

UAB

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

Familia RADIOLITIDAE Gray, 1848

(originalmente fue mal escrito como Radiolidae, enmendado a Radiolitidae por Gray, 1848)

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

Diagnosis.—Adaptada de Dechaseaux y Coogan, con la asistencia de Cox (1969, p. 803) y Pons y Vicens (2008, p. 1-16). La VD o fija es cónica o cilindro-cónica porque el crecimiento vertical domina sobre el radial. La superficie de la VD presenta generalmente dos estructuras radiales (Fig. 95 y 96D). Estas pueden ser cóncavas, planas o convexas, están situadas en la región postero-ventral y separadas por una interbanda. Una de las estructuras se halla normalmente en la región posterior y la otra en la region ventral (Eb= estructura radial ventral, Sb=estructura radial posterior). La ornamentación de estas estructuras radiales e interbandas es diferente al resto de la superficie. Variaciones en el margen de las valvas como la inclinación y el plegamiento de las láminas de crecimiento pueden originar diferentes estructuras en la superficie de la concha. Cuando las láminas se pliegan hacia abajo forman estructuras que se asemejan a costillas, cuando se pliegan hacia arriba forman estructuras que se asemejan a surcos. También pueden aparecer espinas e invaginaciones. Variaciones

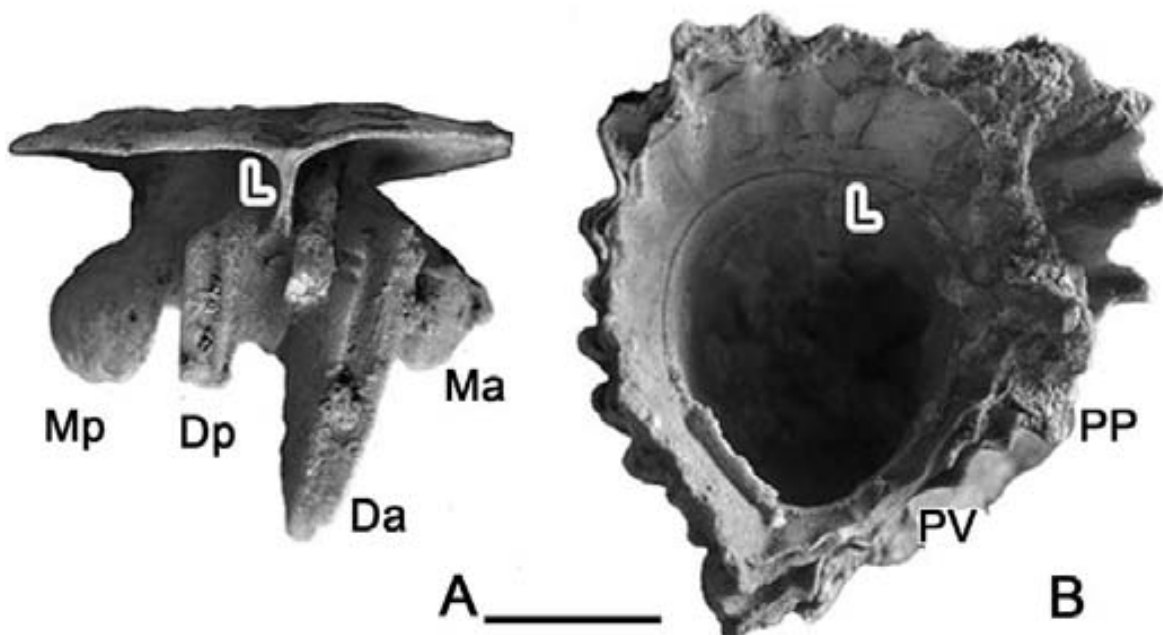


Fig. 95- *Eoradiolites liratus* (Conrad, 1852), neotipos. A, vista dorsal de la VI, la CE ha desaparecido (PU 20247). B, vista comisural de la VD (PU 20245). Extraído de Pons et al., (2011b). Barra de escala representa 10 mm.

en el apilamiento de las láminas de crecimiento pueden producir arrugas concéntricas, imbricaciones o incluso dejar espacios huecos entre sucesivas láminas o sets de láminas (Fig. 96).

La VI es generalmente cónica, corta y más o menos con forma de sombrero, porque el crecimiento radial domina sobre el vertical. La ornamentación de esta valva, formada por CE, dependerá de la forma de la VD. Cuando adopta formas convexas o cónicas la ornamentación es muy parecida a la de la VD. Cuando la valva es más o menos plana está generalmente poco ornamentada. Internamente posee dos dientes (Dp y Da) y dos mióforos (Mp y Ma) compuestos de CI (Fig. 95A). Los dientes están acanalados y se insertan en unos engrosamientos en forma de ranuras que se producen en el margen externo de la CI, en la región dorsal de la VD. Los mióforos son más cortos que los dientes y están dispuestos simétricamente.

La estructura de la CE de la concha en los radiolítidos corresponde al ectostracum, secretado por el lóbulo externo del manto (terminología después de Oberling, 1955). Su microestructura está formada por calcita prismática normal y es relativamente gruesa en comparación con otros rudistas o algunos otros bivalvos. El espesor de la CE en los radiolítidos aumenta notablemente con el crecimiento de la concha.

En los radiolítidos, como en otros bivalvos, la acreción (acumulación) de material de la concha en el margen de las valvas produce una serie de láminas de crecimiento apiladas, más o menos organizadas en paquetes o sets de láminas que se pueden identificar en la superficie de la concha como anillos de crecimiento. En algunos radiolítidos, el desarrollo de las láminas de crecimiento es uniforme y su empaquetamiento continuo (común en la VI); se dice entonces que la estructura de la CE es compacta. En algunos otros, el desarrollo de las láminas de crecimiento no es uniforme y/o su apilamiento no es continuo (común en la VD), de manera que dejan huecos entre ellas; estos huecos ocupan la mayor parte de la anchura de la CE y se organizan siguiendo diferentes patrones, principalmente dependiendo del modelo de desarrollo de la lámina de crecimiento (Fig. 97). La estructura característica de la CE en los radiolítidos con estructura no compacta es la celular (Fig. 161).

Caracteres diagnósticos para la CE en los radiolítidos son: (1) CE gruesa, uniformemente o a nivel local, (2) aumento del espesor con el crecimiento de la concha, (3) formado por laminas de crecimiento organizadas en sets (anillos de crecimiento), (4) laminas de crecimiento con una microestructura prismática normal y con una estructura compacta o diferentes tipos de no-compacta (celular o no), (5) las láminas de crecimiento se desarrollan de forma distinta en las dos valvas, (6) las láminas de

crecimiento pueden mostrar un amplio espectro en la inclinación, y en pliegues radiales o concéntricos, manifestados en el labio y en la comisura y que son responsables de la ornamentación de la concha y especialmente de las estructuras radiales.

Distribución.— Cretácico medio-superior (Aptiense-Maastrichtiense).

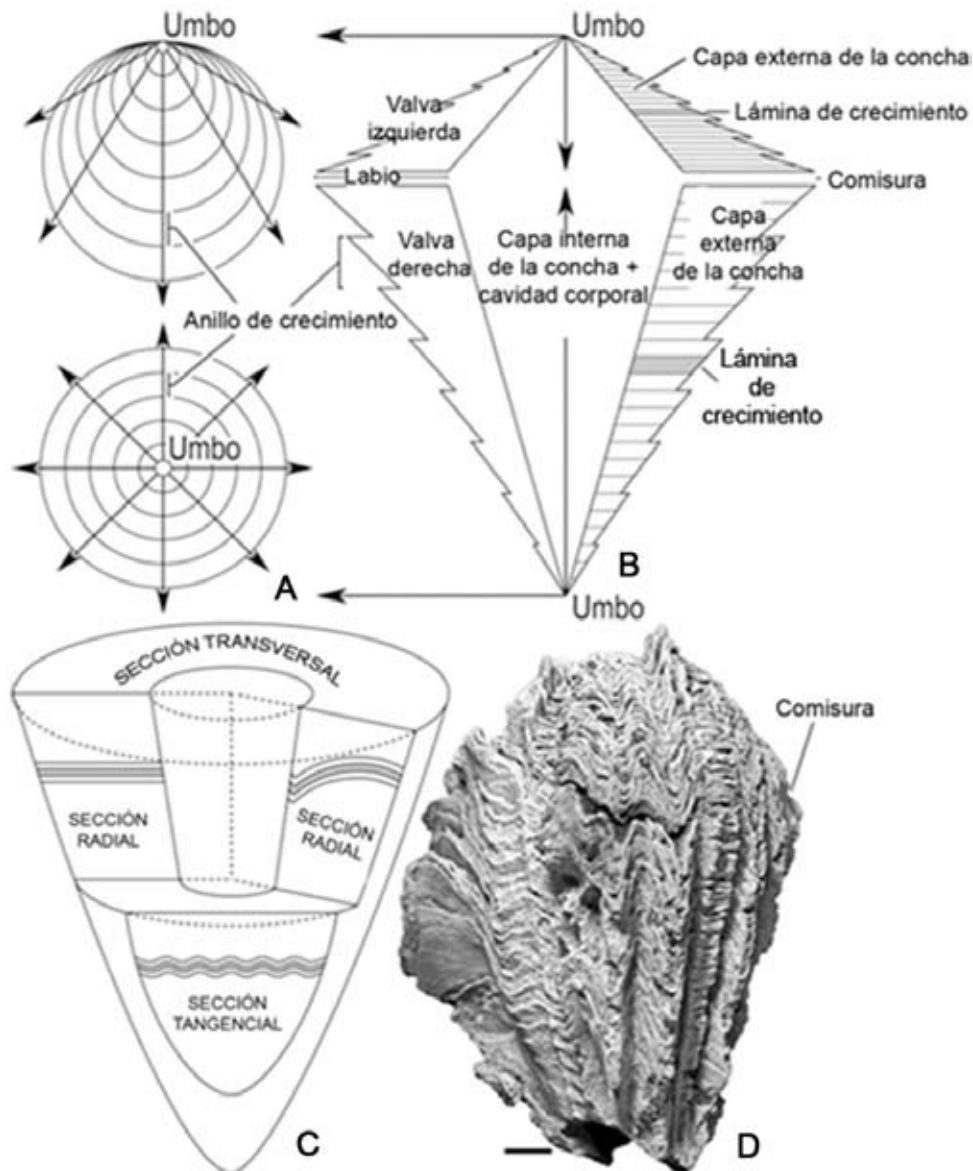


Fig. 96- A, Crecimiento hemiperiferal (superior) y crecimiento holoperiferal (inferior) en conchas de bivalvos. B, Esquema de una sección radial de ambas valvas en un radiolítido. Los componentes verticales y radiales del crecimiento de la concha han sido indicados con flechas en ambas valvas. C, Principales secciones usadas para el estudio de la estructura de la CE en los radiolítidos. Se ha representado tres láminas de crecimiento en algunas de las secciones, plana y horizontal en la sección radial de la izquierda, plegado concéntricamente (inclinación de las láminas con cambios desde el interior hacia el margen exterior) en la sección radial de la derecha, y radialmente plegada en la sección tangencial. Una sección transversal debe cortar las láminas de crecimiento con un ángulo diferente en diferentes partes de la sección y en los dos últimos casos. D, Holotipo de *Biradiolites lameracensis* Toucas (EMP-R329), costillas y senos agudos y planos en la superficie externa de ambas valvas y con una comisura en zig-zag, producido por el plegado hacia arriba y hacia abajo de las láminas de crecimiento. Tomado de Pons y Vicens (2008). Barra de escala representa 10 mm.

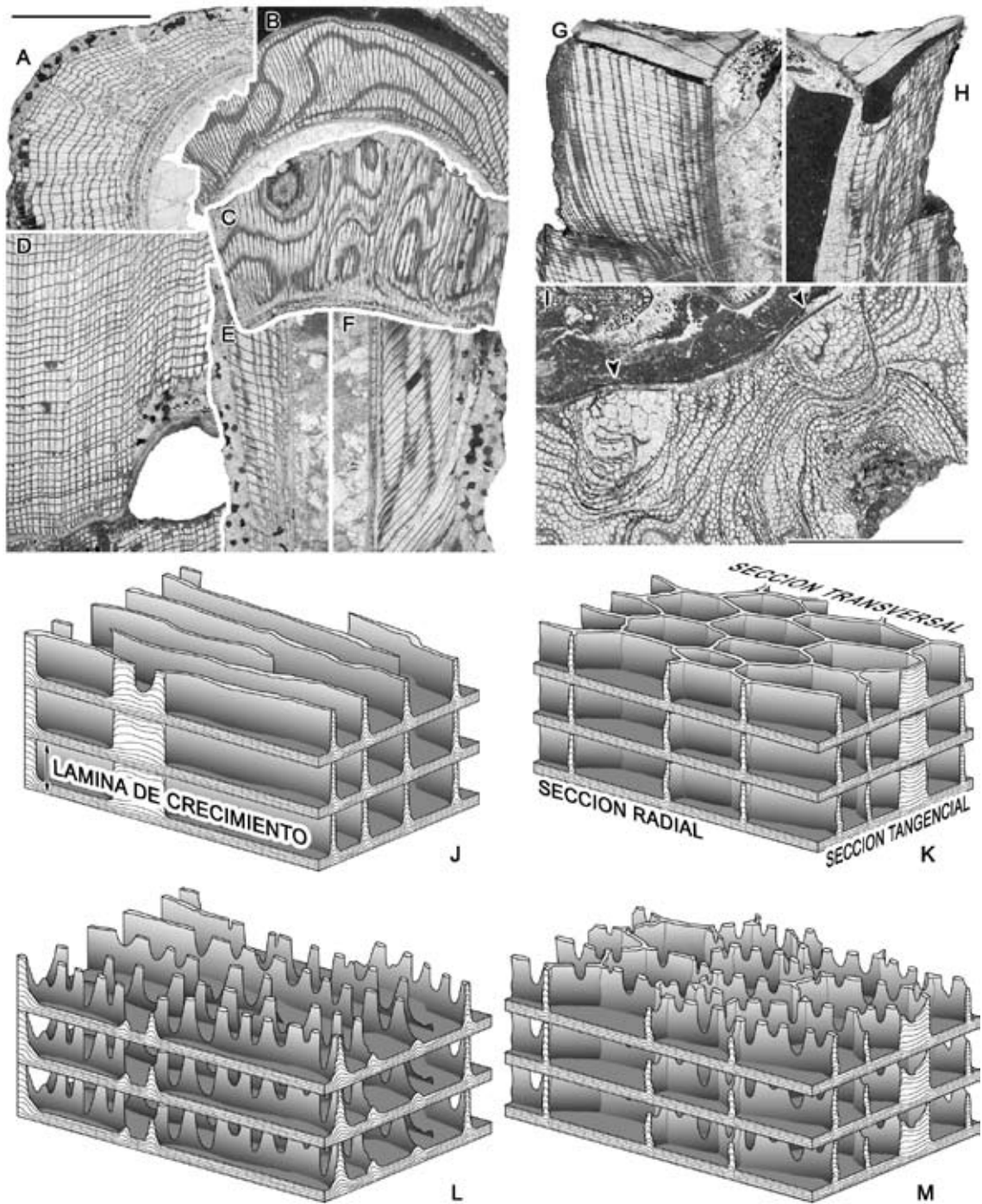


Fig. 97- A-F, Estructura no compacta con crestas radiales continuas en las láminas de crecimiento, *Biradiolites moroi* (Vidal). A, sección transversal de la VD cortando las láminas de crecimiento oblicuamente. B, sección cercana a ser paralela a las láminas de crecimiento. C, sección cercana a ser paralela a las láminas de crecimiento. D, sección tangencial. E-F, sección radial. G-I, Estructura no compacta celular normal en las láminas de crecimiento, *Radiolites angeiodes* Lamarck. G-H, secciones radiales de ambas valvas, la estructura radial ventral se corta en H. I, sección transversal de la VD. J, Modelo simplificado de la estructura no compacta con crestas radiales continuas centro-derecha. K, Modelo simplificado de la estructura no compacta celular normal. L, Modelo simplificado de la estructura no compacta con crestas radiales discontinuas. M, Modelo simplificado de la estructura no compacta celular discontinua. Tomado de Pons y Vicens (2008). Barras de escala representan 10 mm.

Género BIRADIOLITES d'Orbigny, 1850

Especie tipo.—*Biradiolites canaliculatus* d'Orbigny 1850 SD ICZN. Opinión 891 (Actualizado marzo 2012). *Pal. France, Crét.*, 4 (Brach.): 230 (género masculino) (especie tipo, por designación de Toucas, 1909 (*Mém. Soc. géol. France, Paléontol.*, 36: 98)).

Diagnosis.—Adaptada de Cestari (2008, p. 88-89). La VD tiene forma de cónica a cilíndrica con pliegues en el margen de la concha bien marcados. Presenta dos estructuras radiales en forma de bandas planas, lisas y poco prominentes que se corresponden con pliegues aplanados de las láminas de crecimiento. La banda posterior (BP) más estrecha que la banda ventral (BV). El espacio entre ambas estructuras puede estar formado por uno o varios pliegues hacia abajo de las láminas de crecimiento iguales a las de la periferia de la concha. No presenta L. En la CE, las láminas de crecimiento están muy inclinadas y plegadas. Se atribuyen al género especies con estructura compacta y no compacta en sus láminas de crecimiento, ya sea con estructura no compacta celular normal o crestas radiales continuas o discontinuas.

La VI es de cóncava a convexa. Su ornamentación se corresponde con la de la VD. El aparato miocardinal presenta los dos dientes muy separados dejando una cavidad dorsal que puede ser bastante amplia. La estructura que presentan las láminas de crecimiento puede ser igual que la de la VD o compacta.

Discusión.—La posición sistemática de este género ha sido polémica desde su creación por d'Orbigny (1847). Señaló que presentaba todas las características internas de los *Radiolites* y que la presencia de dos bandas longitudinales, espaciadas, desiguales, bien distinguidas del resto, que se extendían por las dos valvas con una organización particular análoga a los surcos que se observan en los *Hippurites* permitían distinguirlos de los *Radiolites*. Distinguió las especies de *Biradiolites canaliculatus* d'Orbigny, 1850, *Biradiolites cornu-pastoris* (Des Moulins, 1826), *Biradiolites quadrata* d'Orbigny, 1850 (= *Biradiolites angulosus* d'Orbigny, 1842 según Steuber (1999)), *Biradiolites angulosus*, *Biradiolites fissicostata* d'Orbigny, 1850.

Fischer (1887) distinguió entre los Radiolitidae los géneros *Radiolites* y *Biradiolites*, incluyendo en este último *Lapeirousia*, *Bournonia*, *Synodontites* y *Biradiolites* s.s.

Douvillé (1902), considerando también a Bayle (1855), incluye *Biradiolites* en los "Biradiolitínés", caracterizados por la ausencia de L e incluyendo formas primitivas y

derivadas, estas últimas provistas de bandas lisas y de un pliegue como interbanda. Douvillé (1904) aún mantiene las especies de *Durania* dentro del género de *Biradiolites* pero Douvillé (1908a) eleva *Durania* a género.

Toucas (1907-1909) distingue seis grupos de especies de *Biradiolites* en base a la forma de las láminas de crecimiento, a las bandas y a la interbanda: *Biradiolites lombricalis* (d'Orbigny, 1842) que pasó a ser *Distefanella lombricalis* (d'Orbigny, 1842), Parona, 1901 (non *Radiolites lombricalis* d'Orbigny, 1842), p. 206, pl. 1, fig. 12; pl. 2, figs. 2-5; pl. 3, figs. 8a-b [Enmendado *Distefanella salmojraghii* Parona, 1911c], *B. angulosus*, *Biradiolites acuticostatus* (d'Orbigny, 1842), *B. canaliculatus* d'Orbigny, *Biradiolites ingens* (Des Moulins, 1826) y *B. fissicostatus*.

Douvillé (1913b) considera *Agria*, *Eoradiolites* y *Distefanella* como formas primitivas de "Biradiolitínés" y *Biradiolites* y *Bournonia* como formas derivadas.

Dechaseaux y Coogan (1969) incluye a *Biradiolites* dentro de la subfamilia Biradiolitinae junto con *Bournonia*, *Distefanella*, *Milovanovicia*, *Parabournonia*, *Synodontites* y *Thyrastylon*. Esta subfamilia se caracteriza por la ausencia de la L y por presentar en la CE "celdas cuadrangulares prismáticas".

Pons y Vicens (2008) demuestran que el concepto de "celdas cuadrangulares prismáticas" utilizado para separar subfamilias como Radiolitinae y Biradiolitinae es erróneo y que no existe en ningún radiolítido.

Por lo dicho anteriormente se observa que el género *Biradiolites* ha sido utilizado como un cajón de sastre a lo largo del tiempo. Se han ido clasificando dentro del género especies con caracteres taxonómicos muy distintos como se vera más adelante en las especies de les Collades de Basturs. Por este motivo la revisión del género dentro del contexto de la familia es extremadamente necesario.

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

Biradiolites acuticostatus (d'Orbigny, 1842)

Figs. 98, 99, 100, 101 y 102

- *1842 *R. acuticostata* d'Orb. - Orbigny, p. 185
- *1850 *Radiolites acuticostata* d'Orb. - Orbigny, p. 208, pl. 550
- 1909 *Biradiolites acuticostatus* d'Orbigny - Toucas, p. 109, pl. 21, figs. 1-3
- 1909 *Biradiolites orbigny* n. sp. - Toucas, p. 110, pl.21, fig.4,4a
- 1921 *Biradiolites acuticostatus* d'Orbigny - Klinghardt, p. 45 [pl. 10, figs. 1, 2, 2a, pl. 13, figs. 1, 4, 11, 12 en Klinghardt 1928a]
- v1977 *Biradiolites acuticostatus* (d'Orbigny) - Pons, p. 76, pl. 76, figs. 1-3
- 1988 *Biradiolites fissicostatus* d'Orbigny - Pons y Gili, p. 287, tab. 1
- v1998 *Biradiolites acuticostatus* (d'Orbigny) - Vicens et al., p. 424, text-fig. 20
- 2002 *Biradiolites orbigny* Toucas - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)
- 2002 *Biradiolites acuticostatus* (d'Orbigny)- Steuber (ver para lista completa de sinonimias)
- 2007 *Biradiolites acuticostatus* (d'Orbigny) - Mace-Bordy, p. 95, figs. 2A, 3F

Tipo.—Holotipo figurado en d'Orbigny (1850, pl. 550, fig. 6) y en Mace-Bordy (2007b, figs. 2A y 3F). Ubicado en el MNHN (Paris, Francia) con número de registro R09068 y con una altura de 33 mm y un diámetro de 28 mm. Perteneciente al Santoniense de Le Beausset (Var, Francia) según Mace-Bordy (2007b, p. 96). D'Orbigny no citó ningún tipo en su trabajo "Paléontologie française, Terrains crétacés. vol. 4, Brachiopodes". Fue Mace-Bordy (2007b) quién revisando el material de la colección d'Orbigny ubicada en el MNHN encontró dicho ejemplar con la el número de la Pl. 550 y la etiqueta de "tipo". También se han designado cuatro paratipos con número de registro R09208 d'Orbigny (1850, pl. 550, fig. 1), R09067 d'Orbigny (1850, pl. 550, figs. 2, 4), R09066 d'Orbigny (1850, pl. 550, fig. 3, 5) y B17652 d'Orbigny (1850, pl. 550, fig. 8) pertenecientes al Santoniense de Le Beausset (Var, Francia) y ubicados en el MNHN.

Diagnosis.—Adaptada de d'Orbigny (1850, p. 208) y Toucas (1909, p. 109). La VD es cónica. Está cubierta por pliegues hacia abajo salientes y diferentes en forma de costillas. La región antero-dorsal no presenta la ornamentación tan desarrollada o esta lisa. Las dos bandas, ligeramente proyectadas, la ventral un poco más ancha, se distinguen por su superficie plana y estriada y separadas de los pliegues hacia abajo por unos estrechos pliegues hacia arriba en forma de senos. La interbanda está formada por dos o tres pliegues hacia abajo parecidos a los de la periferia. La VI es plana o convexa y ligeramente excéntrica. Se adapta sobre la VD y forma en su superficie las dos bandas y los mismos pliegues. La estructura de la CE en la VD esbo compacta del tipo celular discontinua.

Material.—9 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento (PUAB: 3965-66, 28420-22, 28424, 28427, 42058, 42140).

Descripción.—La VD es cónica. Los individuos más grandes alcanzan los 58 mm de altura y los 35 mm de diámetro (Figs. 98-99). Las láminas de crecimiento están muy inclinadas y plegadas hacia el interior de la concha, y los paquetes de crecimiento son muy evidentes en la superficie de la valva. Este hecho está más marcado en la VD y le otorga un aspecto foliado. Las estructuras radiales son planas, salientes, bien definidas y tienen forma de banda. La BV es más ancha que la posterior, hasta los 8 mm en los ejemplares de mayor tamaño. La BP no sobrepasa los 6 mm de ancho. Las dos bandas están separadas de los pliegues vecinos por estrechos pliegues hacia arriba en forma de senos. La interbanda está formada por dos o tres pliegues hacia abajo de las láminas de crecimiento en forma de costillas. Estos pliegues hacia abajo

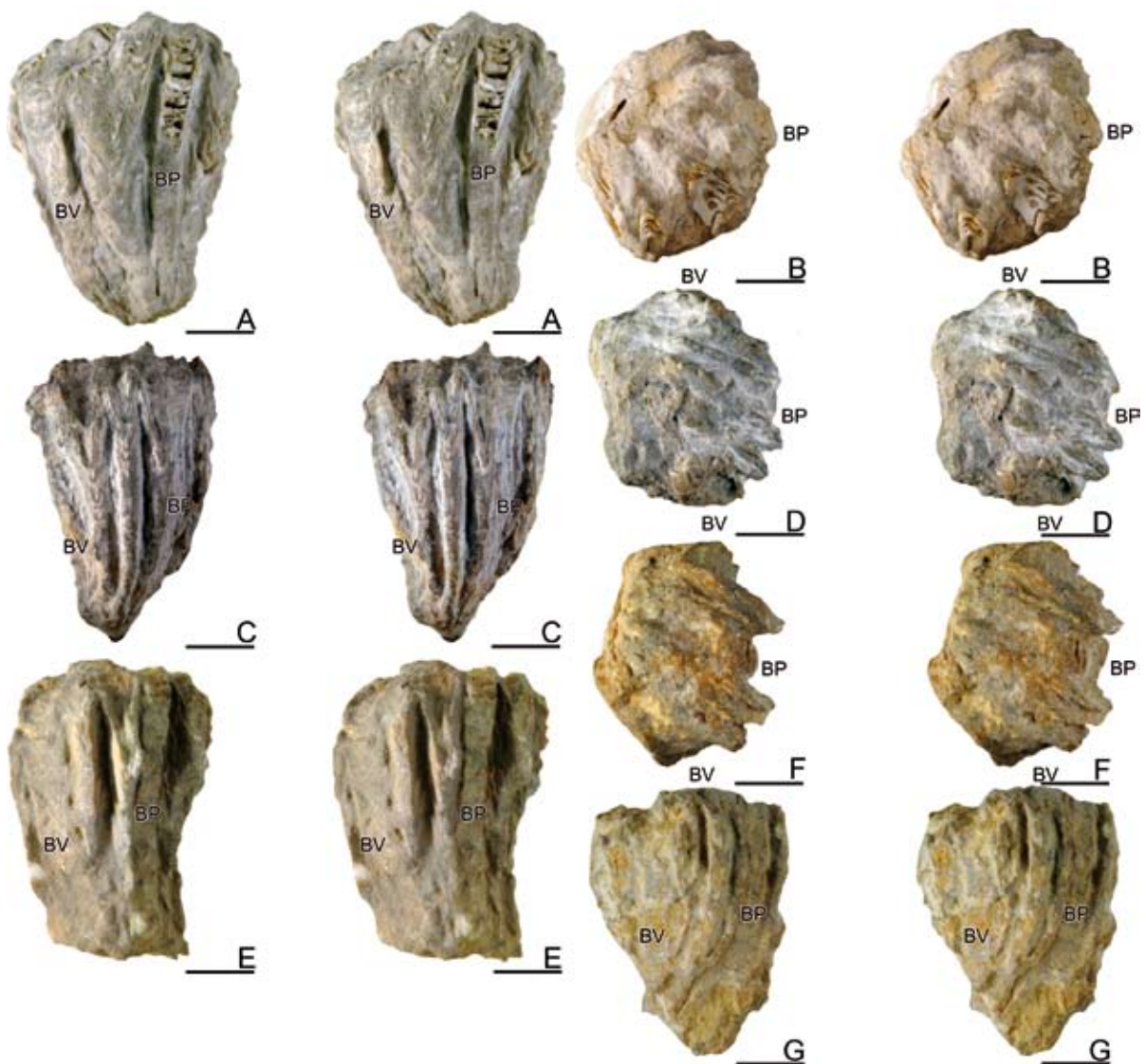


Fig. 98- *Biradiolites acuticostatus* (d'Orbigny, 1842), pares estéreo. A-B, vista postero-ventral de la VD y superior de la VI respectivamente de PUAB: 3966. C-D, vista postero-ventral de la VD y superior de la VI respectivamente de PUAB: 28421. E-F, vista postero-ventral de la VD y superior de la VI respectivamente de PUAB: 3965. G, vista postero-ventral de la VD de PUAB: 42140. Barras de escala representan 10 mm.

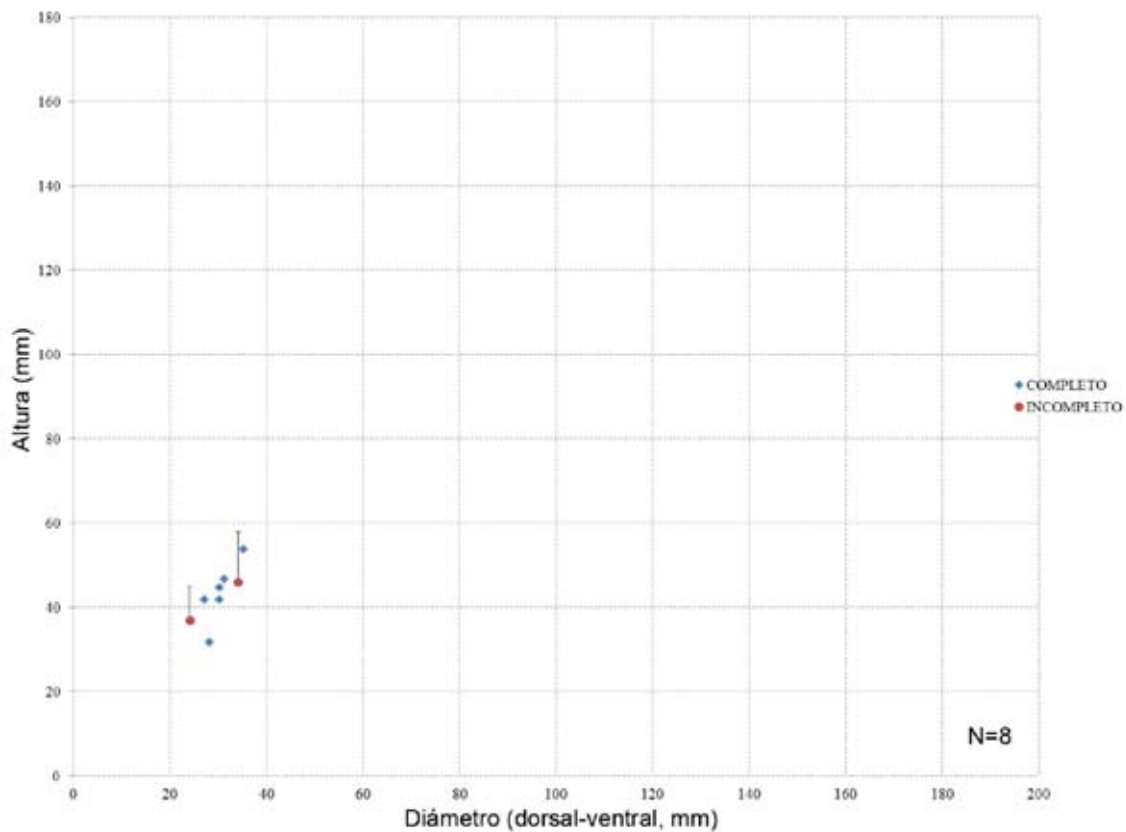


Fig. 99- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Biradiolites acuticostatus* (d'Orbigny, 1842). Los ejemplares incompletos muestran una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

están separados a su vez por pliegues hacia arriba y hacia adentro de las láminas de crecimiento en forma de senos. En un caso se observa (Fig. 98A) como un pliegue de la interbanda se desdobra al llegar a la etapa adulta del individuo pasando de un solo pliegue hacia abajo en la interbanda a dos. En los ejemplares de mayor tamaño, siguiendo la periferia en el sentido de las agujas del reloj desde la región dorsal nos encontramos: pliegue hacia abajo, pliegue hacia arriba, pliegue hacia abajo, pliegue hacia arriba, banda, pliegue hacia arriba, pliegue hacia abajo, pliegue hacia arriba, banda, pliegue hacia arriba, pliegue hacia abajo. La superficie de la región antero-dorsal presenta unos pliegues poco desarrollados y en ocasiones aparece lisa.

La VI es ligeramente convexa y excéntrica con el umbo desplazado hacia el lado antero-dorsal. La superficie presenta las mismas estructuras radiales que la VD pero menos desarrolladas (Fig. 98B, D y F).

Las secciones transversales de la VD son sub-redondeadas. No tiene L. El aparato miocardial es grande en comparación con la CC. Los dientes y el Mp tienen una

morfología y tamaño parecido mientras que el Ma es fino y alargado y se extiende a lo largo del margen anterior (Fig. 100). Las secciones transversales por lo general cortan las láminas de crecimiento con un ángulo alto. Las láminas de crecimiento son muy finas y están fuertemente inclinadas y plegadas lo largo de toda la periferia de la VD aunque en el interior de los pliegues hacia abajo y en las bandas radiales esta inclinación es casi horizontal (Fig. 101). Las láminas de crecimiento de la CE están tan plegadas que ha sido muy difícil distinguir de qué tipo de estructura está formada pero está compuesta en su mayoría de estructura no compacta. Únicamente en la parte interna de los pliegues hacia abajo donde las láminas se horizontalizan un poco ha sido posible observar la estructura de la CE. El crecimiento discontinuo de las láminas de crecimiento aparece como finas líneas radiales. En uno de los ejemplares se observa una región punteada en el interior de uno de los pliegues hacia abajo de la interbanda. Este punteado hace referencia a algún tipo de discontinuidad en el crecimiento de la CE (Fig. 101C). En uno de los pliegues hacia abajo de la región antero-dorsal aparecen unas finas crestas radiales. Estas crestas parece que en algún momento se

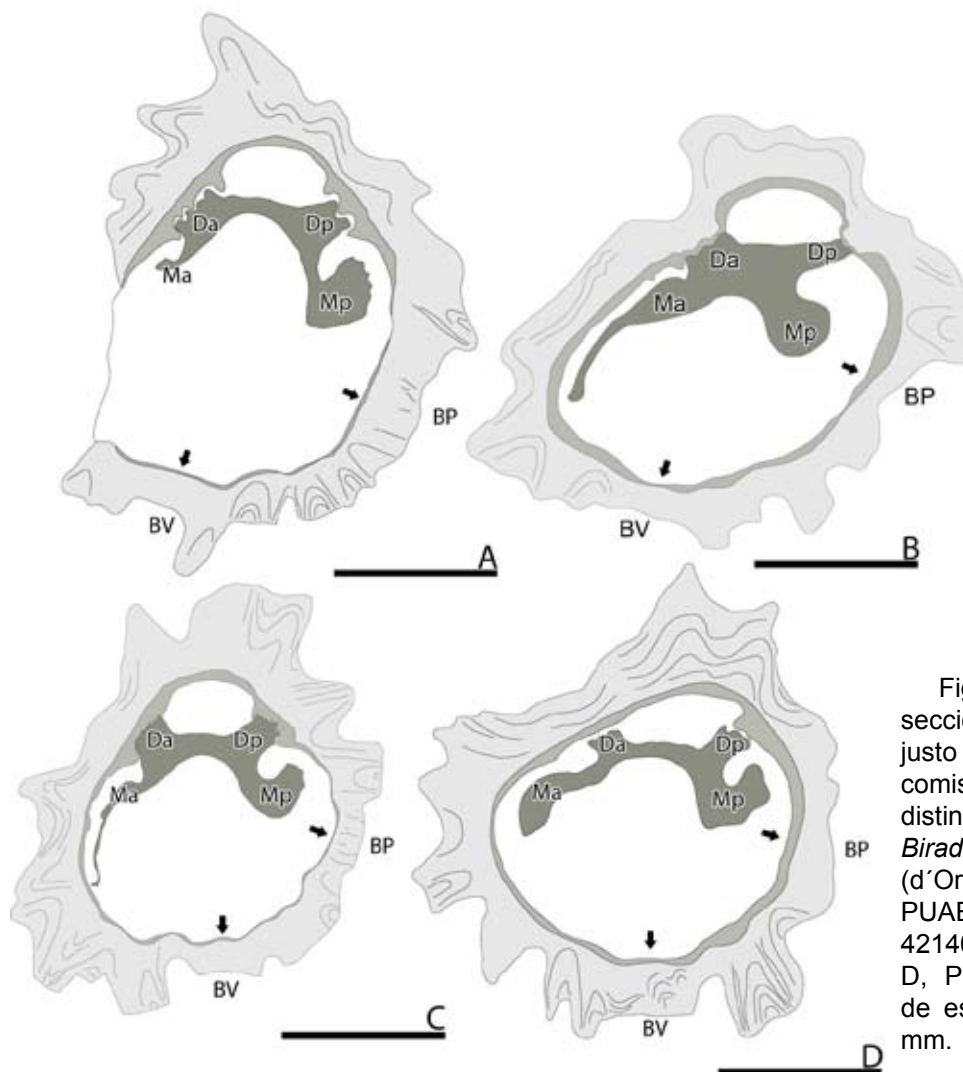


Fig. 100- Dibujos de secciones transversales justo por debajo de la comisura de la VD de distintos ejemplares de *Biradiolites acuticostatus* (d'Orbigny, 1842). A, PUAB: 28421. B, PUAB: 42140. C, PUAB: 28420. D, PUAB: 28727. Barras de escala representan 10 mm.

unen para formar células alargadas (Fig. 101B). Estos dos aspectos podrían referirse a la presencia de una estructura del tipo discontinua con celdas alargadas. El surco marginal interno (SMI) está bien definido y aparece en forma de celdas alineadas a lo largo del margen interno de la CE. La anchura del SMI parece ser el mismo a lo largo de todo el margen interno. La localización de las bandas radiales está bien marcada produciendo dos segmentos rectos en el margen interno de la CE variando la curvatura de la concavidad normal.

El tipo de estructura de las láminas de crecimiento de la VI no se ha podido conocer debido al tamaño que presentan y a lo fina que es la CE.

Discusión.—Esta especie propuesta por d'Orbigny (1842) mediante ocho ejemplares completos fue atribuida al género *Radiolites*. La primera atribución al género *Biradiolites* no fue hasta Toucas (1909) con material procedente del Santoniense inferior de Le Beausset (Var, Francia) y Martigues (Bouches-du-Rhône, Francia). Toucas (1909, Pl. 21, figs. 1-3) figura tres ejemplares completos e incluye esta especie dentro de un grupo llamado grupo de *Biradiolites acuticostatus* donde este representa la forma primitiva del grupo, *Biradiolites orbigny* Toucas, 1909 del Campaniense de Saint-Sirac, Leychert, Villeneuve d'Olmes y Bénaix (Ariège, Francia) y *Biradiolites lameracensis* Toucas, 1909 del Maastrichtiense de Maine-Roi y de Lamérac (Charente, Francia) y Saint-Mamet (Dordogne, Francia) eran las otras especies del grupo. Al observar lo figurado por Toucas (1909, pl. 21, figs. 1-4) vemos que tanto los ejemplares de *B. acuticostatus* como los de *B. orbigny* presentan tres pliegues hacia abajo en la interbanda y tan solo se aprecia una diferencia de tamaño. Esta variación en el número de pliegues hacia abajo de la interbanda y de la diferencia de tamaño podría explicarse por la variación intraespecífica de la propia especie por lo que *B. acuticostatus* y *B. orbigny* podrían considerarse sinónimas. La otra especie que Toucas (1909) incluyó dentro de este grupo, *B. lameracensis*, es la forma más moderna del grupo de *Biradiolites ibericus* Vidal, 1878 (Vicens, 1992) quedando *B. acuticostatus* como único representante del grupo.

En los ejemplares de les Collades de Basturs el número de pliegues de la interbanda varía de dos a tres. Los ejemplares de mayor tamaño presentan dos mientras que los de menor tamaño presentan tres. De los nueve ejemplares recogidos en les Collades de Basturs tan solo se conoce la procedencia de dos (PUAB: 42058, 42140), ambos pertenecientes al intervalo calcáreo C3 (Fig. 102). El ejemplar PUAB: 42058 presenta una mala conservación y se encuentra colapsado. El ejemplar PUAB: 42140 (Fig. 98G, Fig. 100B) está completo, es de talla pequeña y presenta tres pliegues hacia abajo en la interbanda. El desconocimiento de la procedencia del resto de material no permite

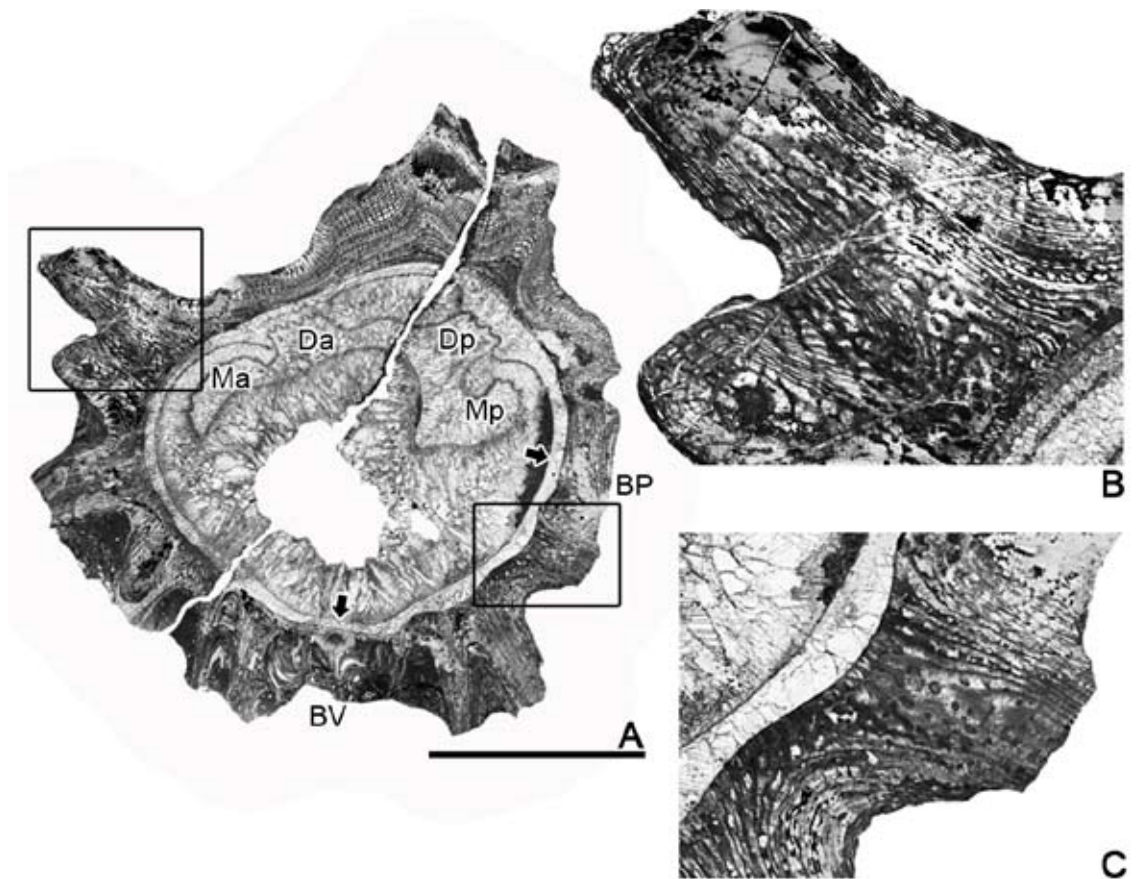


Fig. 101- *Biradiolites acuticostatus* (d'Orbigny, 1842). A, Sección transversal de la VD por debajo de la comisura cortando las láminas de crecimiento con un ángulo alto, PUAB: 28727. B, Vista en detalle de una costilla de la región antero-dorsal donde se distinguen unas crestas radiales que se unen para formar células alargadas. C, Vista en detalle de una costilla de la región postero-ventral donde se distingue un punteado. Barras de escala representan 10 mm.

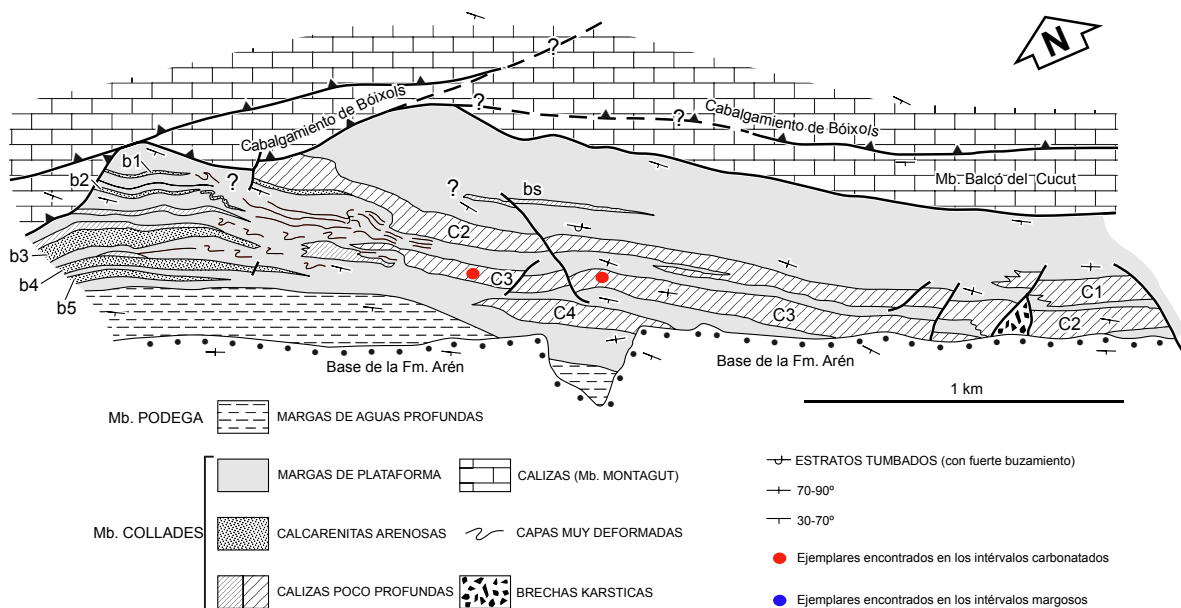


Fig. 102- *Biradiolites acuticostatus* (d'Orbigny, 1842). Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos rojos representan aquellos ejemplares hallados en las plataformas.

saber si estas variaciones morfológicas son atribuibles a aspectos paleoambientales.

Distribución.— La especie es conocida a lo largo del Coniaciense medio-superior (Steuber y Höfling, 1999e) hasta el Santoniense superior (Vicens et al., 1998) del Tetis Mediterráneo. Citada en Alemania, Bulgaria, España, Francia, Italia, Suiza y Yugoslavia. Los registros de Bulgaria (Swinburne et al., 1992), Italia (Ruberti, 1993b), Suiza (Rollier, 1906) y Yugoslavia (Milovanovic, 1935b) son dudosos ya que ninguno de los autores figura ningún ejemplar.

Biradiolites angulosissimus Toucas, 1909

Figs. 103, 104, 105, 106 y 107

- *1909 *Biradiolites angulosissimus* n. sp. - Toucas, p. 106, pl. 20, figs. 4-7, text-fig. 71
- 1977 *Biradiolites angulosissimus* Toucas - Pons, p. 76, pl. 76, figs. 4a-f
- 1977 *Biradiolites jamaicensis* Trechmann - Pons, p. 78, pl. 81, figs. 1-3
- v1992 *Biradiolites angulosissimus* Toucas - Vicens, p. 182, pl. 58, figs. 8-10
- 1996 *Biradiolites angulosissimus* Toucas - Paris y Sirna, p. 192, pl. 2, figs. 1-2
- 2000 *Biradiolites angulosissimus* Toucas - Skelton y Smith, p. 110, fig. 10(a)
- 2002 *Biradiolites angulosissimus* Toucas - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)
- 2003 *Biradiolites angulosissimus* Toucas - Simone et al., p. 9, 25, tabla 4, text-fig. 5b, f

Tipo.—Holotipo figurado en Toucas (1909, pl. 20, figs. 4-4a). Ubicado en el MNHN (Paris, Francia) colección Toucas con número de registro J09048. Perteneciente al Santoniense de Le Beausset (Var, Francia). También se han designado tres paratipos con número de registro: J09087 Toucas (1909, pl. 20, fig. 7), J09043 Toucas (1909, pl. 20, figs. 5-5a) y J05522 Toucas (1909, pl. 20, fig. 6). Todos ellos ubicados en el MNHN (Paris, Francia) colección Toucas y pertenecientes al Santoniense de Le Beausset (Var, Francia).

Diagnosis.—Adaptada de Toucas (1909, p. 106) y Vicens (1992b, p. 182). La VD es de pequeña talla. Es cónica y está ornamentada con numerosos pliegues hacia abajo y hacia afuera con aspecto de costillas finas angulosas. Las dos bandas son estrechas y salientes y se distinguen bien de los pliegues hacia abajo que los limitan y separan. La BP es estrecha y cóncava en su parte central y está limitada por dos pequeños pliegues. La BV, que puede estar posicionada ligeramente hacia la zona anterior, es más ancha que la posterior y es ligeramente cóncava. La interbanda puede estar formada por hasta pliegues hacia abajo. La VI es operculiforme y cóncava y reproduce los mismos pliegues y las dos bandas de la VD. En secciones transversales de la VD se observa que la CE puede presentar estructura del tipo celular o de crestas radiales continuas.

Material.—45 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento (PUAB:2225, 2234, 3387-94, 3524, 3526-29, 3584, 3927-31, 3968-69, 28411-12, 28418, 28425-28, 28439-40, 28471, 28473, 28487-89, 28657, 28783, 42192-93, 42199, 45166, 45170).

Descripción.—La VD es cónica. El individuo más grande alcanza los 50 mm de altura y los 27 mm de diámetro (Figs. 103-104). La BP es cóncava y tienen forma de banda. La BV es más ancha y plana. La superficie está ornamentada a lo largo de toda la periferia por pliegues hacia abajo y hacia fuera. Estos pliegues tienen el aspecto de

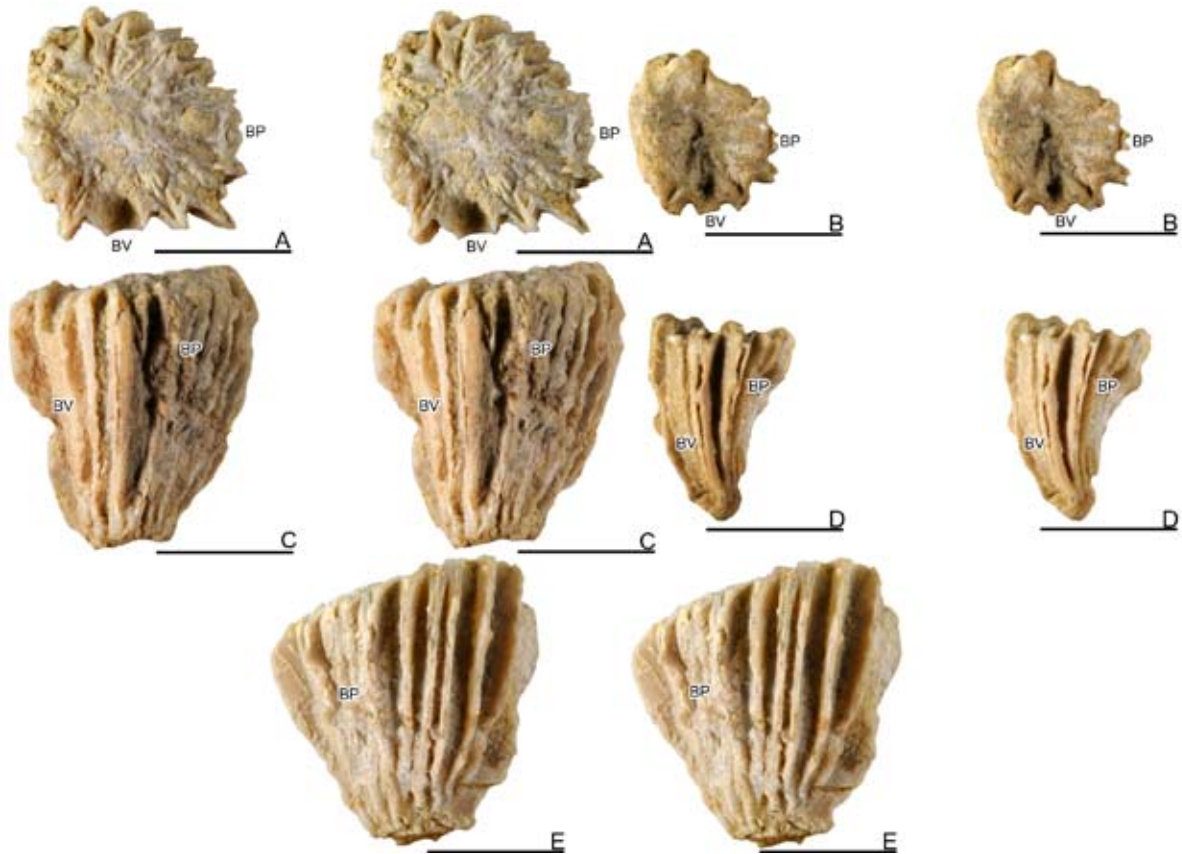


Fig. 103- *Biradiolites angulosissimus* Toucas, 1909, pares estéreo. A, C, E vista superior de la VI, vista postero-ventral y vista postero-dorsal respectivamente de PUAB: 42193. B, D, vista superior de la VI y vista postero-ventral respectivamente de PUAB: 3969. Barras de escala representan 10 mm.

costillas finas y angulosas, entre los 1-2 mm de ancho. Los pliegues cercanos a las bandas y los de la interbanda son más grandes que las del resto de la periferia (Fig. 103A-B). El número varía dependiendo del diámetro de la valva. Se han contado hasta 13 en un individuo de 21 mm de diámetro. La BP es estrecha, en torno a los 0,5 mm, y está separada por un pequeño seno radial a cada lado. La BV, que se encuentra en una posición antero-ventral, es más ancha, entre los 2-4,5 mm, y también está separada por un estrecho seno radial a cada lado. La interbanda está compuesta por dos o tres pliegues hacia abajo y hacia afuera con aspecto de costillas. La VI es operculiforme plano-cóncava. La superficie presenta las mismas estructuras radiales que la VD.

En las secciones transversales de la VD se observa que las láminas de crecimiento son muy finas y se extienden y pliegan para formar la morfología angulosa de la concha (Fig. 105). Estas láminas, al hacer la sección transversal, son cortadas en un ángulo alto. Las zonas donde se puede observar mejor la estructura de la CE es en la parte interna de los pliegues hacia abajo donde las láminas de crecimiento son cortadas casi paralelamente y permite observar mejor su estructura. En el resto de la concha las láminas están tan inclinadas que se cortan casi perpendicularmente

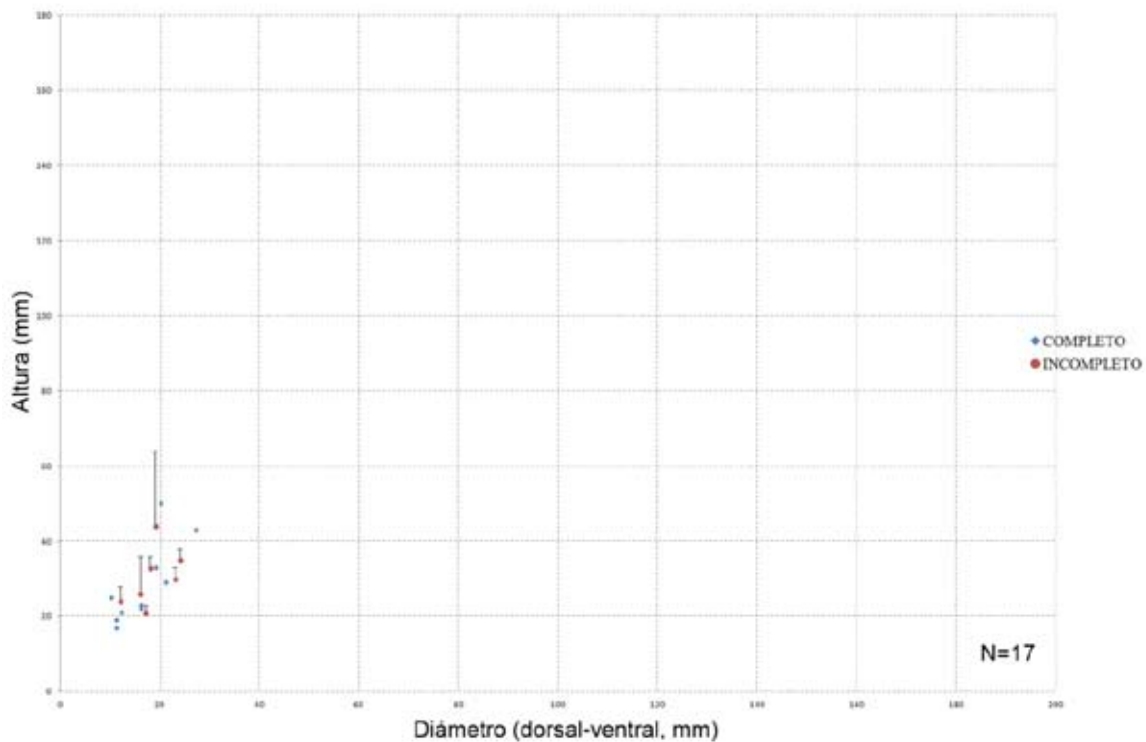


Fig. 104- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Biradiolites angulosissimus* Toucas, 1909. Los ejemplares incompletos muestran una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

impidiendo observar el tipo de estructura. La parte de crecimiento continuo de las láminas de crecimiento aparece como líneas onduladas bien definidas que van siguiendo el perímetro de la concha. En la parte interna de los pliegues hacia abajo pueden aparecer líneas concéntricas más amplias y mal definidas al cortarlas casi perpendicularmente (Fig. 106C). Sin embargo, la mayor parte de la CE se compone de estructura no compacta del tipo celular. La morfología de las células es asimétrica siendo más alargada hacia el margen interno de la concha. Este patrón más o menos alargado dependerá de si el ángulo con el que se cortan las láminas de crecimiento es mayor o menor. En algunos ejemplares (Fig. 106B-D), en el margen interno de la CE, la estructura tiene forma de crestas radiales continuas. La estructura, tanto si tiene forma de célula como de cresta, presenta un tamaño grande al compararla con el espesor total de la CE de la concha. El SMI aparece en forma de pequeñas celdas alineadas a lo largo del margen interno de la CE (Fig 106C).

