

DEPARTAMENT DE GEOLOGIA

DINÁMICA DE LA PALEODIVERSIDAD DE LOS  
BIVALVOS DEL TRIÁSICO Y JURÁSICO INFERIOR

SONIA ROS FRANCH

UNIVERSITAT DE VALÈNCIA  
Servei de Publicacions  
2009

Aquesta Tesi Doctoral va ser presentada a València el dia 27 de febrer de 2009 davant un tribunal format per:

- Dr. Antonio Gerardo Checa
- Dra. Susana Ester Damborenea
- Dr. Antonio Pablo Jiménez Jiménez
- Dr. José López Gómez
- Dr. Leopoldo Márquez Sanz

Va ser dirigida per:

Dra. Ana Márquez Aliaga

Dr. Miquel de Renzi de la Fuente

©Copyright: Servei de Publicacions  
Sonia Ros Franch

---

Dipòsit legal: V-1038-2010

I.S.B.N.: 978-84-370-7561-7

Edita: Universitat de València

Servei de Publicacions

C/ Arts Gràfiques, 13 baix

46010 València

Spain

Telèfon:(0034)963864115



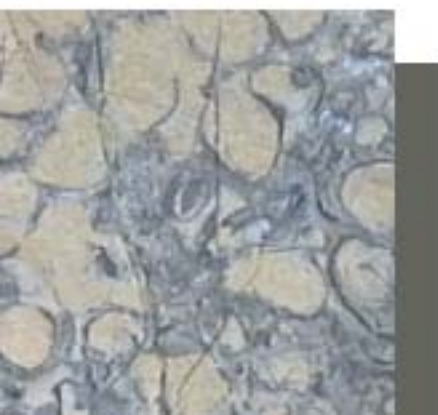


VNIVERSITAT  
ID VALÈNCIA

DEPARTAMENTO DE GEOLOGÍA  
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
UNIVERSITAT DE VALÈNCIA



***DINÁMICA DE LA PALEODIVERSIDAD DE LOS  
BIVALVOS DEL TRIÁSICO Y JURÁSICO INFERIOR***



TESIS DOCTORAL

*Sonia Ros Franch*

2009

DEPARTAMENTO DE GEOLOGÍA  
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
UNIVERSITAT DE VALÈNCIA



VNIVERSITAT  
DE VALÈNCIA

Dinámica de la Paleodiversidad de los Bivalvos  
del Triásico y Jurásico Inferior

**TESIS DOCTORAL**

SONIA ROS FRANCH

2009

Memoria presentada por Sonia Ros Franch  
para optar al grado de Doctora en Ciencias  
Biológicas, realizada bajo la dirección de los  
Doctores:

Dra. Ana Márquez Aliaga

Dr. Miquel De Renzi de la Fuente

Ilustración de portada: parte superior: Bivalvia indet., Ladiniense de Cabo Cope (Murcia); parte central: Moldes internos de *Pseudocorbula gregaria* (Münster), Muschelkalk superior de Libros (Teruel), Ladiniense (Longobardiense); parte inferior izquierda: *Pseudocorbula gregaria* (Münster), Ladiniense de Cabo Cope (Murcia). Las tres placas provienen de la Colección de Bivalvos del Triásico de la Dra. Ana Márquez Aliaga. Diseño de portada y contraportada: Ana Martínez Marqués.

*A mi madre,*

## Agradecimientos

En primer lugar quisiera agradecer a mis directores, la Dra. Ana Márquez Aliaga y el Dr. Miquel De Renzi de la Fuente y, la confianza que han depositado en mí, su atención y continuos consejos. En los dos, aparte de dos tutores, tengo dos buenos amigos. Sin la ayuda de ambos, esta tesis no hubiera sido posible. No puedo agradecer en estas pocas líneas su ayuda y espero poder hacerlo personalmente a cada uno de ellos durante los próximos años.

Me gustaría dar las gracias muy especialmente a la Dra. Susana Damborenea (revisora de esta tesis). Desde que la conocí en 2003 durante mi estancia en el Museo de La Plata, no ha dejado de ayudarme en todos los sentidos para que esta tesis llegara a término. Gracias, Susana, por tu ayuda en la toma de decisiones de este trabajo, por tu paciencia, por tu confianza, por tu amistad y por los ánimos constantes a lo largo de estos años.

Quiero dar las gracias también a su marido, el Dr. Miguel Manceñido. Ambos me hicieron sentir como en casa, y me hicieron disfrutar con el Jurásico Inferior de la Cordillera de los Andes. No puedo dejar de nombrar a la *bruixa maduixa* que me dejó prendada con su frescura.

Además, agradezco a mis compañeros del Departamento de Geología de la Universidad de Valencia por su ayuda y comprensión. A Carlitos por aguantar mi mal humor durante los últimos meses, por animarme continuamente y por parte de la maquetación de esta tesis. A Jordi por ayudarme con las traducciones del alemán, por leerse la parte más dura de esta tesis y por rellenar tablas interminables de datos sin rechistar. A Héctor, por estar conmigo desde el principio y ser crítico con todo lo que hago. A Pablo, por su ayuda con mis enemigos los ordenadores y por parte de la maquetación de esta tesis. A Oscar por la desinteresada confección de los mapas paleogeográficos, muchas gracias.

Igualmente, quiero agradecer a la Dra. Ana García Forner, Anita, su disponibilidad a todas horas y la ayuda prestada con la burocracia de esta tesis en un momento tan difícil para ella.

Al Dr. Fernando Robles por sus continuas palabras de ánimo y por su ayuda con mis dudas sobre nomenclatura taxonómica. Al Dr. Leopoldo Márquez, que pacientemente ha revisado esta tesis, por sus amenas discusiones durante todos estos años. También al resto de profesores del Departamento de Geología de la Universidad de Valencia que de una u otra forma han contribuido a que mi estancia en el mismo haya sido agradable, como el Dr. Juan Usera, el Dr. J. Ignacio Valenzuela, el Dr. Juan M. Brito y un largo etcétera.

A mis amigas, Ana y Gemma, que han creído en mí desde el principio y que han llenado esta tesis y mi vida de colores. No tengo palabras para agradecer el esfuerzo que habéis hecho. A Ana rizo que ha revisado que parte de las citas de esta tesis estuvieran en la bibliografía, eso ha sido muy duro; a ella y a Javi, por deleitarme con sus sabrosos guisos durante los últimos meses.

A Jordi Vidal por darme la fuerza que necesitaba para finalizar lo que había empezado, por su paciencia infinita y soportar mi ausencia en los últimos meses. Gracias amor. Y a mis chicas, Lola y Paca, que me han acompañado, noche tras noche, durmiendo sobre mis papeles.

Al Dr. Alfredo Arche y al Dr. José López, por apostar por mí y darme la oportunidad

de realizar este trabajo. Gracias a sus proyectos, se financiaron los primeros años de la realización de esta tesis.

Al Dr. Antonio Checa (revisor de esta tesis) por hacer mi estancia en la Universidad de Granada más que agradable y por contagiarme del entusiasmo que le caracteriza. A él y al Dr. Antonio Jiménez, quiero agradecer que perdieran su tiempo enseñándome como vivían los bivalvos actuales.

Al Dr. Dave Bottjer por tratarme como uno más de sus doctorandos durante mi estancia en la *University of Southern California*, incluso financiando las salidas al campo y por introducirme en el fascinante mundo de *Dominance*.

Al Dr. Pedro Marengo y la Dra. Margaret Fraiser, gracias por enseñarme el Triásico Inferior del oeste de USA y por hacer que me llevara un grato recuerdo de mi estancia.

Al Dr. Kennet Jonhson, por facilitarme el acceso a las colecciones de bivalvos del *Natural History Museum of Los Angeles* y por sus animadas conversaciones en spanglish.

Al Dr. Renato Posenato, el cual puso a mi alcance todo lo necesario durante mi estancia en la Università degli Studi di Ferrara, para que ésta fuera fructífera. Quiero agradecer especialmente a la Dra. Ana Fugganoli y al Dr. Davide Bassi, por hacer mi estancia fácil y por acogerme en su vida.

Al Dr. Andrea Allasinaz por su amabilidad y por facilitarme el acceso a sus colecciones y su biblioteca.

A la Dra. Nadya G. Izokh, al Dr. Evgeny Sobolev y al Dr. Andrzej Kaim por su ayuda en las traducciones de trabajos en ruso.

Al Dr. Jingeng Sha y al Dr. Frank Stiller por su ayuda en las traducciones de trabajos en chino.

A Amparo (auxiliar de servicios del Departamento de Geología) y a Charo (CSIC-Universidad Complutense de Madrid), por ser tan amables y atentas con todas mis peticiones. Y mil gracias a todos los bibliotecarios, que me ayudaron de buen ánimo a localizar todo lo que necesité. Y a todas las personas que no nombro pero que saben que han participado de algún modo en este proyecto.

Y por último y no menos a importante, gracias a mi familia, que me han apoyado desde los inicios y que han sabido entender, aunque hasta a mí a veces me resulta difícil, que pasara más tiempo con los bivalvos que con ellos.

Esta tesis doctoral se ha realizado con la ayuda del soporte económico del Ministerio de Ciencia y Tecnología a través de la concesión de una beca de Formación de Personal Investigador y los complementos para estancias de investigación en centros extranjeros.

<b>1. Introducción .....</b>	<b>1</b>
1.1. Objetivos .....	3
<b>2. Revisión Bibliográfica: Recopilación de Datos y Discusión de los Géneros.....</b>	<b>5</b>
2.1. Introducción .....	6
2.2. Metodología.....	7
2.2.1. Recopilación bibliográfica.....	7
2.2.2. Elaboración de la base de datos.....	8
2.3. Organización de los datos.....	9
2.3.1. Rango estratigráfico.....	9
2.3.2. Distribución paleogeográfica.....	9
2.3.3. Modo de vida.....	11
2.3.3.1. Aspectos considerados.....	11
2.3.3.2. Modos de vida considerados.....	13
2.3.4. Mineralogía.....	18
2.4. Géneros considerados.....	19
Familia Nuculidae Gray, 1824	
Género <i>Palaeonucula</i> Quenstedt, 1930.....	29
Género <i>Trigonucula</i> Ichikawa, 1949.....	30
Género <i>Nuculoma</i> Cossmann, 1907.....	31
Familia Nuculanidae (Adams & Adams, 1858) Sanders & Allen, 1977	
Género <i>Nuculana</i> Link, 1807.....	33
Género <i>Phestia</i> Chernyshev, 1951.....	34
Género <i>Veteranella</i> Patte, 1926.....	36
Género <i>Eleganuculana</i> Chen & Yang, 1983.....	37
Género <i>Xiaoschuiculana</i> Chen, 1983.....	37
Familia Mallettiidae Adams & Adams, 1858	
Género <i>Phaenodesmia</i> Bittner, 1894.....	39
Género <i>Prosoleptus</i> Beushausen, 1895.....	40
Género <i>Palaeoneilo</i> Hall & Whitfield, 1869.....	40
Género <i>Lapteviella</i> Kurushin, 1985.....	42
Familia Yoldiidae (Habe, 1977) Allen, 1985	
Género <i>Rollieria</i> Cossmann, 1920.....	44
Familia Polidevciidae Kumpera, Prantl & Ruzicka, 1960	
Género <i>Ryderia</i> Wilton, 1830.....	45
Género <i>Dacryomya</i> Agassiz, 1840.....	46
Familia Ctenodontidae Wöhrmann, 1893/94	
Género <i>Mesoneilo</i> Vu-Khuc, 1977.....	48



Familia Nucinellidae Vokes, 1956	
Género <i>Nucinella</i> Wood, 1851.....	49
Familia Solemyidae (Adams & Adams, 1857) Gray, 1840	
Género <i>Solemya</i> Lamarck, 1818.....	51
Género <i>Acharax</i> Dall, 1908.....	52
Familia Mytilidae Rafinesque, 1815	
Género <i>Modiolus</i> Lamarck, 1799.....	54
Género <i>Promytilus</i> Newell, 1942.....	55
Género <i>Inoperna</i> Conrad in Kerr, 1875.....	56
Género <i>Falcimytilus</i> Cox, 1937.....	57
Género <i>Lycettia</i> Cox, 1937.....	58
Género <i>Lithophaga</i> Röding, 1798.....	58
Familia Mysidiellidae Cox, 1964	
Género <i>Mysidiella</i> Cox, 1964.....	62
Género <i>Botulopsis</i> Reis, 1926.....	63
Género <i>Promysidiella</i> Waller & Stanley, 2005.....	64
Género <i>Protopis</i> Kittl, 1904.....	65
Género <i>Joannina</i> Waagen, 1906.....	66
Género <i>Leidapoconcha</i> Stiller & Chen, 2006.....	67
Género <i>Waijiaoella</i> Stiller & Chen, 2006.....	67
Género <i>Qingyaniola</i> Stiller & Chen, 2006.....	69
Familia Parallelodontidae Dall, 1898	
Género <i>Macrodontella</i> Assmann, 1916.....	70
Género <i>Catella</i> Healey, 1908.....	70
Género <i>Parallelodon</i> Meek & Worthen, 1866.....	71
Género <i>Grammatodon</i> Meek & Hayden, 1861.....	72
Familia Cuculleidae Stewart, 1930	
Género <i>Cucullaea</i> Lamarck, 1801.....	75
Familia Philobryidae Bernard, 1897	
Género <i>Eophilobryoidella</i> Stiller & Chen, 2004.....	76
Familia Pichleriidae Scarlato & Starobogatov, 1979	
Género <i>Hoferia</i> Bittner, 1894.....	77
Género <i>Pitchleria</i> Bittner, 1894.....	78
Género <i>Elegantarca</i> Tomlin, 1930.....	79
Familia Myalinidae Frech, 1891	
Género <i>Myalina</i> De Koninck, 1842.....	80
Género <i>Myalinella</i> Newell, 1942.....	81
Género <i>Promyalina</i> Kittl, 1904.....	83

Género <i>Aviculomyalina</i> Assmann, 1916.....	84
Familia Inoceramidae (Giebel, 1852) Zittel, 1881	
Género <i>Parainoceramus</i> Cox, 1954 (ex Voronetz, 1936).....	85
Género <i>Pseudomytiloides</i> Koschelkina, 1963.....	87
Género <i>Arctomytiloides</i> Polubotko, 1992.....	88
Familia Pteriidae Gray (1820), 1847	
Género <i>Pteria</i> Scopoli, 1777.....	89
Género <i>Arcavicula</i> Cox, 1964.....	90
Género <i>Rhaetavicula</i> Cox, 1962.....	91
Género <i>Stefania</i> Cox, 1969 (ex Venzo, 1934).....	92
Familia Bakevelliidae King, 1850	
Género <i>Bakevella</i> King, 1848.....	94
Género <i>Gervillella</i> Waagen, 1907.....	95
Género <i>Gervillia</i> Defrance, 1820.....	96
Género <i>Hoernesia</i> Laube, 1866.....	98
Género <i>Langsonella</i> Patte, 1926.....	99
Género <i>Cuneigervillia</i> Cox, 1954.....	100
Género <i>Gervillaria</i> Cox, 1951.....	101
Género <i>Gervillancea</i> Skwarko, 1967.....	102
Género <i>Songdaella</i> Vukhuc, 1977.....	103
Género <i>Aguilerella</i> Chavan, 1951.....	104
Género <i>Towapteria</i> Nakazawa & Newell, 1968.....	104
Género <i>Virgellia</i> Freneix, 1965.....	105
Género <i>Gervilleiopera</i> Krumbeck, 1923.....	106
Familia Cassianellidae Ichikawa, 1958	
Género <i>Cassianella</i> Beyrich, 1862.....	109
Género <i>Burckhardtia</i> Frech, 1907.....	110
Género <i>Hoernesiella</i> Ichikawa, 1958 [ex Gugenberger, 1934].....	111
Género <i>Lilangina</i> Diener, 1906.....	112
Género <i>Reubenia</i> Cox, 1924.....	112
Género <i>Septihoernesia</i> Cox, 1964.....	113
Familia Dattidae Healey, 1908	
Género <i>Datta</i> Healey, 1908.....	114
Familia Isognomonidae Woodring, 1925	
Género <i>Isognomon</i> Lightfoot, 1786.....	115
Género <i>Leproconcha</i> Giebel, 1856.....	117
Género <i>Waagenopera</i> Tokuyama, 1959.....	118
Familia Posidoniidae Frech, 1909	

Género <i>Bositra</i> Gregorio, 1886.....	120
Género <i>Amonotis</i> Kittl, 1904.....	121
Género <i>Veldidenella</i> Alma, 1926.....	122
Género <i>Caenodiotis</i> Monari, 1994.....	123
Familia Pinnidae Leach, 1819	
Género <i>Pinna</i> Linné, 1758.....	125
Género <i>Atrina</i> Gray, 1840.....	128
Familia Limidae Rafinesque, 1815	
Género <i>Palaeolima</i> Hind, 1903.....	129
Género <i>Aviculolima</i> E. Phillippi, 1900.....	130
Género <i>Badiotella</i> Bittner, 1890.....	130
Género <i>Limatula</i> Wood, 1839.....	131
Género <i>Limea</i> Bronn, 1831.....	132
Género <i>Mysidioptera</i> Salomon, 1895.....	133
Género <i>Plagiostoma</i> Sowerby, 1814.....	134
Género <i>Serania</i> Krumbeck, 1923.....	135
Género <i>Tirolidia</i> Bittner, 1895.....	136
Género <i>Antiquilima</i> Cox, 1943.....	136
Género <i>Ctenostreon</i> Eichwald, 1862.....	137
Familia Gryphaeidae Vialov, 1936	
Género <i>Gryphaea</i> Lamarck, 1801.....	140
Familia Ostreidae Wilkes, 1810	
Género <i>Umbrostrea</i> Hautmann, 2001.....	141
Género <i>Actinostreon</i> Bayle, 1878.....	143
Género <i>Liostrongia</i> Douvillé, 1904.....	144
Familia Dimyidae Fischer, 1886	
Género <i>Atreta</i> Etallon, 1862.....	146
Género <i>Protostrea</i> Chen, 1976.....	147
Familia Plicatulidae Watson, 1930	
Género <i>Harpax</i> Parkinson, 1811.....	149
Género <i>Eoplicatula</i> Carter, 1990.....	150
Género <i>Pseudoplacunopsis</i> Bittner, 1895.....	151
Familia Pterinopectinidae Newell, 1938	
Género <i>Claraia</i> Bittner, 1901.....	156
Familia Aviculopectinidae Meek & Hayden, 1864	
Género <i>Eumorphotis</i> Bittner, 1901.....	156
Género <i>Ornithopecten</i> Cox, 1962.....	157
Género <i>Oxypteria</i> Waagen, 1907.....	158

Género <i>Antijanira</i> Bittner, 1901.....	158
Género <i>Amphijanira</i> Bittner, 1901.....	160
Género <i>Primahinnites</i> Repin, 1996.....	160
Género <i>Neomorphotis</i> Yin & Yin, 1983.....	161
Familia Deltopectinidae Dickins, 1957	
Género <i>Crittendenia</i> Newell & Boyd, 1995.....	163
Género <i>Streblopteria</i> M'Coy, 1851.....	164
Familia Leptochondriidae Newell & Boyd, 1995	
Género <i>Leptochondria</i> Bittner, 1891.....	166
Familia Buchiidae Cox, 1953	
Género <i>Bittneria</i> Broili, 1904.....	168
Género <i>Hokonua</i> Trechmann, 1918.....	168
Género <i>Sichuania</i> Chen, 1976.....	169
Género <i>Marwickiella</i> Sha & Fursich, 1994.....	170
Género <i>Anningella</i> Cox, 1958.....	171
Familia Monotidae Ficher, 1887	
Género <i>Monotis</i> Bronn, 1830.....	172
Género <i>Otapiria</i> Marwick, 1935.....	174
Familia Oxytomidae Ichikawa, 1958	
Género <i>Oxytoma</i> Meek, 1864.....	177
Género <i>Avicularca</i> von Bubnoff, 1821.....	178
Género <i>Meleagrinnella</i> Whitfield, 1885.....	178
Género <i>Jianchuania</i> Chen & Chen 1980.....	180
Género <i>Palmoxytoma</i> Cox, 1961.....	180
Familia Asoellidae Begg & Campbell, 1985	
Género <i>Asoella</i> Tokuyama, 1959.....	182
Género <i>Etalia</i> Begg & Campbell, 1985.....	184
Familia Prospandyliidae Pchelincev, 1960 (=Terquemiidae Cox, 1964)	
Género <i>Terquemia</i> Cox, 1964.....	185
Género <i>Newaagia</i> Hertlein, 1952.....	186
Género <i>Persia</i> Repin, 1996.....	187
Género <i>Pegmavalvula</i> Newell & Boyd, 1970.....	188
Familia Pergamidiidae Cox, 1969	
Género <i>Pergamidia</i> Bittner, 1891.....	190
Género <i>Krumbeckiella</i> Ichikawa, 1958.....	191
Género <i>Manticula</i> Waterhouse, 1960.....	192
Género <i>Semuridia</i> Melville, 1956.....	192
Género <i>Parapergamidia</i> Li, Zhu, Pang & Sha, 2007.....	193

Género <i>Oretia</i> Marwick, 1953.....	194
Familia Halobiidae Kittl, 1912	
Género <i>Halobia</i> Bronn, 1830.....	196
Género <i>Daonella</i> Mojsisovics, 1874.....	197
Género <i>Enteropleura</i> Kittl, 1912.....	198
Género <i>Aparimella</i> Campbell, 1994.....	199
Familia Propeamussiidae Abbot, 1954	
Género <i>Kolymonectes</i> Milova & Polubotko, 1976.....	201
Género <i>Parvamussium</i> Sacco, 1897.....	202
Familia Pectinidae Wilkes, 1810	
Género <i>Chlamys</i> Röding, 1798.....	204
Género <i>Weyla</i> J. Böhm, 1922.....	206
Género <i>Indopecten</i> Douglas, 1929.....	207
Género <i>Camptonectes</i> Agassiz in Meek, 1864.....	208
Género <i>Crenamussium</i> Newton, 1987.....	209
Género <i>Avichlamys</i> Allasinaz, 1972.....	210
Género <i>Pseudopecten</i> Bayle, 1878.....	211
Género <i>Agerchlamys</i> Damborenea, 1993.....	212
Género <i>Canadonectites</i> Aberhan, 1998.....	212
Género <i>Eopecten</i> Douville, 1897.....	213
Género <i>Janopecten</i> Archipov & Truselev, 1980.....	214
Género <i>Ochotochlamys</i> Milova & Polubotko, 1976.....	215
Género <i>Tosapecten</i> Kobayashi & Ichikawa, 1949.....	216
Género <i>Nevadapecten</i> Waller & Stanley, 2005.....	217
Género <i>Loxochlamys</i> Waller & Stanley, 2005.....	217
Género <i>Pleuronectites</i> von Schlotheim, 1820.....	218
Género <i>Periclaraiia</i> Li & Ding, 1981.....	219
Familia Entoliidae Teppner, 1922	
Género <i>Entolium</i> Meek, 1865.....	222
Género <i>Scythentolium</i> Allasinaz, 1972.....	223
Género <i>Filopecten</i> Allasinaz, 1972.....	223
Género <i>Posidonotis</i> Losacco, 1942.....	224
Género <i>Entolioides</i> Allasinaz, 1972.....	225
Familia Kalenteridae Marwick, 1953 (=Permophoridae Van Poel, 1959)	
Género <i>Permophorus</i> Chavan, 1954.....	228
Género <i>Curionia</i> Rossi Ronchetti & Allasinaz, 1965.....	229
Género <i>Triaphorus</i> Marwick, 1953.....	230
Género <i>Somareoides</i> Skwarko, 1983.....	231

Género <i>Kalentera</i> Marwick, 1953.....	231
Género <i>Ouamouia</i> Campbell, 1984.....	233
Género <i>Weixiella</i> Guo & Chen, 1985.....	233
Familia Myoconchidae Newell, 1957	
Género <i>Myoconcha</i> J. de C. Sowerby, 1824.....	235
Género <i>Pseudomyoconcha</i> Rossi Ronchetti, 1966.....	237
Género <i>Healeya</i> Hautmann, 2001.....	238
Familia Hippopodiidae Cox, 1969	
Género <i>Hippopodium</i> J. Sowerby, 1819.....	240
Familia Trigoniidae Lamarck, 1819	
Género <i>Trigonia</i> Bruguière, 1789.....	241
Género <i>Praegonia</i> Fleming, 1962.....	243
Género <i>Prorotrigonia</i> Cox, 1952.....	243
Género <i>Prosogyrotigonia</i> Krumbeck, 1924.....	244
Género <i>Geratrigonia</i> Kobayashi in Kobayashi & Mori, 1954.....	244
Género <i>Vaugonia</i> Crickmay, 1930.....	245
Género <i>Kyushutrigonia</i> Tamura & Nishimura, 1994.....	246
Género <i>Sichuantrigonia</i> Gou, 1993.....	247
Género <i>Jaworskiella</i> Leanza, 1942.....	247
Género <i>Guineana</i> Skwarko, 1967.....	248
Género <i>Frenguelliella</i> Leanza, 1942.....	248
Familia Costatoriidae Newell & Boyd, 1995	
Género <i>Costatoria</i> Waagen, 1906.....	250
Familia Myophoriidae Bronn (1847), 1849	
Género <i>Myophoria</i> Bronn, 1835.....	253
Género <i>Neoschizodus</i> Giebel, 1855.....	254
Género <i>Agonisca</i> Fleming, 1963.....	255
Género <i>Gruenewaldia</i> Wöhrmann, 1889.....	255
Género <i>Elegantinia</i> Waagen, 1906.....	256
Género <i>Caledogonia</i> Freneix & Avias, 1976.....	257
Género <i>Atalantia</i> Termier & Verriez 1974.....	258
Género <i>Liotrigonia</i> Cox, 1952.....	259
Género <i>Erugonia</i> Newton, 1987.....	259
Familia Minetrigoniidae Kobayashi, 1954	
Género <i>Minetrigonia</i> Kobayashi & Katayama, 1938.....	261
Género <i>Myophorigonia</i> Cox, 1952.....	262
Género <i>Perugonia</i> Kobayashi & Tamura, 1968.....	263
Género <i>Maoritrigonia</i> Fleming, 1962.....	263

Familia Groeberellidae Pérez, Reyes & Damborenea, 1995	
Género <i>Groeberella</i> Leanza 1993.....	265
Familia Corbulidae Lamarck (1818), 1819	
Género <i>Antiquicorbula</i> Hautmann, 2001.....	266
Familia Megalodontidae Morris & Lycett, 1853	
Género <i>Megalodon</i> J. De C. Sowerby, 1827.....	267
Género <i>Conchodon</i> Stoppani, 1865.....	268
Género <i>Pachyrisma</i> Morris & Lycett, 1850.....	269
Género <i>Paramegalodus</i> Cox, 1969.....	269
Género <i>Pomarangina</i> Diener, 1908.....	270
Género <i>Ampezzania</i> Allasinaz, 1977.....	271
Género <i>Triadomegalodon</i> Végh Neubrandt, 1974.....	271
Género <i>Quemocuomegalodon</i> Yao, Sha & Zhang, 2003.....	272
Género <i>Neomegalodon</i> Guembel, 1862.....	273
Género <i>Rhaetomegalodon</i> Végh Neubrandt, 1970.....	275
Familia Dicerocardiidae Kutassy, 1934	
Género <i>Dicerocardium</i> Stoppani, 1865.....	276
Género <i>Cornucardia</i> Koken, 1913.....	276
Género <i>Physocardia</i> Wöhrmann, 1894.....	277
Género <i>Carinocardia</i> Termier & Verriez, 1973.....	278
Familia Wallowaconchidae Yancey & Stanley, 1999	
Género <i>Wallowaconcha</i> Yancey & Stanley, 1999.....	279
Familia Lucinidae Fleming, 1828	
Género <i>Sinbadiella</i> Hautmann & Nützel, 2005.....	280
Género <i>Luciniola</i> Skeat & Madsen, 1898.....	281
Familia Thyasiridae Dall, 1901	
Género <i>Storthodon</i> Giebel, 1856.....	282
Familia Fimbriidae Nicol, 1950	
Género <i>Schafhaeutlia</i> Cossmann, 1897.....	283
Género <i>Sphaeriola</i> Stoliczka, 1871.....	285
Familia Carditidae Fleming, 1820 (1828)	
Género <i>Tutcheria</i> Cox, 1946.....	286
Género <i>Palaeocardita</i> Conrad, 1867.....	287
Género <i>Septocardia</i> Hall & Whitfield, 1877.....	288
Género <i>Schizocardita</i> Körner, 1937.....	289
Familia Astartidae D'Orbigny, 1844 (1884)	
Género <i>Coleopis</i> Fischer, 1887.....	290
Género <i>Astarte</i> J. Sowerby, 1816.....	291

Género <i>Coelastarte</i> Böhm, 1893.....	292
Género <i>Astartopsis</i> De Loriol, 1891.....	293
Género <i>Nicaniella</i> Chavan, 1945.....	294
Género <i>Radiastarte</i> Chen & Liu, 1976.....	294
Género <i>Neocrassina</i> Fischer, 1886.....	295
Género <i>Praeconia</i> Stoliczka, 1871.....	296
Género <i>Opis</i> Defrance, 1825.....	296
Familia Cardiniidae Zittel, 1881	
Género <i>Cardinia</i> Agassiz, 1841.....	298
Género <i>Balantioselena</i> Speden, 1962.....	209
Género <i>Isopristes</i> Nicoll & Allen, 1953.....	300
Género <i>Minepharus</i> Tokuyama, 1958.....	300
Género <i>Torastarte</i> Marwick, 1953.....	301
Género <i>Pseudastarte</i> Cossmann, 1921.....	302
Familia Myophoricardiidae Chavan in Vokes, 1967	
Género <i>Myophoricardium</i> von Wöhrmann, 1889.....	303
Género <i>Myophoriopsis</i> von Wöhrmann, 1889.....	304
Género <i>Pseudocorbula</i> E. Philippi, 1898.....	304
Familia Cardiidae Lamarck, 1809	
Género <i>Protocardia</i> von Beyrich, 1845.....	306
Género <i>Tulongocardium</i> Chen, Chen & Zhang in Lan & Chen, 1976.....	307
Género <i>Integricardium</i> Rollier, 1912.....	308
Familia Sowerbyidae Cox, 1929	
Género <i>Rhaetidia</i> Bittner, 1895.....	309
Familia Tancrediidae Meek, 1864	
Género <i>Tancredia</i> Lycett, 1850.....	311
Género <i>Sakawanella</i> Ichikawa, 1950.....	312
Familia Arcticidae Newton, 1891	
Género <i>Isocyprina</i> Röder, 1882.....	313
Género <i>Pseudotrapezium</i> Gissher, 1887.....	314
Familia Trapeziidae Lamy, 1920	
Género <i>Langvophorus</i> Vu Huc, 1977.....	315
Familia Pholadomyidae Gray, 1847	
Género <i>Pholadomya</i> G. B. Sowerby, 1823.....	316
Género <i>Anomalopleuroides</i> Cox, 1962.....	317
Género <i>Cortinia</i> Leonardi, 1948.....	318
Género <i>Goniomya</i> Agassiz, 1841.....	319



Género <i>Homomya</i> Agassiz, 1843.....	319
Género <i>Pachymya</i> J. de C. Sowerby, 1826.....	321
Familia Chaenomyidae Waterhouse, 1966	
Género <i>Osteomya</i> Moesch, 1874.....	322
Familia Pleuromyidae Dall, 1900	
Género <i>Pleuromya</i> Agassiz, 1842.....	323
Familia Burmesiidae Healey, 1908	
Género <i>Burmesia</i> Healey, 1908.....	326
Género <i>Prolaria</i> Healey, 1908.....	327
Género <i>Pseudoburmesia</i> Gou, 1993.....	327
Familia Ceratomyidae Arkell, 1934	
Género <i>Pteromya</i> Moore, 1861.....	329
Familia Thraciidae Stoliczka, 1870	
Género <i>Thracia</i> Sowerby, 1823.....	330
Familia Laternulidae Hedley, 1918	
Género <i>Cercomya</i> Agassiz, 1843.....	331
Familia Incierta	
Género <i>Laubeia</i> Bittner, 1895.....	332
2.5. Géneros no considerados.....	334
2.6. Comparación con la base de datos de Sepkoski.....	463
2.6.1. Resultado de la comparación.....	463
Anexo I: Tablas del capítulo 2.....	365
<b>3. El Registro Fósil de los Bivalvos: Rasgos Generales y Caracterización del Registro Triásico.....</b>	<b>390</b>
3.1. Introducción.....	391
3.2. El registro de los bivalvos durante el Fanerozoico.....	392
3.2.1. Hipótesis subyacentes.....	392
3.2.2. Metodología.....	394
3.2.3. Prueba estadística de las hipótesis.....	395
3.2.4. Resultados.....	396
3.2.5. Discusión.....	398
3.3. El registro fósil de los bivalvos triásicos.....	404
3.3.1. Hipótesis subyacentes y pruebas estadísticas.....	405
3.3.2. Resultados y discusión.....	406
Anexo II: Tablas y figuras del capítulo 3.....	410

<b>4. Dinámica de la Paleodiversidad de los Bivalvos originados en el intervalo de estudio .....</b>	<b>418</b>
4.1. Introducción.....	419
4.2. Objetivos y metodología.....	419
4.3. El colectivo triásico y su destino.....	420
4.3.1. Una primera aproximación (datos <i>Compendium</i> ).....	420
4.3.1.1. Resultados.....	420
a) Originación de géneros durante el Triásico.....	420
b) La diversidad del conjunto de géneros surgidos en el Triásico.....	421
c) Análisis detallado de las tasas de originación, extinción y crecimiento del conjunto durante el Triásico.....	422
d) Análisis de cohortes.....	423
4.3.1.2. Discusión.....	426
4.3.2. Comparación de resultados ( <i>Tesis</i> vs. <i>Compendium</i> ) para la diversidad de los bivalvos que surgen durante el Triásico.....	429
4.3.2.1. Resultados.....	430
a) Originación de géneros durante el Triásico.....	430
b) La diversidad del conjunto de géneros surgidos en el Triásico.....	430
c) Análisis detallado de las tasas de originación, extinción y crecimiento del conjunto durante el Triásico.....	431
d) Análisis de cohortes.....	432
4.3.2.2. Discusión.....	434
4.4. Los géneros surgidos en el Jurásico temprano y su destino.....	437
4.4.1. Resultados.....	437
a) La diversidad en términos de géneros nuevos producidos durante la recuperación post-triásica.....	437
b) Las cohortes hettangiense y sinemuriense.....	438
4.4.2. Discusión.....	440
Anexo III: Tablas y figuras del capítulo 4.....	441
<b>5. Paleoecología y biodiversidad de los bivalvos en el intervalo de estudio (Induense - Sinemuriense) .....</b>	<b>465</b>
5.1. Introducción.....	466
5.2. Diversidad taxonómica de los bivalvos y sus fluctuaciones en el intervalo de estudio.....	466
5.2.1. Resultados .....	466
a) Diversidad total de géneros de bivalvos presentes durante el intervalo de estudio (Induense-Sinemuriense) .....	466

b) Análisis detallado de las tasas de originación, extinción y crecimiento del conjunto de géneros presentes en el intervalo de estudio .....	467
5.3. El ecoespacio de los bivalvos y su variación en el intervalo de estudio (Induense-Sinemuriense) .....	468
5.3.1. Introducción y organización de los datos.....	468
5.3.2. Resultados .....	470
5.4. Discusión .....	471
Anexo IV: Tablas y figuras del capítulo 5 .....	475
<b>6. Conclusiones.....</b>	<b>485</b>
6.1. Revisión bibliográfica y discusión de los géneros.....	486
6.2. El registro fósil de los bivalvos durante el Fanerozoico.....	486
6.3. El registro fósil de los bivalvos triásicos.....	487
6.4. La paleodiversidad de los bivalvos surgidos en el Triásico y su destino.....	488
6.5. Paleoecología y biodiversidad de los bivalvos en el intervalo de estudio (Induense - Sinemuriense).....	491
<b>7. Bibliografía.....</b>	<b>493</b>

# Capítulo 1

## Introducción

# 1. Introducción

Los bivalvos son un grupo de invertebrados muy utilizado para el estudio de dinámicas evolutivas, dado que la concha que poseen los hace ser buenos candidatos para la fosilización y por tanto son abundantes en el registro. Además, su taxonomía está bastante bien establecida si los comparamos con otros grupos como los gasterópodos o los braquiópodos. El intervalo de estudio considerado en este trabajo abarca el Triásico y el Jurásico Inferior (Hetangiense y Sinemuriense) a nivel mundial. El Triásico se caracterizó por un clima cálido y uniforme, con un gradiente suave entre el ecuador y los polos y sin hielo polar (Sephton *et al.*, 2002), al igual que el Jurásico (Hallam, 1984), y se encuentra acotado por dos momentos de crisis, el límite Pérmico – Triásico (permo-trías) y el límite Triásico – Jurásico (trías-juras), aunque este último parece ser más bien un momento crítico, no tan importante como el primero, que se daría durante todo el Triásico Superior, debido a las altas tasas de extinción y las bajas tasas de originación (Bambach *et al.*, 2004; Lucas & Tanner, 2008). Estos autores postulan que tal vez, la magnitud que se le ha atribuido a este evento de extinción se debe al “efecto de correlación compilada” de gran cantidad de datos estratigráficos imprecisos, al efecto de Signor-Lipps y a la extrapolación de las conclusiones obtenidas para secciones locales a nivel global, mientras que otros autores (Hallam, 1981, 2002) observan un único momento a finales del Triásico. Además, es difícil saber cuál es la magnitud de este evento por los efectos de los cambios de facies (Jablonski, 2005). Sin embargo, la extinción permo-triásica fue la más severa (Raup, 1979; Erwin, 1993, 2006) y la recuperación de los ecosistemas tras este declive fue muy lenta si la comparamos con otros eventos (Erwin, 1998) ya que no finalizó hasta el Triásico Medio (Erwin, 1993; Benton, 2003). Desde el punto de vista paleoecológico, los bivalvos, junto con los braquiópodos, aunque estos últimos diezmadados, son los únicos que utilizan estrategias tanto infaunales como epifaunales en estos tiempos de crisis (Bottjer *et al.*, 2001) y de hecho, durante el Triásico más temprano, fueron numéricamente dominantes en las comunidades bentónicas, reemplazando a los braquiópodos como dominantes ecológicos (Fraiser & Bottjer, 2007a), aunque su abundancia ya había aumentado considerablemente durante el Pérmico Superior (Clapham & Bottjer, 2007). A partir del Anisiense empieza una etapa de diversificación que continuará hasta el Triásico Superior (con un máximo en el Carniense) donde, de nuevo, la extinción juega un papel importante (McRoberts, 2001; De Renzi y Ros, 2004, 2006a, b). Durante el Jurásico Inferior, volvemos a estar ante un momento de recuperación, aunque mucho más rápido que el anterior y mucho menos estudiado, y ya en el Hetangiense se observa una diversificación importante que culmina en el Pliensbachiense con la reaparición de los organismos arrecifales.

En general, aunque las extinciones en masa y sus causas han sido ampliamente estudiadas, las recuperaciones de la biota después de estos eventos no son bien conocidas (Rodland & Bottjer, 2001). El estudio de las recuperaciones es importante ya que nos proporciona información para entender los procesos por los cuales la vida responde a presiones severas globales, con el fin último de proporcionar estrategias que ayuden a superar la crisis biótica (De Renzi, 2001).

Estas dos extinciones que acotan el Triásico se incluyen dentro de las cinco grandes que se han reconocido a lo largo de todo el Fanerozoico (*The big five*) con devastadoras consecuencias para la biota global (Newell, 1967; Raup & Sepkoski, 1982), que quedarían encajadas en los ciclos de 62 ma propuestos por Rohde & Muller (2005).

Para el estudio de la paleodiversidad de los Moluscos Bivalvos, hay que tener en cuenta distintos factores. La preservación diferencial juega un rol importante a la hora de interpretar el registro fósil (De Renzi, 1992). Los bivalvos en el intervalo de tiempo considerado, tienen un registro muy desigual debido a las distintas variables que influyen en su conservación; por tanto se

requiere la consideración previa de los sesgos tafonómicos ya que éstos pueden ocultar aspectos paleobiológicos. Otro de los factores a tener en cuenta para el análisis de la paleodiversidad es la paleoecología del grupo en estudio; es necesario comprender cómo vivían y en qué ambientes para entender cuáles son las posibles causas de su desaparición o continuación en el registro. Y el factor más problemático de todos es la práctica taxonómica; es ineludible revisar cada uno de los géneros en estudio porque pueden haber errores en la taxonomía del grupo, lo cual nos produciría errores importantes en el cálculo de tasas de extinción y originación. Este aspecto es uno de los más criticados en este tipo de trabajos y que se ha procurado remediar en la medida de lo posible.

## 1. 1. Objetivos

Los objetivos de esta tesis pueden desglosarse en varios apartados. Por una parte se ha pretendido hacer una revisión de “todos” los géneros de bivalvos marinos que han sido descritos en el Triásico y el Jurásico Inferior a nivel mundial, en cuanto a su validez, su rango estratigráfico, su distribución paleogeográfica, su modo de vida y la mineralogía de su concha. Este “todos” está entrecomillado porque aunque hemos hecho una búsqueda exhaustiva de toda la información disponible, es posible que algunos géneros descritos y publicados en revistas de escasa difusión se hayan pasado por alto.

Para llevar a cabo este cometido se desarrollaron los siguientes objetivos particulares:

1.- Realización de búsquedas que se detallan en el capítulo 2 para localizar todos los géneros descritos en el intervalo de tiempo considerado.

2.- Recopilación de toda la bibliografía necesaria para la revisión de los géneros en los aspectos anteriormente mencionados.

3.- Elaboración de una base de datos para poder manejar el amplio volumen de literatura manejada en esta tesis.

4.- Revisión exhaustiva de la bibliografía para decidir cuáles son los géneros considerados, discutir sus distribuciones estratigráficas y paleogeográficas y asignar las categorías concernientes al modo de vida y la mineralogía de la concha.

Por otro lado, hemos querido saber cuáles son los posibles sesgos tafonómicos que afectan al registro fósil de los bivalvos durante todo el Fanerozoico y específicamente durante el Triásico.

Además, otro de nuestros objetivos ha sido estudiar la dinámica de la paleodiversidad de los bivalvos que surgen durante el Triásico y el Jurásico Inferior, las novedades, para lo cual nos hemos servido del análisis de cohortes y del análisis detallado de las tasas de originación, extinción y crecimiento del mismo conjunto. Lo mismo se ha hecho con el total de géneros presentes durante todo el intervalo de estudio, tanto las novedades como los géneros supervivientes, pero en este caso aparte de estudiar cómo cambia la diversidad taxonómica en nuestro intervalo de estudio se ha dado especial énfasis a cómo cambia la diversidad paleoecológica en el mismo.

Estos objetivos se han desarrollado en los capítulos que siguen, los cuales se han estructurado de la siguiente manera: en el capítulo 2 se han plasmado los resultados de la revisión bibliográfica, con la discusión tanto de los datos (géneros) considerados como de los no considerados. Para tener en cuenta todos los géneros que alguna vez se habían citado en el Triásico y el Jurásico Inferior, se procedió a la consulta de los volúmenes del Zoological Record (1965-2005) y además se tuvieron en cuenta todos los géneros recopilados por Sepkoski (2002), base de datos con la cual se ha efectuado una comparación. En el capítulo 3 se han evaluado los sesgos tafonómicos que afectan al registro de los bivalvos; en la primera parte evaluamos los sesgos

que afectarían a dicho registro para todo el Fanerozoico y a nivel de familia; en la segunda, nos hemos centrado en el registro triásico y jurásico temprano a nivel de género, presentando los datos provisionales que obtuvimos con la base de datos de Sepkoski (2002) previamente filtrada y los datos obtenidos en la presente tesis, los resultados del análisis y su discusión. En el capítulo 4 se presenta el análisis de la dinámica de la diversidad de los bivalvos del Triásico y Jurásico Inferior. En este capítulo, como en el anterior, se presentan los datos provisionales y los datos definitivos aportados en esta tesis, con los resultados de los análisis y su discusión. En el capítulo 5 se han analizado únicamente los datos obtenidos en la presente tesis, para todos los géneros presentes en el intervalo de estudio, prestando especial atención a la dinámica paleoecológica del conjunto. Respecto a los capítulos 2 a 5, simplemente comentar, que para una mejor comprensión de los mismos, se ha optado por incluir en cada uno de ellos su apartado de metodología correspondiente, al igual que las tablas y figuras, las cuales se presentan en un anexo al final de cada uno de los diferentes capítulos.

Finalmente, el capítulo 6 presenta las conclusiones extraídas de los capítulos anteriores y el capítulo 7 la bibliografía citada en este trabajo.

## **Capítulo 2**

# **Revisión Bibliográfica: recopilación de datos y discusión de los géneros**



## 2. 1. Introducción

En este capítulo nos vamos a centrar en la discusión de los géneros de bivalvos incluidos en nuestro intervalo de estudio, es decir, el Triásico y el Jurásico Inferior (Hettangiense y Sinemuriense), y en los que no hemos considerado por diversas razones. En el caso de los géneros considerados se han tenido en cuenta cuatro aspectos para cada uno de ellos, su rango estratigráfico, su distribución paleogeográfica, su modo de vida y la mineralogía de su concha. Se han tratado los bivalvos exclusivamente **marinos**, por lo que no se han tratado los géneros pertenecientes a las familias Pachycardiidae, Unionidae y Neomiodontidae. Todos los datos de esta tesis provienen exclusivamente de la literatura. Para la época anterior a 1965 se ha tomado como referencia el *Treatise on Invertebrate Paleontology*, aceptando en casi todos los casos las sinonimias propuestas, aunque hay casos concretos que se verán en el apartado de 2.4, en los que literatura posterior ha modificado lo establecido en dicho tratado. En muchos casos también hemos recurrido a literatura anterior al mismo para intentar esclarecer algunos problemas. Para la época que va entre 1965 y la actualidad se ha realizado una búsqueda bibliográfica que se detalla en el apartado 2.2. La búsqueda, también se ha realizado para bibliografía anterior a esta fecha, pero ésta no ha sido exhaustiva, solo se han tenido en cuenta trabajos que nos ayudaran a resolver problemas puntuales y está indicado en la discusión de cada uno de los géneros.

El método de trabajo ha sido el siguiente, en un primer momento se han considerado todos los géneros que en algún momento se han descrito en nuestro intervalo de estudio. Mediante el estudio minucioso de la literatura se han eliminado todos aquellos que por una u otra razón no son considerados y/o sus citas en nuestro intervalo de estudio no han podido ser verificadas. Todos ellos son tratados en el apartado 2.5, listados en orden alfabético, con una breve explicación del motivo de su exclusión. Concretamente, no han sido contemplados: 1) los géneros puestos en sinonimia por motivos suficientemente justificados, 2) los subgéneros que en muchos casos se utilizan en la literatura como géneros pero para los que no se ha localizado ningún trabajo que los elevara de categoría taxonómica, 3) los géneros que aun siendo citados en el rango de estudio no ha sido verificada su presencia en el mismo y 4) los géneros invalidados por haberles dado nombres que ya estaban siendo utilizados por otros taxones de invertebrados (homonimias). Además, existen otros géneros que han sido considerados por el *Compendium of Fossil Marine Genera* publicado por Sepkoski (2002), pero no han sido incluidos en este apartado por ser su exclusión bastante obvia. En la mayoría de los casos se trata de subgéneros de géneros que si hemos considerado, ya que Sepkoski consideró tanto géneros como subgéneros sin hacer distinción entre ellos. En la tabla 2.2, se dan todos los géneros que han sido considerados por Sepkoski (2002) y por la presente tesis y su comparación. En el caso de los géneros considerados por Sepkoski (2002) y a la vez no considerados en esta tesis, se da un breve motivo de su exclusión (ver apartado 2.6). Además, al final de este capítulo se listaran una serie de géneros que no han sido considerados en nuestro estudio por falta de información.

La toma de datos se ha hecho en la medida de lo posible sobre bibliografía en la que aparecieran imágenes y/o descripciones sobre los taxones considerados con las que poder contrastar las asignaciones. En algunos casos se ha tenido en cuenta bibliografía no figurada, siempre y cuando las citas se encontraran dentro del rango estratigráfico revisado del género. En algunos casos no ha sido posible conseguir este tipo de información y se ha tenido que recurrir a compilaciones de datos como Diener (1923), Kutassy (1931), Cox *et al.* (1969), Vokes (1980), *Zoological Record*, entre otras, aunque en ningún caso los datos han sido solo basados en éstas.

Los datos taxonómicos han sido revisados hasta donde ha sido posible teniendo en cuenta que sólo disponíamos de bibliografía con el objetivo de asignar los datos al género correcto. Para ello, se han comparado las diagnósis de los géneros con las descripciones y figuraciones ofrecidas por los trabajos y se ha procedido a la consulta de distintos especialistas. Además, con el objetivo de adquirir cierto conocimiento de las faunas estudiadas, se procedió a la revisión de colecciones de bivalvos del Triásico y Jurásico Inferior en distintos museos (Natural History Museum of Los Angeles; Museo del Dipartimento di Scienze della Terra, Università degli Studi di Ferrara). Hay que tener en cuenta que aun con todo el esfuerzo realizado es imposible eliminar todos los errores taxonómicos y las decisiones tomadas son siempre subjetivas siguiendo a uno u otro autor (indicado en la discusión de cada uno de los géneros).

Para la asignación de los géneros a las distintas familias, se ha seguido Cox *et al.* (1969) en los géneros descritos con anterioridad a este trabajo, siempre y cuando no hubiera literatura más reciente que nos indicara cambios de asignación; esto es señalado para cada caso. Para los géneros posteriores a 1965, la asignación ha sido establecida por la bibliografía posterior a este año.

La sistemática seguida es la ofrecida por Amler (1999, 2000), salvo algunos pequeños cambios que se indican al inicio del apartado 2.4.

## 2. 2. Metodología

### 2. 2. 1. Recopilación bibliográfica

En primer lugar se procedió a la recopilación bibliográfica necesaria para llevar a cabo nuestro estudio. Para ello, por una parte se procedió a la consulta del Zoological Record (ZR) para localizar todos los géneros nuevos que se habían descrito desde 1965 hasta la actualidad. Además también se consultó este recurso para recopilar información acerca de los géneros descritos con anterioridad para este intervalo de tiempo. Del año 1965 al 1978 los volúmenes del ZR fueron consultados manualmente, desde 1978 al 2005 se consultaron electrónicamente en la biblioteca de la facultad de Geología de la Universidad de Barcelona. Además, en estas mismas dependencias se realizaron búsquedas por palabras clave en otra base de datos, GeoRef, la cual incluye referencias bibliográficas desde 1785 hasta la actualidad, con el objetivo de recopilar todas las citas publicadas que fueran de interés para nuestro estudio. Posteriormente al año 2005 se ha estado al tanto de todas las publicaciones en el ámbito de nuestro estudio.

Una vez localizado todo el material bibliográfico necesario se procedió a su búsqueda en distintas bibliotecas tanto nacionales como internacionales entre las que podemos destacar: Biblioteca de las Facultades de Geología y de Biología de la Universidad de Barcelona, Biblioteca del Instituto Jaume Almera (Barcelona), Biblioteca del Museo de Ciencias Naturales de Madrid, Biblioteca de las facultades de Biología y Geología de la Universidad Complutense de Madrid, Biblioteca del Museo del Instituto Geológico y Minero de España (Madrid), Biblioteca de la Facultad de Geología de la Universidad de Zaragoza, Biblioteca de la Facultad de Ciencias de Granada, Biblioteca de la Facultad de Ciencias de la Universitat de Valencia, Biblioteca de la Università degli studi di Ferrara (Italia), Biblioteca de la Università degli studi di Torino (Italia), Biblioteca de la University of Southern California (USA), Biblioteca del Museo de Ciencias Naturales de Los Angeles (USA), Biblioteca del Museo de Ciencias Naturales de La Plata (Argentina), Biblioteca de la Universidad de Buenos Aires (Argentina), Biblioteca de la Universidad Nacional de La Plata (Argentina) y Biblioteca Geológica Minera de Buenos Aires (Argentina). Además se ha tenido acceso a las bibliotecas personales de diversos investigadores,

entre las que podemos destacar por su gran interés para nuestro trabajo, la de la Dra. Susana E. Damborenea. Por otro lado, ya se disponía de la biblioteca personal de uno de mis directores, Ana Márquez Aliaga, sobre bivalvos del Triásico y en la que se cuenta con gran cantidad de trabajos clásicos. Los artículos no encontrados en estas bibliotecas han sido conseguidos por préstamo interbibliotecario o directamente a los autores, aunque no se ha llegado a recopilar toda la información que hubiera sido idónea, ya que la bibliografía es muchísima y en muchos casos difícil de conseguir. Los problemas se han centrado sobre todo en la bibliografía sobre China y Rusia, y principalmente para la bibliografía anterior a 1980. En estos casos ha sido muy difícil localizar a los autores, teniendo en cuenta además, las dificultades derivadas del propio idioma. Lo cual, por ejemplo no ocurre con Japón, ya que la mayoría de los trabajos, incluso en los años 50 están publicados en inglés.

### 2. 2. 2. Elaboración de la base de datos

Dado que el gran volumen de bibliografía y de datos tratados en esta tesis es bastante grande, en primer lugar se procedió a la elaboración de una base de datos que nos permitiera manejarlos de forma rápida y eficaz. Previamente, existía una base de datos de la biblioteca de uno de mis directores, Ana Márquez Aliaga, con información bibliográfica, sobre la que desarrollamos la nuestra añadiendo y modificando los campos necesarios para llevar a cabo nuestra investigación. Esta base de datos se confeccionó en el programa informático FileMaker Pro 8.5, Inc. La elección de este programa fue debida a la sencillez de su construcción, manejo y relación de datos. La base de datos consta de cuatro presentaciones con una serie de campos que se van combinando según la necesidad de cada una de ellas. La primera consta de información bibliográfica de cada uno de los artículos consultados y los campos incluidos son los siguientes: número de registro, autor/es, año, título, revista, volumen y paginas, país, región, edad (piso y subpiso), palabras clave, ubicación del artículo, un campo sumatorio de especies que están incluidas en la segunda presentación y un campo contenedor donde se incluye el archivo PDF del artículo cuando éste está disponible. La segunda presentación consta de algunos de los campos enumerados en la primera presentación, pero además en esta presentación se incluyen todos los géneros (y especies cuando son dadas) estudiados en los artículos con su rango estratigráfico y geográfico, cuando se indican. También consta de un campo de notas, donde se incluye un pequeño resumen del artículo y toda la información sobre paleoecología y mineralogía en el caso de que la haya. La tercera es una presentación que nos permite hacer listados de las fichas seleccionadas, muy útil a la hora de localizar los artículos referentes a la búsqueda efectuada. La cuarta presentación consta de un solo campo donde se suman el de autor, año, título, publicación, volumen y paginas para poder obtener fácilmente la cita de cada una de las publicaciones consultadas. La función de esta base de datos es poder acceder a todos los datos para cada género estudiado con rapidez y sin omisión de la información que tenemos disponible ya que consta de unos 3000 registros.

Es muy importante la introducción de las especies en la base de datos, en lugar de sólo los géneros, ya que nos permite controlar las distintas asignaciones que se les ha ido dando a lo largo del tiempo. Por ejemplo, la especie *decidens*, Bittner, 1899, fue descrita en el género *Pseudomonotis*, asignada posteriormente según autores a *Streblochondria* y *Claraia*, para al final ser asignada por Newell & Boyd (1995) a *Crittendenia* y como especie tipo de *Claraia* (*Bittnericlarai*) asignada por Gavrilova (1996). Si no hubiésemos introducido las especies en la base de datos, habría sido imposible seguir la historia de esta especie y habríamos tenido en cuenta la cita de la misma en cuatro géneros distintos.

## 2. 3. Organización de los datos

Como ya se ha dicho anteriormente, los datos para los géneros considerados en este trabajo se han organizado en los puntos que se desarrollan a continuación. Toda la información se presenta de forma sintética en la tabla 2.1 (anexo 1).

### 2. 3. 1. Rango estratigráfico

La base temporal para el establecimiento de los rangos estratigráficos la hemos tomado de Gradstein & Ogg (2004) (ver en anexo 1). Se han seguido los nombres de los pisos especificados en esta tabla en todos los casos excepto en el caso del Pérmico. El Pérmico está subdividido en tres épocas, Cisuraliense, Guadalupiense y Lonpingiense, a los cuales hemos denominado Pérmico Inferior, Medio y Superior, respectivamente.

Para las equivalencias entre las distintas escalas utilizadas en los trabajos revisados se han utilizado las tablas de conversión ofrecidas por la PaleoBiological Database (**PBDB**) (<http://flatpebble.nceas.ucsb.edu/cgi-bin/bridge.pl?user=Guest&action=displayHomePage>) y por GeoWhen Database (<http://www.stratigraphy.org/geowhen/index.html>).

Hemos encontrado algunos problemas a la hora de separar el Rhaetiense del Noriense en trabajos anteriores a la redefinición del Rhaetiense por Dagys & Dagys (1994). Al menos la formación Kössen en Austria y la formación Gabbs en USA pueden considerarse de edad Rhaetiense (Dagys & Dagys, 1994; Hallam, 2002).

Para cada género se indica el rango estratigráfico observado después de la revisión de la bibliografía, indicando en cada caso las dos citas principales de las cuales se ha tomado la primera y última aparición. Los rangos estratigráficos han sido comparados con los ofrecidos con Cox *et al.* (1969), ya que este trabajo ha sido tomado como referencia en los inicios de esta tesis y es el último publicado en el que se hizo una revisión taxonómica exhaustiva y ofrece este tipo de datos. En la mayoría de los casos el rango ha sido modificado. Además, han sido comparados también con los datos ofrecidos por Sepkoski (2002) (ver apartado 2.6).

Hay que tener en cuenta que los rangos estratigráficos ofrecidos son observados, es decir, la primera y la última aparición de un taxón son los límites del rango estratigráfico observado, el cual es una aproximación al real y por tanto también a los momentos de originación y extinción. Los efectos del muestreo, los hiatos estratigráficos, los efectos de las transgresiones y las regresiones, entre otros factores, pueden modificar nuestra realidad a este respecto (Holland, 1995). Además, tenemos que tener presente que los bivalvos son fósiles especialmente dependientes de facies.

### 2. 3. 2. Distribución paleogeográfica

Para cada género se da la distribución paleogeográfica que tenía exclusivamente para el intervalo de tiempo considerado en este trabajo, habiendo revisado previamente que las distintas citas atribuidas a cada género sean correctas en la medida de lo posible, teniendo en cuenta que únicamente disponemos de datos bibliográficos. No se pretende en este apartado hacer un estudio paleobiogeográfico, aunque los dominios considerados se hayan establecido tanto en sentido paleogeográfico como paleobiogeográfico (Westermann, 2000), si no simplemente, dar la distribución de cada género y representarla gráficamente en mapas paleogeográficos. Por tanto el término dominio, como es utilizado en este trabajo, no tiene ningún tipo de implicación

paleobiogeográfica.

La distribución de cada uno de los géneros en el espacio y en el tiempo se muestra en tres mapas, uno para el intervalo Pérmico – Triásico, otro para el Triásico Medio y uno más para el intervalo Triásico – Jurásico. Estos mapas han sido dibujados por el ilustrador científico D. Oscar Sanisidro, bajo nuestras indicaciones y basado en los datos de varias fuentes que se indican más adelante. Estas representaciones contemplan la disposición de los continentes en los tres momentos del tiempo elegidos pero no son totalmente fieles a todos los datos que se conocen actualmente, si no que son una representación esquemática de la posición de los mismos. El primer mapa ha sido realizado siguiendo básicamente a Ziegler *et al.* (1997), así como los mapas de Christopher Scotese disponibles en su página web Paleomap Project (<http://www.scotese.com>), los dos siguientes han sido basados en Golonka & Ford (2000) y Golonka (2004, 2007). Se han introducido algunos cambios sobre todo en la configuración del bloque Cimerian, el bloque Lhasa y la parte sur del Tethys basadas en Dèzes (1999), Nicoll (2002), Yin & Grant-Mackie (2005) y Yin & McRoberts (2006).

La distribución paleogeográfica para cada uno de los géneros se da por países que hemos agrupado en los siguientes dominios paleogeográficos: Tethys, Circumpacífico, Boreal y Austral. Se considera como dominio Tethys, sin diferenciar entre Neotethys y Paleotethys, toda la extensión que cubría el mar del Tethys en el intervalo de tiempo considerado. El dominio Boreal estaría constituido básicamente por la parte norte de Rusia, Groenlandia y el Norte de Canadá. El dominio Austral incluiría la parte sur de Sudamérica (Argentina), Nueva Zelanda, Nueva Guinea y la Antártida. Por último el dominio Circumpacífico cubriría toda la extensión que ocupaba el Paleopacífico, estando acotado en el norte y el sur por los dominios Boreal y Austral, respectivamente.

Para la situación de los países en los distintos dominios hemos utilizado sobre todo Nakazawa (1991), Decourt *et al.* (1993), Metcalfe (1998, 1999), Gaetani *et al.* (2000a, b, c), Acharyya (2000), Stampfli *et al.* (2001), Stampfli & Borel (2002, 2004), Chumakov & Zharkov (2003), Klets (2005), además de los anteriormente citados para la construcción de los mapas. En la distribución paleogeográfica de cada uno de los géneros, se agrupan los países en los que han sido hallados, agrupados en los dominios anteriormente mencionados.

Para cada uno de los géneros se indica exclusivamente la distribución en el intervalo de estudio considerado en este trabajo, aunque en algunos casos se ha comentado su distribución posterior cuando nos ha parecido interesante por diversos motivos. La distribución de los diferentes géneros se ha organizado para los distintos dominios mencionados, y en cada uno de ellos se indican los países en los que ha sido hallado el género con las correspondientes citas de las cuales se ha extraído la información. En algunos casos, las asignaciones a los géneros en la bibliografía son dudosas, lo cual ha sido indicado por un signo de interrogación (?) cuando la cita ha sido considerada en la distribución del género. En otros casos, se han comentado los datos ofrecidos por trabajos en los que no hay figuración de los ejemplares, pero no se han tenido en cuenta en la distribución aceptada del género. Esto es debido a que somos conscientes de que en algunos casos no disponemos de toda la bibliografía que habría sido deseable. Estos casos los encontramos sobre todo en la bibliografía procedente de Rusia y China, como ya se ha comentado anteriormente, debido a los problemas para localizar esta bibliografía sobre todo anterior a la década de los 80.



### 2. 3. 3. Modo de vida

Los modos de vida de los géneros considerados en el presente estudio han sido asignados siguiendo la bibliografía disponible para casos concretos y cuando esto no ha sido posible se han inferido bien por morfología funcional o por analogía con especies actuales relacionadas. Las categorías consideradas están basadas principalmente en Stanley (1969, 1970, 1972), Kauffman (en Cox *et al.*, 1969), Bambach (1977, 1983) y otros. Hay que aclarar que las pautas que se van a dar en este apartado son generales y casi siempre van a haber excepciones, por tanto serán orientativas y siempre para individuos adultos (no se tendrán en cuenta los distintos modos de vida que puede exhibir un bivalvo a lo largo de su ontogenia). También hay que tener en cuenta que no siempre es posible asignar un único modo de vida a cada género. En los casos en que la asignación no sea posible por no disponer de información suficiente sobre la morfología del género o de los ambientes en los que se registra, se le asignará el modo de vida predominante en la familia a la que pertenezca para los análisis estadísticos. Se tendrá en cuenta también en este capítulo el modo de alimentación.

#### 2. 3. 3. 1. Aspectos considerados

Se han tenido en cuenta los siguientes aspectos para establecer los distintos modos de vida:

##### A. Posición de vida con respecto a la columna de agua

Los moluscos bivalvos son predominantemente **bentónicos (B)** y aunque no se conocen especies típicamente pelágicas, algunas especies fósiles podrían haberlo sido ya que se encuentran ampliamente distribuidas (Camacho *et al.*, 2007). Las especies actuales tienen una fase larval pelágica de duración variable, mediante las cuales se distribuyen geográficamente. Algunas especies fósiles han sido interpretadas como **pseudoplanctónicas (Ps)**. Algunos de estos casos los veremos en la discusión acerca del modo de vida de algunos géneros como *Pseudomytiloides*, *Bositra*, *Gervillia*, *Amonotis*, *Liostraea*, *Harpax*, *Claraia*, *Monotis*, *Oxytoma*, *Meleagrinella*, *Halobia*, *Daonella*, *Parvamussium* o *Posidonotis*. Todos los bivalvos se considerarán bentónicos, ya que se cree improbable que ninguno tuviera exclusivamente un modo de vida pseudoplantónico, pero se consideraran los casos en los que éste fuera utilizado eventualmente. Un caso que parece bastante claro es el de *Liostraea erina* (d'Orbigny), la cual es hallada cementada a ammonoideos del género *Leioceras* en el Jurásico Medio de Opalinum Clay (Suiza) y las evidencias apuntan a que lo hacía mientras el ammonoideo estaba en vida (Etter, 1996).

##### B. Estrategia alimentaria

Los bivalvos suelen emplear dos modos básicos de alimentación: **suspensívoro (S)** y **detritívoro (D)**. También podemos encontrar bivalvos carnívoros, pero éstos quedan fuera de nuestro estudio ya que los Septibranchios aparecen en el Jurásico (posteriormente al Sinemuriense). La mayoría de los bivalvos estudiados son suspensívoros, aunque unos pocos (familias Nuculidae y Nuculanidae) son considerados detritívoros (Stanley, 1970). Pero hay que tener cuidado a la hora de adjudicar una u otra estrategia ya que se ha observado en especies actuales que no todos los bivalvos utilizan exclusivamente una de las dos estrategias (Cadée, 1984). Algunos ejemplos caerían precisamente dentro de las familias Nuculidae y Nuculanidae, como es el caso, entre otros, de la actual *Yoldia eightsi* (Davenport, 1988). Otras especies actuales pertenecientes a Tellinoidea, como *Scrobicularia plana*, *Tellina tenuis* o *Macoma*

*nasuta* han exhibido un comportamiento oportunista en este sentido. Incluso en *Mytilus edulis*, típicamente considerado suspensívoro, se ha observado que recoge material con su pie del sedimento (Cadée, 1984). Dentro de las familias de Nuculanoideos veremos ejemplos como los de *Palaeoneilo* o *Phestia* a los cuales se les asigna una estrategia alimentaria detritívora. Sin embargo, entre los tellínidos encontramos tanto detritívoros como suspensívoros y parece bastante aceptado que los más antiguos eran suspensívoros y que los detritívoros no aparecerían hasta el Cretácico Inferior (Jablonski & Bottjer, 1988), por tanto, algunos géneros presentes en nuestro intervalo de estudio como *Tancredia* o *Sakawanella* son considerados suspensívoros.

Aun con los inconvenientes comentados anteriormente, la mayoría de los bivalvos pueden asignarse a uno u otro grupo (Levinton, 1974). En los fósiles no tenemos evidencias directas que nos permitan saber con total seguridad si un bivalvo era suspensívoro o detritívoro, pero se les adjudica una u otra estrategia en función de nuestro conocimiento sobre bivalvos actuales. Los bivalvos que se alimentan de detritos han de moverse para conseguir el alimento y por tanto se asociarán con formas excavadoras activas, las cuales suelen tener conchas delgadas o moderadamente gruesas, una ornamentación débil o ausente, aunque algunos tipos de ornamentación como la divaricada pueden ayudar en la excavación (Checa & Jiménez-Jiménez, 2003b), un margen antero-ventral triangular, el ancho máximo de la concha cerca de la parte dorsal más que del margen ventral, etc. (Stanley, 1970). Todas estas características han de ser tomadas con precaución ya que podemos encontrar excepciones para casi todas ellas, por lo que hay que tomarlas todas en conjunto para cada caso.

En algunas especies actuales se han observado casos especiales de alimentación como bivalvos que digieren celulosa (ej. *Teredo*) con el estómago totalmente modificado, otros son comensales, parásitos o contienen organismos simbioses. Del único caso especial que nos vamos a ocupar va a ser de los bivalvos que tienen fotosimbioses o quimiosimbioses, ya que los demás no entran dentro de este estudio. Observando a las especies actuales con **fotosimbioses (F)** podemos ver que en muchos casos hay modificaciones asociadas en la concha y por lo tanto, podremos buscar estas modificaciones en nuestras conchas fósiles. Las modificaciones que podrían hacernos sospechar según Vogel (1975) serían: (1) gran tamaño, pues al tener fotosimbioses el metabolismo es más acelerado, (2) conchas pesadas, por el aumento de la calcificación, (3) regiones translúcidas en la concha, dejando que la luz pueda llegar hasta los fotosimbioses sin necesidad de abrir la concha, (4) márgenes plegados, que aumentan la superficie disponible para los fotosimbioses, (5) capacidad de abrir mucho las valvas y (6) asociados a ambientes tropicales en aguas someras, al igual que los actuales. Algunos posibles ejemplos que se verán más adelante son *Opisoma*, *Dicerocardium* o *Wallowaconcha*. Pero hay que tener en cuenta que muchas de las especies actuales que contienen fotosimbioses no presentan modificaciones especializadas en la concha para la fotosimbiosis. Por tanto es aconsejable considerar la opción de la fotosimbiosis cuando la morfología observada esté de acuerdo con las características anteriormente expuestas y otras funciones alternativas hayan sido descartadas (Savazzi, 2001).

La **quimiosimbiosis (Q)** requiere adaptaciones fisiológicas que no dejan evidencias directas sobre la morfología de la concha por lo que inferir su presencia en el pasado solo se podrá hacer por evidencias indirectas (Seilacher, 1990). Las especies actuales con quimiosimbioses suelen habitar ambientes disóxicos, anóxicos, pobres en nutrientes o tóxicos como pueden ser surgencias volcánicas submarinas, manglares o cuencas estancadas hipersalinas. El encontrar los fósiles en este tipo de sedimentos puede llevarnos a pensar en una posible relación quimiosimbiosis. En el caso de la quimiosimbiosis, en la asociación entre el bivalvo y la

bacteria quimioautotrófica, el bivalvo ha de proveer a las bacterias de sulfuro o metano. En el caso de los thyasíridos actuales, se ha observado que excavan largos túneles que pueden llegar a ser muy ramificados para acceder al azufre reducido que necesitan sus simbioses (Dufour & Felbeck, 2003). Esto también se ha observado en *Solemya* y otros lucínidos (Seilacher, 1990; Taylor & Glover, 2000). Estas galerías (icnofósiles) fosilizan con cierta frecuencia y pueden ayudarnos a detectar indirectamente la quimiosimbiosis sobre todo si las encontramos asociadas a sedimentos anóxicos (Savazzi, 2001).

### C. Posición de vida con respecto al sustrato

Con relación al sustrato, podemos considerar 3 categorías: **epifaunales (B)**, **infaunales (I)** y **semiinfaunales (SI)** (Stanley, 1970). Se consideraran como epifaunales aquellos que vivan sobre el sustrato, como infaunales aquellos que vivan dentro del sustrato y como semiinfaunales a los que vivan parcialmente enterrados en el sustrato. Los bivalvos semiinfaunales suelen vivir con la parte umbonal incrustada en el sedimento (ej. *Pinna*) y normalmente sujetos por el biso.

### D. Movilidad

En relación a la movilidad que exhiben los bivalvos se establecerán distintas categorías: **sedentarios (Se)**, **móviles facultativos (Mf)**, **móviles lentos (MI)** y **móviles rápidos (Mr)**.

Se consideraran sedentarios a todos aquellos que carecen de la capacidad de movimiento en su estadio adulto, ya sea por cementación al sustrato (ej. *Umbrostrea*), por permanecer sujetos por el biso (ej. *Agerchlamys*) o simplemente por yacer en el sustrato sin posibilidad de movimiento (ej. *Gervilleioperna*). Dentro del grupo de los bivalvos móviles se considerara la velocidad del movimiento, en el caso de los bivalvos que viven enterrados en el sedimento y en los casos que sea posible (más adelante se verán las características de la concha que pueden indicarnos si un bivalvo era un excavador rápido o lento). En este grupo también se consideraran los bivalvos con capacidades nadadoras y se diferenciara entre aquellos que pueden realizar movimientos ante perturbaciones como algunos límidos y aquellos que pudieron ser verdaderos nadadores.

### E. Fijación al sustrato

La fijación al sustrato se puede dar bien por cementación de la concha al sustrato o por la sujeción por el biso al mismo, ya sea **endobisado (Endo)** en el caso de los infaunales (ej. *Catella*) o **epibisado (Epi)** en el de los epifaunales (ej. *Ochotochlamys*). Los bivalvos perforadores de sustratos duros pueden también fijarse mediante el pie, que se modifica y actúa como de ventosa. Además algunos como los anomiidos pueden sujetarse al sustrato mediante estructuras de naturaleza orgánica (Bromley & Heinberg, 2006). Algunos bivalvos viven simplemente reclinados en el sustrato sin ningún tipo de fijación y otros pueden adherirse al sustrato y soltarse si las condiciones no son las idóneas para volver a fijarse en otra localización.

## 2. 3. 3. 2. Modos de vida considerados

A continuación se detallan los modos de vida considerados en este estudio y las características que se reflejan en la concha que nos pueden ayudar a reconocerlos. Los caracteres morfológicos indicativos del modo de vida que pueden llegar a fosilizar que van a



ser considerados son la forma de la concha, el grado de inequivalvidad y de inequilateralidad, la ornamentación, la orientación de los umbos, las impresiones musculares (aductores, pedales), el tipo de ligamento, el tipo de charnela, la forma de la línea paleal, la presencia/ausencia y forma de las aurículas y de la escotadura bisal, la presencia/ausencia de aperturas sifonales y pedales, y algunas características especiales que pueden ser indicativas de según qué modos de vida como puede ser la presencia de lúnula y escudete, el ángulo umbonal, etc.

Hay que tener en cuenta que no a todos los géneros de bivalvos se le puede asignar un solo modo de vida, ya que puede haber variabilidad en este aspecto entre las distintas especies que forman un determinado género o evidencias de que puedan exhibir más de uno, por ejemplo, la morfología de *Kolymonectes* indica que viviría la mayoría del tiempo reclinado sobre el sustrato, pero eventualmente podría realizar también ciclos natatorios.

### **A. Excavadores de sustratos blandos**

Aquí consideraremos los bivalvos infaunales que excavan en sustratos blandos y se mantienen enterrados o semienterrados durante su vida (Stanley, 1970). Se distinguirá entre excavadores superficiales y excavadores profundos, se tendrá en cuenta si son excavadores rápidos o lentos y si son suspensívoros o detritívoros. La **forma** de la concha variará en función de la profundidad y velocidad de enterramiento pero en general suelen tener una relación entre la longitud antero-posterior y la longitud dorso-ventral menor de 1.35 y entre la longitud dorso-ventral y el grosor de la concha mayor de 1.5. Los excavadores rápidos suelen tener conchas comprimidas lateralmente mientras que los lentos exhiben formas más globosas (Savazzi, 1987; Stanley, 1988), sin embargo, los cardítidos son muy buenos excavadores y tienen una forma bastante obesa, pero tienen un pie muy desarrollado (Seed, 1980). En general la forma de la concha es más aplanada y elongada a lo largo del eje de enterramiento conforme aumenta la profundidad y la tasa de excavación (Kauffman en Cox *et al.*, 1969). En buenos excavadores se puede observar que la parte anterior suele estar elongada para acomodar el pie e incluso en ejemplares muy bien conservados se puede observar las impresiones de los músculos pedales.

#### **A.1. Excavadores superficiales (Es)**

Suelen tener umbos prosógiros (Stanley, 1975), aunque en algunos grupos como los trigónidos suelen ser ortógiros u opistógiros (Stanley, 1977) debido a restricciones filogenéticas (Ubukata, 2000). Muchos de ellos no presentan sifones o si los tienen suelen ser cortos y por tanto en la mayoría de los casos no se observará seno paleal o si está presente estará poco desarrollado. El ligamento suele ser externo (opistodético), ya que precisan que sea fuerte porque abren las valvas con mucha frecuencia. En cuanto a la forma de las valvas a menudo equivalvos e inequilaterales. La dentición de la charnela suele ser fuerte. La charnela heterodonta es exclusiva de este modo de vida (Stanley, 1968). No presentan seno bisal y en su mayoría son isomiarios. No presentan aperturas sifonales o pedales. La mayoría presentan el margen posterior truncado y lúnula, que ayuda en el enterramiento (Stanley, 1975). En muchos casos presentan ornamentación externa asimétrica (radial y divaricada) que les ayuda a enterrarse con mayor rapidez y eficacia y a la estabilización en el sustrato (Stanley, 1969, 1981; Seilacher, 1972; Checa & Jiménez-Jiménez, 2003b). Muchos presentan un margen crenulado que les proporciona un cierre hermético de las valvas.

## A.2. Excavadores profundos (Ep)

Normalmente suelen tener conchas lisas, delgadas y sin ornamentación o si existe muy fina (Stanley, 1970). Tienden a tener conchas más aplanadas y alargadas que los excavadores superficiales. Suelen presentar sifones, que serán más largos cuanto mayor sea la profundidad a la que se entierran y esto se reflejará en el seno paleal. Algunos incluso presentan aperturas sifonales (posterior o antero-ventral) y pedales (anterior) permanentes. No suelen presentar lúnula. La dentición de la charnela está reducida o atrofiada y el ligamento suele ser interno, lo cual va en consonancia con el tipo de vida que presentan, ya que normalmente se entierran y cuando han alcanzado la profundidad adecuada adoptan un modo de vida sedentario que puede conllevar a la atrofia del pie en estado adulto (Watters, 1993). La charnela desmodonta es exclusiva de este modo de vida (Stanley, 1968). No presentan seno bisal y la mayoría son isomiaros y equivalvos (excepto Tellinoidea) (Camacho *et al.*, 2007). En muchas ocasiones podemos encontrarlos en posición de vida ya que el sustrato en el que viven ofrece protección contra la acción de las corrientes.

## B. Perforadores de sustratos duros (P)

Se consideran perforadores a los bivalvos que excavan en sustratos duros como puede ser la roca, corales, madera, ..., para construirse un agujero en el cual viven. Pueden emplear métodos químicos o mecánicos o una mezcla de ambos para perforar el sustrato. En algunos bivalvos actuales después de perforar tapizan la cavidad con una sustancia calcárea. Presentan a menudo, rasgos característicos de las conchas de los excavadores profundos (Stanley, 1970). Los perforadores químicos son muy difíciles de identificar en los fósiles, ya que no tienen estructuras típicas de este modo de vida que fosilicen, pero en los bivalvos actuales se observa que suelen tener conchas muy alargadas y estrechas y normalmente tienen un perióstraco muy desarrollado que protege a la concha de los productos químicos que segregan para disolver el sustrato (siempre calcáreo) y suelen vivir fijados mediante biso al sustrato (Savazzi, 1999). La mayoría carecen de ornamentación externa y de seno bisal o paleal. No presentan aperturas pedales o sifonales y suelen ser equivalvos, aunque algunos presentan asimetría bilateral (Savazzi, 2005). *Lithophaga* es uno de los ejemplos más estudiados entre los mitílidos. En general, los bivalvos perforadores suelen tener conchas muy finas, elongadas antero-posteriormente (Savazzi, 1999) y en sección transversal suelen ser redondeadas a subovaladas (Camacho *et al.*, 2007). Algunos presentan callos y estructuras calcáreas asociadas. Hay que tener cuidado a la hora de analizar estas características, ya que algunos bivalvos actuales que perforan químicamente no exhiben morfologías típicas, como es el caso entre los mitílidos de *Botula*, que presenta una morfología más bien típica de semiinfaunal (modioliforme) que de perforador (litofagiforme) (Owada, 2007). Los perforadores mecánicos utilizan sus propias conchas para penetrar el sustrato por abrasión, por lo que suelen tener conchas ornamentadas con espinas que les facilitan la perforación (en gran variedad de sustratos). A menudo presentan morfologías muy transformadas, contorsionadas y las valvas no suelen cerrarse herméticamente debido a que presentan aperturas sifonales y pedales permanentes. La parte anterior de la concha suele ser más ancha y la posterior suele estar atenuada para proteger la base de los sifones. Se fijan al sustrato mediante un fuerte biso, con el pie que suele ser grande y fuerte o en algunos representantes de Clavagellidae y Petricolidae cementan la valva izquierda y derecha respectivamente (Savazzi, 2005). Tienen seno paleal bastante desarrollado, algunos poseen 3 músculos aductores y el ligamento puede faltar (Camacho *et al.*, 2007).

Pojeta & Palmer (1976) advierten de las confusiones a las que pueden llevar el interpretar

determinadas morfologías en el Paleozoico ya que no basta con esto, en su opinión hay que encontrar a los individuos en sus agujeros excavados para estar seguros.

### C. Anidadores (A)

Los anidadores viven en cavidades o fisuras preexistentes en sustratos duros (roca, corales vivos o muertos, raíces de plantas acuáticas, conchas y nichos similares), no tienen la capacidad de excavar su propia cavidad. Algunos aprovechan la cavidad perforada por otros bivalvos y en ocasiones se pueden encontrar en la misma cavidad varios anidadores. Debido a esto, la morfología de la concha de estos bivalvos suele estar bastante distorsionada y normalmente se ajusta a la cavidad en la que vive ya que no son capaces de ampliarla conforme van creciendo (Stanley, 1970; Savazzi, 1999). Suelen estar fijados por cementación o bisados, aunque en algunos casos simplemente están encajados en la cavidad de vida. Se ha observado en algunos bivalvos actuales que utilizan este modo de vida durante la fase juvenil y posteriormente en el estado adulto son perforadores activos, como es el caso de *Hiatella* (Gordillo, 2001). Otros, sin embargo, son anidadores obligados, como es el caso del actual *Pedum* que vive embebido en corales vivos (Savazzi, 1998; 2005). El problema con el que nos encontramos a la hora de identificar este modo de vida en los fósiles es que las adaptaciones para anidar son más bien de comportamiento que morfológicas y lo único que puede guiarnos es la morfología extraña que muestran algunos al tener que ajustarse a la cavidad o fisura (Savazzi, 1999). Podemos encontrar anidadores en varias familias actuales (Trapeziidae, Myidae, Pectinidae, Carditidae, Pinnidae, Tridacnidae,...).

### D. Bisados (B)

En este apartado se consideraran todos los bivalvos que viven epifaunalmente (**epibisados**) o infaunal-semiinfaunalmente (**endobisados**) que pasan toda su vida bisados al sustrato. Aunque muchos bivalvos viven bisados durante determinados momentos de su ontogenia, algunos adoptan otro modo de vida en estado adulto y por tanto no serán tenidos en cuenta en esta categoría. Se distinguirá en la medida de lo posible entre sedentarios y móviles facultativos, ya que en algunos casos los bivalvos son capaces de bisarse al sustrato y posteriormente romper este biso y volver a fijarse en otro lugar. Todos los bivalvos bisados considerados en este trabajo son obligadamente suspensívoros ya que carecen de capacidad de movimiento para buscar el alimento.

La presencia del biso se puede inferir en los ejemplares fósiles por el registro del seno o la escotadura bisal y del ctenolio, la huella de ambas estructuras puede quedar reflejada en la parte antero-dorsal de las valvas (Camacho *et al.*, 2007).

Según si su posición de vida es con el plano de la comisura vertical u horizontal al sustrato presentan distintas características (Stanley, 1970). Entre los bivalvos que viven con el **plano de la comisura vertical** se encuentran sobre todo representantes de las familias Carditidae, Limidae, Arcidae, Isognomonidae, Mytilidae y Pinnidae. Se caracterizan por su condición equivalva y por el alargamiento de la concha. En el caso de los **epibisados** se observa un aplanamiento del margen ventral, suelen tener una sección transversal triangular y una forma externa subtriangular (ej. *Mytilus*). Además, otro aspecto que los caracteriza es su condición anisomiaria, exhiben reducción en el tamaño o pérdida del músculo aductor anterior que es acompañado también de una reducción en toda la región anterior de la concha y una posición de los umbos terminales o subterminales. Estos bivalvos suelen tener poca movilidad ya que el

biso a menudo es muy corto y viven pegados al sustrato. Sin embargo, los **endobisados** no son aplanados ventralmente, presentan un lóbulo anterior y umbos no terminales (Stanley, 1972). Además, se diferencian externamente de los epibisados por poseer una sección transversal rómbica y en una forma externa ovoide (ej. *Modiolus*). Entre los bivalvos que viven con el **plano de la comisura horizontal** se encuentran sobre todo los miembros de Pterioidea, Anomioidea y Pectinoidea, todos ellos epibisados. Se caracterizan sobre todo por poseer una condición inequivalva, la elongación de la aurícula anterior, en asociación con el seno bisal y elongación posterior de la línea de charnela (Stanley, 1970). En este caso encontramos bivalvos que tienen un biso largo y que se bisan a gran variedad de sustratos, como pueden ser algas o incluso organismos planctónicos o nectónicos. Sin embargo, otros poseen un biso corto y fuerte y viven en contacto estrecho con el sustrato (Camacho *et al.*, 2007).

### E. Cementantes (C)

Los bivalvos pueden fijarse al sustrato segregando gran cantidad de carbonato cálcico para cementarse por una de sus valvas al sustrato, en unos casos por la valva derecha, ej. *Atreta* y en otros por la valva izquierda, ej. *Liostrea*. Suelen presentar conchas extraordinariamente gruesas, y a menudo poseen una comisura en zig-zag. Son inequivalvos y en casi todos los casos monomiaros. Por estas características y porque normalmente se les encuentra *in situ*, este modo de vida es directamente observable en el registro (Stanley, 1970).

### F. Reclinados (R)

Algunos bivalvos yacen sobre el sedimento sin sujetarse ni mediante biso ni mediante cementación, aunque en muchos casos presentan una pesada concha (ej. *Gryphaea*) o espinas u otras estructuras en la valva apoyada que le ayudan a estabilizarse en el sustrato. Suelen tener conchas inequivalvas de forma que la inferior es siempre más gruesa y son monomiaros (Camacho *et al.*, 2007). Todas las especies de pectinoideos actuales que viven reclinadas, lo hacen por su valva derecha (Johnson, 1984).

### G. Nadadores (N)

Aunque no hay ningún bivalvo que utilice únicamente este modo de vida, algunos que viven reclinados o epibisados pueden efectuar eventualmente ciclos natatorios, bien como un sistema de escape ante perturbaciones o bien para desplazarse o cazar otros organismos (Camacho *et al.*, 2007). Hay varias características de la concha que nos pueden ayudar a inferir si un bivalvo sería capaz de nadar. Al menos por lo que se observa en especies actuales de pectinoideos se puede decir que los buenos nadadores suelen tener conchas finas y lisas, equivalvas o subequivalvas y equilaterales, con un amplio ángulo umbonal (mayor de 105°), aurículas del mismo tamaño, ligamento interno y musculatura monomiaros, con un músculo posterior muy desarrollado y el anterior ausente (Stanley, 1970). Además, presentan hiancias dorso-laterales debajo de las aurículas por las que expulsan los chorros de agua que les ayudan a desplazarse. Esto es válido sobre todo para el caso de los pectinoideos, que nadan con el plano de comisura horizontal. *Parvamussium* y *Pseudopecten*, entre otros, serían buenos candidatos dada su morfología. Sin embargo, otros nadadores como los límidos, nadan con el plano de comisura vertical y suelen ayudarse con largos tentáculos del pliegue medio del manto (Beesley *et al.*, 1998).

## 2. 3. 4. Mineralogía

Los datos para la mineralogía de la concha de los distintos géneros de bivalvos tratados en este trabajo se han extraído básicamente de Taylor *et al.* (1969, 1973) y Carter (1990a, b, c) y Carter *et al.* (1990, 1998). Además, para casos concretos se han utilizado otras fuentes que se indican en cada una de las discusiones de los mismos.

Para cada uno de los géneros se da la mineralogía de sus capas cuando esta información está disponible, o se le asigna la predominante en la familia a la cual pertenece. Se han considerado tres tipos de mineralogías, **aragonítica**, cuando las capas de concha están totalmente formadas por este polimorfo del carbonato cálcico; **bimineralógica**, cuando al menos una de las capas es calcítica y las demás aragoníticas; y **calcítica** cuando todas las capas que componen la concha están totalmente formadas por este otro polimorfo del carbonato cálcico en el que los bivalvos construyen sus conchas. Hay que señalar que los casos en los que se ha asignado una mineralogía totalmente calcítica son muy escasos y en casi todos ellos, esta mineralogía se atribuye de forma dudosa ya que es asignada por no encontrar trazas de aragonito en la concha. Por ejemplo, en el caso de los ejemplares de *Actinostreon haidingerianum* (Emmrich, 1853) estudiados por Hautmann (2001b), observa que las capas media y externas serían originalmente calcíticas y no encuentra trazas de que la capa interna fuera aragonítica y además, en un corte en sección tangencial observa finas capas de estructura foliada en esta capa. Es sabido que ningún bivalvo actual tiene la concha totalmente calcítica, ya que el miostraco es invariablemente aragonítico (Taylor *et al.*, 1969), pero en nuestro caso solo hemos considerado la mineralogía de las tres capas que componen la concha en la mayoría de los bivalvos (en algunos, solo se observan dos capas): la interna (endostraco), la media (mesostraco) y la externa (ectostraco), ya que estos datos serán utilizados para intentar ver los sesgos que pueden aparecer en el registro de los bivalvos debidos a que la concha esté formada predominantemente por uno u otro polimorfo (ver capítulo 3). Además los bivalvos poseen una capa orgánica que recubre la capa externa, el periostraco, que nosotros no hemos tenido en cuenta, ya que su fosilización se da en pocos casos. Además en este apartado, se ha indicado la microestructura predominante en cada una de las capas, cuando esto ha sido posible.

