene una anchura de 4 mm y es más ancho que el de P2 que mide 3 mm. Las costillas situadas entre L-P1 y P1-P2 tienen una anchura de 2-2,5 mm y son más anchas que las del resto de la concha. El labio comisural presenta una inclinación por debajo de los 30° y unas ondulaciones radiales muy marcadas (Fig. 19A).

La VI es ligeramente convexa. Los canales llegan a alcanzar entre 2-3 mm de ancho cerca de la comisura. En el inicio de cada canal aparece una pústula. Estas pústulas son más fácilmente erosionables ya que sobresalen más que el resto de la superficie de la VI y por eso aparecen desgastadas (Figs. 19A y 20). Los canales están cubiertos por una malla de poros. Estos poros tienen forma de embudo. La abertura superior de cada poro tiene forma de hexágono o pentágono. Entre poro y poro se forma una arista que los separa que le da un aspecto poligonal (Figs. 19D, E, 20). La abertura inferior del poro tiene forma redondeada. La abertura superior del poro tiene una anchura de unos 0,5 mm. Procesos de silicificación pueden alterar la superficie externa de la concha y modificar el aspecto externo (Fig. 19). La anchura de cada canal está ocupada por unos 5-6 poros. Los ósculos pertenecientes al P1 y P2 están mal conservados y llenos de sedimento. El perteneciente al P1 tiene forma circular y se encuentra a unos 5 mm del contorno de la concha. El perteneciente al P2 tiene forma ovalada y se encuentra a unos 8 mm del contorno de la concha.

La CE, cerca de la comisura, tiene un espesor de 5 mm medido en ejemplares de 35 mm de diámetro. El margen interno de la CE por lo general es liso aunque algunos

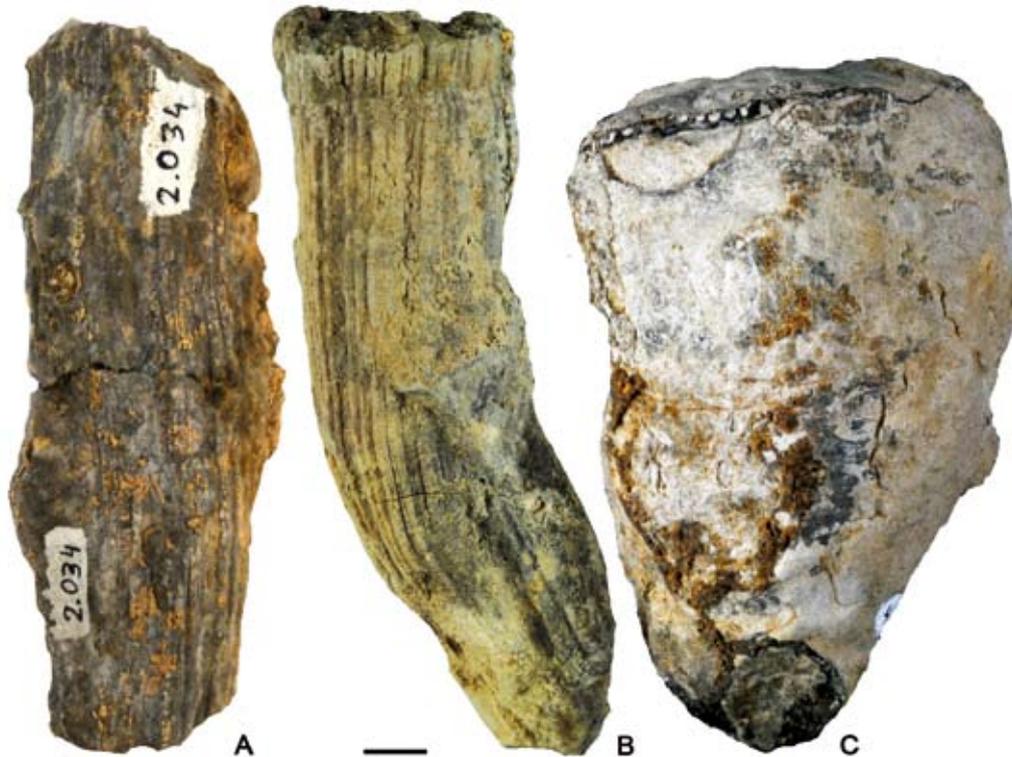


Fig. 17- *Hippuritella toucasi* (d'Orbigny, 1847). A, vista lateral por la región ventral de un fragmento de la VD de PUAB: 2034. B, vista lateral por la región postero-ventral de la VD mostrando los surcos correspondientes a P1 y P2 de PUAB: 3732. C, vista lateral por la región anterior de la VD de PUAB: 42184. Barra de escala representa 10 mm.

ejemplares presentan una ligera ondulación (Fig. 21D). La L es triangular, ancha en su base, llegando a medir 10 mm de longitud y con su extremo redondeado. El P1 es corto, ancho y de forma rectangular. El P2 es más largo y está más o menos pinzado en la base. El ángulo L<sup>A</sup>C está entorno a los 55-60°. El ángulo L<sup>A</sup>P2 está entorno a los 70-85°. La CI es más o menos fina. El Da es más grande que el Dp. El Dp y el Mp tienen un tamaño parecido y se encuentran más o menos alineados (Fig. 21A-C, E). Presenta una CA muy grande en la región antero-dorsal (Fig. 21A-G).

*Discusión.*—Especie creada por d'Orbigny (1847) a partir de ejemplares recogidos en Le Beausset (Var, Francia), Martigues (Bouches-du-Rhône, Francia) y Piolenc (Vaucluse, Francia). Douvillé (1892, p. 38) incluyó esta especie dentro del grupo de *Hippurites* (*Hippuritella*) *toucasi*. Este grupo estaba formado por *Hippurites* (*Hippuritella*) *sulcatoides* Douvillé, 1892, *Hippurites* (*Hippuritella*) *toucasi*, *Hippurites* (*Vaccinites*) *sulcatus* Defrance, 1821 y *Hippurites* (*Vaccinites*) *archiaci* Munier-Chalmas. Más tarde, Douvillé (1894, p. 132) a partir de dos variedades de *H. sulcatoides* crea *Hippurites carezi* Douvillé, 1894 e *Hippuritella sulcatissima* Douvillé que también incluyó dentro del grupo de *Hippuritella toucasi*. Douvillé (1895, p. 159) consideró que *H. sulcatus*

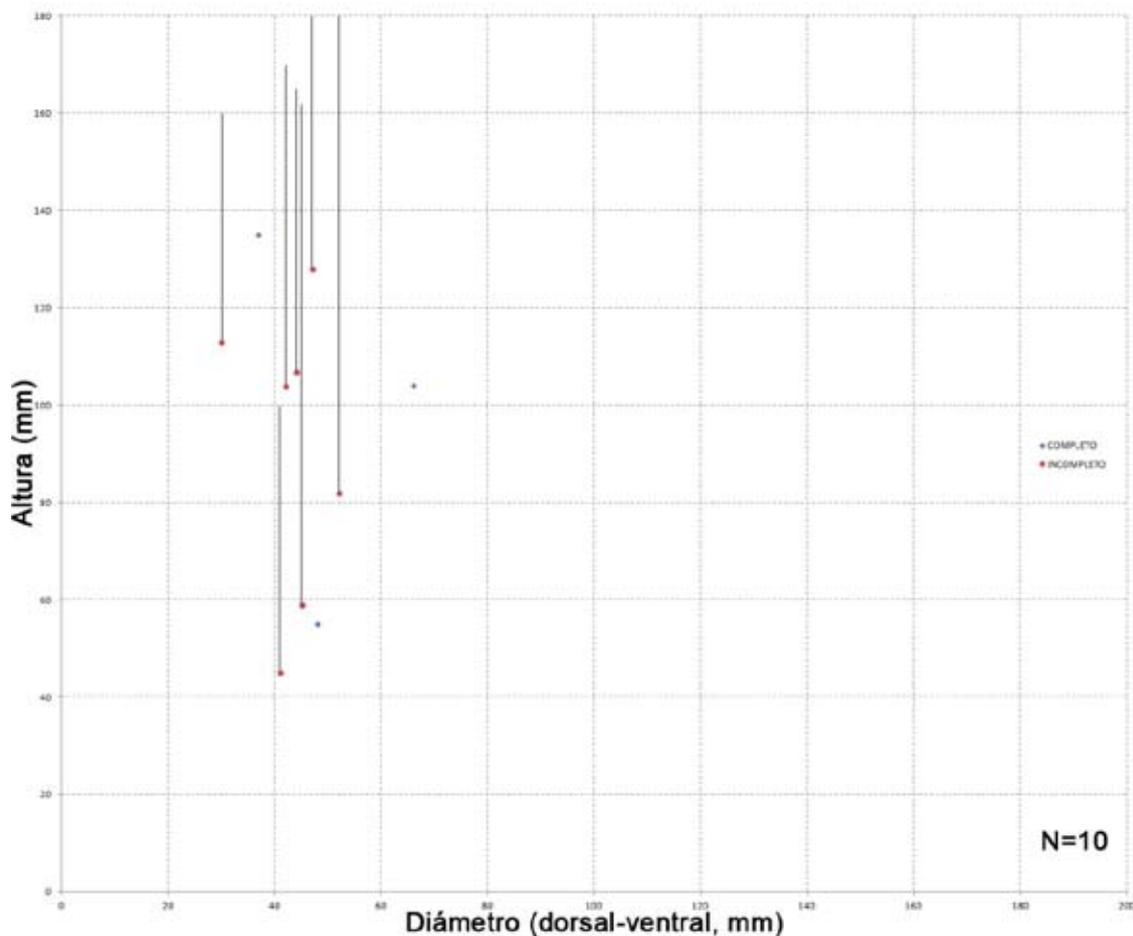


Fig. 18- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Hippuritella toucasi* (d'Orbigny, 1847). El ejemplar incompleto muestra una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

e *H. archiaci* pertenecían a otro grupo que lo denominé como grupo del *Hippurites sulcatus*. Toucas (1903, p. 55) incluye en el grupo de *H. toucasi* a: *Hippuritella praetoucasi* Toucas, 1903 *H. toucasi*, *H. carezi*, *Hippuritella praesulcatissima* Toucas, 1903, *H. sulcatissima* e *H. sulcatoides*. Posteriormente Bilotte (1981c, 1985a) incluye dentro del grupo de *Hippuritella toucasi* a: *H. praetoucasi*, *H. toucasi*, *H. carezi*, *H. sulcatissima* e *H. sulcatoides*. Vicens (1992) realizó un estudio de las especies de este grupo y consideró a *H. praesulcatissima* e *H. carezi* como especies sinónimas de *H. sulcatissima*.

En resumen podríamos concluir que la línea filética de *Hippuritella toucasi* estaría formada por: *H. sp1* e *H. sp2* Vicens et al., 1998, para el Coniaciense, *H. toucasi* para el Santoniense inferior, *H. sulcatissima* para el Santoniense superior e *H. sulcatoides* para el Campaniense inferior.

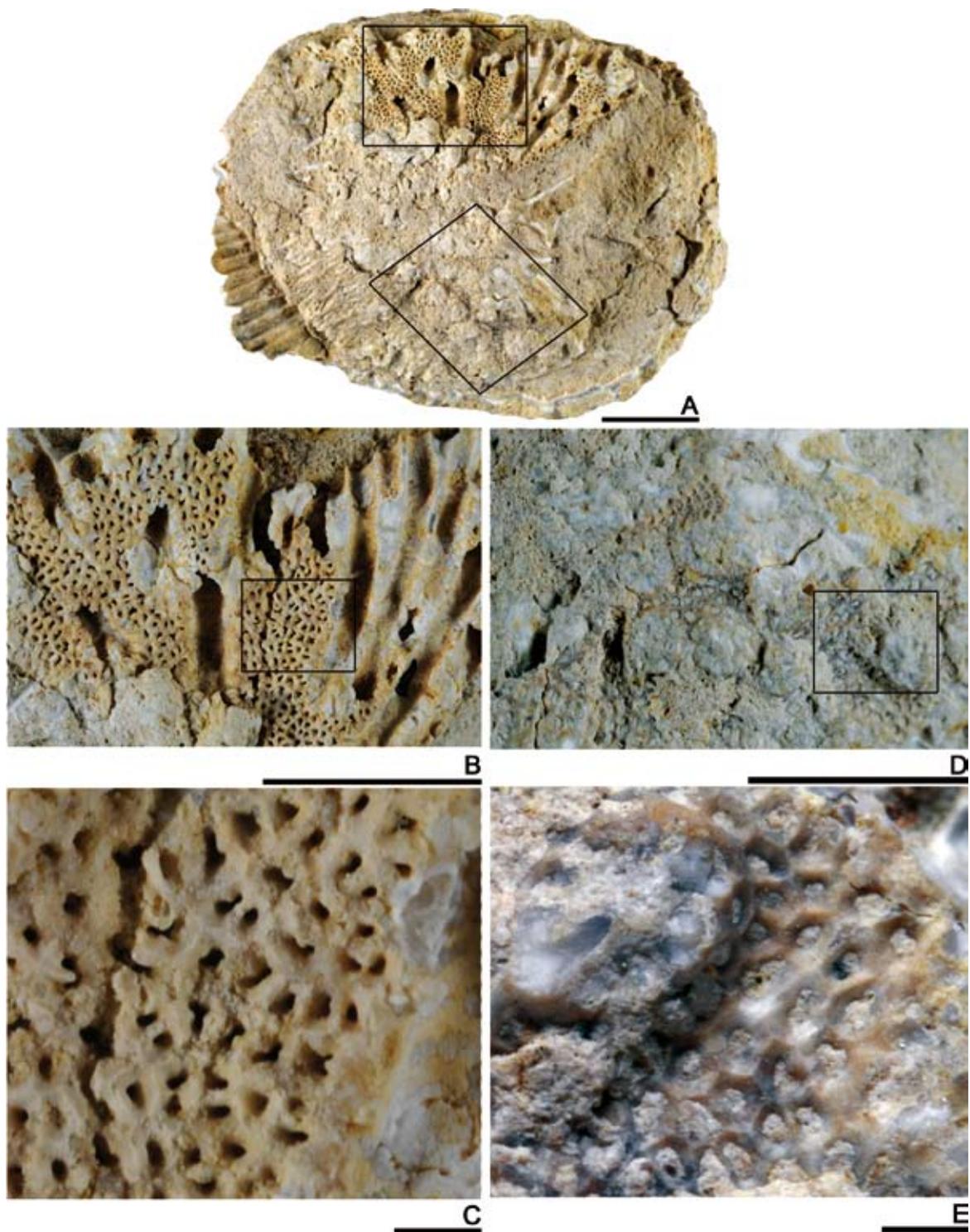


Fig. 19- *Hippuritella toucasi* (d'Orbigny, 1847). A, vista superior de la VI de PUAB: 27848. B-C, vista en detalle de una zona afectada por procesos de silicificación. D-E, vistas en detalle de una zona que no ha sido afectada por procesos de silicificación. Las barras de escala representan 10 mm excepto en C y en E que representan 1 mm.

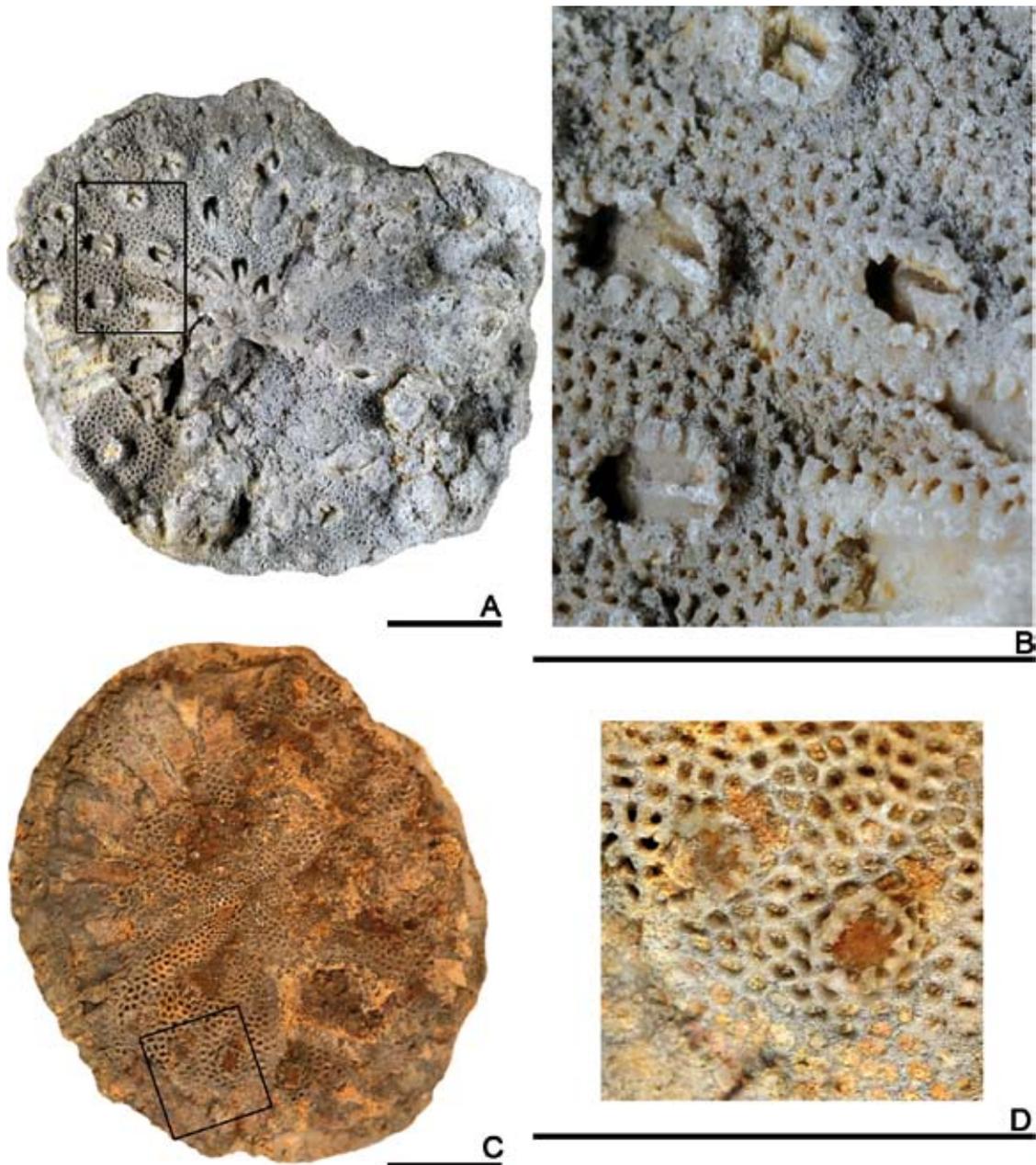


Fig. 20- *Hippuritella toucasi* (d'Orbigny, 1847). A, vista superior de la VI de PUAB: 58147. B, vista en detalle del rectángulo marcado en A. C, vista superior de la VI de PUAB: 3807. D, vista en detalle del rectángulo marcado en C. Las barras de escala representan 10 mm.

En les Collades de Basturs se han recogido ejemplares aislados o formando pequeños *bouquets* de hasta tres individuos en los intervalos calcáreos C1-C4 y en el intervalo de margas neríticas M3 (Fig. 22). En C1 se han recogido fragmentos de VD. Estos fragmentos se encuentran bastante desgastados y en la mayoría de los casos están colapsados. Los fragmentos de VD presentan un diámetro entorno los 43-48 mm con una CA muy desarrollada (Fig. 21J). En C2 se ha recogido un único ejemplar con la VI conservada. La VD está lisa debido a la abrasión (Fig. 21E). En C3, al igual que en C1 se han recogido fragmentos de VD pero de mayor tamaño (Fig.

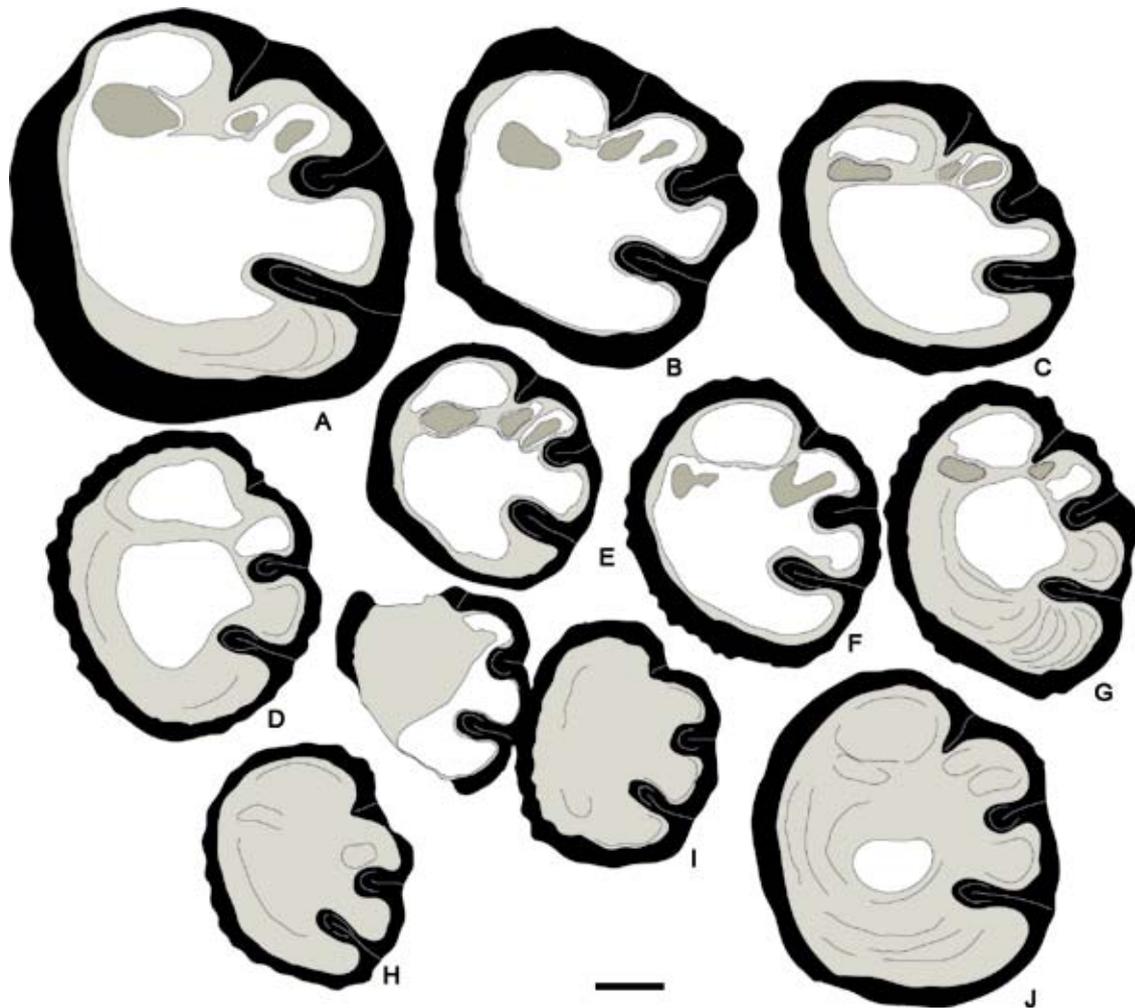


Fig. 21- *Hippuritella toucasi* (d'Orbigny, 1847). Dibujos de secciones transversales de la VD por debajo de la comisura. A, PUAB: 42184. B, PUAB: 27848. C, PUAB: 58147. D, 3477. E, PUAB: 74755. F, 3807. G, PUAB: 42028. H, PUAB: 3806. I, PUAB: 3732. J, PUAB: 42102. La barra de escala representa 10 mm.

21D, G). En C4, al igual que en C2, solo se ha recogido un ejemplar incompleto, con la ornamentación bien conservada y de pequeña talla. Los ejemplares recogidos en M3 están mejor conservados. Algunos están ligeramente silicificados. Tienen una altura inferior a los encontrados en los intervalos calcáreos C1-C4 pero más diámetro (Fig. 21A). El número de ejemplares que conservan la VI es mayor. La CA también está muy desarrollada (Fig. 21A, D, F, G).

Tal como explicaron Douvillé (1894) y Toucas (1903) los ejemplares de esta especie y los de las especies del grupo de *Hippuritella toucasi*, presentan una cierta variabilidad intraespecífica. Los ejemplares de les Collades de Basturs también muestran esta variabilidad. La principal diferencia es la morfología externa de la VD entre los

ejemplares que crecían en ambientes de plataforma (intervalos calcáreos C1-C4) o en ambientes de talud (intervalo de margas neríticas M3). Los que crecían en ambientes de plataforma presentan unas conchas cilíndricas (Fig. 17A-B) mientras que los que crecían en ambientes de talud presentan conchas más cónicas y anchas (Fig. 17C).

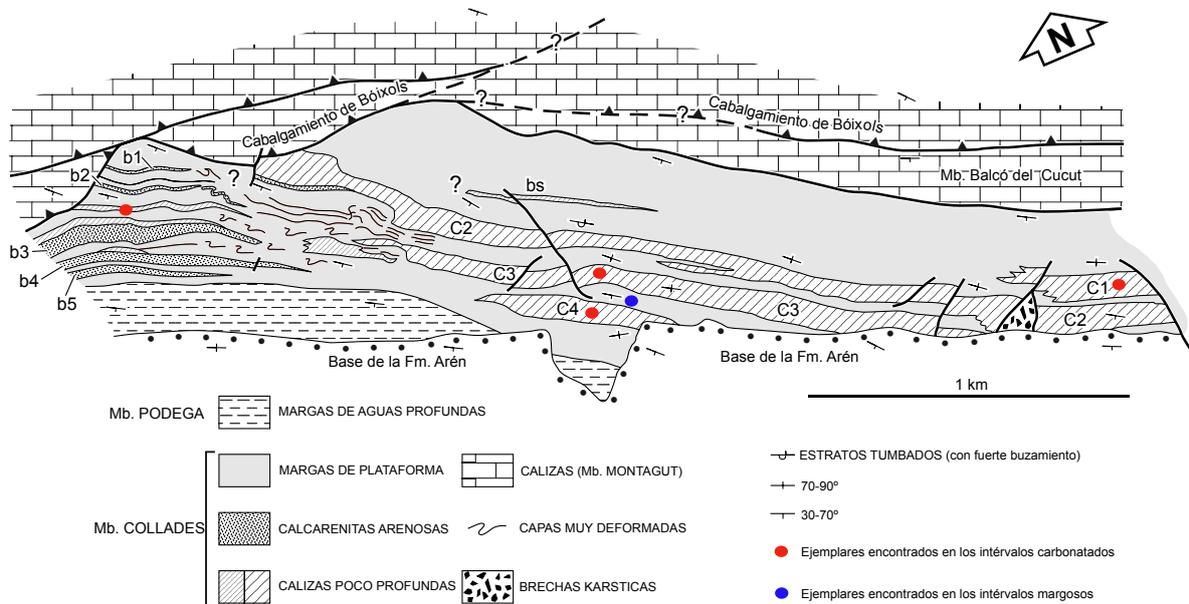


Fig. 22- *Hippuritella toucasi* (d'Orbigny, 1847). Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos rojos representan aquellos ejemplares hallados en las plataformas mientras que los azules aquellos que han sido encontrados en las margas.

**Distribución.**—La especie es conocida a lo largo del Santoniense del Tetis Mediterráneo. Citada en Albania, Alemania, Bosnia-Herzegovina, Croacia, Eslovenia, España, Francia, Italia, Rumania y Yugoslavia. Los registros de Albania (Peza, 1992a), Alemania (Steuber y Höfling, 1999e, Steuber, 2001a), Bosnia-Herzegovina (Slišković, 1968a, 1974), Croacia (Polšak, 1961a, Polšak y Mamužić, 1969b, Polšak et al. 1978, Gusic y Jelaska, 1990), Eslovenia (Plenicar, 1961, 1975, 1982), Italia (Caffau y Plenicar, 1991b, Sanders, 2001c), Rumania (Lupu y Lupu, 1967) y Yugoslavia (Pejovic, 1957, Milovanovic, 1934a) no figuran ningún ejemplar, o los que figuran no muestran las características de la especie y por lo tanto son dudosos.

Género HIPPURITES Lamarck, 1801

[=*Orthoceratites* Lamarck, 1799, p. 81 (suprimido ICZN Op. 613), *Dorbignya* Woodward, 1862 y otros sinónimos citados en Dechaseaux et al., 1969. Además *Batolites* de Montfort, 1808 y *Ugarella* Polšak y Slišković, 1987, ver en Pons et al., 2010 ]

*Especie tipo.*—*Hippurites bioculata* Lamarck, 1801, perteneciente al Santoniense superior de Rennes-les-Bains: Montagne des Cornes (Aude, Francia). (ICZN Op. 613).

*Diagnosis.*—Adaptada de Dechaseaux y Coogan (1969, p. 799). La VD es cilindro cónica y corta. La L es triangular, poco saliente en las formas antiguas y tiende a desaparecer en las formas más recientes. El perímetro ocupado por L-P1-P2 ocupa más de  $\frac{1}{4}$  de la circunferencia de la concha. Los pilares (P1 y P2) están generalmente bien desarrollados, sobre todo en las especies recientes. Pueden presentar una pequeña CA en el lado anterior. El ángulo  $L^{\wedge}C$  excede los  $50^{\circ}$  y el ángulo  $L^{\wedge}P2$  excede los  $90^{\circ}$ . Los poros de la VI pueden ser lineales, vermiculados y ocasionalmente redondos.

*Distribución.*—Cretácico superior (Turonense-Maastrichtense). Europa, Noreste de África (Somalia), Asia, Norteamérica y las Antillas. Después de Dechaseaux y Coogan (1969) en Túnez, Turquía, Afganistán y México.

*Hippurites matheroni* Douvillé, 1893

Figs. 23, 24, 25, 26 y 27

- \*1893 *Hippurites Matheroni*, n. sp. - Douvillé, p. 64, pl. 9, figs. 3-5, text-fig.46
- 1893 *Hippurites* cf. *canaliculatus* - Douvillé, pl. 9, fig. 2
- 1903 *Orbignya Matheroni* Douv. sp.- Toucas, p. 23, pl.1, figs.6-7, text-figs.22b,34
- 1903 *Orbignya Matheroni* var. *praecanaliculata* - Toucas, p. 25, pl.1, figs. 8-9, text-figs.2, 35
- 1969 *Hippurites (Orbignya) matheroni* Douvillé - Lupu, p. 208, pl.1, fig.18, text-fig.3
- 1976 *Hippurites matheroni* Douvillé - Lupu, p. 121, pl.10, fig.2a-b, pl.11, fig.3, pl.38, fig.13
- 1982 *Hippurites praecanaliculatus* (Toucas) - Pons, p. 1029
- 1984 *Hippurites (Hippurites) matheroni* (Douvillé) - Bilotte, pl.38, fig.4
- 1989 *Hippurites matheroni* Douv. - Pascual et al., p. 224, text-fig.3
- v1998 *Hippurites matheroni* Douvillé - Vicens et al., p. 414, text-fig.13/1-8
- 2002 *Hippurites matheroni* Douvillé - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)
- 2002 *Hippurites praecanaliculatus* (Toucas) - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)

*Tipo.*—Holotipo figurado en Douvillé (1893, pl. 9, fig. 3-4). Ubicado en la EM (Lyon, Francia). Pertenece al Santoniense superior de La-Cadière-d'Azur (Var, Francia).

*Diagnosis.*—Adaptada de Douvillé (1893, p.64) y Toucas (1903, p. 23). La VD es alargada y estrecha. Su diámetro no excede los 3 cm. Las costillas son redondeadas y poco marcadas, excepto en la zona dorsal. Los surcos correspondientes a la L, P1 y P2 están bien marcados. La VI es convexa y puede presentar pústulas poco pronunciadas. Los poros son lineales alargados, rectos o más o menos redondos. Los ósculos se encuentran en dos depresiones largas y estrechas. Vista en sección transversal de la VD la L es triangular y truncada en su extremo. El P1 es corto y de forma cuadrangular mientras que el P2 es más largo, de forma rectangular y puede estar ligeramente pinzado en la base. El ángulo L<sup>^</sup>C va desde los 75-80° y el ángulo L<sup>^</sup>P2 va desde los 110-120°. Presenta una CA anterior muy reducida gracias a que el ángulo entre el aparato miocardial y la L (L<sup>^</sup>C) es de 75°, lo que deja un espacio entre la L y la FDa para la formación de una CA.

*Material.*—75 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento, 46 de ellos con la VI mejor o peor conservada (PUAB:2070, 2083-84, 2086, 2088, 2109-13, 2115-17, 3368-69, 3371, 3374, 3379, 3410, 3417, 3421, 3423-24, 3437, 3452, 3466, 3469-72, 3532-33, 3545-47, 3554-55, 3557, 3571, 3582, 3714, 3725, 3743, 3745, 3808, 3810, 3812, 27951, 27981, 28062, 28519, 42061, 63058-62, 63064-67, 63069-71, 63073-74, 63079-83, 63087, 63094, 75735, 75754).

*Descripción.*— La VD presenta dos estadios de crecimiento. Un estadio inicial cónico y un estadio cilíndrico. El estadio cilíndrico suele empezar una vez ha alcanzado los 25 mm de diámetro (Fig. 23). Los ejemplares más grandes alcanzan una altura de 115

mm y un diámetro de unos 29 mm (Fig. 24). La ornamentación es a base de costillas longitudinales redondeadas de 1-2 mm de ancho y separadas por estrechos surcos. Entre la L y el P1 hay dos-tres costillas, al igual que entre el P1 y el P2. Estas son más anchas que las del resto de la concha, 3-4 mm, y están más separadas (Fig. 23B y E). En la mayoría de los ejemplares las costillas ubicadas entre la L y el P2 están muy desgastadas. En algunos ejemplares están muy marcadas las líneas de crecimiento. Estas líneas de crecimiento están representadas por líneas onduladas donde la parte convexa equivale a los surcos y la cóncava a las costillas (Fig. 23C). Los surcos correspondientes a la L, P1 y P2 (SL, SP1 y SP2) están muy marcados y presentan una anchura de 2 mm. El SL es más profundo que SP1 y SP2 (Fig. 23B, C y E). El labio comisural presenta unas ondulaciones radiales muy marcadas y una inclinación subhorizontal.



Fig. 23- *Hippurites matheroni* Douvillé, 1893. Vistas laterales de la VD. A-B, vista anterior y vista postero-ventral respectivamente de PUAB: 27984. C, vista postero-ventral con la superficie erosionada de PUAB: 27981. D, vista anterior de PUAB: 27972. E, vista postero-ventral de PUAB: 27960. F, vista anterior con la superficie erosionada de PUAB: 42137. Barra de escala representa 10 mm.

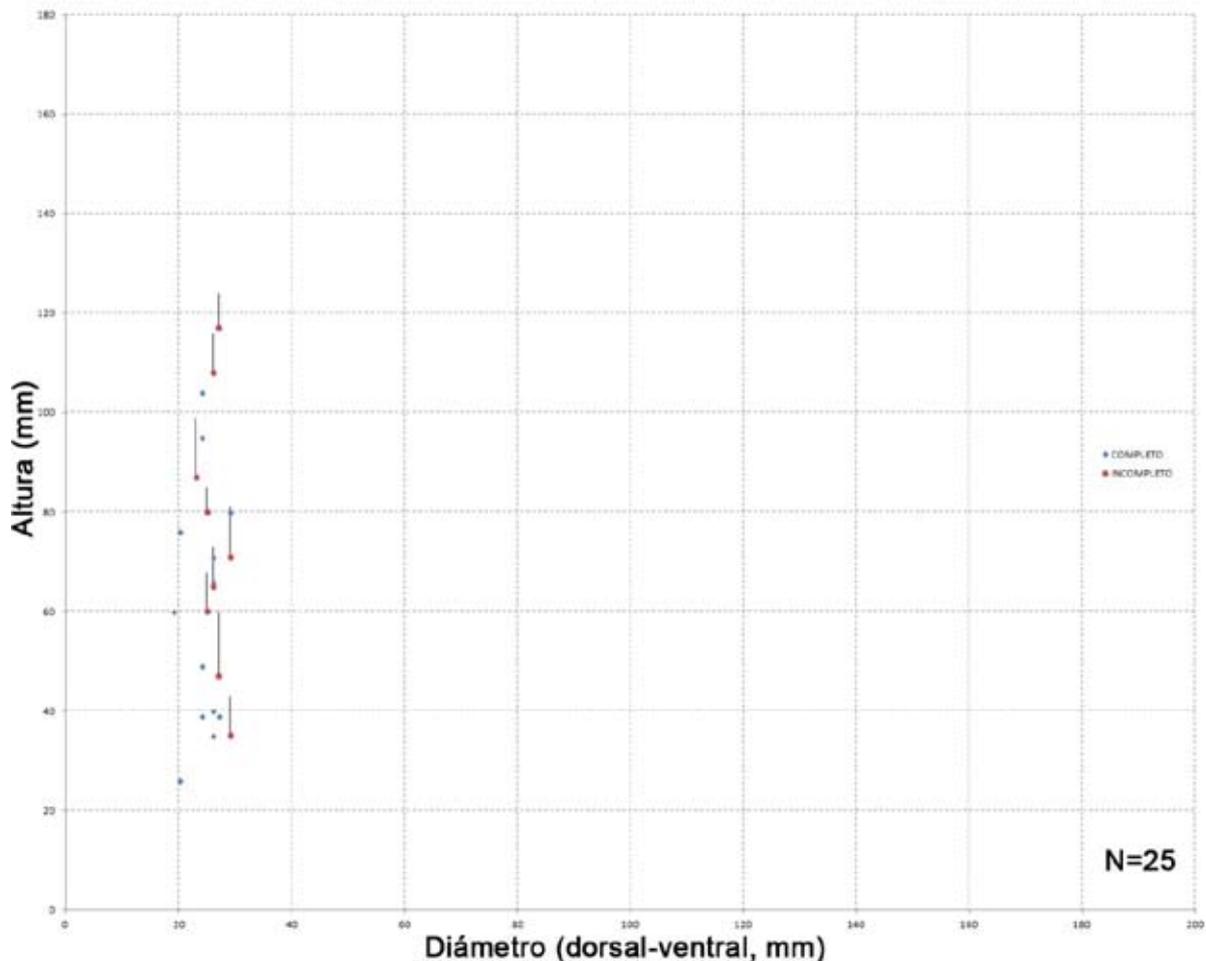


Fig. 24- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Hippurites matheroni* Douvillé, 1893. El ejemplar incompleto muestra una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

La VI es convexa. Los canales radiales son estrechos, 1-1,5 mm cerca de la comisura. Estos canales están cubiertos por una malla de poros vermiculados. Los poros tienen una longitud variable. Su distribución en los canales no presenta una orientación preferente. Los ósculos están deprimidos y cercanos a la comisura. El ósculo perteneciente al P1 tiene forma circular mientras que el ósculo perteneciente al P2 tiene forma ovalada y es más grande. No presentan pústulas (Fig. 25).

Vista en sección la CE, cerca de la comisura, tiene un espesor de 5 mm medido en un ejemplar de 30 mm de diámetro. El margen interno de la CE no presenta ondulaciones. La L es triangular, más o menos ancha en su base, y con su extremo truncado. El P1 es corto, de forma cuadrada y mide 2/3 partes del P2. El P2 tiene forma rectangular y puede aparecer ligeramente pinzado en la base (Fig. 26C, G, I, K, T). El P1 y el P2 están orientados en un ángulo de 45°. Tanto el Da, Dp como el Mp presentan una forma ovalada en sección. El Da es el más grande y el Dp y Mp presentan más o menos el mismo tamaño. La FDp y la FMp también tienen forma ovalada en sección.

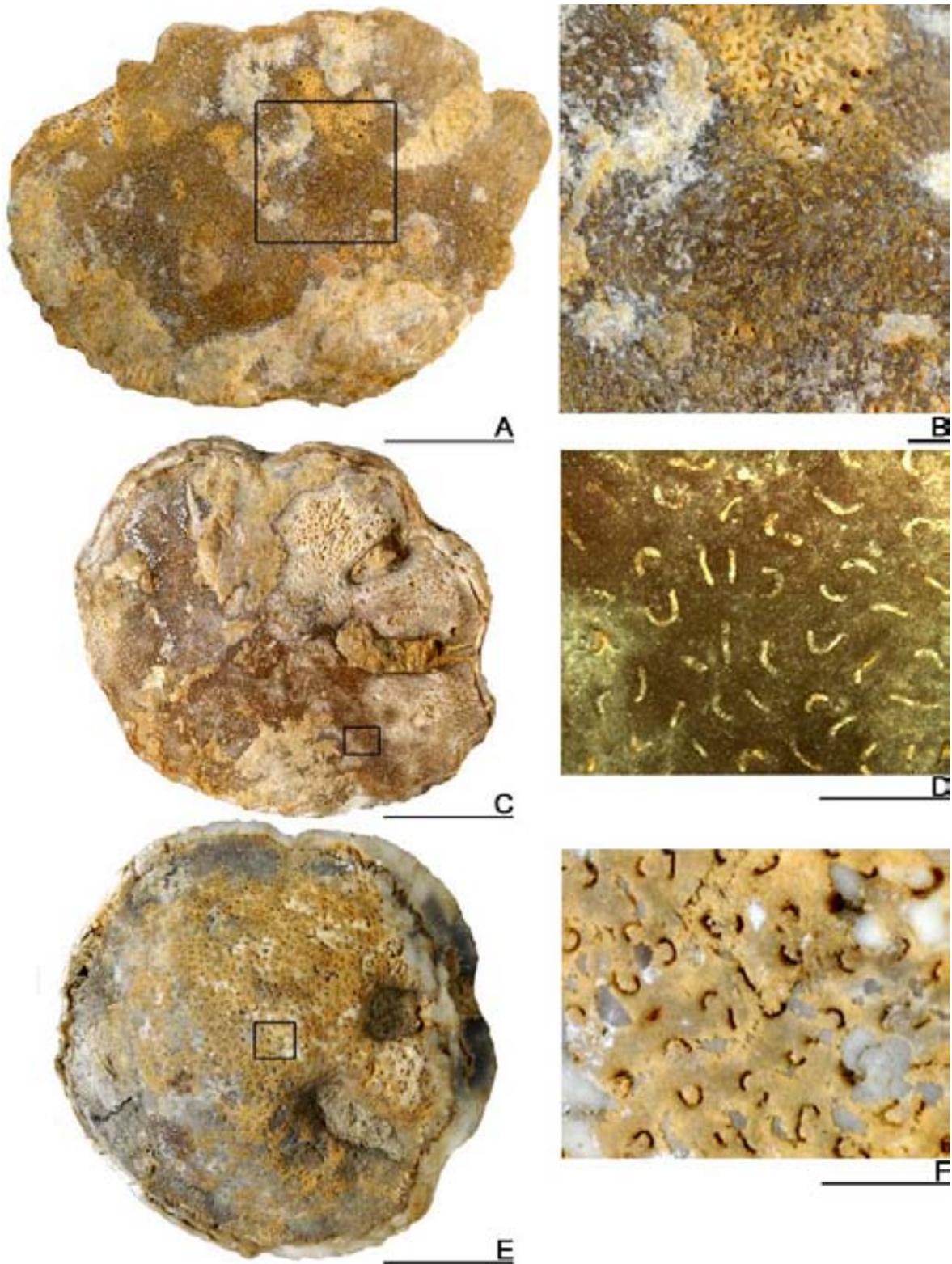


Fig. 25- *Hippurites matheroni* Douvillé, 1893. Vistas superiores y en detalle de la VI. A-B, PUAB: 42137. C-D, PUAB: 27951. E-F, PUAB: 63094. Barras de escala de la izquierda representan 10 mm. Barras de escala de la derecha representan 1 mm.

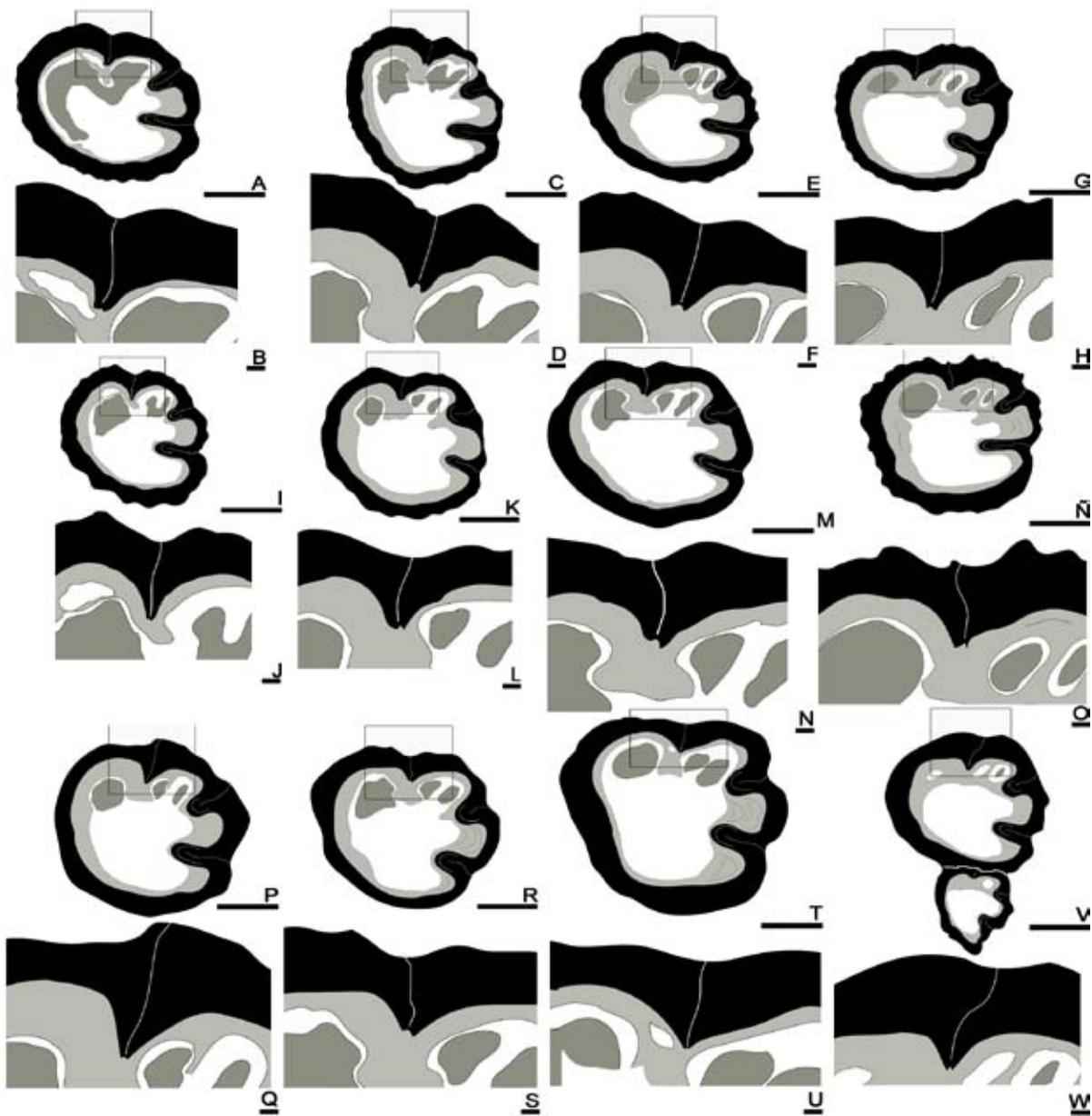


Fig. 26- *Hippurites matheroni* Douvillé, 1893. Dibujos de secciones transversales de la VD por debajo de la comisura. A-F, secciones seriadas de PUAB: 27951. G-H, PUAB: 27952. I-J, PUAB: 27953. K-L, PUAB: 63070. M-N, PUAB: 63060. Ñ-O, PUAB: 63064. P-Q, PUAB: 63080. R-S, PUAB: 2087. T-U, PUAB: 63081. V-W, PUAB: 2088. Barras de escala de las secciones representan 10 mm. Las barras de escala de las ampliaciones representan 1 mm (están ampliadas por tres).