Al realizar una sección radial por uno de los pliegues hacia abajo (Fig. 106A), se observa que la inclinación de las láminas de crecimiento es baja y que el SMI es pequeño. El crecimiento continuo de las láminas de crecimiento está cortado perpendicularmente y aparece como finas líneas apiladas. La parte de crecimiento discontinuo de las

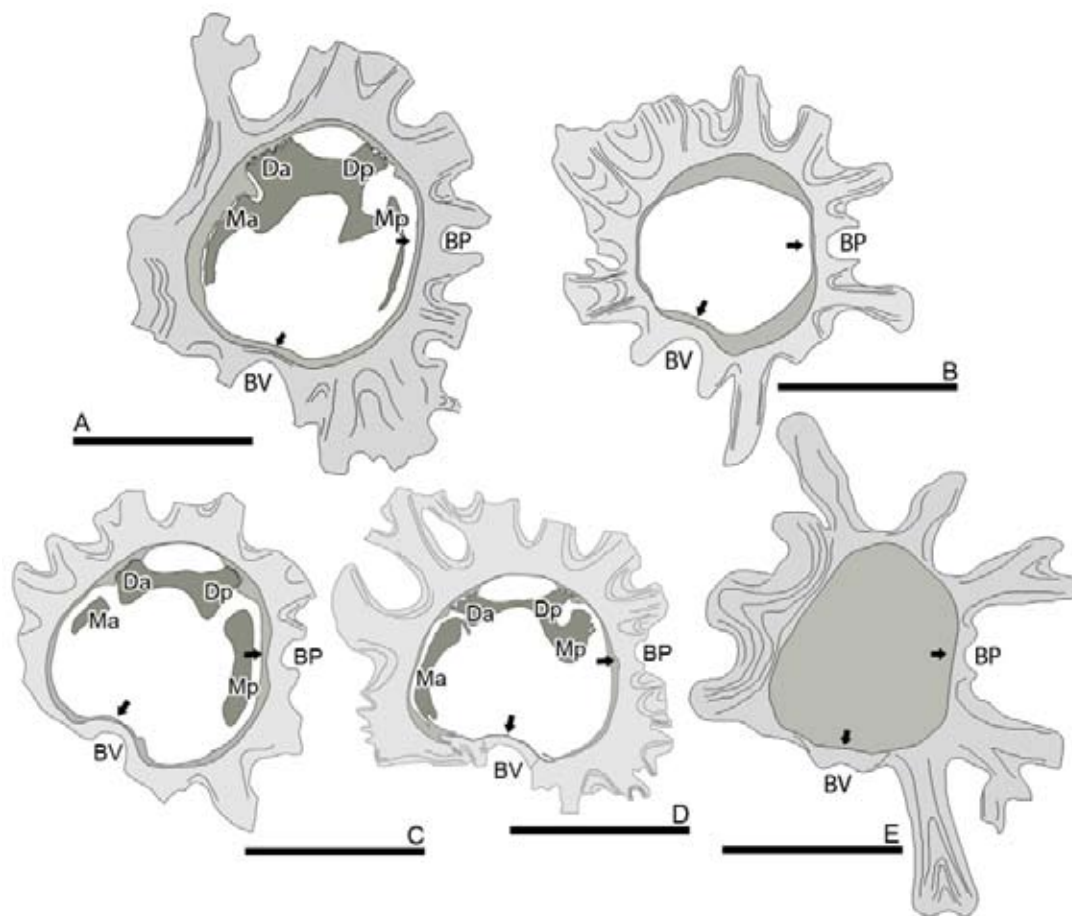


Fig. 105- Dibujos de distintas secciones transversales de la VD. A, Dibujo de una sección realizada a 4 mm por debajo de la comisura PUAB: 28657. B, PUAB: 3929. C, Dibujo realizado a 6 mm por debajo de la comisura PUAB: 45166. D, Dibujo de una sección realizada a 6 mm por debajo de la comisura PUAB: 28489. E, PUAB: 28440. Barras de escala representan 10 mm.

láminas de crecimiento (celdas o crestas) están cortadas oblicuamente y aparecen como líneas mal definidas, separadas unas de otras sin un patrón determinado y perpendiculares al crecimiento continuo.

Las láminas de crecimiento de la VI se componen de estructura compacta como se observa en una sección radial de ambas valvas (Fig. 106A).

Discusión.—Toucas (1909) describió la especie *Biradiolites angulosissimus* procedente de Le Beausset y en La Cadière-d'Azur (Var, Francia). Figuró cuatro ejemplares procedentes de Le Beausset Toucas (1909, pl. 20, figs. 4-7) y otro procedente de Bou Neskroun en Aurés (Argelia) Toucas (1909, p. 106, fig. 71) depositado en la colección de la Sorbonne. Al mismo tiempo Pervinquièrre recogió un ejemplar dentro del Santoniense de Djebel Taferma (Túnez). Savornin (1920) dejó relevancia con respecto al error de la localidad del ejemplar de Argelia “es probable que sea de Bou Nesroun du Hodna” y emitió sus dudas sobre la edad Santoniense atribuida por Toucas a este

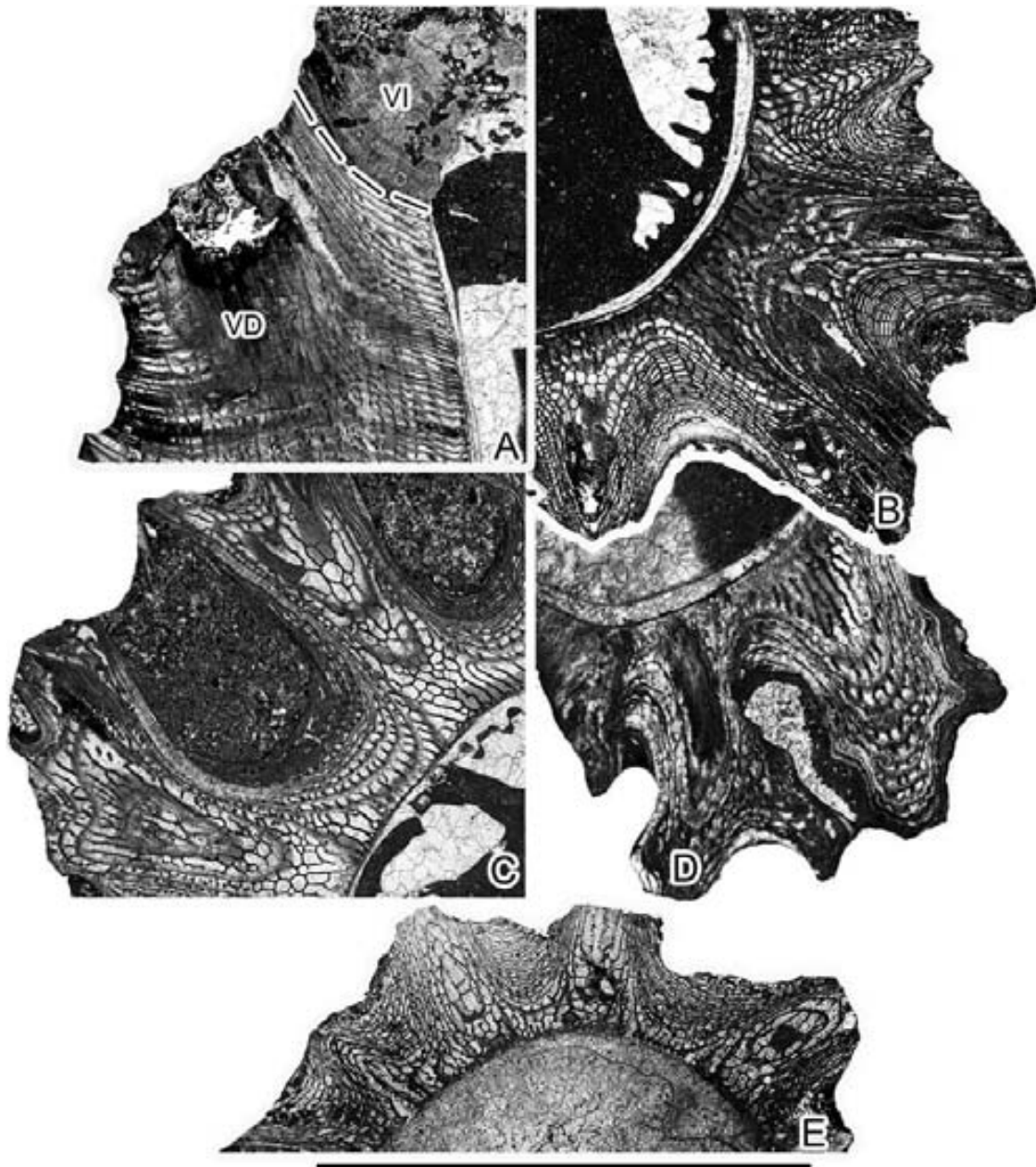


Fig. 106- *Biradiolites angulosissimus* Toucas, 1909. A-C, Sección radial cortando ambas valvas, sección transversal de la VD de la región postero-ventral cortando ambas estructuras radiales y las láminas de crecimiento con un ángulo elevado y sección transversal de la VD de la región antero-dorsal cortando las láminas de crecimiento con un ángulo bajo respectivamente de PUAB: 28489. D, Sección transversal de la VD de la región postero-ventral PUAB: 28657. E, Sección transversal de la VD de la región dorsal PUAB: 3527. Barra de escala representa 10 mm.

fósil. La referencia a este último es errónea por varios motivos: 1) La localidad de Bou Nesroun se sitúa bien dentro de Hodna y no dentro de Aurés, 2) El Santoniense no está representado en esta localidad (Savornin, 1920). El fósil descubierto bajo este nombre está datado por comparación con un *B. angulosissimus* del Santoniense de Túnez que se encuentra junto con *Bournonia lecocqi* Pervinquier, 1912, de la colección Pervinquier y procedente del Turoniense de Túnez (Chikhi-Aouimeur, 2010). Por lo tanto ni el ejemplar figurado por Toucas procedente de Bou Nesroun (Argelia) ni el

procedente de Djebel Taferna (Túnez) corresponden a *Biradiolites angulosissimus*.

En la descripción que Toucas (1909) y Vicens (1992) realizan de esta especie, se especifica que en la interbanda el número de pliegues hacia abajo puede variar de uno a tres. En los ejemplares de les Collades de Basturs son más comunes los ejemplares con tres pliegues hacia abajo aunque también aparecen ejemplares con dos pero nunca con uno. Se han recogido ejemplares en los intervalos carbonatados C2-C4 (Figs. 103A, C y E, 106E) y en el intervalo margoso M2 (Fig. 105C) (Fig. 107). El ejemplar PUAB: 28418, considerado como *Biradiolites jamaicensis* Trechmann, 1924, por Pons (1977) ha sido puesto en sinonimia. Los ejemplares recogidos en los intervalos calcáreos presentan un tamaño más o menos homogéneo. La morfología de la VD es más alargada y con unos pliegues hacia abajo bien marcados. Se han contabilizado 13 pliegues hacia abajo en un ejemplar de 21 mm de diámetro. En la mayoría de los casos conservan la VI. Los ejemplares del intervalo de margas neríticas M2 presentan una talla más pequeña. La morfología de la concha es cónica o cónica plana. La superficie de la VD está mal conservada. Se han contabilizado 13 pliegues hacia abajo en un ejemplar de 16 mm de diámetro. Comúnmente las conchas están fracturadas a lo largo del lado ventral y la BV aparece colapsada en el interior de la CC. Tanto el número de pliegues hacia abajo total como el número de pliegues hacia abajo en la interbanda no presentan diferencias significativas entre los ejemplares de un intervalo u otro por lo que no podemos atribuir estas variaciones a aspectos paleo ambientales.

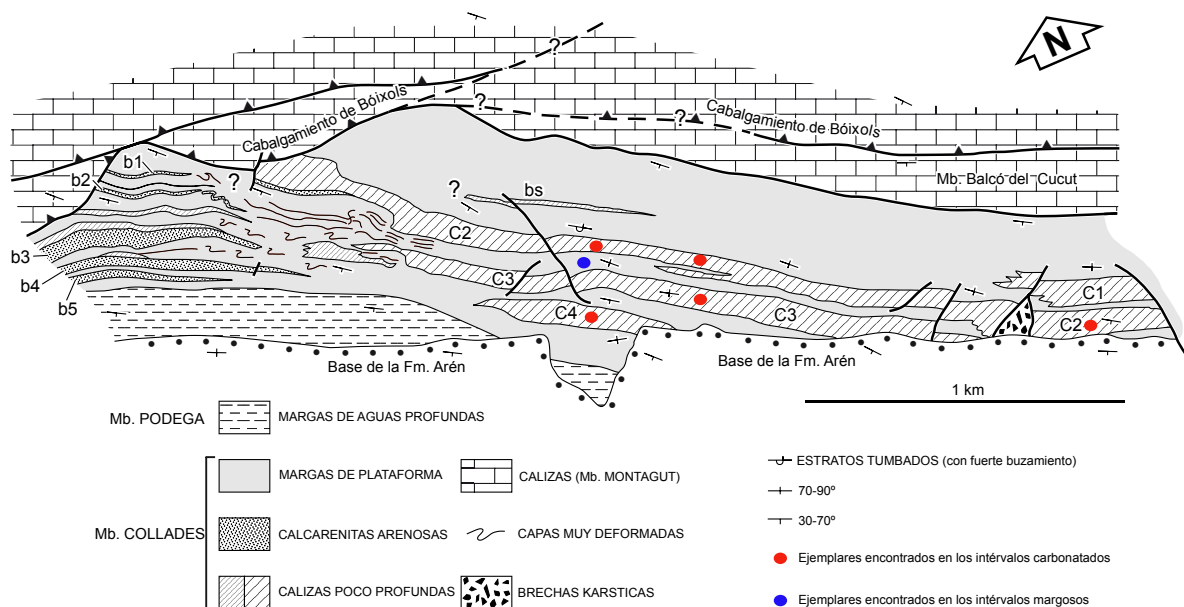


Fig. 107- *Biradiolites angulosissimus* Toucas, 1909. Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos rojos representan aquellos ejemplares hallados en las plataformas mientras que los azules aquellos que han sido encontrados en las margas.

Distribución.—La especie es conocida a lo largo del Coniaciense-Santoniense inferior (Pons, 1977) hasta el Campaniense medio-superior (Floquet, 1991) del Tetis Mediterráneo. Citada en Argelia, España, Francia, Grecia, Italia y Túnez. Los ejemplares de Argelia y Túnez no se corresponden a *Biradiolites angulosissimus* por lo dicho anteriormente.

Biradiolites beaussetensis Toucas, 1909

Figs. 108, 109, 110, 111 y 112

- *1909 *Biradiolites beaussetensis* n. sp. - Toucas, p. 112, pl.22, fig.4
- 1932 *Biradiolites beaussetensis* Toucas - Kühn, p. 84
- 1982 *Biradiolites beaussetensis* Toucas - Pons, p. 1030
- 1996 *Biradiolites beaussetensis* Toucas - Gili et al., tab. 1

Tipo.—Holotipo figurado en Toucas (1909, pl. 22, fig. 4). Ubicado en el MNHN (Paris, Francia) con número de registro J09032. Perteneciente al Santoniense superior de Le Beausset (Var, Francia). En la base de datos de las colecciones del MNHN aparece como *Biradiolites beaussetensis* Toucas, 1909.

Diagnosis.—Adaptada de Toucas (1909, p. 112). La VD es cónica asimétrica y de gran talla. Presenta tres pliegues grandes hacia abajo y fuertemente flexionados en la región postero ventral. La región anterior es lisa. Entre estos pliegues se encuentran las dos bandas profundamente hundidas que se distinguen bien por su superficie plana y estriada transversalmente. Las láminas de crecimiento de la CE presentan una estructura en forma de crestas radiales continuas. La VI, operculiforme y cóncava, presenta las mismas bandas y pliegues que la VD.

Material.—13 ejemplares, de los cuales 2 más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento. El resto de ejemplares son fragmentos de la VD (PUAB: 3934, 28379-89, 42245).

Descripción.—La VD es cónica asimétrica con el lado anterior plano. Los grandes individuos alcanzan los 165 mm de altura y los 129 mm de diámetro (Figs. 108-109). El crecimiento de las láminas está fuertemente inclinado hacia el interior de la concha y los conjuntos de láminas de crecimiento son muy evidentes en la superficie de la valva lo que le da un aspecto laminado. Las dos estructuras radiales son planas y tienen forma de banda y están limitadas por pliegues hacia abajo muy pronunciados. Estos pliegues son más pronunciados que los del resto de la concha. La BP es estrecha, entorno los 7-8 mm. La BV es ancha, entorno los 22-23 mm. Siguiendo el perímetro de la VD empezando por la región dorsal nos encontramos: pliegue hacia abajo, pliegue hacia arriba en forma de seno, pliegue hacia abajo, BP, pliegue hacia abajo, pliegue hacia arriba en forma de seno, pliegue hacia abajo, pliegue hacia arriba en forma de seno, pliegue hacia abajo, BV y pliegue hacia abajo. Todos los pliegues se encuentran entre la región dorsal y postero-ventral. La interbanda está formada por dos pliegues hacia arriba en forma de seno y uno hacia abajo más pronunciado y situado entre medio. La región anterior es lisa y solo se observan los paquetes de láminas inclinadas

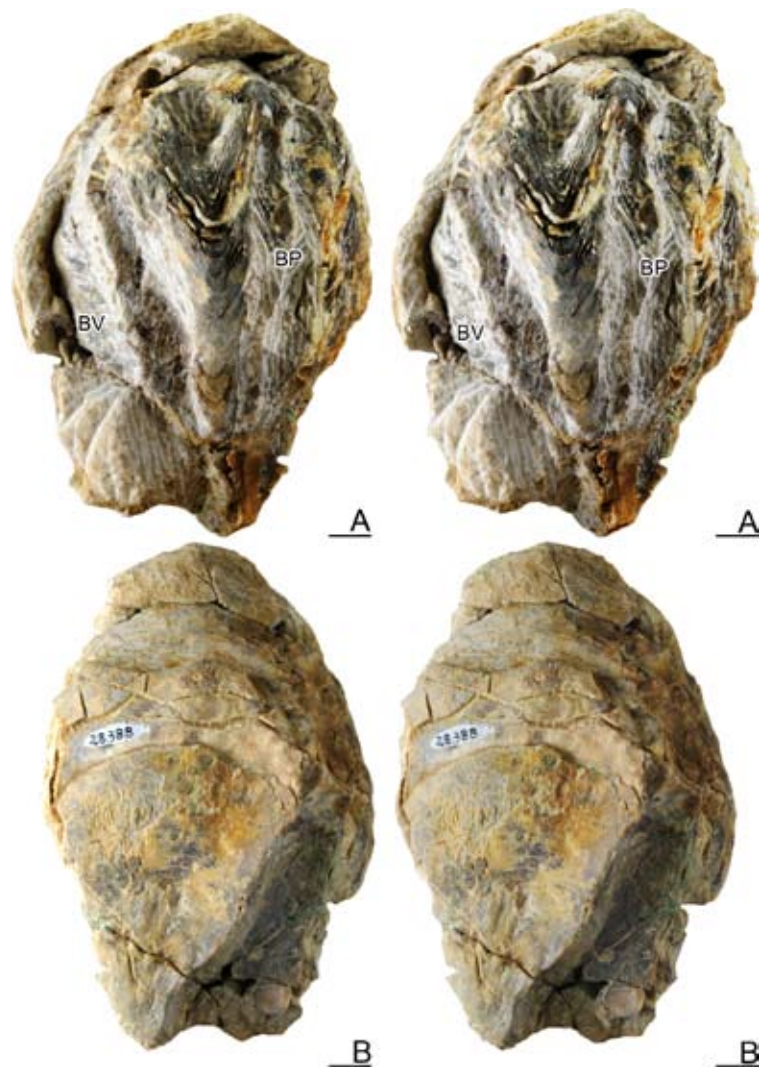


Fig. 108- *Biradiolites beaussetensis* Toucas, 1909, pares estéreo. A-B, vista postero-ventral y antero-dorsal respectivamente de la VD de PUAB: 28388. Barras de escala representan 10 mm.

hacia el interior de la concha (Fig. 108). La VI es operculiforme y presenta las mismas estructuras radiales que la VD pero mucho menos desarrolladas.

La sección transversal de la VD tiene forma triangular. Los dientes son prominentes, en torno a los 12 mm de ancho, a 30 mm por debajo de la comisura. Los mióforos se extienden a lo largo de los márgenes anterior y posterior respectivamente llegando a medir 22 mm de ancho a 30 mm por debajo de la comisura (Fig. 110). Las láminas de crecimiento están tan fuertemente inclinadas y juntas. Al realizar secciones transversales se cortan perpendicularmente y no es posible observar el tipo de estructura. Tan solo se ha podido observar el tipo de estructura realizando un corte paralelo a las láminas en un fragmento de VD (Fig. 111D-E). En el se ha observado que la mayor parte de la CE se compone de estructura no compacta con continuas crestas radiales que son muy estrechas y regularmente espaciadas, alrededor de 11

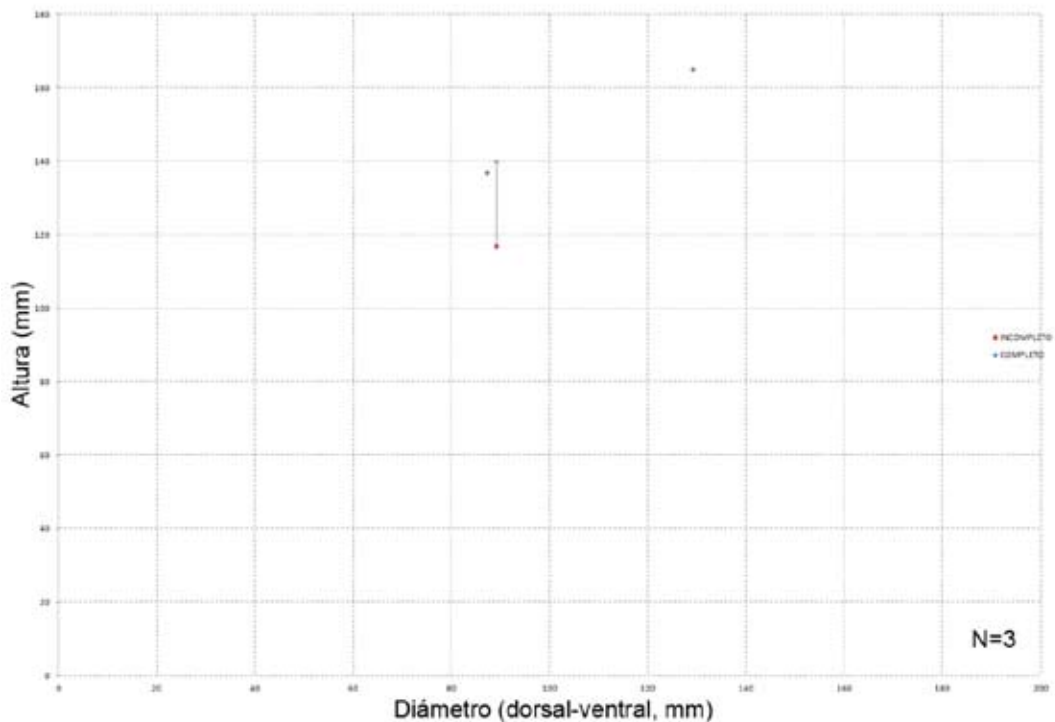


Fig. 109- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Biradiolites beaussetensis* Toucas, 1909. El ejemplar incompleto muestra una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

crestas por 10 mm en el margen interno y de 17 crestas en el margen externo de la CE. Las dos estructuras radiales son fáciles de identificar en sección transversal. Su posición está indicada por una inflexión en el margen interno de la CE en la BP y por un segmento recto en la BV.

En una sección radial de ambas valvas por la región anterior (Fig. 111C), se observa que la inclinación de las láminas de crecimiento está entorno los 50-60° respecto la horizontal y que presenta un SMI bien marcado. Se aprecia lo finas que son las láminas de crecimiento, sobre las 32 láminas por 10 mm de espesor. Dentro de un megaciclo el número de láminas puede ser muy distinto. Se han contado hasta 16 en un megaciclo de 2,5 mm de espesor. La parte continua de crecimiento de las láminas de crecimiento está cortado perpendicularmente y aparecen como finas líneas apiladas. La parte discontinua de crecimiento (crestas radiales) están cortadas oblicuamente y aparecen como bandas mal definidas y espaciadas. El margen interno del SMI presenta estructura compacta.

En secciones tangenciales de ambas valvas se observa que las láminas de crecimiento de la VI se componen de estructura compacta y de estructura no compacta (Fig. 111B). La parte de crecimiento continuo aparece como finas líneas apiladas. La

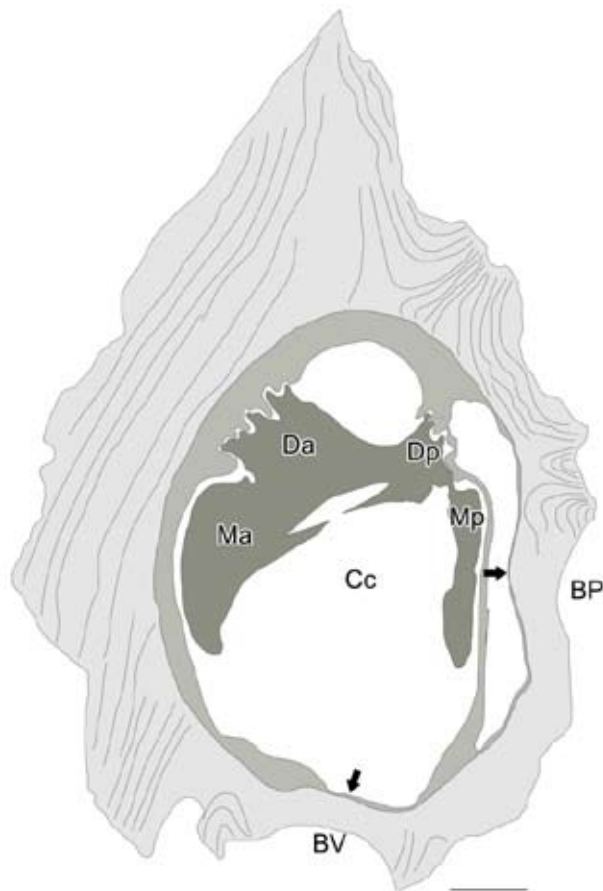


Fig. 110- Dibujo de una sección transversal a 30 mm por debajo de la comisura de la VD de un ejemplar de *Biradiolites beaussetensis* Toucas, 1909, PUAB: 3934. Barra de escala representa 10 mm.

parte de crecimiento discontinuo aparece como pequeñas líneas radiales cortantes. Las láminas de crecimiento de ambas valvas presentan diferencias de espesor, siendo las de la VD más finas que las de la VI.

Discusión.—Esta especie fue descrita por Toucas (1909) a través de un único ejemplar procedente del Santoniense superior de Le Beausset (Var, Francia). Esta especie fue incluida por Toucas (1909) dentro del grupo de *Biradiolites canaliculatus* d'Orbigny, 1850. Este grupo comprendía cuatro formas: *B. canaliculatus* d'Orbigny perteneciente al Coniaciense, *B. beaussetensis* perteneciente al Santoniense, *Biradiolites siracensis* Toucas, 1909, perteneciente al Campaniense y *Biradiolites chaperi* Bayle ((in coll, fide Toucas, 1909) perteneciente al Maastrichtiense. Posteriormente ha sido citada por diversos autores pero ninguno ha figurado ningún ejemplar. Los ejemplares de les Collades de Basturs están mal conservados. La mayoría son fragmentos de la VD y no se conoce su procedencia exacta. No se ha podido observar si la especie presenta una gran variabilidad intraespecífica porque solo se ha encontrado un ejemplar con la superficie de la VD bien conservada, PUAB: 28388 (Fig. 108). El poco espesor de la VI y la falta de material no ha permitido distinguir si el crecimiento discontinuo de las láminas de crecimiento en la VI presenta estructura no compacta del tipo crestas radiales (continuas-discontinuas) o celular normal o alargada (continuas-discontinuas).

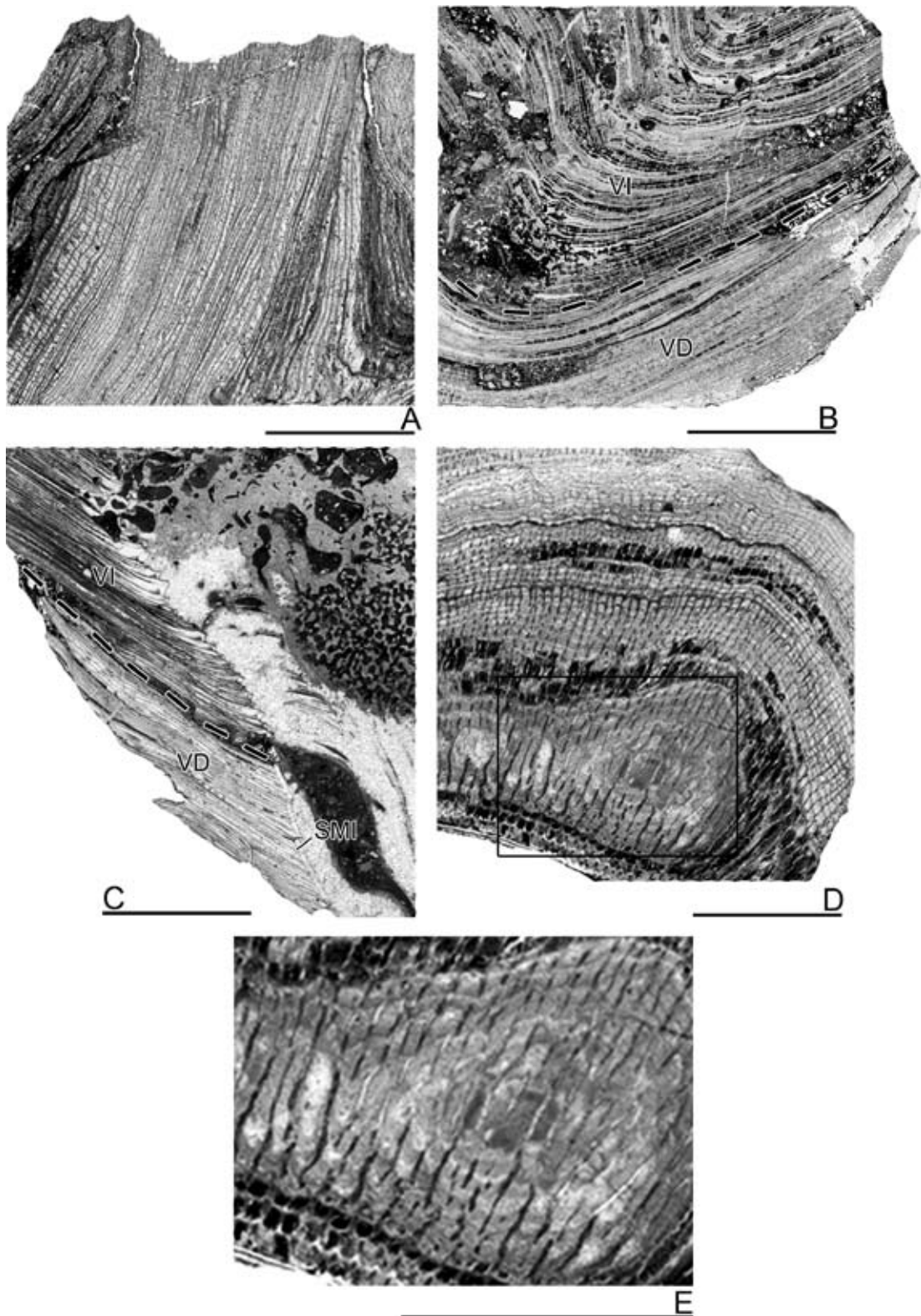


Fig. 111- *Biradiolites beaussetensis* Toucas, 1909. A-C, sección transversal de la región dorsal cortando las láminas de crecimiento con un ángulo alto, sección tangencial de ambas valvas y sección radial de ambas valvas respectivamente de PUAB: 3934. D, sección oblicua de la VD cortando las láminas de crecimiento con un ángulo bajo, PUAB: 28384. E, ampliación del recuadro marcado en D mostrando la estructura de crestas radiales. Las barras de escala representan 10 mm.

Viendo el tipo de estructura que presentan las láminas de crecimiento de la VD en forma de crestas radiales continuas he decidido separar esta especie del grupo *Biradiolites canaliculatus* creado por Toucas (1909) y dejar a *B. beaussetensis* como único miembro del grupo. A pesar de ello considero que *B. beaussetensis* y *B. canaliculatus* tienen una estrecha relación filogenética ya que presentan muchas características comunes. Esta relación la trataré en el apartado de discusión de *B. canaliculatus*.

En les Collades de Basturs tan solo se conoce la procedencia de uno de los ejemplares (PUAB: 42245) perteneciente al intervalo carbonatado C4 (Fig. 112).

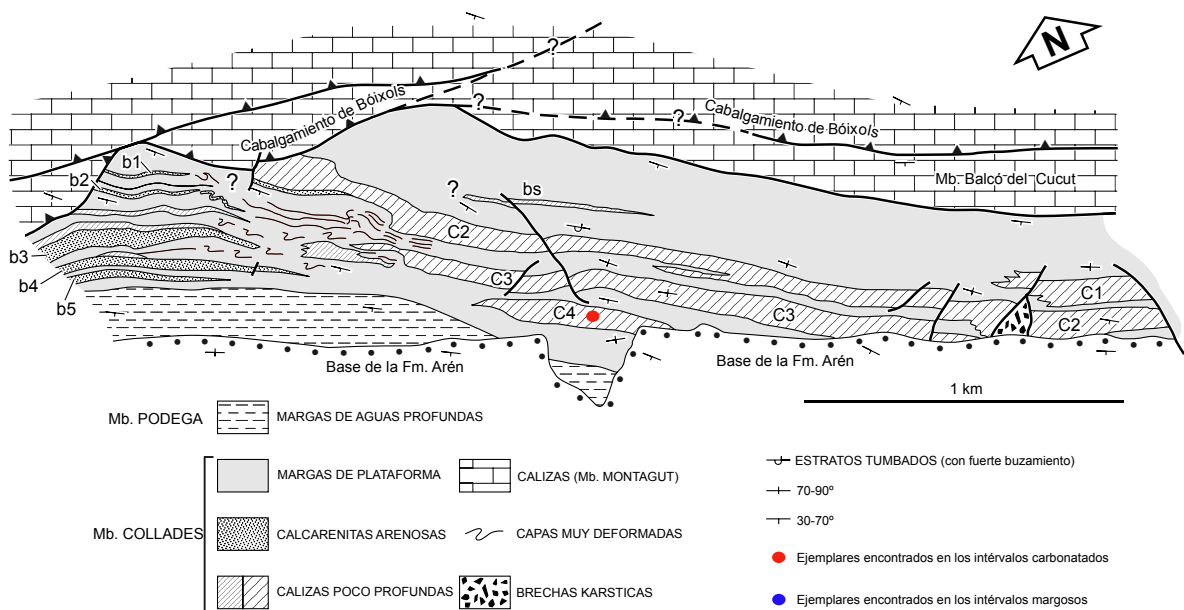


Fig. 112- *Biradiolites beaussetensis* Toucas, 1909. Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos rojos representan aquellos ejemplares hallados en las plataformas.

Distribución.— La especie es conocida en el Santoniense inferior-medio del Tetis Mediterráneo. Citada en España y Francia.

Biradiolites canaliculatus d'Orbigny, 1850

Figs. 113, 114, 115, 116, 117 y 118

- *1850 *Biradiolites canaliculata* d'Orb. - d'Orbigny, p. 230, pl. 572, figs. 1-4
- 1909 *Biradiolites canaliculatus* d'Orbigny - Toucas, p. 112, pl. 22, figs. 1-3
- 1913 *Biradiolites canaliculatus* d'Orbigny - Douvillé, p. 416, text-fig. 5
- 1932 *Biradiolites canaliculatus* d'Orbigny - Kühn, p. 85
- 1988 *Biradiolites* sp. - Gili y Pons, p. 287, tab. 1
- 1989 *Biradiolites canaliculatus* d'Orb. - Pascual et al., p. 224, text-fig. 3
- 2002 *Biradiolites canaliculatus* d'Orbigny - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)
- 2007 *Biradiolites canaliculatus* d'Orbigny - Macé-Bordy, p. 95, text-fig. 8A
- 2012 *Biradiolites canaliculatus* d'Orbigny - García-Hidalgo et al., p. 275, tab. 1, txt-fig. 9D-E

Tipo.—Lectotipo figurado en d'Orbigny (1850, pl. 572, figs. 1-2) y en Macé-Bordy (2007b, fig 8A). Ubicado en la MNHN (Paris, Francia) con número de registro B17537 (originariamente con número 6943-I) con una altura de 89 mm y un diámetro de 62 mm. Perteneciente al Coniaciense de Martigues (Bouches-du-Rhône, Francia). D'Orbigny no citó ningún tipo en su trabajo "Paléontologie française, Terrains crétacés. vol. 4, Brachiopodes". Fue Mace-Bordy (2007b, p. 96) quién revisando el material de la colección d'Orbigny ubicada en el MNHN designó un lectotipo (B17537) y un paralectotipo (R63764, originariamente con número 6943-II) y perteneciente a la misma localidad.

Diagnosis.—Adaptada de d'Orbigny (1850, p. 230) y Toucas (1909, p. 112). La VD es cónica, más larga que ancha. La VD puede ser lisa en la zona anterior. La zona posterior esta formada por tres pliegues hacia abajo, el del medio más prominente. La interbanda está formada por este pliegue medio más prominente. La BV es plana y ligeramente saliente, es más ancha que la BP, y ocupa todo el seno comprendido entre el pliegue hacia abajo situado más hacia la zona anterior y el pliegue de la interbanda. La BP se encuentra más cerca del pliegue de la interbanda que del pliegue hacia abajo posterior. La BP está separada de este pliegue posterior y por un pliegue hacia arriba en forma de seno. La VI es operculiforme, plana o ligeramente cóncava en el centro. Presenta las mismas bandas y los mismos pliegues que la VD. Algunos ejemplares presentan en toda la periferia de la concha pliegues hacia abajo en forma de costillas separados por estrechos pliegues hacia arriba en forma de senos. Estos ejemplares presentan una superficie irregular angulosa. La CE de la VD, tanto en unos como en otros, puede estar formada por estructura no compacta del tipo crestas radiales continuas y/o celdas alargadas. La CE de la VI se compone de estructura no compacta del tipo crestas radiales continuas.

Material.—95 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de

crecimiento. La mayoría de ellos están colapsados (PUAB: 2186, 3461, 3525, 3570, 3594, 3620, 3814-15, 3827, 3938-43, 28418, 28429-38, 28441-70, 28472, 28474-79, 28480-86, 28656-57, 28771, 28775, 28784, 42131, 42139, 42196-97, 42231, 42237-44, 58181, 63122-24, 83000-02).

Descripción.—La VD es cónica y se vuelve cilíndrica al llegar a la etapa adulta. Los individuos grandes alcanzan una altura de 135 mm y un diámetro de 54 mm (Figs. 113-114). Las láminas de crecimiento están fuertemente plegadas e inclinadas hacia el interior de la concha. La superficie de la concha puede estar ornamentada con numerosos pliegues hacia abajo y salientes a lo largo de toda la periferia. Estos pliegues con aspecto de costillas están separados por estrechos pliegues hacia arriba en forma de senos (Fig. 113G-J). Las estructuras radiales tienen forma de bandas, son lisas, cóncavas y las líneas de crecimiento se aprecian bien. La BV es más ancha que la BP y mide entre los 10-12 mm de ancho. La BP mide entre los 5-7 mm de ancho. La interbanda está formada por un pliegue hacia abajo muy marcado y saliente. En los ejemplares con la VD ornamentada con pliegues hacia abajo y hacia arriba es difícil la observación de las bandas debido a que, en la mayoría de los casos, las valvas están colapsadas por las bandas y estas aparecen fracturadas. Al realizar secciones transversales se observa que las bandas están limitadas por pequeños senos y que la interbanda puede estar formada por hasta tres pliegues. Otros ejemplares sin embargo no presentan pliegues a lo largo de toda la periferia. Únicamente presentan tres pliegues hacia abajo situados en la zona postero-ventral. Estos pliegues limitan las bandas (Fig. 113A-F). Partiendo de la región dorsal y siguiendo el sentido de las agujas del reloj encontramos: pliegue hacia abajo, BP, pliegue hacia abajo, BV y pliegue hacia abajo. La BP es más saliente y presenta un pequeño seno de separación entre la banda y el pliegue de la interbanda. El pliegue de la interbanda es más ancho que los otros dos y mide unos 12 mm de ancho. La BV ocupa todo el seno que hay desde el pliegue ventral hasta el pliegue de la interbanda. El resto de la superficie es lisa a excepción de algunos ejemplares en los que se observa un pequeño pliegue o inflexión de las láminas de crecimiento en la región anterior (Fig. 113A-C).

La VI es operculiforme y presenta los mismos pliegues que la VD pero mucho menos desarrollados (Fig. 113C y F).

Las secciones transversales de la VD son sub-redondeadas y ovaladas debido a los fuertes pliegues que se forman en la región dorsal y ventral (Figs. 115-116). Comúnmente las conchas están fracturadas a lo largo de la zona ventral, por la BV (Figs. 115C, 116A-C y E). Las láminas de crecimiento de la VD son finas y están fuertemente plegadas en los márgenes externos de los pliegues. Las secciones



Fig. 113- *Biradiolites canaliculatus* d'Orbigny, 1850?, pares estéreo. A-C, vista postero-ventral de la VD, vista postero-dorsal de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 2186. D-F, vista postero-ventral de la VD, vista anterior de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 28771. G-H, vista postero-ventral de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 63122. I, vista postero-ventral de la VD de PUAB: 3594. J, vista superior de la VI de PUAB: 42197. Barras de escala representan 10 mm.

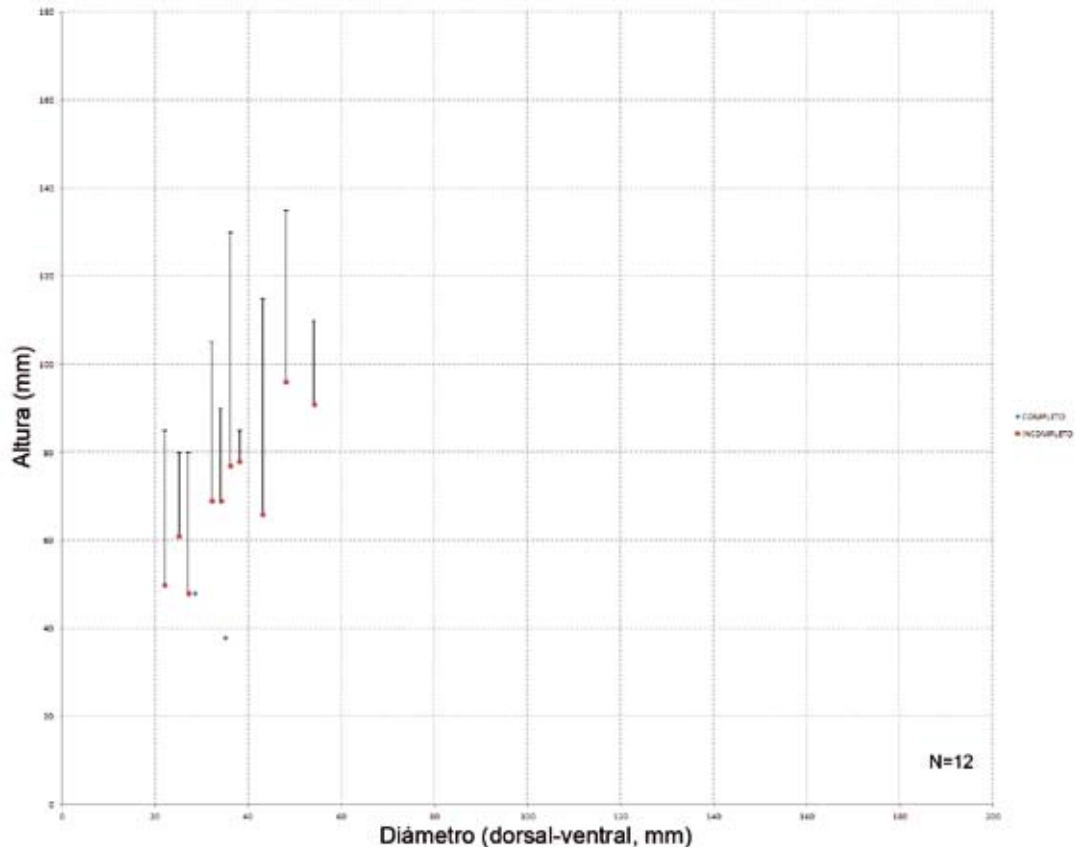


Fig. 114- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Biradiolites canaliculatus* d'Orbigny, 1850?. Los ejemplares incompletos muestran una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

transversales cortan, por lo general, las láminas de crecimiento en un ángulo alto. El crecimiento continuo de las láminas se observa como pequeñas líneas onduladas que siguen la morfología de la concha. En las estructuras radiales y en el margen interno de los pliegues hacia abajo la inclinación de las láminas de crecimiento es mucho menor pudiendo observar el tipo de estructura que presentan. La CE está formada mayoritariamente por estructura no compacta con crestas radiales estrechas y regularmente espaciadas, alrededor de 19 crestas por 10 mm de espesor. En el margen interno de la CE estas crestas pueden presentar pequeñas discontinuidades (Fig. 117B, E-F y H) por lo que hablaríamos de crestas radiales discontinuas. Otros ejemplares desarrollan celdas alargadas en sentido radial en el interior de los pliegues como tipo de estructura no compacta (Fig. 117A y G).

En la sección radial realizada en uno de los pliegues de la VD (Fig. 117C), se observa la inclinación de las láminas de crecimiento y la presencia de un estrecho SMI. La parte continua de crecimiento de las láminas de crecimiento está cortado perpendicularmente y aparece como finas líneas apiladas. La parte discontinua de crecimiento de las láminas de crecimiento (crestas radiales discontinuas y celdas

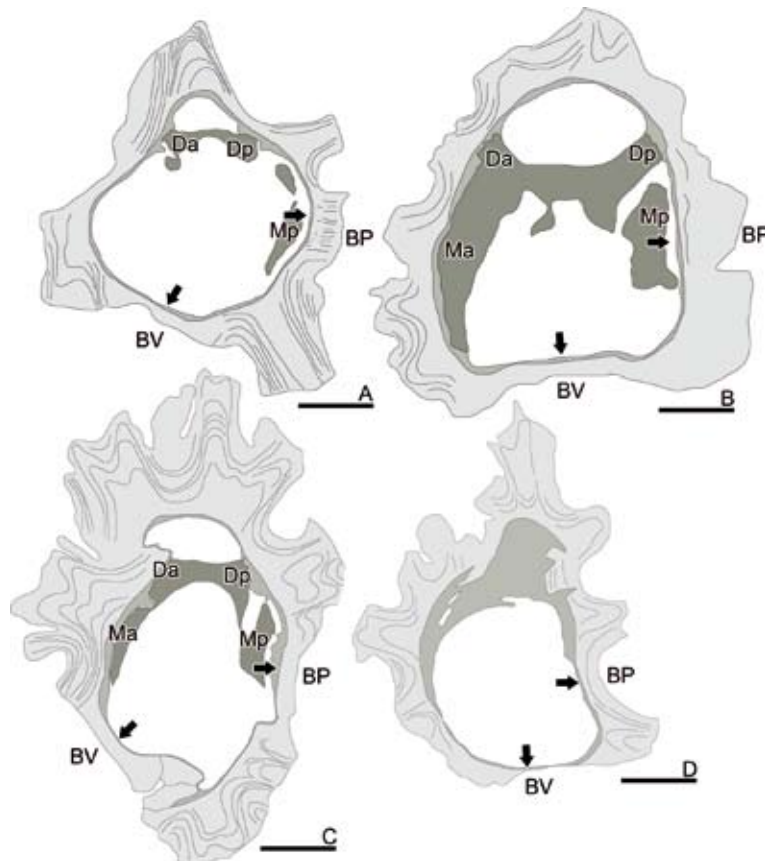


Fig. 115- Dibujos de secciones transversales por debajo de la comisura de la VD de distintos ejemplares de *Biradiolites canaliculatus* d'Orbigny, 1850?. A, PUAB: 3594. B, PUAB: 42238. C, PUAB: 63122. D, PUAB: 28435. Barras de escala representan 10 mm.

alargadas) se cortan oblicuamente y aparecen como pequeñas líneas cortantes y perpendiculares al crecimiento continuo de las láminas de crecimiento.

Las láminas de crecimiento de la VI han sido observadas en un ejemplar bien conservado (Fig. 117D-F). Vistas en sección transversal las láminas de crecimiento se componen de estructura no compacta del tipo crestas radiales discontinuas y de estructura compacta (Fig. 117D) al igual que en la VD del mismo ejemplar.

Discusión.—El taxón fue descrito por d'Orbigny (1850, pl. 572, figs. 1-4) a través de tres ejemplares recogidos en Martigues (Bouches-du-Rhône, Francia). Las figs. 1 y 2 muestran el mismo ejemplar visto de lado y visto por las estructuras radiales respectivamente. Las figs. 3 y 4 corresponden a otros dos ejemplares en vista superior. Esto discrepa de lo citado en Macé-Bordy (2007b) que dice que la fig. 1 de la pl. 572 no se corresponde con ningún ejemplar encontrado en Martigues. El ejemplar de la fig. 4 no se ha encontrado según Macé-Bordy (2007b). Toucas (1909, pl. 22, figs. 1-3) figuró tres ejemplares procedentes del Coniaciense de Martigues (Bouches du Rhône), Beausset (Var), Gatigues y Bagnols (Gard) respectivamente y creó el

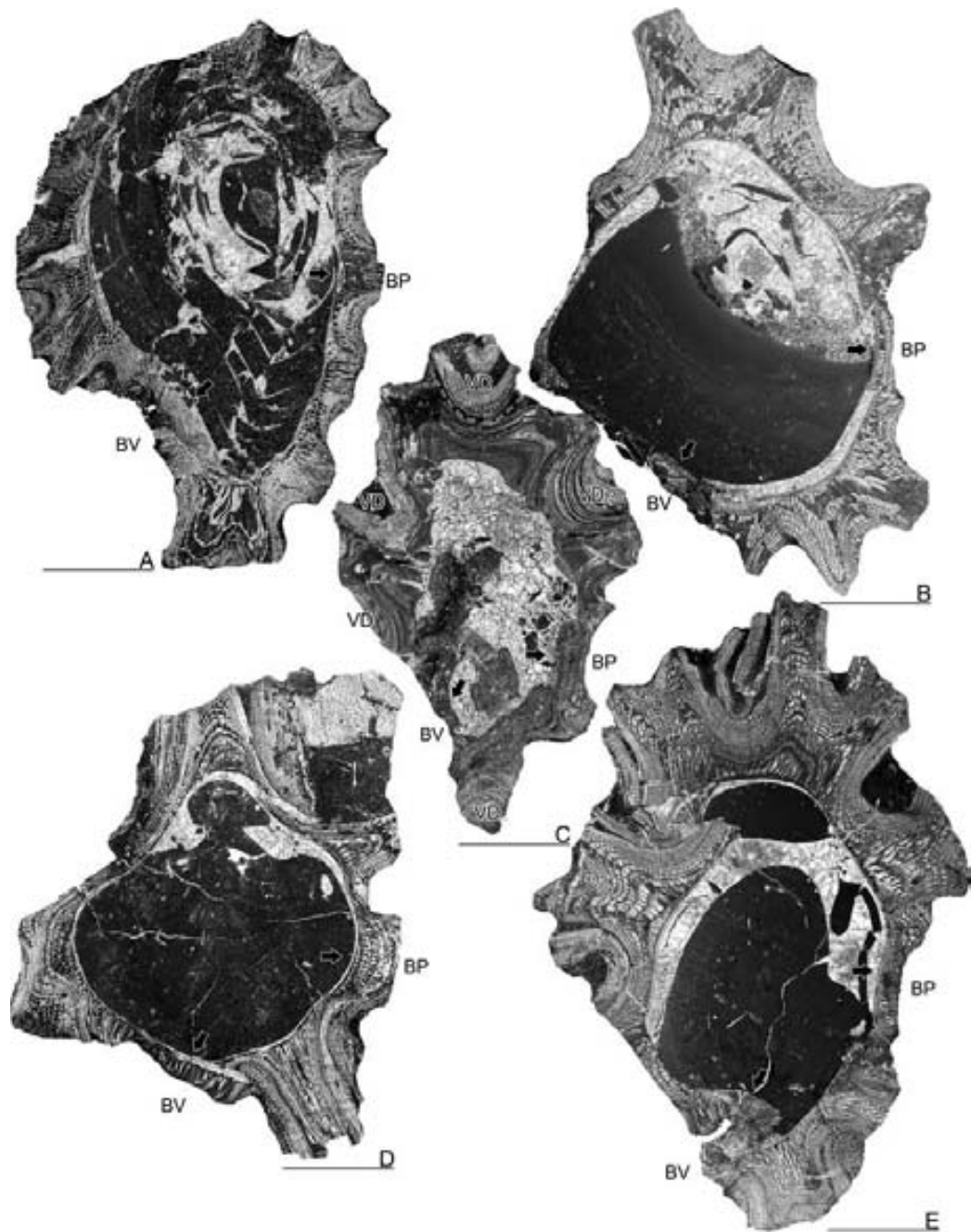


Fig. 116- *Biradiolites canaliculatus* d'Orbigny, 1850?, secciones transversales. A, sección transversal de la VD de PUAB: 3938. B, sección transversal de la VD de PUAB: 28418. C, sección transversal la VI cercana a la comisura donde también se cortan algunos de los pliegues hacia arriba de la VD de PUAB: 63122. D, sección transversal cercana a la comisura de la VD de PUAB: 3594. E, sección transversal cercana a la comisura de la VD de PUAB: 63122. Barras de escala representan 10 mm.

grupo de *Biradiolites canaliculatus* nombrando a *B. canaliculatus* la forma primitiva del grupo. Toucas (1909) reunió dentro de este grupo a *B. canaliculatus* d'Orbigny, *B. beaussetensis* Toucas, *Biradiolites siracensis* Toucas y *Biradiolites chaperi* Bayle. Las características diagnósticas de estas 4 especies es que presentan tres pliegues hacia abajo salientes, uno de ellos posterior, otro intermedio y otro ventral, donde el

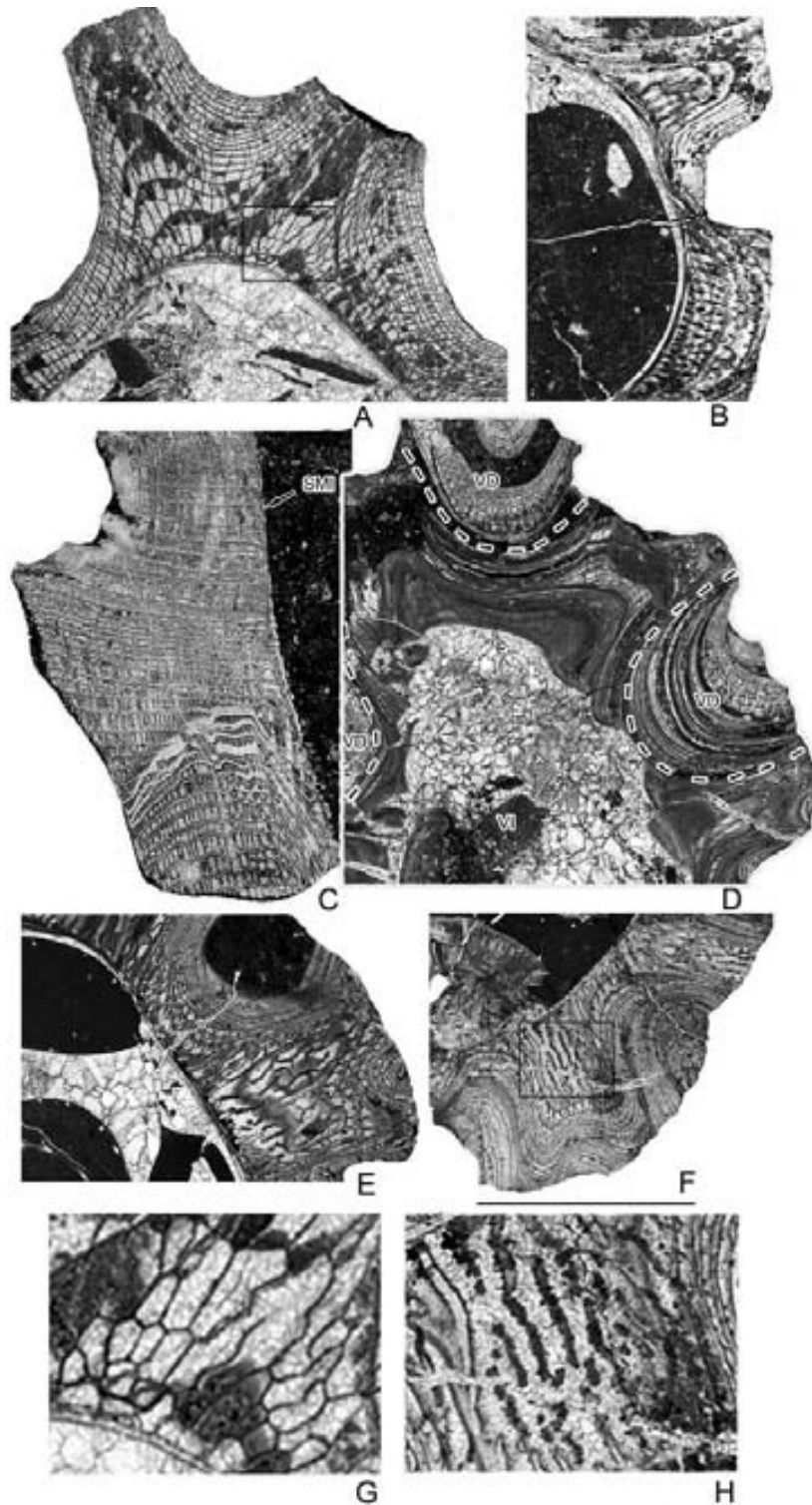


Fig. 117- *Biradiolites canaliculatus* d'Orbigny, 1850?. A, sección transversal de la VD mostrando la región dorsal cortando las láminas de crecimiento con un ángulo bajo, PUAB: 28418. B, sección transversal de la VD mostrando el interior de dos pliegues de la región posterior donde se cortan las láminas de crecimiento con un ángulo bajo apreciándose la una estructura en forma de crestas radiales discontinuas, PUAB: 3594. C, sección radial de la VD, PUAB: 42196. D-F, sección transversal de la región postero-dorsal de la VI, sección transversal de la región postero-dorsal y sección transversal de la región ventral respectivamente, PUAB: 63122. G-H, ampliación de los recuadros marcados en A y en F mostrando el tipo de estructura que muestra la CE. Barra de escala desde la A-F representa 10 mm. Barra de escala en G-H representa 1 mm.

intermedio es más ancho y está más flexionado que los otros dos. Las dos estructuras radiales tienen forma de bandas, lisas, planas y ocupan el centro de dos senos que separan los tres pliegues. Algunos ejemplares pueden presentar otros pliegues hacia abajo y hacia arriba a lo largo del resto de la periferia. Vicens (1992) describe *B. siracensis* y *B. chaperi* y los incluye dentro de un grupo que denomina *B. siracensis* dejando fuera del grupo a *B. beaussetensis* y *B. canaliculatus*. Muestra como *B. siracensis* y *B. chaperi* presentan características muy comunes que los hacen muy semejantes. Ambas especies pueden presentar pliegues hacia abajo a lo largo de toda la periferia de la concha aunque es un rasgo más común en *B. chaperi*. Por otro lado ambas especies muestran en la CE de la VD una estructura no compacta con celdas más o menos alargadas (ver Pons y Vicens, 1986, fig. 2 y Vicens, 1992, pl. 52-53 y).