## 2.4. Géneros Considerados

La presente sistemática ha sido elaborada siguiendo principalmente a Amler (1999, 2000) con algunas modificaciones. No es fácil encontrar una clasificación general para Moluscos Bivalvos donde se incluyan las familias fósiles después del *Treatise on Invertebrate Paleontology* y ésta es una de las más completas. Amler (1999, 2000) propone una clasificación sinóptica a nivel de familia. Las modificaciones introducidas son las siguientes: el nombre Terquemiidae Cox, 1964 es sustituido por Prospondylidae Pchelincev, 1960 (Hautmann, 2001a); la clasificación de la superfamilia Kalenteroidea Marwick, 1953 ha sido modificada siguiendo a Fang & Morris (1997) y Damborenea (2004), considerando a la familia Permophoridae van de Poel, 1959 sinónima de Kalenteridae Marwick, 1953; se introduce la familia Groeberellidae Pérez, Reyes & Damborenea, 1995 en la superfamilia Trigonioidea (Pérez *et al.*, 1995).

### CLASE BIVALVIA Linnaeus, 1758

#### Infraclase Protobranchia Pelseneer, 1889

#### Subclase Palaeotaxodonta Korobkov, 1954

##### Orden Nuculoida Dall, 1889

##### Superfamilia Nuculoidea Gray, 1824

##### Familia Nuculidae Gray, 1824

Género *Palaeonucula* Quenstedt, 1930

Género *Trigonucula* Ichikawa, 1949

Género *Nuculoma* Cossmann, 1907

##### Superfamilia Nuculanoidea (Adams & Adams, 1858) Allen & Sanders, 1973

##### Familia Nuculanidae (Adams & Adams, 1858) Sanders & Allen, 1977

Género *Nuculana* Link, 1807

Género *Phestia* Chernyshev, 1951

Género *Veteranella* Patte, 1926

Género *Eleganuculana* Chen & Yang, 1983

Género *Xiaoschuiculana* Chen, 1983

##### Familia Malletiidae Adams & Adams, 1858

Género *Phaenodesmia* Bittner, 1894

Género *Prosoleptus* Beushausen, 1895

Género *Palaeoneilo* Hall & Whitfield, 1869

Género *Lapteviella* Kurushin, 1985

##### Familia Yoldiidae (Habe, 1977) Allen, 1985

Género *Rollieria* Cossmann, 1920

##### Familia Polidevciidae Kumpera, Prantl & Ruzicka, 1960

Género *Ryderia* Wilton, 1830

Género *Dacryomya* Agassiz, 1840

##### Superfamilia Ctenodontoidea Wöhrmann, 1893



**Familia Ctenodontidae Wöhrmann, 1893/94**

Género *Mesoneilo* Vu-Khuc, 1977

**Superfamilia Nucinelloidea Vokes, 1956**

**Familia Nucinellidae Vokes, 1956**

Género *Nucinella* Wood, 1851

**Subclase Lipodonta (Iredale, 1939) Cope, 1995**

**Orden Solemyoidea Dall, 1889**

**Superfamilia Solemyoidea (Adams & Adams, 1857) Gray, 1840**

**Familia Solemyidae (Adams & Adams, 1857) Gray, 1840**

Género *Solemya* Lamarck, 1818

Género *Acharax* Dall, 1908

**Infraclase Autobranchia Grobben, 1894**

**Subclase Pteriomorphia Beurlen, 1944**

**Orden Mytiloidea Férussac, 1822**

**Superfamilia Mytiloidea Rafinesque, 1815**

**Familia Mytilidae Rafinesque, 1815**

Género *Modiolus* Lamarck, 1799

Género *Promytilus* Newell, 1942

Género *Inoperna* Conrad in Kerr, 1875

Género *Falcomytilus* Cox, 1937

Género *Lycettia* Cox, 1937

Género *Lithophaga* Röding, 1798

**Familia Mysidiellidae Cox, 1964**

Género *Mysidiella* Cox, 1964

Género *Botulopsis* Reis, 1926

Género *Promysidiella* Waller & Stanley, 2005

Género *Protopis* Kittl, 1904

Género *Joannina* Waagen, 1906

Género *Leidapoconcha* Stiller & Chen, 2006

Género *Waijiaoella* Stiller & Chen, 2006

Género *Qingyaniola* Stiller & Chen, 2006

**Orden Arcoidea Stoliczka, 1871**

**Superfamilia Arcoidea Lamarck, 1809**

**Familia Parallelodontidae Dall, 1898**

Género *Macrodon* Assmann, 1916

Género *Catella* Healey, 1908

Género *Parallelodon* Meek & Worthen, 1866

Género *Grammatodon* Meek & Hayden, 1861

**Familia Cuculleidae Stewart, 1930**

Género *Cucullaea* Lamarck, 1801

**Superfamilia Limopsoidea Dall, 1895**

**Familia Philobryidae Bernard, 1897**

Género *Eophilobryoidella* Stiller & Chen, 2004

**Familia Pichleriidae Scarlato & Starobogatov, 1979**

Género *Hoferia* Bittner, 1894

Género *Pichleria* Bittner, 1894

Género *Elegantarca* Tomlin, 1930

**Orden Pterioida Newell, 1965**

**Superfamilia Ambonychioidea Miller, 1877**

**Familia Myalinidae Frech, 1891**

Género *Myalina* De Koninck, 1842

Género *Myalinella* Newell, 1942

Género *Promyalina* Kittl, 1904

Género *Aviculomyalina* Assmann, 1916

**Familia Inoceramidae (Giebel, 1852) Zittel, 1881**

Género *Parainoceramus* Cox, 1954 ( ex Voronetz, 1936)

Género *Pseudomytiloides* Koschelkina, 1963

Género *Arctomytiloides* Polubotko, 1992

**Superfamilia Pterioidea Gray (1820), 1847**

**Familia Pteriidae Gray (1820), 1847**

Género *Pteria* Scopoli, 1777

Género *Arcavicula* Cox, 1964

Género *Rhaetavicula* Cox, 1962

Género *Stefaninia* Cox, 1969 (ex Venzo, 1934)

**Familia Bakevelliidae King, 1850**

Género *Bakevella* King, 1848

Género *Gervillella* Waagen, 1907

Género *Gervillia* DeFrance, 1820

Género *Hoernesia* Laube, 1866

Género *Langsonella* Patte, 1926

Género *Cuneigervillia* Cox, 1954

Género *Gervillaria* Cox, 1951

Género *Gervillancea* Skwarko, 1967

Género *Songdaella* Vukhuc, 1977

Género *Aguilerella* Chavan, 1951

Genero *Towapteria* Nakazawa & Newell, 1968

Género *Virgellia* Freneix, 1965

Género *Gervilleioperna* Krumbeck, 1923



**Familia Cassianellidae Ichikawa, 1958**

Género *Cassianella* Beyrich, 1862

Género *Burckhardtia* Frech, 1907

Género *Hoernesiella* Ichikawa, 1958 (ex Gugenberger, 1934)

Género *Lilangina* Diener, 1906

Género *Reubenia* Cox, 1924

Género *Septihoernesia* Cox, 1964

**Familia Dattidae Healey, 1908**

Género *Datta* Healey, 1908

**Familia Isognomonidae Woodring, 1925**

Género *Isognomon* Lightfoot, 1786

Género *Leproconcha* Giebel, 1856

Género *Waagenoperna* Tokuyama, 1959

**Familia Posidoniidae Frech, 1909**

Género *Bositra* Gregorio, 1886

Género *Amonotis* Kittl, 1904

Género *Veldidenella* Alma, 1926

Género *Caenodiotis* Monari, 1994

**Superfamilia Pinnoidea Leach, 1819**

**Familia Pinnidae Leach, 1819**

Género *Pinna* Linné, 1758

Género *Atrina* Gray, 1840

**Orden Limoida (Rafinesque, 1815) Waller, 1978**

**Superfamilia Limoidea Rafinesque, 1815**

**Familia Limidae Rafinesque, 1815**

Género *Palaeolima* Hind, 1903

Género *Aviculolima* E. Phillippi, 1900

Género *Badiotella* Bittner, 1890

Género *Limatula* Wood, 1839

Género *Limea* Bronn, 1831

Género *Mysidioptera* Salomon, 1895

Género *Plagiostoma* Sowerby, 1814

Género *Serania* Krumbeck, 1923

Género *Tirolidia* Bittner, 1895

Género *Antiquilima* Cox, 1943

Género *Elimata* Dickins, 1963

Género *Ctenostreon* Eichwald, 1862

**Orden Ostreoida Férussac, 1822 (=Ostreina Waller, 1978)**

**Superfamilia Ostreoidea Wilkes, 1810**

**Familia Gryphaeidae Vialov, 1936**

Género *Gryphaea* Lamarck, 1801

**Familia Ostreidae Wilkes, 1810**

Género *Umbrostrea* Hautmann, 2001

Género *Actinostreon* Bayle, 1878

Género *Liostrongia* Douvillé, 1904

**Superfamilia Dimyoidea Fischer, 1886**

**Familia Dimyidae Fischer, 1886**

Género *Atreta* Etallon, 1862

Género *Protostrea* Chen, 1976

**Superfamilia Plicatuloidea Watson, 1930**

**Familia Plicatulidae Watson, 1930**

Género *Harpax* Parkinson, 1811

Género *Eoplicatula* Carter, 1990

Género *Pseudoplacunopsis* Bittner, 1895

**Orden Pectinoidea Newell & Boyd, 1995 (=Pectinina Waller, 1978)**

**Superfamilia Pterinopectinoidea Newell, 1938**

**Familia Pterinopectinidae Newell, 1938**

Género *Claraia* Bittner, 1901

**Superfamilia Aviculopectinoidea Meek & Hayden, 1864 (Waller, 1978)**

**Familia Aviculopectinidae Meek & Hayden, 1864**

Género *Eumorphotis* Bittner, 1901

Género *Ornithopecten* Cox, 1962

Género *Oxypteria* Waagen, 1907

Género *Antijanira* Bittner, 1901

Género *Amphijanira* Bittner, 1901

Género *Primahinnites* Repin, 1996

Género *Neomorphotis* Yin & Yin, 1983

**Familia Deltopectinidae Dickins, 1957**

Género *Crittendenia* Newell & Boyd, 1995

Género *Streblopteria* M'Coy, 1851

**Superfamilia Pseudomonotoidea Newell, 1938**

**Familia Leptochondriidae Newell & Boyd, 1995**

Género *Leptochondria* Bittner, 1891

**Superfamilia Monotoidea Fischer, 1887 [=Buchioidea (Cox, 1953) Waller, 1978]**

**Familia Buchiidae Cox, 1953**

Género *Bittneria* Broili, 1904

Género *Hokonua* Trechmann, 1918

Género *Sichuania* Chen, 1976

Género *Marwickiella* Sha & Fursich, 1994

Género *Anningella* Cox, 1958

**Familia Monotidae Fischer, 1887**

Género *Monotis* Bronn, 1830

Género *Otapiria* Marwick, 1935

**Familia Oxytomidae Ichikawa, 1958**

Género *Oxytoma* Meek, 1864

Género *Avicularca* von Bubnoff, 1821

Género *Meleagrinnella* Whitfield, 1885

Género *Jianchuania* Chen & Chen 1980

Género *Palmoxytoma* Cox, 1961

**Familia Asoellidae Begg & Campbell, 1985**

Género *Asoella* Tokuyama, 1959

Género *Etalia* Begg & Campbell, 1985

**Familia Prospondylidae Ptchelincev, 1960 (=Terquemiidae Cox, 1964)**

Género *Terquemia* Cox, 1964

Género *Newaagia* Hertlein, 1952

Género *Persia* Repin, 1996

Género *Pegmavalvula* Newell & Boyd, 1970

**Familia Pergamidiidae Cox, 1969**

Género *Pergamidia* Bittner, 1891

Género *Krumbeckiella* Ichikawa, 1958

Género *Manticula* Waterhouse, 1960

Género *Semuridia* Melville, 1956

Género *Parapergamidia* Li, Zhu, Pang & Sha, 2007

Género *Oretia* Marwick, 1953

**Superfamilia Halobioidea Campbell, 1994**

**Familia Halobiidae Kittl, 1912**

Género *Halobia* Bronn, 1830

Género *Daonella* Mojsisovics, 1874

Género *Enteropleura* Kittl, 1912

Género *Aparimella* Campbell, 1994

**Superfamilia Pectinoidea Wilkes, 1810**

**Familia Propeamussiidae Abbot, 1954**

Género *Kolymonectes* Milova & Polubotko, 1976

Género *Parvamussium* Sacco, 1897

**Familia Pectinidae Wilkes, 1810**

Género *Chlamys* Röding, 1798

Género *Weyla* J. Böhm, 1922

Género *Indopecten* Douglas, 1929

Género *Camptonectes* Agassiz in Meek, 1864

Género *Crenamussium* Newton, 1987

Género *Avichlamys* Allasinaz, 1972

Género *Pseudopecten* Bayle, 1878

Género *Agerchlamys* Damborenea, 1993

Género *Canadonectites* Aberhan, 1998

Género *Eopecten* Douville, 1897  
Género *Janopecten* Archipov & Truselev, 1980  
Género *Ochotochlamys* Milova & Polubotko, 1976  
Género *Tosapekten* Kobayashi & Ichikawa, 1949  
Género *Nevadapecten* Waller & Stanley, 2005  
Género *Loxochlamys* Waller & Stanley, 2005  
Género *Pleuronectites* von Schlotheim, 1820  
Género *Periclaraiia* Li & Ding, 1981

**Familia Entoliidae Teppner, 1922**

Género *Entolium* Meek, 1865  
Género *Scythentolium* Allasinaz, 1972  
Género *Filopekten* Allasinaz, 1972  
Género *Posidonotis* Losacco, 1942  
Género *Entolioides* Allasinaz, 1972

**Subclase Heteroconchia Hertwig, 1895**

**Orden Modiomorphoidea Miller, 1877**

**Superfamilia Kalenteroidea Marwick, 1953**

**Familia Kalenteridae Marwick, 1953 (=Permophoridae Van Poel, 1959)**

Género *Permophorus* Chavan, 1954  
Género *Curionia* Rossi Ronchetti & Allasinaz, 1965  
Género *Triaphorus* Marwick, 1953  
Género *Somareoides* Skwarko, 1983  
Género *Kalentera* Marwick, 1953  
Género *Ouamouia* Campbell, 1984  
Género *Weixiella* Guo & Chen, 1985

**Familia Myoconchidae Newell, 1957**

Género *Myoconcha* J. de C. Sowerby, 1824  
Género *Pseudomyoconcha* Rossi Ronchetti, 1966  
Género *Healeyia* Hautmann, 2001

**Familia Hippopodiidae Cox, 1969**

Género *Hippopodium* J. Sowerby, 1819

**Orden Trigonioidea Dall, 1889**

**Superfamilia Trigonioidea Lamarck, 1819**

**Familia Trigoniidae Lamarck, 1819**

Género *Trigonia* Bruguière, 1789  
Género *Praegonia* Fleming, 1962  
Género *Prorotrigonia* Cox, 1952  
Género *Prosogyrotrigonia* Krumbeck, 1924  
Género *Geratrigonia* Kobayashi in Kobayashi & Mori, 1954  
Género *Vaugonia* Crickmay, 1930

Género *Kyushutrigonia* Tamura & Nishimura, 1994

Género *Sichuantrigonia* Gou, 1993

Género *Jaworskiella* Leanza, 1942

Género *Guineana* Skwarko, 1967

Género *Frenguelliella* Leanza, 1942

**Familia Costatoriidae Newell & Boyd, 1995**

Género *Costatoria* Waagen, 1906

**Familia Myophoriidae Bronn (1847), 1849**

Género *Myophoria* Bronn, 1835

Género *Neoschizodus* Giebel, 1855

Género *Agonisca* Fleming, 1963

Género *Gruenewaldia* Wöhrmann, 1889

Género *Elegantinia* Waagen, 1906

Género *Caledogonia* Freneix & Avias, 1976

Género *Atalantia* Termier & Verriez 1974

Género *Liotrigonia* Cox, 1952

Género *Erugonia* Newton, 1987

**Familia Minetrigoniidae Kobayashi, 1954**

Género *Minetrigonia* Kobayashi & Katayama, 1938

Género *Myophorigonia* Cox, 1952

Género *Perugonia* Kobayashi & Tamura, 1968

Género *Maoritrigonia* Fleming, 1962

**Familia Groeberellidae Pérez, Reyes & Damborenea, 1995**

Género *Groeberella* Leanza 1993

**Orden Myoida Stoliczka, 1870**

**Superfamilia Myoidea Lamarck, 1809**

**Familia Corbulidae Lamarck (1818), 1819**

Género *Antiquicorbula* Hautmann, 2001

**Orden Hippuritoida Newell, 1965**

**Superfamilia Megalodontoidea Morris & Lycett, 1853**

**Familia Megalodontidae Morris & Lycett, 1853**

Género *Megalodon* J. De C. Sowerby, 1827

Género *Conchodon* Stoppani, 1865

Género *Pachyrisma* Morris & Lycett, 1850

Género *Paramegalodus* Cox, 1969

Género *Pomarangina* Diener, 1908

Género *Ampezzania* Allasinaz, 1977

Género *Triadomegalodon* Vegh-Neubrandt, 1974

Género *Quemocuomegalodon* Yao, Sha & Zhang, 2003

Género *Neomegalodon* Guembel, 1862

Género *Rhaetomegalodon* Vegh-Neubrandt, 1970

**Familia Dicerocardiidae Kutassy, 1934**

Género *Dicerocardium* Stoppani, 1865

Género *Cornucardia* Koken, 1913

Género *Physocardia* Wöhrmann, 1894

Género *Carinocardia* Termier & Verriez, 1973

**Familia Wallowaconchidae Yancey & Stanley, 1999**

Género *Wallowaconcha* Yancey & Stanley, 1999

**Orden Veneroidea Adams & Adams, 1856**

**Superfamilia Lucinoidea Fleming, 1828**

**Familia Lucinidae Fleming, 1828**

Género *Sinbadiella* Hautmann & Nützel, 2005

Género *Luciniola* Skeat & Madsen, 1898

**Familia Thyasiridae Dall, 1901**

Género *Storhodon* Giebel, 1856

**Familia Fimbriidae Nicol, 1950**

Género *Schafhaeutlia* Cossmann, 1897

Género *Sphaeriola* Stoliczka, 1871

**Superfamilia Carditoidea Fleming, 1820 (1828)**

**Familia Carditidae Fleming, 1820 (1828)**

Género *Tutcheria* Cox, 1946

Género *Palaeocardita* Conrad, 1867

Género *Septocardia* Hall & Whitfield, 1877

Género *Schizocardita* Körner, 1937

**Superfamilia Crassatelloidea Férussac, 1822**

**Familia Astartidae D'Orbigny, 1844 (1884)**

Género *Coleopis* Fischer, 1887

Género *Astarte* J. Sowerby, 1816

Género *Coelastarte* Böhm, 1893

Género *Astartopsis* De Loriol, 1891

Género *Nicaniella* Chavan, 1945

Género *Radiastarte* Chen & Liu, 1976

Género *Neocrassina* Fischer, 1886

Género *Praeconia* Stoliczka, 1871

Género *Opis* DeFrance, 1825

**Familia Cardiniidae Zittel, 1881**

Género *Cardinia* Agassiz, 1841

Género *Balantioselena* Speden, 1962

Género *Isopristes* Nicoll & Allen, 1953

Género *Minepharus* Tokuyama, 1958

Género *Torastarte* Marwick, 1953

Género *Pseudastarte* Cossmann, 1921

**Familia Myophoricardiidae Chavan in Vokes, 1967**

Género *Myophoricardium* von Wöhrmann, 1889

Género *Myophoriopsis* von Wöhrmann, 1889

Género *Pseudocorbula* E. Philippi, 1898

**Superfamilia Cardioidea Lamarck, 1809**

**Familia Cardiidae Lamarck, 1809**

Género *Protocardia* von Beyrich, 1845

Género *Tulongocardium* Chen, Chen & Zhang in Lan & Chen, 1976

Género *Integricardium* Rollier, 1912

**Superfamilia Tellinoidea Blainville, 1814**

**Familia Sowerbyidae Cox, 1929**

Género *Rhaetidia* Bittner, 1895

**Familia Tancrediidae Meek, 1864**

Género *Tancredia* Lycett, 1850

Género *Sakawanella* Ichikawa, 1950

**Superfamilia Arcticoidea Newton, 1891**

**Familia Arctiidae Newton, 1891**

Género *Isocyprina* Röder, 1882

Género *Pseudotrapezium* Gischer, 1887

**Familia Trapeziidae Lamy, 1920**

Género *Langvophorus* Vu Huc, 1977

**Orden Pholadomyoidea Newell, 1965**

**Superfamilia Pholadomyoidea (King, 1844) Gray, 1847**

**Familia Pholadomyidae Gray, 1847**

Género *Pholadomya* G. B. Sowerby, 1823

Género *Anomalopleuroides* Cox, 1962

Género *Cortinia* Leonardi, 1948

Género *Goniomya* Agassiz, 1841

Género *Homomya* Agassiz, 1843

Género *Pachymya* J. de C. Sowerby, 1826

**Familia Chaenomyidae Waterhouse, 1966**

Género *Osteomya* Moesch, 1874

**Familia Pleuromyidae Dall, 1900**

Género *Pleuromya* Agassiz, 1842

**Familia Burmesiidae Healey, 1908**

Género *Burmesia* Healey, 1908

Género *Prolaria* Healey, 1908

Género *Pseudoburmesia* Gou, 1993

**Superfamilia Ceratomyoidea Arell, 1934**

**Familia Ceratomyidae Arkell, 1934**

Género *Pteromya* Moore, 1861



**Superfamilia Pandoroidea Rafinesque, 1815**

**Familia Thraciidae Stoliczka, 1870**

Género *Thracia* Sowerby, 1823

**Familia Laternulidae Hedley, 1918**

Género *Cercomya* Agassiz, 1843

**Superfamilia Nuculoidea Gray, 1824**

**Familia Nuculidae Gray, 1824**

Género *Palaeonucula* Quenstedt, 1930

Especie tipo: *Nucula hammeri* DeFrance, 1825

Aunque el género *Palaeonucula* ha sido considerado subgénero de *Nuculoma*, *Nucula* y *Nuculopsis* (ver Hodges, 2000, p. 13) e incluso sinonimia de éste último (Nakazawa & Newell, 1968), en este trabajo es considerado como un género válido de acuerdo con Carter (1990) y Hodges (2000).

- **Rango estratigráfico: Triásico Medio (Anisiense Inferior) - Cretácico Inferior (Aptiense)** (Komatsu *et al.*, 2004a; Gang, 2001)

El rango estratigráfico ha sido ampliado en este trabajo tanto con respecto a Cox *et al.* (1969) que le dan rango Triásico - Jurásico, como a Sepkoski (2002), el cual le asigna Triásico (Ladiniense) - Jurásico (Tithoniense). Las primeras citas que aceptamos del género son del Anisiense (Tamura *et al.*, 1975; Wen *et al.*, 1976; Komatsu *et al.*, 2004a). Aunque Bailey (1978) cita la especie *Palaeonucula strigilata* en el Mississipiense de Arkansas, no se tendrá en cuenta la misma al no poder ser contrastada por tratarse de un resumen de acta de congreso y no haber encontrado ningún trabajo del autor donde figure o describa la especie citada. El género está ampliamente citado en todo el intervalo que va desde el Jurásico Medio al Superior (Harries & Little, 1999; Pugaczewska, 1986; Sha & Fürsich, 1994; Holzapfel, 1998; Delvene, 2003; Gahr, 2002; Yin & Grant-Mackie, 2005).

- **Distribución paleogeográfica: Cosmopolita**
  - **Dominio Tethys: Triásico Medio:** Anisiense de China (Wen *et al.*, 1976; Komatsu *et al.*, 2004a), de España (Márquez-Aliaga, 1985), de Malasia (Tamura *et al.*, 1975); Ladiniense de Alemania (Urlichs, 1992), de España (Márquez-Aliaga, 1985; Niemeyer, 2002), de Malasia (Tamura *et al.*, 1975); **Triásico Superior:** de China (Gou, 1993); Carniense de China (Wen *et al.*, 1976), de Italia (Fürsich & Wendt, 1977), de Malasia (Tamura *et al.*, 1975); Noriense de China (Lu, 1981), de Irán (Repin, 2001; Hautmann, 2001a); Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a), de Hungría (Vörös, 1981); **Jurásico Inferior:** Hetangiense – Sinemuriense de Inglaterra (Liu, 1995; Hodges, 2000); Sinemuriense de Turquía (Conti & Monari, 1991); Sinemuriense de SW Francia, España y Portugal (Liu, 1995).
  - **Dominio Circumpacífico: Triásico Medio:** Anisiense de Chile (Barthel, 1958); **Triásico Superior:** Carniense de Japón (Hayami, 1975); **Jurásico Inferior:** Hetangiense –



Sinemuriense de Chile (Aberhan, 1994a; Damborenea, 1996a); Sinemuriense de Canadá (Aberhan, 1998a).

- *Dominio Boreal: Triásico Superior*: NE Siberia (Región de Yakutia) (Kurushin, 1987); *Tri/J*: NE de Asia (Kurushin, 1990).
- *Dominio Austral: Jurásico Inferior*: Pliensbachiense de Argentina (Damborenea, 1996a).

- **Modo de vida: B, I, D, Es, Mr**

Los nucúlidos actuales excavan en las capas superficiales del sedimento y permanecen muy cerca de la superficie del mismo; para ello, se ayudan con el pie y en esa situación se alimentan de detritos con las probóscides palpares (Reid, 1998). Se le supone un modo de vida similar a *Palaeonucula*, que por su forma externa sería capaz de moverse con cierta rapidez a través del sedimento. No se observa seno paleal, de lo cual se infiere que no poseería sifones. Actualmente suelen encontrarse en aguas poco profundas y en sedimentos arenosos de grano fino, y esto es consistente con los sedimentos en los que se encuentran algunas de sus especies pretéritas (Hodges, 2000). Todos los trabajos consultados lo consideran infaunal, móvil, excavador poco profundo y detritívoro (ver por ej. Pugaczewska, 1986; Conti & Monari, 1991; Holzapfel, 1998; Delvene, 2003; Damborenea, 1987a).

- **Mineralogía: Aragonítica** (Carter, 1990a, p. 150)

- Capa externa: Aragonito (prismática irregular)
- Capa media: Aragonito (homogénea)
- Capa interna: Aragonito (homogénea)

Género *Trigonucula* Ichikawa, 1949

Especie tipo: *Trigonucula sakawana* Ichikawa, 1949

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Carniense – Rhaetiense sup)** (Hayami, 1975; Hautmann, 2001b)

Tanto Cox *et al.* (1969) como Sepkoski (2002) le adjudican como rango el Triásico Superior. Se mantiene este rango, a pesar de que se han localizado varias citas del género en el Jurásico y el Cretácico: las especies *Trigonucula yubnshanensis* (Li & Xu, 1982, p. 94, figs. 13-14) y *Trigonucula ? yubnshanensis* (Gu *et al.*, 1997, p. 15, pl. 2, figs. 8, 9), pero tanto la charnela como el contorno de la concha de estas especies son totalmente distintas a las descritas para *Trigonucula sakawana*; por tanto no pertenecerían al género *Trigonucula* (Jingeng Sha, com. pers., 2008). También se ha encontrado una cita del género (*Trigonucula* sp.) en el Triásico Inferior (Dickins & McTavish, 1963), aunque no va a ser tenida en cuenta por diversas razones: 1) en Cox *et al.* (1969) no se consideró y 2) las imágenes que figuran Dickins & McTavish son imposibles de contrastar por su mala calidad; además los propios autores señalan en la discusión (p. 129): “*In shape Trigonucula sp. is not unlike Nucula sp. juv. ind. Spath (1930, p. 53, pi. 12, fig. 12) from the Lower Triassic (Otoceratan) of Greenland*”.

- **Distribución paleogeográfica: Tethys y Circumpacífico**

- *Dominio Tethys: Triásico Superior: Rhaetiense* de Irán (Hautmann, 2001b).
- *Dominio Circumpacífico: Triásico Superior: Carniense* de Japón (Ichikawa, 1949; Kobayashi & Tamura, 1983b; Hayami, 1975).

- **Modo de vida: B, I, D, Es, Mr**

Se le atribuye un modo de vida detritívoro, excavador superficial relativamente rápido, al igual que a los nucúlidos actuales (Reid, 1998). Hautmann (2001b, p. 26) en su diagnosis enmendada del género describe una ornamentación divaricada de la concha. Este tipo de ornamentación ha sido estudiada desde un punto de vista funcional por varios autores (ej. Seilacher, 1972) y se ha demostrado que facilita la excavación (Checa & Jiménez-Jiménez, 2003b).

- **Mineralogía: Aragonítica**

Aunque no hay datos concretos acerca de la mineralogía y microestructura de la concha de *Trigonucula*, se le asigna una mineralogía totalmente aragonítica de acuerdo con la diagnosis de la subclase Paleaeotaxodonta dada por Allen & Hannah (1986 *fide* Carter, 1990a).

Género *Nuculoma* Cossmann, 1907

Especie tipo: *Nucula castor* D'Orbigny, 1849

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Rhaetiense)–Cretácico Inferior (Valanginiense)** (Laws, 1982; Kaim, 2001)

Aunque *Nuculoma* ha sido considerado un género típicamente Jurásico (Cox *et al.*, 1969; Sepkoski, 2002) se ha encontrado en el Rhaetiense del área del New York Canyon (Laws, 1982; Guex *et al.*, 2003, 2004; Lucas & Tanner, 2004; Lucas *et al.*, 2007) y en el Cretácico Inferior de varias localidades (Kaim, 2001; Marinov *et al.*, 2006; Li, 1990), por lo cual se le amplía el rango estratigráfico previamente establecido.

A pesar de su uso original para las formas jurásicas, también se han adscrito a *Nuculoma* varias especies actuales. No han sido revisadas las especies actuales atribuidas al género para comprobar si realmente se ajustarían a la diagnosis, pero no se van a tener en cuenta ya que, según Hanson (1998) el nombre a utilizar en las especies actuales sería *Ennucula* Iredale, 1931 [*Ennucula* Iredale, 1931 = *Nuculoma* : auct., non Cossmann, 1907 (*Nucula castor* d'Orbigny, 1850 - Jurassic fossil)].

- **Distribución paleogeográfica: Tethys y Circumpacífico**

Por la información de la que se dispone, parece ser que el género aparece en el dominio Circumpacífico, concretamente en el Rhaetiense de la zona de Nevada (Guex *et al.*, 2004) y posteriormente, durante el Jurásico Inferior, se va extendiendo a los dominios del Tethys (Hallam, 1972, 1977) y Boreal (Zakharov *et al.*, 2006). Más adelante, su distribución se amplía durante el Jurásico, no sólo por el Tethys europeo (Holzapfel, 1998; Li & Grant-Mackie, 1994), sino también por el Proto-Atlántico (Liu, 1995).

- *Dominio Circumpacífico: Triásico Superior: Rhaetiense* de Nevada (Hallam & Wignall,

- 2000); Jurásico Inferior: Hetangiense de Nevada (Hallam & Wignall, 2000).
- Dominio Tethys: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Europa (Hallam, 1977).

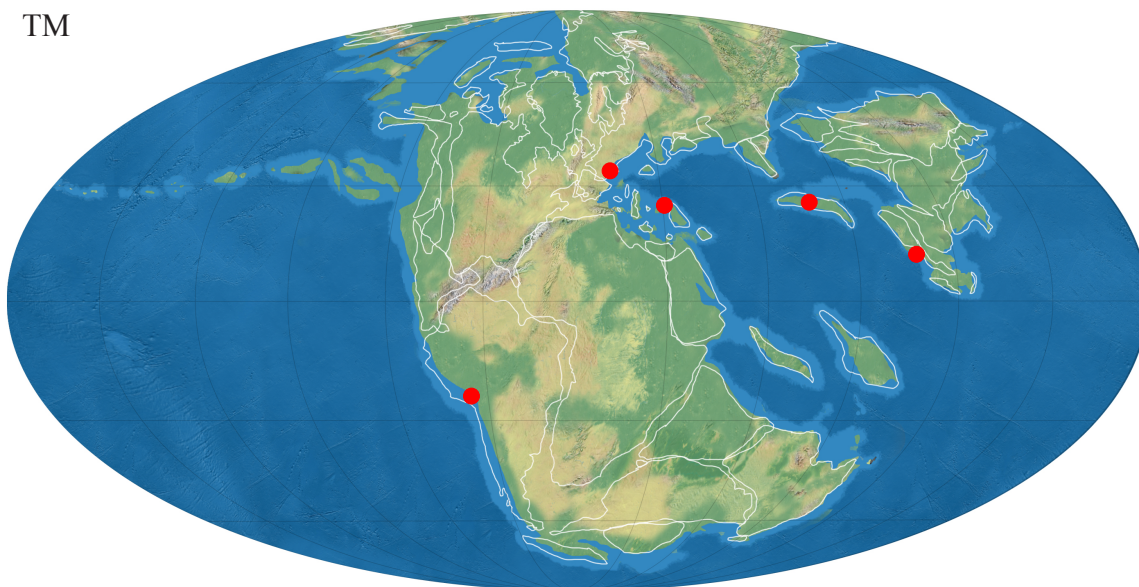
- Modo de vida: **B, I, D, Es, Mr**

Fürsich (1982) compara *Nuculoma* con el actual *Nucula*, asignándole un modo de vida similar, moviéndose justo por debajo de la superficie del sedimento alimentándose de los detritos que tomaría con las probóscides palpares, al igual que el resto de nucúlidos.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1990b, p. 307)

- Capa externa: Aragonito (prismática)
- Capa media: Aragonito (nacarada)
- Capa interna: Aragonito (nacarada)

TM



T/J

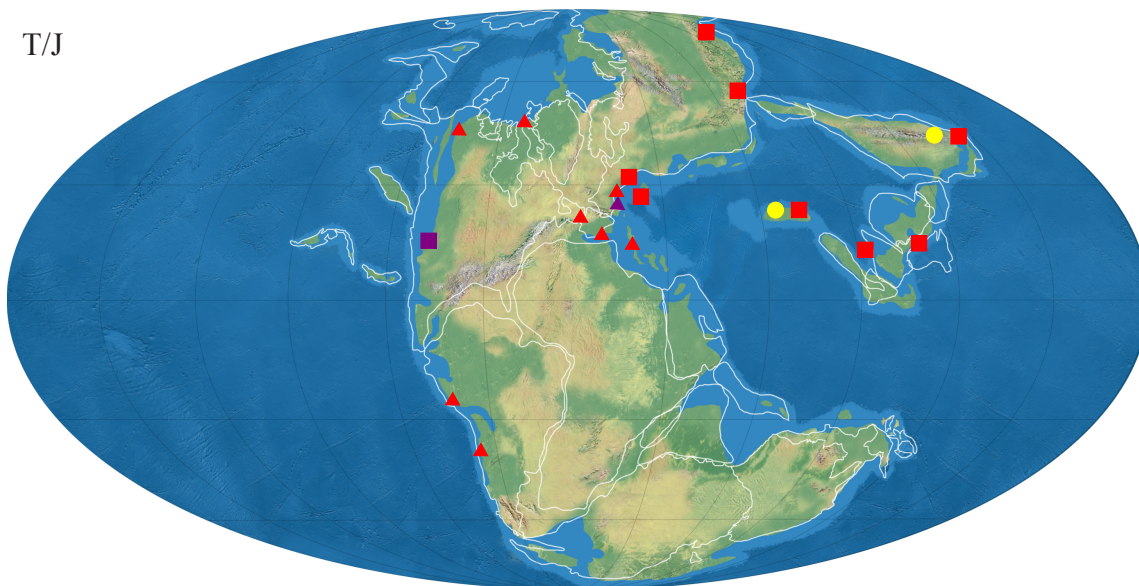


Figura 2.1 - Distribución paleogeográfica para la familia Nuculidae Gray: TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Paleonucula* Quenstedt: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior. Género *Trigonucula* Ichikawa: ● Triásico Superior. Género *Nuculoma* Cossmann: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior.

## Superfamilia Nuculanoidea (Adams & Adams, 1858) Allen & Sanders, 1973

### Familia Nuculanidae (Adams & Adams, 1858) Sanders & Allen, 1977

#### Género *Nuculana* Link, 1807

Especie tipo: *Arca rostrata* Chemnitz, 1784

*Nuculana* es un género especialmente problemático en su identificación, ya que los caracteres externos, en ausencia de los internos, difícilmente permiten distinguirlo de otros géneros como *Phaenodesmia* Bittner, 1894, *Phestia* Chernyshev, 1951, *Veteranella* (*Glyptoleda*) Patte, 1926 o *V. (Veteranella)* Fletcher, 1945; de aquí las posibles confusiones que se dan tanto en ejemplares paleozoicos como mesozoicos atribuidos a *Nuculana* que probablemente pertenecen a otros géneros (Boyd & Newell, 1979; Damborenea, 1987a; Carter, 1990a; Fang & Cope, 2004).

Consideramos a *Leda* Schumacher, 1817 como sinonimia de *Nuculana*, ya que se asignó la misma especie tipo para ambos géneros. Esta sinonimia ya fue indicada en Cox *et al.* (1969), pero algunos autores han seguido utilizando el nombre *Leda* (por ej. Fürsich & Wendt, 1977; Ruban, 2006a).

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Actualidad** (Tamura *et al.*, 1975)

Aunque hay citas del género en el Paleozoico, no se van a tener en cuenta siguiendo a McAlester (en Cox *et al.*, 1969) que lo considera presente desde el Triásico hasta la actualidad (ver Nakazawa & Newell, 1968, p. 37-38, para aclaraciones sobre la problemática de este género). Sepkoski (2002) le asigna rango desde el Induense Inferior, pero la única cita del género localizada en el Triásico Inferior es la de Nakazawa (1961) en el Triásico Inferior de Japón como *Nuculana* (*Dacryomya*) sp.; sin embargo, este ejemplar es considerado como *Phestia* sp. por Nakazawa & Newell (1968). Por tanto, se considera como primera aparición el Anisiense (Tamura *et al.*, 1975). Además, se encuentra un registro bastante continuo durante todo el intervalo de estudio (ver distribución paleogeográfica).

Sin embargo, no todos los autores están de acuerdo con la presencia de *Nuculana* en este intervalo de tiempo. Por ejemplo Carter (1990a, p. 151) considera que la verdadera *Nuculana* no aparece hasta el Cretácico. En nuestra opinión, habría que hacer una revisión exhaustiva para este género, pero esto escapa del objetivo de este trabajo. Se tomará tentativamente el rango propuesto mientras no se aclare el problema con este género.

- Distribución paleogeográfica: **Cosmopolita**

Aunque también está presente en el Jurásico Inferior tanto del dominio Circumpacífico como del Austral, esto es a partir del Pliensbachiense (Damborenea, 1987a; Aberhan, 1994a, 1998a).

- *Dominio Tethys*: Triásico Medio: Anisiense de Malasia (Tamura *et al.*, 1975); Ladiniense de Afganistán (Farsan, 1975), de España (Niemeyer, 2002), del W del Cáucaso (Ruban, 2006a); Triásico Superior: de China (Cowper-Reed, 1927); Carniense de Italia (Conti,



1954), de Eslovenia (Jurkosev, 1978), de China (Wen *et al.*, 1976; Gou, 1993; Lu, 1981; Yin *et al.*, 1999); Noriense de Irán (Repin, 2001; Hautmann, 2001a); Noriense – Rhaetiense de Inglaterra (Hallam & El Shaarawy, 1982; Hallam, 2002); Rhaetiense de Italia (Sirna, 1968), de Irán (Repin, 2001; Hautmann, 2001a), de España (Márquez-Aliaga *et al.*, 2005b), de China (Yin *et al.*, 1999), de Austria (Tomasovych, 2006a, b); Jurásico Inferior: Hetangiense de China (Yin *et al.*, 1999); Hetangiense – Sinemuriense de Inglaterra (Liu, 1995); Sinemuriense de Turquía (Conti & Monari, 1991).

- Dominio Circumpacífico: Triásico Superior: Carniense de Méjico (Alencaster de Cserna, 1961), de Perú (Cox, 1949); Noriense de Nevada (Laws, 1982).
- Dominio Boreal: Triásico Medio: del N de Siberia (Dagys & Kurushin, 1985); T/J: NE de Asia (Kurushin, 1990). Las especies actuales tienen una distribución muy abundante en el dominio boreal y en regiones frías-templadas.
- Dominio Austral: Triásico Superior: Carniense de Nueva Zelanda (Marwick, 1953), Carniense – Noriense de Nueva Guinea (Skwarko, 1967); Rhaetiense de Nueva Zelanda (Grant-Mackie, 1960).

- Modo de vida: **B, I, D, Es, Mr**

Las especies actuales del género son excavadoras bastante rápidas (Gordillo & Aitken, 2000), que se mueven en superficie, con régimen trófico detritívoro (Damborenea, 1987a; Conti & Monari, 1991; Holzapfel, 1998; Hautmann, 2001a).

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter, 1990b, p. 311-312, para especies actuales)

- Capa externa: Aragonito (homogénea)
- Capa media: Aragonito (homogénea)
- Capa interna: Aragonito (homogénea)

#### Género *Phestia* Chernyshev, 1951

Especie tipo: *Leda inflatiformis* Chernyshev, 1939

Consideramos a *Polidevcia* Chernyshev, 1951 subgénero de *Phestia* (ver discusión para *Polidevcia* en el apartado 2.5).

- Rango estratigráfico: **Ordovícico Medio (Llanvirniense Inferior) - Triásico Superior (Carniense)** (Fang & Cope, 2004; Carter, 1990a)

En el presente trabajo, se amplía el rango de este género con respecto al dado por Cox *et al.* (1969), los cuales le asignan rango Devónico –Triásico Inferior, y también con respecto a Sepkoski (2002), que lo considera desde el Devónico (Givetienese) al Triásico Inferior, datos que toma de Skelton & Benton (1993).

Hemos tomado como primera aparición del género el Ordovícico Medio (Llanvirniense) según Fang & Cope (2004), aunque con ciertas reservas ya que el ejemplar que figuran es un molde externo por lo que no se conocen las estructuras internas y, aunque la atribución a *Phestia* parece justificada, los mismos autores señalan que externamente es similar a *Glyptoleda* (considerado subgénero de *Veteranella* en este trabajo). En cuanto al límite superior, se ha tomado el Carniense, basándonos en los datos que ofrece Carter (1990a, p. 153). Este último

autor considera que “*Nuculana*” *sulcellata* del Carniense Italiano, estaría mejor emplazada en el género *Phestia*, ya que se observan caracteres diagnósticos de este género (forma, estructura ligamentaria e interior nacarado) y por tanto el rango quedará ampliado hasta el Carniense.

Nakazawa & Newell (1968) consideran que el género está presente en el Triásico Inferior del SW de Japón, ya que deciden incluir en *Phestia* a *Nuculana* (*Dacryomya*) sp. figurada por Nakazawa (1961, p. 270, lám. 14, fig. 5-7).

Hautmann *et al.* (2005) citan a *Phestia?* cf. *perlonga* (Mansuy) en el Rhaetiense Superior del S del Tibet, pero este taxón es la especie tipo de *Mesoenilo* Vu Khuc, 1977, al cual no hacen referencia en el artículo. No se tendrá en cuenta esta cita por ser dudosa.

- **Distribución paleogeográfica: Tethys, Circumpacífico y Boreal**

Aunque Cox *et al.* (1969) lo consideran cosmopolita, durante el intervalo temporal estudiado, sólo se ha podido constatar su presencia en el Tethys, en el dominio Boreal y en el Circumpacífico, aunque durante otros momentos del tiempo geológico (por ej. Devónico, Carbonífero, Pérmico Inferior) sí se observa una distribución cosmopolita.

- *Dominio Tethys: Pérmico Superior:* de Irán (Teichert *et al.*, 1973), de Tunez e India (Boyd & Newell, 1979), del S de China (Li, 1995; Clapham & Bottjer, 2007), de Oman (Dickins, 1999); *Triásico Superior:* Carniense de Italia (Carter, 1990a).
- *Dominio Circumpacífico: Pérmico Superior:* Japón (Nakazawa & Newell, 1968; Murata & Bando, 1975; Hayami & Kase, 1977); *Triásico Inferior:* de Japón (Nakazawa & Newell, 1968).
- *Dominio Boreal: Pérmico Superior:* NE de Rusia (Biakov, 1998, 2002, 2006, 2007; Klets *et al.*, 2006).

- **Modo de vida: B, I, D, Es, Mr**

Se considera que *Phestia* tendría un modo de vida similar al de la actual *Nuculana*, pero *Phestia* no posee seno paleal, por lo cual se cree que carecería de verdaderos sifones (que si posee *Nuculana*), aunque tal vez tuvieran pseudosifones creados por conexiones ciliares entre las ondulaciones del manto (ver Bradshaw, 1999, p. 75-76). Se le considera detritívoro y excavador superficial, que utilizaría las probóscides palpaes para recoger las partículas alimenticias (Hoare *et al.*, 1989; Bradsahaw, 1999). Zhang & Yang (1993) también lo consideran detritívoro y excavador y hacen una reconstrucción del modo de vida, mostrando que sería similar a *Palaeoneilo* a este respecto. La parte anterior alargada y las marcas del músculo anterior pedal que se observan en algunos ejemplares, sugieren que tendría un pie de gran tamaño que le permitiría excavar con eficacia (Mángano *et al.*, 1998). Estos últimos autores asocian al icnofósil *Lockeia ornata* con *Phestia*, de lo cual deducen que éste sería un detritívoro migratorio que se movería subhorizontalmente con respecto al sedimento.

- **Mineralogía: Aragonítica** (Carter, 1990a, p.154-155)

- Capa externa: Aragonito (prismática)
- Capa media: Aragonito (nacarada)
- Capa interna: Aragonito (nacarada)

Género *Veteranella* Patte, 1926

Especie tipo: *Nuculana (Veteranella) strenua* Patte, 1926

- Rango estratigráfico: **Pérmico Inferior (Artinskiense) – Triásico Superior (Noriense)** (Waterhouse, 1964; Kutassy, 1931).

El rango de este género se ve ampliado con respecto a Sepkoski (2002) por incluir, de acuerdo con Cox *et al.* (1969) a *Glyptoleda* y *Nucundata* como subgéneros de *Veteranella* (ver discusión para *Glyptoleda* y *Nucundata* en el apartado 2.5).

Cox *et al.* (1969) le asignan rango Pérmico – Triásico; Sepkoski (2002) considera a *Nucundata* presente en el Pérmico basándose en los primeros, a *Glyptoleda* en el Guadalupiense Superior basándose en Waterhouse (1987) y a *Veteranella* en el Noriense basándose en Hallam (1981).

Chen *et al.* (1983) citan a *Glyptoleda* y otros géneros atribuidos a su nueva subfamilia Veteranellinae, como presentes desde el Devónico hasta el Pérmico, pero ninguno de estos géneros se encuentran presentes antes del Carbonífero (Fang & Cope, 2004).

La cita más antigua del género (como *Nucundata* y *Glyptoleda*) es del Pérmico temprano (Artinskiense – Kunguriense) de Nueva Zelanda (Waterhouse, 1964). Hay citas del género en el Jurásico Inferior, por ej. Kurushin (1990) cita a *Veteranella* en el límite T/J constatando su presencia en el Hetangiense inferior y Zhakarov *et al.* (2006) a *Glyptoleda* en el Pliensbachiense, pero ninguno de los dos trabajos anteriormente citados justifican la presencia de este género en el Jurásico Inferior ya que no figuran los ejemplares ni incluyen la fuente original. Las citas más cercanas en el tiempo del género proceden del Triásico Superior: *Veteranella (Ledoides)* Chen, Wen & Lan, 1974 en el Carniense – Noriense del Tibet (Kobayashi & Tamura, 1983a), en el Carniense de China (Wen *et al.*, 1976) y en el Noriense del E del Tethys (Hallam, 1981).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

Aunque el género se encuentra distribuido en los dominios Boreal y Austral durante el Pérmico Inferior y Medio (Waterhouse, 1964, 1983; Biakov, 1998, 2006), no se ha localizado en estos dominios durante el Pérmico Superior.

- Dominio Tethys: Pérmico Superior: Changsingiense de Nepal (Waterhouse & Chen, 2006); Triásico Superior: de China (Kutassy, 1931); Carniense de China (Wen *et al.*, 1976); Carniense y Noriense del S del Tibet (Kobayashi & Tamura, 1983a).

- Modo de vida: **B, I, D, Es, Mr**

*Veteranella reidi* (Fletcher, 1945), en el Pérmico, es la especie más antigua en la que se observa ornamentación oblicua tipo “chevron”, la cual empieza a ser abundante entre los bivalvos en el Cenozoico (Checa & Jimenez, 2003a). Este tipo de ornamentación se interpreta como una adaptación para el escape rápido de posibles depredadores y para la minimización del daño que se pueda producir en la concha durante la excavación (Checa & Jimenez, 2003a). Numerosos estudios han demostrado que este tipo de ornamentación facilita la excavación (Stanley, 1969, 1970; Seilacher, 1972), por lo que se considerará a este género un excavador rápido.

- Mineralogía: Aragonítica (Carter *et al.*, 1998)

Datos para la subclase Palaeotaxodonta.

- Capa externa: Aragonito
- Capa media: Aragonito
- Capa interna: Aragonito (normalmente nacarada)

#### Género *Eleganuculana* Chen & Yang, 1983

Especie tipo: *Eleganuculana nyeruensis* Chen & Yang, 1983

- Rango estratigráfico: Triásico Superior (Noriense) (Chen & Yang, 1983)

Chen & Yang (1983) describieron el género, donde sólo incluyeron la especie tipo, en el Noriense de la región de Kangmar en la provincia de Xizang (Sur de China). Chen *et al.* (1983) citan a la misma especie en el Noriense del Tibet.

- Distribución paleogeográfica: E del Tethys

- *Dominio Tethys: Triásico Superior:* Noriense del S de China (Chen & Yang, 1983), Tibet (Chen *et al.*, 1983).

- Modo de vida: B, I, D, Es, Mr

Similar a *Nuculana*.

- Mineralogía: Aragonítica (Carter *et al.*, 1998)

No hay datos a este respecto sobre *Eleganuculana*. La mineralogía de la concha de la subclase Paleotaxodonta es Aragonítica (Carter *et al.*, 1998).

- Capa externa: Aragonito
- Capa media: Aragonito
- Capa interna: Aragonito

#### Género *Xiaoschuiculana* Chen, 1983

Especie tipo: *Reticulana elegansa* Li & Li, 1977

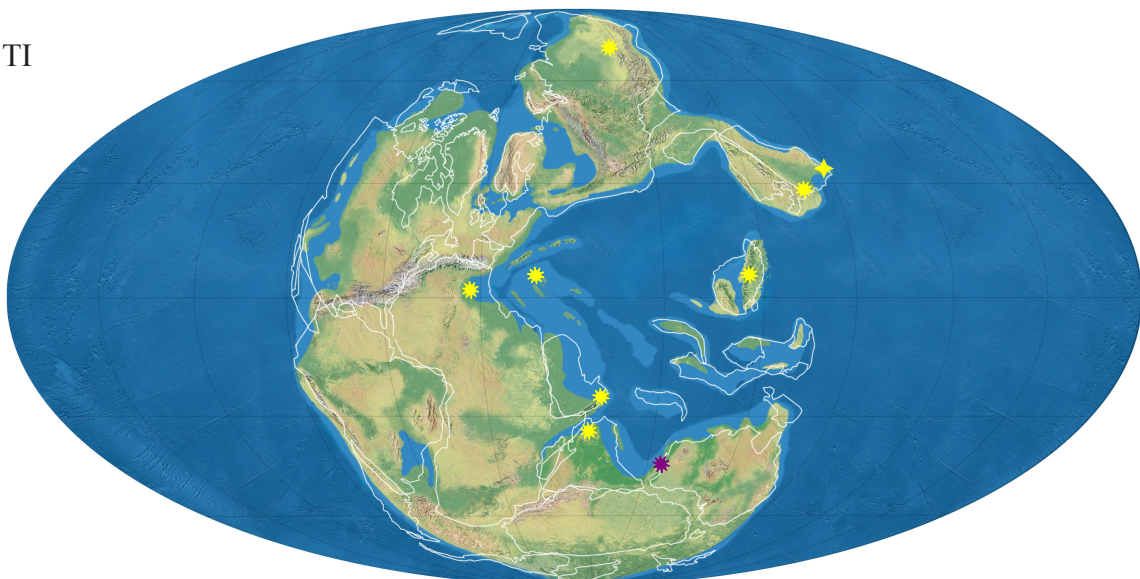
- Rango estratigráfico: Triásico Superior

*Xiaoschuiculana* es creado por Chen (en Chen *et al.*, 1983) en el Triásico Superior de China (provincia de Guangdong) con una única especie asignada, *Reticulana elegansa*. McRoberts (1997a) describe una nueva especie dentro del género, *X. tozeri* McRoberts, 1997, en el Rhaetiense inferior de la Formación Antimonio de Sonora (Méjico).

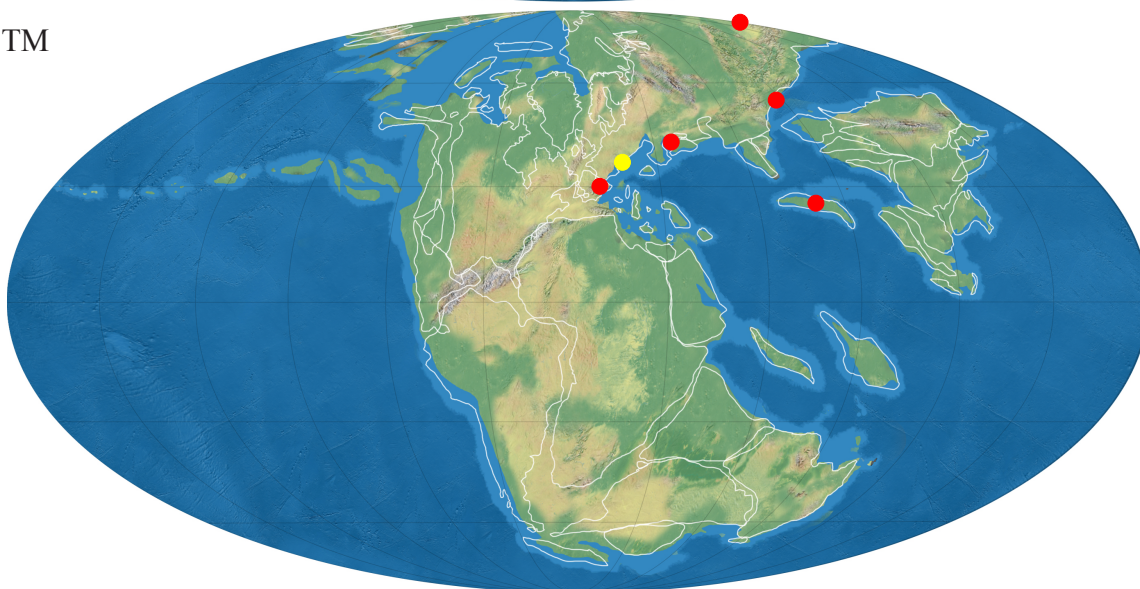
- Distribución paleogeográfica: Tethys y Circumpacífico



TI



TM



T/J

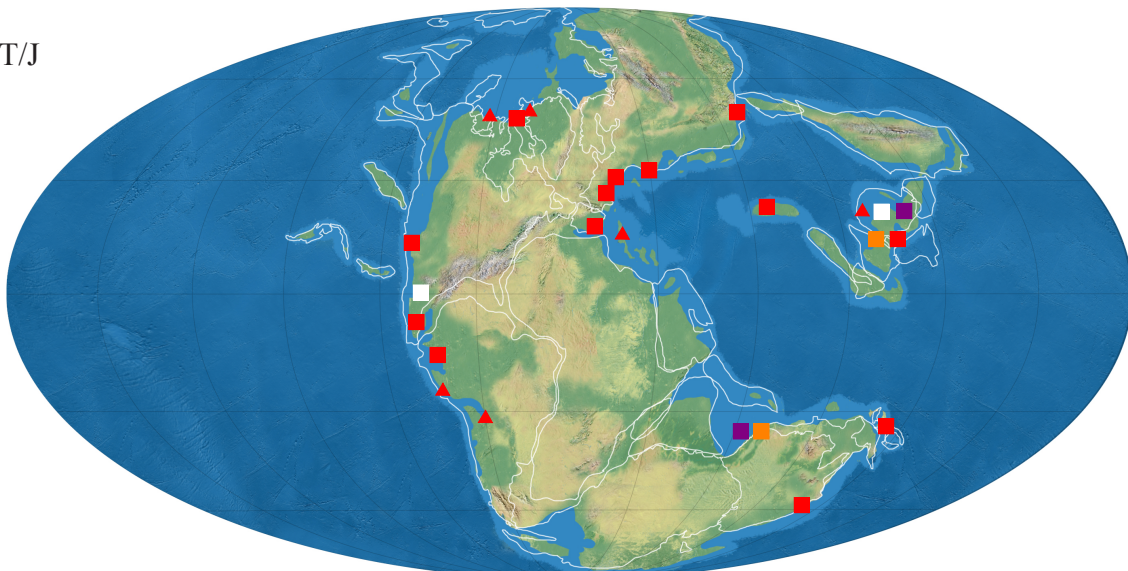


Figura 2.2 - Distribución paleogeográfica para la familia Nuculanidae Allen & Sanders: TI.- durante el Triásico Inferior; TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Nuculana* Link: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior. Género *Phestia* Chernyshev: \* Pérmico Superior ✦ Triásico Inferior ● Triásico Medio. Género *Veteranella* Patte: \* Pérmico Superior ■ Triásico Medio. Género *Eleganuculana* Chen & Yang: ■ Triásico Superior. Género *Xiaoschuiculana* Chen: □ Triásico Superior

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: de China (Chen *et al.*, 1983).
- *Dominio Circumpacífico*: Triásico Superior: Rhaetiense de Méjico (McRoberts, 1997a).

- Modo de vida: **B, I, D, Es, Mr**

*Xiaoschuiculana* es similar externamente a *Nuculana* pero con el rostro más alargado y con costillas oblicuas en la concha (McRoberts, 1997a). Estas costillas habrían actuado sobre todo como refuerzo para la concha y favorecerían la excavación (Checa & Jiménez-Jiménez, 2003a).

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1998)

Datos para la subclase Palaeotaxodonta.

- Capa externa: Aragonito
- Capa media: Aragonito
- Capa interna: Aragonito

## Familia Malletiidae Adams & Adams, 1858

Género *Phaenodesmia* Bittner, 1894

Especie tipo: *Phaenodesmia klipsteiniana* Bittner, 1894

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Triásico Superior (Rhaetiense)** (Stiller, pers. com., 2008; Hallam, 1981)

Cox *et al.* (1969) le asignan rango durante todo el Triásico en Europa. Sepkoski (2002), que supuestamente se basa en los datos ofrecidos por Hallam (1981), le asigna rango Anisiense – Noriense, pero Hallam (1981) considera la presencia del género en el Carniense y el Noriense (incluyendo el Rhaetiense). La cita más antigua localizada proviene del Anisiense del S de los Alpes (Diener, 1923) y del SW de China (Stiller, pers. com., 2008).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**

- *Dominio Tethys*: Triásico Medio: Anisiense del SW de China (Stiller, pers. com., 2008), del S de los Alpes (Diener, 1923); Triásico Superior: Carniense del S de los Alpes (Diener, 1923).
- *Dominio Circumpacífico*: Triásico Superior: de Sudamérica (Hallam, 1981), de Perú (Körner, 1937); Carniense de Chile (Nielsen, 2005).

- Modo de vida: **B, I, D, Es, Mr**

Se le asigna el mismo modo de vida que al resto de los nuculoideos.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1998)

Datos para la subclase Palaeotaxodonta.

- Capa externa: Aragonito

- Capa media: Aragonito
- Capa interna: Aragonito

Género *Prosoleptus* Beushausen, 1895

Especie tipo: *Nucula lineata* Goldfuss, 1840

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)** (Fürsich & Wendt, 1977)

Cox *et al.* (1969) lo consideran presente en el Triásico europeo. Sepkoski (2002) le asigna rango Triásico Medio (?) – Carniense, tomando este dato de Hallam (1981) que cita al género en el Ladiniense y Carniense del oeste del Tethys.

Fürsich & Wendt (1977) encuentran a la *P. lineata* (Goldfuss, 1840), en la Fm. Cassian del S de los Alpes. A esta formación se le asigna edad Ladiniense terminal – Carniense, probablemente de aquí proceda la cita de Hallam (1981) en el Ladiniense. Pero, posteriormente, Fürsich (en PBDB) confirma que esta especie la encuentra solo en el Carniense.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Boreal?**

Podemos constatar su presencia en el dominio del Tethys, y probablemente también se encuentre en el Carniense del N de Siberia, pero este dato se ha de tomar con precaución ya que procede del *Zoological Record*, y no ha podido consultarse la fuente original de la cual procede [Kurushin, N. I. 1984. New Carnian Palaeotaxodonta of Eastern Taimyr. In: V. S. Surkov (ed.), New species of fossil invertebrates and plants from oil and gas bearing provinces of Siberia, p. 61-66. Siberian Geological Research Institute, Novosibirsk (en ruso)], por lo que dejaremos este dato pendiente de futura verificación.

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Carniense de Italia (S de los Alpes) (Fürsich & Wendt, 1977), de Alemania (Goldfuss, 1863).

- Modo de vida: **B, I, D, Es, M**

Se le asigna el mismo modo de vida que al resto de los nuculoideos.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter, 1990a, p. 159-160; Carter *et al.*, 1990, p. 315-316)

- Capa externa: Aragonito (homogénea)
- Capa media: Aragonito (homogénea)
- Capa interna: Aragonito (homogénea)

Género *Palaeoneilo* Hall & Whitfield, 1869

Especie tipo: *Nuculites constricta* Conrad, 1842

Se observa cierta confusión en la bibliografía entre los géneros *Palaeoneilo*, *Praesacella* Cox, 1940 y *Messosacella* Chavan, 1946 (ver discusión en Damborenea, 1987a, p. 54). El problema radica en los registros paleozoicos y mesozoicos de este género y en la presencia o ausencia de resilífer en las distintas especies que lo componen. Algunos autores (ver en Damborenea, 1987a, p. 54 y en Aberhan, 1998a, p. 67) prefieren tomar el género *Palaeoneilo* como paleozoico



y dejar a *Messosaccella* como mesozoico, pero según Cox (1937 *vide* Damborenea, 1987a), no hay razón para separar las especies paleozoicas y mesozoicas en géneros distintos, y esto es seguido por nosotros en este trabajo. Hodges (2000) considera que *Palaeoneilo* es un género morfológicamente muy conservador que apenas varía su forma general externa durante su existencia.

- **Rango estratigráfico: Ordovícico Inferior (Tremadociense) - Jurásico Inferior (Toarciense)** (Sánchez, 2002; Gahr, 2002)

Cox *et al.* (1969) consideraron al género presente desde el Ordovícico hasta finales del Mesozoico con una distribución cosmopolita. Posteriormente, Sepkoski (2002) le asigna rango Ordovícico (Arenigiense Superior) – Jurásico (Pliensbachiense Superior?), tomando los datos de Pojeta (1971).

Nosotros consideramos como primera aparición del género el Ordovícico Inferior de Argentina (Sánchez, 2002), la cita más antigua localizada. Sin embargo, hay ciertos problemas en cuanto a la última aparición. La cita de edad más moderna aceptada es la de Gahr (2002) en el Toarciense; hay citas posteriores pero no serán tenidas en cuenta, ya que casi todas presentan algún problema descriptivo. Por ejemplo, Sha & Fürsich (1993) citan *Palaeoneilo* sp. en el Jurásico Superior y Cretácico Inferior de China, pero no lo figuran ni lo tratan sistemáticamente. En trabajos posteriores como el de Sha & Fürsich (1994) y Sha *et al.* (1998), se hace un estudio sistemático de los ejemplares hallados en la misma zona de estudio, encuentran y describen varias especies de *Nuculana* (*Praesaccella*) y *Messosaccella*, pero no citan a *Palaeoneilo* en ningún momento, aunque si mencionan los problemas que pueden surgir a la hora de diferenciar *Messosaccella* y *Palaeoneilo*, dando una serie de pautas para diferenciarlos. Hu *et al.* (2008) también citan el género en el Jurásico Superior - Cretácico Inferior, pero, además de no figurarlo, lo consideran un ammonoideo.

- **Distribución paleogeográfica: Cosmopolita**

*Palaeoneilo* es un género cosmopolita durante parte del Paleozoico y del Mesozoico, al menos en el intervalo de estudio considerado.

- **Dominio Tethys: Pérmico Superior:** del S de China (Li, 1995; Wang *et al.*, 2006; Yin *et al.*, 2006; He *et al.*, 2007a); **Triásico Inferior:** de China (Yang & Yin, 1979; Li, 1995; Sha & Grant-Mackie, 1996); **Triásico Medio:** del Tethys (Hallam, 1981); Muschelkalk y Bundsandstein de Polonia (Senkowiczowa, 1985); Anisiense del S de China (Komatsu *et al.* 2004a); Anisiense – Noriense de Malasia y Tailandia (Tamura *et al.*, 1975); Ladiniense de Afganistan (Farsan, 1975); **Triásico Superior:** del Tethys (Hallam, 1981); Carniense de China (Sha & Grant-Mackie, 1996), del S de los Alpes (Diener, 1923; Kutassy, 1931; Fürsich & Wendt, 1977); Carniense - Noriense de China (Wen *et al.*, 1976; Lu & Chen, 1986; Gou, 1993); Noriense del NO de China (Lu, 1981); Rhaetiense de Burma (Diener, 1923); **Jurásico Inferior:** Hetangiense - Sinemuriense de SW Bretaña (Hodges, 2000), Sinemuriense – Pliensbachiense de Europa (Hallam, 1987).
- **Dominio Circumpacífico: Pérmico Superior:** de Japón (Nakazawa & Newell, 1968; Hayami & Kase, 1977); **Triásico Superior:** de Méjico, Chile y Perú (ver referencias en Damborenea, 1987a); Carniense de Méjico (Diener, 1923), de Japón (Hayami, 1975); Carniense – Noriense de Japón (Onoe & Tanaka, 2005); **Jurásico Inferior:** Sinemuriense

de Chile (Covacevich *et al.*, 1991).

- *Dominio Boreal*:  Pérmico Superior: NE de Rusia (Biakov, 1998, 2007);  Triásico Superior: del NE de Rusia (Polubotko & Repin, 1990).
- *Dominio Austral*:  Triásico Superior: de Nueva Zelanda (ver citas en Damborenea, 1987a), Rhaetiense de Nueva Zelanda (MacFarlan, 1998);  Jurásico Inferior: Pliensbachiense de N. Zelanda (McFarlan, 1998).

- Modo de vida: **B, I, D, Es, Mr**

*Palaeoneilo* es tratado como un bivalvo detritívoro, excavador superficial que viviría completamente enterrado muy cerca de la superficie de forma similar a algunas especies de *Yoldia* actuales (Damborenea, 1987a). Usaría las probóscides palpare para alimentarse de las partículas orgánicas dispersas en el sedimento en el cual viviría enterrado (Hodges, 2000). Dado que en algunas especies (ej. *P. elliptica*) se observa un seno paleal suave, es de suponer que poseerían sifones cortos. La orientación de vida con respecto al sustrato sería con la parte posterior hacia arriba, cerca de la superficie del sedimento, al igual que se interpreta para *Phestia* (ver Zhang & Yan, 1993, p. 854, fig. 2). Según Hodges (2000), la morfología de la concha indica que sería un excavador rápido que podría ayudarse con el pie para aumentar su velocidad de excavación.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter & Tevesz, 1978; Carter, 1990a, p. 159-161; Carter *et al.*, 1990, p. 315; Zhu *et al.*, 1990)
  - Capa externa: Aragonito (homogénea + prismática fibrosa)
  - Capa media: Aragonito (homogénea)
  - Capa interna: Aragonito (homogénea)

#### Género *Lapteviella* Kurushin, 1985

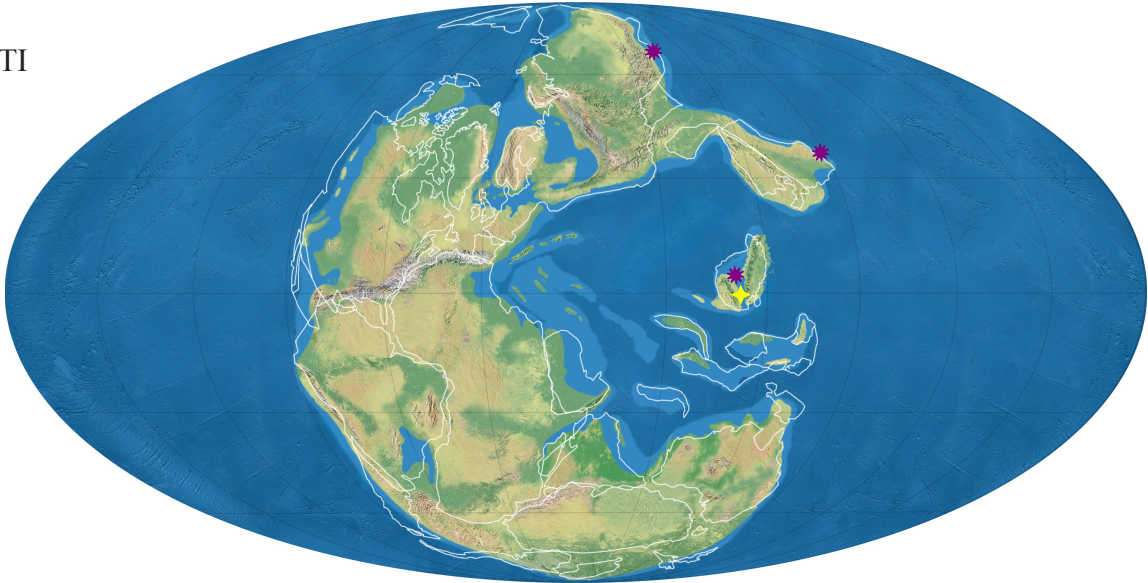
Especie tipo: *Lapteviella prontchistshevi* Kurushin, 1985

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense)** (Dagys & Kurushin, 1985)

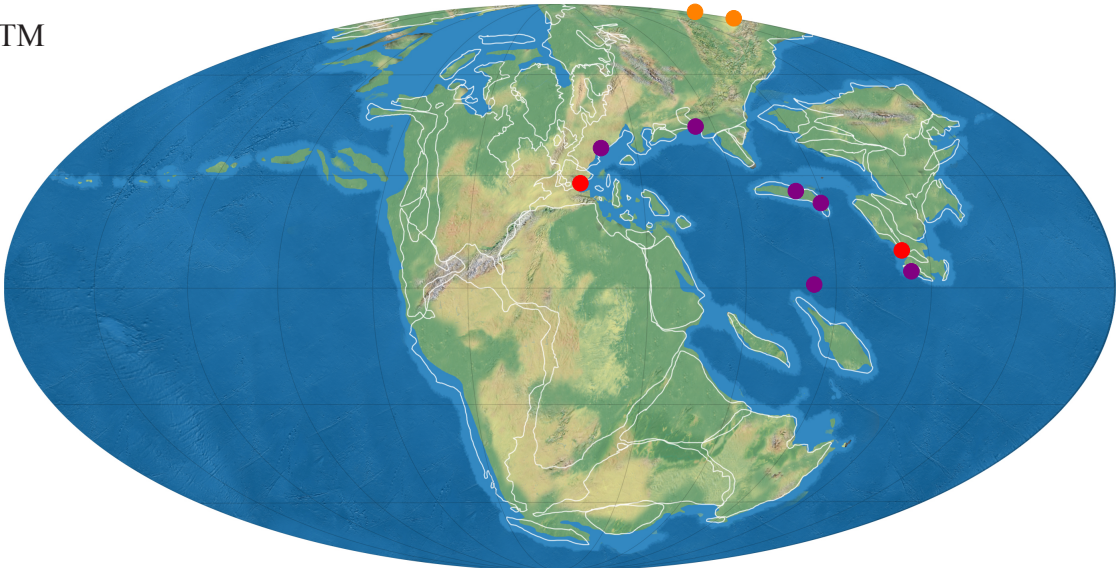
*Lapteviella* es un género monoespecífico creado por Kurushin (en Dagys & Kurushin, 1985) en el Anisiense del Norte de Siberia Central. Aunque es similar a *Mesoneilo* Vu Khuc, 1977 se diferencia de éste por poseer seno paleal, umbos prosógiros y la parte anterior de la charnela de menor longitud y la parte posterior mayor. También es muy parecido a *Palaeoneilo* (ambos tienen umbos prosógiros, la disposición de los dientes de la charnela similares, seno paleal suave, ornamentación concéntrica, musculos aductores de forma y tamaño similares y en la misma posición) (ver figs.6 y 10 de Dagys & Kurushin, 1985 y fig. 31 de Hogdes, 2000), pero es difícil saber si *Lapteviella* posee o no septo interno, ya que no se observa en las figuras de Dagys & Kurushin (1985), como tampoco se aprecia el típico surco radial de *Palaeoneilo* .

- Distribución paleogeográfica: **Boreal**
  - *Dominio Boreal*:  Triásico Medio: Anisiense de Siberia (Dagys & Kurushin, 1985; Klets, 2006) y del NE de Rusia (Konstantinov *et al.*, 2007).

TI



TM



T/J

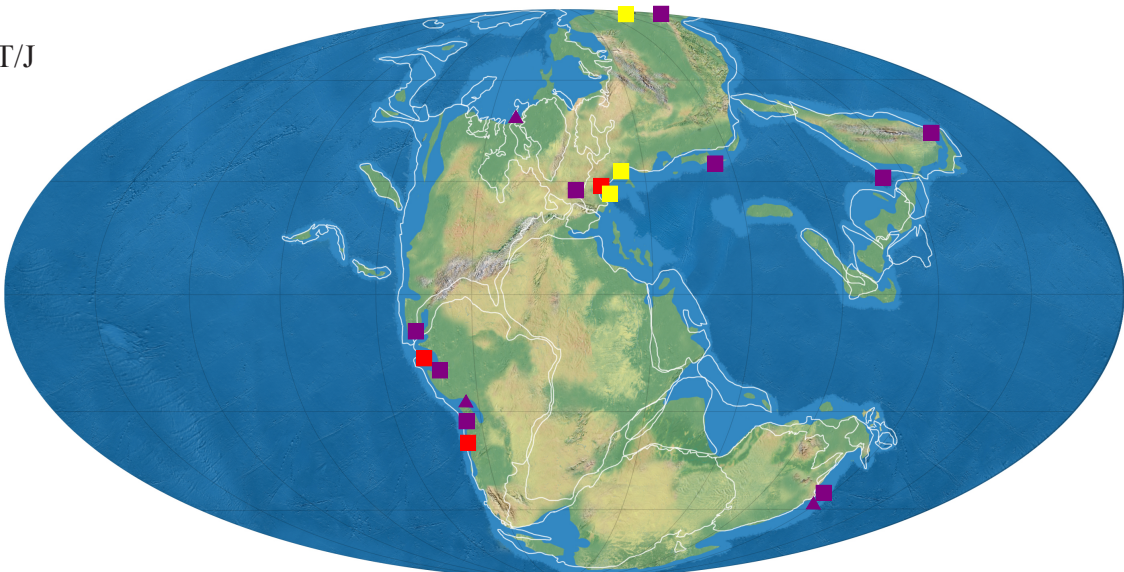


Figura 2.3 - Distribución paleogeográfica para la familia Malletiidae Adams & Adams: TI.- durante el Triásico Inferior; TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Phaenodesmia* Bittner: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior. Género *Prosoleptus* Beushausen: ■ Triásico Superior. Género *Palaeoneilo* Hall & Whitfield: \* Pérmico Superior ◆ Triásico Inferior ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior. Género *Lapteviella* Kurushin: ● Triásico Medio.



- Modo de vida: **B, I, D, Es, M**

En su descripción, Dags & Kurushin (1985) indican la presencia de un suave seno paleal, de lo cual se deduce que poseería unos cortos sifones. Se le asigna un modo de vida similar al del resto de integrantes de la familia Malletiidae, detritívoro que se alimentaría sobre todo de la capa de sedimento superficial, moviéndose continuamente para encontrar nuevas fuentes de alimento.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1998)

Datos para la subclase Palaeotaxodonta.

- Capa externa: Aragonito
- Capa media: Aragonito
- Capa interna: Aragonito

### **Familia Yoldiidae (Habe, 1977) Allen, 1985**

Género *Rollieria* Cossmann, 1920

Especie tipo: *Nucula palmae* Sowerby, 1824

Cox *et al.* (1969) y otros (Liu, 1995; Gahr, 2002) lo han considerado subgénero de *Nuculana* Link, 1807, pero en este trabajo lo consideramos género independiente de éste siguiendo a Hodges (2000), el cual observa que *Rollieria* no posee algunas de las características típicas de *Nuculana*, “no posee la parte posterior elongada, ni escudete y además tiene una silueta suboval”.

El nombre *Rollieria* también ha sido utilizado con posterioridad para un género de ammonoideos, *Rollieria* Jeannet, 1952. Según el Código Internacional de Nomenclatura *Rollieria* Cossmann, 1920 tendría preferencia sobre *Rollieria* Jeannet, 1952 por ser anterior.

- Rango estratigráfico: **Jurásico inferior (Hetangiense) – Cretácico Inferior** (Hodges, 2000; Jingeng Sha, com. pers., 2008)

Cox *et al.* (1969) le asignan rango Jurásico, al igual que Sepkoski (2002), el cual extrae los datos de Hallam (1977). La cita más antigua del género es Hetangiense (Hallam, 1972, 1976, 1977, 1987, 1990a; Hodges, 2000). Según Hodges (2000, p. 35-36), Sowerby describió la especie tipo en sedimentos del Carbonífero, pero Hodges duda que *Rollieria* esté presente en este momento del tiempo geológico. Da algunas razones para dudar de esta asignación estratigráfica de la localidad en la que se recolectó, ya que el género en cuestión no ha vuelto a ser localizado en sedimentos por debajo del Jurásico. También señala la posibilidad de que este ejemplar fuera confundido con otros géneros morfológicamente similares; en este caso, lo que entendemos por *Rollieria* carecería de especie tipo y por tanto no sería válido.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**
  - Dominio Tethys: Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense del SW de Gran Bretaña

Jl

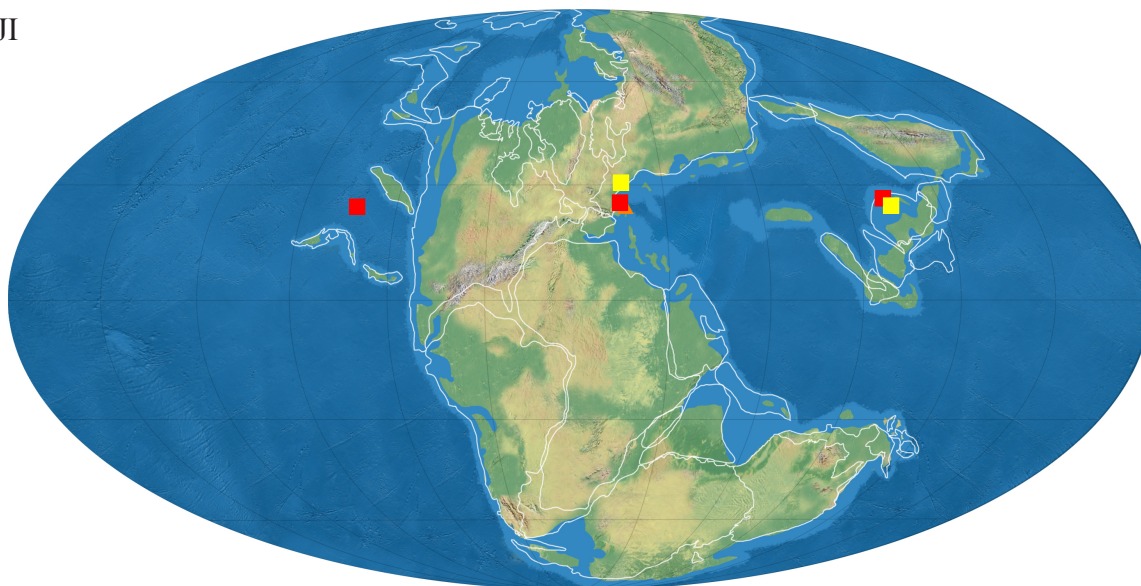


Figura 2.4 - Distribución paleogeográfica para la familia Yoldiidae Allen: Jl - durante el Jurásico Inferior. Género *Rollieria* Cossmann: ▲ Jurásico Inferior.

(Hodges, 2000; Mander *et al.*, 2008; Hallam & Wignall, 2008), de Europa (Hallam, 1976, 1977, 1987).

- *Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior:* de Sudamérica (Damborenea, 2002b).
- Modo de vida: **B, I, D, Es, Mr**

Le asignamos un modo de vida similar al resto de Nuculanoideos. Por la morfología general que exhiben los miembros de este género se le considera un excavador rápido (Hodges, 2000). Se observa un suave seno paleal, de lo cual se deduce que tendría unos sifones cortos y suponemos que viviría de forma similar a *Palaeoneilo*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1998)

Datos para la subclase Palaeotaxodonta.

- Capa externa: Aragonito
- Capa media: Aragonito
- Capa interna: Aragonito

### **Familia Polidevciidae Kumpnera, Prantl & Ruzicka, 1960**

Género *Ryderia* Wilton, 1830

Especie tipo: *Leda renevieri* Opperl, 1856

Aunque *Ryderia* ha sido considerado por varios autores como subgénero de *Nuculana*, en este trabajo lo consideramos independiente de éste siguiendo a Cox *et al.* (1969). Sin embargo, consideramos a *Teinonuculana* Zhang, 1977 sinonimia de *Ryderia* (ver discusión para *Teinonuculana* en el apartado 2.5).



- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Rhaetiense) - Jurásico Inferior (Toarciense)** (Yin & McRoberts, 2006; Liu, 1995)

Cox *et al.* (1969) le asigna rango Jurásico de Europa. Sepkoski (2002), extrayendo los datos de Hallam (1977, 1987), restringe su rango al Jurásico Inferior (Hetangiense inferior – Pliensbachiense superior). La cita de edad más antigua para el género que hemos aceptado en este trabajo data del Rhaetiense (Ivimey-Cook *et al.*, 1999; Yin & McRoberts, 2006). Hodges (2000) considera al género presente desde el Carbonífero al Jurásico Inferior, pero nosotros no hemos localizado ninguna cita anterior al Rhaetiense ni ningún trabajo que hable de este género con anterioridad al Triásico terminal, por lo cual pensamos que tal vez se trate de un error, ya que en el texto, Hodges, no hace referencia a este dato y, por tanto, no será tenido en cuenta. La cita más moderna localizada data del Toarciense (Liu, 1995; Fürsich *et al.*, 2001).

- **Distribución paleogeográfica: Tethys y Circumpacífico**
  - **Dominio Tethys: Triásico Superior:** Rhaetiense del Tibet (China) (Yin & McRoberts, 2006), del NE de Inglaterra (Ivimey-Cook *et al.*, 1999), del SW de Reino Unido (Mander *et al.*, 2008), del S de Alemania (Hodges, 2000); **Jurásico Inferior:** Hetangiense y Sinemuriense de Europa (Hallam, 1976, 1977, 1987), del E de Asia y Australasia – Indonnesia (Hallam, 1977), del SW de Inglaterra (Hodges, 2000), del S de Inglaterra (Liu, 1995); Sinemuriense de Portugal (Liu, 1995); Liásico de Alemania y de China (Hodges, 2000).
  - **Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior:** Canadá (Aberhan, 1998a), S América (Hodges, 2000); Liásico del W de Japón (Hodges, 2000).
- **Modo de vida: B, I, D, Es, Mr**

Según Hodges (2000) estaríamos ante un excavador rápido. Puri en Cox *et al.* (1969) dice que posee un amplio y suave seno paleal, pero Hodges *aut citt*, asegura que no lo ha observado en ninguno de los ejemplares estudiados, tras hacer una revisión exhaustiva de este género. Además este último autor interpreta que “*debido a que carece de seno paleal y posee un rostro extremadamente elongado debía situarse justo debajo del sedimento, ya que poseería unos sifones cortos*”. Al igual que el resto de Nuculanidos, seguramente sería detritívoro.

- **Mineralogía: Aragonítica** (Carter *et al.*, 1990, p. 313; Carter *et al.*, 1998)
  - Capa externa: Aragonito (?)
  - Capa media: Aragonito (?)
  - Capa interna: Aragonito (nacarada)

Género *Dacryomya* Agassiz, 1840

Especie tipo: *Nucula lacryma* Sowerby, 1824

*Dacryomya* es un género especialmente problemático por varias razones. Durante mucho tiempo ha sido y es considerado por algunos autores como subgénero de *Nuculana*. Externamente

es muy parecido a otros nuculanoideos, como *Ryderia*, *Nuculana* o *Phestia*, y las diferencias que existen entre estos géneros y *Dacryomya* son muchas veces subjetivas, cuando no se pueden observar estructuras internas. Por ejemplo, los 4 géneros poseen una parte posterior rostrada, pero en distinta medida; *Ryderia* sería el que tendría el rostro más largo y *Dacryomya* el más corto. Hodges (2000) señala que “*Ryderia* y *Dacryomya* son similares, pero el último tendría una concha más inflada y el rostro más corto”. El mismo autor también señala que “*Dacryomya* y *Nuculana* se diferenciarían por poseer el primero un rostro más corto y carecer de costillas bordeando el escudete”. Además, según Cox *et al.* (1969), *Phestia* es “como *Nuculana* pero con costillas internas”, pero estas costillas internas también las poseen *Dacryomya* y *Ryderia*. Se hace necesaria una revisión exhaustiva de este género.

Por otro lado, no hay consenso entre los investigadores sobre en qué familia incluirlo: Nuculanidae (Cox *et al.*, 1969; Hayami, 1975), Nuculidae (Ivimey-Cook *et al.*, 1999; Hodges, 2000) o Polivdeciidae (Carter, 1990a; Delvene, 2000), en donde lo incluimos.

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Noriense)–Jurásico Superior (Kimmeridgiense)** (Okuneva, 1985; Delvene, 2000)

Se han localizado algunas citas en el Triásico Inferior (Nakazawa, 1961; Hayami, 1975), pero no se tendrán en cuenta ya que Puri en Cox *et al.* (1969) las obvió al asignarle rango Jurásico Medio. Carter (1990a) y Hodges (2000) le asignan como primera aparición el Jurásico Inferior, pero Ivimey-Cook *et al.* (1999) lo localizan en el Rhaetiense y Okuneva (1985) en el Noriense. Sepkoski (2002) le asigna rango Triásico Inferior – Jurásico Inferior, pero extrae los datos de Hayami (1975), que no se tienen en cuenta dados los problemas descriptivos. En cuanto a la cita con edad más moderna localizada, es del Jurásico Superior (Delvene, 2000).

- **Distribución paleogeográfica: Tethys, Circumpacífico y Boreal**

- *Dominio Tethys: Triásico Superior:* Rhaetiense de Inglaterra (Ivimey-Cook *et al.*, 1999). *Jurásico Inferior:* Sinemuriense de Europa (Hallam, 1976, 1977, 1987), Liásico de Inglaterra (Watson, 1982), Sinemuriense de Inglaterra y Portugal (Liu, 1995),

T/J

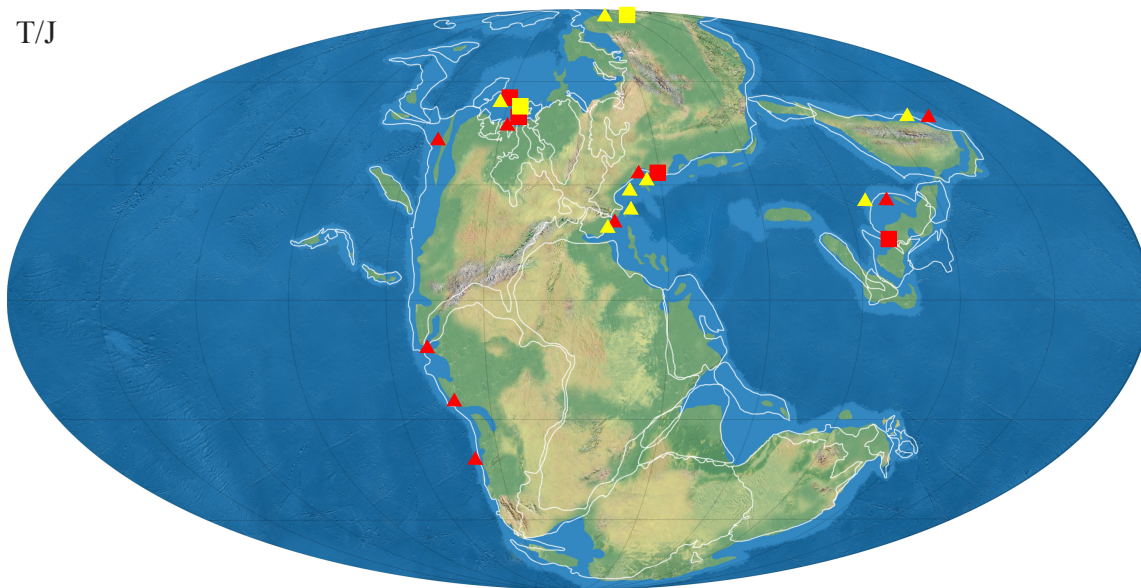


Figura 2.5 - Distribución paleogeográfica para la familia Polivdeciidae Kumpfer, Prantl & Ruzicka: T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Ryderia* Wilton: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior. Género *Dacryomya* Agassiz: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior.

Sinemuriense de Inglaterra, Alemania, Suiza, Francia, Portugal y Francia (Hodges, 2000), Hetangiense de China (Hodges, 2000).