La FDa tiene forma cuadrangular-subcircular en sección. El ángulo  $L^{\wedge}C$  es de unos  $75-80^{\circ}$  permitiendo la aparición de una CA reducida y poco profunda ubicada entre la L y la FDa. El ángulo  $L^{\wedge}P2$  está entorno a los  $110-120^{\circ}$  (Fig. 26).

*Discusión.*—La línea filética de *Hippurites matheroni* fue definida por primera vez por Douvillé (1893-1895). En ella incluía *Hippurites requieni* Matheron, 1842, *Hippurites canaliculatus* (Rolland du Roquan, 1841), *Hippurites crassicostatus* Douvillé, 1893 (considerado especie sinónima de *H. canaliculatus* por Vicens, 1992a), *H. matheroni*

Douvillé, *Hippurites cristatus* Douville, 1893, *Hippurites* cf. *socialis* Douvillé, 1890, *Hippurites heberti* Douvillé, 1893 (considerado especie sinónima de *Hippurites vidali* Matheron, 1878-81, por Vicens (1992a)) *H. vidali*, *Hippurites serratus* Douvillé, 1895, *Hippurites verneuilli* Douvillé, 1893 (considerado especie sinónima de *Hippurites vidali* Matheron, 1878-81, por Vicens (1992a)) e *Hippurites radiosus* Des Moulins, 1826. Douvillé (1893) describió *H. canaliculatus* (Rolland du Roquan), *H. matheroni* e *H. cristatus* y los clasificó como especies distintas. Otros autores como Toucas (1904) realizaron un estudio filogenético de esta forma y de sus parientes cercanos para entender mejor su evolución. Determinó que las diferencias entre ellas no eran lo suficientemente sustanciosas como para separarlas en distintas especies y determinó que se trataban de variedades del *H. matheroni* de edad Santoniense inferior. El *H.* cf. *canaliculatus* Douvillé lo llamó *H. matheroni* var. *praecanaliculata* (Toucas, 1903). Se diferencia del tipo de *H. matheroni* por la ausencia de pústulas. El *H. cristatus* lo llama *H. matheroni* var. *cristata* (Toucas, 1903) y se diferencia del tipo de *H. matheroni* por la presencia de crestas más o menos acentuadas en la VI. También incluye *Hippurites montsecanus* Vidal, 1878, y la denomina *H. matheroni* var. *montsecana* (Toucas, 1903). La considera cercana a la variedad *H. matheroni* var. *cristata* aunque con la L, P1 y P2 menos desarrollados posiblemente porque se trataría de ejemplares juveniles. Vicens et al., (1998) estudió 68 ejemplares recogidos en tres localidades distintas: Unidad Calizas de Montagut, Unidad de rudistas y corales y el Miembro Aramunt vell. Estas tres localidades van desde el Coniaciense superior al Santoniense superior. Considera que los ejemplares son atribuibles a *H. matheroni* pero que aquellos procedentes del Miembro Aramunt vell, de edad Santoniense medio, podrían asignarse a *H. canaliculatus*. Ambas especies presentan características similares, la mayor diferencia es el diámetro de la VD, que es mayor en *H. canaliculatus* (Douvillé, 1893; Toucas 1903-04). Este mayor diámetro implica un mayor desarrollo tanto de su L, como de su P1 y P2 como se muestra en Vicens et al., (1998, fig. 13, 1-8).

Es evidente que la diferenciación de especies por la presencia o ausencia de pústulas no es factible. La aparición de pústulas es una anomalía que se produce en algunos casos porque el inicio de un nuevo canal se sitúa encima de los adyacentes hasta que dispone de suficiente espacio entre ellos. Esta anomalía es frecuente en muchas especies de hippurítidos y se ha utilizado frecuentemente como carácter definitorio de una especie. Por este motivo *Hippurites matheroni* var. *praecanaliculata* conocida como *Hippurites praecanaliculatus* (Toucas, 1903) la considero sinónima de *Hippurites matheroni*.

Utilizar, por otro lado, la diferencia de tamaño como único argumento para la diferenciación entre especies es dudoso. Este argumento debe ir acompañado

de otras pruebas que corroboren que dos individuos son diferentes y que pueden clasificarse como especies distintas. Este podría ser el caso de *Hippurites matheroni* e *Hippurites canaliculatus*. Ambas especies, en la literatura, son diferenciadas por el mayor tamaño que presenta *H. canaliculatus*. Sin embargo con el estudio de otros ejemplares procedentes de la Serra del Montsec (asociación Sa2 y Ca1 en Pascual et al., 1989) se ha podido observar que junto con el mayor tamaño también se observa un mayor desarrollo en la ornamentación de la VD representado por un marcado número de costillas por parte de *H. canaliculatus*. Por otro lado estas dos especies no han sido encontradas juntas en el mismo nivel estratigráfico por lo que no son contemporáneas, las asociaciones faunísticas en las que se encuentran una u otra especie son distintas. Por estos motivos no puede considerarse que *H. canaliculatus* e *H. matheroni* sean especies sinónimas.

En les Collades de Basturs se han recogido ejemplares aislados en los intervalos calcáreos C1-C4 y en el intervalo de margas neríticas M3 (Fig.27). Tanto los ejemplares recogidos en los intervalos calcáreos como los recogidos en las margas neríticas presentan las mismas características morfológicas, tanto externas como internas. La variabilidad morfológica observada en los ejemplares recogidos en les Collades de Basturs es muy baja, únicamente varía la altura de la VD. La ornamentación es prácticamente igual en todos los individuos excepto cuando presentan una abrasión incipiente en su superficie (Fig. 23A, y F). Con respecto a la forma de la L y a la del P1 y el P2 se ha observado que un mismo ejemplar presenta pequeñas variaciones durante su ontogenia (Fig. 26A-F).

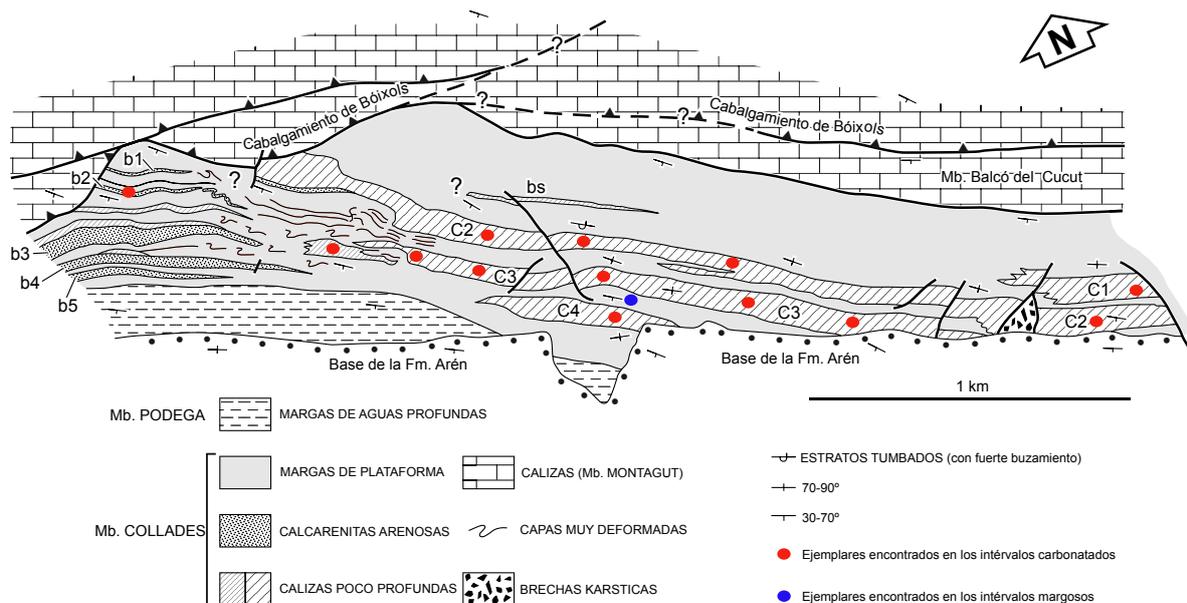


Fig. 27- *Hippurites matheroni* Douvillé, 1893. Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos rojos representan aquellos ejemplares hallados en las plataformas mientras que los azules aquellos que han sido encontrados en las margas.

*Distribución.*—La especie es conocida a lo largo del Coniaciense superior hasta el Santiense superior (Vicens et al., 1998) del Tetis Mediterráneo. Citada en Austria, Bosnia-Herzegovina, Croacia, España, Francia y Rumania. Los registros de Austria (Sanders et al., 1997), Bosnia-Herzegovina (Slišković, 1974, 1975c, Polšak y Slišković, 1989), Croacia (Polšak y Mamužić, 1969b) son dudosos ya que no figuran ningún ejemplar.

*Hippurites microstylus* Douvillé, 1895

Figs. 28, 29, 30, 31, 32, 33 y 34

- \*1895 *Hippurites microstylus*, n. sp. - Douvillé, p. 183, pl.28, figs.8-8a
- 1903 *Orbignya microstyla* Douvillé - Toucas, p. 35, text-fig.58
- √1977 *Hippurites (Orbignya) microstylus* Douvillé - Pons, p. 62, pl.27, figs.1-2
- 1989 *Hippurites microstylus* Douv. - Pascual et al., p. 224, text-fig.3
- 1991 *Hippurites microstylus* - Floquet, p. 785, 788, text-fig.287C-D
- 1992 *Hippuritella microstyla* (Douvillé) - Peza, p. 294, pl.1, figs.2,3,5, text-fig.6
- √1998 *Hippurites microstylus* Douvillé - Vicens et al., p. 415, text-fig.13/9-12
- 2002 *Hippurites microstylus* Douvillé - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)
- 2003 *Hippurites microstylus* Douvillé - Gili, p. 242, pl.1, fig. 1
- 2014 *Hippurites microstylus* Douvillé - Pons et al., p. 47, 65-66, tab. 2, fig. 18

*Tipo.*—Holotipo ubicado en el MGB con numero de registro MGB 1158 (Douvillé, 1895, pl. 28, figs. 8-8a) perteneciente a les Collades de Basturs (Lleida, España).

*Diagnosis.*—Adaptada de Douvillé (1895, p. 183-184), Pons (1977, p. 62) y Vicens et al. (1998 p. 415-417). La VD es pequeña. Las costillas son finas y angulosas debido a las líneas de crecimiento. Los surcos correspondientes a las tres invaginaciones (SL, SP1 y SP2) están bien marcados y ocupan 1/3 de la circunferencia total. La VI es plana y presenta poros lineales vermiculados. Los canales miden entre 1-1,5 mm de ancho. Los ósculos aparecen en forma de muesca en la comisura. Vista en sección transversal de la VD la L es triangular, corta y truncada en su extremo. Los dos pilares son cortos estando P2 más desarrollado que P1. El ángulo  $L^{\wedge}C$  va desde los 75-80° y  $L^{\wedge}P2$  va desde los 120-130°. Puede presentar una CA anterior muy pequeña.

*Material.*—139 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento con la VI mejor o peor conservada (PUAB: 1815, 1867, 1949, 1974, 2119, 2148-50, 2152-53, 2154-55, 2276, 3747-48, 3828, 3830-32, 3839, 3862-65, 3890, 28041, 28047, 28059, 28069-164, 28364, 28675, 28677, 28680, 28685, 42064, 42066, 42249-50, 42318, 45090-92, 45122, 45142-43, 75751, 75758, 83031).

*Descripción.*—La VD es de pequeña talla y de forma cónica más o menos simétrica. Algunos ejemplares presentan la VD ligeramente arqueada. Este arqueamiento no presenta una dirección preferente (Fig. 28H-I). La altura raramente es superior a los 75 mm. El diámetro está entorno a los 25-35 mm y ocasionalmente lo superan llegando a los 56 mm (Fig. 29). Todos los ejemplares recogidos están silicificados. Presenta una ornamentación basada en costillas longitudinales finas muy angulosas de 0,5-1 mm de ancho y separadas por estrechos surcos. Estas costillas acostumbran a estar serradas. Los surcos correspondientes a la L, P1 y P2 (SL, SP1 y SP2) están

muy bien marcados. Los SP1 y SP2 más que el SL (Fig. 28E, F e I). Entre la L y el P1 hay hasta 8 costillas mientras que entre el P1 y el P2 hay hasta 6 costillas, medido en un ejemplar de 24 mm de diámetro. El número de costillas aumenta a medida que aumenta el diámetro de la concha. El labio comisural presenta unas ondulaciones radiales muy marcadas.

La VI es plana o ligeramente convexa. Los canales radiales son estrechos, 1-2 mm cerca de la comisura. Estos canales están cubiertos por una malla de poros muy finos y vermiculados (Figs. 30 y 31). Los poros tienen una longitud variable. Su distribución en los canales no parece presentar una orientación preferente a excepción de algunos casos en los que parecen estar alineados radialmente formando tres filas, una en cada borde del canal y otra intermedia (Fig. 31G-H). Los ósculos pertenecientes al P1

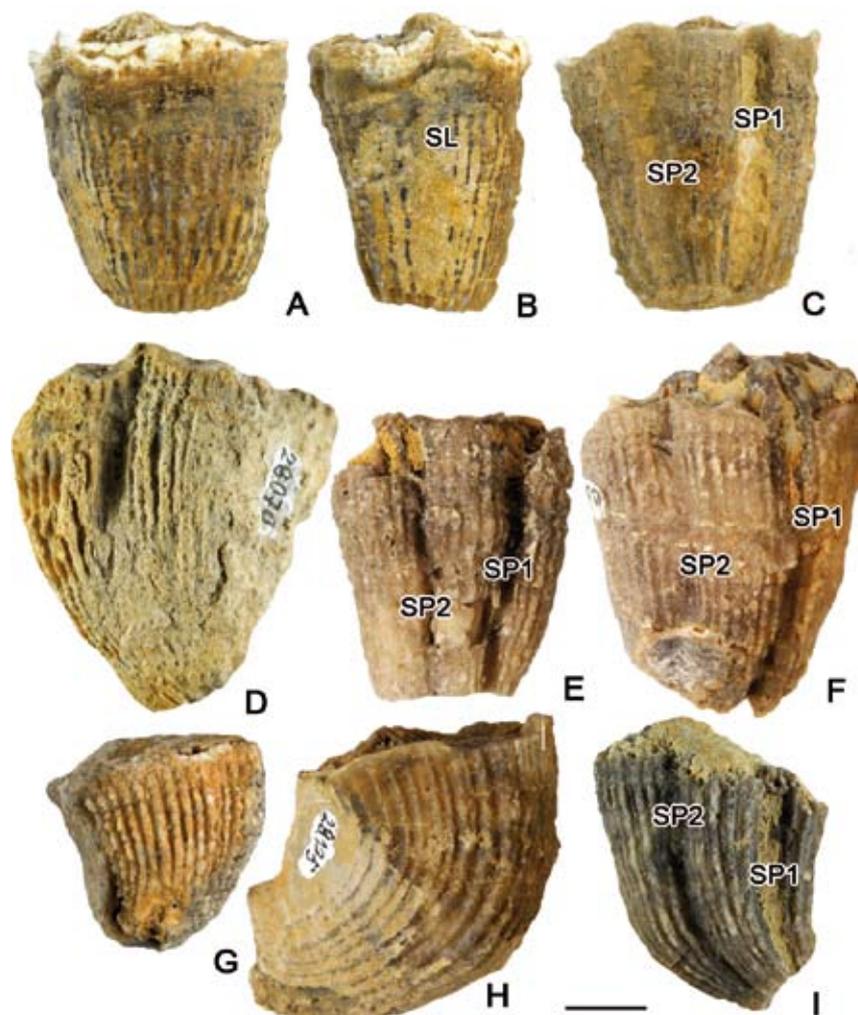


Fig. 28- *Hippurites microstylus* Douvillé, 1895. Vistas laterales, A-C, Por la región anterior, dorsal y postero-ventral respectivamente de PUAB: 28090. D, Por la región anterior de PUAB: 28070. E, Por la región postero-ventral de PUAB: 28152. F, Por la región postero-ventral de PUAB: 28159. G, Por la región anterior de PUAB: 28136. H, Por la región anterior de PUAB: 28105. I, Por la región postero-ventral de PUAB: 28158. Barra de escala representa 10 mm.



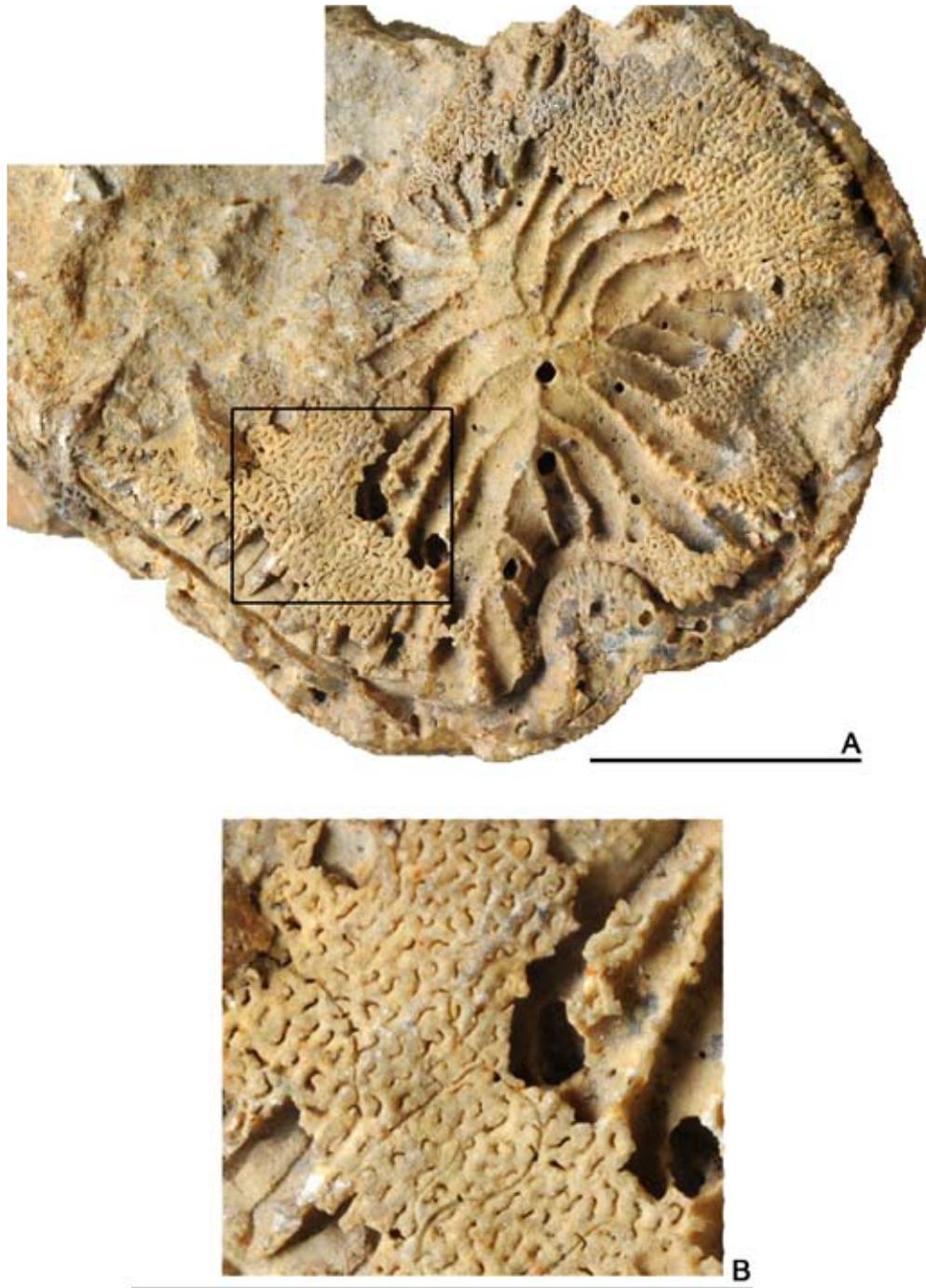


Fig. 30- *Hippurites microstylus* Douvillé, 1895. A-B, Vista superior de la VI y vista en detalle respectivamente del holotipo figurado en Douvillé (1895, pl. 28, fig. 8-8<sup>a</sup>) y en Pons et al., (2014, fig. 18 5-11) y recogido por M. Vidal en les Collades de Basturs. Ubicado en el MGB con número de registro MGB-1158. Barras de escala representan 10 mm.

*Discusión.*—Este taxón fue creado por Douvillé (1895) con material recogido por M. Vidal procedente de les Collades de Basturs. Tanto los ejemplares figurados por Douvillé como los estudiados en este trabajo están silicificados. Douvillé (1895) incluyó este taxón dentro del grupo de *Hippurites (Arnaudia) arnaudi* (Coquand, 1859). Este grupo estaba formado por *Hippurites montsecanus* Vidal, 1878, *Hippurites*

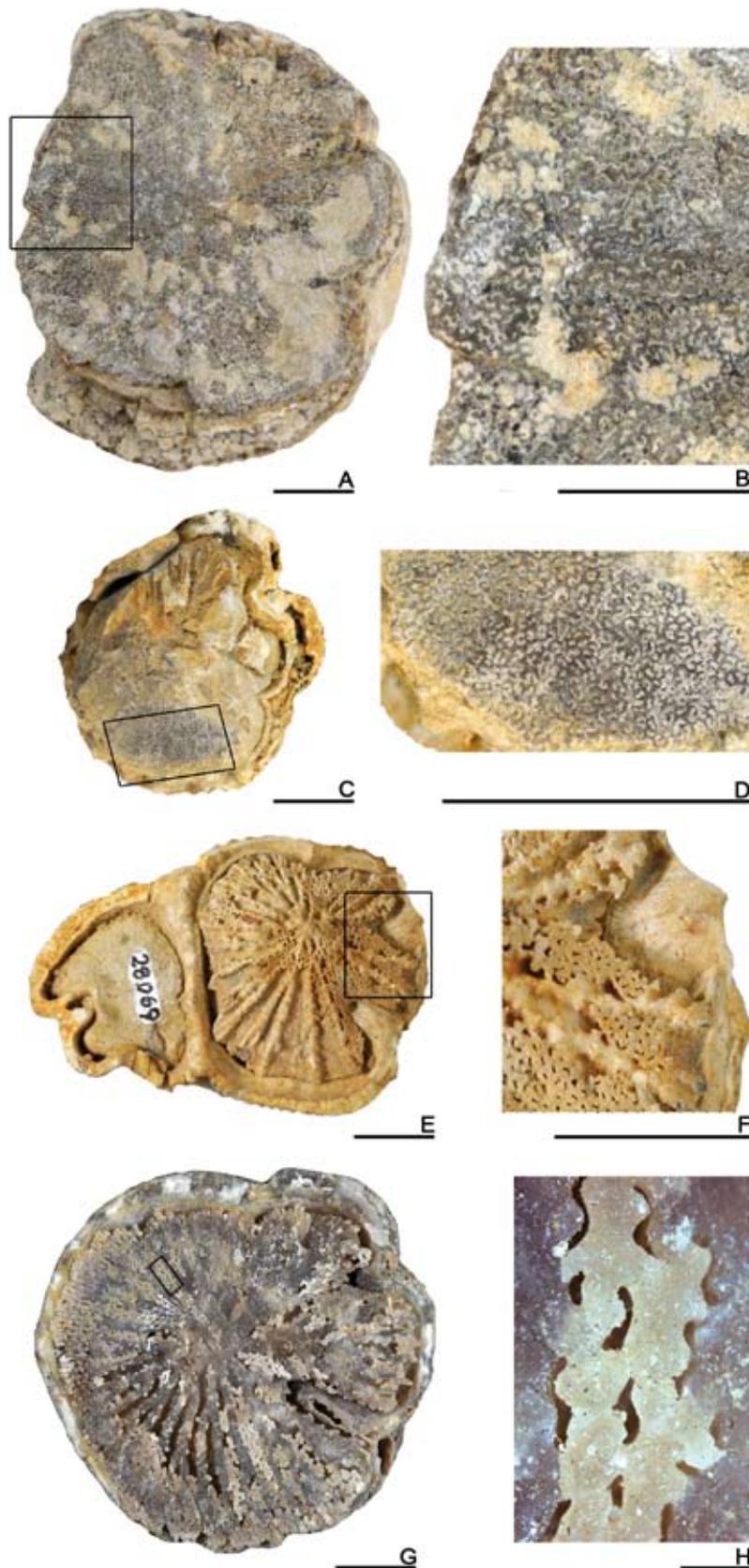


Fig. 31- *Hippurites microstylus* Douvillé, 1895. A-B, PUAB: 28049. C-D, PUAB: 28096. E-F, PUAB: 28069. G-H, PUAB: 28072. Barras de escala representan 10 mm excepto la barra de escala de H que representa 1 mm.

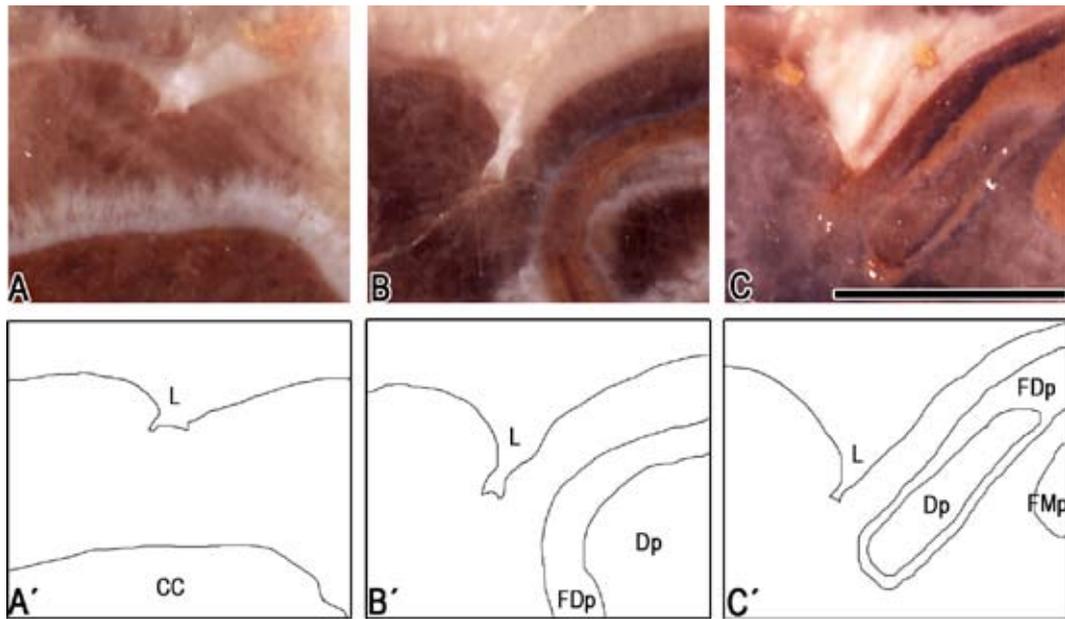


Fig. 32- *Hippurites microstylus* Douvillé, 1895. Vistas en detalle y dibujo de la L truncada de: A-A', PUAB: 1949. B-B', PUAB: 28073. C-C', PUAB: 28072. Barra de escala representa 10 mm.

(*Hippuritella*) *sarthacensis* Coquand, 1862 e *H. microstylus* y las especies que lo formaban se caracterizaban por presentar unos pilares muy poco desarrollados y una cavidad accesoria anterior muy pequeña o nula. Otros autores como Toucas (1903) realizó un estudio filogenético de esta forma figurando el tipo (Toucas, 1903, p. 35, fig. 58) y de sus parientes cercanos. Creó el grupo de *Orbignya Organisans* en el que incluía a *Hippurites socialis* Douvillé, 1890, *Hippurites socialis* var. *irregularis* (Toucas), *H. microstylus*, *Hippurites (Batolites) tirolica* Douvillé, 1894, *Hippurites (Batolites) organisans* Montfort, 1808, e *Hippurites (Arnaudia) arnaudi*. Toucas (1903) consideró que estas formas conformaban una misma línea filética y otorgo una serie de características comunes a estas especies: “la L y los dos pilares estaban poco desarrollados, el aparato cardinal estaba dispuesto de la misma manera, la CA era casi siempre nula, la porción ocupada por los tres repliegues (L, P1 y P2) era igual a un tercio de la periferia. Los poros eran igualmente lineales, con alveolos poligonales muy marcados. Los ósculos estaban dispuestos en el margen de la comisura. Los individuos eran de pequeña talla, agrupados en forma de tubos de órgano. Las VD estaban más o menos ornamentadas con costillas y las VI solían estar ornamentadas con pústulas”. Más tarde, Toucas (1903, tab. 1) consideró a *H. microstylus* una variedad de *H. socialis* y lo denominó *H. socialis* var. *microstyla* (Toucas).

Visto lo dicho anteriormente por Douvillé (1895) y Toucas (1903) queda de manifiesto la dificultad que comporta clasificar dicha especie. Ambos autores mezclaron especies de distintos géneros y que no tenían mucha relación entre si para intentar explicar la línea filética que seguía *Hippurites microstylus*. Es por esto que Vicens et al.,(1998)

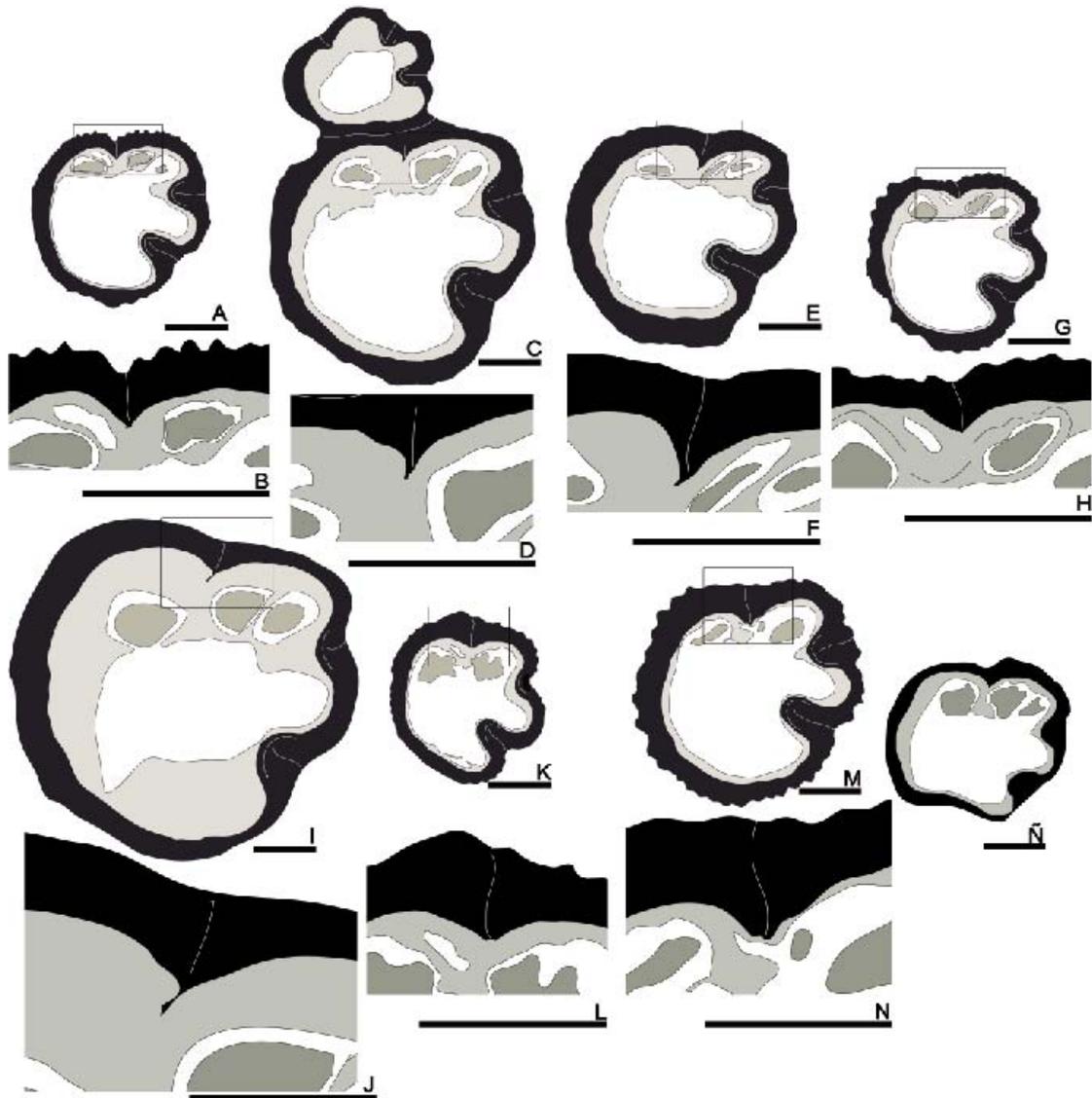


Fig. 33- *Hippurites microstylus* Douvillé, 1895. Dibujos de secciones transversales de la VD por debajo de la comisura. A-B, PUAB: 1949. C-D, PUAB: 28073. E-F, PUAB: 28072. G-H, PUAB: 28131, I-J, PUAB: 42249. K-L, PUAB: 1974. M-N, PUAB: 28130. Ñ, holotipo figurado por Douvillé (1895, pl. 28, fig. 8ª) y Toucas (1903, fig. 58) con número de registro MGB-1158. Barras de escala representan 10 mm.

creó un grupo “Indeterminate group”, en el que *H. microstylus* era su único miembro. Consideró que al no haberse registrado nunca la presencia de *H. socialis* e *H. microstylus* dentro del mismo nivel, aunque su distribución estratigráfica coincidiera, significaba que pertenecían a líneas distintas. En su descripción indicaba que la L, tanto si era triangular como si presentaba una prolongación, presentaba su extremo truncado. Como se verá más adelante, *H. microstylus* e *H. socialis* no pertenecen a la misma línea filética ya que presentan marcadas diferencias en la forma de la VD, en el sistema de poros y canales, en la forma y distribución de los repliegues de la VD (L, P1 y P2) y en su distribución estratigráfica. Por estas razones las teorías de Douvillé y Toucas quedarían refutadas y dejaríamos a *H. microstylus* como único miembro de una línea siguiendo las teorías de Vicens et al., (1998).

En les Collades de Basturs se han recogido ejemplares aislados en los intervalos de margas neríticas M1-M3 (Fig. 34). Cabe destacar que no se ha encontrado ningún ejemplar en ambientes de plataforma (C1-C4). Todos los ejemplares recogidos presentan un alto grado de silicificación. La variabilidad morfológica observada en los ejemplares recogidos en les Collades de Basturs es muy baja. La ornamentación de la VD formada por costillas angulosas es igual en todos los individuos. Presentan pequeñas variaciones en sus características internas, como la longitud del P1 y P2 dependiendo del tamaño de la concha. Se ha detectado que los individuos recogidos más hacia el Oeste, zona de talud proximal o distal, presentan una talla mayor que los recogidos en el Este. En todas las descripciones previas de los ejemplares recogidos en les Collades de Basturs hasta Vicens et al., (1998) se indicaba que la L presentaba su extremo redondeado. Este error podría haberse debido a que se habrían estudiado ejemplares con un alto grado de silicificación. La silicificación puede provocar alteraciones en la estructura original y puede dificultar la correcta observación de las características morfológicas.

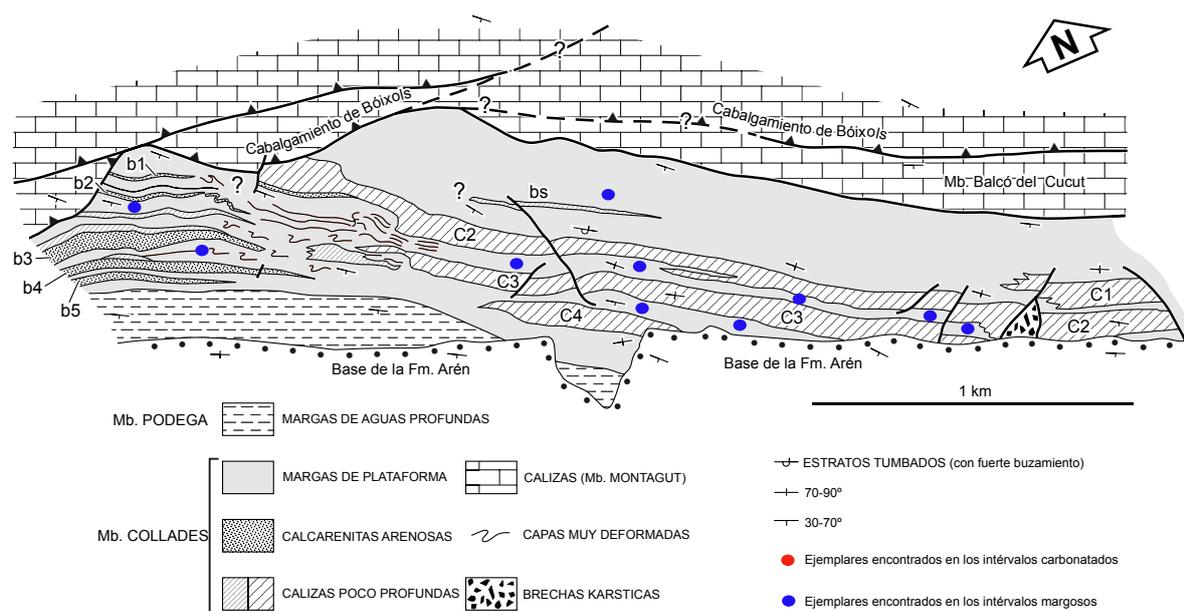


Fig. 34- *Hippurites microstylus* Douvillé, 1895. Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos azules representan aquellos ejemplares hallados en las margas.

**Distribución.**—La especie es conocida en el Santoniense (Vicens et al., 1998) hasta el Campaniense inferior (Polšak y Mamužić, 1969b) del Tethys Mediterráneo. Citada en Albania, España y Croacia. Los ejemplares de Croacia (Polšak y Mamužić, 1969b) son dudosos ya que no figuran ningún ejemplar.

*Hippurites praecessor* Douvillé, 1895

Figs. 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41 y 42

- \*1895 *Hippurites praecessor*, n. sp. - Douvillé , p. 185, pl.26, figs.11-12
- 1903 *Orbignya praecessor* Douvillé - Toucas , p. 38, pl.4, fig.1, text-fig.64
- 1976 *Hippurites praecessor* Douvillé - Lupu, p. 119, pl.10, fig.1a-b, pl.11, fig.9a-b, pl.38, fig.11
- v1977 *Hippurites (Orbignya) praecessor* Douvillé - Pons, p. 62, pl.28, figs.1-2
- 1984 *Hippurites (Hippurites) praecessor* Douvillé - Bilotte, pl.39, fig.3
- 1989 *H. praecessor* Douv. - Pascual et al. , p. 224, text-fig.3
- v1998 *Hippurites praecessor* Douvillé - Vicens et al., p. 418, text-figs.10/3,5, 14/1-7
- 2002 *Hippurites praecessor* Douvillé - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)
- 2014 *Hippurites praecessor* Douvillé - Pons et al., p. 47, 68, tab. 2, fig. 21

*Tipo.*—Sintipos figurados en Douvillé (1895, pl. 26, fig. 11-11a, 12-12a) y recogidos por M. Vidal en les Collades de Basturs. El ejemplar de la fig. 11 está cortado. El fragmento superior que incluye la VI se encuentra en el MGB con número de registro MGB-1666a. El fragmento inferior se encuentra en la EM con número de registro 15886. El ejemplar de la fig. 12-12a también se encuentra en la EM con número de registro 15887. Todos los ejemplares pertenecen al Santoniense de les Collades de Basturs (Lleida, España).

*Diagnosis.*—Adaptada de Douvillé (1895, p. 185), Pons (1977, p. 62) y Vicens et al.,(1998 p. 418-421). La VD es cilíndrica y presenta un diámetro de 20-30 mm. La superficie es lisa. Los surcos correspondientes a las tres invaginaciones (L, P1 y P2) están bien marcados. La VI es plana o ligeramente cóncava con los ósculos en forma elíptica y distantes del borde de la concha. Los poros son redondos en la parte central y ligeramente vermiculados en la periferia. Vista en sección transversal de la VD la L triangular, corta y redondeada en su extremo. Los dos pilares son desiguales. El P2 es más largo que P1 y ligeramente pinzado. El ángulo  $L^{\wedge}C$  es de  $70-85^{\circ}$  y  $L^{\wedge}P2$  es de  $90-100^{\circ}$ . Presenta una CA anterior pequeña de forma triangular.

*Material.*—270 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento con la VI mejor o peor conservada (PUAB: 1909, 1931, 1937, 1940, 1943-45, 1947, 1950, 1952-54, 1957-58, 1961-62, 1968, 1970, 1973, 1975-76, 1978, 1980, 1987, 1989, 1991, 1993, 1997, 2005, 2016, 2032-33, 2035-37, 2039-40, 2053, 2057-59, 2062, 2067, 2075, 3361-65, 3368, 3370, 3372, 3374-77, 3380-82, 3384, 3409, 3416, 3419-20, 3422, 3432, 3435-36, 3440-41, 3443-48, 3464-65, 3468, 3478, 3508, 3513-16, 3535, 3541-44, 3568, 3573-75, 3618, 3630, 3639-3640, 3646, 3661, 3673-74, 3677, 3685, 3687, 3689, 3691, 3694-3710, 3713, 3715-16, 3721-24, 3726-31, 3733, 3744, 3755-3761, 3781-82, 3784, 27838, 27863, 27956, 27991-28037, 28300-05, 28307, 28309, 28313-14, 28316, 28329, 28340-41, 28706-08, 28716, 28751, 28778,

28786, 28793-94, 28797-98, 42008, 42010-11, 42029, 42031-34, 42046-47, 42053, 42057, 42082, 42116-17, 42122-24, 42128, 42132-34, 42138, 42155, 42159, 42164, 42176, 42178, 42181-83, 42214, 42292-93, 42299-30, 42307, 45097-99, 45119, 45133, 45153, 63067, 63126, 75742, 75763).

*Descripción.*—La VD presenta, en la mayoría de los casos, dos estadios de crecimiento. Un estadio inicial cónico y un estadio cilíndrico (Fig. 35). El estadio cilíndrico suele empezar una vez ha alcanzado los 22 mm de diámetro. En estos casos, el estadio cónico de crecimiento representa una porción muy pequeña de la longitud total de la VD (Fig. 35D). En otros casos, la VD alcanza una gran talla sin alcanzar el estadio cilíndrico de crecimiento (Fig. 35B-C). Los ejemplares más grandes alcanzan una altura superior a los 140 mm y un diámetro de unos 42 mm. La mayoría de ellos, sin embargo, presentan un diámetro entre los 22-30 mm (Fig. 36). La ornamentación está poco desarrollada, apareciendo normalmente con la superficie de la VD lisa. De forma anómala encontramos algún ejemplar con una ornamentación a base de costillas longitudinales redondeadas de 2-3 mm de ancho y separadas por estrechos surcos (Fig. 35B). Los surcos correspondientes a la L, el P1 y el P2 (SI, SP1 y SP2) están poco marcados. En algunos ejemplares están muy marcadas las líneas de crecimiento (Fig. 35B). Estas líneas de crecimiento están representadas por líneas onduladas donde la parte convexa equivale a los surcos y la cóncava a las costillas. El labio comisural presenta unas ondulaciones radiales poco marcadas y una inclinación entorno a los 45°.

La VI es cóncava. En superficie los canales no se distinguen debido al espesor de la malla de poros que los cubre que llega a ser de 4 mm (Figs. 37 y 38). Los canales radiales se encuentran en la base de la CE y presentan un diámetro de 1-2 mm (Fig. 39). Vistos en sección vertical, estos poros tiene forma de embudo (Fig. 39D). Al presentar una malla de poros tan espesa, la comunicación de estos poros con los canales radiales (principales) se hace mediante unos canales secundarios (Fig. 10F y 39D). En la parte central de la VI estos poros son redondeados. En la periferia estos poros pasan a tener forma lineal o ligeramente vermiculada (Fig. 40A-C). Los ósculos están muy deprimidos debido al gran espesor de la malla de poros y por lo general están rellenos de sedimento. El ósculo perteneciente al P1 tiene forma circular mientras que el ósculo perteneciente al P2 es más grande y tiene forma ovalada. No se han observado pústulas en ningún ejemplar.

Vista en sección transversal de la VD la CE, cerca de la comisura, tiene un espesor de 8 mm medido en un ejemplar de 35 mm de diámetro. El margen interno de la CE no presenta ondulaciones. La L puede ser triangular, más o menos ancha en su base, o



Fig. 35- *Hippurites praecessor* Douvillé, 1895. Vistas laterales de A, PUAB: 27991. B, PUAB: 42299. C, PUAB: 28001. D, PUAB: 42164. E, PUAB: 42214. Barra de escala representa 10 mm.