Ejemplares de *Biradiolites canaliculatus* han sido recogidos en los Collades de Basturs en los intervalos calcáreos C2, C3 y C4 y en los intervalos de margas neríticas M2 y M3 (Fig. 118). Los ejemplares recogidos en C4 se han encontrado formando *thickets*. La VD presenta un tamaño homogéneo y tiene una forma cónica-cilíndrica ornamentada con pliegues hacia abajo salientes con aspecto de costillas finas angulosas a lo largo de toda la periferia de la concha. Las estructuras radiales son difíciles de identificar debido a que la mayoría de las valvas están colapsadas por la región postero-ventral. La interbanda está formada por un pliegue que se subdivide desde el margen interno hacia el externo de la CE en otros más pequeños. Los ejemplares de pequeña talla con muchos pliegues pueden confundirse externamente con algunos ejemplares de gran tamaño de *B. angulosisimus*. Los ejemplares con estos pliegues por toda la periferia pueden presentar las láminas de crecimiento con una estructura del tipo celdas alargadas o crestas radiales discontinuas.

Los ejemplares recogidos en los intervalos de margas neríticas M2 y M3 se encuentran normalmente como individuos aislados. La VD presenta un tamaño variable y tiene una forma cónica. Algunos ejemplares presentan las mismas características que los ejemplares recogidos en los intervalos carbonatados C2-C4 y otros presentan únicamente pliegues en la zona postero-ventral. La región anterior en estos ejemplares puede ser lisa o presentar un pequeño pliegue hacia abajo de las láminas de crecimiento. Las láminas de crecimiento de la VD presentan una estructura con crestas radiales discontinuas (Fig. 116D). Estos ejemplares se asemejan a *Biradiolites beaussetensis* tanto externamente (Fig. 113A-F) como internamente (Figs. 115A, 116D y 117B) aunque presentan un tamaño mucho menor y las láminas de crecimiento presentan una estructura con crestas radiales discontinuas en vez de continuas. Este tipo de apariencia externa también lo presenta *B. siracensis* (ver Vicens, 1992, pl. 52).

Biradiolites canaliculatus muestra una extrema variabilidad intraespecífica. Nos encontramos con ejemplares que muestran características externas como tres pliegues en la zona postero-ventral e internas, como crestas radiales discontinuas que lo asemejan a *B. beaussetensis*. Por otro lado tenemos otros ejemplares que presentan pliegues hacia arriba y hacia abajo a lo largo de toda la periferia y una estructura con celdas alargadas que lo asemejan a *B. siracensis* y *B. chaperi*. Esta variabilidad es debida al número de pliegues que forman las láminas de crecimiento. Esto pudo haberse producido por causas paleoambientales debido a las condiciones del terreno en el que se encontraban y a la competencia con otros individuos. Esta extrema variabilidad intraespecífica es probablemente la causa de algunos errores de identificación en la literatura.

He considerado a *Biradiolites canaliculatus* como la forma ancestral del grupo de *B. siracensis*. Al mismo tiempo considero que formas primitivas de *B. canaliculatus* pudieron haber sido el ancestro común tanto para la línea de *B. siracensis* como para la de *B. beaussetensis*.

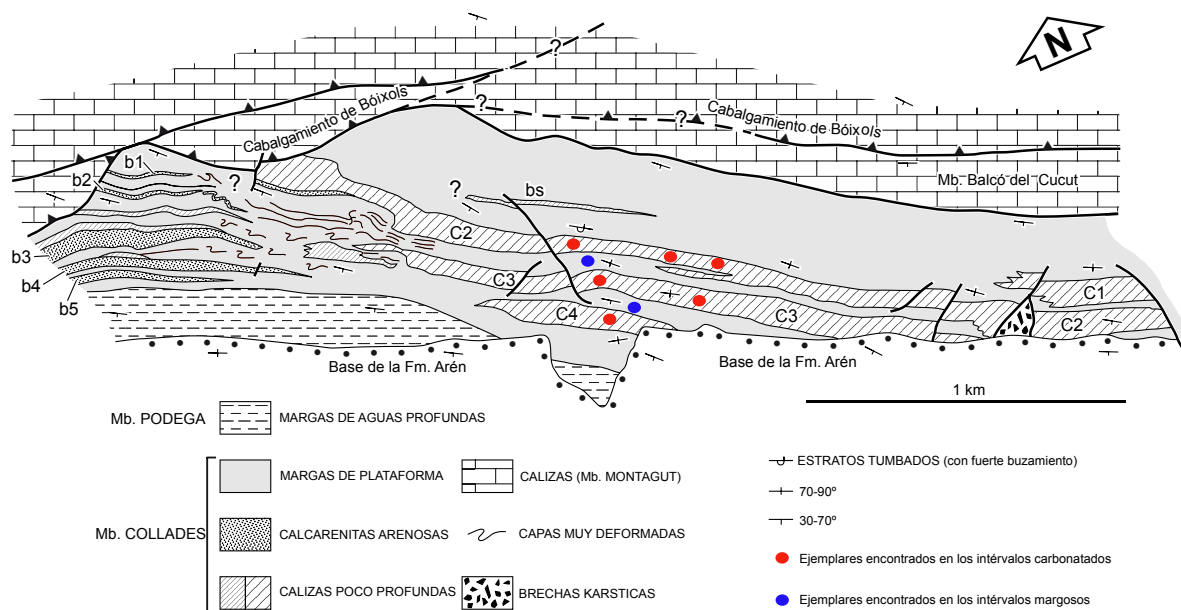


Fig. 118- *Biradiolites canaliculatus* d'Orbigny, 1850?. Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos rojos representan aquellos ejemplares hallados en las plataformas mientras que los azules aquellos que han sido encontrados en las margas.

Distribución.—La especie es conocida desde el Coniaciense hasta el Santoniense superior. Citada en España, Francia, Italia y Omán. Los registros de Italia, Campaniense-Maastrichtiense de la Maiella en la Apulia y en el Turoniense-Campaniense de Matese sureste-central de los Apeninos (Laviano et al., 1998) son dudosos debido a su amplia distribución. El registro de Omán (Philip y Platel, 1996) es dudoso ya que los autores lo clasifican como cf. y no lo figuran.

Biradiolites carezi Toucas, 1909

Figs. 119, 120, 121, 122 y 123

- 1909 *Biradiolites mauldei* (Coquan) - Toucas, p. 101, pl. 19, figs. 22-24
*1909 *Biradiolites carezi* n. sp. - Toucas, p. 102, pl. 19, figs. 25-27
1909 *Biradiolites coquandi* Toucas - Toucas, p. 102, pl. 19, figs. 28-33
1932 *Biradiolites carezi* Toucas - Kühn, p. 85
v1977 *Biradiolites carezi* Toucas - Pons, p. 77, pl. 80, figs. 1-2
1982 *Biradiolites carezi* Toucas - Pons, p. 1030
1989 *Biradiolites carezi* Toucas - Pascual et al., p. 224, text-fig. 3
2001 *Biradiolites carezi* Toucas - Sanders y Pons, p. 110
2002 *Biradiolites carezi* Toucas - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)

Tipo.—Holotipo figurado en Toucas (1909, pl. 19, fig. 25). Ubicado en la MNHN (Paris, Francia) con número de registro J09084. Perteneciente al Santoniense de Noyères (Vaucluse, Francia). También se han designado dos paratipos con número de registro: J05487 Toucas (1909, pl. 19, figs. 26-26a) y J05507 Toucas (1909, pl. 19, fig. 27), ambos perteneciente al Santoniense de Le Beausset (Var, Francia) y ubicados en el MNHN (Paris, Francia) colección Toucas.

Diagnosis.—Adaptada de Toucas (1909, p. 102) y Pons (1977, p. 77). La VD es de talla pequeña. Las dos bandas son lisas, planas y con la misma anchura. Están separadas y limitadas por pliegues muy estrechos hacia abajo, salientes y sin surcos intermedios. La VI es cónica con el vértice curvado hacia la región dorsal. Las láminas de crecimiento de la VD presentan una estructura no compacta con forma de celdas alargadas.

Material.—23 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento. Todos presentan la concha más o menos silicificada (PUAB: 3100, 3395, 3824-26, 3925-26, 3935-36, 28407-10, 28413-17, 28374, 42077, 42256-57, 42259).

Descripción.—La VD es cónica. Los ejemplares más grandes alcanzan los 47 mm de altura por 48 mm de diámetro (Figs. 119-120). El crecimiento de las láminas está fuertemente inclinado hacia el interior. El conjunto de crecimiento de las láminas no se hace evidente en superficie debido a que las conchas están fuertemente silicificadas. Las dos estructuras radiales tienen forma de bandas, anchas, planas o ligeramente convexas. La BP mide hasta 15 mm de ancho, en los ejemplares de mayor tamaño, y está limitada por un pliegue hacia abajo estrecho y anguloso situado en la zona posterior de unos 3-5 mm de ancho, y por la interbanda. La interbanda está formada por un único pliegue hacia abajo, estrecho y anguloso, de unos 2-4 mm de ancho. La BV es más ancha que la posterior. Puede medir hasta los 18 mm en los ejemplares de

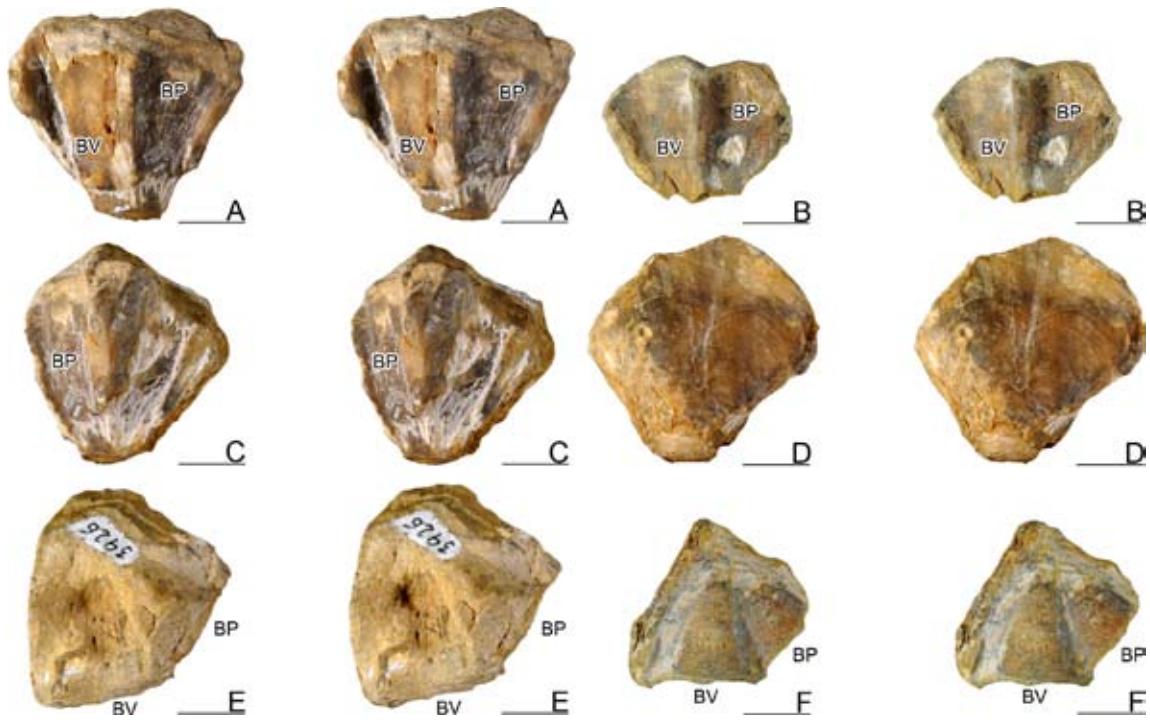


Fig. 119- *Biradiolites carezi* Toucas, 1909, pares estéreo. A, C, E, vista postero-ventral de la VD, vista postero-dorsal de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 3926. B, D, F, vista postero-ventral de la VD, vista anterior de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 3925. Barras de escala representan 10 mm.

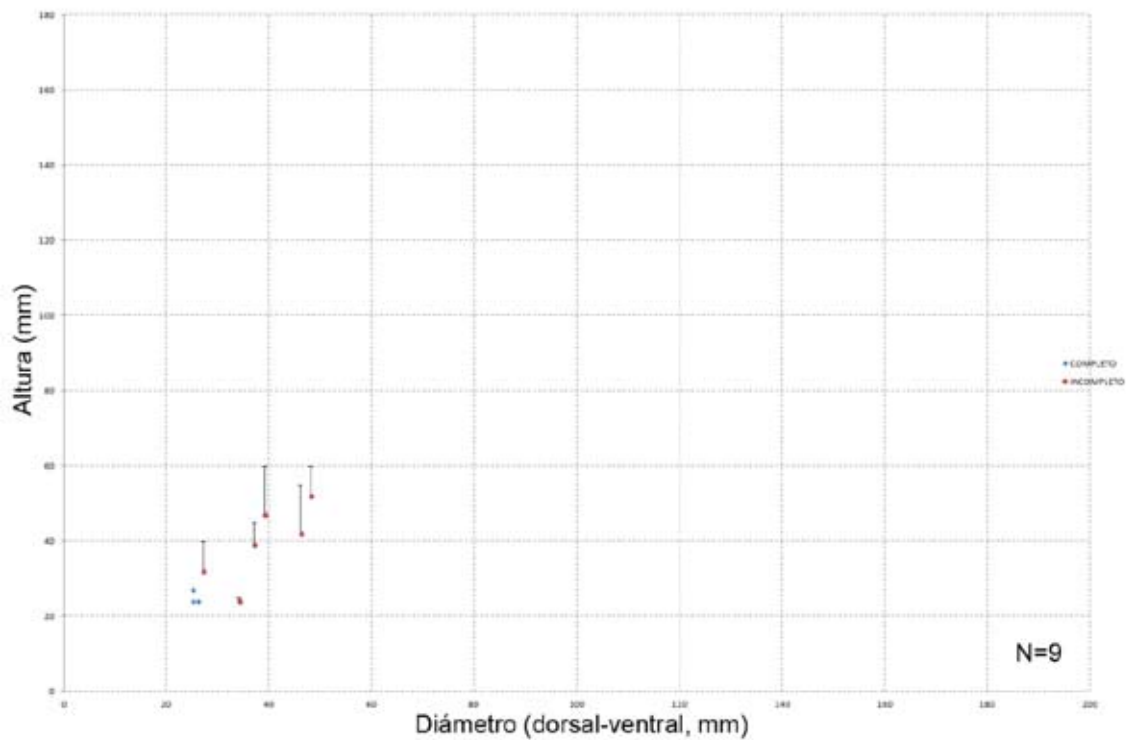


Fig. 120- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Biradiolites carezi* Toucas, 1909. Los ejemplares incompletos muestran una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

mayor tamaño y está limitada por la interbanda y por un pliegue hacia abajo situado en la zona ventral y de unos 5-10 mm de ancho. Cabe destacar que entre las bandas y los pliegues no hay senos de separación. La región antero-dorsal es lisa, plana o ligeramente cóncava (Figs. 119 y 121).

La VI es convexa y presenta las mismas estructuras y pliegues que la VD pero mucho menos desarrollados. El umbo queda desplazado hacia la región dorsal.

Las secciones transversales de la VD son cuadrangulares alargadas. Presentan cuatro lados más o menos planos correspondientes a la zona dorsal (antes de llegar al pliegue posterior), la BP, la BV y la región antero-ventral (Fig. 121). Las láminas de crecimiento son gruesas. Se han contado hasta 9 láminas por 10 mm de espesor en un corte tangencial de la zona antero-ventral (Fig. 122C). Estas a su vez están fuertemente inclinadas. Únicamente se ha podido observar la estructura de las láminas en la parte interna de los pliegues hacia abajo donde la inclinación de las láminas es menor. La mayor parte de la CE se compone de estructura no compacta con celdas asimétricas alargadas. Los elementos de la estructura de la CE son excepcionalmente grandes cuando se comparan con los elementos estructurales de otras especies de *Biradiolites* (Fig. 122A-B).

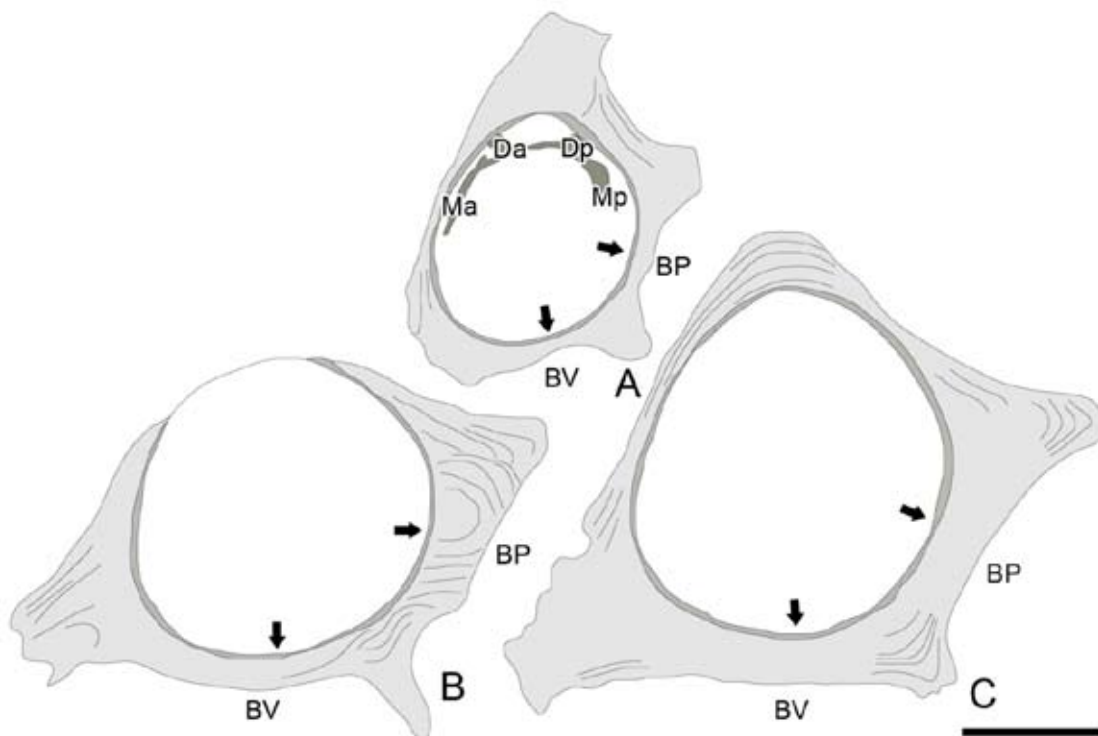


Fig. 121- Dibujos de secciones transversales por debajo de la comisura de la VD de distintos ejemplares de *Biradiolites carezi* Toucas, 1909. A, PUAB: 3395. B, PUAB: 28410. C, PUAB: 3825. Barras de escala representan 10 mm.

En secciones radiales (Fig. 122D) es evidente la inclinación de las láminas de crecimiento. El SMI no se aprecia debido a la fuerte silicificación que presenta la concha en los distintos ejemplares. La parte continua de crecimiento de las láminas de crecimiento está cortada perpendicularmente y aparece como finas líneas apiladas. La parte de crecimiento discontinuo de las láminas de crecimiento (celdas) está cortada oblicuamente y no se distingue bien debido a la silicificación. En secciones tangenciales realizadas en la región anterior (Fig. 122C) se cortan las láminas de crecimiento con un ángulo bajo. La parte continua de crecimiento de las láminas de crecimiento está cortada oblicuamente y aparece como finas líneas apiladas mal definidas debido a la silicificación. La parte de crecimiento discontinuo de las láminas de crecimiento (celdas alargadas) aparece como finas líneas radiales cortantes dispuestas paralelamente.

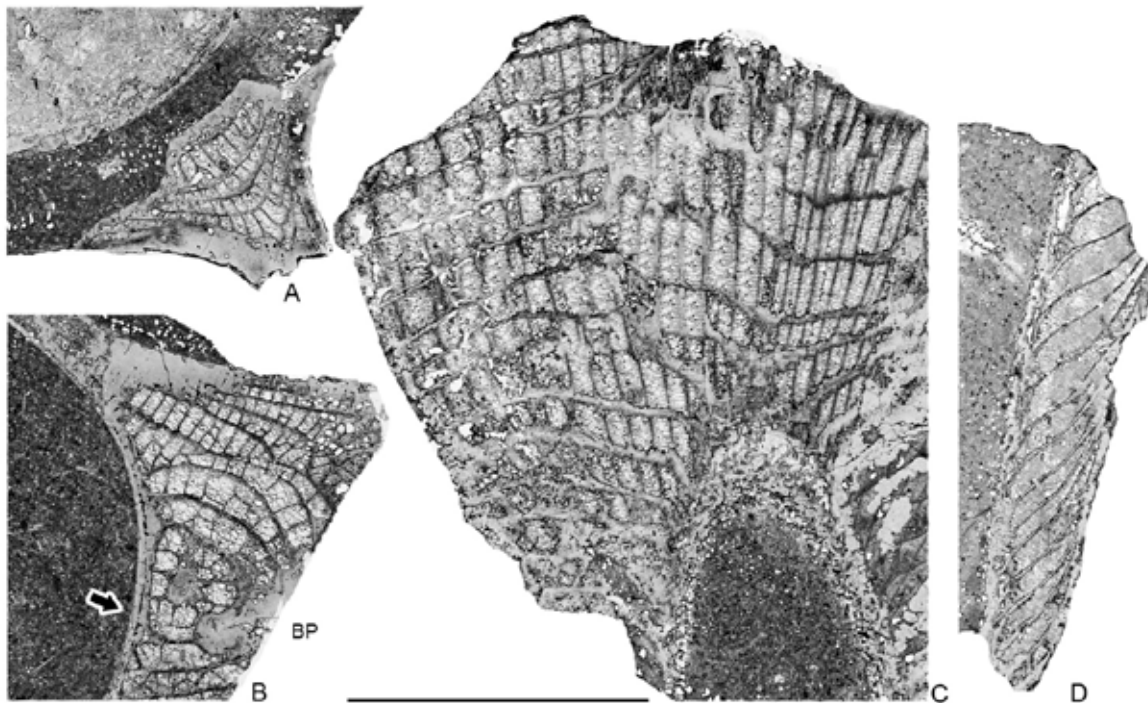


Fig. 122- *Biradiolites carezi* Toucas, 1909. A, sección transversal de la VD mostrando la costilla de la interbanda cortando las láminas de crecimiento con un ángulo alto, PUAB: 3825. B, sección transversal de la VD mostrando la región postero-dorsal cortando las láminas de crecimiento con un ángulo alto, PUAB: 28410. C, sección tangencial de la VD por la región anterior cortando las láminas de crecimiento con un ángulo bajo, PUAB: 28415. D, sección radial de la VD, PUAB: 28415. Barra de escala representa 10 mm.

Las láminas de crecimiento de la VI se componen de estructura compacta y de estructura no compacta. Debido a que las VI son muy finas y que están parcialmente silicificadas no he podido distinguir que tipo de estructura presentan las láminas de crecimiento.

Discusión.—El taxón fue creado por Toucas (1909, pl. 19, figs. 25-27) a través de tres ejemplares pertenecientes al Santoniense de Noyères (pl. 19, fig. 25) (Vaucluse,

Francia) y Le Beausset (figs. 26-27) (Var, Francia) y lo introdujo dentro del grupo de *Biradiolites (Distefanella) lombricalis* (d'Orbigny, 1842). Toucas (1909) reunió dentro de este grupo a *Biradiolites (Distefanella) lombricalis* (d'Orbigny), *Biradiolites quadratus* d'Orbigny, 1850, *Biradiolites mauldei* (Coquand, 1860), *Biradiolites carezi* Toucas, *Biradiolites coquandi* Toucas, 1909 y *Biradiolites royanus* (d'Orbigny, 1850). Posteriormente otros autores han estudiado las especies de este grupo y han considerado que *B. lombricalis* es en realidad *Distefanella lumbricalis* (d'Orbigny), Parona, 1901 (non *Radiolites lombricalis* d'Orbigny, 1842), p. 206, pl. 1, fig. 12; pl. 2, figs. 2-5; pl. 3, figs. 8a-b [Enmendado *Distefanella salmojraghii* Parona, 1911], y que *B. quadratus* está en sinonimia con *B. angulosus* (d'Orbigny) según Steuber (1999a).

Observando lo descrito y figurado por Toucas (1909, p. 101-102, pl. 19) se ha llegado a la conclusión de que los ejemplares figurados de *Biradiolites mauldei* y *Biradiolites coquandi* son en realidad ejemplares de *Biradiolites carezi* ya que las diferencias de tamaño y de ornamentación en la superficie de la VD pueden explicarse por la variabilidad intraespecífica de *B. carezi*. Por lo tanto *B. coquandi* y *B. mauldei* serían especies sinónimas de *B. carezi* y la línea filética de estas especies quedaría representada únicamente por *B. carezi* para el Santoniense y *B. royanus* para el Campaniense. Estas dos especies se caracterizarían por la forma de las estructuras radiales en forma de bandas lisas, subiguales, planas o ligeramente deprimidas hacia el centro. Estas bandas ocuparían todo el espacio comprendido entre los pliegues hacia abajo que las limitan. La interbanda estaría formada por un único pliegue hacia abajo, estrecho y saliente.

En les Collades de Basturs se han recogido ejemplares del intervalo calcáreo C2, en los intervalos de margas neríticas M1 y M2 y en la zona oeste del afloramiento (Fig. 123). En el C2 tan solo se ha encontrado un ejemplar (Fig. 121A). El ejemplar se halla completo, es de pequeña talla y se encuentra ligeramente silicificado. Presenta las características descritas en el apartado de descripción. Los ejemplares recogidos en M1 y M2 y en la zona oeste del afloramiento están más o menos completos, son mayores que el encontrado en C2 y se encuentran mucho más silicificados. También presentan las características descritas en el apartado de descripción solo que peor conservadas.

Esta especie presenta una variabilidad intraespecífica relativamente baja en les Collades de Basturs. Tan solo se ha observado una diferencia de tamaño dependiendo de la procedencia de los ejemplares. La falta de material procedente de los intervalos carbonatados no permite saber si esta diferencia de tamaño puede ser debida a causas paleoambientales o de competencia ya que el ejemplar recogido en C2 no

parece haber alcanzado la etapa adulta de desarrollo.

Distribución.—La especie es conocida a lo largo del Santoniense del Tetis Mediterráneo. Citada en España, Francia, Irán e Italia. Los registros de Irán (Nazemi y Grubic, 1959) e Italia (Swinburne y Noacco, 1993) son dudosos.

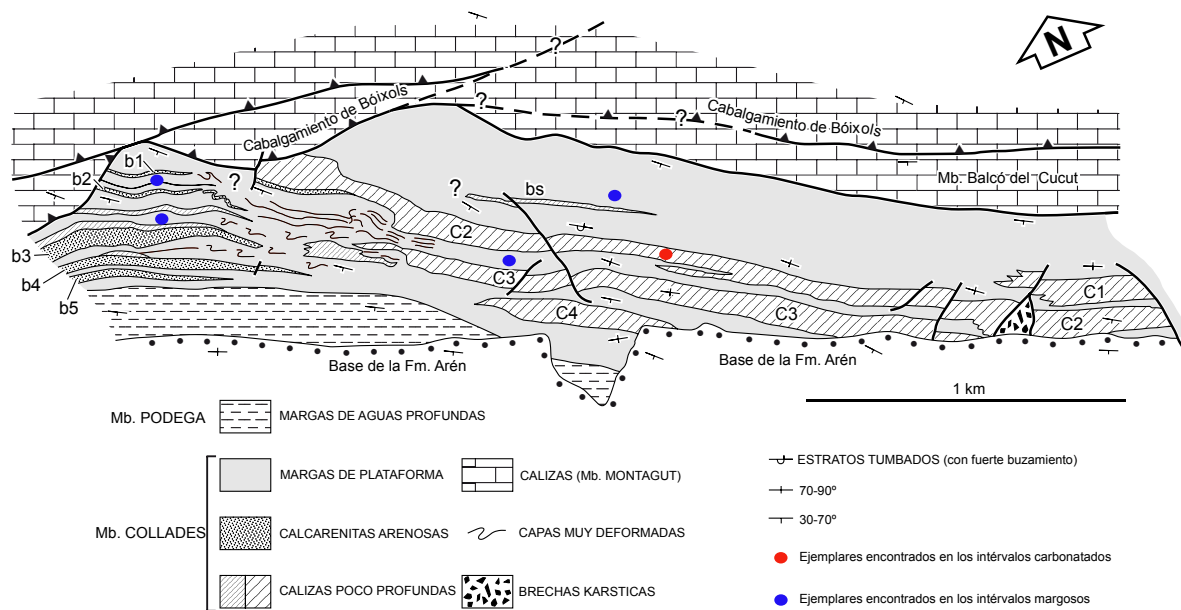


Fig. 123- *Biradiolites carezi* Toucas, 1909. Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos rojos representan aquellos ejemplares hallados en las plataformas mientras que los azules aquellos que han sido encontrados en las margas.

Género BOURNONIA Fischer, 1887

Especie tipo.—*Sphaerulites bournoni* Des Moulins, 1826

Diagnosis.—Adaptada de Cestari (2008, p. 99). La VD tiene forma de cónica a cilíndrica, hasta muy alargada. Las estructuras radiales se corresponden con dos pliegues anchos y hacia abajo de las láminas de crecimiento, formando dos costillas bastante prominentes y bastantes juntas. La interbanda está formada por un pliegue de las láminas de crecimiento hacia arriba con aspecto de un profundo seno que separa las dos estructuras radiales. La estructura de la CE puede ser compacta y no compacta con crestas radiales continuas o células normales. No presenta L. La VI es opercular, convexa o plana con la estructura de la CE compacta y no compacta del tipo celular con celdas alargadas.

Distribución.—El género *Bournonia* está presente en todo el Tetis desde el Turoniense hasta el Maastrichtiense.

Bournonia excavata (d'Orbigny, 1842)

Figs. 124, 125, 126, 127, 128 y 129

- *1842 *Radiolites excavata* d'Orb. - d'Orbigny, p. 156, 185
- *1849 *Radiolites excavata* d'Orb. - d'Orbigny, pl. 556, figs. 1-4
- *1850 *Radiolites excavata* d'Orb. - d'Orbigny, p. 215
- 1907 *Agria excavata* d'Orbigny - Toucas, p. 27, pl. 2, figs. 11-13, text-figs. 11-12
- 1928 *Agria excavata* d'Orbigny - Klinghardt, pl. 14, fig. 5, pl. 24, fig. 10-10a
- 1989 *Bournonia excavata* (d'Orbigny) - Cestari y Sirna, p. 135-136, pl. 4, fig. 3, pl. 5, figs. 1-3
- 1992 *Bournonia excavata* (d'Orbigny) - Vicens, p. 185, pl. 74, fig. 1
- 1995 *Bournonia excavata* (d'Orbigny) - Caffau y Plenicar, p. 230, pl. 7, fig. 2, 2a, pl. 12, fig. 3
- ?1995 *Bournonia excavata* d'Orbigny - Scott, p. 303, pl. 2, figs. 3-4, text-fig. 6d
- 2002 *Bournonia excavata* (d'Orbigny) - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)
- 2003 *Bournonia excavata* (d'Orbigny) - Simone et al., p. 9, 25, tab. 4, fig. 5B, D
- 2007 *Bournonia excavata* (d'Orbigny) - Macé-Bordy, p. 99-100, fig. 9D-E
- 2008 *Bournonia excavata* (d'Orbigny) - Cestari, p. 99-101, text-figs. 82-83
- 2008 *Bournonia excavata* (d'Orbigny) - Pons y Vicens, tab. 1, fig. 14C
- ?2010 *Bournonia cf. excavata* (d'Orbigny) - Khazaei et al., fig. 2, tab. 1, pl. 3, fig. 8

Tipo.—Lectotipo figurado en d'Orbigny (1850, pl. 556, figs. 2 y 4) y en Macé-Bordy (2007b, Figs. 9D-E). Ubicado en el MNHN (Paris, Francia) colección d'Orbigny con número de registro R08809 y con unas dimensiones de 104 mm de altura por 23 mm de diámetro. Perteneciente al Santoniense inferior (bancos 157 y 174 de Vasseur, 1894) de Martigues (Bouches-du-Rhône, Francia). D'Orbigny no citó ningún tipo en su trabajo "Paléontologie française, Terrains crétacés. vol. 4, Brachiopodes". Fue Mace-Bordy (2007b) quién revisando el material de la colección d'Orbigny ubicada en el MNHN designó este lectotipo y otros dos paralectotipos figurados en d'Orbigny (1850, pl. 556, figs. 1 y 3). Estos paralectotipos también están ubicados en el MNHN (Paris, Francia) colección d'Orbigny con número de registro R63749-1 y R63479-2 respectivamente. Ambos pertenecientes al Santoniense inferior de Martigues (Bouches-du-Rhône, Francia).

Diagnosis.—Adaptada de d'Orbigny (1850, p. 215) y Toucas (1907, p. 27). La VD es cónica alargada, derecha o arqueada, comprimida con dos prominentes pliegues hacia abajo, uno en la zona posterior y otro en la ventral. Entre los dos pliegues hacia abajo hay un pliegue hacia arriba muy deprimido que forma la interbanda. El pliegue ventral es más grande que la posterior. No presenta L. La VI es operculiforme, ligeramente cóncava y está formada por láminas concéntricas que siguen las mismas inflexiones de los surcos y pliegues de la VD. En la VD las láminas de crecimiento están formadas por estructura compacta y estructura no compacta del tipo crestas radiales continuas y por celdas. En la VI las láminas de crecimiento están formadas

por estructura compacta y de estructura no compacta con celdas alargadas continuas muy asimétricas

Material.—35 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento (PUAB: 2187, 2209, 2217, 2221, 3523, 3590-05, 3932-33, 28372-73, 28375-78, 42191, 42210, 42313, 45149, 45157, 45169).

Descripción.—La VD es cónica-cilíndrica. Puede ser recta o estar ligeramente arqueada por la región antero-dorsal. Los individuos más grandes alcanzan los 125 mm de altura y los 42 mm de diámetro (Figs. 124-125). La superficie externa es lisa con las líneas de crecimiento poco marcadas. La región antero-dorsal es subredondeada. Las dos estructuras radiales se corresponden con dos pliegues hacia abajo de las láminas de crecimiento, formando dos costillas bastante prominentes y bastantes juntas. El pliegue posterior (PP) es más pequeño que el pliegue ventral (PV) (Fig. 124). El PP puede alcanzar una anchura máxima de 11 mm mientras que el PV alcanza los 16 mm.

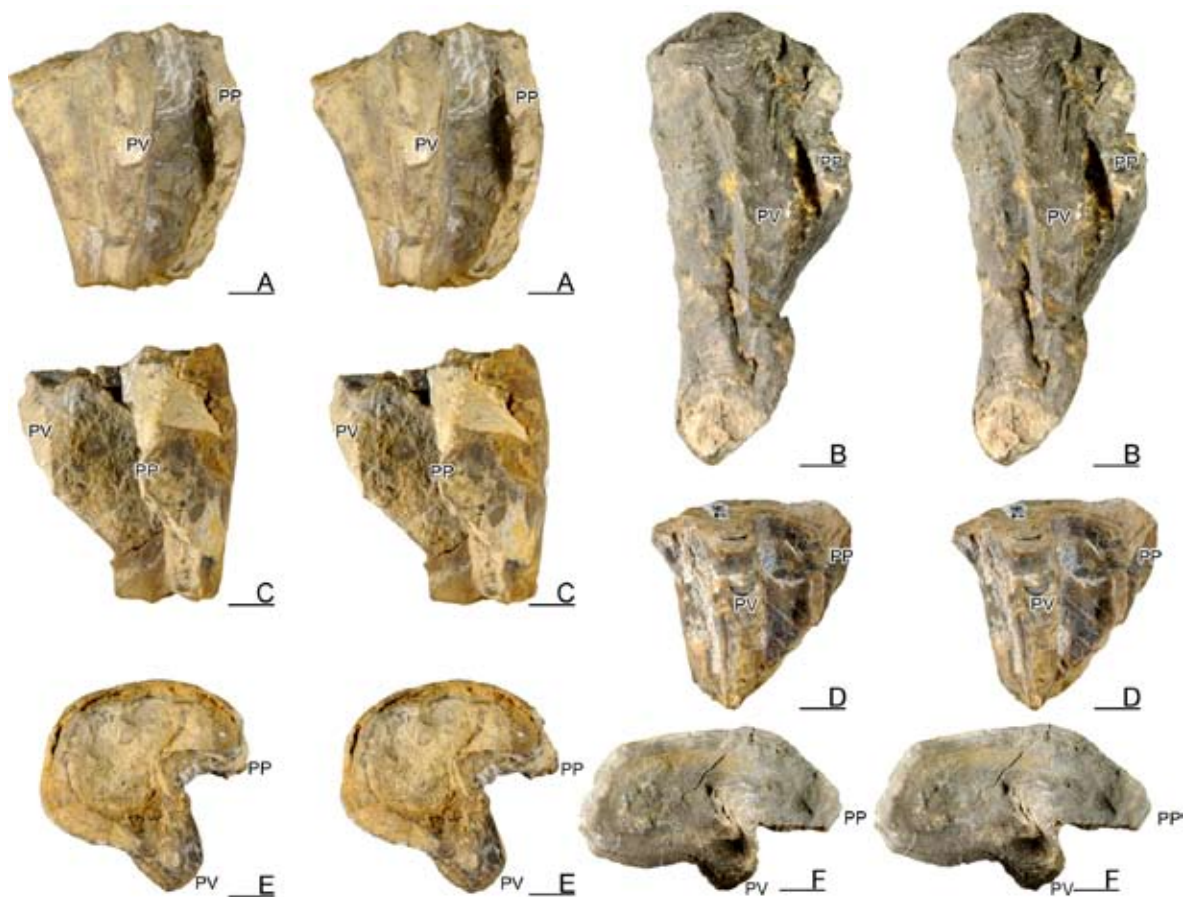


Fig. 124- *Bounonia excavata* (d'Orbigny, 1842), pares estéreo. A, C, y E, vista postero-ventral de la VD, vista postero-dorsal de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 3932. B, vista postero-ventral de la VD de PUAB: 3593. D, vista postero-ventral de la VD de PUAB: 28372. F, vista superior de la VI de PUAB: 42313. Barras de escala representan 10 mm.

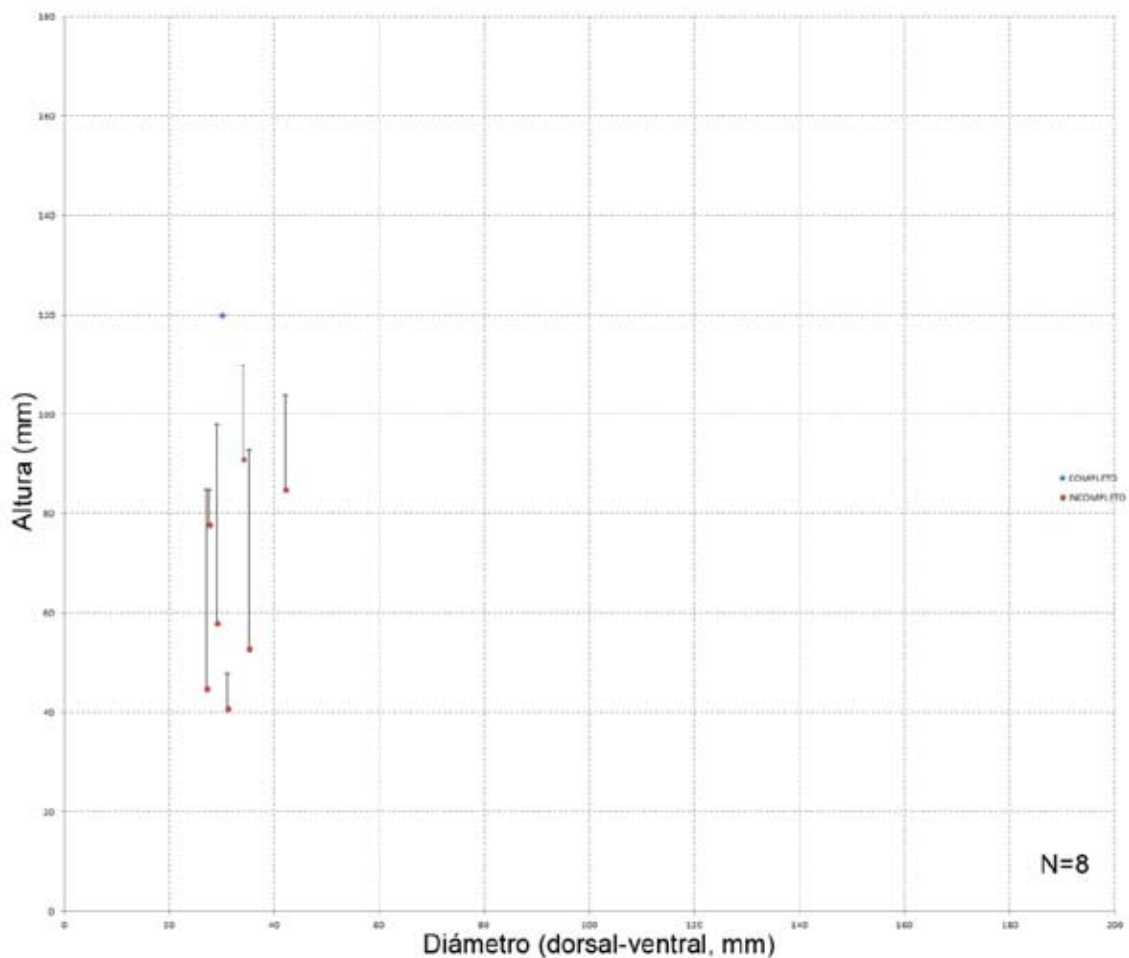


Fig. 125- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Bounonia excavata* (d'Orbigny, 1842). Los ejemplares incompletos muestran una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

El PV suele estar fracturado. La interbanda está formada por un pliegue hacia arriba de las láminas de crecimiento con aspecto de profundo seno radial que separa los dos pliegues. La VI es operculiforme plano-cóncava. En la superficie se observan las láminas de crecimiento dispuestas concéntricamente siguiendo los pliegues radiales y el seno de la VD. El SMI está muy desarrollado (Fig. 126).

Las secciones transversales de la VD tienen forma subredondeada debido a que los dos pliegues radiales (PP y PV) suelen estar erosionados o fracturados. El aparato miocardial es pequeño y no alcanza los 10 mm por debajo de la comisura. Las láminas de crecimiento de la VD son muy finas (Fig. 127). Las láminas están fuertemente inclinadas en la región antero-dorsal donde se disponen subverticalmente (Fig 128B). En la parte interna de los pliegues hacia abajo la inclinación es mucho menor. La mayor parte de la CE se compone de estructura no compacta con continuas crestas radiales allí donde las láminas de crecimiento se disponen verticalmente (Fig. 128B)



Fig. 126- *Bounonia excavata* (d'Orbigny, 1842). A, fragmento de la VD donde se observa la estructura de las láminas de crecimiento (crestas radiales continuas) en una región donde las láminas se encuentran muy inclinadas. B, vista en detalle donde se observa en la región inferior de la fotografía un fragmento de la comisura y el SMI, PUAB: 3605. Barras de escala representan 10 mm.

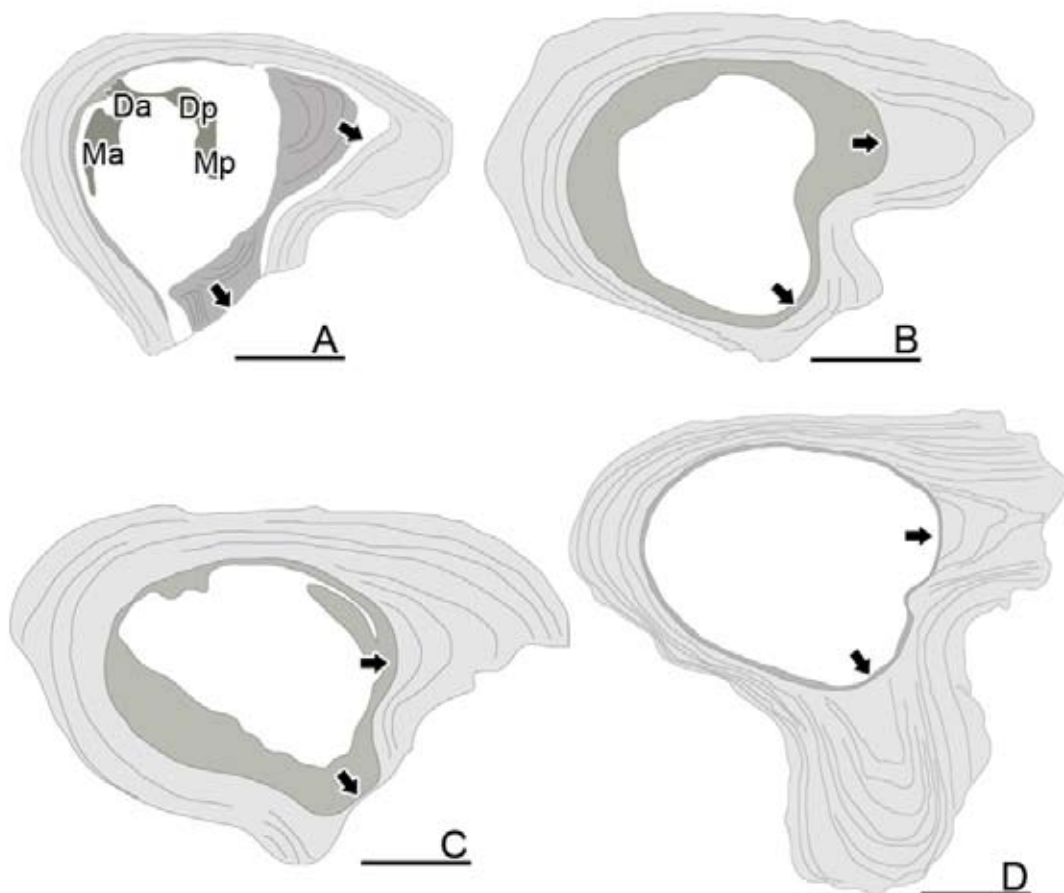


Fig. 127- Dibujos de secciones transversales por debajo de la comisura de la VD de distintos ejemplares de *Bounonia excavata* (d'Orbigny, 1842). A, sección transversal muy cercana a la comisura cortando la VD y parte de la CE de la VI PUAB: 3598. B, PUAB: 3590. C, PUAB: 3593. D, PUAB: 3602. Barras de escala representan 10 mm.

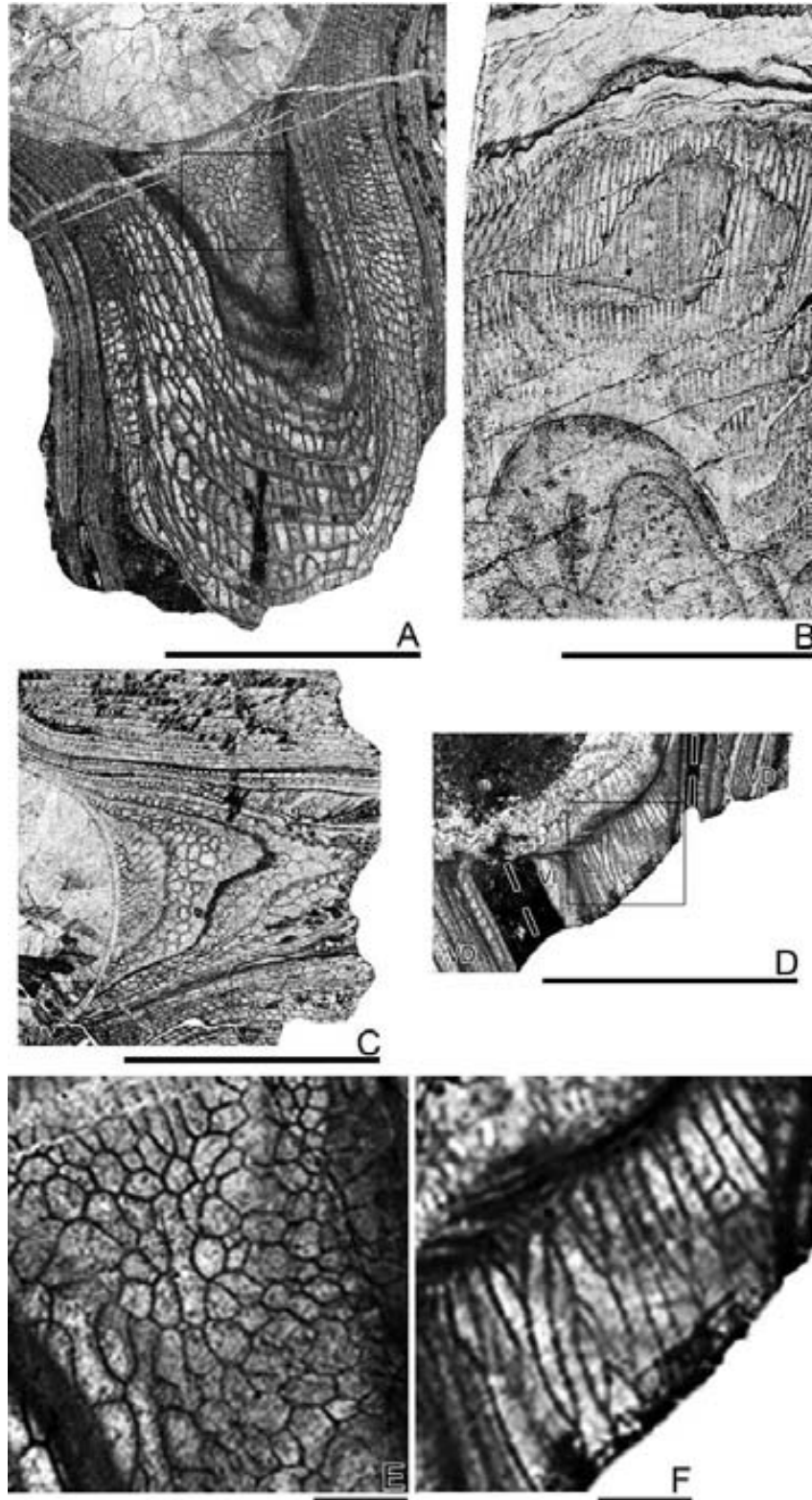


Fig. 128- *Bounonia excavata* (d'Orbigny, 1842). A y C, sección transversal de la VD mostrando las láminas de crecimiento cortadas con un ángulo bajo en la costilla ventral (CV) y en la costilla posterior (CP) respectivamente, PUAB: 3602. B, sección tangencial de la región anterior de la VD cortando las láminas de crecimiento con un ángulo bajo, PUAB: 45157. D, sección transversal cerca de la comisura mostrando la estructura de la capa externa (CE) de la VI, PUAB: 3598. E-F, vistas en detalle de A y C respectivamente. Barras de escala en A-D representan 10 mm. Barras de escala en E-F representan 1 mm.

y por celdas allí donde se disponen más horizontales, como en la parte interna de los pliegues hacia abajo (Fig. 128A, C y E).

En secciones transversales de la VI se ha observado que las láminas de crecimiento se componen de estructura compacta y de estructura no compacta con celdas alargadas continuas muy asimétricas. Esto se ha observado en el margen interno del pliegue hacia abajo ventral (Fig. 128D, F). La estructura de la CE por tanto, es diferente en la VD y en la VI como se ve en una sección transversal alrededor de la comisura.

Discusión.—Los ejemplares inscritos en la colección d'Orbigny con el nombre de *Radiolites excavata* d'Orbigny provienen de: Martigues (Bouchês-du-Rhone, Francia) 12 ejemplares, nº6934, Pons (Charente-Maritime, Francia), 2 ejemplares, nº934^a, Le Beausset (Var, Francia), 4 ejemplares, nº6934b. Tanto el lectotipo (R08809, C.O. 6934 III) y los paralectotipos (R63749-1 y R63749-2, C.O. 6934 I-II) pertenecen a los ejemplares provenientes de Martigues (Bouchês-du-Rhone, Francia). Lo figurado en d'Orbigny (1850, pl. 556, Fig. 1) es una reproducción hecha a través de los paralectotipos (R63749-1 y R63749-2). La parte superior de R63749-2 se corresponde con lo mostrado por d'Orbigny (1850, pl. 556, Fig. 3). Un tercer individuo, R08809, se corresponde con lo figurado en d'Orbigny (1850, pl. 556, Fig. 2,4).

En les Collades de Basturs se han recogido ejemplares únicamente en el intervalo carbonatado C2 (Fig. 129). La variabilidad intraespecífica en esta especie es muy baja.

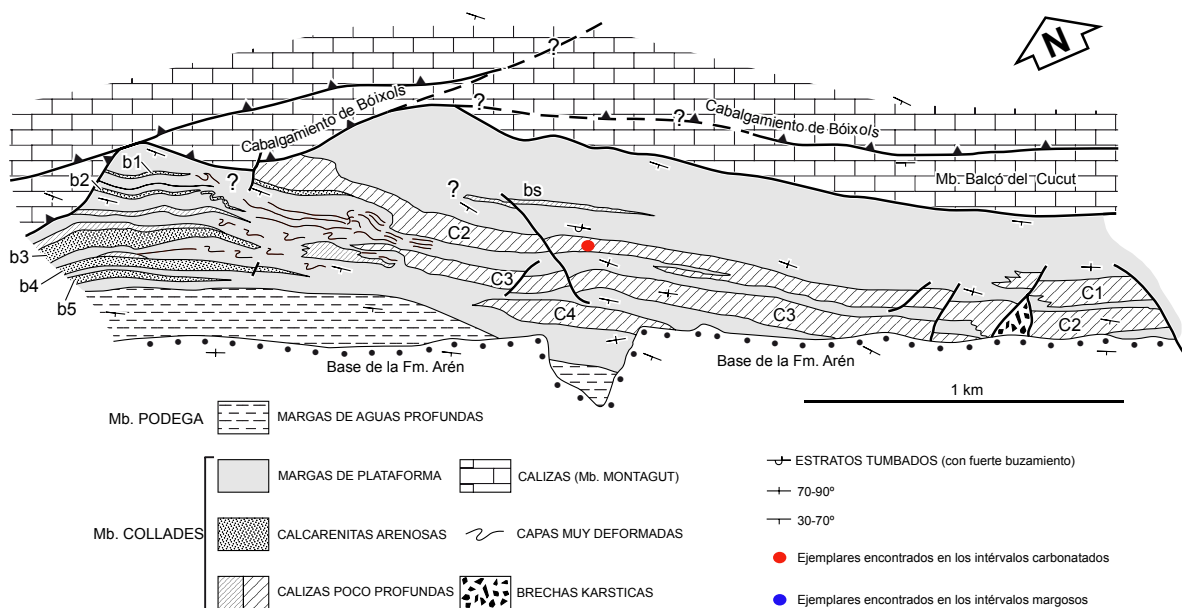


Fig. 129- *Bounonia excavata* (d'Orbigny, 1842). Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. El punto rojo representa aquellos ejemplares hallados en la plataforma.

Distribución.—La especie es conocida a lo largo del Coniaciense hasta el Santoniense. Citada en Afganistán, Alemania, Bosnia-Herzegovina, Croacia, Cuba, España, Francia, Guatemala, Italia, Rumania, Somalia, Yugoslavia. Los registros de Afganistán (Vogel, 1971), Alemania (Steuber y Höfling, 1999e), Bosnia-Herzegovina (Slišković, 1968a), Cuba (Rojas et al., 1996b), Guatemala (Scott, 1995), Rumania (Patrulius, 1974) y Somalia (Tavani, 1949) son dudosos ya que le atribuyen una edad Campaniense-Maastrichtiense y en la mayoría de los casos no figuran ningún ejemplar.

Género PRAERADIOLITES Douvillé, 1903

Especie tipo.—*Radiolites fleuriausius* d'Orbigny, 1842, Cenomaniense, Charente-Maritime, Francia (llamado *Radiolites Fleuriausa* por d'Orbigny (1842, p. 181,182; 1850, p. 204), *Radiolites Fleuriausiana* en d'Orbigny (1850, pl. 548) y *R. Fleuriaui* en Douvillé (1903, p. 467), quien lo designó especie tipo de Praeradiolites, y por consiguiente fué *Praeradiolites fleuriausius* en Kühn (1932), *Praeradiolites fleuriaui* en Sánchez (1981) y Steuber (2002), encontrando todas las variaciones posibles en la literatura; apareciendo como fleuriausi en “the Official List and Indexes of Names in Zoology”). Pons y Vicens (2011a) en la “International Commission on Zoological Nomenclature”, a través del “Bulletin of Zoological Nomenclature” propusieron reemplazar *Radiolites fleuriausius* por *Sphaerulites ponsiana* d'Archiac, 1835 como especie tipo de *Praeradiolites* Douvillé, 1903.

Diagnosis.—Extraída de Pons et al. (2012b). La VD tiene forma cónica o cónica-cilíndrica con láminas de crecimiento que forman paquetes salientes en la superficie externa, aparentando un cono invertido. Las láminas de crecimiento de la VD están inclinadas hacia el interior. Las estructuras radiales son dos pliegues radiales hacia arriba y hacia adentro limitados por tres pliegues hacia abajo y hacia afuera desarrollados en el área postero-ventral, produciendo dos senos radiales y tres costillas radiales en la superficie externa; un pliegue radial hacia abajo y hacia afuera puede desarrollarse en el área dorsal. El resto de la superficie externa es lisa o ligeramente ondulada. Internamente se observa que la estructura de las láminas de crecimiento es celular normal con celdas alargadas en las áreas más expandidas, particularmente en los pliegues. La VI presenta una zona central más o menos convexa y un borde acomodado a las variaciones en la inclinación del labio comisural. La estructura de las láminas de crecimiento es como en la VD. La L tiene un pedúnculo largo y expandido en su parte distal. Se desarrollan dos cavidades dorsales entre la L y el aparato miocardinal. El margen estriado de los dientes cardinales está dirigido dorsalmente.

Discusión.—Ver el apartado de discusión de Pons et al. (2012b, p. 681-83).

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

Praeradiolites plicatus (Lajard, Négrel y Toulouzan, 1821)

Figs. 130, 131, 132, 133 y 134

- *1821 *Radiolite Plicata* (nost.) - Lajard, Négrel y Toulouzan, p. 375
- 1837 *Sphaerulites plicatus* - Bronn, pl. 31, fig. 4
- 1842 *Radiolites desmouliniana* - Matheron, p. 194, pl. 8, figs. 1-2, 4-5
- ?1850 *Radiolites desmouliniana* Matheron - Orbigny, p. 209, pl. 551
- 1878 *Sphaerulites plicatus* Bayle - Bayle, pl. 113
- 1907 *Praeradiolites plicatus* Lajard, Négrel y Toulouzan - Toucas, p. 41, pl. 6, figs. 5-6, 8
- 1907 *Praeradiolites plicatus* var. *desmoulini* Matheron - Toucas, p. 41, pl. 6, fig. 7
- 1976 *Praeradiolites plicatus* Lajard, Négrel, Toulouzan - Lupu, p. 127, pl. 19, fig. 1a-b, pl. 39, fig. 7
- v1977 *Praeradiolites plicatus* Lajard-Négrel-Toulouzan - Pons, p. 68, pl. 49, figs. 1-3
- 1982 *Praeradiolites plicatus desmoulinianus* (Matheron) - Czabalay, p. 54, 89, pl. 26, figs. 1-3, pl. 46, figs. 1-2
- 2002 *Praeradiolites plicatus* Lajard, Toulouzan y Négrel - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)
- 2012 *Praeradiolites plicatus* (Lajard et al., 1821) - Pons et al., text-fig. 11C

Tipo.—No ha sido tipificado ningún ejemplar tipo. El material original de Lajard, Négrel y Toulouzan (1821) insuficientemente descrito y no figurado se ha perdido. Toucas (1907) consideró que el ejemplar figurado por Matheron (1842, pl. 8, fig. 1) se parecía mucho a la forma tipo reproducida en Bronn (1837, pl. 31, fig. 4), y Bayle (1878).

Diagnosis.—Adaptada de Matheron (1842, p. 194), y Toucas (1907, p. 41). La VD es cónica. Puede alcanzar los 87 mm de altura por los 69 mm de diámetro. En los ejemplares adultos las dos estructuras radiales suelen estar separadas entre sí unos 15-25 mm. La estructura radial posterior (SP) es más estrecha y más alta que la estructura radial ventral (SV). No presenta ningún pliegue fuera de la región posteroventral. La VI, más o menos convexa, es muy fina y está formada por las mismas láminas imbricadas, presentando las mismas estructuras radiales que la VD.