- *Dominio Circumpacífico*: Jurásico Inferior: de Japón (Goto, 1983).
- *Dominio Boreal*: Triásico Superior: Noriense de la zona Transbaykal (Siberia) (Okuneva, 1985). Jurásico Inferior: N de Siberia y región Artica (Zakharov *et al.*, 2006).

- Modo de vida: **B, I, D, Es, M**

El modo de vida sería similar al de *Palaeonucula*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter, 1990a, p. 153-156)

- Capa externa: aragonito (prismática)
- Capa media: aragonito (nacarada)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

## Superfamilia Ctenodontoidea Wöhrmann, 1893

### Familia Ctenodontidae Wöhrmann, 1893/94

Género *Mesoneilo* Vu-Khuc, 1977

Especie tipo: *Leda perlonga* Mansuy, 1914

Vu Khuc (1977a) incluyó a su nuevo género en la familia Ctenodontidae por poseer, básicamente, una charnela continua, es decir, que no se trunca a la altura del umbo. Lo distinguió de *Phaenodesmia* o *Palaeoneilo* por tener el umbo opistogiro y por poseer más dientes en la parte anterior de la charnela. Sin embargo otros autores incluyen a la especie tipo de este género en *Nuculana* (Gou, 1993; Hautmann, 2001a) o en *Phestia* (Hautman *et al.*, 2005), pero ninguno de ellos hace mención del género *Mesoneilo*. Se hace necesaria una revisión de esta especie para ver cual es realmente su asignación.

Además, la familia Ctenodontidae es considerada por algunos autores presente solo en el Paleozoico y no está bien definida (Carter, 1990a), por lo que también habría que revisar la asignación del género a esta familia.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense – Rhaetiense)** (Vu Khuc, 1977)

El género es descrito en el Noriense del norte de Vietnam y se le asigna rango Triásico Superior (Noriense – Rhaetiense) (Vu Khuc, 1977). Posteriormente Okuneva (1985), aunque no observa la charnela de su ejemplar del Noriense de Siberia (Región Transbaykal), decide por la forma externa que presenta, asignarlo a *Mesoneilo perlonga*, lo cual nos parece muy arriesgado dado su parecido externo con otros géneros de Nuculanoideos.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Boreal?**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: de China (Gou, 1993); Noriense - Rhaetiense del N de Vietnam, Laos, Birmania y S de China (Vu Khuc, 1977, 1998), de Irán (Hautmann,

TS

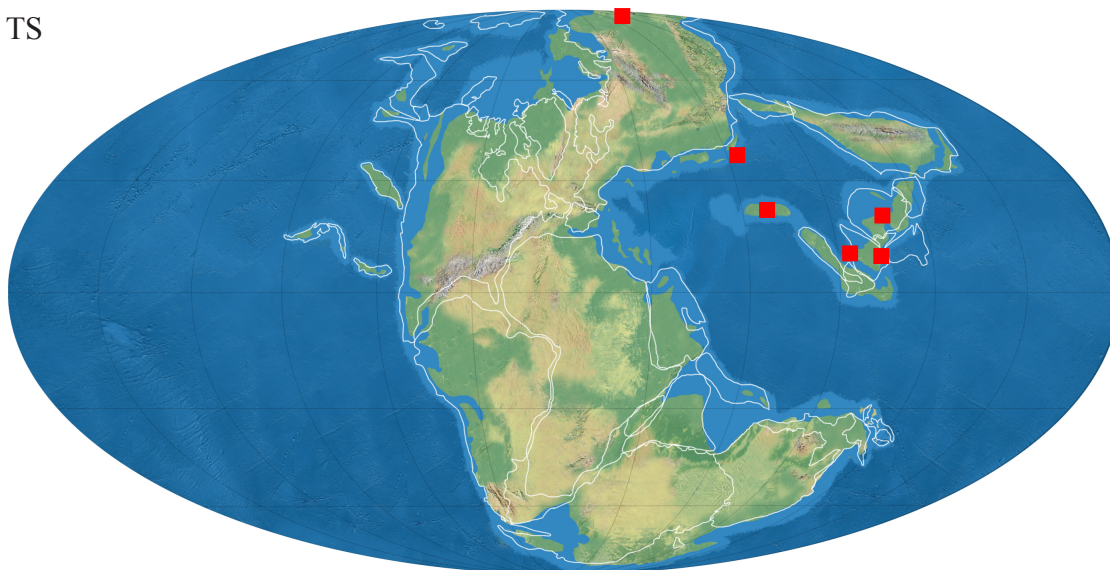


Figura 2.6 - Distribución paleogeográfica para la familia Ctenodontidae Wöhrmann: TS.- durante el Triásico Superior. Género *Mesoneilo* Vu-Khuc: ■ Triásico Superior.

2001a).

- *Dominio Boreal?: Triásico Superior*: Noriense de la Región Transbaykal del N de Siberia (Okuneva, 1985).
- Modo de vida: **B, I, D, Es, Mr**

Similar a *Nuculana*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1998)

Al no haber localizado información acerca de la mineralogía del género y de la familia a la cual es asignado no existen datos disponibles. Le asignamos una mineralogía aragonítica tomando los datos de Carter *et al.* (1998) para la subclase Palaeotaxodonta.

## Superfamilia Nucinelloidea Vokes, 1956

### Familia Nucinellidae Vokes, 1956

Género *Nucinella* Wood, 1851

Especie tipo: *Pleurodon ovalis* Wood, 1840

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Hetangiense) – Actualidad** (Vokes, 1956; McRoberts *et al.*, 1995)

La cita más antigua del género es *N. liassina*, del Hetangiense de la zona geográfica situada en la frontera entre Suiza e Italia (cerca del lago Lucano) (Vokes, 1956). McRoberts *et al.* (1995) citan a la misma especie en el Hetangiense de la Cuenca Lombarda (Alpes). Tanto Cox *et al.* (1969), como Skelton & Benton (1993) y Sepkoski (2002), coinciden con el mismo rango.



- Distribución paleogeográfica: E Tethys

Actualmente, el género está distribuido por gran cantidad de zonas geográficas (ver Cox *et al.*, 1969, N269) al igual que durante otras épocas del tiempo geológico (ej. Cretácico de Georgia (Pojeta, 1988) o de Japón (Amano *et al.*, 2007)); sin embargo, para el intervalo de estudio de este trabajo solo se ha localizado en Italia. Durante el Toarciense, se localiza también en Alemania e Inglaterra (Aberhan, 1993; Harries & Little, 1999).

- *Dominio Tethys: Jurásico Inferior*: Hetangiense de Italia (Vokes, 1956; McRoberts *et al.*, 1995).

- Modo de vida: B, I, D, Q, Es, Mr

Consideramos a *Nucinella* un bivalvo asifonado, ya que carece de seno paleal, excavador activo que se alimentaría de detritos y es posible que tuvieran bacterias quimiosimbiontes. Según Allen & Sanders (1969), al menos las especies actuales, poseerían unas branquias de gran tamaño y unos palpos diminutos, como es el caso de *Solemya*, el cual es considerado como no detritívoro (Stanley, 1970). Esto podría llevarnos a pensar que tal vez *Nucinella* tampoco lo fuera, pero en este caso, dado que las distintas especies actuales poseen batimetrías muy diferentes (entre 9 y 900 m, aunque la mayoría se encuentran a unos 400 m), es bastante improbable que sean filtradoras. Se postula la posibilidad de que establezcan relaciones simbióticas con bacterias quimiosintéticas, ya que algunas especies ni siquiera poseen palpos o intestino (ej. *N. viridula*, *N. maxima*) (Beesley *et al.*, 1998).

- Mineralogía: Aragonítica (Carter, 1990a, p. 178)

- Capa externa: aragonito (prismática)
- Capa media: aragonito (homogénea)
- Capa interna: aragonito (homogénea)

T/J

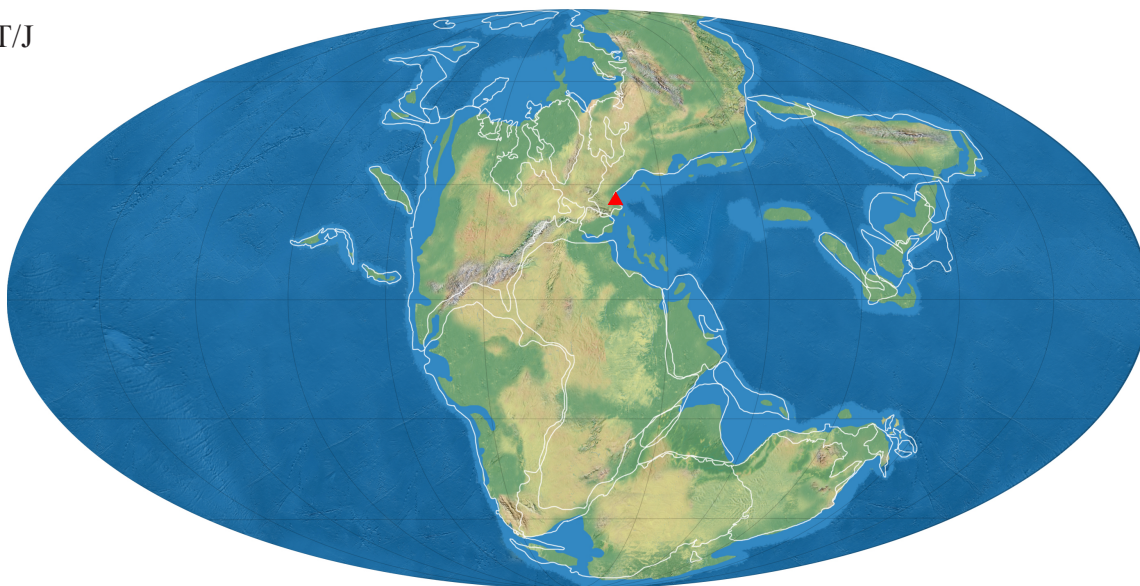


Figura 2.7 - Distribución paleogeográfica para la familia Nucinellidae Vokes: JI.- durante el Jurásico Inferior. Género *Nucinella* Wood: ▲ Triásico Superior

**Superfamilia Solemyoidea (Adams & Adams, 1857) Gray, 1840****Familia Solemyidae (Adams & Adams, 1857) Gray, 1840**Género *Solemya* Lamarck, 1818Especie tipo: *Solemya mediterranea*

Cox *et al.* (1969) consideraron a *Janeia* King, 1850 como subgénero de *Solemya*, pero Pojeta (1988, p. 214-215) aconseja no utilizar el nombre ya que su concepto genérico carece de significado (ver discusión en el apartado 2.5).

- **Rango estratigráfico: Carbonífero (Pennsylvaniense Superior) – Actualidad** (Pojeta, 1988)

Aunque Cox *et al.* (1969) le asignan rango Devónico – Actualidad, Pojeta (1988) hace una revisión exhaustiva de los solemyoideos paleozoicos y considera al género presente desde el Pennsylvaniense Superior hasta la actualidad, lo cual es seguido en este trabajo, aunque otros autores, como Cope (1997), lo consideran presente desde el Devónico (sin hacer ninguna discusión al respecto) y otros consideran dudoso el registro durante el Paleozoico tomando como primera aparición sin lugar a dudas el Jurásico (Imhoff *et al.*, 2003; Little & Vrijenhoek, 2003). Ciriacks (1963) cita a *Solemya* sp. en el Pérmico Superior, pero su asignación se basa únicamente en la forma externa. Seilacher (1990) describe un nuevo icnofósil, *Solemyatuba*, que podría estar producido por *Solemya* u otros géneros relacionados que vivirían de forma similar. Este icnofósil estaría ampliamente distribuido desde el Ordovícico a la actualidad (ver Seilacher, 1990, p. 306-309). Los únicos géneros de solemyoideos conocidos durante el Pérmico y el Triásico son *Solemya* y *Acharax*, y ambos tienen representantes actuales que son capaces de construir este tipo de tubos en forma de Y (Stanley, 1970; Campbell *et al.*, 2006), por lo que ambos podrían ser buenos candidatos.

- **Distribución paleogeográfica: Tethys y Circumpacífico**

Mientras que en otros momentos del tiempo geológico es citado en numerosas localidades, en el rango temporal que nos ocupa sólo lo hemos localizado en el Tethys, aunque hay ciertas evidencias (*Solemyatuba*) de su posible presencia en el Rhaetiense de Alemania y el Pérmico de Rusia (Seilacher, 1990). Durante el Pérmico Medio es citado en Rusia y Siberia (Biakov, 2006; Ganelin & Biakov, 2006; Klets *et al.*, 2006) y también en el Jurásico Medio y Superior en localidades pertenecientes al Tethys (Fürsich, 1982; Komatsu *et al.*, 1993; Sha & Fürsich, 1994) y al dominio Austral (Hudson, 2003).

- **Dominio Tethys: Pérmico Superior:** Changsingiense de China (Teichert, 1990; Lin & Yin, 1991); **Triásico Medio:** Anisiense de Hungría (Vörös & Palfy, 2002); **Jurásico Inferior:** Liásico de Alemania (Seilacher, 1990).
- **Dominio Circumpacífico: Pérmico Superior:** de Wyoming (USA) (Ciriacks, 1963).

- **Modo de vida: B, I, S/Q, Ep, Mr**

*Solemya* posee una concha alargada y cilíndrica con la que da la forma típica que se observa en sus túneles en forma de Y, que excava en profundidad. Aunque no hay consenso en cuanto a

si es detritívoro (Cope, 1997), filtrador (Stanley, 1970; Fürsich, 1982) o utiliza ambas estrategias (Liljedahl, 1984), lo que sí está claro es que la mayoría de sus requerimientos alimenticios los suple gracias a las bacterias quimiosintéticas con las que establece simbiosis (Cavanaugh, 1983). Muchas de las especies actuales tienen el intestino y las probóscides palpaes muy reducidas (Reid, 1998), pero poseen unas branquias desmesuradamente grandes donde alojan a las bacterias con las que establecen quimiosimbiosis (Stewart & Cavanaugh, 2006). Excavan túneles en forma de Y (Stanley, 1970), que es donde pasan la mayoría de su vida. Poseen un pie bien desarrollado que está implicado, además de en la excavación, en ciclos natatorios (Reid, 1998). Aunque puede nadar, éste no es su principal modo de vida; se interpreta como una función secundaria que podría utilizar incluso para moverse por el interior de la galería que excava (Stanley, 1970). Suele encontrarse en zonas de aguas poco profundas y casi siempre asociado a ambientes pobres en oxígeno, ricos en azufre y en materia orgánica (Stanley, 1970; Pojeta, 1988; Seilacher, 1990). Este hábitat proporcionaría una barrera contra los predadores dependientes de oxígeno (Fischer & Bottjer, 1995).

- **Mineralogía: Aragonítica** (Carter, 1990a, p. 174)
  - Capa externa: aragonito (prismática)
  - Capa media: aragonito (homogénea)
  - Capa interna: aragonito (homogénea)

Género *Acharax* Dall, 1908

Especie tipo: *Solemya johnsoni* Dall, 1891

- **Rango estratigráfico: Devónico Medio?, Carbonífero Superior – Actualidad** (Carter, 1990a).

Cox *et al.* (1969) lo consideran presente en el Mioceno y actualmente y señalan que, probablemente, algunos fósiles similares a *Solemya* con ligamento externo y sin costillas internas, que se encuentran desde el Devónico, también podrían incluirse dentro de este género. Pojeta (1988) enmienda el género y le asigna rango continuo desde el Pérmico Inferior (Leonardiense) a la actualidad, y da como presencias dudosas el Devónico Medio (Eifeliense) y el Carbonífero (Pennsylvaniense Medio).

Carter (1990a) enmienda la diagnosis del género de nuevo y crea un nuevo subgénero, *Acharax* (*Nacrosolemya*) en el Carbonífero (Pennsylvaniense) de Kentucky e indica que sería necesaria una buena revisión del género, ya que hay muchos ejemplares atribuidos a *Solemya*, en el Devónico y Carbonífero, de especies que no son bien conocidas y que encajarían mejor en *Acharax*.

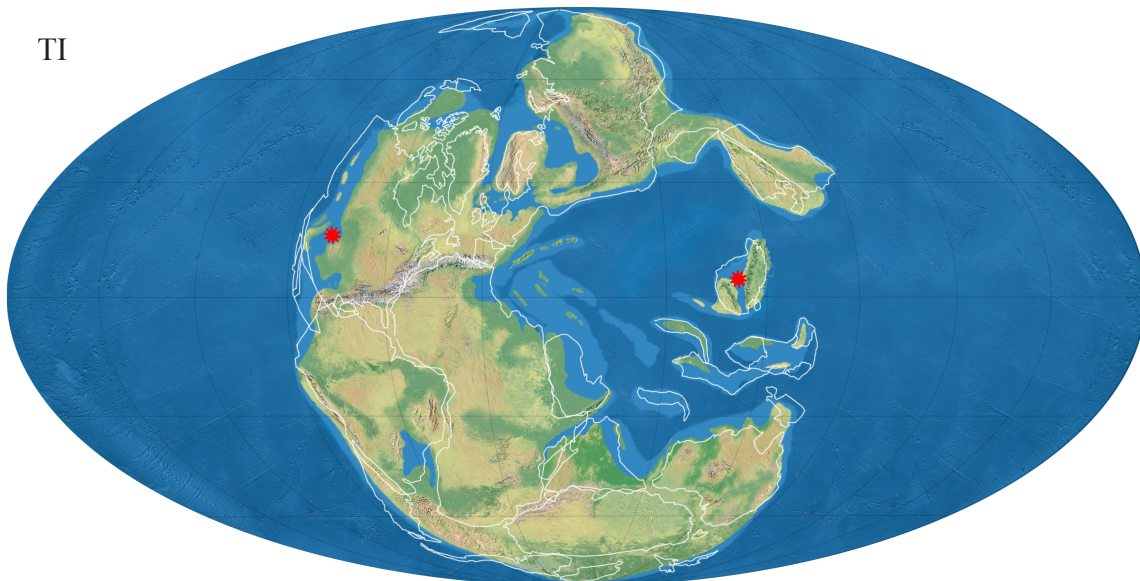
Hay algo que llama la atención, tanto en este género como en *Solemya*, y es que aunque se encuentran en la literatura ejemplares atribuidos a ambos de edad paleozoica, se localizan muy pocos en el Triásico o el Jurásico. Aunque en estos periodos se han encontrado huellas de su actividad (Seilacher, 1990), no hay relación directa de que realmente fueran estos bivalvos los que las dejaran. Puede que realmente ninguno de los dos, ni *Solemya* ni *Acharax* estén presentes durante el periodo estudiado y nos encontremos ante un caso de convergencia morfológica.

---

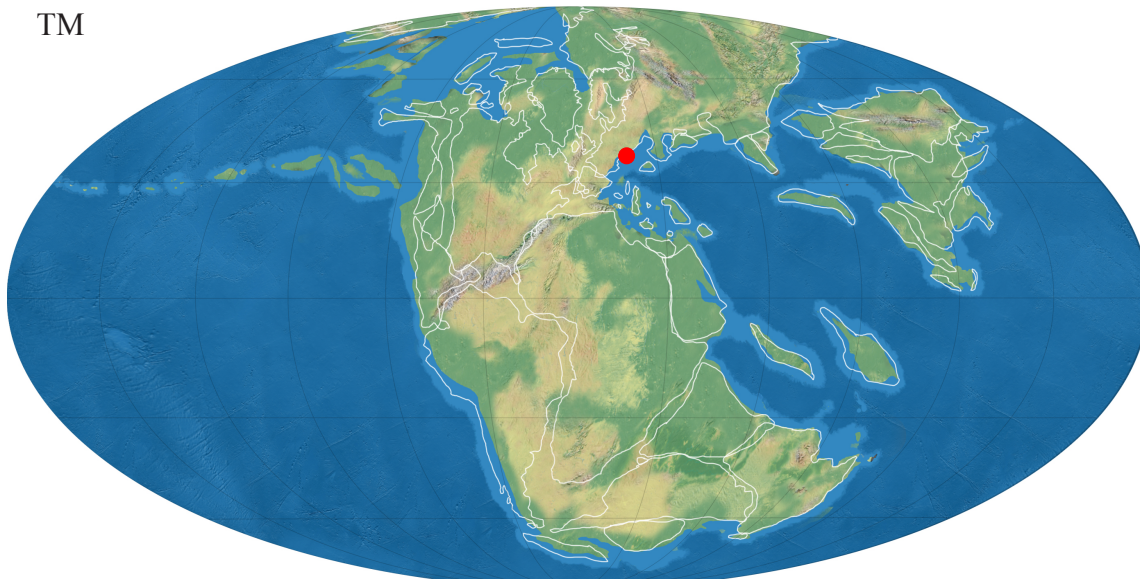
Figura 2.8 (página siguiente) - Distribución paleogeográfica para la familia Solemyidae Gray: TL.- durante el Triásico Inferior; TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Solemya* Lamarck: \* Pérmico Superior ● Triásico Medio ▲ Jurásico Inferior.



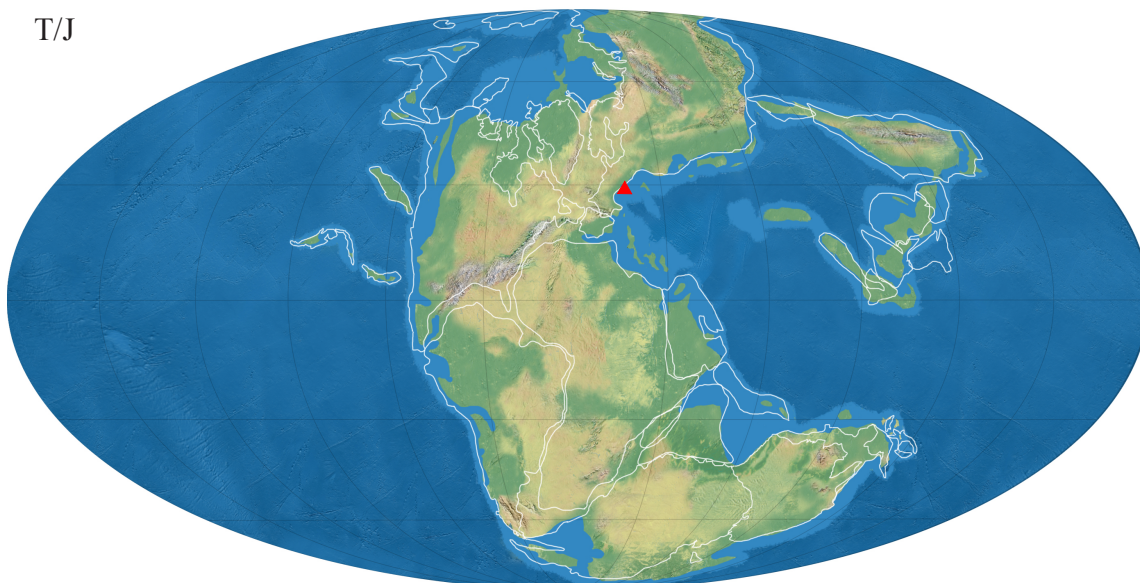
TI



TM



T/J





- Distribución paleogeográfica: **Desconocida**

No disponemos de datos durante el intervalo de estudio propuesto en este trabajo. Pojeta (1988) cita al género en el Pérmico Inferior de Texas (USA). Actualmente exhibe una distribución cosmopolita en aguas profundas (Imhoff *et al.*, 2003).

- Modo de vida: **B, I, S/Q, Ep, Mr**

El modo de vida es similar al de *Solemya*, la única diferencia es que suele encontrarse en ambientes de aguas profundas (Imhoff *et al.*, 2003). Se le atribuyen otro tipo de galerías además de la típica con formas de Y o U descritas para *Solemya*, como son en forma de I, y de J (Campbell *et al.*, 2006).

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969; Carter, 1990b, p. 317)

- Capa externa: aragonito (prismática)
- Capa media: aragonito (nacarada)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

## **Superfamilia Mytiloidea Rafinesque, 1815**

### **Familia Mytilidae Rafinesque, 1815**

Género *Modiolus* Lamarck, 1799

Especie tipo: *Mytilus modiolus* Linné, 1758

- Rango estratigráfico: **Devónico Superior (Fameniense) – Actualidad** (Cox *et al.* 1969)

*Modiolus* es considerado un género de largo rango, teniendo su origen en el Devónico es uno de los mitílicos más antiguos que está bien representado en la actualidad (Cox *et al.* 1969). Sin embargo, algunos investigadores consideran que el nombre *Modiolus* debería aplicarse solo a los ejemplares Cenozoicos y actuales (ver Hodges, 2000).

- Distribución paleogeográfica: **Cosmopolita**

- Modo de vida: **B, SI, S, Endo, Se**

Por comparación con las especies actuales de *Modiolus*, la mayoría de especies fósiles vivirían semiinfaunalmente y endobisadas (Stanley, 1970, 1972).

Dado que se le encuentra en numerosas ocasiones en posición de vida sabemos que viviría semiienterrado fijado con el biso a guijarros u otros objetos duros enterrados en el sedimento y con un hábito de vida gregario (Fürsich, 1980, 1982). El biso está localizado en la parte anterior de la concha. Tienden a ocupar áreas intertidales y subtidales (Stanley, 1970), que son ambientes de alta energía (Hodges, 2000).

Seilacher (1984), en su propia terminología, lo considera un “mud-sticker”.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Hayami *et al.*, 1977; Carter, 1990a, p. 283)

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa media: aragonito (nacarada)
- Capa externa: aragonito (nacarada)

Género *Promytilus* Newell, 1942

Especie tipo: *Promytilus annosus* Newell, 1942

- Rango estratigráfico: **Carbonífero (Mississippiense) – Triásico Inferior (Induense)** (Newell, 1942; Waller & Stanley, 2005)

Cox *et al.* (1969) le asignan rango Carbonífero (Mississippiense) - Pérmico; Sepkoski (2002) le da rango Carbonífero (Mississippiense) - Pérmico (Guadalupense Superior) e indica que toma este dato de Hayami & Kase (1977), los cuales citan la presencia de varias especies de *Promytilus* halladas por Nakazawa & Newell (1968) en el Pérmico Medio y Superior (Changsingiense) de Japón (Formaciones Tenjinnoki y Gujo), aunque Hayami & Kase (1977) señalan que se desconoce en qué subpiso del Pérmico Superior. Boyd y Newell (1997) consideran a la Formación Gujo de edad Pérmico Superior. La presencia del género en el Triásico más temprano viene dada por Waller & Stanley (2005) con la especie *P. borealis* Kurushin, pero este dato procede de un artículo que no se ha podido consultar: [Dagis, A. S., Egorov, A. Yu, Kazakov, A. M. & Kurushin, N.I. 1989. Stratigraphy of Triassic deposits in south-eastern Taimyr. *Rossiliskaya Akademiya Nauk Sibirskoe Otdelenie Trudy Instituta Geologii i Geofiziki*, 732: 71-91]. Newell (1942) ya advirtió al crear el género que algunos ejemplares del Triásico y el Jurásico atribuidos a *Modiolus* podrían pertenecer a *Promytilus*.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Boreal**

Aunque durante el Carbonífero y el Pérmico Inferior tiene una distribución cosmopolita, durante el intervalo de estudio considerado en este trabajo solo lo hemos hallado citado en los dominios Boreal y del Tethys.

- Dominio Tethys: Pérmico Superior: Wuchiapingiense de China (Clapham & Bottjer, 2007), de Malasia (PBDB [Nakazawa, K. 1973. On the Permian fossils from Jenga Pass, Pahang, Malay Peninsula. *Science Report of Tohoku University, 2nd series (Geology), Special Volume 6*:277-296]); Changsingiense de China (Wang, 1993).
- Dominio Boreal: Triásico Inferior: (Waller & Stanley, 2005).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Según Stanley (1972), *Promytilus* representaría un estadio intermedio entre *Mytilus* y *Modiolus*, que seguramente viviría sujeto por el biso a sustrato duro en la zona intermareal, por analogía con la especie actual “*Modiolus*” *pulex*, con la que guarda un gran parecido (ver fig. 8 y 9 en Stanley, 1972). Según la descripción de Newell (1942), posee un seno bisal bien definido. Según Waller & Stanley (2005) es mitiliforme en todo salvo en que posee un lóbulo anterior bastante reducido en comparación con el observado en las especies de *Modiolus*.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Newell, 1942; Nakazawa & Newell, 1968)

Aunque Newell (1942) y Nakazawa & Newell (1968) señalan la presencia de una capa externa calcítica de microestructura prismática, Carter (1990a) duda de que esa sea la mineralogía original.

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa media: aragonito (nacarada)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

#### Género *Inoperna* Conrad in Kerr, 1875

Especie tipo: *Modiolus (Inoperna) carolinensis* Conrad, 1875

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Rhaetiense) – Cretácico Superior (Maastrichtiense)** (Repin, 1996; Abdel-Gawad, 1986)

Cox *et al* (1969) le asignaron rango Jurásico Inferior (Liásico superior) – Cretácico Superior. Pero en los últimos años, nuevos hallazgos han hecho que el rango estratigráfico de este género se amplíe hasta el Triásico Superior (Repin, 1996; Hautmann, 2001a).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Austral?**

Aunque durante nuestro intervalo de estudio *Inoperna* no está muy bien distribuido, a partir del Pliensbachiense y durante todo el Jurásico y el Cretácico tiene una distribución cosmopolita (Freneix, 1965; Vörös, 1971; Hayami, 1975; Wen, 1982; Abdel-Gawad, 1986; Damborenea, 1987a; Liu, 1995; Sha *et al.*, 1998; Holzapfel, 1998; Fürsich *et al.*, 2001; Gahr, 2002; Delvene, 2003; Valls *et al.*, 2004).

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Rhaetiense de Irán (Repin, 1996; Hautmann, 2001a), del N del Caucaso (Repin, 1996), de Austria (Tomašových, 2006a, b); Jurásico Inferior: Hetangiense del SW de Gran Bretaña (Hodges, 2000); Sinemuriense de Portugal (Liu, 1995).
- Dominio Austral: Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense de Argentina (Damborenea, 1996a; Damborenea & Manceñido, 2005b).

- Modo de vida: **B, SI, S, Endo, P?, Se**

Dado que *Inoperna* pertenece a la familia Lithophaginae, varios autores han sugerido la posibilidad de que fuera perforante (Damborenea, 1987a; Hodges, 2000; Hautmann, 2001a). Sin embargo, Pojeta & Palmer (1976) advierten que aunque su morfología es similar a la actual *Lithophaga*, la cual si tiene un modo de vida perforante, no se puede asegurar a no ser que encontremos a los ejemplares en sus agujeros perforados. Además uno de estos autores encuentra a *Inoperna plicata* J. Sowerby en el Jurásico Medio de Inglaterra en posición de vida y vivía semiinfaunalmente.

Hodges (2000) compara a *Inoperna* con los miembros del actual *Adula* y sugiere que, al igual que éstos, sería un perforador mecánico, que perforaría el sustrato con su parte anterior hasta completar su habitáculo de vida y, posteriormente, se fijaría con el biso.

La mayoría de autores lo interpretan como un semiinfaunal endobisado (Fürsich *et al.*, 1995,

2001; Hautmann, 2001a; Gahr, 2002; Delvene, 2003).

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 185)

No hay información al respecto para la concha de *Inoperna*. Datos para la subfamilia Lithophaginae.

- Capa externa: calcita (homogénea-prismática)
- Capa media: aragonito (nacarada)
- Capa interna: aragonito (nacarada-prismática)

#### Género *Falcimytillus* Cox, 1937

Especie tipo: *Mytilus (Falcimytillus) suprajurensis* Cox, 1937

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense) – Jurásico Superior (Tithoniense)** (Kelly, 1984)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Jurásico, sin tener en cuenta citas del género que lo situaban en el Triásico Superior de Japón (Kobayashi & Ichikawa, 1950; Nakazawa, 1956; Hayami, 1958a). La cita más moderna localizada sin lugar a dudas, data del Tithoniense (Kelly, 1984); aunque otros autores como Taylor *et al.* (1983) han citado a *Falcimytillus lanceolatus* Sowerby en el Cretácico Inferior (Albiense), pero ni figuran ni describen los ejemplares, ya que solo listan una serie de especies de bivalvos cuyas conchas son perforadas por gasterópodos.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys, Circumpacífico y Boreal**

Aunque durante el intervalo de estudio lo encontramos en el Tethys oriental, no es hasta más tarde en el Jurásico cuando está presente en la parte occidental (Hallam, 1976, 1996b). Durante el Jurásico Medio y Superior es bastante citado en esta zona (Fürsich, 1982; Kelly, 1984; Jaitly, 1988; Liu, 1995, 1999; Sha *et al.*, 1998; Holzapfel, 1998).

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Carniense - Noriense de China (Chen, 1982a).
- Dominio Circumpacífico: Triásico Superior: Carniense de Japón (Kobayashi & Ichikawa, 1950; Nakazawa, 1956; Hayami, 1975); Jurásico Inferior: de Méjico (Damborenea en Damborenea & González-León, 1997); Hetangiense de Japón (Hayami, 1958a); Hetangiense – Sinemuriense del Sudamérica? (Damborenea, 1996a).
- Dominio Boreal: Triásico Superior: del N de Siberia (Dagys & Kurushin, 1985), del E de Siberia (Kobayashi & Tamura, 1983b); Noriense de la región de Zabajkalja (Rusia) (Okuneva, 1985).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Dado que su contorno es mitiliforme y su sección transversal es triangular, se considera que viviría epibisado en sustratos duros de forma similar a como lo hacen las actuales especies de *Mytilus* (Fürsich, 1982; Damborenea, 1987a).

- Mineralogía: ? (Carter, 1990a, p. 283; 1990b, p. 400)

- Capa externa: calcita y/o aragonito (?)
- Capa media: aragonito (nacarada)
- Capa externa: aragonito (nacarada-prismática)

Género *Lycettia* Cox, 1937

Especie tipo: *Mytilus lunularis* Lycett, 1857

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Sinemuriense) – Cretácico Superior (Maastrichtiense)** (Damborenea, 1996a; Cox *et al.*, 1969)

En Cox *et al.* (1969) se lo considera presente en el Jurásico y el Cretácico Superior. Este salto en su distribución se debe a que en Cox *et al.* (1969) introdujeron en sinonimia de *Lycettia* a *Cuneolus* Stephenson, 1941, cuya especie tipo (*Dreissena tippiana* Conrad, 1858) es típica del Cretácico Superior (Carter, 1990a). Desde entonces, el género ha sido citado también en el Cretácico Inferior (Hayami, 1975; Villamil *et al.*, 1998; Komatsu & Maeda, 2005).

- Distribución paleogeográfica: **Austral**

Aunque durante el Jurásico más inferior solo lo encontramos presente en el dominio Austral, durante el resto del Jurásico ya se localiza en el dominio del Tethys (Damborenea, 1987a; Liu, 1995; Fürsich *et al.*, 2001; Gahr, 2002).

- Dominio Austral: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Argentina (Damborenea, 1996a; Damborenea & Manceñido, 2005b; Damborenea & Lanés, 2007; Damborenea, com. pers., 2008).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Su forma externa triangular en vista lateral, la ausencia de lobulación anterior y su sección transversal triangular, son características, que según Stanley (1972) nos indicarían que es epibisado. Estas características son llevadas al extremo en este género por lo que se supone que viviría epibisado a sustratos duros en ambientes de alta energía (Damborenea, 1987a).

Muchas veces estos sustratos duros son las conchas de otros bivalvos, como es el caso de *Steinmaniella quintucoensis* (Weaver) en el Cretácico Inferior (Villamil *et al.*, 1996) o de *Myoconcha* en el Jurásico Medio (Damborenea, 1987a).

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter, 1990b, p. 395-396)
  - Capa externa: aragonito (prismática)
  - Capa media: aragonito (nacarada)
  - Capa interna: aragonito (prismática-nacarada)

Género *Lithophaga* Röding, 1798

Especie tipo: *Mytilus lithophagus* Linné, 1780

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense) – Actualidad** (Kleemann, 1994)

Cox *et al.* (1969) lo consideraron presente en el Carbonífero con ciertas dudas y le atribuyeron rango continuo desde el Mioceno a la Actualidad. Este dato dudoso seguramente provenía de Newell (1942), el cual indica que aunque *Lithophaga* no es muy común en el Paleozoico, se han descrito varias especies en el Carbonífero y el Pérmico de distintas partes del mundo. Sin embargo, Kleemann (1990) argumenta que los ejemplares atribuidos a *Lithophaga* del Carbonífero y el Triásico son más que dudosos; externamente son parecidos a *Lithophaga* pero no se cree que tuvieran un modo de vida endolítico. Kleemann (1994) y Carter & Stanley (2004) encuentran ejemplares de *Lithophaga* en posición de vida en agujeros excavados dentro de corales -como se encuentran muchas de las especies actuales- en el Triásico Superior. Dado que la presencia de *Lithophaga* en sedimentos anteriores al Triásico Superior no se puede asegurar, consideraremos su rango estratigráfico a partir de este momento.

Linck (1972) cita a *Lithophaga* cf. *vermiculata* Linck en el Carniense, pero asigna su ejemplar tan solo por parecido externo a *Lithophaga* y no la encuentra en posición de vida, por lo que no se puede asegurar que realmente sea *Lithophaga*.

Ivimey-Cook *et al.* (1999) encuentran galerías excavadas que podrían pertenecer a *Lithophaga* en el Rhaetiense de Inglaterra.

- Distribución paleogeográfica: Tethys

Es difícil saber cuál sería la distribución exacta del género ya que si no lo encontramos asociado a las galerías que excavaba no podemos saber con seguridad si se trata de *Lithophaga*. En nuestro intervalo de estudio lo encontramos distribuido por el Tethys aunque en otros momentos del tiempo geológico y en la actualidad tiene una distribución cosmopolita (Cox *et al.*, 1969).

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Noriense de Alemania (Carter & Stanley, 2004); Rhaetiense de Austria (Kleemann, 1994; Carter & Stanley, 2004), de Irán (Hautmann, 2001a).

- Modo de vida: B, I, S, Bi, P, Se

Las especies actuales de *Lithophaga* son perforantes de sustratos duros, en corales muertos y vivos (Kleemann, 1984; Scott, 1988). Se le considera un perforador químico, ya que disuelven el sustrato mediante la segregación de ácidos, aunque se ha comprobado que algunas especies como *Lithophaga nigra* (d'Orbigny, 1853) también es un perforador mecánico (Fang & Shen, 1988).

En cuanto a las especies fósiles, se han hallado conchas pertenecientes a *Lithophaga* dentro de sus agujeros excavados en corales (Kleemann, 1994; Waller & Stanley, 2005), por lo que se les supone el mismo modo de vida que a las actuales.

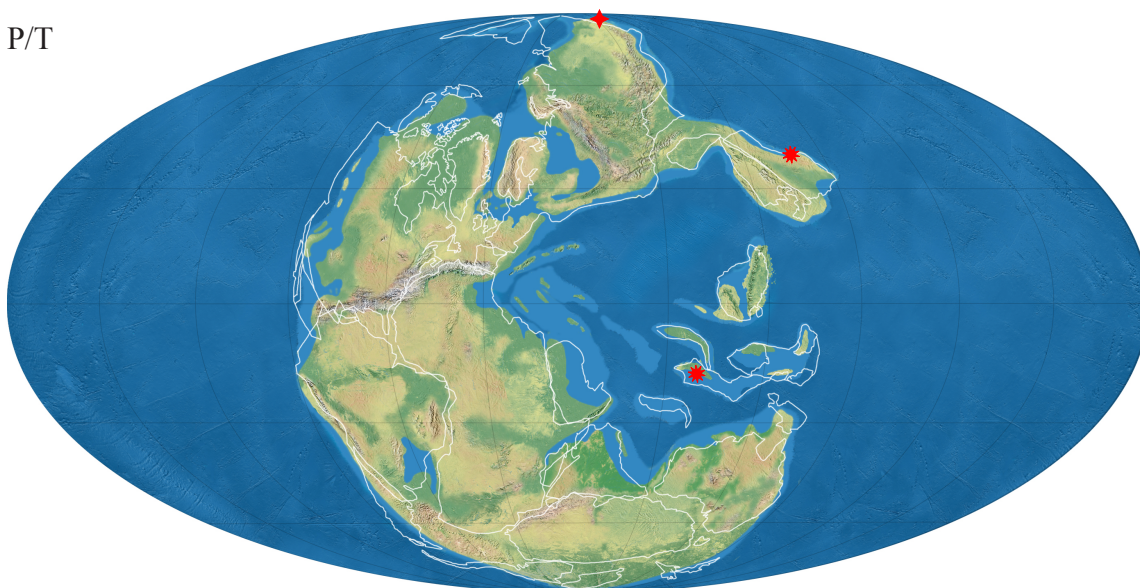
Savazzi (2001) habla de una posible relación de macrosimbiosis entre las especies de *Lithophaga* que excavan en corales vivos y los propios corales, ya que el coral proporciona protección y disminuye la competencia con otros perforadores que solo lo hacen en sustratos no vivos. Además no hay evidencias de que el bivalvo utilice al coral como fuente de alimento.

- Mineralogía: Biminerálica (Carter, 1990a, p. 285)

- Capa externa: calcita (homogénea-prismática)
- Capa media: aragonito (nacarada)
- Capa interna: aragonito (nacarada-prismática)



P/T



T/J

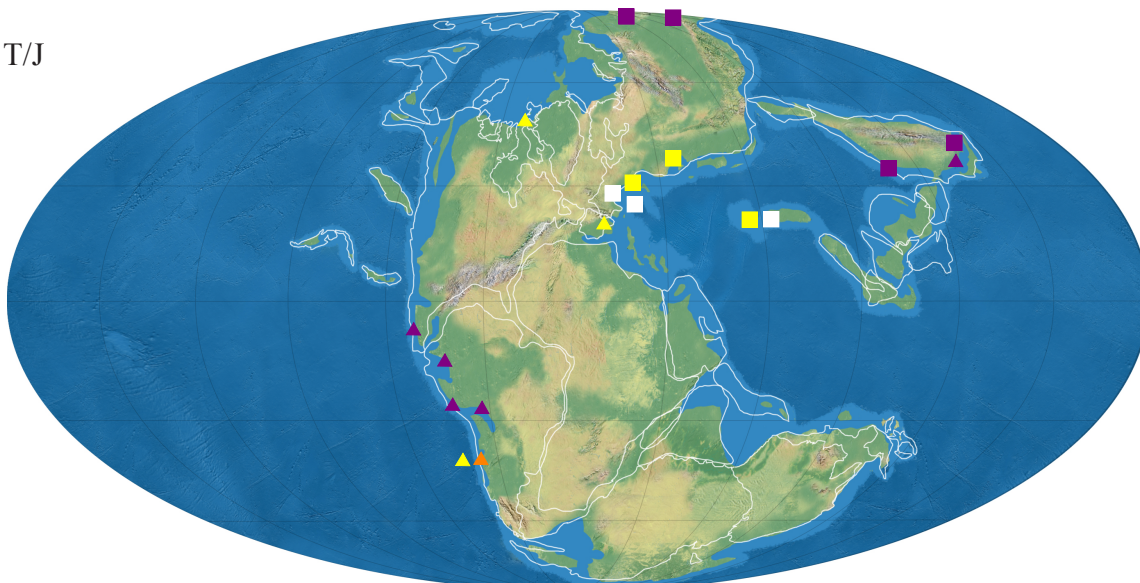


Figura 2.9 - Distribución paleogeográfica para la familia Mytilidae Rafinesque: PT.- durante el Pérmico Superior y el Triásico Inferior; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Promytilus* Newell: \* Pérmico Superior ♦ Triásico Inferior. Género *Inoperna* Conrad in Kerr: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior. Género *Falcimytilus* Cox: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior. Género *Lycettia* Cox: ▲ Jurásico Inferior. Género *Lithophaga* Röding: □ Triásico Superior

### Familia Mysidiellidae Cox, 1964

Aunque Hautmann (2008) propone incluir a esta familia dentro de la superfamilia Ambonychioidea, seguimos a Cox *et al* (1969), Carter (1990), Amler (1999, 2000), Waller & Stanley (2005) en su asignación a Mytiloidea (ver discusiones en Hautmann, 2001a, 2008; Waller & Stanley, 2005). Hay ciertas discrepancias en cuanto a que géneros incluir en esta familia en los últimos años que resumimos a continuación.

Cox (1964) creó la familia e incluyó en ella a *Protopis* Kittl, 1904 (= *Joannina* Waagen, 1906) y a dos géneros nuevos, *Mysidiella* Cox, 1964 (pro *Mysidia* Bittner, 1891, no Westwood, 1840) y *Tommasina* Cox, 1964 (nombre nuevo para *Mytiliconcha* Tommasi, 1911, no Conrad, 1863).

Waller en Waller & Stanley (2005) propone la sinonimia *Protopis* (= *Tommasina*) y aconseja

excluir a *Protopis* y sus sinonimias (*Joannina* y *Tommasina*) de la familia Mysidiellidae pero no da una nueva asignación; propone incluir a *Botulopsis* Reis, 1926 (enmendado por él) y a su nuevo género, *Promysidiella* Waller, 2005.

Stiller & Chen (2006), siguiendo a Cox en este respecto y sin conocer el trabajo de Waller, añaden junto a *Mysidiella*, *Protopis* y *Mytiliconcha*, a sus 3 géneros nuevos del Anisiense de China: *Leidapoconcha* Stiller & Chen, 2006, *Waijiaoella* Stiller & Chen, 2006 y *Qingyaniola* Stiller & Chen, 2006. Estos últimos autores mantienen válido el nombre de *Mytiliconcha* porque, siguiendo a Vokes (1980), creen innecesaria la introducción de *Tommasina* por parte de Cox (1964). En nuestra opinión, el nombre *Tommasina* es innecesario ya que el género descrito por Conrad es *Mytiloconcha* y por tanto no es necesario el nombre nuevo para *Mytiliconcha* Tommasi, 1911.

Por otra parte, Hautmann (2008) propone la creación de una nueva familia, Healeyidae Hautmann, 2008, en la cual incluye a *Healeya* Hautmann, 2001, a *Joanina* (al cual considera válido por diferencias sustanciales con *Protopis*) y, con ciertas dudas, a *Protopis* y los tres géneros creados por Stiller & Chen (2006), *Leidapoconcha*, *Waijiaoella* y *Qingyaniola*. A su vez, propone que *Mysidiella*, *Promysidiella* y *Botulopsis* permanezcan en Mysidiellidae, coincidiendo con Waller en Waller & Stanley (2005), pero incluyendo esta familia en Ambonychiodea. Hautmann (2008) se basa en la microestructura estudiada para uno de sus ejemplares de *Mysidiella imago* Hautmann, 2001, donde encuentra que la capa externa de la concha esta subdividida en varias subcapas que de fuera a dentro serían, prismática, foliar y prismática desordenada. Argumenta que la presencia de la subcapa foliar y el tamaño de los prismas de la prismática más externa, avalarían un origen entre los myalinidos más que con los mytilidos. Sin embargo, para *Promysidiella cordillerana* (Newton en Newton *et al.*, 1987), aunque no se han hecho estudios microestructurales, Newton en Newton *et al.* (1987, fig. 13) propusieron: “*abraded specimens exhibit an inner, very fine radial structure, representing silica replacement of primary fibrous prismatic microstructure, homologous to that occurring in outer ostracum of modern Mytilus, as well as Permian mytiloids (Newell, 1942)*”.

Waller en Waller & Stanley (2005) diferencia a Mysidiellidae de Myalinidae, básicamente porque tienen distinta microestructura en la capa externa de la concha (prismática fibrosa y prismática columnar, respectivamente) y por el ligamento (opisthodético y duplivincular, respectivamente).

El problema en cuanto a lo que dice Waller es que no ha estudiado los detalles microestructurales al microscopio electrónico y se basa en que “*it superficially appears very similar to the microstructure of the outer Shell layer of many modern mytilids*”. La propuesta de Hautmann (2008) parece más fundamentada porque si ha realizado estudios microestructurales, además de haber realizado el estudio de holotipos y otras colecciones, pero en nuestra opinión hace falta mucho más trabajo en este sentido. Es evidente que la problemática de esta familia está lejos de estar zanjada y por ello se consideraran todos los géneros relacionados en la misma sin hacer discusiones sistemáticas. Se seguirá a Waller & Stanley (2005) y Stiller & Chen (2006) en la asignación de sus géneros a Mysidiellidae y se mantendrán también a *Protopis* y sus sinonimias en esta familia. Nos parece un poco arriesgado aceptar la nueva familia de Hautmann (2008) con la asignación de géneros que propone, mientras no se realicen estudios que puedan esclarecer esta problemática. Se considerará como válido a *Joannina*, siguiendo a este último autor.



Género *Mysidiella* Cox, 1964  
[pro *Mysidia* Bittner, 1891, no Westwood, 1840]

Especie tipo: *Mysidia orientalis* Bittner, 1891

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Carniense - Rhaetiense)**

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Ladiniense – Rhaetiense, al igual que Sepkoski (2002) o Stiller & Chen (2006). La cita del Ladiniense seguramente proviene de *Mysidia taramellii* De Toni, 1913, ya que es la única localizada en este piso (dato extraído de Diener, 1923), pero Waller en Waller & Stanley (2005), en su revisión de la familia Mysidiellidae y basándose en las ilustraciones proporcionadas en el trabajo de De Toni, asigna esta especie al género *Botulopsis* Reis, 1926. Además también considera que *Mysidiella cordillerana* Newton, 1987 y *Mysidiella americana* (Körner, 1937) pertenecerían al género *Promysidiella* Waller & Stanley, 2005 y renombran a *Krumbeckiella cf. timorensis* (Krumbeck, 1924) descrita por Newton (1987) como *Mysidiella newtonae* Waller & Stanley, 2005. Szepte & Vörös (2003) citan a ?*Mysidiella* sp. en el Anisiense, pero esta cita no será tenida en cuenta ya que es dudosa y el material no está figurado.

- **Distribución paleogeográfica: Tethys y Circumpacífico**

- *Dominio Tethys: Triásico Superior:* Carniense de Grecia (Diener, 1923), de China (Wen, 1976); Noriense de Turquía (Diener, 1923), de China (Kobayashi & Tamura, 1983a); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a).
- *Dominio Circumpacífico: Triásico Superior:* Noriense de Oregon, USA (Wallowa Terrane) y Carniense de la Columbia Británica (Waller & Stanley, 2005).

Aunque se ha localizado una cita en Japón [Nakazawa, K., 1994. Occurrence of Triassic bivalves in the Tamba Belt at Izuriha, north of Takatsuki, Osaka Prefecture. *Earth Science*, 48 (2): 171-173], no ha podido consultarse el trabajo.

- **Modo de vida: B, E, S, Epi, Se**

La profunda escotadura bisal (ver diagnosis en Waller & Stanley, 2005) que presentan las especies atribuidas a este género indica que viviría epibisado. La morfología externa que presentan es similar a la de los mitílidos por lo que se cree que podrían vivir en zonas de alta energía (Newton en Newton *et al.*, 1987). La zona anterior de las valvas es aplanada lo cual sugiere que el animal viviría apoyado ortoteticamente, es decir, con la comisura de las valvas vertical al sustrato (Hautmann, 2001a, 2008).

- **Mineralogía: Biminerálica** (Hautmann, 2008)

Según Hautmann (2001a) la capa externa de la concha estaría formada por calcita foliada, pero Waller en Waller & Stanley (2005) no encuentra evidencias de este tipo de microestructura en sus ejemplares atribuidos a *Mysidiella*. Hautmann (2008), por sugerencia de Waller, decide estudiar la microestructura en sección tangencial (en vez de en sección radial, como había hecho en su trabajo de 2001) y encuentra que la capa externa de *Mysidiella imago* posee varias subcapas de microestructura prismática, foliar y prismática desordenada (del exterior al interior).

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa media: aragonito (?)
- Capa interna: aragonito (?)

Género *Botulopsis* Reis, 1926

Especie tipo: *Botulopsis reisi* Waller, 2005 (en Waller & Stanley, 2005) [= *Botulopsis cassiana* Reis, 1926 non *Botulopsis cassiana* (Bittner, 1895)]

Incluimos al género *Botulopsis* en Mysidiellidae siguiendo a Waller en Waller & Stanley (2005).

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Ladiniense) – Superior (Carniense)** (Waller & Stanley, 2005)

Cox *et al.* (1969) le asignan rango Triásico Superior; Sepkoski (2002) lo considera presente en el Ladiniense y Carniense, basándose en los datos extraídos de Hallam (1981). Waller & Stanley (2005) enmienda la diagnosis del género y renombra a la especie tipo, *Botulopsis cassiana* Reis, 1926 como *Botulopsis reisi* Waller & Stanley, 2005 presente en el Ladiniense. Además incluye otras dos especies en el género: *Botula? cassiana* Bittner, 1895 presente en el Carniense y *Mysidia taramellii* De Toni, 1913 en el Ladiniense.

Hautmann (2008) señala que el género ha sido citado en el Rhaetiense de Alemania y que si la asignación es correcta se ampliaría el rango del género. Stiller (2001, en PBDB) cita a *Botulopsis cassiana* en el Anisiense de China, pero esta asignación es errónea (Stiller, pers. com., 2008).

- Distribución paleogeográfica: **W Tethys**
  - Dominio Tethys: Triásico Medio: Ladiniense de Austria; Triásico Superior: Carniense de los Alpes (Diener, 1923; Waller & Stanley, 2005).
- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Por su forma externa, bastante inflada y por la suave escotadura bisal que presenta, probablemente viviría epibisado aunque probablemente no en ambientes de alta energía como *Mysidiella*.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Waller & Stanley, 2005)

No se conocen datos sobre la microestructura de *Botulopsis*, los datos provienen de la diagnosis para la familia de Waller & Stanley (2005).

- Capa externa: calcita (prismática fibrosa)
- Capa media: aragonito (?)
- Capa interna: aragonito (?)

Género *Promysidiella* Waller & Stanley, 2005

Especie tipo: *Mysidiella cordillerana* Newton, 1987

- **Rango estratigráfico: Triásico Medio (Anisiense inferior) – Superior (Noriense inferior)** (Waller en Waller & Stanley, 2005; Newton en Newton *et al.*, 1987)

La especie tipo proviene del Noriense Inferior, pero además, Waller, incluye a las siguientes especies: *Mysidia americana* Körner, 1937, *Mytilus eduliformis* Schlotheim, 1820, *Mytilus otiosus* McLearn, 1947 y dos nuevas especies: *Promysidiella planirecta* Waller, 2005 y *P. desatoyensis* Waller, 2005. Señala además que algunas especies atribuidas a *Mytilus* Linnaeus, 1758 en el Muschelkalk europeo podrían también ser incluidas en este género. Waller en Waller & Stanley (2005, p. 10) le asigna rango Triásico Inferior (Spatiense) – Superior (Noriense), pero se trata de un error ya que en la discusión del género dice “...the oldest known *Promysidiella*, *P. eduliformis* (Schlotheim, 1820) from the early Middle Triassic”. Hautmann (2008) afirma que la especie *eduliformis* no aparece hasta el Anisiense Inferior, sin embargo se ha localizado una cita de la misma en el Triásico Inferior aunque sería necesario corroborar su asignación sistemática: Yang & Yin (1979) citan a *Mytilus eduliformis* en el Scytiense Superior de “Shihchienfeng Group” de la provincia de Shaanxi (norte de China).

- **Distribución paleogeográfica: Tethys, Circumpacífico y Boreal?**
  - **Dominio Tethys: Triásico Medio:** Anisiense – Ladiniense de España (Mallada, 1880; Schmidt, 1935; Virgilli, 1958; Márquez-Aliaga, 1983, 1985; Budurov *et al.*, 1991), de Italia (Posenato, 2002; Posenato *et al.*, 2002), de Alemania (Urlichs, 1992), de Jordania (Hautmann, 2008); **Triásico Superior:** de China (Gou, 1993), de Alemania (Warth, 1990a).
  - **Dominio Circumpacífico: Triásico Medio:** Ladiniense de Nevada (USA) (Waller & Stanley, 2005); **Triásico Superior:** Carniense de Perú (Körner, 1937), de la Columbia Británica (Canadá) (Waller & Stanley, 2005); Noriense Inferior de Oregon (USA) (Newton, 1986; Newton *et al.*, 1987).
  - **Dominio Boreal: Triásico Medio:** Anisiense del N de Siberia (Dagys & Kurushin, 1985), aunque habría que comprobar si esta asignación taxonómica es correcta.
- **Modo de vida: B, E, S, Epi, Se**

Newton en Newton *et al.* (1987) interpreta a la especie tipo como epibisada con un estilo de vida similar a los mytilidos actuales; de su forma externa infiere que podría vivir en sustratos duros en ambientes abiertos y de alta energía. Algunas especies como *P. desatoyensis* puede que vivieran de forma gregaria como el actual *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758, conclusión a la que llega Waller en Waller & Stanley (2005) por el hecho de encontrar varios individuos en proximidad. Además para esta especie Waller argumenta que podría haber exhibido un modo de vida suspendido, ya que las características observadas (parte anterior ancha y aplanada, margen anterior cóncavo, invaginación bisal profunda y escotadura bisal) indican que se sujetaría fuertemente con el biso. Sin embargo, para otra de las especies, *P. planirecta* Waller, 2005, sugiere también un modo de vida epibisado a sustratos duros, pero de manera solitaria, es decir, sin formar agrupaciones.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Newton en Newton *et al.*, 1987, p. 16; Carter, 1990a, p. 286; Waller & Stanley, 2005, p. 10; pero ver Hautmann, 2008, p. 556)
  - Capa externa: calcita (prismática fibrosa)
  - Capa media: aragonito (?)
  - Capa interna: aragonito (?)

Género *Protopis* Kittl, 1904

Especie tipo: *Opis (Protopis) triptycha* Kittl, 1904

Consideramos a *Mytiliconcha* Tommasi, 1911 (=Tommasina Cox, 1964) sinonimia de *Protopis* siguiendo a Waller en Waller & Stanley (2005) (ver discusión para *Tommasina* en el apartado 2.5).

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Superior (Carniense)** (Hautmann, 2008; Waller & Stanley, 2005)

Hautmann (2008) revisa el género y atribuye al mismo, solo la especie tipo. Algunas especies tradicionalmente consideradas dentro de este género son traspasadas a *Joannina* por el autor (ver discusión para *Joannina* más adelante). Por este motivo le asigna rango Anisiense. Sin embargo, no resuelve su atribución para otras especies como *Protopis qinghaiensis* Wen, 1979 del Carniense – Noriense de Qinghai (dato extraído de Stiller & Chen, 2006). Estos últimos autores sugieren que tal vez esta especie podría ser incluida en *Waijiaoella* Stiller & Chen, 2006 en base a su forma general, pero señalan que es necesario un estudio más exhaustivo.

Waller en Waller & Stanley (2005) incluye a *Tommasina* Cox, 1964 (ver discusión en el apartado 2.5) como sinonimia de *Protopis*. *Tommasina*, o más correctamente *Mytiliconcha* Tommasi, 1911 (ver Vokes, 1980), solo contenía la especie tipo, *Mytiliconcha orobica* Tommasi, 1911 presente en el Carniense (Cox, 1964; Cox *et al.*, 1969; Stiller & Chen, 2006), aunque Waller en Waller & Stanley (2005) indica su presencia en el Ladiniense, lo cual debe de ser un error ya que todas las fuentes extraen el dato del mismo trabajo [Tommasi, 1911].

Skelton & Benton (1993, p. 243) dan como primera aparición de la familia Mysidiellidae a *Protopis triptycha* Kittl, 1904 en el Scytiense de las capas Werfen en los Alpes Austriacos, pero no se puede comprobar esta cita ya que los autores no indican la fuente original que avale tal atribución.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**
  - Dominio Tethys: **Triásico Medio**: Anisiense de los Balcanes (Hautmann, 2008); **Triásico Superior**: Carniense de los Alpes (Italia) (Cox, 1964; Cox *et al.*, 1969; Stiller & Chen, 2006), de China (Stiller & Chen, 2006).
- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Al igual que a la mayoría de misidiellidos le asignamos un modo de vida epibisado. Las especies atribuidas al género son *Opis (Protopis) triptycha* Kittl, 1904 (especie tipo de *Protopis*) y *Mytiliconcha orobica* Tommasi, 1911 (especie tipo que había sido asignada a *Tommasina*,

considerado en sinonimia de *Protopis*). Estas especies carecen del lóbulo anterior típico de las especies de *Joannina* y muestran una morfología similar al resto de los miembros de la familia Mysidiellidae, por lo que le asignamos el mismo modo de vida.

- Mineralogía: **Biminerámica?**

No se conocen datos acerca de la mineralogía y microestructura de la concha de este género. Provisionalmente le asignaremos una mineralogía biminerámica.

### Género *Joannina* Waagen, 1906

Especie tipo: *Joannina joannae* Waagen, 1906

Krumbeck (1924) ya incluyó a *Joannina* como sinónimo de *Protopis* y Cox (1964) entre otros aceptaron esta sinonimia que ya Waagen sospechaba (Hautmann, 2008). Sin embargo, Hautmann (2008, p. 559-560) revisa los holotipos de las especies tipo de *Protopis* y *Joannina* y encuentra diferencias que justifican la separación de ambos géneros. Incluye en *Joannina*, a la especie tipo y tentativamente a *Protopis timorensis* Krumbeck, 1924 del Triásico Inferior de Timor, *Joannina waageni* Schnetzer, 1934 y *Joannina aberrans* Schnetzer, 1934, ambas del Anisiense de Austria.

- Rango estratigráfico: **Triásico Inferior (Induense)? – Superior (Carniense)** (Krumbeck, 1924; Stiller & Chen, 2006)

Cox *et al.* (1969) lo consideraron sinonimia de *Protopis*. La cita más antigua localizada es la de Krumbeck (1924) en el Triásico Inferior, y la más moderna proviene del Carniense (Stiller & Chen, 2006) con *Protopis joannae* [dato extraído de Waagen, 1907], especie también citada por Hautmann (2008) en el Ladiniense [dato extraído de Waagen, 1906] y aunque Kochanová *et al.* (1975, Lam. VIII, fig. 5) citan a *Protopis* cf. *joannae* en el Carniense de los Cárpatos, el material figurado es solo un fragmento y está en muy mal estado como para tener certeza de que realmente pertenece a esta especie. También, Sha *et al.* (1990) citan a *Protopis* ? sp. cf. *P. timorensis* Krumbeck, pero en opinión de Stiller & Chen (2006) este ejemplar está en muy mal estado como para dar una asignación fiable.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

- Dominio Tethys: Triásico Inferior: Induense? de Timor (Krumbeck, 1924); Triásico Medio: Anisiense de los Alpes austriacos (Hautmann, 2008), de China (Komatsu *et al.* 2004a), de Hungría (Szente & Vörös, 2003); Ladiniense de los Alpes (Hautmann, 2008); Triásico Superior: Carniense de los Alpes (Stiller & Chen, 2006).

- Modo de vida: **B, SI, S, Endo, Se**

Una de las principales diferencias que aporta Hautmann (2008) entre *Joannina* y *Protopis*, es que el primero presenta un lóbulo pronunciado en la parte anterior (ver fig. 5 en Hautmann, 2008). Además señala que sería modioliforme por lo que le asigna un modo de vida endobisado, saliendo el biso “*between this anterior shell lobe and the main body of the shell, a faint radial shell fold creates a gape between both valves for the passage of the byssus*” (ver fig. 5.1 en

Hautmann, 2008). Este género es similar en forma externa a *Leidapoconcha*, al cual también se le asigna un modo de vida endobisado.

- Mineralogía: Biminerámica?

No hay estudios sobre la mineralogía o microestructura de la concha de este género. Dados los problemas en cuanto a la asignación sistemática del mismo, no podemos asignarle el tipo de mineralogía predominante en la familia a la que pertenece (ver explicación en mineralogía de *Leidapoconcha*). Provisionalmente le asignaremos una mineralogía biminerámica.

Género *Leidapoconcha* Stiller & Chen, 2006

Especie tipo: *Leidapoconcha gigantea* Stiller & Chen, 2006

- Rango estratigráfico: Triásico Medio (Anisiense) (Stiller & Chen, 2006)

El género solo ha sido reportado en sedimentos datados de la parte inferior del Anisiense tardío (Stiller & Chen, 2006). Sólo tiene asignada la especie tipo.

- Distribución paleogeográfica: Tethys oriental

- Dominio Tethys: Triásico Medio: Anisiense del SW de China (Guizhou) (Stiller & Chen, 2006).

- Modo de vida: B, SI, S, Endo, Se

Según la interpretación del ambiente en el que encuentran a *Leidaponcocha*, *Waijiaoella* y *Qingyaniola*, vivirían en ambientes totalmente marinos, de aguas poco profundas y de baja energía (Stiller & Chen, 2006). Además estos autores interpretan por su morfología externa un modo de vida endobisado o epibisado, ya que todos presentan escotadura bisal. Nos inclinamos más a pensar en un modo de vida semiinfaunal, endobisado y sedentario, similar al propuesto para *Healeya* por Hautmann (2001a).

- Mineralogía: Biminerámica?

No se conocen datos acerca de la mineralogía y microestructura de la concha. Tanto Waller en Waller & Stanley (2005) como Hautmann (2008) coinciden que la familia Mysidiellidae poseería probablemente una concha biminerámica con una capa externa calcítica y capas media e interna aragoníticas, pero discrepan en cuanto a la microestructura de la capa externa. Sin embargo, Hautmann (2008) incluye tentativamente a este género, a *Waijiaoella* y *Qingyaniola* dentro de su nueva familia Healeyidae. El género tipo asignado es *Healeya*, del cual no se han hecho estudios microestructurales, pero por el hecho de que la concha suele encontrarse totalmente recristalizada, se le supone una mineralogía original aragonítica (Hautmann, 2008). Stiller & Chen (2006) hablan de calcita recristalizada en las conchas de los ejemplares que estudian.

Género *Waijiaoella* Stiller & Chen, 2006



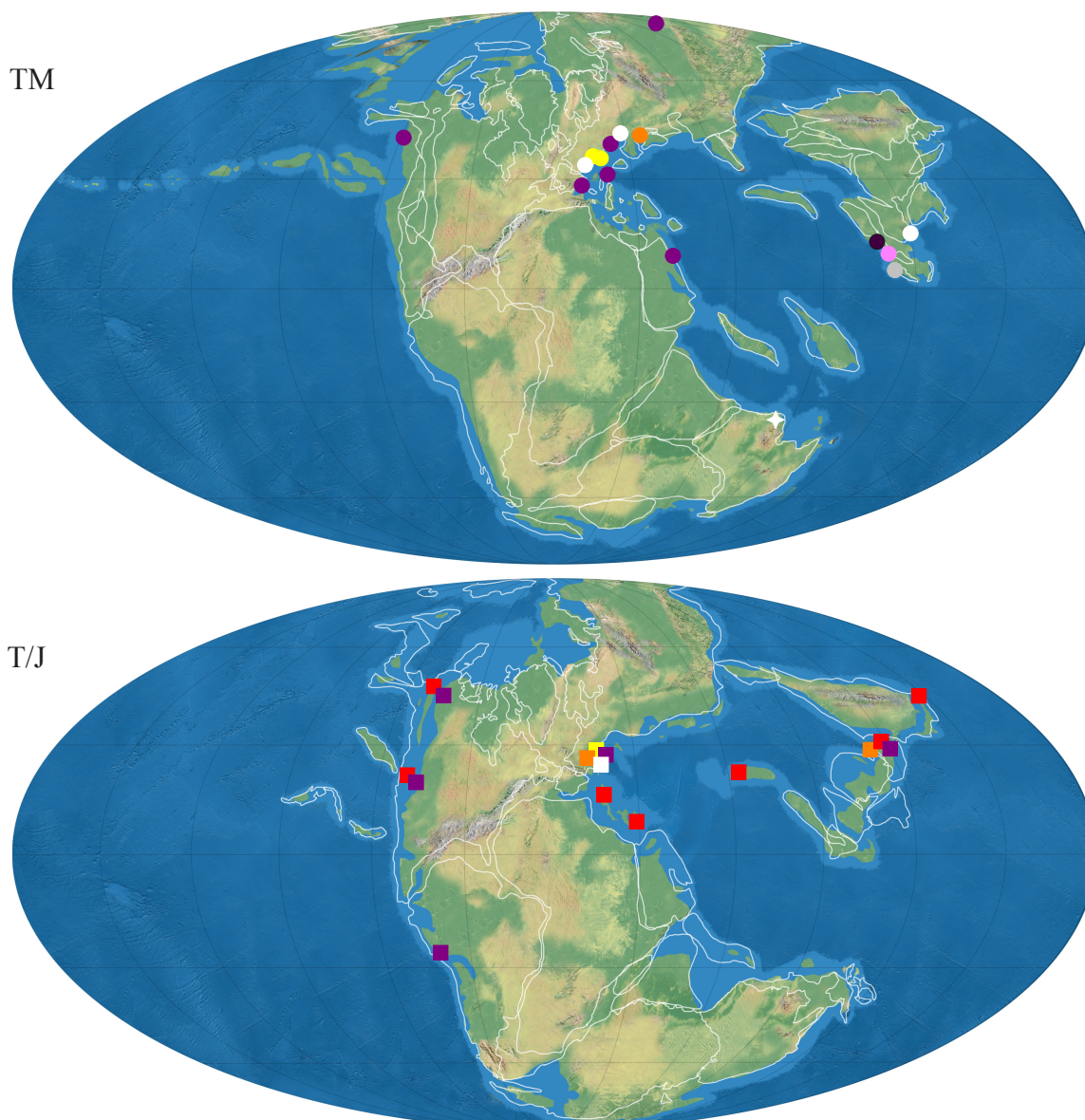


Figura 2.10 - Distribución paleogeográfica para la familia Mysiidiellidae Cox: TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Mysiidiella* Cox: ■ Triásico Superior; Género *Botulopsis* Reis: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Promysiidiella* Waller: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Protopis* Kittl: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Joamina* Waagen: ○ Triásico Medio □ Triásico Superior; Género *Leidapoconcha* Stiller & Chen: ● Triásico Medio; Género *Waijiaoella* Stiller & Chen: ● Triásico Medio; Género *Qingyaniola* Stiller & Chen: ● Triásico Medio

Especie tipo: *Waijiaoella elegans* Stiller & Chen, 2006

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense)** (Stiller & Chen, 2006)

El género solo ha sido hallado en sedimentos datados de la parte inferior del Anisiense tardío (Stiller & Chen, 2006). Además de la especie tipo, incluyen otra especie nueva, *W. speciosa* Stiller & Chen (2006)

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental**

Ver *Leidapoconcha*.

- Modo de vida: **B, SI, S, Endo, Se**

Ver *Leidapoconcha*.

- Mineralogía: **Biminerámica?**

Ver *Leidapoconcha*.

Género *Qingyaniola* Stiller & Chen, 2006

Especie tipo: *Qingyaniola mirabilis* Stiller & Chen, 2006

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense)** (Stiller & Chen, 2006)

Ver *Leidapoconcha*.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental**

Ver *Leidapoconcha*.

- Modo de vida: **B, SI, S, Endo, Se**

Ver *Leidapoconcha*.

- Mineralogía: **Biminerámica?**

Ver *Leidapoconcha*.

## **Superfamilia Arcoidea Lamarck, 1809**

### **Familia Paralleodontidae Dall, 1898**

Ya Newell en Cox *et al.* (1969, N256) señala que la filogenia de este grupo no es muy bien conocida y varias décadas después los problemas a la hora de separar los distintos géneros que lo componen persisten. Aunque recientemente muchos autores han tratado este problema (ver por ej., Damborenea, 1987a; Amler, 1989; Cater, 1990a; Stiller, 2006), los inconvenientes continúan. La problemática se centra sobre todo en los taxones *Parallelodon* Meek & Worthen, 1866, *Grammatodon* Meek & Hayden, 1861 y *Cosmetodon* Branson, 1942. La forma general de la concha, la dentición (sobre todo la dirección de los dientes) y la ornamentación han sido criterios utilizados comúnmente para distinguirlos (Manceñido *et al.*, 1976a). Y aunque parece que la dirección de los dientes de la charnela es un buen criterio, tampoco es la panacea ya que se ha demostrado que en algunas especies de *Parallelodon* puede haber cambio de dirección durante la ontogenia (Newton en Newton *et al.*, 1987; Hautmann, 2001a). A este respecto, Stiller (2006, p. 12) concluye que “*the convergence direction of the long posterior pseudolaterals appears to be taxonomically more reliable than the direction of the short anterior cardinals; the anterior ends of the posterior teeth intersect the dorsal shell margin in the Paralleodontinae and the ventral margin of the hinge plate in the Grammatodontinae*”. La dificultad a la hora de aplicar estos criterios es que en la mayoría de los ejemplares no se observan los dientes de la charnela. Se hace necesaria una revisión exhaustiva de esta familia, pero esto escapa del objetivo de este trabajo.



Género *Macrodontella* Assmann, 1915

Especie tipo: *Macrodontella lamellosa* Assmann, 1915

Aunque Assmann (1915) lo incluyó en la familia Arcidae, seguiremos a Newell en Cox *et al.* (1969) y autores posteriores (ej: Sha *et al.*, 1990) en su inclusión en la familia Parallelodontidae.

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense)**

Assmann (1915) describió este género monoespecífico en el Muschelkalk inferior (probablemente Anisense) en la formación “Erzführender Dolomit” de la zona alemana de Silesia. Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Medio. Citado en el Anisiense medio en Polonia (Malinowskiej, 1979), el mismo rango que le adjudica Sepkoski (2002) extrayendo el dato de [Malinowska, L. (ed), 1986. Geology of Poland, vol. III. Atlas of Guide and Characteristic Fossils. Part 2a. Mesozoic, Triassic. Wydawnictwa Geologiczne, Warsaw, 253 pp.]. También citado con dudas en el Anisiense de China (Sha *et al.*, 1990).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

- *Dominio Tethys*: Triásico Medio: Alemania (Assmann, 1915; Cox *et al.*, 1969), Anisiense de Polonia (Malinowskiej, 1979), Anisiense de China? (Provincia de Qinghai) (Sha *et al.*, 1990).

- Modo de vida: **B, E/SI, S, Epi/Endo, Se**

Sha *et al.* (1990) le asignan un modo de vida epibisado y suspensívoro; sin embargo, Aberhan *et al.* (en PBDB) le asignan un modo de vida semiinfaunal. Al ser un género monotípico y de distribución reducida, no se han encontrado buenas ilustraciones, a parte de la de Assmann (1915), ni descripciones de material o del ambiente en el que se encuentra, que nos permitan hacernos una idea clara de cuál sería su modo de vida.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter, 1990a, p. 189)

No existen datos sobre la mineralogía/microestructura de la concha de *Macrodontella*. Datos extraídos para la familia Parallelodontidae de Carter (1990a).

Género *Catella* Healey, 1908

Especie tipo: *Gramatodon (Catella) laticlava* Healey, 1908

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense) – Paleogeno Inferior (Daniense)** (Wen *et al.*, 1976; Heinberg, 1999)

Healey (1908) describió a *Catella* como subgénero de *Grammatodon* en el Rhaetiense de Burma. Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior – Jurásico y Sepkoski (2002), Triásico (Noriense) – Paleoceno (Thanetiense). La cita de edad más moderna localizada proviene del Paleoceno (Daniense) (Heingberg, 1999), ya que no se ha podido corroborar el rango que

ofrece Sepkoski (2002) y que presumiblemente extrajo de [Heinberg, C. 1978. Bivalves from the latest Maestrichtian of Stevens Klint and their stratigraphic affinities. In: T. Birkelund & R. G. Bromley (eds), Cretaceous – Tertiary Boundary Events. Univ. Copenhagen, p. 58-64]. La cita de edad más antigua para el género proviene del Noriense (Wen *et al.*, 1976; Hallam, 1981; Zhang, 1983; Hautmann, 2001a).

Este género muestra una distribución aparentemente intermitente en el tiempo. Aunque lo encontramos ampliamente citado en el Triásico Superior (ver siguiente apartado), ya no vuelve a localizarse hasta el Jurásico Superior (Li, 1990; Monari, 1994) y posteriormente en el Cretácico Superior (Heinberg, 1999).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys Oriental**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Noriense de Yunnan (China) (Zhang, 1983), de la Región de Lungma (China) (Wen *et al.*, 1976), del Himalaya (S Tibet) (Yin & Enay, 2000; Hautmann, 2001a); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a); Rhaetiense de Burma (Healey, 1908), de Indochina (Kutassy, 1931).

- Modo de vida: **B, SI, S, Endo, Se**

Varios aspectos de la forma de la concha nos llevan a pensar que probablemente *Catella* viviría semiinfaunalmente y endobisado, como por ejemplo, una parte anterior reducida, ausencia de aplanamiento ventral, apariencia externa que recuerda a formas modioliformes, presencia de seno bisal. Tanto Heinberg (1999) como Hautmann (2001a) le adjudican un modo de vida semiinfaunal endobisado.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter, 1990a, p. 184-185)

No hay información de mineralogía ni de microestructura del género. Datos extraídos para la superfamilia Arcoidea (Carter, 1990a).

Género *Parallelodon* Meek & Worthen, 1866 [*pro Macrodon* Lycett, 1845]

Especie tipo: *Macrodon rugosus* Buckman, 1845

- Rango estratigráfico: **Devónico Medio – Cretácico Superior** (Amler & Winkler Prins, 1999)

Tradicionalmente se han atribuido a este género todos los miembros paleozoicos de la familia Parallelodontidae (Newell en Cox *et al.*, 1969), sin embargo, Manceñido *et al.* (1976a) y Yancey (1985) advierten que muchas de estas especies deberían ser atribuidas a *Grammatodon* (*Cosmetodon*). Lo mismo ocurre con algunas especies mesozoicas atribuidas a *Parallelodon* que quedarían mejor emplazadas en *Grammatodon* (*Grammatodon*) (Damborenea, 1987a). El problema con los ejemplares paleozoicos es que se han descrito muchas especies nuevas sobre material mal conservado o con poca discusión morfológica (Amler, 1989; Anelli *et al.*, 2006). En la práctica es difícil en muchos casos discernir entre *Parallelodon* y *Grammatodon*, sobre todo en los ejemplares paleozoicos (Boyd & Newell, 1979). El rango asignado será tomado como provisional, tanto para este género como para *Grammatodon* a expensas de una revisión

de los ejemplares paleozoicos.

- Distribución paleogeográfica: **cosmopolita**
- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Dentro de este género encontramos especies endobentónicas y epibentónicas (Stanley, 1972). Algunas especies tienen aspecto modioliforme y son presumiblemente endobisadas. Otras especies son cuadradas y muy similares morfológicamente a los actuales arcidos epifaunales. Algunas especies como *P. monobensis* Nakazawa, 1955, exhiben un gran seno ventral que indica un modo de vida epibisado. Otras especies como *P. groeberi* Damborenea, 1987 y *P. ricardii* Damborenea, 1987, serían también epifaunales que vivirían enganchados a sustratos duros con un fuerte biso como las especies actuales de *Arca* (Stanley, 1970; Damborenea, 1987a). *P. ricardii* incluso podría tener un hábito de vida anidador (Damborenea, 1987a), el cual se deduce por su concha elongada y lateralmente comprimida (Thomas, 1978). Sin embargo, *P. tenuistriatus* (Meek and Worthen, 1866) y *P. hirsonensis* (D'Archiac 1843) serían endobisadas (Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1998; Fürsich *et al.*, 2001). La mayoría de las veces se encuentran asociadas a corales y esponjas (Newton en Newton *et al.*, 1987; Damborenea, 1987a). Pero podrían vivir en sustrato abierto enganchados a rocas (Newton en Newton *et al.*, 1987). Yin & McRoberts (2006) consideran que sería epibisado y suspensívoro. Le asignamos el modo de vida predominante dentro de las especies que componen el género.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter, 1990a, p. 189-190)
  - Capa externa: aragonito (prismática)
  - Capa media: aragonito (cross-lamellar)
  - Capa interna: aragonito (cross-lamellar compleja)

Género ***Grammatodon*** Meek & Hayden, 1861

Especie tipo: *Arca (Cucullaea) inornata* Meek & Hayden, 1859

Consideramos a *Cosmetodon* subgénero de *Grammatodon* siguiendo a la mayoría de los autores (Fürsich, 1982; Kelly, 1984; Yancey, 1985; Damborenea, 1987a; Gradner & Campbell, 1997; Ivimey-Cook *et al.* 1999; Hautmann, 2001a; Nakazawa, 2002; Delvene, 2003), mientras otros prefieren considerarlo como un género independiente (Tashiro, 1986; Stiller, 2006). Otros dos subgéneros son considerados dentro del rango de estudio, *Grammatodon* e *Indogrammatodon*.

- Rango estratigráfico: **Pérmico Inferior (Artinskiense) – Cretácico Superior (Maastrichtiense)** (Yancey, 1985; Carter, 1990a)

Newell en Cox *et al.* (1969) decidió incluir a todos los miembros paleozoicos de la familia Parallelodontidae en el género *Parallelodon*, pero como ya se ha indicado anteriormente hay ciertos ejemplares que deberían ser atribuidos a *Grammatodon* (Manceñido *et al.*, 1976; Yancey, 1985). A falta de una buena revisión de los materiales paleozoicos de esta familia, se tomará como primera aparición el Pérmico Inferior en el margen Pacífico (Manceñido *et al.*, 1976; Yancey, 1985) y como última aparición el Cretácico Superior (Carter, 1990a). Sepkoski (2002)

le asignó rango Jurásico (Hetangiense) – Cretácico (Cenomaniense?), siguiendo a Cox *et al.* (1969) y a Hallam (1977).

- Distribución paleogeográfica: **Cosmopolita**

- *Dominio Tethys*: Pérmico Superior: de Malasia (Nakazawa, 2002), de Grecia (Clapham & Bottjer, 2007); Triásico Medio: Anisiense de Malasia (Tamura *et al.*, 1975); Triásico Superior: Carniense de Malasia (Tamura *et al.*, 1975); Noriense de Irán (Repin, 2001); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a); Rhaetiense de Burma (Healey, 1908), del NE de Inglaterra (Penarth Group) (Ivimey-Cook *et al.*, 1999), del Tibet (Hautmann *et al.*, 2005), de Austria (Tomašových, 2006a); Jurásico Inferior: del Tibet (Gou, 2003); Hetangiense del Tibet (Hautmann *et al.*, 2005); Sinemuriense de Vietnam (Hayami, 1964; Sato & Westermann, 1991), de Portugal y del S de Inglaterra (Liu, 1995), de China (Stiller, 2006).
- *Dominio Circumpacífico*: Jurásico Inferior: del W de USA (Oregon) (Fraser *et al.*, 2004); Hetangiense de Japón (Hayami, 1958d); Hetangiense – Sinemuriense de Japón (Hayami, 1975); Sinemuriense de Chile (Aberhan, 1994a), de Canadá (Aberhan, 1998a).
- *Dominio Austral*: Triásico Medio: Ladiniense de Nueva Zelanda (Marwick, 1953); Jurásico Inferior: de Argentina (Damborenea, 1987a; Damborenea & Lanés, 2007); Hetangiense – Sinemuriense de la Cuenca Neuquina (Damborenea & Manceñido, 2005b).
- *Dominio Boreal*: Pérmico Superior: de Noruega (Nakazawa, 1999); Jurásico Inferior: Hetangiense de Groenlandia (Liu, 1995).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

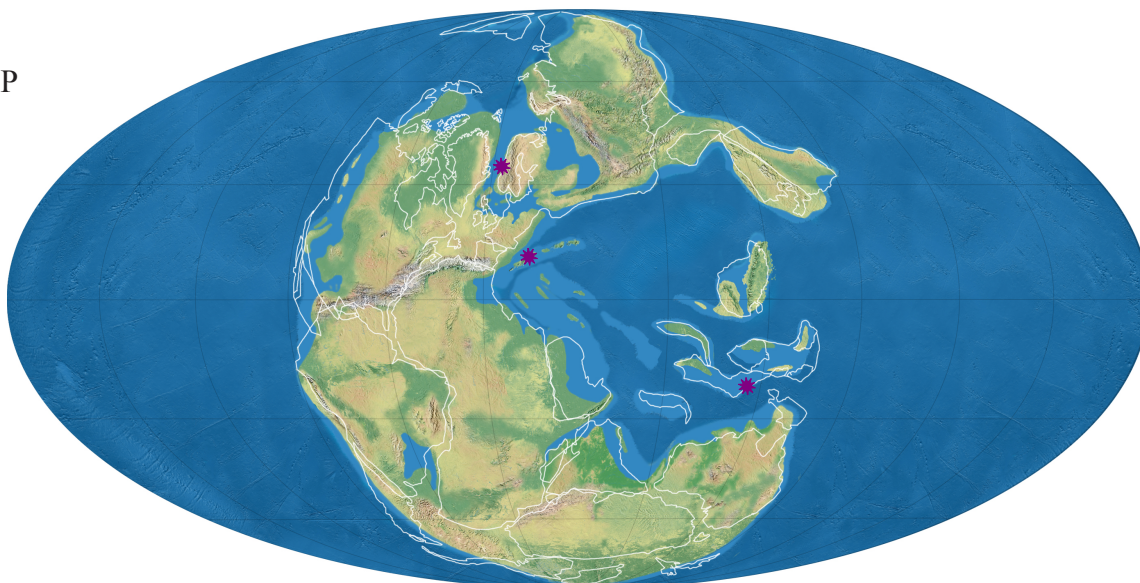
La asignación de un modo de vida concreto en este género es problemática. Duff (1978) y Damborenea (1987a) encontraron varias incongruencias según en qué características de la concha se fijaran. Según autores y especies, se le ha interpretado como epibisado (Fürsich, 1982; Fürsich *et al.* 2001; Hautmann, 2001a; Delvene, 2003; Yin & Grant-Mackie, 2005; Tomašových, 2006a; Stiller, 2006; Aberhan *et al.*, 2006), como semiinfaunal (Fürsich, 1982; Pugaczewska, 1986; Delvene, 2003) o como infaunal (Duff, 1978; Damborenea, 1987a; Gardner & Campbell, 1997; Harries & Little, 1999). Según Stanley (1972) los miembros de la subfamilia Grammatodontidae serían más bien epibisados lo cual es interpretado por su concha alargada por comparación con especies actuales. Sin embargo, dentro del género *Grammatodon* encontramos especies, como *G. (G.) toyorensis* Hayami, 1959, con conchas dorsalmente infladas sin evidencias de apertura bisal que podrían ser interpretadas como excavadoras superficiales (Damborenea, 1987a); otras como *G. (Cosmetodon) mediodepressum* (Krumbeck, 1913) con un elongado margen ventral que son interpretadas como epibisadas (Hautmann, 2001a) y finalmente otras como *G. (Cosmetodon) keyserlingii* (d'Orbigny, 1850) o *G. (C.) marshallensis* (Winchel) que muestran un aspecto modioliforme con su parte posterior expandida que son interpretadas como semiinfaunales (Stanley, 1972; Fürsich, 1982). Dicho esto, le adjudicamos al género el modo de vida predominante entre sus especies, es decir, epibisado.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter, 1990b, p. 326)

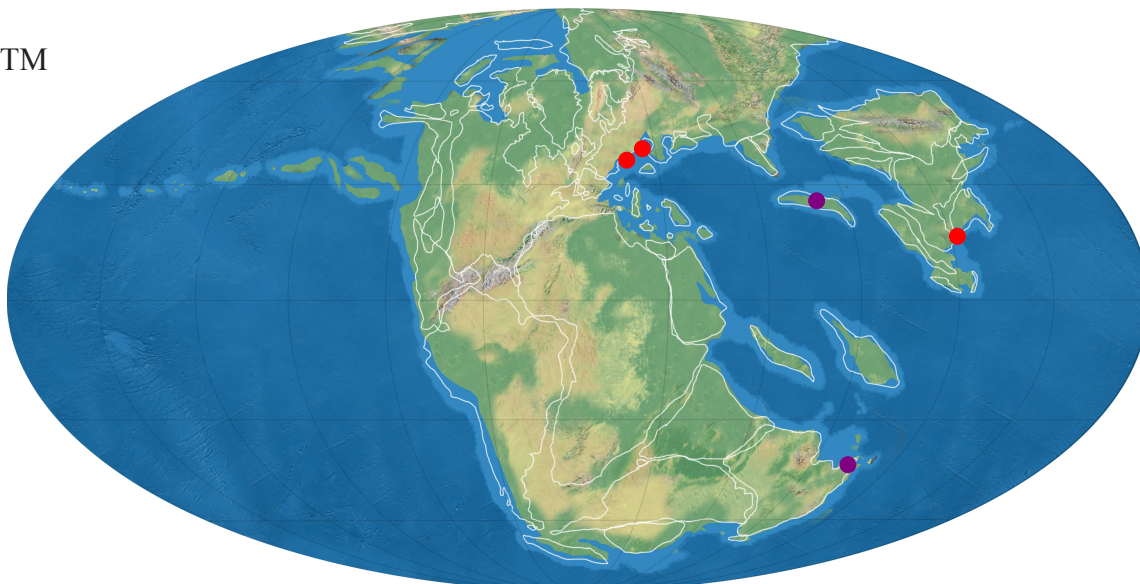
- Capa externa: aragonito (cross-lamellar)
- Capa media: aragonito (?)
- Capa interna: aragonito (cross-lamellar)



P



TM



T/J

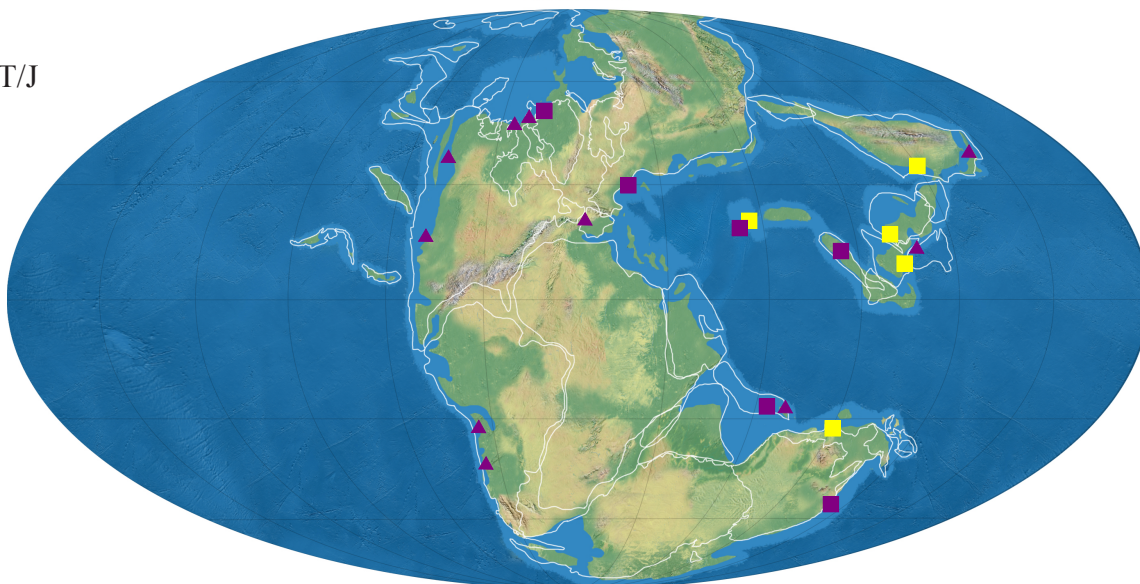


Figura 2.11 - Distribución paleogeográfica para la familia Parallelodontidae Dall: P.- durante el Pérmico Superior; TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Macrodontella* Assmann: ● Triásico Medio; Género *Catella* Healey: ■ Triásico Superior; Género *Grammatodon* Meek & Hayden: \* Pérmico Superior ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior.