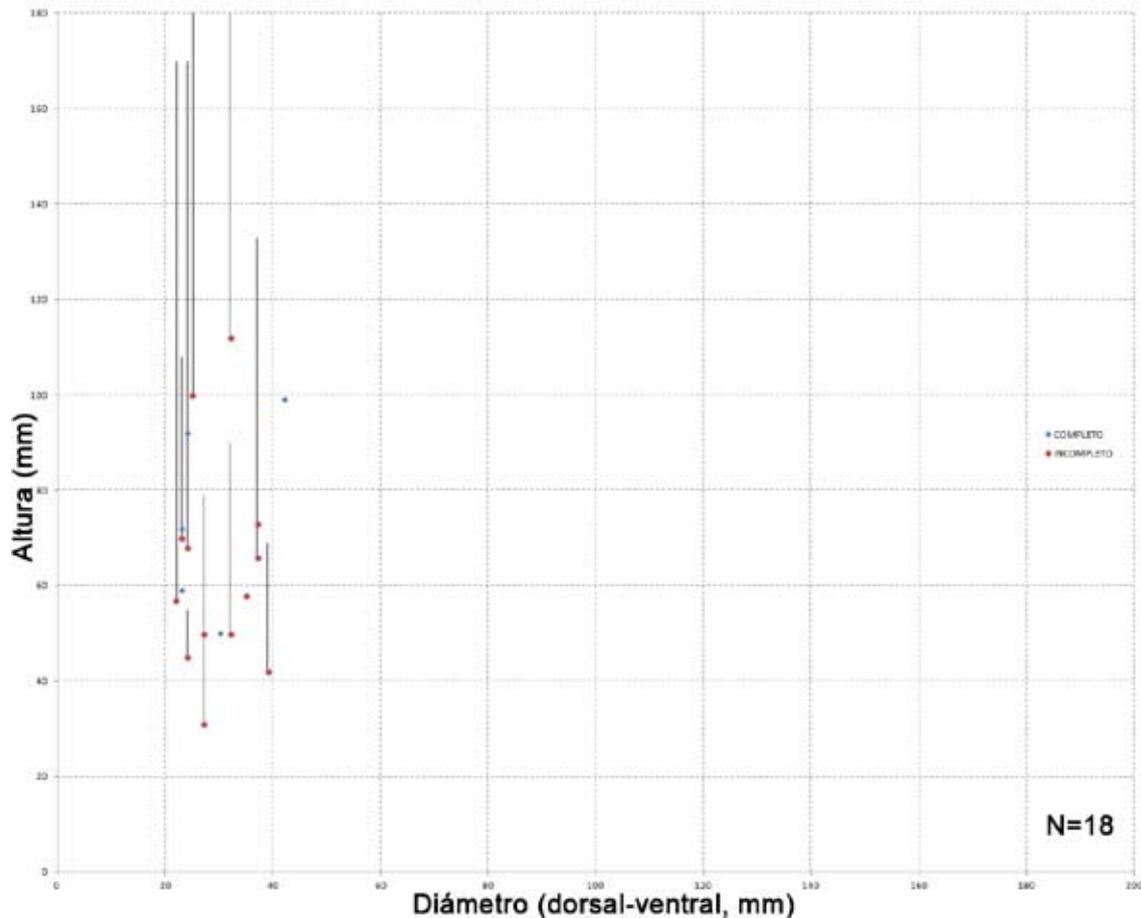


Fig. 36- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Hippurites praecessor* Douvillé, 1895. El ejemplar incompleto muestra una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

aparecer como una pequeña inflexión de la CE, siempre con su extremo redondeado (Fig. 41). Los dos pilares están muy desarrollados y orientados formando un ángulo de  $45^\circ$  entre sí. El P1 tiene forma cuadrada y puede estar ligeramente pinzado en su base. El P2 tiene forma rectangular y suele estar pinzado o muy pinzado en su base. La FMp presenta una forma alargada-ovalada y se encuentra a tocar del P1. La FDp presenta una forma de triángulo isósceles con uno de sus vértices apuntando al extremo de la cresta ligamentaria. La FDa es de mayor tamaño y presenta una forma sub-circular. El ángulo  $L^C$  es de unos  $70-85^\circ$  lo que permite la aparición de una CA anterior (Fig 41A, E-G, J, L). El ángulo  $L^{P2}$  está entorno a los  $90-100^\circ$ .

*Discusión.*—Este taxón fue creado por Douvillé (1895) e incluido dentro del grupo de *Hippurites turgidus* (Rolland du Roquan, 1841) del que formaban parte: *Hippurites sublaevis* Matheron, 1842, *H. turgidus*, *H. praecessor*, *Hippurites bioculatus* Lamarck, 1801 e *Hippurites cornucopiae* (Defrance, 1821). Lo asocia como una forma anciana de *H. bioculatus* y lo diferencia porque *H. praecessor* presenta un L marcada y redondeada y la presencia del surco correspondiente a la L. Más tarde Toucas (1903) vuelve a

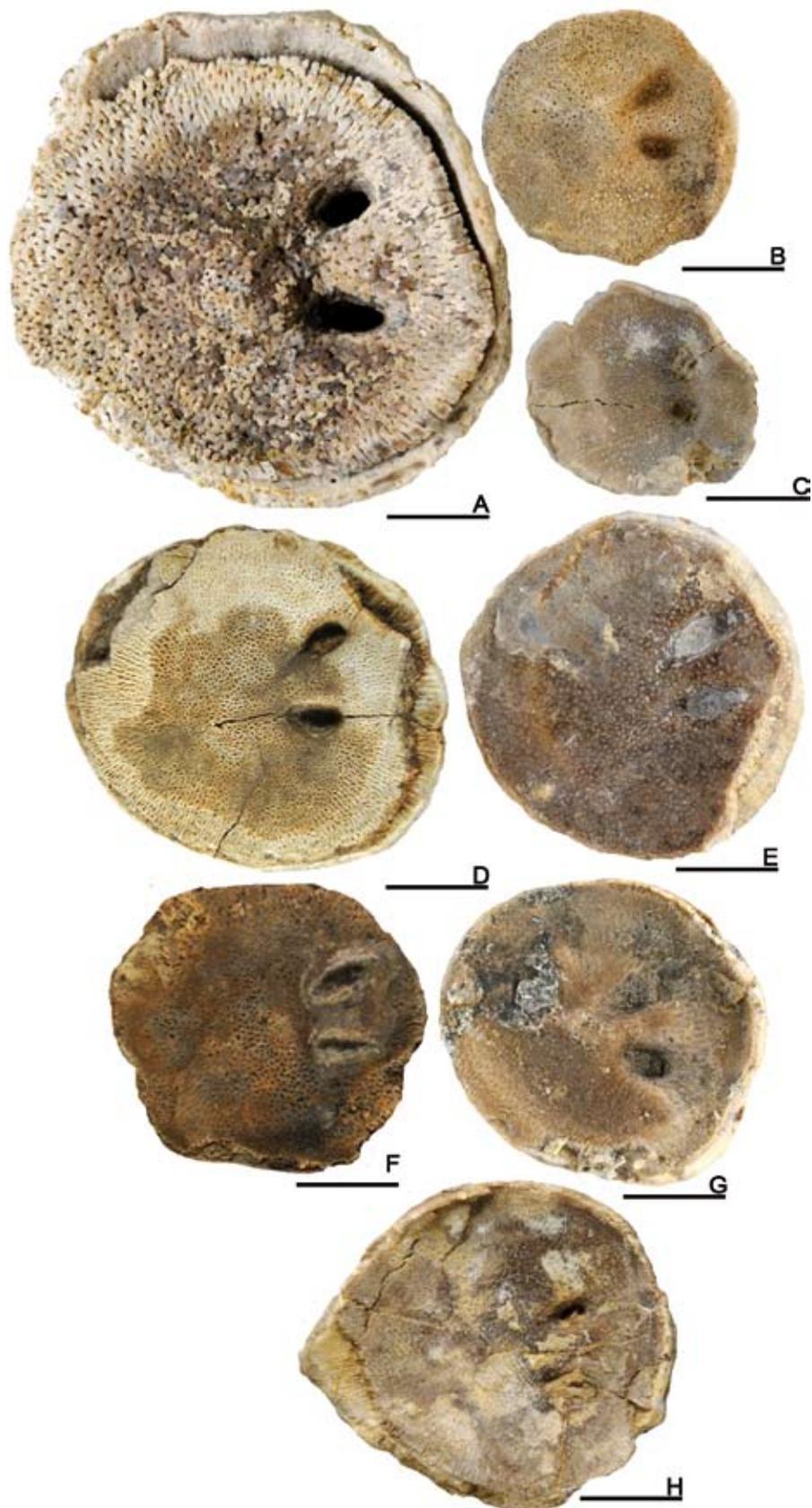


Fig. 37- *Hippurites praecessor* Douvillé, 1895. Vistas superiores de la VI. A, PUAB: 28022. B, PUAB: 42214. C, PUAB: 42053. D, PUAB: 27993. E, PUAB: 3784. F, PUAB: 27994. G, PUAB: 27996. H, PUAB: 42176. Barras de escala representan 10 mm.



Fig. 38- *Hippurites praecessor* Douvillé, 1895. A-C, Vista superior de la VI, sección transversal de la VD y dibujo de la sección transversal B respectivamente del sintipo figurado por Douvillé (1895, pl. 26, fig. 11-11<sup>a</sup>) y en Pons et al., (2014, fig. 21) con número de registro MGB-1666a y perteneciente a les Collades de Basturs. Barra de escala representa 10 mm.

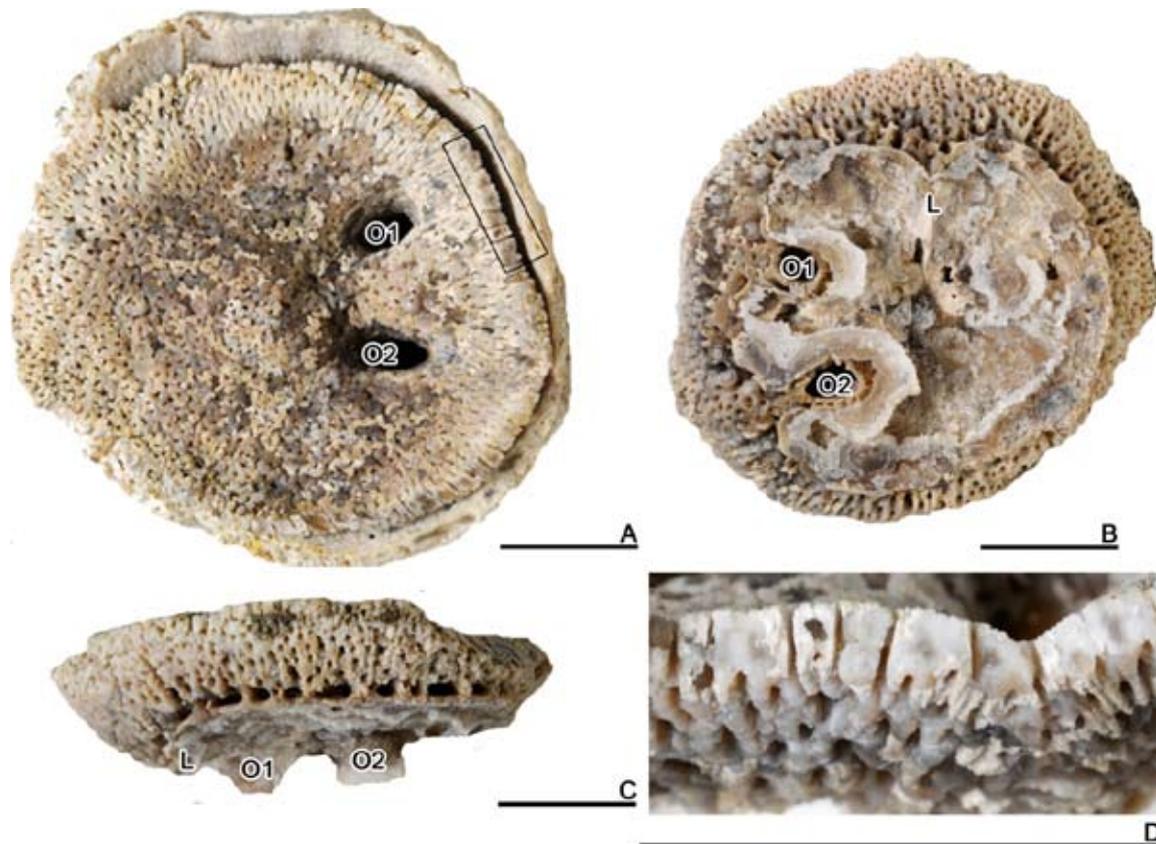


Fig. 39- *Hippurites praecessor* Douvillé, 1895. Ejemplar PUAB: 28022. A, vista superior de la VI. B, vista inferior de la VI. C, Vista lateral de la VI mostrando los canales y los poros. D, vista en detalle del recuadro marcado en A donde se ve el espesor de la CE de la VI y los poros en sección. Barras de escala representan 10 mm.

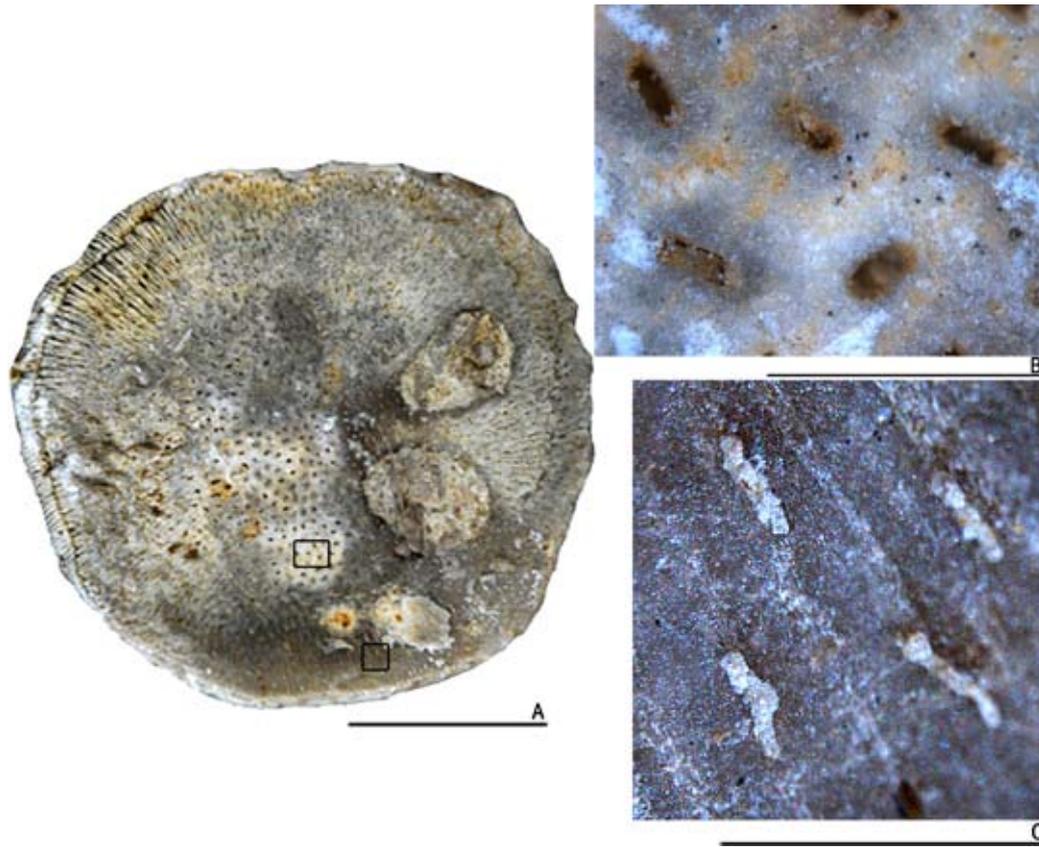


Fig. 40- *Hippurites praecessor* Douvillé, 1895. A, Vista superior de la VI de PUAB: 42047. Barra de escala representa 10 mm. B-C, vistas en detalle de los recuadros marcados en A. La figura B es una ampliación de la zona central de VI mientras que la figura C es una ampliación de la zona más próxima a la comisura. Barras de escala representan 1 mm.

estudiar esta línea filética y crea el grupo del *Hippurites bioculatus* del que forman parte: *H. bioculatus*, *Hippurites praebioculatus* (Toucas, 1903) (puesto en sinonimia con *H. bioculatus* por Vicens (1992)) e *H. praecessor* como la forma anciana del grupo. Por lo que al final este grupo estaría representado únicamente por dos especies: *H. praecessor* del Santoniense inferior e *H. bioculatus* del Santoniense superior. Este grupo se caracteriza por presentar una VI espesa sin mostrar los canales superficiales, unos poros lineales, no agrupados, deviniendo puntiformes y unos ósculos ovalados o redondos alejados de la periferia (Toucas, 1903). La tendencia filogenética que presenta este grupo es a ir perdiendo progresivamente la L e ir transformando los poros lineales-vermiculados, en las formas del Santoniense, a otros más redondeados. Vicens et al., (1998) estudiaron 72 ejemplares de 114 recogidos en el Miembro Aramunt vell calcarenítico inferior, en la Unidad de rudistas y corales, en el Miembro Aramunt vell calcarenítico superior y en la Unidad de margas y arcillas, con edades comprendidas entre el Santoniense medio-superior. En estos ejemplares observó que: “el 12,5% (9 de 72) presentaban la L truncada. Para los ejemplares recogidos en el Santoniense medio (Mb. Aramunt vell calcarenítico inferior y Unidad de rudistas y corales) la frecuencia

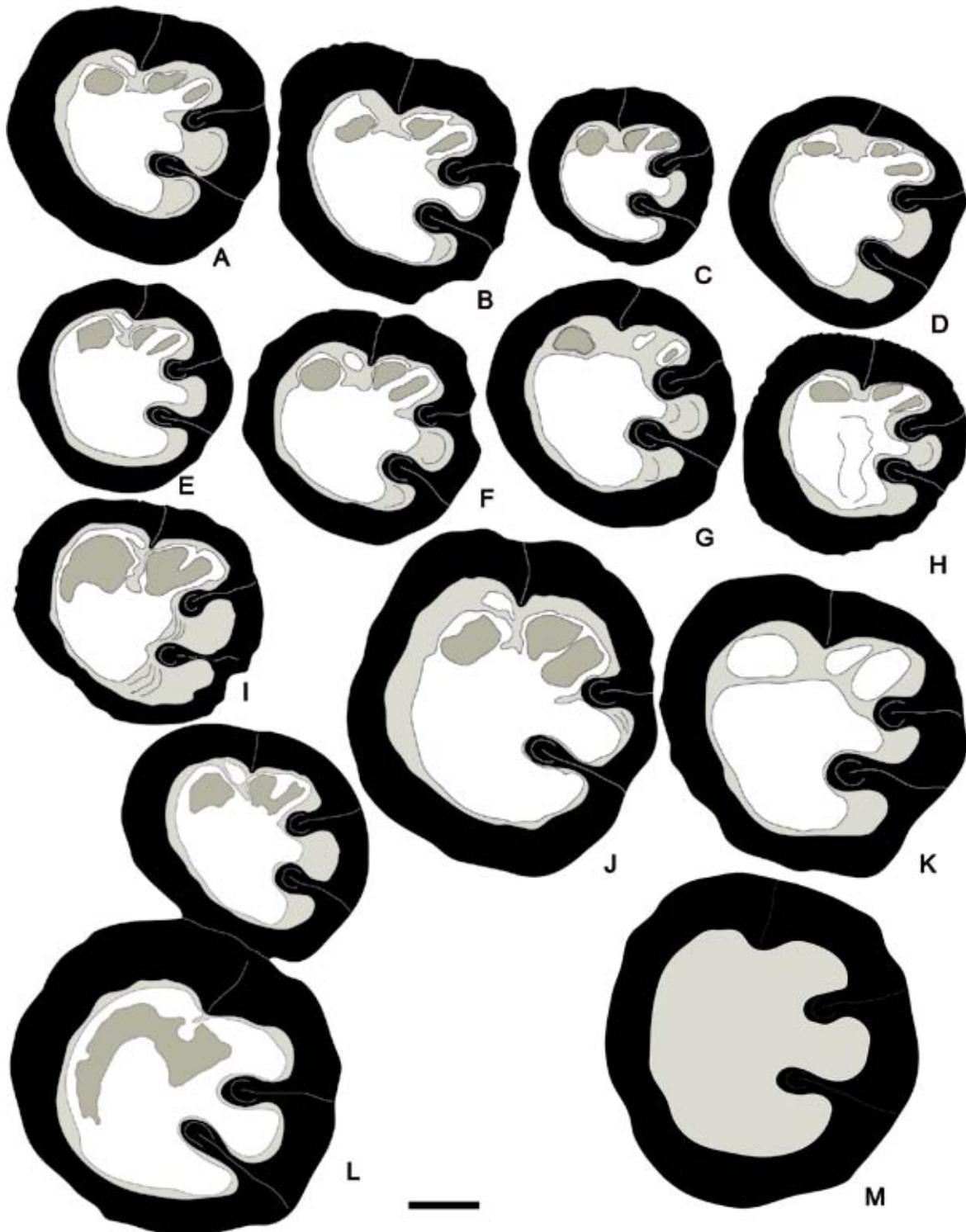


Fig. 41- *Hippurites praecessor* Douvillé, 1895. Dibujos de secciones transversales de la VD por debajo de la comisura. A, PUAB: 27993. B, PUAB: 27999. C, PUAB: 28014. D, PUAB: 42164. E, PUAB: 27992. F, PUAB: 3361. G, PUAB: 27995. H, PUAB: 27994, I, PUAB: 3362. J, PUAB: 28037. K, PUAB: 28006. L, PUAB: 28036. M, PUAB: 42183. Barra de escala representa 10 mm.

de ejemplares con la L truncada era del 16 % mientras que para los recogidos en el Santoniense superior (Mb. Aramunt vell calcarenítico superior y la Unidad de margas y arcillas) era del 4,5 %. Planteó la hipótesis de que en esta línea, el cambio entre una L truncada a una redondeada aparenta ser progresivo, con una disminución gradual en frecuencia de ejemplares con este carácter primitivo. La confirmación de esta hipótesis permitiría diferenciar los distintos estadios del Santoniense por medio de la frecuencia de ejemplares con la L truncada.

En les Collades de Basturs se han recogido ejemplares aislados o formando pequeños “bouquets” de hasta tres individuos en los intervalos calcáreos C1-C4 y en el intervalo de margas neríticas M3 (Fig. 42). En ninguno de estos intervalos se ha observado la presencia de una L con su extremo truncado en ninguno de los ejemplares estudiados. El hecho de no haber encontrado ejemplares con la cresta truncada puede ser debido a que no se han estudiado un gran número de ejemplares procedentes de la parte baja de la serie los cuales podrían mostrar este rasgo primitivo. Otro motivo por el que podría haber pasado desapercibido este rasgo es la silicificación que muestran muchos de los ejemplares estudiados, lo que podría haber enmascarado este rasgo al igual que pasa con muchos ejemplares de *Hippurites microstylus*. Lo que si se ha podido observar es que los ejemplares de *Hippurites praecessor* recogidos en los intervalos más altos de la serie (C3-M3-C4) presentan características de *Hippurites bioculatus*, como la presencia de una L poco desarrollada o casi inexistente (Fig. 41D y M).

Se aprecian diferencias significativas con respecto a los caracteres morfológicos externos entre los ejemplares recogidos en C1-C4 con los recogidos en M3. Los ejemplares recogidos en C1-C4 muestran una VD cónica-cilíndrica poco o nada ornamentada con un diámetro que no suele sobrepasar los 30 mm (Fig. 35A, D y E). Los recogidos en M3 muestran una VD con una etapa de crecimiento cónico mucho más desarrollado, a veces monopolizado, y con una ornamentación mejor conservada. El diámetro que alcanzan los ejemplares recogidos en M3 suele ser más grande llegando a alcanzar los 42 mm (Fig. 35B-C). La variabilidad morfológica observada en los caracteres internos es relativamente alta con respecto a la morfología que presentan la L, el P1 y el P2. A pesar de esto es fácil de distinguir de las demás especies de hippurítidos de Les Collades de Basturs por el espesor de la CE y por la morfología externa de su VI.

*Distribución.*— La especie es conocida a lo largo del Santoniense (Bilotte, 1985a) del Tetis Mediterráneo. Citada en España, Croacia, Francia y Rumania. Los registros de Croacia (Polšak y Mamučić, 1969b) son dudosos ya que no figuran ningún ejemplar.

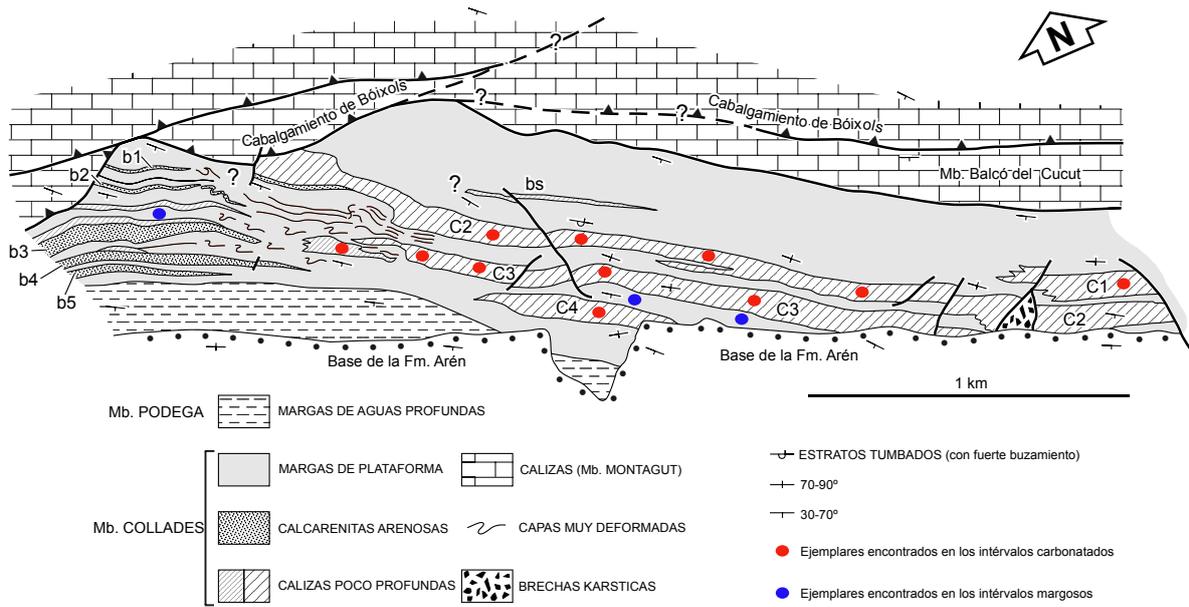


Fig. 42- *Hippurites praecessor* Douvillé, 1895. Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos rojos representan aquellos ejemplares hallados en las plataformas mientras que los azules aquellos que han sido encontrados en las margas.

*Hippurites socialis* Douvillé, 1890

Figs. 43, 44, 45, 46 y 47

- \*1890 *Hippurites socialis* Douvillé - Douvillé, p. 324
- \*1893 *Hippurites socialis*, n. sp. - Douvillé, p. 74, pl. 12, figs.1-4
- 1903 *Orbignya socialis* Douvillé - Toucas, p. 33, 56, pl.3, figs.1-2, text-figs.50-54
- 1951 *Hippurites socialis* Douvillé - Pejovic, p. 100, pl.1, fig.3a-b
- 1976 *Hippurites socialis* Douvillé - Lupu, p. 118, pl.10, fig.5, pl.11, figs.1-2, pl.38, figs.5-8
- v1977 *Hippurites (Orbignya) socialis* Douvillé - Pons, p. 64, pl.33, figs.1-2, pl.34, figs.1-3
- 1980 *Hippurites socialis* Douvillé - Carbone et al., p. 206, pl.2, fig.f, pl.3, fig.b
- v1998 *Hippurites socialis* Douvillé - Vicens et al., p. 415, text-figs.10/4, 14/8-11
- 2000 *Hippurites socialis* Douvillé - Skelton y Smith, p. 123, text-fig.3d
- 2002 *Hippurites socialis* Douvillé - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)
- 2003 *Hippurites socialis* Douvillé - Simonet et al., p. 9, 24-25, tab. 2, 4, text-figs. 2C, 3B
- 2007 *Hippurites socialis* Douvillé - Chikhi-Aouimeur, p. 214, fig. 4 A-D
- 2009 *Hippurites socialis* Douvillé - Sari y Özer, p. 370, fig. 11/4, 13/2-6

**Tipo.**—Holotipo figurado en Douvillé (1893, pl. 12, figs. 1-2). Ubicado en la EM. Perteneciente al Santoniense superior des Martigues (Bouches-du-Rhône, Francia).

**Diagnosis.**—Adaptada de Douvillé (1893, p. 74-75) y Toucas (1903, p. 33-34). La VD es cilíndrica ornamentada con costillas redondeadas de 1,5-2 mm de ancho y separadas por surcos angulosos. Los surcos correspondientes a la L, P1 y P2 están bien marcados. La VI es plana con los poros lineales espaciados. La mayoría de individuos presentan pústulas. Presenta unos canales de 2 mm de ancho. La L es triangular y redondeada en su extremo. El P1 es corto y ancho. El P2 es más largo y lameliforme. El ángulo L<sup>^</sup>C está entorno los 75-80° y el ángulo L<sup>^</sup>P2 está entre los 95-110°. Presenta una CA anterior de pequeño tamaño.

**Material.**—291 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento con la VI mejor o peor conservada (PUAB: 1930, 1942, 1948, 1965, 1985, 1999, 2001-03, 2006-08, 2011, 2017, 2038, 2041-52, 2054-56, 2060-61, 2063-64, 2068-69, 2073-74, 2076, 2089-91, 2093, 2095, 2099-01, 2104-08, 2114, 2118, 2120, 2139, 2141-42, 2144, 2146, 2166-69, 2171, 2174-75, 2177-79, 2252, 2261-62, 3366, 3371, 3383, 3417-18, 3421, 3423-26, 3433-34, 3438, 3442, 3450, 3463, 3466-67, 3469-75, 3479, 3482-99, 3517-20, 3534, 3536-38, 3545-53, 3555-62, 3564, 3571-72, 3625-26, 3632, 3637, 3654, 3656, 3658-60, 3662-72, 3693, 3711-12, 3762, 3765-69, 3774-76, 3778-80, 3785, 3808-09, 3811, 27835-37, 27840, 27851, 27853, 27855-56, 27859-62, 27958, 27969, 27974, 28293-97, 28303, 28306, 28318-19, 28321-26, 28335, 28348, 28358, 28360, 28658, 28664, 28694, 28745, 28749, 28752, 28755, 28758, 28760-70, 28777, 28800, 42027, 42055, 42081-82, 42084-85, 42087-96, 42100, 42110-

15, 42119-21, 42135, 42179, 42221-22, 42225-26, 45096, 45105, 45108, 45110-11, 45115, 45118, 45155, 63063, 63068, 63072, 63084-86, 63088-89, 63125, 74759-60, 74762, 74768, 74771).

*Descripción.*— La VD presenta dos estadios de crecimiento. Un estadio inicial cónico y un estadio cilíndrico. El estadio cilíndrico suele empezar una vez ha alcanzado los 20 mm de diámetro. El diámetro suele estar entre los 20-25 mm y nunca sobrepasa los 30 mm (Fig. 43). Los ejemplares más grandes alcanzan una altura superior a los 180 mm y un diámetro de unos 29 mm (Fig. 44). La ornamentación es a base de costillas longitudinales redondeadas de 2-3 mm de ancho y separadas por estrechos surcos. Entre la L y el P1 hay 4-5 costillas, mientras que entre P1-P2 hay 5-6, más estrechas que las del resto de la concha, con una anchura que no sobrepasan los 2 mm (Fig. 43A). En la mayoría de los ejemplares las costillas ubicadas entre la L y el P2 están muy desgastadas debido a que sobresalen más que las del resto de la periferia. Los surcos correspondientes a la L, P1 y P2 (SI, SP1 y SP2) están muy marcados y presentan una anchura de 2 mm. El labio comisural presenta unas ondulaciones radiales muy marcadas y una elevada inclinación.

La VI es plano-convexa y presenta pústulas. Los canales radiales son estrechos, 1-2 mm cerca de la comisura. Estos canales están cubiertos por una malla de poros lineales-vermiculados que ocupan el fondo de unos alveolos donde el borde anguloso le da un aspecto poligonal. Los poros a su vez tienen una longitud variable. Su distribución en los canales no presenta una orientación preferente. Los ósculos pertenecientes al P1 y al P2 están deprimidos y poco desarrollados quedando relegados a dos muescas en el borde de la comisura (Fig. 45).

Vista en secciones transversales de la VD la CE, cerca de la comisura, tiene un espesor de 3 mm medido en un ejemplar de 25 mm de diámetro. El margen interno de la CE es liso. La L puede ser triangular o aparecer en forma de ligera ondulación de la CE. Tanto las L triangulares como las que aparecen en forma de ondulación presentan el extremo redondeado. El P1 es ancho y corto, de forma cuadrangular. El P2 es más largo, con forma rectangular y puede estar ligeramente pinzado en la base. El aparato miocardial puede aparecer alineado o con el Dp desplazado ligeramente hacia la región posterior. El Da presentan forma subcircular en sección. El Mp y el Dp presentan una forma más o menos ovalada. La FDp y la FMp también tienen forma ovalada en sección siendo la FMp más grande que la FDp. La FDa tiene forma cuadrangular-subcircular en sección (Fig. 46). El ángulo  $L^{\wedge}C$  es de unos  $75-80^{\circ}$  permitiendo la aparición de una CA reducida y poco profunda ubicada entre la L y la FDa (Fig. 46E). El ángulo  $L^{\wedge}P2$  está entorno a los  $95-110^{\circ}$ .



Fig. 43- *Hippurites socialis* Douvillé, 1890. A, Vista lateral por la región postero-ventral mostrando los surcos correspondientes al P1 y P2 de PUAB: 3498. B, Vista lateral por la región anterior donde se observa la ornamentación de PUAB: 3499. Barra de escala representa 10 mm. En la fotografía de la derecha se observa un gran *thicket* ubicado en el intervalo calcáreo C4, al Oeste del Barranco de les Collades.

*Discusión.*—Este taxón fue creado por Douvillé (1890) e incluido dentro del grupo de *Hippurites socialis* con él como único miembro del grupo. La principal característica del grupo es que la L tiene su extremo redondeado y que es poco prominente. Más tarde Toucas (1903) lo incluye dentro del grupo de *Orbignya organisans*, el cual estaba formado por *Hippurites socialis*, *Hippurites socialis* var. *irregularis* (Toucas, 1903), *H. microstylus*, *Hippurites tirolicus* Douville, 1894, *Hippurites organisans* Montfort, 1808, e *Hippurites (Arnaudia) arnaudi* (Coquand, 1859). Según Toucas (1903) la tendencia de esta línea filética era: “ir desarrollando poco a poco los pilares, la L triangular y poco saliente en las formas antiguas pasaba a ser un pequeño repliegue de la CE en las formas más modernas. En todas las formas del grupo los canales eran superficiales, los ósculos marginales y la CA casi nula”. Como se ha visto en la descripción de *H. microstylus*, este e *H. socialis* no pertenecen a la misma línea filética. Diferencias muy marcadas en la forma de la VD, en la morfología interna de los repliegues de la

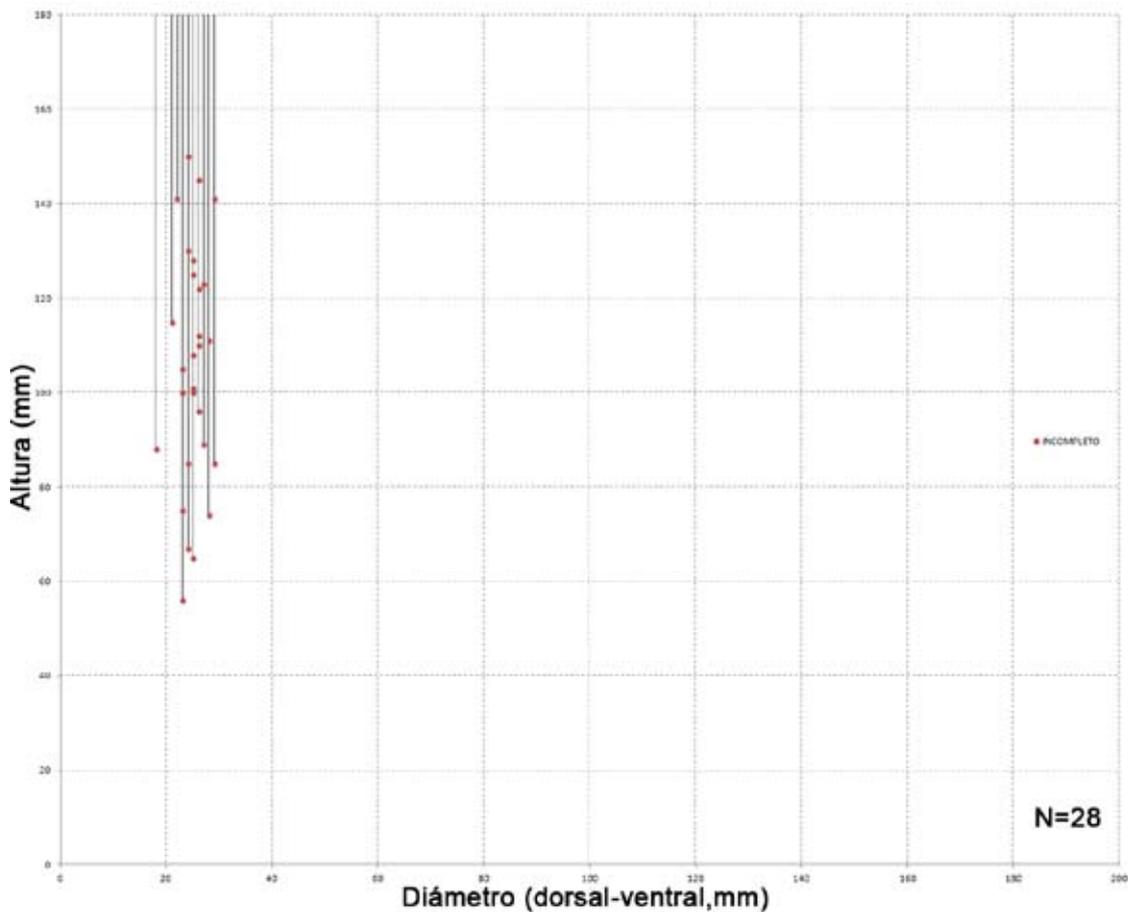


Fig. 44- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Hippurites socialis* Douvillé, 1890. El ejemplar incompleto muestra una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

CE (L, P1 y P2) y sobretodo en el sistema de canales y poros, separan a estas dos especies. La morfología de los poros de *H. socialis* dista mucho del resto de poros de las especies de *Hippurites* encontrados en les Collades de Basturs. Por este motivo refutó la teoría de Toucas (1903) y ratificó la de Douvillé (1890) dejando a *H. socialis* como único miembro de su grupo.

En les Collades de Basturs se han recogido ejemplares aislados y formando grandes *thickets* en los intervalos calcáreos C1-C4 y en los intervalos de margas neríticas M2-M3 (Fig. 47). Tanto los ejemplares recogidos en los intervalos calcáreos como los recogidos en las margas neríticas presentan las mismas características morfológicas, tanto externas como internas. La variabilidad morfológica observada en los ejemplares recogidos en les Collades de Basturs es muy baja. Las mayores diferencias se observan en la disposición y morfología de la L, P1 y P2 cuando se hayan formando *thickets* (Fig. 43 y 46J-L). En general, los individuos de *Hippurites socialis* tienden a formar matrices (o mantos) altamente densas y multiestratificadas, en cuyo interior ocurre una intensa

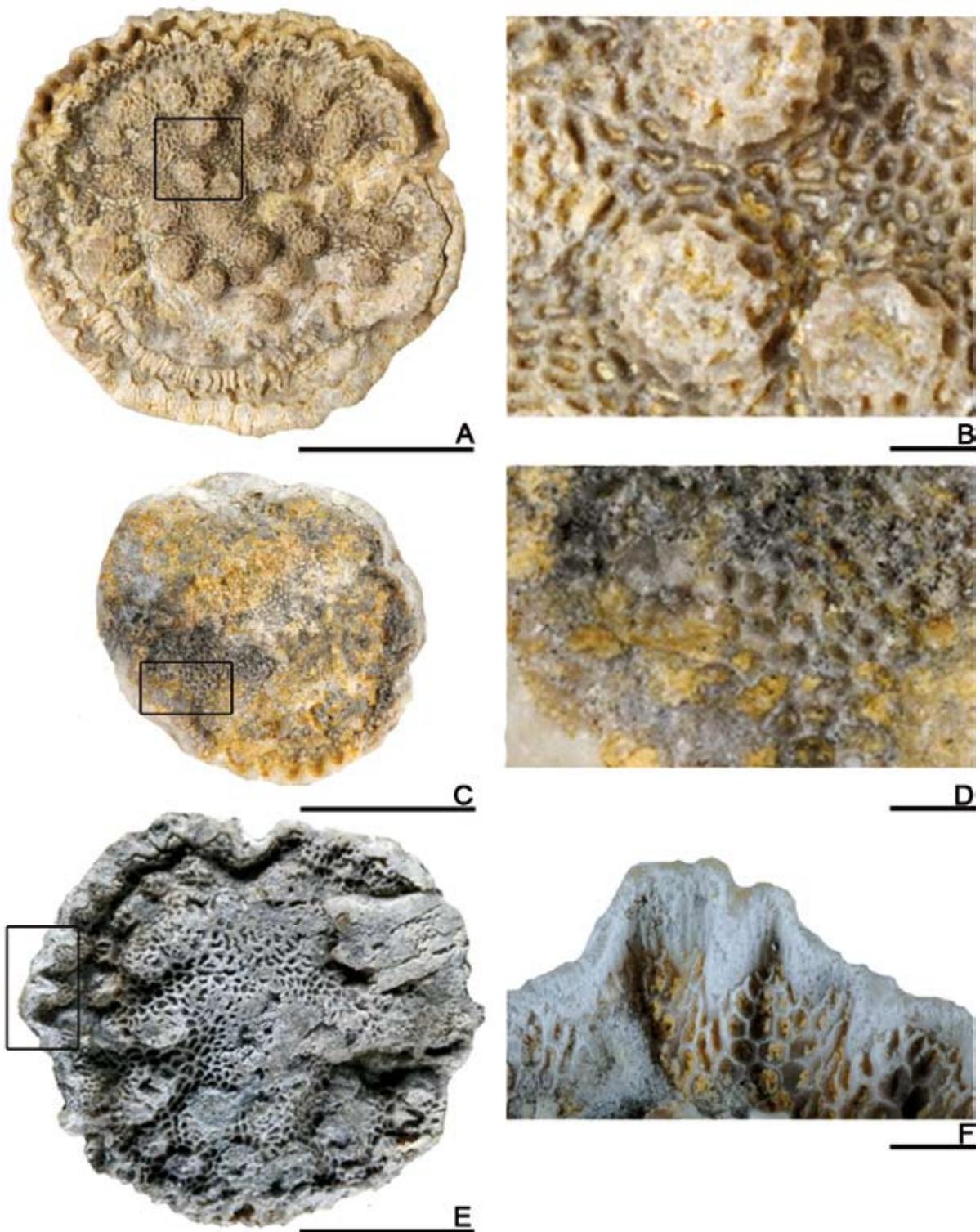


Fig. 45- *Hippurites socialis* Douvillé, 1890. Vista superior y vista en detalle respectivamente de unas VI. A-B, PUAB: 63084. C-D, PUAB: 63084. E-F, PUAB: 58153. Las barras de escala de la izquierda representan 10 mm. Las barras de escala de la derecha representan 1 mm.

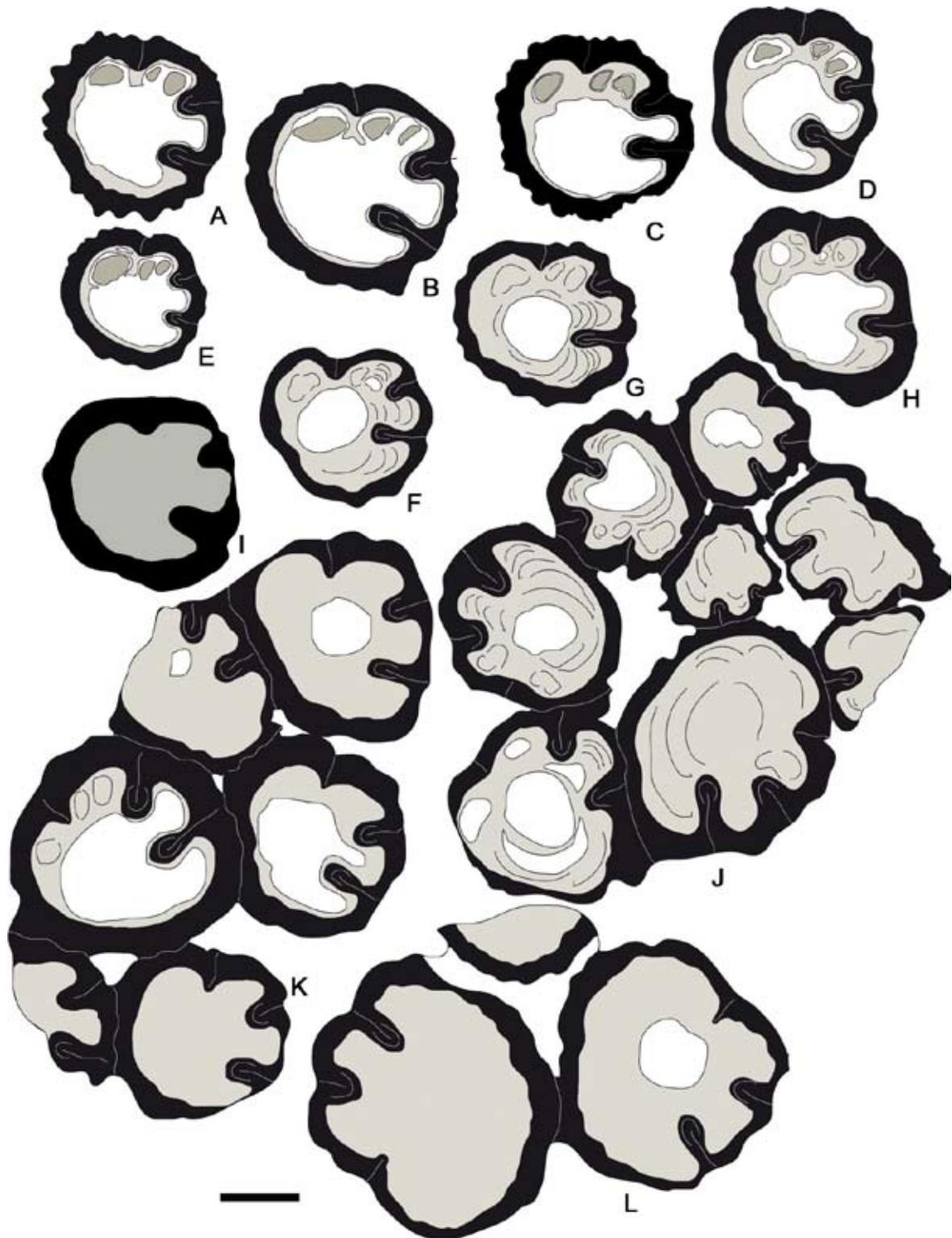


Fig. 46- *Hippurites socialis* Douvillé, 1890. Dibujos de secciones transversales de la VD por debajo de la comisura. A, PUAB: 3809. B, PUAB: 63084. C, PUAB: 58153. D, PUAB: 3442. E, PUAB: 63085. F, PUAB: 2048. G, PUAB: 2047. H, PUAB: 2034. I, PUAB: 3434. J, PUAB: 28758. K, PUAB: 27837. L, PUAB: 3808. Barra de escala representa 10 mm.

competencia intraespecífica, siendo esperable la existencia de procesos de auto-raleo. En su fase inicial de establecimiento y crecimiento, el espacio que utilizan para ello todavía no ha sido completamente utilizado y por tanto no existe competencia entre ellos, ni mortalidad. En una segunda fase están en plena competencia y exploración del espacio de crecimiento, donde existe un doble fenómeno de diferenciación de tamaños, supresión de los individuos menos vigorosos y su posterior mortalidad (Fig. 46J) generando así una mayor diferenciación del tamaño y, finalmente aquella fase donde el desarrollo de los individuos ha ocupado completamente el espacio y la densidad está en su máxima expresión (Fig. 46K). La competencia por este espacio provoca variaciones en la morfología y disposición de la L, P1 y P2.