Material.—107 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento. Presentan un alto grado de silicificación. (PUAB: 1819-20, 1824, 1826-28, 1834-36, 1839, 1841-42, 1844-46, 1849, 1852-62, 1864-65, 1868-69, 2162, 2164, 2273, 3746, 3817-23, 3844, 3953-57, 3982-99, 27776-99, 42015, 42019, 42067, 42076, 42200, 42254-55, 42258, 42260, 42295, 42316-17, 45158, 58135, 58148, 63095, 75747).

Descripción.—La VD es cónica. Algunos ejemplares presentan la región anterodorsal plana. Los individuos más grandes alcanzan los 87 mm de altura por 69 mm de diámetro (Figs. 130-131). El crecimiento de las láminas de crecimiento está

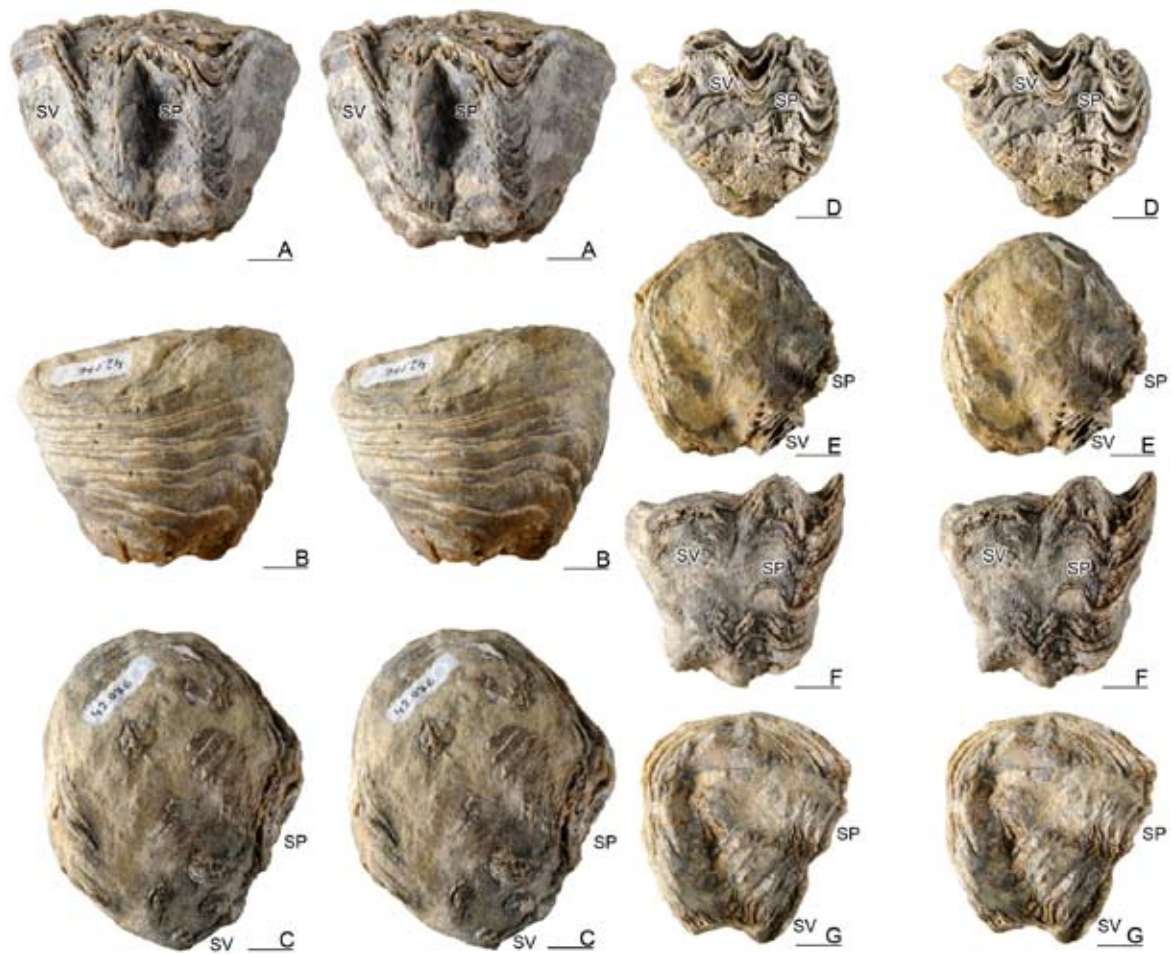


Fig. 130- *Praeradiolites plicatus* (Lajard, Négrel y Toulouzan, 1821), pares estéreo. A-C, vista postero-ventral de la VD, vista antero-dorsal de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 42076. D-E, vista postero-ventral de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 3957. F-G, vista postero-ventral de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 63122. I, vista postero-ventral de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 42067. Barras de escala representan 10 mm.

fuertemente inclinado hacia el interior de la concha, y los conjuntos de láminas son muy evidentes en superficie lo que le confiere un aspecto foliado. Las láminas de crecimiento están más inclinadas en la región antero-dorsal llegando a estar dispuestas subverticalmente (Fig. 130B). Las dos estructuras radiales presentan las láminas de crecimiento plegadas hacia arriba y hacia adentro en forma de seno. El seno radial posterior (SP) presenta una anchura de unos 10 mm mientras que el seno radial ventral (SV) presentan una anchura entorno a los 15 mm. La distancia entre ellos, medida desde el vértice de un seno al otro, varía en función del tamaño de la concha y está entre los 15-25 mm. Estos senos, SP y SV, están limitados por tres pliegues radiales con las láminas de crecimiento dispuestas hacia abajo y salientes, un pliegue posterior, uno intermedio y otro ventral (Fig. 130A, D y F). Los pliegues posterior e intermedio están bien marcados y limitan al SP. Presentan un tamaño similar y una anchura entorno a los 8 mm. El pliegue ventral está menos marcado en comparación

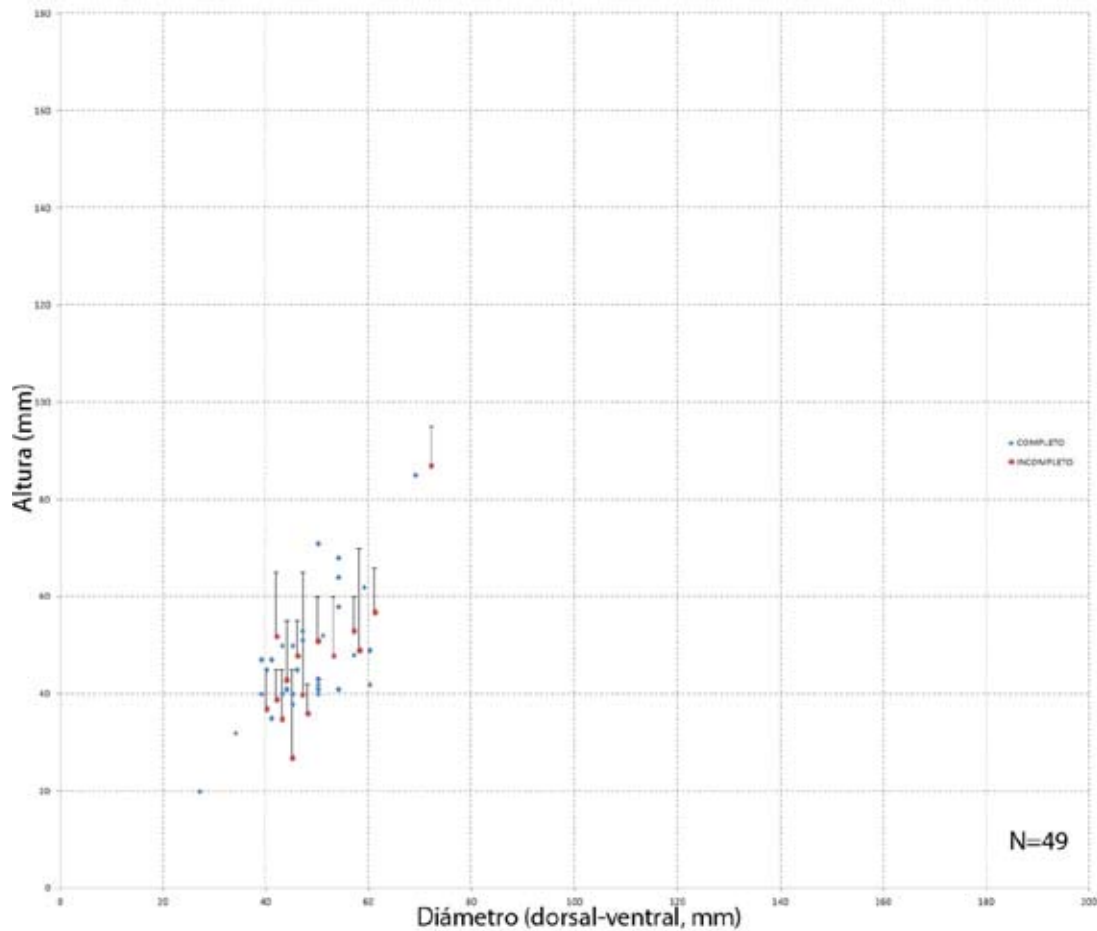


Fig. 131- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Praeradiolites plicatus* (Lajard, Négrel y Toulouzan, 1821). Los ejemplares incompletos muestran una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

con los otros dos. En la región antero-dorsal tan solo se observan las láminas de crecimiento imbricadas. Las láminas de crecimiento en esta región pueden estar más o menos inclinadas.

La VI es fina y excéntrica, plana o ligeramente convexa y forma en superficie las mismas estructuras radiales que la VD (Fig. 130C, E y G).

Las secciones transversales de la VD son subredondeadas con dos segmentos diferentes (rectos o curvos) en la curvatura del margen interno de la CE que marcan la posición de SP y SV. La L tiene forma de pedúnculo más o menos largo (Fig. 132).

En los pliegues hacia abajo y salientes es donde se ha podido observar la estructura de la CE debido a que la inclinación de las láminas de crecimiento es mucho menor. La mayor parte de la CE se compone de estructura no compacta con estructura celular normal cerca del margen interno de la CE y que se vuelve celular con celdas

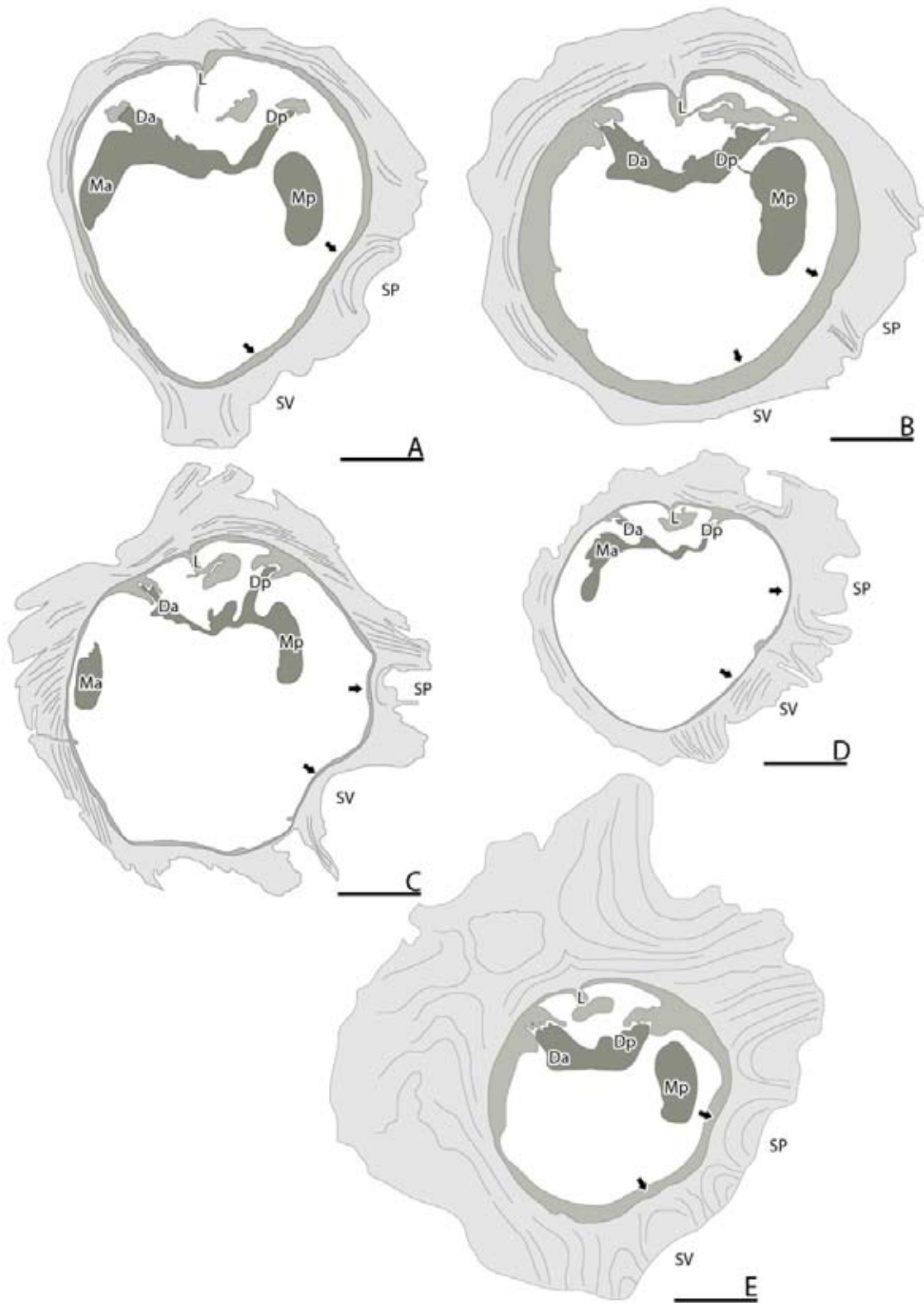


Fig. 132- Dibujos de secciones transversales por debajo de la comisura de la VD de distintos ejemplares de *Praeradiolites plicatus* (Lajard, Négrel y Toulouzan, 1821). A, PUAB: 1819. B, PUAB: 1839. C, PUAB: 1857. D, PUAB: 63095. E, PUAB: 3991. Barras de escala representan 10 mm.

radialmente alargadas a medida que nos alejamos del margen interno (Fig. 133B). Las secciones transversales cortan las láminas de crecimiento con un ángulo alto, casi vertical, a excepción del margen interno de los tres pliegues radiales que limitan las estructuras radiales donde las láminas están dispuestas más horizontales.

En las secciones radiales (Fig. 133A) se observa que las láminas de crecimiento de la VD son muy finas, sobre las 80 láminas por 10 mm de espesor. Estas láminas están a su vez muy inclinadas hacia el interior de la concha y desarrollan un estrecho

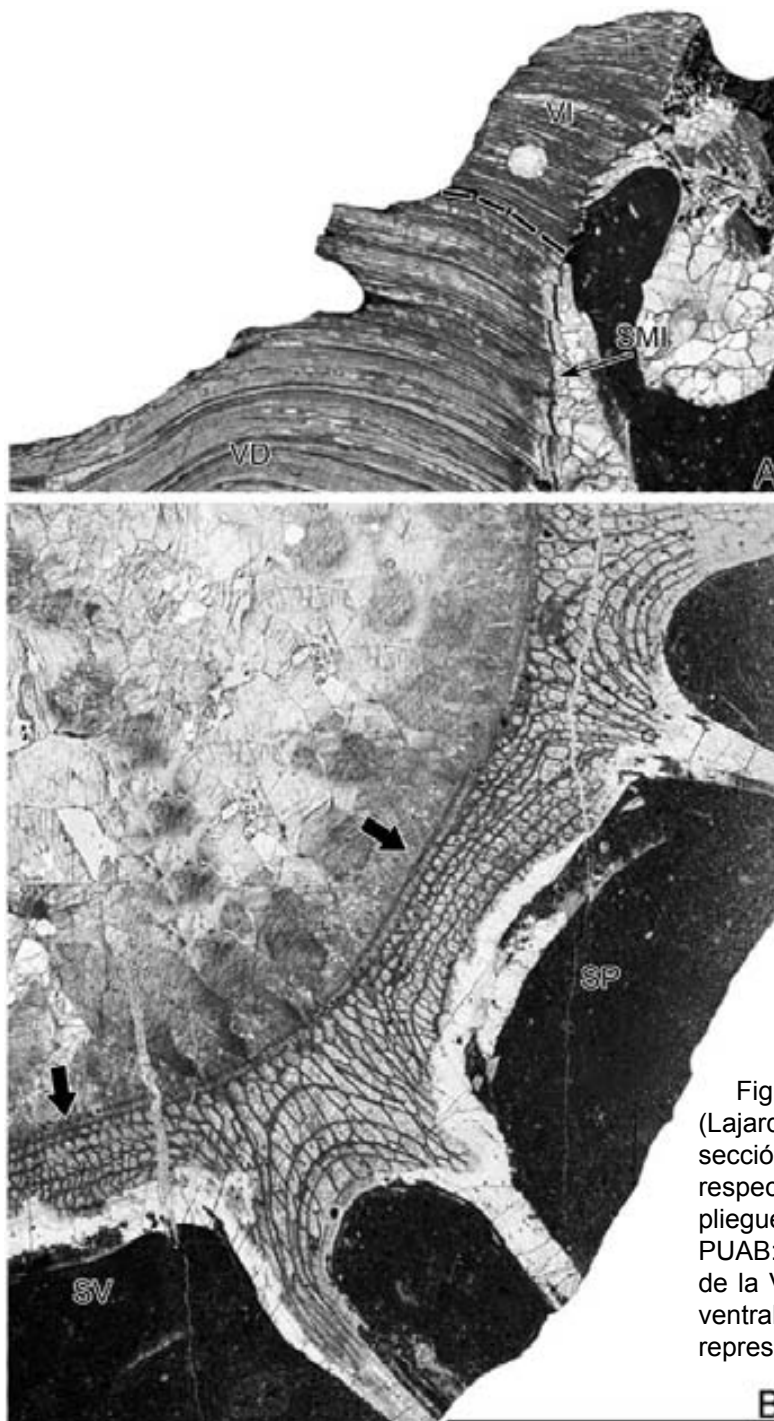


Fig. 133- *Praeradiolites plicatus* (Lajard, Négrel y Toulouzan, 1821). A, sección radial cortando ambas valvas respectivamente a través de uno de los pliegues de la región postero-ventral, PUAB: 3991. B, sección transversal de la VD mostrando la región postero-ventral, PUAB: 1860. Barra de escala representa 10 mm.

SMI. En los pliegues radiales la inclinación de las láminas es menor. Las láminas de crecimiento están dispuestas formando paquetes (megaciclos) pudiendo variar el número de láminas en cada paquete. Las láminas de crecimiento son más finas en la base y en el techo de cada paquete. La separación entre paquetes está marcada por una etapa de crecimiento continuo. El SMI está escalonado debido a la disposición en paquetes de las láminas y presenta un margen interno con estructura compacta (Fig. 133A).

Las láminas de crecimiento de la VI son muy finas al igual que las de la VD. Se observan paquetes de láminas al igual que en la VD pero más finos y con menor número de láminas. La mayor parte de la CE se compone de estructura no compacta. En secciones radiales la estructura de las láminas de crecimiento de la VI dibuja el mismo patrón que las de la VD (Fig. 133A) pero no se ha podido identificar que tipo de estructura presenta.

Discusión.—Lajard, Négrel y Toulouzan (1821) crean el nombre de *Radiolite plicata* entre otros y lo citan en la tabla que aparece en de Villeneuve (1821, p. 375). El material fue recogido por M. Toulouzan y M. Négrel-Féraud en la región de Bouches-du-Rhône y posteriormente clasificado por M. Lajard. Bronn (1837) figura un ejemplar procedente de la Chalk formation al que denomina *Sphaerulites plicatus*. Matheron (1842) figura otros ejemplares procedentes del Santoniense de Auriol (Bouches-du-Rhône, Francia), La Cadière-d'Azur, Mazaugues y Le Beausset (Var, Francia) a los que denomina *Radiolites Desmouliniana*, considerada especie sinónima de *Praeradiolites plicatus* por Fabre (1942). Bayle (1878) vuelve a figurar el mismo ejemplar que Bronn (1837) (cita extraída de Toucas (1907, p. 41) ya que no se ha podido acceder al original). Posteriormente Toucas (1907) le otorga el nombre del género *Praeradiolites* y mantiene el nombre de la especie designada por Bronn y Bayle. En la sinonimia de la especie escribió que la publicación de Lajard et al., era del 1824. Este error se extendió por muchas publicaciones. Toucas (1907) consideró que el ejemplar reproducido por Matheron (1842, pl. 8, fig. 1) denominado *Radiolites Desmouliniana* Matheron se parecía a la forma tipo de *Praeradiolites plicatus*, que fue reproducida primero por Bronn (1837, pl. 31, fig. 4) y (1850) y después por Bayle (1878). El resto de ejemplares reproducidos por Matheron (1842, pl. 8), excepto la fig. 3, consideró que eran una forma intermedia y la denominó *Praeradiolites plicatus* var. *Desmoulini* Matheron. Macé-Bordy (2007b) consideró que los ejemplares descritos y figurados en d'Orbigny (1850) procedentes de Angoulême y Pons (Charente, Francia) y Uchaux (Vaucluse, Francia) como *R. desmouliniana*, especie sinónima de *P. plicatus*, pertenecían en realidad a *Praeradiolites ponsianus* (Archiac, 1835).

En les Collades de Basturs se han recogido ejemplares aislados en las capas b1 y b2 y en los intervalos de margas neríticas M1 y M2 (Fig. 134). Los ejemplares recogidos en las capas b1, b2, M1 y M2 presentan las mismas características morfológicas y aproximadamente el mismo tamaño. Únicamente se diferencian en el grado de preservación. Los ejemplares recogidos en las capas b1 y b2, pertenecientes a la parte Oeste del afloramiento, están más silicificados que los recogidos en M1-M3. La variabilidad intraespecífica en esta especie es muy baja.

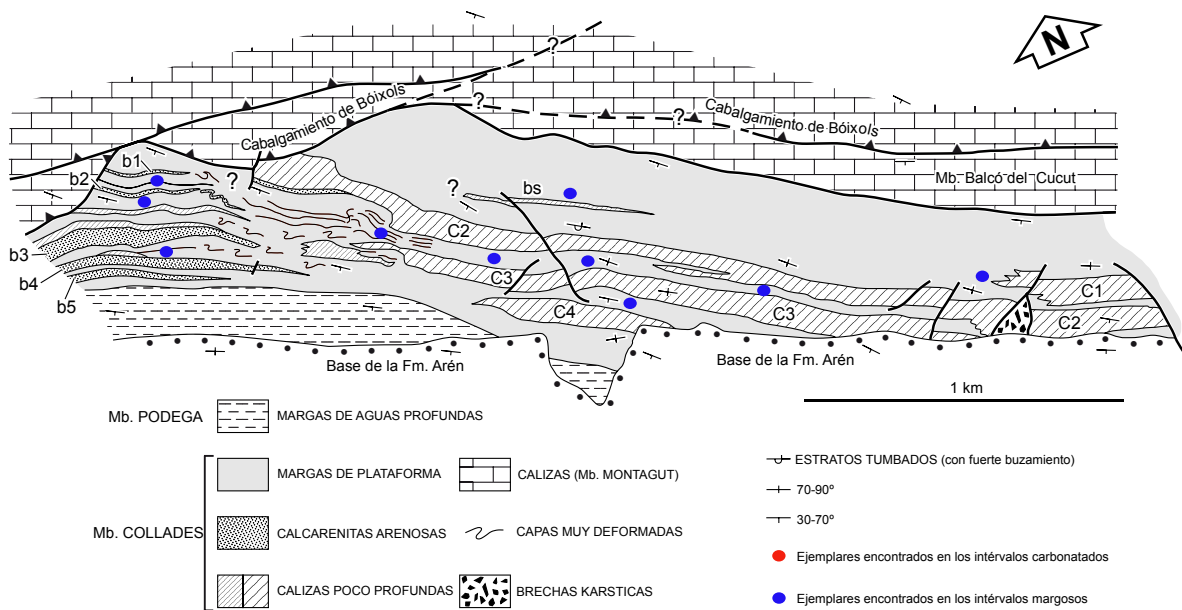


Fig. 134- *Praeradiolites plicatus* (Lajard, Négrel y Toulouzan, 1821). Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos azules son aquellos que han sido encontrados en las margas.

Distribución.— La especie es conocida a lo largo del Santoniense de Le Beausset, La Cadière-d'Azur y Mazaugues (Var, Francia), Auriol, Martigues, Figuières y Sainte-Baume (Bouches-du-Rhône, Francia), la Montaña de Cornes (Aude, Francia). También ha sido citada en el Santoniense del sur de los Pirineos; Isona y Montsec (Pons, 1977), Torroella de Montgrí (Bilotte, 1985a), Norte de Sant Corneli (Vicens et al., 1998) y Pedraforca (Astre, 1932). Citada también en el Santoniense de Rumania (Lupu, 1976), Campaniense de Hungría (Czabaly, 1982) e Irán (Parona, 1935).

Praeradiolites toucasi (d'Orbigny, 1849)

Figs. 135, 136, 137, 138 y 139

- *1849 *Radiolites Toucasiana* d'Orb. - Orbigny, pl. 557
- *1850 *Radiolites Toucasiana* d'Orb. - Orbigny, p. 216
- 1878 *Spherulites Toucasi* d'Orb. sp. - Vidal, p. 112
- 1907 *Praeradiolites toucasi* d'Orb. sp. - Toucas, p. 31, pl.3, figs. 6-7
- 1932 *Praeradiolites toucasianus* (d'Orbigny) Toucas - Kühn, p. 133
- 1976 *Praeradiolites toucasianus* (d'Orbigny) - Lupu, p. 127, pl. 17, fig. 1
- v1977 *Praeradiolites toucasi* (d'Orbigny) - Pons, p. 69, pl. 51, figs. 1a-f
- 1989 *P. toucasianus* (d'Orb.) - Pascual et al. , p. 224, text-fig. 3
- 2002 *Praeradiolites toucasianus* (d'Orbigny) - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)
- 2007 *Praeradiolites toucasianus* (d'Orbigny, 1850) - Macé-Bordy, p. 82-83, text-figs. 5A-B
- 2012 *Praeradiolites toucasianus* (d'Orbigny, 1842) - Pons et al., text-fig. 11A

Tipo.—Macé-Bordy (2007b) propone un lectotipo y un paralectotipo. Lectotipo figurado en d'Orbigny (1849, pl. 557, fig. 4 y 6) y en Macé-Bordy (2007b, figs. 5A-B) con una altura de 42 mm y un diámetro de 33 mm. Ubicado en el MNHN (Paris, Francia) con número de registro R08352 (C.O. 6935-I). Perteneciente al Santoniense de Le Beausset (Var, Francia). También se ha designado un paralectotipo figurado en Orbigny (1849, pl. 557, fig. 5) con la misma procedencia. Ubicado en el MNHN con número de registro R63753 (C.O. 6935-II).

Diagnosis.—Adaptada de d'Orbigny (1850, p. 246) y Toucas (1907, p. 31). La VD tiene forma de cono alargado y con un tamaño que llega hasta los 125 mm de altura por los 42 mm de diámetro. Presenta un aspecto foliado en ambas valvas. Las dos estructuras radiales están separadas por pliegues con las láminas de crecimiento orientadas hacia abajo y hacia afuera. Las dos estructuras radiales son más anchas que los pliegues que las separan. El resto de la VD es lisa a excepción de algunos ejemplares que pueden presentar una pequeña inflexión de las láminas en la región antero-dorsal. El labio comisural también es liso. Presenta una L bien marcada. La VI es operculiforme, ligeramente convexa y ornamentada con líneas de crecimiento en forma de estrías concéntricas.

Material.—20 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento (PUAB: 2131, 3404-06, 3617, 3619, 3944-45, 28398-02, 42190, 45158, 45161-62, 45168, 63121, 74772).

Descripción.—La VD va de cónica a cónica alargada. Los individuos más grandes alcanzan los 125 mm de altura y los 42 mm de diámetro (Figs. 135-136). El crecimiento de las láminas está fuertemente inclinado hacia el interior de la concha en la región

antero-dorsal. En esta región puede aparecer una pequeña inflexión hacia abajo de las láminas de crecimiento. Los paquetes de láminas de crecimiento (megaciclos) son evidentes en la superficie exterior de las dos valvas lo que le da un aspecto foliado. Las dos estructuras radiales tienen forma de pliegues con las láminas de crecimiento orientadas hacia arriba y hacia adentro lo que producen dos senos radiales, SP y SV. El espacio que hay entre las dos estructuras radiales está ocupado por un pliegue radial con las láminas de crecimiento orientadas hacia abajo y hacia afuera. Las dos estructuras radiales, SP y SV, a su vez están limitadas por un pliegue radial con las láminas de crecimiento orientadas hacia abajo y hacia afuera al igual que el pliegue que hay entre las dos estructuras radiales. SP y SV pueden ser más o menos convexas y en algunos ejemplares pueden mostrar una mayor concavidad y sobresalir más que los tres pliegues radiales (Fig. 135) que las limitan. Las dos estructuras radiales y los tres pliegues ocupan toda la región postero-ventral. El labio comisural es liso.

La VI es operculiforme, ligeramente convexa y de poco espesor. La superficie presenta las mismas estructuras radiales que la VD (Fig. 135D).

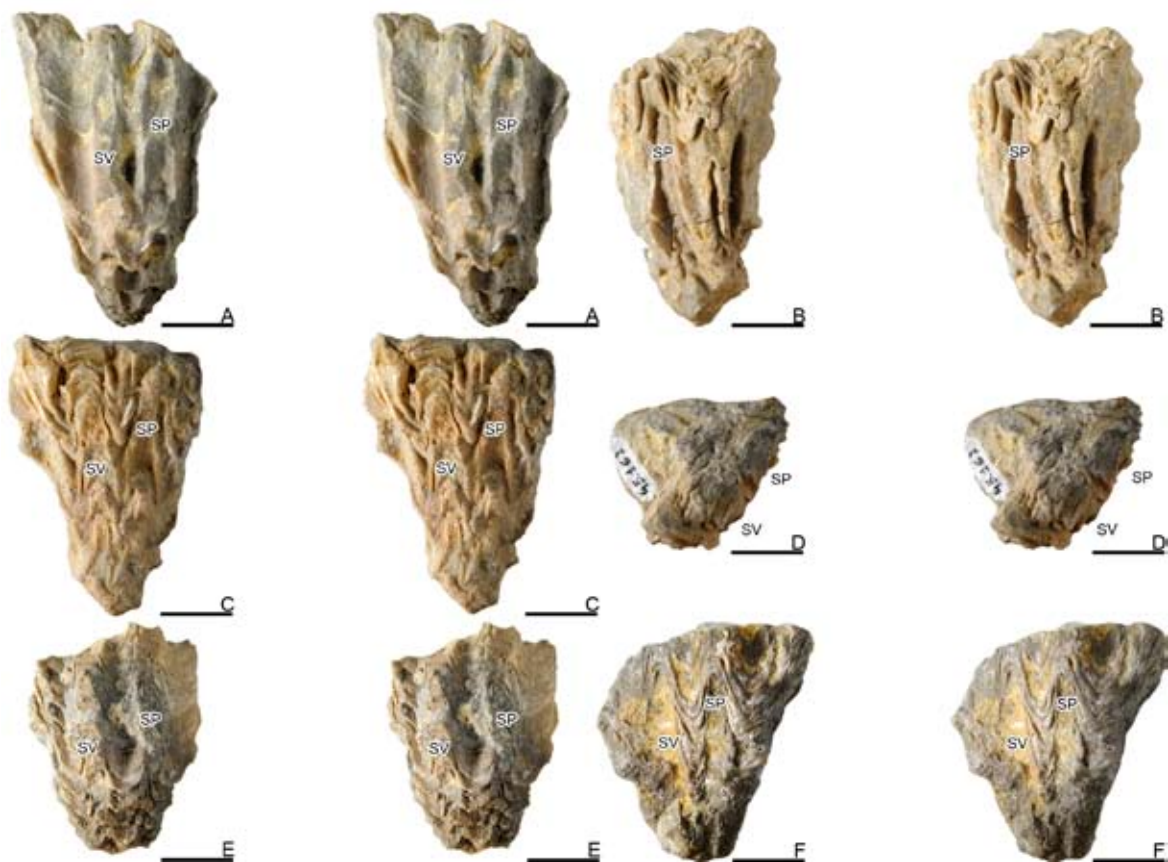


Fig. 135- *Praeradiolites toucasi* (d'Orbigny, 1849), pares estéreo. A, vista postero-ventral de la VD de PUAB: 3617. B, vista postero-ventral de la VD de PUAB: 3944. C-D, vista postero-ventral de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 45162. E, vista postero-ventral de la VD de PUAB: 3945. F, vista postero-ventral de la VD de PUAB: 45161. Barras de escala representan 10 mm.

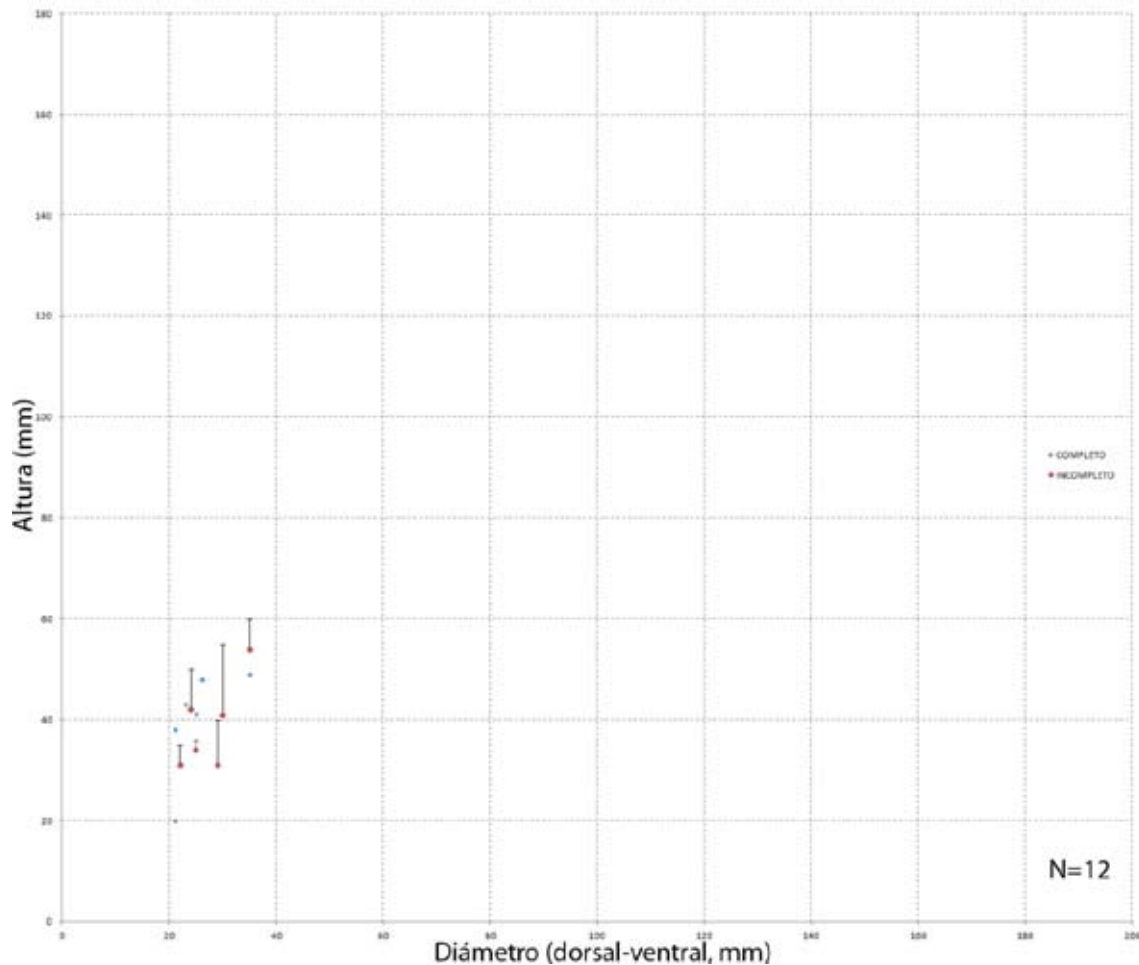


Fig. 136- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Praeradiolites toucasi* (d'Orbigny, 1849). Los ejemplares incompletos muestran una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

Las secciones transversales de la VD cerca de la comisura tienen forma triangular o redondeada (Fig. 137). La región postero-ventral tiene un perfil más rectilíneo en comparación con el resto de la periferia de la VD (Fig. 135A y C). La CE tiene un espesor de unos 75 mm. La posición de las dos estructuras radiales es fácil de identificar ya que están indicadas por cambios en la curvatura del margen interno de la CE. Estos cambios pueden ser dos segmentos rectos o dos segmentos con una curvatura mayor. Como se ve en las secciones próximas a la comisura (Fig. 137), la L está bien marcada. Los dientes cardinales y los mióforos son prominentes cuando los comparamos con el tamaño de la CC.

La mayor parte de la CE se compone de estructura no compacta del tipo celular normal. Las regiones de la concha donde las láminas de crecimiento están inclinadas con un ángulo bajo, como en el margen interno de las estructuras radiales y los pliegues, la estructura es celular normal (Fig. 138). El tamaño de las celdas es grande en comparación con estructuras similares en otros radiolítidos. Estas celdas se alargan

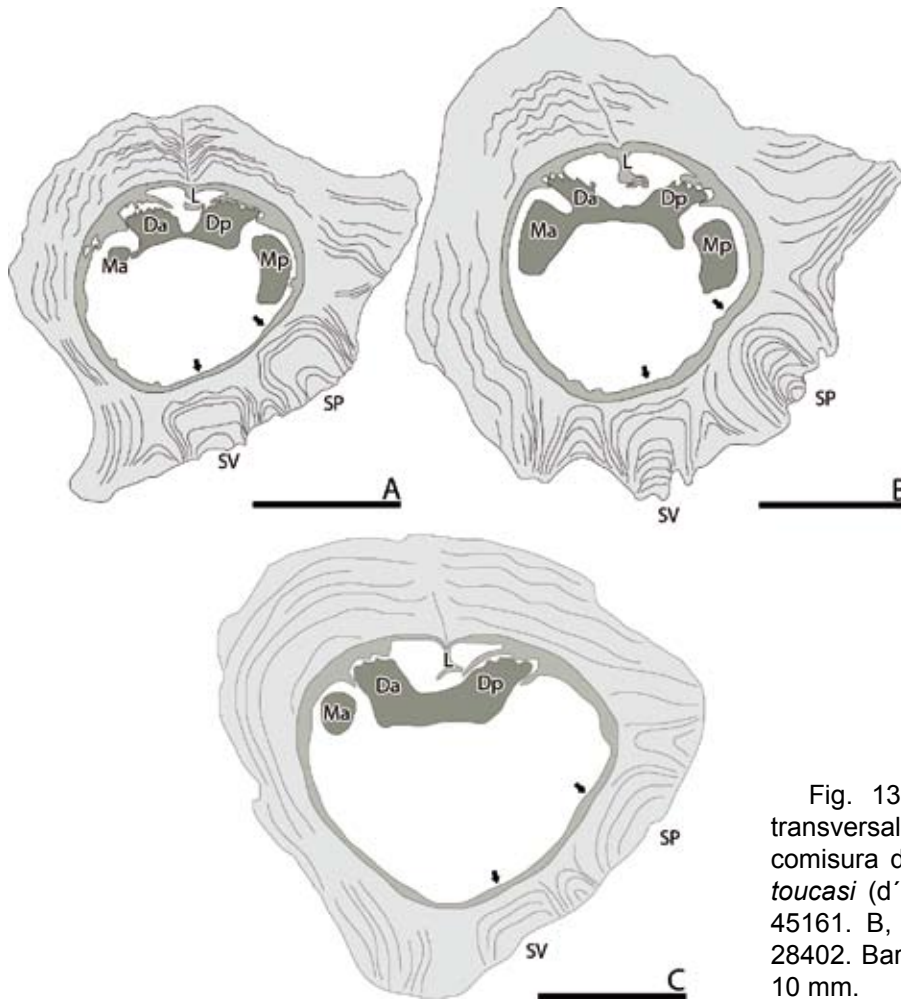


Fig. 137- Dibujos de secciones transversales por debajo de la comisura de la VD de *Praeradiolites toucasi* (d'Orbigny, 1849). A, PUAB: 45161. B, PUAB: 74772. C, PUAB: 28402. Barras de escala representan 10 mm.

en las estructuras radiales SP, SV y en la región antero dorsal a medida que nos alejamos del margen interno de la CE pasando a formar estructura del tipo celular con celdas radialmente alargadas (Fig. 138B-C).

En las secciones radiales (Fig. 138D), se observa que las láminas de crecimiento en la VD son finas, unas 42 láminas por 10 mm de espesor y se agrupan formando paquetes. Las láminas de crecimiento son más finas en la base y en el techo de cada paquete. La separación entre paquetes está marcada por una etapa de crecimiento continuo. Las láminas de crecimiento están fuertemente inclinadas hacia adentro en la región antero-dorsal, unos 40-50°, desarrollando un estrecho SMI (Fig. 138D). En la región postero-ventral, allí donde las láminas se pliegan para formar las estructuras radiales y los pliegues, la inclinación de las láminas es menor (Fig. 138D). El margen interno del SMI presenta estructura compacta. La parte de crecimiento continuo de las láminas de crecimiento está cortado perpendicularmente y aparece como finas líneas apiladas. La parte de crecimiento discontinuo de las láminas de crecimiento (celular normal y celular con celdas radialmente alargadas) está cortado oblicuamente

y aparece como finas líneas nítidas dispuestas perpendicularmente al crecimiento continuo. La separación de estas líneas es menor en el margen interno de la CE (celular normal) y mayor a medida que nos alejamos del margen interno (celular con celdas radialmente alargadas) (Fig. 138D).

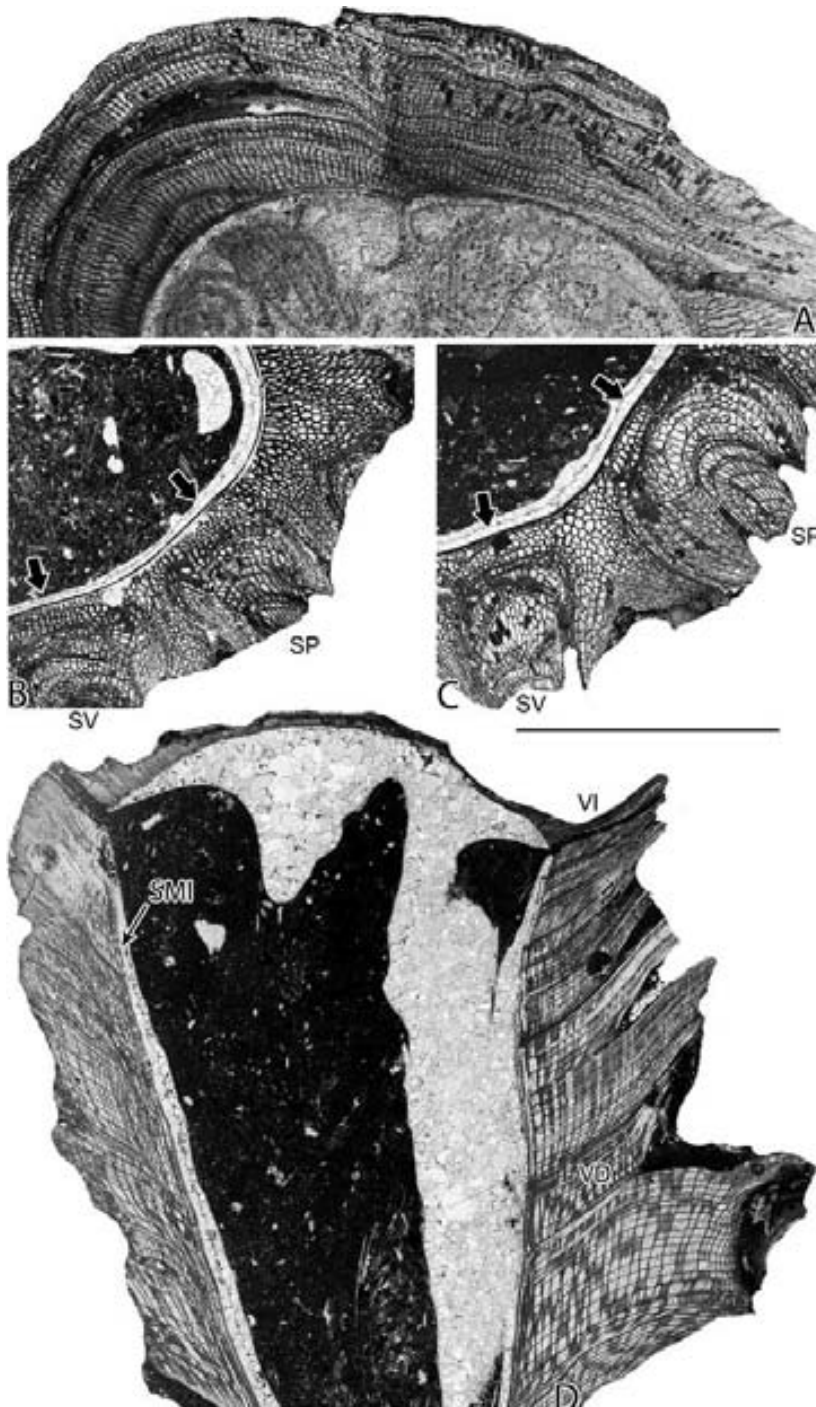


Fig. 138- *Praeradiolites toucasi* (d'Orbigny, 1849). A, sección transversal de la VD mostrando la región dorsal cortando las láminas de crecimiento con un ángulo alto, PUAB: 28402. B, sección transversal de la VD mostrando la región postero-ventral, PUAB: 45161. C, sección transversal de la VD mostrando la región postero-ventral, PUAB: 74772. D, Sección radial de ambas valvas que corta uno de los pliegues de la región postero-ventral (derecha de la imagen) y la región antero-dorsal (izquierda de la imagen). Ejemplar perteneciente a la Sierra del Montsec, PUAB: 1690. Barra de escala representa 10 mm.

Las láminas de crecimiento de la VI están compuestas en mayor parte de estructura compacta. En secciones radiales se observa que las primeras láminas de crecimiento cercanas a la comisura en la región postero-ventral presentan estructura no compacta

pero no se ha podido identificar de que tipo. El resto de la CE de la VI presenta estructura compacta (Fig. 138D).

Discusión.—D’Orbigny (1849) descubrió la especie *Praeradiolites toucasi* en Le Beausset (Var, Francia) y Martigues (Bouches-du-Rhône, Francia). Toucas (1907) la incluyó dentro del grupo de *Praeradiolites ponsianus* (d’Archiac, 1835). MacGillavry (1937, p. 48) señaló que a pesar de que D’Orbigny (1850, p. 216) escribiera que la especie la creara en 1847, no fue hasta 1849 que se publicó la plancha 557. Vicens (1992) señala que esta especie tiene formas muy variadas que se podrían agrupar en dos grupos morfológicos distintos. Por un lado los ejemplares que tienen la sección triangular y por otra los ejemplares de sección redondeada.

En les Collades de Basturs se han recogido ejemplares aislados pertenecientes a los intervalos calcáreos C2, C3 y C4 (Fig. 139). Los ejemplares recogidos en estos intervalos tienen tanto sección triangular como redondeada y sus características morfológicas tanto externas como internas son muy similares. Quitando esta variación morfológica de la VD la especie presenta una baja variabilidad intraespecífica.

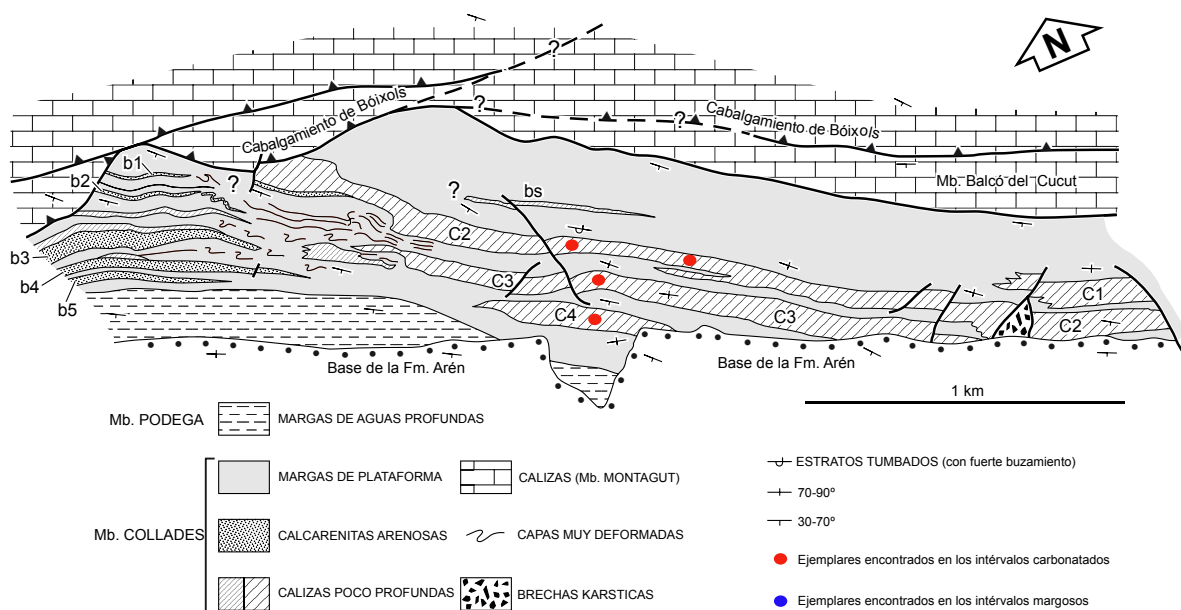


Fig. 139- *Praeradiolites toucasi* (d’Orbigny, 1849). Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos rojos representan aquellos ejemplares hallados en las plataformas.

Distribución.—La especie es conocida a lo largo del Santoniense de Le Beausset (Var, Francia), Martigues (Bouches-du-Rhône, Francia) y Montaña de Cornes (Aude, Francia). También ha sido citada en el Santoniense del sur de los Pirineos; Alinyà (Vicens, 1992) y Montsec (Pons, 1977). Citada también en el Turoniense de Croacia (Polšak y Mamužić, 1969b) y Santoniense de Rumania (Lupu, 1976).

Género RADIOLITES Lamarck, 1801

Especie tipo.—*Radiolites angeiodes* Lamarck, 1801. Perteneciente al Santoniense superior de Rennes les Bains (Aude, Francia).

Diagnosis.—Extraída de Pons et al., (2012b). Las VD son de cónicas a cónico-cilíndricas. Las láminas de crecimiento de la VD son subhorizontales, con pliegues radiales desarrollados en el margen externo produciendo costillas radiales regulares y senos en la superficie de la concha. Las estructuras radiales son dos pliegues radiales hacia arriba y hacia adentro diferentes desarrollados en el área postero-ventral produciendo dos senos diferentes planos y lisos, SP y SV, en la superficie externa de la concha. SV es más amplio que SP. La superficie externa de la concha comprendida entre SP y SV presenta un número variable de costillas similar a las que se encuentran en el resto de la superficie de la concha. La estructura de las láminas de crecimiento es celular normal. SMI bien desarrollado y considerablemente ancho coincidiendo con SP y SV. Discontinuidades más o menos visibles localizadas entre el espesor de las láminas de crecimiento. La VI es un cono bajo con un prominente umbo subcentral que varía en tamaño y con un margen ondulado. La estructura de las láminas de crecimiento es compacta. Presenta L.

Observaciones.—Recogidas de Pons et al., (2012b). SP puede estar muy cerca de SV y lograr así una posición casi ventral. El pliegue hacia arriba y hacia adentro responsable de SV puede estar subdividido por un amplio pliegue plano hacia abajo, produciendo líneas de crecimiento convexas adapicalmente en la superficie de la concha. SP no está subdividido, y las líneas de crecimiento están cóncavas adapicalmente

Especies de Radiolítidos con características en sus conchas muy distintas han sido incluidas en *Radiolites* (véase, por ejemplo, Toucas (1908) grupos de *Radiolites*, y muchas otras especies de *Radiolites* no adscritas a ninguno de estos grupos). Al igual que pasa con el género *Biradiolites*, el género *Radiolites* también ha sido utilizado como un cajón de sastre para acoger a un gran número de especies sin una aparente relación clara entre ellas. Por este motivo la revisión del género dentro del contexto de la familia es extremadamente necesaria.

Distribución.—El género aparece bien representado en depósitos neríticos de sedimentación siliciclástica o carbonática desde el Turoniense hasta el Maastrichtiense en toda el área del Tetis.

Radiolites angeiodes Lamarck, 1801

Figs. 140, 141, 142, 143 y 144

- 1781 *Ostracites angeiodes* - Picot de Lapeirouse, p. 40-44, pl. 12-13
*1801 *Radiolites angeiodes* .n. Ostracite. Picot de la Peyrouse - Lamarck, p. 130
1819 *Radiolites rotularis* - Lamarck, p. 233, pl. 172, fig. 1
1819 *Radiolites turbinata* - Lamarck, p. 233, pl. 172, fig. 2-3
1819 *Radiolites ventricosa* - Lamarck, p. 233, pl. 172, fig. 6
1842 *Radiolites angeiodes*, Lamarck - d'Orbigny, p. 156
1842 *Radiolites Angeiodes* Lamarck - d'Orbigny, p. 184
1842 *Radiolites galloprovincialis*, Math - Matheron, p. 193, pl. 7, fig. 3
1842 *Radiolites lamarckii*, Math - Matheron, p. 193, pl. 7, figs. 4-5
1849 *Radiolites angeiodes*, Lamarck, 1801 - d'Orbigny, pl. 549
1850 *Radiolites angeiodes*, Lamarck, 1801 - d'Orbigny, p. 206
1907 *Radiolites angeiodes* Picot de Lapeirouse sp. - Toucas, p. 77, pl. 15, figs. 10-15
1908 *Radiolites galloprovincialis* Matheron - Toucas, p. 76, pl. 15, figs. 1-5, text-fig. 7
v1977 *Radiolites galloprovincialis* Matheron - Pons, p. 70, pl. 55, figs. 1-3, pl. 56, figs. 1-4
v1977 *Radiolites angeiodes* (Lapeirouse) - Pons, p. 70, pl. 54, figs. 1-5
1988 *Praeradiolites conquandi* - Gili y Pons, p. 287, tab. 1
v1998 *Radiolites angeiodes* Picot de Lapeirouse - Vicens et al., p. 425
2002 *Radiolites angeiodes* Lamarck - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)
2002 *Radiolites galloprovincialis* Matheron - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)
2010 *Radiolites angeiodes* (Picot de Lapeirouse, 1781) - Chikhi-Aouimeur, p. 119, fig. 110
2012 *Radiolites angeiodes* Lamarck, 1801 - Pons et al., p. 685

Tipo.—No hay tipificado ningún ejemplar. No aparece en la Official Lists and Indexes of Names in Zoology (actualizado Marzo 2012). Los ejemplares de Picot de Lapeirouse (1781) figurados en la “Description de Plusieurs Nouvelles Espèces d’Orthocératites et d’Ostracites” se encuentran en la colección del Muséum d’histoire naturelle de Toulouse. Los ejemplares de Lamarck están figurados en el Catalogue Illustré de la Collection Lamarck, Museum d’Histoire Naturelle de Genève (10 partes y un apéndice, 114 pls, publicado entre 1910 (por M. Clerc) y 1918, sobre Invertebrados fósiles). Decrouez (1993) cita figuraciones recogidas en el Catalogue Illustré de la Collection Lamarck sobre fósiles de invertebrados marinos pero omite los rudistas.

Diagnosis.—Adaptada de d’Orbigny (1850, p. 206) y Toucas (1907, p. 77). La VD es cónica-cilíndrica. La superficie está cubierta por pequeñas costillas longitudinales continuas separadas por estrechos surcos. Los individuos adultos presentan las láminas de crecimiento subhorizontales, superpuestas, más o menos espaciadas y con los bordes plegados. Las dos estructuras radiales están formadas por dos pequeños senos cóncavos, lisos o cortados por la proyección de las láminas. El espacio entre las dos estructuras radiales es ancho y presenta tres o cuatro costillas iguales que las de la periferia. La VI es más o menos cónica y de menor tamaño que la VD. Las

costillas y las estructuras radiales se prolongan sobre el borde de la VI. Las costillas se difuminan al llegar a la región convexa de la VI dejando un espacio liso en la parte superior.

Material.—204 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento (PUAB:1806-08, 1810, 1812-16, 1818, 1823, 1840, 1848, 2122, 2127, 2130, 2135-37, 2140, 2145, 3396-02, 3407, 3457-58, 3500-02, 3504-07, 3539, 3576-77, 3618, 3771, 3773, 3967, 27843-44, 27852, 28218-33, 28235-41, 28243-62, 28264-73, 28275-76, 28278-89, 28490-15, 28517, 28655, 28662, 28665, 28709-10, 28712-14, 28717, 28719, 28776, 28785, 28787, 28795-96, 42003-4, 42006, 42009, 42049, 42054, 42056, 42060, 42136, 42141-42, 42151, 42158, 42163, 42220, 42227-28, 42234-35, 45095, 45109, 45120, 45159, 58047, 58131, 58159, 58180, 63076-77, 63090, 63119-20, 75737-39, 75741, 75744, 75746, 75752, 75756, 83022, 83025-29).

Descripción.—La VD es cónica alargada. Algunos ejemplares crecen más en la horizontal que en la vertical (Fig. 140I-M). Los individuos más grandes pueden alcanzar los 85 mm de altura por 58 mm de diámetro (Figs. 140-141). La VD está ornamentada con finas costillas y senos longitudinales producidos por la ondulación radial hacia arriba y hacia abajo del margen externo de las láminas de crecimiento. El conjunto de paquetes de láminas es muy evidente en la superficie exterior de la VD. En la etapa cónica de crecimiento estos paquetes tienen un espesor de unos 15 mm mientras que en la etapa cilíndrica el espesor de estos paquetes de láminas pasa a ser de 7-8 mm. No se observan más de 6 paquetes de láminas en la superficie de la concha. En algunas ocasiones el crecimiento de las láminas puede extenderse más en la horizontal y producir una ligera inflexión hacia abajo en la región antero-dorsal. Las dos estructuras radiales (SP y SV) son dos pliegues con las láminas de crecimiento orientadas hacia arriba y hacia adentro que producen dos senos poco profundos. SP de unos 4 mm de ancho, es más estrecho que SV, de unos 5 mm de ancho. Algunos ejemplares presentan una inflexión hacia arriba muy marcada de las láminas de crecimiento sobre SP y SV (Fig. 140J-K). Cuando esto ocurre la inflexión es más alta en SP. El espacio entre ambas estructuras radiales está ocupado por 2, 3 o 4 costillas iguales a las de la periferia de la concha. El labio comisural puede presentar una ondulación muy marcada (Fig. 140I, L-M).

La VI es cónica. En los individuos más grandes puede alcanzar los 30 mm de altura por los 51 mm de diámetro (Fig. 140B, E-F y N). Las costillas, senos y estructuras radiales se prolongan en la VI pero se difuminan hasta desaparecer a medida que nos alejamos de la comisura.