## Familia Cuculleidae Stewart, 1930

Género *Cucullaea* Lamarck, 1801

Especie tipo: *Cucullaea auriculifera* Lamarck, 1801

Dentro del rango de estudio se considera solo uno de los subgéneros incluidos en este género: *Idonearca* Conrad, 1862.

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Hetangiense) – Actualidad** (Hayami, 1958d; Beesley *et al.*, 1998)

El género aparece durante el Jurásico Inferior y se va diversificando hasta alcanzar un máximo en el Cretácico Superior que va seguido de una disminución progresiva hasta la actualidad. Aunque Cox *et al.* (1969) le asignaron un rango discontinuo (Jurásico (Liásico) – Cretácico, Actualidad), se ha constatado la presencia del género durante el Terciario (Griffin, 1991; Griffin & Nielsen, 2008). La cita de edad más antigua del género data del Hetangiense (Hayami, 1958d, 1975). En la actualidad está representado por una sola especie *C. labiata* distribuida por el Indo-Pacífico (Beesley *et al.*, 1998).

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**

Aunque durante otros momentos del tiempo geológico las especies de este género han tenido una amplia distribución geográfica, en el Jurásico más basal (Hetangiense y Sinemuriense) solo lo encontramos en la parte NW del Pacífico. Un poco después, en el Pliensbachiense y Toarciense ya lo encontramos distribuido por la región Arctica (Zakharov *et al.*, 2006), Sudamérica (Leanza, 1940, 1942; Damborenea, 1987a; Aberhan, 1994a), Europa (Fürsich *et al.*, 2001; Gahr, 2002).

- Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior: Hetangiense de Japón (Hayami, 1958d, 1975).

- Modo de vida: **B, I/SI, S, Es, MI**

Las especies de este género tienen una forma general cuadrada y bastante inflada con la parte posterior truncada que podría indicar un modo de vida excavador superficial lento al igual que en especies actuales del género *Anadara* (Stanley, 1970). La única especie actual, *C. labiata*, vive a profundidades de hasta 200 m. enterrada en la arena con la parte anterior hacia abajo (Beesley *et al.*, 1998). Damborenea (1987a) señala que no encuentra organismos epizoarios sobre las conchas de *C. jaworskii* y *C. rothi* (Jurásico Inferior), mientras que si los encuentra en otros organismos epifaunales en el mismo ambiente. Según especies podríamos considerarlo infaunal superficial o incluso semiinfaunal (ver Damborenea, 1987a, p.75)

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter, 1990b, p. 326)
  - Capa externa: aragonito (prismática/cross-lamellar)
  - Capa media: aragonito (cross-lamellar)
  - Capa interna: aragonito (cross-lamellar compleja)



JI

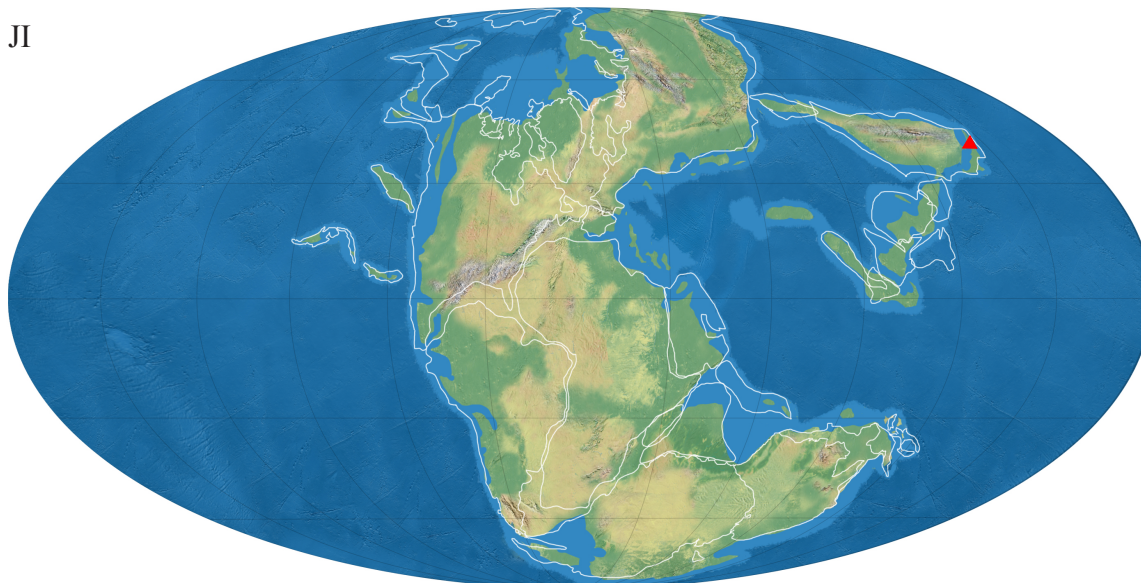


Figura 2.12 - Distribución paleogeográfica para la familia Cuculleidae Stewart: JI.- durante el Jurásico Inferior. Género Cucullea Lamarck: ▲ Jurásico Inferior.

## Superfamilia Limopsoidea Dall, 1895

### Familia Philobryidae Bernard, 1897

Género *Eophilobryoidella* Stiller & Chen, 2004

Especie tipo: *Eophilobryoidella sinoanistica* Stiller & Chen, 2004

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense superior)** (Stiller & Chen, 2004)

*Eophilobryoidella* es particularmente abundante en la parte media del Miembro Leidapo de la Formación Qingyan. La importancia de este género radica en que hasta el momento la familia Philobryidae se creía presente desde el Eoceno hasta la actualidad, pero con este hallazgo se amplía su rango hasta el Triásico Medio y por tanto invalida la idea que se tenía hasta el momento de que había evolucionado a partir de la familia Limopsidae que tiene origen en el Cretácico (Stiller & Chen, 2004; Oliver & Holmes, 2006).

- Distribución paleogeográfica: **E Tethys**
  - *Domino Tethys*: Triásico Medio: Anisiense superior del SW de China (provincia Guizhou) (Stiller & Chen, 2004).
- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Los representantes actuales de la familia Philobryidae son suspensívoros y viven epibisados a profundidades que pueden superar los 1000 m, casi siempre fijados a otros organismos (Beesly *et al.*, 1998). Stiller & Chen (2004) interpretan a *Eophilobryoidella* con un modo de vida similar, aunque no se observa escotadura bisal. Estos autores creen que viviría epibisado, ya que encuentran organismos epizoarios que se fijaron en sus conchas mientras el bivalvo estaba con vida. De la interpretación del ambiente en el que vivieron estos organismos deducen

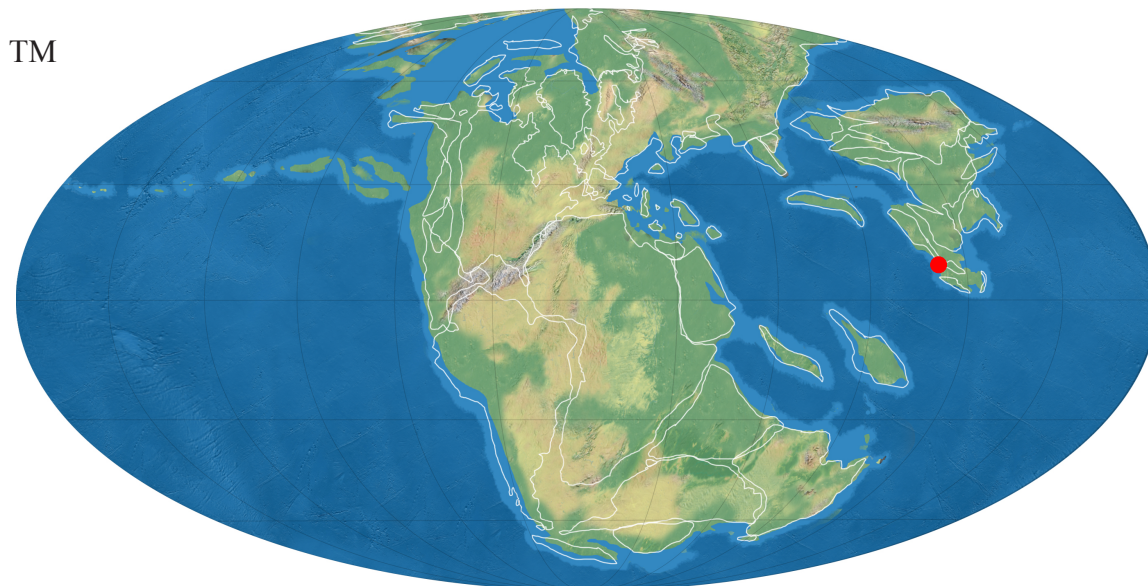


Figura 2.13 - Distribución paleogeográfica para la familia Philobryidae Bernard: TM.- durante el Triásico Medio. Género *Eo-philobryoidella* Stiller & Chen: ● Triásico Medio.

que preferían aguas poco profundas de baja energía con una salinidad normal.

- **Mineralogía: Aragonítica** (Carter, 1990a, p. 195; Carter, 1990b, p. 328)

No hay información acerca de la mineralogía/microestructura del género, los datos son tomados de la familia Philobryidae para ejemplares actuales.

- Capa externa: aragonito (?)
- Capa media: aragonito (cross-lamellar)
- Capa interna: aragonito (cross-lamellar compleja)

### Familia Pichleriidae Scarlato & Starobogatov, 1979

Género *Hoferia* Bittner, 1894

Especie tipo: *Lucina duplicata* Münster, 1838

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Carniense)**

Si bien algunos artículos citan al género en el Ladinense (Hallam, 1981; Kobayashi & Tamura, 1983a; Sepkoski, 2002), ninguno de ellos figura ni da la fuente original de donde extraen el dato y todos se refieren a los Alpes. *Hoferia* ha sido citado en la formación Cassian del Sur de los Alpes, según Fürsich & Wendt (1977, fig. 2) a esta formación se le asigna un rango de edad desde el Anisiense más superior al Carniense superior parte inferior. Pero Fürsich (2005) aportó los datos para esta publicación a la PBDB y asigna claramente rango Carniense a sus ejemplares de *Hoferia*.

Además, Kobayashi & Tamura (1983a) también citan al género en el Noriense de Yunnan, pero no dan referencia alguna. La única cita que se ha podido localizar de este género en Yunnan es la de Cowper-Reed (1927) en el Carniense. Este último autor solo cuenta con un molde interno de una valva derecha de *Hoferia* sp., y básicamente incluye este ejemplar en *Hoferia*

por el peculiar lóbulo anterior, ya que el ejemplar está bastante mal conservado. Asignaremos rango Carniense al género en estudio.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense de los Alpes (Italia) (Leonardi, 1943; Fürsich & Wendt, 1977), de Yunnan (China) (Cowper-Reed, 1927).

- Modo de vida: **B, I, S, Endo, Es, MI**

Dentro de esta familia encontramos integrantes tanto excavadores superficiales como epibisados. *Hoferia* presenta un surco bisal (ver diagnosis en Cox *et al.*, 1969, N265) de lo cual se deduce que debía ser bisado. Por la forma globosa de su concha nos inclinamos más a pensar que fuera un excavador superficial que viviría endobisado muy cerca de la superficie o incluso semiinfaunalmente.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter, 1990a, p. 196)

Aunque no hay datos específicos de *Hoferia*, incluiremos provisionalmente los datos dados por Carter (1990a) para la familia Pichleriidae que proceden del estudio de *Pichleria*, género estrechamente relacionado con *Hoferia* (ver más abajo).

#### Género *Pichleria* Bittner, 1894

Especie tipo: *Cucullaea auingeri* Laube, 1865

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)** (Cox *et al.*, 1969)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior y Sepkoski (2002), Triásico (Ladiniense superior – Carniense), dato que extrajo de Hallam (1981) (ver discusión para *Hoferia*). Wen *et al.* (1976) citan al género en el Noriense de China, pero en los ejemplares figurados (lám. 7, fig. 6-13), se aprecia claramente que se trata de miembros de la familia Limidae (Márquez-Aliaga, com. pers., 2008), por lo que no serán tenidos en cuenta.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense del S de los Alpes (Italia) (Bittner, 1894, 1895; Diener, 1923; Leonardi, 1943; Corazzari & Lucchi Garavello, 1980), del Sur de Tunez (Desio *et al.*, 1960).

- Modo de vida: **B, I/SI, S, ?, Se**

Dada su morfología externa, lo más probable es que viviera semiinfaunal o infaunalmente muy cerca de la superficie. No se observa escotadura ni seno bisal.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter, 1990a, p. 196)

- Capa externa: aragonito (prismática)

- Capa media: aragonito (nacarada)
- Capa interna: aragonito (prismática)

Género *Elegantarca* Tomlin, 1930

Especie tipo: *Arcoptera elegantula* Bittner 1895

Cox *et al.* (1969) consideraron a *Elegantarca* (nom. subst. pro *Arcoptera* Bittner 1895) sinónimo de *Hoferia*, pero Stiller (com. pers., 2005) decide mantenerlos como géneros separados por diferencias importantes en la orientación, número y forma de los dientes de la charnela y otras diferencias morfológicas. En sus propias palabras: “*Elegantarca shows some distinct morphological differences to Hoferia. Outer shell shape: Elegantarca has a large posterodorsal wing separated from the body of shell by a distinct but generally blunt posterior umbonal ridge (this diagonal ridge is lacking in Hoferia); Elegantarca in many cases is distinctly produced posteroventrally, Hoferia generally is shorter and more rounded. However, more important are differences in the hinge structure: Hoferia has a hinge with at least 10 short, taxodont teeth, which are radially arranged in two groups (Bittner 1895; Broili 1904; Cox et al. 1969); Elegantarca has very few, strong, radial teeth below the umbo, and each one anterior and posterior elongated tooth (about parallel to the hinge margin) (Broili 1904). The Chinese Elegantarca subareata Chen, Ma & Zhang, 1974 has a hinge like the bivalves figured by Broili (1904, Arcoptera).*”

Vokes (1980) considera como válido a *Bittnerella* Dall 1898 (n. n. pro *Arcoptera* Bittner, 1895) como nombre válido por prioridad sobre *Elegantarca*. El problema es que *Bittnerella* fue considerado como sinonimia de *Hoferia* por Cox *et al.* (1969) y actualmente el nombre *Bittnerella* Dagens, 1974 es utilizado para un género de braquiópodos.

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Superior (Carniense)** (Komatsu *et al.* 2004a; Bittner, 1895)

La cita de edad más antigua localizada del género data del Anisiense (Komatsu *et al.*, 2004a; Stiller, com. pers., 2005) y la más moderna del Carniense (Bittner, 1895).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**
  - Dominio Tethys: Triásico Medio: Anisiense del S de China (Anónimo, 1974; Komatsu *et al.*, 2004a; Stiller, com. pers., 2005), de Bosnia (Diener, 1923); Ladiniense del S de los Alpes (Diener, 1923); Triásico Superior: Carniense del S de los Alpes (Italia) (Bittner, 1895; Broili, 1904; Waagen, 1907).

- Modo de vida: **B, SI, S, Endo, Se**

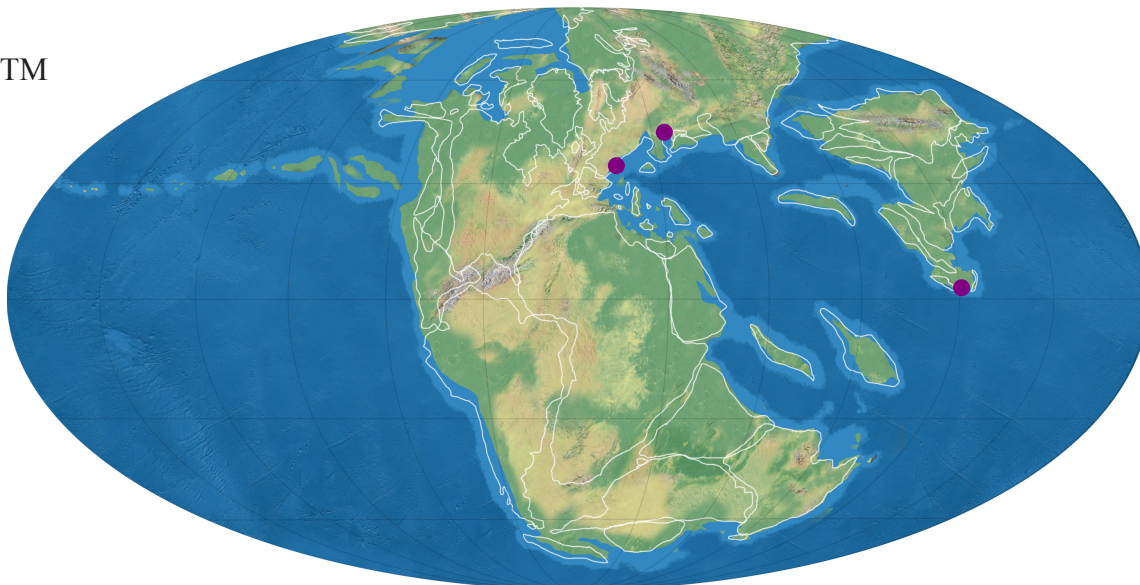
Ver modo de vida para *Hoferia*. Komatsu *et al.* (2004) lo consideran semiinfaunal endobisado.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter, 1990a, p. 196)

Ver mineralogía para *Hoferia*.



TM



TS

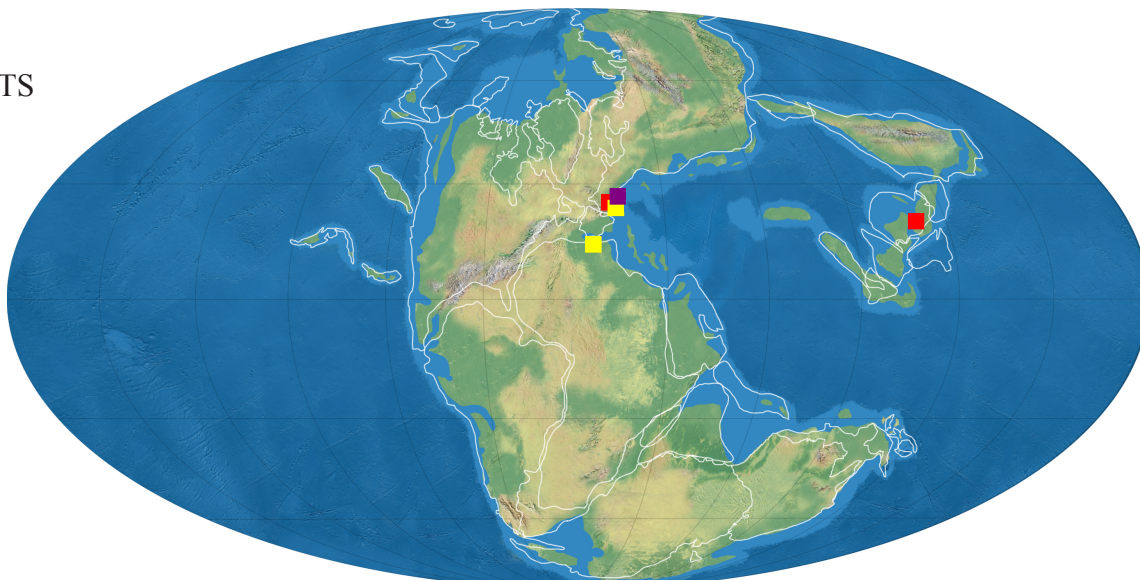


Figura 2.14 - Distribución paleogeográfica para la familia Pichleriidae Scarlato & Starobogatov: TM.- durante el Triásico Medio; TS.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Hoferia* Bittner: ■ Triásico Superior; Género *Pichleria* Bittner: ■ Triásico Superior; Género *Elegantarca* Tomlin: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior;

## Superfamilia Ambonychioidea Miller, 1877

### Familia Myalinidae Frech, 1891

Género *Myalina* De Koninck, 1842

Especie tipo: *Myalina goldfussiana* De Koninck, 1842

- Rango estratigráfico: Carbonífero (Mississippiense inferior) – Pérmico Superior, ¿Triásico Inferior? (McRoberts, com. pers., 2005)

Tanto Cox *et al.* (1969) como Sepkoski (2002) le asignaron rango Carbonífero (Mississippiense inferior) – Pérmico Superior, pero tanto anteriormente como posteriormente diversos autores han citado a este género en el Triásico Inferior (ej. Kiparisova, 1938; Newell & Kummel,

1942; Ciriacks, 1963; Dagys & Kurushin, 1985; Schubert, 1993; Schubert & Bottjer, 1995; McRoberts & Newell, 2005) pero estos ejemplares serían mejor emplazados en *Promyalina*, *Myalinella* o incluso *Promytilus* (McRoberts, com. pers., 2005; McRoberts, 2005). Por lo tanto dejaremos como dudosa la presencia de este género en el Triásico Inferior mientras no haya una buena revisión del problema. Según McRoberts (com. pers., 2005) ningún myalinido llegaría al Triásico Medio, ya que el único citado en esta época es *Aviculomyalina* y en su opinión debería ser incluido en Pteriidae o Malleidae.

- Distribución paleogeográfica: Circumpacífico

Si bien *Myalina* tuvo una distribución cosmopolita durante épocas anteriores, durante el Pérmico Superior, lo encontramos citado en los dominios del Tethys y Circumpacífico. La familia Myalinidae tuvo una diversidad y abundancia importantes durante el Carbonífero y Pérmico, pero con la extinción del P/T quedó diezmada para desaparecer al final del Triásico Inferior (McRoberts, 2005). Las posibles citas triásicas estarían distribuidas por los dominios Circumpacífico y Boreal.

- *Dominio Circumpacífico: Pérmico Superior*: del W de USA (Newell, 1942; Walter, 1953; McRoberts & Newell, 2005), de Japón (Nakazawa & Newell, 1968; Hayami & Kase, 1977).

- Modo de vida: B, E, S, Epi, Se

Según Stanley (1972, fig. 12) dependiendo de las distintas morfologías que presentan las especies atribuidas a este género, su modo de vida puede ser de semiinfaunal endobisado a epifaunal epibisado. En cuanto a los ejemplares revisados en el Pérmico Superior, todos presentan reducción del lóbulo anterior, en algunos casos presentan seno bisal (*M. lamellosa* McRoberts & Newell, 2005, *M. plicata* McRoberts & Newell, 2005, *M. copei* Whitfield, 1902; ver diagnóstico en McRoberts & Newell, 2005), características que nos inclinan a pensar que podrían vivir bisados. Aunque teniendo en cuenta lo gruesas y pesadas que podían llegar a ser sus conchas, tal vez no sería funcional estar sujetos por el biso y no se cree que fueran activos (Newell, 1942). Según McRoberts & Newell (2005) *M. lamellosa* viviría apoyado por su lado anterior y con el plano de comisura casi vertical, descansando levemente sobre su valva izquierda. Tenían una hábito de vida gregario ya que se encuentran formando agrupaciones como es el caso de muchos mitílidos (Newell, 1942). Hay que tener en cuenta el tipo de sustrato en el que encontremos los ejemplares, ya que en sustratos blandos lo más común es que adopten un modo de vida endobisado para estabilizarse, mientras que en sustratos duros lo habitual es que el modo de vida sea epibisado.

- Mineralogía: Biminerálica (Newell, 1942, p. 33-34; Carter, 1990b, p. 331)

- Capa externa: calcita (prismática / homogénea)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

Género *Myalinella* Newell, 1942

Especie tipo: *Myalina meeki* Dunbar, 1924

Newell (1942) describió a *Myalinella* como subgénero de *Myalina*, advirtiendo de



las diferencias que había entre *Myalinella* y otros myalinidos como *Myalina* (*Myalina*). Posteriormente el mismo autor en Cox *et al.* (1969) lo elevó de categoría sistemática a nivel de género.

- Rango estratigráfico: **Carbonífero (Viseansiense) – Triásico Inferior (Olenekiense superior)** (Zhang & Pojeta, 1986; Fraiser & Bottjer, 2007a)

Newell en Cox *et al.* (1969) le asignó rango Carbonífero (Pennsylvaniense) – Triásico Inferior y lo consideró presente en Europa, USA, India y Groenlandia. Sin embargo, Zhang & Pojeta (1986) y Zhang & Yang (1993) le dan primera aparición en el Viseense de China. La cita de edad más moderna del género es del Olenekiense (Newell, 1942; Schubert, 1993; Schubert & Bottjer, 1995; Fraiser & Bottjer, 2007a).

- Distribución paleogeográfica: **Boreal y Circumpacífico**

Si bien durante otros momentos del tiempo geológico tuvo una distribución mayor, durante el Pérmico terminal está poco citado, por ejemplo en la costa W de USA encontramos varias citas durante el Pérmico, hasta el Guadalupiense (ej. Newell, 1942; Ciriack, 1963) y luego lo volvemos a localizar en el Triásico Inferior (ej. Schubert, 1993), posiblemente por falta de registro durante el Pérmico Superior de esta zona. Y aunque durante el Pérmico Inferior se le localiza en el Tethys (ej. Zheng, 1993), parece no estar presente en este dominio durante el Pérmico Superior y el Triásico Inferior. Fraiser & Bottjer (2007a) estudiaron varias secciones del Triásico Inferior de Japón e Italia y no localizaron a *Myalinella* pero si a otro género de la misma familia, *Promyalina*.

- *Dominio Boreal*: Triásico Inferior: de Groenlandia (Newell, 1942).
- *Dominio Circumpacífico*: Triásico Inferior: de USA (Schubert, 1993; Schubert & Bottjer, 1995; Fraiser & Bottjer, 2007a).

- Modo de vida: **B, SI, S, Endo, Se**

Dado que los ejemplares de este género suelen encontrarse con las valvas unidas se cree que vivirían en zonas de baja energía y/o enterrados (Newell, 1942). Soportan un amplio rango de salinidad (Newell, 1942), ya que se les encuentra desde ambientes totalmente marinos (Kues, 2004) a estuarinos (Mack *et al.*, 2003). La concha de los miembros de este género muestra ciertas características que nos hacen pensar que lo más probable es que viviera endobisado y semiinfaunalmente. En muchos casos conservan el lóbulo anterior, presentan seno bisal, son de pequeño tamaño y poseen conchas frágiles (Newell, 1942; McRoberts & Newell, 2005).

- Mineralogía: **Biminerálica** (Newell, 1942, p. 33-34)

No hay datos acerca de la microestructura de la concha. Newell (1942) indica que al contrario de la mayoría de myalinidos, *Myalinella* exhibe la misma estructura en ambas valvas. Le asignamos los mismos datos que al resto de miembros de la familia Myalinidae.

Género *Promyalina* Kittl, 1904

Especie tipo: *Promyalina hindi* Kittl, 1904

- **Rango estratiográfico: Pérmico Superior (Changsinhiense superior) – Triásico Inferior (Olenekiense superior)** (He *et al.*, 2007a; Fraiser & Bottjer, 2007a)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Inferior y con ciertas dudas lo consideraron presente en el Pérmico Superior. Si bien algunos autores como Sepkoski (2002), McRoberts & Newell (2005) o McRoberts (2005) lo consideran solo presente en el Triásico Inferior, otros (Farabegoli *et al.*, 2007, fig. 7; He *et al.*, 2007a, fig. 5.18) lo encuentran ya desde el Pérmico más terminal (Changsinhiense superior) en el Tethys. Este género muestra un máximo de abundancia al inicio del Triásico Inferior para acabar extinguiéndose a finales del mismo.

- **Distribución paleogeográfica: Tethys, Circumpacífico y Boreal**
  - *Dominio Tethys*: Pérmico Superior: de Italia (Farabegoli *et al.*, 2007), Changsinhiense del S de China (He *et al.*, 2007a); Triásico Inferior: de China (Yang & Yin, 1979; Chen, 1982; Wu, 1985; Lu & Chen, 1986; Ling, 1988; Komatsu *et al.*, 2006, 2007), del N Vietnam (Komatsu *et al.*, 2006, 2007); Induense de Omán (Krystyn *et al.*, 2003; Twitchett *et al.*, 2004); Induense – Olenekiense inferior de Italia (Broglia-Loriga *et al.*, 1990; Fraiser & Bottjer, 2005a, 2007a; Posenato, 2008a).
  - *Dominio Circumpacífico*: Triásico Inferior: Olenekiense inferior de Japón (Nakazawa, 1961; Hayami, 1975; Fraiser & Bottjer, 2007a); Olenekiense del W de USA (Ciriacks, 1963; Boyd *et al.*, 1999; Boyer *et al.*, 2004; Fraiser & Bottjer, 2007a)
  - *Dominio Boreal*: Triásico Inferior: del N de Siberia (Dagys & Kurushin, 1985); Induense de Groenlandia (Wignall *et al.*, 1998; Wignall & Twitchett, 2002).
- **Modo de vida: B, SI, S, Endo, Se**

*Promyalina* fue uno de los géneros mejor distribuidos por el mundo durante el Triásico Inferior. Junto con *Eumorphotis* y *Unionites* fueron los dominantes de los mares del inicio del Triásico (Fraiser & Bottjer, 2005b, 2007a). Muestra el típico comportamiento de un taxón oportunista, que crece en abundancia cuando las condiciones son adversas y desaparece en cuanto las condiciones ambientales se restablecen por competencia con taxones más especializados. En cuanto a su modo de vida, por las características morfológicas que posee lo más probable es que viviese semiinfaunalmente y endobisado al igual que *Myalina* (Schubert, 1993). Posenato, (2008a) le adjudica un modo de vida epifaunal epibisado.

- **Mineralogía: Biminerálica** (McRoberts & Newell, 2005)

No hay datos acerca de la mineralogía/microestructura de la concha de ninguna de las especies que componen este género. Adjudicamos los datos para la familia Myalinidae (ver diagnosis McRoberts & Newell, 2005).

- Capa externa: calcita (prismática/homogénea)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

Género *Aviculomyalina* Assmann, 1916

Especie tipo: *Aviculomyalina lata* Assmann, 1916

Tanto McRoberts (2005) como Waller en Waller & Stanley (2005) advierten que *Aviculomyalina* quedaría mejor emplazada en Pteriidae o Malleidae. Lo mantendremos aquí mientras no se asigne a una familia concreta.

- Rango estratigráfico: Triásico Medio (Anisiense) (Cox *et al.*, 1969)

Assmann (1915) describió el género en el Muschelkalk inferior (probablemente Anisiense) en la formación “Erzführender Dolomit” de la zona de alemana de Silesia. El resto de trabajos localizados lo citan en el Anisiense (Malinowskiej, 1979; Sepkoski, 2002). El rango de

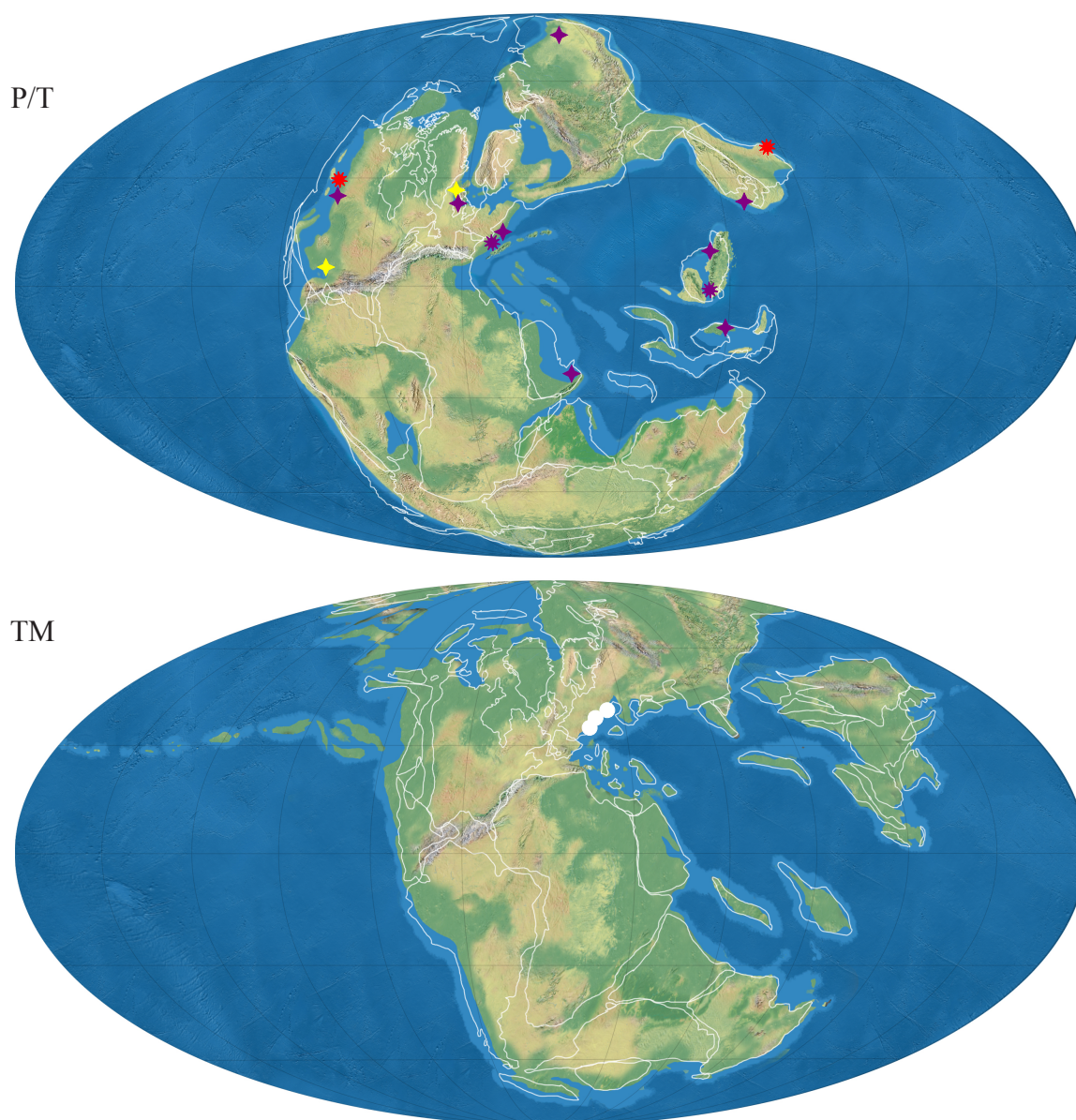


Figura 2.15 - Distribución paleogeográfica para la familia Myalinidae Frech: P/T.- durante el Pérmico Superior y el Triásico Inferior; TM.- durante el Triásico Medio. Género *Myalina* De Koninck: \* Pérmico Superior; Género *Myalinella* Newell: \* Triásico Inferior; Género *Promyalina* Kittl: \* Pérmico Superior \* Triásico Inferior; Género *Aviculomyalina* Assmann: ○ Triásico Medio.

este género podría verse ampliado al Carniense y el Noriense si *Aviculomyalina? williamsi* (MacLearn, 1941) es considerada realmente dentro de este género como propone Waller en Waller & Stanley (2005) más que en *Mysidioptera* como propuso Newton en Newton *et al.*, (1987).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**
  - *Dominio Tethys*: Triásico Medio: Anisiense de Alemania (Assmann, 1915), de Polonia (Malinowskiej, 1979), de los Alpes (Suiza)? (Zorn, 1971).
- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Por la morfología externa de la concha, por la presencia de apertura bisal y el margen anterior aplanado que presenta este género ha sido interpretado como epibisado (Newton en Newton *et al.*, 1987).

- Mineralogía: **Biminerálica**

No hay datos acerca de la mineralogía o microestructura de la concha, pero consideramos que serían equivalentes a los de *Promyalina*.

### **Familia Inoceramidae (Giebel, 1852) Zittel, 1881**

Inoceramidae es una familia especialmente problemática debido, en parte, a su enorme variabilidad morfológica y a que no hay un consenso entre los especialistas de cuáles son los caracteres realmente importantes para la determinación taxonómica. En muchos casos, es difícil discernir entre los distintos géneros atribuidos a esta familia ya que si no podemos observar los caracteres internos, la forma externa es extremadamente variable incluso intraespecíficamente y en la práctica es muy difícil distinguir entre unos y otros taxones (Crame, 1982). Muchos de los problemas derivan de la evolución convergente resultante de constricciones funcionales y ecológicas, de los pocos caracteres fácilmente distinguibles, de la gran variabilidad intraespecífica, de las altas tasas de evolución que exhiben y de un registro fósil abundante con una larga historia, pero en la que ha jugado en contra la disparidad de conceptos de los sucesivos especialistas que han trabajado en el grupo (Harries & Crampton, 1998).

Género ¿“*Parainoceramus*”? Cox, 1954 [ex Voronetz, 1936]

Especie tipo: *Parainoceramus bulkuriensis* Voronetz, 1936

*Parainoceramus* es un género especialmente problemático. Para empezar Voronetz (1936) creó el género sin designar una especie tipo en sedimentos del Carniense del Norte de Siberia y sobre ejemplares no muy bien conservados. Posteriormente, Cox (1954) designó como especie tipo a una de las especies descritas por Voronetz (1936), *P. bulkuriensis* e incluyó en su ampliada diagnosis del género a dos especies más del Jurásico europeo. Según Damborenea (1987b): “Cox amplió el concepto del género con respecto a la diagnosis original de Voronetz incluyendo la presencia de una aurícula anterior y dientes anteriores en algunas especies, mientras que la descripción original solo incluía formas edentulas con lúnula”. Pero los problemas para este



género solo acaban de empezar. Los sedimentos que en un principio se dataron como Carniense, resultaron tener una edad de Pérmico Superior (Murontseva, 1979; Astafieva, 1986). Debemos pensar en este punto que es muy extraño que *Parainoceramus* esté presente en el Pérmico Superior, que no se tenga noticia alguna durante el Triásico y después durante el Jurásico tenga una distribución prácticamente cosmopolita. Astafieva (1986, p. 23) opina que los ejemplares pérmicos descritos por Voronetz no tienen nada que ver con los incluidos por Cox (1954) y considera que debido a que Voronetz no lo describió adecuadamente según el Código de Nomenclatura y a que su especie tipo es indistinguible de la de *Kolymia* Licharew & Einor, 1941, ha de ser considerado sinonimia de este último (pero solo en parte). *Kolymia* había sido considerado sinonimia de *Atomodesma* von Beyrich, 1864 por Cox *et al.* (1969), pero Kauffman & Runnegar (1975) lo consideran un género independiente dado que muestra claras diferencias con otros géneros de inocerámidos paleozoicos como *Kolymia*. El inconveniente a todo esto es el siguiente, Astafieva (1986, 1993) propone incluir en *Kolymia* solo algunas especies atribuidas a *Parainoceramus*, entre las cuales se incluye la especie tipo, con lo cual el resto de especies incluidas en el género bajo la visión de Cox (1954) -que son la mayoría atribuidas por todos los autores que han descrito especies en el Jurásico (Damborenea, com. pers., 2005)- no entrarían en el problema, pero se han quedado sin género en el que ser incluidas. Por tanto, sería necesario aportar un nuevo nombre y una nueva especie tipo. De momento, mientras no se solucionen todos estos inconvenientes, dejaremos provisionalmente el nombre “*Parainoceramus*” por no disponer del conocimiento suficiente para asignar uno nuevo. Consiguientemente asignaremos como primera aparición el Jurásico Inferior, pero teniendo en cuenta también que el género es utilizado muy a menudo con poco fundamento sobre todo por autores occidentales (G. López, com. pers., 2005).

Hay que tener en cuenta que en ocasiones en las que los ejemplares no están bien conservados y no pueden observarse las características de la charnela, es difícil distinguir entre *Parainoceramus* y *Pseudomytiloides* Cox, 1969 (Aberhan, 1998a; Stiller, 2006).

- **Rango estratigráfico: Jurásico Inferior (Hetangiense) – Superior (Tithoniense)** (Escobar, 1980; Kelly, 1984)

Tanto Cox *et al.* (1969) como Sepkoski (2002) le dan primera aparición en el Triásico Superior siguiendo el trabajo de Voronetz (1936) y sin conocer el trabajo de Yemel'yantsev & Kravtsova, 1960 *fide* Muromtseva (1979) que ya en 1960 habían corregido la datación de Carniense a Pérmico Superior del área en la que describió Voronetz sus ejemplares. Nosotros le asignaremos como primera aparición el Jurásico Inferior (Hetangiense) (Escobar, 1980; Damborenea, 1996a), teniendo en cuenta solo los ejemplares asignados a este género bajo la visión de Cox (1954). Las citas de edad más modernas localizadas son del Tithoniense (Kelly, 1984; Fozy *et al.*, 1994; Liu, 1995).

- **Distribución paleogeográfica: Tethys, Boreal y Circumpacífico**

“*Parainoceramus*” tuvo una distribución cosmopolita durante el Jurásico Inferior (sobre todo durante el Pliensbachiense), pero durante el Jurásico Medio y Superior pudo tener una distribución bipolar (regiones boreal y austral?) (Damborenea, 1996b). Para ampliar información ver Damborenea (1987b, p. 142-146).

- **Dominio Tethys: Jurásico Inferior:** del Tibet (Gou, 1985); Hetangiense de Vietnam (Hayami, 1964); Hetangiense – Sinemuriense de China (Stiller, 2006); Sinemuriense

del S de Inglaterra (Liu, 1995), de Turquía (Conti & Monari, 1991), de China (Wang & Smith, 1986).

- *Dominio Boreal: Jurásico Inferior*: Sinemuriense del N de Siberia (Hallam, 1977).
- *Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior*: de Japón (Hayami, 1960), de China (Chen, 1982a, 1987); Hetangiense – Sinemuriense de Canadá (Aberhan, 1998a); Hetangiense de Chile (Escobar, 1980).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

La morfología de las distintas especies atribuidas a “*Parainoceramus*” es bastante variable y depende en gran medida del tipo de ambiente. Hay algunas especies como “*P.*” *jinjiensis* Chen, 1988 o “*P.*” *subtilis* (Lahusen) con aspecto mitiliforme que tendrían un modo de vida epibisado (Duff, 1978; Stiller, 2006); sin embargo otras especies como “*P.*” *apollo* (Leanza, 1942) tienen un aspecto modioliforme con un lóbulo anterior desarrollado que podrían tener un modo de vida endobentónico (Damborenea, 1987b). Otros géneros de la misma familia, como *Pseudomytiloides*, han sido interpretados como pseudoplanctónicos, al menos en los primeros estadios (Hayami, 1969; Etter, 1996). Suele encontrarse en distintos tipos de facies, ya que podían colonizar diversos ambientes, pero es especialmente abundante en facies anóxicas (pizarras negras) (Damborenea, 1987b; Harries *et al.*, 1992).

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 200; Carter, 1990b, 330)

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa media: aragonito (nacarada)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

#### Género *Pseudomytiloides* Koschelkina, 1963

Especie tipo: *Mytiloides marchaensis* Petrova, 1947

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Hetangiense) – Medio (Aalenense)** (Stiller, 2006; Etter, 1996)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Jurásico Inferior. La cita más antigua localizada data del Hetangiense (Stiller, 2006) y la más moderna del Aalenense (Etter, 1996). Se han localizado algunas citas en el Triásico Superior (Noriense – Rhaetiense) del NE de Asia (Kurushin, 1990; Polubotko & Repin, 1990), pero no indican las fuentes originales ni figuran, por lo que no ha podido corroborarse la veracidad de las mismas.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

Este género es especialmente abundante durante el Toarciense. Durante el Jurásico más inferior solo estaba distribuido por el dominio del Tethys, durante el Pliensbachiense y el Toarciense también es citado en el dominio Boreal (Zakharov *et al.*, 2006).

- *Dominio Tethys: Jurásico Inferior*: Hetangiense – Sinemuriense de China (Stiller, 2006); Sinemuriense del SW de Francia (Liu, 1995).

- Modo de vida: **B/Ps, E, S, Epi, Se**



*Pseudomytiloides dubius* (J. de C. Sowerby, 1824) está especialmente ligado a las facies de pizarras negras, asociadas a condiciones anóxicas, ya que desaparece en cuanto las condiciones se restablecen después del evento de extinción del Toarciense inferior (Harries & Little, 1999; Fürsich *et al.*, 2001). Se le ha asociado con un modo de vida pseudoplanctónico al igual que a *P. matsumotoi* (Hayami, 1960) (Hayami, 1969; Tanabe, 1983; Seilacher, 1990). Las evidencias a favor de este modo de vida son varias, se les localiza frecuentemente en facies anóxicas (Hayami, 1969), fijados a trozos de madera (Hayami, 1969; Tanabe, 1983; Seilacher, 1990) y a conchas de ammonoideos y otros bivalvos (Tanabe, 1983). Sin embargo, otros (ej. Wignall & Simms, 1990; Etter, 1996) opinan que esta interpretación no es adecuada si nos fijamos en que la abundancia de estas especies es demasiado alta para ser solo derivada de troncos flotantes. Estos últimos autores creen que *P. dubius* sería más bien un pseudoplanctónico facultativo que viviría epibisado en el bentos, teniendo la capacidad de adherirse a distintos sustratos como objetos flotantes así como a soportar ambientes con bajo contenido en oxígeno. También se ha postulado que podrían contener quimiosimbiontes que les ayudarían a vivir en estos ambientes inhóspitos (Harries & Crampton, 1998). Otras especies como *P. yinhangensis* Chen, 1988, se encuentran en ambientes bien oxigenados, tranquilos y cercanos a la costa (Stiller, 2006). Su forma mitiliforme y su margen antero-ventral largo y plano no ofrecen dudas a cerca de su modo de vida epibisado (Tanabe, 1983).

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 200)

Los datos son tomados para la familia Inoceramidae, ya que se carece de datos concretos para *Pseudomytiloides*.

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa media: aragonito (nacarada)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

#### Género *Arctomytiloides* Polubotko, 1992

Especie tipo: *Pseudomytiloides rassochaensis* Polubotko, 1968 (en Efimova *et al.*, 1968).

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Sinemuriense – Toarciense?)** (Aberhan, 1998a)

El género fue descrito por Polubotko (1992 *vide* Aberhan, 1998a) en el Sinemuriense del NE de Rusia, incluyendo las siguientes especies además de la especie tipo: *A. sinuossus* (Polubotko, 1968), *A. kelimiarensis* Polubotko, 1992 y *A. (?) turomtchensis* Polubotko, 1992. Posteriormente, Aberhan (1998a) cita al género en el Toarciense con ciertas dudas.

- Distribución paleogeográfica: **Boreal y Circumpacífico**
  - Dominio Boreal: Jurásico Inferior: Sinemuriense del NE de Rusia (Polubotko, 1992).
  - Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior: Sinemuriense – Toarciense de Canadá? (Aberhan, 1998a).
- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Aspecto mitiliforme de lo cual deducimos que viviría epibisado como algunas especies

T/J

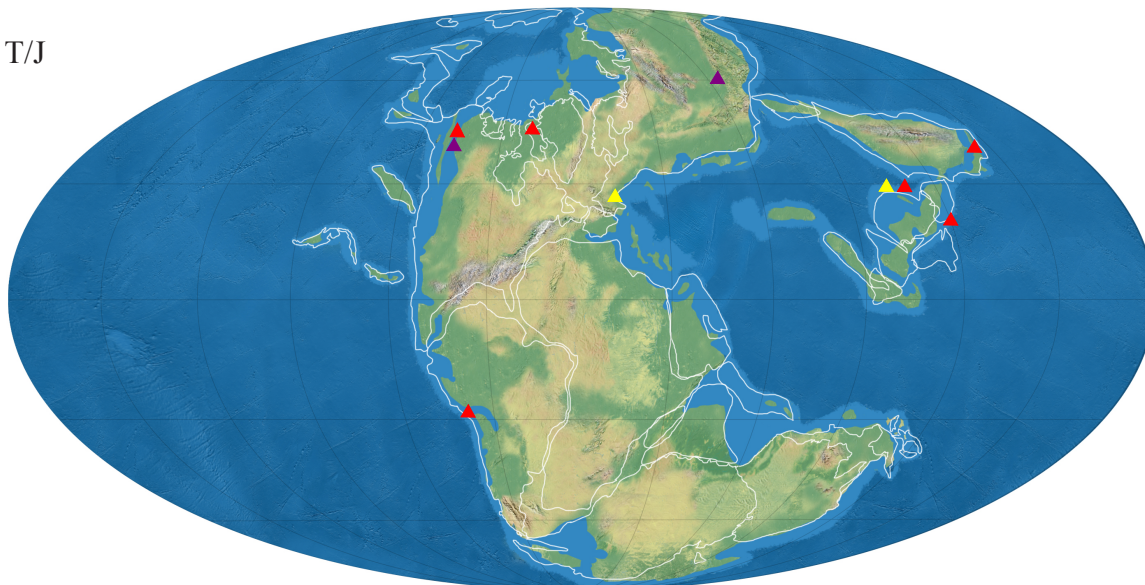


Figura 2.16 - Distribución paleogeográfica para la familia Inoceramidae Zittel: T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género ¿“*Parainoceramus*”? Cox, 1954: ▲ Jurásico Inferior; Género *Pseudomytiloides* Koschelkina: ▲ Jurásico Inferior; Género *Arctomytiloides* Polubotko: ▲ Jurásico Inferior.

actuales de la familia Mytilidae.

- Mineralogía: **Biminerámica** (Carter, 1990a, p. 200)

No existen datos a cerca de la composición de la concha de *Arctomytiloides*. Datos extraídos para la familia Inoceramidae (ver cualquiera de los géneros miembros de la misma).

## Superfamilia Pterioidea Gray (1820), 1847

### Familia Pteriidae Gray (1820), 1847

Género *Pteria* Scopoli, 1777

Especie tipo: *Mytilus hirundo* Linné, 1758

*Pteroperna* Morris & Lycett, 1853 y *Rhynchopterus* Gabb, 1864 son considerados subgénero y sinonimia de *Pteria* s. l. respectivamente (ver discusión para *Pteroperna* y *Rhynchopterus* en el apartado 2.5).

- Rango estratigráfico: **Triásico Inferior (Olenekiense) – Actualidad** (Hayami, 1975; Beesley *et al.*, 1998)

El rango de este género abarca desde el Triásico Inferior a la actualidad (Cox *et al.*, 1969; Sepkoski, 2002). El registro más antiguo localizado, con la especie *P. ussurica* (Kiparisova, 1938), data del Induense (Hayami, 1975). Hay algunas citas anteriores al Triásico (ver PBDB) pero todas publicadas con anterioridad a Cox *et al.*, (1969). Wang (1993) cita y describe a *Pteria? yonganensis* Wang, 1993, en el Pérmico Superior, pero indica que la asignación es provisional ya que cuenta con pocos ejemplares y las diferencias con *Pteria* son importantes.

Tëmkin (2006) duda del origen en el Triásico Inferior de *Pteria*, ya que bajo este género

se han descrito muchas formas “aladas” que podrían pertenecer incluso a otras familias como Bakevellidae o Isognomonidae.

- Distribución paleogeográfica: Tethys y Circumpacífico.

En el pasado *Pteria* ha sido un género cosmopolita, actualmente se encuentra distribuido por mares templados (Cox *et al.*, 1969; Beesley *et al.*, 1998). No se han localizado citas en el dominio Austral. Sin embargo, si se han localizado en el dominio Boreal en el Triásico Superior (Kurushin, 1990; Polubotko & Repin, 1990), aunque en ninguno de los dos trabajos se figura ni se da la fuente original de los datos. No se ha localizado ningún otro trabajo en esta zona que justifique de la presencia del género, por lo que se tomará como dudosa su referencia.

- Dominio Tethys: Triásico Inferior: de China (Yang & Yin, 1979; Yang *et al.*, 1986; Ling, 1988; Shen *et al.*, 1995; Li, 1995; Tong *et al.*, 2006; Komatsu *et al.*, 2007); Triásico Medio: Anisiense de los Alpes (Suiza) (Zorn, 1971), del S de China (Komatsu *et al.*, 2004a, b); Triásico Superior: Carniense de Italia (Allasinaz, 1966; Fürsich & Wendt, 1977; Corazzari, & Lucchi Garavello, 1980), de Alemania (Linck, 1972); Noriense de China (Lu, 1981); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a); Rhaetiense de Italia (Allasinaz, 1962; Gelati & Allasinaz, 1964; Gaetani, 1970); Jurásico Inferior: Hetangiense de Italia (Allasinaz, 1962), de China (Yin & McRoberts, 2006); Hetangiense – Sinemuriense (Gaetani, 1970); Sinemuriense del E de Asia (Hallam, 1977), de Portugal (Liu, 1995).
- Dominio Circumpacífico: Triásico Inferior: de Japón (Nakazawa, 1971; Hayami, 1975; Kashiyama & Oji, 2004); Triásico Superior: Noriense de Japón (Nakazawa, 1964); Jurásico Inferior: Hetangiense de Japón (Hayami, 1975; Kondo *et al.*, 2006; Fraiser & Botjjer, 2007a); Hetangiense de Chile? (Aberhan, 1994a).

- Modo de vida: B, E, S, Epi, Se

Las especies actuales de *Pteria* viven epibisadas frecuentemente a corales normalmente mediante un fuerte biso (Stanley, 1970, 1972). En muchos de los ejemplares fósiles se observa la escotadura bisal (ej. Damborenea, 1987b, *Pteroperna* sp.) y una morfología similar a las especies actuales por lo que se les supone un modo de vida similar. En muchos casos se les encuentra formando agrupaciones de varios individuos por lo que debían tener un modo de vida gregario, al igual que se ha observado en especies actuales (Stanley, 1970).

- Mineralogía: Bimineralica (Carter, 1990b, p. 336, para especies actuales)
  - Capa externa: calcita (prismática simple)
  - Capa media: aragonito (nacarada)
  - Capa interna: aragonito (nacarada)

Género *Arcavicula* Cox, 1964

Especie tipo: *Avicula arcuata* Münster, 1836

- Rango estratigráfico: Triásico Inferior (Olenekiense inferior) – Triásico Superior (Rhaetiense?) (Sha & Grant-Mackie, 1996; Newton en Newton *et al.*, 1987)

Aunque muchos son los autores que le asignan rango Triásico Medio (Ladiniense) – Superior (Carniense) (Cox *et al.*, 1969; Hallam, 1981; Sepkoski, 2002; Tëmkin, 2006a), *Arcavicula* ha sido también citado en el Triásico Inferior (Sha & Grant-Mackie, 1996) y con ciertas dudas en el Noriense (Newton en Newton *et al.*, 1987). Newton asigna sus ejemplares provisionalmente a *Arcavicula* sp. por los detalles de la charnela aunque indica que guardan relación con *Rhaetavicula* por la semejanza en cuanto a morfología externa y con algunas especies atribuidas a *Pteria*, anotamos que la mayoría de las veces se asignan sin tener en cuenta caracteres internos. Posteriormente, Newton (1988) se reafirma en su asignación. Laws (1982) cita pero no figura a *Arcavicula* sp. en el Triásico Superior (Noriense sup = Rhaetiense según Dagys & Dagys, 1994) de Nevada. No se han localizado citas concretas en el Triásico Medio, aunque varios autores (ej. Cox *et al.*, 1969; Hallam, 1981; Sepkoski, 2002; Tëmkin, 2006) lo consideran en materiales de esta edad.

- Distribución paleogeográfica: Tethys y Circumpacífico

- *Dominio Tethys: Triásico Inferior*: Olenekiense inferior de China (Sha & Grant-Mackie, 1996); *Triásico Superior*: Carniense de los Alpes meridionales y los Apeninos (Italia) (Broglia-Loriga *et al.*, 1993), de los Alpes y Sicilia (Diener, 1923; Kutassy, 1931), Carniense inferior de Lombardia (Italia) (Allasinaz, 1966), del S de los Alpes (Italia) (Bittner, 1895); Noriense de China? (Kobayashi & Tamura, 1983a).
- *Dominio Circumpacífico: Triásico Superior*: Noriense de Oregon (USA) (Newton *et al.*, 1987, 1988); Rhaetiense de Nevada? (Laws, 1982).

- Modo de vida: B, E, S, Epi, Se

La presencia de aurícula anterior, de seno bisal en algunos ejemplares y su morfología externa indican que lo más probable, por comparación con pteriidos actuales, es que viviera epibisado o ligeramente enterrado en el sedimento en estado adulto (Newton en Newton *et al.*, 1987).

- Mineralogía: Biminerálica (Carter, 1990b, p. 335)

- Capa externa: calcita (prismática simple)
- Capa media: aragonito (nacarada)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

### Género *Rhaetavicula* Cox, 1961

Especie tipo: *Avicula contorta* Portlock, 1843

Cox (1961) puso de manifiesto las semejanzas entre *Rhaetavicula* y *Oxytoma* y plantea la posibilidad de que *Rhaetavicula* pudiera ser miembro de la familia Oxytomidae, pero *Rhaetavicula* carece del profundo surco bisal típico situado bajo la aurícula anterior derecha de esta familia. Por los datos que se conocen acerca de la mineralogía de la concha (capa externa calcítica y supuesta capa interna aragonítica) es probablemente atribuible a Pteriidae, aunque si nuevos estudios confirmaran una capa interna compuesta por calcita habría que cambiar su asignación a Oxytomidae (Cox, 1961). Actualmente, no se conocen estudios a este respecto (Carter, 1990a).

La especie tipo de *Rhaetavicula* ha sido asignada a distintos géneros a lo largo del tiempo,

*Avicula*, *Pseudomonotis*, *Cassianella* y *Pteria* hasta 1961, año en que Cox describió el género.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Rhaetiense)**

*Rhaetavicula contorta* es un fósil guía indicativo del Rhaetiense (ver citas en distribución paleogeográfica). Durante este piso se encuentra distribuido ampliamente sobre todo en el dominio del Tethys.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**

Aunque el género ha sido citado también en el dominio Austral (Nueva Zelanda), Cox (1961, p. 594) refiere esta cita a *Oxytoma*. Sin embargo, Hallam (1981, 1990a) señala su presencia en este dominio. No será tenido en cuenta por la imposibilidad de corroborar esta información.

- *Dominio Tethys*: Rhaetiense de Inglaterra (Cox, 1961; Castell & Cox, 1975; Warrington & Ivimey-Cook, 1990; Ivimey-Cook *et al.*, 1999; Wignall & Bond, 2008), de Italia (Allasinaz, 1962; Sirna, 1968; Bice *et al.*, 1992; McRoberts, 1994), de Hungría (Vörös, 1981), de Burma (Vu Khuc & Tran Huyen, 1998), del S del Tíbet (Hallam *et al.*, 2000; Yin & Enay, 2000), de Irán (Hautmann, 2001a), del W de los Cárpatos (Slovakia) (Tomašových, 2004; Michalík *et al.*, 2007), de los Alpes (Austria) (Tomašových, 2006a, b), de España (Goy y Márquez-Aliaga, 1998).
- *Dominio Circumpacífico*: Rhaetiense de Nevada (Cox *et al.*, 1969; Hallam & Wignall, 2000).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi/R, Se**

Según Cox (1961) *Rhaetavicula* carece de escotadura bisal y supone que el biso saldría por una ligera abertura que quedaría entre las dos valvas. Dado que es fuertemente inequivalvo (valva izquierda convexa y derecha plana) y por semejanzas con pteriidos actuales, lo más probable es que viviera epibisado. Otra posibilidad es que el biso estuviera atrofiado en los adultos (por lo cual no se observa escotadura bisal) y viviera reclinado sobre su valva izquierda de foma similar a los miembros de la familia Cassianellidae (Hautmann, 2001a).

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 206)

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa media: aragonito (?)
- Capa interna: aragonito (?)

Género *Stefaninia* Cox, 1969 (ex Venzo, 1934)

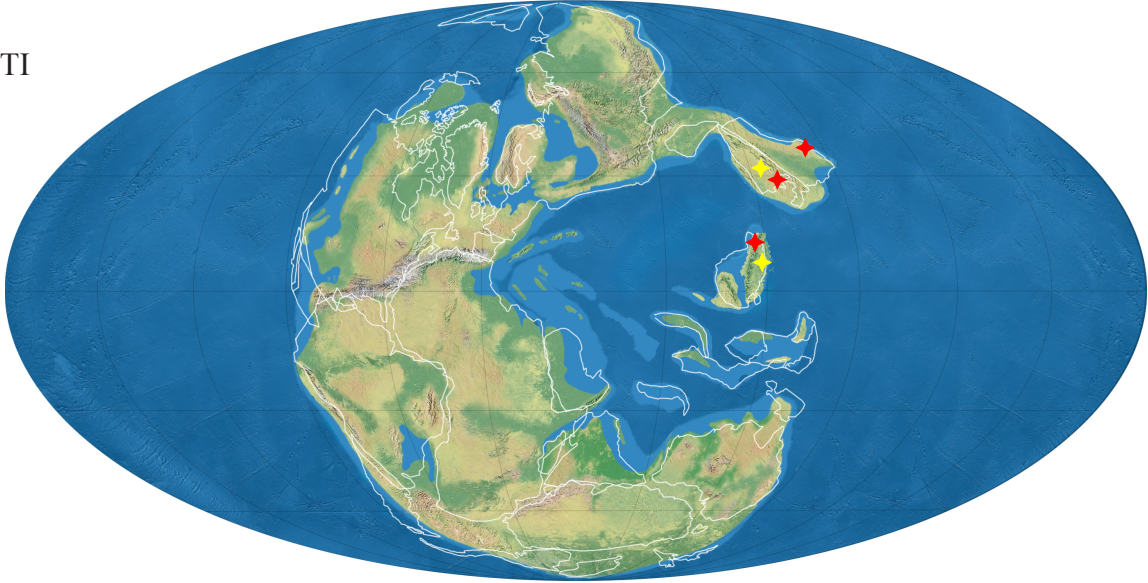
Especie tipo: *Gervilleia? ogilviae* Bittner, 1895

---

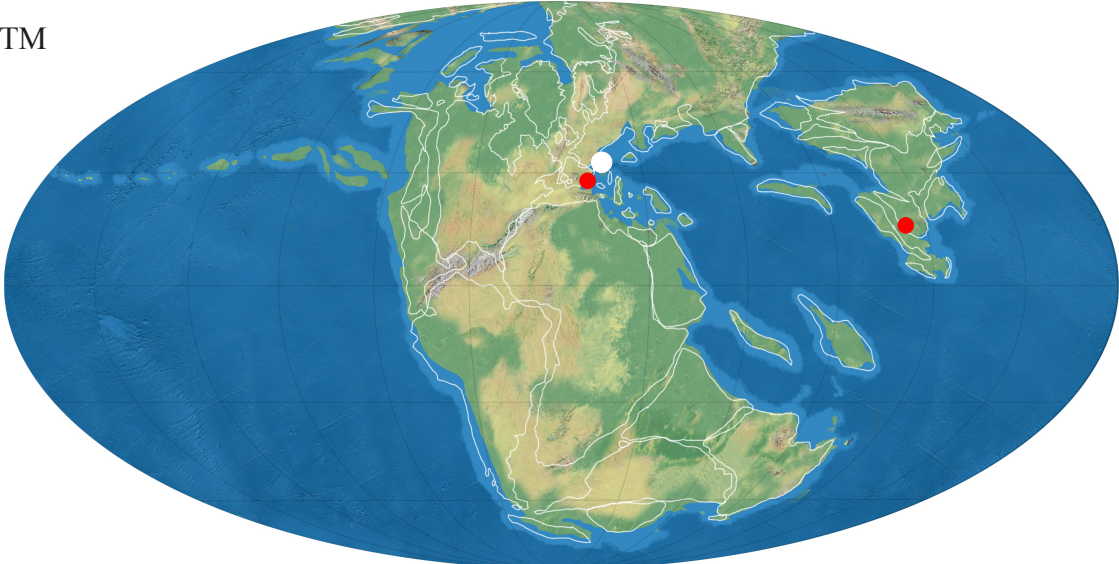
Figura 2.17 (página siguiente) - Distribución paleogeográfica para la familia Pteriidae Gray: TI.- durante el Triásico Inferior; TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Pteria* Scopoli: ♦ Triásico Inferior. ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Arcavicula* Cox: ✦ Triásico Inferior ■ Triásico Superior; Género *Rhaetavicula* Cox: ■ Triásico Superior; Género *Stefaninia* Cox: ○ Triásico Medio □ Triásico Superior.



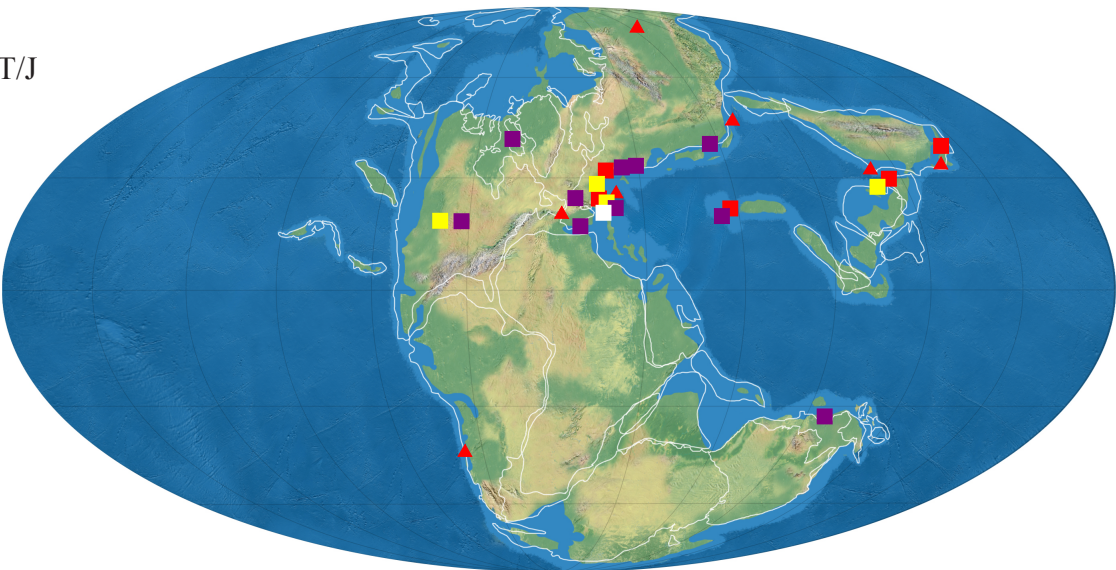
TI



TM



T/J



*Stefaninia* fue creado por Venzo [Venzo, S. 1934. Ladinico superiore dell'Isola di Rodi (Egeo), II: La fauna. *Palaeontographia Italica*, 34: 137-170] pero no fue descrito de acuerdo con las normas del Código ICZN, ya que no le asignó especie tipo ni se proporcionaron las características diagnósticas del mismo (Cox *et al.*, 1971, N1215). Cox en Cox *et al.* (1969, N306) designó la especie tipo y estableció su diagnosis.

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Ladiniense superior) – Superior (Carniense)**

Bittner (1895) describió la especie tipo en la Formación Sct. Cassian, considerada de edad Carniense (Fürsich & Wendt, 1977). Cox *et al.* (1969) le asignan edad Ladiniense, suponemos que tomando el dato del trabajo de Venzo.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**

- *Domino Tethys*: Triásico Medio: Ladiniense superior de Italia (Cox *et al.*, 1969); Triásico Superior: Carniense de Italia (Bittner, 1895).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Dada su morfología externa y la presencia de escotadura bisal, lo más probable es que viviera bisado. Posiblemente, al igual que otros miembros de esta familia, pasara los primeros estadios del desarrollo epibisado, pudiendo en estado adulto estar parcialmente enterrado en el sedimento. No hay información acerca del tipo de sedimento en el que se encuentra.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 206)

No hay datos sobre la mineralogía/microestructura de la concha para *Stefaninia*. Los datos aportados son para la familia Pteriidae.

- Capa externa: calcita (prismática simple)
- Capa media: aragonito (nacarada)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

## **Familia Bakevelliidae King, 1850**

### Género *Bakevella* King, 1848

Especie tipo: *Avicula antiqua* Münster in Goldfuss, 1836 (non DeFrance, 1816)

En numerosos trabajos se han propuesto gran cantidad de subgéneros dentro del género *Bakevella* (ver Damborenea, 1987b, p. 125-126), pero Muster (1995) los pone en sinonimia a casi todos considerando válidos solo dos, al igual que Cox *et al.* (1969): *B. (Bakevella)* King, 1848 y *B. (Bakevelloides)* (Tokuyama, 1959) (ver lista de sinonimias para ambos subgéneros en Muster, 1995, p. 29, 42).

- Rango estratigráfico: **Pérmico Superior – Cretácico Superior**

Cox *et al.* (1969) le asignó rango Pérmico – Cretácico Superior, rango que mantiene Muster (1995) señalando que la primera aparición del género se daría en el Pérmico Superior. Sepkoski (2002) le asigna rango desde el Carbonífero, pero no será tenido en cuenta porque es una comunicación personal de Yancey que no ha sido publicada.

- Distribución paleogeográfica: **Cosmopolita**

- Modo de vida: **B, SI, S, Endo, Se**

Es difícil saber a ciencia cierta cuál sería el modo de vida de los bakevellidos ya que no existen representantes actuales con los que poder compararlos y el estudio de la morfología no siempre da buenos resultados por sí mismo, ya que en algunas ocasiones encontramos características contradictorias. Es importante, además, interpretar la paleoecología de los ambientes en los que se encuentran los ejemplares.

La mayoría de las especies asignadas a *Bakevellia* son casi equivalvas, tienen un seno bisal poco profundo y lóbulo anterior, características por las cuales es un género interpretado como endobisado que viviría con el plano sagital casi vertical (Stanley, 1972). Esta interpretación es dada por Damborenea (1987b) para *Bakevellia* (*Neobakevellia?*) *pintadae* Damborenea, 1987 y por Aberhan & Muster (1997) para *Bakevellia* (*Bakevellia*) *waltoni* (Lycett, 1843). Sin embargo, Seilacher (1984) interpretó a *Bakevellia subcostata* (Goldfuss, 1838) como reclinado apoyado sobre su valva izquierda con el plano sagital casi horizontal parcialmente enterrada en el sedimento.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Márquez-Aliaga y Martínez, 1990; Carter, 1990)

- Capa externa: calcita (prismática simple)
- Capa media: aragonito (nacarada)
- Capa externa: aragonito (nacarada)

Género *Gervillella* Waagen, 1907

Especie tipo: *Perna aviculoides* J. Sowerby, 1814

Aunque Fürsich & Werner (1988, p. 112) opinan que no hay diferencias sustanciales entre *Gervillia* DeFrance, 1820 y *Gervillella* para considerarlos géneros independientes y deciden incluir a *Gervillella* como subgénero de *Gervillia*; seguimos a Freneix (1965) y Muster (1995) en mantenerlos como géneros separados.

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Hetangiense) – Cretácico Superior (?)** (Aberhan, 1998a; Muster, 1995)

Varios son los autores que le asignan rango a este género desde el Triásico (Gilet, 1924; Hayami, 1957a; Freneix, 1965; Cox *et al.*, 1969; Geyer, 1973; Lazo, 2003) pero ninguno de ellos lo justifica ni figura ningún ejemplar de esta edad. Todos salvo Geyer (1973) simplemente listan el rango estratigráfico de varios géneros. Este último autor cita a *Gervillella* sp. en el



Noriense de la Formación Payandé de Colombia pero no lo figura. Es posible que algunas especies atribuidas a *Gervillia* en el Triásico deban ser asignadas a *Gervillella* (Damborenea, com. pers., 2005), pero no se ha localizado trabajo alguno en el que conste su presencia en este periodo.

La cita de edad más antigua corroborada data del Hetangiense (Aberhan, 1998a) y la última data del Cretácico Superior (Muster, 1995). Sepkoski (2002) le asigna como última aparición el Maastrichtiense, pero no ha sido posible consultar el trabajo del cual extrae el dato. Muster (1995) no especifica el piso y no se ha localizado más información al respecto. Sin embargo, si es bastante frecuente encontrarlo citado en el Cretácico Inferior (Lazo, 2003, 2007a).

- **Distribución paleogeográfica: Tethys occidental, Austral y Circumpacífico**

El género está especialmente bien distribuido sobre todo durante el Jurásico Medio y Superior (Vörös, 1971; Fürsich & Werner, 1988; Liu, 1995; Muster, 1995; Sha & Grant-Mackie, 1996; Delvene, 2003; Sha *et al.*, 2004).

- *Dominio Tethys: Jurásico Inferior:* Hetangiense – Sinemuriense de Inglaterra y Marruecos (Liu, 1995).
- *Domino Austral: Jurásico Inferior:* Hetangiense- Sinemuriense del S de los Andes (Damborenea, 1996a; Damborenea & Lanés, 2007).
- *Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior:* Hetangiense – Sinemuriense de Canadá (Aberhan & Muster, 1997; Aberhan, 1998a); Sinemuriense de Chile (Aberhan, 1994a).

- **Modo de vida: B, SI, S, Endo, Se**

Al igual que la mayoría de los bivalvos, *Gervillella* presenta una serie de características que han hecho que sea interpretado como semiinfaunal endobisado (Stanley, 1972; Aberhan & Muster, 1997) o “mud-sticker” (Seilacher, 1984). Todas las especies atribuidas a este género son prácticamente equivalvas, poseen aurícula anterior y su morfología externa es alargada, en forma de lanza, de lo cual se deduce su modo de vida. Gracias a esa forma elongada se supone que se enterraría más profundamente que otros bivalvos (Stanley, 1972; Aberhan & Muster, 1998) más bien de forma similar a los miembros de la familia Pinnidae (Stanley, 1972). Aunque ni Damborenea (1987b), ni Aberhan & Muster (1998) encuentran en sus ejemplares evidencias de escotadura bisal, según Cox (1940 *vide* Damborenea, 1987b) uno de los caracteres que definen al género es que la aurícula anterior se extiende antero-ventralmente y es limitada en la valva izquierda por un surco profundo, por donde se supone que saldría el biso.

- **Mineralogía: Bimineralica** (Carter, 1990a, p. 207; Carter, 1990b, p. 336)

- Capa externa: calcita (prismática simple)
- Capa media: aragonito (nacarada)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

Género *Gervillia* DeFrance, 1820

Especie tipo: *Gervillia solenoidea* DeFrance, 1824

- **Rangoestratigráfico: Triásico Medio (Ladiniense)–Cretácico Superior (Maastrichtiense)** (Lerman, 1960; Abdel-Gawad, 1986)

Tanto Cox *et al.* (1969) como Muster (1995) le asignan rango a partir del Triásico Superior, pero hay citas del género en el Triásico Medio atribuidas a la especie *G. joleaudi* (Schmidt, 1935) en Israel en el Anisense (Lerman, 1960) y en España en el Ladiniense (Márquez-Aliaga, 1985) que no son contempladas en la monografía de Muster (1995), aunque Waller & Stanley (2005) señalan que la asignación genérica de esta especie necesita ser revisada. Sin embargo, estos autores se basan, dentro de la discusión de su nuevo subgénero *Gervillaria* (*Baryvella*), en un dato de Schmidt (1935), el cual la comparó con *Gervillia alberti* Credner, 1851, que según Márquez-Aliaga (1985) es una auténtica *Baryvella*; por tanto *Gervillia joleaudi* debe ser considerada como representante de las gervillias del dominio Sefardí del Tethys.

En cuanto al rango superior, no hay problemas ya que todos coinciden en que desaparece en el Cretácico Superior.

Dentro de nuestro rango de estudio solo tendremos en cuenta al subgénero *Cultriopsis* Cossmann, 1904. Boyd & Newell (1979) asignaron con dudas a algunos de sus ejemplares del Pérmico de Túnez a este subgénero.

- **Distribución paleogeográfica: Tethys y Circumpacífico**

Aunque Escobar (1980) cita al género en el Hetangiense – Sinemuriense de Chile, solo uno de sus ejemplares podría atribuirse con dudas a este género (Damborenea, 1987b), por lo que no será tenido en cuenta en el dominio Austral en este intervalo de tiempo. Si está presente en este dominio a partir del Pliesnbachiense.

- *Dominio Tethys: Triásico Medio:* Anisense de Israel (Lerman, 1960); Ladiniense de España (Márquez-Aliaga, 1983, 1985; Márquez-Aliaga *et al.*, 1986; Márquez-Aliaga y Montoya, 1991; Budurov *et al.*, 1991; Márquez-Aliaga y Martínez, 1990a, 1996; Martínez y Márquez-Aliaga, 1994; Niemeyer, 2002; Márquez-Aliaga & Ros, 2003); *Triásico Superior:* de China (Muster, 1995); Carniense de Italia (Fürsich & Wendt, 1977; Muster, 1995), de España (Martín-Algarra *et al.*, 1993), de Eslovenia (Jurkovsek, 1978), de China (Wen *et al.*, 1976); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a); Rhaetiense de Austria (Tanner *et al.*, 2004); *Jurásico Inferior:* Hetangiense inferior del Tibet (China) (Yin & McRoberts, 2006); Hetangiense – Sinemuriense de Vietnam (Sato & Westermann, 1991).
- *Dominio Circumpacífico: Triásico Superior:* de Japón (Muster, 1995); Carniense de Japón (Tamura *et al.*, 1978); Noriense de Oregón (Newton, 1986; Newton *et al.*, 1987); *Jurásico Inferior:* Hetangiense de Japón (Hayami, 1957a, 1964, 1975; Muster, 1995).

- **Modo de vida: B/Ps, SI/E, S, Endo/Epi, Se**

Algunas especies de *Gervillia* son similares morfológicamente a especies de los géneros *Gervillella* y *Gervillancea* (ver discusiones sobre el modo de vida de estos géneros más adelante). Estos dos géneros son interpretados con un modo de vida semiinfaunal endobisado (Waller & Stanley, 2005). Anteriormente, Muster (1995) consideró improbable que *Gervillia* viviera de este modo, ya que se caracteriza por tener una area ligamental muy corta que no les permitiría mantener la estabilidad.

Seilacher (1984) sugirió un modo de vida pseudoplanctónico para algunas especies de *Gervillia* que vivirían epibisadas a ammonoideos. Llamando a estas formas “pendent forms”. Sin embargo, otras especies de *Gervillia* han sido interpretadas como semiinfaunales endobisadas o “mud-stickers” (Seilacher *et al.*, 1985). Estas interpretaciones se apoyan en la morfología



externa de la concha y en la interpretación ecológica del ambiente en el que se encuentran los ejemplares (ver Seilacher, 1984 y Seilacher *et al.*, 1985). En la Cordillera Ibérica (España), son frecuentes los ejemplares registrados en niveles de margas del Muschelkalk, habiéndose encontrado especímenes en posición de vida semiinfaunal (Márquez-Aliaga, com. pers. 2008).

Newton en Newton *et al.* (1987) y Damborenea (1987a) interpretan sus ejemplares como epibisados pero destacan que las conchas presentan características por las cuales también se podría pensar que pudieran vivir semiinfaunalmente. Se les encuentra habitualmente asociados a corales.

- Mineralogía: **Biminerálica** (De Renzi & Márquez-Aliaga, 1980; Márquez-Aliaga & Martínez, 1990a; Martínez & Márquez-Aliaga, 1994; Carter, 1990a)
  - Capa externa: calcita (prismática simple)
  - Capa media: aragonito (nacarada)
  - Capa externa: aragonito (nacarada)

#### Género *Hoernesia* Laube, 1866

Especie tipo: *Mytulites socialis* von Schlotheim, 1823

- Rango estratigráfico: **Triásico Inferior (Olenekiense) – Superior (Rhaetiense)** (Dagys & Kurushin, 1985; Hallam, 1981)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico – Jurásico Medio, aunque actualmente no se le considera presente más allá del Rhaetiense por algunos autores (Hallam, 1981, 1990a; Hallam *et al.*, 2000). Sin embargo, Muster (1995) le amplía el rango al Jurásico Medio al incluir en su lista de sinonimias de *Hoernesia socialis* (Schlotheim, 1923) a la especie *Gervillia radians* Morris & Lycett, 1853 (ver Muster, 1995, p. 89) y no lo considera presente en el Triásico Inferior. El género aparece en el Triásico Inferior (Dagys & Kurushin, 1985; Posenato, 2008a).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Boreal**
  - Dominio Tethys: Triásico Inferior: de Italia (Neri & Posenato, 1985); Triásico Medio: de Bulgaria (Stefanov, 1942; Encheva, 1969), de España (Via *et al.*, 1977; Márquez-Aliaga, 1983, 1985; Márquez-Aliaga y Martínez, 1996; Márquez-Aliaga *et al.*, 2001a, 2002a, 2004; Márquez-Aliaga & Ros, 2002), de Italia (Posenato, 2002; Posenato *et al.*, 2002), de Alemania (Fuchs & Mader, 1980; Hagdorn, 1982; Hagdorn & Simon, 1983, 1991), de Polonia (Senkowiczowa, 1985; Kaim, 1997), de Hungría (Szente, 1997); Anisiense de China (Sha *et al.*, 1990); Ladiniense de los Alpes (Austria e Italia) (Arthaber, 1908), de Alemania (Ürlich, 1978); Triásico Superior: de China (Cowper-Reed, 1927), de Malasia (Tamura *et al.*, 1975); Carniense de Italia (Laube, 1865), de Eslovenia (Jurkovsek, 1978); Noriense de China (Lu, 1981); Noriense – Rhaetiense de Iran (Hautmann, 2001a); Rhaetiense de Burma (Healey, 1908), de Iran (Repin, 2001), del Tibet (Yin & Enay, 2000).
  - Dominio Boreal: Triásico Inferior: Olenekiense del N de Siberia (Dagys & Kurushin, 1985).
- Modo de vida: **B, SI, S, Endo, Se**

*Hoernesia* se caracteriza por ser fuertemente inequivalvo y con las valvas retorcidas por lo que ha sido interpretado como “twisted recliner” por Seilacher (1984). También posee un engrosamiento de la concha en la parte umbonal por lo que su posición de vida debería ser con esta región introducida en el sedimento sobresaliendo solo la parte posterior de las valvas (Savazzi, 1984; Seilacher, 1990; Muster, 1995). La posición de vida sería similar a la de *Gervillaria alaeformis* Sowerby, 1819 (ver discusión acerca del modo de vida de esta especie más adelante).

Seilacher (1990) ha llegado a sugerir como explicación funcional de esta curiosa posición de vida la quimiosimbiosis.

- Mineralogía: **Bimineralica** (Carter, 1990b, p. 337)
  - Capa externa: calcita (prismática simple)
  - Capa media: aragonito (nacarada)
  - Capa interna: aragonito (nacarada)

#### Género *Langsonella* Patte, 1926

Especie tipo: *Gervilleia (Cultrioipsis) elongata* Mansuy, 1919

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Ladiniense) – Superior (Carniense)** (Vu Khuc & Tran Huyen, 1998; Diener, 1923)

Cox *et al.* (1969) le asignan rango Triásico sin más especificaciones. Por la información que hemos podido localizar sobre el género parece ser monoespecífico aunque no se ha podido consultar el trabajo en el que se describe el género [Patte, E. 1926. Études paléontologiques relatives a la géologie de l'est du Tonkin (Paléozoïque et Trias). *Bulletin du Service Géologique de l'Indochine*, 15 (1): 231]. Según Diener (1923) la especie tipo fue descrita por Mansuy en el Carniense de Tonkin (lo que hoy constituye la mayor parte del N de Vietnam). Posteriormente Vu Khuc & Tran Huyen (1998) citan a *L. elongata* (Mansuy, 1919) como típica del Ladiniense de la misma zona.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental**
  - *Dominio Tethys*: Tonkin (N de Vietnam) (Diener, 1923; Vu Khuc & Tran Huyen, 1998).
- Modo de vida: **B, SI, S, Endo, Se**

No ha podido consultarse ninguna figuración del género por lo que se hace difícil asignarle un modo de vida concreto, pero por la descripción de Cox *et al.* (1969) lo consideramos próximo a *Hoernesia* en este sentido.

- Mineralogía: **Bimineralica** (Carter, 1990a, p. 206-207)

No existen datos de *Langsonella* a este respecto. Datos aportados para la familia Bakevelliadae.

- Capa externa: calcita (prismática simple)
- Capa media: aragonito (nacarada)

- Capa interna: aragonito (nacarada)

Género *Cuneigervillia* Cox, 1954

Especie tipo: *Gervillia hagenowii* Dunker, 1846

Cox (1954) describió el género e incluyó como sinonimia del mismo a *Edentula* Waagen, 1907 (non Nitzsch, 1820), pero posteriormente en Cox *et al.* (1969), considera a *Edentula* [= *Waagenoperna* Tokuyama, 1959] como un género separado de *Cuneigervillia* y lo incluyen en Isognomonidae. A su vez, Tokuyama (1959a) ya había propuesto el nombre *Waagenoperna* para sustituir a *Edentula* Waagen, 1907. Tokuyama (1959) observó diferencias considerables entre la especie tipo designada por Cox (1954) para *Cuneigervillia* (*Gervillia hagenowii*) y varias especies que habían sido atribuidas a *Edentula* (*lateplanata* Waagen, 1907 y *triangularis* Kobayashi & Ichikawa, 1952), tomó como especie tipo a *Edentula lateplanata* y decidió mantenerlas separadamente, ya que *G. hagenowii* guardaba relación con Bakevellidae mientras que *E. lateplanata* y *E. triangularis*, lo hacían con Isognomonidae.

Muster (1995) decide incluir a *Cuneigervillia* en Isognomonidae ya que considera que aunque *Cuneigervillia* parece un bakevellido externamente, ciertas características como son poseer umbos terminales o subterminales y una charnela desdentada en estado adulto son características típicas de Isognomonidae. Es difícil hacer una u otra asignación ya que ambas familias comparten muchas características, pero en cuanto a la falta de dientes en el estado adulto, aludida por la autora, no es determinante ya que ocurre en determinados bakevellidos, por ejemplo, en algunas especies de *Bakevellia* (*Bakevellia*) la dentición es obsoleta en estado adulto (Cox *et al.*, 1969, N306) y además en la diagnosis dada por este último trabajo dice textualmente “*hinge teeth present at least in early growth stages...*”; y en cuanto a los umbos, también pueden ser subterminales (ej. *Aguilerella*) o terminales (ej. *Gervillia*). Además *Cuneigervillia* presenta la dentición típica de las bakevellias en estados juveniles. Por tanto, siguiendo a Cox *et al.* (1969) se mantendrá a *Cuneigervillia* en Bakevellidae.

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Hetangiense) – Cretácico Inferior (?)** (Cox *et al.*, 1969)

Cox *et al.* (1969) le asigna rango desde el Liásico inferior al Cretácico Inferior, después de que Tokuyama (1959a) considerase varias especies carnienenses atribuidas por Cox (1954) en un principio a *Cuneigervillia* en el género *Waagenoperna*.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**
  - *Dominio Tethys*: Jurásico Inferior: de Europa y N de África (Cox *et al.*, 1969); Hetangiense de Francia (Freneix & Cubaynes, 1984), del S de Inglaterra (Warrington & Ivimey-Cook, 1990), de España (Gómez *et al.* 2005; Márquez-Aliaga *et al.*, 2008); Hetangiense – Pliensbachiense del NW de Europa (Hallam, 1987); Sinemuriense de Portugal (Liu, 1995).
- Modo de vida: **B, SI, S, Endo, Se**

Al igual que la mayoría de los miembros de Bakevellidae, *Cuneigervillia* es interpretada como un semiinfaunal endobisado (Stanley, 1972).

- **Mineralogía: Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 206-207)

No existen estudios sobre la mineralogía y la microestructura de *Cuneigervillia*. Datos aportados para la familia Bakevellidae.

- Capa externa: calcita (prismática simple)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

Género *Gervillaria* Cox, 1951

Especie tipo: *Modiola? alaeformis* J. Sowerby, 1819

- **Rango estratigráfico: Triásico Medio (Anisiense) – Cretácico Superior (Turonense)** (Komatsu *et al.*, 2004a; Muster, 1995)

Cox *et al.* (1969) le asignó rango Jurásico – Cretácico de Europa, pero desde entonces nuevos descubrimientos han ampliado el rango estratigráfico de este género. La cita más antigua localizada data del Anisiense (Komatsu *et al.*, 2004a) y la más moderna del Turoniense (Muster, 1995).

- **Distribución paleogeográfica: Tethys, Austral y Circumpacífico**

- *Dominio Tethys: Triásico Medio:* Muschelkalk de Alemania (Muster, 1995); Anisiense de Qingyan (S de China) (Komatsu *et al.*, 2004a); *Triásico Superior:* de Yunnan, Xizang y Sichuan (China), Rhaetiense de la Lombardía (Italia) (Muster, 1995); Rhaetiense de los Alpes (Italia) y de Vietnam (Hautmann, 2001a), del W de los Cárpatos (Slovakia) (Tomašových, 2004), del Tibet (China) (Yin & Grant-Mackie, 2005); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a).
- *Dominio Austral: Jurásico Inferior:* Sinemuriense de la Cuenca Andina (Aberhan & Fürsich, 1997); Hetangiense – Sinemuriense de la Cuenca Neuquina (Damborenea & Manceñido, 2005b).
- *Dominio Circumpacífico: Triásico Medio:* Ladiniense del W de Nevada (Waller & Stanley, 2005); *Triásico Superior:* Noriense del SE de Sonora (Méjico) (McRoberts, 1997a); *Jurásico Inferior:* Sinemuriense del W de Canadá? (Aberhan, 1998a); Sinemuriense de Chile (Aberhan, 1994a).