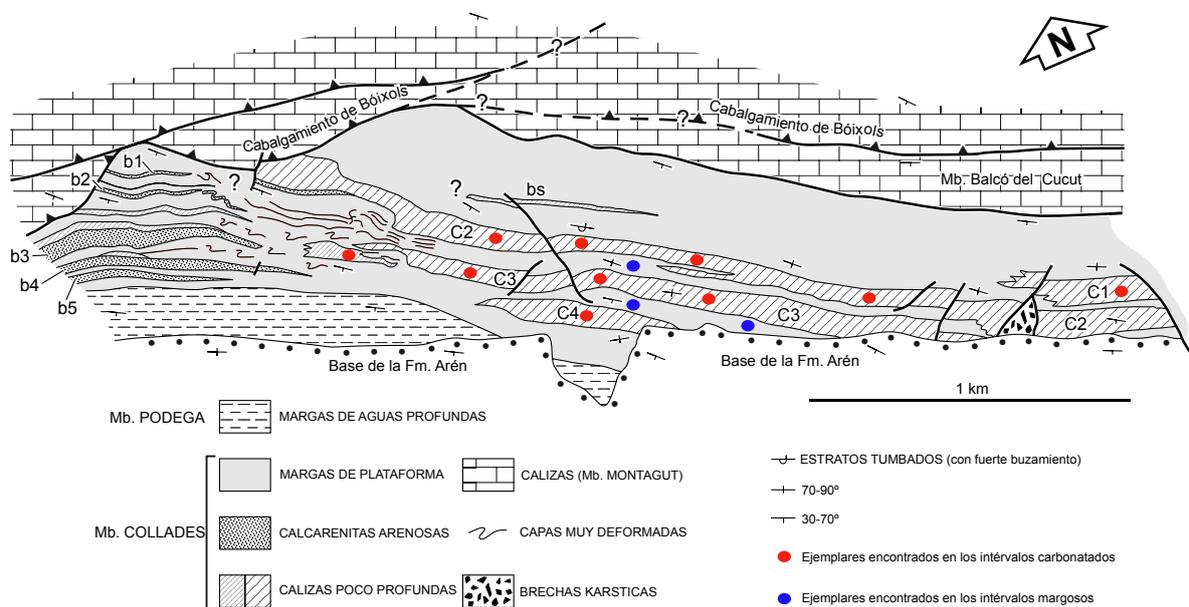


Fig. 47- *Hippurites socialis* Douvillé, 1890. Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos rojos representan aquellos ejemplares hallados en las plataformas mientras que los azules aquellos que han sido encontrados en las margas.

**Distribución.**—La especie es conocida desde el Turoniense superior (Bilotte, 1985a) hasta el Santoniense superior (Vicens et al., 1998) del Tetis Mediterráneo. Citada en Bosnia-Herzegovina, Croacia, España, Francia, Hungría, Italia, Rumanía y Yugoslavia. Los ejemplares de Bosnia-Herzegovina (Slišković, 1968a, 1971a), Croacia (Polšak y Mamučić, 1969b), Hungría (Czabaly, 1982) e Italia (Sanders, 1996) son dudosos ya que no figuran ningún ejemplar.

*Hippurites sublaevis* Matheron, 1842

Figs. 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54 y 55

- \*1842 *Hippurites sublaevis* Math. - Matheron, p. 200-201, pl. 10, figs. 1-2
- p1850 *Hippurites Requieriana* Matheron - Orbigny, p. 175, pl. 534, figs.2-3
- 1893 *Hippurites sublaevis* Matheron - Douvillé, p. 79-81, pl.12, figs.5-9, text-figs.56-58
- 1903 *Orbignya sublaevis* Math. - Toucas, p. 41-43, pl.5, fig.1, text-figs.67-68
- v1977 *Hippurites (Orbignya) sublaevis* Matheron - Pons, p. 64, pl.35, figs.1-4, pl.36, figs.1-2
- v1998 *Hippurites sublaevis* Matheron - Vicens et al., p. 417, text-figs.10/6, 15/2-7
- 2002 *Hippurites sublaevis* Matheron - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)

*Tipo.*—Sintipo figurado en Matheron (1842, pl. 10, fig.1-2) y ubicado en el Museum d'Histoire Naturelle (Marseille, Francia). Perteneciente al Santoniense superior de Martigues (Bouches-du-Rhône, Francia) y Montagne de Roussarguet (territorio de Auriol) (Var, Francia).

*Diagnosis.*—Adaptada de Douvillé (1893, p. 79-81) y Toucas (1903, p. 41-43). La VD presenta costillas poco marcadas. Los surcos correspondientes a L, P1 y P2 (SI, SP1 y SP2) están bien marcados, sobre todo SP1 y SP2. La VI es plana o ligeramente cóncava con los poros lineales vermiculados. Los ósculos son ovalados y están poco desplazados del borde comisural. La L presenta una forma triangular y está redondeada en su extremo. El P1 está ligeramente pinzado en la base mientras que el P2 es más largo, pinzado en la base y desviado hacia el lado dorsal. El ángulo L<sup>^</sup>C va desde los 75-90° y el ángulo L<sup>^</sup>P2 va desde los 100-120°. Puede presentar una CA anterior bien marcada.

*Material.*—193 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento con la VI mejor o peor conservada (PUAB: 1850, 1924-25, 1932, 1934-35, 1955, 2019, 2089, 2102, 2184, 2263-71, 2284, 2368-94, 3099, 3360, 3367, 3411, 3427-28, 3430-31, 3455, 3476, 3623-24, 3647-50, 3655, 3657, 3675-76, 3678-80, 3686, 3692, 3740-42, 3787-96, 3833-37, 3860-61, 27834, 27839, 27854, 28030, 28038-61, 28062-68, 28129, 28159, 28291-92, 28298, 28328, 28333, 28390-95, 28393-94, 28695, 28788-89, 42007, 42014, 42022-25, 42027-28, 42031-35, 42051-52, 42083, 42097-05, 42107-13, 42116-17, 42122-27, 42143, 42251, 42253, 42301-02, 45163, 58120, 63092-93).

*Descripción.*—La VD presenta dos estadios de crecimiento. Uno inicial cónico seguido de otro cilíndrico. El estadio cilíndrico de crecimiento suele empezar una vez ha alcanzado los 45 mm de diámetro (Fig. 48). El diámetro máximo es de 69 mm y una altura capaz de sobrepasar los 180 mm (Fig. 49). La ornamentación está poco

desarrollada, presenta por lo general una superficie lisa con líneas de crecimiento. En algunos ejemplares se distinguen unas costillas finas y redondeadas separadas por estrechos surcos (Fig. 48D-E). Los tres surcos longitudinales correspondientes a la L, P1 y P2 (SL, SP1 y SP2) están bien marcados (Fig. 48D-E). El labio comisural tiene una inclinación de unos 45° en la región anterior y unas ondulaciones radiales muy marcadas a lo largo de todo el labio.

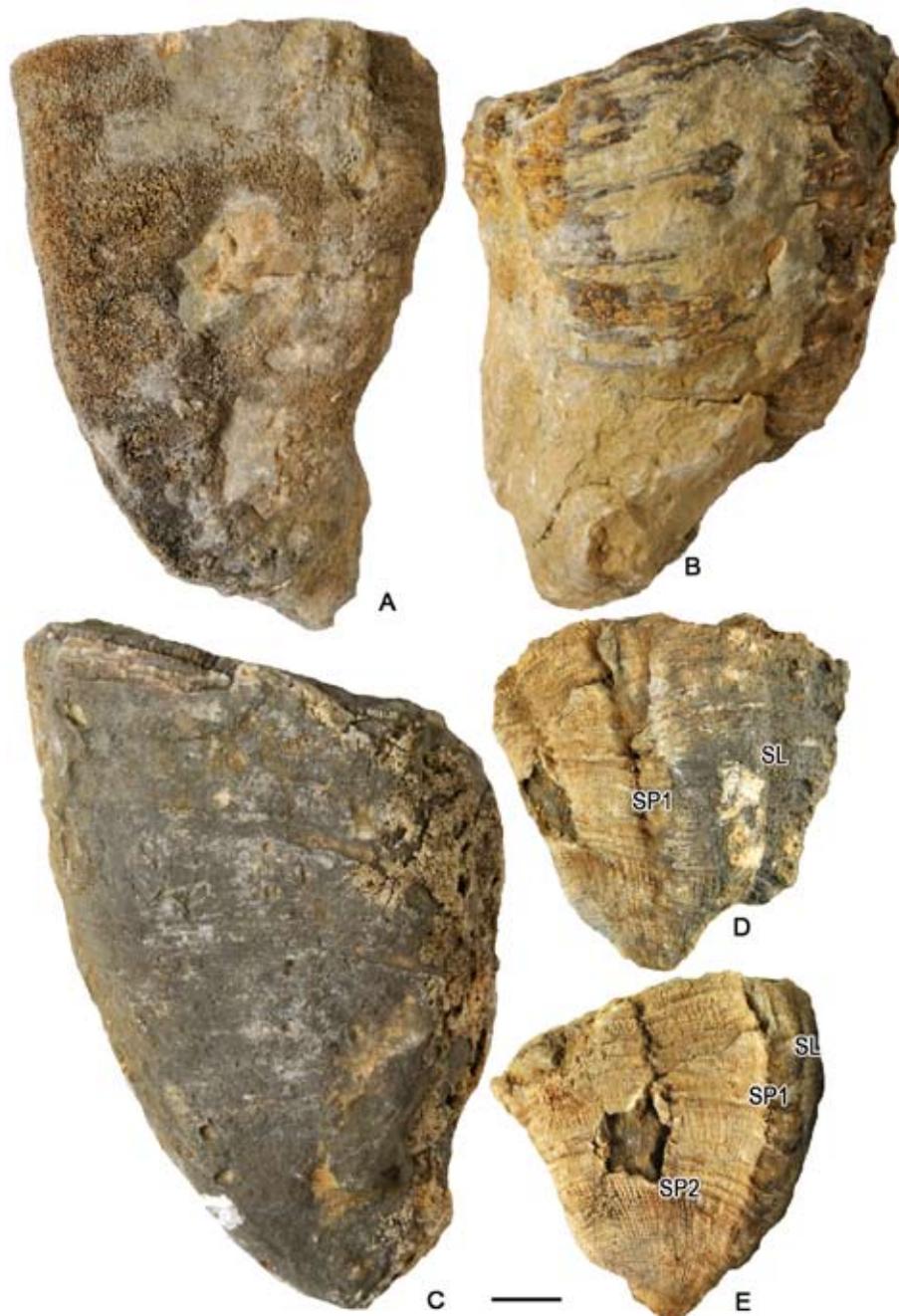


Fig. 48- *Hippurites sublaevis* Matheron, 1842. A, Vista lateral por la región anterior de PUAB: 28030. B, Vista lateral por la región posterior donde se observa el surco correspondiente al P2 de PUAB: 28054. C, Vista lateral por la región anterior de PUAB: 28040. D-E, Vista lateral por la región dorsal y vista lateral por la región postero-dorsal respectivamente donde se distinguen los surcos correspondientes a la L, P1 y P2 de PUAB: 28041. Barra de escala representa 10 mm.

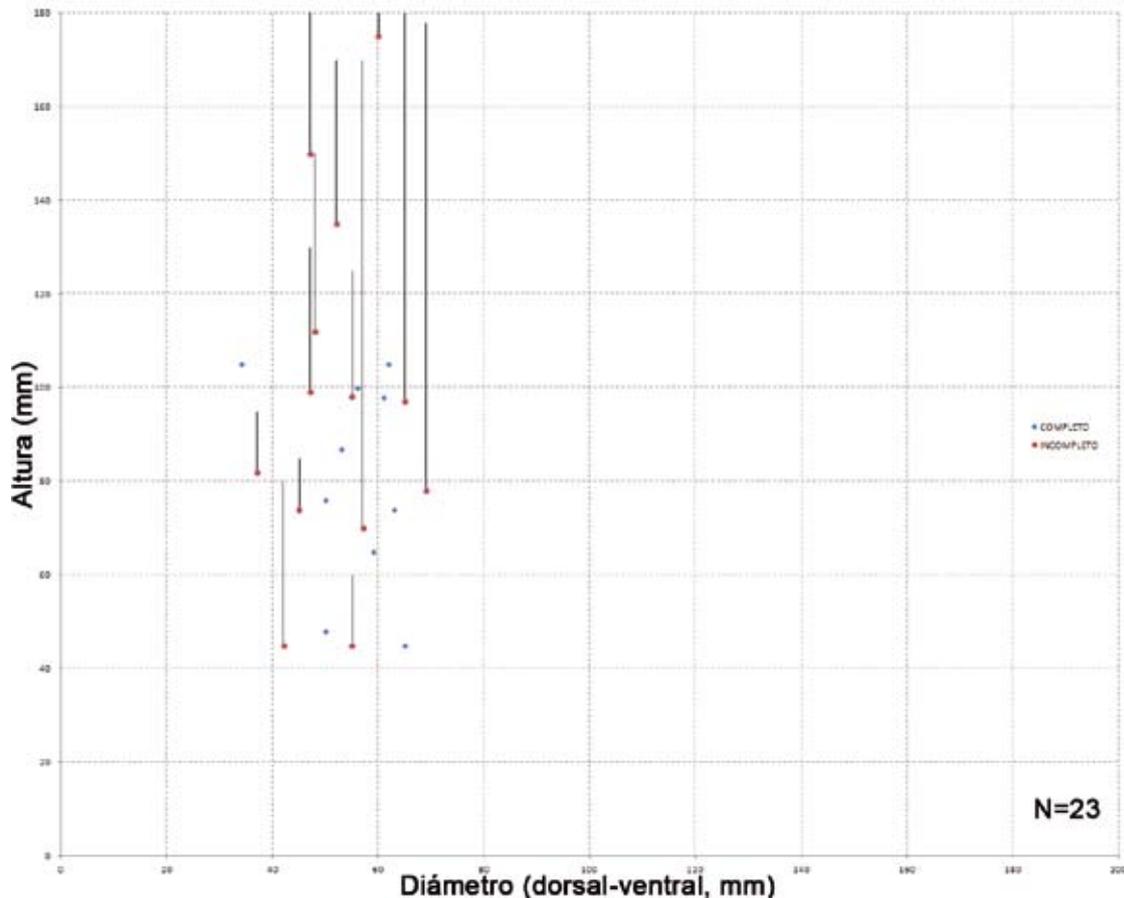


Fig. 49- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Hippurites sublaevis* Matheron, 1842. El ejemplar incompleto muestra una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

La VI es ligeramente cóncava. Los poros son de sección vermiculada. Los canales están dispuestos de dos formas distintas. En una, los canales están establecidos superficialmente debido a que la parte de concha encima de los canales es muy delgada (1 mm) comunicando directamente los poros con los canales. Los poros aparecen alineados radialmente (Fig. 50A-D). En la otra, los canales se profundizan debido a que la parte de concha encima de los canales es más espesa (entorno a los 2 mm). En esta disposición se observa que los canales se acortan dando lugar a una malla poligonal de forma rómbica, que va disminuyendo en tamaño a medida que nos acercamos a la comisura. Los poros aparecen sin una orientación preferente (Fig. 51A-D). Los ósculos, a su vez, presentan dos morfologías distintas dependiendo de la disposición de los canales. Aquellos ejemplares con los canales más superficiales presentan unos ósculos poco marcados (Fig. 50A y C). En el caso de aquellos ejemplares con los canales más profundizados los ósculos están más deprimidos (Fig. 51C) y se encuentran separados del borde de la concha.

Vista en sección transversal de la VD la CE presenta un grosor variable. El espesor

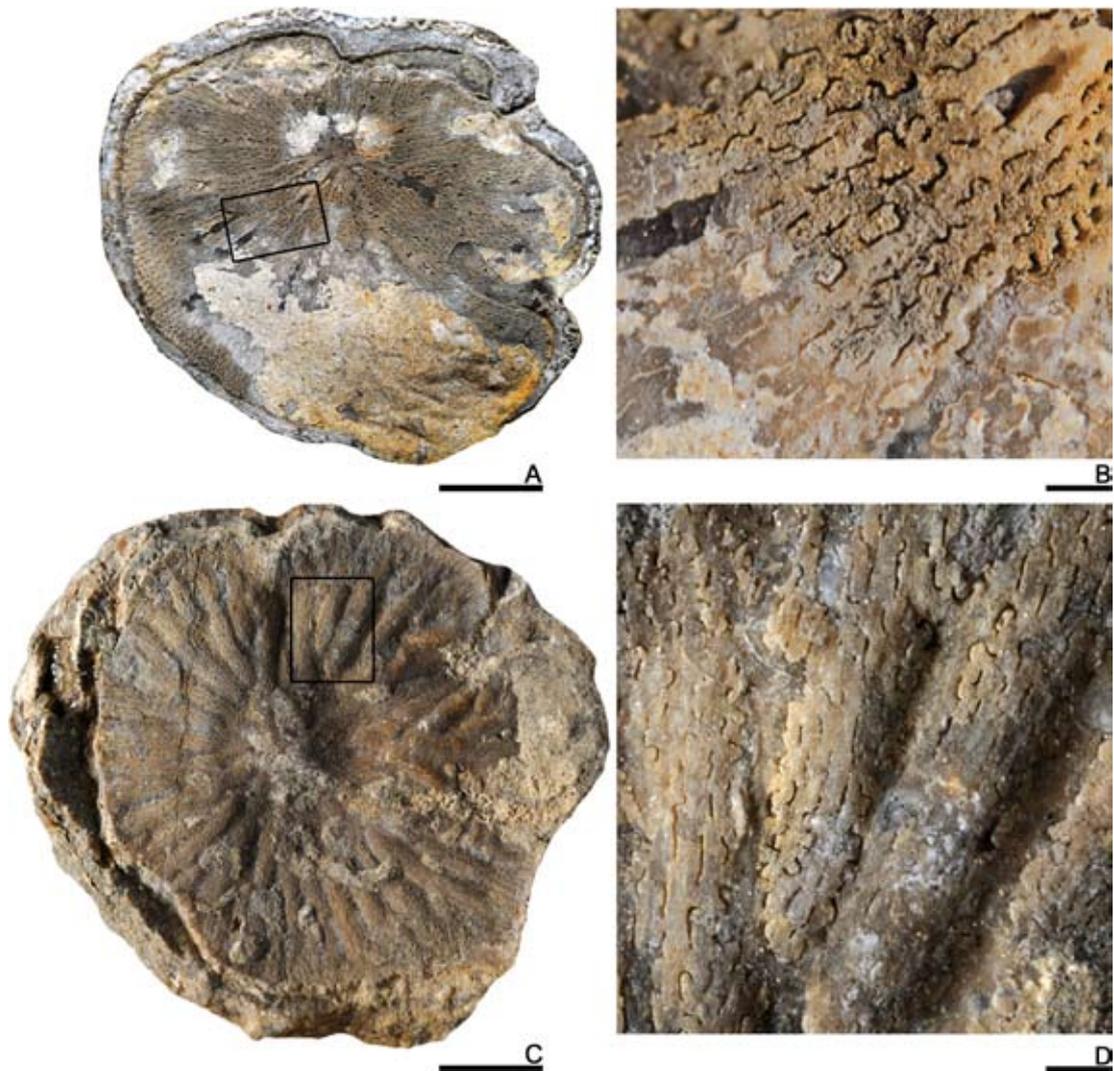


Fig. 50- *Hippurites sublaevis* Matheron, 1842. Vista superior de unas VI con los canales dispuestos radialmente. A-B, vista superior de la VI y vista en detalle respectivamente de PUAB: 28043. C-D, vista superior de la VI y vista en detalle respectivamente de PUAB: 63093. Las barras de escala de la izquierda representan 10 mm. Las barras de escala de la derecha representan 1 mm.

de la CE en las formas que presentan los canales superficiales está entre los 5-7 mm (Fig. 52A-I y Ñ-O) mientras que en las formas que presentan los canales más profundizados está entre los 8-12 mm (Fig. 52J-N). El margen interno de la CE es liso en ambas formas. La L es triangular, redondeada en su extremo aunque cinco ejemplares recogidos en el tramo de margas neríticas M1 presentan la L truncada (Figs. 53 y 54A-J). El P1 es corto, puede estar ligeramente pinzado en la base y de forma redondeada en su extremo. El P2 es más alargado, puede estar muy pinzado en su base y su extremo se arquea hacia la zona dorsal. La FMp presenta una forma alargada-ovalada y se dispone paralelamente al P1. La FDp presenta una forma triangular alargada. La FDA es de mayor tamaño y tiene forma sub-circular. El  $L^{\wedge}C$  va desde los 75-90°. Aquellos ejemplares con un ángulo más bajo permiten la aparición

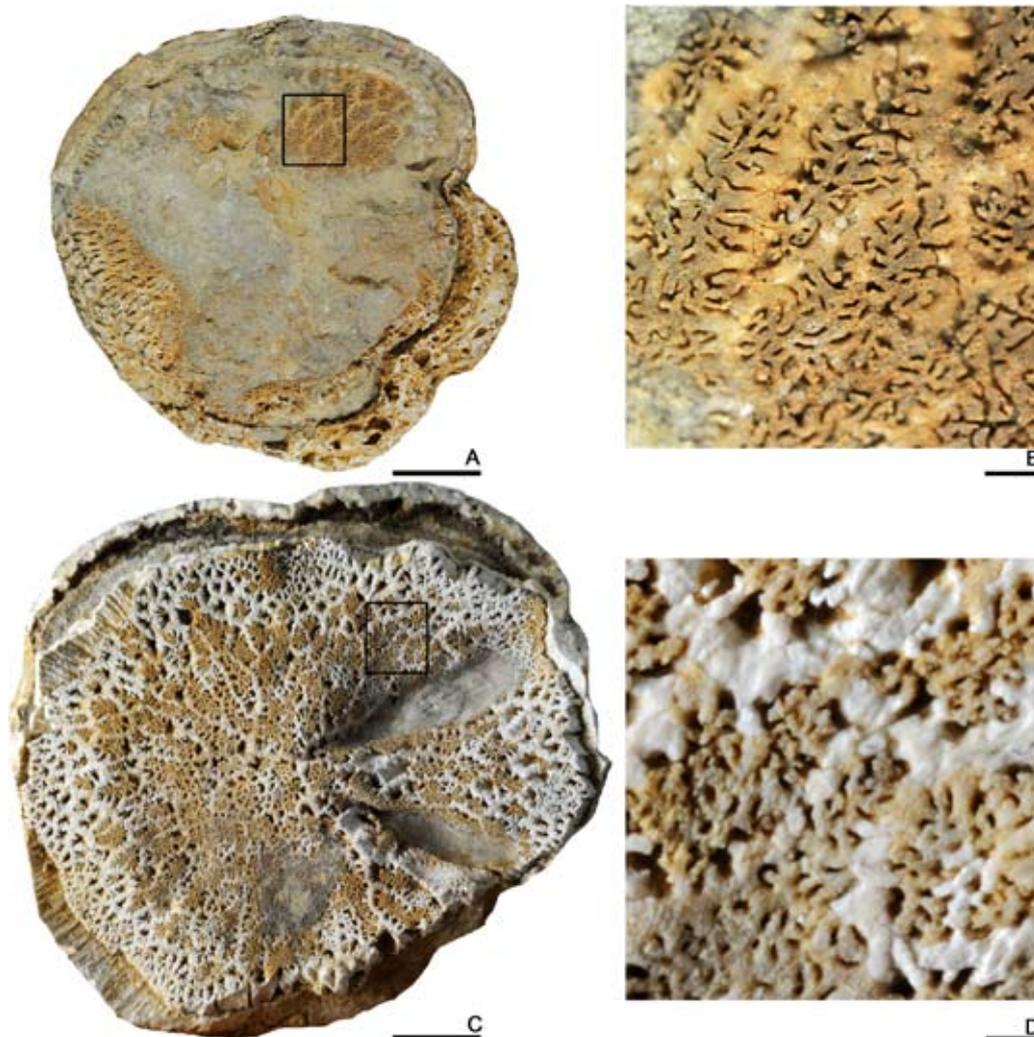


Fig. 51- *Hippurites sublaevis* Matheron, 1842. Vista superior de las VI con los canales en forma de mallas poligonales. A-B, vista superior de la VI y vista en detalle respectivamente de PUAB: 42014. C-D, vista superior de la VI y vista en detalle respectivamente de PUAB: 28393. Las barras de escala de la izquierda representan 10 mm. Las barras de escala de la derecha representan 1 mm.

de una CA alargada y profunda entre la L y la FDa (Figs. 52J-L, N, y 54C-D) . El ángulo  $L^{\wedge}P2$  va desde los 100-120°.

*Discusión.*—Douvillé (1893) incluyó este taxón dentro del grupo de *Hippurites turgidus* Rolland du Roquan, 1841. Este grupo estaba formado por *H. sublaevis*, *H. turgidus*, *Hippurites cornucopiae* DeFrance, 1821, e *Hippurites bioculatus* Lamarck, 1801, donde *H. sublaevis* era la forma anciana del grupo. Posteriormente Toucas (1903) crea el grupo de *Orbignya Turgida* en el que incluye a *H. sublaevis* para el Santoniense inferior, *H. turgidus* para el Santoniense superior e *Hippurites roquani* (Toucas, 1903), para el Campaniense inferior. Esta última forma fue considerada por Bilotte (1981a) como una variedad pustulosa de *H. turgidus*. A lo largo del tiempo este grupo ha sido modificado. Vicens et al., (1998) presentaron otra clasificación formada

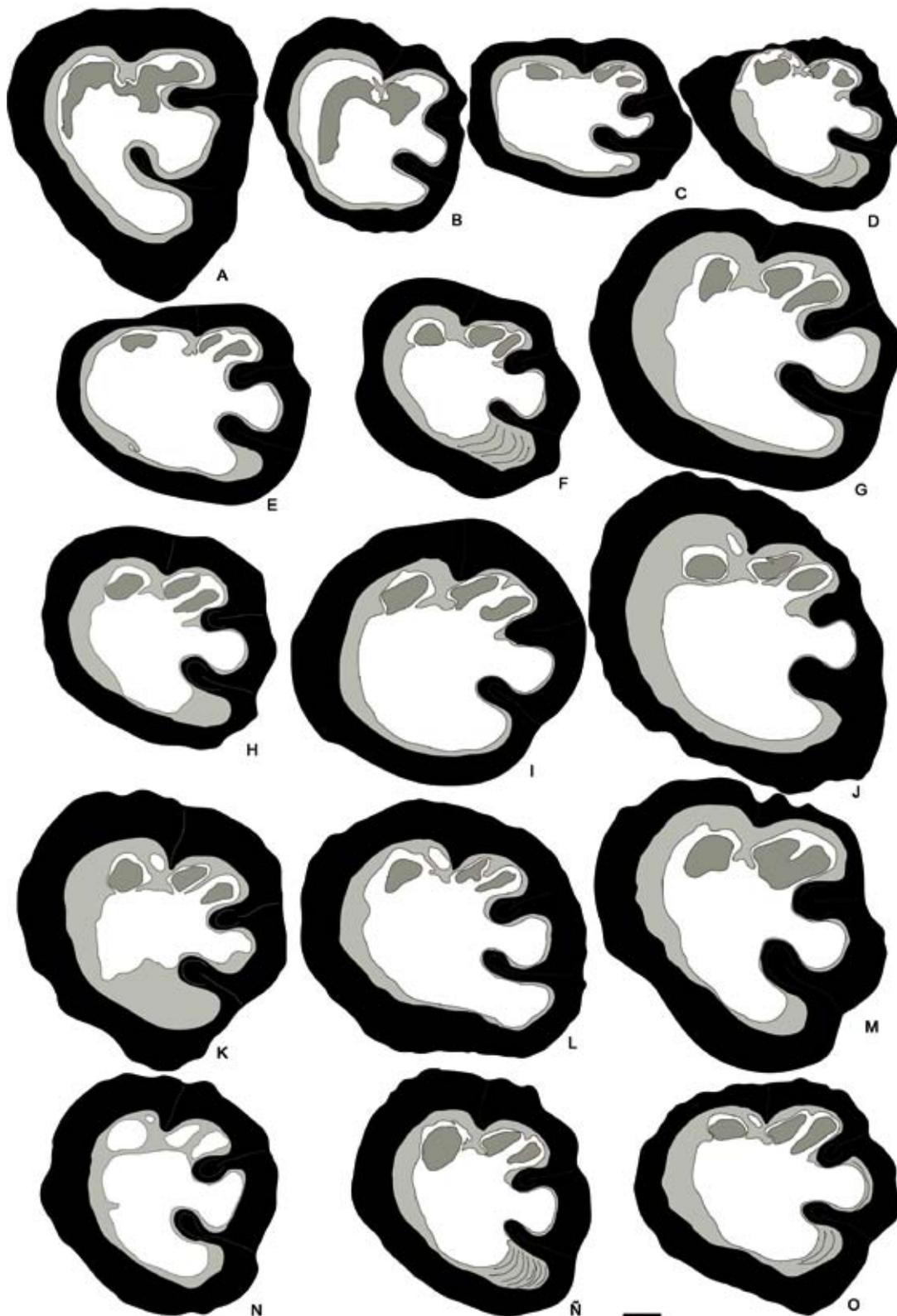


Fig. 52- *Hippurites sublaevis* Matheron, 1842. Dibujos de secciones transversales de la VD por debajo de la comisura. A, PUAB: 1924. B, PUAB: 1925. C, PUAB: 2019. D, PUAB: 2267. E, PUAB: 3476. F, PUAB: 3692. G, PUAB: 28039. H, PUAB: 28062. I, PUAB: 28067. J, PUAB: 28392. K, PUAB: 28393. L, PUAB: 28394. M, PUAB: 28395. N, PUAB: 28695. Ñ, PUAB: 42051. O, PUAB: 42052. Barra de escala representa 10 mm.

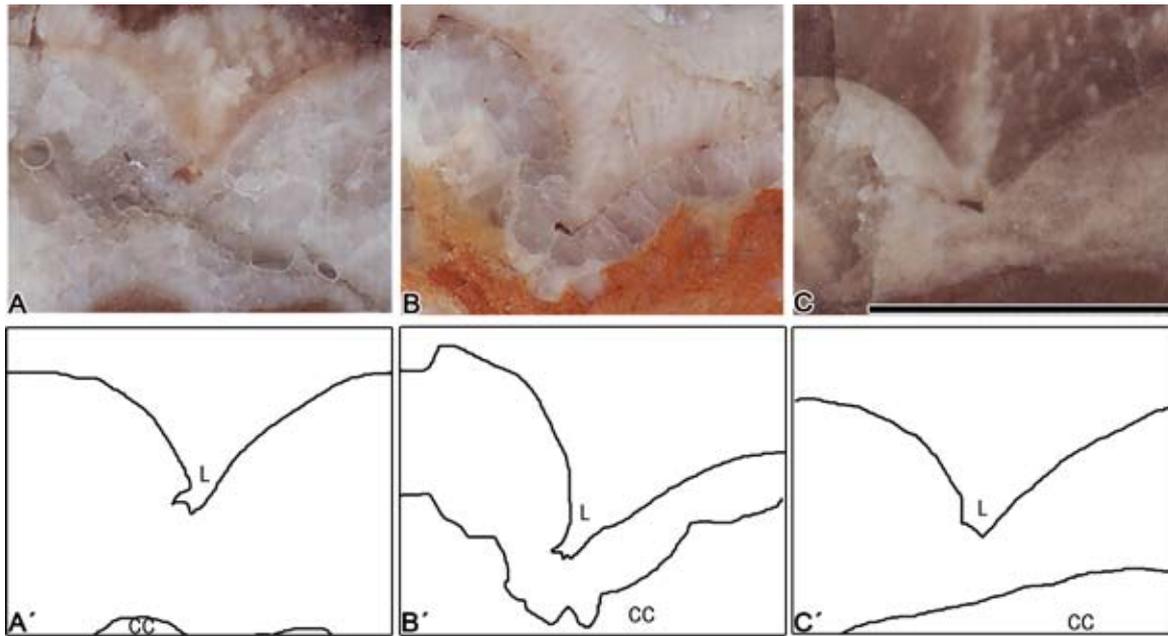


Fig. 53- *Hippurites sublaevis* Matheron, 1842. Vistas en detalle y dibujo de la L truncada en ejemplares recogidos en el tramo de margas neríticas M1. A-A', PUAB: 2264. B-B', PUAB: 2387. C-C', PUAB: 2394. Barra de escala representa 10 mm.

por *H. aff. sublaevis* para el Santoniense inferior, *H. sublaevis* para el Santoniense medio e *H. turgidus* para el Santoniense superior. El mejor carácter para diferenciar entre las especies de este grupo es observar el desarrollo de la L, triangular y truncada para las formas del Santoniense inferior, triangular y redondeada para las formas del Santoniense medio y reducida a una ondulación del margen de la CE para las formas del Santoniense superior. La tendencia filogenética que presenta este grupo es la de ir aumentando en diámetro ensanchando progresivamente la CE de ambas valvas, ir profundizando los canales poco a poco; los poros lineales o ligeramente vermiculados que siguen el trazado de los canales en las formas más primitivas se agrupan en una especie de “reticulado” en las formas más modernas; la L progresivamente se va perdiendo, pasando de formas triangulares y truncadas en las formas más primitivas a prácticamente desaparecer en las formas más modernas. Por último los ósculos se hacen más alargados y más proximales al centro de la valva.

En les Collades de Basturs se han recogido ejemplares aislados y formando *bouquets* en los intervalos de margas neríticas M1-M3 y formando parte de construcciones complejas en los intervalos carbonatados C1-C4 (Fig. 55). La variabilidad morfológica observada en los ejemplares recogidos es muy alta. Se observan variaciones significativas con respecto al diámetro (Fig. 49). Aquellos que forman parte de construcciones complejas presentan un diámetro menor (40-55 mm) y una altura capaz de sobrepasar los 180 mm. En cambio los encontrados de forma aislada no

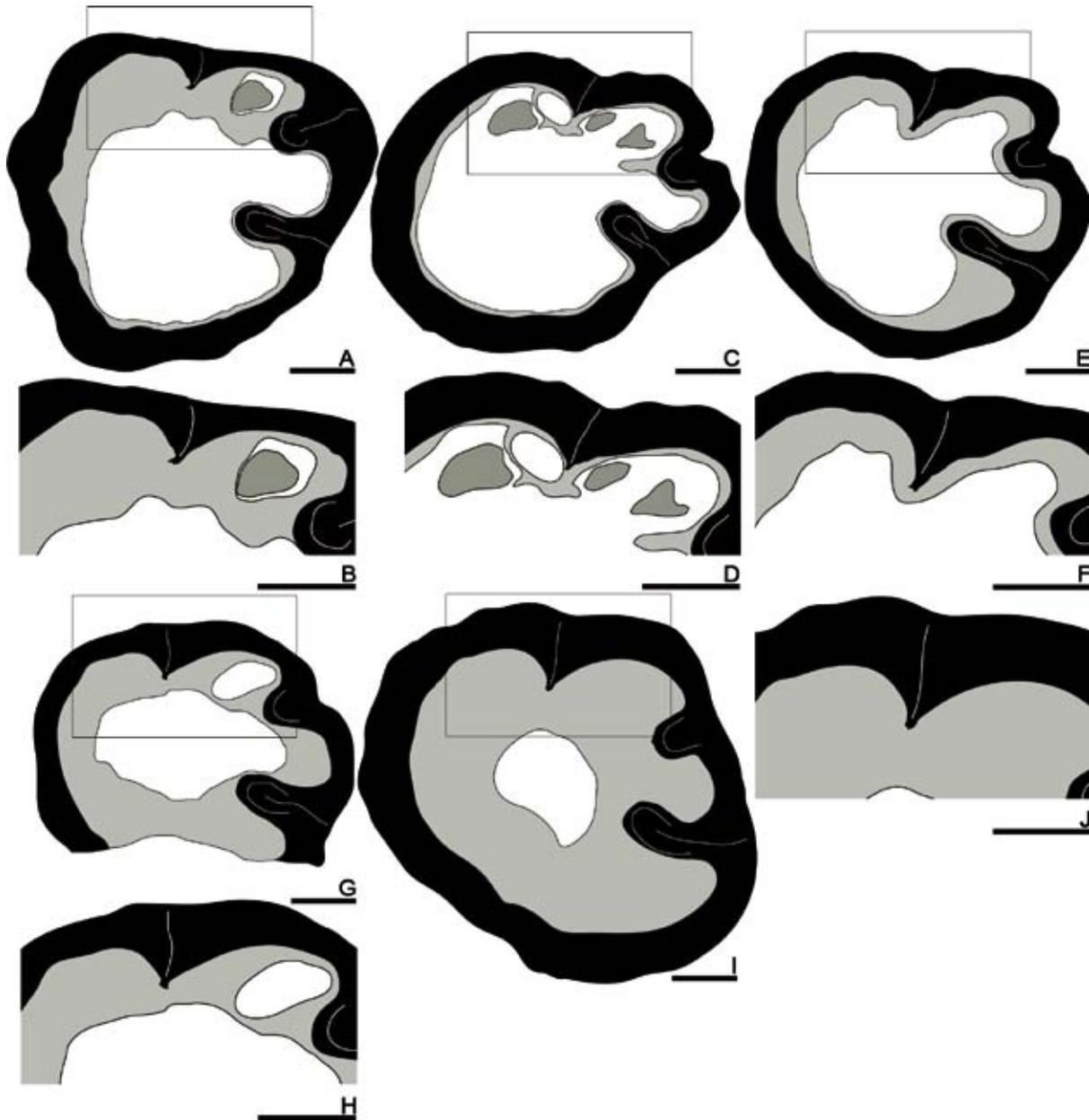


Fig. 54- *Hippurites sublaevis* Matheron, 1842. Dibujos de secciones transversales de la VD por debajo de la comisura y vistas en detalle de las secciones donde se observa la truncadura de la L. Ejemplares recogidos en el tramo de margas neríticas M1. A-B, PUAB: 2264. C-D, PUAB: 2269. E-F, PUAB: 2387. G-H, PUAB: 2394. I-J, PUAB: 2271. Barras de escala de la secciones representan 10 mm. Las barras de escala de las vistas en detalle representan 150 mm.

adquieren una altura muy elevada pero son los que presentan un diámetro mayor (55-69 mm). La ornamentación en la VD es prácticamente igual en todos los individuos. Internamente presentan pocas variaciones por lo que hace a la morfología y situación de sus pilares a excepción de cuando forman *bouquets*, siendo esperable la existencia de procesos de auto-raleo como en el caso de *Hippurites socialis*. Por otro lado, la L presenta un alto grado de variabilidad. Encontramos ejemplares con la L truncada, todos ellos recogidos en el intervalo de margas neríticas M1, zona que pertenece a la

parte baja de la serie. A medida que ascendemos en la serie estratigráfica (C2, M2, C3, M3, C4) las formas con la L truncada desaparecen y solo encontramos formas con la L redondeada. Esto cuadraría con lo planteado por Vicens et al., (1998) en donde se planteo que la tendencia de esta línea era pasar de ejemplares con la L truncada (*H. aff. sublaevis*), a formas con la L redondeada (*H. sublaevis*) y finalmente a formas con la L reducida (*H. turgidus*). Esta característica ofrecería la posibilidad de subdividir el Santoniense por medio de la evolución de esta línea filogenética.

En la VI es donde hay mayor variabilidad con respecto a la disposición que presentan los canales, la presencia de una malla poligonal y la morfología de los osculos (Fig. 50 y Fig. 51). Parece haber una relación entre el espesor de la CE y las distintas variaciones citadas anteriormente. Así como ocurre con la L, en donde los ejemplares recogidos en la parte baja de la serie (M1) presentan una L truncada, se ha intentado buscar una relación con respecto a la disposición de los canales, la orientación preferente de los poros y la morfología de los ósculos. Se han recopilado aquellos ejemplares bien conservados y que presentan unos canales superficiales y aquellos que presentan unos canales más profundizados. Aquellos que presentan unos canales más profundizados tienen una CE más ancha, tanto en la VI como en la VD, la presencia de una malla poligonal de poros y unos ósculos más depremidos lo que parece indicar que están más evolucionados, ya que la tendencia de esta línea es la de ir ensanchando progresivamente la CE de ambas valvas, ir profundizando los

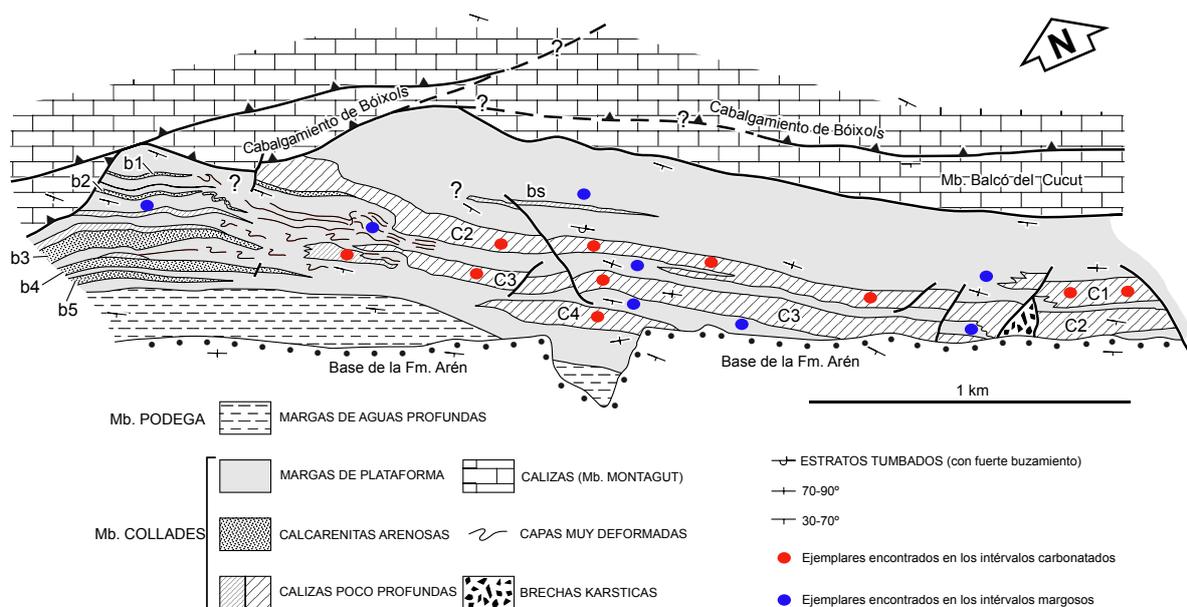


Fig. 55- *Hippurites sublaevis* Matheron, 1842. Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos rojos representan aquellos ejemplares hallados en las plataformas mientras que los azules aquellos que han sido encontrados en las margas.

canales poco a poco y agrupar los poros, características que agrupa en su conjunto *Hippurites turgidus*. Los ejemplares con canales superficiales se encuentran a lo largo de todo el yacimiento, desde M1-M3 hasta C1-C4 y reúnen las características de *H. sublaevis*. Por desgracia no se conoce la procedencia de los ejemplares con los canales más profundizados y con la CE ancha pero siguiendo esta tendencia cabría esperar que pertenecieran a los intervalos superiores de la serie.

Distribución.—La especie es conocida en el Santoniense inferior-medio (Vicens et al., 1998) del Tetis Mediterráneo. Citada en Bulgaria, Croacia, España, Francia, Italia, Túnez, Turquía y Yugoslavia. Los ejemplares de Bulgaria (Swinburne et al., 1992), Croacia (Polšak y Mamužić, 1969b), Italia (Pieri y Laviano, 1989), Túnez (Negra y Philip, 1986), Turquía (Özer, 1988c, 1992b) y de Yugoslavia (Milovanovic, 1935b) son dudosos.

Género VACCINITES Fischer, 1887

*Especie tipo.*—Neotipo *Hippurites cornuvaccinum* Bronn, 1831, perteneciente al Coniaciense medio-superior (87.24 SIS) de Untersberg (Salzbourg, Austria). Ubicado en el Paläontologisches Institut (Goldfuss collection) (Bonn).

*Diagnosis.*—Adaptada de Dechaseaux y Coogan (1969, p. 803). La VD cilindro cónica y larga. La L es lameliforme y ocupa el 0,25 del radio de la concha. El ángulo L<sup>^</sup>C está entorno a los 45°. La L generalmente truncada, el P1 y el P2 son largos y tienden a aproximarse. El margen interno de la CE tiende a ondularse. La VI presenta poros reticulados o subreticulados.

*Distribución.*—Cretácico superior (Turonense-Maastrichtense). Europa, Asia, Norte de África, Oeste de India y después de Dechaseaux y Coogan (1969) también han aparecido en Afganistán, en las Antillas (Cuba, Jamaica), Emiratos Árabes Unidos, Israel, México, Omán y Somalia.