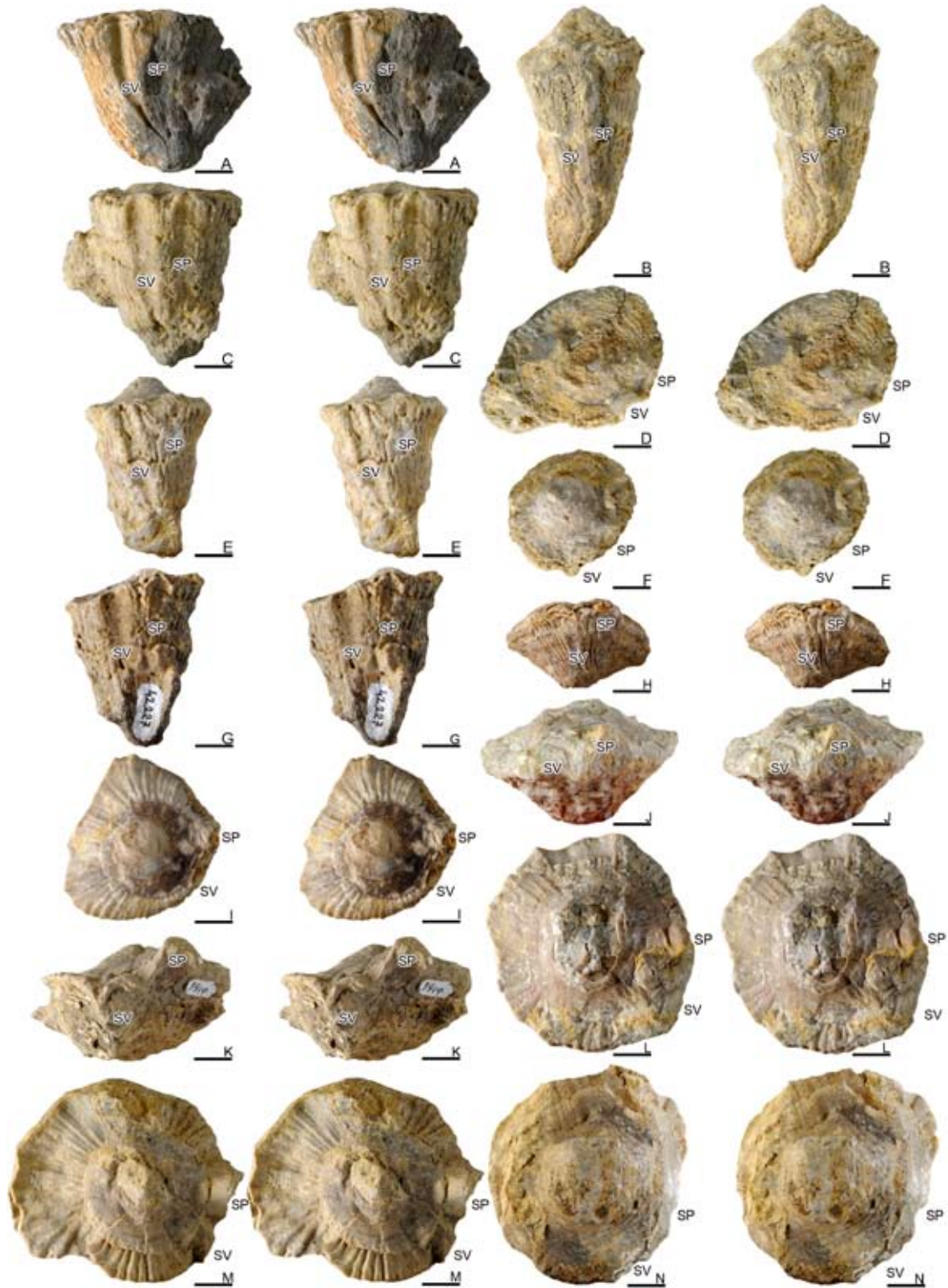


Fig. 140- *Radiolites angeiodes* Lamarck, 1801 pares estéreo. A, vista postero-ventral de la VD de PUAB: 1812. B, vista postero-ventral de la VD de PUAB: 45095. C-D, vista postero-ventral de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 42235. E-F, vista postero-ventral de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 28251. G, vista postero-ventral de la VD de PUAB: 42227. H-I, vista postero-ventral de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 58139. J, L, vista postero-ventral de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 3950. K, M, vista postero-ventral de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 3949. N, vista superior de la VI de PUAB: 28662. Barras de escala representan 10 mm.

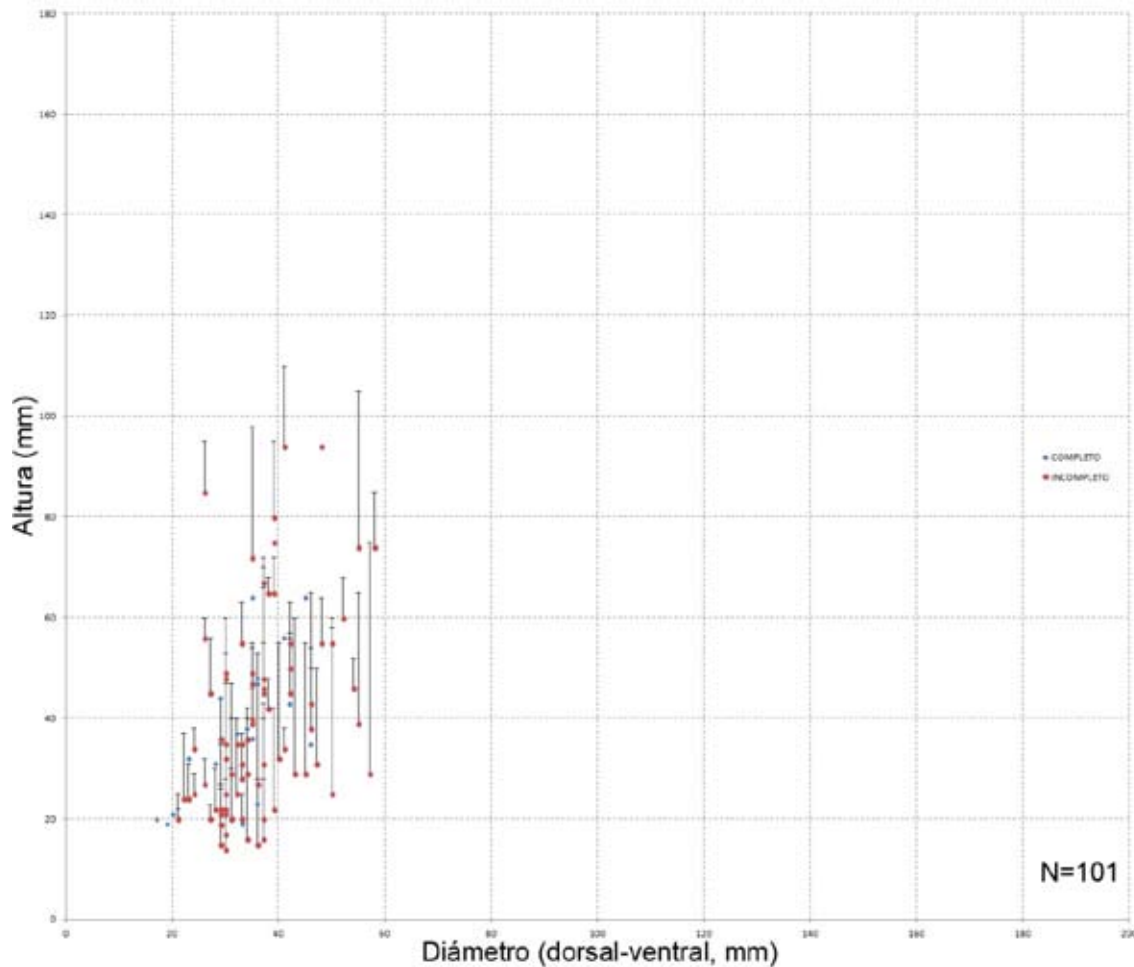


Fig. 141- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Radiolites angeiodes* Lamarck, 1801. Los ejemplares incompletos muestran una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

Las secciones transversales de la VD son sub-redondeadas con dos segmentos rectos o curvos en el margen interno de la CE opuestos a la posición de SP y SV. Una región más plana también se hace evidente en el margen exterior de la CE. Como se ve en las secciones transversales más próximas a la comisura la L es muy visible, está formada de estructura compacta y presenta un tamaño variado. El aparato miocardinal es grande y en las secciones transversales próximas a la comisura llega a ocupar el 50% de la CC (Fig. 142).

La mayor parte de la CE se compone de estructura no compacta del tipo celular normal (Fig. 143C-E). Las celdas son muy visibles a lo largo de toda la sección. La parte de crecimiento continuo de las láminas de crecimiento aparece como líneas o bandas oscuras mal definidas. Estas bandas pueden aparecer en forma de pequeñas ondulaciones en el margen exterior de la CE. En el margen interno de las estructuras radiales SP y SV aparecen unas líneas concéntricas bien definidas debido a que el SMI se ensancha y profundiza haciendo que el ángulo de las láminas de crecimiento

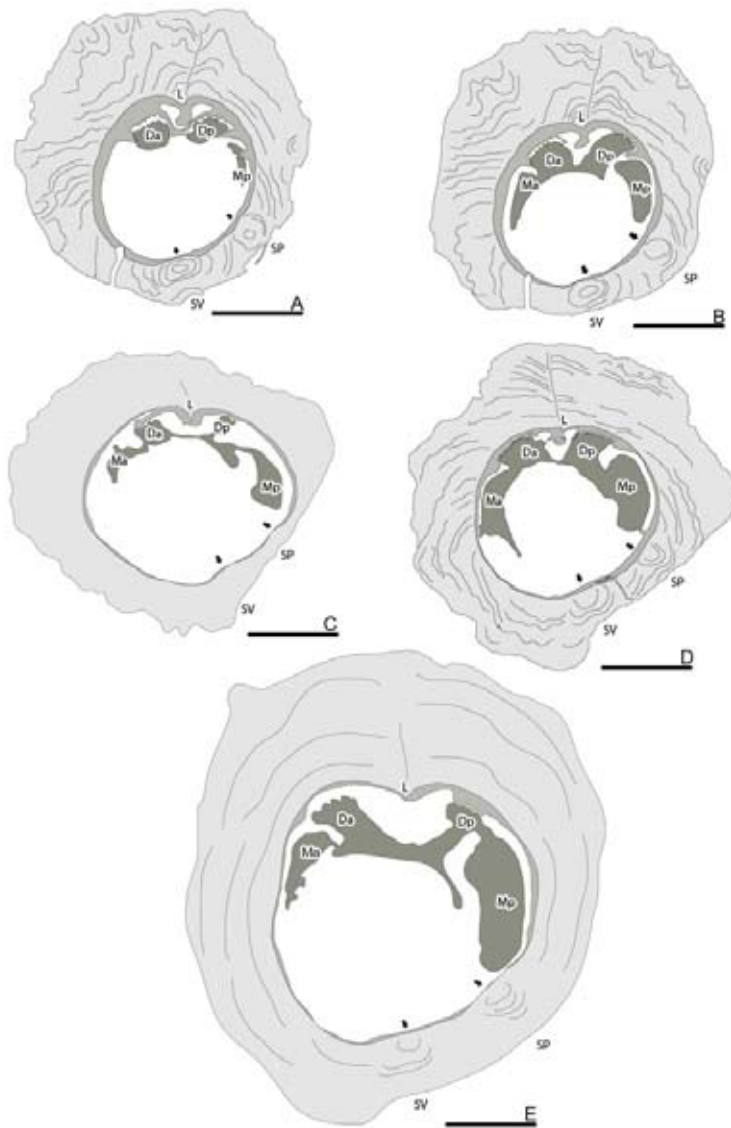


Fig. 142- Dibujos de secciones transversales por debajo de la comisura de la VD de *Radiolites angeiodes* Lamarck, 1801. A, PUAB: 28492. B, PUAB: 28490. C, PUAB: 28504. D, PUAB: 2137. E, PUAB: 2136. Barras de escala representan 10 mm.

en esta zona sea menor (Fig. 143E). El SMI también presenta estructura del tipo celular normal (Fig. 143C). La parte de crecimiento discontinuo de las láminas de crecimiento aparece en forma de finas líneas que se entrecruzan para formar las celdas. El aspecto general de la estructura en las secciones transversales es un patrón minúsculo cuadrangular en malla.

En las secciones radiales se observa que las láminas de crecimiento son relativamente espesas, unas 38 láminas por 10 mm de espesor, contabilizadas en la etapa alargada del cono. Esta medida es menor si se contabiliza dentro de la etapa cónica de crecimiento debido a que las láminas son más espesas que en la etapa cilíndrica. Las láminas están poco inclinadas, menos de 35°, y desarrollan un estrecho SMI (Fig. 143A). Este SMI es mucho más ancho y más profundo en el margen interno de las estructuras radiales (Fig. 143B).

Las láminas de crecimiento de la VI se componen de estructura compacta observado en secciones radiales de ambas valvas (Fig. 143A-B).

Discusión.—Picot de Lapeirouse (1781) creó *Ostracites angeiodes*, considerada la especie tipo de *Radiolites* durante mucho tiempo. Este autor incluyó cinco especies en *Ostracites angeiodes*, lo que tal vez debería ser tratado como una frase descriptiva y no como un nombre de género y epíteto específico. El documento de Picot de Lapeirouse puede que no tenga carácter binomial (Pons et al., 2012). Lapeirouse (1781) clasificó los distintos ejemplares según si tenían la misma altura y diámetro, mayor altura que diámetro y mayor diámetro que altura dando a entender la gran variabilidad intraespecífica que mostraban dichos ejemplares. Posteriormente Lamarck (1801) lo pone sobre su nombre específico creando el género *Radiolites*, en sustitución de *Ostracites* Lapeirouse. Lamarck (1819) creó tres especies nuevas: *Radiolites rotularis* Lamarck, 1819, *Radiolites turbinata* Lamarck, 1819, y *Radiolites ventricosa* Lamarck, 1819. Matheron (1842) creó *Radiolites galloprovincialis* Matheron, 1842 con 3-4 costillas entre las estructuras radiales y *Radiolites lamarckii* Matheron, 1842.

La principal diferencia que permitía diferenciar entre ejemplares de una especie u otra era la forma de la VD y el número de costillas que había entre las estructuras radiales. La elevada variabilidad intraespecífica de esta especie ya fue reconocida por Picot de Lapeirouse (1781). Esta variabilidad provocó la formación de nuevas especies debido al gran número de formas que podían presentar las conchas. Esta especie puede tener más altura que diámetro, más diámetro que altura, la misma altura y diámetro, la VD recta, la VD curvilínea, formar “bouquets” de pocos individuos o estar aislada. En muchas ocasiones esta variabilidad es debida a que nos encontramos ante ejemplares juveniles que no han alcanzado los caracteres de los adultos mezclados con ejemplares adultos. Por otro lado, el número de costillas entre las dos estructuras radiales también presenta una elevada variabilidad como hemos podido observar, iendo desde 2-4 costillas.

Por la amplia variabilidad que muestra *Radiolites angeiodes* dichas especies: *R. galloprovincialis*, *R. lamarckii*, *R. rotularis*, *R. turbinata* y *R. ventricosa* no pueden separarse por su tamaño, morfología de la VD o por el número de costillas entre las estructuras radiales y deben ser consideradas sinónimas de *R. angeiodes* (véanse D’Orbigny, 1850 y Toucas, 1907).

En les Collades de Basturs el registro de ejemplares también presenta una variabilidad intraespecífica muy elevada. Se han recogido ejemplares aislados en los intervalos carbonatados C1, C2, C3, C4, formando parte en muchas ocasiones

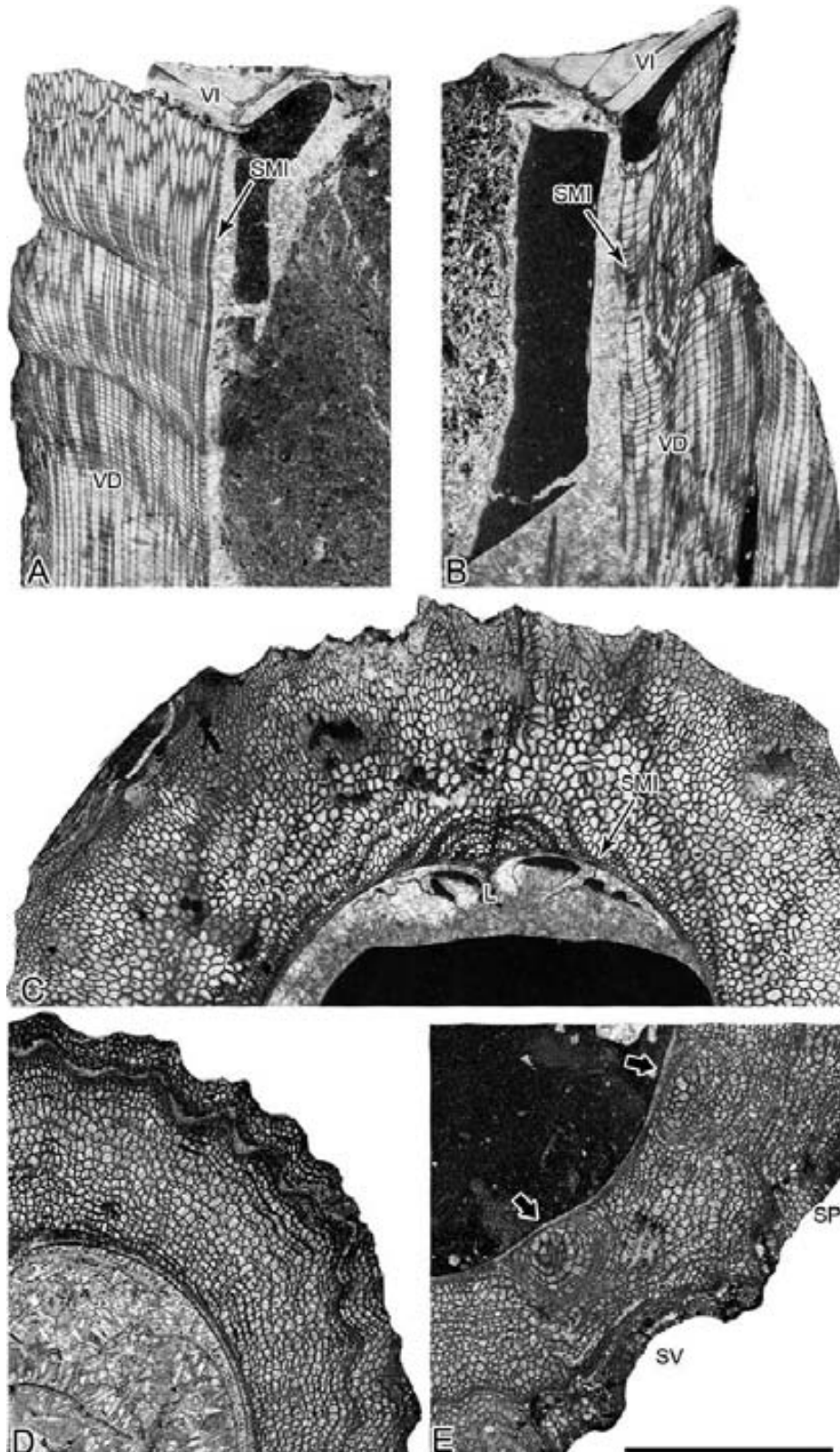


Fig. 143- *Radiolites angeiodes* Lamarck, 1801. A, sección radial de ambas valvas, PUAB: 28222. B, sección radial de ambas valvas pasando por la estructura radial SV, PUAB: 28241. C, sección transversal de la VD mostrando la región dorsal y la L, PUAB: 74406. D, sección transversal de la VD mostrando la región postero-dorsal, PUAB: 75740. E, sección transversal de la VD mostrando la región postero-ventral y el margen interno de las estructuras radiales SP y SV de PUAB: 75756. Barra de escala representa 10 mm.

de construcciones complejas, y en los intervalos de margas neríticas M2-M3 (Fig. 144). También se han recogido *bouquets* de hasta 4 individuos en el intervalo carbonatado C2. En el intervalo C1 solo se ha recogido un ejemplar (PUAB: 42220) mal conservado y de talla pequeña. La superficie está erosionada y las costillas son difíciles de observar. En el intervalo C2 las tipologías son bastante variadas. Aparecen como ejemplares solitarios, formando parte de construcciones complejas o formando pequeños *bouquets*. Los ejemplares que forman los *bouquets* son más grandes que los encontrados aislados. Si nos desplazamos de Este a Oeste sobre la plataforma carbonatada C2 observamos que los ejemplares recogidos más hacia el Oeste son más grandes (Fig. 140N). En el intervalo C3 los encontramos formando *thickets*, como fauna acompañante en construcciones y aislados. Al igual que pasa en C2, los ejemplares recogidos más hacia el Oeste son más grandes que los recogidos al Este. La morfología de la concha es más o menos igual en todos los ejemplares a excepción del tamaño. Esto depende de si han alcanzado la etapa cilíndrica de crecimiento. El número de costillas que hay entre las dos estructuras radiales va de dos a tres. En los intervalos M2-M3 los ejemplares recogidos aparecen aislados y tienen un gran tamaño. La mayoría presentan una VD en forma de cono ancho. En el caso de los ejemplares recogidos en M3, el número de costillas que hay entre las dos estructuras radiales es tres. En el intervalo C4 los ejemplares recogidos están bien conservados. La mayoría de individuos son juveniles ya que presentan la VD cónica pequeña. El número de costillas que hay entre las dos estructuras radiales en algunos ejemplares es cuatro.

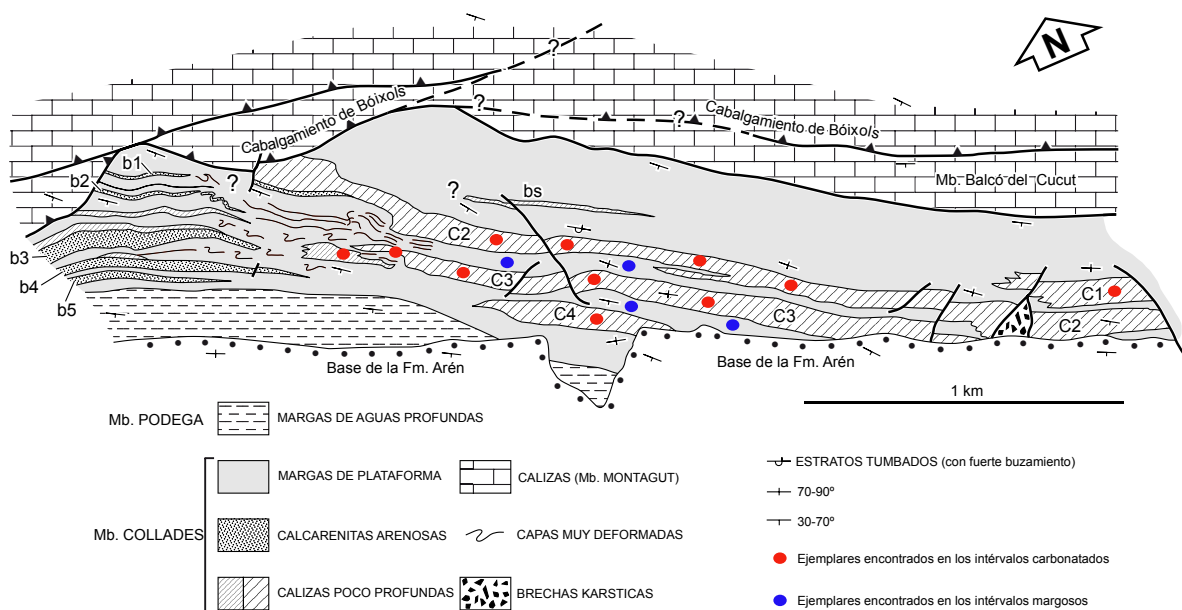


Fig. 144- *Radiolites angeiodes* Lamarck, 1801. Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos rojos representan aquellos ejemplares hallados en las plataformas mientras que los azules aquellos que han sido encontrados en las margas.

Distribución.—Localidad tipo Montagne des Cornes, perteneciente al Santoniense superior de Rennes les Bains (Aude, Francia). Dejando a un lado las especies creadas por Lamarck (1819), en la literatura clásica se atribuye a *R. galloprovincialis* una edad de Santoniense inferior y a *R. angeiodes* un edad de Santoniense superior-Campaniense por lo que el rango de aparición de esta especie es muy alto. Especie muy cosmopolita conocida a lo largo de todo el Tetis Mediterráneo. Citada en Albania, Alemania, Argelia, Bosnia-Herzegovina, Bulgaria, Croacia, España, Francia, Grecia, Hungría, Irán, Italia, República de Eslovenia, Rumania, Túnez, y Turquía. Los registros de Albania (Peza, 1992b) son dudosos.

Radiolites squamosus d'Orbigny, 1842

Figs. 145, 146, 147, 148 y 149

- *1842 *Radiolites squamosa* d'Orb. - d'Orbigny, p. 156
- 1842 *Radiolites squamosa* d'Orb. - d'Orbigny, p. 185-86
- 1849 *Radiolites squamosa*, d'Orb. - d'Orbigny, pl. 561
- 1850 *Radiolites squamosa*, d'Orb. - d'Orbigny, p. 219
- 1908 *Radiolites squamosus* d'Orbigny - Toucas, p. 71, pl. 13, figs. 9-11
- 1932 *Radiolites squamosus* d'Orbigny - Kühn, p. 156-57
- 1977 *Radiolites squamosus* d'Orbigny - Pons, p. 72, pl. 61, figs. 1-4
- 1982 *Radiolites squamosus* d'Orbigny - Czabalay, p. 49, 85, pl. 36, figs. 1-4, pl. 57, figs. 3-4, pl. 58, figs. 1-4
- 2002 *Radiolites squamosus* d'Orbigny - Steuber (ver para lista completa de sinonimias)
- 2002 *Radiolites squamosus* d'Orbigny - Macé-Bordy, tab. 1
- 2007 *Radiolites squamosus* d'Orbigny - Macé-Bordy, p. 93-94, fig. 5G
- 2008 *Radiolites squamosus* d'Orbigny - Pons y Vicens, tab. 1, figs. 2E, 4B

Tipo.—Macé-Bordy (2007b) propone un lectotipo y cuatro paralectotipos. Lectotipo figurado en d'Orbigny (1849, pl. 561, fig.1) y en Macé-Bordy (2007b, fig. 5C) con una altura de 60 mm y 37 mm de diámetro. Ubicado en el MNHN (Paris, Francia) con número de registro R09065 (C.O n° 6940-I). Perteneciente al Santoniense inferior-medio, Bancos (132, 157, 172, 174, 176 Vasseur, 1894) de Martigues (Bouches-du-Rhône, Francia). También se han designado cuatro paralectotipos de la misma procedencia y ubicados en el MNHN con número de registro: R63756-2 (C.O. 6940-II) y R63756-3 (C.O. 6940-III) utilizados por d'Orbigny (1849) para componer la fig. 2, R08806-4 (C.O. 6940 IV) y R08806-5 (C.O. 6940-V) utilizados por d'Orbigny (1849) para componer la fig. 3 y R08048 (C.O. 6940-VI) utilizado por d'Orbigny (1849) para componer la fig.4. La fig. 5 de d'Orbigny (1850, pl. 561) no se ha encontrado.

Diagnosis.—Adaptada de d'Orbigny (1842, p. 185), d'Orbigny (1850, p. 219-20) y Toucas (1908, p. 71-72). La VD es alargada, gruesa y de forma cilíndrica. Las láminas de crecimiento se pliegan hacia abajo a lo largo de toda la periferia y se cubren las unas sobre las otras. Puede presentar más o menos costillas. Las estructuras radiales tienen forma de senos estrechos (2 mm) y están formados por una inflexión un poco más grande de las láminas hacia la parte superior de la concha. Entre las dos estructuras radiales, las láminas presentan los mismos pliegues y las mismas costillas que en el resto de la periferia. El labio es bastante estrecho, ondulado y con una ligera protuberancia provocada por las estructuras radiales. La VI es ligeramente convexa por la zona subcentral.

Material.—12 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento (PUAB: 3503, 3772, 3962-64, 28403-06, 28792, 42233, 42236).

Descripción.— La VD es cónica y se vuelve cilíndrica cuando llega a la etapa adulta. Los individuos más grandes pueden alcanzar los 110 mm de altura por 45 mm de diámetro (Figs. 145-146). Los paquetes de crecimiento son muy evidentes en la superficie externa de la VD. Estos paquetes de láminas presentan un espesor bastante homogéneo de 10 mm. El paquete suprayacente tiene más diámetro, lo que le confiere un aspecto escalonado muy marcado (Fig. 145A, C-F). Todo el perímetro de la concha está ornamentado por unos pliegues radiales hacia abajo y hacia arriba que forman una serie de costillas y senos respectivamente. Las costillas presentan una anchura de unos 1,5-3 mm dependiendo del tamaño del ejemplar mientras que los senos están entre los 2-5 mm. Estas costillas y senos parecen cubrirse radialmente como escamas

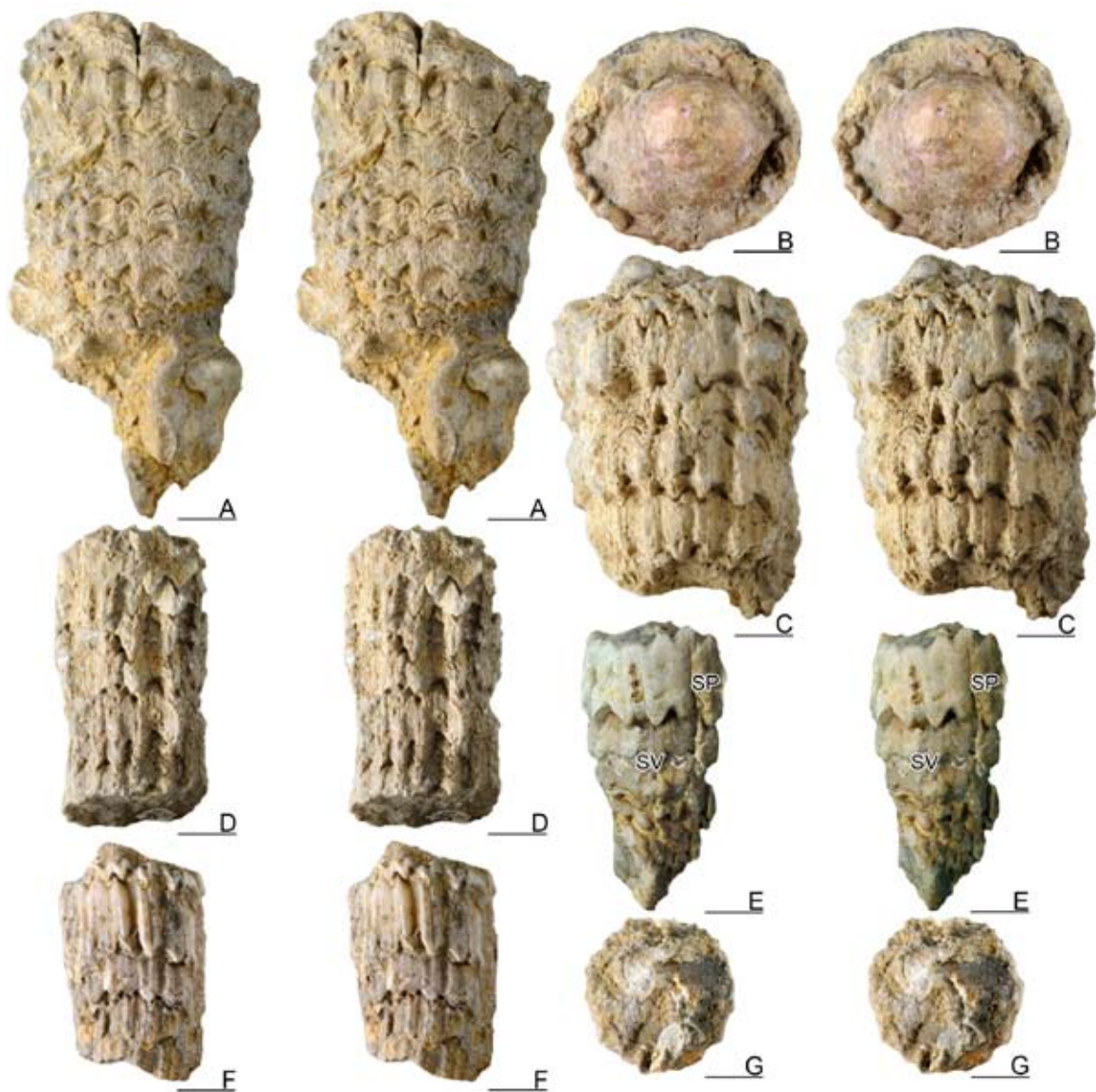


Fig. 145- *Radiolites squamosus* d'Orbigny, 1842, pares estéreo. A, vista lateral de la VD de PUAB: 3503. B, vista superior de la VI de PUAB: 28792. C, vista lateral de la VD de PUAB: 3963. D, vista lateral de la VD de PUAB: 3962. E, vista postero-ventral de la VD de PUAB: 28405. F-G, vista lateral de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 42233. Barras de escala representan 10 mm.

superpuestas. Las dos estructuras radiales son muy difíciles de observar en superficie debido a la ornamentación de la concha. Tan solo cuando la superficie de la concha está erosionada se observa que están formadas por dos pequeños pliegues hacia arriba y hacia adentro que forman dos senos muy poco cóncavos, SP y SV, casi planos. SV más ancho que SP (Fig. 145E). La superficie externa de la concha comprendida entre SP y SV presenta dos costillas similares a las que se encuentran en el resto de la superficie de la concha. Tanto las costillas como los senos se proyectan por encima de la comisura como las almenas de un castillo.

La VI es cónica. En algunos individuos puede alcanzar los 20 mm de altura por los 40 mm de diámetro (Fig. 145B y G) aunque en la mayoría de los casos son planas. Las VI encontradas están mal conservadas y no se aprecia ningún tipo de ornamentación.

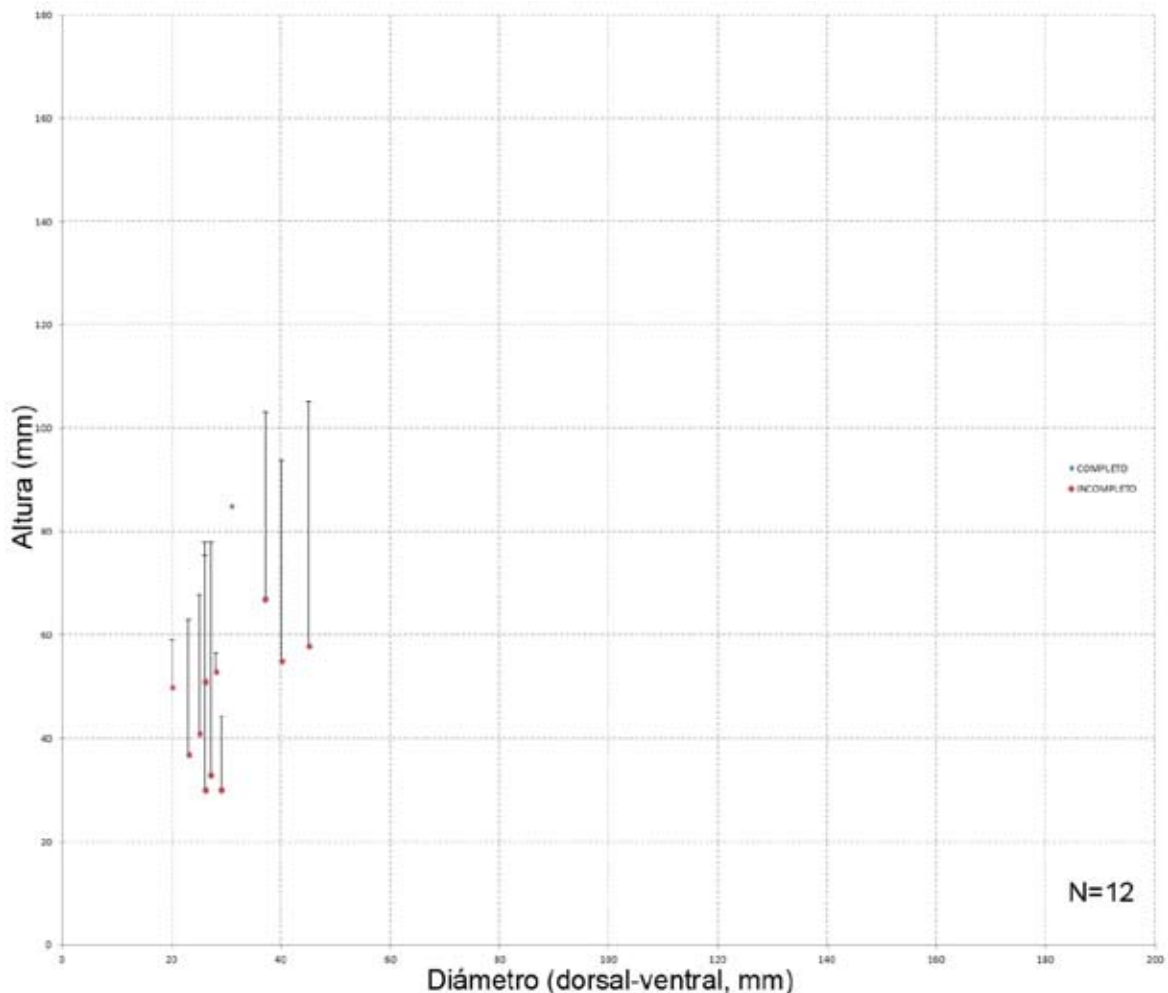


Fig. 146- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Radiolites squamosus* d'Orbigny, 1842. Los ejemplares incompletos muestran una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

Las secciones transversales de la VD son subredondeadas con dos segmentos rectos o ligeramente flexionados en el margen interno de la CE opuestos a las posiciones de SP y SV. En el margen externo de la CE, en la misma posición, se observa un contorno plano. Como se observa en las secciones transversales próximas a la comisura, la L presenta un tamaño y forma variado (Fig. 147). El aparato miocardinal es grande y en las secciones transversales próximas a la comisura llega a ocupar el 50% de la CC (Fig. 147A). La mayor parte de la CE se compone de estructura no compacta del tipo celular normal (Fig. 148). Las celdas son muy visibles a lo largo de toda la sección. En el margen interno de la CE, opuesto a las estructuras radiales, las láminas de crecimiento se apilan más que en el resto de la concha (Fig. 148D).

En las secciones radiales se observa que las láminas de crecimiento son relativamente espesas, unas 25 láminas por 10 mm de espesor, contabilizadas en la etapa cilíndrica de crecimiento (Fig. 148B). Esta medida puede variar si se contabiliza dentro de un megaciclo de la etapa cónica de crecimiento. Se han llegado a contabilizar 23 láminas en un megaciclo. Las láminas de crecimiento son más finas en la base y en el techo de cada megaciclo. La separación entre megaciclos (paquetes) está marcada

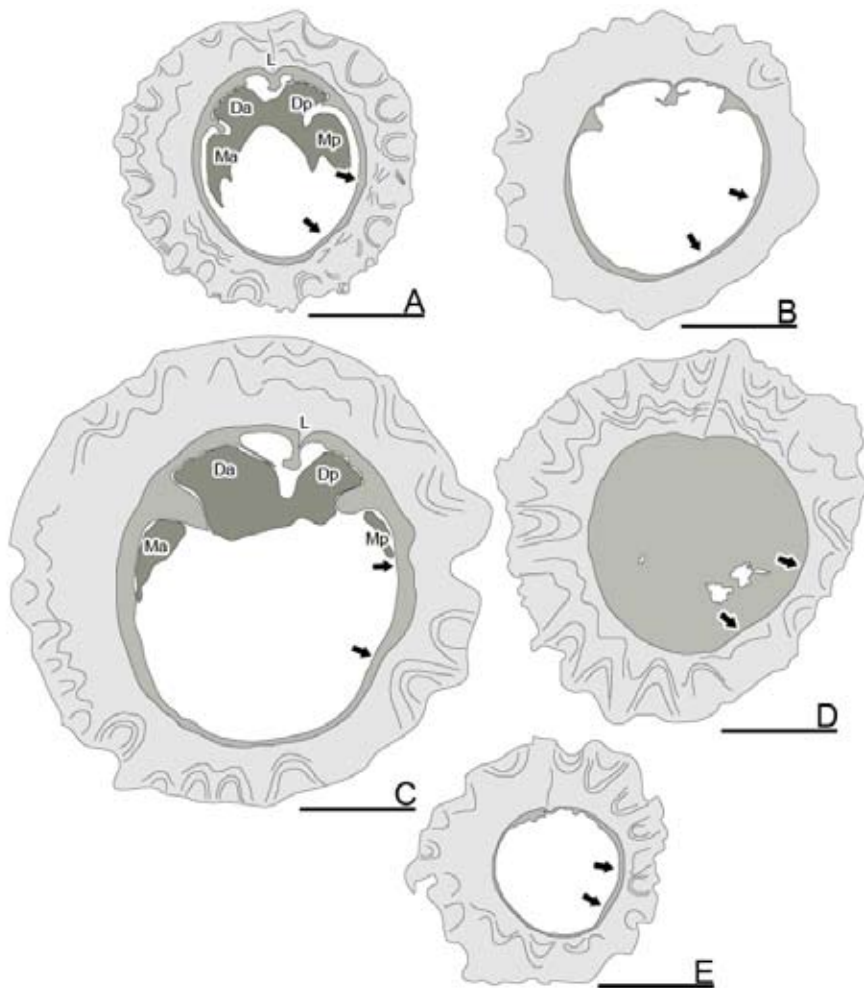


Fig. 147- Dibujos de secciones transversales por debajo de la comisura de la VD de *Radiolites squamosus* d'Orbigny, 1842. A, PUAB: 42233. B, PUAB: 28404. C, PUAB: 28792. D, PUAB: 28406. E, PUAB: 3964. Barras de escala representan 10 mm.

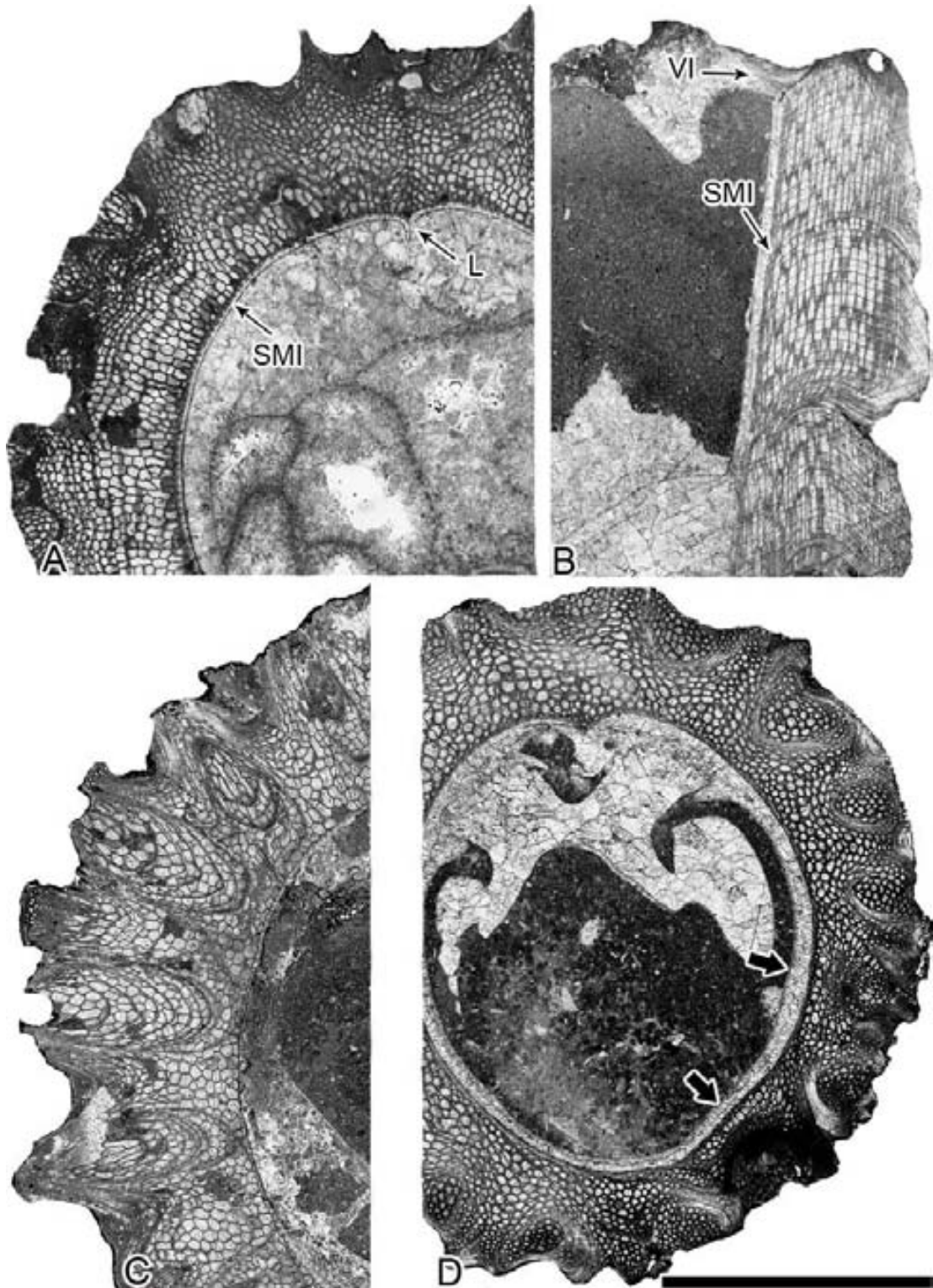


Fig. 148- *Radiolites squamosus* d'Orbigny, 1842. A, sección transversal de la VD a 46 mm por debajo de la comisura de PUAB: 28792. B, sección radial de ambas valvas de PUAB: 28405. C, sección transversal de la VD mostrando los pliegues radiales de PUAB: 28406. D, sección transversal de la VD mostrando el margen interno de las dos estructuras radiales SP y SV de PUAB: 42233. Barra de escala representa 10 mm.

por una etapa de crecimiento continuo. Las láminas están poco inclinadas, menos de 35°, aunque tienden a flexionarse hacia arriba o hacia abajo en el margen externo de la CE para formar las costillas y los senos. Desarrollan un estrecho SMI. El margen interno del SMI presenta estructura compacta, observado tanto en sección radial como transversal (Fig. 148A-B). La estructura de la L también es compacta (Fig. 148B).

Las láminas de crecimiento de la VI se componen de estructura compacta observado en secciones radiales de ambas valvas (Fig. 148B).

Discusión.—D’Orbigny (1842) descubrió la especie *Radiolites squamosus* en Martigues (Bouches-du-Rhône). Figuró varios ejemplares pero no designó un espécimen tipo. Macé-Bordy (2007b) propone un lectotipo y cuatro paralectotipos (ver apartado Tipo). Toucas (1908) incluyó *R. squamosus* en el grupo de *Radiolites radiosus* d’Orbigny, 1842. Recogió ejemplares de Beausset (Var, Francia), Martigues (Bouches-du-Rhône, Francia) y del macizo de Fontfroide (Aude, Francia).

En les Collades de Basturs el registro de ejemplares es escaso y la mayoría están mal conservados. Tan solo se han recogido 12 ejemplares aislados pertenecientes a los intervalos carbonatados C3 y C4 (Fig. 149). Tanto los ejemplares recogidos en C3 como en C4 presentan una morfología externa e interna similar. La única diferencia entre los ejemplares encontrados en C3 es el tamaño y el grado de erosión que presenta la superficie externa de la concha. Debido al escaso número de ejemplares no se ha podido concretar si la especie presenta una gran variabilidad intraespecífica.

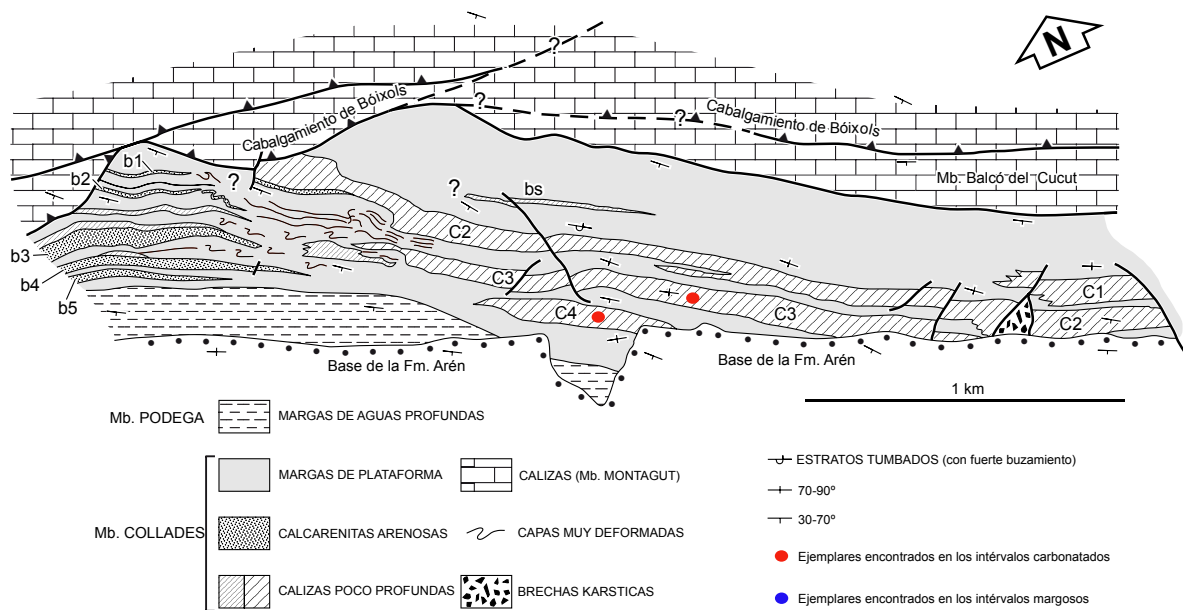


Fig. 149- *Radiolites squamosus* d’Orbigny, 1842. Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos rojos representan aquellos ejemplares hallados en las plataformas.

Distribución.—La especie es conocida a lo largo del Coniaciense superior-Campaniense del Tetis Mediterráneo. Citada en Afganistán, Alemania, Bosnia-Herzegovina, Bulgaria, Croacia, Eslovenia, España, Francia, Hungría, Italia, Rumania y Yugoslavia. Los registros de Afganistán (Vogel, 1971), Bosnia-Herzegovina (Slišković, 1974), Bulgaria (Swinburne et al., 1992), Croacia (Polšak y Mamučić, 1969b), Italia (Laviano, 1983), Eslovenia (Plenicar, 1974) y Yugoslavia (Milovanovic, 1934a, 1935b, 1936b) son dudosos.

Radiolites vallispetrosae Astre, 1955

Figs. 150, 151, 152, 153 y 154

- *1955 *Radiolites vallispetrosae* nov. sp. - Astre, p. 8, pl. 1, fig. 7-10, pl. 2, fig. 1, text-figs. 1A, ab, Ba, fig. 3
- 1955 *Radiolites vallispetrosae* [nov.] grande forme - Astre, p. 13, pl. 1, figs. 8-10, pl. 2, fig. 1, text-fig. 3
- 1955 *Radiolites vallispetrosae* Ast. - Astre, p. 13
- 1961 *Radiolites vallispetrosae* Ast. - Astre, p. 201
- 1977 *Sauvagesia aliciae* n. sp. - Pons, p. 74, pl. 68, figs. 1-3, pl. 69, fig. 1, pl. 70, figs. 1, 2, pl. 71, fig. 1, pl. 72, fig. 1
- 1977 *Sauvagesia tenuicostata* Polsak - Pons, p. 75, pl. 73, figs. 1-4
- 1982 *Sauvagesia aliciae* Pons - Pons, p. 1030, tab. 2
- 1982 *Sauvagesia tenuicostata* Polsak - Pons, p. 1030, tab. 2
- 1985 *Sauvagesia aliciae* Pons (= *R. vallispetrosae* ?) - Bilotte, p. 219
- 1985 *Radiolites vallispetrosae* Astre - Bilotte, p. 180, 182-183, 187, tab. 31
- 1988 *Sauvagesia aliciae* - Gili y Pons, p. 287, tab. 1
- 1988 *Sauvagesia tenuicostata* - Gili y Pons, p. 287, tab. 1
- 1989 *R. vallispetrosae* Astre - Pascual et al., p. 218, text-fig. 3
- 1993 *Sauvagesia aliciae* Pons - Gili, p. 345, tab. 1
- 1993 *Sauvagesia tenuicostata* Polsak - Gili, p. 345, tab. 1
- 1996 *Radiolites vallispetrosae* Astre - Gili et al., tab. 1
- 1998 *Radiolites vallispetrosae* Astre - Vicens et al., p. 425

Tipo.—Holotipo figurado en Astre (1955, pl. 1, fig. 7, text.-figs. 1Aab, Ba). Ubicado en el MHNT (Toulouse, Francia) colección Astre mueble 36 con número de registro UPS GA 112. Perteneciente al Coniaciense de Fontfroide, al Norte de la Abadía (Aude, Francia).

Diagnosis.—Adaptada de Astre (1955, p. 8). La VD por lo general es cónica y muy deprimida alcanzando los 125 mm de altura por 140 mm de diámetro. Las láminas de crecimiento están dispuestas subhorizontalmente. Estas al llegar al margen externo se pliegan hacia arriba y hacia abajo para formar un conjunto de costillas y senos estrechos respectivamente. El labio comisural está estriado o subestriado, ondulado delicadamente en sentido radial, donde cada ondulación corresponde a una costilla de alrededor. Las dos estructuras radiales (SP y SV) tienen forma de pliegues con las láminas de crecimiento hacia arriba desarrollando dos senos planos con el fondo liso, siendo SV más ancho que SP. La superficie externa de la concha comprendida entre SP y SV es prominente, el doble de ancho que SV, y presenta entre 5-14 costillas iguales al resto de la superficie de la concha. La VI es convexa y puede alcanzar una altura de 55 mm.

Material.—33 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento (PUAB: 1830, 1832-33, 1946, 2253, 2291, 3378, 3385, 3530, 3566, 3606-

09, 3750, 3958-61, 27800-07, 28650, 42050, 42118, 42142, 42290, 45150).

Descripción.—La VD es cónica y se vuelve cilíndrica cuando llega a la etapa adulta. Los individuos más grandes pueden alcanzar los 125 mm de altura por 140 mm de diámetro (Figs. 150-151). La etapa cilíndrica de crecimiento empieza una vez alcanza aproximadamente los 100 mm de diámetro (Fig. 150F). Tan solo cinco ejemplares han alcanzado la etapa cilíndrica de crecimiento. Las láminas de crecimiento están poco inclinadas, tanto en la etapa cónica como cilíndrica, y los paquetes de crecimiento de las láminas (megaciclo) son muy evidentes en la etapa cilíndrica de crecimiento. Estos paquetes de láminas presentan un espesor bastante homogéneo de unos 20 mm. Todo el perímetro de la concha está ornamentado por unos pliegues radiales hacia abajo y hacia arriba que forman una serie de costillas y senos respectivamente. Las costillas son finas, 1 mm de ancho mientras que los senos están entre los 1,5-2 mm. Las dos estructuras radiales (SP y SV) están formadas por pliegues radiales hacia arriba que forman dos senos planos y lisos en la superficie externa de la concha. SP tiene 8 mm de anchura y SV 10 mm. La superficie externa de la concha comprendida entre SP y SV presenta entre 5-14 costillas similares a las que se encuentran en el resto de la superficie de la concha (Fig. 150A, C-D). El labio comisural está dispuesto de forma horizontal y presenta una ondulación radial poco marcada.

La VI es cónica. Los individuos más grandes pueden alcanzar los 55 mm de altura (Fig. 150A-B y F). Las costillas, senos y estructuras radiales no se ven representadas en las VI encontradas.

Las secciones transversales de la VD son subredondeadas con dos segmentos rectos opuestos a las posiciones de SP y SV. Uno o dos lados planos son evidentes en la misma posición en el perfil exterior (Fig. 152). Como se ve en las secciones transversales próximas a la comisura, la L es un pedúnculo más o menos alargado (Fig. 152A). La CI presenta un espesor considerable a 10 mm por debajo de la comisura. El aparato miocardial es grande y en las secciones transversales próximas a la comisura llega a ocupar el 50% de la CC.

La mayor parte de la CE se compone de estructura no compacta del tipo celular normal (Fig. 153A-C). Las celdas son muy visibles a lo largo de toda la sección. Al igual que ocurre con *Radiolites angeiodes*, en el margen interno de las estructuras radiales SP y SV aparecen unas líneas concéntricas bien definidas debido a que el SMI se ensancha y profundiza haciendo que el ángulo de las láminas de crecimiento en esta zona sea menor (Fig. 153C). En la región anterior también aparecen estas líneas concéntricas debidas a una disminución del ángulo de las láminas de crecimiento en esta zona (Fig. 153B).

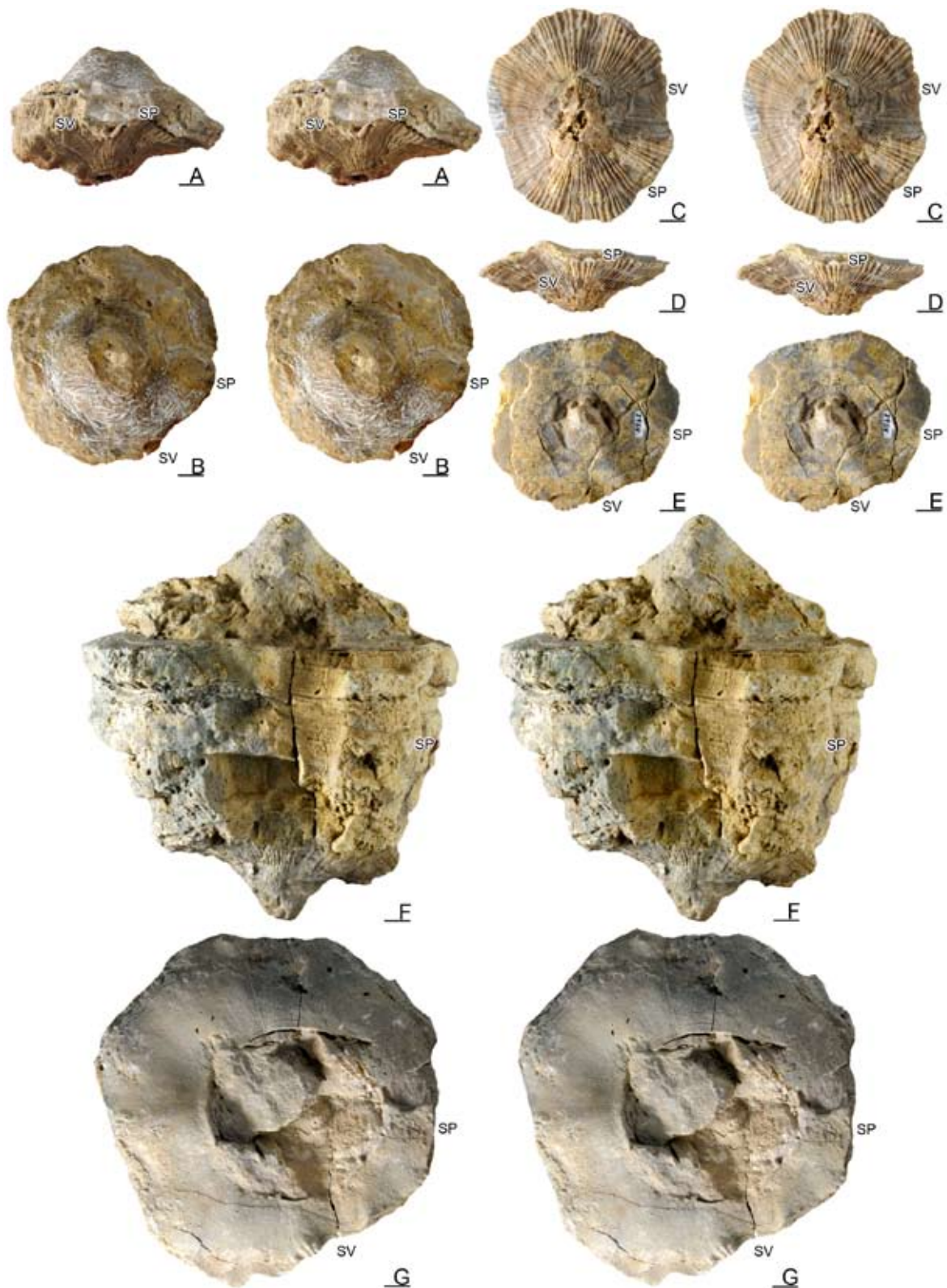


Fig. 150- *Radiolites vallispetrosae* Astre, 1955, pares estéreo. A-B, vista postero-ventral de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 3958. C-E, vista inferior de la VD, vista postero-ventral de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 3959. F, vista postero-ventral de la VD de PUAB: 3961. G, vista superior de la VI de PUAB: 1833. Barras de escala representan 10 mm.