- **Modo de vida: B, SI, S, Endo, Se**

Algunas especies como *Gervillaria alaeformis* Sowerby, 1819 (Muster, 1995, fig. 37) y *Gervillaria pallas* (Leanza, 1942) (Damborenea, 1987b, fig. 7; Muster, 1995, fig. 43), poseen una concha fuertemente inequivalva e inequilateral, con la valva izquierda más convexa que la derecha, las valvas retorcidas y una orejeta posterior alargada. Estas especies han sido interpretadas con un modo de vida semiinfaunal endobisado que tal vez fuera acompañado por sujeción bisal (Damborenea, 1987a; Aberhan & Muster, 1997). De la misma forma interpretó Seilacher (1984, fig. 7) a una especie similar, *Hoernesia tortuosa*, a la que incluyó en su categoría de “twisted recliners”, categoría también utilizada por Aberhan & Muster, 1997 para sus ejemplares de *G. pallas*.

*Gervillaria (Baryvella) ponderosa* Waller, 2005 también es considerada semiinfaunal

endobisada, pero esta especie posee una morfología externa bastante especial que hace que su posición de vida también lo sea (Waller & Stanley, 2005) (ver discusión sobre el modo de vida de *Gervillancea*).

Sin embargo, debido al aspecto mitiliforme que presentan algunas de las especies atribuidas a *Gervillaria* ha sido interpretado como epibisado (Stanley, 1972). *Gervillaria ashcroftensis* (Crikmay, 1930) (Muster, 1995, fig. 39) es interpretada como una especie epibisada ya que presenta una concha casi equivalva, engrosamiento de la concha en la región umbonal y aplanamiento de la antero-ventral, entre otras características (ver Aberhan & Muster, 1997).

- Mineralogía: **Biminerámica** (Carter, 1990a, p. 206-207)

No hay estudios sobre la estructura de la concha de *Gervillaria*. Datos para la familia Bakevellidae.

- Capa externa: calcita (prismática simple)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

#### Género *Gervillancea* Skwarko, 1967

Especie tipo: *Gervillancea coxiella* Skwarko, 1967

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense – Noriense)** (Skwarko, 1967)

*Gervillancea* es un género monotípico solo conocido en el Triásico Superior de Nueva Guinea (Skwarko, 1967; Muster, 1995; Waller & Stanley, 2005). Aunque fue descrito con anterioridad a Cox *et al.* (1969), no está contemplado en este tratado, al igual que no es tenido en cuenta por Sepkoski (2002).

- Distribución paleogeográfica: **S Tethys**

*Gervillancea* es endémico de lo que Damborenea (2002b) llama la provincia Australiana del Dominio del Tethys. Solo ha sido reportado en el área del Río Jimi en Papua Nueva Guinea (Skwarko, 1967).

- Modo de vida: **B, SI, S, Endo, Se**

Una de las características más llamativas de este género es su aleta anterior extremadamente alargada que lo distingue de casi todo el resto de géneros de la familia Bakevellidae. Según Waller & Stanley (2005) existen dos especies, *Gervillaria (Baryvellia) ponderosa* Waller, 2005 y *Gervillia joleaudi* (Schmidt, 1935), que presentan también esta característica, las cuales junto con *Gervillancea coxiella* serían un buen ejemplo de convergencia evolutiva, pero *Gervillia joleaudi* carece de aleta anterior. La forma externa de la concha de *Gervillancea* es muy asimétrica e inequivalva. No se observan aperturas bisales en ninguno de los ejemplares figurados por Skwarko (1967), pero en caso de que fuera bisado como el resto de los bakevellidos, el biso saldría por debajo de la orejeta anterior. Seguramente, no sería demasiado necesario un biso fuerte para mantener la estabilidad dentro del sustrato teniendo en cuenta que podría vivir perfectamente anclado al sustrato sujetándose con la orejeta anterior.

Se observan marcas de los músculos pedales-bisales que indican que serían fuertes y capaces de ayudar a la concha a introducirse en el sedimento hasta su tercio dorsal, ya que la convexidad



de la concha se incrementa en este punto y limita la profundidad de enterramiento (ver Waller & Stanley, 2005, p. 27-29). Lo más probable es que el bivalvo fuera introduciéndose en el sedimento desde estadios juveniles ya que el grosor de la concha en la zona de la orejeta anterior es bajo y si intentara introducirse en el sedimento en estado adulto seguramente no resistiría la fricción con el mismo.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 206-207; Waller, 1998)

No existen datos a este respecto para *Gervillancea*, pero teniendo en cuenta la familia a la cual pertenece, lo más probable es que la concha sea biminerálica (Taylor *et al.*, 1969).

- Capa externa: calcita (prismática simple)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

#### Género *Songdaella* Vu Khuc, 1977

Especie tipo: *Songdaella graciosa* Vu Khuc, 1977

Si bien el género fue asignado a la familia Bakevellidae por Vu Khuc (1977b), el mismo autor indica que su nuevo género posee características que lo situarían entre esta familia y la familia Isognomonidae. Muster (1995) no lo considera en su monografía sobre la familia Bakevellidae, pero tampoco hace referencia alguna a cuál sería su posición sistemática. A falta de más información trataremos a *Songdaella* en Bakevellidae.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense)** (Vu Khuc, 1977b)

*Songdaella* ha sido citado únicamente de sedimentos datados como Noriense (Vu Khuc, 1977b; Chen, 1982a; Vu Khuc & Tran Huyen, 1998).

- Distribución paleogeográfica: **E Tethys**

*Songdaella* es endémico del SE de Asia (Vu Khuc & Tran Huyen, 1998).

- *Dominio Tethys*: Noriense del N de Vietnam (Vu Khuc, 1977b) y del S de China (Chen, 1982a).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

La forma externa de la concha es mitiliforme, algunos de los ejemplares figurados por Vu Khuc (1977b) son parecidos a *Mytilus*. El autor relaciona su nuevo género en cuanto a morfología externa sobre todo con *Aguilerella*, el cual ha sido interpretado como epibisado por Stanley (1972) por su parecido externo con *Mytilus* y *Myalina*.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 206-207)

No existen datos de la concha de *Songdaella* a este respecto, por lo que asignamos los predominantes en la familia Bakevellidae.

- Capa externa: calcita (prismática simple)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

Género *Aguilerella* Chavan, 1951

Especie tipo: *Perna kobyi* De Loriol, 1901

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Rhaetiense)–Cretácico Inferior (Hauteriviense)** (Yin & McRoberts, 2006; Kozai *et al.*, 2006)

Durante mucho tiempo se le ha asignado rango Jurásico Inferior – Superior (Cox *et al.*, 1969; Muster, 1995; Sepkoski, 2002). El rango estratigráfico se ve ampliado por nuevos descubrimientos de edad Rhaetiense en el Tibet (Yin & McRoberts, 2006) y de edad Hauteriviense en Japón (Kozai *et al.*, 2006).

- **Distribución paleogeográfica: E Tethys y Circumpacífico**

Aunque durante el rango de estudio solo lo encontramos en el E del Tethys y el dominio Austral, a partir del Toarciense empieza a distribuirse también por el W del Tethys y el dominio Boreal (ver Fürsich, 1982; Muster, 1995; Liu, 1995; Yin & Grant-Mackie, 2005; Zakharov *et al.*, 2006).

- *Dominio Tethys: Triásico Superior: Rhaetiense* de Tibet (China) (Yin *et al.* 2004; Yin & McRoberts, 2006); *Jurásico Inferior: Hetangiense* de China (Chen & Liu, 1981 *fide* Damborenea, 1987b; Yin & McRoberts, 2006).
- *Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior: Sinemuriense* de Chile (Aberhan, 1994a; Aberhan & Fürsich, 1997); *Hetangiense – Sinermuriense* de Sudamérica (Damborenea, 1996a).

- **Modo de vida: B, E, S, Epi, Se**

Debido a su aspecto mitiliforme ha sido interpretado como epibisado (Stanley, 1972). *Aguilerella* es uno de los pocos bakevellidos junto con *Songdaella* que son interpretados como epibisados, ya que además del aspecto mitiliforme presentan también forma triangular, carecen de lóbulo anterior y poseen umbones terminales (Damborenea, 1987a). En algunas especies se ha sugerido un modo de vida gregario (Fürsich, 1982; Damborenea, 1987a).

- **Mineralogía: Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 206-207)

No existen estudios concretos sobre la concha de *Aguilerella*. Datos tomados para la familia Bakevellidae.

- Capa externa: calcita (prismática simple)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

Genero *Towapteria* Nakazawa & Newell, 1968

Especie tipo: *Towapteria nipponica* Nakazawa & Newell, 1968

- **Rango estratigráfico: Pérmico Inferior (Sakmariense) – Triásico Inferior (Induense)** (Hayami & Kase, 1977; Yang *et al.*, 1986)

Nakazawa & Newell (1968) describieron el género en el Pérmico Medio de Japón. Cox *et al.*

(1969) no lo tuvieron en cuenta en su *Tratado*, seguramente por la proximidad de publicación de ambos trabajos. Hayami & Kase (1977) lo consideraron presente desde el Sakmariense hasta el Pérmico Superior con ciertas dudas. Posteriormente, *Towapteria* ha sido citado en el Triásico Inferior del dominio del Tethys (ver distribución paleogeográfica).

Sin embargo, Muster (1995) le asigna rango Pérmico Superior, ?Triásico Superior, Jurásico Medio al incluir una serie de especies asignadas previamente a *Gervillia* y *Costigervillia* (ver lista de sinonimias, p. 92 de Muster, 1995). Como la misma autora indica, no ha visto el material personalmente y la introducción de estas especies en la lista de sinonimias se ha hecho en la mayoría de los casos muy dudosamente ya que no se conocen caracteres imprescindibles para una clasificación fiable. Además esta autora no tiene en cuenta especies como *T. scythica* (Wirth) del Triásico Inferior del Tethys entre otras distribuidas durante el mismo periodo.

- **Distribución paleogeográfica: Tethys y Circumpacífico?**

- *Dominio Tethys: Pérmico Superior:* Changhsingiense de Italia (Farabegoli *et al.*, 2007); *Triásico Inferior:* Induense de Italia (Broglia-Loriga *et al.*, 1980, 1982, 1986, 1988, 1990; Neri *et al.*, 1986; Posenato, 1988, 2008a), de China (Yang *et al.*, 1986; Li, 1995; Tong & Yin, 2002; Waller & Stanley, 2005; Komatsu *et al.*, 2007).
- *Dominio Circumpacífico: Pérmico Superior:* de Japón? (Nakazawa & Newell, 1968; Hayami & Kase, 1977).

- **Modo de vida: B, E, S, Epi, Se**

Es difícil asignarle un modo de vida concreto a *Towapteria*, ya que hay algunas características nos indican que podría vivir epibisado y otras que tal vez fuera endobisado. Dado su parecido externo con *Costigervillia* Cox & Arkell, 1948 (género no tratado en este trabajo por estar distribuido a partir del Jurásico Medio), podríamos pensar que es epibisado, pero su aurícula anterior lobulada y lisa al contrario que el resto de la concha que presenta costillas radiales, plantea otras interpretaciones. Suponemos que viviría bisado, tal vez con la parte anterior introducida en el sedimento, de forma que las costillas le ayudarían a estabilizarse, como ha sido postulado para *Costigervillia* por Seilacher (1984).

- **Mineralogía: Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 206-207)

No se conocen datos acerca de la microestructura de la concha de *Towapteria*. Datos para la familia Bakevellidae.

- Capa externa: calcita (prismática simple)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

Género *Virgellia* Freneix, 1965

Especie tipo: *Virgellia coxi* Freneix, 1965

Fürsich & Werner (1988) deciden mantener a *Virgellia* como subgénero de *Gervillia* Defrance, 1820, ya que en su opinión combina características entre *Gervillia* y *Gervillella* (al cual también consideran subgénero de *Gervillia*). Siguiendo a Freneix (1965) y Muster (1995) lo consideramos a nivel de género.

Freneix (1965) describió el género incluyendo, además de la especie tipo, a *V. fittoni* (Sharpe,

1850) y *V. sobralensis* (Sharpe, 1850), pero más tarde Muster (1995) incluye en este género a *V. simbaiana* (Skwarko, 1967) y considera a *V. sobralensis* (Sharpe, 1850), además de la especie tipo (ver lista de sinonimias, p. 94-95 de Muster, 1995).

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Carniense) – Jurásico Superior (Kimmeridgiense)** (Muster, 1995)

Cox *et al.* (1969) y Sepkoski (2002) no tuvieron en cuenta a *Virgellia* en sus trabajos. La especie tipo fue descrita originalmente en terrenos datados del Calloviense y se le asignó edad al género del Bajociense al Kimmeridgiense (Freneix, 1965). Posteriormente su rango se ha visto ampliado por la inclusión de *V. simbaiana* por parte de Muster (1995). La primera cita de edad del género data del Carniense (Skwarko, 1967, 1981a) y la última del Kimmeridgiense (Freneix, 1965). Durante el Jurásico Inferior no se ha localizado el género en ningún trabajo.

- **Distribución paleogeográfica: S Tethys**

Aunque durante el rango de tiempo que nos ocupa solo es localizado en la parte sur del Tethys, durante el Jurásico Medio y Superior ha sido reportado también de Túnez (Freneix, 1965; Holzapel, 1998) y de Portugal (Fürsich & Werner, 1988).

- **Dominio Tethys: Triásico Superior:** Carniense – Noriense de Papua Nueva Guinea (Skwarko, 1967, 1981a; Muster, 1995).

- **Modo de vida: B, SI, S, Endo, Se**

*Virgellia* presenta una morfología externa similar a la de *Gervillella* por lo cual se le supone el mismo modo de vida, aunque un poco menos enterrado en el sustrato ya que no tiene la típica forma de lanza de *Gervillella* y presenta un lóbulo anterior más desarrollado (Muster, 1995).

- **Mineralogía: Biminerámica** (Carter, 1990a, p. 206-207)

No existen datos de la concha de *Virgellia* a este respecto, por lo que asignamos los predominantes en la familia Bakevellidae.

- Capa externa: calcita (prismática simple)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

#### Género *Gervilleioperna* Krumbeck, 1923

Especie tipo: *Gervilleioperna timoriensis* Krumbeck, 1923

Aunque Cox *et al.* (1969) y otros autores incluyen a *Gervilleioperna* en Isognomonidae, lo incluimos en Bakevellidae siguiendo a Damborenea (1987b) teniendo en cuenta que *Gervilleioperna* posee una concha pteriforme y presenta carina radial.

- **Rango estratigráfico: Jurásico Inferior (Sinemuriense) – Medio (Aalenense)** (Aberhan, 1994a; Aberhan & Hillebrandt, 1996)

Las primeras citas del género datan del Sinemuriense (Aberhan, 1994a). Durante el Toarciense desaparece de todas partes excepto del dominio Circumpacífico (en Chile) (Aberhan

& Hillebrandt, 1996).

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**

Aunque *Gervilleioperna* está presente desde el Sinemuriense, no es hasta el Pliensbachiense que tiene su máximo de diversidad para acabar extinguiéndose en el Aalenense. Es especialmente abundante en el dominio del Tethys durante el Pliensbachiense (Benini & Broglio-Loriga, 1975; Buser & Debeljak, 1994; Liu, 1995; Aberhan & Fürsich, 1997; Fraser & Bottjer, 2001a, b; Fraser *et al.*, 2004), si bien en el Sinemuriense solo lo encontramos en el dominio Circumpacífico. También lo localizamos en la parte Norte del dominio Austral durante el Pliensbachiense (Damborenea, 1987a). *Gervilleioperna* no se encuentra por debajo de los 32° de latitud por lo que estaba restringido a aguas cálidas (Damborenea, 1996). Tiene una distribución pan-Thetyca ya que su distribución va desde la costa pacífica (Sudamérica) pasando por el S de Europa y N de África y el E del Tethys (Timor).

- Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Chile (Aberhan, 1994a; Aberhan & Muster, 1997).

- Modo de vida: **B, SI, S, Endo, R, Se**

Junto con *Lithiotis*, *Lithioperna*, *Cochlearites* y *Mytiloperna* fueron constructores de arrecifes sobre todo durante el Pliensbachiense sustituyendo a los arrecifes de corales del Triásico Superior (Fraser *et al.*, 2004).

Ha sido interpretado como reclinado yaciendo sobre su valva izquierda (Seilacher, 1984; Damborenea, 1987b; Fraiser *et al.*, 2004); Buser & Debeljak (1994) lo interpretan como epifaunal epibisado de forma similar a como viven los actuales representantes de *Isognomon*, pero creemos más plausible la opción de que fuera semiinfaunal endobisado ya que su valva izquierda es mucho más pesada y se hundiría en el sedimento blando (Damborenea, 1987b). Seilacher (1984) lo interpretó como un “cup-shaped recliner” en fondos blandos de forma similar a *Gryphaea*. De la misma forma es interpretado por (Fraser *et al.*, 2004, fig. 10A) aunque lo clasifica como epifaunal y por Aberhan & Hillebrandt (1996) (*Gervilleioperna* (*Gervilleiognoma*) *aurita*) como semiinfaunal endobisado, yaciendo sobre la región umbonal y la parte anterior de su valva izquierda y con el plano de comisura en posición oblicua con respecto al sustrato.

Dado que se observa escotadura bisal (Cox *et al.*, 1969, N325), lo más probable que es que fuese endobisado.

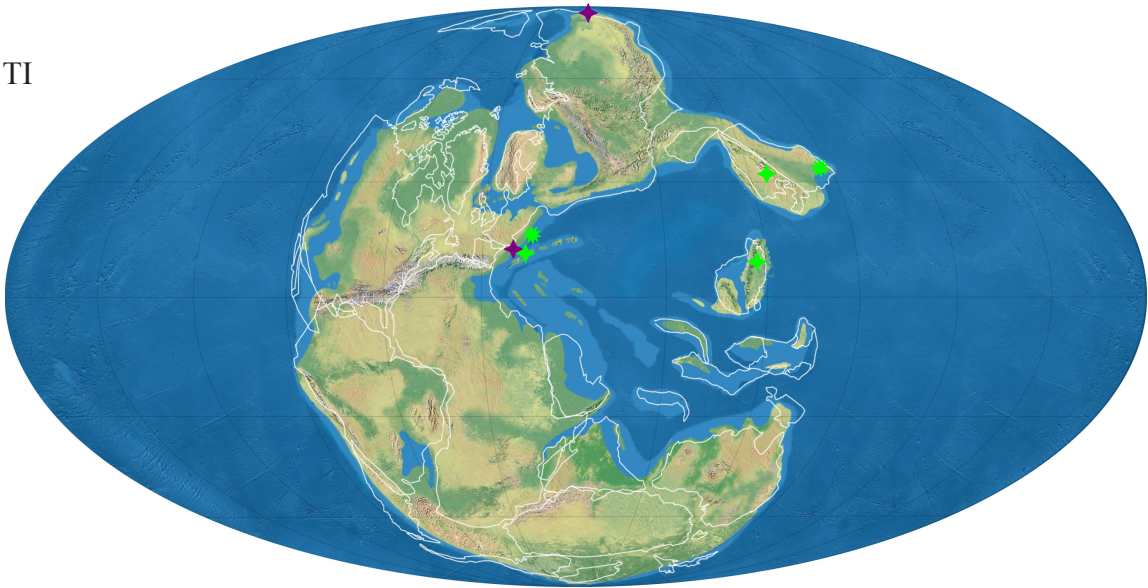
- Mineralogía: **Aragonito** (Benini & Broglio-Loriga, 1975; Carter, 1990a; Carter *et al.*, 1998)

Benini & Broglio-Loriga (1975) estudiaron la concha de sus ejemplares de *Gervilleioperna*, pero no hicieron pruebas para averiguar con seguridad la composición de aragonito o calcita de las capas de la concha. Carter (1990a) señala que serían necesarios nuevos análisis para averiguar si la capa externa contiene calcita prismática.

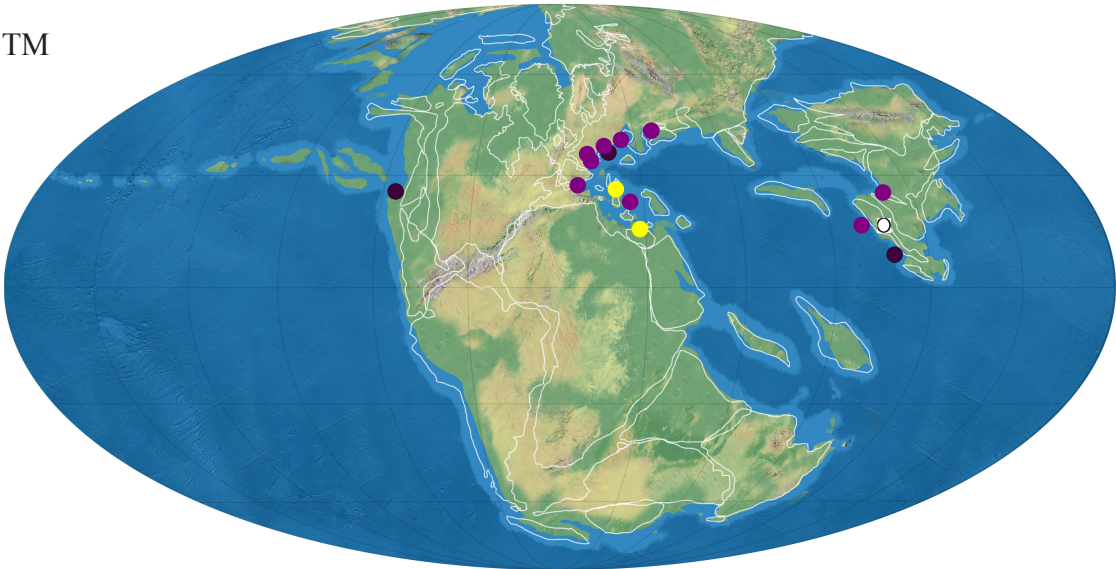
- Capa externa: aragonito / calcita (?)
- Capa interna: aragonito (?)



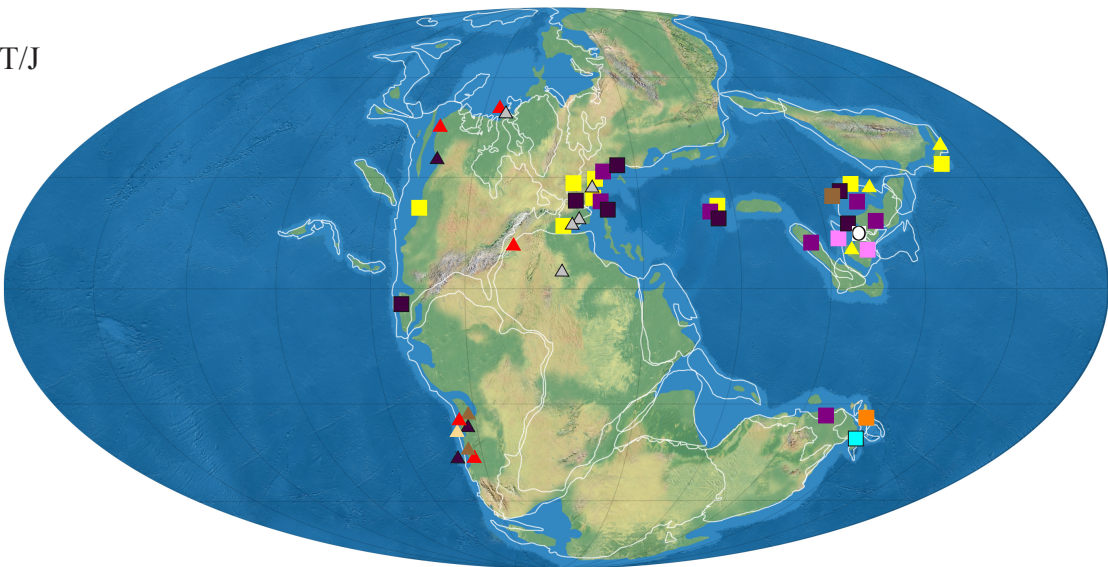
TI



TM



T/J



## Familia Cassianellidae Ichikawa, 1958

Género *Cassianella* Beyrich, 1862

Especie tipo: *Avicula gryphaeata* von Münster, 1836

- **Rango estratigráfico: Pérmico?, Triásico Medio (Anisiense) – Superior (Rhaetiense)**

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico y con ciertas dudas señalaron su posible presencia en el Pérmico. Tanto Ciriacks (1963) como Waterhouse (1987) citan al género en el Pérmico, pero en ambos casos sus ejemplares son asignados a *Cassianella* por la morfología externa, ya que en ninguno de los dos trabajos se observan o describen caracteres internos. Estas citas se refieren al Pérmico Inferior y Medio (hasta el Guadalupiense). Aunque Ciriacks (1963, p. 31) dice que *Cassianella* se encuentra en el Triásico Inferior, no se ha localizado información alguna al respecto y este autor en su trabajo no figura ningún ejemplar. En el Triásico es frecuente a partir del Anisiense y hasta el Rhaetiense (ver distribución paleogeográfica).

- **Distribución paleogeográfica: Cosmopolita**

- *Dominio Tethys*: Triásico Medio: Anisiense del S de China (Komatsu *et al.*, 2004); Anisiense – Ladiniense de Bulgaria (Stefanov, 1942), de Italia (Posenato, 2008a); Ladiniense de España (Márquez-Aliaga, 1983, 1985; Márquez-Aliaga *et al.*, 2002b), de Eslovaquia (Kochanová *et al.* 1975), de Israel (Lerman, 1960), de Italia (Rossi-Ronchetti, 1959); Triásico Superior: de Sumatra (Krumbeck, 1914), de los Alpes (Austria) (Tomašových, 2006a, b), de China (Cowper-Reed, 1927; Chen, 1982a; Gou, 1993); Carniense de los Alpes (Italia) (Leonardi, 1943; Bittner, 1895; Fürsich & Wendt, 1977), de los Cárpatos (Bittner, 1901a), de Turquía (Bittner, 1892), de España (Márquez-Aliaga y Martínez, 1996), de Israel (Lerman, 1960); Noriense del W del Cáucaso (Rusia) (Ruban, 2006a), de China (Wen *et al.*, 1976; Chen & Yang, 1983); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a); Rhaetiense superior del Tibet (Yin & McRoberts, 2006), de Pamira (Polubotko *et al.*, 2001), de los Alpes (Italia) (Desio, 1929; McRoberts *et al.*, 1995), de la India (Healey, 1908).
- *Dominio Circumpacífico*: Triásico Superior: de Perú (Körner, 1937), de Japón (Kobayashi & Ichikawa, 1949a; Tamura, 1990); Noriense de Oregón (USA) (Newton, 1986, 1989; Newton *et al.*, 1987), del SW de Alaska (McRoberts & Blodgett, 2000), de Canadá (Tozer, 1962, 1970); Rhaetiense de Nevada (Silberling, 1961; Laws, 1982); Noriense-Rhaetiense de Chile (Chong & Hillebrandt, 1985).
- *Dominio Austral*: Triásico Superior: Carniense de Nueva Zelanda (Trechmann, 1918; Marwick, 1953); Noriense – Rhaetiense de Argentina (Riccardi *et al.*, 1997, 2004).

Figura 2.18 - Distribución paleogeográfica para la familia Bakevelliidae King: TI.- durante el Triásico Inferior; TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Gervillella* Waagen: ▲ Jurásico Inferior; Género *Gervillia* DeFrance: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Hoernesia* Laube: ◆ Triásico Inferior ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Langsonella* Patte: ○ Triásico Medio □ Triásico Superior; Género *Cuneigervillia* Cox: ▲ Jurásico Inferior; Género *Gervillaria* Cox: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Gervillancea* Skwarko: ■ Triásico Superior; Género *Songdaella* Vu Khuc: ■ Triásico Superior; Género *Aguilerella* Chavan: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Towapteria* Nakazawa & Newell: ◆ Pérmico Superior \* Triásico Inferior; Género *Virgellia* Freneix: ■ Triásico Superior; Género *Gervilleoperna* Krumbeck: ▲ Jurásico Inferior.

- Dominio Boreal: Triásico Superior: del N de Siberia (Kiparisova *et al.*, 1966 *fide* Newton en Newton *et al.* 1987; Kurushin, 1990; Polubotko & Repin, 1990).

- Modo de vida: **B, E, S, R, Se**

Los cassianellidos en general se interpretan como reclinados, yaciendo sobre su valva izquierda sobre el sedimento (Fürsich & Wendt, 1977; Laws, 1982; Newton en Newton *et al.*, 1987; Hautmann, 2001a). En algunos casos como en *C. lingulata* Gabb, 1870 o *C. angusta* Bittner, 1891, interpretadas por Laws (1982) y Newton (1987) respectivamente, se les supone bisadas aunque no presentan escotadura bisal.

- Mineralogía: **Aragonito** (Carter, 1990b, p. 338-339; Carter *et al.*, 1998)

Carter *et al.* (1998) asigna a la familia Cassianellidae mineralogía aragonítica para todas las capas de la concha. Anteriormente, Carter (1990b) señaló que algunas especies de *Cassianella* (ej. *C. beyrichi* Bittner, 1895 o *C. inaequiradiata* (Schafhäütl, 1852)) presentan calcita en la capa externa. *Cassianella* es el único género de esta familia sobre el que hay estudios acerca de la mineralogía y microestructura de la concha.

- Capa externa: calcita o aragonito (prismática)
- Capa interna: aragonito (prismática)

#### Género *Burckhardtia* Frech, 1907

Especie tipo: *Cassianella* (*Burckhardtia*) *boesei* Frech, 1907

Según Alencaster de Cserna (1961) la especie tipo fue citada por primera vez como *?Pterinea* por Burckhardt. Posteriormente, Frech (1907) consideró que la especie era mejor acomodada dadas sus características en el género *Cassianella* y describió el subgénero *Burckhardtia*. Pero Alencaster de Cserna (1961) opina que esta especie guarda más relación con *Myophoria* Bronn, 1835 que con *Cassianella* Beyrich, 1862 y decide incluirla en el primero. Siguiendo a Cox *et al.* (1969) lo consideramos un género independiente dentro de la familia Cassianellidae por la presencia de aletas obtusas que no se conocen entre los myophóridos.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)** (Frech, 1907)

Frech (1907) describió el género en el Carniense de Zacatecas (Méjico) y parece ser endémico de esta edad y zona (Diener, 1923; Alencaster de Cserna, 1961; Cox *et al.*, 1969; Hallam, 1981; Kobayashi & Tamura, 1983a; Barboza-Gudino *et al.*, 1990; Sepkoski, 2002).

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**

- Dominio Circumpacífico: Triásico Superior: Carniense de Méjico (Frech, 1907; Alencaster de Cserna, 1961; Barboza-Gudino *et al.*, 1990).

- Modo de vida: **B, E, S, R, Se**

Se le supone un modo de vida similar a *Cassianella*. Aunque si tenemos en cuenta que se



caracteriza por ser prácticamente subequivalvo, tal vez un modo de vida semiinfaunal similar al de *Hoernesia* sería más probable.

- Mineralogía: **Aragonito** (Carter, 1990a, p. 207; Carter *et al.*, 1998)

Datos para la familia Cassianellidae, no hay estudios a este respecto sobre la concha de *Burckhardtia* (ver mineralogía para *Cassianella*).

- Capa externa: calcita o aragonito (prismática)
- Capa interna: aragonito (prismática)

Género *Hoernesiella* Ichikawa, 1958 [ex Gugenberger, 1934]

Especie tipo: *Hoernesiella horrida* Gugenberger, 1935

Según Ichikawa (1958, p. 195), Gugenberger no designó especie tipo para su género *Hoernesiella*, nombre que había sido ya publicado en 1931. Ichikawa designó como especie tipo a *Hoernesiella horrida* y se atribuyó la autoría del género según el Artículo 25 c 3 del IRZN.

Años más tarde, Cox en Cox *et al.* (1969), seguramente sin haberse percatado del trabajo de Ichikawa, se dio cuenta del mismo problema que había visto este último autor y designó otra especie tipo: *Hoernesiella carinthiaca* Gugenberger, 1935 y también se atribuyó la autoría del género (ver Cox *et al.*, 1971, N1215).

Vokes (1980) le atribuye la autoría a Ichikawa por una cuestión de prioridad al haber asignado la especie tipo con anterioridad. Este es el mismo criterio que se sigue en este trabajo.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)** (Cox *et al.*, 1969)

Tanto Cox *et al.* (1969; 1971) como Hallam (1981) y Sepkoski (2002) le asignan rango Carniense. Ha sido imposible localizar más información acerca del género.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense de Carinthia (Austria) (Ichikawa, 1958; Cox *et al.*, 1969).

- Modo de vida: **B, E, S, R, Se**

Se le supone un modo de vida similar a *Cassianella*.

- Mineralogía: **Aragonito** (Carter, 1990a, p. 207; Carter *et al.*, 1998)

Datos para la familia Cassianellidae, no hay estudios a este respecto sobre la concha de *Hoernesiella* (ver mineralogía para *Cassianella*).

- Capa externa: calcita o aragonito (prismática)
- Capa interna: aragonito (prismática)

Género *Lilangina* Diener, 1906

Especie tipo: *Lilangina nobilis* Diener, 1906

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)** (Cox *et al.*, 1969)

Todas las fuentes consultadas le asignan el mismo rango estratigráfico Carniense (Diener, 1923; Cox *et al.*, 1969; Hallam, 1981; Kobayashi & Tamura, 1983a).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense de Kashmir (Diener, 1923; Cox *et al.*, 1969; Kobayashi & Tamura, 1983a), de China (Wen *et al.*, 1976; Sha *et al.*, 1990; Kobayashi & Tamura, 1983a).

- Modo de vida: **B, E, S, R, Se**

Se le supone un modo de vida similar a *Cassianella*.

- Mineralogía: **Aragonito** (Carter, 1990a, p. 207; Carter *et al.*, 1998)

Datos para la familia Cassianellidae, no hay estudios a este respecto sobre la concha de *Lilangina* (ver mineralogía para *Cassianella*).

- Capa externa: calcita o aragonito (prismática)
- Capa interna: aragonito (prismática)

Género *Reubenia* Cox, 1924

Especie tipo: *Reubenia hesbanensis* Cox, 1924

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)** (Cox, 1924)

Cox (1924) describe al género en el Carniense de Jordania incluyendo dos especies, la tipo y *Reubenia attenuata* Cox, 1924. Toda la bibliografía consultada le asigna el mismo rango estratigráfico (Kutassy, 1931; Cox *et al.*, 1969; Hallam, 1981; Sepkoski, 2002).

- Distribución paleogeográfica: **W Tethys**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense de Jordania (Cox, 1924).

- Modo de vida: **B, E, S, R, Se**

Se le supone un modo de vida similar a *Cassianella*.

- Mineralogía: **Aragonito** (Carter, 1990a, p. 207; Carter *et al.*, 1998)

Datos para la familia Cassianellidae, no hay estudios a este respecto sobre la concha de *Reubenia* (ver mineralogía para *Cassianella*).

- Capa externa: calcita o aragonito (prismática)



- Capa media: aragonito (nacarada)
- Capa interna: aragonito (prismática)

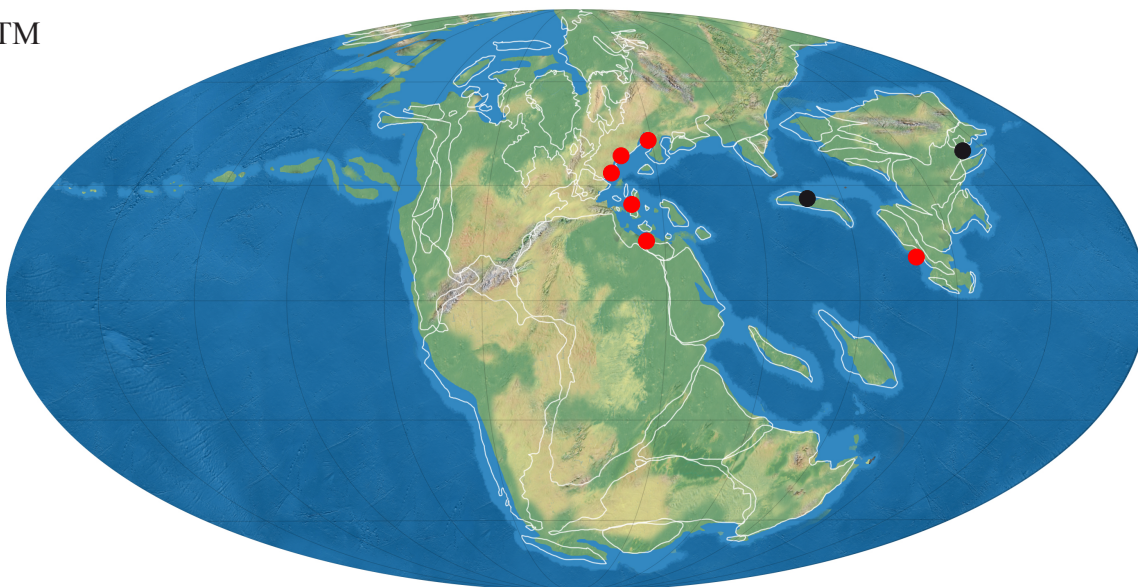
Género *Septihoernesia* Cox, 1964

Especie tipo: *Gervillia johannisaustriae* Klipstein, 1845

- **Rango estratigráfico: Triásico Medio (Ladiniense) – Superior (Carniense)** (Tamura, 1990; Allasinaz, 1966)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico, sin más especificaciones. Sepkoski (2002) le asignó rango Triásico (Anisiense inferior – Carniense), supuestamente extrayendo el dato de Hallam (1981), pero este último autor solo lo cita en el Ladiniense y el Carniense. Por la

TM



TS

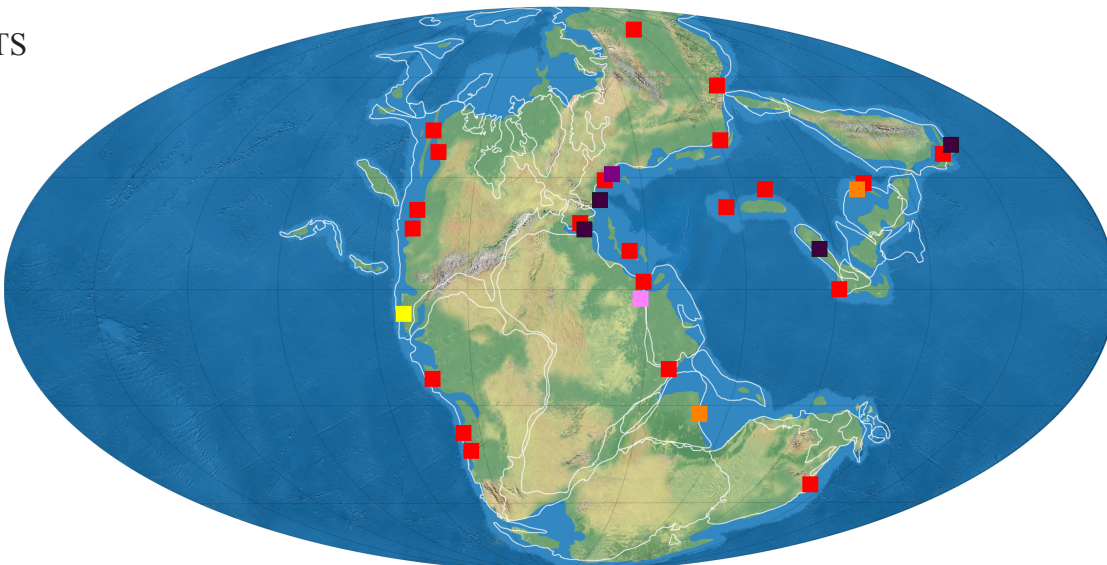


Figura 2.19 - Distribución paleogeográfica para la familia Cassianellidae Ichikawa: TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Cassianella* Beyrich: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Burckhardtia* Frech: ■ Triásico Superior; Género *Hoernesella* Ichikawa: ■ Triásico Superior; Género *Lilangina* Diener: ■ Triásico Superior; Género *Reubenia* Cox: ■ Triásico Superior; Género *Septihoernesia* Cox: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior.

información que se ha podido consultar el género solo estaría presente en estos dos pisos del Triásico.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**

- *Dominio Tethys*: Triásico Medio: Ladinense de Malasia (Tamura *et al.*, 1975); Triásico Superior: Carniense de Italia (Allasinaz, 1966; Fürsich & Wendt, 1977), de España (Martín-Algarra *et al.*, 1995), de Malasia (Tamura *et al.*, 1975).
- *Dominio Circumpacífico*: Triásico Medio: Ladinense de Japón (Tamura, 1990); Triásico Superior: Carniense de Japón (Tamura, 1990).

- Modo de vida: **B, E, S, R, Se**

Se le supone un modo de vida similar a *Cassianella*.

- Mineralogía: **Aragonito** (Carter, 1990a, p. 207; Carter *et al.*, 1998)

Datos para la familia Cassianellidae, no hay estudios a este respecto sobre la concha de *Septihoernesia* (ver mineralogía para *Cassianella*).

- Capa externa: calcita o aragonito (prismática)
- Capa interna: aragonito (prismática)

## Familia Dattidae Healey, 1908

Género *Datta* Healey, 1908

Especie tipo: *Datta oscillaris* Healey, 1908

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Rhaetiense)** (Healey, 1908)

Healey (1908) describió el género en el Rhaetiense de Burma (Birmania). Cox *et al.* (1969) lo consideraron también en este piso, puesto que no hubo nuevos hallazgos. Kobayashi & Tamura (1983a) lo citan en el Triásico Superior de varias localidades sin especificar piso ni fuente original de los datos.

En Damborenea (2002b, p. 56): “... *During the Jurassic and Early Cretaceous, most genera of Anomiidae, Burmesiidae, Ceratomyopsidae, Cuspidariidae [Dattidae], Diceratidae ...*”, lo cual nos haría pensar que tal vez *Datta* se localizara en el Jurásico, pero esto es un error del manuscrito (Damborenea, com. pers., 2008).

- Distribución paleogeográfica: **S Tethys**

Healey (1908) describe el género en Birmania en sedimentos datados del Rhaetiense. Posteriormente Kobayashi & Tamura (1983a) lo consideran presente también en el Triásico Superior de Cachemira y Yunnan (China), pero no indican la fuente original de los datos y no se ha localizado información alguna a este respecto.

- Modo de vida: **B, E, S, ?, ?**

TS

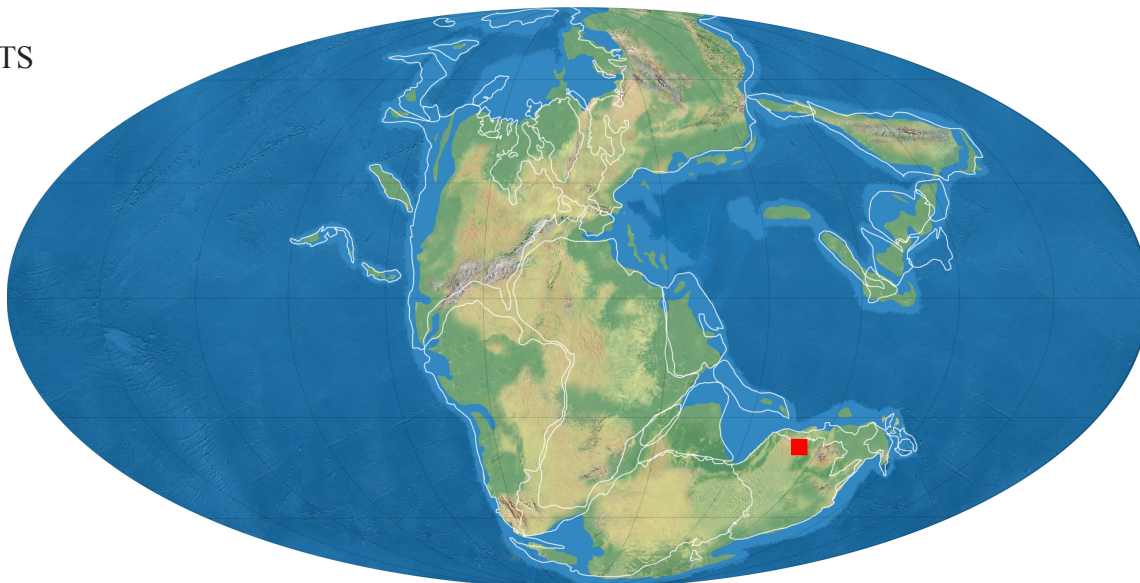


Figura 2.20 - Distribución paleogeográfica para la familia Dattidae Healey: TS.- durante el Triásico Superior. Género *Datta* Healey: ■ Triásico Superior.

Es difícil asignar un modo de vida a este género ya que la única información de la que se dispone es un molde de su valva izquierda con un posible condróforo. Probablemente, por las características de la morfología de la valva, fuera epifaunal.

- **Mineralogía: Biminerámica** (Carter, 1990a, p. 205)

Datos para la superfamilia Pterioidea, ya que no hay estudios a este respecto sobre *Datta*.

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

### Familia Isognomonidae Woodring, 1925

En muchos casos es difícil distinguir el límite entre Isognomonidae y Bakevellidae, muestra de ello son los géneros como *Isognomon (Mytiloperna)* v. Ihering, 1903 y *Gervilleioperna* Krumbeck, 1923, sobre los cuales no hay consenso entre los investigadores de estos grupos (ver discusiones para ambos taxones). Es bastante obvio que ambas familias están relacionadas filogenéticamente, por lo que establecer límites es complicado, pero no estaría de más una revisión de los aspectos diagnósticos de estas familias para establecer un consenso.

Por otro lado, existen ciertas dificultades para distinguir Inoceramidae e Isognomonidae (ver Crampton, 1988).

#### Género *Isognomon* Lightfoot, 1786

Especie tipo: *Ostrea perna* Linné, 1767

Según Cox *et al.* (1969) dentro de nuestro rango de estudio se consideran dos subgéneros de *Isognomon*, *I. (Isognomon)* e *I. (Mytiloperna)*. Sin embargo, algunos autores han señalado que probablemente *Mytiloperna* sea más bien un bakevellido que un isognomónido.

*Mytiloperna* fue descrito como género por von Ihering; Cox (1940 *vide* Hayami, 1957a) lo



relegó como subgénero de *Isognomon* Lightfoot, 1786, postura que se vio reflejada también en Cox *et al.* (1969) (para más detalles ver Benini & Loriga, 1975).

Hay varios motivos para pensar que *Mytiloperna* no encaja en Isognomonidae. Uno es la microestructura de la concha (Broglia-Loriga & Posenato, 1996). Otro es que los adultos no son desdentados, característica que reúnen los miembros de la familia Bakevellidae y no los de Isognomonidae, los cuales son desdentados en fase adulta (Seilacher, 1984; Aberhan, 1998a).

Sin embargo, mientras no se haga una revisión de la familia, se aconseja tratar a *Mytiloperna* como un isognomónido (Jaitly *et al.*, 1995 *fide* Aberhan, 1998a).

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Carniense) – Actualidad** (Cox *et al.*, 1969)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango desde el Triásico Superior a la actualidad para *Isognomon* (*Isognomon*) y desde el Jurásico Inferior al Jurásico Superior a *Isognomon* (*Mytiloperna*). Linck (1972) cita a este último subgénero en el Carniense, aunque introduce en *Mytiloperna* (lo considera a nivel de género) formas modioliformes un poco distintas a las típicas. Actualmente se encuentran numerosas especies distribuidas por mares tropicales (Beesley *et al.*, 1998). El rango estratigráfico para este género se mantiene.

- **Distribución paleogeográfica: Tethys**

Si bien durante otros momentos del tiempo geológico lo encontramos distribuido también por el dominio Circumpacífico y Austral sobre todo a partir del Pliensbachiense (ver por ej. Damborenea, 1987b; Broglia-Loriga & Posenato, 1996; Aberhan & Fürsich, 1997; Aberhan, 1994a, 1998a; Liu, 1999; Fraser *et al.*, 2004), durante el rango que nos ocupa, solo se ha localizado distribuido por el dominio del Tethys. Las especies actuales de *Isognomon* se encuentran distribuidas sobre todo por mares tropicales.

- *Dominio Tethys*: **Triásico Superior**: Carniense de China (Sha *et al.*, 1990), de Alemania (Linck, 1972), del S de los Alpes (Italia) (Fürsich & Wendt, 1977), de Italia (Gelati & Allasinaz, 1964); Noriense de Austria (Tichy, 1975), de Italia (Terranini, 1958); Noriense superior del S de China (Chen, 1982a); Noriense – Rhaetiense de Irán, Burma y Vietnam (Hautmann, 2001a; Fürsich & Hautmann, 2005); Rhaetiense de los Alpes (Italia) (Pozzi *et al.*, 1962); **Jurásico Inferior**: Hetangiense de Japón (Kondo *et al.*, 2006), de Europa y NE de Asia (Hallam, 1977); Hetangiense – Toarciense de Japón (Hayami, 1957a, 1975); Sinemuriense de Marruecos (Liu, 1995), del NW Europeo (Hallam, 1987).

- **Modo de vida: B, SI, S, Endo, Se**

Un modo de vida semiinfaunal endobisado es el que parece más probable en la mayoría de los casos en especies mesozoicas, aunque en la actualidad algunas especies viven epifaunalmente (Stanley, 1970, 1972). Estas diferencias en el modo de vida pueden atribuirse a diferencias en la morfología de la concha. Las especies actuales suelen ser muy inequivalvas, a diferencia de las especies mesozoicas que son equivalvas o subequivalvas (Hayami, 1957a); además suelen encontrarse diferencias en el grosor de la concha, siendo la parte umbonal más gruesa que en la parte ventral (ver Fürsich, 1980; Seilacher, 1984; Broglia-Loriga & Posenato, 1996; Fraser *et al.*, 2004).

Fürsich (1980) observó interpretando algunas de las especies fósiles, que solo analizando las características de la concha, sus interpretaciones eran erróneas e inviables, al tener acceso a individuos encontrados en posición de vida en el campo. Todas las especies fósiles estudiadas

en este último trabajo parecen apoyar la idea de un modo de vida semiinfaunal endobisado.

En muchos casos han sido encontrados formando agrupaciones por lo que se les adjudica un modo de vida gregario (Fürsich, 1982; Damborenea, 1987b).

En cuanto a *I. (Mytiloperna)*, varios autores han estudiado su morfología en relación con su modo de vida (Seilacher, 1984; Broglio-Loriga & Posenato, 1996; Fraser *et al.*, 2004). Estos dos últimos trabajos distinguen varios morfotipos dentro de *Mytiloperna* con distintas interpretaciones que van desde epifaunal a semiinfaunal con distintas posiciones de vida.

- Mineralogía: **Biminerámica** (Carter, 1990b, p. 339)

Benini & Broglio-Loriga (1975) y Broglio-Loriga & Posenato (1996) encuentran en sus ejemplares de *Mytiloperna* sp. microestructura fibrosa en el endostraco.

- Capa externa: calcita (prismática simple)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

#### Género *Leproconcha* Giebel, 1856

Especie tipo: *Leproconcha paradoxa* Giebel, 1856

Cuando Giebel (1856) describió el género no dio asignación sistemática aunque indicó que era una forma intermedia entre Ostreacea y Malleacea. Sin embargo Cox *et al.* (1969) decidieron incluirlo con dudas en Isognomonidae. Si observamos los dibujos ofrecidos por Giebel (1856, Lam. II, fig. 10 y 13) entendemos porque la asignación es más que dudosa, suponemos que lo incluirían en esta familia por las fosetas ligamentarias que se observan, pero a diferencia del resto de los isognomónidos muestran una concha prácticamente equivalva y un aspecto externo que recuerda a *Ostrea*. Lo incluiremos provisionalmente aquí siguiendo a Cox *et al.* (1969), aun sabiendo que es improbable que pertenezca a esta familia.

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio** (Giebel, 1856)

Giebel (1856) describió a *Leproconcha* en el Muschelkalk de la Cuenca Germánica. A parte de Diener (1923), Kutassy (1931), Cox *et al.* (1969) y Kobayashi & Tamura (1983a), que lo único que hacen es repetir este dato no se ha localizado información alguna sobre este género.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**

- *Dominio Tethys*: Muschelkalk de Alemania (Giebel, 1856).

- Modo de vida: **B, E, S, ?, ?**

Probablemente epifaunal.

- Mineralogía: **?**

No hay información sobre la mineralogía o microestructura de la concha de *Leproconcha* y al no tener una asignación clara, no podemos adjudicarle la mineralogía predominante en la familia.



Género *Waagenoperna* Tokuyama, 1959

Especie tipo: *Edentula lateplanata* Waagen, 1907

*Waagenoperna* Tokuyama, 1959 fue propuesto para sustituir a *Edentula* Waagen, 1907 (non Nitzsch, 1820), tomando como especie tipo a *Edentula lateplanata* Waagen, 1907. Años antes, Cox (1954) había propuesto el nombre *Cuneigervillia* Cox, 1954 para sustituir a *Edentula*, eligiendo como especie tipo a *Gervillia hagenowii* Dunker, 1846. Cuando Tokuyama (1959a) compara ambas especies tipo, *Gervillia hagenowii* y *Edentula lateplanata*, se percata de que mientras la primera es un bakevellido (de hecho Cox (1954) incluyó a *Cuneigervillia* en esta familia), la segunda era un isognomónido, al igual que otra de las especies atribuidas a *Edentula*, *E. triangularis* Kobayashi & Ichikawa, 1952. Además las especies liásicas atribuidas por Cox a *Cuneigervillia* mostraban que *Cuneigervillia* no era exactamente idéntica a *Edentula* (de hecho no tenían asignada la misma especie tipo) y decidió dejar por un lado a *Cuneigervillia* y por otro a *Waagenoperna* (= *Edentula*), lo cual fue aceptado por Cox *et al.* (1969).

Nakazawa & Newell (1968) crearon un nuevo subgénero dentro de *Waagenoperna*, *W. (Permoperna)*, y aunque algunos autores (Fang, 1982) tratan a *Permoperna* a nivel genérico independiente de *Waagenoperna*, será aquí tratado como se describió originalmente por no presentar diferencias sustanciales.

Tëmkin (2006a, p. 270) indica que *Waagenoperna* está basado en *W. triangularis* (Kobayashi & Ichikawa, 1952), lo cual obviamente es un error.

- **Rango estratigráfico: Pérmico Inferior (Sakmariense) – Triásico Superior (Noriense superior)** (Hayami & Kase, 1977; Chen, 1982a)

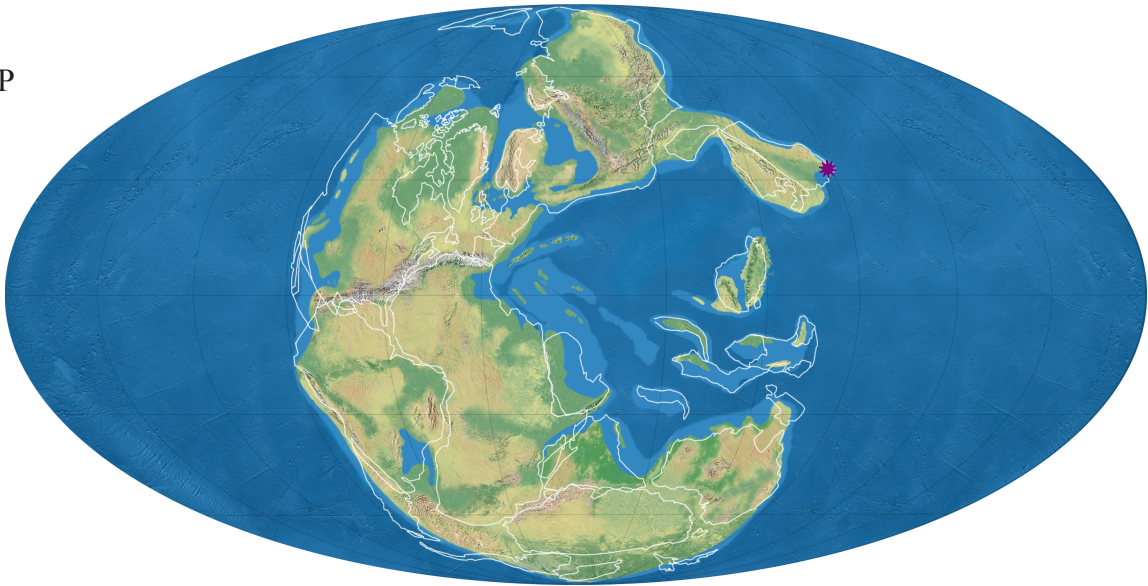
Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Pérmico Medio – Triásico Superior. El rango estratigráfico se amplía hacia atrás, ya que Nakazawa & Newell (1968) reportan del Pérmico Inferior (Sakmariense) a *Waagenoperna (Permoperna)*. Sepkoski (2002) le asigna rango desde el Guadalupiense, lo cual es extraño teniendo en cuenta que extrae los datos de Hayami & Kase (1977) y Skelton & Benton (1993), los cuales dan como primera aparición el Sakmariense.

En cuanto al rango superior de este género, Chen (1982a) cita a *Waagenoperna* en el Noriense superior en el sur de China, indicando que la asociación a la que pertenece es “*the Uppermost Triassic bivalve zone in this region instead*”.

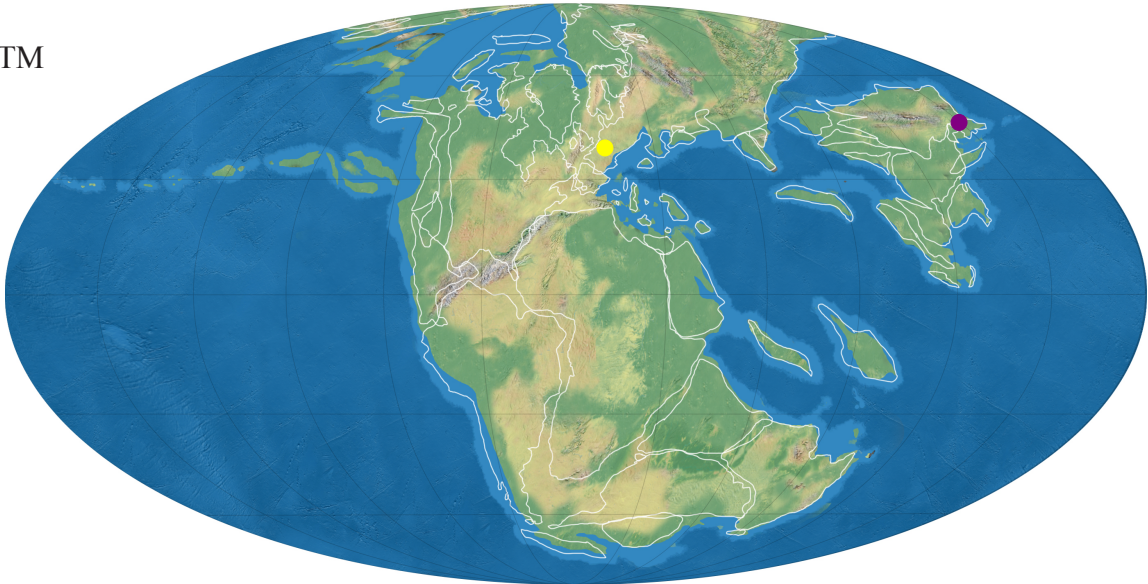
Se han localizado varias citas en el Hetangiense del S de China en ambientes salobres (Jiang, 2004; Jiang *et al.*, 2008), aunque ninguna ha podido ser corroborada por carecer de ilustraciones o descripciones del material.

- **Distribución paleogeográfica: Tethys y Circumpacífico**
  - **Dominio Tethys: Pérmico Superior:** de Japón (Nakazawa & Newell, 1968; Hayami, 1975); **Triásico Medio:** Ladiniense de Japón (Tokuyama, 1959a; Hayami, 1975); **Triásico Superior:** Carniense del S de los Alpes (Broili, 1904; Tokuyama, 1959a), del S de China (Gu *et al.*, 1980); Noriense superior de China (Chen, 1982a).
  - **Dominio Circumpacífico: Triásico Superior:** Carniense – Noriense de Japón (Tokuyama, 1959a; Hayami, 1975).
- **Modo de vida: B, SI, S, Endo, Se**

P



TM



T/J

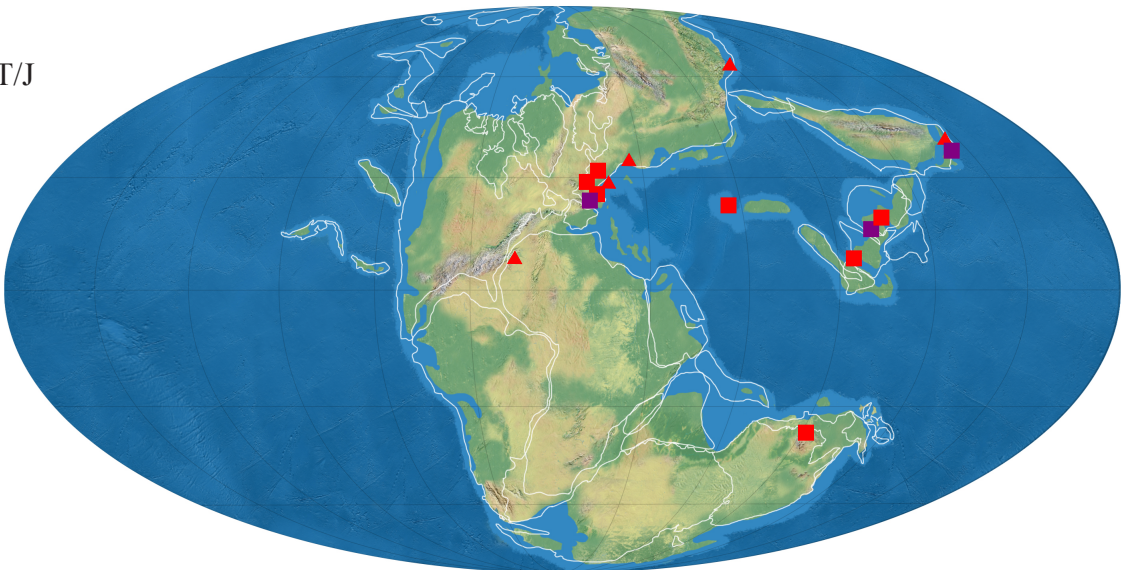


Figura 2.21 - Distribución paleogeográfica para la familia Isognomonidae Woodring: P.- durante el Pérmico; TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Isognomon* Lightfoot: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Leproconcha* Giebel: ● Triásico Medio; Género *Waagenoperna* Tokuyama: \* Pérmico Superior ● Triásico Medio ■ Triásico Superior.

Aunque presenta una concha mitiliforme y la mayoría de los isognomónidos se interpretan como epifaunales, *Waagenoperna* ha sido interpretado como semiinfaunal endobisado de forma parecida a como viven *Pinna* y algunos pterineidos (Stanley, 1972). Este autor se apoya en distintas evidencias como que es fuertemente prosoclino, ligeramente inflado, subequivalvo y presenta la parte anterior lobulada, características que no comparte con el resto de los miembros de la familia Isognomonidae.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 209)

No hay datos sobre la concha de *Waagenoperna*. Información tomada para la familia Isognomonidae.

- Capa externa: calcita (prismática simple)
- Capa media: aragonito (nacarada)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

### **Familia Posidoniidae Frech, 1909**

Los miembros de la familia Posidoniidae son difícilmente distinguibles entre sí porque una de las características que los diferencia es el área ligamental que solo en casos excepcionales es conservada. Dada su fina concha suelen destruirse durante la diagénesis todos los caracteres internos.

Waller en Waller & Stanley (2005) agrupa a las familia Posidoniidae y Halobiidae Kittl, 1912 en la superfamilia Posidonioidea Frech, 1909. Esta disposición seguramente sea más adecuada que la que se ha seguido en este trabajo, pero siguiendo la sistemática de Amler (1999), dejaremos a la primera en la superfamilia Pterioidea Gray (1820), 1847 y a la segunda en Halobioidea Campbell, 1994.

#### **Género *Bositra* De Gregorio, 1886**

Especie tipo: *Posidonia ornati* Quenstedt, 1851

Siguiendo a Waller en Waller & Stanley (2005), consideramos a *Posidonia* Bronn, 1828 como un género paleozoico, refiriendo las especies descritas en el Triásico Inferior y Medio en este género a *Bositra*; y a *Peribositria* Kurushin & Trushchelev, 1989 sinonimia de *Bositra* (ver discusión para *Peribositria* en el apartado 2.5).

- Rango estratigráfico: **Triásico Inferior (Olenekiense inferior) – Jurásico Medio (Oxfordiense inferior)** (Waller & Stanley, 2005)

Cox *et al.* (1969) consideraron a este género presente en el Jurásico, pero después de que Waller & Stanley (2005) enmendaran el género y traspasaran las especies tradicionalmente incluidas en *Posidonia* en el Triásico Inferior y Medio, el rango se amplía hacia atrás hasta el Triásico Inferior. El problema en la diferenciación de ambos géneros es que los principales caracteres diagnósticos se encuentran en la estructura del ligamento, y el área ligamental, al igual que otras estructuras internas, suelen destruirse durante la diagénesis (Waller en Waller & Stanley, 2005).



Fürsich & Werner (1988) citan a *Bositra* en el Jurásico Superior (Kimmeridgiense) de Portugal, pero sus ejemplares son referidos a este género con ciertas dudas ya que no puede observar el área ligamental.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys, Circumpacífico y Boreal**

Durante el Triásico Inferior se encuentra distribuido sobre todo en el dominio Boreal, extendiéndose durante el Triásico Medio por los dominios del Tethys y el Circumpacífico, para llegar a ser prácticamente cosmopolita durante el Jurásico Inferior (Waller & Stanley, 2005), sobre todo durante el Toarciense (Damborenea, 1987b; Aberhan, 1994a, 1998a; Monari, 1994; Liu, 1995; Harries & Little, 1999; Gahr, 2002) coincidiendo con el pico de extinción del Toarciense Inferior. No será tenida en cuenta la cita de Waterhouse (2000) ya que en opinión de Waller & Stanley (2005) más bien se trata de clariidos que de posidoniidos.

- *Dominio Tethys*: Triásico Medio: de Eslovenia (Jurkovsek, 1984); Anisiense de China (Wen *et al.*, 1976; Ling, 1988; Komatsu *et al.*, 2004a; Chen & Stiller, 2007), del W de los Carpatos (Eslovaquia) (Kochanová, 1985); Anisiense – Ladiniense de Vietnam (Vu Khuc & Tran Huyen, 1998); Ladiniense de España (Márquez-Aliaga, 1983, 1985; Márquez-Aliaga & Ros, 2003); Triásico Superior: Carniense de China (Wen *et al.*, 1976), de Italia (Fürsich & Wendt, 1977); Noriense de China (Sha *et al.*, 1990).
- *Dominio Circumpacífico*: Triásico Medio: Anisiense de Japón (Hayami, 1975), de Nevada (Waller & Stanley, 2005).
- *Dominio Boreal*: Triásico Inferior: de Siberia (Kiparisova, 1938; Dagens & Kurushin, 1985), del Archipiélago Ártico (Canadá) (Tozer, 1961, 1962, 1970).

- Modo de vida: **B, E, S, R, Se**

Ha sido interpretado como pseudoplanctónico (Stanley, 1972) o como nectoplanctónico (Jefferies & Minton, 1965; Hayami, 1969; Duff, 1975) de acuerdo con su distribución y características morfológicas. Otros autores han rechazado estas interpretaciones considerando a las distintas especies asignadas a *Bositra* como bentónicas (Conti & Monari, 1992; Etter, 1996).

Etter (1996) hace un estudio exhaustivo revisando todos los posibles modos de vida que se han atribuido a *Bositra*, demostrando que un modo de vida bentónico es totalmente plausible y dando argumentos para rechazar las otras dos opciones. Como no se observa escotadura bisal un modo de vida reclinado sería uno de los más probables (Waller & Stanley, 2005).

La frecuencia con la que aparece en sedimentos pobres en oxígeno tendría más que ver con el comportamiento oportunista de *Bositra* que con modos de vida pseudoplanctónicos (Etter, 1996).

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990b, p. 340; Waller & Stanley, 2005)

- Capa externa: calcita (homogénea-prismática)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

Género *Amonotis* Kittl, 1904

Especie tipo: *Amonotis cancellaria* Kittl, 1904

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)**

El género ha sido citado en el Carniense (Cox *et al.*, 1969; Yin 1976; Sha *et al.*, 1990) y aparentemente también en el Noriense, aunque las citas localizadas en esta edad no figuran los ejemplares o los dan con asignación dudosa (Niu *et al.*, 2003; Tang *et al.*, 2007).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

*Amonotis* ha sido registrado tanto en la parte occidental como oriental del Tethys, aunque algunos autores (Hallam, 1981; Metwally, 1993) en trabajos de recopilación de datos solo lo han tenido en cuenta en Europa.

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense de Yugoslavia (Cox *et al.*, 1969), de China (Yin, 1976; Sha *et al.*, 1990).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Según Stanley (1972) casi todos los posidoniidos serían epibisados, aunque en casi ninguno de los géneros se observa seno o escotadura bisal, y algunos de ellos pseudoplanctónicos, aunque no se tienen evidencias de que *Amonotis* lo fuera. Por tanto, le adjudicamos un modo de vida epibisado al igual que Sha *et al.* (1990) aunque podría también vivir reclinado como ha sido propuesto para *Bositra*.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 211)

Datos para la familia Posidoniidae, ya que carecemos de información acerca de la concha de *Amonotis*.

- Capa externa: calcita (prismática-homogénea)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

### Género *Veldidenella* Alma, 1926

Especie tipo: *Veldidenella dieneri* Alma, 1926

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense superior – Ladiniense superior)** (Kochanová, 1985)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior, dato que incorpora tanto Sepkoski (2002) como otros trabajos de recopilación de datos (ej. Metwally, 1993). Pero según toda la información que se ha podido localizar sobre este género monoespecífico, este dato sería erróneo. Según Kutassy (1931), Alma en 1926 describió al género y a su especie tipo en terrenos del Anisiense del norte de los Alpes. Tichy (1970), en su catálogo de ejemplares tipo del Museo de Historia Natural de Viena, también indica que la especie tipo procede del Anisiense. Posteriormente, Kochanová (1985) cita a *Veldidenella dieneri* en el Anisiense del oeste de los Cárpatos y en el Ladiniense superior del sur de los Alpes austriacos.



- Distribución paleogeográfica: **W Tethys**
- *Dominio Tethys*: Triásico Medio: Anisiense del Norte de los Alpes (Austria) (Kutassy, 1931), de los Cárpatos (Slovakia) (Kochanová, 1985); Ladiniense del N de los Alpes (Austria) (Kochanová, 1985).
- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Similar a *Amonotis*.

- Mineralogía: **Biminerámica** (Carter, 1990a, p. 211)  
Datos para la familia Posidoniidae, ya que carecemos de información acerca de la concha de *Veldidenella*.
- Capa externa: calcita (prismática-homogénea)
- Capa interna: arangonito (nacarada)

Género *Caenodiotis* Monari, 1994 [pro *Diotis* Simonelli, 1884, non Schmarda, 1859]

Especie tipo: *Posidonomya janus* Meneghini, 1853

Damborenea (1987b, p. 191) puso de manifiesto que el nombre *Diotis* ya había sido utilizado con anterioridad para un grupo de gusanos (*Diotis* Schmarda, 1859). Años más tarde, Monari (1994) propuso el nombre *Caenodiotis* para sustituir a *Diotis* Simonelli, 1884, de acuerdo con el artículo 52 del ICZN.

Siguiendo a Cox *et al.* (1969) y a Monari (1994) incluimos a *Caenodiotis* en Posidoniidae, aunque dada su proximidad con *Posidonotis* (Damborenea, 1987b), tal vez debería ser incluido en Entoliidae.

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Sinemuriense – Pliensbachiense)** (Monari, com. pers., 2007)

Según Cox *et al.* (1969), *Diotis* está distribuido durante el Liásico inferior y medio. No disponemos de literatura anterior a este trabajo por lo que no podemos averiguar exactamente a qué pisos del Liásico inferior se refiere. Monari (1994) señala su presencia en el Pliensbachiense de varias localidades italianas. Además este último autor encuentra al género en el Sinemuriense en la región de Umbría – Marche (Monari, com. pers., 2007).

Le asignaremos rango Sinemuriense – Pliensbachiense provisionalmente, mientras no conozcamos la edad de las formaciones a las que se refieren como Liásico inferior en Cox *et al.* (1969).

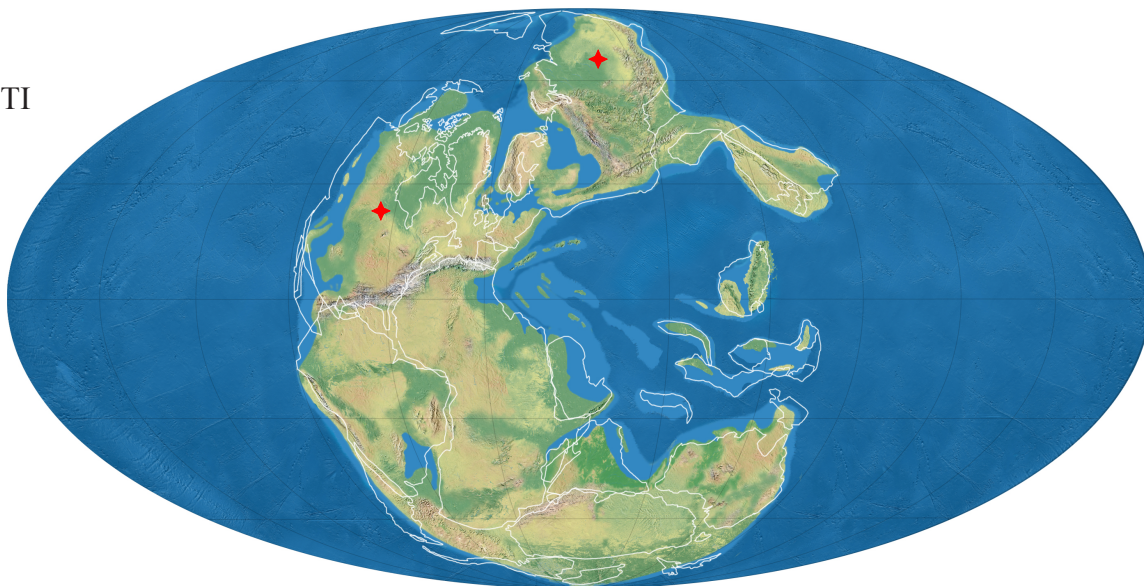
- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**

Durante el Jurásico Inferior, sobre todo en el Pliensbachiense el género está distribuido en Italia (Monari, 1994), en Hungría (Szente, 1990 *vide* Monari, 1994) y en España (Jiménez de Cisneros, 1923). Durante el intervalo de estudio que nos ocupa, solo podemos situarlo en el Sinemuriense.

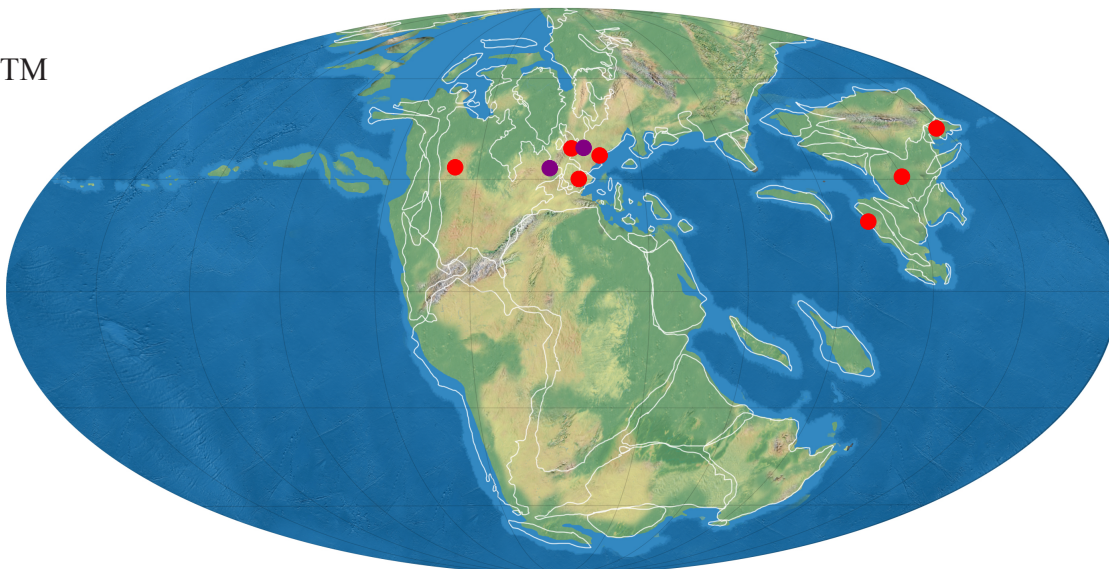
- *Dominio Tethys*: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Italia (Monari, com. pers., 2007).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

TI



TM



T/J

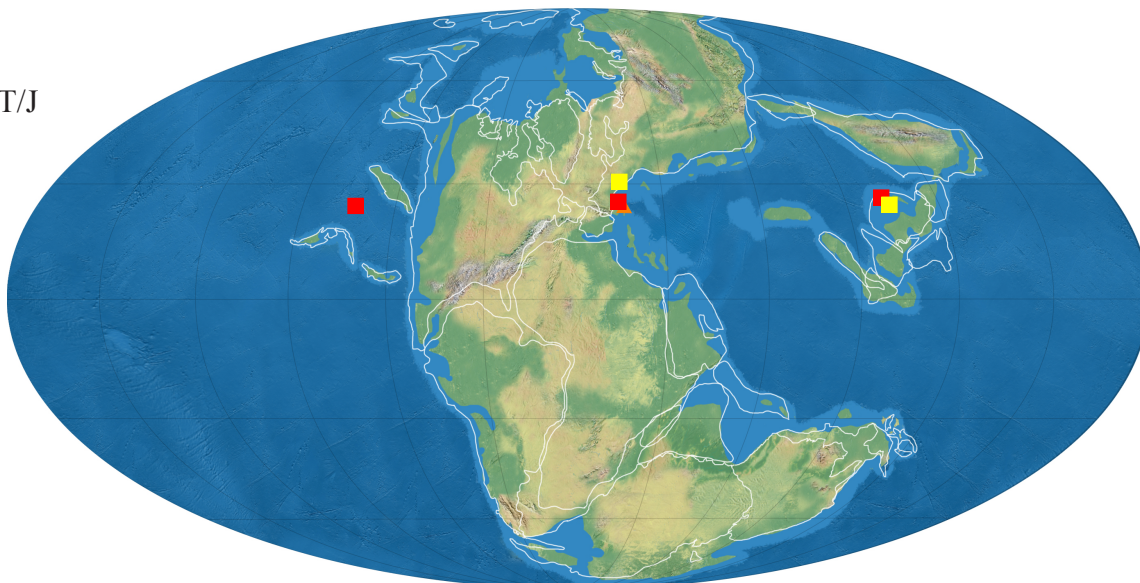


Figura 2.22 - Distribución paleogeográfica para la familia Posidoniidae Frech: TI: durante el Triásico Inferior; TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Bositra* De Gregorio: ♦ Triásico Inferior ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Amonotis* Kittl: ■ Triásico Superior; Género *Veldidenella* Alma: ● Triásico Medio; Género *Caenodiotis* Monari: ▲ Jurásico Inferior.

Similar a *Amonotis*.

- **Mineralogía: Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 211)

Datos para la familia Posidoniidae, ya que carecemos de información acerca de la concha de *Caenodiotis*.

- Capa externa: calcita (prismática-homogénea)
- Capa interna: aragonito (nacarada)

## Superfamilia Pinnoidea Leach, 1819

### Familia Pinnidae Leach, 1819

Dentro de nuestro intervalo de estudio, encontramos dos géneros pertenecientes a Pinnidae, *Pinna* Linné, 1758 y *Atrina* Gray, 1840. Estos dos géneros son muy parecidos morfológicamente en estadios juveniles, pero en estado adulto se diferencian sobre todo por la presencia de una quilla media que separa en dos lóbulos la capa interna nacarada en el primero y ausencia de la misma en el segundo (Cox *et al.*, 1969; Waller & Stanley, 2005). En Cox *et al.* (1969) se le asigna rango Carbonífero Inferior – Actualidad a *Pinna* (*Pinna*) y Jurásico Medio – Actualidad a *Atrina*. Sin embargo muchos ejemplares asignados a *Pinna* (*Pinna*) con anterioridad al Jurásico Medio no poseen esta quilla media por lo que probablemente serían atribuibles a *Atrina* o a algún género paleozoico (*Pteronites* McCoy in Griffith, 1844, *Aviculopinna* Meek, 1864 o *Meekopinna* Yancey, 1978) (ver Waller & Stanley, 2005, p. 29). A falta de una revisión sobre el tema daremos rangos estratigráficos provisionales a ambos géneros.

#### Género *Pinna* Linné, 1758

Especie tipo: *Pinna rudis* Linné, 1758

- **Rango estratigráfico: Triásico Inferior (?) – Actualidad** (Nakazawa, 1961)

Aunque como ya hemos dicho, Cox *et al.* (1969) le asignan rango desde el Carbonífero, no hemos localizado ninguna cita donde se figuren los ejemplares atribuidos a esta edad salvo en el citado trabajo. En Cox *et al.* (1969, N282) figuran a *Pinna* (*Pinna*) *costata* Phillips del Carbonífero Inferior de Bélgica pero en este ejemplar no se observa la quilla típica de *Pinna* por lo que se supone que no pertenece a este género (Waller & Stanley, 2005). Zhang & Yang (1993), lo citan en el Carbonífero pero ni figuran ni describen el material. Las primeras citas localizadas datan del Triásico Inferior. Nakazawa (1961) figura a *Pinna muikadaniensis* Nakazawa, 1961 (p. 267; Lám. 13, fig. 14) y aunque en su descripción no nombra la quilla media, dice: “... median parting distinct but weak in the umbonal half and obsolete in the rear part, deviating towards the antero-ventral side...” y en la figura se observa la evidencia de lo que podría corresponder a la quilla. Seguí (1999, p. 21: fig. 1) en la descripción de su ejemplar de *Pinna bascoi* Seguí, 1999 del Ladinense español dice: “Hay la señal de una arista, que arrancando del ápice desaparece hacia los 2/3 de la altura. Esta arista divide en dos partes la concha”. Esta arista puede observarse en la figuración del material y parece corresponder con la quilla.



Solo provisionalmente tomaremos como válida la cita de Nakazawa (1961) en el Triásico Inferior, ya que el material no está en demasiadas buenas condiciones y no puede asegurarse que realmente sus ejemplares correspondan a *Pinna*.

- **Distribución paleogeográfica: Tethys, Circumpacífico y Austral**

Aunque en el rango de estudio muestra una distribución cosmopolita actualmente las especies de *Pinna* están restringidas a los mares tropicales y subtropicales (Cox *et al.*, 1969). No se han localizado citas en el dominio Boreal.

- *Dominio Tethys*: Triásico Inferior: de China (Wu, 1985); Triásico Medio: Ladiniense de España (Seguí, 1999); Triásico Superior: del S de China (Gou, 1993); Carniense de Eslovenia (Jelen, 1988), del S de los Alpes (Italia) (Fürsich & Wendt, 1977), de la Lombardía (Italia) (Allasinaz, 1964, 1966), de Alemania (Linck, 1972); Noriense de Australia (Grant-Mackie, 1994); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a); Rhaetiense de Burma (Healey, 1908), de los Alpes (Austria) (Winkler, 1961), del Tibet (China) (Yin & McRoberts, 2006), de Pamira (Afganistán) (Polubotko *et al.*, 2001), de Hungría (Vörös, 1981), de Italia (Allasinaz, 1962; Sirna, 1968); Jurásico Inferior: Hetangiense del Tibet (China) (Yin & McRoberts, 2006), de Inglaterra y Marruecos (Liu, 1995), de Italia (Sirna, 1968), de Francia (Martin, 1860); Sinemuriense de Portugal, España, Inglaterra, Francia y Marruecos (Liu, 1995).
- *Dominio Austral*: Triásico Superior: Carniense de Nueva Zelanda (Trechmann, 1918; Marwick, 1953); Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense de Argentina (Damborenea, 1996a; Damborenea & Manceñido, 2005b); Sinemuriense de Argentina (Damborenea & Lanés, 2007).
- *Dominio Circumpacífico*: Triásico Inferior: de Japón (Nakazawa, 1961; Hayami, 1975) Triásico Superior: Noriense de Chile (Hayami *et al.*, 1977); Jurásico Inferior: Sinemuriense de Canadá (Aberhan, 1998a).

- **Modo de vida: B, SI, S, Endo, Se**

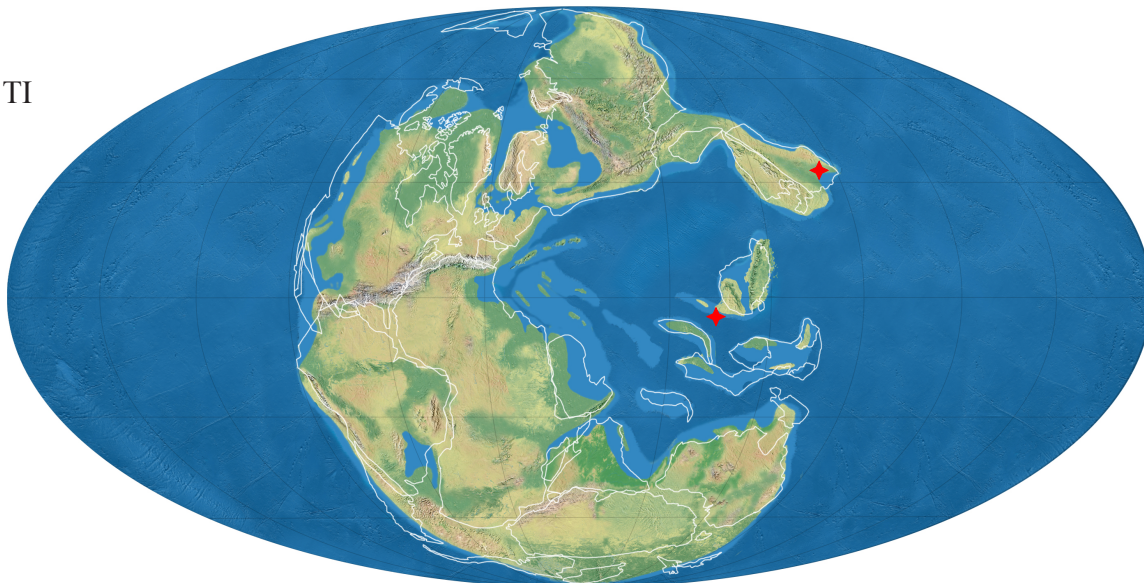
Dependiendo de las especies, actualmente *Pinna* vive más o menos con la mitad anterior de la concha enterrada en el sedimento y endobisada con un fuerte biso que se fija a fragmentos de piedras u otros objetos como raíces de plantas marinas (García-March, 2005), aunque algunas se han encontrado epibisadas en sustratos duros (Stanley, 1970). En cuanto a las especies fósiles, muchos son los trabajos que muestran a *Pinna* en posición vertical de la misma forma que las especies actuales (por ej., Fürsich, 1980, 1982; Damborenea, 1987a). Es raro encontrar ejemplares fósiles completos, normalmente se encuentran solo las partes anteriores que son las que están enterradas.

Información más detallada del modo de vida se puede encontrar en Yonge (1953) y Seilacher (1984) entre muchos otros trabajos.

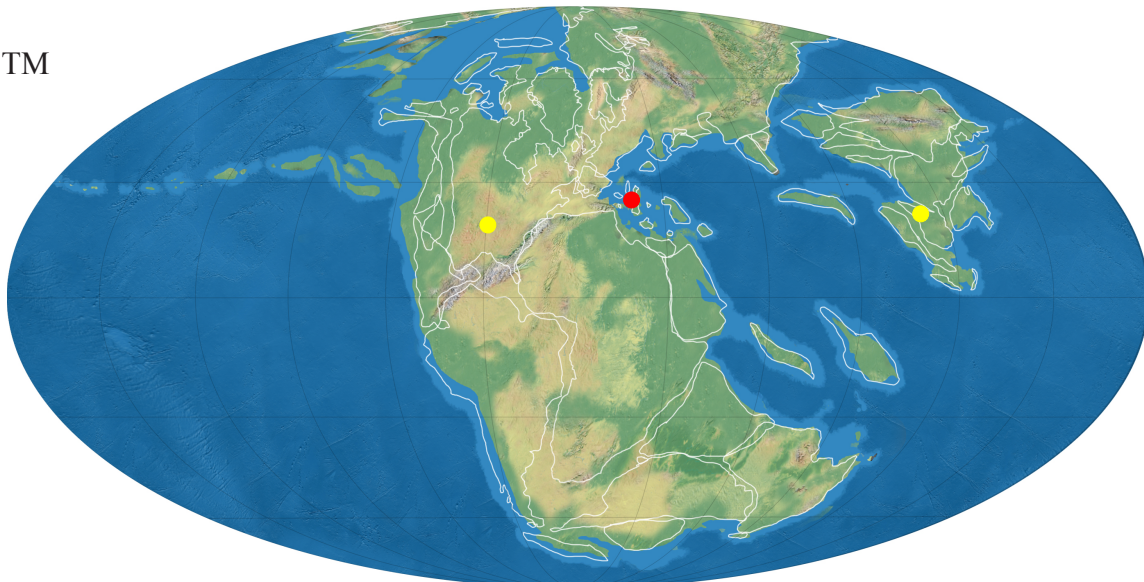
---

Figura 2.23 (página siguiente)- Distribución paleogeográfica para la familia Pinnidae Leach: TI.- durante el Triásico Inferior; TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Pinna* Linné: ♦ Triásico Inferior ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Atrina* Gray: ● Triásico Medio.