*Vaccinites beaussetensis* Toucas, 1904

Figs. 56, 57, 58, 59, 60 y 61

- 1891 *Hippurites moulinsi* d'Hombres-Firmas - Douvillé, p. 17-19, pl.3, fig. 2, 3  
1895 *Hippurites moulinsi* d'Hombres-Firmas - Douvillé, p. 158, pl. 22, fig. 7  
1903 *Vaccinites beaussetensis* - Toucas, p. 57, text-fig.7  
\*1904 *Vaccinites beaussetensis* nov. sp. - Toucas, p. 80, pl.10, figs.3-4, text-figs.124-125  
1985 *Pv. beaussetensis* (Toucas) - Bilotte, pp. 146, 164, 221, 224  
1989 *Vaccinites beaussetensis* Toucas - Pascual et al., p. 224, text-fig.3  
· 1998 *Vaccinites beaussetensis* Toucas - Vicens et al., p. 423, text-fig.19/8  
2000 *Vaccinites beaussetensis* Toucas - Simonpietri y Philip, p. 722, text-figs.2-3  
2002 *Vaccinites beaussetensis* Toucas - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)  
2006 *Vaccinites beaussetensis* Toucas - Floquet et al., p. 56, 59, fig. 36 4,5

Tipo.—Holotipo figurado en Toucas (1904, pl. 10, fig. 3). Ubicado en el MNHN con número de registro J07171 Colección Toucas. También se han designado dos paratipos figurados en Toucas (1904, p. 80, text-figs. 124-125) con número de registro J06911 y J06914 respectivamente. Todos ellos pertenecientes al Santoniense inferior de Le Beausset (Var, Francia).

Diagnosis.—Adaptada de Toucas (1904, p. 80-82). La VD tiene grandes dimensiones con las líneas de crecimiento muy visibles. Los surcos correspondientes a las tres invaginaciones (L, P1 y P2) están bien marcados. La VI presenta poros reticulados. Los canales son anchos (4-5 mm). Internamente presenta una L triangular, robusta, amplia y redondeada en su extremo. El P1 es corto y expandido en la base. El P2 es más largo, pudiendo estar ligeramente pedunculado en la base. El ángulo  $L^{\wedge}C$  va desde los 15-25° y las tres invaginaciones (L, P1 y P2) ocupan de 1/5 a 1/6 del perímetro de la concha. El ángulo  $L^{\wedge}P2$  va desde los 40-50°. Presenta una CA anterior muy grande.

Material.—8 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento, cuatro de ellos con la VI mejor o peor conservada (PUAB: 1926, 3415, 28396-97, 28648-49, 42208, 45141).

Descripción.—La VD adquiere su forma mediante dos estadios de crecimiento; un estadio inicial cónico seguido de otro cilíndrico. En el estadio cónico el crecimiento es asimétrico debido a que el crecimiento es más acentuado por la zona antero-ventral (Fig. 56). Esto provoca que el umbo quede desplazado hacia la zona postero-dorsal. Dos de los ejemplares están geniculados debido a una posible perturbación (desplazamiento, basculación, rotación, etc) durante el estadio cónico de crecimiento. En la etapa final de este estadio se adquiere su máximo diámetro llegando a ser de 125 mm. Una vez alcanza su máximo diámetro empieza el estadio cilíndrico. Solo un ejemplar presenta

el estadio cilíndrico de crecimiento y está incompleto. La altura máxima alcanzada es de 150 mm (Fig. 57). La superficie presenta unas costillas redondeadas de 0,5-1mm de ancho (en el estadio cónico de crecimiento) y de 3-4 mm de ancho (en el estadio cilíndrico de crecimiento). Las costillas están separadas por estrechos surcos (1 mm). Se observa bioerosión de forma local en ambos estadios. En el estadio cónico de tres ejemplares se aprecian las líneas de crecimiento muy marcadas y onduladas, la parte cóncava correspondiente a las costillas y la convexa a los surcos (Fig 56F-G). Los surcos correspondientes a L, P1 y P2 están bien marcados. El labio comisural presenta una ondulación radial marcada. En la zona ventral el labio presenta una inclinación máxima de 35° disminuyendo ligeramente hasta alcanzar casi la horizontal a medida que nos acercamos a la zona dorsal.

La VI es opercular plana, ligeramente convexa. Los canales radiales son anchos (4-5 mm) y están cubiertos por una malla de poros reticulados. Los poros aparecen rotos, desgastados y tan solo se aprecian los poros poligonales con el inicio de las retículas. Este hecho ha sido descrito por muchos autores como poros denticulados. Los poros están dispuestos en fila a lo ancho de cada canal (4-6 poros). Estos poros, no presentan un tamaño y forma regular, provocando que al distribuirse las retículas sobre ellos, no lo hagan de forma homogénea y produzcan subdivisiones diversas (Fig. 58).

Vista en secciones transversales de la VD la CE presenta un espesor de 21 mm, medido en un ejemplar de 109 mm de diámetro. El margen interno de la CE es presenta pequeñas ondulaciones. La L es triangular, robusta, ancha en su base y con su extremo redondeado. Los ejemplares juveniles presentan la L más ancha que larga mientras que los ejemplares adultos la presentan más larga que ancha. Dos de los especímenes estudiados muestran el extremo de la L ligeramente truncada (Fig. 59). El P1 tiene forma cuadrangular, más ancho que largo, siendo 1/2 de la longitud de la L. El P2 tiene forma rectangular, más largo que P1 y ligeramente arqueado hacia la zona dorsal. Puede estar ligeramente pinzado en su base y con una longitud similar o mayor que la L (Fig. 60). En secciones seriadas sucesivas de la VD por debajo de la comisura podemos observar la morfología del aparato miocardial (Fig. 56A-D). La sección más próxima a la comisura (Fig. 56A) muestra la base del aparato miocardial (Da, Dp, Ma, Mp). La parte anterior del aparato miocardial aparece unida. La parte posterior del aparato aparece unido y separado de la parte anterior por el N. La sección sucesiva muestra todos los elementos del aparato miocardial diferenciados. La CC y la CA dorsal se reducen. En la tercera sección se observa la pérdida de grosor del aparato miocardial. En la última sección el Mp no aparece y se observan diferenciadas las foseas en las que encajan el Mp y el Dp. La CC y la CA dorsal se reducen más (Fig.

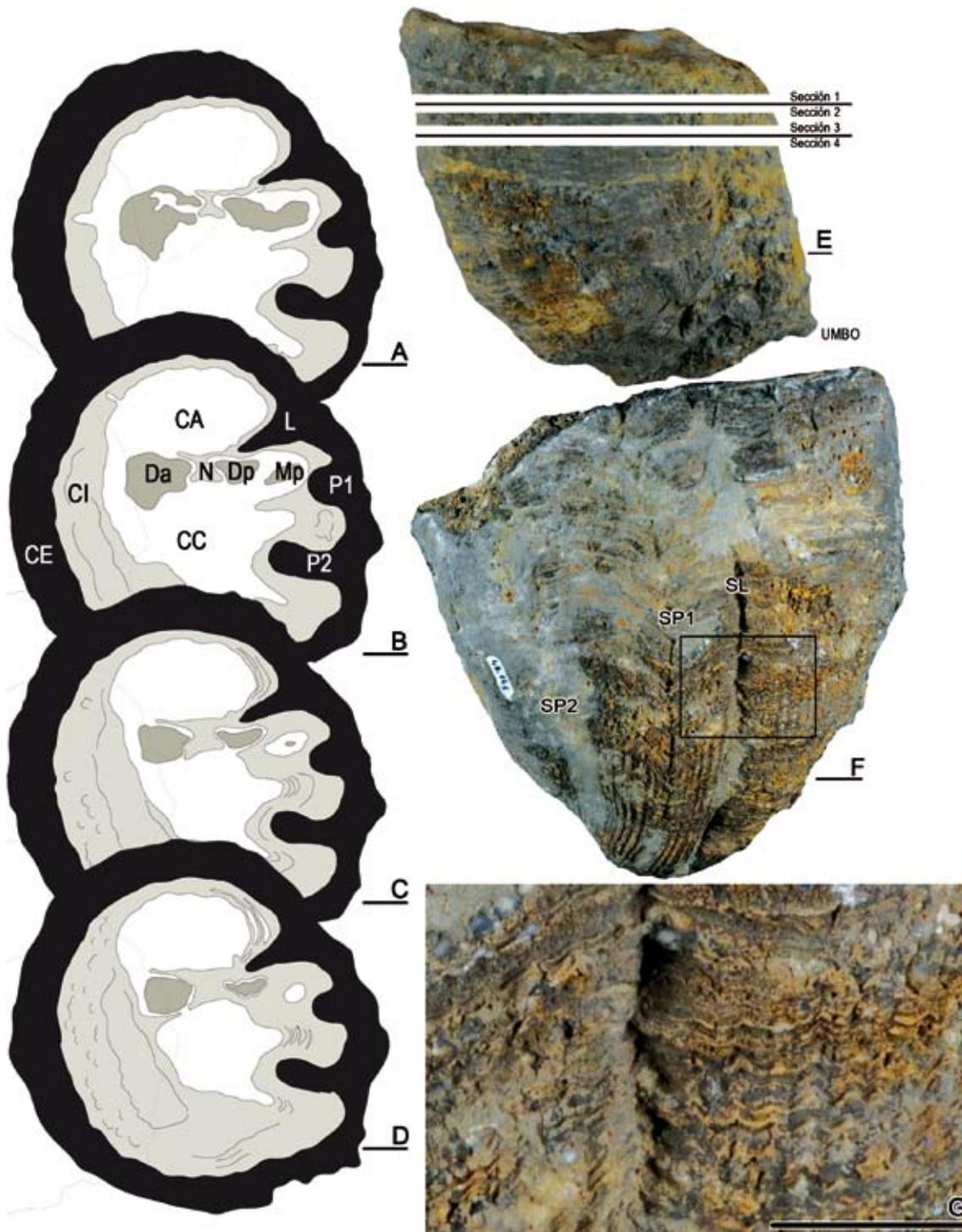


Fig. 56- *Vaccinites beaussetensis* Toucas, 1904. Ejemplar completo PUAB-28648. A-D, Dibujos de secciones transversales seriadas pulidas de la VD realizadas a 12mm, 15mm, 20 mm y a 23 mm respectivamente por debajo de la comisura. E, Vista lateral por la zona anterior donde se observa las secciones realizadas, el crecimiento asimétrico del estadio cónico con el umbo desplazado a la zona postero-dorsal. F, Vista posterior de la VD en el que se aprecian las costillas redondeadas de 3-4 mm de ancho y los surcos de 1 mm. En la parte central se observan dos de los tres surcos correspondientes a la L, P1 y al P2. El surco de más a la derecha pertenece a la L y el otro al P1 y ambos están parcialmente rellenos por sedimento, PUAB: 4514. G, Vista en detalle de las costillas en la que se aprecia la ondulación de las láminas de crecimiento. En la zona central de la foto se observa el surco correspondiente a la L (SL). Barra de escala representa 10 mm.

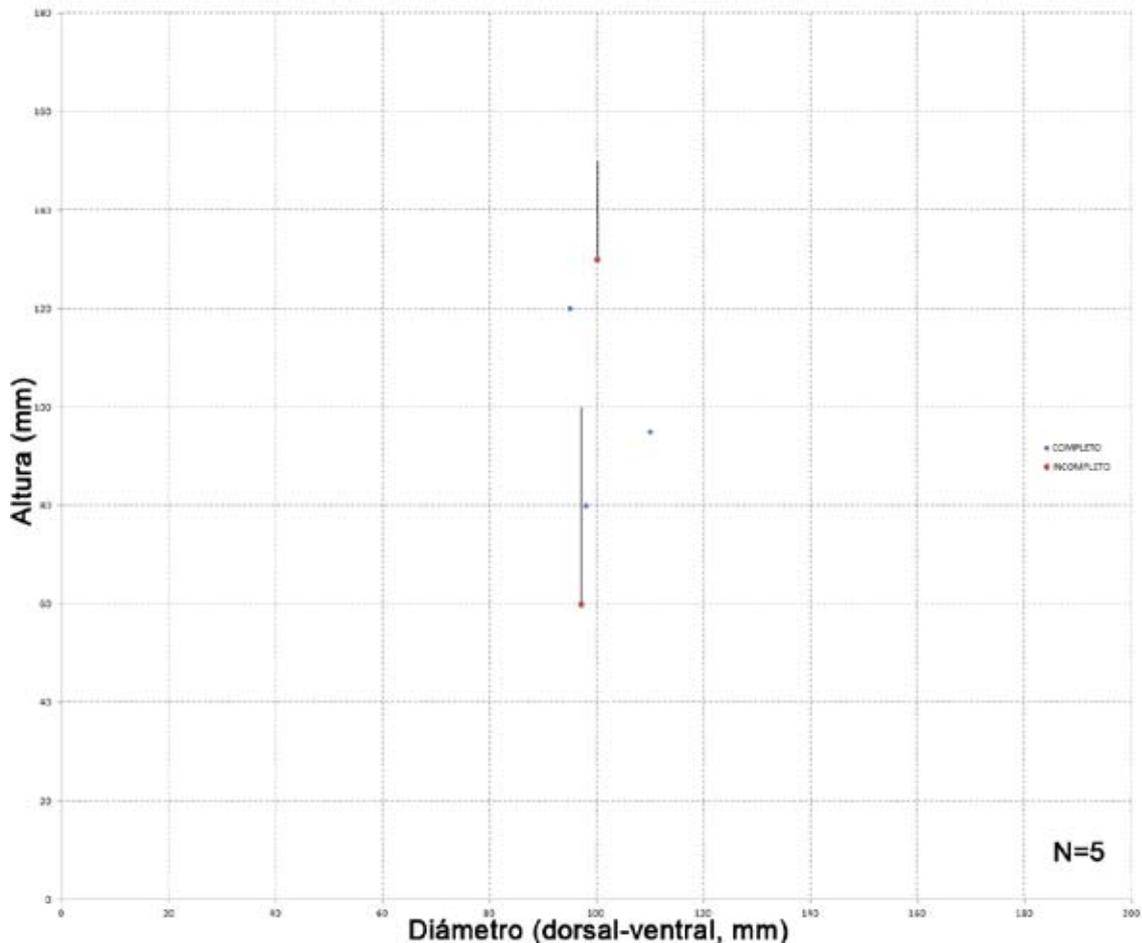


Fig. 57- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Vaccinites beaussetensis* Toucas, 1904. El ejemplar incompleto muestra una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

56D). El ángulo  $L^{\wedge}C$  va desde los 15-25° y el ángulo  $L^{\wedge}P2$  va de 40-50° (Fig. 60).

La variabilidad intraespecífica en el diámetro de la concha, el espesor de la CE, la longitud y forma de la L, P1 y P2, visto en las secciones transversales de la VD, es relativamente alta (Fig. 60).

Discusión.—Douvillé (1891) figura dos ejemplares de *Vaccinites beaussetensis* (pl. 3, fig. 2-3) como *Hippurites (Vaccinites) moulinsi* d'Hombres-Firmas, 1838, procedentes de Gatigues (sureste de Francia) y Martigues (Istres, Francia) respectivamente. Con posterioridad, Douvillé (1895) vuelve a figurar un ejemplar de *V. beaussetensis* (pl. 22, fig. 7) procedente del Montsec (Catalunya, España) como *H. moulinsi*. Toucas (1904) crea este taxón y describe sus características externas e internas y lo incluye dentro de la línea filética del *Vaccinites moulinsi* (d'Hombres-Firmas). Esta línea está formada por *Vaccinites rousseli* (Douvillé, 1894), *V. moulinsi*, *V. beaussetensis* y *Vaccinites loftusi* (Woodward, 1855). Las especies de esta línea se caracterizan por presentar una L ancha en su base y con forma triangular, un P1 corto y ancho y un P2

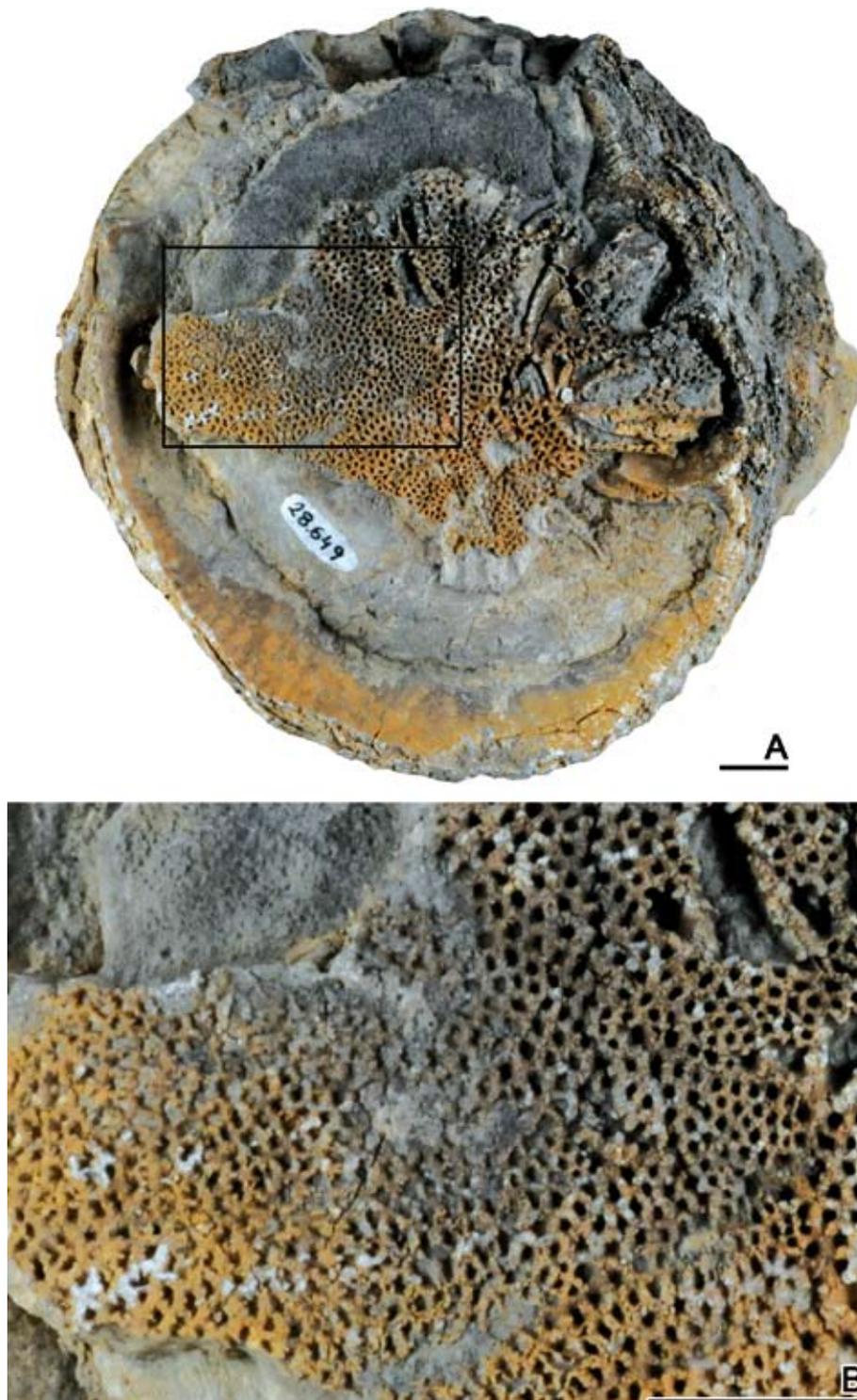


Fig. 58- *Vaccinites beaussetensis* Toucas, 1904. VI silicificada de PUAB-28.649. A, Vista superior de la VI incompleta mostrando la parte anterior y posterior de la valva llena de sedimento. Las partes ventral, central y dorsal de la valva muestran los canales y la malla de poros. B, Vista en detalle del recuadro marcado en A en el que se aprecia en orden de mayor a menor grado de erosión: los canales (zona superior derecha) los canales con denticulos (zona derecha, los denticulos corresponden a los poros rotos), los canales con su capa de poros (zona central, superior e inferior), los poros con denticulos (zona lateral izquierda, los denticulos de los poros corresponden al reticulado roto). Barras de escala representa 10 mm.

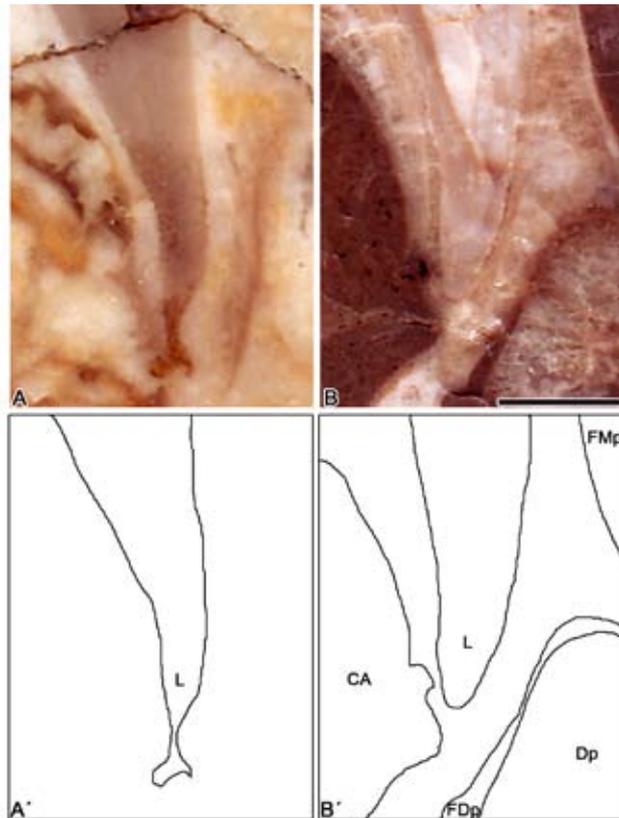


Fig. 59- *Vaccinites beaussetensis* Toucas, 1904. Vistas en detalle y dibujos del extremo de la L. A-A', L truncada de PUAB: 3415. B-B', L redondeada de PUAB: 28649. Barra de escala representa 5 mm.

igualmente ancho tendiendo a peduncularse en su base. Siguiendo las conclusiones de Vicens (1992), se ha considerado que *V. loftusi* no forma parte de este grupo.

Simonpietri (1999) realiza un estudio sistemático de esta línea concluyendo que las tendencias evolutivas de esta son: “la pérdida de la truncadura en la L y la aproximación de las tres invaginaciones”. En un principio la principal característica que diferencia a *Vaccinites moulinsi* de *Vaccinites beaussetensis* es el paso de un extremo truncado en la L (*V. moulinsi*) a redondo (*V. beaussetensis*). Los ejemplares estudiados por Simonpietri proceden de diversas formaciones Santonienses de Provence (Francia). De sus 72 ejemplares el 85 % muestran el extremo de la L redondeada mientras que el 15 % restante presenta una truncadura atenuada.

De los ocho ejemplares estudiados en les Collades de Basturs tan solo se conoce la procedencia de PUAB: 42208 (Fig. 60G) perteneciente al intervalo calcáreo C2 (Fig. 61). De los ocho ejemplares seis muestran el extremo de la L redondeado y dos truncado. Este hecho podría deberse a un periodo transitorio en la filogenia de esta línea. Se han estudiado, de manera suplementaria, ejemplares de *Vaccinites beaussetensis* recogidos en el Montsec (27 ejemplares). Estos ejemplares presentan un mayor grado de preservación que los encontrados en les Collades de Basturs

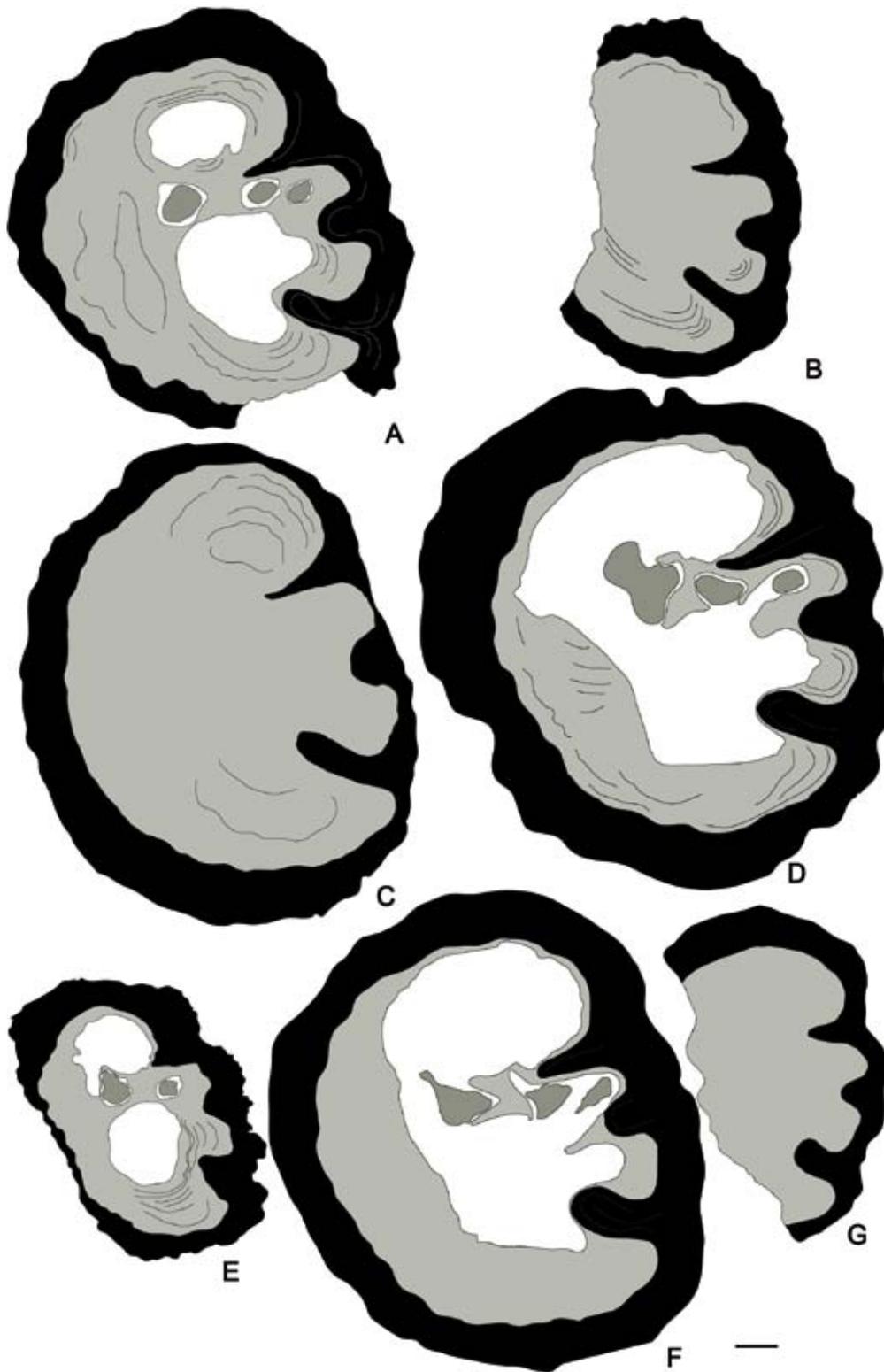


Fig. 60- *Vaccinites beaussetensis* Toucas, 1904. Dibujos de secciones transversales pulidas de la VD por debajo de la comisura. A, sección seriada a 22 mm por debajo de la comisura de PUAB: 28396. B, con la L truncada de PUAB: 28397. C, con la L truncada PUAB: 3415. D, sección realiza a 20 mm por debajo de la comisura de PUAB: 28649. E, sección realizada a 20 mm por debajo de la comisura de PUAB: 1926. F, sección realizada a 15 mm por debajo de la comisura de PUAB: 45141. G, PUAB: 42208. Barra de escala representa 10 mm.

observando siete de ellos con las dos valvas. En secciones transversales de la VD por debajo de la comisura realizadas en estos ejemplares se observa que todos ellos presentan el extremo de la L redondeado. Este hecho podría indicar que los ejemplares de esta localidad se encuentran, con respecto a los ejemplares de les Collades de Basturs, ligeramente por encima en la filogenia de la línea. Con la observación de las características morfológicas que presentan los ejemplares de les Collades de Basturs y los del Montsec se han determinado características suplementarias para diferenciar *V. moulinsi* de *V. beaussetensis*; *V. beaussetensis* muestra un diámetro y longitud de la VD mayor que *V. moulinsi* junto a una tendencia del P2 a arquearse hacia la zona dorsal.

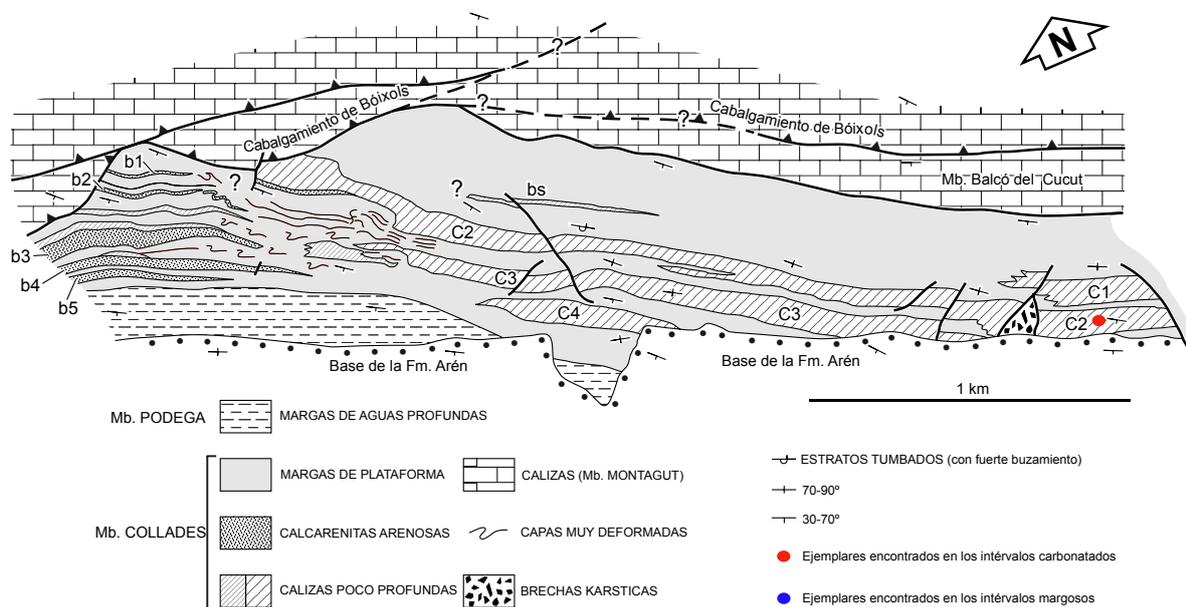


Fig. 61- *Vaccinites beaussetensis* Toucas, 1904. Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. El punto rojo representa aquel ejemplar hallado en la plataforma.

Distribución.—La especie es conocida en el Turoniense medio-superior (Bilotte, 1985a) y perdura hasta el Santoniense medio (Vicens et al., 1998) del Tetis Mediterráneo. Citada en Francia, España e Irán. El registro de Irán (Vogel, 1971) pertenece al Maastrichtiense y es dudoso.

*Vaccinites galloprovincialis* (Matheron, 1842)

Figs. 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68 y 69

- \*1842 *Hippurites (Vaccinites) galloprovincialis* - Matheron, p. 199, pl. 9, fig. 1-3
- \*1842 *Hippurites (Vaccinites) dentata* - Matheron, p. 199, pl. 9, fig. 6
- \*1842 *Hippurites (Vaccinites) lata* - Matheron, p. 200, pl. 9, fig. 4-5
- 1891 *Hippurites corbaricus* var. *fasciata* - Douvillé, p. 12, text-fig. 5p
- 1891 *Hippurites galloprovincialis* var. *dentata* - Douvillé, p. 14, pl. 2, fig. 5
- 1894 *Hippurites galloprovincialis* Matheron - Douvillé, p. 125, pl. 19, fig. 2
- 1894 *Hippurites jeani*, n. sp. - Douvillé, p. 123-124, pl. 18, figs. 6-7, 7a
- 1904 *Vaccinites galloprovincialis* Matheron - Toucas, p. 87, pl. 12, figs. 2-3, text-figs. 101, 135-136
- 1933 *Vaccinites dentatus* var. *longistylis* n. sp. - Antonini, p. 72, pl. 4, fig. 4
- 1933 *Vaccinites intermedius* n. sp. - Antonini, p. 72, pl. 5, figs. 1-2
- 1933 *Vaccinites repelini* n. sp. - Antonini, p. 74, pl. 5, figs. 3-4
- 1933 *Vaccinites galloprovincialis* var. *major* n. sp. - Antonini, p. 85, pl. 7, figs. 1-3
- 1933 *Vaccinites combaluzieri* n. sp. - Antonini, p. 86, pl. 7, figs. 1-4
- v1977 *Hippurites (Vaccinites) galloprovincialis* Matheron - Pons, p. 59, pl. 14, figs. 1-4, pl. 15, figs. 1-2, pl. 16, figs. 1-2, pl. 17, fig. 2
- 1992 *Vaccinites galloprovincialis* (Matheron) - Vicens, p. 128, pl. 35, figs. 1-10
- v1998 *Vaccinites galloprovincialis* (Matheron) - Vicens et al., p. 422, text-fig. 16/1-7
- 1999 *Vaccinites galloprovincialis* (Matheron) - Simonpietri, p. 57-74, text-figs. 27-30, 35-36, pl. 10, fig. 7, 10-12, pl. 11, fig. 1-7, 11-12, pl. 13, fig. 2, pl. 14, fig. 5-8, pl. 15, fig. 1-7, pl. 16, fig. 1-11, pl. 17, fig. 1-10, pl. 18, 1-12, pl. 19, fig. 1-12
- 2000 *Vaccinites galloprovincialis* (Matheron) - Simonpietri y Philip, p. 718, 720, text-figs. 2-4, 6
- 2002 *Vaccinites galloprovincialis* Matheron - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)

*Tipo.*—Sintipos figurados en Matheron (1842, pl. 9, fig. 1-6). Ubicados en el Museum d'Histoire Naturelle (Marseille, Francia). Pertenecientes al Santoniense superior de Mazaugues et le Beausset (figs. 1-3) (Var, Francia), Martigues (figs. 4-5) (Bouches-du-Rhône, Francia) y a Roussargues territorio de l'Auriol (fig. 6) (Bouches-du-Rhône, Francia).

*Diagnosis.*—Adaptada de Douvillé (1891, p. 14), Toucas (1904, p. 87-88) y Vicens (1992a, p. 140-141), (1992b, p. 255). La VD presenta un gran diámetro y está ornamentada con grandes costillas subangulosas. La VI es operculiforme, entre plana-cóncava. Los poros son reticulados subdivididos en 5-6 poros secundarios. La L es lameliforme, robusta y con su extremo redondeado. El P1 es corto y expandido en la base. El P2 más o menos igual de largo que la L, de forma ovalada y pinzado en la base. El margen interno de la CE está ondulado. El ángulo L<sup>^</sup>C va desde los 10-15°. El perímetro ocupado por los tres repliegues va de 1/12 a 1/18. El ángulo L<sup>^</sup>P2 no se ha calculado debido a que la L y el P2 se hayan dispuestos paralelamente. Presenta una CA anterior grande.

*Material.*—203 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento, 46 de ellos con la VI mejor o peor conservada (PUAB: 1870-78, 1880, 1882-83, 1885, 1889-91, 1893, 1895-96, 1899, 1901-4, 1906-8, 1911, 1913, 1915-19, 1921-23, 1981, 2013-15, 2020-31, 2065-66, 2071-72, 2077-80, 2094, 2098, 2103, 2121, 2123-26, 2156, 2242-47, 2249, 2259, 3473, 3540, 3565, 3567, 3569, 3580, 3610-11, 3684, 3688, 3690, 3717-20, 3737, 3739, 3751-53, 3770, 3798-04, 27845-46, 27849, 27868-70, 27872, 27875, 27877, 28166-88, 28200-01, 28204-05, 28208-11, 28213-14, 28216-17, 28330, 283399, 28368, 28673, 28681, 28693, 28738, 28746, 28750, 28754, 28756, 28759, 28779, 42012-13, 42021, 42036, 42062, 42071, 42080, 42148-49, 42156-57, 42174-75, 42212, 42271, 42294, 42312, 45100, 45104, 45112-13, 45116-17, 45123-24, 45134-35, 45140, 45146, 45154, 63075, 74773, 75732, 75734, 75736, 83005, 83009, 83012, 83014).

*Descripción.*—La VD adquiere su forma mediante dos estadios de crecimiento; un estadio inicial cónico seguido de otro cilíndrico. En el estadio cónico el crecimiento es asimétrico creciendo más por la región antero-ventral. Esto provoca que el umbo quede desplazado hacia la zona postero-dorsal. En esta especie el paso entre el inicio y el final del estadio cónico es corto, entre 1/4 y 1/5 parte del total de la longitud de la VD. En la etapa final de este estadio se adquiere su máximo diámetro. Una vez alcanza el máximo diámetro, empieza el estadio cilíndrico, que puede ser a partir de los 55-60 mm de diámetro (Fig. 62). Los ejemplares más grandes pueden alcanzar los 110 mm de diámetro y más de 180 mm de altura (Fig. 63). Ninguno de los ejemplares presenta perturbaciones en el estadio cilíndrico. La ornamentación es a base de costillas. Esta ornamentación puede ser de diversos tipos: 1) costillas finas angulosas de 0,5 mm de ancho (en el estadio cónico de crecimiento) y de 1 mm de ancho (en el estadio cilíndrico). Las costillas están separadas por surcos de 1 mm de ancho (en el estadio cónico) y de 3-4 mm de ancho (en el estadio cilíndrico). Los surcos más anchos corresponden a los ejemplares de mayor diámetro. En los surcos del estadio cilíndrico, de los ejemplares mejor conservados, podemos observar hasta cuatro pequeñas costillas (Fig. 64A). 2) costillas redondeadas de 1-2 mm de ancho (en el estadio cónico de crecimiento) y de 3-4 mm de ancho (en el estadio cilíndrico). Las costillas están separadas por estrechos surcos de 0,5 mm de ancho (Fig. 64B). 3) costillas onduladas. Estas tan solo se observan en el estadio cónico de crecimiento. Una vez alcanza el estadio cilíndrico estas costillas se disipan pasando a costillas finas angulosas (Fig. 64C). En todos los casos los surcos correspondientes a la L, P1 y P2 (SL, SP1 y SP2) están bien marcados y se encuentran muy juntos, en algunos casos fusionados en un gran surco. El labio comisural presenta unas ondulaciones radiales muy marcadas. En la zona ventral el labio presenta una inclinación máxima



Fig. 62- *Vaccinites galloprovincialis* (Matheron, 1842). Vistas laterales de la VD. A, PUAB: 2022. B, PUAB: 28187. C, PUAB: 28181. D, PUAB: 42212. Barra de escala representa 10 mm.

de 45° disminuyendo ligeramente hasta alcanzar casi la horizontal a medida que nos acercamos a la zona dorsal.

La VI es plano-convexa. El umbo aparece como una depresión en forma de arco con su vértice apuntando hacia la zona postero-dorsal. En el nacen hasta veinte canales (Fig. 65A). Los canales radiales son estrechos, 1 mm de ancho cerca del umbo y hasta 4 mm cerca de la comisura. Estos canales están cubiertos por una

malla de poros reticulados. Los ejemplares con la VI presentan un grado de abrasión relativamente bajo, en la mayoría de los casos, por lo que los poros presentan un alto nivel de preservación (Fig. 65D-E). Los poros están dispuestos en fila a lo ancho de cada canal, 3-4 en el inicio del canal y 2-3 cercanos a la comisura. Los poros cercanos a la comisura presentan un doble grado de subdivisión: un reticulado que subdivide el poro primario y otro reticulado que subdivide el reticulado. Estos y los poros que se encuentran propiamente en los canales, no presentan un tamaño y forma regular, provocando que al distribuirse las retículas sobre ellos, no lo hagan de forma homogénea. Los poros que están sobre los canales presentan hasta 6 subdivisiones (Fig. 65C-E) mientras que los poros situados encima del labio pueden tener hasta 17 (Fig 65B). El ósculo perteneciente al P1 tiene forma circular y se encuentra cerca de la comisura. Alrededor del ósculo se observan entre 7-9 canales que se introducen en el interior de la VI. Estos canales representan la pared interna del ósculo y están recubiertos por una malla de poros poligonales en los que no se observa ningún

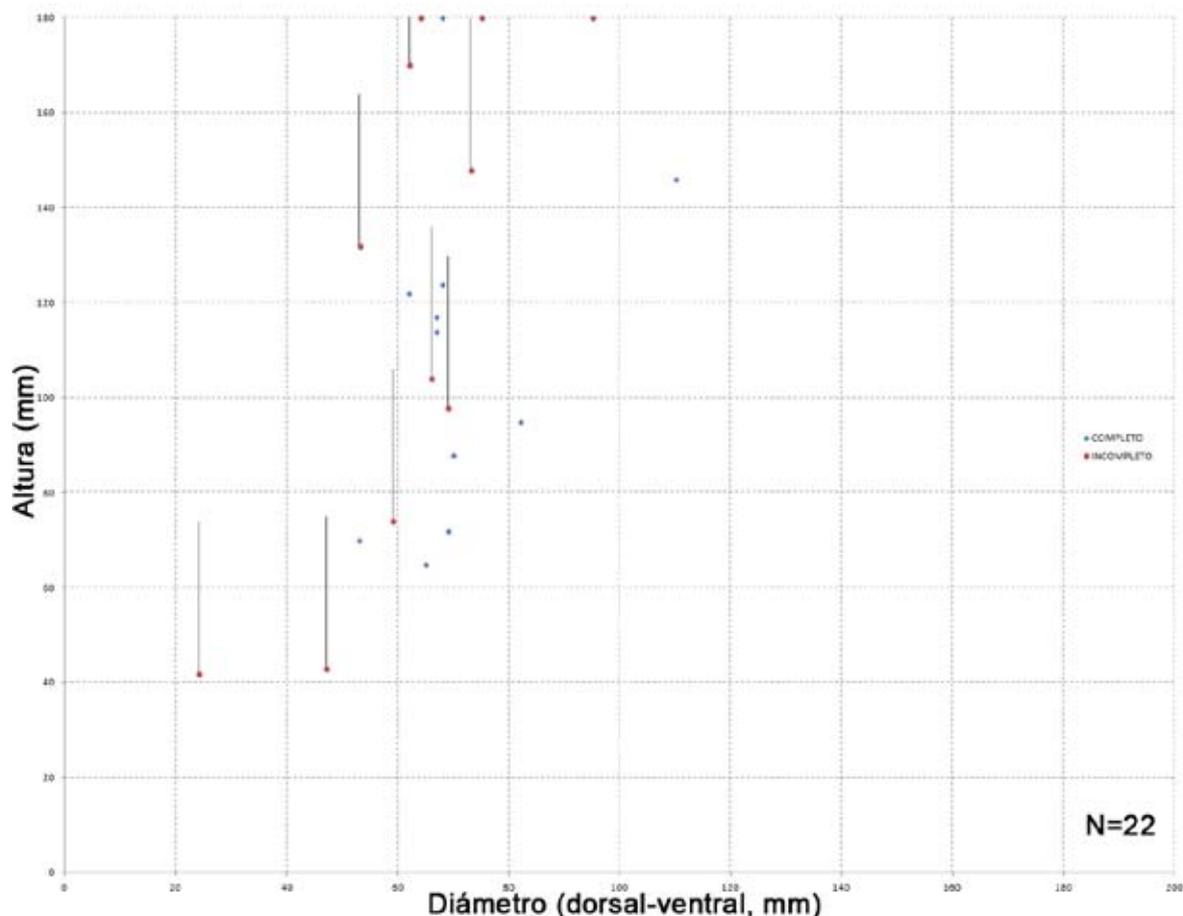


Fig. 63- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Vaccinites galloprovincialis* (Matheron, 1842). El ejemplar incompleto muestra una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo siendo el diámetro el mismo. No se representan aquellos que sobrepasan los 180 mm de altura.

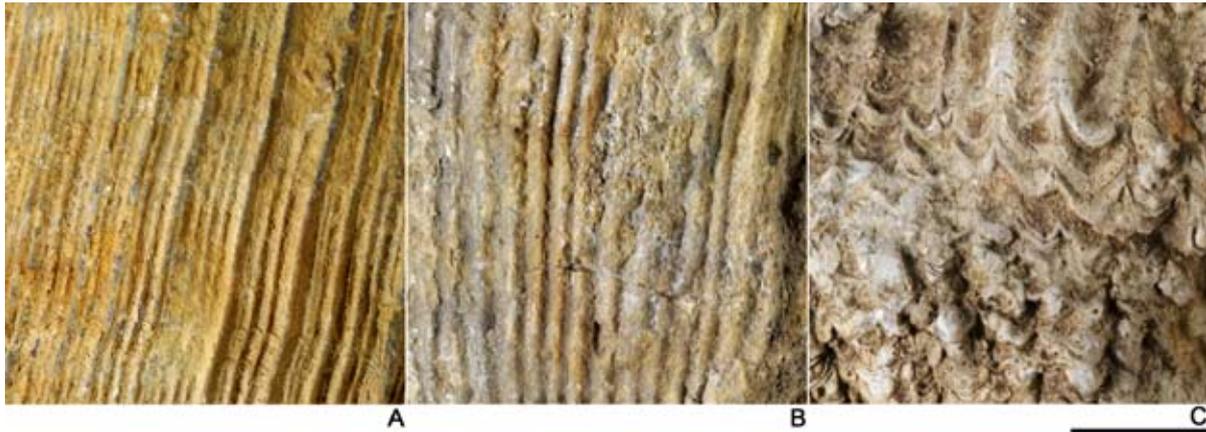


Fig. 64- *Vaccinites galloprovincialis* (Matheron, 1842). Vistas en detalle de los diversos tipos de costillas que presentan las VD. A, PUAB: 1890. B, PUAB: 2022. C, PUAB: 28187. Barra de escala representa 10 mm.

reticulado probablemente debido a que el ejemplar está silicificado (Fig. 66). El ósculo perteneciente al P2 tiene forma ovalada y se encuentra más alejado de la comisura. Alrededor de este ósculo se observan hasta 11 canales que se introducen en el interior de la VI y también están recubiertos por una malla de poros (Fig. 65A).

Vista en secciones transversales de la VD la CE, cerca de la comisura, tiene un espesor 8 mm medido en un ejemplar de 93 mm de diámetro. En comparación con otras especies de *Vaccinites* tiene una CE delgada. Seis ejemplares aparecen con la L, P1 y P2 compartiendo la misma base (Fig. 67A, C-D). El margen interno de la CE presenta unas pequeñas ondulaciones. La L es lameliforme, más o menos ancha, con su extremo redondeado y ocupa 2/3 partes del radio de la concha. Pueden aparecer pequeños pinzamientos a lo largo de la L. El P1 es corto, la mitad de largo que la L, y de forma variable: triangular, cuadrado, rectangular o más o menos pinzado en su base. El P2 más o menos igual de largo que la L, está pedunculado en la base y de forma ovalada en su extremo. En algunos ejemplares puede ser algo más corto y muy pinzado. La cabeza o extremo representa la mitad de la longitud total del P2 y puede arquearse hacia la zona dorsal. El Mp se sitúa junto al P1 y normalmente no lo sobrepasa totalmente. Presenta una CA muy grande. El ángulo  $L^{\wedge}C$  está entorno los  $15^{\circ}$ . El ángulo  $L^{\wedge}P2$  no se ha podido calcular debido a que la L y el P2 se hayan dispuestos paralelamente (Figs. 67 y 68).