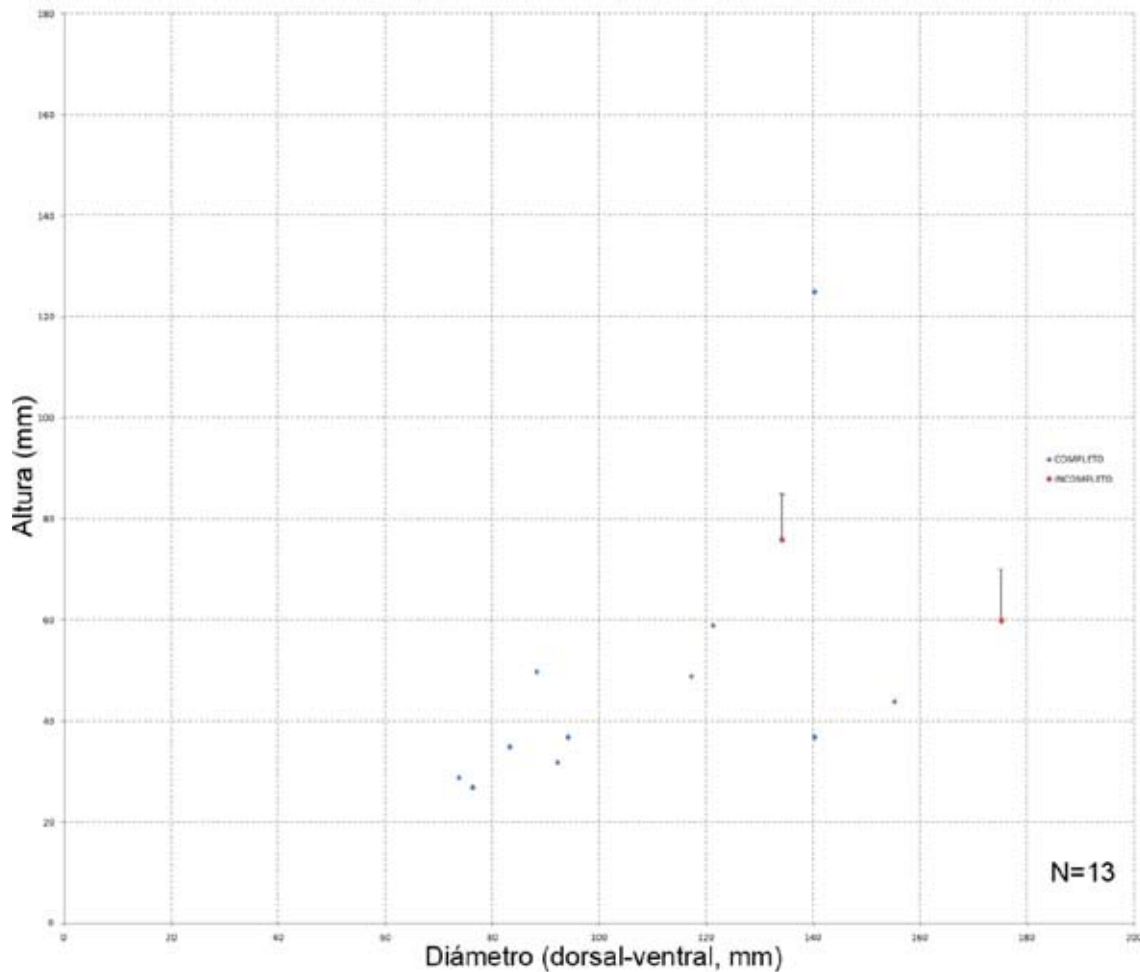


Fig. 151- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Radiolites vallispetrosae* Astre, 1955. Los ejemplares incompletos muestran una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

En las secciones radiales se observa que las láminas de crecimiento son relativamente finas, unas 40 láminas por 10 mm de espesor, contabilizadas en la etapa cónica de crecimiento (Fig. 153D). Esta medida puede variar si se contabiliza dentro de un megaciclo de la etapa cilíndrica de crecimiento. Las láminas están poco inclinadas, menos de 20°, y desarrollan un estrecho SMI.

Las láminas de crecimiento de la VI se componen de estructura compacta observado en secciones radiales de ambas valvas (Fig. 153D).

Discusión.—Especie muy parecida a *Radiolites angeiodes*, Lamarck, 1801. Astre (1955) distingue a *R. vallispetrosae* de *R. angeiodes* porque la superficie externa de la concha comprendida entre SP y SV es más ancha y está más plisada. El número de costillas contabilizadas en la superficie externa comprendida entre SP y SV en *R. angeiodes* no sobrepasa las cuatro mientras que *R. vallispetrosae* tiene un mínimo de cinco en las formas más pequeñas pudiendo alcanzar las catorce costillas en las

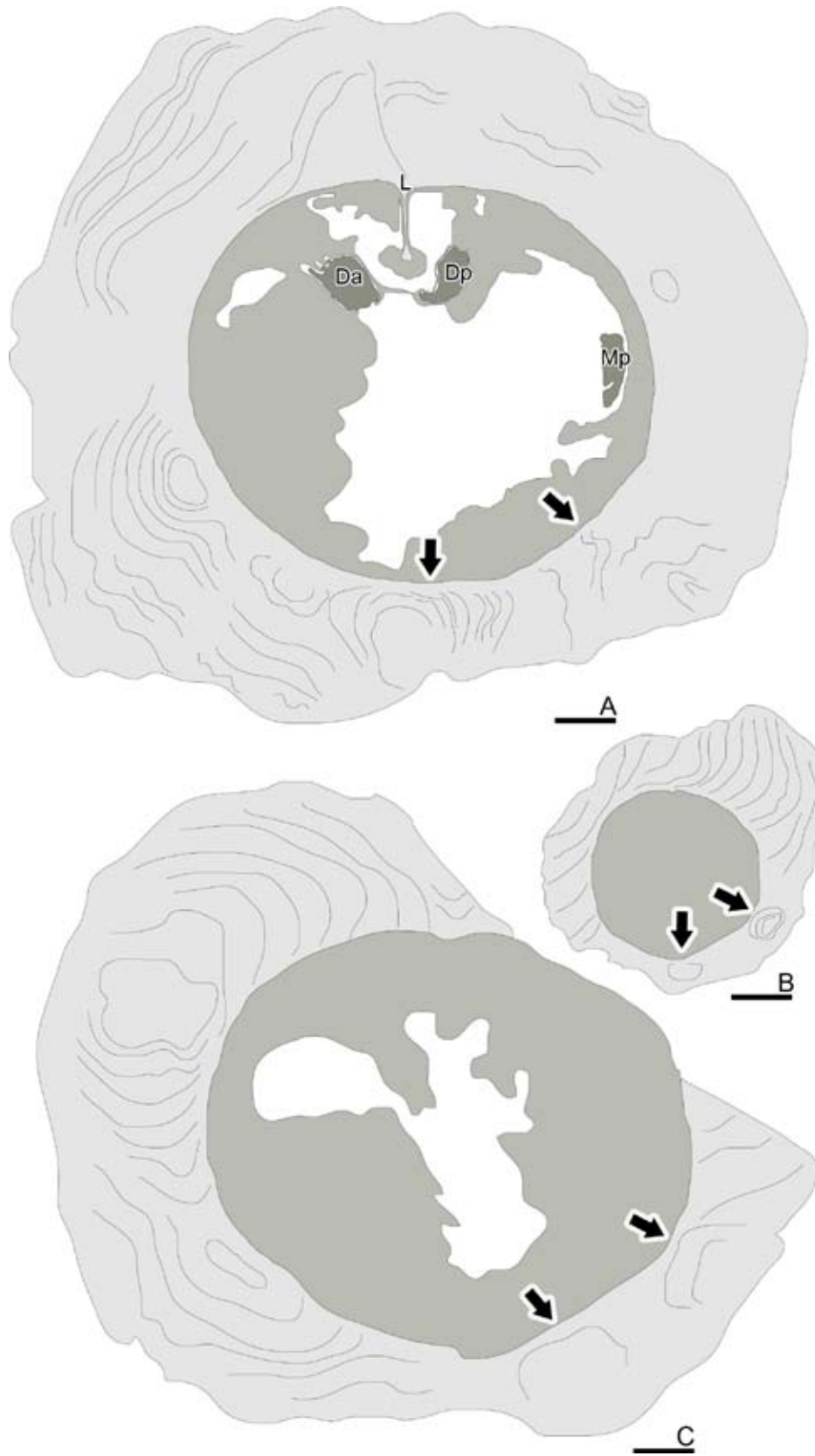


Fig. 152- Dibujos de secciones transversales por debajo de la comisura de la VD de *Radiolites vallispetrosae* Astre, 1955. A, PUAB: 27801. B, PUAB: 2253. C, PUAB: 27807. Barras de escala representan 10 mm.

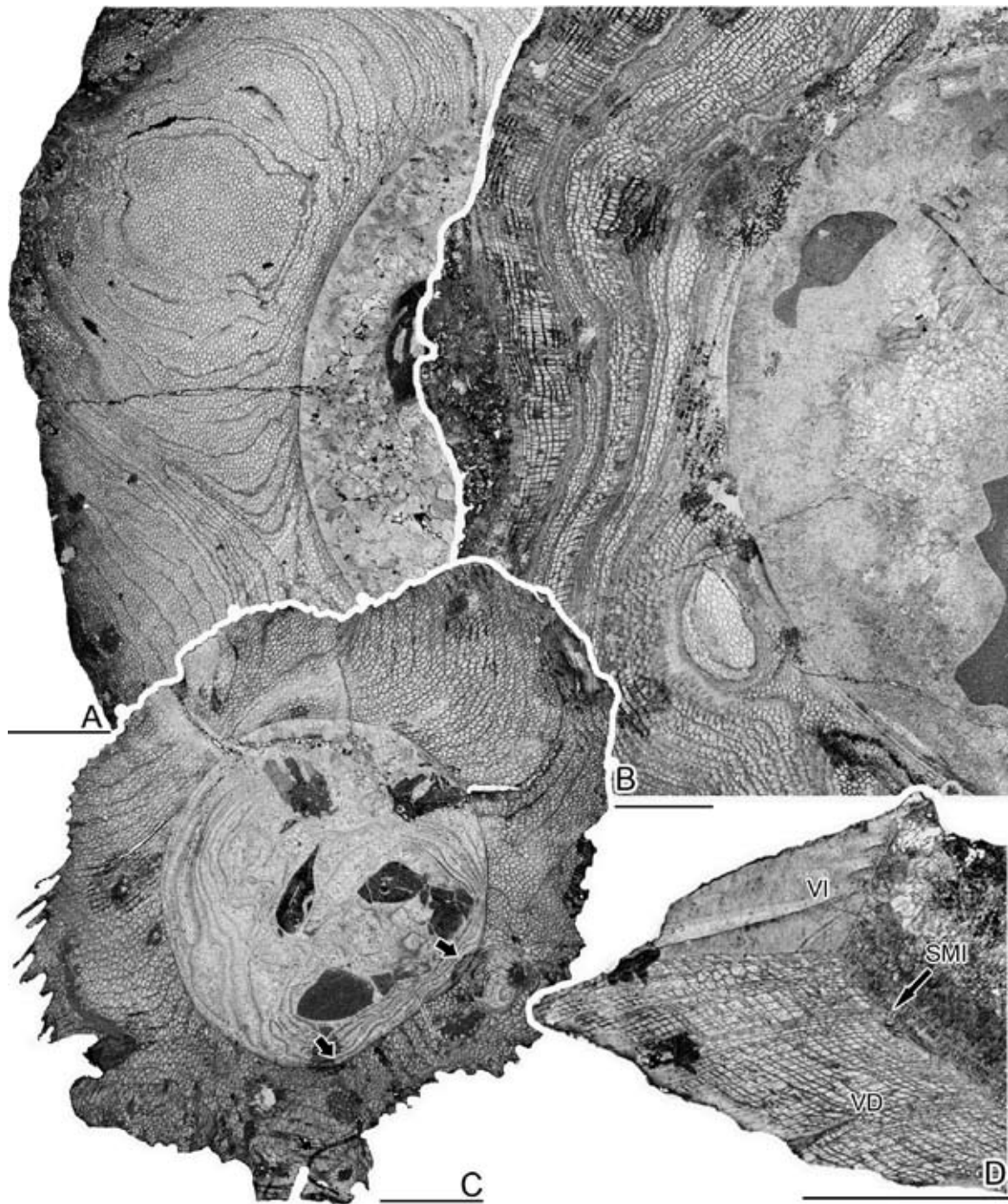


Fig. 153- *Radiolites vallispetrosae* Astre, 1955. A, sección transversal de la VD mostrando la región anterior cortando las láminas de crecimiento con un ángulo bajo, PUAB: 27807. B, sección transversal de la VD mostrando la región anterior cortando las láminas de crecimiento con un ángulo alto, PUAB: 27801. C, sección transversal de la VD, PUAB: 2253. D, sección radial de ambas valvas pasando por la estructura radial SV, PUAB: 27802. Barras de escala representan 10 mm.

formas más grandes. Otra diferencia es el tamaño de la concha, donde *R. vallispetrosae* puede adquirir medidas gigantes. Vicens et al., (1998) hicieron referencia al hecho que *R. vallispetrosae* tiene mayor diámetro. La VI de *R. vallispetrosae* no presenta ornamentación, a diferencia de *R. angeiodes* que exhibe la misma ornamentación que

la VD en la región próxima a la comisura.

En les Collades de Basturs se han recogido ejemplares aislados en los intervalos carbonatados C1-C3 y en los intervalos de margas neríticas M1-M3 (Fig. 154). En el intervalo C1 solo se ha recogido un fragmento de VD (PUAB: 42118) de gran tamaño. En el intervalo C2 y C3 los ejemplares recogidos son juveniles. Presentan una VD en forma de cono amplio y de poca altura. Las VI están mal conservadas. El ejemplar más grande no sobrepasa los 55 mm de altura por 95 mm de diámetro. En los intervalos de margas neríticas M1 y M3 se han recogido fragmentos de VD que denotan medidas gigantes.

Esta especie presenta una variabilidad intraespecífica relativamente baja. Los ejemplares de mayor tamaño se han encontrado en los intervalos de margas neríticas. Tan solo se han observado diferencias con respecto al número de costillas contabilizadas en la superficie externa comprendida entre SP y SV y con respecto al tamaño de la concha. Estas diferencias se explican por la ontogenia de la especie.

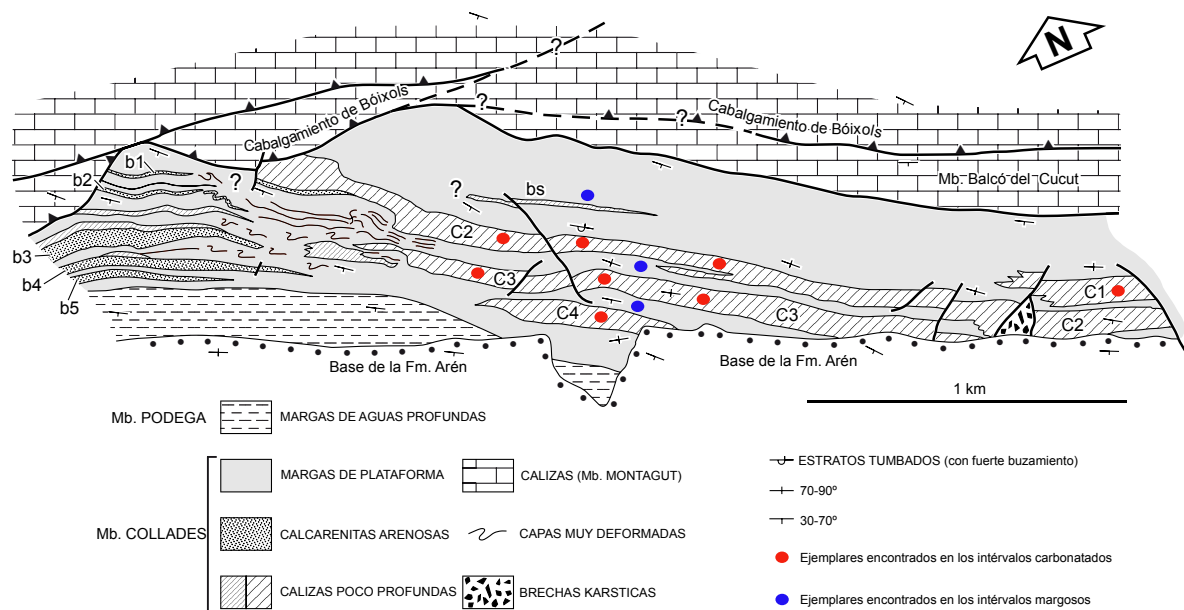


Fig. 154- *Radiolites vallispetrosae* Astre, 1955. Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos rojos representan aquellos ejemplares hallados en las plataformas mientras que los azules aquellos que han sido encontrados en las margas.

Distribución.—Localidad tipo Fontfroide, al Norte de la Abadía (Aude, Francia). Pertenece al Coniaciense-Santoniense inferior (Astre, 1955). Citada en Bosnia-Herzegovina, España y Francia. Los registros de Bosnia-Herzegovina (Slišković, 1968a, 1971a) pertenecientes al Turoniense son dudosos.

Género SPHAERULITES Lamarck, 1819

Especie tipo.—*Sphaerulites foliácea* Lamarck, 1819. Del Cenomaniense de Île d'Aix, Charente-Maritime (Francia).

Diagnosis.—Extraída de Pons et al. (2012b). La VD es cónica y se expande rápidamente. Las láminas de crecimiento de la VD están dispuestas subhorizontalmente y se inclinan hacia afuera, muy expandidas y más o menos plegadas radialmente. En la área postero-ventral, las dos estructuras radiales son dos pliegues radiales muy pronunciados hacia arriba y hacia adentro produciendo dos profundos senos radiales, SP y SV, en la superficie externa. Los pliegues están separados por un pliegue radial hacia arriba y hacia afuera muy pronunciado que se expande o subdivide. El resto de la superficie de la concha está más o menos ondulada. La estructura de las láminas de crecimiento es celular normal con celdas extremadamente alargadas radialmente dando la apariencia de crestas radiales y produciendo un marcado estriado en la superficie del labio comisural. La VI es convexa con un margen sub-horizontal delgado y ampliado exteriormente que se inclina conforme a las ondulaciones del labio comisural. Las láminas de crecimiento presentan estructura compacta. La L tiene un pedúnculo largo y expandido en su extremo. Se desarrollan dos cavidades entre la L y el aparato miocardinal.

Discusión.—Extraída de Pons et al. (2012b, p. 685). “El género se atribuye a Lamarck (1819) debido a que el nombre de 'la sphérulite' en Delamétherie (1805) es vernácula. En la primera descripción, Delamétherie (1805) explica claramente las diferencias entre este género y “Picot la Peyrouse's (1781) *ostracite angéoïde*”, posteriormente enmendado como *Radiolites* por Lamarck (1801). Lamarck (1819) también diferencia ambos géneros, pero en Lamarck (1836, nota de la pág. 292), se consideró que no había diferencias esenciales entre *Sphaerulites* y *Radiolites* y que *Radiolites* debía evitarse mientras que *Sphaerulites* debía mantenerse”.

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

Sphaerulites caderensis (Toucas, 1907)

Figs. 155, 156, 157, 158, 159 y 160

- *1907 *Praeradiolites caderensis* nov. sp. - Toucas, p. 45, pl. 8, figs.4-5
- 1932 *Praeradiolites caderensis* Toucas - Kühn, p. 124
- 1976 *Praeradiolites caderensis* Toucas - Lupu, p. 127, pl. 18, figs. 1-2a-c, pl. 15, fig. 1, pl. 39, fig. 5
- v1977 *Praeradiolites caderensis* Toucas - Pons, p. 67, pl. 43, figs.1-2
- 1982 *Praeradiolites caderensis* Toucas - Pons, p. 1030
- 1996 *Praeradiolites caderensis* Toucas - Gili et al., tab. 1
- 1998 *Praeradiolites caderensis* Toucas - Vicens et al., p. 424

Tipo.—Holotipo figurado en Toucas (1907, pl. 8, figs. 4-4a). Ubicado en el MNHN (Paris, Francia) con número de registro J05523. Perteneciente al Santoniense de La Cadière-d'Azur (Var, Francia). También se ha designado un paratipo figurado en Toucas (1907, pl. 8, fig. 5) con la misma procedencia. Ubicado en el MNHN con número de registro J07096.

Diagnosis.—Adaptada de Toucas (1907, p. 45). La VD es cónica y amplia. Las láminas de crecimiento, lisas, dilatadas y dispuestas subhorizontalmente están onduladas en el borde, excepto en la zona postero-ventral donde se pliegan hacia arriba para formar dos senos anchos y bien marcados. Estos pliegues a su vez están plegados hacia afuera en sus extremos laterales. El labio comisural presenta una ondulación radial muy marcada. La VI es ligeramente convexa y está formada por láminas de crecimiento concéntricas que no llegan a cubrir por completo la VD. Las láminas de crecimiento en la VD presentan una estructura celular con celdas alargadas radialmente mientras que en la VI la estructura es compacta.

Material.—32 ejemplares más o menos completos y en distintos estadios de crecimiento (PUAB: 1821-22, 2276, 3841-43, 3946-47, 27805, 27808-10, 27813-14, 27816, 27818-23, 27827-33, 28773, 42065, 42118, 45173).

Descripción.—La VD es un cono que se expande rápidamente. Presenta un perfil bajo ya que los ejemplares más grandes alcanzan los 70 mm de altura por 117 mm de diámetro (Figs. 155-156). Las láminas de crecimiento están dispuestas subhorizontalmente y se ven reflejadas en la superficie de la VD dando un aspecto foliado. Estas láminas se suelen plegar hacia abajo al llegar al margen exterior de la concha. Las dos estructuras radiales son estrechas con las láminas de crecimiento en forma de pliegues hacia abajo y hacia afuera en la parte central y hacia arriba y hacia adentro en los laterales en forma de surco a cada lado que las limitan. El pliegue posterior (PP) de unos 3 mm de ancho, es ligeramente más estrecho y más alto que

el pliegue ventral (PV) que mide unos 5 mm de ancho. También se observa a lo largo de toda la periferia una alternancia de pequeñas costillas poco marcadas de 1 mm de ancho con senos radiales de 2 mm de ancho. Ningún ejemplar presenta la zona comprendida entre las dos estructuras radiales bien conservada y no se ha podido identificar que ornamentación presenta. En la parte superior de la VD se observa que el labio comisural presenta una ondulación marcada (Fig. 157).

La VI es convexa en la parte central, ligeramente cóncava en la parte media y plana en la periferia. Tiene poco espesor y su margen se acomoda a las ondulaciones del labio comisural (Fig. 155C, E-F). La superficie presenta las mismas estructuras radiales que la VD. El seno radial equivalente al seno radial que limita por la derecha el PP es mucho más ancho en la VI (Fig. 157).

Las secciones transversales de la VD son redondeadas. La CE es ancha (hasta 60 mm) en comparación con la CC. Como se ve en las secciones próximas a la comisura (Fig. 158), la L es un pedúnculo más o menos largo. La posición de las dos estructuras

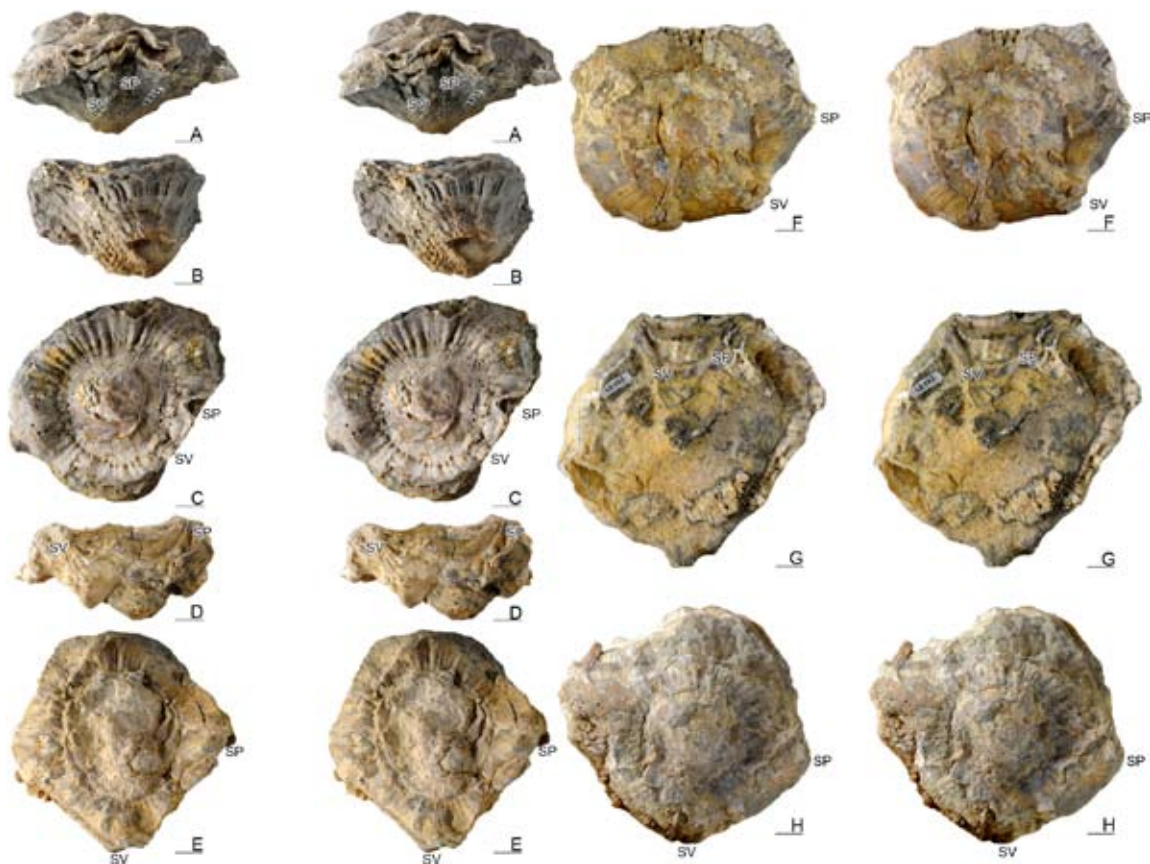


Fig. 155- *Sphaerulites caderensis* (Toucas, 1907), pares estéreo. A-C, vista postero-ventral de la VD, vista postero-dorsal de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 27829. D-E, vista postero-ventral de la VD y vista superior de la VI respectivamente de PUAB: 1821. F-G, vista superior de la VI y vista inferior de la VD respectivamente de PUAB: 45173. H, vista superior de la VI de PUAB: 3946. Barras de escala representan 10 mm.

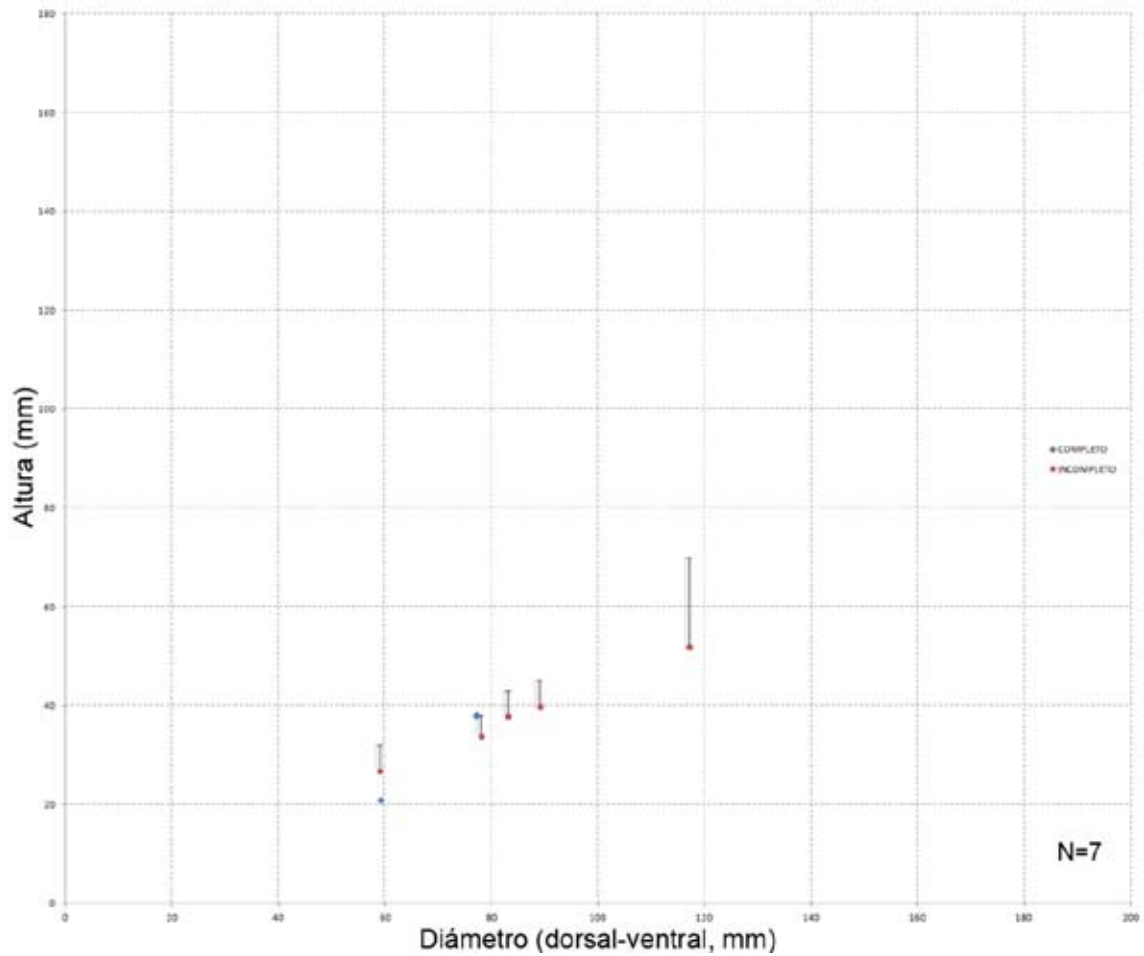


Fig. 156- Diagrama de dispersión mostrando el rango de variación entre el diámetro y la altura en ejemplares de *Sphaerulites caderensis* (Toucas, 1907). Los ejemplares incompletos muestran una línea donde se representa la posible altura que podría alcanzar el individuo. El diámetro sigue siendo el mismo.

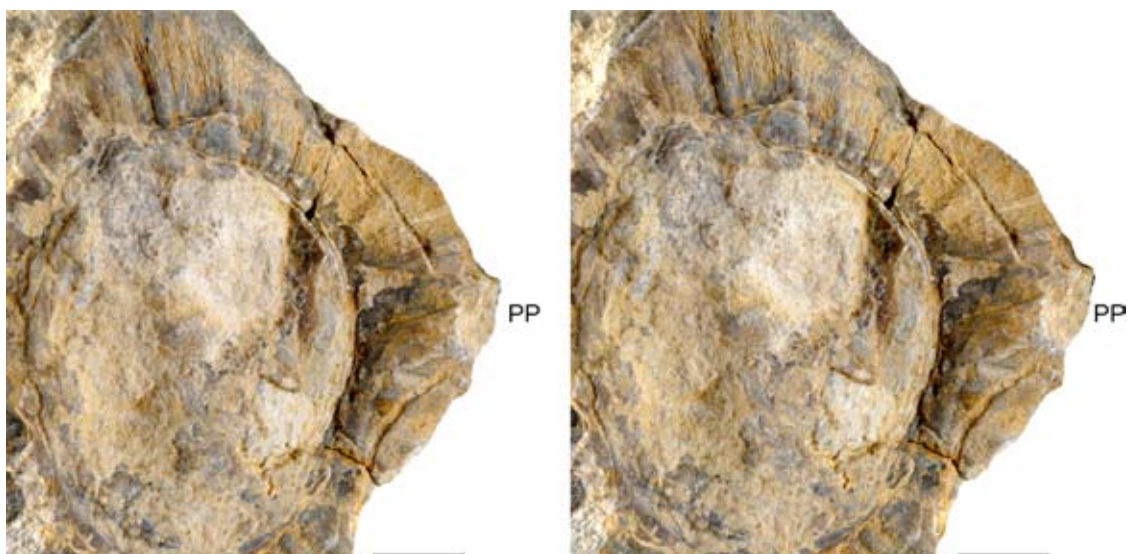


Fig. 157- *Sphaerulites caderensis* (Toucas, 1907), par stereo. Vista superior de la VI mostrando el seno radial posterior que limita por la derecha al PP, PUAB: 1821. Barras de escala representan 10 mm.

radiales es fácil de identificar ya que están indicadas por dos segmentos rectos en el margen interno de la CE, en correspondencia con los pliegues radiales hacia arriba correspondientes a las estructuras radiales (Fig. 158B).

La mayor parte de la CE se compone de estructura no compacta. En el margen interno de la CE la estructura es celular normal y pasa progresivamente a estructura celular con las celdas alargadas a medida que nos alejamos del margen interno (Fig. 159B-C). Las secciones transversales cortan las láminas de crecimiento en un ángulo bajo ya que las láminas están poco inclinadas con respecto a la horizontal. La parte de crecimiento continuo de las láminas de crecimiento está bien definido y es cortado de forma un poco oblicua apareciendo como líneas anchas mal definidas, onduladas y que siguen más o menos el contorno de la concha. La parte de crecimiento discontinuo de las láminas de crecimiento (celdas normales y alargadas) aparece como finas líneas radiales cortantes que se cruzan entre sí para formar las celdas. El aspecto general de la estructura en secciones transversales es un patrón cuadrangular o rectangular de malla.

En secciones radiales, la inclinación de las láminas de crecimiento y la presencia de un SMI es evidente. La parte de crecimiento continuo de las láminas de crecimiento está cortado perpendicularmente y aparece como finas líneas apiladas. La parte de crecimiento discontinuo de las láminas de crecimiento (celdas normales y alargadas) está cortado oblicuamente y aparecen como finas líneas nítidas dispuestas



Fig. 158- Dibujos de secciones transversales por debajo de la comisura de la VD de *Sphaerulites caderensis* (Toucas, 1907). A, PUAB: 27813. B, PUAB: 3946. Barras de escala representan 10 mm.

perpendicularmente al crecimiento continuo. La separación de estas líneas es menor en el margen interno de la CE (celdas normales) y mayor a medida que nos alejamos del margen interno (celdas alargadas). En las secciones radiales se observa que las láminas de crecimiento son relativamente anchas, sobre las 22 láminas por 10 mm de espesor. En un megaciclo se han contado 12 láminas (Fig. 159A). Las láminas se inclinan suavemente hacia dentro y desarrollan un estrecho SMI. El margen interno del SMI presenta estructura compacta, observado tanto en sección radial como transversal (Fig. 159A y C). La estructura de la L también es compacta (Fig. 159C).

Las láminas de crecimiento de la VI se componen de estructura compacta visto en secciones radiales de ambas valvas (Fig. 159A).

Discusión.—Este taxón fue creado por Toucas (1907) con material recogido en el Santoniense de Le Beausset y La Cadière-d'Azur (Var, Francia) e incluido dentro del grupo de *Praeradiolites (Sphaerulites) pailletei* (d'Orbigny, 1842). Este grupo formado por las especies *Praeradiolites (Sphaerulites) pailletei*, *Praeradiolites (Sphaerulites) subpailletei* Toucas, 1907, *Sphaerulites caderensis* (Toucas, 1907), *Praeradiolites (Sphaerulites) sarladensis* Toucas, 1907 y *Praeradiolites (Sphaerulites) riberacensis* Toucas, 1907, se caracteriza por tener las láminas de crecimiento expandidas horizontalmente lo que le da a la VD una forma cónica expandida radialmente. Toucas (1907) relaciona las formas de este grupo con las de *Sphaerulites*, de donde se diferencian de las especies de *Sphaerulites* por la ausencia de “pseudopilares” internos. Pons et al., (2012) realizan una revisión del género *Sphaerulites* en la que consideran que las especies pertenecientes al grupo de *Praeradiolites (Sphaerulites) pailletei* (debido a las láminas de crecimiento expandidas sub-horizontalmente, y que cerca del margen interno la estructura es celular normal y que en el margen externo es de celdas alargadas radialmente aparentando ser crestas radiales), podrían incluirse mejor dentro de *Sphaerulites*. Así mismo excluyen el concepto de “pseudopilares” como característica de los *Sphaerulites*. Debido a las características que presentan los ejemplares recogidos en les Collades de Basturs y lo citado anteriormente he decidido incluirlo dentro del género *Sphaerulites*. Observando las características de las otras especies del grupo *Praeradiolites (Sphaerulites) pailletei* se podría decir que también reúnen las características para ser incluidas dentro del género *Sphaerulites*. Por otro lado, en Troya et al., (2011) se muestra la estructura de *Sphaerulites foliácea* Lamarck, especie tipo del género, en la que se observa una estructura no compacta en forma de pilares en el margen interno de la CE que se van alargando a medida que nos alejamos del margen interno para formar crestas radiales. Este tipo de estructura no se correspondería con lo observado en *S. caderensis* por lo que sería necesaria una revisión a nivel de género.

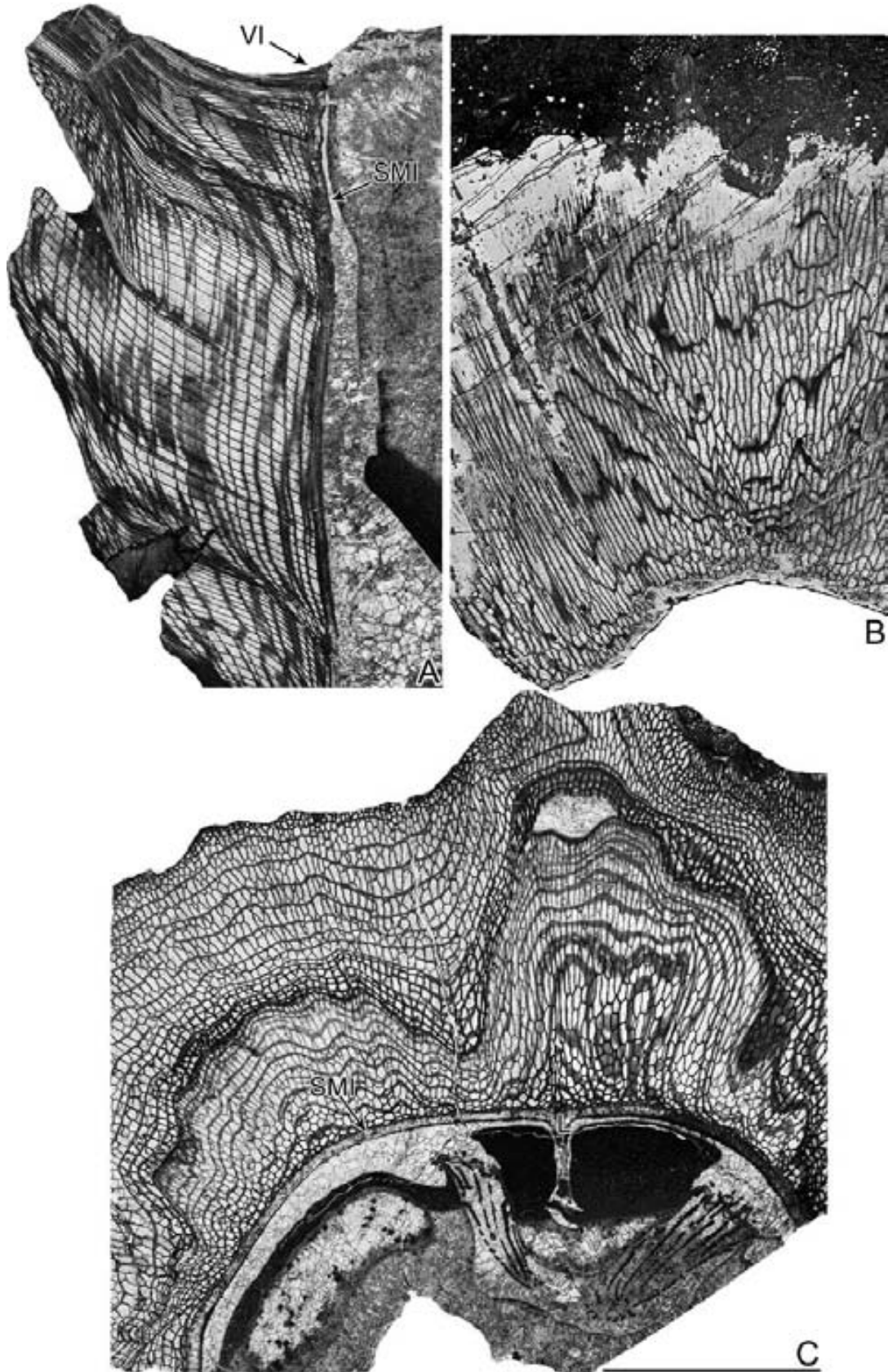


Fig. 159- *Sphaerulites caderensis* (Toucas, 1907). A, sección radial de ambas valvas, PUAB: 3946. B, sección transversal de la VD mostrando la región dorsal cortando las láminas de crecimiento con un ángulo alto, PUAB: 3946. C, sección oblicua de la VD cortando las láminas de crecimiento con un ángulo bajo, PUAB: 27825. Barra de escala representa 10 mm.

En les Collades de Basturs se conoce la procedencia de 6 ejemplares que provienen de los intervalos de margas neríticas M1, M2 y M3 (Fig. 160). Del resto no se conoce su procedencia. Los ejemplares se encuentran como individuos aislados. La VD presenta un tamaño variable con respecto al diámetro. Con respecto a la altura ningún ejemplar sobrepasa los 40 mm. Presentan un alto grado de silicificación. La superficie de ambas valvas esta erosionada y no se distinguen bien sus estructuras radiales. Esta especie presenta una variabilidad intraespecífica muy baja. Tan solo se ha observado una diferencia de tamaño y la presencia o ausencia de costillas radiales en la VD. Este último hecho puede ser debido al grado de preservación de los ejemplares.

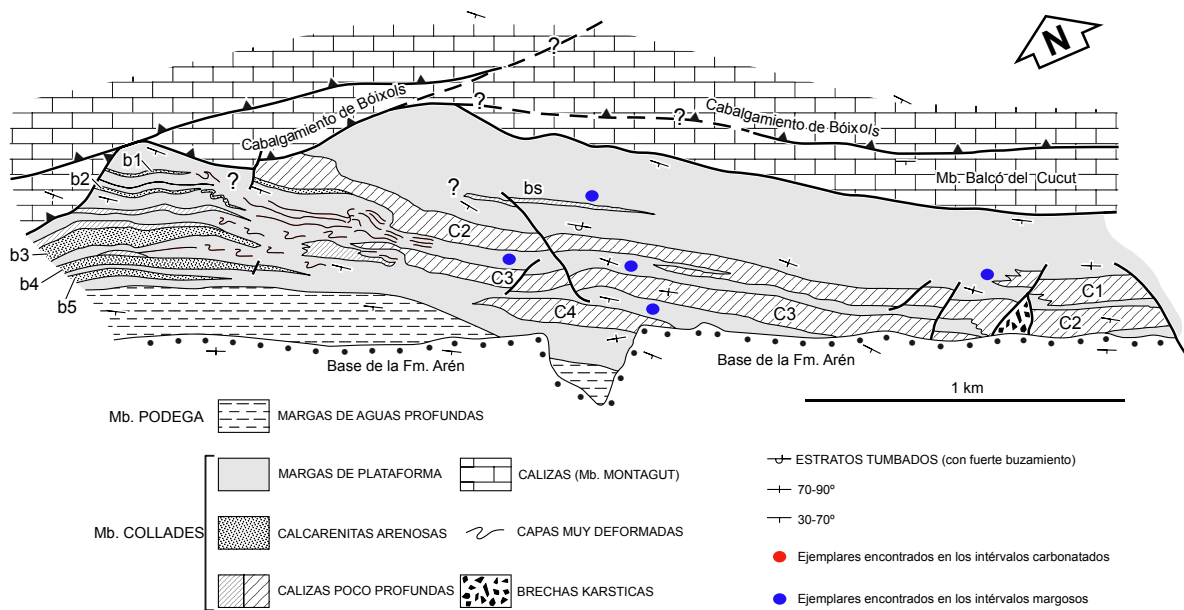


Fig. 160- *Sphaerulites caderensis* (Toucas, 1907). Mapa tomado de Sanders y Pons (2001) donde se muestra la situación de los distintos ejemplares encontrados. Los puntos azules son aquellos que han sido encontrados en las margas.

Distribución.—La especie es conocida a lo largo del Santoniense de La Cadière-d'Azur (Var, Francia) en el sureste de Francia. También ha sido citada en el Santoniense del sur de los Pirineos; Isona y Montsec (Pons, 1977), Sant Martí de Vilanoveta (Gili et al., 1996) y Norte de Sant Corneli (Vicens et al., 1998). Citada también en el Santoniense de Rumania (Lupu, 1976a).

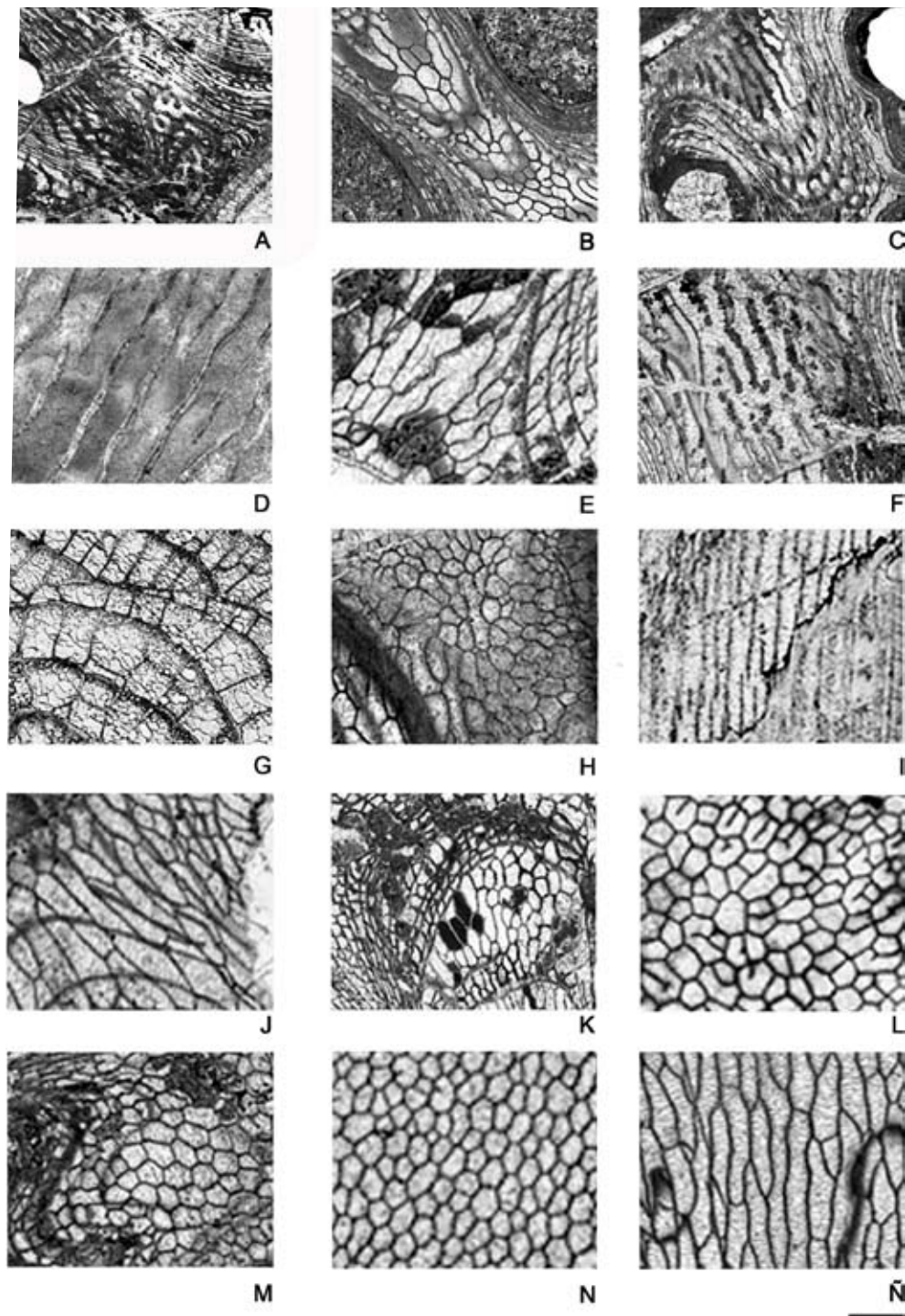


Fig. 161- Vistas en detalle de las distintas estructuras no compactas que presenta la CE en la VD de las especies de radiolítidos de les Collades de Basturs. A, *Biradiolites acuticostatus*, zona antero-dorsal, PUAB: 28727. B-C, *Biradiolites angulosissimus*, zona antero-dorsal y postero-ventral respectivamente, PUAB: 28489 y 28657. D, *Biradiolites beaussetensis*, zona dorsal, PUAB: 28384. E-F, *Biradiolites canaliculatus*, zona dorsal y postero-ventral respectivamente, PUAB: 28418 y 63122. G, *Biradiolites carezi*, zona posterior, PUAB: 28410. H-I, *Bournonia excavata*, zona ventral y anterior respectivamente, PUAB: 3602 y 45157. J, *Praeradiolites plicatus*, zona postero-ventral, PUAB: 1860. K, *Praeradiolites toucasi*, zona postero-ventral, PUAB: 74772. L, *Radiolites angeiodes*, zona dorsal, PUAB: 74406. M, *Radiolites squamosus*, zona anterior, PUAB: 28406. N, *Radiolites vallispetrosae*, zona anterior, PUAB: 27807. Ñ, *Sphaerulites caderensis*, zona dorsal, PUAB: 27825. Barra de escala representa 1 mm.

DISTRIBUCIÓN PALEOECOLÓGICA

En este trabajo se han examinado 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. Este hecho ya ha sido tratado por otros autores, ya sea para los rudistas como para otros bivalvos (Chinzei, 1982, Lowenstam y Weiner, 1989, Skelton, 1991 y Gili et al., 1995).

A lo largo de las distintas sucesiones carbonatadas, margosas y siliciclásticas definidas por Sanders y Pons (2001), se ha observado que en las zonas más internas de las plataformas carbonatadas la fauna de rudistas estaba bastante diversificada y que estaba formada por rudistas con un hábito de vida elevado, principalmente por rudistas cilíndricos alargados que se asociaban formando pequeños *bouquets* y *thickets* entre y por encima de los bancos bioclásticos. La diversidad de rudistas alcanzaba su máximo en las zonas externas de las plataformas carbonatadas. En estas áreas la fauna de rudistas estaba formada por casi la totalidad de las especies y estaban representadas también todas las morfologías. A medida que las facies se hacían más profundas la diversidad de los rudistas descendía apareciendo unas cuantas especies dominantes.

Se distinguen una serie de especies con una amplia distribución y que colonizaron los distintos ambientes deposicionales. Entre ellos destacan por encima de los demás los hippurítidos, y dentro de ellos las especies de los géneros *Hippurites* y *Vaccinites*. Si nos fijamos en primera instancia en las dos especies de *Hippuritella* encontradas en les Collades de Basturs, *H. maestrei* e *H. toucasi*, observamos que muestran una distribución más restringida y que el número de ejemplares que se encuentran es mucho menor. En el caso de *H. maestrei* es una especie poco abundante que ha sido encontrada únicamente en facies de plataforma externa y de talud (Fig. 162). A pesar de haber sido encontrada en distintas facies su morfología externa no sufre ninguna variación independientemente si la encontramos en facies de plataforma o de talud, probablemente debido al pequeño tamaño que muestra su VD. Por otro lado, si nos fijamos en *H. toucasi* vemos que su distribución es más o menos similar a la de *H. maestrei* (Fig. 162). También resulta ser una especie poco abundante pero a diferencia de *H. maestrei* la forma de su VD se ve condicionada al estar en facies de plataforma. Aquellos ejemplares encontrados en facies de plataforma presentan un hábito de vida elevador y muestran una VD de forma cónica-cilíndrica. Aquellos encontrados en facies de talud presentan una VD en forma de cono amplio. El poder variar la morfología externa de su concha le permitió adaptarse mejor al medio.

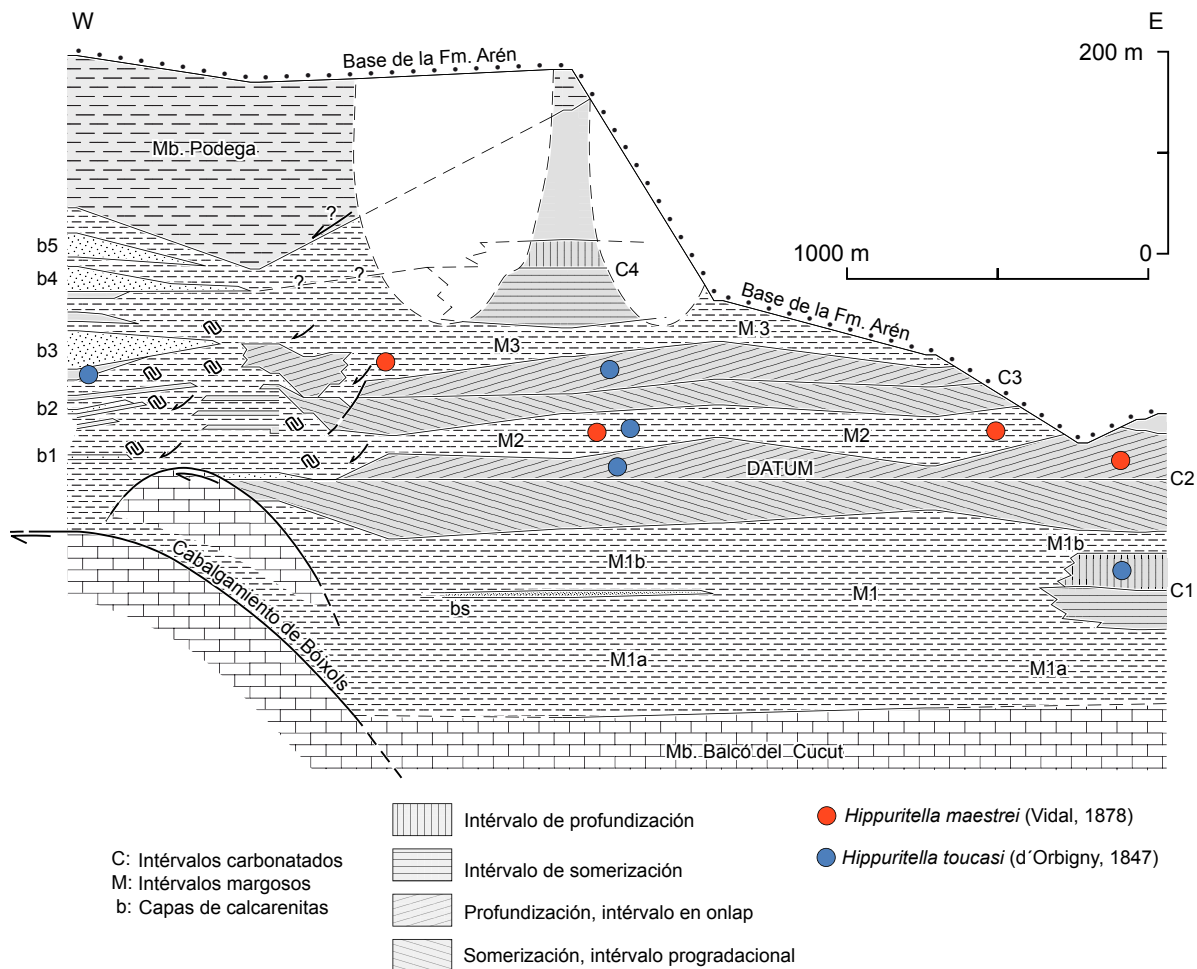


Fig. 162- Esquema de Sanders y Pons (2001) utilizado para marcar la distribución de los distintos ejemplares del género *Hippuritella* encontrados en los Collades de Basturs. Se observa una excasa distribución a lo largo de los distintos ambientes deposicionales.