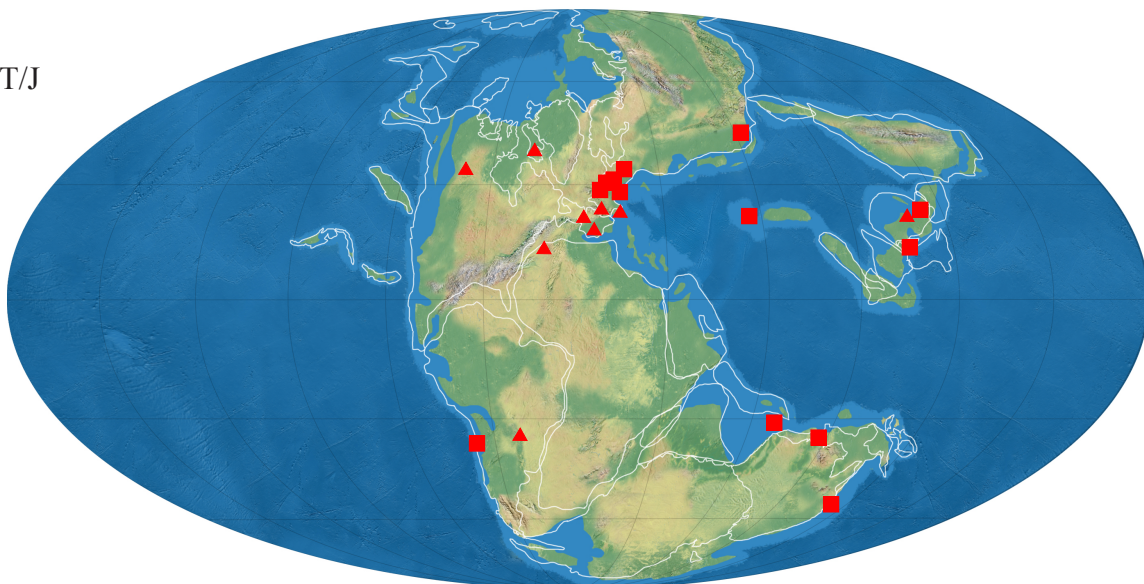
TI



TM



T/J





- Mineralogía: **Biminerálica** (Yonge, 1953; Carter, 1990a; García-March, 2005; García-March *et al.*, 2008)
  - Capa externa: calcita (prismática simple)
  - Capa interna: aragonito (nacarada)

Género *Atrina* Gray, 1840

Especie tipo: *Pinna nigra* Dillwyn, 1817

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Actualidad** (Stiller, com. pers., 2008)

Aunque Cox *et al.* (1969) le asigna rango desde el Jurásico Medio, Waller en Waller & Stanley (2005) cita a *Atrina* del Ladiniense y Stiller, en su tesis doctoral (Stiller, com. pers.), lo halla en el Anisiense y aunque, como ya se ha indicado, es posible que apareciera antes, tomaremos esta cita como su primera aparición por estar bien contrastada.

Además, Waller & Stanley (2005, p. 29-30) señalan que cabe la posibilidad de que sea *Atrina* en vez de *Pinna* el género presente en el Carbonífero.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**

Aunque en otras épocas es considerado un género cosmopolita, no es el caso en el intervalo de tiempo considerado. Seguramente su distribución sea mayor de la que se muestra dado que muchas especies atribuidas a *Pinna* pueden pertenecer a *Atrina*, pero actualmente no se dispone de datos concretos para el rango de estudio.

- Dominio Circumpacífico: Triásico Medio: Ladiniense superior de Nevada (USA) (Waller & Stanley, 2005).
- Dominio Tethys: Triásico Medio: Anisiense de China (Stiller, com. pers., 2008; PBDB).

- Modo de vida: **B, SI, S, Endo, Se**

Las especies actuales de *Atrina* viven semiinfaunalmente endobisadas por un fuerte biso a fragmentos de rocas u otros materiales embebidos en el sedimento con el plano de comisura casi vertical de forma similar a *Pinna*. A diferencia de *Pinna* que vive con 2/3 de su concha en el sedimento, *Atrina* vive casi completamente enterrada (García-March *et al.*, 2008). A estos ejemplares mesozoicos se les supone el mismo modo de vida. Las espinas que presenta en el exterior de la concha fueron interpretadas por Stanley (1970) como protección contra las roturas de la parte que queda expuesta más que como defensa como en otros bivalvos.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a; García-March, 2005)
  - Capa externa: calcita (prismática simple)
  - Capa interna: aragonito (nacarada)

## Superfamilia Limoidea Rafinesque, 1815

### Familia Limidae Rafinesque, 1815

Género *Palaeolima* Hind, 1903

Especie tipo: *Pecten simplex* Phillips, 1836

Newell (1999, p. 4) rechaza el género *Palaeolima* porque el material de la especie tipo ha desaparecido y los topotipos no están disponibles. Sin embargo, Waller & Stanley (2005, p. 32) indican que “*Dickins (1963, p. 91), however, had earlier addressed this problem and designated a neotype of Phillips’s species, specifically the specimen figured by Hind (1903, pi. 19, fig. 26) from Little Island, County Cork, Ireland*”. Siguiendo a estos autores se mantiene la validez de *Palaeolima*.

- Rango estratigráfico: **Devónico Superior (Fammeniense?) – Triásico Superior (Noriense)** (Waller & Stanley, 2005; Lu, 1981)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Carbonífero Inferior – Triásico Superior. Siguiendo a Waller & Stanley (2005) el rango se amplía hasta el Devónico Superior. Las citas más modernas localizadas proceden del Triásico Superior de China (Lu, 1981; Chen, 1982a; Lu & Chen, 1986).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**

*Palaeolima* tuvo una distribución prácticamente cosmopolita durante el Paleozoico, sobre todo durante el intervalo Carbonífero – Pérmico (hasta el Guadalupiense) (Yancey, 1985; González, 1992; Hoare, 1993; Nakazawa, 1999, 2002; Sterren, 2000, 2004; Cisterna & Sterren, 2003; Waller & Stanley, 2005). Durante el Triásico lo encontramos distribuido solo por los dominios del Tethys y del Circumpacífico.

- Dominio Tethys: Pérmico Superior: de Kachemira (India) (Brookfield *et al.*, 2003), de China (Zhang, 1981; Wang, 1993; Li, 1995); Triásico Inferior: de China (Ling, 1988); Triásico Medio: Anisiense del S de China (Komatsu *et al.*, 2004a); Triásico Superior: de China (Chen, 1982a; Lu & Chen, 1986; Gou, 1993); Carniense de Italia (Corazzari & Lucchi-Garavello, 1980); Noriense de China (Lu, 1981).
- Dominio Circumpacífico: Triásico Medio: Ladiniense de Nevada (Waller & Stanley, 2005).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

En la actualidad la familia Limidae se caracteriza por vivir o bien epibisada o bien sin biso reclinada sobre el sustrato o con un fino biso que puede romper y nadar ocasionalmente (Stanley, 1970). Por observaciones en especies actuales, Stanley (1970) llegó a la conclusión de que los buenos nadadores suelen ser equivalvos, con orejetas simétricas más o menos del mismo tamaño y poseen un ángulo umbonal grande. *Palaeolima* puede ser comparada en cuanto a morfología externa de la concha con la especie actual *Lima lima* (Linnaeus, 1758), la cual vive epibisada con un fuerte biso. Pero en las especies asignadas a *Palaeolima* no se observa escotadura bisal. Otras especies como *Lima scabra* (Born, 1778) y *Lima hians* (Gmelin, 1791)

son bastante más simétricas y se ha observado que viven epibisadas con un biso débil y pueden nadar ocasionalmente (Stanley, 1970).

*Palaeolima* posee una concha bastante simétrica y las orejetas son del mismo tamaño, pero el ángulo umbonal no suele sobrepasar los 80° (por todas las ilustraciones en la bibliografía consultada), por lo que suponemos que tal vez viviría epibisada como en el caso de *P. scabra* aunque se cree improbable que pudiera nadar.

- Mineralogía: **Biminerámica** (Carter, 1990b, p. 345)
  - Capa externa: calcita (prismática simple)
  - Capa media: aragonito (cross-lamellar)
  - Capa interna: aragonito (cross-lamellar)

Género *Aviculolima* E. Phillippi, 1900

Especie tipo: *Aviculolima jaekeli* E. Phillippi, 1900

Aunque externamente *Aviculolima* es similar a *Pteria*, Cox *et al.* (1969) lo incluyeron en Limidae con reservas. No se ha localizado ninguna información al respecto por lo que seguiremos a estos autores en su asignación.

- Rango stratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense)** (Diener, 1923)

La única información que se tiene de *Aviculolima* es la ofrecida por Diener (1923) y Cox *et al.* (1969). En ambos trabajos se limitan a transcribir los datos del trabajo original en el que se describió. El género fue descrito en el Muschelkalk inferior del norte de Alemania que en parte puede ser Anisiense.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**

Por la información que se ha podido localizar, parece ser endémico del norte de Alemania.

- Dominio Tethys: Triásico Medio: Muschelkalk inferior del N de Alemania (Diener, 1923).
- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Dado su parecido externo con *Pteria*, lo más probable es que fuese epifaunal y bisado, aunque en la diagnosis del género no se habla de estructuras bisales.

- Mineralogía: **Biminerámica** (Cox *et al.*, 1969; Carter, 1990a, p. 215)

Datos para la familia Limidae, no hay información al respecto para *Aviculolima*.

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa interna: aragonito (no nacarada)

Género *Badiotella* Bittner, 1890

Especie tipo: *Badiotella schauerothiana* Bittner, 1895

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Ladiniense) – Superior (Carniense)** (Diener, 1923)

Aunque Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Ladiniense, hay evidencias de que el género está presente también en el Triásico Superior (ver Bittner, 1895; Broili, 1904; Diener, 1923). Sepkoski (2002) le asigna rango Ladiniense – Carniense, dato que proviene de la compilación que hizo Hallam (1981). Las citas de edad más moderna del género datan del Carniense (ver distribución paleogeográfica).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

- *Dominio Tethys*: Triásico Medio: de China (Lu & Chen, 1986), Ladiniense de los Alpes (Broili, 1904; Cox *et al.*, 1969); Triásico Superior: Carniense de los Alpes (Bittner, 1895; Broili, 1904; Diener 1923), de China (Gou, 1993).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi/R, Se**

Como el resto de miembros de esta familia viviría epifaunalmente. No se han descrito, en la bibliografía consultada, marcas de estructuras bisales, por lo que tal vez viviera reclinado o ligeramente bisado.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Cox *et al.*, 1969; Carter, 1990a, p. 215)

No existen datos sobre la concha de *Badiotella*. Información ofrecida para la familia Limidae.

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa interna: aragonito (no nacarada)

Género *Limatula* Wood, 1839

Especie tipo: *Pecten subauriculata* Montagu, 1808

*Limatula*, al igual que *Limea* Bronn, 1831 son géneros con representantes actuales y de morfología conservativa. Incluso con las especies actuales, hay cierta confusión con los taxones que se atribuyen a uno u otro género (Allen, 2004), y mucho más complicado es con ejemplares fósiles.

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Ladiniense) - Actualidad**

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico – Actualidad. La cita de edad más antigua localizada data del Ladiniense (Tamura, 1973), no se ha hallado ninguna en el Triásico Inferior, igual que tampoco en el Jurásico más temprano, si bien a partir del Toarciense es bastante común durante el Jurásico (Hallam, 1976, 1977, 1981; Fürsich, 1982; Pugaczewska, 1986; Komatsu *et al.*, 1993; Liu, 1995; Sha *et al.*, 1998; Yin & Grant-Mackie, 2005).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys, Circumpacífico y Austral**

- *Dominio Tethys*: Triásico Medio: Ladiniense de Malasia (Tamura, 1973); Triásico Superior: Rhaetiense de Italia (Chiesa, 1949), de Hungría (Vörös, 1981).

- *Dominio Circumpacífico: Triásico Superior*: Noriense de Japón (Tokuyama, 1959b; Nakazawa, 1963?).
  - *Dominio Austral: Triásico Superior*: Carniense de Nueva Zelanda (Trechmann, 1918).
- Modo de vida: **B, E, S, Epi/N, Mf**

Algunas especies actuales, como *Limatula strangei* (Sowerby, 1872), viven entre rocas y corales y son capaces de nadar (Beesley *et al.*, 1998). Poseen conchas equivalvas y ligeramente inequilaterales y las aurículas son subiguales. La morfología de la concha ha permanecido prácticamente inalterada desde el Triásico hasta la actualidad (Allen, 2004), por lo que suponemos que las especies mesozoicas exhibirían un modo de vida similar. Viviría bisado la mayor parte del tiempo y reclinado sobre el sustrato por su parte anterior (Fürsich, 1982).

- Mineralogía: **Biminerámica** (Carter, 1990b, p. 345)
  - Capa externa: calcita (prismática)
  - Capa interna: aragonito (?)

Género *Limea* Bronn, 1831

Especie tipo: *Ostrea strigilata* Brocchi, 1814

El único subgénero considerado por Cox *et al.* (1969) dentro de nuestro intervalo de estudio es *Limea (Eolimea)* Cox, 1969, al cual le asignaron rango Triásico Medio. Desde el Triásico Medio hasta el Mioceno, en el que aparece *Limea (Limea)*, hay un lapso de tiempo en el que el género no está presente. Esto fue advertido por Dhondt (1989), quien además observó que *Pseudolimea* Arkell en Douglas & Arkell, 1932, que tenía un rango que iba desde el Triásico al Cretácico Superior, había sido diferenciado de *Limea* sobre todo por la forma de las costillas. Además otros subgéneros de *Limea* como *Eolimea* o *Isolimea* son prácticamente diferenciados por su marcada ornamentación. Dhondt observó que *Pseudolimea* era realmente parecido a *Limea* y que podía rellenar este lapso de tiempo, decidió incluirlo como subgénero de *Limea*. Esta postura es seguida por nosotros en este trabajo.

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Actualidad** (Cox *et al.*, 1969)

El rango estratigráfico de *Limea* se mantiene con respecto al asignado por Cox *et al.* (1969). La primera cita documentada data del Anisiense (Kaim, 1997) y la última del Maastrichtiense (Abdel-Gawad, 1986).

- Distribución paleogeográfica: **Cosmopolita**
  - *Dominio Tethys: Triásico Medio*: de Polonia (Kaim, 1997); Anisiense del W del Cáucaso (Rusia) (Ruban, 2006a); Ladiniense de España (Márquez-Aliaga, 1983; Pérez-López, 1991; López-Gómez *et al.*, 1994; Márquez-Aliaga y Martínez, 1996; Pérez-López *et al.*, 1991; Márquez-Aliaga *et al.*, 2002b), de Italia (Rossi Ronchetti, 1959); *Triásico Superior*: Noriense del S de China (Chen & Yang, 1983); *Jurásico Inferior*: Hetangiense del N de los Alpes (Austria) (Golebioswski, 1990); Hetangiense – Sinemuriense de Inglaterra (Liu, 1995), de España (Calzada, 1982); Sinemuriense de Francia, Portugal y Marruecos (Liu, 1995), de Turquía (Conti & Monari, 1991).



- *Dominio Circumpacífico: Triásico Superior*: Carniense de Japón (Nakazawa, 1952; Hayami, 1975); Noriense de Oregón (USA) (Newton en Newton *et al.*, 1987), de Nevada (Laws, 1982); Noriense de Chile (Hayami *et al.*, 1977); Rhaetiense de Chile (Chong & Hillebrandt, 1985); *Jurásico Inferior*: Hetangiense – Sinemuriense del W de Canadá (Aberhan, 1998a; Aberhan *et al.*, 1998), de Chile (Aberhan, 1994a).
- *Dominio Austral: Triásico Superior*: Carniense de Nueva Zelanda (Grant-Mackie, 1960); Rhaetiense de Nueva Zelanda (MacFarlan, 1998); *Jurásico Inferior*: Hetangiense – Sinemuriense de la Cuenca Neuquina (Argentina) (Damborenea, 1996a; Damborenea & Manceñido, 2005b), de Nueva Zelanda (MacFarlan, 1998).
- *Dominio Boreal: Jurásico Inferior*: Hetangiense - Sinemuriense de Groenlandia? (Liu, 1995).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

*Limea* es un género de largo rango que exhibe una morfología conservativa a lo largo de su historia (Allen, 2004). Las especies actuales de este género viven predominantemente en aguas profundas, por lo que se cree que tal vez las especies pasadas también vivieran sobre todo en este tipo de ambientes (Dhondt, 1989). Al igual que las especies actuales viviría epibisado y reclinado sobre una de las dos valvas (Fürsich, 1982).

- Mineralogía: **Biminerálica** (Cox *et al.*, 1969; Carter, 1990a, p. 215)

No existen datos sobre la concha de *Limea*. Información ofrecida para la familia Limidae.

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa interna: aragonito (no nacarada)

Género *Mysidioptera* Salomon, 1895

Especie tipo: *Mysidioptera ornata* Salomon, 1885

- Rango estratigráfico: **Triásico Inferior (Olenekiense) – Superior (Rhaetiense)**

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango desde el Triásico Inferior al Superior, y es mantenido en este trabajo. El género es poco abundante en el Triásico Inferior, pero tiene un acmé durante el Ladiniense y el Carniense; y aunque no es muy abundante durante el Rhaetiense, llega hasta el final donde se extingue.

- Distribución paleogeográfica: **Cosmopolita**

- *Dominio Tethys: Triásico Medio*: Anisiense de China (Wen *et al.*, 1976; Lu & Chen, 1986; Sha *et al.*, 1990; Komatsu *et al.*, 2004a, b), de Malasia (Tamura *et al.*, 1975), de las Dolomitas (Suiza) (Zorn, 1971), de las Dolomitas (Italia) (Posenato, 2008b), de Israel (Lerman, 1960); Ladiniense de los Alpes (Austria) (Salomon, 1895), del N de Vietnam y Tailandia (Vu Khuc & Tran Huyen, 1998), de Malasia (Tamura, 1973), de la Lombardía (Italia) (Rossi Ronchetti, 1959); *Triásico Superior*: de China (Gou, 1993); Carniense del S de los Alpes (Salomon, 1895; Bittner, 1895, 1900; Broili, 1904; Allasinaz, 1966; Fürsich & Wendt, 1977; Posenato, 2008a, b), de los Cárpatos (Eslovaquia) (Bujnovsky *et al.*, 1975; Kochanová *et al.*, 1975), de Jordania (Cox, 1924); Rhaetiense del Tibet (China) (Hallam *et al.*, 2000), del E de los Alpes (Austria) (Tomašových, 2006a, b).

- *Dominio Circumpacífico: Triásico Inferior*: Olenkiense de Japón (Nakazawa, 1961; Hayami, 1975); *Triásico Superior*: de Japón (Hayami, 1975), Noriense de Oregón (Newton en Newton *et al.*, 1987), Noriense de Sonora (México) (Damborenea en Damborenea & González-León, 1997).
- *Dominio Austral: Triásico Superior*: Carniense de Nueva Zelanda (Waterhouse, 1960).
- *Dominio Boreal: Triásico Superior*: Carniense de la zona ártica de la Columbia Británica (Canadá) (Tozer, 1962, 1970).

- **Modo de vida: B, E, S, Epi, Se**

La morfología externa de la concha de las distintas especies atribuidas a *Mysidioptera* indica que viviría epibisado, dado que la mayoría presenta escotadura bisal. Podría vivir tanto en sustratos duros como blandos (Newton, *op. cit.*). Se les encuentra en gran variedad de facies por lo que se supone que colonizaría distintos ambientes (Damborenea, *op. cit.*).

- **Mineralogía: Biminerálica** (Cox *et al.*, 1969; Carter, 1990a, p. 215)

No existen datos sobre la concha de *Mysidioptera*. Información para la familia Limidae.

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa interna: aragonito (no nacarada)

#### Género *Plagiostoma* J. Sowerby, 1814

Especie tipo: *Plagiostoma giganteum* J. Sowerby, 1814

- **Rango estratigráfico: Triásico Medio (Anisiense)–Cretácico Superior (Maastrichtiense)** (Komatsu *et al.*, 2004a; Abdel-Gawad, 1986)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango desde el Triásico Medio hasta el Cretácico Superior. Sepkoski (2002), sin embargo lo considera presente desde el Triásico Inferior (Induense) e indica que extrae los datos de Abdel-Gawad (1986), pero este autor solo habla de *Plagiostoma* en el Cretácico. Este dato es erróneo, puesto que *Plagiostoma* no se localiza antes del Triásico Medio (ver citas en distribución paleogeográfica), y puede que haya sido derivado de *Mysidioptera* del Triásico Inferior (Bittner, 1895; Waller & Stanley, 2005).

Dagys & Kurushin (1985) citan a *Plagiostoma aurita* (Popow, 1964) y a *Plagiostoma popovi* Kurushin en Dagys & Kurushin, 1985 en el Triásico Inferior, pero los ejemplares figurados tienen poco que ver con la diagnosis del género *Plagiostoma*.

- **Distribución paleogeográfica: Tethys, Circumpacífico y Austral**

Aunque no tenemos evidencia directa de su presencia en el dominio Boreal, varios trabajos lo citan en esta área en nuestro intervalo de estudio (Kurushin, 1990; Polubotko & Repin, 1990). Debido a los problemas en localizar bibliografía de esta zona, no podemos descartar con seguridad su distribución en este dominio.

- *Dominio Tethys: Triásico Medio*: de Hungría (Szente, 1997), de Polonia (Kaim, 1997); Anisiense de Alemania (Hautmann, 2006a), del S de China (Sha *et al.*, 1990; Komatsu *et al.*, 2004a), de Suiza (Zorn, 1971); Ladiniense de Cerdeña (Italia) (Posenato, 2002; Posenato *et al.*, 2002), de Malasia (Tamura, 1973; Tamura *et al.*, 1975); *Triásico Superior*: de China (Chen, 1982a; Gou, 1993), de Omán (Hudson & Jefferies, 1961); Carniense

de Malasia (Tamura *et al.*, 1975), de la Lombardía (Italia) (Allasinaz, 1966); Noriense del Himalaya (Tibet, China) (Yin *et al.*, 1999), del S de china (Wen *et al.*, 1976; Sha *et al.*, 1990), del NW de China (Lu, 1981); Noriense – Rhaetiense de Irán y de los Alpes (Hautmann, 2001a); Rhaetiense del E de los Alpes (Austria) (Tomašových, 2006a, b), del Tibet (China) (Hautmann *et al.*, 2005; Yin & McRoberts, 2006), de Hungría (Vörös, 1981), de la Lombardía (Italia) (Allasinaz, 1962); Jurásico Inferior: Hetangiense del S de Inglaterra (Ivimey-Cook *et al.*, 1999), del Tibet (China) (Hautmann *et al.*, 2005; Yin & McRoberts, 2006), de Italia (Gaetani, 1970); Hetangiense – Sinemuriense de Inglaterra y Francia (Liu, 1995), de la Lombardía (Italia) (Allasinaz, 1962); Sinemuriense del Cáucaso (SW de Rusia) (Ruban, 2006b), de Portugal y Marruecos (Liu, 1995).

- Dominio Circumpacífico: Triásico Medio: Ladiniense de Nevada (USA) (Waller & Stanley, 2005); Triásico Superior: de Japón (Kobayashi & Ichikawa, 1949a; Tokuyama, 1959a); Carniense de Japón (Hayami, 1975); Noriense de Oregón (USA) (Newton en Newton *et al.*, 1987; pero ver Waller & Stanley, 2005); Jurásico Inferior: de Méjico? (Damborenea en Damborenea & Gómez-León, 1997); Hetangiense – Sinemuriense del W de Canadá (Aberhan, 1998a), de Méjico y Texas (Liu, 1995), del N de Chile (Aberhan, 1994a); Sinemuriense de Japón (Hayami, 1975; Hayami en Sato & Westermann, 1991).
- Dominio Austral: Jurásico Inferior: Sinemuriense de la Cuenca Neuquina (Argentina) (Damborenea, 1996a; Damborenea & Manceñido, 2005b).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Como a la mayoría de los límidos se le supone un modo de vida epibisado. Aunque no se ha encontrado ninguna descripción en la que se observara la escotadura bisal, suponemos que el biso saldría por debajo de la aurícula anterior. No se puede descartar que pudiera nadar eventualmente, pero se cree que sería improbable dado el grosor de su concha (Seilacher, 1984); lo más probable es que viviera reclinado sobre la amplia base anterior que presenta.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 215; Carter, 1990b, p. 345)
  - Capa externa: calcita (prismática)
  - Capa interna: aragonito (no nacarada)

Género *Serania* Krumbeck, 1923

Especie tipo: *Serania seranensis* Krumbeck, 1923

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense - Rhaetiense)** (Hautmann, 2001a)

Según Kutassy (1931), *Serania* fue descrito por Krumbeck en 1923 en el Noriense de Indonesia y Persia. Cox *et al.* (1969) le asignaron edad Noriense, al igual que Sepkoski (2002) que toma los datos de Hallam (1981). Posteriormente ha sido citado también en el Rhaetiense (Hautmann, 2001a).

- Distribución paleogeográfica: **E Tethys**

*Serania* es un género monoespecífico y endémico del E del Tethys.

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Noriense de Indonesia y Persia (Kutassy, 1931); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Al igual que la mayoría de los miembros de la familia Limidae, *Serania* viviría epibisado, de forma parecida a como lo haría *Plagiostoma* (Hautmann, 2001a). De la profunda escotadura bisal que presenta *Serania seranensis* (ver Cox *et al.*, 1969, N392) se deduce que el biso debía de ser fuerte.

- Mineralogía: **Biminerámica** (Cox *et al.*, 1969; Carter, 1990a, p. 215)

No existen datos sobre la concha de *Serania*. Información para la familia Limidae.

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa interna: aragonito (no nacarada)

Género *Tirolidia* Bittner, 1895

Especie tipo: *Lima (Tirolidia) haueriana* Bittner, 1895

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Ladiniense) – Superior (Carniense)** (Diener, 1923)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Medio – Superior. Bittner (1895) describió el género en materiales del Ladiniense y Carniense del sur de los Alpes. Diener (1923) y Kutassy (1931) ofrecen los mismos datos. Poco más se ha podido saber de este género que parece ser endémico del sur de los Alpes, salvo que Hallam (1981) le asigna rango Ladiniense – Carniense del oeste del Tethys.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**

- *Dominio Tethys*: Triásico Medio: Ladiniense del S de los Alpes (Bittner, 1895); Triásico Superior: Carniense del S de los Alpes (Bittner, 1895).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Dado que es ligeramente inequilateral y tiene las aurículas desiguales no es un buen candidato entre los límidos para ser nadador. Se le atribuye un modo de vida epibisado similar al resto de los miembros de esta familia.

- Mineralogía: **Biminerámica** (Cox *et al.*, 1969; Carter, 1990a, p. 215)

No existen datos sobre la concha de *Tirolidia*. Información ofrecida para la familia Limidae.

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa interna: aragonito (no nacarada)

Género *Antiquilima* Cox, 1943

Especie tipo: *Lima antiquata* J. Sowerby, 1818

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Ladiniense) – Cretácico Inferior (Aptiense)** (Waller & Stanley, 2005; Hayami, 1965 *fide* Waller & Stanley, 2005)

Cox *et al.* (1969) lo consideraron presente en el Jurásico (Liásico – Bajociense), pero desde entonces, nuevos hallazgos han ampliado el rango observado de este género. La cita de edad más antigua de *Antiquilima* corresponde al Ladiniense de Nevada (Waller & Stanley, 2005) y la más moderna al Cretácico Inferior (Aptiense) (Hayami, 1965 *fide* Waller & Stanley, 2005).

- Distribución paleogeográfica: **Cosmopolita**

Según Damborenea (2000), *Antiquilima* se originaría en el E del Pacífico y se extendería posteriormente al dominio del Tethys, lo cual está de acuerdo con los datos hallados del género.

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a); Rhaetiense de los Alpes (Austria) (Tomašových, 2006a, b), del Tíbet (China) (Yin & McRoberts, 2006), del W de los Cárpatos (Eslovaquia) (Tomašových, 2004); Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense de Inglaterra (Liu, 1995); Sinemuriense de Francia (Vörös, 1971; Liu, 1995), de los Apeninos (Italia) (Monari, 1994).
- Dominio Circumpacífico: Triásico Medio: Ladiniense de Nevada (USA) (Waller & Stanley, 2005); Triásico Superior: Noriense del N de Chile (Hayami *et al.*, 1977), de Oregón (USA) (Newton, 1986; Newton en Newton *et al.*, 1987); Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense del N de Chile (Aberhan, 1994a); Sinemuriense de Canadá (Aberhan, 1998a), de Japón (Hayami, 1975).
- Dominio Austral: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Argentina (Damborenea, 1996a; Damborenea & Manceñido, 2005b; Damborenea & Lanés, 2007).
- Dominio Boreal: Triásico Superior: Noriense del NE de Asia (Kurushin, 1990; Polubotko & Repin, 1990); Noriense – Rhaetiense del E de Siberia (Kiparisova *et al.*, 1966 *fide* Hayami *et al.*, 1977); Jurásico Inferior: Hetangiense del NE de Asia (Kurushin, 1990; Polubotko & Repin, 1990).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

En la mayoría de las especies se observa escotadura bisal (ej. ejemplares descritos en Hayami *et al.*, 1977; Newton en Newton *et al.*, 1987; Hautmann, 2001a) por lo que lo más probable es que viviera epibisado como el resto de los límidos. Según Newton (*op. cit.*), *Antiquilima* podría romper el biso y nadar cortas distancias, al igual que algunas especies actuales de la familia Limidae. Sin embargo, dada su morfología externa no sería un buen nadador.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Cox *et al.*, 1969; Carter, 1990a, p. 215; Waller & Stanley, 2005)
  - Capa externa: calcita (prismática)
  - Capa interna: aragonito (no nacarada)

Género *Ctenostreon* Eichwald, 1862

Especie tipo: *Ostracites pectiniformis* von Schlotheim, 1820

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Rhaetiense superior) – Cretácico Inferior**



**(Valanginiense?)**

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Jurásico Inferior (Liásico) – Cretácico Inferior (Neocomiense). Sepkoski (2002) lo ajusta al Hetangiense inferior extrayendo los datos de Hallam (1977, 1987). El origen de este género se ha considerado durante mucho tiempo en el Hetangiense (Hallam, 1977, 1987, 1990a), hasta que recientemente Yin *et al.* (2004) y Yin & McRoberts (2006) han encontrado a *Ctenostreon* en capas consideradas por estos autores como transicionales entre el Rhaetiense y el Hetangiense. La presencia de este género en el Himalaya (Tibet) ha sido datada como Rhaetiense por encontrarse asociado con el ammonoideo *Choristoceras* (Yin *et al.*, 2004).

No sabemos a qué parte del Neocomiense se refieren Cox *et al.* (1969), ya que el Neocomiense engloba el Berriasiense, el Valanginiense y el Hauteriviense en la tabla estratigráfica internacional actual. La cita de edad más moderna localizada del género data del Valanginiense (Császár & Turnšek, 1996), aunque los ejemplares no están figurados ni descritos. Asignaremos provisionalmente rango estratigráfico hasta este piso.

- **Distribución paleogeográfica: Tethys, Austral y Circumpacífico**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Rhaetiense del S de China (Yin *et al.*, 2004; Yin & McRoberts, 2006); Jurásico Inferior: Hetangiense del Tibet (China) (Yin & McRoberts, 2006; Yin *et al.*, 2007).
- *Dominio Austral*: Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense de la Cuenca Neuquina (Argentina) (Damborenea, 1996a; Damborenea & Manceñido, 2005b).
- *Dominio Circumpacífico*: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Japón (Hayami, 1975), de Chile (Aberhan, 1994a).

- **Modo de vida: B, E, S, Epi, Se**

*Ctenostreon* es considerado como un bivalvo epibisado, aunque la escotadura bisal no es muy marcada y a veces no se observa. Su concha es bastante gruesa comparada con la del resto de miembros de esta familia, por lo que suponemos que no necesitaría un biso demasiado fuerte. Seilacher (1984) considera que debido a su gruesa concha y las espinas que presenta, es uno de los límidos de los que se podría excluir un modo de vida nadador sin lugar a dudas; probablemente sea un reclinado pleurotético.

- **Mineralogía: Biminerálica** (Cox *et al.*, 1969; Carter, 1990a, p. 215)

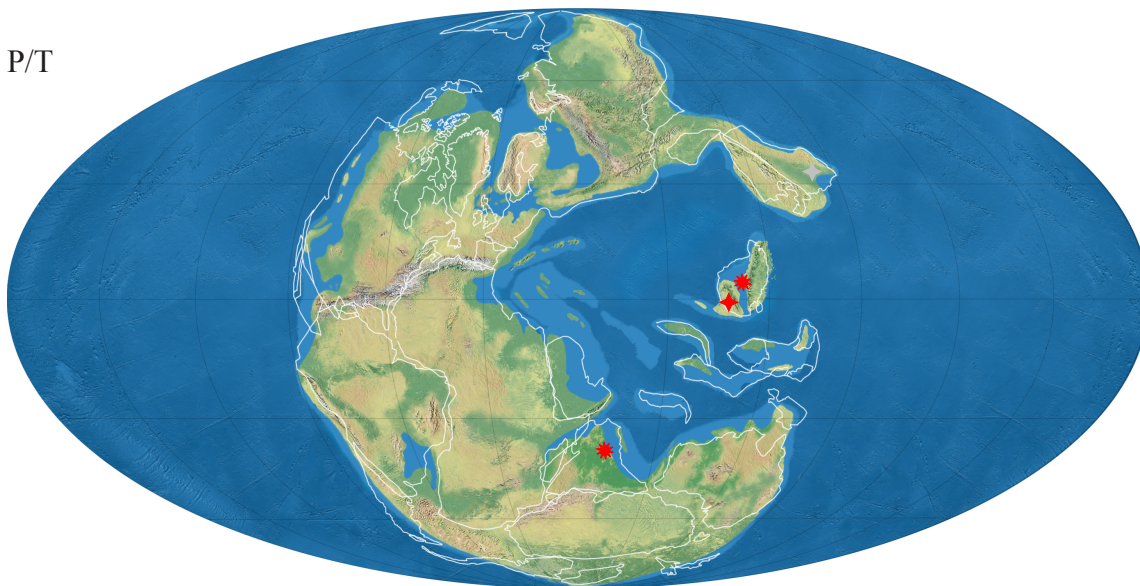
No existen datos sobre la concha de *Ctenostreon*. Información ofrecida para la familia Limidae.

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa interna: aragonito (no nacarada)

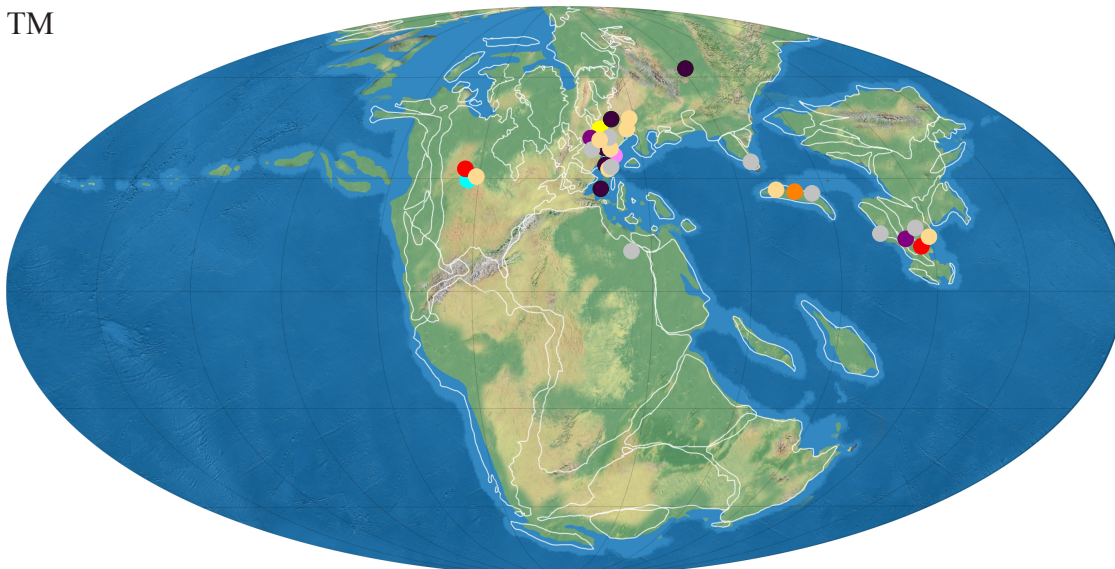
---

Figura 2.24 (página anterior)- Distribución paleogeográfica para la familia Limidae Rafinesque: P/T: durante el Pérmico Superior y el Triásico Inferior; TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Palaeolima* Hind: \* Pérmico Superior ♦ Triásico Inferior ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Aviculolima* E. Phillippi: ● Triásico Medio; Género *Badiotella* Bittner: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Limatula* Wood: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Limea* Bronn: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Mysidioptera* Salomon: ♦ Triásico Inferior ● Triásico Medio ▲ Jurásico Inferior; Género *Plagiostoma* J. Sowerby: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Serania* Krumbeck: ■ Triásico Superior; Género *Tirolidia* Bittner: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Antiquilima* Cox: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Ctenostreon* Eichwald: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior.

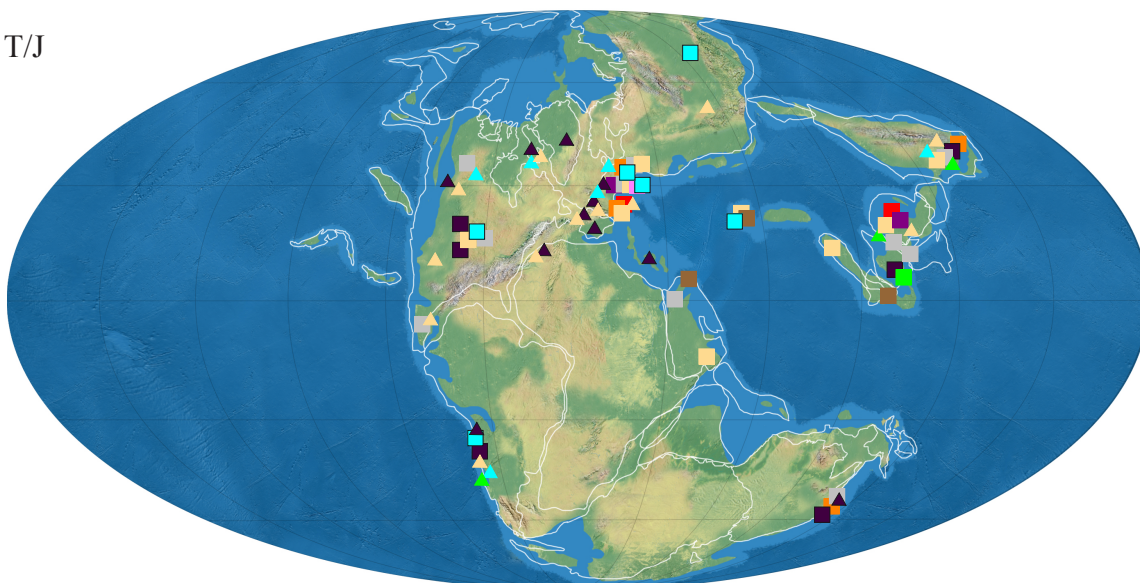
P/T



TM



T/J



## Superfamilia Ostreoidea Wilkes, 1810

### Familia Gryphaeidae Vialov, 1936

#### Género *Gryphaea* Lamarck, 1801

Especie tipo: *Gryphaea arcuata* Lamarck, 1801

Newell & Boyd (1970, 1989, 1995) muestran la semejanza morfológica externa entre *Pseudomonotis* y *Gryphaea* (ver fig. 47 en Newell & Boyd, 1995). Estos géneros solo pueden diferenciarse en muchos casos por la microestructura de la concha y por la valva de fijación al sustrato (la derecha en el primer caso y la izquierda en el segundo) (Newell & Boyd, 1995). Muchas de las citas de *Pseudomonotis* en el Triásico y el Jurásico podrían ser en realidad *Gryphaea*, ya que *Pseudomonotis* es considerado un género paleozoico y no es un ostreido.

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Carniense)–Cretácico Superior (Campaniense)** (McRoberts, 1992; Newell & Boyd, 1989)

Cox *et al.* (1971) consideraron a *Gryphaea* presente en el Triásico Superior del dominio Boreal y durante casi todo el Jurásico (Hetangiense – Oxfordiense) en todo el mundo. Nuevos hallazgos han modificado el rango estratigráfico observado de este género. *Gryphaea* se encuentra en el Triásico Superior, desde el Carniense (McRoberts, 1992) en el margen Este del Paleopacífico además de en el dominio Boreal. Durante el Noriense superior y el Rhaetiense, no se ha localizado en ninguna parte, por lo cual McRoberts (1992) lo interpreta como un taxón lázaro que reaparecería en el Hetangiense.

En cuanto a la cita más antigua localizada, data del Cretácico Superior (Newell & Boyd, 1989). Aunque hay trabajos que citan al género hasta en el Pleistoceno, no serán tenidos en cuenta ya que son puramente bioestratigráficos y ni describen el material ni lo figuran (ver rango estratigráfico en PBDB).

- **Distribución paleogeográfica: Cosmopolita**
  - *Dominio Tethys*: **Jurásico Inferior**: del Tibet (China) (Gou, 2003); Hetangiense de Italia (Gaetani, 1970); Hetangiense – Sinemuriense de Francia (Liu, 1995; Nori & Lathuilière, 2003), de Inglaterra, España, Portugal y Marruecos (Liu, 1995).
  - *Dominio Circumpacífico*: **Triásico Superior**: Carniense – Noriense de Canadá y de Oregón y Nevada (USA) (McRoberts, 1992), del N y S de Alaska (McRoberts, 1992; McRoberts & Blodgett, 2000).; Noriense de Chile (Hayami *et al.*, 1977); **Jurásico Inferior**: Hetangiense de Chile (Aberhan, 1994a); Sinemuriense de Chile (Aberhan, 1994a; Malchus & Aberhan, 1998).
  - *Dominio Austral*: **Jurásico Inferior**: Sinemuriense de Argentina (Damborenea & Manceñido, 2005b; Damborenea & Lanés, 2007).
  - *Dominio Boreal*: **Triásico Superior**: de la zona ártica de Siberia (Kiparisova, 1954); Carniense de las Islas Árticas (Canadá) (Tozer, 1970).
- **Modo de vida: B, E, S, R, Se**

Algunas especies de *Gryphaea* viven cementadas al sustrato durante estadios juveniles, pero



T/J

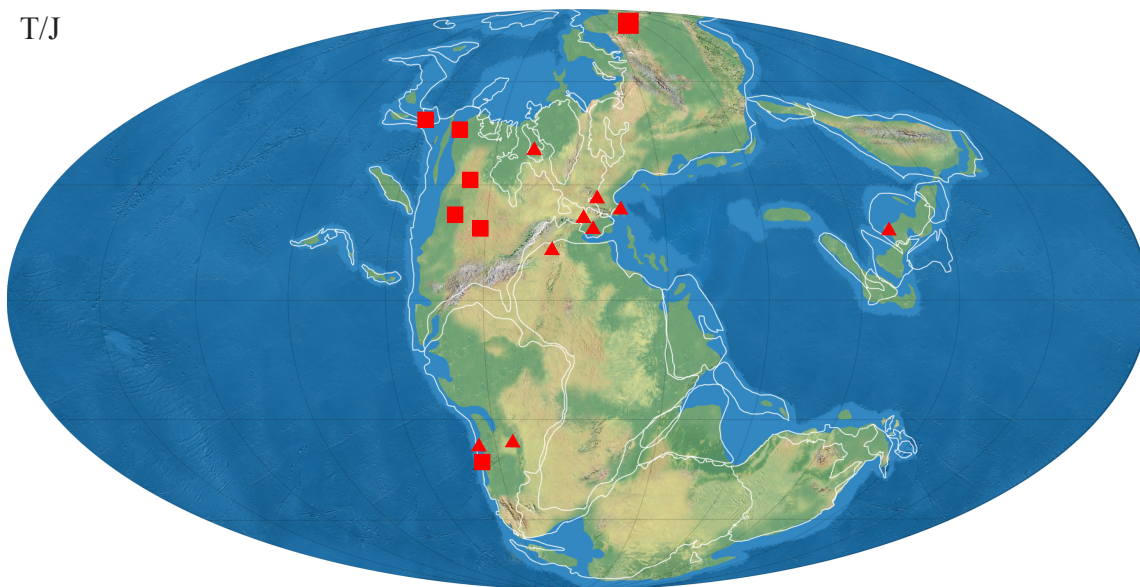


Figura 2.25 - Distribución paleogeográfica para la familia Gryphaeidae Vialov: T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Gryphaea* Lamarck: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior.

en edad adulta suelen vivir reclinadas sobre el sustrato (Fürsich *et al.*, 2001). Seilacher (1984) interpretó a determinadas especies de *Gryphaea* que viven en sustratos blandos como un “cup-shaped recliner”, que descansaría sobre su valva izquierda, la cual es fuertemente convexa y gruesa a diferencia de la valva derecha plana y lisa. La valva izquierda sirve para anclarse en sedimentos blandos. Viviría epifaunalmente o parcialmente enterrado. Suelen encontrarse en sedimentos de grano fino (arcillas, margas) los cuales se caracterizan por ser ambientes marinos de baja energía (Lewy, 1976).

La morfología de la concha de *Gryphaea*, al igual que en otros ostreidos, está fuertemente influenciada por el ambiente en el que viven. Nori & Lathuilière (2003) demuestran que varios factores (temperatura, nivel de oxígeno y la humedad) son responsables de las distintas morfologías.

- Mineralogía: Biminerámica? (Carter, 1990a, p. 232)

Aunque no se conoce la microestructura de los ejemplares triásicos, en los jurásicos se observa una capa externa prismática y otra interna foliada, ambas calcíticas (Carter, 1990a). Sin embargo, McRoberts & Carter (1994) encuentran que las capas media e interna de *G. nevadensis* eran originalmente de microestructura nacarada (aragonítica).

## Familia Ostreidae Wilkes, 1810

Género *Umbrostroma* Hautmann, 2001

Especie tipo: *Umbrostroma emamii* Hautmann, 2001

Hautmann (2001b) crea el género para incluir a unos ejemplares del Triásico Superior de Irán que se fijan por la valva izquierda, lo cual constituye el carácter más consensuado para definir las verdaderas ostras; construyen arrecifes y que poseen microestructura foliar y capa interna aragonítica, pero considera que estos estudios son preliminares. Crea dos especies nuevas, *Umbrostroma emamii* y *Umbrostroma iranica* y tentativamente considera a *Umbrostroma*?

aff. *parasitica* (Krumbeck, 1913). Posteriormente, Márquez-Aliaga *et al.* (2005a) examinan una muestra de cientos de ejemplares atribuidos a *Enantiostreon difforme* (Goldfuss, 1833) [= *Ostracites cristadiformis* Schlotheim, 1820] y *Enantiostreon spondyloides* (Schlotheim, 1820) del Muschelkalk Inferior y Superior (Triásico Medio, Anisiense-Ladiniense) de la “cuenca germánica”, procedentes de niveles equivalentes a los utilizados por los autores de las especies de *Enantiostreon* que atribuyen a verdaderas ostras. Los autores, aceptan que la primera cita de ostreidos en estos materiales se debe a Seilacher (1954), quien clasificó como *Alectryonia* (= *Lopha*), pero con morfología de *Enantiostreon*, a unos ejemplares fijados por su valva izquierda a conchas de *Plagiostoma*. Este autor se basa en el tipo de “retorcimiento” de las valvas y en el patrón antimarginal de los pliegues de la concha; criterio que desarrollan Checa y Jiménez (2003b) para los bivalvos cementantes y que es característico de los ostreidos. En el mismo trabajo, Márquez-Aliaga *et al.* (2005a) estudian los ejemplares del Muschelkalk hispano (Ladiniense) atribuidos a *E. difformis* (Márquez-Aliaga, 1985) en los que se han realizado estudios microestructurales (De Renzi & Márquez-Aliaga, 1980; Márquez-Aliaga y Martínez, 1990; Márquez-Aliaga y Márquez, 2000) verificándose la presencia de un ectostraco calcítico foliar y una capa interna reemplazada por esparita de posible origen aragonítico; este tipo de microestructura es característica de los ostreidos. Sin embargo, la ausencia de características internas, en todos los ejemplares estudiados, no permite cerrar el controvertido problema sobre el origen de las ostras. Así, hemos comprobado que se han generado varias replicas a esta propuesta incluyendo, además, otros aspectos evolutivos (ver discusión en Márquez-Aliaga *et al.*, 2005a; Hautmann, 2006b; Checa *et al.*, 2006 y Malchus, 2008). Otros autores, como Ivimey-Cook *et al.* (1999) o Yin & McRoberts (2006), prefieren incluir a la especie *Enantiostreon difforme* dentro del género *Terquemia* Cox, 1964 pero no parece muy justificada su propuesta. En este trabajo, aceptamos provisionalmente los criterios de Márquez-Aliaga *et al.* (2005).

- **Rango estratigráfico: Triásico Medio (Anisiense) - Superior (Noriense – Rhaetiense)** (Márquez-Aliaga *et al.*, 2005a; Hautmann, 2001b)

Hautmann (2001a, b) le asigna rango Noriense – Rhaetiense. Aceptando las especies atribuidas por Márquez-Aliaga *et al.* (2005a), el rango se extendería desde el Triásico Medio con la aparición en el Anisiense de *U. cristadiformis* y *U. spondyloides*.

- **Distribución paleogeográfica: Tethys**
  - *Domino Tethys*: **Triásico Medio**: Anisiense de Polonia (Kaim, 1997), de Bulgaria (Budurov *et al.*, 1993), de Hungría (Szente, 1997); Ladiniense de Cerdeña (Márquez-Aliaga *et al.*, 2000a; Posenato, 2002), de España (Márquez-Aliaga, 1985; Márquez-Aliaga & Martínez, 1996); **Triásico Superior**: Noriense de Indonesia (Diener, 1923); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a, b; Fürsich & Hautmann, 2005), Rhaetiense de Inglaterra (Ivimey-Cook *et al.*, 1999), ?Rhaetiense del Tibet (Yin & McRoberts, 2006).
- **Modo de vida: B, E, S, C, Se**

Aunque Hautmann (2001a, b) considera que *Umbrostrea* viviría cementada al sustrato por la valva izquierda, las especies *U. cristadiformis* y *U. spondyloides* son ambivalentes a este respecto, pudiendo fijarse indistintamente por ambas valvas (Márquez-Aliaga *et al.*, 2005a). Vivirían formando pequeños arrecifes en ambientes totalmente marinos y asociados con corales, braquiópodos y otros bivalvos (Hautmann, 2001b).



- **Mineralogía: Biminerálica** (De Renzi & Márquez-Aliaga, 1980; Carter *et al.*, 1998; Hautmann, 2001b)

Hautmann (2001b) en la diagnosis del género indica que la concha de las especies atribuidas a este género se caracteriza por tener una capa externa prismática simple regular calcítica, una capa media foliada calcítica y una capa interna aragonítica de microestructura desconocida. *U. cristadiformis* posee una capa externa foliada calcítica y una interna aragonítica (De Renzi & Márquez-Aliaga, 1980). Según Carter *et al.* (1998), *U. spondyloides* del Muschelkalk superior (Ladiniense) del SW de Alemania poseería una capa interna aragonítica y unas capas media y superior calcíticas, esta última con microestructura prismática irregular y regular a homogénea.

- Capa externa: calcita (prismática simple/foliada)
- Capa media: calcita (foliada?)
- Capa interna: aragonito (nacarada?)

#### Género *Actinostreon* Bayle, 1878

Especie tipo: *Ostrea solitaria* J. Sowerby, 1825

*Palaeolopha* Malchus, 1990 sinonimia junior de *Actinostreon* (ver discusión para *Palaeolopha* en el apartado 2.5).

Cox *et al.* (1969) consideraron a *Actinostreon* subgénero de *Lopha* y esto fue seguido por la mayoría de los autores. Sin embargo, Malchus (1990) incluye a *Actinostreon*, junto a *Palaeolopha*, en su nueva familia Palaeolophidae y lo considera género independiente de *Lopha*.

Checa & Jiménez-Jiménez (2003b) incluyeron a la especie *Enantiostreon difforme* (Golduss, 1833) [= *Ostracites cristadiformis* Schlotheim, 1823] en *Actinostreon* siguiendo la sinonimia propuesta por Hautmann (2001b, p. 359), *Actinostreon* (= *Palaeolopha* Malchus, 1990), ya que Malchus (1990) había incluido a la especie en cuestión en *Palaeolopha*. Posteriormente, en Márquez-Aliaga *et al.* (2005) incluyen a *cristadiformis* en *Umbrostrea* Hautmann, 2001.

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Rhaetiense) – Cretácico Superior (Maastrichtiense)** (Hautmann, 2001b; Chiplonkar & Badve, 1977)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Jurásico – Cretácico, dato que incorpora Sepkoski (2002) añadiendo Maastrichtiense como última aparición, pero sin indicar la fuente original. Las citas más antiguas localizadas datan del Rhaetiense (Ivimey-Cook *et al.*, 1999; Hautmann, 2001b). Esta muy bien representado durante todo el Jurásico y se han localizado muy pocas citas durante el Cretácico. El último registro del que se tiene constancia es en el Maastrichtiense con la especie *Lopha (Actinostreon) diluviana* (Linné) (Chiplonkar & Badve, 1977), citada también por Ayyasami (2006) en el Turoniense, ambos en el S de la India, aunque este último es un trabajo bioestratigráfico. Sin embargo esta especie es asignada al género *Lopha* en muchos casos, pero siguiendo a Malchus (1990) el género *Lopha* aparece en el Terciario.

- **Distribución paleogeográfica: Tethys, Circumpacífico y Austral**

- **Dominio Tethys: Triásico Superior: Rhaetiense** de Inglaterra (Penarth Group) (Ivimey-

Cook *et al.*, 1999), de Austria (Hautmann, 2001b).

- *Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior*: Hetangiense – Sinemuriense de Méjico y Texas (USA) (Liu, 1995), de los Andes (Chile y Argentina) (Damborenea, 1996a, 2000); Sinemuriense de Chile (Aberhan, 1994a; Sha *et al.*, 2002), de Japón (Toyora Group) (Hayami, 1975).
- *Dominio Austral: Jurásico Inferior*: Hetangiense – Toarciense de los Andes (Chile y Argentina) (Damborenea, 1996a, 2000).

- Modo de vida: **B, E, S, C, Se**

*Actinostreon* se cementa por su valva izquierda al sustrato. Suelen formar agrupaciones en ambientes marinos de alta energía (Sha *et al.*, 2002). Se fijan tanto a sustratos inertes como a las conchas de otros organismos. Lo más habitual es que se cementen en otros individuos de la generación anterior, pero también se les encuentra sobre otros bivalvos (ej. *Modiolus*, en Ivimey-Cook *et al.*, 1999) o de forma solitaria (Machalski, 1998). Según Sha (2002) los ostreidos poseen larvas planctotróficas que son las responsables de su gran dispersión.

- Mineralogía: **Calcítica** (Carter, 1990a; Hautmann, 2001b)

Carter (1990a) interpreta para la especie *Lopha haidingeriana* (Emmrich, 1853), que las capas media e interna serían predominantemente foliadas puede que también exista una fina capa externa prismática. Hautmann (2001b) en uno de sus ejemplares de *Actinostreon haidingerianum* (Emmrich, 1853) no encuentra trazas de que la capa interna fuera aragonítica y en un corte en sección tangencial observa finas capas de estructura foliada. El aragonito se encontraría limitado al miostraco y ligostraco (Hautmann, 2001b). Las conchas muestran una estructura típica en cámaras biconvexas (Malchus, 1998).

- Capa externa: calcítica (prismática?)
- Capa media: calcítica (foliada regular)
- Capa interna: calcítica (foliada regular)

#### Género *Liostrea* Douvillé, 1904

Especie tipo: *Ostrea sublamellosa* Dunker, 1846

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense) – Cretácico Superior (Cenomaniense)** (Hayami, 1975; Carter, 1990a)

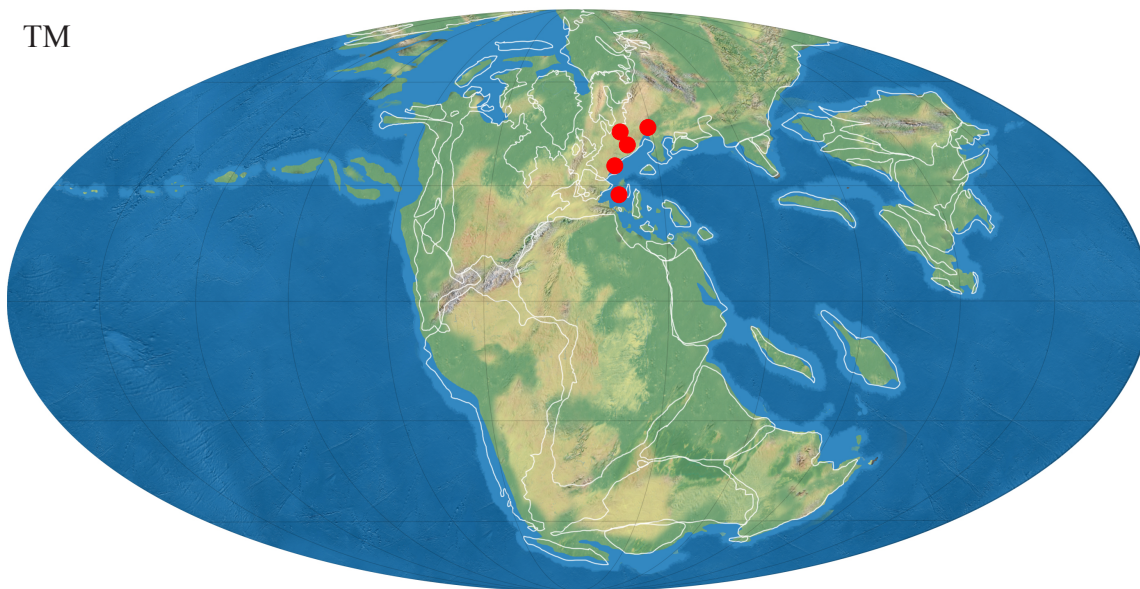
Cox *et al.* (1971) consideraron a *Liostrea* presente en el Noriense de Siberia y del Rhaetiense al Jurásico de Europa. Posteriormente, el género fue citado en el Carniense de Japón (Hayami, 1975). La cita de edad más antigua localizada data del Ladiniense (Waller en Waller & Stanley, 2005), pero en sus ejemplares no se observan caracteres que permitan hacer una asignación fidedigna. Esta cita queda como dudosa a la espera de que más ejemplares en esa zona puedan verificar que realmente se trata de *Liostrea*. Si se confirman, el origen de *Liostrea* se remontaría al Triásico Medio.

En cuanto a la última aparición de este género, según Carter (1990a), al menos llegaría al Cretácico con la especie *Liostrea oxiana* Romer, que según Seeling & Bengtson (1999) se encuentra en el Cenomaniense.

• Distribución paleogeográfica: Cosmopolita

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense de China (Chen, 1982a), de Italia? (Gaetani, 1970); Rhaetiense del Tibet (China) (Hautmann *et al.*, 2005?; Yin & McRoberts, 2006), de Inglaterra (Ivimey-Cook *et al.*, 1999), de Italia (Gaetani, 1970); Jurásico Inferior: Hetangiense del Tibet (China) (Hautmann *et al.*, 2005?; Yin & McRoberts, 2006), de Inglaterra (Ivimey-Cook *et al.*, 1999; Liu, 1995), de Italia (Gaetani, 1970); Sinemuriense de Inglaterra y Portugal (Liu, 1995).
- *Dominio Circumpacífico*: Triásico Superior: Carniense de Perú? (Cox, 1949); Noriense de Oregón (USA) (Newton, 1986; Newton en Newton *et al.*, 1987); Jurásico Inferior: Sinemuriense de Japón (Hayami, 1975).
- *Dominio Austral*: Triásico Superior: Rhaetiense de Argentina (Riccardi *et al.*, 2004).
- *Dominio Boreal*: Triásico Superior: Noriense de Siberia (Cox *et al.*, 1969); Jurásico

TM



T/J

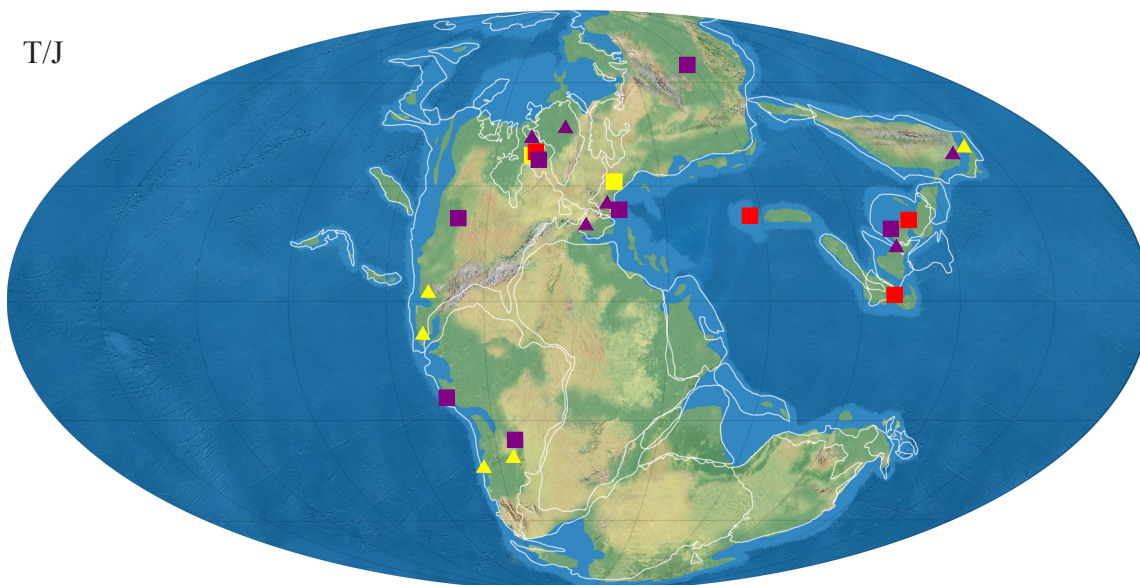


Figura 2.26 - Distribución paleogeográfica para la familia Ostreidae Wilkes: TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Umbrostrea* Hautmann: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Actinostreon* Bayle: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Liostrea* Douvillé: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior.

Inferior: Hetangiense – Sinemuriense de Groenlandia (Liu, 1995).

- Modo de vida: **B/Ps, E, S, C, Se/Mf**

*Liostrea* se cementa al sustrato por la valva izquierda, como el resto de los ostreidos. Al contrario que *Gryphaea*, tiene un área de cementación grande. Se cementa al sustrato o a las valvas de otros bivalvos u otros organismos (Newton en Newton *et al.*, 1987). Se le encuentra habitualmente formando arrecifes durante el Jurásico (Fürsich *et al.*, 1994). Sin embargo, otras especies como *Liostrea erina* (d'Orbigny) se ha encontrado cementada a ammonites del género *Leioceras* en el Jurásico Medio de Opalinum Clay (Suiza), por lo que se le supone un modo de vida pseudoplanctónico (Etter, 1996). Este autor encuentra evidencias para pensar que se cementaba mientras el ammonoideo estaba vivo (ver fig. 4 en Etter, 1996). Se han encontrado otras especies de *Liostrea*, como *L. plastica* (Trautschold) en el Jurásico Superior de Groenlandia, pero no se ha podido comprobar si la cementación era pre o post-mortem (Fürsich, 1982).

- Mineralogía: **Calcítica?** (Carter *et al.*, 1998)

No hay estudios concluyentes acerca de la mineralogía o la microestructura de la concha de *Liostrea*. Según Carter *et al.* (1998) la mineralogía de las distintas capas de la concha de Ostreidae sería calcítica.

## **Superfamilia Dimyoidea Fischer, 1886**

### **Familia Dimyidae Fisher, 1886**

Género *Atreta* Etallon, 1862

Especie tipo: *Ostrea blandina* d'Orbigny, 1849 (designada por Cox, 1964)

*Dimyodon* Munier-Chalmas in Fischer, 1886 sinonimia junior de *Atreta* (ver discusión para *Dimyodon* en el apartado 2.5).

Aunque durante mucho tiempo se le consideró un plicatulido, tanto Fürsich & Werner (1988) como Hodges (1991) demostraron, encontrando en sus ejemplares de *Atreta unguis* (Loriol ex Merian, 1900) y *Atreta intusstriata* (Emmrich, 1853), respectivamente, estructuras dimiarias por las que debía ser incluido en Dimyidae.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense) – Cretácico Superior (Maastrichtiense)** (Bittner, 1895; Abdel-Gawad, 1986)

Cox *et al.* (1969) le asignan rango Triásico Superior (Carniense) – Cretácico Superior (Campaniense). Sepkoski (2002) le asigna como primera aparición el Rhaetiense, basándose en los datos ofrecidos por Skelton & Benton (1993). Los primeros registros de este género datan del Carniense con las especies *A. richtofenni* (Bittner, 1895) y *A. subrichthofeni* (Krumbeck, 1924). Yin (1985) cita a *Dimyodon* en el Anisiense y Ladiniense. Chen *et al.* (2006) consideran que los ejemplares de *Dimyodon* descritos en el Anisiense (*Dimyodon qingyanensis* Yin en Gan & Yin, 1974) son en realidad estadios juveniles de *Protostrea sinensis* Hsu en Hsu & Chen, 1943 (especie tipo de *Protostrea* Chen, 1976). *Atreta nilssoni* (von Hagenow, 1842) es la última



especie localizada del género en el Maastrichtiense (Abdel-Gawad, 1986).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

Durante el rango de estudio solo se ha localizado en el dominio del Tethys, pero en el Pliensbachiense superior es citado en Argentina (Damborenea, 2002a). *Atreta* muestra un patrón de dispersión del W del Tethys hacia el E del Circumpácifico a través del corredor hispánico en el Jurásico Inferior (Damborenea, 2000).

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Carniense del S de los Alpes (Bittner, 1895; Fürsich & Wendt, 1977), de Timor (Krumberck, 1924); Noriense de Omán (Hautmann, 2001a); Noriense – Rhaetiense de Austria (Tanner *et al.*, 2004), de Irán (Hautmann, 2001a, b); Rhaetiense de los Alpes (Austria) (Tomašových, 2006a, b), del W de los Cárpatos (Eslovaquia) (Tomašových, 2004), de Austria y Alemania (Hodges, 1991), de Inglaterra (Penarth Group) (Ivimey-Cook *et al.*, 1999), de Italia (Allasinaz, 1962); Jurásico Inferior: Hetangiense del NW de Europa (Hallam, 1987); Liásico Inferior del S de Wales (Hodges, 1991), de Italia (Allasinaz, 1962).

- Modo de vida: **B, E, S, C, Se**

Se le asigna un modo de vida cementante (por su valva derecha) sobre otros invertebrados en vida, como esponjas (Delvene, 2003; Taylor & Wilson, 2003), equinoideos (Saint-Seine, 1951; Jagt *et al.*, 2007) otros bivalvos como *Plagiostoma*, *Gryphaea*, *Pinna*, *Antiquilima* (Hodges, 1991), *Indopecten* (Hautmann, 2006a), *Lopha*, *Cardinia*, *Myoconcha* y corales (Damborenea, 2002a). Se encuentra asociado con otros bivalvos incrustantes como *Liostrea* (Hodges, 1991) o *Lopha* (Damborenea, 2002a). Suelen encontrarse gregariamente, aunque es raro que se incrusten unos individuos sobre otros, y normalmente se encuentran orientados con la parte dorsal hacia arriba en superficies inclinadas (Damborenea, 2002a).

- Mineralogía: **Biminerálica** (Malchus, 2000)

Hodges (1991) no encuentra concha conservada en sus ejemplares y cree probable que fuera aragonítica originalmente. Malchus (2000) estudia la microestructura de los ejemplares de estados tempranos de la concha de *Atreta* sp. de excelente conservación y encuentra una capa externa foliada calcítica y una capa interna bien desarrollada de microestructura “cross-lamellar”. Hautmann (2001b, 2006a) indica que sus ejemplares poseen una capa externa foliada calcítica y que no se conserva la capa interna.

- Capa externa: calcita (foliada)
- Capa interna: aragonítica (cross-lamellar)

Género *Protostrea* Chen, 1976

Especie tipo: *Ostrea sinensis* Hsu en Hsu & Chen, 1943

Este género también es llamado por error *Proostrea* (Skelton & Benton, 1993; Sepkoski, 2002) o *Prostrea* (Kobayashi & Tamura, 1983a), ya que el autor y el año son los mismos y no existe ningún género descrito con estos nombres. Aunque su especie tipo fue originalmente incluida en Ostreoidea, siguiendo a Skelton & Benton (1993), Komatsu *et al.* (2004) y Chen *et*



al. (2006) incluimos al género en Dimyidae (ver Chen *et al.*, 2006a, para revisión y enmendación del género). Estos últimos autores incluyen a *Dimyodon qingyanensis* Yin en Gan & Yin, 1978 como un estado juvenil de *Protostrea sinnensis* y lo consideran el miembro más antiguo de la familia Dimyidae.

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense)** (Chen *et al.*, 2006a)

El género es monoespecífico y solo conocido en el Anisiense superior en la Formación Qingyan (Stiller, 2000; Komatsu *et al.*, 2004a; Chen *et al.*, 2006a).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental**

- *Dominio Tethys*: Triásico Medio: Anisiense del S de China (Guizhou) (Stiller, 2000; Komatsu *et al.*, 2004a; Chen *et al.*, 2006a).

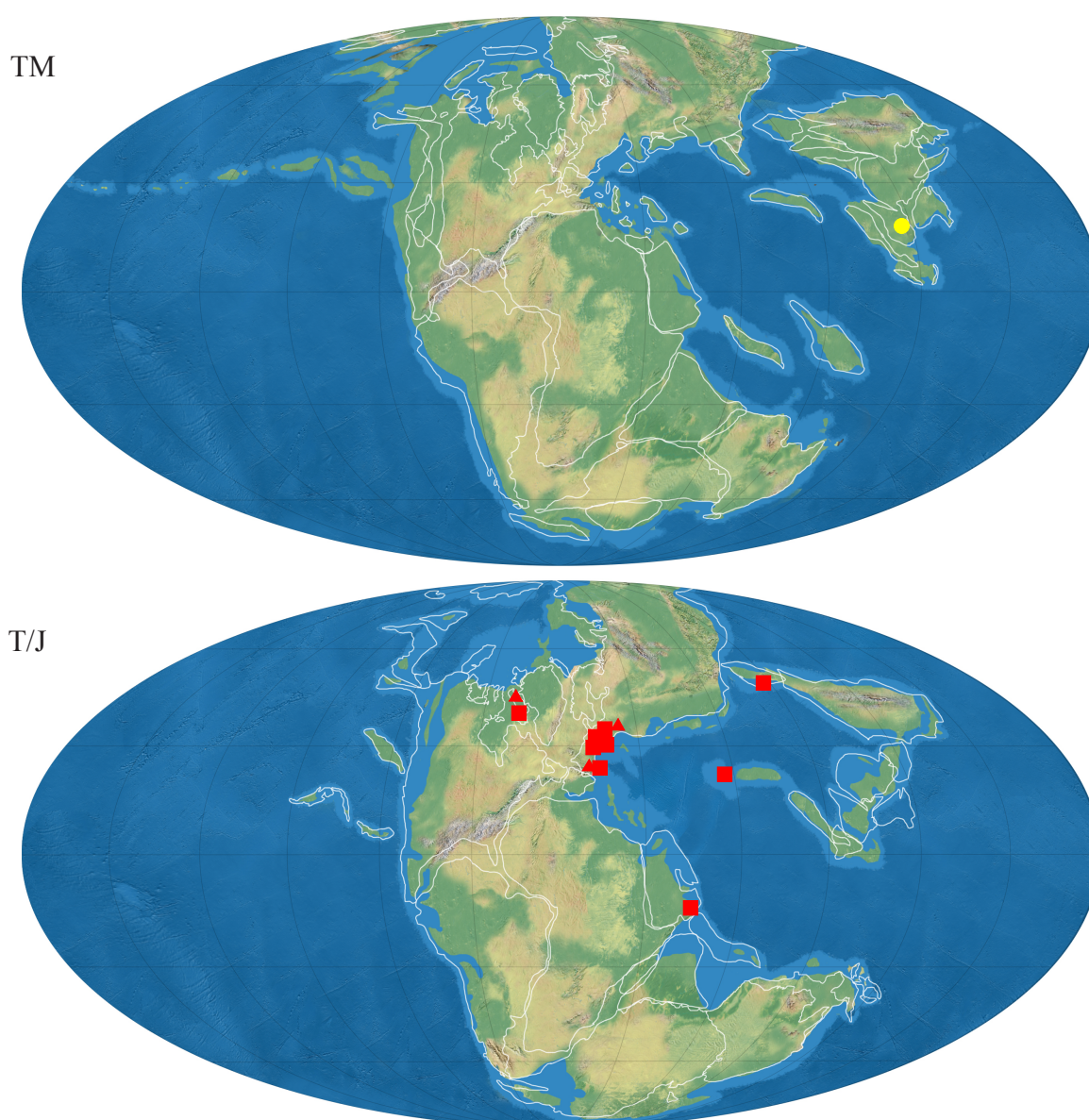


Figura 2.27 - Distribución paleogeográfica para la familia Dimyidae Fischer: TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Atreta* Etallon: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Protostrea* Chen: ● Triásico Medio.

- Modo de vida: **B, E, S, C, Se**

*Protostrea sinnensis* viviría cementada al sustrato por su valva derecha con una area de cementación amplia (Chen *et al.*, 2006a). Suele encontrarse cementado a otras conchas y a corales (Komatsu *et al.*, 2004a). Además *Protostrea* también ha sido sustrato para otros organismos como crinoideos (Stiller, 2000).

- Mineralogía: **Biminerálica**

No se sabe mucho acerca de la mineralogía y microestructura de la concha entre los miembros de la familia Dimyidae. Waller (1978) indica que pueden poseer o no una capa interna de aragonito de microestructura “cross-lamellar” y que no poseen capa prismática simple calcítica. Chen *et al.* (2006a) aunque sus ejemplares poseen conchas recristalizadas en calcita hacen láminas delgadas y encuentran que “... *the shells originally probably had a mainly crossed-lamellar microstructure (originally aragonitic); in parts (at least of right valves) there are relics of (an) irregular simple-prismatic outer layer (s) (originally calcitic)*”.

## Superfamilia Plicatuloidea Watson, 1930

### Familia Plicatulidae Watson, 1930

Género *Harpax* Parkinson, 1811

Especie tipo: *Harpax parkinsoni* Bronn, 1824

Aunque *Harpax* fue considerado sinónimo de *Plicatula* Lamarck, 1801 por Cox *et al.* (1969), algunos autores siguieron considerándolo válido como subgénero de *Plicatula* (Okuneva, 1985; Damborenea, 1993; Aberhan, 1994a, 1998a; Gahr, 2002, entre otros) y recientemente, Damborenea (2002a) lo revalida a nivel de género, distinguiéndolo de *Plicatula* por diferencias en detalles de la charnela, convexidad relativa de las valvas, ornamentación y ligamento (ver discusión en Damborenea, 2002a, p. 86-89).

Las especies incluidas dentro de este género, a falta de conocer la charnela de muchas especies atribuidas a *Plicatula*, serían: *Harpax parkinsoni* Bronn, 1824, *Harpax rapa* (Bayle & Coquand, 1851), *Harpax kolymica* (Polubotko en Kiparisova *et al.*, 1966), *Harpax simplex* Milova, 1976, *Harpax spinosa* J. Sowerby, 1819, *Harpax auricula* (Eudes-Deslongchamps, 1858), entre otras.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense) – Jurásico Inferior (Toarciense)** (Damborenea, 1993; Gahr, 2002)

Es complicado asignar un rango concreto a este género, ya que en muchas especies no se conocen caracteres diagnósticos, como los caracteres de la charnela (Damborenea, 2002a). Los primeros registros localizados datan del Noriense (Okuneva, 1985; Damborenea, 1993) y los últimos del Toarciense Inferior de España y Portugal (Gahr, 2002). Hautmann (2001a, b) considera al género solo presente en el Liásico.

- Distribución paleogeográfica: Boreal y Austral, Tethys?

*Harpax* muestra una distribución bipolar, al menos durante el Jurásico Inferior (Damborenea, 1993, 1996a, 2001). Tiene origen en el dominio Boreal durante el Triásico Superior. Posteriormente, durante el Pliensbachiense - Toarciense, ha sido localizado también en el dominio del Tethys (Gahr, 2002). Con ciertas dudas es también citado en el Tibet en el límite Rhaetiense – Hetangiense (Yin & McRoberts, 2006) y en el Sinemuriense de Marruecos (Tomašových, 2006c).

- *Dominio Boreal: Triásico Superior:* Noriense de Siberia (Okuneva, 1985), del NE de Asia (Polubotko & Repin, 1990); Noriense – Rhaetiense de Siberia (Damborenea, 1993; 2002a); *Jurásico Inferior:* Hetangiense del NE de Asia (Polubotko & Repin, 1990).
- *Dominio Austral: Jurásico Inferior:* de Argentina (Damborenea, 1993, 2002a, b); Hetangiense – Sinemuriense de Chile y Argentina (Damborenea, 1996a), ?Nueva Zelanda (Damborenea, 1993); Sinemuriense de Chile (Aberhan, 1994a), de Canadá (Aberhan *et al.*, 1998; Aberhan, 1998a).

- Modo de vida: B, E, S, C, Se

La distribución de los organismos bipolares (o antitropicales) viene determinada por la temperatura y la disponibilidad de sustrato (Sha, 1996). Serán abundantes en zonas de aguas poco profundas en altas latitudes y en zonas de aguas profundas en mares de bajas latitudes (Sha & Fürsich, 1994). Según varios estudios (ver Damborenea, 2002a, p. 93), se ha observado que los estadios juveniles de *Harpax* suelen estar cementados por su valva derecha a sustratos duros (otras conchas, guijarros, rocas). Sin embargo, en estadios adultos suelen encontrarse sueltos en el sedimento, por lo que se le supone un modo de vida libre (Damborenea, 2002a). Sha (1996), basándose en distintas características, como la presencia de escotadura y seno bisal y de pseudectenolio, considera que en su etapa juvenil también permanecería bisado y postula que tal vez podría haber tenido un modo de vida pseudoplanctónico fijándose a objetos flotantes (ej. madera) u otros organismos nadadores o neotónicos.

- Mineralogía: Biminerálica (Carter, 1990a, p. 226; Carter *et al.*, 1998, p. 1003)
  - Capa externa: calcita (foliada)
  - Capa media: calcita
  - Capa interna: aragonito

Género *Eoplicatula* Carter, 1990

Especie tipo: *Plicatula imago* Bittner, 1895

- Rango estratigráfico: Triásico Superior (Carniense – Rhaetiense) (Bittner, 1895; Hautmann, 2001a,b)

Carter (1990a) creó a *Eoplicatula* como subgénero de *Plicatula* en el que solo incluyó la especie tipo que se encuentra en el Carniense de Italia. Posteriormente, Hautmann (2001b) incluye a la especie *Plicatula difficilis* Healey, 1908 del Rhaetiense de Burma y a *Eoplicatula parvadehensis* Hautmann, 2001 del Noriense de Irán. Hautmann *et al* (2005) citan a *Eoplicatula* en el Rhaetiense del S del Tibet, pero no lo figuran ni describen.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense de Italia (Bittner, 1895; Leonardi, 1943; Carter, 1990a); Noriense de Irán (Hautmann, 2001a, b; Fürsich & Hautmann, 2005); Rhaetiense de Burma (Healey, 1908).

- Modo de vida: **B, E, S, C, Se**

*Eoplicatula* se cementa al sustrato por su valva derecha. Según Hautmann (2001a) forma parte en la construcción de arrecifes.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 223; Hautmann, 2001a)

- Capa externa: calcita (prismática/foliada)
- Capa media: aragonito (cross-lamellar)
- Capa interna: aragonito (prismática/cross-lamellar)

Género *Pseudoplacunopsis* Bittner, 1895

Especie tipo: *Pseudoplacunopsis affixa* Bittner, 1895

Después del trabajo de Todd & Palmer (2002), en el que demuestran que *Placunopsis* Morris & Lycett, 1853 es un género Jurásico que pertenece a la familia Anomiidae, quedan varias especies, que tradicionalmente han sido atribuidas a este género, que no pertenecen al género *Placunopsis*, ya que no presentan foramen bisal y que además, son terquémidos (=prospodílicos). Si bien, Hölder (1990) considera especies dentro de *Placunopsis* tanto triásicas como cretácicas, Todd & Palmer (2002) consideran que sus afinidades son inciertas y que saber más sobre ellas depende de que aparezcan nuevos materiales bien conservados.

Consideramos que muchas de las especies triásicas atribuidas a *Placunopsis* como perteneciente a la familia Terquemiidae Cox 1964, donde se incluyen las llamadas “falsas ostras” deben ser incluidas en *Pseudoplacunopsis*, como verdaderos plicatúlidos.

Checa *et al.* (2003) realizan un nuevo muestreo en los afloramientos estudiados por Schmidt (1935) y Márquez-Aliaga *et al.* (1986) en el Triásico Medio (Ladiniense) de las Cordilleras Béticas (Jaén) obtuvieron varios miles de ejemplares atribuidos a *Placunopsis flabellum* Schmidt, 1935, en los que únicamente se conserva la microestructura calcítica de la valva derecha, con la que se cementan. En varias decenas de ejemplares observan detalles de la charnela con una impresión ligamentaria alargada bordeada por dos cruras que divergen desde el umbo, y fosetas correspondiente a los crura de la otra valva e insertados bajo la línea charnelar. La ornamentación externa es de costillas gruesas antimarginales por lo que fue atribuido a *Enantiostreon*, pero con estos caracteres *flabellum* sería un verdadero plicatúlido. Posteriormente, Márquez-Aliaga (com. Personal, 2008) encuentra caracteres charnelares idénticos en ejemplares del Ladiniense de la Cordillera Ibérica (Cuenca) atribuidos a *Placunopsis teruelensis* Wurm, 1911, en esta especie la ornamentación está constituida por finas costillas. Son muchas las especies del Triásico Medio atribuidas a este género que podrían considerarse sinónimas debido a la variabilidad de este cementante. Entre las especies de ornamentación fina la especie *P. plana* (Giebel, 1856) del Muschelkalk germánico podría incluir en sinonimia a las especies: *alpina*



Winkler, 1859, *schaftaulli* Winkler, 1859, *teruelensis* Wurm, 1911 y *flicostata* Hölder, 1990. Entre las especies de ornamentación gruesa, *matercula* Quenstedt, 1852 incluiría en sinonimia a la especie a *flabellum* Schmidt (Checa *et al.*, 2003). Recientemente, Posenato (2008b) realiza parecidas consideraciones.

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Superior (Rhaetiense)** (Posenato, 2008b; Márquez-Aliaga *et al.*, 2008a)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior y Hautmann (2001b) también lo considera presente a partir del Carniense, pero nuevos hallazgos, como ya se ha comentado anteriormente, han confirmado su presencia en el Triásico Medio. En cuanto hasta dónde se extiende su rango estratigráfico, Hautmann (2001b) considera que *Pseudoplacunopsis* se extendería hasta el Kimmeridgiense por la inclusión de la especie *Plicatula ogerieni* Loriol, 1904. Hautmann (2001b) no comenta nada acerca de esta especie, y nosotros no hemos encontrado citas del género en todo el Jurásico, ya que la última aparición parece darse en el Rhaetiense.

Hay que destacar que la mayoría de las asignaciones a este género se hacen en base a las diagnósis dadas por Bittner (1895) y Cox (1924) y no a la enmendada por Hautmann (2001b), ya que la charnela y el área ligamental es raramente observable en los ejemplares que se han atribuido a este género.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**
  - Dominio Tethys: Triásico Medio: Anisiense de Italia (Posenato, 2008b); Ladiniense de España (Schmidt, 1935; Márquez-Aliaga, 1985; Martínez & Márquez-Aliaga, 1992; López-Gómez *et al.*, 1994; Márquez-Aliaga & Ros, 2002b; Márquez-Aliaga *et al.*, 1996, 2004), de Alemania (Hagdorn & Simon, 1983; Hölder, 1990), de Francia (Brocard & Philip, 1989), de Israel (Lerman, 1960), de Polonia (Assman, 1915), de Italia (Posenato, 2002), de Jordania (Cox, 1924); Triásico Superior: Carniense de España (Martín-Algarra *et al.*, 1995), de Italia (Bittner, 1895; Leonardi, 1943); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a); Rhaetiense de Austria (Posenato, 2008b), de España (Márquez-Aliaga *et al.*, 2008b).
  - Dominio Circumpacífico: Triásico Medio: Ladiniense de Nevada (USA) (Waller en Waller & Stanley, 2005).
- Modo de vida: **B, E, S, C, Se**

*Pseudoplacunopsis* fue un bivalvo cementante. Se cementa al sustrato por su valva derecha y según Hautmann (2001b) sería constructor de arrecifes. Un estudio sobre su comportamiento como epizoario fue hecho por Márquez-Aliaga y Martínez (1994).

- Mineralogía: **Biminerálica** (De Renzi & Márquez-Aliaga, 1980; Márquez-Aliaga y Márquez, 2000)
  - Capa externa: calcita (foliar)
  - Capa interna: aragonito (cross-lamellar)



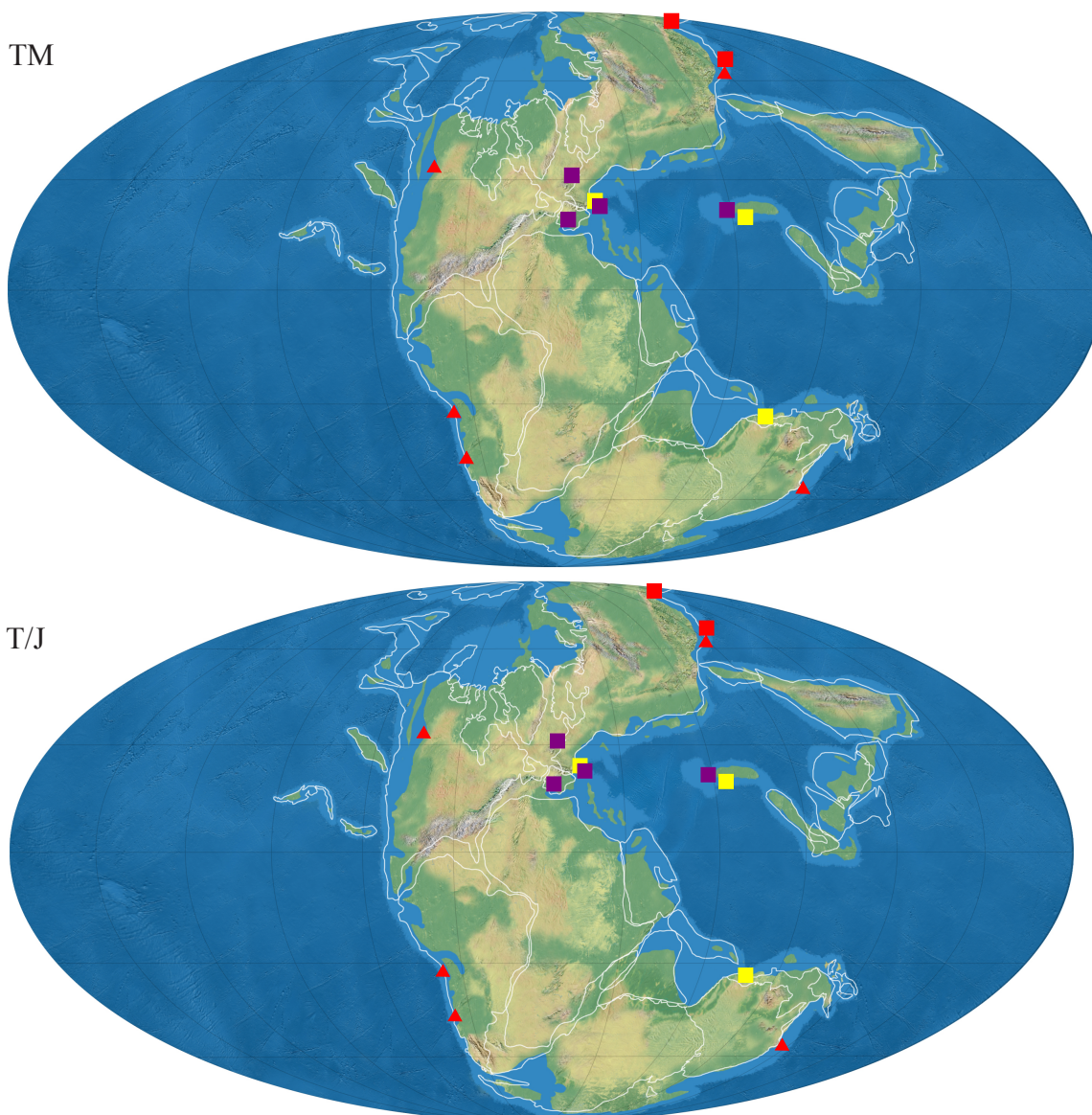


Figura 2.28 - Distribución paleogeográfica para la familia Plicatulidae Watson: TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Harpax* Parkinson: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Eoplicatula* Carter: ■ Triásico Superior; Género *Pseudoplacunopsis* Bittner: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior.