El rango de variación en el diámetro de la concha (espesor de la CE), la longitud y forma de la L, P1 y P2, visto en las secciones transversales de la VD, es relativamente alto.

*Discusión.*—El taxón fue creado por Matheron (1842) a través de unos ejemplares recogidos en Mazaugues y le Beausset (Var, Francia) (localidad tipo de la especie).

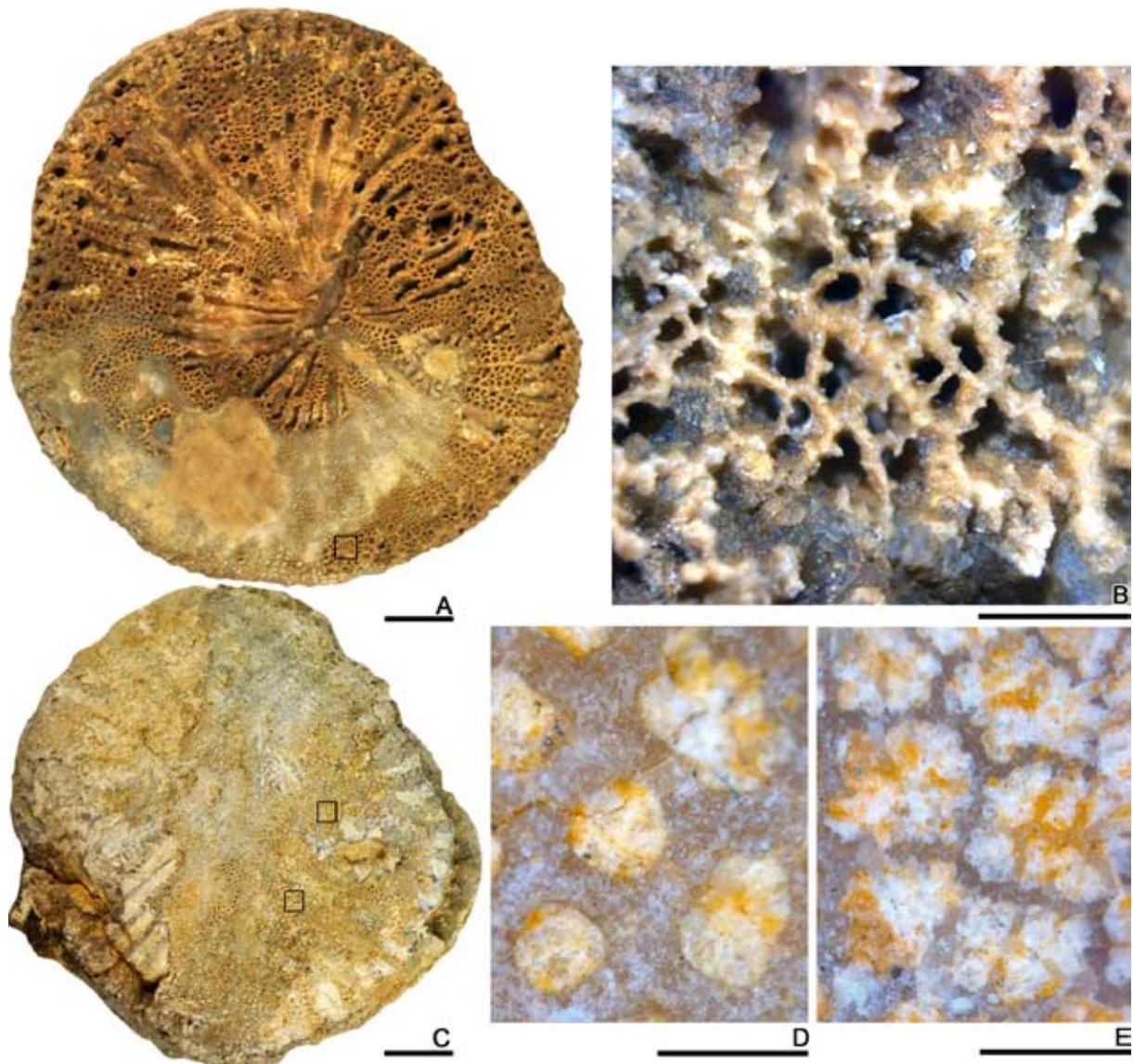


Fig. 65- *Vaccinites galloprovincialis* (Matheron, 1842). A-B, Vista superior de la VI y vista en detalle de un poro cercano a la comisura de la zona ventral respectivamente, PUAB: 1890. C-E, Vista superior de la VI y vista en detalle de los poros de PUAB: 45112. En D los poros han perdido el reticulado debido a la abrasión y aparecen redondeados o ligeramente denticulados. En E conservan parcialmente el reticulado o aparecen denticulados. Barras de escala en A en C representan 10 mm. Barras de escala en B, D-E representan 1 mm.

Al mismo tiempo crea dos especies más: *Vaccinites dentatus* (Matheron, 1842) y *Vaccinites latus* (Matheron, 1842) y figura las tres dentro de la misma plancha. Douvillé (1891) al igual que Bayle (B. S.G.M., 2ª série, t. XIV, p. 671) considera estas dos últimas especies variedades de *V. galloprovincialis* debido a diferentes aspectos en su ornamentación. Douvillé (1894) crea la especie de *Vaccinites jeani* (Douvillé, 1894) y considera que tanto esta como *V. dentatus*, *V. latus* y *V. galloprovincialis* pertenecen al mismo grupo debido a la presencia de poros reticulados en la VI. Estas se diferencian entre sí por la forma del P1. Douvillé (1895) describió unos ejemplares de *V. jeani*, *V. galloprovincialis* y *V. dentatus* procedentes de les Collades de Basturs.

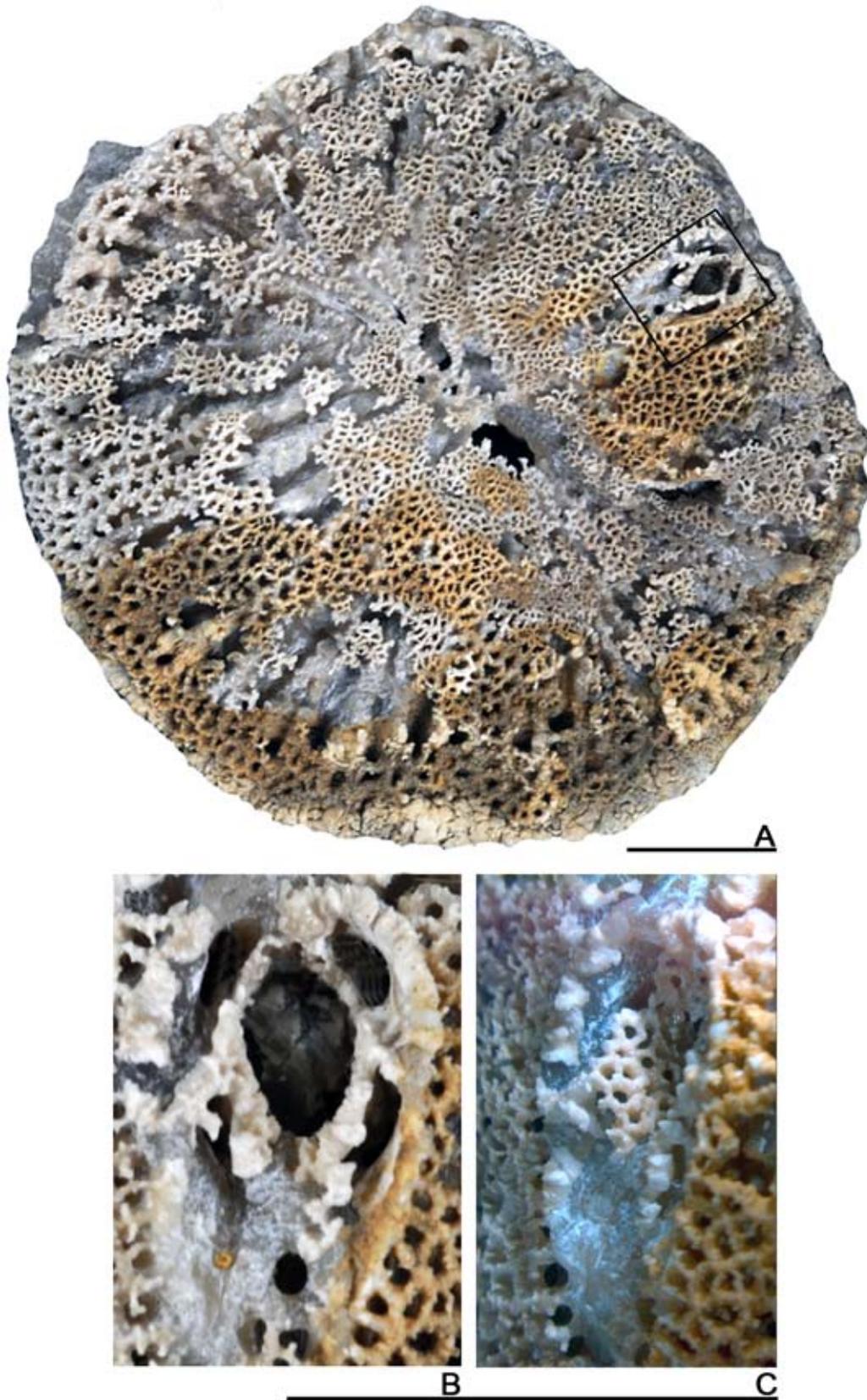


Fig. 66- *Vaccinites galloprovincialis* (Matheron, 1842). A-C, Vista superior de la VI, vista en detalle del ósculo perteneciente al P1 y vista lateral del ósculo del P1 respectivamente de PUAB: 1922. Barras de escala representan 10 mm.

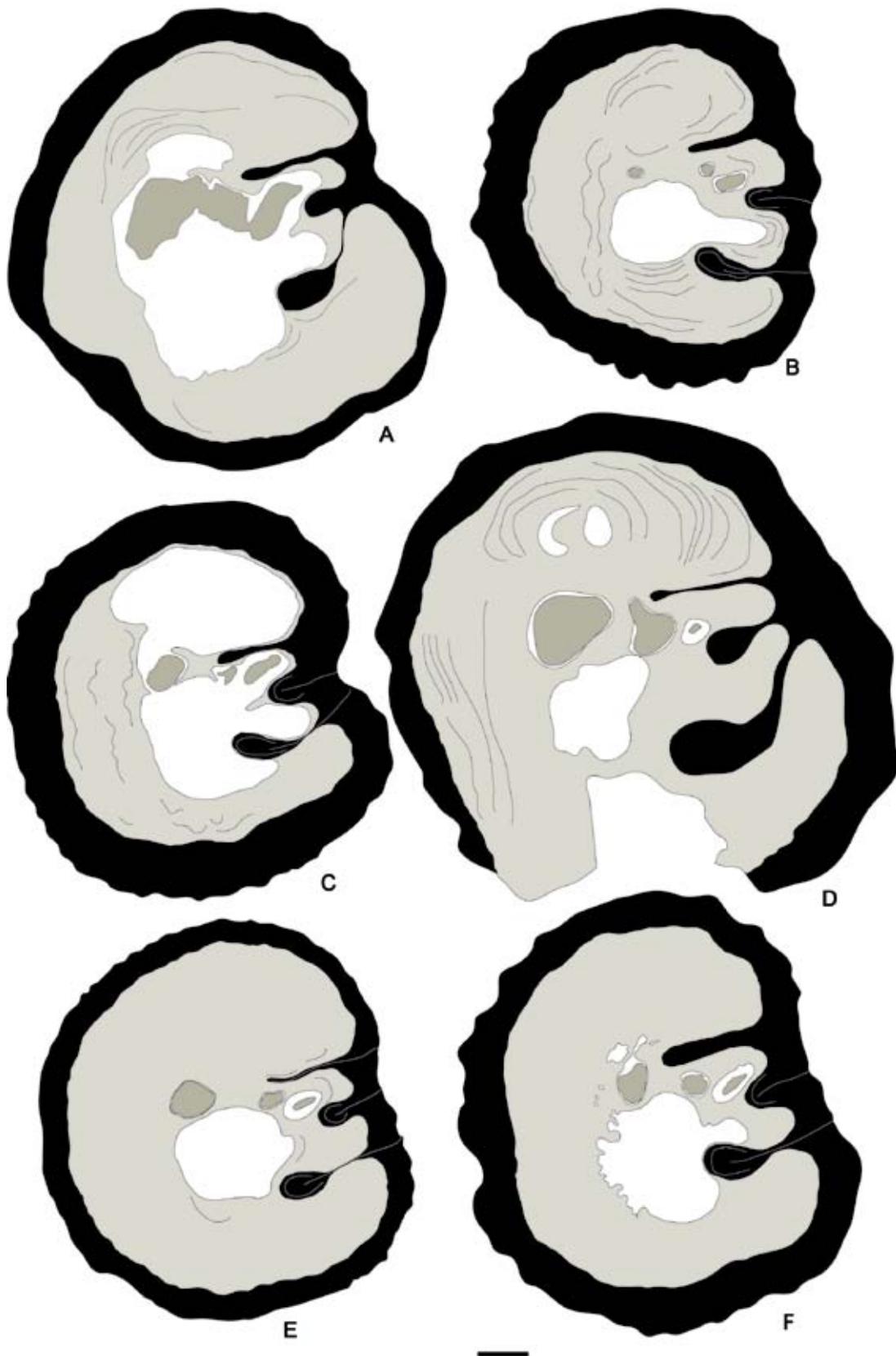


Fig. 67- *Vaccinites galloprovincialis* (Matheron, 1842). Dibujos de secciones transversales de la VD por debajo de la comisura. A, PUAB: 28168. B, PUAB: 28181. C, PUAB: 28187. D, PUAB: 28213. E, PUAB: 42175. F, PUAB: 45113. Barra de escala representa 10 mm.

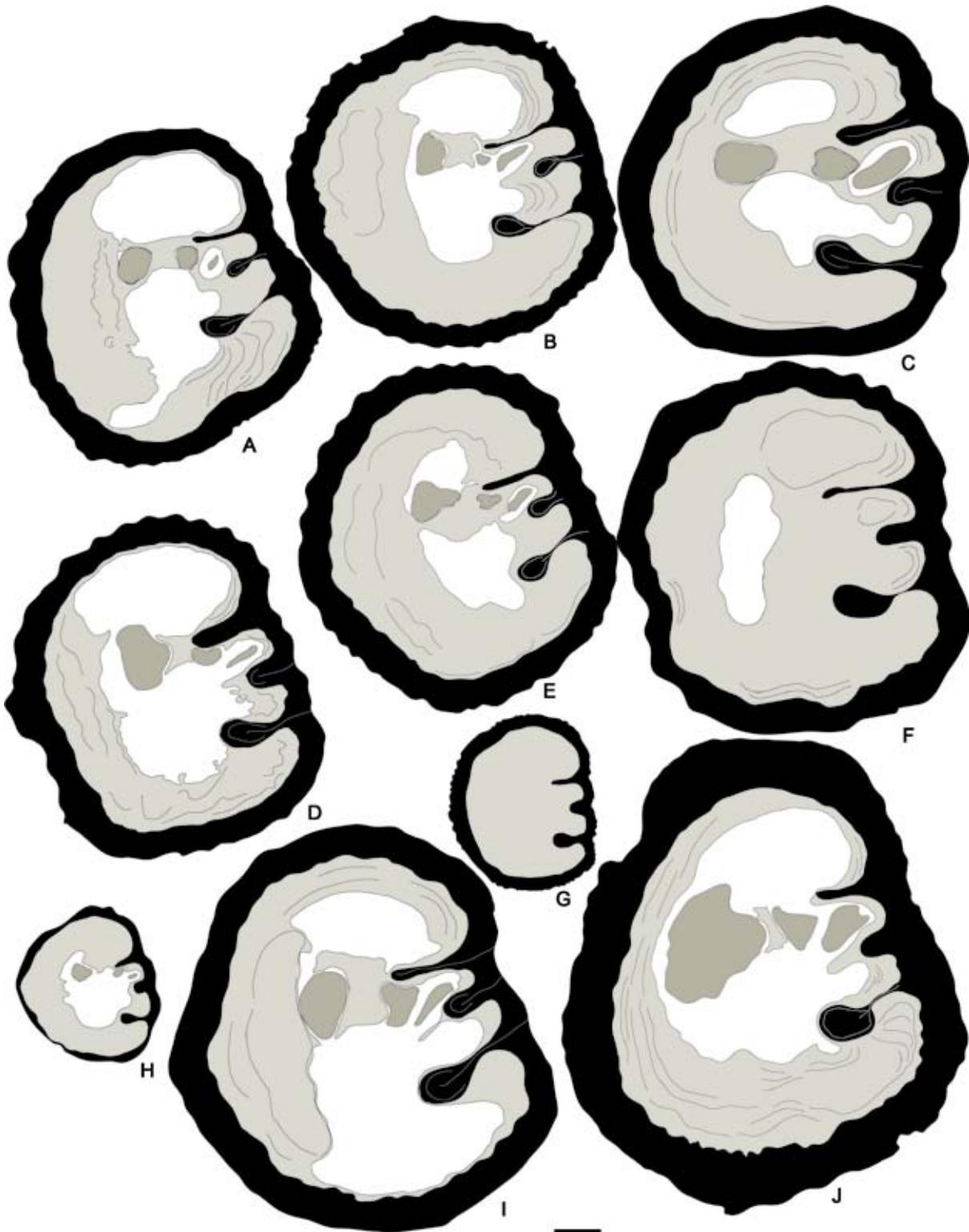


Fig. 68- *Vaccinites galloprovincialis* (Matheron, 1842). Dibujos de secciones transversales de la VD por debajo de la comisura. A, PUAB: 2023. B, PUAB: 42174. C, PUAB: 28168. D, PUAB: 45112. E, PUAB: 42212. F, PUAB: 28216. G, PUAB: 45146. H, PUAB: 3540. I, PUAB: 1890. J, PUAB: 42062. Barra de escala representa 10 mm.

Toucas (1904) consideró *V. jeani* una variedad de *V. galloprovincialis* y creó dos grupos para este conjunto de especies: Grupo de *V. galloprovincialis* formado por esta entre otras especies y el Grupo de *V. dentatus* formado por *V. dentatus* y *V. latus* entre otras. Según Toucas las especies de estos dos grupos se diferencian por la forma del P1, corto y ancho en el primer grupo, y largo y estrecho en el segundo. Philip (1970) consideró a *V. latus* una variedad de *V. dentatus* desprendiéndose de los trabajos de Bilotte (1981, 1985a) que consideraba estas dos especies sinónimas. Ambos autores consideraron que *V. galloprovincialis* era una especie distinta a estas. Vicens (1992a, 1992b) consideró a *V. dentatus*, *V. jeani* y *V. latus* especies sinónimas a *V. galloprovincialis*. Concluyó este hecho considerando que las diferencias morfológicas que presentaban estas especies en su P1 se debían a la variabilidad intraespecífica y que un conjunto de especies no podían diferenciarse entre sí por un carácter que presenta una alta variabilidad. También consideró que las nuevas especies y variedades creadas por Antonini (1933) posiblemente fueran sinónimas a *V. galloprovincialis*. Estas especies eran: *Vaccinites dentatus* var. *longistylis* Antonini, 1933, *Vaccinites intermedius* Antonini, 1933, *V. galloprovincialis* var. *major* Antonini, 1933, *Vaccinites repelini* Antonini, 1933, y *Vaccinites combaluzieri* Antonini, 1933. Por tanto, si se consideran *V. dentatus* y *V. latus* sinónimos de *V. galloprovincialis* no es posible mantener los dos grupos propuestos por Toucas (1904).

Simonpietri (1999) estudió y figuró material recogido en Provence, Vallée du Rhône y las Corbieres (Francia). Al igual que Vicens (1992a, 1992b) llegó a la conclusión que no era posible mantener las dos líneas propuestas por Toucas (1904). Creó una sola línea filética denominada *Vaccinites dentatus*, que derivaba de *Vaccinites inferus* (Douvillé, 1891). Propuso conservar el nombre de *V. dentatus* para la línea por ser el nombre que Toucas (1904) escogió como primer grupo de *Vaccinites*. Esta nueva línea estaría formada por: *Vaccinites petrocoriensis* (Douvillé, 1891) del Turoniense superior, *V. dentatus* del Coniaciense al Santoniense superior y *V. jeani* del Santoniense superior al Campaniense inferior. Interpretó la evolución de esta línea en términos de heterocronía de desarrollo, sobre una tendencia a la neotenia que limita fuertemente el desarrollo del P1, y de procesos de aceleración que acentúan repetidamente el acercamiento de la L, P1 y P2 al igual que la pedunculación del P2. Simonpietri et al. (2000a) cambió el nombre de la línea y la denominó Linaje del *V. galloprovincialis* quedando *V. petrocoriensis* como la forma anciana del grupo correspondiente al Turoniense superior y *V. galloprovincialis* como la forma representativa del Santoniense

En les Collades de Basturs esta variabilidad intraespecífica también está muy presente. Se han recogido ejemplares tanto en los intervalos calcáreos C1-C4 como en los intervalos de margas neríticas M1-M3 (Fig. 69). Se ha observado una gran

variabilidad intraespecífica sobretodo en la VD. Se han encontrado VD con formas cónicas, más cilíndricas, arqueadas y ligeramente geniculadas (Fig. 62C). Se han observado hasta tres tipos de ornamentación (Fig. 64). Internamente se han observado diferencias significativas en la forma y desarrollo de la L, P1 y P2 (Figs. 67 y 68). Esto ocurre entre ejemplares del mismo nivel estratigráfico. Sin embargo esto no ocurre con la VI que se mantiene sin grandes cambios. Comparando los ejemplares recogidos en los intervalos calcáreos con los recogidos en las margas neríticas se observan diferencias significativas con respecto al tamaño. Los ejemplares hallados en las margas neríticas son los que llegan alcanzar las mayores dimensiones llegándolos a confundir externamente con alguno de los otros *Vaccinites* que se hallan en Les Collades de Basturs.

Se hace evidente que esta especie muestra una elevada variabilidad intraespecífica en términos de crecimiento y ornamentación de la VD y pedunculación y desarrollo de la L, el P1 y el P2. Esta variabilidad también se manifiesta a lo largo de su ontogenia. Criterios como la pedunculación o un mayor desarrollo de la L, P1 y P2 deben ser tratados con cuidado a la hora de utilizarlos para diferenciar especies.

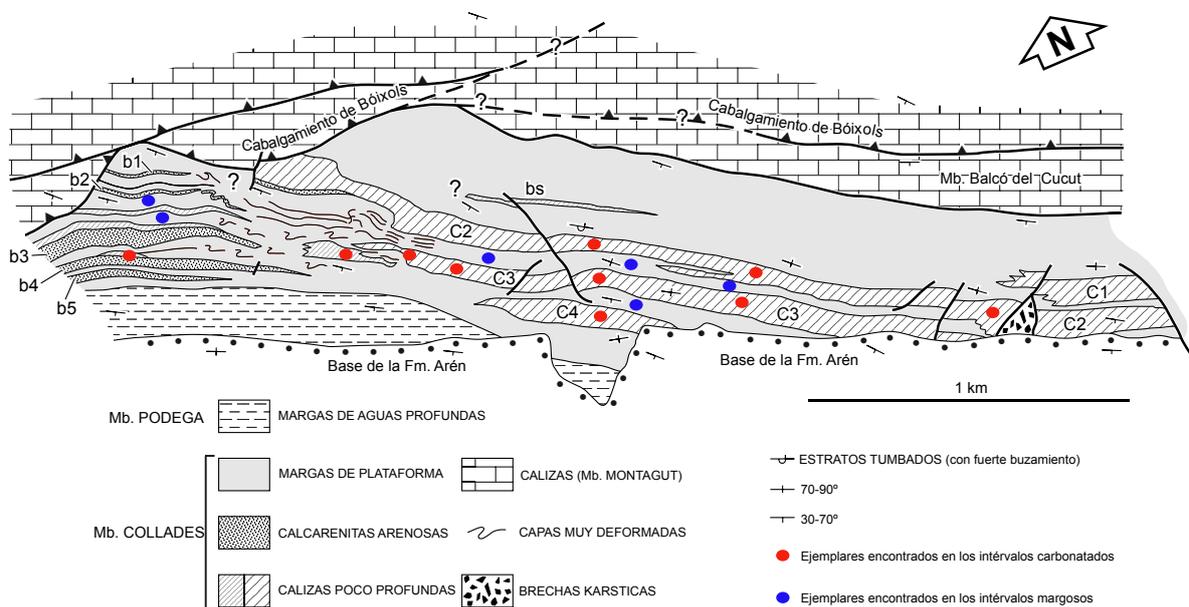


Fig. 69- *Vaccinites galloprovincialis* (Matheron, 1842). Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos rojos representan aquellos ejemplares hallados en las plataformas mientras que los azules aquellos que han sido encontrados en las margas.

**Distribución.**—La especie es conocida a lo largo del Santoniense del Tetis Mediterráneo. Citada en Austria, España, Francia, México y Yugoslavia. El registro de México (Müllerried, 1942a) es dudoso.

*Vaccinites giganteus major* Toucas, 1904

Figs. 70, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77 y 78

- 1895 *Hippurites* cf. *gosaviensis* Douvillé - Douvillé, p. 153, text-fig. 67  
\*1904 *Vaccinites giganteus major* - Toucas, p. 95-96, text-figs. 150-151  
1953 *Hippurites (Vaccinites) giganteus major* Toucas - Pejovic, pp. 85, 86, pl.3, fig.1, pl.4, fig.1  
1977 *Hippurites (Vaccinites) giganteus var major* Toucas - Pons, p. 60, pl.20, fig.1, pl.21, fig.1, pl.22, fig.1  
1984 *Pseudovaccinites giganteus major* Toucas - Bilotte, pl.41, fig.3  
1998 *Vaccinites giganteus major* Toucas - Vicens et al., p. 423, text-figs. 19/3-6  
1999 *Vaccinites major* Toucas - Simonpietri, p. 37-55, text-figs. 3, 16-25, 35-36, pl. 4, figs. 7-8, pl. 8  
2000 *Vaccinites major* Toucas - Simonpietri y Philip, p. 722, text-figs. 2-3  
2002 *Vaccinites giganteus major* Toucas - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)  
2003 *Vaccinites giganteus major* Toucas - Vilardell et al., p. 34, fig. 6-7  
2003 *Vaccinites giganteus major* Toucas - Gili, p. 244-45, pl.1 fig. 4, pl.2, fig.2  
2010 *Vaccinites giganteus major* Toucas - Lucena, p. 157-162, figs. 3-8

*Tipo.*—Holotipo figurado en Toucas (1904, p. 95, fig. 150) con número de registro MNHN J07172 y un paratipo figurado también en Toucas (1904, p. 96, fig. 151) con número de registro MNHN J10269. Ubicados en el MNHN Collection Toucas. Pertenecientes al Santoniense inferior de la Val d'Are, Beausset (Var, Francia).

*Diagnosis.*—Adaptada de Toucas (1904, p. 95), Pons (1977, p. 60) y Vicens et al., (1998, p. 423). Esta subespecie presenta un gran tamaño, llegando a alcanzar los 154 mm de diámetro y superar los 180 mm de longitud. La zona interna de la CE presenta una ondulación muy marcada, mayor que en *V. giganteus* (D'Hombres Firmas). Tanto la L, el P1 y el P2 son mucho más alargados que en *Vaccinites giganteus*. La L y el P1 alcanzan los 2/3 del radio de la concha mientras que P2 las 3/4 del radio. El P2, normalmente adquiere en su extremo una forma arriñonada. Los tres repliegues ocupan desde 1/4-1/5 del perímetro total de la concha. El ángulo L<sup>^</sup>C está entorno los 40-55° y el ángulo L<sup>^</sup>P2 va desde los 60-90°.

*Material.*—58 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento, veinte de ellos con la VI mejor o peor conservada. La mayor parte corresponden a la serie del Barranc de les Collades: (PUAB: 1881, 1886-87, 1894, 1897-98, 1900, 1905, 1927-29, 2081-82, 2147, 2180, 2248, 2250, 2258, 2260, 3092-95, 3098, 3456, 3581, 3583, 3616, 3738, 27866-67, 27874, 27876, 28189-98, 28215, 28660, 28668, 28697, 28781, 42000-01, 42165, 42273-74, 45086-87, 45089, 75729, 75731).

*Descripción.*—La VD adquiere la forma mediante 2 estadios de crecimiento; un estadio inicial cónico asimétrico seguido de otro cilíndrico. En el primer estadio, la

concha aumenta su diámetro. Al igual que en las otras especies de *Vaccinites* vistas anteriormente crece más por la región antero-ventral. Una vez ha alcanzado los 85-90 mm de diámetro empieza el estadio cilíndrico de crecimiento en la que crece con dirección ascendente sin variar su diámetro. Si durante el primer estadio de crecimiento, la concha sufre algún tipo de perturbación (desplazamiento, basculamiento, rotación, etc.) puede modificar su crecimiento habitual y presentar morfologías diversas (Fig. 70). Los ejemplares más grandes pueden alcanzar los 154 mm de diámetro y más de 180 mm de altura (Fig. 71).

Las conchas que no han sufrido ninguna perturbación durante su ontogenia presentan los dos estadios de crecimiento bien diferenciados, el cónico y el cilíndrico, sin ninguna alteración en su crecimiento (Fig.70A). Las formas más curvadas muestran una clara desviación en la dirección natural de crecimiento, por lo que en la superficie de su concha se aprecian signos evidentes de haber sufrido algún tipo de perturbación durante su etapa de crecimiento como alteraciones en su ornamentación, expresadas en forma de arrugas concéntricas o bien dando formas geniculadas (Fig. 70B, D). Los ejemplares en los que únicamente se observa una forma cónica laxa es porque no han llegado a alcanzar el estadio cilíndrico de crecimiento, por lo que son considerados ejemplares juveniles (Fig.70C). Los ejemplares con un diámetro y una altura parejas no han llegado a alcanzar el estadio cilíndrico de crecimiento, ya que durante este estadio su diámetro no aumenta y si en cambio su longitud lo que da a las formas adultas mayor altura que diámetro. Cuando no alcanza este segundo estadio de crecimiento se observa claramente la forma cónica laxa de su concha (Fig.70C). Los ejemplares que han muerto en la etapa juvenil suelen presentar mayor diámetro que longitud.

La ornamentación es a base de costillas finas redondeadas. Están bien marcadas, de 2-3 mm de grosor y separadas por estrechos surcos. Se llegan a contar entre 4-5 costillas por cm a la altura de la comisura. En el estadio cónico las costillas tienen una disposición radial y es donde se observan variaciones con respecto a la ornamentación. Esta puede realizar trazos rectilíneos de principio a fin o bien seguir trazos arqueados hasta la etapa cilíndrica. Cuando esto ocurre se observan arrugas concéntricas (Fig. 70B). La diferencia en la velocidad de crecimiento que se produce entre dos puntos equiparables de la concha, también hace que se formen estas arrugas concéntricas y es típico de las formas tipo geniculadas (Fig. 70D). Cuando esta diferencia de crecimiento es muy desigual, la ornamentación se ve afectada. Esta puede provocar la casi disminución de la ornamentación, apareciendo las costillas muy atenuadas y estrechas y quedando muy marcadas las líneas de crecimiento (Fig. 70D). Este crecimiento atípico lo realizan para corregir un posible desplazamiento de la concha.

En el estadio cilíndrico las costillas muestran una distribución paralela entre si y no presentan variaciones ni desviaciones debido a que el individuo ha alcanzado una base lo suficientemente grande para proporcionarle estabilidad y de esta manera no sufrir más basculamientos (Fig. 70A). Los surcos correspondientes a la L, al P1 y al P2 (SI, SP1 y SP2) no están bien marcados. El labio comisural presenta pequeñas ondulaciones orientadas de forma análoga a las costillas.



Fig. 70- *Vaccinites giganteus major* Toucas, 1904. A, Vista lateral de la VD mostrando las costillas redondeadas, el estadio de crecimiento inicial cónico seguido del estadio cilíndrico de PUAB: 1897. B, Vista lateral de la VD mostrando las arrugas concéntricas de PUAB: 1900. C, Vista lateral mostrando ambas valvas. La VD no ha alcanzado el estadio cilíndrico de crecimiento y presenta una forma de cono asimétrico, PUAB: 28193. D, Vista lateral mostrando ambas valvas donde la VD ha adquirido una forma geniculada, PUAB: 28197. Barra de escala representa 10 mm.

La VI es plana o ligeramente convexa. Los canales miden aproximadamente 3 mm de ancho por 1 mm de profundidad llegando a alcanzar los 5 mm de ancho las formas de mayor tamaño cerca de la comisura. En las formas juveniles, con pocos estadios de crecimiento, presenta alrededor de 6 canales. Pocos estadios de crecimiento después (a 1 cm del umbo), se contabilizan 28 canales. Cuando la malla de poros no está preservada se observa que en las paredes de cada canal sobresalen unos dentículos desde los que brotarían la malla de poros que tapizaría el canal. Se llegan a contabilizar 45 dentículos en aquellos canales que alcanzan el umbo. La altura de la pared del canal es el doble que la del poro. Los poros son reticulados. Estos, al no presentar una forma y tamaño regular, provocan que al distribuirse las retículas sobre ellos, no lo hagan de forma homogénea y produzcan subdivisiones diversas. El número de poros por ancho de canal oscila entre los 3 y 5, alcanzando esta última cifra los ejemplares de mayor tamaño (1 poro por milímetro de ancho del canal). El nivel de conservación de los ejemplares no permite observar la totalidad de los poros con sus retículas. Al no preservarse estas, algunos poros tras un primer estadio de erosión pueden aparentar morfologías denticuladas simples y tras un segundo estadio poligonales (Fig. 72). No se han observado pústulas en ningún ejemplar. El ósculo perteneciente al P1 tiene forma circular y se encuentra cerca de la comisura. Alrededor del ósculo se abren hasta 7 canales que se introducen en el interior de la VI. El ósculo perteneciente al P2 tiene forma ovalada y se encuentra más alejado de la comisura. Alrededor de este ósculo se abren hasta 11 canales (Fig. 73). Se ha recuperado un fragmento de VI en el que se observa como se abren hasta 6 canales en la L (Fig. 74).

Vista en secciones transversales de la VD la CE cerca de la comisura tiene un espesor de 10 mm medido en un ejemplar de 105 mm de diámetro. El margen interno de la CE presenta unas ondulaciones muy marcadas (Figs. 75 y 76). La L ocupa  $2/3$  partes del radio de la concha. Es lameliforme, con distintos pinzamientos y su extremo distal está redondeado. Los dos pilares son alargados y pedunculados y pueden llegar a compartir la base (Fig. 77E). El P1 adquiere una longitud similar a la de la L y su extremo distal tiene generalmente forma circular. Esta representa  $1/2$  de la longitud total del pilar. Acostumbra a presentar una serie de pinzamientos a lo largo de todo el pedúnculo. El P2 llega a alcanzar  $3/4$  partes del radio de la concha y su extremo distal tiene forma elíptica asimétrica deformada en su zona dorsal. Esta representa  $3/5$  partes de la longitud total del pilar. Su cabeza es de mayor tamaño que la del P1. Suele presentar pinzamientos a lo largo del pedúnculo. La distancia entre los pilares es menor que de la L al P1. El Mp en sección presenta una forma alargada sub-triangular y está ubicada en el centro del golfo comprendido entre la L y el P1. El Dp presenta en sección o forma ovalada o triangular. El Da es de forma sub-circular y presenta

un mayor tamaño que el Dp. El ángulo L<sup>^</sup>C está entorno a los 40-55° mientras que el ángulo L<sup>^</sup>P2 se encuentra entre los 60-70° aunque en algunos ejemplares llega a aproximarse a los 90° (Figs. 75B y 77C). El ángulo L<sup>^</sup>P2 disminuye a medida que el individuo crece y que los valores de los parámetros biométricos de ambos pilares se incrementan. Presenta una CA muy grande.

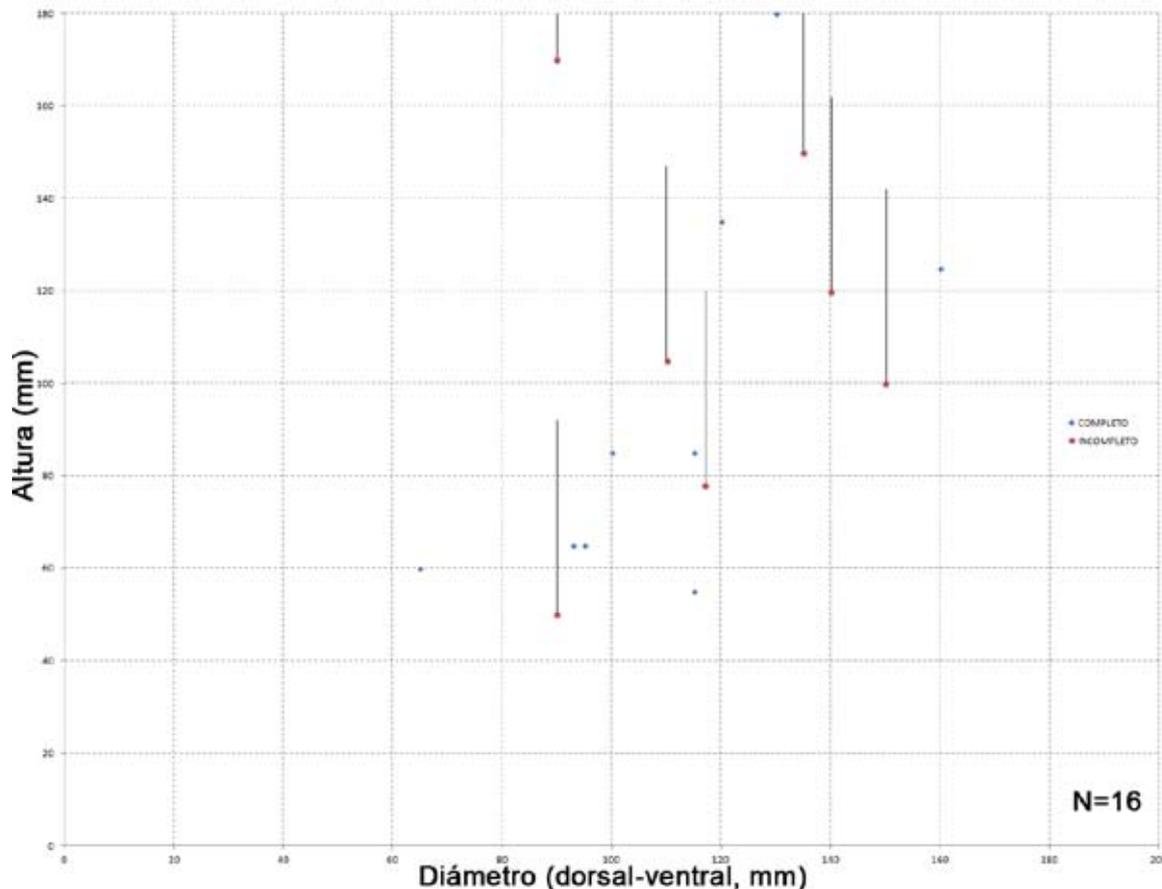


Fig. 71- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Vaccinites giganteus major* Toucas, 1904. El ejemplar incompleto muestra una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

*Discusión.*— Toucas (1904) señaló que *Vaccinites giganteus major* era una forma más evolucionada que *Vaccinites giganteus* (D’Hombres-Firmas, 1838). Observó sus estructuras internas, el ángulo L<sup>^</sup>C=45°, el Mp alargado y estrecho. La extensión tanto de sus pilares como de su L progresaba en la misma proporción. Lo situó estratigráficamente en el Santoniense, contemporáneo de *Vaccinites galloprovincialis*. Creó la línea filética de *V. giganteus* en la que estaban incluidos: *Vaccinites inferus* (Douvillé, 1891) perteneciente al Turoniense Medio, *Vaccinites praegiganteus* Toucas, 1904, del Turoniense Superior, *Vaccinites gosaviensis* (Douvillé, 1890) del Turoniense Superior, *V. giganteus* del Coniaciense y *V. giganteus major* perteneciente al Santoniense Inferior. La tendencia de la línea filética de *V. giganteus* era: “ir aumentando el diámetro

y la longitud de la VD a lo largo del tiempo lo que provocaba un aumento en los ángulos ( $L^A C$  y  $L^A P2$ ) y en los valores de los parámetros biométricos considerados para los pilares". Simonpietri (1999) realizó un estudio de la línea filética de *V. giganteus*. En ésta, observaba una serie de parámetros biométricos relacionados con los ángulos  $L^A C$ ,  $L^A P2$  y con los dos pilares. Observaba dichos parámetros para cada una de las cuatro especies incluidas en esta línea filética y examinaba su evolución. Observó como los tres repliegues, tanto en *V. inferus* como en *V. praegiganteus* son cortos y poco pedunculados y se produce un acercamiento entre ellos y que a partir de *V. praegiganteus* se origina una separación de los tres repliegues y la morfología de cada pilar tiende a ganar en longitud y a hacerse más pedunculados. Para los distintos parámetros otorgó un rango de máximo y mínimo, queriendo indicar que dicho rango era característico de cada especie. *V. giganteus*, abarca un ángulo  $L^A C$  de 25-60° y *V. giganteus major* de 34-50°. *V. giganteus* presenta un  $L^A P2$  con un valor máximo de 92°. *V. giganteus major* abarca un  $L^A P2$  que va desde los 30-96°, desde las formas juveniles hasta las adultas. En los *V. giganteus major* de les Collades de Basturs el ángulo  $L^A C$  está entorno a 38-56° y para  $L^A P2$  el rango es 40-86° en las formas adultas. En los ejemplares de Simonpietri (1999) el diámetro que presentan *V. giganteus* está entorno a los 35-100 mm mientras que *V. giganteus major* está entorno a los 81-123 mm. Los *V. giganteus major* de les Collades de Basturs presentan un diámetro que va desde los 40 de la formas juveniles hasta los 154 mm de las formas adultas.

Simonpietri (1999) propone asignar el grado de especie a *Vaccinites giganteus major* denominándolo *V. major* Toucas. Las principales características que diferencian *V. giganteus* de *V. giganteus major* son que los tres repliegues están más separados en *V. giganteus major* y que la longitud y pedunculación de sus pilares es mayor. Sin embargo, la única diferencia radica en el mayor diámetro que presenta la concha de *V. giganteus major*, por lo que no es correcta la asignación a una nueva especie. Los valores de los parámetros para los pilares en aquellas formas de les Collades de Basturs con un diámetro inferior a los 100 mm, están dentro del rango de *V. giganteus*. Tan sólo cuando alcanzan un diámetro mayor a 100 mm es cuando se aprecian mayores diferencias. El aumento de diámetro conlleva que los repliegues tengan que ser más largos para hacer frente a este mayor diámetro de la concha y que incrementen la pedunculación de sus pilares. Por tanto, la disposición y longitud de los repliegues es una respuesta al incremento del diámetro.

En les Collades de Basturs observamos una gran variabilidad morfológica. Se han recogido ejemplares tanto en los intervalos calcáreos C2-C4 como en los intervalos de margas neríticas M1-M3 y ambos presentan morfologías muy diversas (Fig. 78). Encontramos formas cilíndricas, geniculadas y arqueadas en ambos ambientes. Por

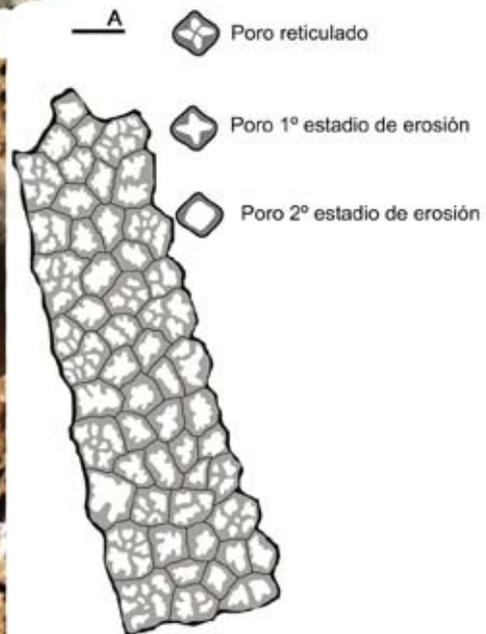
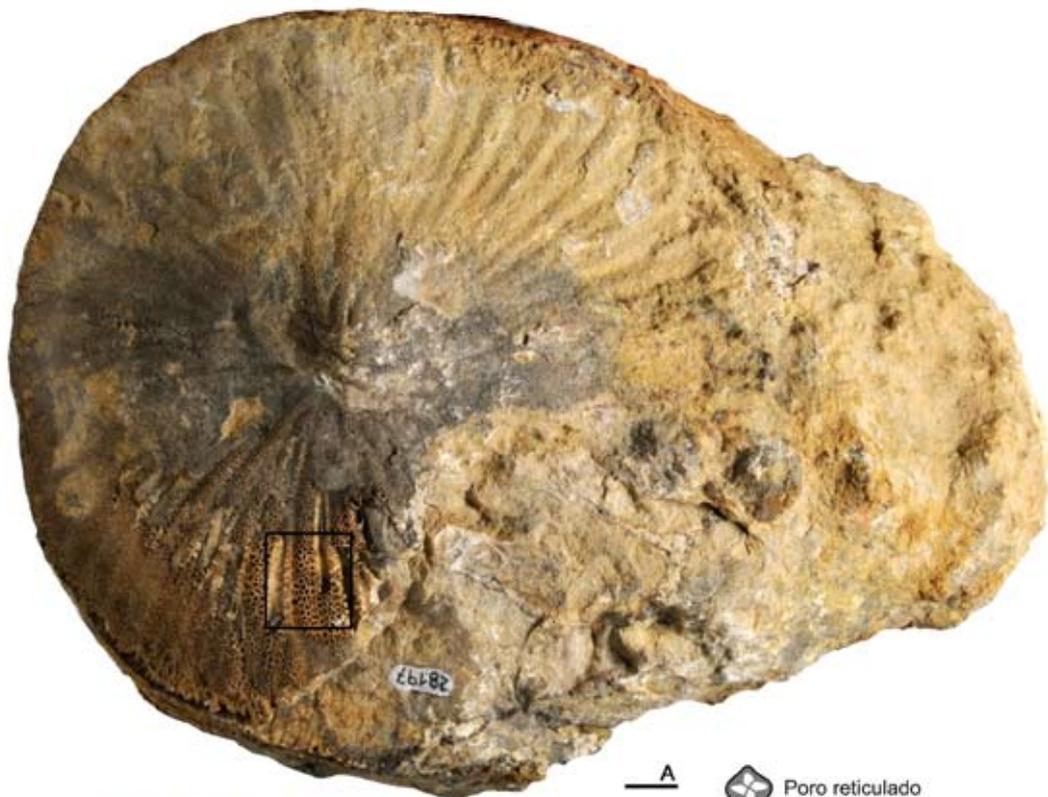


Fig. 72- *Vaccinites giganteus major* Toucas, 1904. Vista superior de la VI de PUAB: 28197 en la que se amplía una zona en la que se aprecia la morfología de los poros. La zona ha sido delimitada a través de las paredes de un canal. En la parte derecha de la zona delimitada se aprecia un canal parcialmente erosionado en el que se ve: las paredes del canal en la parte superior junto con algún denticulo y en la parte inferior la malla de poros con algunos poros con las retículas conservadas. Barras de escala representan 10 mm.