Al observar las especies del género *Hippurites* vemos que su número y distribución es la más amplia de todos los géneros hallados en los Collades de Basturs (Fig. 163). Esto puede ser debido al gran número de ejemplares hallados en los distintos ambientes deposicionales y a la gran adaptabilidad que presentan la mayoría de sus especies. Si nos fijamos en *Hippurites matheroni* observamos que es una especie relativamente abundante, encontrada mayoritariamente de forma solitaria. Presenta una gran adaptabilidad ya que ha sido encontrada a lo largo de los distintos ambientes deposicionales aunque su presencia es más abundante en facies de plataforma. Al contrario de lo que le ocurría a *Hippuritella toucasi* presenta una variabilidad intraespecífica muy baja y la forma de su VD no se veía afectada por estar en un ambiente u otro. En el caso de *Hippurites microstylus* hemos observado que su distribución se ve restringida principalmente a facies de talud. Dentro de estas facies es una especie relativamente abundante. Sin embargo no hemos observado ninguna variabilidad significativa con respecto a la forma de su VD debido probablemente a que estaba adaptada a vivir bajo unas condiciones concretas. Por otro lado *Hippurites*

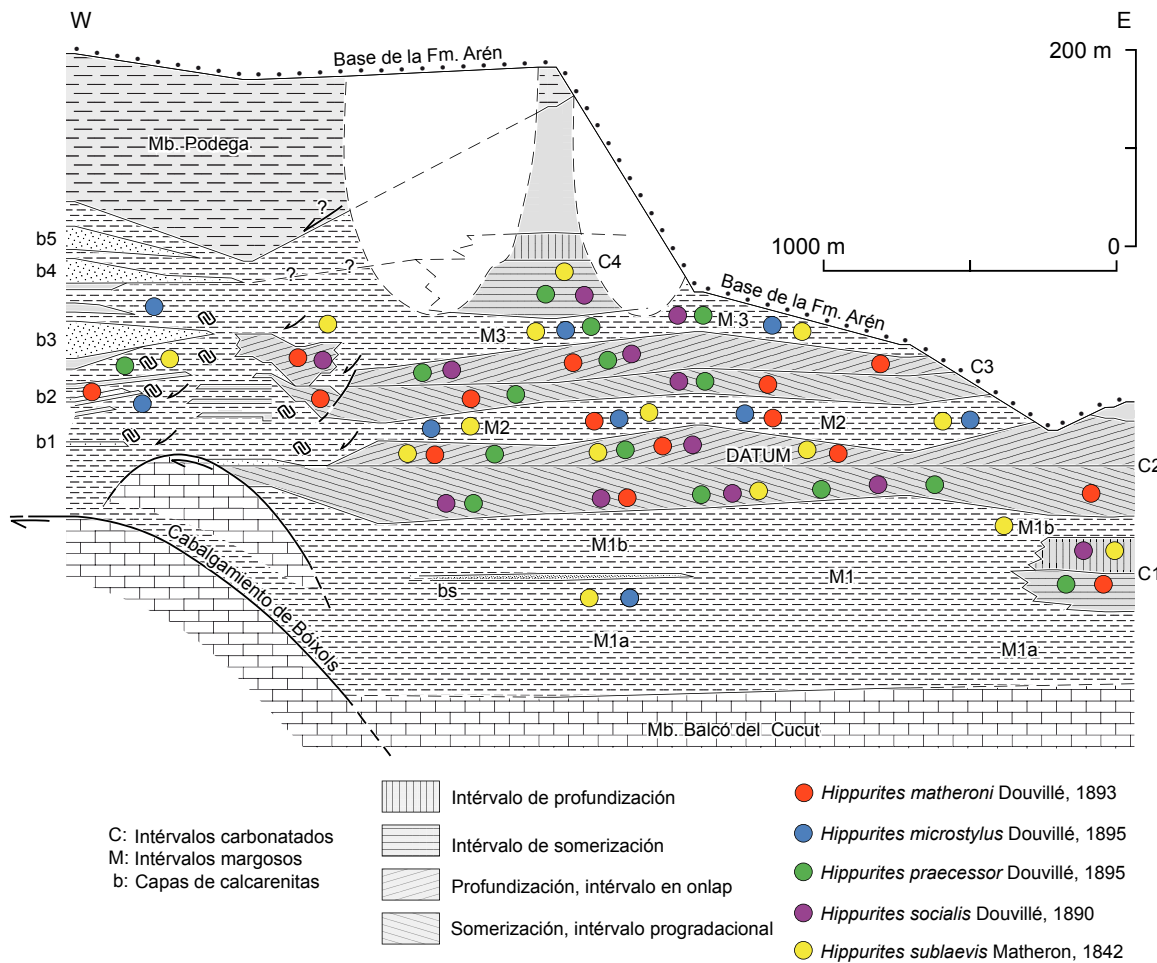


Fig. 163- Esquema de Sanders y Pons (2001) utilizado para marcar la distribución de los distintos ejemplares del género *Hippurites* encontrados en les Collades de Basturs. Se observa una extensa distribución a lo largo de los distintos ambientes deposicionales.

praecessor es una de las especies de rudistas más abundantes. La encontramos a lo largo de los distintos ambientes deposicionales pudiendo formar pequeños *thickets* mono-oligotípicos en facies de plataforma. A pesar de ser más abundantes en facies de plataforma también lo encontramos en facies de talud. Esta amplia distribución era gracias a que podía modificar la forma de su VD y así poder adaptarse mejor a las condiciones del medio. Hemos podido observar que los ejemplares encontrados en facies de plataforma presentan una VD cónica-cilíndrica, con un hábito de vida claramente elevador, lo que les permitía competir con otras especies por el espacio de acomodación. Sin embargo aquellos ejemplares encontrados en facies de talud muestran un VD en forma de cono amplio. Esta variabilidad en la forma de la VD y en el tipo de crecimiento fue lo que le permitió colonizar los distintos ambientes. Otro caso similar es el de *Hippurites socialis*, que junto con *Hippurites praecessor*, son las especies más abundantes de les Collades de Basturs. Al igual que *H. praecessor* su distribución a lo largo de los distintos ambientes deposicionales es muy amplia, siendo también más abundante en facies de plataforma. En estas facies se le ha encontrado

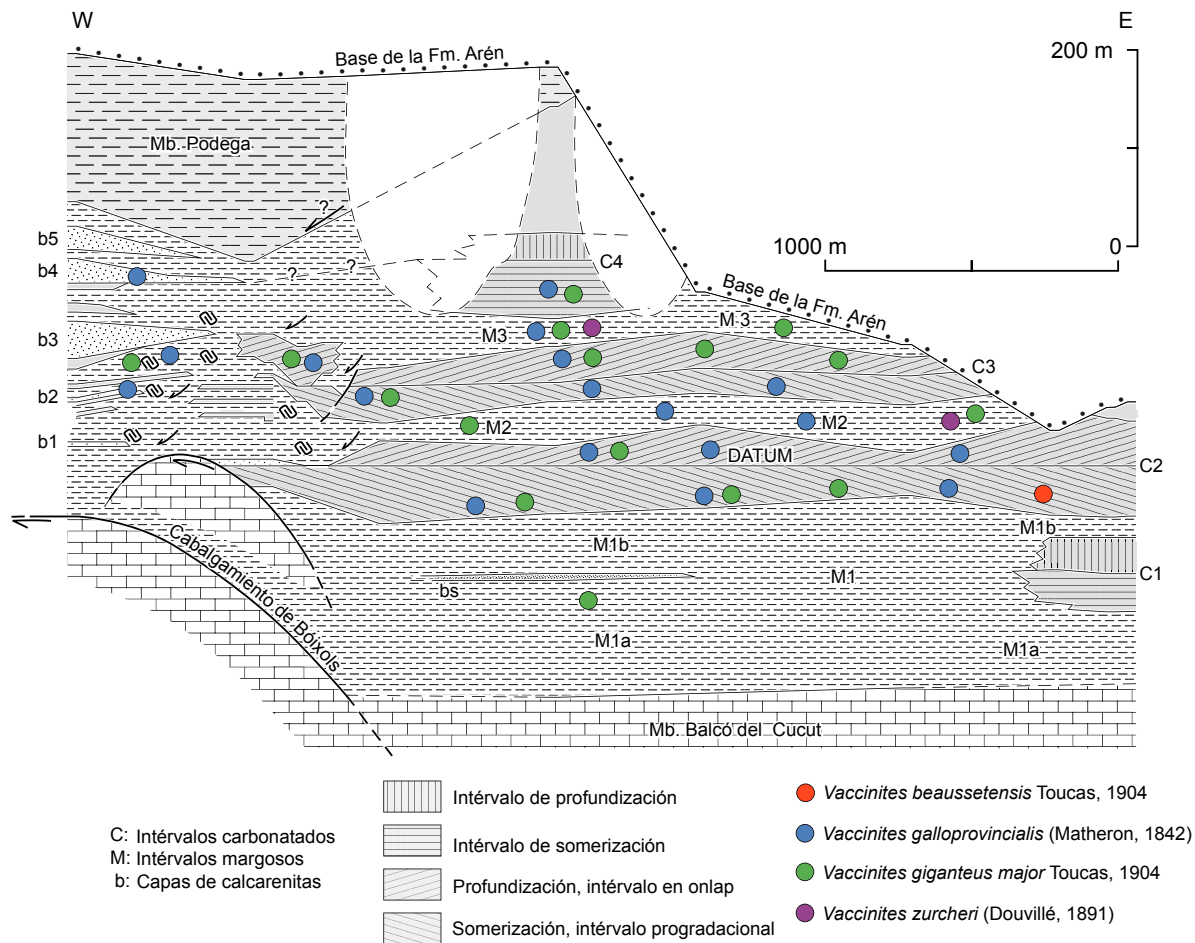


Fig.164- Esquema de Sanders y Pons (2001) utilizado para marcar la distribución de los distintos ejemplares del género *Vaccinites* encontrados en les Collades de Basturs. Se observa una extensa distribución a lo largo de los distintos ambientes deposicionales.

formando grandes *thickets* monotípicos. Por lo general, los individuos de *H. socialis* tienden a formar matrices (o mantos) altamente densas y multiestratificadas, en cuyo interior ocurre una intensa competencia intraespecífica. A diferencia de *H. praecessor* no se han observado grandes diferencias al comparar ejemplares solitarios encontrados en facies de plataforma y de talud. Lo que si se ha detectado son variaciones en el tamaño y disposición de la L, P1 y P2 al observar una sección transversal de un *thicket* (Fig. 46J-L). Por último, encontramos a *Hippurites sublaevis*. Al igual que ocurre con las demás especies de *Hippurites* es una especie muy abundante. A diferencia de las otras es abundante tanto en facies de plataforma como en facies de talud. En las facies de plataforma la encontramos junto con otros hippurítidos formando construcciones complejas. Los ejemplares encontrados en facies de talud muestran un mayor tamaño y pueden llegar a formar pequeños *bouquets* de hasta una decena de individuos.

En el caso de las especies del género *Vaccinites*, la distribución que muestran puede compararse a las especies del género *Hippurites* (Fig. 164). Sin embargo el número de individuos no es tan elevado. Por un lado tenemos a *Vaccinites beaussetensis* que

es muy escaso, habiéndose encontrado tan solo ocho ejemplares. De estos ocho tan solo se conoce la procedencia de un ejemplar procedente de las facies de plataforma. Por el contrario tenemos a *Vaccinites galloprovincialis* y *Vaccinites giganteus major* que presentan una amplia distribución a lo largo de los distintos ambientes mostrando formas muy variadas. Se les encuentra de forma bastante abundante en facies de plataforma formando grandes construcciones complejas junto con otros hippurítidos, plagiptychidos y radiolítidos. También son abundantes en facies de talud encontrándolos habitualmente de forma solitaria y presentando unas VD de grandes dimensiones. Por último tenemos a *Vaccinites zurcheri*. Esta especie es poco abundante al igual que *Vaccinites beaussetensis* sin embargo se ha podido conocer la procedencia de más ejemplares. Gracias a esto hemos podido observar que esta especie parece ser que estaba más adaptada a vivir en facies de talud.

Por lo que hace a los hippurítidos, sobre todo a *Hippurites* y *Vaccinites*, hemos observado que podían formar *thickets* monotípicos, sobre todo *H. praecessor* e *H. socialis* gracias a la forma cilíndrica alargada de su concha, y construcciones complejas, formadas por un agregado de individuos de distintas especies. Las principales construcciones complejas estaban constituidas por *Hippurites praecessor*, *Hippurites socialis* e *Hippurites sublaevis* junto con especies del género *Vaccinites*, como *Vaccinites galloprovincialis* y *Vaccinites giganteus major* y fauna asociada (Fig. 165).

Dentro de las plataformas los hippurítidos presentaban un hábito de vida elevado, mostrando una VD con una morfología cilíndrica alargada. Sin embargo algunas especies podían cambiar circunstancialmente de sentido de crecimiento, ya fuera por respuesta a un hecho accidental o a la necesidad de acomodar su desarrollo al de otros organismos (Fig. 166). La forma externa de la concha estaba diseñada por dos factores: la elevación para evitar ser enterrada por la sedimentación y evitar que el fango en suspensión perturbe el aparato de alimentación; y la estabilidad dinámica, para evitar que las corrientes de agua y de turbidez los vuelquen. Por ejemplo, cuando un *Vaccinites* perdía su equilibrio y se tumbaba, experimentaba una torsión que le permitía redirigirse para volver a crecer en sentido vertical. Esto provocaba la aparición de signos evidentes en la concha de haber sufrido algún tipo de perturbación (desplazamiento, basculamiento, rotación, etc.) durante su etapa de crecimiento como alteraciones en su ornamentación, expresadas en forma de arrugas concéntricas, disminución de la ornamentación o bien dando formas geniculadas (Fig. 167). La especie *V. giganteus major* era la que se veía más afectada por estas perturbaciones probablemente debido a su tamaño y peso. Estas perturbaciones, en menor o mayor medida, también se ha observado en otros ejemplares de hippurítidos. Por lo general

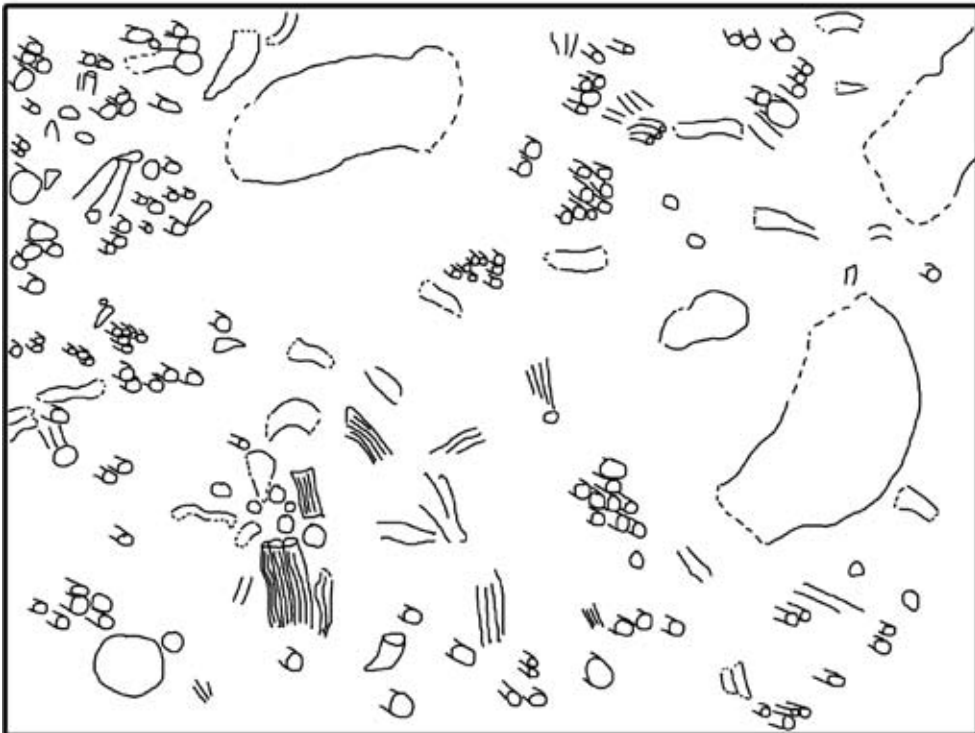


Fig. 165- Fotografía tomada en la base de la C3 donde se observa la base de una construcción compleja formada principalmente por hippurítidos. Se observa la base de la construcción en la que los hippurítidos están orientados perpendicularmente a la estratificación. Las especies más pequeñas, como *H. praecessor* *H. socialis* e *H. sublaevis* forman agregados muy densos. Las especies más grandes, como *V. giganteus major* aparecen con la VD geniculada (Ver Fig. 166D). La matriz está compuesta por bioclastos de distintos tamaños junto con ejemplares de otras especies de hippurítidos y algún radiolítido testimonial.

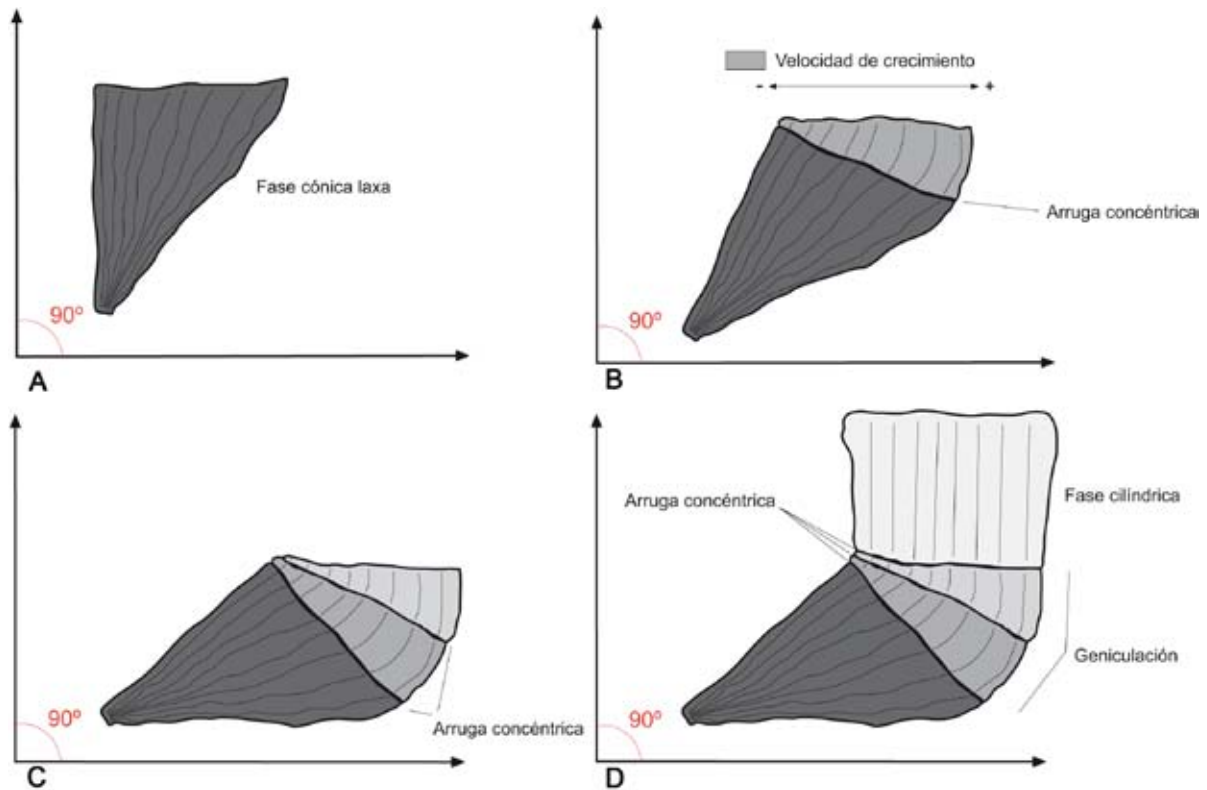


Fig. 166- Representación (vista de perfil) de la posible ontogenia de un *Vaccinites* tras ver modificada su posición mediante una basculación progresiva. A, Forma básica del estadio cónico. B, Crecimiento diferenciado de la concha tras la basculación. C, Basculación total, aumento más drástico de la velocidad de crecimiento por la zona antero-ventral. D, Asentamiento del individuo. Inicio de la fase cilíndrica.

la concha crecía en sentido subvertical y debido a la forma que adoptaba en su estadio inicial, cónico asimétrico con el umbo desplazado hacia el lado postero-dorsal, favorecía que en caso de producirse una basculación, la concha tendiera a desplazarse hacia el lado antero-ventral (Fig. 166A-B y 167B). Tras la basculación, la concha realizaba una geniculación para adquirir de nuevo un crecimiento subvertical lo que comportaba la aparición de arrugas concéntricas (Fig. 166C-D y 167B-D). Una torsión acentuada de la concha también provocaba 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 podía verse afectada (Fig. 70D, 166C). Una vez alcanzaba una buena base de apoyo que le aportara estabilidad iniciaba la etapa cilíndrica de crecimiento (Fig. 166D y 167).

Por lo que hace a los plagiptychidos, destaca *Plagiptychus aguilloni* por su amplia distribución a lo largo de los distintos ambientes deposicionales y por su relativa abundancia en comparación con *Plagiptychus toucasi* (Fig. 168). Se le encuentra en muchas ocasiones en las facies de plataforma acompañando a otros hippurítidos y radiolítidos formando construcciones complejas aunque también se encuentra de

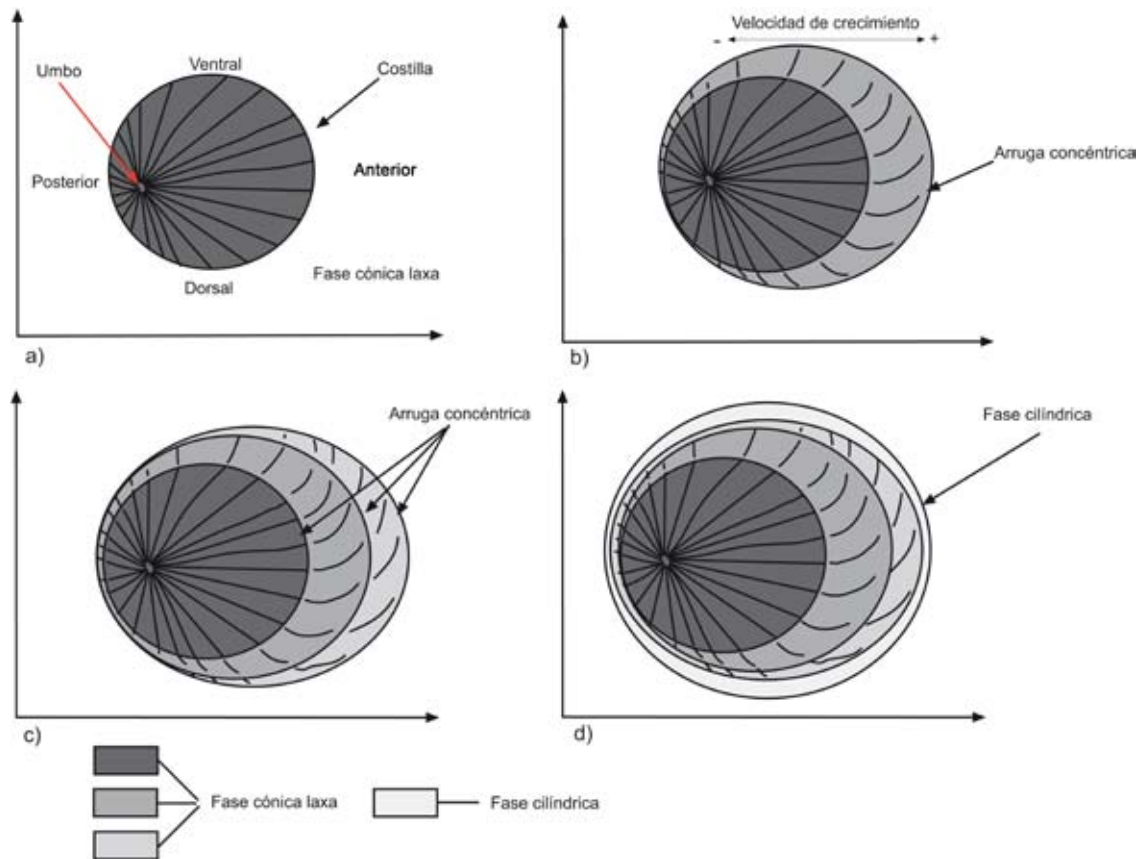


Fig. 167- Representación (vista desde la base) de la posible ontogenia que realizarían las costillas tras producirse una basculación y una leve rotación. Estos esquemas son relacionables con los de la figura anterior. A, No se ha producido ningún movimiento del individuo lo que implica un crecimiento rectilíneo de las costillas. B, Arqueamiento o torsión realizada por las costillas. C, Nuevo basculamiento y rotación. D, Asentamiento del individuo. Las costillas presentan una forma de semi-espira en el estadio cónico. Inicio del estadio cilíndrico de crecimiento.

forma aislada, sobre todo en los intervalos margosos. La morfología de su concha no sufre grandes cambios a pesar de colonizar distintos ambientes, al contrario de lo que ocurre con otras especies de hippurítidos y radiolítidos que si que tienen esta misma peculiaridad. En el caso de *Plagioptychus toucasi* su abundancia era mucho menor. Presentaba una distribución mucho más restringida, probablemente debida a su hábito de vida tipo *recliner*, aparece de forma solitaria en ambientes más profundos como podrían ser facies de talud. Esta distribución estaría marcada seguramente por su hábito de vida pero también por su tamaño.

Por otro lado, los radiolítidos también presentan una distribución muy amplia a lo largo de los distintos ambientes deposicionales. Sin embargo, su número es mucho menor si los comparamos con los hippurítidos. Las especies del género *Biradiolites* tienen una gran adaptabilidad y presentan una amplia distribución a lo largo de los distintos ambientes deposicionales (Fig. 169). Si nos fijamos en *Biradiolites acuticostatus* vemos que es una especie escasa encontrada únicamente en facies de

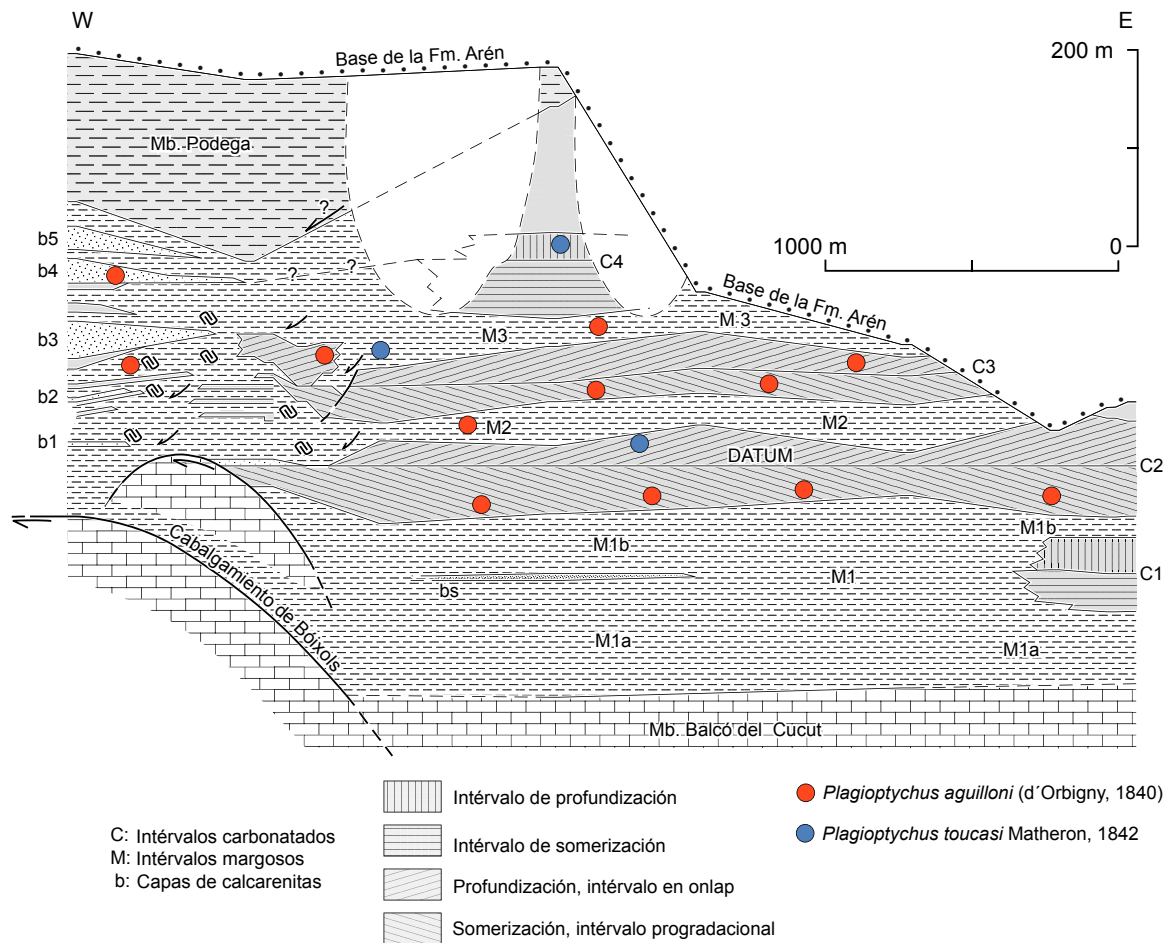


Fig. 168- Esquema de Sanders y Pons (2001) utilizado para marcar la distribución de los distintos ejemplares del género *Plagioptychus* encontrados en los Collades de Basturs. En el caso de *Plagioptychus aguilloni* (d'Orbigny, 1840) presenta una amplia distribución a lo largo de los distintos ambientes deposicionales, a diferencia de *Plagioptychus toucasi* Matheron, 1842, que estaba más adaptado a facies de talud.

plataforma probablemente debido a su tamaño y a la forma de su concha en forma de cono. En el caso de *Biradiolites angulosissimus* vemos que su distribución y número a lo largo de los distintos ambientes es mayor. Sin embargo parece ser una especie mejor adaptada a vivir en facies de plataforma ya que un mayor número de ejemplares han sido encontrados en estas facies. Esto no quiere decir que no se encontrase en gran número en facies de talud, pero al igual que pasaba con *Hippuritella maestrei*, su pequeño tamaño dificulta su observación en el campo. El caso de *Biradiolites beaussetensis* es un caso parecido al de *Biradiolites acuticostatus* en el sentido de que era una especie poco abundante y restringida a vivir bajo unas condiciones concretas. En el caso de *B. beaussetensis* se le ha encontrado en ambientes de una cierta profundidad. El escaso material no permite asegurar que fuera una especie adaptada a vivir en facies profundas pero observando la forma de la concha con su lado antero-dorsal plano, su tamaño y el habito de vida tipo *recliner* podemos pensar, al igual que ocurría con *Plagioptychus toucasi*, que era una especie adaptada a vivir en facies de

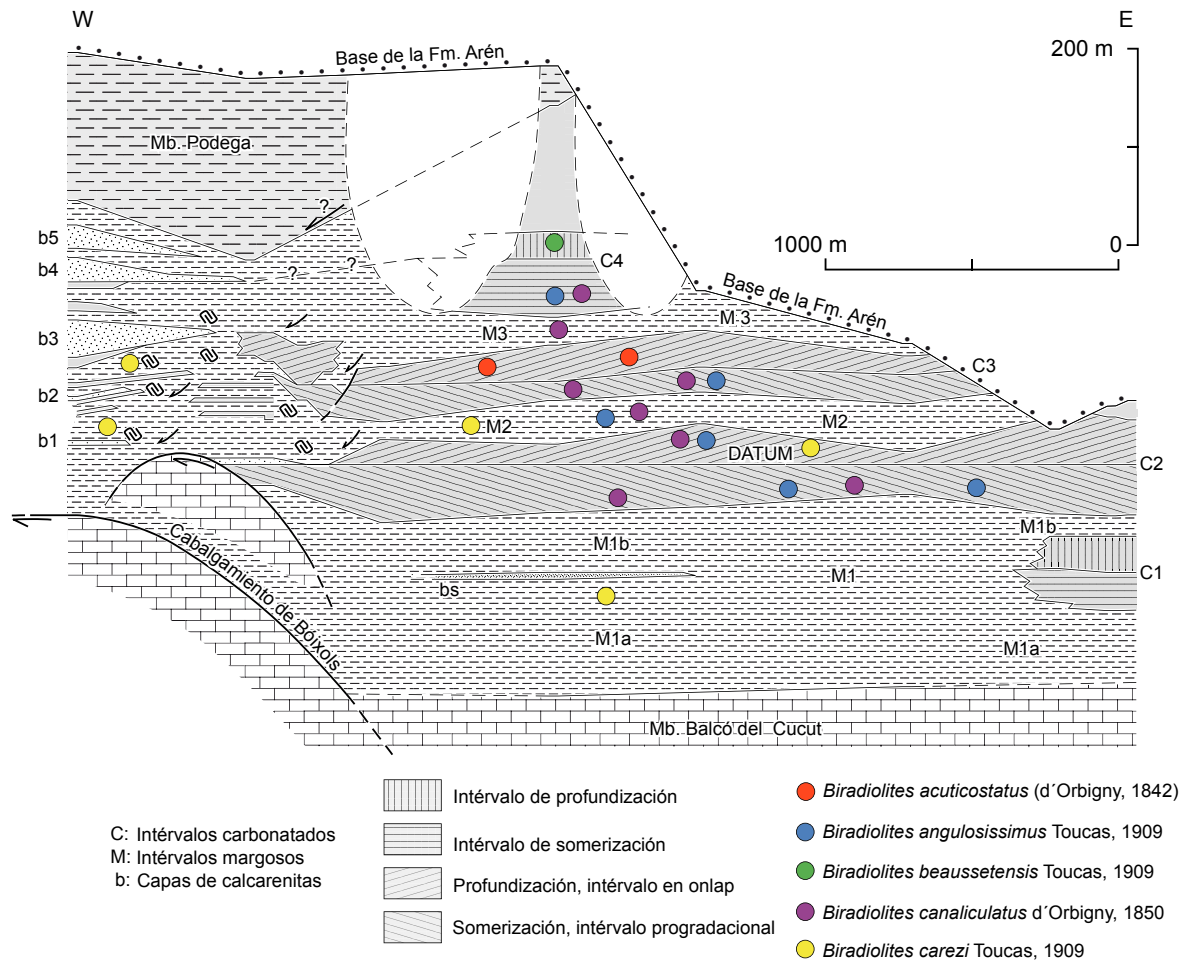


Fig. 169- Esquema de Sanders y Pons (2001) utilizado para marcar la distribución de los distintos ejemplares del género *Biradiolites* encontradas en les Collades de Basturs.

talud. Para *Biradiolites canaliculatus* hemos observado que su distribución y número es la más grande de todas las especies de *Biradiolites*. Hemos podido distinguir dos morfotipos. Uno que presenta una VD cónica-cilíndrica alargada encontrada principalmente en facies de plataforma formando pequeños *thickets* y otro morfotipo que presenta una VD en forma de cono con su lado antero-dorsal plano, al igual que *B. beaussetensis*, y que ha sido encontrado en facies de talud. Esta variabilidad en la forma de la VD fue probablemente la que le dio esta mayor adaptabilidad y le permitió colonizar los distintos ambientes deposicionales. Por último, dentro del género *Biradiolites*, encontramos a *Biradiolites carezi*. Es una especie poco abundante que ha sido encontrada principalmente en facies de talud. Esta distribución tan restringida vendría marcada por la morfología de su concha con su lado antero-dorsal plano y por su hábito de vida tipo *recliner*.

En el caso de los géneros *Bournonia* y *Sphaerulites* únicamente están representados por una especie. Su distribución a lo largo de los distintos ambientes deposicionales es muy limitada siendo a su vez el número de ejemplares encontrados de ambos

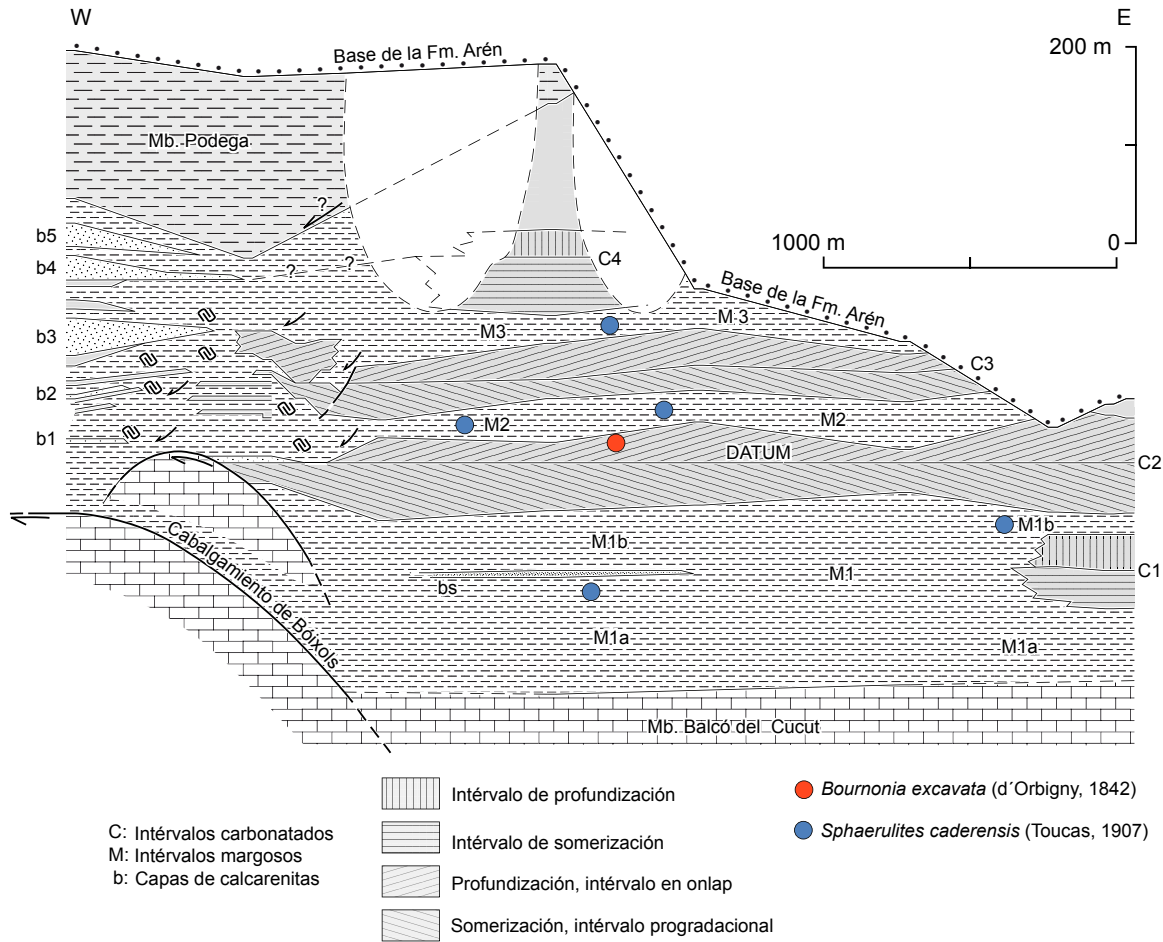


Fig. 170- Esquema de Sanders y Pons (2001) utilizado para marcar la distribución de los distintos ejemplares del género *Bournonia*, *Bournonia excavata* (d'Orbigny, 1842) y del género *Sphaerulites*, *Sphaerulites caderensis* (Toucas, 1907). Los ejemplares de *B. excavata* han sido encontrados únicamente en la plataforma C2. Los ejemplares de *S. caderensis* han sido encontrados únicamente en facies de talud.

géneros muy escaso (Fig. 170). Por un lado tenemos a *Bournonia excavata* con su VD de forma cónica-cilíndrica la cual ha sido encontrado únicamente formando un *thicket* monotípico ubicado en un facies de plataforma. Por el contrario los ejemplares encontrados de *Sphaerulites caderensis* con su VD en forma de cono bajo ancho y amplio que se han encontrado únicamente en facies de talud. Ambas especies han mostrado una variabilidad intraespecífica muy baja debido probablemente a que estaban adaptadas a unas condiciones ambientales muy concretas.

Entre las especies de *Praeradiolites* destaca *Praeradiolites plicatus* por su capacidad para colonizar ambientes con una cierta profundidad como las facies de talud y por su abundancia dentro de estos. Parece ser que era una especie adaptada a estas condiciones debido a la forma de su VD con su lado antero-dorsal plano. *Praeradiolites toucasi*, sin embargo, con su VD en forma de cono estaba restringido a facies de plataforma siendo su número bastante escaso (Fig. 171). Ambas especies se suelen

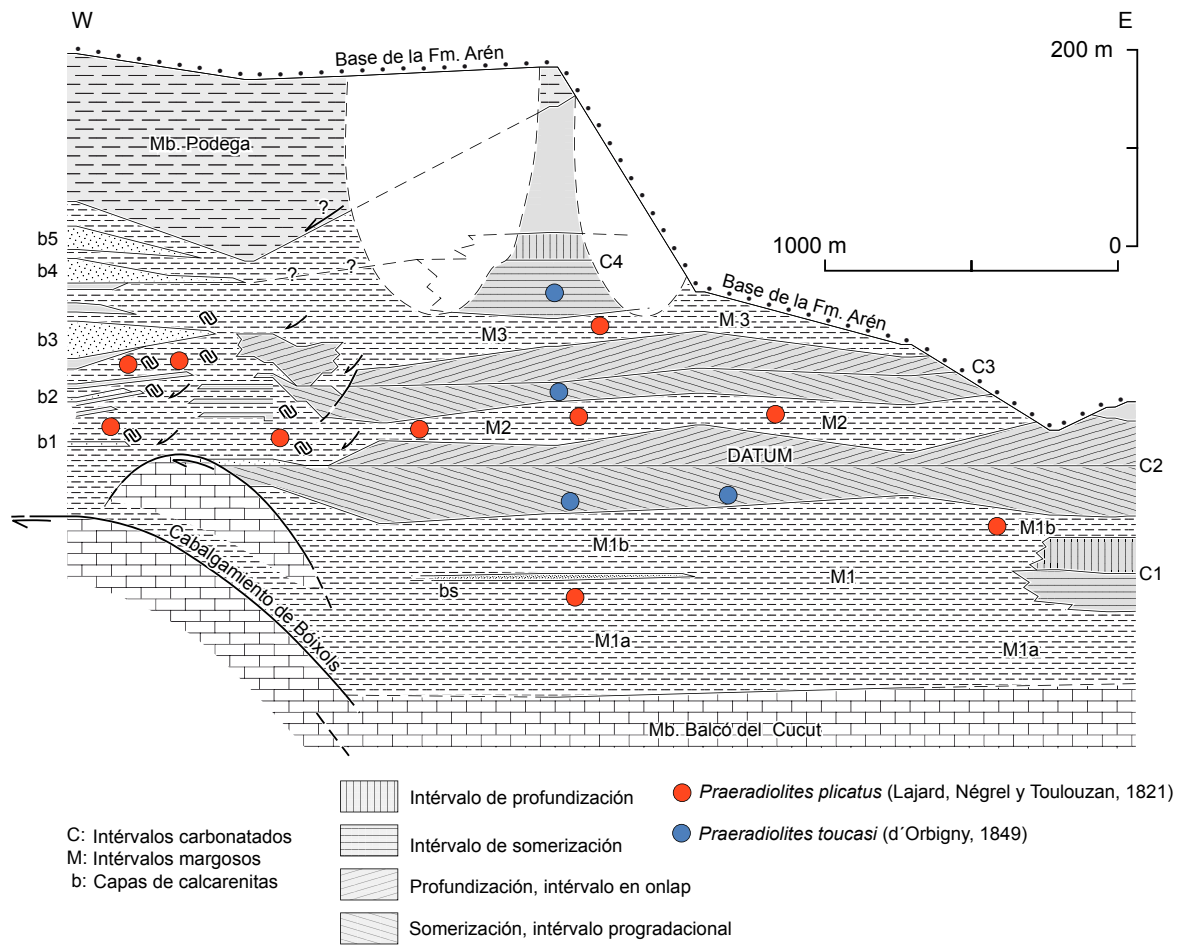


Fig. 171- Esquema de Sanders y Pons (2001) utilizado para marcar la distribución de los distintos ejemplares del género *Praeradiolites*, *Praeradiolites plicatus* (Lajard et al., 1821) y *Praeradiolites toucasi* (d'Orbigny, 1849). Los ejemplares *P. plicatus* han sido encontrados únicamente en facies de talud mientras que los ejemplares de *P. toucasi* han sido encontrados únicamente en facies de plataforma.

encontrar de forma aislada. La variabilidad intraespecífica que muestran estas dos especies de *Praeradiolites* es muy baja. Este hecho podría ser debido, como ocurre con *Bournonia excavata* y *Sphaerulites caderensis*, a que estaban adaptadas a unas condiciones ambientales muy concretas.

Por último encontramos las especies del género *Radiolites*. Junto con la especies de *Biradiolites* eran las que mostraban una mayor distribución a lo largo de los distintos ambientes deposicionales (Fig. 172). Dentro de las especies de *Radiolites* destacaba *Radiolites angeiodes* debido a su número, amplia distribución y a su elevada adaptabilidad. Fue capaz de colonizar los distintos ambientes deposicionales. Se le ha encontrado formando pequeños *clusters* o *thickets* monotípicos o formando parte de construcciones complejas como fauna acompañante. Los ejemplares encontrados en facies de plataforma presentan la forma típica de cono alargado mientras que las formas encontradas en facies de talud son conos más cortos y anchos. Esta elevada

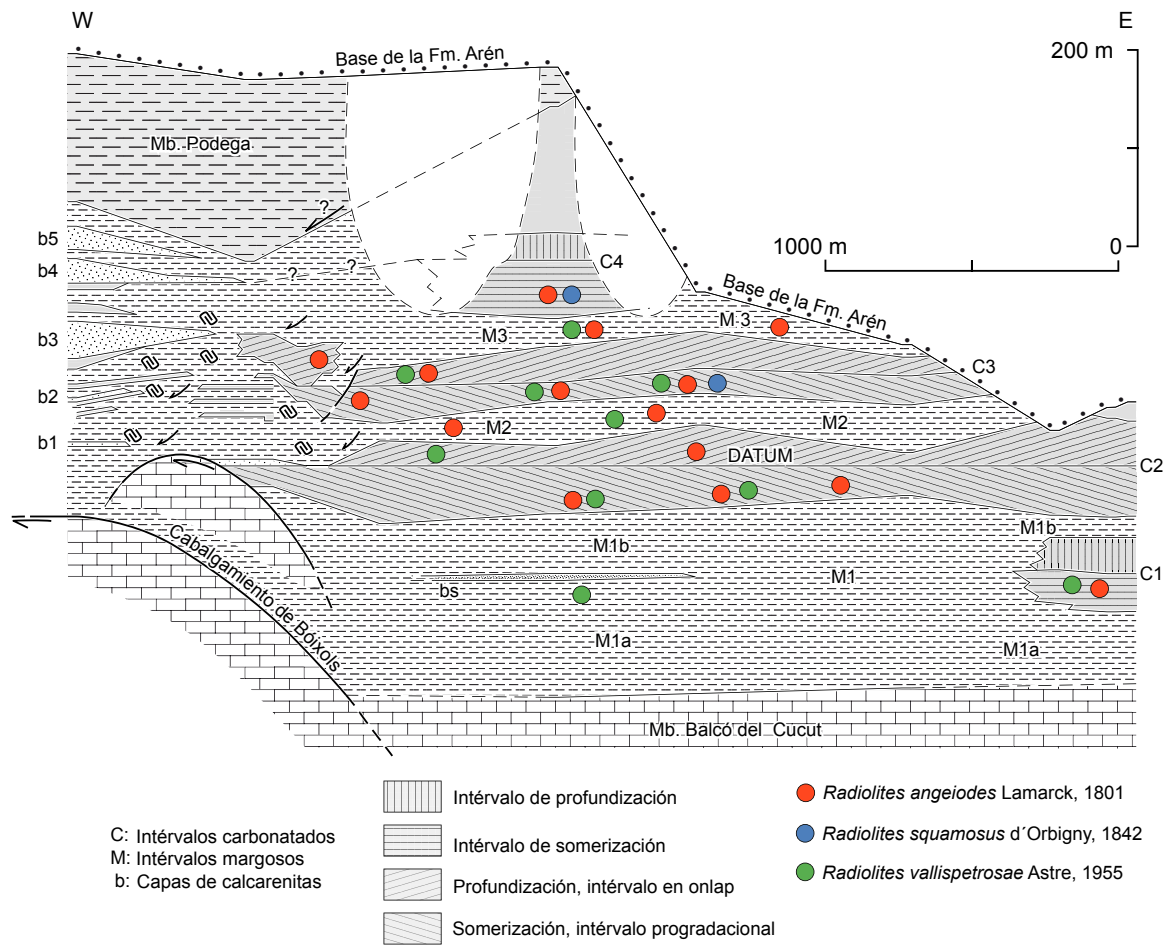


Fig. 172- Esquema de Sanders y Pons (2001) utilizado para marcar la distribución de los distintos ejemplares del género *Radiolites* encontradas en los Collades de Basturs.

variabilidad intraespecífica fue lo que le permitió colonizar distintos ambientes. En el caso de *Radiolites squamosus* su número es mucho más reducido y su distribución estaba limitada exclusivamente a facies de plataforma seguramente debido a la forma cónica-cilíndrica de su VD y al hábito de vida tipo elevador. Por último encontramos a *Radiolites vallispetrosae*. Su distribución a lo largo de los distintos ambientes es muy parecida a la de *R. angeiodes* aunque el número de ejemplares encontrados es mucho menor. Aquellos ejemplares encontrados en facies de talud presentan un tamaño mucho mayor que los encontrados en facies de plataforma probablemente debido a que no tenían que competir por el espacio de acomodación.

Factores tales como el sustrato, el régimen energético, la velocidad de sedimentación del fango calcáreo, la turbidez, el espacio de acomodación e, indirectamente, la profundidad pudieron haber jugado un factor importante en la distribución de los rudistas. Estos parámetros ambientales están relacionados con el diseño de su morfología (Bein, 1976, Gili, 1984). Teniendo en cuenta todos estos aspectos podemos asegurar que la forma de la VD jugaba un papel importante a la hora de poder colonizar

una facies u otra. Se ha podido observar como aquellas especies que presentaban un habito de vida más elevado colonizaron las facies de plataforma mientras que aquellas más anchas y con un habito de vida más bajo se especializaron en colonizar las facies de talud.

CONCLUSIONES

El estudio paleontológico realizado sobre los rudistas de les Collades de Basturs, de edad Santoniense, ha permitido alcanzar algunas conclusiones sobre la paleontología de estos bivalvos.

- Dentro de las dos especies de *Hippuritella* encontradas en les Collades de Basturs, *Hippuritella maestrei* (Vidal, 1878) e *Hippuritella toucasi* (d'Orbigny, 1847), son muchas las diferencias. Según Douvillé (1908a) el principal rasgo que define a las especies de este género es la presencia de poros poligonales en la valva izquierda. Si bien es cierto que este rasgo lo presentan, cabe destacar que la morfología de los poros de *H. maestrei* (rectangulares) e *H. toucasi* (pentágonos-hexágonos) presentan una forma poligonal diferente. Por otro lado presentan características muy distintas como son la diferencia en la inclinación del aparato miocardinal con respecto a la L, la presencia o la ausencia de pústulas y la presencia de una CA poco o muy desarrollada. En el caso de *H. maestrei* podríamos decir que debido a la inclinación del aparato miocardinal (L[^]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*. Por estos motivos considero que sería necesaria una revisión del género dentro del contexto de la familia. A nivel paleoecológico estas dos especies eran poco abundantes en les Collades de Basturs. En el caso de *H. maestrei* el número de ejemplares encontrados ha sido muy escaso. Su distribución a lo largo de los distintos ambientes deposicionales se centra en facies de plataforma externa o de talud. De la misma manera, *H. toucasi* parece tener una distribución muy parecida a *H. maestrei* ya que ha sido encontrada en las mismas facies. Sin embargo, los ejemplares de *H. toucasi* encontrados en facies de plataforma presentan un VD cilíndrica mientras que los encontrados en facies de talud la presentan cónica amplia. Esta variación no ocurre con los ejemplares de *H. maestrei* que mantienen la misma forma indistintamente de donde se encuentren, probablemente debido al pequeño tamaño que presenta su VD. El que ambas especies hayan sido encontradas en las mismas facies podría indicar que estaban adaptadas para poder vivir en distintos ambientes.

- También he realizado un análisis de la variabilidad intraespecífica que me ha permitido reconocer que algunas de las especies son probablemente sinónimas. Este sería el caso de *Hippurites praecanaliculatus* (Toucas, 1903) (especie sinónima de *H. matheroni* var. *praecanaliculata* (Toucas)) la cual he considerado sinónima de *Hippurites matheroni* Douvillé, 1893. Estas especies se diferenciaban porque *H. praecanaliculatus*

presenta pústulas e *H. matheroni* no. 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. Es evidente que la diferenciación de especies por la presencia o ausencia de pústulas no es factible, debe ir acompañado de otras razones. Desde el punto de vista paleoecológico esta especie presenta una amplia distribución a lo largo de los distintos ambientes deposicionales. Es una especie abundante y no resulta difícil de encontrar, sobretodo en facies de plataforma.

- He identificado que la L en *Hippurites microstylus* Douvillé, 1895, tiene su extremo truncado. En las primeras descripciones se creía que la L tenía su extremo redondeado debido a su observación en ejemplares silicificados, lo que distorsionaba la percepción de esta característica. Este hecho fue enmendado en primera instancia por Vicens et al., (1998). A nivel paleoecológico esta especie ha sido encontrada en un cierto número en facies de talud. Esta distribución parece indicar que era una especie adaptada a vivir bajo unas condiciones ambientales concretas.

- Se ha completado la descripción de *Hippurites praecessor* Douvillé, 1895. Por un lado en los ejemplares de les Collades de Basturs no se ha encontrado ningún ejemplar con la L truncada. Este hecho no concuerda con lo que planteaba Vicens et al., (1998), donde observaban como en los *H. praecessor* del flanco norte del Sant Corneli, existen una serie de ejemplares de la unidad inferior que presentan una L truncada. A medida que se asciende por las unidades sucesivas se observa como el porcentaje de ejemplares con la L truncada disminuye. De esta manera parece que el paso de una L truncada a una redondeada aparenta ser progresivo, con una disminución gradual en frecuencia de ejemplares con este carácter primitivo. El no encontrar esto en les Collades de Basturs podría ser debido a que no se han encontrado un gran número de ejemplares pertenecientes a la parte baja de la serie y los que se han encontrado presentan un cierto grado de silicificación, lo que dificulta el reconocimiento de esta característica como en el caso de *Hippurites microstylus*. Por otro lado en les Collades de Basturs se ha observado como algunos ejemplares de la parte alta de la serie presentan una L muy reducida, característica próxima a *Hippurites bioculatus*, especie sucesiva en la línea filética. A nivel paleoecológico es una de las especies, junto con *Hippurites socialis*, más abundantes. Su presencia se extiende a lo largo de los distintos ambientes deposicionales. La encontramos tanto en facies de plataforma como de talud, de forma solitaria o formando *thickets*. Cabe destacar que los ejemplares recogidos en facies de plataforma muestran una VD cónica-cilíndrica lisa y con menos diámetro que los ejemplares recogidos en ambientes de talud que la muestran cónica ancha y conservan en algunas ocasiones su ornamentación.

- La presencia de pústulas en la VI es un carácter diagnóstico de los *Hippurites socialis* Douvillé, 1890, de les Collades de Basturs. La presencia de estas pústulas y la morfología de sus poros lo alejan un poco del resto de *Hippurites* de les Collades de Basturs que los presentan vermiculados o lineales. Observando tan solo su VI podríamos pensar que por la morfología de sus poros se asemeja más a *Hippuritella toucasi* que al resto de sus congéneres. A nivel paleoecológico es, junto con *Hippurites praecessor*, la especie más abundante de les Collades de Basturs. La encontramos a lo largo de los distintos ambientes deposicionales formando grandes *thickets* monotípicos.

- Se han reconocido tres morfotipos para *Hippurites sublaevis* Matheron, 1842. Un primer morfotipo recogido en la parte baja de la serie y con la L truncada. Otro segundo morfotipo recogido a lo largo de todo el afloramiento y que presenta las características típicas de la especie descritas en el apartado de paleontología sistemática como son la VI con los canales superficiales y los poros vermiculados y una L con su extremo redondeado. Y por último, un tercer morfotipo con la CE más ancha en ambas valvas, una profundización de los canales y una agrupación de los poros, características que se corresponden con *Hippurites turgidus*. Esto se asemejaría 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, llamados *H. aff. sublaevis*, a formas con la L redondeada llamadas *H. sublaevis* a finalmente, a formas con la L reducida, con una CE más ancha y un sistema de poros más evolucionado llamadas *H. turgidus*. Esto ofrecería la posibilidad de subdividir el Santoniense por medio de la evolución de esta línea filogenética. A nivel paleoecológico era una especie con una amplia distribución encontrándola tanto en facies de plataforma como de talud.

- En el caso de *Vaccinites beaussetensis* Toucas, 1904 se han revisado ejemplares de forma complementaria de la Sierra del Montsec, ya que presentaban un mejor grado de preservación que los de les Collades de Basturs y así se ha podido identificar mejor sus características. Para los ejemplares de les Collades de Basturs he observado que 2 de los 8 de los ejemplares encontrados presentan el extremo de la L truncado. Este hecho podría deberse a un periodo transitorio en la filogenia de esta línea. Esto coincide con lo planteado por Simonpietri (1999) el cual propuso que el paso de una L truncada a redonda, como en el caso de *Vaccinites moulinsi* a *Vaccinites beaussetensis*, se producía de forma gradual. Sin embargo, en las secciones transversales de la VD realizadas por debajo de la comisura estudiadas en los ejemplares del Montsec, se observa que todos ellos presentan el extremo de la L redondeado. A nivel paleoecológico *V. beaussetensis* era una especie muy poco abundante. Se conoce la procedencia de un único ejemplar, encontrado en facies de plataforma.

- Sobre *Vaccinites galloprovincialis* (Matheron, 1842) se ha completado su descripción. Se ha ilustrado con detalle la morfología de sus canales, poros y osculos. Se ha hecho evidente que esta especie muestra una elevada variabilidad intraespecífica en términos de crecimiento y ornamentación de la VD, 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 o P2 deben ser tratados con cuidado a la hora de utilizarlos para diferenciar especies. A nivel paleoecológico es una de las especies de *Vaccinites*, junto con *Vaccinites giganteus major* Toucas, más abundantes. Se distribuía a lo largo de los distintos ambientes deposicionales siendo abundante en todos ellos. Los ejemplares hallados en los intervalos margosos son los que llegaron a alcanzar mayores dimensiones.

- Para *Vaccinites giganteus major* Toucas, 1904 he observado la elevada variabilidad intraespecífica que presenta. He interpretado la respuesta que daban al verse afectados por perturbaciones del tipo basculamiento, ya que a lo largo de todos los distintos ambientes deposicionales se encuentran ejemplares con la VD cilíndrica, geniculada y/o arqueada. Estas variaciones eran las que producían esta elevada variabilidad intraespecífica por lo que hace a la forma y longitud de la VD, la L, el P1 y el P2, situación de los osculos y sobre el ángulo L[^]P2. A nivel paleoecológico era una especie muy abundante a lo largo de los distintos ambientes deposicionales. Ha sido encontrada formando, junto con otros hippurítidos, grandes construcciones complejas. Los ejemplares que habitaban las facies de talud eran los que podían alcanzar las mayores dimensiones.

- Se ha completado la descripción de *Vaccinites zurcheri* (Douvillé, 1891) mostrando en detalle la morfología de los poros subreticulados y secciones transversales de la VD justo por debajo de la comisura. El origen filético de este taxón es difícil de definir debido al tipo de poro de la VI. Desde el punto de vista paleoecológico era una especie poco abundante. Su distribución a lo largo de los distintos ambientes deposicionales parece que se veía restringida a facies de talud.

Para los hippurítidos he comprobado que ejemplares de una especie pueden asemejarse mucho a ejemplares de una especie que les sucede o antecede. Para diferenciar entre especies de una misma línea filética el carácter más útil es la L. Sin embargo, en les Collades de Basturs *Hippurites sublaevis* y *Vaccinites beaussetensis* se encuentran en una etapa transicional dentro de su línea filética y muestran características de la especie antecesora y sucesora, como en el caso de *H. sublaevis*, y características de la especie antecesora, como en el caso de *V. beaussetensis*.

La morfología de los pilares y la ornamentación de la VD son unos caracteres que tienen que ser tratados con cuidado a la hora de utilizarlos para diferenciar especies debido a que presentan una gran variabilidad intraespecífica. La presencia o ausencia de pústulas también tiene que ser tratado de la misma manera pero en el caso de *Hippurites socialis* e *Hippuritella toucasi* es un carácter diagnóstico. El espesor de la CE de la VD o la forma y tamaño de la VD son unos caracteres poco útiles para la determinación de especies, deben ir acompañados de otras razones. Los ángulos L^AC y L^AP2 presentan una variabilidad intraespecífica importante. Estos ángulos no presentan grandes cambios entre las especies de una misma línea filética pero son útiles para distinguir entre géneros o entre líneas filéticas. El diámetro de la VD es un carácter utilizado para la determinación específica. No obstante este carácter presenta una gran variabilidad intraespecífica por lo que se debe utilizar el valor medio de un gran número de ejemplares.

A nivel paleoecológico, en les Collades de Basturs, las especies del género *Hippurites* son las más abundantes a lo largo de los distintos ambientes deposicionales. Se las encuentra de forma aislada y formando *thickets* mono-oligotípicos. Esto mismo ocurre, aunque en menor número, con la especies del género *Vaccinites* (*V. galloprovincialis* y *V. giganteus major*), que junto a las especies de *Hippurites* fueron las grandes bioconstructoras. Por lo general todas las especies de hippurítidos muestran una amplia distribución a excepción de las poco abundantes y de *Hippurites microstylus* encontrada en facies de talud.

Por lo que hace a las dos especies de plagiptychidos, el estudio morfológico externo e interno de sus partes, ha permitido atribuir nuevos caracteres taxonómicos.

- Para *Plagiptychus aguilloni* (d'Orbigny, 1840) he completado la descripción de la especie. He interpretado que el número de bifurcaciones en los septos que separan los canales depende del diámetro que tenga la VI. A nivel paleoecológico era una especie adaptada a distintos ambientes deposicionales habiendo sido encontrada tanto en facies de plataforma como de talud. En muchas ocasiones acompañaba a hippurítidos formando construcciones complejas.

- Sobre *Plagiptychus toucasi* Matheron, 1842, he completado la descripción de la especie mostrando en detalle la morfología de los canales de la VI que eran poco conocidos. A nivel paleoecológico, parece ser una especie que vivía de forma aislada y restringida a facies de talud. Este hecho podría venir marcado por el hábito de vida tipo *recliner* que tenía, pero también al tamaño de su VD.