## Superfamilia Pterinopectinoidea Newell, 1938

### Familia Pterinopectinidae Newell, 1938

Género *Claraia* Bittner, 1901

Especie tipo: *Posidonomya clarae* v. Hauer, 1850

Varios taxones relacionados con *Claraia* no van a ser considerados en este trabajo por distintas razones, bien por considerarlos sinonimia de *Claraia* o bien por no estar justificada su separación del mismo a nivel genérico (ver discusión para todos ellos en el apartado 2.5). Estos taxones son: *Pseudoclaraiia* Zhang, 1980, *Pteroclaraiia* Guo, 1985, *Claraioides* Fang, 1993, *Epiclaraia* Gavrilova, 1995 y *Rugiclaraia* Waterhouse, 2000.

- Rango estratigráfico: **Pérmico Superior (Wuchiapingiense) – Triásico Inferior (Olenekiense)** (Yang *et al.*, 2001; Fraiser & Bottjer, 2007a)

Durante mucho tiempo se consideró a *Claraia* como un fósil índice del Triásico Inferior. Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Inferior con una distribución cosmopolita. Posteriormente, Nakazawa *et al.* (1975) encontraron a *Claraia bioni* Nakazawa, 1975 en sedimentos del Pérmico Superior. Desde entonces, los hallazgos en el Pérmico Superior se han sucedido constatando su presencia en este momento del tiempo geológico (Yin, 1983; Yang *et al.*, 2001; Fang, 1993; 2003; Kotlyar *et al.*, 2004; Gao *et al.*, 2004; He *et al.*, 2007a, b).

Boyd & Newell (1979) citan a *Claraia posidoniformis* Termier & Termier, 1977 en el Guadalupense de Túnez, pero dudan de la asignación genérica de esta especie ya que presenta algunas características que no son típicas de *Claraia*.

- Distribución paleogeográfica: **Cosmopolita**

Durante el Pérmico Superior se encuentra ampliamente distribuido sobre todo en la parte oriental del Tethys. En el Triásico Inferior, se encuentra en grandes abundancias en todas las zonas en las que aflora este intervalo de tiempo. Es por eso que aunque no se ha localizado en determinadas zonas, se le asigna una distribución cosmopolita.

- Dominio Tethys: Pérmico Superior: de Cachemira (India) (Nakazawa *et al.*, 1975); Wuchiapingiense de China (Yang *et al.*, 2001); Changhsingiense de China (Zhang, 1980; Yin, 1983, 1990; Yang *et al.*, 2001; Fang, 1993; 2003; Gao *et al.*, 2004; Chen *et al.*, 2006b; He *et al.*, 2007a, b), del NW del Cáucaso (Rusia) (Kotlyar *et al.*, 2004; Ruban, 2006a); Triásico Inferior: de Pamira (Afganistán) (Polubotko *et al.*, 2001), del Himalaya (Nepal) (Waterhouse, 2000), de Italia (Leonardi, 1935; Broglio-Loriga *et al.*, 1982, 1988, 1990; Neri *et al.*, 1986; Posenato, 1988; Posenato *et al.*, 1996; Fraiser & Bottjer, 2007a, b), de China (Hsu, 1936-1937; Wu, 1985; Lu & Chen, 1986; Li *et al.*, 1986; Yang *et al.*, 1986, 1987; Ling, 1988; Wang, 1993; Tong & Yin, 2002), de Ussuriland (Rusia) (Kiparisova, 1938); Induense de China (Chen, 1982; Yang *et al.*, 2001; He *et al.*, 2007a), de Italia (Leonardi, 1960), de Malasia (Ichikawa & Yin, 1966; Tamura *et al.*, 1975), de Vietnam (Vu Khuc & Tran Huyen, 1998); Olenekiense de Mangyshlak (Kazakstán) (Gavrilova, 1995), de China (Yin, 1990; Chen & Komatsu, 2002), de Pakistán (Nakazawa, 1994), de Vietnam (Komatsu & Tran Huyen, 2006).
- Dominio Circumpacífico: Triásico Inferior: de Wyoming y Idaho (USA) (Newell & Kummel, 1942), de Alberta (Canadá) (Newell & Boyd, 1970), de Japón (Nakazawa, 1971; Hayami, 1975); Induense de Nevada (USA) (Ciriacks, 1963; Schubert, 1993; Schubert & Bottjer, 1995; Newell & Boyd, 1995; Boyer *et al.*, 2004; Fraiser & Bottjer, 2007a, b).
- Dominio Boreal: Pérmico Superior: E de Groenlandia (Newell & Boyd, 1995), de Novaya Zemlya (Océano Ártico) (Muromtseva, 1984 *fide* Newell & Boyd, 1995); Triásico Inferior: de las Islas Reina Elizabeth (Archipiélago Ártico, Canadá) (Tozer, 1961, 1962, 1970).

- Modo de vida: **B/Ps, E, S, Epi, Se/Mf**

Varios modos de vida han sido atribuidos a *Claraia*, desde epibisado bentónico (Fang, 1993; Yang *et al.*, 2001) a pseudoplanctónico e incluso nadador ocasional (Yang *et al.*, 2001). La morfología ha ido cambiando ligeramente en las especies de *Claraia* a lo largo de su existencia. Estas diferencias están relacionadas sobre todo con la morfología de la escotadura bisal, la



ornamentación y la forma de las aurículas (Yang *et al.*, 2001; He *et al.*, 2007a). Las formas pérmicas tienen una escotadura bisal más desarrollada y profunda, son de pequeño tamaño, con conchas finas y ligeramente inequivalvas por lo cual se interpreta que vivirían epibisadas y podrían nadar ocasionalmente (Yang *et al.*, 2001). Sin embargo, debido a la fauna asociada, ej. ammonoideos planctónicos, también han sido interpretadas como pseudoplanctónicas (Yin, 1983). Pero en opinión de Yang *et al.* (2001), las características que presentan las formas pérmicas son incompatibles con este modo de vida. Sin embargo en las formas triásicas, la escotadura bisal es menos profunda, lo cual es relacionado con un aumento de la movilidad (Fang, 1993; ver también, tabla 1 en He *et al.*, 2007a) y las conchas son menos ornamentadas (Yang *et al.*, 2001). Estas formas también son interpretadas por Yang *et al.* (2001) como pseudoplanctónicas, sujetas a trozos de madera o algas.

Durante el Pérmico, está presente sobre todo en aguas profundas, pero en el Triásico Inferior se le encuentra en todo tipo de ambientes, desde aguas poco profundas a profundas (Yang *et al.*, 2001). Esto está relacionado con el comportamiento oportunista de este taxón durante la recuperación de la extinción del límite Pérmico – Triásico (P/T) (Schubert & Bottjer, 1995; Rodland & Bottjer, 2001). Este éxito en el Triásico Inferior parece estar relacionado con el cambio de morfología, ya que las formas pérmicas con profundas escotaduras bisales no sobrepasan el límite P/T y sin embargo, las formas con escotaduras bisales más superficiales se diversifican enormemente (de tres especies en el Pérmico Superior a más de treinta en el Triásico Inferior, según He *et al.*, 2007a). Según Yang *et al.* (2001) esto también estaría relacionado con el modo de vida de las claraias juveniles que tienen un estado veliger planctónico.

Estos hábitats de aguas profundas en los que se encuentran mayormente las formas pérmicas son interpretados por Gao *et al.* (2004) como posibles refugios para las formas supervivientes que llegan al Triásico Inferior.

No se puede asignar un único modo de vida a todas las especies de *Claraia*, ya que presentan diferencias morfológicas que hacen pensar que según especies, podrían ser epibentónicas, pseudoplanctónicas e incluso nadadoras ocasionales (He *et al.*, 2007a).

- **Mineralogía: Biminerálica** (Newell & Boyd, 1985, 1995; Carter, 1990a, b)
  - Capa externa: calcita (prismática)
  - Capa interna: aragonito (?)

P/T

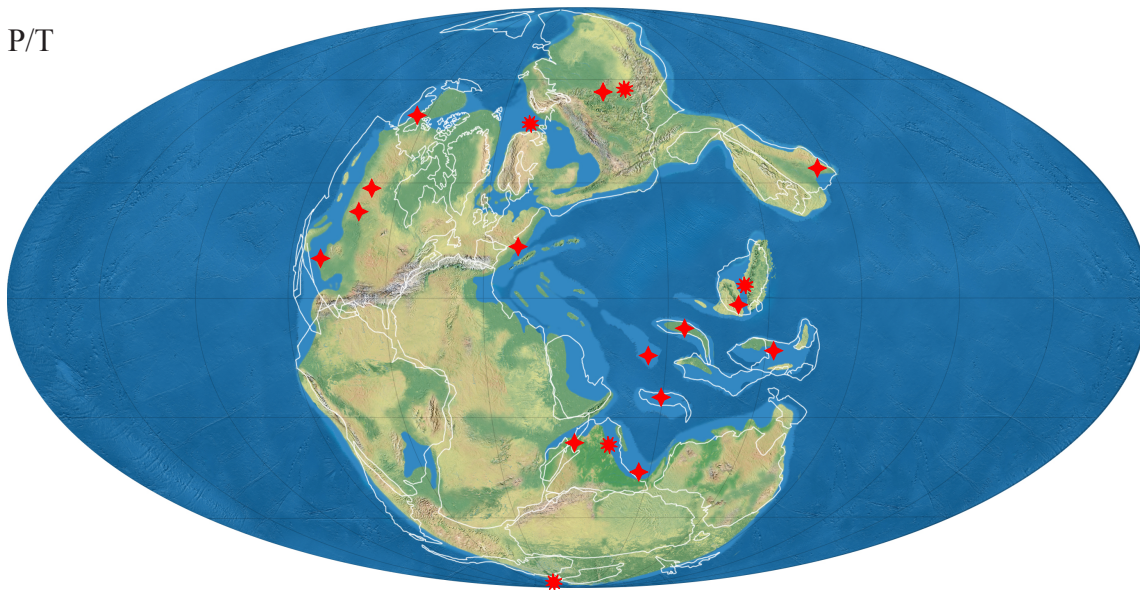


Figura 2.29 - Distribución paleogeográfica para la familia Pterinopectinidae Newell: P/T: durante el Pérmico Superior y el Triásico Inferior. Género *Claraia* Bittner: \* Pérmico Superior ♦ Triásico Inferior.

## Superfamilia Aviculopectinoidea Meek & Hayden, 1864 (Waller, 1978)

### Familia Aviculopectinidae Meek & Hayden, 1864

#### Género *Eumorphotis* Bittner, 1901

Especie tipo: *Pseudomonotis telleri* Bittner, 1899

- Rango estratigráfico: **Triásico Inferior (Induense – Olenekiense)** (Broglia-Loriga & Mirabella, 1986)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Inferior – Superior. Sin embargo, Broglia-Loriga & Mirabella (1986) hacen un estudio exhaustivo sobre el género y señalan que las formas citadas en el Triásico Medio y Superior son más que dudosas, por lo cual se reduce el rango de *Eumorphotis* al Triásico Inferior. Newell & Boyd (1995) le asignan el mismo rango. Además estos autores, opinan que *Heteropecten* Kegel & Costa, 1951 y *Eumorphotis* son prácticamente indistinguibles y que la razón para crear el género *Eumorphotis* fue más para separar las formas triásicas de las paleozoicas, que porque hubieran diferencias morfológicas considerables entre los dos grupos. De hecho, Newell & Boyd (1995) consideran que algunos ejemplares atribuidos por Bittner (1901b) a *Eumorphotis* en el Triásico Inferior del E de Siberia son muy parecidos a *Heteropecten*. Por otra parte, *Eumorphotis* también ha sido citado en el Pérmico Superior, pero Broglia-Loriga & Mirabella (1986) dudan de todas esas citas ya que el material en el que han sido basadas no es adecuado por su mala conservación.

Posenato *et al.* (2005) crean una nueva especie, *Eumorphotis lorigae* Posenato, Pelikán & Hips, 2005, y la asignan al Pérmico Superior (Changhsingiense superior), pero la datación es solo provisional basada en bivalvos y braquiópodos, como indican sus autores, por lo que no será tomada en cuenta provisionalmente hasta que no se publiquen nuevos datos que determinen la edad de los materiales con mayor precisión.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**
  - Dominio Tethys: Triásico Inferior: de Italia (Bittner, 1912; Leonardi, 1935; Broglia-Loriga *et al.*, 1982, 1990; Broglia-Loriga & Mirabella, 1986 y referencias citadas; Neri & Posenato, 1985; Neri *et al.*, 1986), de Ussuriland (Rusia) (Kiparisova, 1938), de Vietnam (Vu Khuc & Tran Huyen, 1998), de Pakistán (Nakazawa, 1994), de Malasia (Ichikawa & Yin, 1966), de China (Hsu, 1936-1937; Yang & Yin, 1979; Chen, 1982; Wu, 1985; Yang *et al.*, 1986; Ling, 1988; Yin, 1990; Tong *et al.*, 2006).
  - Dominio Circumpacífico: Triásico Inferior: del W de USA y de Japón (Newell & Kummel, 1942; Ciriacks, 1963; Schubert, 1993; Newell & Boyd, 1995; Boyd *et al.*, 1999; Fraiser & Bottjer, 2007a), de Japón (Nakazawa, 1961, 1971; Hayami, 1975; Kashiyama & Oji, 2004).
- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Siguiendo a Stanley (1970, 1972), según las características que presentan las distintas especies que componen este género (aurícula anterior alargada, escotadura bisal presente en los adultos), *Eumorphotis* viviría epibisado.

Junto con *Claraia*, *Promyalina* y *Unionites*, *Eumorphotis* fue uno de los bivalvos dominantes

de los mares del Triásico Inferior (Fraiser & Bottjer, 2007a).

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 241)

No existen datos para la concha de *Eumorphotis*. Datos ofrecidos para la familia Aviculopectinidae.

- Capa externa: calcita (prismática/homogénea/foliada)
- Capa interna: aragonito (nacarada/cross-lamellar)

#### Género *Ornithopecten* Cox, 1961

Especie tipo: *Aviculopecten bosniae* Bittner, 1903

En Cox *et al.* (1969) consideran que *Ornithopecten* es creado en 1962, pero Cox lo describió en 1961. Cox creó el género para acomodar a varias especies triásicas que habían sido atribuidas a *Aviculopecten* (el cual es actualmente considerado un género paleozoico).

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Superior (Carniense)** (Allasinaz, 1972; Diener, 1923)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Medio – Superior. Según Diener (1923), las especies asignadas por Cox (1961) a *Ornithopecten* se encuentran entre el Anisiense y el Carniense. Posteriormente, el género ha sido citado en el Triásico Inferior de China, pero hay varios problemas con estas citas. La única cita localizada en la que se figure y describa el material es Yang *et al.* (1987). En este trabajo se describe una nueva especie: *Ornithopecten? magnautilus* Yin, pero esta especie es asignada con dudas a *Ornithopecten* y como es señalado por los propios autores tal vez sea mejor emplazada en *Eumorphotis*, asignación con la cual estaríamos más de acuerdo. En el resto de trabajos en los que se cita a *Ornithopecten* en el Triásico Inferior (Chen & McNamara, 2006; Chen *et al.*, 2004, 2006c), no hay ni figuración ni descripción, es más, ni siquiera se cita la fuente original de los datos, por lo que no serán tenidos en cuenta.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

- Dominio Tethys: Triásico Medio: Anisiense de Yugoslavia (Allasinaz, 1972), de China (Yin, 1985; Chen & Stiller, 2007), de los Alpes (Diener, 1923); Ladiniense de China (Yin, 1985), del S de los Alpes (Bittner, 1895; Diener, 1923); Triásico Superior: Carniense de los Alpes (Diener, 1923).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Siguiendo las pautas dadas por Stanley (1970, 1972), lo más probable es que *Ornithopecten* viviese epibisado, extrayendo el biso por debajo de la orejeta anterior.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 241)

No existen datos para la concha de *Ornithopecten*. Datos ofrecidos para la familia Aviculopectinidae.



- Capa externa: calcita (prismática/homogénea/foliada)
- Capa interna: aragonito (nacarada/cross-lamellar)

Género *Oxypteria* Waagen, 1907

Especie tipo: *Aviculopecten (Oxypteria) bittneri* Waagen, 1907

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)** (Cox *et al.*, 1969)

Waagen (1907) describió el género en el Carniense del Sur del Tirol. Posteriormente, la única información localizada proviene de Diener (1923) y Cox *et al.* (1969) que repiten lo aportado por Waagen.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense del S del Tirol (Alpes italianos) (Waagen, 1907; Diener, 1923; Cox *et al.*, 1969).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Dado que lo único que se conoce de este género monoespecífico es la valva izquierda, es un poco complicado hacerse una idea de cómo viviría. Le asignamos el modo de vida predominante en la familia Aviculopectinidae.

- Mineralogía: **Biminerámica** (Carter, 1990a, p. 241)

No existen datos para la concha de *Oxypteria*. Datos ofrecidos para la familia Aviculopectinidae.

- Capa externa: calcita (prismática/homogénea/foliada)
- Capa interna: aragonito (nacarada/cross-lamellar)

Género *Antijanira* Bittner, 1901

Especie tipo: *Pecten hungaricus* Bittner, 1901

Según Allasinaz (1972), Bittner propuso el nombre *Antijanira* para acomodar a un grupo de especies triásicas con una ornamentación particular. Sin embargo, Bittner no dio una verdadera diagnosis, ni precisó las semejanzas y diferencias con otros taxones (Allasinaz, 1972). Seguramente por esta razón, Newell & Boyd (1995) incluyen a *Antijanira* en sinonimia de *Leptochondria* Bittner, 1891.

Allasinaz (1972) aporta la diagnosis y las semejanzas con otros taxones, por lo que será considerado válido e incluido en Aviculopectinidae siguiendo a este autor. Cox *et al.* (1969) y Carter (1990a) lo consideraron miembro de Pectinidae, al igual que otros autores (Kobayashi & Tamura, 1983a; Gou, 1993) que además lo consideran subgénero de *Chlamys* Röding, 1798. Sin embargo, en opinión de Johnson & Simms (1989) la asignación a Aviculopectinidae estaría avalada por la estructura de la concha y por el ligamento “*aviculopectinid-type*”.

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Superior (Carniense)** (Allasinaz, 1972)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior de Hungría. Sepkoski (2002) le asigna rango Triásico (Anisiense – Carniense), extrayendo los datos de Hallam (1981), que lo considera solo presente en el Carniense europeo y Hayami (1975), que lo cita en el Anisiense y Ladiniense. Aunque las citas en el Anisiense provienen de Bittner (1903), Cox *et al.* (1969) no las tuvieron en cuenta. Sin embargo, Allasinaz (1972) si las consideró y siguiendo a este autor las mantenemos en este trabajo.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**

Solo lo encontramos distribuido en el dominio del Tethys. Waller & Stanley (1998) hablan de un fragmento de pectínido que podría atribuirse a *Antijanira amphidoxa* (Bittner, 1903) en el Triásico Medio de Nevada, pero Waller & Stanley (2005) se retractan de su asignación e incluyen a este ejemplar en *Oxytoma (Oxytoma) grantsvillensis* Waller, 2005. Aunque ha sido citado en el Triásico Superior de China (Kobayashi & Ichikawa, 1983a; Gou, 1993), no podemos asegurar su presencia en esta zona, ya que los únicos ejemplares de los que se dispone figuración y descripción son los que figura Gou (1993), y en estos no se observan ni las orejetas ni el área ligamental y la ornamentación que describe no coincide con la dada en la diagnosis de Allasinaz (1972).

- Dominio Tethys: Triásico Medio: Anisiense de Yugoslavia (Bittner, 1903; Allasinaz, 1972); Triásico Superior: Carniense de los Alpes (Italia) (Bittner, 1895, 1901a; Allasinaz, 1972; Johnson & Simms, 1989), de la región Tripoli-Garian (Libia) (Desio, 1960), de Hungría (Bittner, 1912).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Según Stanley (1970), los bivalvos que son capaces de nadar reúnen una serie de características morfológicas, como son una concha simétrica, orejetas iguales y un ángulo umbonal mayor de 105°. En el caso de los ejemplares descritos por Allasinaz el ángulo umbonal suele estar sobre los 90°, pero el ángulo que da Allasinaz por ejemplo para algunos ejemplares de la colección de Zardini (Allasinaz, 1972, p. 275) supera en muchos casos los 100° e incluso llegan a los 115°. Sin embargo, las orejetas no son iguales (ver descripción en Allasinaz, 1972, p. 271) y en la anterior hay un surco bisal muy pronunciado y no todas las especies tienen la concha perfectamente simétrica, por lo que lo más probable es que las especies de *Antijanira* vivieran epibisadas con el plano sagital horizontal, posición que es interpretada por Stanley (1970) como muy estable ya que aumenta el área de superficie de contacto con el sustrato. Además, las valvas de estas especies tienen distinta convexidad, lo cual sugiere que no estarían bien adaptadas para la natación (Stanley, 1970).

- Mineralogía: **Biminerálica** (Allasinaz, 1972; Carter, 1990a, p. 255, 262)

Allasinaz (1972) describió la microestructura de la capa externa de la concha de *Antijanira* como calcítica prismática en la valva derecha y fibrosa en la izquierda. Carter (1990a) describe la microestructura del grupo *Antijanira* como de grado 2. Aunque hay diferencias entre las valvas, la capa externa es siempre calcítica y las capas media e interna aragoníticas.

- Capa externa: calcita (prismática-homogénea)
- Capa media: aragonito (cross-lamellar)
- Capa interna: aragonito (cross-lamellar)

Género *Amphijanira* Bittner, 1901

Especie tipo: *Pecten janirula* Bittner, 1895

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Superior (Carniense)** (Allasinaz, 1972)

En este caso, ocurre lo mismo que con *Antijanira*, tanto para el rango dado por Cox *et al.* (1969) como para el dado por Sepkoski (2002) (ver rango estratigráfico para *Antijanira*). Siguiendo a Allasinaz (1972), le asignamos rango Anisiense – Carniense.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**
  - Dominio Tethys: Triásico Medio: Anisiense de Yugoslavia (Bittner, 1903; Allasinaz, 1972); Triásico Superior: Carniense de los Alpes (Italia) (Bittner, 1895; Allasinaz, 1972).
- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

*Amphijanira* posee una concha equivalva, tiene las orejetas muy distintas, la posterior más pequeña y separada de la concha y la anterior con la incisión del biso pronunciada (Allasinaz, 1972) por lo que es muy improbable que pudiera nadar. Viviría sujeto por el biso.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 255, 262)

Aunque no hay datos concretos para la concha de *Amphijanira*, se le asignan los mismos que a *Antijanira*, ya que Carter da la misma información para todo el Grupo *Antijanira*.

- Capa externa: calcita (prismática-homogénea)
- Capa media: aragonito (cross-lamellar)
- Capa interna: aragonito (cross-lamellar)

Género *Primahinnites* Repin, 1996

Especie tipo: *Primahinnites iranica* Repin, 1996

Repin (1996) incluyó a *Primahinnites* dentro de la familia Propondylidae, pero el autor solo disponía de una valva derecha completa y 5 fragmentos de valvas derechas e izquierdas. Hautmann (2001a) obtiene nuevo material mejor conservado en el que observa ciertas características, como la presencia de ctenolio, que hacen que incluya al género en la familia Aviculopectinidae; además enmienda la diagnosis. La asignación de Repin (1996) es errónea ya que en ninguno de sus ejemplares se observa zona de cementación y si una escotadura bisal que describe como pequeña (Hautmann, 2001a).

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense – Rhaetiense)** (Hautmann, 2001a)

Aunque en principio, Repin (1996), describe a *Primahinnites* en el Noriense superior, Hautmann (2001a) lo cita posteriormente también en el Rhaetiense.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Noriense de Irán (Repin, 1996; Hautmann, 2001a); Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Hautmann (2001a) describe una escotadura bisal bien marcada debajo de la orejeta anterior de la valva derecha, por lo que se le atribuye un modo de vida epibisado.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 241)

No existen datos para la concha de *Primahinnites*. Datos ofrecidos para la familia Aviculopectinidae.

- Capa externa: calcita (prismática/homogénea/foliada)
- Capa interna: aragonito (nacarada/cross-lamellar)

Género *Neomorphotis* Yin & Yin, 1983

Especie tipo: *Neomorphotis gigantea* Yin & Yin, 1983

Aunque el género fue incluido originalmente en la familia Pectinidae, Yin (1985) y Posenato (2008b) lo incluyen en Aviculopectinidae. Dada su relación con el género *Eumorphotis*, parece más adecuado este emplazamiento.

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense)** (Posenato, 2008b)

No se ha podido consultar el trabajo original en el que se describe el género, pero según el *Zoological Record*, el género fue descrito en el Triásico Medio de China. Todas las citas localizadas del género son del Anisiense (Lu & Chen, 1986; Ling, 1988; Sha *et al.*, 1990; Posenato, 2008b), pero no tenemos certeza de cuáles fueron las especies incluidas en el género por sus autores, por lo que el rango quedará como Anisiense provisionalmente hasta que tengamos acceso a más información.

Posenato (2008b) plantea la posibilidad de que *Pseudomonotis beneckeii* Bittner, 1900 (según este autor incluida por Yin & Yin en *Neomorphotis*) sea sinonimia junior de *Neomorphotis compta* (Goldfuss, 1838). Si se acepta esta sinonimia, el género también estaría presente en el Triásico Inferior, ya que *P. beneckeii* ha sido citada en este momento del tiempo geológico por varios autores. Sin embargo, nosotros hemos considerado a esta especie en *Eumorphotis* siguiendo a Broglio-Loriga & Mirabella (1986).

Yin (1985) considera al género presente también en el Olenekiense, dato que incorpora Sepkoski (2002).

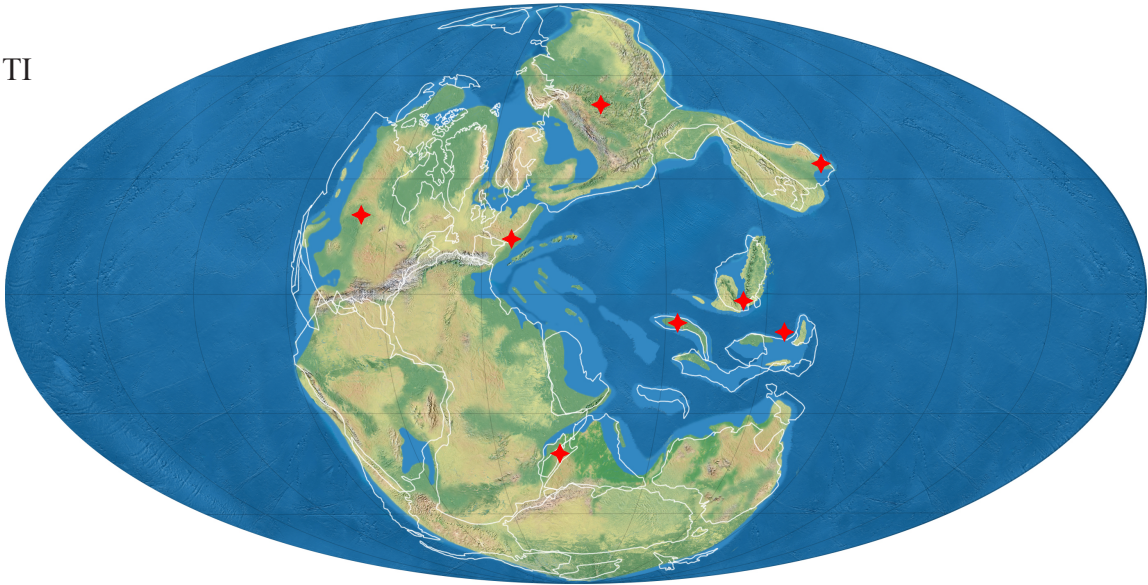
- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

- *Dominio Tethys*: Triásico Medio: Anisiense de las Dolomitas (Italia) (Posenato, 2008a, b), del S de China (Lu & Chen, 1986; Ling, 1988; Sha *et al.*, 1990).

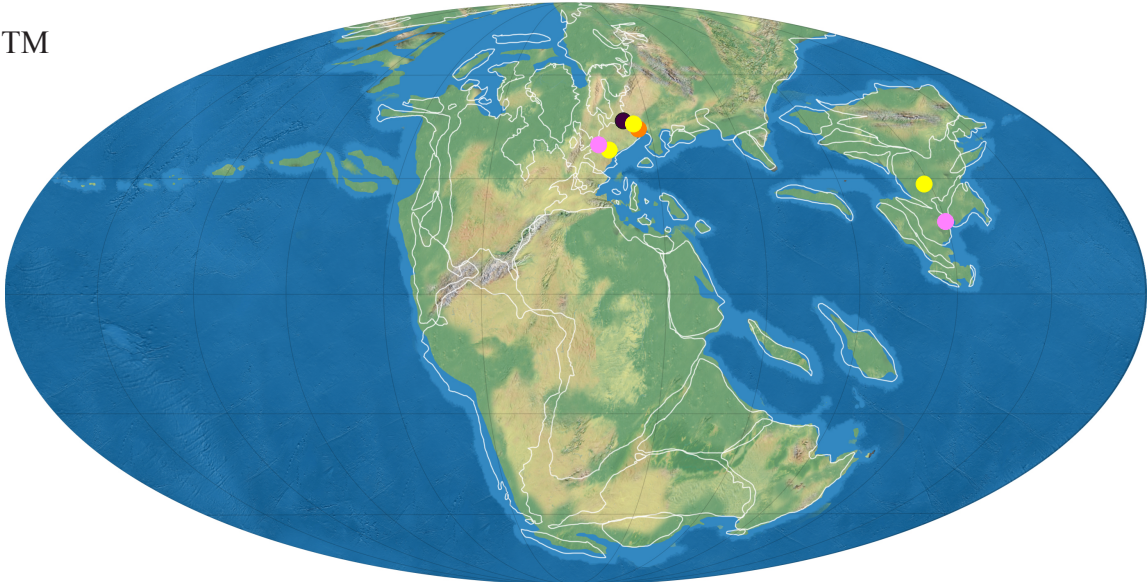
- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**



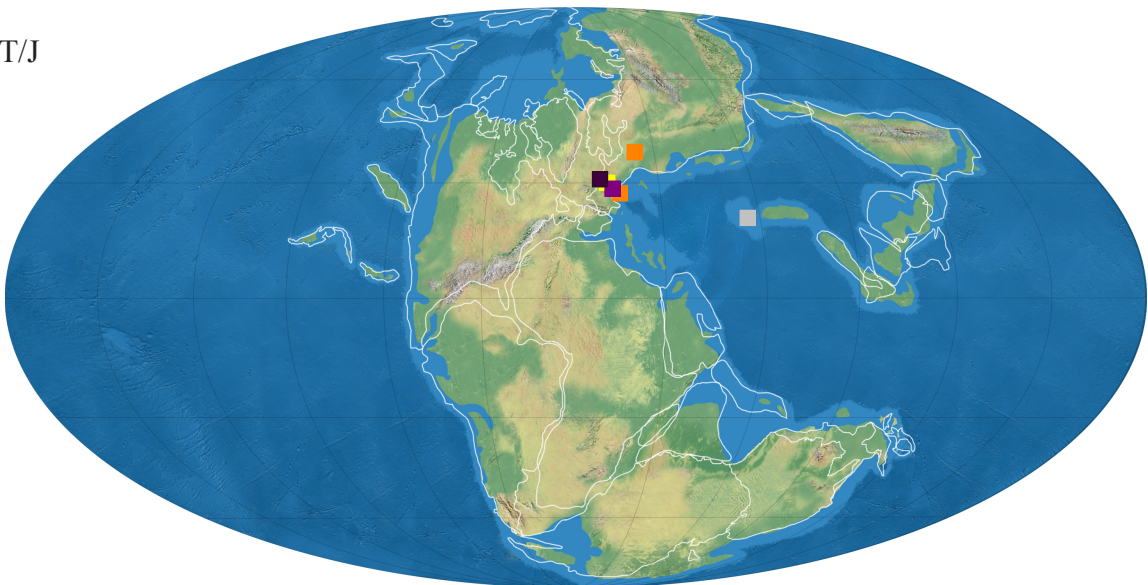
TI



TM



T/J





Al menos en el caso de *N. compta*, por la descripción que da Posenato (2008b), sería epibisada, ya que posee una concha inequivalva y una profunda escotadura bisal en la valva derecha. Además, evidencias tafonómicas también apoyan este modo de vida (ver Posenato, 2008b, p. 101).

- Mineralogía: **Bimineralica** (Posenato, 2008b)

Al menos para *N. compta*, Posenato (2008b) indica “*shell wall is thin, bimineralic, and consisting of an outer calcitic layer and an inner, thin, calcitized layer*”.

## Familia Dellopectinidae Dickins, 1957

### Género *Crittendenia* Newell & Boyd, 1995

Especie tipo: *Crittendenia kummeli* Newell & Boyd, 1995

Newell & Boyd (1995) incluyeron a su nuevo género provisionalmente en Dellopectinidae por semejanzas externas con *Streblopteria* M’Coy 1851, a falta de conocer el área ligamental y la microestructura de la concha de *Crittendenia*.

Además de la especie tipo, que proviene de la Formación Thaynes en Nevada, incluyeron a la especie *Pseudomonotis decidens* Bittner, 1899, la cual ha sido introducida en *Claraia* y en *Streblopteria* por otros autores (ver Newell & Boyd, 1995, p. 52-53).

Gavrilova (1996), ignorando el trabajo de Newell & Boyd (1995) creó un nuevo subgénero de *Claraia*, *Bittnericlaraia* Gavrilova, 1996 asignando como especie tipo a *Pseudomonotis decidens* Bittner, 1899.

En Newell & Boyd (1995) hay una serie de contradicciones: en el texto hablan de *P. decidens* recogida en “Salt Range”, Pakistán, y refieren a la fig. 39 de su trabajo. En el pie de esta figura, el nombre dado es *Crittendenia kummeli* del Triásico Inferior de “Salt Range”, Pakistán. Además, en la distribución de la especie *C. kummeli*, la consideran presente en Nevada y en Pakistán. Esto fue aprovechado por Nakazawa (1996 *vide* Waterhouse, 2000), para introducir en sinonimia de *B. decidens* a *C. kummeli*. Aunque teniendo en cuenta que no se conoce el área ligamental de ninguna de las dos especies, esta sinonimia sería poco justificada (Waterhouse, 2000).

Waterhouse (2000) ve clara la relación entre *Claraia* y *Crittendenia* e introduce a éste último en Pterinopectinidae. Además, este autor, introduce en *Crittendenia*, varias especies nuevas, más las introducidas por Gavrilova (1996) en *Claraia* (*Bittnericlaraia*), pero este autor tiene un concepto del género totalmente distinto al que le dieron sus autores.

A falta de tener más información sobre determinados caracteres del género, comentados más arriba, aceptaremos provisionalmente la asignación de Newell & Boyd (1995).

- Rango estratigráfico: **Triásico Inferior** (Newell & Boyd, 1995)

Figura 2.30 (página anterior) - Distribución paleogeográfica para la familia Aviculopectinidae Meek & Hayden: TI.- durante el Triásico Inferior; TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Eumorphotis* Bittner: ♦ Triásico Inferior; Género *Ornithopecten* Cox: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Oxypteria* Waagen: ■ Triásico Superior; Género *Antijanira* Bittner: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Amphijanira* Bittner: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Primahinnites* Repin: ■ Triásico Superior; Género *Neomorphotis* Yin & Yin: ● Triásico Medio.

*Crittendenia* solo ha sido citada en el Triásico Inferior (Newell & Boyd, 1995).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**
  - *Dominio Tethys*: Triásico Inferior: de Pakistán (Newell & Boyd, 1995), del Himalaya (Bittner, 1899 *vide* Newell & Boyd, 1995), de Nepal (Waterhouse, 2000).
  - *Dominio Circumpacífico*: Triásico Inferior: de Nevada (Newell & Boyd, 1995; Fraiser & Bottjer, 2007a).
- Modo de vida: **B/Ps, E, S, Epi, Se/Mf**

En la diagnosis del género, Newell & Boyd (1995) indican que *Crittendenia* posee una escotadura bisal profunda, por lo que se le supone epibisado. Además se encuentra frecuentemente asociado a ammonoideos, incluso queda impreso en la concha del bivalvo la zona umbilical de algunos de ellos. Por esto, Newell & Boyd (1995) postulan que tal vez *Crittendenia* podría haber tenido un modo de vida pseudoplanctónico (sujeto con el biso a objetos) o incluso pseudopelágico (sujeto con el biso a conchas de ammonoideos vivos).

- Mineralogía: **Biminerálica** (Waller, 1978)

No se conocen datos sobre la mineralogía o microestructura de la concha de *Crittendenia*. Dados los problemas en cuanto a la familia a la que pertenece, no podemos asignarle los datos predominantes de la misma. Waller (1978) en la diagnosis del orden Pectinoidea indica que la concha es biminerálica.

#### Género *Streblopteria* M'Coy, 1851

Especie tipo: *Meleagrina laevigata* M'Coy, 1844

- Rango estratigráfico: **Carbonífero (Mississippiense) – Triásico Medio (Anisiense)** (Newell & Boyd, 1995; Dagys & Kurushin, 1985)

*Streblopteria* es un género típicamente paleozoico (Newell, 1937; Nakazawa & Newell, 1968; Hayami & Kase, 1977; Waterhouse, 1978; Boyd & Newell, 1979, 1987; entre otros). Sin embargo, Newell & Boyd (1995) consideran que también está presente en el Triásico Medio de Siberia, dicen literalmente, refiriéndose a *Streblopteria*: “*Distribution: Cosmopolitan, Miss.-Perm.; M. Trias. of Arctic Siberia (vide Kurushin, 1982: 60)*”. De hecho, diez años antes, Dagys & Kurushin (1985) describen y figuran la especie a la que se referían Newell & Boyd (1995), *Streblopteria newelli* Kurushin, 1982 y una especie nueva, *S. jakutica* Kurushin, 1985, la primera presente en el Olenekiense y Anisiense y la segunda en el Olenekiense.

- Distribución paleogeográfica: **Boreal**

Durante el Carbonífero y el Pérmico tiene una distribución cosmopolita (Newell & Boyd, 1995). Concretamente, en el Pérmico Superior lo hallamos en Nepal (Waterhouse, 1978), China (Yin, 1983; Yang *et al.*, 1987; Wang, 1993; He *et al.*, 2007a), en la región boreal de Rusia (Astafieva, 1998).

- *Dominio Boreal*: Triásico Inferior: Olenekiense del N de Siberia (Dagys & Kurushin, 1985); Triásico Medio: Anisiense del N de Siberia (Dagys & Kurushin, 1985).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Entre los pectinoideos podemos diferenciar dos grupos en cuanto a su modo de vida (Stanley, 1972): unos epibisados, que se caracterizan por tener diferente convexidad en ambas valvas, aurícula anterior más desarrollada y seno bisal durante toda su ontogenia y otros, más simétricos y con una convexidad más o menos igual para ambas valvas y con aurículas de la misma forma y tamaño, un ángulo umbonal superior a 90° que se consideran también epibisados pero con la posibilidad de efectuar ciclos natatorios. *Streblopteria*, por las características que exhibe entraría en el primer grupo.

- Mineralogía: **Biminerámica** (Waller, 1978)

Según Newell & Boyd (1985) la capa externa de la concha de *Streblopteria* es prismática fibrosa en ambas valvas. No se conocen las capas internas, pero Waller (1978) en la diagnosis del orden Pectinoidea indica que la concha es biminerámica.

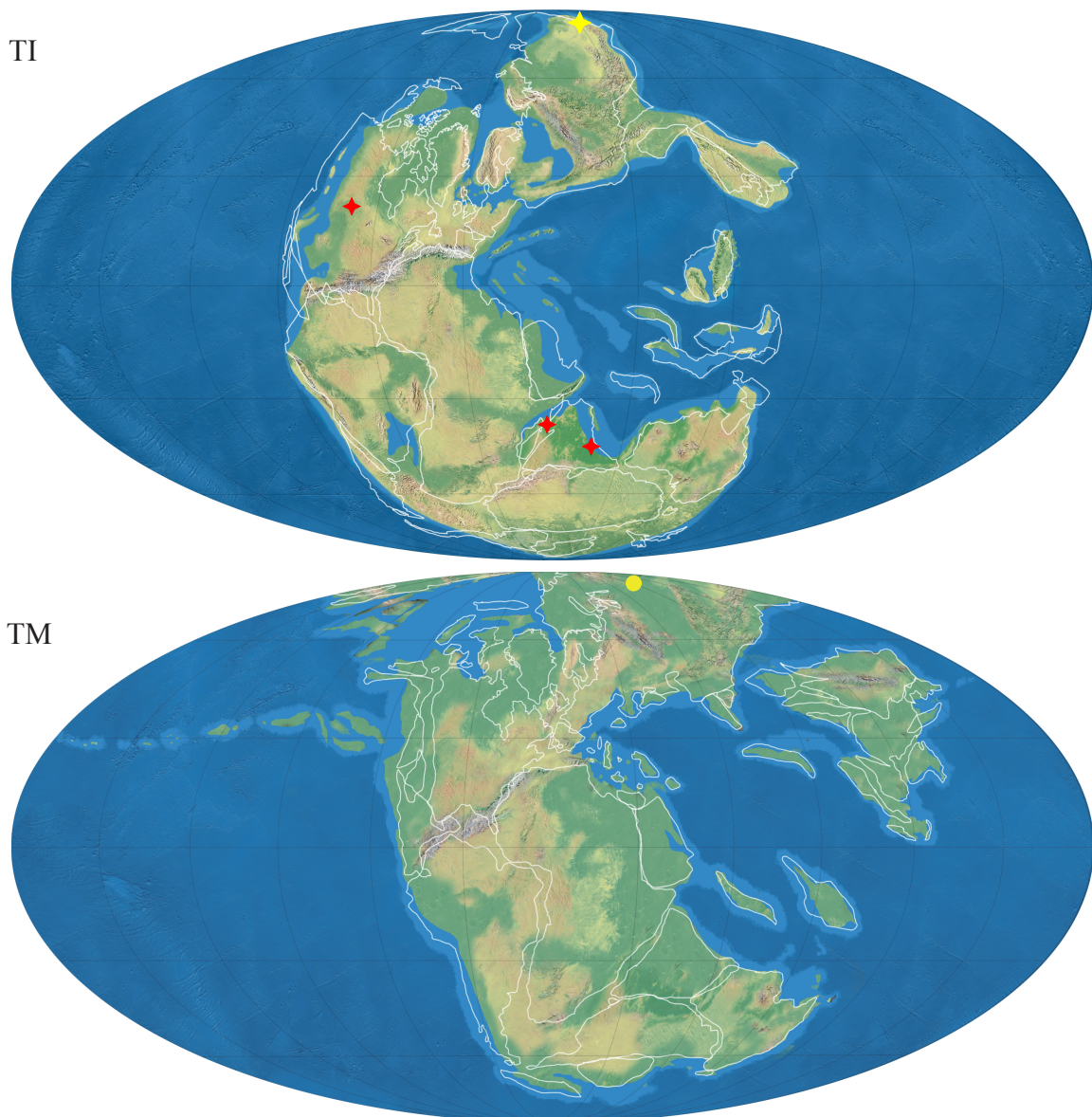


Figura 2.31 - Distribución paleogeográfica para la familia Deltpectinidae Dickins: TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Crittendenia* Newell & Boyd: ♦ Triásico Inferior; Género *Streblopteria* M'Coy: ★ Triásico Inferior; ● Triásico Medio.



## Superfamilia Pseudomonotoidea Newell, 1938

### Familia Leptochondriidae Newell & Boyd, 1995

Género *Leptochondria* Bittner, 1891

Especie tipo: *Pecten aeolicus* Bittner, 1891

- **Rango estratigráfico: Pérmico Medio (Guadalupiense) – Triásico Superior (Noriense)** (Newell & Boyd, 1995; Cox, 1949)

Aunque Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Inferior – Superior, posteriormente, nuevos hallazgos han ampliado el rango de este género. El género se considera presente en el Pérmico Medio de Texas y Wyoming (USA) (Boyd & Newell, 1995) y en el Pérmico Superior (Nakazawa & Newell, 1968; He *et al.*, 2007a). Waller & Stanley (2005) citan a *Leptochondria* en el Pérmico Superior de Pakistán, extrayendo el dato supuestamente de Newell & Boyd (1995), pero en este último trabajo, se cita en el Triásico Inferior de Pakistán, no en el Pérmico Superior. Se puede constatar su presencia hasta el Noriense (Cox, 1949; Newell & Boyd, 1995).

- **Distribución paleogeográfica: Tethys y Circumpacífico**
  - **Dominio Tethys: Pérmico Superior:** de Japón (Nakazawa & Newell, 1968); Changhsingiense del S de China (Zhang, 1981; Yin, 1983; He *et al.*, 2007); **Triásico Inferior:** de Ussuriland (Rusia) (Kiparisova, 1938); Induense de Pakistán (Nakazawa, 1994); Olenekiense del S de China (Sha, 1995, 1998; Sha & Grant-Mackie, 1996; Sha *et al.*, 2004), de Italia (Neri & Posenato, 1985; Posenato, 2008a); **Triásico Medio:** de Polonia (Senkowiczowa, 1985); Anisiense de Italia Yugoslavia y Bulgaria (Allasinaz, 1972), del S de China (Komatsu *et al.*, 2004a); Anisiense – Ladiniense de Hungría (Szente, 1997); Ladiniense de Italia (Allasinaz, 1972), de España (Márquez-Aliaga, 1983, 1985; Márquez-Aliaga *et al.*, 1986; Márquez-Aliaga & Montoya, 1991; Freneix, 1999; Niemeyer, 2002; Márquez-Aliaga & Ros, 2003), de los Cárpatos (Eslovaquia) (Kochanová *et al.*, 1975); **Triásico Superior:** Carniense de Italia y Yugoslavia (Allasinaz, 1972); Noriense de Hungría (Allasinaz, 1972), de Anatolia (Turquía) (Diener, 1923).
  - **Dominio Circumpacífico: Pérmico Superior:** de Japón (Nakazawa & Newell, 1978; Hayami, 1975; Hayami & Kase, 1977); **Triásico Inferior:** Olenekiense de Nevada (Newell & Boyd, 1995; Boyer *et al.*, 2004; Fraiser & Bottjer, 2007a), Utah (USA) (Boyer *et al.*, 2004; Fraiser & Bottjer, 2007a), de Japón (Nakazawa, 1961, 1971; Fraiser & Bottjer, 2007a); **Triásico Medio:** Ladiniense de Nevada (USA) (Waller & Stanley, 2005); **Triásico Superior:** Noriense de Perú (Cox, 1949).

- **Modo de vida: B, E, S, Epi, Se**

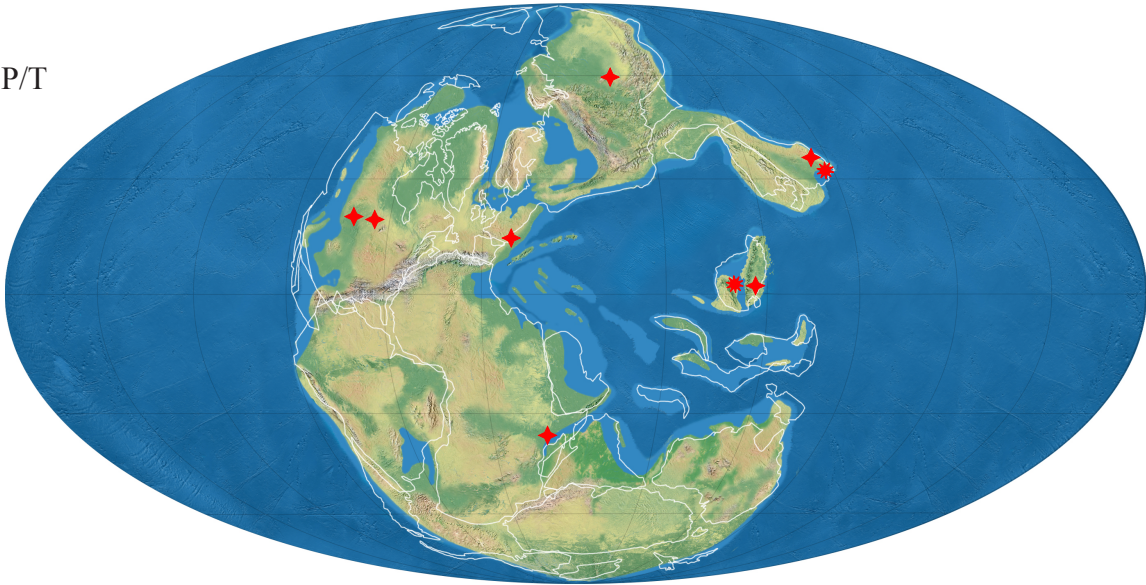
Según la diagnosis ofrecida por Newell & Boyd (1995), en la valva derecha se observa una amplia escotadura bisal. Lo más probable es que viviera epibisado.

Sha & Grant-Mackie (1996) hablan de un posible modo de vida pseudoplanctónico para *Leptochondria*.

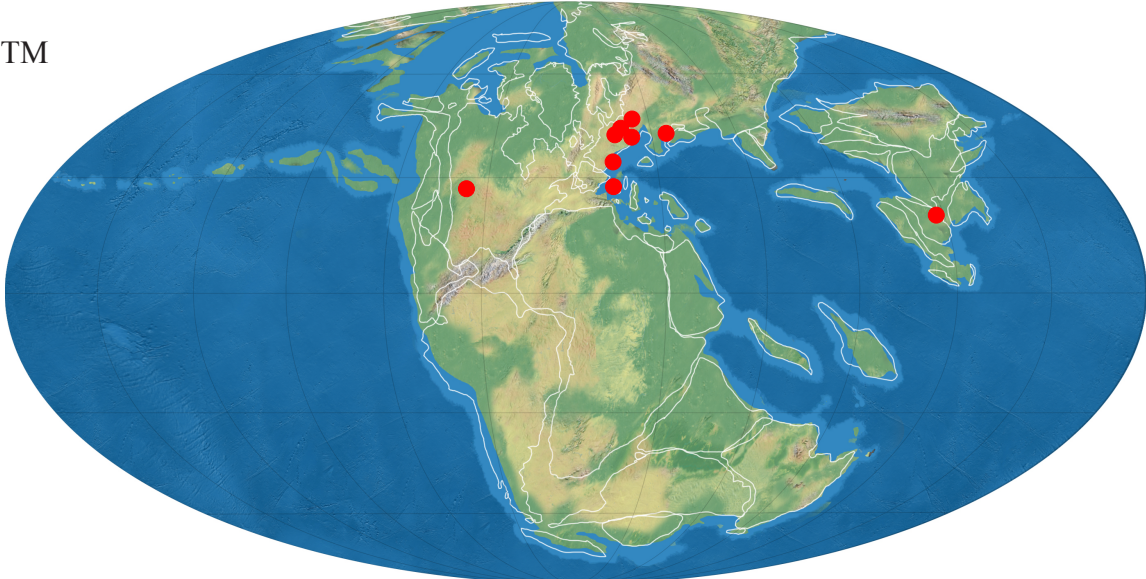
- **Mineralogía: Biminerálica** (Waller & Stanley, 2005)

Waller & Stanley (2005), para sus ejemplares de *Leptochondria shoshoensis* Waller, 2005, presuponen una mineralogía biminerálica, por la disolución diferencial de las capas de la concha.

P/T



TM



T/J

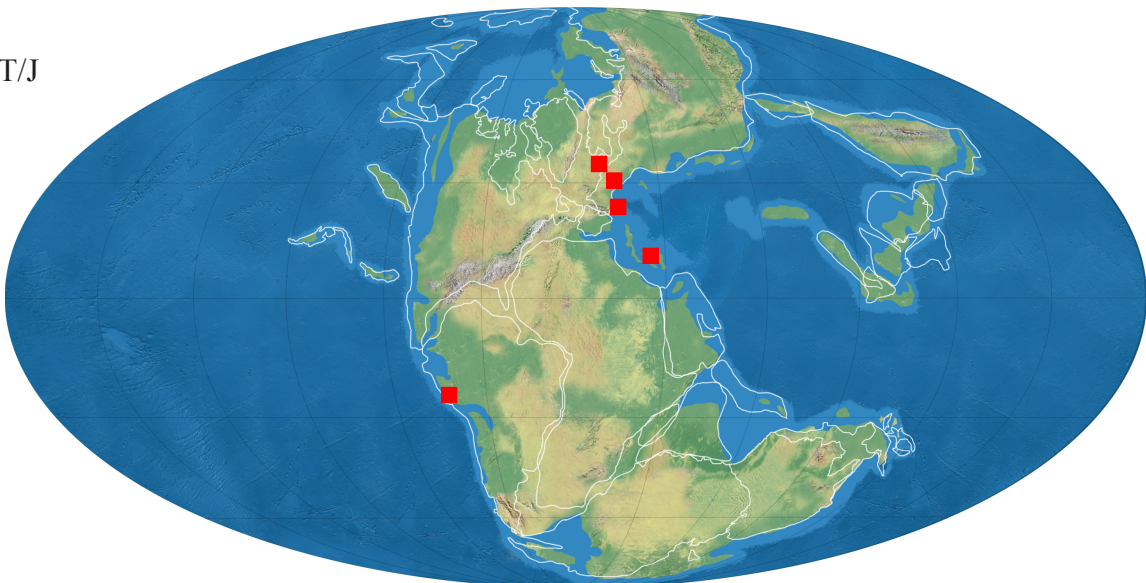


Figura 2.32 - Distribución paleogeográfica para la familia Leptochondriidae Newell & Boyd: P/T: durante el Pérmico Superior y el Triásico Inferior; TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Leptochondria* Bittner: \* Pérmico Superior ♦ Triásico Inferior ● Triásico Medio ■ Triásico Superior



## Superfamilia Monotoidea Fischer, 1887 [=Buchioidea (Cox, 1953) Waller, 1978]

### Familia Buchiidae Cox, 1953

#### Género *Bittneria* Broili, 1904

Especie tipo: *Avicula? efflata* Broili, 1904

Broili (1904) creó el género *Bittneria* basado en *Avicula? efflata*, y lo introdujo en la familia Aviculidae, aunque señala que podría considerarse intermedio entre *Avicula* y *Pecten*. Esta asignación ya se hizo con dudas pues solo se disponía de la valva izquierda. Posteriormente, Cox *et al.* (1969) lo incluyen en la familia Buchiidae también dudosamente. La posición sistemática de este género es especialmente problemática porque no se conoce la estructura de la charnela (Sha & Fürsich, 1994). Estos autores, relacionan a *Bittneria* con *Aucellina* Pompeckj, 1901.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)** (Broili, 1904)

El género fue descrito en el Carniense por Broili (1904), y poco más se sabe del mismo. Cox *et al.* (1969) le asignan el mismo rango. Posteriormente, es hallado en materiales del mismo piso por Fürsich & Wendt (1977).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**

Aunque Chen (1982a) describe una nueva especie en el Carniense del S de China, *Bittneria? hunanensis* Chen, 1982, ésta es asignada al género con dudas, por lo que no será tenida en cuenta.

- Dominio Tethys: **Triásico Superior**: Carniense del S de los Alpes (Broili, 1904; Waagen, 1907; Fürsich & Wendt, 1977).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Según la diagnosis que ofrece Cox *et al.* (1969), en la valva izquierda, la orejeta anterior está separada de la concha por un seno profundo, por donde probablemente saldría el biso. Se le asigna un modo de vida epibisado.

- Mineralogía: **Biminerálica ?** (Carter, 1990a, p. 234)

No hay datos para *Bittneria*. Dada su problemática asignación sistemática, no podemos adjudicarle las características predominantes de la familia. Aunque lo más probable es que tuviera una mineralogía biminerálica, como la mayoría de los integrantes del Orden Pectinoida.

#### Género *Hokonuia* Trechmann, 1918

Especie tipo: *Hokonuia limaeformis* Trechmann, 1918

Aunque fue relacionado con Pergamidiidae (Trechmann, 1918; Waterhouse, 1960), con Myalinidae (Trechmann, 1918; Wilckens, 1927) y con Pteriidae (Marwick, 1953), actualmente se acepta la pertenencia de este género a Buchiidae (Cox *et al.*, 1969; Begg & Campbell, 1983; Campbell, 1983; Sha & Fürsich, 1994).

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense superior – Noriense)** (Campbell, 1983)

El género fue descrito en el Carniense superior (Trechmann, 1918), pero posteriormente ha sido hallado también en el Noriense (Campbell, 1983).

- Distribución paleogeográfica: **Austral**

Chen (1982a) cita a *Hokonuia* sp. en el Carniense del S de China, pero el ejemplar figurado (Lám. II, fig. 14) no se ajusta a la diagnosis del género.

- *Dominio Austral*: Triásico Superior: Carniense de Nueva Zelanda (Trechmann, 1918; Wilckens, 1927; Marwick, 1953; Waterhouse, 1960); Noriense de Nueva Zelanda (Campbell, 1983; Grant-Mackie, 1984).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Al igual que el resto de los miembros de la familia Buchiidae, *Hokonuia* viviría epibisado. El biso saldría por la profunda apertura bisal en la valva derecha (Waterhouse, 1960).

Aunque se ha sugerido que algunos buchiidos podrían tener modos de vida pseudoplanctónicos (Wignall & Simms, 1990), no creemos que este sea el caso de *Hokonuia*, ya que su distribución es muy limitada.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Waterhouse, 1960; Carter, 1990a; Begg & Campbell, 1985; Carter *et al.*, 1998, p. 1002)

Carter *et al.* (1998) indican que probablemente el endostraco de *Hokonuia* sea aragonito, al contrario que en otros buchiidos que tiene las tres capas calcíticas.

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa media: calcita (foliada)
- Capa interna: aragonito (homogénea)

#### Género *Sichuania* Chen, 1976

Especie tipo: *Sichuania difformis* Chen, 1976

Chen en Wen *et al.* (1976) incluye a *Sichuania* en Buchiidae. Esta misma asignación es dada por Sha *et al.* (1990) y aunque *Sichuania* tiene la forma típica de la familia Buchiidae, no posee aurícula anterior derecha, por lo que Sha & Fürsich (1994) consideran que no pertenece a Buchiidae y tampoco a Monotoidea. Pero como estos autores no dan una nueva asignación, se tratará a *Sichuania* en esta familia mientras no se tengan otros datos.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense)** (Chen en Wen *et al.*, 1976)

*Sichuania* fue descrito por Chen en Wen *et al.* (1976) en el Noriense de China (provincias de Sichuan y Yunnan). Posteriormente es citado también en el Rhaetiense (Hautmann, 2001a), aunque ni figura ni da la fuente original de los datos.

Waterhouse (1980b) atribuyó sus ejemplares del Triásico Inferior de Nueva Zelanda provisionalmente a al género *Sichuania* (?*Sichuania marwicki* Waterhouse, 1980). Pero ni los

sedimentos eran de esa edad, ni los ejemplares estaban bien acomodados en este género (ver discusión para *Marwickiella* en la página siguiente).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental**

Hautmann (2001a) cita al género en el Noriense y el Rhaetiense del Tibet y del Himalaya, pero no conocemos la procedencia de los datos. Kobayashi & Tamura (1983a) también lo citan en el Triásico Superior de varias provincias chinas y en el S del Tibet, pero tenemos el mismo problema con esta cita.

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Noriense de China (Chen en Wen *et al.*, 1976; Sha *et al.*, 1990).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Según la traducción de la diagnosis del género aportada por Waterhouse (1980b), la concha es inequivalva, siendo la valva izquierda más prominente y convexa que la derecha y presenta seno bisal. Por estas características le asignamos un modo de vida epibisado, aunque Sha *et al.* (1990) le asignan este modo de vida con dudas.

- Mineralogía: **Biminerámica ?** (Carter, 1990a, p. 234)

No se conocen datos acerca de la concha de *Sichuania*. Dado que no se conoce su posición sistemática, no podemos asignarle la mineralogía predominante en la familia. Aunque lo más probable es que tuviera una mineralogía biminerámica, como la mayoría de los integrantes del Orden Pectinoidea.

#### Género *Marwickiella* Sha & Fursich, 1994

Especie tipo: ?*Sichuania marwicki* Waterhouse, 1980

Waterhouse (1980b) asignó sus ejemplares provisionalmente en *Sichuania*, pensando que éste pertenecía a la familia Buchiidae. Anteriormente hemos visto que *Sichuania* no es un buchiido, ya que carece de la típica aurícula anterior. Pero los ejemplares de Waterhouse, si la poseen, además de presentar otras características diagnósticas de la familia Buchiidae (Begg & Campbell, 1985; Sha & Fursich, 1994).

Dado que esta especie parece no poder acomodarse en ninguno de los géneros ya establecidos en la familia Buchiidae, Sha & Fursich (1994) crean el género *Marwickiella* para incluirla, aprovechando que Begg & Campbell (1985, p. 739) ya habían dicho que esta especie representaba un nuevo género.

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense)**

Aunque Waterhouse (1980b) describió originalmente a ?*Sichuania marwicki* en el Triásico Inferior, Begg (1981 *vide* Begg & Campbell, 1985), demostró que los terrenos en los que Waterhouse había recolectado a la especie estaban datados del Anisiense inferior.

- Distribución paleogeográfica: **Austral**

- *Dominio Austral*: Triásico Medio: Anisiense de Nueva Zelanda (Waterhouse, 1980b;

Begg & Campbell, 1985).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Según la descripción aportada por Waterhouse (1980b) para la única especie que compone este género, lo más probable es que viviera epibisado.

- Mineralogía: **Biminerámica**

Según Waterhouse (1980b) sus ejemplares tendrían la concha fina y calcítica, aunque no hace estudios microestructurales de ningún tipo. Le asignamos la mineralogía predominante en la familia Buchiidae.

Género *Anningella* Cox, 1958 [pro *Anningia* Cox, 1936]

Especie tipo: *Anningia carixensis* Cox, 1936

Poco sabemos de este género que solo es conocido por su valva derecha. Según Sha & Fürsich (1994) es prácticamente indistinguible de *Chaenocardia* Meek & Worthen, 1869 (género Carbonífero que no será tratado en este trabajo). En su opinión este género quedaría mejor emplazado en Assoellidae, pero al no haber ningún estudio al respecto, dejaremos la asignación de Cox *et al* (1969) en Buchiidae.

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Hetangiense - Sinemuriense)** (Warrington & Ivimey-Cook, 1990; Hallam, 1987)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Liásico inferior. Aunque hay algunas incongruencias en la literatura con respecto al rango de este género, no hemos podido consultar los trabajos originales de Cox en los que crea y da nuevo nombre al género. La mayoría de los autores, lo consideran presente en el Sinemuriense de Inglaterra (Hallam, 1976, 1977, 1987; Liu, 1995; Aberhan, 2001). Sin embargo, Sepkoski (2002) le asigna rango Rhaetiense – Sinemuriense, supuestamente tomando los datos de Hallam (1977) y Hallam (1981), pero en este último trabajo no se habla del género. Hallam & El Shaarawy (1982) citaron a *Anningella* en el “Penarth group” en el Rhaetiense, pero posteriormente Warrington & Ivimey-Cook (1990) indican que *Anningella* aparece en la zona *Planorbis* (=Hetangiense) del área del Canal de Bristol, por lo que se cree improbable su presencia en el Rhaetiense.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**

- Dominio Tethys: Jurásico Inferior: Hetangiense de Inglaterra (Warrington & Ivimey-Cook, 1990); Sinemuriense de Inglaterra (Hallam, 1976, 1977, 1987; Liu, 1995; Aberhan, 2001).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Al igual que el resto de los miembros de la familia Buchiidae, *Anningella* viviría epibisado.

- Mineralogía: **Biminerámica** (Carter, 1990a, p. 234)

No se conocen datos acerca de la concha de *Anningella*. Aunque lo más probable es que tuviera una mineralogía biminerámica, como la mayoría de los integrantes del Orden Pectinoidea.



TM



T/J

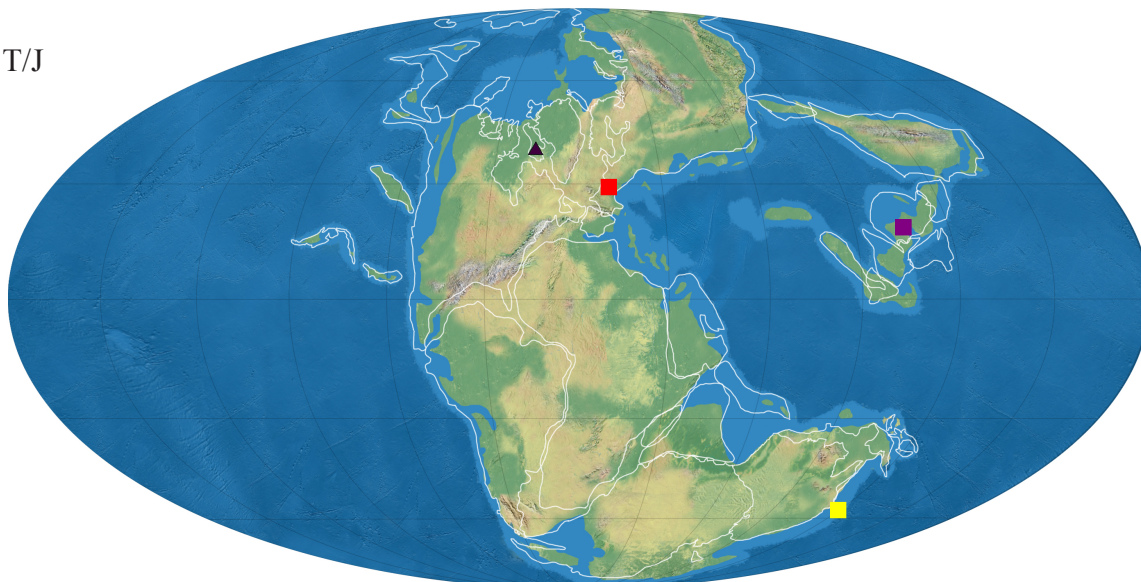


Figura 2.33 - Distribución paleogeográfica para la familia Buchiidae Cox: TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Bittneria* Broili: ■ Triásico Superior; Género *Hokonuia* Trechmann: ■ Triásico Superior; Género *Sichuania* Chen: ■ Triásico Superior; Género *Marwickiella* Sha & Fursich: ● Triásico Medio; Género *Anningella* Cox: ▲ Jurásico Inferior.

### Familia Monotidae Fischer, 1887

Género *Monotis* Bronn, 1830

Especie tipo: *Pectinites salinarius* v. Schlotheim, 1820

Aunque en Cox *et al.* (1969) solo se contemplaban dos subgéneros de *Monotis*, *M. (Monotis)* y *M. (Entomonotis)* Marwick, 1935, en las últimas tres décadas se han creado muchos más: *Pacimonotis* Grant-Mackie & Silberling, 1990, *Eomonotis* Grant-Mackie, 1978, *Inflatomonotis* Grant-Mackie, 1978, *Maorimonotis* Grant-Mackie, 1978. Aunque estos subgéneros agrupan especies con distintos morfotipos, con utilidad bioestratigráfica, no están basados en relaciones filogenéticas (McRoberts *et al.*, 2008).

*Monotis* tiene una distribución paleogeográfica muy amplia durante el Triásico Superior y

son buenos indicadores biocronológicos, ya que muestran un cambio morfológico relativamente rápido, por lo que aunque tienen un rango estratigráfico restringido, muchos son los autores que se han ocupado de su estudio.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense – Rhaetiense)** (McRoberts *et al.*, 2008)

Aunque hasta hace muy poco tiempo, se creía que *Monotis* se extinguía totalmente en el límite Noriense – Rhaetiense (Wignall *et al.*, 2007), el hallazgo de McRoberts *et al.* (2008) constata la presencia del género en el Rhaetiense inferior.

- Distribución paleogeográfica: **Cosmopolita**

McRoberts (1997a) cita a *Monotis* en el Noriense de Méjico, pero ni describe ni figura el material.

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Noriense de Eslovenia (Jurkovsek, 1982a, b), de China (Yin, 1976; Chen & Yang, 1983), de Afganistán (Polubotko *et al.*, 2001), de Irán (Westermann & Seyed-Emami, 1981; Hautmann, 2001a), del W del Caucazo (Rusia) (Ruban, 2006a), del N de los Alpes (Austria) (Grant-Mackie & Silberling, 1990; McRoberts *et al.*, 2008); Rhaetiense del N de los Alpes (Austria) (McRoberts *et al.*, 2008).
- Dominio Circumpacífico: Triásico Superior: Noriense de la Columbia Británica (Ward *et al.*, 2004; Wignall *et al.*, 2007), de Alaska (“accreted terranes”) (Grant-Mackie & Silberling, 1990; Silberling *et al.*, 1997), de Bolivia (Suarez & Dalenz, 1993), de Chile (Fang *et al.*, 1998), de Nevada (USA) (Grant-Mackie & Silberling, 1990), de Japón (Nakazawa, 1964; Hayami, 1975; Ando, 1983, 1984, 1986; Ando, 1987; Ando *et al.*, 1987).
- Dominio Austral: Triásico Superior: Noriense de Nueva Zelanda (Grant-Mackie, 1976, 1978a, b, c, d; 1980a, b; Campbell, 1983; MacFarlan, 1998).
- Dominio Boreal: Triásico Superior: Noriense de Siberia (Kiparisova, 1976 *fide* Grant-Mackie & Silberling, 1990; Kurushin, 1990; Klets, 2006), de Alaska (“arctic terranes”) (Silberling *et al.*, 1997), del Archipiélago Ártico (Canadá) (Tozer, 1970).

- Modo de vida: **B/Ps, E, S, Epi, Se/Mf**

Mucho se ha especulado acerca del modo de vida de *Monotis*. Las interpretaciones van desde que es bentónico bisado a sustrato duro (Stanley, 1972; Hallam, 1981; McRoberts *et al.*, 2008), bisado a plantas acuáticas (Ando, 1987; Hautmann, 2001a), pseudoplanctónico (Hayami, 1969; Stanley, 1972; Silberling & Grant-Mackie, 1997) e incluso nectónico (Jefferies & Minton, 1965). Estas interpretaciones se han hecho en base a la morfología de *Monotis* y de las facies en las que suelen encontrarse las distintas especies.

El modo de vida nectónico propuesto por Jefferies & Minton (1965) ha sido rechazado por varios autores (Stanley, 1972; Ando 1987), ya que es improbable que *Monotis* pudiera nadar, ya que la concha inequilateral e inequivalva y la presencia de escotadura bisal en algunas especies, hace poco creíble este modo de vida (Ando, 1987).

En opinión de Stanley (1972) un modo de vida bentónico en algunas especies y pseudoplanctónico en otras estaría más de acuerdo con las evidencias estratigráficas y tafonómicas.

Uno de los argumentos más fuertes a favor de un modo de vida pseudoplanctónico es la gran distribución paleogeográfica que presenta el género, pero esto también podría explicarse por una fase larvaria planctotrófica de larga duración, lo cual es difícil de corroborar si no se observa la protoconcha. Además suele encontrarse en ambientes de aguas profundas, muchas veces pobres en oxígeno, aunque no siempre es así, ya que Ando (1987) dice que las especies japonesas se encuentran en aguas someras y bien oxigenadas. Otra de las características que lleva a pensar en un modo de vida pseudoplanctónico es que tienen una concha fina y que la orejeta anterior forma un pseudotenolio que indica que la concha se fijaría a objetos (Silberling & Grant-Mackie, 1997). Además la orientación preferencial en la que se encuentran las conchas en el registro fósil, con la parte cóncava hacia arriba, hace pensar que caerían flotando desde la columna de agua hacia el fondo, en ambientes de poca turbulencia y con poco transporte post-mortem (Silberling & Grant-Mackie, 1997). Sin embargo, McRoberts *et al.* (2008) tienen otra explicación para esta orientación y es que *Monotis* sería epibentónico y viviría en esta posición sobre el fondo y en fisuras cavernosas.

Según los criterios que dan Wignall & Simms (1990) para distinguir entre pseudoplanctónicos obligados y facultativos, dado lo expuesto, *Monotis* sería facultativo, ya que no se encuentra normalmente asociado a objetos a los que pudiera fijarse; como ya hemos dicho, suele encontrarse asociado a un tipo de facies (aguas profundas), pero no siempre es así (ver Ando, 1987). Por otro lado, no siempre se encuentran en facies pobres en oxígeno, aunque muchas veces es así, y esto podría tener varias explicaciones, desde que cayeran a estas facies aunque no vivieran en ellas por tener un modo de vida pseudoplanctónico, a que fueran bentónicos con algún tipo de organismos simbioses, aunque no hay evidencias que apoyen esta opción (Fischer & Bottjer, 1995).

En nuestra opinión y dado lo expuesto, estaríamos de acuerdo con Stanley (1972) en que algunas especies vivirían epibisadas sobre el fondo y otras puede que tuvieran un modo de vida pseudoplanctónico facultativo.

- **Mineralogía: Calcítica?** (Carter, 1990a, p. 248: Carter *et al.*, 1998)

Según Carter *et al.* (1998) los miembros de la familia Monotidae tienen las tres capas de la concha calcíticas. Aunque Carter (1990a) señala que cabe la posibilidad de que haya una finísima capa de aragonito en el mesostraco o el endostraco de una de las valvas o de las dos. Según la ampliación de la diagnosis que ofrece Carter (1990a) para la familia Monotidae, la concha es calcítica foliada con una fina capa homogénea en el interior de una o de las dos valvas.

### Género *Otapiria* Marwick, 1935

Especie tipo: *Pseudomonotis marshalli* Trechmann, 1923

De acuerdo con Begg & Campbell (1985), Damborenea (1987b, 2002a), Ando (1987) y Carter (1990a) incluimos a *Otapiria* en Monotidae (ver Damborenea, 1987b, p. 154 para discusión sobre el tema); aunque Cox *et al.* (1969), al igual que otros autores posteriores (Yin *et al.*, 2004) lo incluyen en Aviculopectinidae.

Consideramos a *Lupherella* Imlay, 1967 subgénero de *Otapiria* y a *Pleuromysidia* Ichikawa, 1954 sinonimia de *Otapiria* (ver discusión para ambos en el apartado 2.5).



- Rango estratigráfico: **Triásico Inferior (Olenekiense) – Jurásico Superior (Kimmeridgiense)** (Dagys & Kurushin, 1985; Damborenea, 1987b)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior (Rhaetiense) – Jurásico Superior (Tithoniense), aunque Damborenea (1987b) en su exhaustiva revisión de las especies que se atribuyen al género da como última cita el Kimmeridgiense, al igual que Sha (1996).

En cuanto a la primera aparición del género parece haberse dado en el Triásico Inferior del dominio Boreal (Dagys & Kurushin, 1985, aunque no es hasta el Carniense cuando este género empieza a ser abundante (Ando, 1988). Dagys & Kurushin (1985) describen un nuevo subgénero y una nueva especie, *Otapiria (Praeotapiria) bakevellaiformis*, en el Triásico Inferior. Según Ando (1988), no sería necesario crear el nuevo subgénero *Praeotapiria* ya que las diferencias morfológicas con otras especies de *Otapiria* son muy sutiles.

- Distribución paleogeográfica: **Cosmopolita**

Según Sha (1996), *Otapiria* se originó en el dominio Boreal y probablemente también en el austral y su distribución ambiental vendría condicionada por la temperatura y el sustrato. Se encuentra distribuido sobre todo por altas y medias latitudes, adaptado a bajas temperaturas (Damborenea, 1993). Es considerado un taxón con distribución bipolar (Damborenea, 1996a o antitropical (Sha, 1996). Según este último autor durante el intervalo Triásico Superior – Jurásico Inferior se encuentra distribuido por Austria, Cárpatos, Alaska, N y NE de Siberia, Japón, Nueva Caledonia, Nueva Zelanda, Perú, Chile, Argentina, Colombia y Ecuador. En el Jurásico Superior solo se encuentra en el NE de Siberia, Nueva Zelanda y Chile. Damborenea (1986) lo considera sobre todo circumpacífico con esporádicas apariciones en el Tethys, y esto es corroborado por los datos hallados.

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Noriense de Austria (Zapfe, 1973; Grant-Mackie & Zapfe, 1973); Jurásico Inferior: del SE de China (Yin *et al.*, 2004).
- Dominio Circumpacífico: Triásico Superior: Carniense de Japón (Hayami, 1975; Ando, 1988); Noriense de Chile (Chong & Hillebrandt, 1985; Covacevich *et al.*, 1991), de Japón (Ando, 1988); Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense de Chile (Escobar, 1980); Sinemuriense de Canadá (Aberhan, 1998a, b), de Chile (Aberhan, 1993, 1994a, 1998b).
- Dominio Austral: Triásico Superior: de los Andes (Argentina)? (Covacevich *et al.*, 1991; Riccardi *et al.*, 2004); Rhaetiense de Nueva Zelanda (Marwick, 1953; Grant-Mackie, 1960); Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense de la Cuenca Neuquina (Damborenea, 1987b, 1993, 1996a, 2002a; Damborenea & Manceñido, 2005b), de Nueva Zelanda (Marwick, 1953; Grant-Mackie, 1960), de Nueva Caledonia (Marwick, 1953).
- Dominio Boreal: Triásico Inferior: de Siberia (Dagys & Kurushin, 1985); Triásico Superior: Noriense de Siberia (Okuneva, 1985, 1986); Noriense – Rhaetiense de Siberia (Klets, 2006); Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense de Siberia (Efimova *et al.*, 1968 *fide* Ando, 1988).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Ando (1988), después de estudiar la forma en la que aparecen los ejemplares de *Otapiria*, llega a la conclusión de que lo más probable es que viviera epibisado. Aunque encuentra fragmentos de madera asociados a *Otapiria dubia*, no hay evidencia de que se fijara a ellos.

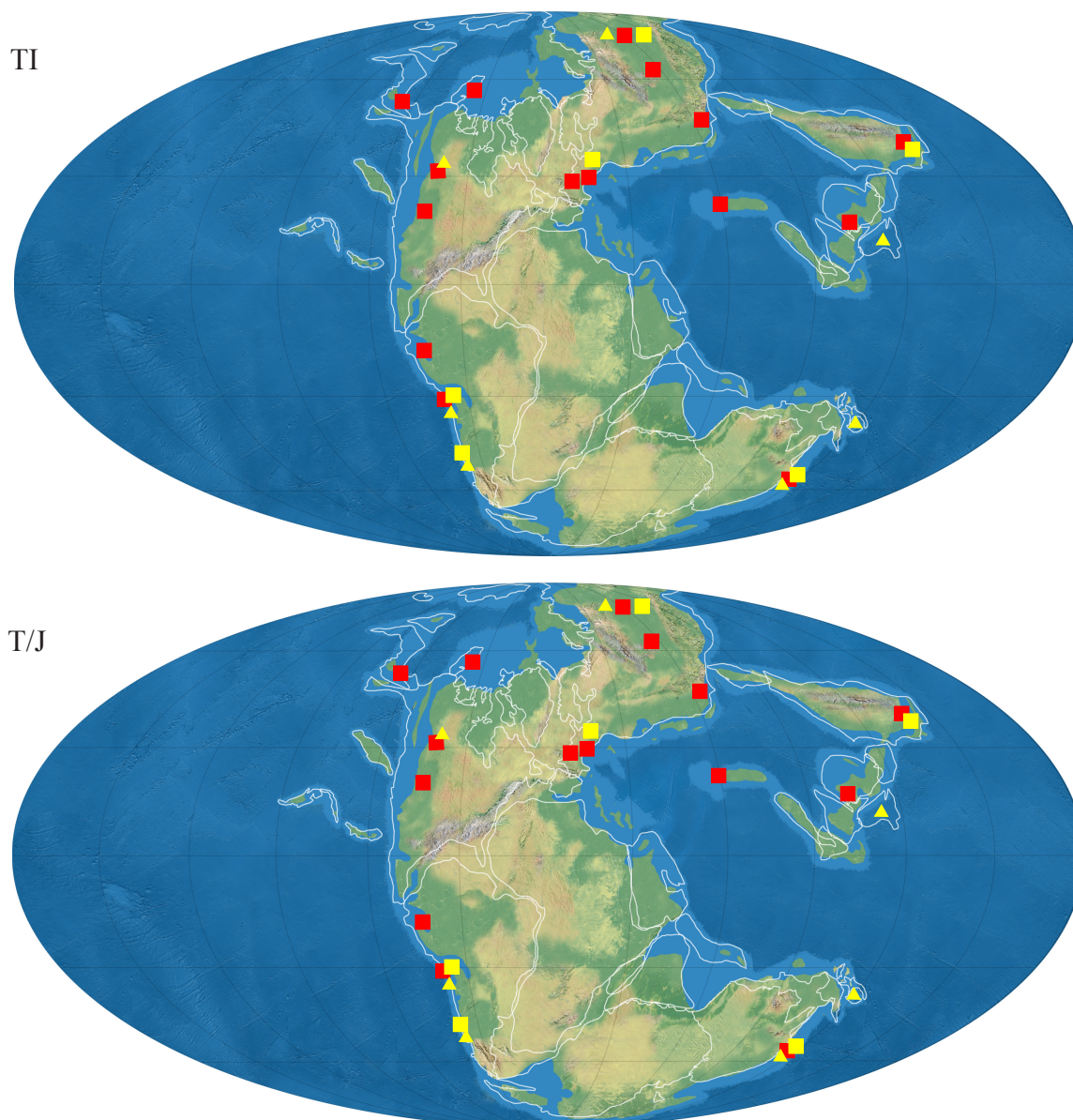


Figura 2.34 - Distribución paleogeográfica para la familia Monotidae Fischer: TI.- durante el Triásico Inferior; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Monotis* Bronn: ■ Triásico Superior; ♦ Triásico Inferior ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior.

Sin embargo, debido a la orientación que presentan parece que se fijaran unos a otros mediante el biso. Dados los sedimentos y la forma en la que aparece *Otapiria* su modo de vida sería diferente al de *Monotis* (Ando, 1988).

Para otras especies de *Otapiria*, se ha descrito también un modo de vida epibisado, pero sobre algas (Gruber, 1984 *fide* Ando, 1988).

- **Mineralogía: Calcítica?** (Carter, 1990a)

No existen datos acerca de la microestructura de la concha de *Otapiria*. Según la ampliación de la diagnosis que ofrece Carter (1990a) para la familia Monotidae, la concha es calcítica foliada con una fina capa homogénea en el exterior de una o de las dos valvas. Carter *et al.* (1998) asigna mineralogía calcítica a las tres capas de la concha de los miembros de la familia Monotidae.



**Familia Oxytomidae Ichikawa, 1958**Género *Oxytoma* Meek, 1864

Especie tipo: *Avicula muensteri* Bronn, 1830

- **Rango estratigráfico:** **Triásico Inferior?**, **Triásico Medio (Ladiniense)** – **Cretácico Superior (Maastrichtiense)** (Waller & Stanley, 2005; Abdel-Gawad, 1986)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior – Cretácico Superior. Sin embargo, a lo largo de estos años *Oxytoma* ha sido localizado en el Triásico Medio en numerosas ocasiones. Sin embargo, Waller en Waller & Stanley (2005) considera que los ejemplares más antiguos del género corresponden a “*Oxytoma* sp. aff. *O. inaequivalve* Sowerby var. *intermedia* Emmrich” y “*Oxytoma* sp. aff. *Oxytoma mojsisovicsi* Teller” del Triásico de la provincia de Fujian en el SE de China (ver Waller & Stanley, 2005, p. 38). Suponen que la edad sería Triásico Inferior porque aparecen asociados con *Eumorphotis*. También advierten que una especie que había sido tenida en cuenta en el Triásico Inferior, *Oxytoma scythicum* (Wirth, 1936) ha sido asignada a *Towapteria* (familia Bakevellidae).

- **Distribución paleogeográfica:** **Cosmopolita**
  - **Dominio Tethys:** Triásico Inferior: del S de China? (Waller & Stanley, 2005); Triásico Superior: de China (Chen, 1982a); Noriense del W de los Cárpatos (Kollarova & Kochanová, 1973); Rhaetiense de los Alpes (Austria) (Tanner *et al.*, 2004; Tomašových, 2006a), de Inglaterra (Ivimey-Cook *et al.*, 1999); Jurásico Inferior: Sinemuriense de Inglaterra, Francia, España y Portugal (Liu, 1995), de Italia (Monari, 1994).
  - **Dominio Circumpacífico:** Triásico Medio: Ladiniense de Nevada (Waller & Stanley, 2005); Triásico Superior: de Chile? (Damborenea, 1987b); Carniense de Japón (Hayami, 1975; Ando, 1988); Noriense de Japón (Nakazawa, 1956, 1963, 1964; Hayami, 1975); Noriense o Rhaetiense de Chile (Chong & Hillebrandt, 1985); Rhaetiense de Canadá (Wignall *et al.*, 2007); Jurásico Inferior: Hetangiense de Nevada (Guex *et al.*, 2003; Lucas & Tanner, 2004); Hetangiense – Sinemuriense de Chile (Escobar, 1980; Aberhan, 1994a), de Canadá (Aberhan, 1998a, b; Aberhan *et al.*, 1998); Sinemuriense de Japón (Hayami, 1975).
  - **Dominio Austral:** Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense de Nueva Zelanda (Marwick, 1953).
  - **Dominio Boreal:** Triásico Medio: Ladiniense de Siberia (Klets, 2006), del Archipiélago Ártico (Canada) (Tozer, 1961); Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense de Groenlandia (Liu, 1995).

- **Modo de vida:** **B/Ps, E, S, Epi, Se/Mf**

Las especies pertenecientes a *Oxytoma* tienen una escotadura bisal bien desarrollada que hace pensar que fueron epibisados. Poseen una aurícula posterior alargada por lo que ha sido comparado con *Pteria* en cuanto a su modo de vida (Cox *et al.*, 1969), por lo que se cree que habría podido vivir sujeto por el biso a Hidrozoos o a conchas u otros objetos (Fürsich, 1980). Según Sha (1990), *Oxytoma* tendría una larva planctotrófica.

Sin embargo, algunas especies como *Oxytoma inaequivalve* (J. Sowerby, 1819), debieron

tener un modo de vida pseudoplanctónico ya que se han encontrado fijadas a la concha del ammonoideo *Echioceras* en el Sinemuriense de Dorset (Wignall & Simms, 1990, fig. 3). Las evidencias apuntan a que se fijaron al ammonoideo mientras estaba en vida.

- Mineralogía: **Calcítica** (Carter, 1990a, p. 249)

Waller & Stanley (2005) indican para sus ejemplares de *Oxytoma* (*Oxytoma*) *grantsvillensis* Waller, 2005, que probablemente la concha sería totalmente calcítica ya que observan que no hay recristalización diferencial del endostraco. Carter (1990a) indica para la familia Oxytomidae que la concha es mayoritariamente calcítica pero que puede tener un mesostraco muy fino aragonítico de microestructura “cross-lamellar”, pero no hay constancia de este mesostraco en *Oxytoma*.

- Capa externa: calcita (prismática simple)
- Capa media: calcita (foliada)
- Capa interna: calcita (foliada)

Género *Avicularca* v. Bubnoff, 1821

Especie tipo: *Avicula cardiiformis* v. Münster, 1841

- Rango stratigráfico: **Triásico Medio (Ladiniense) – Superior (Carniense)**

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior del S de los Alpes. La especie tipo fue descrita en sedimentos de esta edad (Wissman in Münster, 1841) y posteriormente citada por Laube (1865) en el mismo piso. Sin embargo, Bubnoff (1821 *vide* Kutassy, 1931) creó *Avicularca* como subgénero de *Avicula* e incluyó 3 especies nuevas del Ladiniense italiano.

Sepkoski (2002) le asigna rango Carniense - ?Rhaetiense, extrayendo el dato de Crame (1996). Pero este último autor no justifica el rango asignado.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**

- Dominio Tethys: Triásico Medio: Ladiniense de Pedrazzo (Italia) (Kutassy, 1931); Triásico Superior: del S de los Alpes (Italia) (Wissman in Münster, 1841; Laube, 1865).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Suponemos, por la diagnosis del género ofrecida por Cox *et al.* (1969, N344) que sería epibisado.

- Mineralogía: ?

No se conocen datos sobre la mineralogía de *Avicularca*. Dado que la asignación de este género por parte de Cox *et al.* (1969) es dudosa, no podemos asignarle la mineralogía predominante en la familia Oxytomidae.

Género *Meleagrinnella* Whitfield, 1885

Especie tipo: *Avicula curta* Hall, 1852

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Noriense) – Cretácico Inferior (Albiense)** (Tozer, 1970; Wen, 1999)

Aunque Cox *et al.* (1969) le asignó rango Triásico Superior (Rhaetiense) – Jurásico Superior, posteriormente el género ha sido hallado en sedimentos del Cretácico Inferior, en el Berriasiense (Li, 1990), en el Valanginiense (Kaim, 2001) y en el Albiense (Wen, 1999).

Hay algunas discrepancias en cuanto en qué momento del tiempo aparece *Meleagrinnella*. Sepkoski (2002) le asigna rango a partir del Rhaetiense, basándose en los datos ofrecidos por Crame (1996), el cual seguramente lo extrajo de Cox *et al.* (1969). Es citado en el Noriense de la Columbia Británica asociado a *Monotis* (Westermann & Verman, 1967; Wignall *et al.*, 2007) pero ni se figuran ni se describen los ejemplares. Lo mismo ocurre con Klets (2006) quien considera que *Meleagrinnella* aparece en el Anisiense del dominio Boreal. Esta cita seguramente proviene de Dagens & Kurushin (1985), los cuales incluyen a *Avicula polaris* Kittl, 1907 y a *Pseudomonotis tasaryensis* Voronetz, 1936, en el género *Meleagrinnella* y lo citan en el Anisiense de Siberia. *Avicula polaris* también ha sido citada en el Carniense de Noruega (Diener, 1923). La imposibilidad de comprobar que la información es cierta, dado que ningún autor posterior habla de estos registros, nos hace dejarla como dudosa.

Tozer (1970) cita a *Meleagrinnella antiqua* Tozer en el Noriense del Archipiélago Ártico y esta edad será tomada provisionalmente como primera aparición.