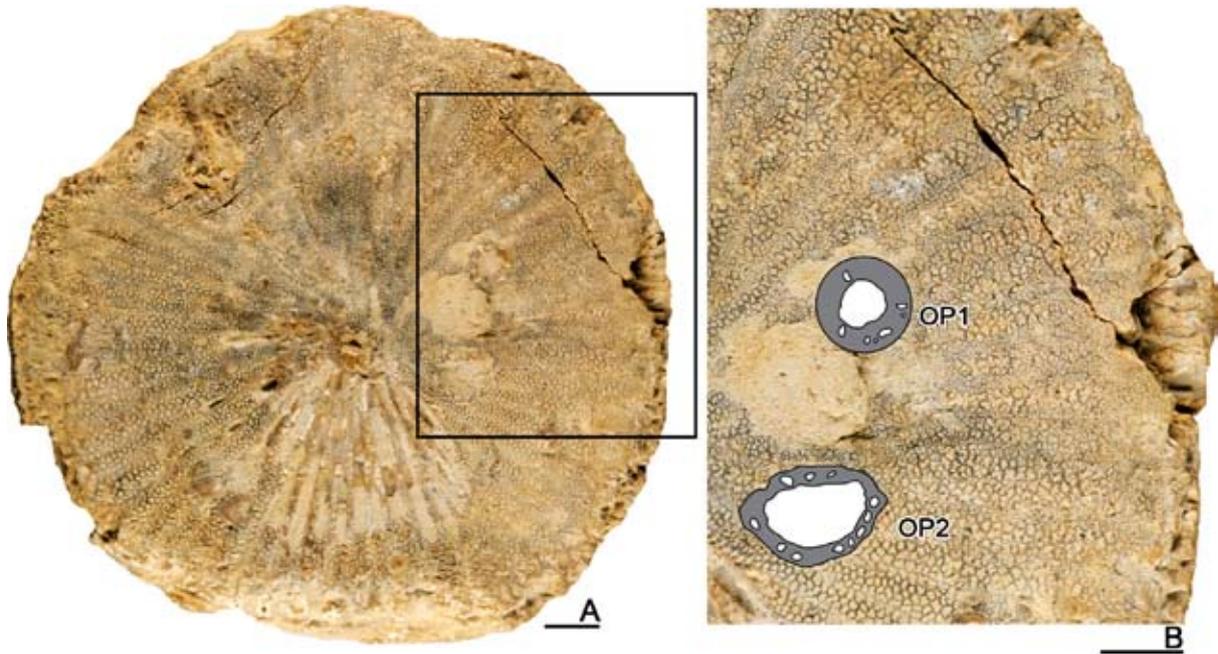


Fig. 73- *Vaccinites giganteus major* Toucas, 1904. Vista superior de la VI de PUAB: 28660 en la que se aprecian los ósculos. Se observa la forma circular del ósculo perteneciente al primer pilar y la forma elíptica del ósculo perteneciente al segundo pilar. Barras de escala representan 10 mm.

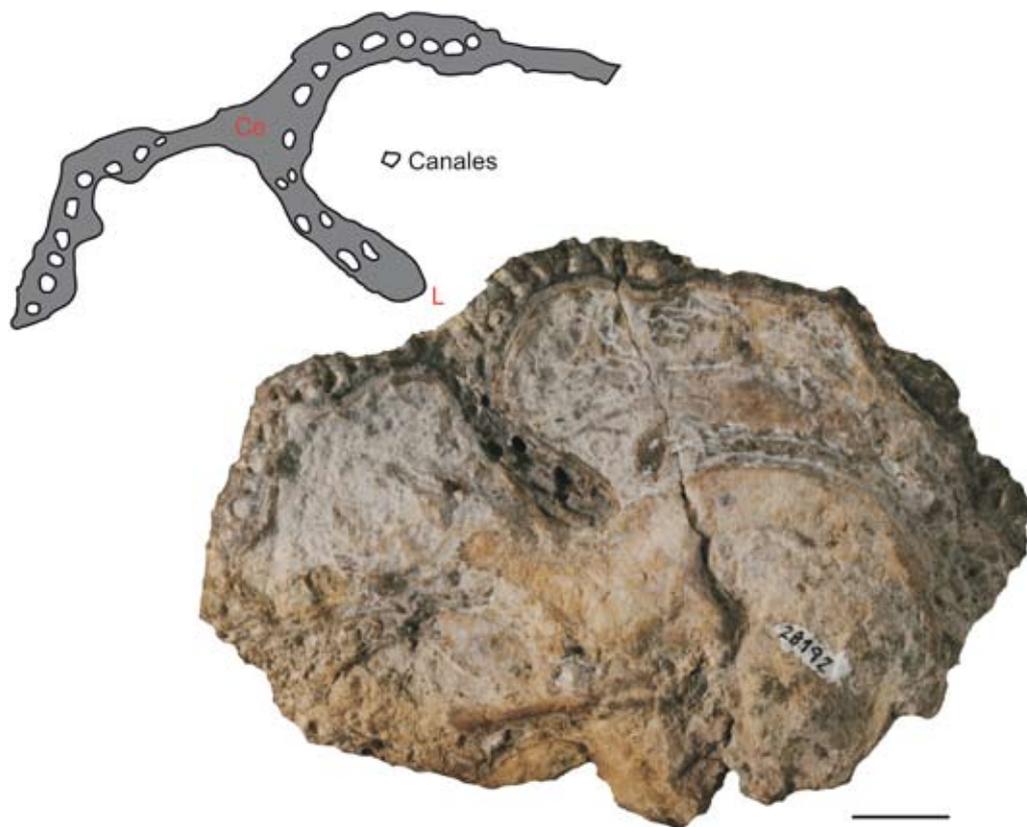


Fig. 74- *Vaccinites giganteus major* Toucas, 1904. Fragmento de VI vista por la parte interna. Se observa como los canales alcanzan el labio comisural y la L, PUAB:28192. Barra de escala representa 10 mm.

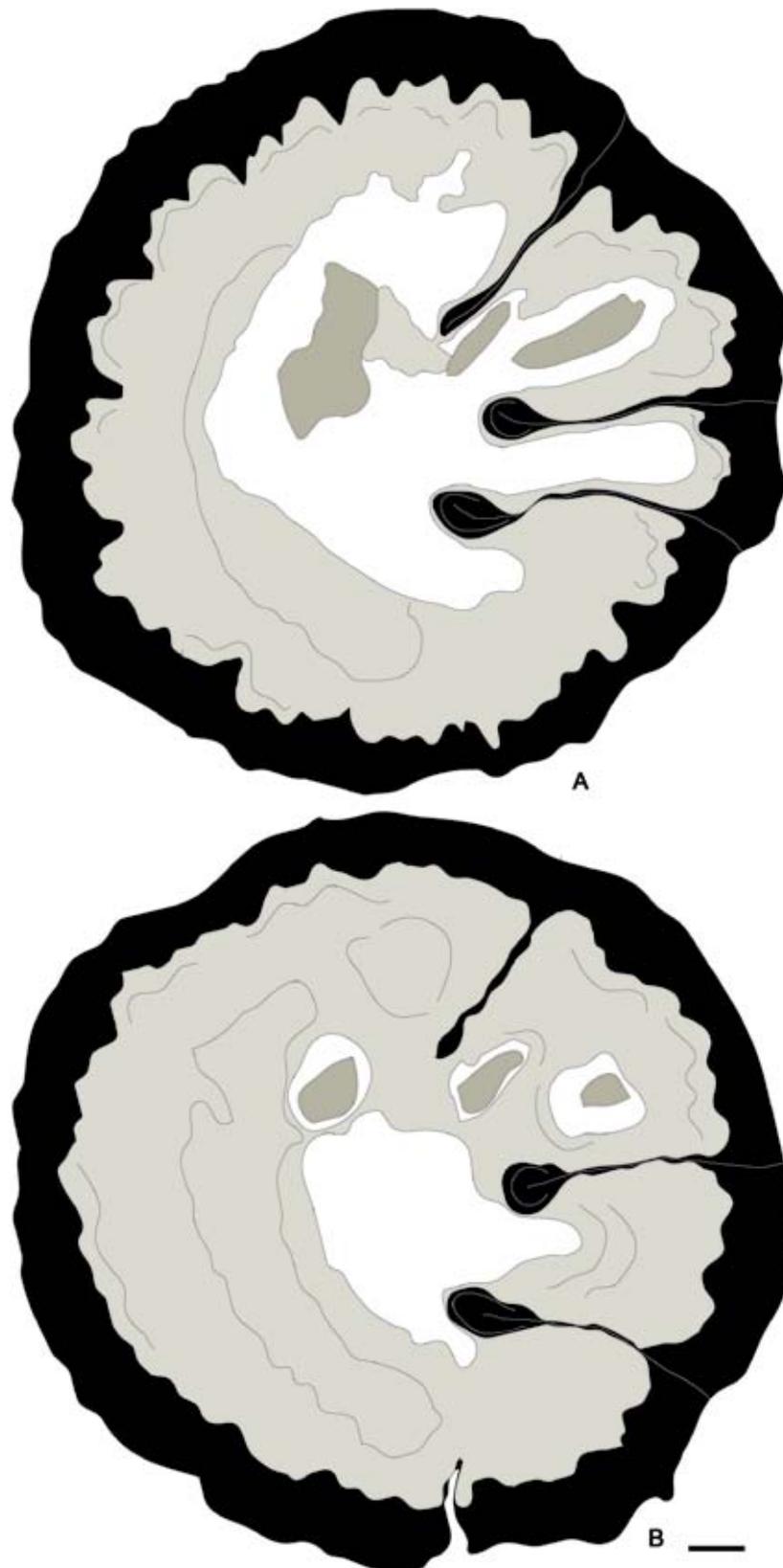


Fig. 75- *Vaccinites giganteus major* Toucas, 1904. Dibujos de secciones transversales de la VD por debajo de la comisura A, PUAB: 1881. B, PUAB: 2082. Barra de escala representa 10 mm.

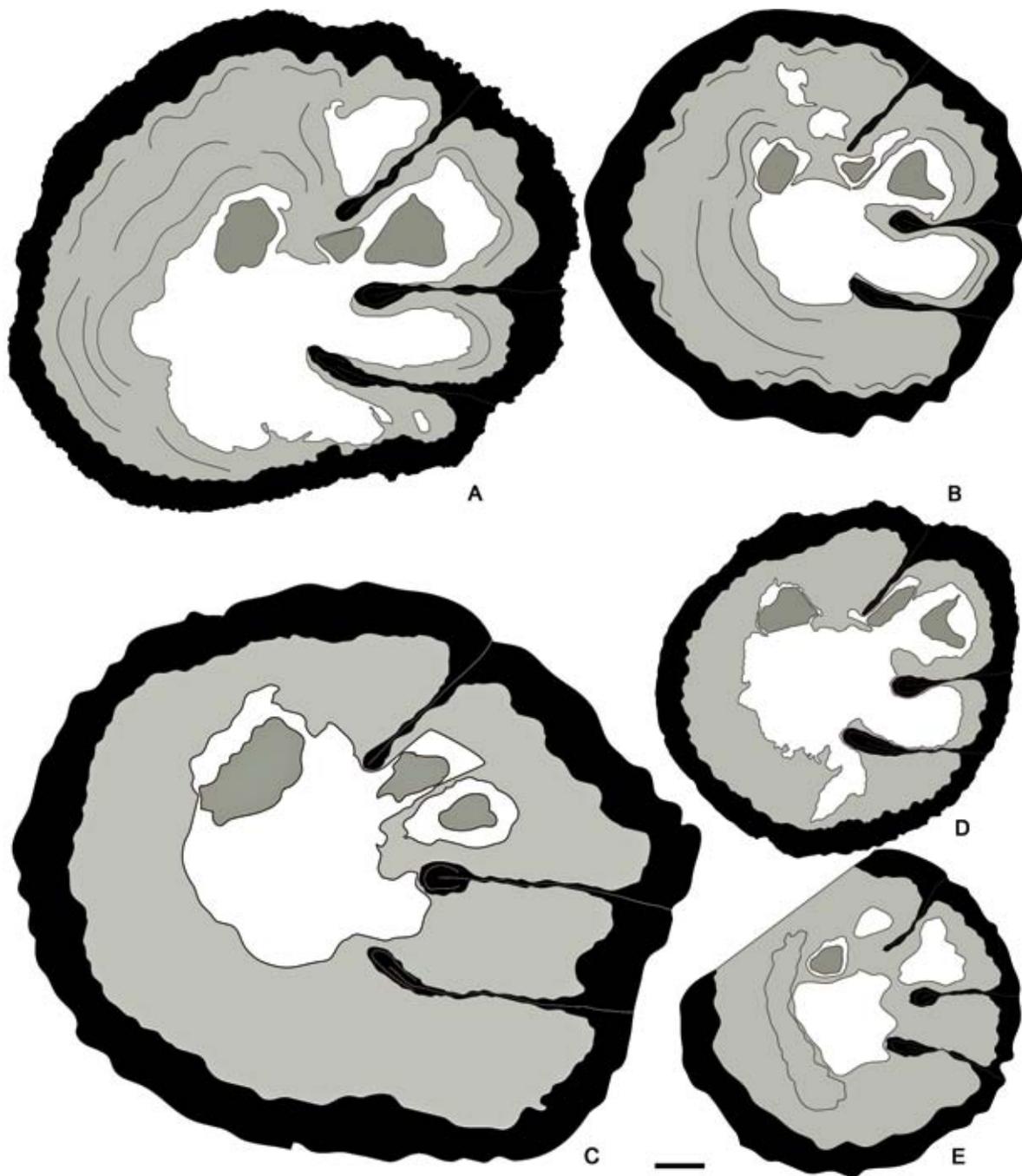


Fig. 76- *Vaccinites giganteus major* Toucas, 1904. Dibujos de secciones transversales de la VD por debajo de la comisura. A: PUAB: 1905. B, PUAB: 3583. C, PUAB: 2081. D, PUAB: 28191. E, PUAB: 45086. Barra de escala representa 10 mm.

lo general la concha crece en sentido subvertical y debido a la forma que adopta en su estadio inicial, cónico asimétrico con el umbo desplazado hacia el lado postero-dorsal, favorece que en caso de producirse una basculación, la concha tienda a desplazarse hacia el lado antero-ventral. Tras la basculación, la concha realiza una geniculación para adquirir de nuevo un crecimiento subvertical lo que comporta la aparición de

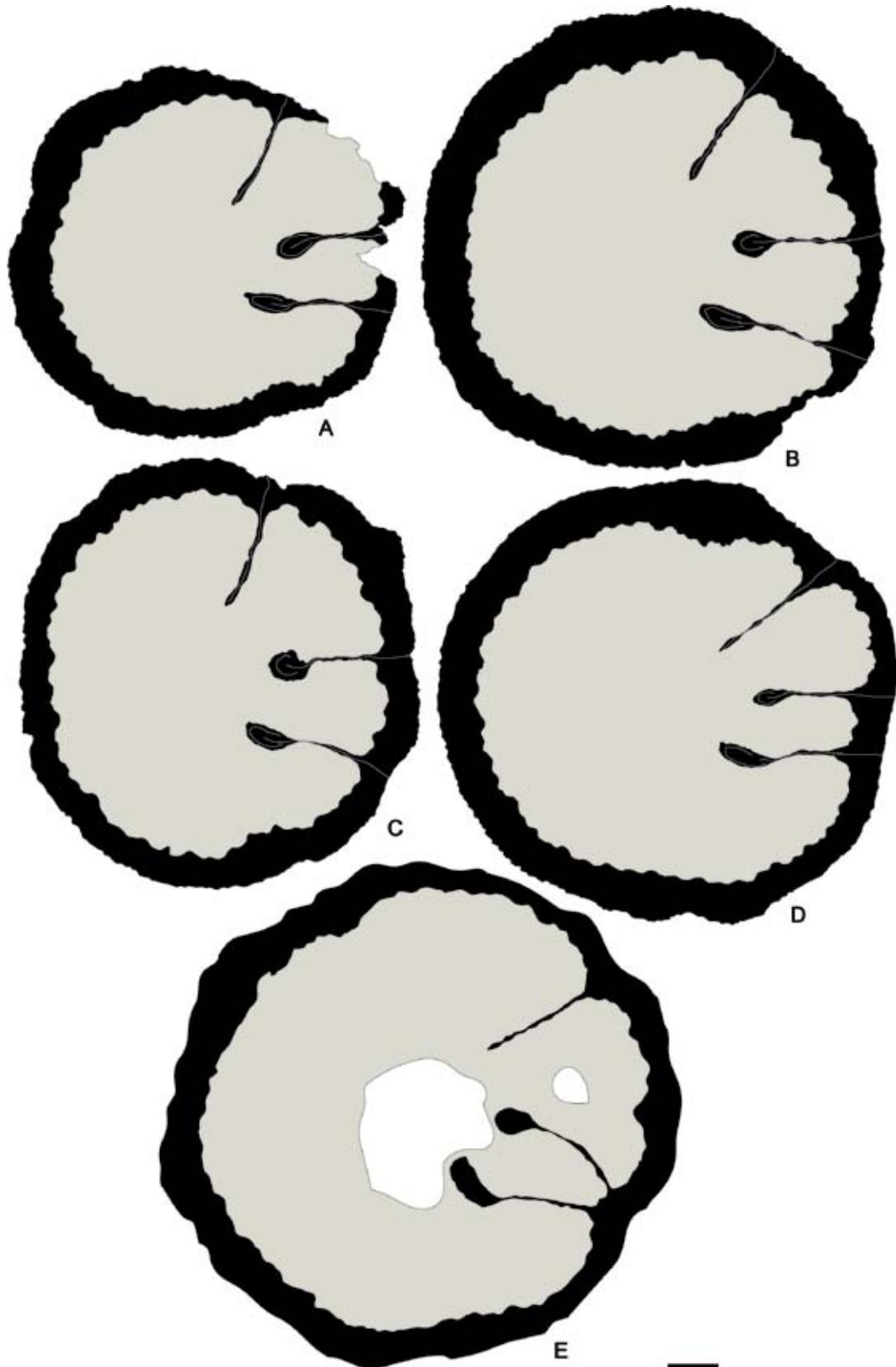


Fig. 77- *Vaccinites giganteus major* Toucas, 1904. A, PUAB, 1887. B, PUAB: 1897. C, PUAB: 1898. D, PUAB: 1900. E, PUAB: 28668. Barra de escala representa 10 mm.

arrugas concéntricas (Fig. 70B). Una torsión acentuada de la concha también provoca la aparición de estas arrugas. En caso de producirse una diferencia en la velocidad de crecimiento entre dos puntos equiparables (puntos situados en la misma línea de crecimiento) como en las formas geniculadas, la ornamentación puede verse afectada (Fig. 70D). Una vez alcanza una buena base de apoyo que le aporte estabilidad inicia la etapa cilíndrica de crecimiento. La VI muestra ligeras variaciones con respecto a la convexidad de la parte superior y en la forma y disposición de los ósculos. Por lo que hace a sus partes internas en secciones transversales de la VD he observado que la L y especialmente los pilares presentan una gran variabilidad con respecto a su longitud, forma y disposición. Visto en secciones seriadas he observado como el ángulo  $L^{\wedge}P2$  disminuye de las formas juveniles a las adultas y que la longitud de los pilares se incrementan.

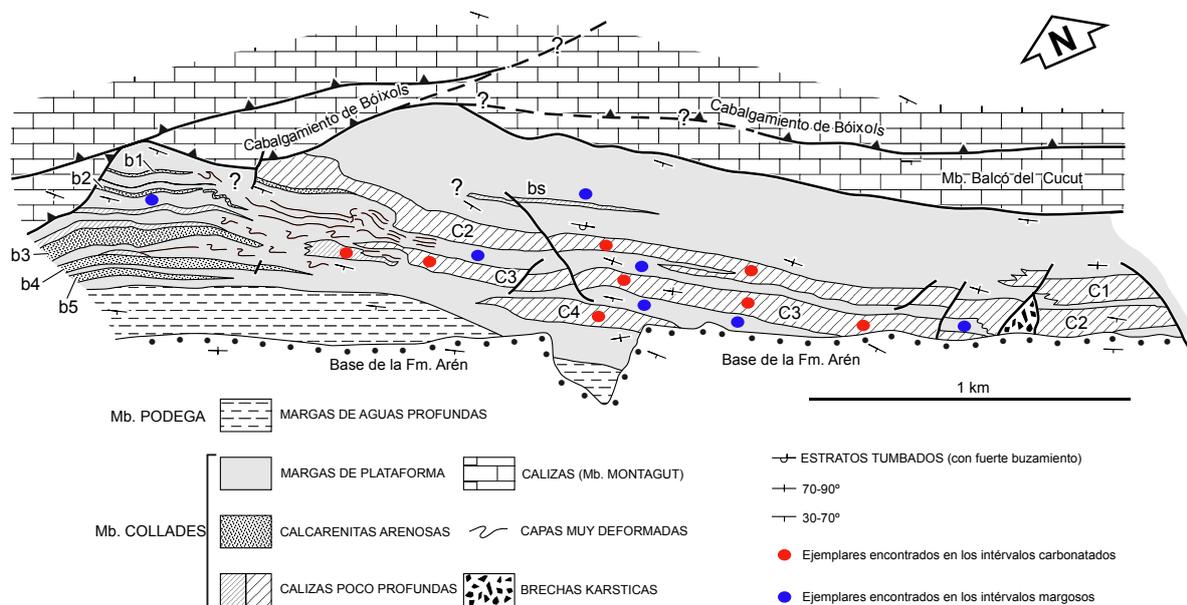


Fig. 78- *Vaccinites giganteus major* Toucas, 1904. Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos rojos representan aquellos ejemplares hallados en las plataformas mientras que los azules aquellos que han sido encontrados en las margas.

**Distribución.**—Proliferó a lo largo del Santoniense inferior (Philip y Bilotte, 1983c) antes de desaparecer, marcando así el fin de la línea de *V. giganteus*, ya que ninguna otra especie ha sido considerada hasta ahora, como descendiente de esta línea evolutiva. Citada en Bosnia-Herzegovina, España, Francia, Iran, Italia y la ex Yugoslavia, en la región de Sandzak (territorio repartido entre los estados de Serbia y Montenegro), cercano a Novi Pazar se encuentran unos terrenos datados entre el Santoniense-Campaniense. Los registros de Bosnia-Herzegovina (Slišković, 1968a), Iran (Vogel, 1971), Italia (Philip y Alleman, 1982) y Yugoslavia (Pejovic, 1953) son dudosos.

*Vaccinites zurcheri* (Douvillé, 1891)

Figs. 79, 80, 81, 82, 83 y 84

- 1891 *H. gosaviensis* - Douvillé, p. 28, text-fig.15  
\*1892 *Hippurites zurcheri*, n. sp. - Douvillé, p. 34, pl.4, figs.1-4, text-figs.20-22  
1894 *H. zurcheri* - Douvillé, p. 126  
1903 *V. zurcheri* - Toucas, p. 8, text-fig.10  
1904 *Vaccinites zurcheri* Douvillé sp. - Toucas, p. 105, pl.16, fig.1,1a, text-figs.98,166-169  
v1998 *Vaccinites zurcheri* (Douvillé) - Vicens et al., p. 422, text-figs.17/1-2, 18/1-6  
1999 *Vaccinites zurcheri* (Douvillé) - Simonpietri, p. 85-86, text-fig.35, pl.25, fig.9  
2002 *Vaccinites zurcheri* Douvillé - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)

*Tipo.*—Sintipos figurados en Douvillé (1892, pl. 4, fig. 1-4) y recogido por MM. Zurcher y Toucas. Ubicado en la Université Claude Bernard (forma parte de la EM). Pertenece al Santoniense inferior de Beausset: Val d'Aren (Var, Francia).

*Diagnosis.*—Adaptada de Douvillé (1892, p. 34-35), Toucas (1904, p. 105-107) y Vicens et al., (1998, p. 422-423). La VD es cónico-cilíndrica y de gran talla. Los surcos correspondientes a la L, P1 y P2 (SL, SP1 y SP2) están bien marcados. La VI es plana o ligeramente convexa. Los canales son anchos (3-4 mm) y están cubiertos por una malla de poros subreticulados redondeados o poligonales. El número de subdivisiones del poro provocadas por el subreticulado, oscila entre 2-4 llegando a 12 en los poros más cercanos a la comisura. Los ósculos están apartados del borde. El correspondiente al P1 es redondo y el correspondiente al P2 es ovalado y más alejado del borde. Vistas en secciones transversales de la VD la L es lameliforme y truncada en su extremo. Puede alcanzar los 3 mm de ancho. El P1 es corto, robusto, subrectangular y pinzado o muy pinzado en la base. El P2 es más largo que el P1 y está muy pinzado o pedunculado. El ángulo  $L^{\wedge}C$  va desde los 15-20°. El ángulo  $L^{\wedge}P2$  esta entorno los 20-30°. Presenta una CA anterior grande.

*Material.*—8 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento. Todos ellos con la VI mejor o peor conservada (PUAB: 1914, 3589, 28199, 28202-03, 28667, 28674, 83006).

*Descripción.*—La VD presenta una forma cónica cilíndrica (Fig. 79F) aunque las VD encontradas presentan unas VD con estadios de crecimiento muy variados. La mayoría de ellas no han alcanzado el estadio cilíndrico de crecimiento por lo que podríamos considerar en su mayoría, que se tratan de ejemplares juveniles. El diámetro máximo que alcanzan es de 129 mm y su altura máxima de unos 150 mm (Fig. 80). La ornamentación es difícil de observar debido al bajo grado de conservación que presenta la superficie de las VD. Se distingue sin embargo, en algunos ejemplares,

unas costillas redondeadas entre 1-3 mm de ancho, dependiendo del diámetro que presente la VD, separadas por estrechos surcos. En el estadio cónico de crecimiento las costillas presentan 1 mm de ancho. A medida que el individuo crece en diámetro también lo hacen sus costillas, alcanzando los 3 mm una vez alcanza el estadio cilíndrico de crecimiento. En algunos ejemplares se observan las líneas de crecimiento muy marcadas y ligeramente onduladas, la parte cóncava correspondiente a las costillas y la convexa a los surcos. Los surcos correspondientes a L, P1 y P2 (SL, SP1 y SP2) están poco marcados, SL y SP1 están más juntos que los SP1 y SP2. El labio comisural presenta unas ondulaciones radiales marcadas. En la zona posterior el labio presenta una inclinación máxima de 70° disminuyendo hacia la zona anterior hasta alcanzar los 15°.

La VI es opercular plana, ligeramente convexa. Los canales radiales son anchos, 2 mm de ancho cerca del umbo y hasta 5 mm cerca de la comisura. Estos canales están cubiertos por una malla de poros subreticulados de 0,5 mm de ancho. Estos poros, presentan un tamaño y forma regular y están dispuestos de forma homogénea a lo largo de toda la superficie (Figs. 79D-E, 81 y 82). El nivel de abrasión es relativamente bajo, en la mayoría de los casos, por lo que los poros presentan un alto nivel de preservación. Estos están dispuestos en fila a lo ancho de cada canal (3-5 poros). El subreticulado divide al poro entre 3-5 partes aunque predomina aquellos con 4 divisiones (Figs. 81C y 82). En la periferia de la VI los poros son de mayor tamaño. Presentan forma poligonal (hexagonal-pentagonal) y un tamaño que oscila entre los 1-3'5 mm de ancho. Estos poros presentan un subreticulado que los divide hasta en 33 veces (Fig. 81A). El ósculo perteneciente al P1 tiene forma ovalada, 3-5 mm de ancho por 6-11 mm de largo y se encuentra cerca del margen comisural, entre 8-16 mm. El ósculo perteneciente a P2 tiene forma ovalada pero más comprimido que el ósculo perteneciente al P1, 2-4 mm de ancho por 10-13 mm de largo. La distancia con el margen comisural oscila entre los 13-30 mm. Alrededor de los dos ósculos se observan una serie de canales que se abren hacia el interior de la VI pero el nivel de abrasión no permite cuantificar cuantos. Estos canales representan la pared interna de los ósculos y están recubiertos por una malla de poros poligonales denticulados.

Visto en secciones transversales de la VD la CE, cerca de la comisura, tiene un espesor de 13 mm medido en un ejemplar de 106 mm de diámetro. La L es lameliforme, estrecha, puede presentar pinzamientos y su extremo está truncado. Tiene una longitud de 2/3 el radio de la concha y una anchura de 1-2 mm. El P1 es corto, más largo que ancho, siendo la mitad de largo que la L y de forma cuadrangular. Su extremo es circular y puede estar muy pinzado en su base. El P2 es más largo que P1, pudiendo alcanzar la misma longitud que la L. Su extremo es subrectangular y ligeramente

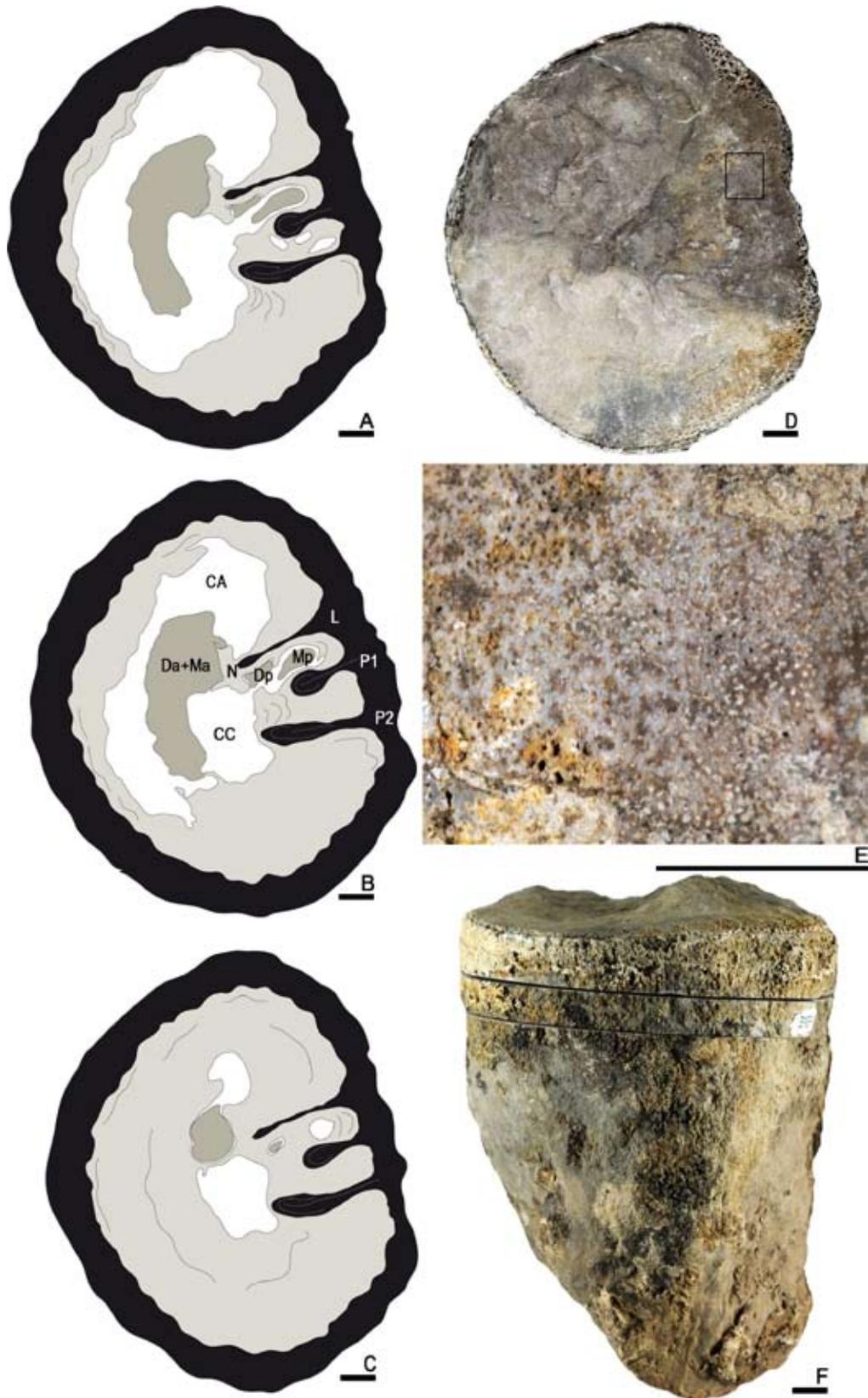


Fig. 79- *Vaccinites zurcheri* (Douvillé, 1891). Ejemplar PUAB: 3589. A-C, Secciones transversales seriadas mostrando los repliegues internos de la CE y el aparato miocardinal. Secciones realizadas a 15, 18 y 25 mm respectivamente. D-E, Vista de la VI y vista en detalle respectivamente. F, Vista lateral por la zona anterior mostrando ambas valvas. Barras de escala representa 10 mm.

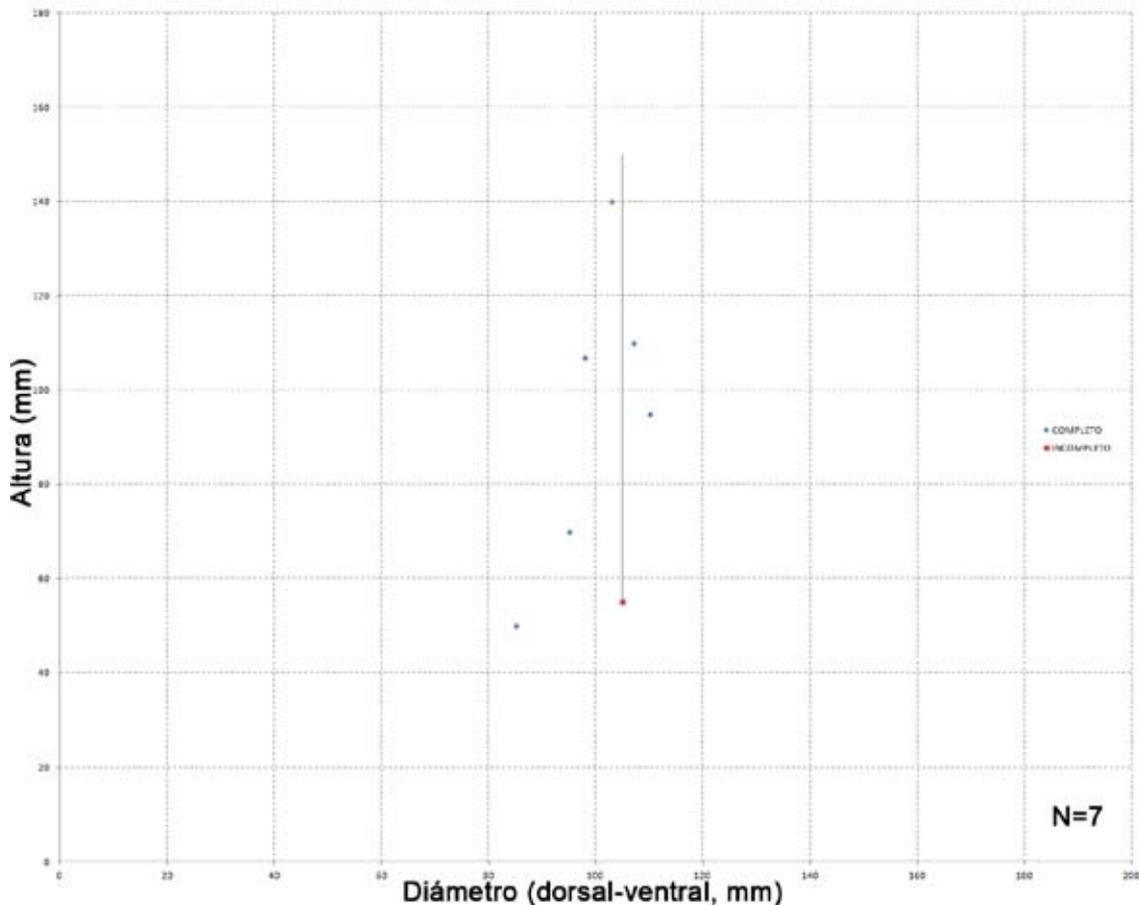


Fig. 80- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Vaccinites zurcheri* (Douvillé, 1891). El ejemplar incompleto muestra una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

arqueado hacia la zona dorsal. Puede estar pedunculado o muy pedunculado en su base (Fig. 83). En secciones seriadas sucesivas de la VD por debajo de la comisura (Fig. 79A-C) podemos observar la morfología del aparato miocardinal. La sección superior muestra la base del aparato miocardinal (Da, Dp, Ma, Mp). La parte anterior del aparato miocardinal aparece sin diferenciar (Da y Ma) mientras que la parte posterior del aparato miocardinal aparece separado entre sí y de la parte anterior por el N (Fig. 79A). La sección sucesiva todavía muestra los elementos de la zona anterior unidos. La CC y la CA se reducen (Fig. 79B). En la tercera sección ya aparecen los elementos del aparato miocardinal diferenciados, tan solo aparece el Da y el Dp y se observan diferenciadas la FDA, FDp, y Dmp. La CC y la CA antero-dorsal se reducen más (Fig. 79A-C). El ángulo  $L^{\wedge}C$  es de unos  $15-20^{\circ}$  y el ángulo  $L^{\wedge}P2$  va de  $20-30^{\circ}$  (Fig. 83).

*Discusión.*—Este taxón fue creado por Douvillé (1892) mediante cuatro ejemplares recogidos en la Val d'Aren (Var, Francia). Lo situó por sus características internas cerca del grupo de *Vaccites giganteus* (D'Hombres-Firmas, 1838) y particularmente de *Vaccinites gosaviensis* (Douvillé, 1890). Lo distinguía de este por su P1 más corto



Fig. 81- *Vaccinites zurcheri* (Douvillé, 1891). Ejemplar PUAB: 28202. A, Vista en detalle de la zona posterior de la VI mostrando los poros subreticulados muy subdivididos. B, Vista superior de la VI. El recuadro de la derecha corresponde a la ampliación en A y el de la izquierda a la de C. C, Vista en detalle de la zona anterior de la VI mostrando los poros subreticulados menos subdivididos. Barras de escala representan 10 mm.

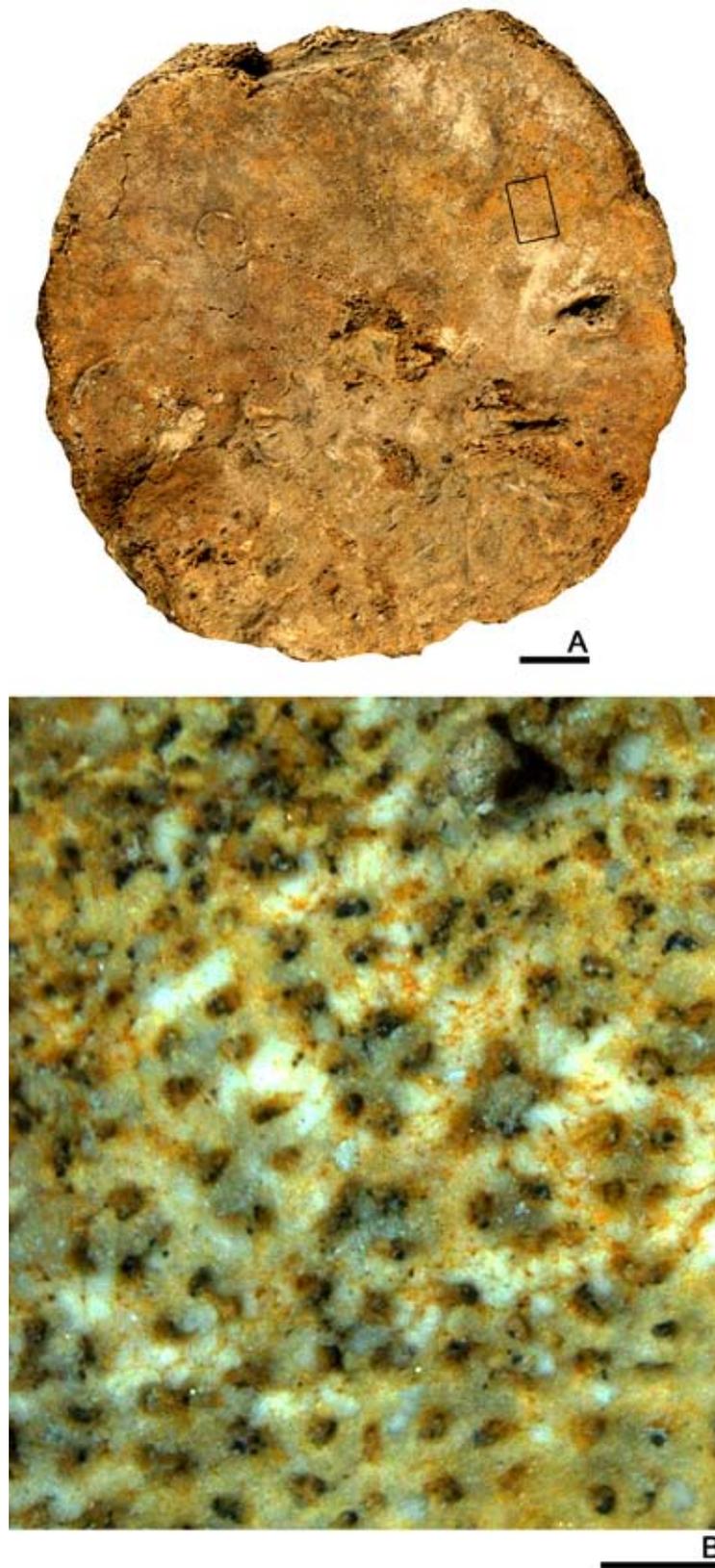


Fig. 82- *Vaccinites zurcheri* (Douvillé, 1891). A-B, Vista superior y vista en detalle respectivamente de la VI de PUAB: 28674. Barra de escala en A representa 10 mm. Barra de escala en B representa 1 mm.

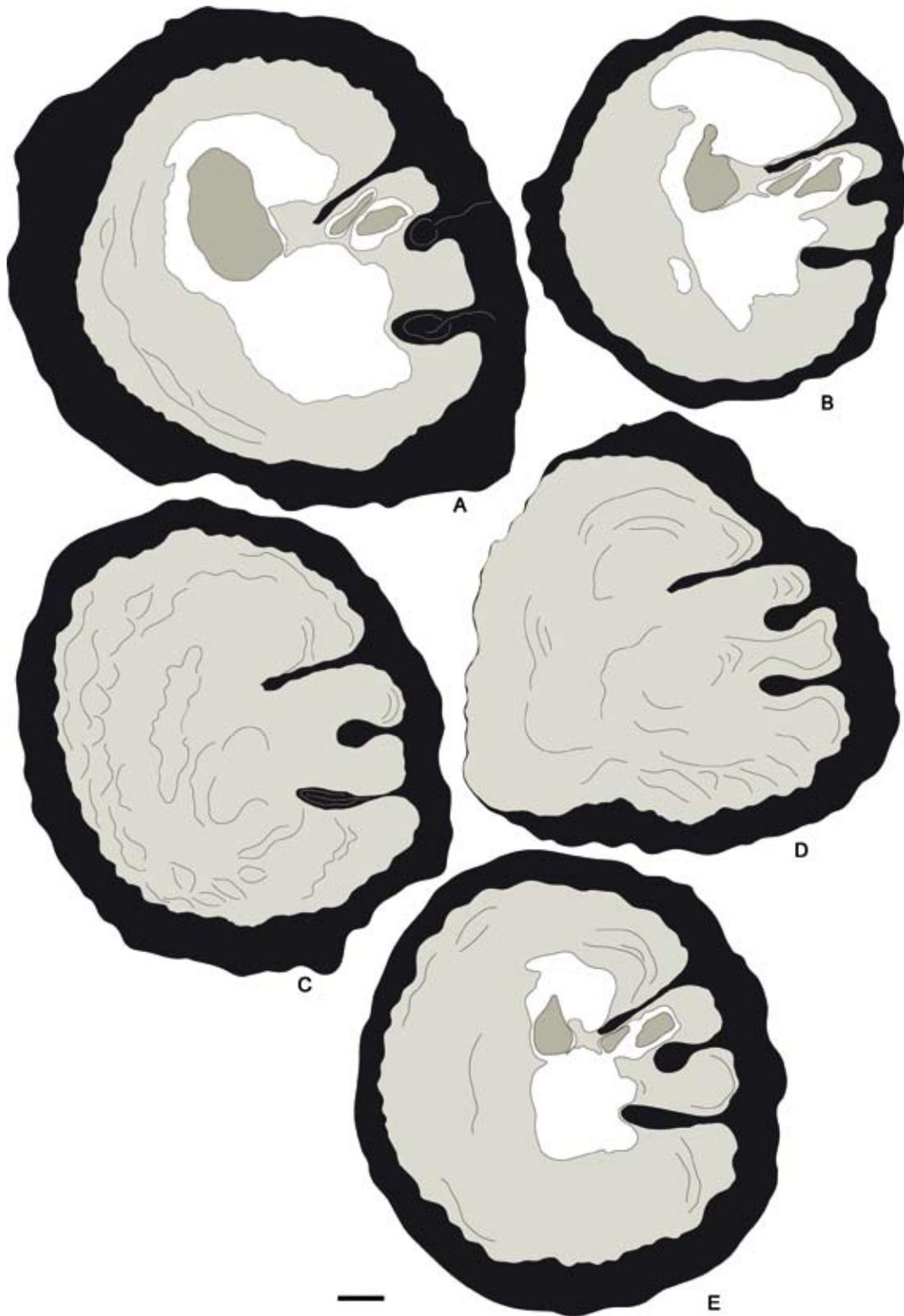


Fig. 83- *Vaccinites zurcheri* (Douvillé, 1891). Dibujos de secciones transversales de la VD por debajo de la comisura. A, PUAB: 28202. B, PUAB: 28674. C, PUAB: 28199. D, PUAB: 1914. E, PUAB: 83006. Barra de escala representa 10 mm.

y grueso y sobre todo por la presencia en la periferia de la VI de una malla de poros de gran tamaño. A su vez el resto de la superficie de la VI estaba cubierta por una red alveolar robusta de poros redondeados mientras que en *V. gosaviensis* la red era más delicada. Figuró una VI, una vista lateral de una VD y dos secciones transversales, una de ellas tan solo muestra el aparato miocardial y el perfil interior de la CE donde se aprecian la L, P1 y P2. Toucas (1904) informo de tres ejemplares recogidos en Val d'Aren y un ejemplar recogido en las cercanías de Bugarach y Camps (Aude, Francia). Los definió como una mutación de *Vaccinites praegiganteus* Toucas, 1904, pero los situó en la línea filética del *Vaccinites inaequicostatus* (Münster, en Goldfuss, 1840) debido a la presencia de poros subreticulados. *Vaccinites zurcheri* con la L truncada era la primera especie de esta línea. Figuró cuatro ejemplares y dos fotografías de la VI de uno de ellos. Consideró que la fig. 15 Douvillé (1891), bajo el nombre de *Vaccinites gosaviensis*, era en realidad un *V. zurcheri* debido a la presencia de poros subreticulados. Le otorgo una edad Coniaciense ya que lo encontraba asociado con *Vaccinites marticensis* (Douvillé, 1891), *Vaccinites giganteus*, *Hippurites socialis* e *Hippuritella praetoucasii* (Toucas, 1903). Vicens et al., (1998) describieron unos ejemplares recogidos en la Unidad de Calizas de Montagut y en la Unidad de Corales y Rudistas con un rango de edad desde el Coniaciense medio hasta el Santoniense medio. Figuró siete ejemplares, uno de ellos como *V. aff. zurcheri*, mostrando sus respectivas secciones transversales y tres fotos de la VI de tres ejemplares distintos, una correspondiente al ejemplar affinis. Informó que los ejemplares del Coniaciense medio son más pequeños que los del Coniaciense superior y Santoniense medio. Tanto los ejemplares de *V. zurcheri* como el *V. aff. zurcheri* figurados por Vicens et al., (1998) presentan unas características de la sección transversal de la VD similar a la de *V. zurcheri* (Douvillé) pero los poros en ambos no son subreticulados, siendo en el primero redondeados o poligonales mientras que en el affinis son reticulados. Simonpietri (1999, fig. 35, pl. 25, fig.9) figuró un ejemplar recogido en Val d'Aren (localidad tipo de la especie). Por lo que hace al origen filético de la especie lo sitúa entre las líneas del *Vaccinites dentatus* (designada especie sinónima de *Vaccinties galloprovincialis* (Matheron, 1842) por Vicens et al. (1998)) y el *V. giganteus*. Con respecto al origen de los poros subreticulados, propuso que podrían provenir de los poros reticulados por el engrosamiento de la CE de calcita de la VI.