Para los plagiptychidos las características más útiles para diferenciar entre especies

es el tamaño y morfología externa de las valvas y la forma de los canales paleales. En les Collades de Basturs las dos especies del género *Plagioptychus* muestran grandes diferencias entre sí en la morfología externa e interna de la concha, sobretodo referente al tamaño de las valvas y a la morfología de sus canales paleales. Estas diferencias facilitan mucho su identificación. A nivel paleoecológico muestran una adaptación al medio muy diferente: *P. aguilloni* se encuentra a lo largo de los distintos ambientes deposicionales mientras que *P. toucasi* se ve restringida a facies de talud.

Por otro lado, el análisis en detalle de los caracteres morfológicos de las especies de radiolítidos encontradas en les Collades de Basturs, sobretodo el estudio de la morfología y estructura de la CE mediante la observación de secciones longitudinales, radiales y transversales de la concha, ha permitido atribuir nuevos caracteres taxonómicos.

- Se ha completado la descripción de *Biradiolites acuticostatus* (d'Orbigny, 1842). El material está mal conservado y no se ha podido distinguir con claridad qué tipo de estructura presenta la CE de la VD. He observado que el número de costillas en la interbanda presenta una gran variabilidad intraespecífica pudiendo ser dos o tres. Esta observación me ha permitido reconocer que debido a la variabilidad intraespecífica de la especie *Biradiolites orbigny* Toucas sería sinónima de *Biradiolites acuticostatus*. A nivel paleoecológico es una especie muy poco abundante. Tan solo se han encontrado nueve ejemplares de los cuales tan solo se conoce la procedencia de dos de ellos, ambos encontrados en facies de plataforma externa. A pesar del escaso material esto podría indicar que esta especie estaba adaptada a vivir bajo unas condiciones ambientales determinadas.

- Para *Biradiolites angulosissimus* Toucas, 1909, he identificado los tipos de estructura (celular normal y crestas radiales continuas) que presenta la CE de la VD y que facilita su identificación. También he observado que el número de costillas en la interbanda presenta una gran variabilidad intraespecífica pudiendo ser dos o tres. A nivel paleoecológico era una especie abundante aunque debido a su tamaño se hace difícil su reconocimiento en el campo. Ejemplares de esta especie han sido recogidos a lo largo de los distintos ambientes deposicionales aunque parece ser que eran más abundantes en facies de plataforma.

- Sobre *Biradiolites beaussetensis* Toucas, 1909, he dado nuevas características taxonómicas como el tipo de estructura (crestas radiales continuas) que presenta la CE de la VD que ha permitido completar la descripción de la especie que era poco conocida. A nivel paleoecológico era una especie poco abundante. La mayoría de

ejemplares son fragmentos de los que solo se conoce la procedencia de un ejemplar proveniente de facies de plataforma externa. La morfología de su concha parece indicar que tenía un hábito de vida tipo *recliner*. Esto, al igual que pasaba con *Plagioptychus toucasí*, puede indicar que estaba mejor adaptado a vivir en ambientes más profundos ya que no tenía la capacidad de crecer en vertical como las especies de hippurítidos.

- Se han reconocido dos morfotipos para *Biradiolites canaliculatus* d'Orbigny, 1850. Un primer morfotipo más abundante que presenta la VD con pliegues a lo largo de toda la periferia y un segundo morfotipo que tan solo presenta pliegues en la zona postero-ventral. Se ha completado la descripción de la especie dando a conocer el tipo de estructura que presenta la CE tanto en la VD (celdas alargadas y crestas radiales discontinuas) como en la VI (crestas radiales discontinuas). A nivel paleoecológico es la especie de *Biradiolites* más abundantes en les Collades de Basturs. He observado que los ejemplares del primer morfotipo aparecen en facies de plataforma pudiendo formar pequeños *thickets* mientras que los del segundo morfotipo aparecen aislados en facies de talud. He interpretado que esta variabilidad intraespecífica pudo haberse producido debido a las condiciones del terreno en el que se encontraban y a la competencia con otros individuos.

- Para *Biradiolites carezi* Toucas, 1909, a pesar del grado de silicificación que presentan todos los ejemplares, he podido observar la estructura de la CE de la VD (celdas) lo que facilita su identificación. También he realizado un análisis de la variabilidad intraespecífica que me ha permitido reconocer que algunas de las especies son probablemente sinónimas: *Biradiolites coquandi* Toucas, 1909 y *Biradiolites mauldei* (Coquand, 1860) serían especies sinónimas de *B. carezi*. Al comparar el tamaño de la estructura de la CE de *B. carezi* con la estructura de otros *Biradiolites* de les Collades de Basturs se observa que la estructura de la CE de *B. carezi* es excepcionalmente grande. A nivel paleoecológico es una especie poco abundante. La morfología de su concha parece indicar que el hábito de vida era del tipo *recliner* lo que explicaría el porqué la mayoría de los ejemplares han sido encontrados en facies de talud.

- Sobre *Bournonia excavata* (d'Orbigny, 1842) he completado la descripción de la especie dando nuevos caracteres taxonómicos como la estructura de la CE, tanto de la VD (crestas radiales continuas y celdas) como de la VI (celdas alargadas asimétricas). He observado que la inclinación de las láminas de crecimiento juega un factor importante a la hora de formar el tipo de estructura de la CE. En el caso de *B. excavata*, allí donde las láminas de crecimiento se disponen verticalmente, la CE se compone de estructura no compacta con continuas crestas radiales. Sin embargo, allí donde la inclinación de las láminas de crecimiento es subhorizontal, la CE se compone

por celdas. A nivel paleoecológico era una especie poco abundante. Tan solo se la ha encontrado en facies de plataforma formando un *thicket* monotípico.

- Para *Praeradiolites plicatus* (Lajard, Négrel y Toulouzan, 1821) he podido observar la estructura de la CE de la VD, siendo celular normal cerca del margen interno de la CE y celular con celdas radialmente alargadas a medida que nos alejamos del margen interno. A nivel paleoecológico era una especie abundante pero su distribución se veía restringida a facies de talud. El hecho de colonizar únicamente este ambiente podría venir marcado por la morfología de su concha y por el hábito de vida tipo *recliner*. Esto se asemejaría a la distribución que presentan *Plagioptychus toucasi*, *Biradiolites beaussetensis* y *Biradiolites carezi* que presentan a grandes rasgos una distribución parecida a lo largo de los distintos ambientes deposicionales.

- En el caso de *Praeradiolites toucasi* (d'Orbigny, 1849) he estudiado la estructura de la CE de la VD. La mayor parte de la CE, al igual que ocurre con *Praeradiolites plicatus*, se compone de estructura no compacta del tipo celular normal allí donde las láminas de crecimiento presentan una inclinación menor. Al irse inclinando las láminas de crecimiento, y a medida que nos alejamos del margen interno de la CE la estructura pasa a ser del tipo celular con celdas radialmente alargadas. A nivel paleoecológico era una especie poco abundante que estaba restringida a facies de plataforma interna.

- Con respecto a *Radiolites angeiodes* Lamarck, 1801, he observado la estructura de la CE de la VD (celular normal). He reconocido la elevada variabilidad intraespecífica que presenta esta especie, sobre todo por lo que respecta a su morfología externa. A nivel paleoecológico es la especie más abundante de los radiolítidos encontrados en les Collades de Basturs reconociendo su presencia a lo largo de los distintos ambientes deposicionales. Su amplia distribución indica una marcada adaptabilidad al medio. Gracias a esta adaptabilidad he observado que las formas aisladas encontradas en facies de plataforma presentan una VD en forma de cono elevado mientras que las encontradas en facies de talud presentan una VD en forma de cono bajo y amplio. Se han recogido algunos ejemplares de mayor tamaño formando pequeños *bouquets*. Este aumento de tamaño podría deberse a la competencia de los distintos ejemplares por el espacio de acomodación.

- Para *Radiolites squamosus* d'Orbigny, 1842, también he podido observar la estructura de la CE de la VD, que al igual que en *Radiolites angeiodes*, es celular normal. Cabe subrayar que la morfología externa de su VD, como la de la ornamentación y la de sus estructuras radiales, dista mucho de la morfología externa de *Radiolites angeiodes* o *Radiolites vallispetrosae*. A nivel paleoecológico era una especie poco

abundante que parecía vivir restringida a facies de plataforma.

- En el caso de *Radiolites vallispetrosae* Astre, 1955, he corroborado que presenta la misma estructura de la CE que *Radiolites angeiodes* y *Radiolites squamosus*. He identificado como gracias a la forma y tamaño de su VD, al número de costillas que presenta entre las dos estructuras radiales y a la inexistente ornamentación en la VI son características suficientes para poder diferenciarlo de *Radiolites angeiodes*. A nivel paleoecológico es una especie poco abundante. Se la encuentra a lo largo de los distintos ambientes deposicionales siendo más abundante en facies de plataforma. Los ejemplares encontrados en facies de talud son mucho más grandes que los encontrados en facies de plataforma debido probablemente a la escasa competencia por el espacio de acomodación.

- Sobre *Sphaerulites caderensis* (Toucas, 1907) he considerado que debido a que las láminas de crecimiento están expandidas sub-horizontalmente, y que cerca del margen interno la estructura es celular normal y que en el margen externo es de celdas alargadas radialmente aparentando ser crestas radiales, podría incluirse mejor dentro del género *Sphaerulites* en vez de en *Praeradiolites*. He podido observar la estructura de la CE en la VD, que cumple las características anteriores, a pesar de que la mayoría de ejemplares presentaban un alto grado de silicificación. A nivel paleoecológico era una especie poco abundante, encontrada de forma aislada y que parecía estar restringida a habitar únicamente las facies de talud. Esta restricción podría venir por la forma en cono bajo amplio y plano de su concha que le impedía agregarse junto a otros individuos lo que le llevo a colonizar ambientes más profundos.

Al igual que en los hippurítidos, para los radiolítidos también he comprobado que ejemplares de una especie pueden asemejarse mucho a especies que la anteceden o que la preceden dentro de la misma línea filética. Para diferenciar entre géneros y entre especies de una misma línea los caracteres más utilizados habían sido la observación de la forma de las estructuras radiales de la VD, la ornamentación que se encontraba entre ellas y a la presencia o ausencia de L. A raíz de Vicens (1992) y del trabajo de Pons y Vicens (2008) se inició la observación de la estructura de la CE de la VD y de la VI como otra característica para poder diferenciar entre géneros de radiolítidos. La observación de esta característica se realiza mediante el estudio de secciones longitudinales, radiales y transversales de la concha.

Entre los radiolítidos de les Collades de Basturs hemos podido observar que la estructura de la CE es una característica útil para diferenciar géneros y para diferenciar especies de una línea filética de otra. Sin embargo, en algunos casos, algunas

especies presentan en la estructura de la CE una variabilidad bastante grande lo que dificulta su clasificación taxonómica. El ejemplo más claro son las especies de *Biradiolites* encontradas en les Collades de Basturs. Este género está representado por cinco especies que muestran grandes diferencias entre sí con respecto a la forma de sus estructuras radiales y por otro lado también muestran grandes diferencias en la estructura de la CE del tipo no compacta: celular normal (*B. carezi*), con crestas radiales continuas (*B. beaussetensis*) o ambas en mayor o menor medida (*B. angulosissimus* y *B. canaliculatus*). La estructura de la CE en *B. acuticostatus* no se ha podido observar debido a la mala preservación. Todas estas diferencias entre las especies de *Biradiolites* de les Collades de Basturs muestran el porqué la revisión del género dentro del contexto de la familia se hace necesario.

Por otro lado, si nos fijamos en las especies del género *Praeradiolites* encontradas en les Collades de Basturs (*P. plicatus* y *P. toucasi*) vemos que comparten el mismo tipo de estructura: estructura no compacta del tipo celular normal en el margen interno de la CE que va pasando a celular con celdas radialmente alargadas a medida que nos alejamos del margen interno de la CE. Para las especies de *Radiolites* de les Collades de Basturs (*R. angeiodes*, *R. squamosus* y *R. vallispetrosae*) vemos que también comparten el mismo tipo de estructura de la CE: celular normal.

En el caso de la única especie de *Bournonia* encontrada en les Collades de Basturs (*B. excavata*) no se ha podido comparar su estructura con la de otra especie del género ya que no se conoce otra especie del género sobre la que se haya observado esta característica. En el caso de la especie de *Sphaerulites* encontrada (*S. caderensis*) también ha sucedido lo mismo.

A nivel paleoecológico, a diferencia de lo que ocurría con las especies de hippurítidos, las especies de radiolítidos muestran un abanico de formas más amplio. En el caso de las especies del género *Biradiolites* este hecho está muy marcado ya que muestran formas cónicas como *B. acuticostatus* y *B. angulosissimus*, formas cilíndricas como algunos ejemplares de *B. canaliculatus*, y formas cónicas con la región antero-dorsal plana como *B. beaussetensis*, *B. carezi* y algunos ejemplares de *B. canaliculatus*. Todas estas morfologías les permitieron colonizar los distintos ambientes deposicionales. Aquellas especies con un rango más amplio de variabilidad intraespecífica fueron las que lograron adaptarse mejor al medio, como es el caso de *B. canaliculatus*, que la encontramos en las distintas facies. El resto de especies de *Biradiolites* que presentan formas cónicas como (*B. acuticostatus* y *B. angulosissimus*) y formas cónicas con un dorso plano como (*B. beaussetensis* y *B. carezi*) parece que se adaptaron a vivir en facies de plataforma y facies de talud respectivamente.

Para los ejemplares de la especie *Bournonia excavata* hemos observado que presentan una baja variabilidad intraespecífica por lo que hace a la forma de su concha siendo cónica-cilíndrica en todos los casos. Este tipo de hábito de vida elevado le llevo a colonizar facies de plataforma.

Si nos fijamos en las especies de *Praeradiolites* vemos que sucede lo mismo que con *Biradiolites*; *P. plicatus* presenta una VD con la región antero-dorsal plana y se encuentra en facies de talud mientras que *P. toucasi* presenta una VD cónica y ha sido encontrada en facies de plataforma. En el caso de las especies de *Radiolites* las morfologías de sus VD se asemejan un poco más a la de los hippurítidos aunque no alcanzaban la altura de ellos. En el caso de *R. angeiodes* puede mostrar una VD en forma de cono elevado lo que le permitió colonizar facies de plataforma y otra VD en forma de cono bajo encontrado en facies de talud. *R. squamosus* presenta una VD cónica-cilíndrica y ha sido encontrado únicamente en facies de plataforma mientras que *R. vallispetrosae* muestra las mismas posibles formas y distribución que *R. angeiodes*.

Por último encontramos los ejemplares de la especie *Sphaerulites caderensis* que debido a la forma de su concha, cono bajo amplio y plano, han sido encontrados únicamente en facies de talud. Esto mismo ocurre con algunos ejemplares de *Radiolites angeiodes* y *R. vallispetrosae* que presentan una forma de la VD parecida.

Las diferencias en la composición de la fauna de rudistas que se observa en les Collades de Basturs puede atribuirse a diferencias ambientales en los distintos ambientes deposicionales. Factores tales como el sustrato, el régimen energético, la velocidad de sedimentación del fango calcáreo, la turbidez, el espacio de acomodación e, indirectamente, la profundidad pudieron haber jugado un factor importante en la distribución de los rudistas. Dentro de los hippurítidos hemos observado que su hábito de vida era elevado y que colonizaron de forma abundante las facies de plataforma. Los plagiptychidos estaban relegados a un segundo plano mientras que los radiolítidos competían junto con los hippurítidos por el espacio de acomodación.

BIBLIOGRAFÍA

- Antonini, A. 1933. Essai de révision des Hippurites de la Provence. Annales de la Faculté des Sciences de Marseille (2), 6: 41-95, 8 pls.
- Archiac, E. J. A. d'. 1835. Mémoire sur la formation crétacée du S-O de la France. Mémoires de la Société Géologique de France, 7, 157–192.
- Astre, G. 1932. Les faunes des pachydontes de la province catalane entre Sègre et Fraser. Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse 64: 31-154, 12 figs., 8 pls.
- Astre, G. 1955. Radiolitidés nord-pyrénéens. Mémoires de la Société géologique de France (N.S.), 71 (1954): 140 pp., 34 figs., 8 pls.
- Bataller, J. R., 1947. Sinopsis de las especies nuevas del Cretácico de España. Mem. R. Acad. Cienc. y Art., 3 ep. n. 586, v. 28 n. 12, p. 208-411, Barcelona.
- Bayle, E. 1855. Observations sur la structure des coquilles des Hippurites, suivies de quelques remarques sur les Radiolites. Bulletin de la Société géologique de France (2), 12: 772-807, 3 pls.
- Bayle, E. 1857. Nouvelles observations sur quelques espèces de rudistes. Bulletin de la Société géologique de France (2), 14: 647-719, 3 pls.
- Bayle, E. 1878. Fossiles principaux des terrains. Mémoire pour servir à l'Explication de la Carte géologique de la France, t. IV: Atlas, 1ère partie. 1-158 pls.
- Bein, A. 1976. Rudistid fringing reefs of Cretaceous shallow carbonate platform of Israel. American Association of Petroleum Geologists, Bulletin 60/2: p. 258-272, 15 figs.
- Berástegui, X., Caus, E. y Puig, C. 2002. "Pyrenees", en The Geology of Spain: p. 265-272.
- Bilotte, M. 1981a. *Tetravaccinites collignoni* n. gen. n. sp. et les autres rudistes du Santonien supérieur de l'Aude (France). Geobios 14/1: 123-129, 3 figs., 1 pl. Lyon
- Bilotte, M. 1981c. Le cycle sédimentaire du Crétacé supérieur dans les Corbières méridionales. Annales de la Société d'Horticulture et d'Histoire naturelle de

l'Herault 121: 17-27, 5 figs.

Bilotte, M., 1984. Le Cretace superieur des plates-formes est pyrénéennes. Atlas. Actes du Laboratoire de géologie, sédimentologie et paléontologie de l'Université Paul Sabatier, Toulouse, série 2, 1, 45 pls.

Bilotte, M. 1985a. Le Crétacé supérieur des plates-formes est-pyrénéennes. *Strata* (2), 5: 438 pp., 121 figs., 53 tabs.

Bronn, H.G. 1831. Hippurites. Ersch, J.S.; Gruber, J.G. : (eds.), *Allgemeine Encyklopaedie der Wissenschaften und Künste*. 2. Section, 8. Theil: 371-376.

Bronn, H.G. 1837. *Lethaea geognostica* oder Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgs-Formationen bezeichnendsten Versteinerungen, vol. 1. 768 pp., 47 pls., 2 tabs.

Bronn, H. G. 1850. *Lethaea geognostica* oder Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgs-Formationen Bezeichnendsten Versteinerungen, vol. 4. Dritte Periode. Oolithen-Gebirge. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung und Druckerei. 570 pp.

Caffau, M. y Plenicar, M. 1991b. *Biradiolites zucchii* n. sp. from the Cava Romana di Aurisiana. *Geologija* 33 (for 1990): 207-213, 2 figs., 3 pls.

Caffau, M. y Plenicar, M. 1995a. Santonian-Campanian rudist fauna from the area of Basovizza/Bazovica (northeastern Trieste Karst): systematic and paleoecological aspects. *Slovenska Akademija Znanosti in Umetnosti, Razred za naravoslovne Vede, Razprave*, 36: 223-275, 4 figs., 14 pls.

Carbone, F., Russo, A. y Sirna, G. 1980. Comunità a coralli e rudiste del Cretacico superiore di Rocca di Cave (Monti Prenestini, Lazio). *Annali dell'Università di Ferrara N.S.*, (9), 6, Supplement: 199-217, 8 figs., 5 pls.

Cestari, R. y Sirna, G. 1989a. Rudist fauna in the Maastrichtian deposits of southern Salento (southern Italy). *Memorie della Società geologica italiana*. Battista Carulli, G. : (eds.), *Evolution of the Karstic carbonate platform: Relation with other periadriatic carbonate platforms*, 40: 133-147, 2 figs., 7 pls., 1 tab.

Cestari, R. y Sartorio, D. 1995. Rudists and facies of the periadriatic domain. Agip SpA, San Donato Milanese, Milan, Italy. 207 pp.

Cestari, R. 2008. Los rudistas (Bivalvia, Hippuritoidea) en el Apenino centromeridional

- (Italia): análisis de las asociaciones de radiolítidos en contexto de plataforma calcárea en el Super-GreenHouse Climate del Cretácico superior. PhD Thesis, Universitat Autònoma de Barcelona, 202 pp, 135 figs.
- Chikhi-Aouimeur, F. 2007. Late Cretaceous Hippuritids of Algeria. A critical review of bibliographic data. SEPM (Society for Sedimentary Geology), ISBN 978-1-56576-127-8, p. 213–220.
- Chikhi-Aouimeur, F. 2010. L'Algérie à travers son patrimoine paléontologique. Les Rudistes. Sarl BAOSEM, Algiers, 272 pp.
- Chinzei, K. 1982. Morphological and structural adaptations to soft substrates in the Early Jurassic monomyarians *Lithiotis* and *Cochlearites*. *Lethaia*, 15: 179-197.
- Conrad, T. A. 1852. Description of the fossils of Syria. In: Lynch, W.P. (Ed.), Official report of the U.S. expedition to explore the Dead Sea and the River Jordan. W.F. Lynch, Baltimore, pp. 211e235. Appendix.
- Coquand, H. 1859. Synopsis des animaux et des végétaux fossiles observés dans la formation crétacée du Sud-Ouest de la France. *Bulletin de la Société géologique de France* (2), 16: 945-1023. Paris.
- Coquand, H. 1860. Description physique, géologique, paléontologique et mineralogique du Département de la Charente, vol. 2. 420 pp., figs. 84-87. Marseille.
- Coquand, H. 1862. Géologie et paléontologie de la région sud de la province de Constantine. *Mémoires de la Société d'Emulation de la Provence*, 2: 5-342, 31 figs., 35 pls. Marseille.
- Czabaly, L. 1982. La faune de rudistes des environs de Sümeg (Hongrie). *Geologica hungarica*, Series palaeontologica 41: 221 pp., 23 figs., 60 pls., 7 tabs.
- Damestoy, G. 1971. Essai de classification phylogénique des caprinidés (lamellibranches). *Muséum National d'Histoire Naturelle, Bulletin (série 2)* 42(5):1003-1008, 1-4 pls., 1 tabla.
- Dechaseaux, C., Coogan, A. H. Perkins, B. F. y Cox, L. R. 1969. Family Caprinidae d'Orbigny, 1850, Hippuritidae and Radiolitidae Gray, 1848, p. N787-N817. In R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N, Volume 2 (of 3), Mollusca 6, Bivalvia*. The Geological Society of America, Inc. and The University of Kansas, Lawrence, Kansas.

- Decrouez, D. 1993. Les collections du Département de géologie et de paléontologie du Muséum d'histoire naturelle de Genève. 47. La Collection Lamarck. *Revue de Paléobiologie* 12(1): 311-323
- Defrance, J.L.M. 1821. Hippurites. Defrance, J.L.M. : (ed.), Dictionnaire des sciences naturelles, 21: 195-197. Paris
- Delamétherie, J.-C. 1805. De la sphérulite. *Journal de Physique, de Chimie et d'Histoire Naturelle*, 61, 396–399, 1 pl.
- Deramond, J., Souquet, P., Fondécave-Wallez, M.-J. y Specht, M., 1993. Relationship between thrust tectonics and sequence stratigraphy surfaces in foredeeps: model and examples from the Pyrenees (Cretaceous-Eocene, France, Spain). In: *Tectonics and seismic sequence stratigraphy* (Eds. G.F. Williams & A. Dobb). Geological Society Special Publication, 71, p. 193-219.
- Des Moulins, C. 1826. Essai sur les Sphérulites qui existent dans les collections de MM. F. Jouannet, membre de l'Académie royale des Sciences, belle Lettres et aArts de Bordeaux, et Charles Des Moulins. *Bulletin d'Histoire naturelle de la Société Linnéenne de Bordeaux* 1: 148-303, 10 pls.
- Deshayes, G.P. 1839-53. *Traité élémentaire de conchyliologie*. 48 pp., 124 pls.
- Dollo, L. 1883. Crochets Remarquables de Certaines Coquilles de Lamellibranches. *Annales de la Société Royale Malacologique de Belgique*. Tome XVIII (Troisième Série, Tome III). 1 pl.
- Douvillé, H. 1888b. Etudes sur les caprines. *Bulletin de la Société géologique de France* (3), 16: 699-730, 9 figs., 4 pls.
- Douvillé, H., 1891-1897. Études sur les rudistes. Révision des principales espèces d'Hippurites. *Mémoires de la Société Géologique de France, Paléontologie* 1-6 (Mémoire 6), 230 pp. +34 pls.
- Douvillé, H. 1902. Classification des Radiolites. *Bulletin de la Société géologique de France* 2(4): 461-477.
- Douvillé, H. 1903. Classification des Radiolites. *Bulletin de la Société Géologique de France* (série 4), 2, 461–477.
- Douvillé, H. 1904. Sur les biradiolitidés primitives. *Bulletin de la Société géologique de France* 4(4): 174-175.

- Douvillé, H. 1908a. Sur le développement des Hippurites. Bulletin de la Société géologique de France (4), 8: 268-270
- Douvillé, H. 1913b. Sur quelques rudistes du Liban et sur l'évolution des biradiolitinés. Compte rendu sommaire et Bulletin de la Société géologique de France (4), 13: 409-421, 6 figs., 1 pl.
- Fabre, S. 1942. Catalogue des types de la collection Philippe Matheron. Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle de Marseille. Vol 2: 121-140. Marseille
- Fischer, P. 1887. Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique ou histoire naturelle des mollusques vivants et fossiles. Paris. 1369 pp., 1138 figs., 23 pls.
- Floquet, M. 1991. La plate-forme nord-castillane au Crétacé supérieur (Espagne). Mémoires géologiques de l'Université de Dijon 14: 925 pp., 333 figs., 2 pls.
- Floquet, M., Philip, J., Léonide, P. y Gari, J. 2006. Sédimentation et Géodynamique du Bassin Sud-Provençal au Crétacé Supérieur. Livret-guide d'excursion géologique. 69 págs, 38 figs.
- Gallemí, J., Martínez, R y Pons, J.M., 1982. Unidades del Cretácico Superior en los alrededores de Sant Corneli (Provincia de Lleida). Cuadernos Geología Ibérica, Vol 8, p 935-948, Madrid.
- Gallemí, J., Martínez, R y Pons, J.M., 1983. Coniacian - Maastrichtian of the Tremp Area. Newsl. Stratigr., 12 (1): p. 1-17, 2 fig., 3 tab. Berlin - Stuttgart.
- García-Hidalgo, J. F., Barroso-Barnecilla, F., Gil-Gil, J., Martínez, R. Pons, J.M. y Segura, M. 2012. Stratal, sedimentary and faunal relationships in the Coniacian 3rd-order sequence of the Iberian Basin, Spain. Cretaceous Research 34: 268-283, 10 figs.
- Gili, E., 1984. Interaccions sedimentològiques i biològiques a les formacions calcàries de rudistes (Bivalvia) de les Collades de Basturs (Cretaci superior, zona sudpirinenca central). Resumen de Tesis Doctoral. 42 pàgs. Publicaciones de la Universidad Autónoma de Barcelona; Bellaterra.
- Gili, E. y Pons, J.M., 1988. Distribución ecológica de los rudistas (Bivalvia) en Les Collades de Basturs. Comunicaciones del II Congreso Geológico de España, 1: 285-288; Granada.

- Gili, E., 1993. Facies and Geometry of les Collades de Basturs Carbonate Platform, Upper Cretaceous, South-Central Pyrenees. [A:] Cretaceous Carbonate Platforms. A. Simó, R.W. Scott & J.P. Masse (Eds.). The American Association of Petroleum Geologists, Memoir, 56: 343-352; Tulsa.
- Gili, E., Masse, J.-P. y Skelton, P.W. 1995. Rudists as gregarious sediment-dwellers, not reef-builders, on Cretaceous carbonate platforms. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 118: 245-267, 15 figs.
- Gili, E., Vicens, E., Obrador, A., Skelton, P.W. y López, G. 1996. Las formaciones de rudistas de la plataforma de Sant Corneli (Cretácico superior, unidad central surpirenaica). *Revista española de paleontología*, no. Extraordinario. Comas-Rengifo, M.J.; Rodríguez, S. : (eds.), X Jornadas de paleontología: 172-181, 3 figs., 1 tab., 1 pl.
- Gili, E. 2003. Use of Hippuritids for interpreting carbonate platform environments. *North African Cretaceous Carbonate Platform Systems*: 239-248.
- Goldfuss, A. 1840a. *Petrefacta Germaniae*, vol. 2, part. 7: 225-312, pls.147-165. Düsseldorf.
- Gray, J. E. 1848. On the arrangement of the Brachiopoda. *Annals and Magazine of Natural History*, 2(2):435–440.
- Gusic, I. y Jelaska, V. 1990. Upper Cretaceous stratigraphy of the Island of Brac. *Djela jugoslavenske Akademije Znanosti i Umjetnosti* 69: 160 pp., 22 figs., 20 pls.
- Hombres-Firmas, L. A. D'. 1838a. Mémoire sur les Hippurites et les Sphérulites du Département du Gard. Título del volumen : Recueil de mémoires et d'observations de physique, de météorologie, d'agriculture et d'histoire naturelle. 278 pp., 5 pls. Nismes.
- Khazaei, A, R, Skelton, P. W. y Yazdi, M. 2010. Maastrichtian Rudist Fauna from Tarbur Formation (Zagros Region, SW Iran): Preliminary Observations. *Turkish Journal of Earth Sciences*, Vol. 19, 703–719 pp. 6 figs, 2 tablas, 3 pls.
- Klinghardt, F. 1921. Die Rudisten. Teil I. Neue Rudistenfauna aus dem Maastrichtien von Maniago (Friaul) nebst stratigraphischem Anhang. 68 pp., 13 figs.
- Klinghardt, F. 1928a. Die Rudisten. Teil IV. Atlas und eingehende Figurenbeschreibung, 2. ed. 24 pls.

- Kühn, O. 1932. Fossilium Catalogus, I: Animalia, pars 54, Rudistae. 200 pp.
- Kutassy, A. 1934. Fossilium Catalogus, I. Animalia, pars 68, Pachydonta mesozoica (Rudistis exclusis). 202 pp.
- Lajard, F., Toulouzan, N. y Negrel, F. 1821. Livre deuxième, Histoire Naturelle. Chapitre 4, Fossiles. 328-377. In DE VILLENEUVE, C. Statistique du Département des Bouches-du-Rhône. Tome premier. Antoine Ricard, Marseilles, 76 + 944 pp.
- Lamarck, J.B. 1799. Prodrome d'une nouvelle classification des coquilles, comprenant une rédaction appropriée des caractères génériques, et l'établissement d'un grand nombre de genres nouveaux. Société d'Histoire Naturelle Paris, Mémoire, 1, 63-91.
- Lamarck, J. B. 1801. Système des animaux sans vertèbres ou tableau général des classes, des ordres et des genres de ces animaux. Leroux, Paris, 432 pp.
- Lamarck, J. B. 1815-22. Histoire Naturelle des animaux sans vertèbres. Verdière, Paris, 568 p.
- Lamarck, J. B. 1836. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Segunda edición revisada y argumentada con notas de G. P. Deshayes y H. Milne Edwards. Baillière, Paris, 683 p.
- Laviano, A. 1983. *Gorjanovica campobasso* sp. n. - a new rudist species from Apulia. *Rivista italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 88/3: 477-486, 3 pls.
- Laviano, A., Sirna, G. y Facchini, G. 1998. Rudist facies distribution in the central southern Apennines and Apulia (Italy). *Geobios, Mémoire spécial*. Masse, J.-P.; Skelton, P.W. : (eds.), Quatrième Congrès international sur les Rudistes 22: 169-180, 6 figs.
- Lowenstam, H.A. y Weiner, S. 1989. *On Biomineralization*: Oxford, U.K., Oxford University Press, 336 p.
- Lucena, G. 2010. *Vaccinites giganteus major* Toucas 1904 (Hippuritidae, Bivalvia) del Les Collades de Basturs (Lleida, Pirineos Centro-Meridionales). *Cidaris* (2010). 30 - VIII EJIP, pág. 157-162.
- Lupu, M. y Lupu, D. 1967. Die Gosauformation im Apuseni-Gebirge. Reports of the 8th Congress of the Carpatho-Balkan geological Association p. 307-313, 2 figs.
- Lupu, D. 1969. La faune rudiste sénonienne de Remeti (Monts Apuseni du Nord).

- Studii si Cercetari de Geologie, Geofizica, Geografie (Geologie), 14/1: 205-224, 17 figs., 2 pls
- Lupu, D. 1976a. Contributions à l'étude des rudistes sénoniens des Monts Apuseni. Institut de Géologie et Géophysique, Mémoires 24: 83-151, 25 figs., 46 pls.
- Macé-Bordy, J. 2002. Alcide d'Orbigny et les Rudistes. C.R. Palevol 1, p. 565–571.
- Macé-Bordy, J. 2007a. Révision des rudistes crétacés (Bivalvia) de la *Paléontologie française* d'Alcide d'Orbigny. (Première partie). Annales de Paléontologie 93, 1-26 pp, 6 figs.
- Macé-Bordy, J. 2007b. Révision des rudistes crétacés (Bivalvia) de la *Paléontologie française* d'Alcide d'Orbigny. (Deuxième partie). Annales de Paléontologie 93, 67-105 pp, 9 figs.
- MacGillavry, H. J. 1937. Geology of the province of Camaguey, Cuba with revisional studies in rudist paleontology. PhD Thesis, University of Utrecht, 168 p.
- Martínez , R . 1982. Ammonoideos Cretácicos del Prepirineo de la provincia de Lérida. Publicaciones de Geología , Universidad Autónoma de Barcelona 17, 1– 1 97 , 30 pls .
- Matheron, P. 1842a. Catalogue méthodique et descriptif des corps organisés fossiles du Département des Bouches-du-Rhône et lieux circonvoisins. 269 pp., 42 pls.
- Matheron, P. 1878-81. Recherches paléontologiques dans le Midi de la France, vol. 1-7. Marseille.
- Matthews, S. C. 1973. Notes on open nomenclature and on synonymy lists. Paleontology 16: 713-719.
- Mennessier, G. 1957. Remarques sur les espèces européennes de rudistes appartenant au genre *Plagioptychus* Matheron. Compte rendu sommaire et Bulletin de la Société géologique de France (6), 7: 833-852, 5 figs.
- Mey, P. H. W., Nagtegaal, P. J. C., Roberti, K. J. y Hartevelt, J. J. A. 1968. Lithostratigraphic subdivision of posthercynian deposits in the south-central Pyrenees, Spain. *Leidse Geol. Mededelingen*, 41; 221-228.
- Milovanovic, B. 1934a. Les rudistes de la Yougoslavie, I. Geoloski Anali balkanskoga Poluostrva 12/1: 178-254, 22 figs.

- Milovanovic, B. 1935b. Les rudistes de la Yougoslavie, II. Geoloski Anali balkanskoga Poluostrva 12/2: 275-308, 3 pls.
- Milovanovic, B. 1936b. La Sénonien supérieur aux environs d'Ivanjica dans la Serbie occidentale. Geoloski Anali balkanskoga Poluostrva 14: 32-42, 1 fig.
- Montfort, D. DE. 1808. Conchyliologie systématique et classification méthodique des coquilles. Coquilles univalves, cloisonnées. F. Schoell, Paris.
- Morris, N.J. y Skelton, P.W. 1995. Late Campanian - Maastrichtian rudists from the United Arab Emirates - Oman border region. Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology Series 51: 277-305, 7 figs., 11 pls.
- Müllerried, F.K.G. 1942a. El Valle de Tixtla, cuenca de desagüe subterráneo temporal, en el Estado de Guerrero. Revista geografica del Instituto panamericano de Geografia e Historia 1942: 17-48, 9 figs.
- Munier-Chalmas, H. 1873. Prodrôme d'une classification des rudistes. Journal de Conchyliologie (3): 71-75. Paris
- Muñoz, J. A., 1992. Evolution of a continental collision belt; ECORS-Pyrenees crustal balanced cross-section. In: Thrust Tectonics (Ed. K.R. McClay) Chapman & Hall, London: 235-246.
- Nazemi, F. y Grubic, A. 1959. Note préliminaire sur le Crétacé à rudistes de l'Anti-Alborz (Elbourz) occidental (E et SE de Téhéran, Iran). Compte rendu sommaire et Bulletin de la Société géologique de France (7), 1: 944-953, 5 figs., 1 pl.
- Negra, M. y Philip, J. 1986. Stratigraphie et paléontologie des formations à rudistes et grand foraminifères du Campanien supérieur du Jebel Kébar (Tunisie centrale). Géologie méditerranéenne 12: 49-57, 4 figs., 2 pls.
- Oberling, J. J. 1955. Shell structure of West American Pelecypoda. Journal of the Washington Academy of Sciences 45(4), 128-130.
- Orbigny, A. D'. 1840. Note sur le genre Caprine. Revue zoologique/par la Société Cuvierienne (1839): 168-170.
- Orbigny, A. D'. 1842. Quelques considérations zoologiques et géologiques sur les Rudistes. Annales de Sciences Naturelles 2 (17), 173-192.
- Orbigny, A. D'. 1847c. Considérations zoologiques et géologiques sur les brachiopodes. Annales des Sciences naturelles, Zoologie (3), 8: 241-270, 1 pl.

- Orbigny, A. D'. 1847-1850. Paléontologie Française. Terrains crétacés, vol. 4, Brachiopodes. Bertrand, Paris. 390 p. (Rudists part, p. 157–267) (1850). Según MacGillavry, H. J. (1937): (1848) pl. 526-538, (1849) pl. 539-562, (1850) pl. 563-599.
- Oviedo-García, A. 2005. Base de datos sobre rudistas americanos (Mollusca-Hippuritacea) en el Cretácico. *Miscelánea Paleontológica*. SEPAZ. 6: 177-183, 6 figs.
- Özer, S. 1988c. The paleontology and biogeography of the pironaeen (rudist) species from the central-east-southeast Anatolia and Kocaeli Peninsula. *Türkiye Jeoloji Bülteni (C)*, 31: 47-58, 3 figs., 2 pls.
- Özer, S. 1992b. Deux nouvelles espèces du genre *Miseia* (rudistes) en Turquie. Remarques systématiques et phylogénétiques. *Palaeontographica (A)*, 220: 131-140, 5 figs., 2 pls.
- Paris, A. y Sirna, M. 1996a. Geology and paleontology of the south-western carbonate edge of Fucino Plain (Abruzzi, central Apennines). *Geologica romana* 32: 183-209, 6 figs., 3 pls., 3 tabs.
- Parona, C.F. 1901. Le rudiste et le camacee di S. Polo Matese raccolte da Francesco Bassani. *Memorie dell'Accademia delle Scienze di Torino, Classe di Scienze fisiche, matematiche e naturali* 50: 196-214, 3 pls.
- Parona, C. F. 1911c. Nuovi studii sulle rudiste dell'Appennino (radiolitidi). *Memorie dell'Accademia delle Scienze di Torino, Classe di Scienze fisiche, matematiche e naturali* 62: 273-293, 7 figs., 2 pls.
- Parona, C. F. 1935. Di alcune rudiste dello Zardeh Kuh in Persia. *Atti della Accademia delle Scienze di Torino, Classe di Scienze fisiche, matematiche e naturali* 70: 123-137, 1 fig., 1 pl.
- Pascual, O., Pons, J. M. y Vicens, E. 1989. Rudist horizons in the Montsec (South Central Pyrenees). In: Wiedmann, J. (Ed.), *Cretaceous of the Western Tethys*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 215-230, 3 figs.
- Patrulius, D. 1974. *Duranddelgaia* et *Miseia*, deux nouveaux genres de rudistes du Sénonien de Padurea Craiului (Monts Apuseni). *Dari de Seama ale Sedintelor (3. Paleontologie)*, 60: 169-180, 6 pls.

- Pejovic, D. 1951. A new addition to the knowledge of the rudists of east Serbia. *Recueil des Travaux de l'Académie serbe des Sciences, Institut de Géologie* 16/2: 99-101, 1 pl.
- Pejovic, D. 1953. La faune sénonienne aux environs de Novi Pazar. *Recueil des Travaux de l'Académie serbe des Sciences, Institut de Géologie* 5: 79-86, 4 pls.
- Pejovic, D. 1957. Geologie und Tektonik der weiteren Umgebung von Pocuta (Westserbien) mit besonderer Berücksichtigung der Biostratigraphie der oberkretazischen Bildungen. *Geoloski Institut "Jovan Zujovic", Posebna Izdana* 8: 147 pp., 48 figs., 45 pls.
- Pervinquière, L. 1912. Etudes de paléontologie tunisienne, II. Gastropodes et lamellibranches des terrains crétacés. 352 pp., 17 figs., 23 pls. Paris.
- Peza, L. H. 1992a. Family Hippuritidae Gray in Albania. *Geologica romana* 28: 87-89, 1 fig.
- Peza, L. H. 1992b. Senonian rudists from Guri Pishkashit (west from Ohrid Lake), Albania. *Geologica romana* 28: 291-303, 7 figs., 2 pls., 1 tab.
- Philip, J. 1970. Les formations calcaires à Rudistes du Crétacé supérieur provençal et rhodanien. Thèse Doct. Sc. Marseille, 438 pp., 76 figs., 6 tabs., 8 pls.
- Philip, J. y Allemann, J. 1982. Comparaison entre les plates-formes du Crétacé supérieur de Provence et de Sardaigne. *Cretaceous Research*, 3: 35-45.
- Philip, J. y Bilotte, M. 1983c. Les rudistes du Sénonien de la France. Précisions stratigraphiques sur le Dordonien. *Géologie méditerranéenne* 10/3-4: 183-192, 3 tabs.
- Philip, J. y Platel, J.-P. 1996. Stratigraphy and rudist biozonation of the Campanian and Maastrichtian of eastern Oman. *Revista mexicana de Ciencias geológicas*. Alencáster, G.; Buitrón-Sánchez, B.E. : (eds.), Number devoted to the Third international Conference on Rudists 12/2 (for 1995): 257-266, 7 figs., 2 pls., 1 tab.
- Picot de Lapeirouse, P.-I. 1781. Description de plusieurs nouvelles espèces d'Orthocératites et d'Ostracites. Wolfgang Walther, Erlangen, 45 pp, 13 pls.
- Pieri, P. y Laviano, A. 1989. Tettonica e sedimentazione nei depositi senoniani delle

- Murge sud-orientali (Ostuni). Bollettino della Società geologica italiana 108: 351-356, 6 figs.
- Piveteau, J. 1952. Problèmes d'Adaptation et de Phylogénèse. Classe de Lamellibranches. Traité de Paléontologie. Tome II. 322-364.
- Plenicar, M. 1961. The stratigraphic development of Cretaceous beds in southern Primorska (Slovene littoral) and Notranjska (inner Carniola). Geologija 6: 22-145, 33 figs., 2 maps, tabs.
- Plenicar, M. 1974. Radiolites from the Cretaceous beds of Slovenia, part II. Geologija 17: 131-172, 70 figs.
- Plenicar, M. 1975. Hippuritidae of Nanos and the Trieste-Komen plain. Slovenska Akademija Znanosti in Umetnosti, Razred za prirodoslovne Vede, Razprave 18/4: 85-115, 4 figs., 23 pls.
- Plenicar, M. 1982. The rudist fauna of Sneznik. Slovenska Akademija Znanosti in Umetnosti, Razred za naravoslovne Vede, Razprave 24/1: 1-26, 8 figs., 10 pls.
- Polšak, A. 1961a. Stratigraphie du Crétacé des lacs de Plitvice et de la montagne de Licka Pljesevica en Croatie. Geoloski Vjesnik 15: 411-434, 5 pls.
- Polšak, A. y Mamužić, P. 1969b. Les nouveaux gisements de rudistes dans le Crétacé supérieur des Dinarides externes. Geoloski Vjesnik 22: 229-245, 1 pl.
- Polšak, A., Devidé-Nedela, D., Turnsek, D., Gusic, I. & Benic, J. 1978. Biostratigraphy of Upper Cretaceous reef, subreef and basin deposits at Donje Oresje (Mt. Medvednica, north Croatia). Geoloski Vjesnik 30: 189-197, 1 fig.
- Polšak, A. y Slišković, T. 1987. *Ugarella sladicae* n. gen. n. sp., the new rudist from the Maastrichtian of the Dinarides (Yugoslavia). Glasnik Zemaljskog muzeja Bosne i Hercegovine (Prirodne nauke), 25–26(1986–1987):1–13.
- Polšak, A. y Slišković, T. 1989. *Vaccinites pleniacari* n. sp. a rudist from the Senonian deposits of Donje Oresje near Zagreb and the surroundings of Visegrad in eastern Bosnia. Zemaljski Muzej Bosne i Hercegovine, Glasnik, prirodne Nauke (N. S.), 28: 55-64, 1 fig., 2 pls.
- Pons, J. M. 1977. Estudio estratigráfico y paleontológico de los yacimientos de rudistidos del Cretácico sup. del Prepirineo de la Prov. de Lerida. Universidad Autónoma de Barcelona, Publicaciones de Geología 3: 105 pp., 87 pls, 13 tabs.

- Pons, J. M. 1982. Distribución de los rudistas (Bivalvia) del Cretácico superior sudpirenaico. Cuadernos Geología ibérica 8: 1027-1033, 3 tabs.
- Pons, J. M. y Vicens, E. 1986. Nuevos datos sobre *Biradiolites chaperi* (Bivalvia: Radiolitidae) del Maastrichtiense. Revista d'Investigacions Geològiques, 42/43. p. 68-75, 3 figs.
- Pons, J. M. y Vicens, E. 2008. The structure of the outer shell layer in radiolitid rudists, a morphoconstrucional approach. Lethaia, 41, 219–234.
- Pons, J. M., Vicens, E., Pichardo, Y., Aguilar, J., Oviedo, A., Alencáster, G. y García-Barrera, P. 2010. A new Early Campanian rudist fauna from San Luis Potosi in Mexico and its taxonomic and stratigraphic significance. *Journal of Paleontology*, 84, 974–995.
- Pons, J. M. y Vicens, E. 2011a. *Praeradiolites* Douvillé, 1903 (Bivalvia, RADIOLITIDAE): proposed designation of *Sphaerulites ponsiana* d'Archiac, 1837 as the type species. Bulletin of Zoological Nomenclature, 68, 105–108.
- Pons, J. M., Vicens, E. y Tarlao, A. 2011b. Cenomanian radiolitid bivalves from Malchina, Karst of Trieste, Italy. *Cretaceous Research* xxx, 1-12, 9 figs.
- Pons, J. M. y Vicens, E. 2012a. Los rudistas, objeto del interés paleontológico de la Dra. Alencáster. Morfología constructiva de la concha de los rudistas. *Paleontología Mexicana* 62, p. 37-51, 11 figs.
- Pons, J. M., Vicens, E., Chikhi-Aouimeur, F. y Abdallah, H. 2012b. Taxonomical and biostratigraphical significance of the north African Radiolitid rudist bivalve *Praeradiolites biskraensis* (Coquand, 1880). *Palaeontology* 55, 677–695, 14 figs.
- Pons, J. M., Vicens, E., Troya, L. y Lucena, G. 2014. Luis Mariano Vidal (1842-1922) rudist taxa revised. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 20:45-72.
- Rojas, R., Iturralde-Vinent, M. y Skelton, P.W. 1996b. Stratigraphy, composition and age of Cuban rudist-bearing deposits. *Revista mexicana de Ciencias geológicas*. Alencáster, G.; Buitrón-Sánchez, B.E. : (eds.), Number devoted to the Third international Conference on Rudists. 12/2 (for 1995): 272-291, 4 figs., 3 pls., 2 tabs.
- Rolland du Roquan, O. 1841. Description des coquilles fossiles de la famille des

- rudistes qui se trouvent dans le terrain crétacé des Corbières, 69 pp., 8 pls.
- Rollier, L. 1906. Schweiz: Fossile Fauna. Geographisches Lexikon der Schweiz: p. 10-21.
- Rosell, J. 1967. Estudio geológico del Prepirineo comprendido entre los ríos Segre y Noguera Ribagorzana (Prov. de Lérida). Tesi Doctoral. Pirineos, 75-78: 225 p., 3 figs., 9 pls., 54 cortes, 21 fotos, 1 mapa. Zaragoza.
- Ruberti, D. 1993b. Facies bioconstruite a rudiste nel Senoniano del Matese. Aspetti deposizionali e paleoecologici. Bollettino del Servizio geologico d'Italia 110: 249-258, 8 figs.
- Sánchez, M. V. 1981. Hippuritidae y Radiolitidae (Bivalvia). Catálogo de especies. Publicaciones de Geología, Universidad Autónoma de Barcelona, 15, 228 pp.
- Sanders, D. 1996. Rudist biostromes on the margin of an isolated carbonate platform: The Upper Cretaceous of Montagna della Maiella, Italy. *Eclogae geologicae helvetiae* 89: 845-871, 10 figs., 2 pls.
- Sanders, D., Kollmann, H. A. y Wagneich, M. 1997b. Sequence development and biotic assemblages on an active continental margin: the Turonian-Campanian of the northern Calcareous Alps, Austria. *Bulletin de la Société géologique de France* 168: 351-372, 9 figs., 2 pls.
- Sanders, D. y Pons, J. M. 2001a. Stratigraphic Architecture of a Santonian Mixed Siliciclastic-Carbonate Succession (Catalonian Pyrenees, Spain). *Facies* 44: 105-136, pl. 17-19, 16 figs, 1 tab.
- Sanders, D. 2001c. Burrow-mediated carbonate dissolution in rudist biostromes (Aurisiana, Italy): implications for taphonomy in tropical, shallow subtidal carbonate environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 168: 39-74, 21 figs., 2 tabs.
- Sari, B. y Özer, S. 2009. Upper Cretaceous rudist biostratigraphy of the Bey Dağları Carbonate Platform, Western Taurides, SW Turkey. *Geobios* 42, 359-380, 17 figs.
- Savornin, J. 1920. Etude géologique de la région du Hodna et du plateau sétifien. *Bulletin du Service de la Carte Géologique de l'Algérie*, 2, 7, 499 p.
- Scott, R.W. 1995. Cretaceous rudists of Guatemala. *Revista mexicana de Ciencias*

- geológicas. Alencáster, G.; Buitrón-Sánchez, B.E.: (eds.), Number devoted to the Third international Conference on Rudists, 12/2: 294-306, 6 figs., 2 pls.
- Seguret, M. (1972): Étude tectonique des nappes et séries décollées de la partie centrale du versant sud des Pyrénées- Caractère synsedimentaire, rôle de la compresión et de la gravité. Publications USTELA, Montpellier, Série géologie structurale, 2, 155 pp
- Simone, L., Carannante, G., Ruberti, D., Sirna, M., Sirna, G., Laviano, A. y Tropeano, M. 2003. Development of rudist lithosomes in the Coniacian Lower Campanian carbonate shelves of central-southern Italy: high-energy vs low-energy settings. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 200 5-29, 6 figs., 4 tablas.
- Simonpiétri, G. 1999. Systématique phylogénèse ontogénèse chez les Hippuritidae (Rudistes du Crétacé supérieur). Thèse de Doctorat, Université de Provence. 181 pp, 55 figs, 42 pls.
- Simonpietri, G. y Philip, J. 2000a. Relations ontogénèse-phylogénèse chez les rudistes: l'exemple des Hippuritidae Gray, 1848. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences / Earth & Planetary Sciences* 330: 717-724, 6 figs.
- Skelton, P. W. 1976. Functional morphology of the Hippuritidae. *Lethaia*, 9: 83-100.
- Skelton, P.W. 1978. The evolution of functional design in rudists (Hippuritacea) and its taxonomic implications. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, 284: 305-318, 16 figs., 1 pl.
- Skelton, P.W. 1991. Morphogenetic versus environmental cues for adaptive radiations. En: Schmidt-Kittler, N.; Vogel, K. (eds.). *Constructional morphology and evolution: 375-388.*
- Skelton, P. W. y Smith, A. B., 2000. A preliminary phylogeny of rudist bivalves: sifting clades from grades. In: Harper, E.M., Taylor, J.D., Crame, J.A. (Eds.), *The Evolutionary Biology of the Bivalvia*. Geological Society, London, Special Publication, 177, pp. 97–127.
- Skelton, P. W. 2013. Rudist classification for the revised Bivalvia volumes of the 'Treatise on Invertebrate Paleontology'. *Caribbean Journal of Earth Science*, volume 45, 9-33.
- Slišković, T. 1968a. Biostratigraphie du Crétacé supérieur de l'Herzégovine méridionale.

- Bulletin du Musée de la République Socialiste de Bosnie-Herzégovine à Sarajevo, Sciences naturelles 7: 5-66, 4 figs., 1 tab.
- Slišković, T. 1971a. Biostratigraphie du Crétacé supérieur de l'Herzégovine méridionale. *Wissenschaftliche Mitteilungen des bosnisch-herzegowinischen Landesmuseums (C)*, 1: 12-72, 1 fig., 5 pls.
- Slišković, T. 1974. Rudists of the Senonian in the environs of Visegrad in eastern Bosnia. *Conseil des Académies des Sciences et des Arts de la RSF de Yougoslavie, Bulletin scientifique (A)*, 19/5-6: 133-134.
- Slišković, T. 1975a. Caractéristiques biostratigraphiques du Sénonien terminal dans l'Herzégovine Sud-occidentale. *Wissenschaftliche Mitteilungen des bosnisch-herzegowinischen Landesmuseums (C)*, 4-5: 41-48, 1 fig.
- Slišković, T. 1975c. *Praelapeirouseia* Wiontzek et *Milovanovicia* Polsak provenant des couches du Crétacé supérieur des environs de Visegrad en Bosnie orientale. *Wissenschaftliche Mitteilungen des bosnisch-herzegowinischen Landesmuseums (C)*, 4-5: 59-89, 1 fig., 9 pls.
- Slišković, T. 1975d. Rudist fauna of the Vlasic Mountain in the central Bosnia. *Conseil des Académies des Sciences et des Arts de la RSF de Yougoslavie, Bulletin scientifique (A)*, 20: p. 139.
- Slišković, T. 1976. Deux espèces nouvelles de rudistes du genre *Petkovicia* Kühn et *Pejovic* provenant des couches du Sénonien supérieur de la montagne de Vlasic en Bosnie centrale. *Wissenschaftliche Mitteilungen des bosnisch-herzegowinischen Landesmuseums (C)*, 6: 59-65, 2 figs., 2 pls.
- Steuber, T. 1999a. Cretaceous rudists of Boeotia, central Greece. *Special Papers in Palaeontology* 61: 1-229, 90 figs., 21 tabs., 26 pls.
- Steuber, T. 1999b. Microevolution in the Hippuritidae - Evidence from morphometric analyses and strontium isotope stratigraphy. *Erlanger geologische Abhandlungen*.
- Steuber, T. & Höfling, R. 1999e. Strontium isotope stratigraphy of Lower Gosau Subgroup rudist formations in the Northern Calcareous Alps. *Erlanger geologische Abhandlungen* Höfling, R.; Steuber, T.: (eds.), Fifth International Congress on Rudists - Abstracts and field trip guides. Sb 3: 108-113, 2 figs., 1 tab.

- Steuber, T. 2001a. Strontium isotope stratigraphy of Turonian - Campanian Gosau-type rudist formations in the Northern Calcareous and Central Alps (Austria and Germany). *Cretaceous Research* 22: 429-441, 6 figs., 3 tabs.
- Steuber, T. 2002. A palaeontological database of rudist bivalves. Taxonomic Database. <http://www.paleotax.de/rudists/index.htm>.
- Steuber, T. 2004. Turonian-Campanian Plagiptychidae (Mollusca: Hippuritoidea) of Gosau-type rudist formations of the Alps (Austria). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 106 A. 103-121, 10 figs., 1 pl.
- Swinburne, N.H.M., Bilotte, M. y Pamouktchiev, A. 1992. The stratigraphy of the Campanian-Maastrichtian rudist beds of Bulgaria and a reassessment of the range of the genus *Pironaea*. *Cretaceous Research* 13: 191-205, 7 figs.
- Swinburne, N.H.M. y Noacco, A. 1993. The platform carbonates of Monte Jouv, Maniago, and the Cretaceous stratigraphy of the Italian Carnic Prealps. *Geologica croatica* 46: 25-40, 9 figs.
- Tavani, G. 1949. Rudiste et altri moluschi cretacei della Migiurtinia. *Palaeontographia itálica* 46: 1-40, 2 figs., 4 pls.
- Toucas, A., 1903-1904. Études sur la classification et l'évolution des Hippurites. *Mémoires de la Société Géologique de France. Paléontologie* 11-12. Mémoire 30. Première partie: Considérations Générales (1903) 11, 1-64 pp., pl. 1-7. Deuxième partie: Sous-Genre *Vaccinites* (1904) 12, 65-128 pp., pl. 8-17.
- Toucas, A. 1907-09. Études sur la classification et l'évolution des Radiolitidés. *Mémoires de la Société Géologique de France. Paléontologie. Mémoire* 36. Première partie: *Agria* et *Praeradiolites* (1907) 14: 1-46 pp., pl. 1-8. Deuxième partie: *Sphaerulites* et *Radiolites* (1908) 16: 47-78 pp., pl. 9-15. Troisième partie: *Sauvagesia* et *Biradiolites* (1909) 17: 79-132 pp., pl. 16-24.
- Trechmann, C.T. 1924b. The Cretaceous limestones of Jamaica and their Mollusca. *Geological Magazine* 61: 385-410, 1 fig., 5 pls.
- Troya, L., Vicens, E., Pons, J. M. y Lucena, G. 2011. Cenomanian rudists from platform margin to lower slope settings. Sant Gervàs-Sopeira area, south-central Pyrenees, Spain. *The Ninth International Congress on Rudist Bivalves*, Kingston, p. 28.
- Vasseur, G., 1894. Compte-rendu d'excursions géologiques aux Martigues et à l'Estaque (Bouches-du-Rhône). *Bulletin de la Société géologique de France* 22

(3), 413-444.

- Vicens, E. 1992a. Intraspecific variability in Hippuritidae in the southern Pyrenees, Spain: Taxonomic implications. *Geologica romana* 28: 119-161, 13 figs., 13 tabs., 8 pls.
- Vicens, E. 1992b. Estudio de la fauna de rudistas (Hippuritidae y Radiolitidae) de los materiales cretácicos del Pirineo oriental: implicaciones bioestratigráficas. Universidad Autónoma de Barcelona, Publicaciones de Geología, Thesis. 255 + LVII pp., 189 figs., 79 pls., 42 tabs.
- Vicens, E., López, G. y Obrador, A. 1998. Facies succession, biostratigraphy and rudist faunas of Coniacian to Santonian platform deposits in the Sant Corneli anticline (Southern Central Pyrénées). *GEOBIOS, M. S.*, 22, 403-427.
- Vidal, L. M., 1878. Nota acerca del sistema Cretáceo de los Pirineos de Cataluña. Cámidos y Rudistos. *Boletín de la Comisión del Mapa geológico de España*, 4 (1877): 257-372, 11 figs., pls. 1-7.
- Vilardell, O. y Gili, E. 2003. Quantitative study of a hippuritid rudist lithosome in a Santonian carbonate platform in the southern Central Pyrenees. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 200, 31-41, 12 figs.
- Vogel, K. 1971. On the Upper Cretaceous in east Iran and in west and north Afghanistan. *Geological Survey of Iran, Report* 20: 56-79, 2 pls., 7 tabs.
- Woodward, S. P. 1855. On the structure and affinities of the Hippuritidae. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 11: 40-61, 30 figs., 3 pls. London.
- Woodward, S. P. 1862. Some account of *Barrettia*, a new and remarkable fossil shell from the Hippurite Limestone of Jamaica. *The Geologist*, 5:1-10.
- Ziegler, P. A. 1988. Evolution of the Arctic-North Atlantic and the Western Tethys. *American Association of Petroleum Geologists Memoir* 43. 198 pp. 30 pls.
- Zittel, K.A. 1866. Die Bivalven der Gosaugebilde in den nordöstlichen Alpen (1. Theil, 2. Hälfte, 2. Theil). *Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse*. 25: 77-198, 17 pls.