Se hace evidente que las características internas lo asemejan a especies de otras líneas pero el origen filético de este taxón es difícil de definir debido al tipo de poro de la VI. La preservación del poro es muy importante ya que la erosión del subreticulado nos puede hacer pensar que se trata de un poro poligonal o redondeado. A diferencia del reticulado, el subreticulado subdivide menos el poro primario, ya sea porque las

trabéculas que lo subdividen son más gruesas o por que el poro primario es más pequeño en las especies que presentan este tipo de porosidad.

En les Collades de Basturs se han recogido ocho ejemplares aislados de los cuales se conoce la procedencia de PUAB: 3589 (Fig. 79) y PUAB: 83006 (Fig. 83E) pertenecientes a los intervalos de margas neríticas M2 y M3 respectivamente (Fig. 84). La variabilidad morfológica con respecto al diámetro de la concha, el espesor de la CE y la longitud y forma de la L, el P1 y el P2, visto en las secciones transversales de la VD, es relativamente alto, incluso durante la ontogenia (Fig. 79A-C). Al tratarse de una especie poco abundante y no disponer de mucho de material no se ha podido determinar si presenta una elevada variabilidad intraespecífica.

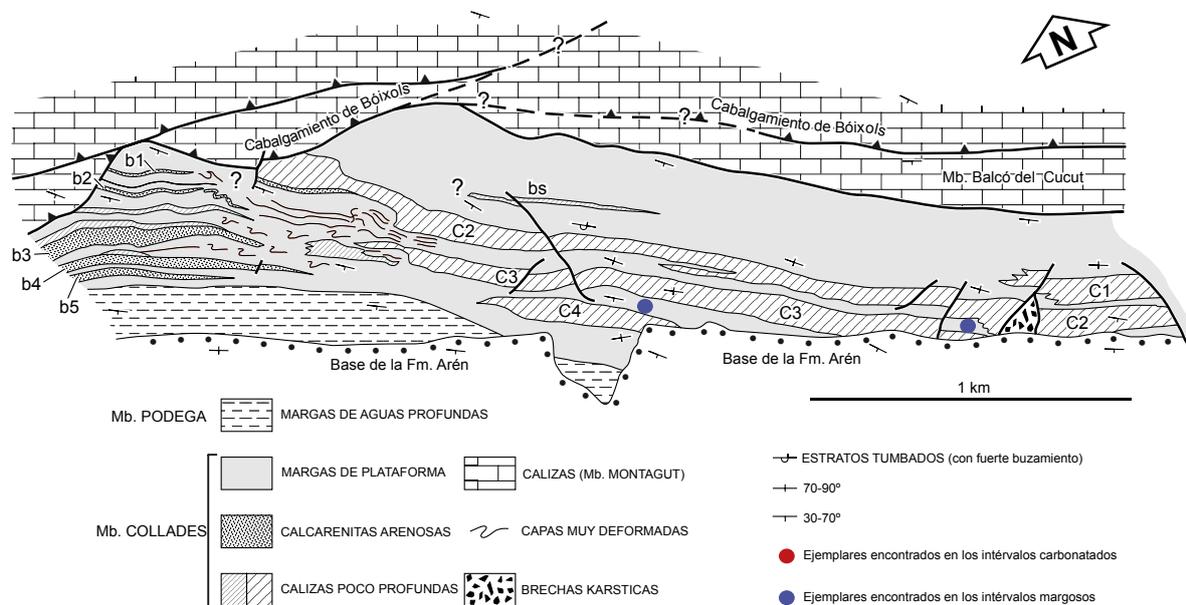


Fig. 84- *Vaccinites zurcheri* (Douvillé, 1891). Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos azules representan aquellos ejemplares hallados en las margas.

**Distribución.**—La especie es conocida en el Turoniense superior (Bilotte, 1985a, L'Écaille de Conzazy, Zona sur Pirenaica). Philip (1970) estableció que el yacimiento de Val d'Aren (localidad tipo de la especie) era atribuible en su totalidad al Santoniense inferior. Citada en España, Francia, Rumania y Yugoslavia.

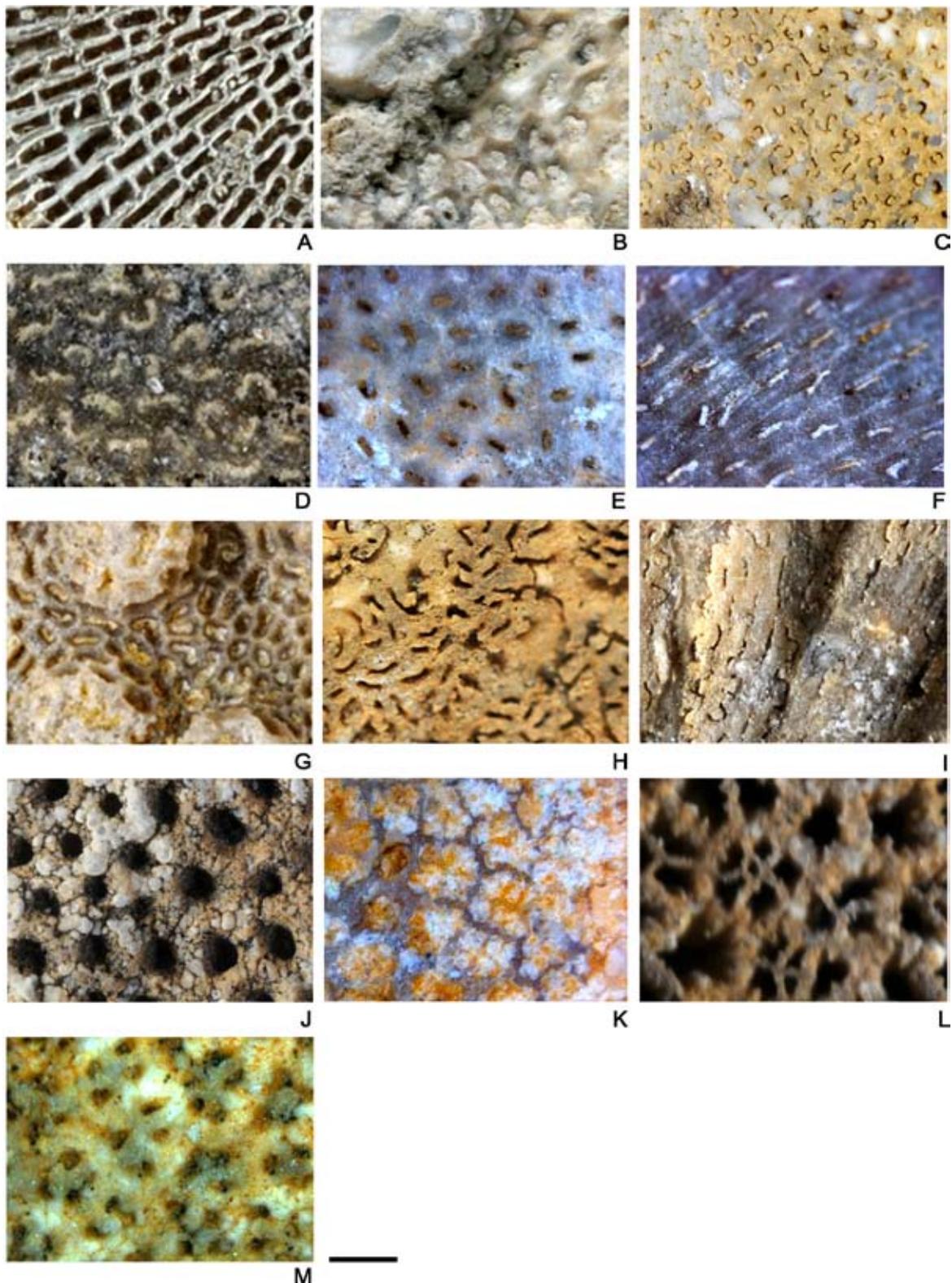


Fig. 85- Vista en detalle de las distintas morfologías que presentan los poros de las especies de hippurítidos encontrados en los Collades de Basturs. A, *Hippuritella maestrei* PUAB: 35693. B, *Hippuritella toucasi* PUAB: 27848. C, *Hippurites matheroni* PUAB: 63094. D, *Hippurites microstylus* PUAB: 28049. E-F, *Hippurites praecessor* PUAB: 42047. G, *Hippurites socialis* PUAB: 63084. H-I, *Hippurites sublaevis* PUAB: 63093 y 42014 respectivamente. J, *Vaccinites beaussetensis* PUAB: 28649. K, *Vaccinites galloprovincialis* PUAB: 45112. L, *Vaccinites giganteus major* PUAB: 28197. M, *Vaccinites zurcheri* PUAB: 28674. Barra de escala representa 10 mm.

Familia PLAGIOPTYCHIDAE Douvillé, 1888

*Género tipo.*—*Plagioptychus* Matheron, 1842 (No aparece en el ICZN)

*Diagnosis.*—Adaptada de Matheron (1842), Douvillé (1888) y Mennessier (1957). Concha muy inequivalva. La VD o inferior es cónica o gyropleuriforme. Presenta dos bandas radiales en la CE visibles por la desviación de las líneas de crecimiento. La VI o superior es cordiforme y normalmente está más inflada que la VD. La CE está formada por calcita compacta y es gruesa en la VD y fina en la VI. La CI, originalmente de aragonita muestra un crecimiento localmente discontinuo en la VI, dando lugar a canales paleales longitudinales de sección piriforme y radialmente alineados en la VI. Estos canales se concentran alrededor de la zona posterior, ventral y anterior. El patrón de estos canales paleales ha sido considerado tradicionalmente diagnóstico a nivel de especie. Los mióforos muestran una orientación subparalela al plano comisural.

*Discusión.*—Adaptada de Steuber (2004). Debido a la presencia de canales paleales en la VI, los Plagioptychidae han sido relacionados con los Caprinidae. Diferencias señaladas inicialmente por Douvillé (1888), le llevaron a separar taxonómicamente plagioptychidos y caprínidos y su distinto origen. MacGillavry (1937) y Damestoy (1971) consideraron diferenciar la subfamilia Plagioptychinae, separando también otros grupos de rudistas con canales paleales de los estrictamente caprínidos. Mennessier (1957) argumentó que la morfología externa de la VD y la posición del aparato cardinal de la VI eran indicativos de que había un ancestro común entre caprínidos y plagioptychidos. Dechaseaux y Perkins (1969), ignorando las conclusiones de Douvillé (1888) y MacGillavry (1937) agruparon los géneros de plagioptychidos dentro de la familia Caprinidae. Skelton (1978) reivindicó las conclusiones de Douvillé y separó la familia Plagioptychidae de Caprinidae. En trabajos más recientes se les ha relacionado con los Polyconitidae debido a la similar organización que presenta el aparato miocardinal (Skelton y Smith, 2000 y Skelton, 2013).

*Distribución.*—Cretácico superior (Turonense-Maastrichtense).

Género *PLAGIOPTYCHUS* Matheron, 1842

*Especie tipo.*—*Caprina Aguilloni* d'Orbigny, 1840 por designación de Douvillé (1888b, p. 716). No aparece en el ICZN.

*Diagnosis.*—Adaptada de Matheron (1842) y Douvillé (1888b). La VD tiene forma cónica a gyropleuriforme. Posee un diente fuertemente proyectado (N), inserciones musculares en la pared de la concha y sin canales paleales (Fig. 86B). La VI es convexa con el umbo recurvado. Presenta un surco ligamentario externo. El Dp es más grande que el Da. Ambos están separados por una foseta profunda donde encaja el diente (N) de la VD. Extendiéndose desde el Da hasta la zona ventral de la concha aparece una pared que subdivide la CC y forma una CA (Fig. 86A). Las inserciones musculares aparecen en forma de placas engrosadas proyectadas sobre la plataforma cardinal. Presenta canales paleales en la CI de la VI con forma piriforme en sección transversal. Pueden aparecer formando una o varias series de canales.

*Distribución.*—El género aparece bien representado desde el Turoniense hasta el Maastrichtiense en toda el área del Tetis. Las especies americanas no aparecen hasta el Campaniense.

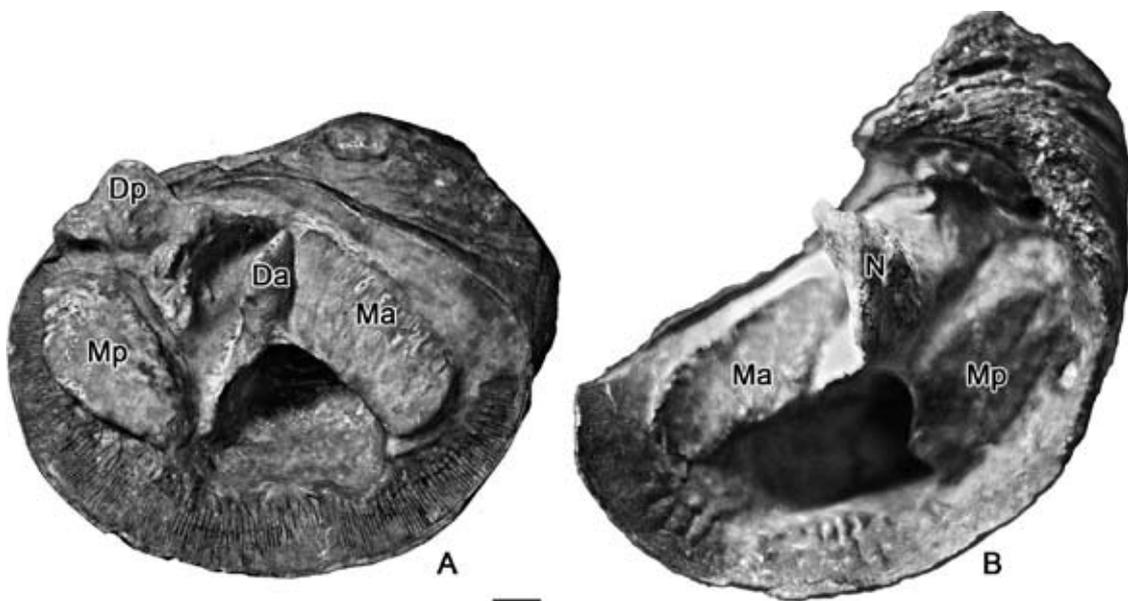


Fig. 86- Morfología interna de la VI (A, EMP-R170) y de la VD (B, EMP-R171) respectivamente de *Plagioptychus toucasi* Matheron. Tomado de Pons y Vicens (2012a). Barra de escala representa 10 mm.

*Plagioptychus aguilloni* (d'Orbigny, 1840)

Figs. 87, 88, 89 y 90

- \*1840 *Caprina Aguilloni* d'Orb. - d'Orbigny, p. 169-70
- 1839/53 *Caprina Aguilloni*. d'Orb. - Deshayes, p. VI, pl. 41bis, fig. 4
- 1842 *Plagioptychus paradoxus* Math. - Matheron, p. 188, pl. 5, figs. 1-7
- 1842a *Caprina Aguilloni* d'Orb. - d'Orbigny, p. 156-57
- 1842c *Caprina Aguilloni* d'Orb. - d'Orbigny, p. 184, 186
- 1847c *Caprina Aguilloni* d'Orb. - d'Orbigny, p. 270, pl. 7, fig. 51
- 1848 *Caprina Aguilloni* d'Orb. - d'Orbigny, pl. 538, figs. 1-3, 6-7
- 1850 *Caprina Aguilloni* d'Orb. - d'Orbigny, p. 184
- 1866 *Caprina Aguilloni* d'Orb. - Zittel, p. 154, pl. 26, figs. 8-10, pl. 27, figs. 2-8
- 1866 *Caprina Aguilloni* d'Orb. var. *exogyra* - Zittel, p. 156, pl. 27, fig. 1
- 1883 *Plagioptychus aguilloni*, d'Orb. - Dollo, p. 16, pl. 3, fig. 4
- 1887 *P. aguilloni*, d'Orb. - Fischer, p. 1055, texts-figs. 800-801
- 1888 *Plagioptychus Aguilloni*, d'Orb. - Douvillé, p. 716-19, 722-23, text-fig. 5, pl. 24, pl. 25, fig. 1
- 1957 *Plagioptychus paradoxus* Matheron - Mennessier, p. 849
- 1977 *Plagioptychus aguilloni* (d'Orbigny) - Pons, p. 56, pl. 4, fig. 4, pl. 5, fig. 1-3
- 1995 *Plagioptychus aguilloni* (d'Orbigny) - Cestari y Sartorio, p. 33
- 2002 *Plagioptychus aguilloni* (d'Orbigny) - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)
- 2004 *Plagioptychus aguilloni* (d'Orbigny) - Steuber, p. 103, 105-06, 109-16, text-figs. 4-8
- 2007a *Plagioptychus aguilloni* (d'Orbigny) - Macé-Bordy, p. 22, text-fig. 6B

**Tipo.**— Lectotipo designado por Macé-Bordy (2007a, p. 22) y figurado en d'Orbigny (1848, pl. 538, fig. 3) y en Macé-Bordy (2007a, fig. 6B). Ubicado en la MNHN (Paris, Francia) con número de registro R08002 (originariamente con número C.O. 6923a-III) con una altura de 79 mm y un diámetro de 66 mm. Perteneciente al Santoniense de La Cadière-d'Azur (Var, Francia). También designó dos paralectotipos figurados por d'Orbigny (1848, pl. 538, figs. 1-2) con número de registro R07975 (C.O. 6923a-I) y R09069 (C.O. 6923a-II) respectivamente. Ambos pertenecientes a la misma localidad.

**Diagnosis.**—*Plagioptychus* con los canales piriformes en el que los septos que los separan pueden bifurcarse hasta en cuatro ocasiones.

**Material.**—119 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento, la mayoría de ellos solo conservan la VI (PUAB: 2133, 3460, 3531, 3578, 3612, 3614, 3681-82, 3735, 3754, 3816, 3922-24, 27884-50, 28631, 28633-36, 28638-46, 28652-53, 28726, 28728, 28739, 42005, 42018, 42063, 42068, 42070, 42106, 42161, 42185, 42201, 42275, 42296, 42327, 45093, 45137-39).

**Descripción.**—La VD tiene forma de cono asimétrico siendo más ancha antero-posteriormente que ventro-dorsalmente. Alcanza una longitud máxima de 75 mm y un

diámetro antero-posterior de 65 mm (Fig. 87). Presenta una CE fina y mal conservada y una CI compacta. No se observa ninguna estructura radial en forma de banda en la CE.



Fig. 87- *Plagioptychus aguilloni* (d'Orbigny, 1840), pares estéreo. Vistas laterales de ambas valvas por el lado posterior. A, PUAB: 3816. B, PUAB: 42070. C, PUAB: 27948. D, PUAB: 42201. Barras de escala representan 10 mm.

La VI es convexa con el umbo recurvado dorsalmente hacia la comisura. El umbo está más recurvado en las formas adultas que en las juveniles. Alcanza una longitud dorso-ventral de 70 mm (Fig. 88). El ligamento está situado en un surco paralelo al margen dorsal y por debajo del umbo. La CE es muy fina y presenta una coloración marrón oscuro. En ella se distinguen las líneas de crecimiento. En aquellos ejemplares en los que está erosionada la CE se distinguen en superficie unos finos surcos radiales correspondientes a los canales paleales de la CI.

En secciones transversales de la VI paralelas a la comisura observamos que tienen un contorno subcircular ligeramente alargado antero-posteriormente (Fig. 89). El aparato miocardial es ancho con el Da centrado y el Dp sobre la parte posterior, separados por una foseta profunda donde encaja el diente central N de la VD. El diente más desarrollado es el N, seguido del Da y por último el Dp. El Ma ocupando una superficie ancha y alargada, extendiéndose desde el Da en dirección anterior. El Mp es estrecho y alargado en dirección ventral, situado bajo el Dp en el margen posterior de la concha. Internamente un septo que se extiende desde el Da hasta el margen ventral de la concha divide el espacio en dos cavidades desiguales, la CC y la CA. La CC es más grande y está situada anteriormente. La CA está situada en el margen posterior de la concha y es alargada dorso-ventralmente. Esta CA hace la función a su vez de foseta para el diente N de la VD. La división interna en dos cavidades no es tan evidente si la sección es muy cercana a la comisura ya que el septo no es visible. La CI contiene una sucesión de canales paleales radiales piriformes desde el margen posterior del Dp hasta el margen anterior del Ma. Estos canales están separados por finos septos que se bifurcan hasta en cuatro ocasiones (Fig. 89C-D) para dar lugar a una sucesión de hasta cinco filas de canales cada vez más pequeños y estrechos. El

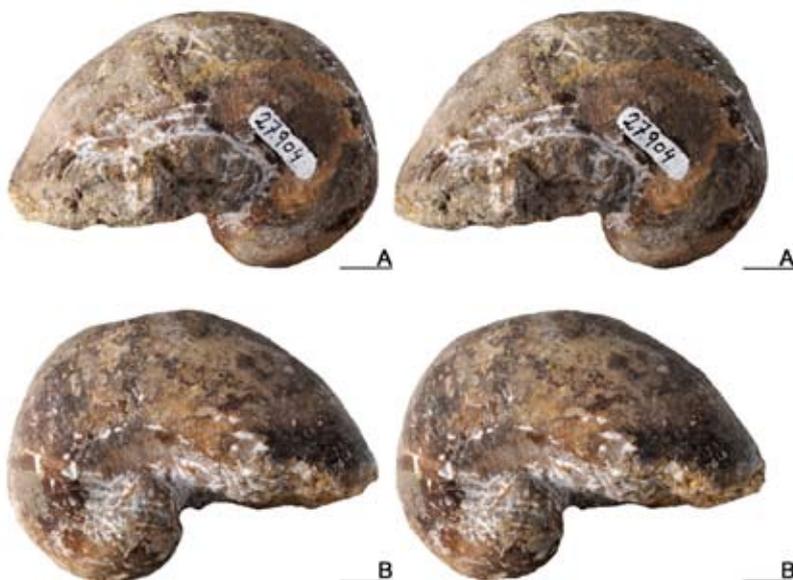


Fig. 88- *Plagioptychus aguillonii* (d'Orbigny, 1840), pares estéreo. Vistas laterales por el lado posterior y anterior respectivamente de la VI de PUAB: 27904. Barras de escala representan 10 mm.

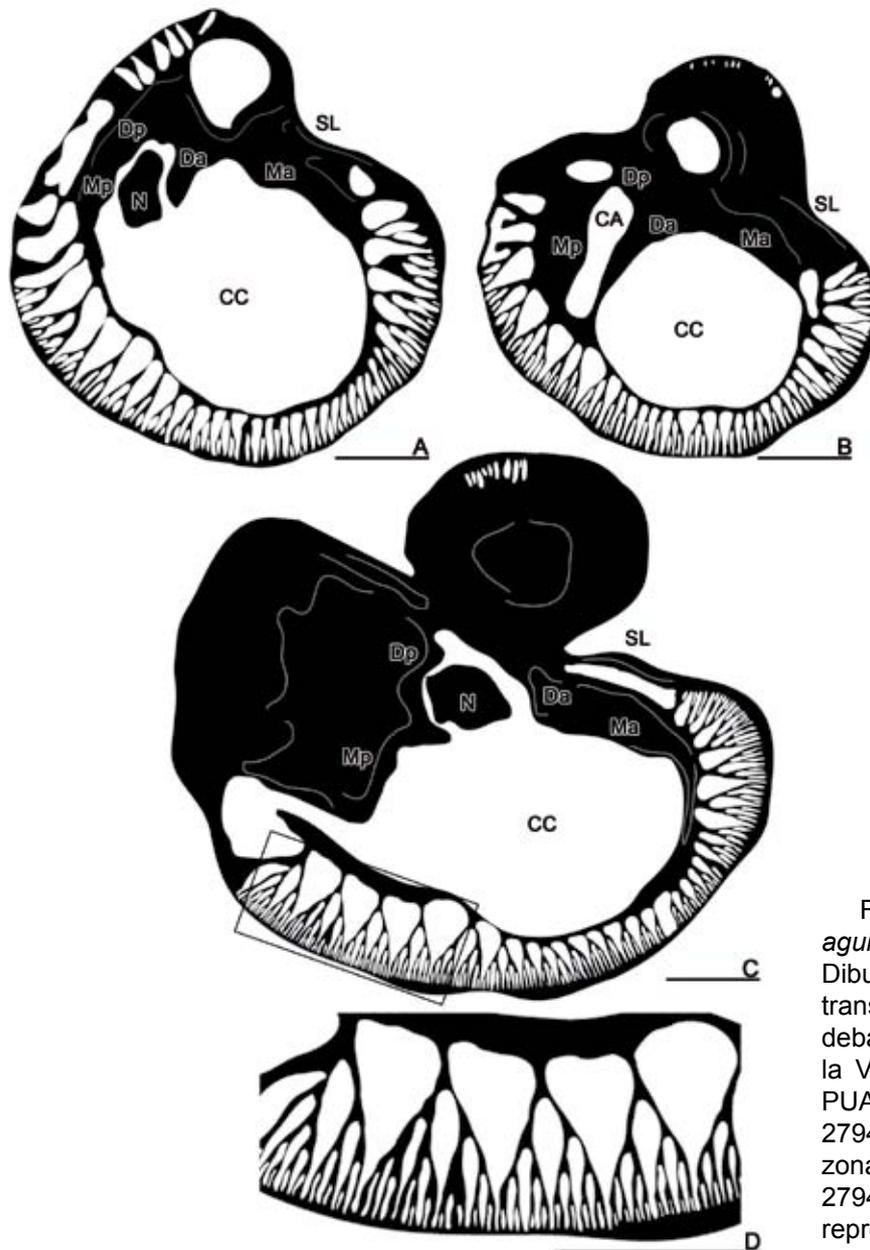


Fig. 89- *Plagioptychus aguilloni* (d'Orbigny, 1840). Dibujos de secciones transversales justo por debajo de la comisura de la VI. A, PUAB: 3924. B, PUAB: 27941. C, PUAB: 27947. D, Detalle de la zona ventral de PUAB: 27947. Barras de escala representan 10 mm.

número de filas puede ir variando a lo largo del margen de la concha. Estos canales son más anchos en el margen posterior. En el margen ventral y anterior de la concha es donde se encuentra la mayor sucesión de canales.

*Discusión.*—*Plagioptychus aguilloni* (d'Orbigny, 1840) fue puesto en sinonimia con *Plagioptychus paradoxus* Matheron, 1842 por Douvillé (1888b, p. 715-716). Estableció que los ejemplares figurados en Matheron (1842, pl. 5, figs. 1-3, 6) considerados como los tipos de *P. paradoxus*, sin duda pertenecían a *P. aguilloni*. Opiniones y catálogos posteriores (Menessier, 1957, Kutassy, 1934, Dechaseaux y Perkins, 1969) omitieron lo dicho por Douvillé (1888b) y generaron confusiones dando lugar a que ambos nombres fueran citados con frecuencia en la bibliografía aun tratándose del mismo taxón.

Los ejemplares con la VD conservada concuerdan con la clasificación de Menessier (1957, p. 836-837) quien consideró separar las especies de *Plagioptychus* del “Senoniense” según si la VD era cónica o gyropleuriforme e incluyó *P. paradoxus* (= *P. aguilloni*) entre las especies con la VD cónica.

El número de bifurcaciones en los septos que separan los canales de *Plagioptychus aguilloni* es otro de los aspectos tratados por algunos autores. Douvillé (1888b) describió de forma completa las características de la especie y señaló que los septos que separan los canales paleales se bifurcan tres veces en todo el margen paleal y que aparecían hasta ocho canales primarios (los más grandes) en la zona comprendida entre el Dp y el septo que divide la cavidad interna de la concha (CC-CA). Menessier (1957) indicó que las bifurcaciones en los septos eran de cuatro y que el número de canales primarios entre Dp y el septo entre CC y CA también eran de ocho.

Steuber (2004) señaló que los septos se bifurcaban hasta en tres ocasiones en la parte ventral y cuatro en la zona posterior, y que entre el Dp y el septo que divide CC y CA se encuentran normalmente ocho canales primarios aunque pueden llegar a ser hasta 10 en algunos ejemplares.

En les Collades de Basturs se han recogido ejemplares aislados en los intervalos calcáreos C2, C3 y C4 en la parte este del afloramiento, en los intervalos b3-b4 en la parte oeste y en los intervalos de margas neríticas M2 y M3 (Fig. 90). Los ejemplares recogidos en C4 muestran una VI de mayor tamaño que los recogidos en el resto del afloramiento (Fig. 89C-D). En los ejemplares estudiados observamos las características descritas por los autores anteriores. Se distinguen ejemplares con tres y cuatro bifurcaciones en los septos que separan los canales paleales. Los ejemplares con cuatro bifurcaciones presentan un mayor tamaño (Fig. 89C-D). Este factor puede ser la causa que determina el número de bifurcaciones en los septos que separan los canales. El número de canales primarios que aparecen entre el Dp y el septo que separa CC y CA no se ha podido observar debido a que el margen posterior en los ejemplares estudiados no está bien preservado. Las demás características descritas, tanto internas como externas se asemejan a las descripciones de *Plagioptychus aguilloni*. Esta especie presenta una variabilidad intraespecífica baja.

*Distribución.*—La especie es conocida a lo largo del Coniaciense-Campaniense del Tesis Mediterráneo. Citada en Alemania, Austria, España, Francia, Hungría, Italia, Rumanía y Yugoslavia.

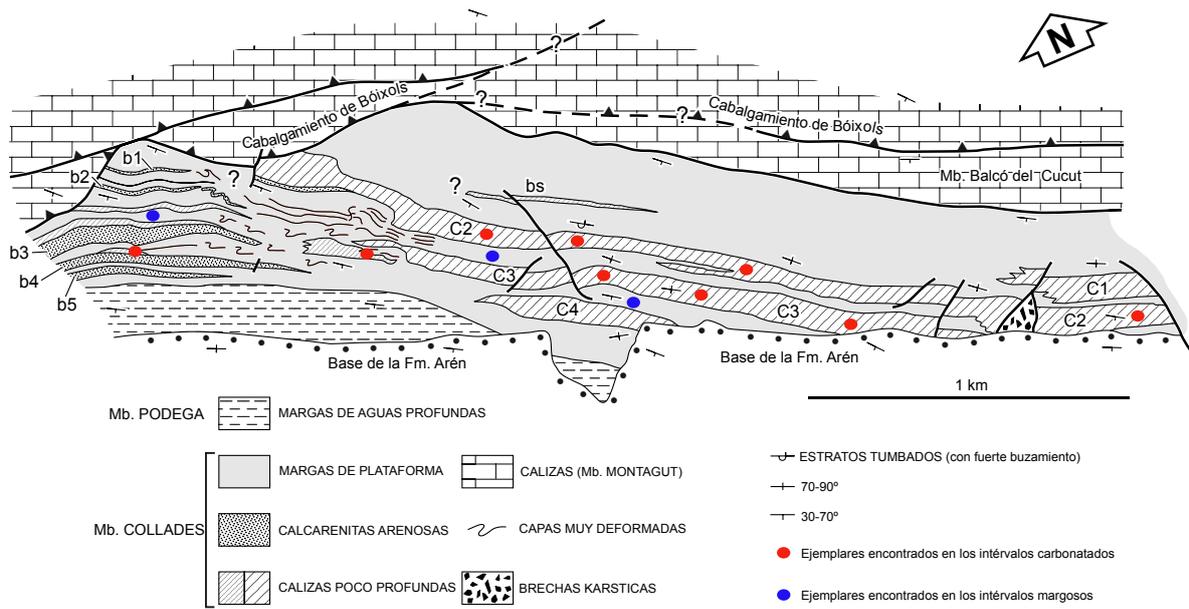


Fig. 90- *Plagioptychus aguilloni* (d'Orbigny, 1840). Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos rojos representan aquellos ejemplares hallados en las plataformas mientras que los azules aquellos que han sido encontrados en las margas.

*Plagioptychus toucasi* Matheron, 1842

Figs. 91, 92, 93 y 94

- 1839/53 *Caprina Coquandiana*. d'Orb. - Deshayes, p. VI, pl. 41bis, figs. 5-6
- 1842a *Caprina Coquandii* d'Orb. - d'Orbigny, p. 156-57
- 1842b *Caprina Coquandiana* d'Orb. - d'Orbigny, p. 186
- \*1842 *Plagioptychus Toucasianus* - Matheron, p. 189, pl. 6, figs. 1-2
- 1849 *Caprina Coquandiana* d'Orb. - d'Orbigny, pl. 539, figs. 1-4
- 1850 *Caprina Aguilloni* d'Orb. - d'Orbigny, p. 185-86
- 1887 *Plagioptychus Coquandi* - Fischer, p. 1055, text-fig. 799
- 1888 *Plagioptychus Toucasi*, Math. - Douvillé, p. 699, 713, 715-23, text-fig. 6
- 1957 *Plagioptychus toucasi*, Matheron - Mennessier, p. 847
- 2000 *Plagioptychus toucasi*, Matheron - Skelton y Smith, p. 111, 123, fig. 5
- 2012a *Plagioptychus toucasianus* Math. - Pons y Vicens, p. 44, text-fig. 6C

*Tipo.*—Sintipo figurado por Matheron (1842, pl. 6, figs. 1-2) procedente del Santoniense de Le Beausset (Var, Francia). Ubicado en el Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille (Bouches-du-Rhône, Francia).

*Diagnosis.*—*Plagioptychus* de gran tamaño, con la VD gyropleuriforme y la VI con canales paleales muy numerosos, alargados y estrechos.

*Material.*—14 ejemplares casi todos completos y en distintos estadios de crecimiento (PUAB: 3585, 3615, 3920-21, 27878-83, 28780, 42045, 45147-48).

*Descripción.*—La VD es gyropleuriforme y alcanza un diámetro máximo de 135 mm y una longitud dorso-ventral de 240 mm. La CE tiene unos 5 mm de espesor y la CI es compacta. Las líneas de crecimiento están muy marcadas a lo largo de toda la valva. No se observa ninguna estructura radial en forma de banda en la CE (Figs. 91-92).

La VI es convexa, de forma elíptica y con el umbo recurvado hacia el margen postero-dorsal. Alcanza una longitud dorso-ventral de 210 mm. La CE es fina y en algunos ejemplares presenta una coloración marrón oscuro con las líneas de crecimiento bien marcadas. En aquellos ejemplares donde la CE no está preservada se observan en superficie los canales paleales de la CI (Fig. 92C-D).

En secciones transversales de la VI paralelas a la comisura observamos que tiene un contorno en forma de óvalo. La CE es muy fina y por lo general no está preservada y la CI es muy gruesa en todo el contorno. La disposición del aparato miocardial sigue la misma disposición que en el género, aunque los componentes son más gruesos. El espacio interno está dividido en dos cavidades desiguales por un septo que se extiende desde el Da hasta el margen ventral dando lugar a un CC más o menos

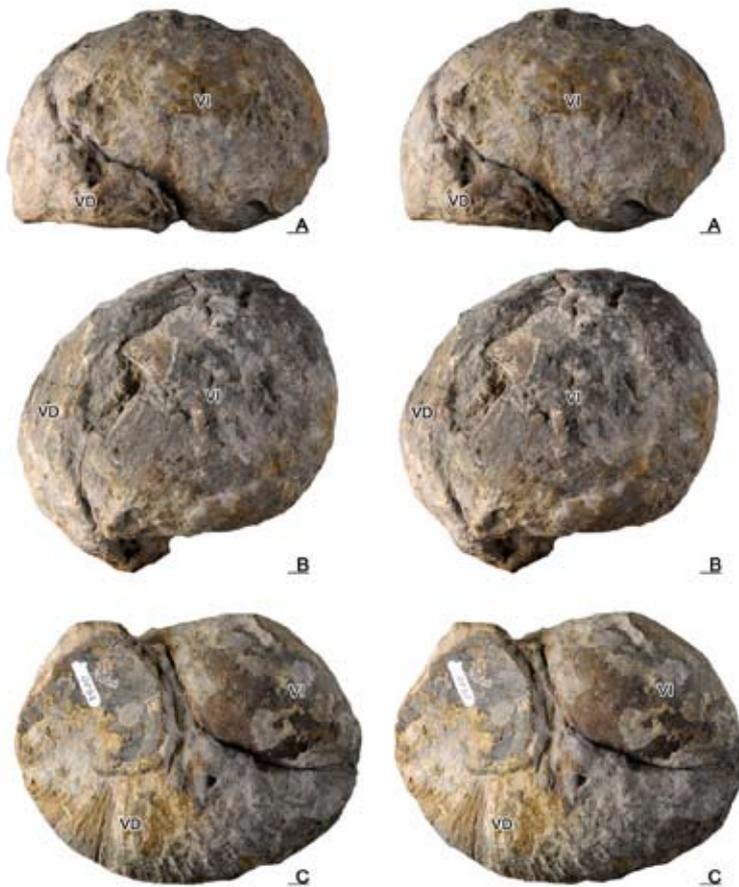


Fig. 91- *Plagioptychus toucasi* Matheron, 1842, pares estéreo. A-C, Vista lateral por el lado posterior, vista superior y vista inferior respectivamente mostrando ambas valvas de PUAB: 3920. En la figura C se observa como utilizó la concha de un bivalvo como superficie de fijación. Barras de escala representan 10 mm.

centrada y a una CA alargada dorso-ventralmente. Esta CA comunica con foseta del diente N de la VD. Puede aparecer una pequeña CA entre el Dp y el Mp.

La CI contiene una sucesión de canales paleales radiales muy alargados y estrechos desde el margen posterior del Mp hasta el margen anterior del Ma. Estos canales están separados por finos septos que se bifurcan hasta en tres ocasiones (Fig. 93) para dar lugar a una sucesión de hasta cuatro filas de canales cada vez más pequeños y estrechos. El número de filas se mantiene más o menos constante a lo largo de todo el margen ventral pasando a dos filas a medida que nos acercamos a los márgenes anterior y posterior.

*Discusión.*—D'Orbigny (1850) incluyó en tercera posición de la sinonimia de *Caprina coquandiana* d'Orbigny, 1842, a *Plagioptychus toucasi*, Matheron. Posteriormente *P. toucasi* fue puesta en sinonimia con *C. coquandiana* por Douvillé (1888b, p. 715) debido a que en Matheron (1842) aparecía la definición más antigua de la especie. Los ejemplares con la VD conservada concuerdan con la clasificación de Menessier (1957, p. 836-837) quien consideró separar las especies de *Plagioptychus* del "Senoniense" según si la VD era cónica o gyropleuriforme e incluyó a *P. toucasi* entre las especies con la VD gyropleuriforme gigantes. La diferencia de tamaño, la morfología de la VD y



Fig. 92- *Plagioptychus toucasi* Matheron, 1842, pares estéreo. A, Vista lateral de ambas valvas por el lado posterior de PUAB: 3921. B, Vista lateral de ambas valvas por el lado posterior de PUAB: 27883. C-D, Vista lateral y superior respectivamente de ambas valvas PUAB: 45148. Barras de escala representan 10 mm.

de los canales de la VI permiten distinguir estos ejemplares de los de *P. aguilloni*.

En les Collades de Basturs se han recogido ejemplares aislados a lo largo del intervalo de margas neríticas M2 (Fig. 94). Todos los ejemplares recogidos presentan un tamaño parecido e internamente unas características como las descritas por anteriormente. Esta especie presenta una variabilidad intraespecífica muy baja.

*Distribución.*—La especie es conocida a lo largo del Coniaciense-Santoniense del Tetis Mediterráneo. Citada en Emiratos Árabes Unidos (EAU), España, Francia, Jamaica, Rumania y Yugoslavia. Los registros de EAU (Morris y Skelton, 1995) y Jamaica (Trechmann, 1924b) son dudosos por su edad y porque no figuran ningún ejemplar.

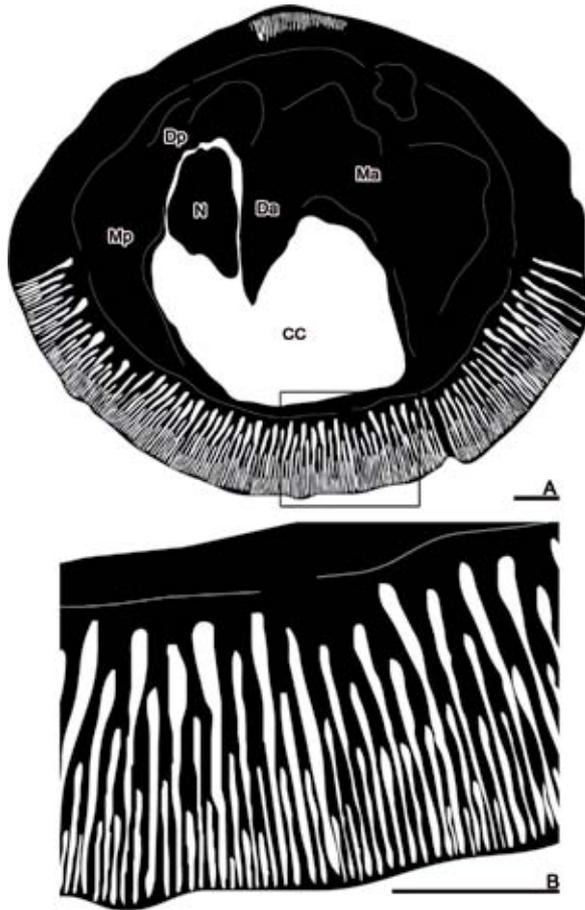


Fig. 93- *Plagioptychus toucasi* Matheron, 1842. Dibujo de una sección transversal justo por debajo de la comisura de la VI. A, PUAB: 27880. B, Detalle de la zona ventral de PUAB: 27880. Barras de escala representan 10 mm.

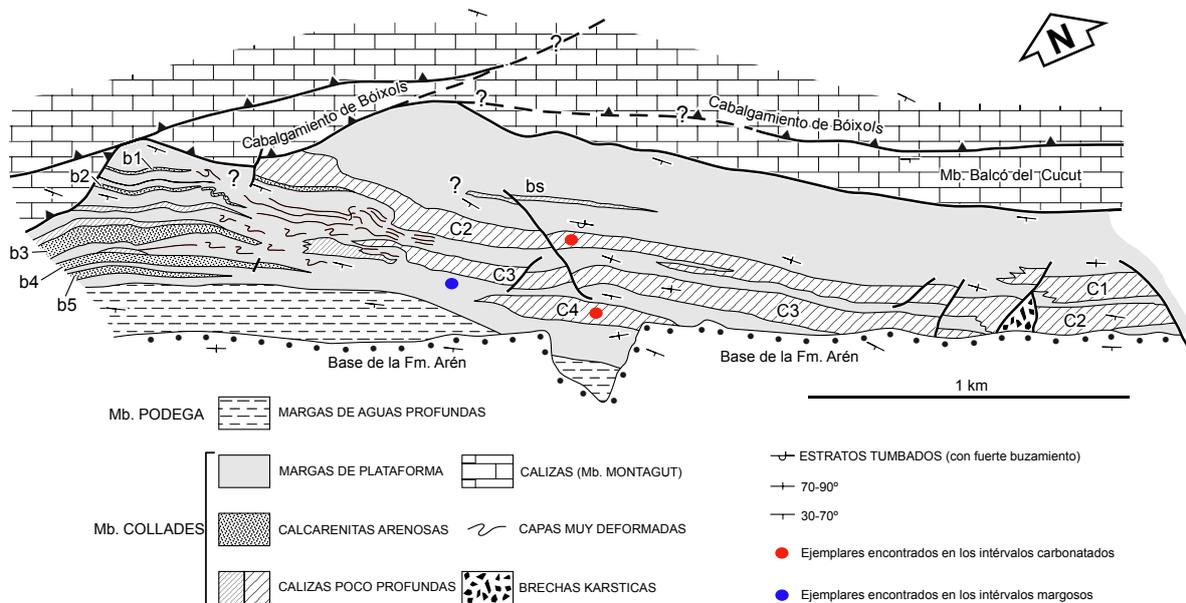


Fig. 94- *Plagioptychus toucasi* Matheron, 1842. Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos rojos representan aquellos ejemplares hallados en las plataformas mientras que los azules aquellos que han sido encontrados en las margas.