- **Distribución paleogeográfica: Tethys, Circumpacífico y Boreal**

Aunque el género está presente desde el Triásico Superior, es a partir del Pliensbachiense cuando empieza a ser más abundante y más ampliamente distribuido (Marwick, 1953; Duff, 1975; Wen, 1982; Pugaczewska, 1986; Jaitly, 1988; Li & Grant-Mackie, 1994; Harries & Little, 1999; Chen, 1999; Damborenea, 2002a; Delvene, 2003; Fraiser *et al.*, 2004; Zakharov *et al.*, 2006; Fürsich & Thomsen, 2005; Fürsich *et al.*, 2005; Kenig *et al.*, 2004).

- **Dominio Tethys:** Triásico Superior: Rhaetiense de Austria (Hallam & El Shaarawy, 1982); Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense del NW de Europa (Aberhan, 2001); Sinemuriense de Europa (Quenstedt, 1858 *fide* Damborenea, 2002a), de Inglaterra (Liu, 1995).
- **Dominio Circumpacífico:** Jurásico Inferior: Sinemuriense de Japón (Hayami, 1961; 1975), de Canadá (Aberhan, 1998a, b).
- **Dominio Boreal:** Triásico Superior: Noriense del Archipiélago Ártico (Tozer, 1970); Jurásico Inferior: Hetangiense del NE de Rusia (Sey *et al.*, 1981; Damborenea *et al.*, 1992); Hetangiense – Sinemuriense de Groenlandia (Liu, 1995).

- **Modo de vida: B/Ps, E, S, Epi, Se/Mf**

Por la morfología externa que presenta encaja con un modo de vida epibisado. Duff (1975) considera que *Meleagrinnella* no sería estrictamente bentónico pudiendo haberse fijado a algas o incluso a objetos como trozos de madera, implicando un modo de vida pseudoplanctónico. Duff (1975) lo clasifica como “pendent”. Suele encontrarse a menudo en pizarras bituminosas.

Sin embargo, Kaim (2001) encuentra a sus ejemplares de *Meleagrinnella* asociados con ostras cementantes, por lo que en este caso no sería necesario invocar un modo de vida pseudoplanctónico.

- Mineralogía: Biminerámica (Carter, 1990a, p. 249)
  - Capa externa: calcita (prismática)
  - Capa media: aragonito (cross-lamellar, en valva derecha)
  - Capa interna: calcita (foliada)

Género *Jianchuania* Chen & Chen 1980

Especie tipo: *Pteria? problematica* J. Chen, 1976

- Rango estratigráfico: Triásico Superior (Rhaetiense?) (Chen & Chen, 1980)

Chen & Chen (1980) describieron a *Jianchuania* en el Triásico Superior de Yunnan, pero no especifican piso. Pero en la discusión del género, señalan que los especímenes descritos por Healey (1908) como *Conocardium?* sp. y *Conocardium superstes* Healey, 1908 en el Rhaetiense de Birmania son muy parecidos y aparecen en depósitos coetáneos.

- Distribución paleogeográfica: Tethys oriental

*Jianchuania* parece ser endémico de la provincia de Yunnan.

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior de Yunnan (China) (Chen & Chen, 1980).

- Modo de vida: B, E, S, Epi, Se

Por la morfología externa que posee *Jianchuania*, fuertemente inequilateral e inequivalva, con una profunda escotadura bisal y una aurícula posterior alargada similar a la de *Pteria*, suponemos que viviría epibisado.

- Mineralogía: Biminerámica

No hay datos acerca de la concha de *Jianchuania*. Datos de mineralogía ofrecidos para la familia Oxytomidae.

Género *Palmoxytoma* Cox, 1961

Especie tipo: *Pecten cygnipes* Young & Bird, 1822

Aunque Cox (1961) describió a *Palmoxytoma* como subgénero de *Oxytoma* y este es el mismo tratamiento que se le dio en Cox *et al.* (1969), se toma a nivel genérico siguiendo a Damborenea (2002a).

- Rango estratigráfico: Jurásico Inferior (Hetangiense – Pliensbachiense) (Cox, 1961)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Liásico Inferior – Medio y parece que el rango se

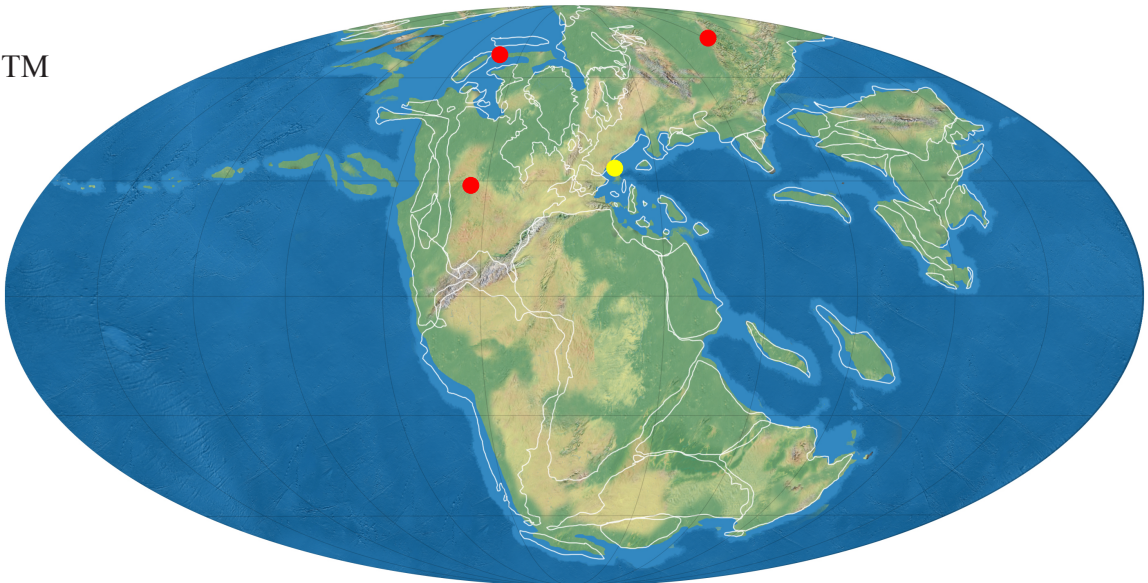
Figura 2.35 - Distribución paleogeográfica para la familia Oxytomidae Ichikawa: TI.- Triásico Inferior; TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Oxytoma* Meek: ♦ Triásico Inferior ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Avicularca* v. Bubnoff: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Meleagrinnella* Whitfield: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Jianchuania* Chen & Chen: ■ Triásico Superior; Género *Palmoxytoma* Cox: ▲ Jurásico Inferior.



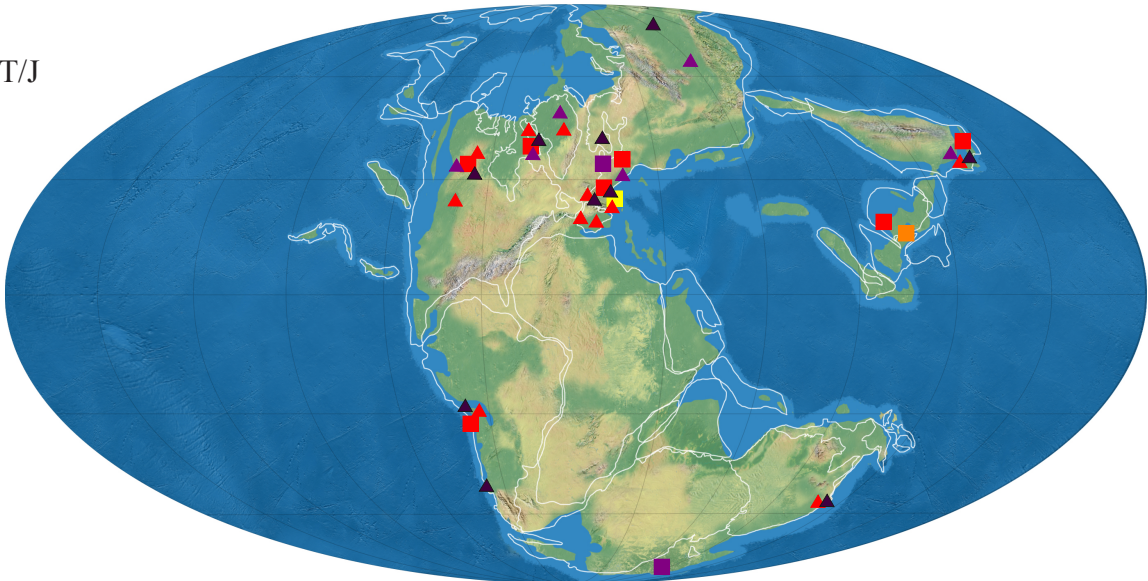
TI



TM



T/J



mantiene. Aunque son muchos los trabajos que fijan su aparición en el Hetangiense (ver distribución paleogeográfica), Guex *et al.* (2003) y Lucas & Tanner (2004) citan al género en el Rhaetiense de Nevada, aunque ninguno de los dos trabajos describe o figura el material.

- Distribución paleogeográfica: **Cosmopolita**

Se considera que *Palmoxytoma* tiene una distribución bipolar durante el Hetangiense (Damborenea, 1993; Sha, 1996; Aberhan, 1998b, 1999) y parece estar restringido al dominio boreal durante el Pliensbachiense (Damborenea, 1993). Aunque está presente en el dominio del Tethys y el Circumpacífico, no aparece en bajas latitudes.

- *Dominio Tethys: Jurásico Inferior*: Hetangiense de Inglaterra, Suecia, Francia, Suiza (Cox, 1961).
- *Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior*: Hetangiense de Chile (Aberhan, 1994a); Sinemuriense de Canadá (Aberhan, 1998a), de Japón (Hayami, 1975).
- *Dominio Austral: Jurásico Inferior*: Hetangiense de Argentina (Riccardi *et al.*, 1991; Damborenea, 2002a; Damborenea & Manceñido, 2005b; Damborenea & Lanés, 2007), de Nueva Zelanda (Trechmann, 1923 *fide* Damborenea, 2002a).
- *Dominio Boreal: Jurásico Inferior*: Hetangiense del NE de Siberia (Polubotko, 1968 *fide* Damborenea, 1993).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Se le asigna un modo de vida similar a *Oxytoma*, pero en este caso no hay evidencias de un modo de vida pseudoplanctónico.

- Mineralogía: **Calcítica** (Carter, 1990a, 249; Carter, 1990b, p. 371)

Carter (1990b, p. 371), para la especie tipo de *Palmoxytoma* indica que tiene ectostraco compuesto de calcita prismática. Le suponemos una mineralogía calcítica como a *Oxytoma*, ya que no hay evidencias de mesostraco aragonítico.

## Familia Asoellidae Begg & Campbell, 1985

Género *Asoella* Tokuyama, 1959

Especie tipo: *Eumorphotis (Asoella) confertoradiata* Tokuyama, 1959

Aunque Cox *et al.* (1969) incluyeron al género *Asoella* en Aviculopectinidae siguiendo la asignación original de este taxón, Begg & Campbell (1985) crearon la familia Asoellidae para acomodar a *Asoella*, *Etalia* Begg & Campbell, 1985 y probablemente también a *Aucellina* Pompeckj, 1901. Relacionaron a estos 3 géneros monotoideos por tener charnelas edentulas y resilifer subumbonal con áreas anterior y posterior.

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Jurásico Inferior (Pliensbachiense)** (Sha *et al.*, 1990; Damborenea, 2002a)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Noriense de Japón, ya que en ese momento solo se disponía de esa información acerca del género. Sepkoski (2002), basándose en Hayami (1975) y Yin (1985), le asignó rango Anisiense – Noriense.

En cuanto a la primera aparición del género, parece bastante aceptado que fue en el Anisiense de China (Kobayashi & Tamura, 1983b; Yin, 1985; Sha *et al.*, 1990; Tong & Liu, 2000). Tong & Liu (2000) citan a *Asoella illyrica* y *Asoella subillyrica* en el Anisiense de China, pero Huang & Opdyke (2000) señalan que la primera es actualmente *Leptochondria illyrica* (Bittner) (ver Huang & Opdyke, 2000, p. 80; Waller & Stanley, 2005, p. 35). Y Lu & Chen (1986) asignan con dudas al género *Asoella* a *Leptochondria subparadoxica* Yin & Yin. Por lo que hemos podido ver en estas publicaciones chinas, parece haber cierta confusión entre *Asoella* y *Leptochondria*, tal vez deberían revisarse las citas de *Asoella* en el Triásico Medio de China. Además, Waller & Stanley (2005) indican que sus ejemplares del Ladiniense de Norteamérica, si realmente pertenecen a *Asoella*, serían los ejemplares más antiguos conocidos del género. En principio, dado que no podemos acceder a toda la información referente al género en China, dejaremos provisionalmente el Anisiense como primera aparición.

Aunque en el pasado se consideró que *Asoella* desaparecía a finales del Triásico Superior (Hallam, 1981, 1990a), en los últimos años, el género ha sido citado en el Sinemuriense y el Pliensbachiense de Sudamérica (Damborenea, 2002a) y en el Hetangiense - Pliensbachiense de Nueva Zelanda (MacFarlan, 1998; Hudson, 2003). La presencia en Nueva Zelanda, será tomada con precaución ya que los supuestos ejemplares de *Asoella* no están descritos.

- **Distribución paleogeográfica: Tethys, Circumpacífico y Austral**

- *Dominio Tethys: Triásico Medio:* Anisiense del S de China (Sha *et al.*, 1990); *Triásico Superior:* Carniense de China (Chen, 1982a; Li *et al.*, 2005).
- *Dominio Circumpacífico: Triásico Medio:* Ladiniense de Nevada? (USA) (Waller & Stanley, 2005); *Triásico Superior:* Carniense – Noriense de Japón (Hayami, 1975).
- *Dominio Austral: Jurásico Inferior:* Sinemuriense de Argentina (Damborenea, 1996a, 2002a; Damborenea & Manceñido, 2005b; Damborenea & Lanés, 2007); Hetangiense – Sinemuriense de Nueva Zelanda? (MacFarlan, 1998; Hudson, 2003).

- **Modo de vida: B, E, S, Epi/R, Se**

Begg & Campbell (1985) en su diagnosis para la superfamilia Monotoidea, donde incluyen a la familia Asoellidae dicen: “*Byssate Pectinina with right valve against substrate and with a distinct byssal notch throughout life*”. Damborenea (2002a) para sus ejemplares de *Asoella asapha* (Leanza, 1942) indica que viviría epibisado al menos durante los estadios juveniles, aunque podría vivir reclinado sobre su valva derecha en estado adulto. Además, dado que encuentra restos de plantas asociados a sus ejemplares, postula que tal vez podrían haberse fijado a sus tallos.

- **Mineralogía: Calcítica?** (Begg & Campbell, 1985; Carter, 1990a, p. 248)

Begg & Campbell (1985) indican que la capa externa es de calcítica prismática. Carter (1990a) añade que la concha es probablemente toda calcítica y foliada, a excepción de la capa externa que sería de microestructura prismática.



Género *Etalia* Begg & Campbell, 1985

Especie tipo: *Etalia johnstoni* Begg & Campbell, 1985

Begg & Campbell (1985) crean la familia Asoellidae, asignando como género tipo a *Asoella* Tokuyama, 1959 e incluyendo a su nuevo género *Etalia* en ella.

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense)** (Begg & Campbell, 1985)

El género *Etalia* es creado en el Anisiense de Nueva Zelanda y no se conoce ningún otro registro del género. Dado que tiene un rango estratigráfico restringido (Etalian, piso regional de Nueva Zelanda correlacionado con el Anisiense) es un buen fósil índice para este piso (Begg & Campbell, 1985).

- Distribución paleogeográfica: **Austral**

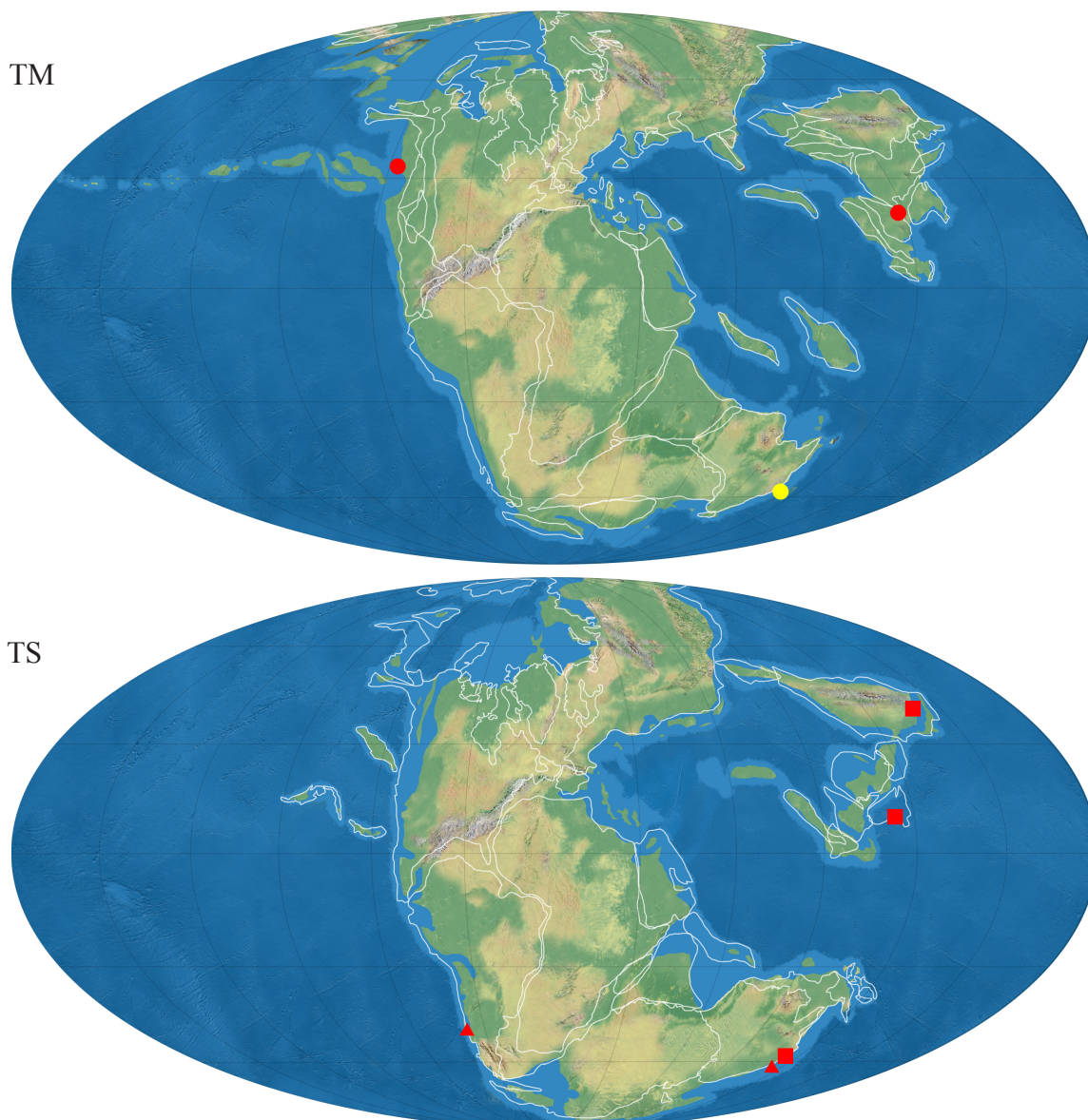


Figura 2.36 - Distribución paleogeográfica para la familia Asoellidae Begg & Campbell: TM.- durante el Triásico Medio; TS.- durante el Triásico Superior. Género *Asoella* Tokuyama: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Etalia* Begg & Campbell: ● Triásico Medio.



- *Dominio Austral: Triásico Medio*: Anisiense de Nelson y Southland (Nueva Zelanda) (Begg & Campbell, 1985).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Begg & Campbell (1995) encuentran algunos ejemplares en posición de vida y comprueban que tienen un hábito de vida gregario, fijándose mediante el biso unos a otros apoyando la valva derecha en el sustrato y dejando la valva izquierda libre para abrir o cerrar la concha.

Lo consideran un bivalvo oportunista, rápido colonizador de ambientes de aguas poco profundas.

- Mineralogía: **Calcítica?** (Begg & Campbell, 1985; Carter, 1990a, p. 248)

Begg & Campbell (1985) indican que la capa externa de la valva derecha es de calcita prismática. Aunque no hablan de las capas internas, dicen que la concha es fina y seguramente calcítica. Carter (1990a) para la familia Asoellidae señala que la concha es casi calcítica y probablemente foliada, pero la capa externa de la valva derecha es de calcita prismática.

### **Familia Prospondylidae Pchelincev, 1960 (=Terquemiidae Cox, 1964)**

Dados los problemas que nos hemos encontrado en cuanto a las asignaciones en los distintos géneros que componen esta familia en la bibliografía, y como no es objetivo de esta tesis la revisión de todas ellas, seguiremos sobre todo a Hautmann (2001b) en su revisión de Prospondylidae, ya que nos parece la más adecuada.

Género *Terquemia* Cox, 1964 [pro *Carpenteria* Eudes-Deslongchamps, 1860]

Especie tipo: *Carpenteria pectiniformis* Eudes-Deslongchamps, 1860

La mayoría de las asignaciones que se han hecho en este género, suelen provenir de ejemplares mal conservados por lo que el género no es bien conocido (Damborenea, 2002a; Hautmann & Golej, 2004). El problema es que varios géneros de esta familia son muy parecidos externamente y si no pueden observarse los detalles de la charnela y otros caracteres internos es muy difícil saber a cuál de ellos pertenece.

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Sinemuriense) – Superior?** (Hautmann & Golej, 2004)

Aunque Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior – Jurásico Superior, según Hautmann (2001b): “*Most Triassic species assigned to Terquemia in early publications actually belong to Newaagia or Enantiostreon. Although there are some incompletely preserved specimens which might belong to Terquemia, there is no unequivocal record from rocks older than Early Jurassic.*”

Ivimey-Cook *et al.* (1999), al igual que Yin & McRoberts (2006) citan a *Terquemia difformis* (Schlotheim, 1820) en el Rhaetiense del Penarth Group (Inglaterra) y en las capas de transición Rhaetiense – Hetangiense en el Tibet (China), respectivamente, pero esta especie ha sido introducida en *Umbrostrea* por Márquez-Aliaga *et al.* (2005) ya que posee una capa interna

aragonítica (De Renzi & Márquez-Aliaga, 1980; Carter, 1990a; Carter *et al.*, 1998) y estructura ligamentaria, charnela y costillas antimarginales típicas de los ostreidos.

Yin *et al.* (1999) citan al género en el Noriense del Himalaya (China), pero no describen el material, y dado que no podemos asegurar que sea realmente *Terquemia*, no será tenido en cuenta. Y lo mismo ocurre con la mayoría de las citas triásicas del género. Seguimos a Hautmann (2001b) en asignarle rango estratigráfico a partir del Jurásico Inferior.

En cuanto a cual es la cita más moderna aceptada de *Terquemia*, es difícil saberlo dado los problemas de identificación en base a la falta de información de la que se dispone. Fürsich & Werner (1988) citan a *Terquemia* en el Kimmeridgiense de Portugal, pero sus ejemplares son solo asignados con dudas, ya que están articulados y no pueden verse las características de la charnela que son imprescindibles para una asignación correcta. Lo mismo ocurre con los ejemplares asignados por Damborenea (2002a) en el Toarciense de Sudamérica.

No se han localizado más trabajos que citen a *Terquemia* en el Jurásico Superior aparte del de Fürsich & Werner (1988). Provisionalmente le asignaremos rango estratigráfico hasta el Jurásico Superior siguiendo a Hautmann & Golej (2004).

- Distribución paleogeográfica: Tethys

El género *Terquemia* ha sido citado en el Tethys, pero la única cita que podemos asegurar que pertenece a *Terquemia* es la de Hautmann & Golej (2004). Dados los problemas con este género, no podemos dar una distribución completa.

- *Dominio Tethys: Jurásico Inferior*: Sinemuriense del W de los Cárpatos (Eslovaquia) (Hautmann & Golej, 2004).

- Modo de vida: B, E, S, C, Se

*Terquemia* se cementa al sustrato por su valva derecha, dejando la izquierda libre. Al contrario que otros bivalvos cementantes, como *Persia*, *Terquemia* carece de escotadura bisal, por lo que no debía tener estadios juveniles bisados. En muchos casos el sustrato son las conchas de otros bivalvos (Damborenea, 2002a).

- Mineralogía: Biminerálica (Hautmann & Golej, 2004)

Hautmann & Golej (2004), para sus ejemplares de *Terquemia* (*Dentiterquemia eudesdeslongchampsii* Hautmann & Golej, 2004, describen una capa externa subdividida en dos subcapas, la más externa prismática y la más interna foliada (ambas calcíticas). Mientras que la capa interna se encuentra recristalizada, por lo que teniendo en cuenta que la microestructura sea como en el resto de la familia Prosondyliidae, suponen que debiera tener una microestructura “cross-lamellar” (aragonítica).

Género *Newaagia* Hertlein, 1952 [*pro Philippiella* Waagen, 1907]

Especie tipo: *Spondylus obliquus* v. Münster, 1841

Hertlein (1952) propuso el nombre *Newaagia* para sustituir a *Philippiella* Waagen, 1907, ya que este nombre ya había sido utilizado para otro género de bivalvos, *Philippiella* Martens & Pfeffer in 1886.

Algunos ejemplares atribuidos a *Spondylus* en el Triásico, podrían acomodarse mejor en

*Newaagia* (Waller, 2006, p. 334): “So-called Spondylus from the Triassic, such as the many species described by Klipstein (1843), are spiny, multicostate bivalves cemented by their right valve and having ventrally migrating ligaments that leave a higher ligament area on the right valve than on the left. Although they superficially resemble Spondylus, those that I have examined have a pteriid-type resilium and lack hinge teeth. At least some of these are assignable to *Newaagia Hertlein, 1952...*”

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Superior (Rhaetiense)** (Hautmann, 2001b)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango en el Triásico superior (Carniense) y con ciertas dudas señalaron su presencia en el Pérmico. Posteriormente se le ha considerado un género exclusivamente mesozoico (Newell & Boyd, 1970). Sepkoski (2002), tomando el dato de Yin (1985) le asigna rango Anisiense – Carniense. Subsiguientemente, el género ha sido localizado también en el Noriense y el Rhaetiense (Hautmann, 2001a, b).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental**

Aunque también ha sido citado en el Noriense de China (Sha *et al.*, 1990), solo se trata de un ejemplar con no muy buena conservación. Además también ha sido citado en el Noriense del NE de Asia (Polubotko & Repin, 1990), pero no se figura ni describe y no hay ninguna otra información acerca del género en esta zona.

- Dominio Tethys: Triásico Medio: Anisiense de las Dolomitas (Italia) (Posenato, 2008b), de las Dolomitas (Suiza) (Zorn, 1971); Triásico Superior: Carniense de Italia (Leonardi, 1943; Allasinaz, 1966); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a, b; Fürsich & Hautmann, 2005); Rhaetiense (capas de transición Rhaet-Het) del Tibet (China) (Yin & McRoberts, 2006).

- Modo de vida: **B, E, S, C, Se**

Se cementa por la zona umbonal de la valva derecha (Newell & Boyd, 1970) a sustratos duros o sobre otras conchas. Es constructor de “bioherms” (Hautmann, 2001a)

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 251; Hautmann, 2001b)

- Capa externa: calcita (prismática fibrosa/foliada)
- Capa media: aragonito (cross-lamellar/cross-lamellar compleja)
- Capa interna: aragonito (prismática simple)

#### Género *Persia* Repin, 1996

Especie tipo: *Persia monstrosa* Repin, 1996

Aunque guarda cierto parecido externo con *Terquemia* y *Newaagia*, es distinguible de ambos por diferencias en la aurículas, el área ligamental y la ornamentación (ver Repin, 1996, p. 365). El género es enmendado por Hautmann (2001b). Aunque originalmente monoespecífico, posteriormente Yin & McRoberts (2006) crean una nueva especie: *P. hallami* Yin & McRoberts, 2006.

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Noriense) – Jurásico Inferior (Hetangiense inferior)** (Repin, 1996; Yin & McRoberts, 2006)

El género fue descrito en el Noriense de Irán (Repin, 1996), conteniendo solo la especie tipo. Posteriormente, es hallado en el Rhaetiense de la misma zona (Hautmann, 2001a, b) y en las capas de transición entre el Rhaetiense y el Hetangiense del Tibet (China) (Yin & McRoberts, 2006).

- **Distribución paleogeográfica: Tethys**

- *Dominio Tethys: Triásico Superior:* Noriense de Irán central (Repin, 1996; Hautmann, 2001a, b); Rhaetiense de Irán central (Hautmann, 2001a, b), del Tibet (China) (Yin & McRoberts, 2006); *Jurásico Inferior:* Hetangiense más inferior (zona *Tibeticum* en Yin *et al.*, 2007) (Yin & McRoberts, 2006).

- **Modo de vida: B, E, S, C, Se**

La presencia de escotadura bisal entre la aurícula anterior y la concha puede indicar que *Persia* pasa por un estado bisado antes de cementarse (Hautmann, 2001b). *Persia* es uno de los bioconstructores de arrecifes de bivalvos en el Triásico Superior (Fürsich & Hautmann, 2005).

- **Mineralogía: Biminerálica**

No se conocen los detalles de la microestructura de la concha de *Persia*, se le supone una mineralogía biminerálica como al resto de los miembros de la familia Prospodylidae.

#### Género *Pegmavalvula* Newell & Boyd, 1970

Especie tipo: *Pegmavalvula gloveri* Newell & Boyd, 1970

- **Rango estratigráfico: Pérmico Inferior (Artinskiense) – Triásico Inferior (Olenekiense)** (Newell & Boyd, 1970, 1995)

Aunque según Hautmann (2001b), *Pegmavalvula* es un género paleozoico, hay evidencias de que al menos una especie, *P. triassica* Newell & Boyd, 1995, está presente en el Triásico Inferior (Newell & Boyd, 1995).

- **Distribución paleogeográfica: Circumpacífico**

El género se encuentra presente en Norteamérica desde el Artinskiense al Guadalupiense (Newell & Boyd, 1970), es citado también en el Changhsingiense de Grecia por Clapham & Bottjer (2007), aunque ni figuran ni describen los ejemplares.

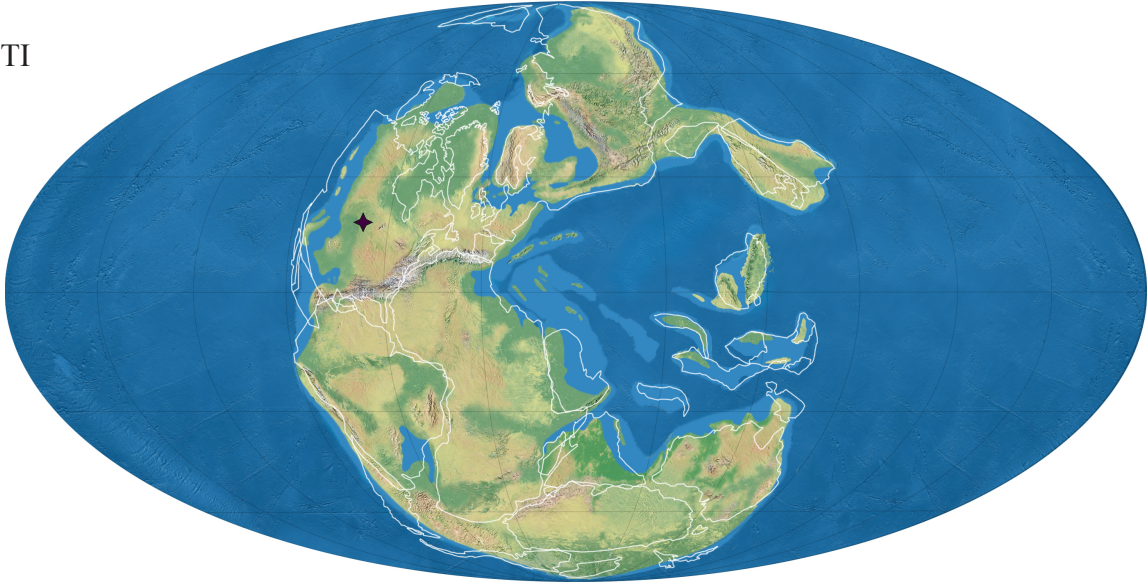
- *Dominio Circumpacífico: Triásico Inferior:* Olenekiense de Nevada (USA) (Newell & Boyd, 1995).

---

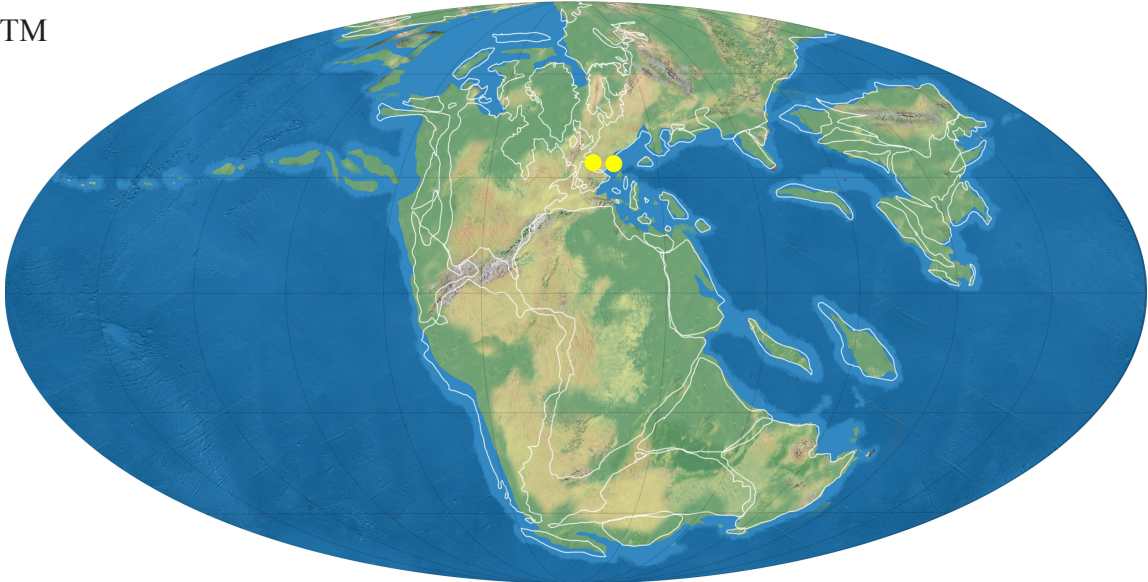
Figura 2.37 (página siguiente) - Distribución paleogeográfica para la familia Prospodylidae Pchelincev: TI.- durante el Triásico Inferior; TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Terquemia* Cox: ▲ Jurásico Inferior; Género *Newaagia* Hertlein: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Persia* Repin: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Pegmavalvula* Newell & Boyd: ◆ Triásico Inferior.



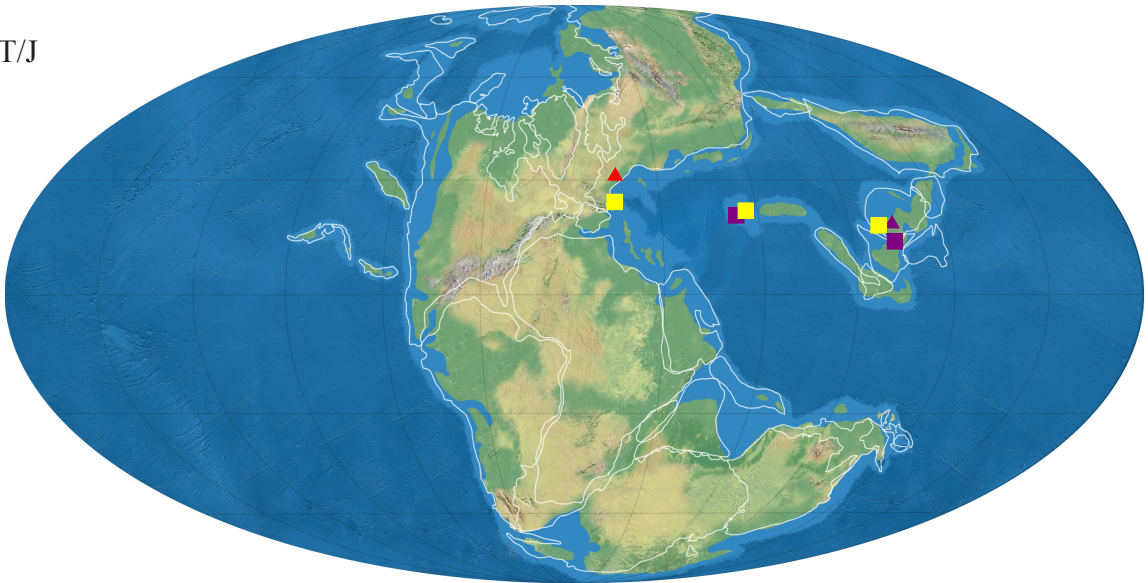
TI



TM



T/J



- Modo de vida: **B, E, S, C, Se**

Las especies pertenecientes a *Pegmavalvula* se cementan al sustrato mediante casi toda la superficie su valva derecha (Newell & Boyd, 1995). Presenta escotadura bisal en estadios juveniles, que se cierra en estado adulto, por lo que se interpreta que pasa por un estadio bisado antes de cementarse al sustrato (estado pectiniforme) (Newell & Boyd, 1970).

- Mineralogía: **Biminerálca**

No se conocen los detalles de la microestructura de la concha de *Pegmavalvula*; se le supone una mineralogía biminerálca como al resto de los miembros de la familia Prospanylyidae.

### Familia Pergamidiidae Cox, 1969

Género *Pergamidia* Bittner, 1891

Especie tipo: *Pergamidia eumenea* Bittner, 1891

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense)** (Lin *et al.*, 2007)

Cox *et al.* (1969) le asignó rango Noriense, que es el mismo que hemos podido constatar nosotros con la bibliografía consultada. Sin embargo, Sha *et al.* (2005) indica que el rango de *Pergamidia* se extiende desde el Carniense al Noriense, aunque posteriormente, en otro trabajo del mismo autor (Lin *et al.*, 2007) se afirma que *Pergamidia* es un género exclusivamente Noriense.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

*Pergamidia* se encuentra ampliamente distribuido a lo largo de la sutura del Paleotethys, extendiéndose desde los Cárpatos al Mar de Java (Sha *et al.*, 2005).

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Noriense de Turquía (Bittner, 1891), de Timor (Indonesia) (Krumbeck, 1924), de Yunnan (China) (Cowper-Reed, 1927; Sha *et al.*, 2005), de la región Lungma (China) (Wen *et al.*, 1976), de Qinghai (China) (Sha *et al.*, 1990).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

*Pergamidia* tiene una forma de la concha mitiliforme y es monomiarario, además posee una escotadura bisal muy pronunciada lo cual sugiere que poseía un gran biso con el cual podía sujetarse al sustrato (Sha *et al.*, 2005). Por el tipo de sustrato en el que se encuentra, por su baja diversidad y alta abundancia se cree que eran organismos capaces de soportar condiciones muy adversas, con ambientes tóxicos (sulfuros) y bajos en oxígeno. Se encuentran en gran número en zonas de rift y arcos insulares, las cuales estaban más o menos afectadas por movimientos tectónicos y por actividad volcánica. Esto y otros ambientes en los que se encuentra el género, implican que podían habitar aguas de someras a profundas y en ambientes tóxicos con sulfuro (Sha *et al.*, 2005). Es considerado como un taxón oportunista capaz de colonizar ambientes

muy estresados donde otros organismos no pueden vivir, con poblaciones muy inestables que se extinguen rápidamente (Sha & Fürsich, 1994).

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 196)

Se desconoce la microestructura de la concha de *Pergamidia*. Se le presupone una mineralogía biminerálica como al resto de los miembros del orden Pterioida.

Género *Krumbeckiella* Ichikawa, 1958 [*pro Timoria* Krumbeck, 1924]

Especie tipo: *Timoria timorensis* Krumbeck, 1924

Krumbeck (1924) creó el género *Timoria* sin saber que este nombre ya estaba siendo utilizado para un género de insectos, *Timoria* Kaye, 1919. Ichikawa (1958) se percató y renombró el género como *Krumbeckiella*.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense – Rhaetiense superior)** (Sha *et al.*, 1990; Yin & McRoberts, 2006)

La especie tipo de este género fue descrita por Krumbeck en el Noriense de Timor y este fue el rango que le asignaron Cox *et al.* (1969). Posteriormente, el género ha sido encontrado también en sedimentos del Rhaetiense Superior (Yin & McRoberts, 2006).

Sha *et al.* (1990) cita al género en el Carniense y parece que es bastante común en sedimentos de esta edad (Wang *et al.*, 2008).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

Aunque ha sido citada en el dominio Circumpacífico con la especie *Krumbeckiella* cf. *timorensis* (Krumbeck, 1924) por Newton en Newton *et al.* (1987), Waller en Waller & Stanley (2005), demuestran que lo que describió Newton es en realidad perteneciente a *Mysidiella* Cox, 1964 y es renombrado por Waller como *Mysidiella newtonae* Waller, 2005.

Además, Waller & Stanley (2005) hablan de la presencia de *Krumbeckiella* en altas paleolatitudes en el hemisferio sur, pero no se ha localizado al género en ninguna zona que cumpla estas características.

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Carniense de Qinghai (China) (Sha *et al.*, 1990); Noriense de Timor (Indonesia) (Krumbeck, 1924), de China (Wen *et al.*, 1976), del Tíbet (China) (Kobayashi & Tamura, 1983a), de Qinghai (China) (Sha *et al.*, 1990); Rhaetiense del Tíbet (China) (Yin & McRoberts, 2006; Yin *et al.*, 2007).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

El modo de vida sería similar al de *Pergamidia*.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 196)

Se desconoce la microestructura de la concha de *Krumbeckiella*. Se le presupone una mineralogía biminerálica como al resto de los miembros del orden Pterioida.



Género *Manticula* Waterhouse, 1960

Especie tipo: *Mytilus problematicus* Zittel, 1864

Aunque la especie tipo había sido relacionada tanto con *Mytilus* Linnaeus, 1758 como con *Myalina* De Koninck, 1842, Waterhouse (1960) decide, por detalles de la charnela y de microestructura de la concha, acomodarla en su nuevo género *Manticula*. Este autor no dio asignación sistemática, pero Cox *et al.* (1969) lo incluyó en Pergamiidae.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense - Noriense), Cretácico Inferior (Berriasiense)** (Waterhouse, 1960; Crame, 1995)

Aunque fue originalmente descrito en el Carniense de Nueva Zelanda, y este fue el rango que le asignó Cox *et al.* (1969), posteriormente fue citado también en el Noriense (Freneix & Avias, 1976).

Crame (1995) descubrió al género en el Cretácico Inferior (Berriasiense) de la Antártica y consideró a *Manticula* como un taxón lázaro, sin representantes en el Jurásico, que habría sobrevivido en la Antártica, lugar que habría servido como refugio.

- Distribución paleogeográfica: **Austral**
  - Dominio Austral: Triásico Superior: Carniense de Nueva Zelanda y Nueva Caledonia (Wilckens, 1927; Waterhouse, 1960); Carniense – Noriense de Nueva Caledonia (Freneix & Avias, 1976); Noriense de Nueva Zelanda (Wanping & Grant-Mackie, 2001).
- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Debido a su aspecto externo mitiliforme y la presencia de escotadura bisal, lo más probable es que *Manticula*, al igual que el resto de los miembros de la familia Pergamiidae, fuera epibisado.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Waterhouse, 1960; Carter, 1990a, p. 204)
  - Ectostraco: calcita (prismática/homogénea)
  - Endostraco: aragonito (cross-lamellar)

Género *Semuridia* Melville, 1956

Especie tipo: *Semuridia jacksoni* Melville, 1956

Aunque *Semuridia* fue incluida en Pergamiidae por Cox *et al.* (1969), Waller & Stanley (2005) creen que tal vez debería acomodarse en otro clado por diferencias, en microestructura de la concha y en el área ligamental, con otros géneros de la familia como *Pergamidia*, *Krumbeckiella* y *Manticula*. Carter (1990a) ya señaló que si la capa interna de la concha de *Semuridia* es realmente nacarada, como indican Cox *et al.* (1969), debería ser separado del grupo a nivel de subfamilia o incluso de familia.

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Sinemuriense)** (Cox *et al.*, 1969)



*Semuridia* solo ha sido citado en el Sinemuriense (Cox *et al.*, 1969; Hallam, 1976, 1977, 1987; Liu, 1995).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**

- *Dominio Tethys*: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Inglaterra (Cox *et al.*, 1969; Liu, 1995).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Como el resto de los miembros de la familia Pergamiidae, *Semuridia* es externamente mitiliforme, posee escotadura bisal y es monomiarior, por lo que lo más probable es que viviera epibisado.

- Mineralogía: **Biminerámica** (Cox *et al.*, 1969, N314; Waller & Stanley, 2005)

Según Cox *et al.* (1969) la capa interna de la concha de *Semuridia* es nacarada (aragonítica). Waller & Stanley (2005) indican que “*la capa externa, aunque no está descrita, parece ser prismática columnar basado en las figuras de la valva izquierda de Semuridia dorsetensis (Cox, 1926) en Cox (1969c, fig. C44.4a)*”

#### Género *Parapergamidia* Lin, Zhu, Pang & Sha, 2007

Especie tipo: *Parapergamidia changtaiensis* Lin, Zhu, Pang & Sha, 2007

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense superior? – Noriense inferior)** (Lin *et al.*, 2007)

El género proviene de terrenos datados como Noriense inferior, aunque probablemente también del Carniense superior (Lin *et al.*, 2007).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense superior – Noriense inferior del W de Sichuan (SW China) (Lin *et al.*, 2007).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

En forma externa es similar a *Pergamidia*, las principales diferencias entre estos dos géneros se basan en la forma de los músculos retractores y el grosor de la concha (Lin *et al.*, 2007). *Parapergamidia* posee marcas del musculo retractor bisal muy prominentes que indican que se fijaría mediante biso. Tiene el mismo aspecto externo mitiliforme que el resto de los miembros de la familia a la que pertenece. Su modo de vida sería similar al de *Pergamidia*. De la interpretación de las facies en las que aparece se deduce que viviría en ambientes de aguas profundas (Lin *et al.*, 2007).

- Mineralogía: **Biminerámica** (Carter, 1990a, p. 196)

Se desconoce la microestructura de la concha de *Parapergamidia*. Se le presupone una mineralogía bimineralica como al resto de los miembros del orden Pterioida.

### Género *Oretia* Marwick, 1953

Especie tipo: *Oretia coxi* Marwick, 1953

Marwick (1953) incluyó a *Oretia* en la familia Pteriidae, aunque posteriormente Cox *et al.* (1969) lo dejó en familia incierta dentro de la superfamilia Pectinoidea.

Waterhouse (1979b) enmendó la diagnosis del género y lo incluyó tentativamente en Pergamiidae, aunque también encontró ciertas semejanzas con Monotidae y Mysidiellidae.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)** (Marwick, 1953)

El género está restringido al piso Oretian (piso local de Nueva Zelanda) que es correlacionado con el Carniense inferior (Marwick, 1953).

- Distribución paleogeográfica: **Austral**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense de Nueva Zelanda (Marwick, 1953; Waterhouse, 1979b).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Probablemente epibisado.

- Mineralogía: **Desconocida**

No se conoce la estructura de la concha. Dado que la asignación a esta familia es dudosa, no podemos asignarle la mineralogía predominante en la familia.

T/J

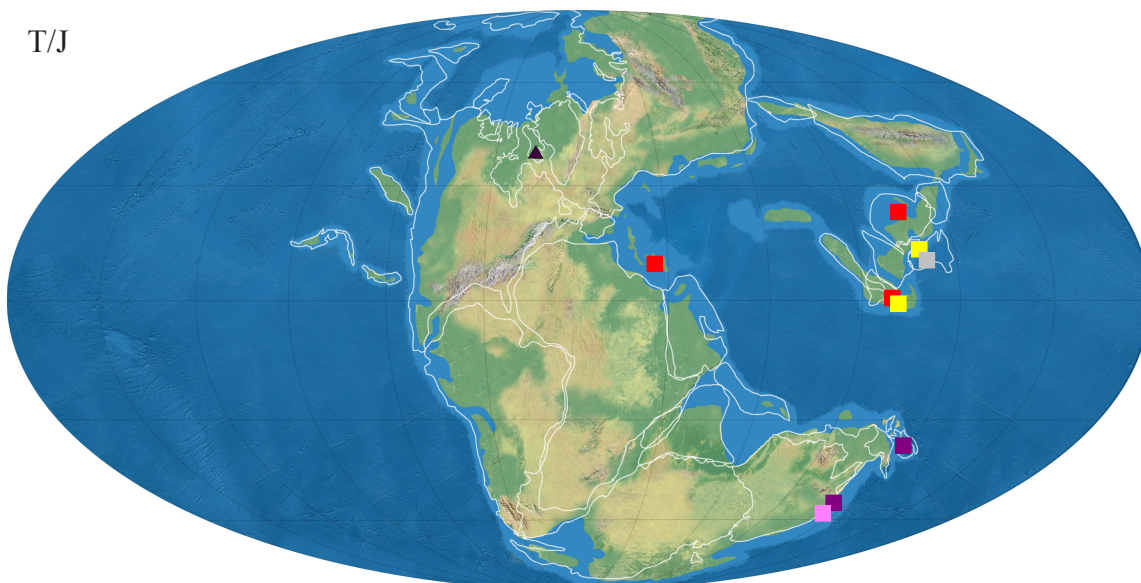


Figura 2.38 - Distribución paleogeográfica para la familia Pergamidiidae Cox: T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Pergamidia* Bittner: ■ Triásico Superior; Género *Krumbeckiella* Ichikawa: ■ Triásico Superior; Género *Manticula* Waterhouse: ■ Triásico Superior; Género *Semuridia* Melville: ▲ Jurásico Inferior; Género *Parapergamidia* Lin, Zhu, Pang & Sha: ■ Triásico Superior; Género *Oretia* Marwick: ■ Triásico Superior.

## Superfamilia Halobioidea Campbell, 1994

### Familia Halobiidae Kittl, 1912

Durante las últimas 3 décadas se han introducido gran cantidad de géneros y subgéneros relacionados con los géneros *Halobia* y *Daonella* (ej. Polubotko, 2001; Kurushin & Truschelev, 2001, entre otros) con los que algunos investigadores de este grupo no están de acuerdo (ver McRoberts, 1993, 2000 y Campbell, 1994) debido a que los criterios utilizados para la creación de estos taxones, son en su opinión criterios diagnósticos a nivel específico.

Los taxones nuevos que no se tendrán en cuenta en este trabajo son los siguientes: *Perihalobia* Gruber, 1976, *Zittelihalobia* Polubotko, 1984, *Indigirohalobia* Polubotko, 1984, *Parahalobia* Yin & Hsu, 1938, *Pacifihalobia* Polubotko, 1990, *Primahalobia* Polubotko, 1988, *Comatahalobia* Polubotko, 2001, *Magnolobia* Kurushin & Truschelev, 2001 (ver discusión para cada uno de ellos en el apartado 2.5). Además, hay una serie de subgéneros de *Daonella* que han sido tenidos en cuenta por Sepkoski (2002) pero que tampoco serán considerados: *Moussonella*, *Grabella*, *Arzelella*, *Lommelella* y *Pichlerella*; datos que Sepkoski toma de Yin (1985). *Pichlerella* Turculet, 1972 y *Arzelella* Turculet, 1972, son considerados subgéneros de *Daonella* (Schatz, 2001b, 2004).

McRoberts (1993, p. 201-202) considera a *Perihalobia*, *Indigirohalobia*, *Zittelihalobia*, *Parahalobia* y *Pacifihalobia*, como sinónimos de *Halobia*. En sus propias palabras “*the characters employed to construct these new taxa are inconsistent with the included taxa, are too narrowly defined to accomodate reasonable amounts of variation, or were erected to fit an a priori assumption of inferred phylogenetic relations. Many of the characters used to define the above genera are probably best used in specific rank*”. Polubotko (1984, en Campbell, 1994) a la hora de crear sus nuevos géneros, puso mucho énfasis en la forma y tamaño de las aurículas y en el tipo de ornamentación, caracteres utilizados hasta ese momento como diagnósticos a nivel de especie. Los géneros *Daonella* y *Halobia*, se han distinguido tradicionalmente por la presencia o ausencia de aurícula anterior, pero a partir de los trabajos de Gruber y Polubotko no hay consenso entre que caracteres son más adecuados para distinguir a nivel subgenérico y genérico (Campbell, 1994). Se hace necesaria una revisión exhaustiva del grupo para establecer los criterios de discriminación a nivel genérico, subgenérico y específico, para poder recuperar la estabilidad, que a este respecto, tenía este grupo hasta la década de los 70. En nuestra opinión, la diferencia entre una concepción y otra del grupo, es en parte el concepto de taxón que tienen unos y otros autores. Muchas veces dependiendo del uso que se le vaya a dar a los distintos taxones creados, se tiende a engrosar la lista por una cuestión de comodidad, por ejemplo cuando se trata de concepciones bioestratigráficas. Consideramos que ha de tenerse un concepto más biológico, en la medida de lo posible, en este sentido a la hora de crear taxones nuevos.

Dentro de esta familia incluiremos a *Daonella* Mojsisovics, 1874, *Aparimella* Campbell, 1994, *Halobia* Bronn, 1830 y *Enteropleura* Kittl, 1912, siguiendo los trabajos de Campbell (1994), McRoberts (2000) y Waller & Stanley (2005). Según McRoberts (2000), los tres primeros se distinguen entre sí: “*Daonella lacks an anterior auricle, Aparimella possesses an upper anterior auricle, and Halobia has a two-fold anterior auricle*” [“byssal tube” de Campbell, 1994]. *Enteropleura* es similar a *Daonella*, pero su ornamentación es menos marcada y su ligamento es alivincular muy similar al de *Bositra* De Gregorio 1886 (Waller & Stanley, 2005).

Hasta aquí, todo parece fácil, pero el problema con este grupo es que la concha es muy fina

y normalmente, los ejemplares suelen encontrarse con la parte dorsal rota y a no ser que estén muy bien conservados no puede verse el área ligamental. Muchas de las asignaciones en la literatura están hechas sobre fragmentos de conchas o moldes internos y externos y por tanto la confusión entre unos y otros géneros es algo bastante habitual.

La gran abundancia y distribución de los halobiidos durante el Triásico, junto con su alta tasa de especiación hace sean especies útiles como indicadores biocronológicos, lo cual no es frecuente entre los bivalvos.

### Género *Halobia* Bronn, 1830

Especie tipo: *Halobia salinarum* Bronn, 1830

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense inferior – Noriense medio)** (McRoberts, 1993b, 2000)

Aunque Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Medio – Superior, McRoberts (2000), considera que *Halobia* no aparecería hasta el Carniense inferior, ya que “*las citas de Halobia en el Ladiniense han pasado a los géneros Daonella y Aparimella (ver Campbell, 1994) o asignadas a estratos más modernos.*”

- Distribución paleogeográfica: **Cosmopolita**

Aunque *Halobia* es considerado un taxón con distribución cosmopolita, no se conoce en terrenos sudamericanos (McRoberts, 1997b).

- Dominio Tethys: Triásico Superior: de China (Cowper-Reed, 1927; Gou, 1993), de Timor y Sumatra (Indonesia) (Krumbeck, 1914, 1924); Carniense del Tibet (China) (Sha *et al.*, 2004), de Qinghai (China) (Sha *et al.*, 1990; Chen, 1992; Sha & Grant-Mackie, 1996; Sha, 1995, 1998), de Xizang (China) (Chen, 1982), de Yugoslavia (Jurkovsek & Kolar-Jurkovsek, 1986), de Italia (Leonardi, 1943); Carniense – Noriense de Eslovaquia (Kochanová, 1987), de Sicilia (Italia) (Cafiero & Capoa de Bonardi, 1982, ver citas para distribución en Europa), de los Apeninos (Italia) (Capoa de Bonardi, 1970), de Yugoslavia (Cafiero & Capoa de Bonardi, 1980), de China (Wen *et al.*, 1976), de Turquía (Allasinaz *et al.*, 1974); Noriense del Tibet (China) (Sha *et al.*, 2004), de Qinghai (China) (Sha *et al.*, 1990; Sha & Grant-Mackie, 1996; Sha, 1995, 1998), del S de Rusia (Okuneva, 1985, 1987).
- Dominio Circumpacífico: Triásico Superior: Carniense inferior de la Columbia Británica (Canadá) (McRoberts, 2000), de Japón (Ando, 1988); Carniense – Noriense de varias localidades en Norteamérica (Smith, 1927; McRoberts, 1993, 1997b), de Méjico (Lucas & González-León, 1994), de Japón (Kobayashi & Ichikawa, 1949a; Nakazawa, 1964; Tamura *et al.*, 1975; Hayami, 1975; Tanaka, 1989).
- Dominio Austral: Triásico Superior: Carniense de Nueva Zelanda (Trechmann, 1918; Wilckens, 1927; Marwick, 1953; Grant-Mackie, 1960; Campbell, 1982); Carniense – Noriense de Nueva Zelanda y Nueva Caledonia (Campbell, 1994).
- Dominio Boreal: Triásico Superior: Carniense de Svalbard (Campbell, 1994); Carniense – Noriense de la parte Ártica de Canadá (Tozer, 1961, 1962; McRoberts, 1997b), de Siberia (McRoberts, 1997b y referencias citadas); Noriense de Svalbard (Campbell, 1994).



- Modo de vida: B/Ps, E, S/Q, Epi/R, Se/Mf

Muchos son los autores que han especulado acerca del modo de vida de los Halobiidos, Jefferies & Minton (1965), Hayami (1969), Stanley (1972), Seilacher (1990), Campbell (1994), Etter (1996), McRoberts (1997b), Waller en Waller & Stanley (2005), Schatz (2005) entre muchos otros.

Para explicar su amplia distribución, su asociación con facies de bajo contenido en oxígeno, su morfología y su estructura poblacional se han postulado distintos modos de vida que van desde un modo de vida bentónico semiinfaunal, bentónico epifaunal sobre el sustrato asociado con bacterias quimiosintéticas, epibisado a plantas o algas marinas, pseudoplanctónico fijado a objetos flotantes u otros organismos vivos, como ammonoideos, nectónico (ver Schatz, 2005).

Hay argumentos a favor y en contra de casi todos los modos de vida sugeridos (una buena revisión del tema está en Campbell, 1994 y en Schatz, 2005).

Posiblemente varios modos de vida se den en este grupo según especies (Campbell, 1994), aunque Schatz (2005) se inclina por un modo de vida epibentónico pleurotético para los daonélidos sobre sustrato blando y adaptado a ambientes bajos en oxígeno, ya que la fina concha que poseen facilitaría el intercambio de oxígeno en estos ambientes. Sin embargo, otros autores como McRoberts (1997b) y Campbell (1994) apuntan que no se puede descartar un modo de vida pseudoplanctónico, aunque Schatz (2005) argumenta que ni la morfología exhibida por los daonélidos ni otras evidencias apoyan esta hipótesis. Se ha sugerido la posibilidad de que la amplia distribución de estos bivalvos pueda ser debida a la existencia de una larva planctotrófica de larga duración Campbell, 1994; McRoberts, 1997b, 2000; Sha, 2003).

En cuanto si eran capaces de nadar o no, la morfología de algunas especies podría encajar en un modo de vida nadador ya que poseen una forma subcircular, son equivalvos y tienen líneas de charnela cortas, pero la contra es que el músculo aductor es pequeño y cae justo debajo del umbo y la concha es demasiado fina (Schatz, 2005).

La discusión está lejos de estar zanjada, y habría que estudiar las distintas morfologías que se dan en el grupo porque seguramente se den distintos modos de vida dentro del mismo.

- Mineralogía: Biminerálica (Campbell, 1994)

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa media: aragonito (homogénea)
- Capa interna: calcita (foliada o lamelar)

Género *Daonella* Mojsisovics, 1874

Especie tipo: *Halobia lommeli* Wissmann, 1841

- Rango estratigráfico: Triásico Medio (Anisiense – Ladiniense)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico sin más especificaciones. Actualmente se limita su rango al Triásico Medio. Ha sido citado también en el Carniense por Cafiero & Capoa de Bonardi (1980) con la especie *Daonella pichleri*, pero Schatz (2001b) revisa esta especie, a la cual incluye dentro del subgénero *Pichlerella*, y acota su rango hasta la zona *archelaus* (Ladiniense superior).

- **Distribución paleogeográfica: Cosmopolita**

- *Dominio Tethys: Triásico Medio*: de China (Cowper-Reed, 1927; Lu & Chen, 1986); Anisiense del S de China (Komatsu *et al.*, 2004a), de Malasia (Vu Khuc & Tran Huyen, 1998), de Eslovaquia (Kochanová, 1985), de Alemania (Bartholomä, 1983), de Suiza (Zorn, 1971); Anisiense – Ladiniense de Italia (Pinna & Teruzzi, 1991; Brack & Rieber, 1993), del S de China (Chen *et al.*, 1992), de Suiza (Rieber, 1968, 1969); Ladiniense de España (Smith, 1935; Llopis Lladó, 1952; Vía y Villalta, 1975; Vía *et al.*, 1977; Márquez-Aliaga, 1983, 1985; Budurov *et al.*, 1991; Márquez-Aliaga y Martínez, 1996; Márquez-Aliaga & Ros, 2002b, 2003; Márquez-Aliaga *et al.*, 2002a, 2004), del S de los Alpes (Suiza) (Schatz, 2001a), de Italia (Kittl, 1912; Schatz, 2001b), de Bosnia, Rumania, Turquía, India, Vietnam (Schatz, 2001b y referencias citadas), de Timor (Indonesia) (Krumbeck, 1924), de Malasia (Vu Khuc & Tran Huyen, 1998), de Bulgaria (Budurov *et al.*, 1991), del S de Rusia (Okuneva, 1985), de Eslovenia (Jurkovsek, 1983, 1984), de Yugoslavia (Ramovs & Jurkovsek, 1983a, b; Jurkovsek, 1983), de China (Wen *et al.*, 1976), de Eslovaquia (Kochanová *et al.*, 1975), de Italia (Scandone & Capoa de Bonardi, 1966; Capoa de Bonardi, 1970), de Bulgaria (Stefanov, 1963), Timor (Indonesia) (Krumbeck, 1924).
- *Dominio Circumpacífico: Triásico Medio*: Anisiense de Japón (Nakazawa, 1961); Ladiniense de Japón (Tamura *et al.*, 1975; Hayami, 1975).
- *Dominio Austral: Triásico Medio*: Anisiense de Nueva Zelanda y Nueva Caledonia (Campbell, 1994).
- *Dominio Boreal: Triásico Medio*: Anisiense de Svalbard (Campbell, 1994); Anisiense – Ladiniense del Archipiélago Ártico (Tozer, 1961, 1962, 1970); Ladiniense de NE de Asia (Kurushin & Truschelev, 2001), de Svalbard (Campbell, 1994).

- **Modo de vida: B/Ps, E, S/Q, Epi/R, Se/Mf**

Ver *Halobia*.

- **Mineralogía: Biminerálica** (Campbell, 1994)

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa media: aragonito (homogénea)
- Capa interna: calcita (foliada o lamelar)

Género *Enteropleura* Kittl, 1912

Especie tipo: *Daonella guembeli* Mojsisovics, 1874

La posición de *Enteropleura* ha ido variando a lo largo de su historia, desde sinonimia de *Daonella* (Krumbeck, 1924) a subgénero del mismo (Capoa de Bonardi, 1970) o género reconocido como lo interpretaron Cox *et al.* (1969) y es considerado actualmente.

Aunque ha sido un género no muy bien entendido y un poco dejado de lado, recientemente, varios trabajos (Hopkin & McRoberts, 2005; Waller & Stanley, 2005; Chen & Stiller, 2007) han aclarado su posición y han hecho que dejara de ser un género “oscuro”. Siguiendo estos trabajos las especies incluidas en el género son las siguientes: *Enteropleura guembeli* Mojsisovics, 1874, *Enteropleura bittneri* Kittl, 1912, *Enteropleura lamellosa* (Kittl, 1912), *Enteropleura jenksi*

Hopkin & McRoberts, 2005, *Enteropleura walleri* Chen & Stiller, 2007. La especie *boeckhi* Mojsisovics, 1874 (citada como *Daonella (Enteropleura) boeckhi* por Capoa de Bonardi, 1970) es considerada perteneciente a *Daonella* (Chen & Stiller, 2007). *Enteropleura* sp. A de Waller en Waller & Stanley (2005) es lo mismo que *Enteropleura jenksi* Hopkin & McRoberts, 2005.

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense medio)** (Waller & Stanley, 2005)

Según las especies incluidas en el género su rango estratigráfico sería Anisiense medio y no Anisiense – Noriense que fue el rango asignado por Cox *et al.* (1969). Broglio-Loriga *et al.* (1999) citan con dudas al género en el Carniense de las Dolomitas (Italia), pero esta cita no será tomada en cuenta ya que al ejemplar figurado le falta la parte dorsal imprescindible para poder hacer una buena asignación.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**

- *Dominio Tethys*: Triásico Medio: Anisiense medio de Guangxi (S de China) (Chen & Stiller, 2007), de Hungría (Kittl, 1912).
- *Dominio Circumpacífico*: Triásico Medio: Anisiense medio de Nevada (Hopkin & McRoberts, 2005; Waller & Stanley, 2005).

- Modo de vida: **B/Ps, E, S/Q, Epi/R, Se/Mf**

Ver *Halobia*.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Waller & Stanley, 2005, p. 23-24)

Según Waller & Stanley (2005), para sus ejemplares de *E. jenksi* aportan los siguientes datos:

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa media: aragonito (?)
- Capa interna: calcita (?)

Género *Aparimella* Campbell, 1994

Especie tipo: *Daonella apteryx* Marwick, 1953

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense superior) – Superior (Carniense inferior)** (Campbell, 1994)

El rango estratigráfico de *Aparimella* se extiende desde el Anisiense al Carniense (Campbell, 1994).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental, Austral y Boreal**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense inferior de Yunnan (S de China) (Chen, 1982 *fide* Campbell, 1994).
- *Dominio Austral*: Triásico Medio: Anisiense superior de Nueva Zelanda (Campbell, 1994); Ladiniense superior de Nueva Zelanda (Marwick, 1953; Campbell, 1994).
- *Dominio Boreal*: Triásico Superior: Carniense inferior de Svalbard (Campbell, 1994).

- Modo de vida: B/Ps, E, S/Q, Epi/R, Se/Mf

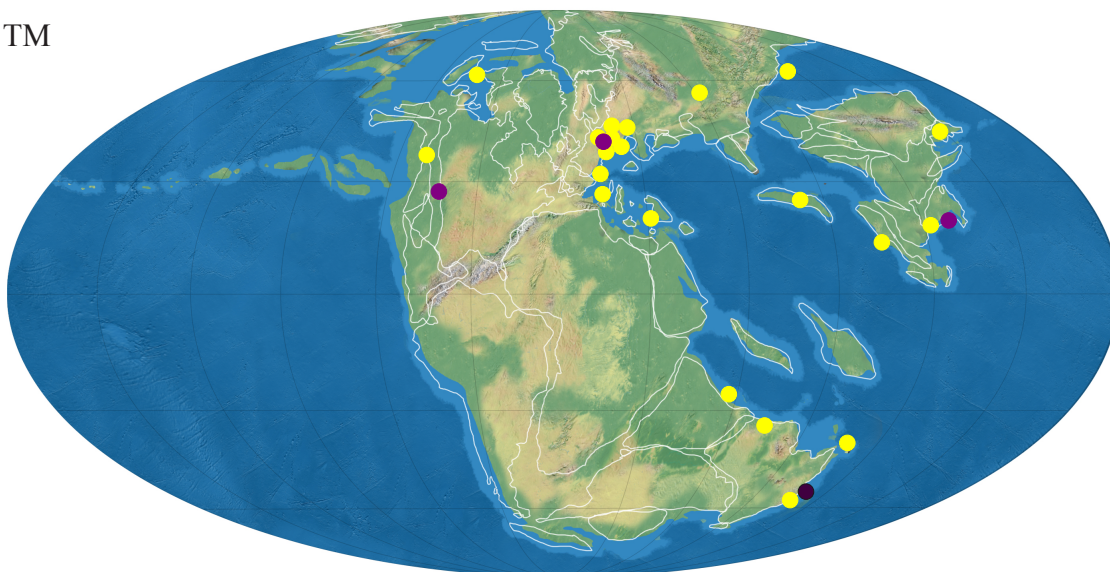
Ver *Halobia*.

- Mineralogía: **Biminerámica** (Campbell, 1994, p. 55)

No existen datos concretos para la microestructura de la concha de *Aparimella*. Le asignamos los datos por Campbell (1994) para la familia Halobiidae.

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa media: aragonito (homogénea)
- Capa interna: calcita (foliada o lamelar)

TM



T/J

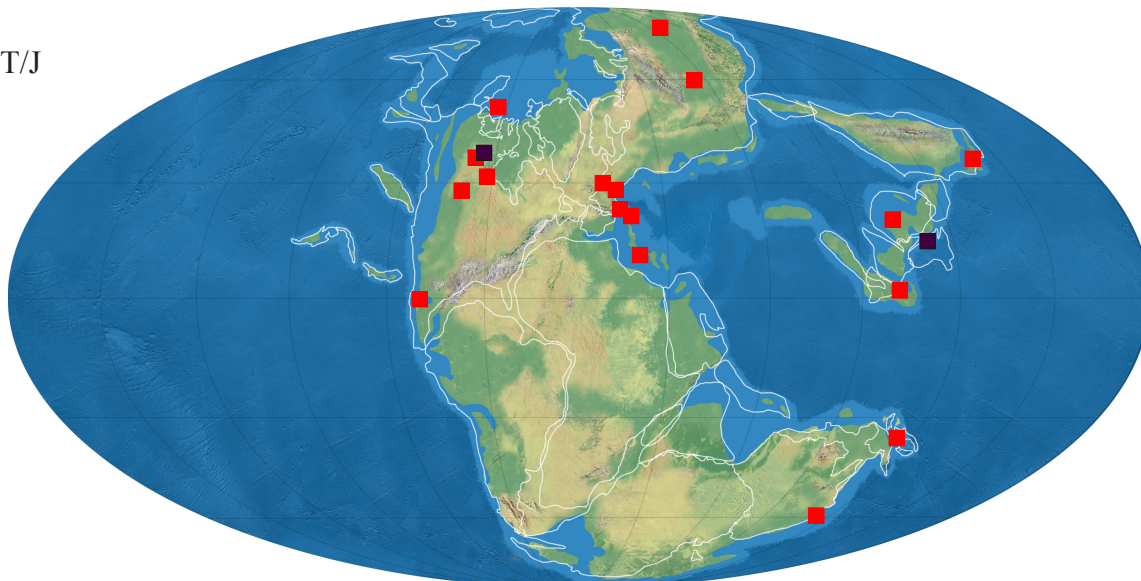


Figura 2.38 - Distribución paleogeográfica para la familia Halobiidae Kittl: TM.- durante el Triásico Medio; TS.- durante el Triásico Superior. Género *Halobia* Bronn: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Daonella* Mojsisovics: ● Triásico Medio; Género *Enteropleura* Kittl: ● Triásico Medio; Género *Aparimella* Campbell: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior.



**Superfamilia Pectinoidea Wilkes, 1810****Familia Propeamussiidae Abbot, 1954**

Género *Kolymonectes* Milova & Polubotko, 1976

Especie tipo: *Aequipecten (?) anjuensis* Milova, 1969

Aunque ha sido considerado miembro de la familia Entoliidae por algunos autores (Polubotko & Milova, 1986), se incluye a este género en la familia Propeamussiidae siguiendo a Damborenea (1998, 2002a). Las razones para incluirlo en esta familia son la falta de ctenolio y la presencia de calcita prismática en la capa externa de la concha, dos caracteres diagnósticos de esta familia (Damborenea, 1998). Esta misma postura es seguida por Aberhan (1998a). Aunque Waller (2006) lo incluye en la familia Entoliolidae Waller, 2006.

*Kolymonectes* sería integrante del grupo de propeamúsidos que carecen de costillas internas, al igual que *Propeamussium*, tal como es entendido por Damborenea (1998).

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Noriense?)–Jurásico Inferior (Pliensbachiense)** (Damborenea, 2002a)

Aunque sabemos que el género *Kolymonectes* aparece en el Triásico Superior del dominio Boreal, no tenemos información precisa de en qué momento, al no haber podido consultar la bibliografía original; sin embargo, Kurushin (1990) y Polubotko & Repin (1990), lo consideran presente en el Noriense superior (=Rhaetiense?) y el Hetangiense. Y aunque Aberhan (1998a) considera que el género está presente hasta el Jurásico Medio, no indica de donde extrae este dato. La última aparición del género contrastada proviene del Pliensbachiense superior (Damborenea, 2001a, b). Zakharov *et al.* (2006), lo considera presente hasta el Toarciense más inferior del Norte de Siberia y de la zona del Ártico, pero no figura ni describe ningún ejemplar.

- **Distribución paleogeográfica: Circumpacífico, Austral y Boreal**

*Kolymonectes* está presente en el dominio Boreal durante el Triásico Superior y exhibe una distribución bipolar durante el Jurásico Inferior (Damborenea, 1993, 1996a, 1998, 2001), ya que aunque el género es localizado también en el dominio Circumpacífico, siempre es a altas paleolatitudes.

- *Dominio Boreal*: Triásico Superior: del NE de Russia (Damborenea, 1998), Noriense de NE de Asia (Polubotko & Repin, 1990; Kurushin, 1990); Jurásico Inferior: Hetangiense? – Sinemuriense de Magadan (URSS) (Polubotko & Milova, 1986), de la parte Ártica de Canadá (Aberhan *et al.*, 1998); Sinemuriense del N de Rusia (Milova, 1976 *fide* Damborenea, 2001a).
- *Dominio Circumpacífico*: Jurásico Inferior: Sinemuriense del W de Canadá (Aberhan, 1998a, b).
- *Dominio Austral*: Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense de Argentina (Damborenea & Manceñido, 2005b); Sinemuriense de Argentina (Damborenea, 1998, 2002a).

- **Modo de vida: B, E, S, R, N, Mf**

Dado que en los ejemplares adultos la apertura bisal suele no observarse, se cree que tal vez tuvieran un estado juvenil bisado pero que en estadios maduros viviría reclinado sobre el sustrato (Damborenea, 1998, 2002a). De acuerdo con las indicaciones dadas por Stanley (1972), sería un buen nadador, ya que posee una concha fina, las valvas son de la misma convexidad, las aurículas son iguales y el ángulo umbonal es lo suficientemente grande como para permitir ciclos natatorios.

Si bien actualmente los propeamúsidos están restringidos a ambientes de grandes profundidades, no era este el caso durante el Jurásico, ya que se encuentran tanto en ambientes profundos asociados a facies pobres en oxígeno donde no se encuentran asociados con otros organismos bentónicos, como en ambientes litorales (Damborenea, 1998, 2002a).

- Mineralogía: **Biminerálica** (Damborenea, 1998)

Damborenea (1998) habla de una capa externa calcítica al menos en la valva derecha por inferencias indirectas en la conservación de la concha de sus ejemplares de *Kolymonectes weaveri* Damborenea, 1998. Además señala que los caracteres observados de la concha están de acuerdo con la distribución de las capas de la concha en Propeamussiidae (ver mineralogía para *Parvamussium*).

#### Género *Parvamussium* Sacco, 1897

Especie tipo: *Parvamussium duodecimlamellatum* Bronn, 1831

Sacco (1897 *fide* Damborenea, 1998) distinguió 3 subgéneros dentro de *Amussium*: *Propeamussium*, al cual asignó las especies sin ornamentación y de gran tamaño, asignándole rango Eoceno – Actualidad; *Parvamussium*, donde incluyó especies muy parecidas a *Propeamussium* pero de menor tamaño, que irían del Cretácico a la actualidad y *Variamussium*, el cual incluiría conchas de pequeño tamaño ornamentadas internamente y albergaría las formas jurásicas, algunas terciarias y otras actuales. Posteriormente, y siguiendo con la discusión que hace Damborenea (1998) al respecto, en Cox *et al* (1969) se incluyó a *Variamussium* en sinonimia de *Parvamussium*, de forma que el grupo quedó de esta manera: *Propeamussium* (*Propeamussium*) y *Propeamussium* (*Parvamussium*). El problema radica en que se mezclaron los rangos asignados a uno y otro grupo, de forma que se ha citado constantemente a *Propeamussium* s. s. en el Jurásico Inferior, cuando en realidad deberían incluirse estas especies en *Parvamussium*, ambos considerados actualmente a nivel genérico (ver Damborenea, 1998, p. 148-149).

Por tanto, *Parvamussium* y *Propeamussium* pueden ser distinguidos de la siguiente manera (Damborenea, 1998): “*In Propeamussium, no external sculpture, no byssal notch, equal auricles and a lateral gape, in Parvamussium, smaller size, well developed ornamentation on right valve, byssal notch and no lateral gape*”.

*Propeamussium* no será tratado en este trabajo por considerarlo presente desde el Cretácico a la actualidad (ver discusión en el apartado 2.5).

No se considera el género *Filamussium* Waller, 2006 (especie tipo: *Pecten schafhäutli* Winkler, 1859), por no creer necesaria su creación, a la vista de lo anteriormente expuesto (ver discusión en el apartado 2.5).

Siguiendo estas indicaciones, los ejemplares provenientes del Triásico y Jurásico Inferior (hasta el Sinemuriense) asignados a *Propeamussium* (*Propeamussium*) por Johnson (1984) y

Yin & Grant-Mackie (2005), a *Propeamussium* (*Variamussium*) por Hautmann (2001a) y a *Propeamussium* por McRoberts (1997a), serán considerados pertenecientes a *Parvamussium*.

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Actualidad** (Nakazawa, 1961; Damborenea, 1998)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Cretácico Superior–Actualidad, pero ya hemos explicado anteriormente porqué consideramos a *Parvamussium* presente desde el Triásico a la actualidad. Aunque es más abundante durante el Triásico Superior, sobre todo a partir del Noriense (ver distribución paleogeográfica), parece que su origen se encuentra en el Anisiense de Japón con la cita de *Propeamussium* (*Variamussium*) n. sp. indet. (Nakazawa, 1961).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys, Circumpacífico y Boreal**

Aunque durante nuestro intervalo de estudio, solo lo encontramos citado en los dominios del Tethys y Circumpacífico, a finales del Jurásico Inferior se encuentra también distribuido en Sudamérica (Aberhan, 1994a, 1998b; Damborenea, 2002a) y en el Tibet (Yin & Grant-Mackie, 2005).

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Noriense de Irán (Hautmann, 2001a), del W de los Cárpatos (Kochanová, 1967; Kollarova & Kochanová, 1973); Rhaetiense de la Lombardia (Italia) (Allasinaz, 1962), de Irán (Hautmann, 2001a); Jurásico Inferior: Sinemuriense de Europa? (Johnson, 1984).
- Dominio Circumpacífico: Triásico Medio: Anisiense de Japón (Nakazawa, 1961); Triásico Superior: Noriense de Sonora (Méjico) (McRoberts, 1997a); Jurásico Inferior: de Japón (Hayami, 1957b).
- Dominio Boreal: Triásico Superior: Noriense de la zona ártica de Canadá (Tozer, 1962).

- Modo de vida: **B, E, S, R, Mf, N**

La mayoría de las especies actuales viven en aguas profundas, seguramente debido a que tienen conchas muy frágiles y es un buen lugar para estar a salvo de los depredadores (Beesley *et al.*, 1998). Algunas especies llegan a vivir hasta los 600 metros de profundidad, aunque también las hay en aguas poco profundas. Suelen vivir reclinadas libremente (Waller, 2006), aunque normalmente viven bisadas al menos en estadios juveniles (Johnson, 1984; Damborenea, 2002a).

Aunque se ha sugerido un modo de vida pseudoplanctónico para algunos propeamúsidos, no hay ninguna evidencia morfológica a favor de este modo de vida (Johnson, 1984). Lo que sí es posible, al menos en especies actuales, es que puedan nadar cortas distancias, ya que se sabe que se alimentan de organismos pelágicos (además de bentónicos) y tal vez los capturen de esta forma, lo cual sería posible de acuerdo con su morfología (Johnson, 1984).

- Mineralogía: **Biminerálica** (Waller, 2006; pero ver Carter, 1990a, p. 256-257)

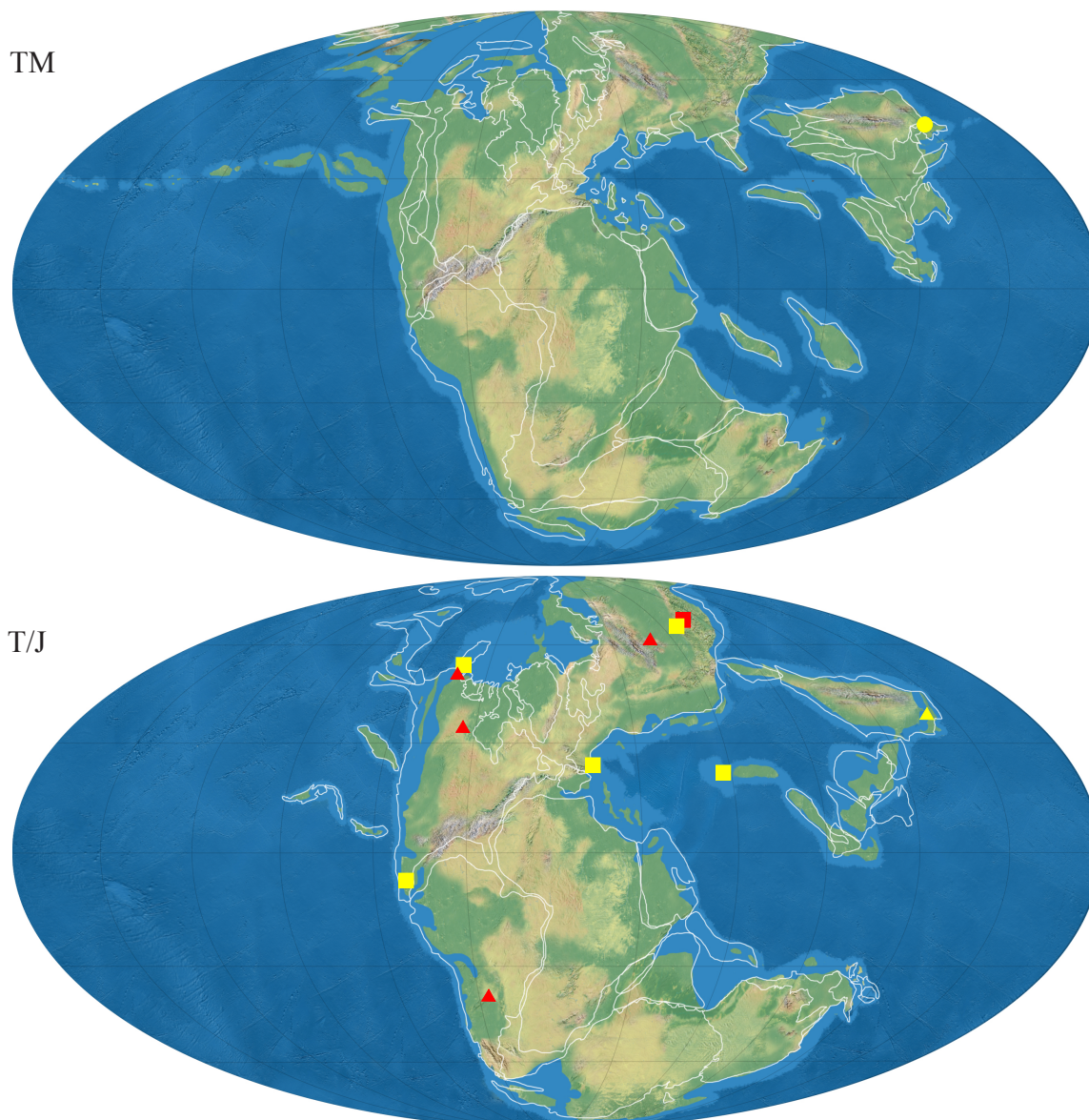


Figura 2.38 - Distribución paleogeográfica para la Propeamussiidae Abbot: TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y el Jurásico Inferior. Género *Kolymonectes* Milova & Polubotko: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Parvamussium* Sacco: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior.

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa media: calcita (foliada)
- Capa interna: aragonito (cross-lamellar)

## Familia Pectinidae Wilkes, 1810

Género *Chlamys* Röding, 1798

Especie tipo: *Pecten islandicus* Müller, 1776

Waller & Marinovich (1992) definieron como una sinapomorfía de la subfamilia Chlamydinae la presencia de aragonito de estructura “cross-lamellar”; esta característica solo se da en los ejemplares a partir del Terciario. Pero el problema con este género es que se han



incluido gran cantidad de especies durante el Mesozoico en un sentido amplio y es necesario hacer una revisión tanto de las diagnósis de *Chlamys*, como de otros géneros relacionados (Damborenea, 2002a).

Aunque *Praechlamys* Allasinaz, 1972 ha sido considerado a nivel genérico por algunos autores (Waller & Marincovich, 1992; Monari, 1994; Damborenea, 2002a) fue creado originalmente como subgénero de *Chlamys*. Otros autores, como Posenato (2008b) siguen considerándolo subgénero de *Chlamys*, mientras que otros como Hautmann (2001a) dudan de su validez, ya que en su opinión el tipo de ornamentación no es un carácter taxonómico de relevancia para separar a nivel subgenérico. Pero hay que tener en cuenta que Allasinaz (1972) se basó sobre todo en diferencias en la ornamentación para separar a los subgéneros *C. (Chlamys)*, *C. (Praechlamys)* y *C. (Granulochlamys)*.

Se considerará *Praechlamys* en su sentido original mientras no se resuelva la problemática en este grupo. Habría que sentar las bases de los caracteres que definen a cada uno de ellos ya que las diagnósis dadas por Allasinaz (1972) son demasiado laxas (Damborenea, 2002a). Algunas de las especies atribuidas en el Triásico a *Chlamys* podrían encajar en *Praechlamys* considerándolo a nivel genérico, enmendando su diagnósis previamente, pero otras son difíciles de acomodar en otros géneros y por tanto haría falta un nuevo taxón para ellas (Damborenea, 2002a).

Dado que esta discusión escapa a los objetivos de este trabajo, se considerará a *Chlamys* en sentido amplio y presente en el Triásico mientras no se resuelvan los problemas existentes, pero sabiendo que esta es una solución de conveniencia ante un grupo especialmente problemático desde su creación.

- **Rango estratigráfico: Triásico Medio (Anisiense) – Actualidad** (Cox *et al.*, 1969; Waller, 2006)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico – Actualidad. Según Waller (2006) el miembro más antiguo de la subfamilia Chlamydiinae es *Praechlamys reticulata* (Schlotheim, 1823) del Anisiense de Alemania, ya que aunque hay citas anteriores en el tiempo (*Praechlamys wuxingensis* en el Triásico Inferior de China) no se puede demostrar que realmente estos ejemplares sean pectínidos (ver Waller, 2006, p. 331).

- **Distribución paleogeográfica: Cosmopolita**
  - *Dominio Tethys: Triásico Medio:* Anisiense de Bosnia (Allasinaz, 1972), de Italia (Posenato, 2008b), de Suiza (Zorn, 1971); Ladiniense de Italia (Rossi Ronchetti, 1959; Allasinaz, 1972), de Alemania (Allasinaz, 1972), de España (Márquez-Aliaga, 1983, 1985; López-Gómez *et al.*, 1994), de Eslovaquia (Kochanová *et al.*, 1975), de Malasia (Tamura, 1973); *Triásico Superior:* de China (Gou, 1993; Chen, 1982a; Wen *et al.*, 1976); Carniense de Italia (Allasinaz, 1966, 1972; Fürsich & Wendt, 1977), de Suiza, Hungría y Bosnia (Allasinaz, 1972), de los Cárpatos (Hungría) (Turculet, 1988), de España (Martín-Algarra *et al.*, 1995); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a); Rhaetiense de la República Checa (Allasinaz, 1972), de Austria (Allasinaz, 1972; Johnson, 1984), de Inglaterra (Johnson, 1984; Ivimey-Cook *et al.*, 1999), de Italia (Allasinaz, 1962; Johnson, 1984), del Tibet (China) (Yin & McRoberts, 2006); *Jurásico Inferior:* Hetangiense de Inglaterra y Francia (Johnson, 1984; Liu, 1995), de Italia (Allasinaz, 1962; Gaetani, 1970; Johnson, 1984), de Wales (Johnson, 1984), del Tibet (China) (Yin & McRoberts,

2006); Hetangiense – Sinemuriense de España (Calzada, 1982); Sinemuriense de Suiza (Johnson, 1984), de Inglaterra, Francia, España y Marruecos (Liu, 1995), de Vietnam (Sato & Westermann, 1991), de Turquía (Conti & Monari, 1991).

- *Dominio Circumpacífico: Triásico Superior*: de Japón (Nakazawa, 1952; Tokuyama, 1959b); Carniense de Japón (Hayami, 1975); Noriense de Oregón (USA) (Newton, 1986; Newton en Newton *et al.*, 1987); Rhaetiense de Nevada (USA) (Laws, 1982; Hallam & Wignall, 2000), de Sonora (Méjico) (McRoberts, 1997a); *Jurásico Inferior*: Hetangiense de Perú (Johnson, 1984); Hetangiense – Sinemuriense de Chile (Aberhan, 1994a); Sinemuriense del W de Canadá (Aberhan, 1998a), de Japón (Hayami, 1964, 1975).
- *Dominio Austral: Jurásico Inferior*: Hetangiense – Sinemuriense de Argentina (Damborenea, 2002a), de Nueva Zelanda (Damborenea & Manceñido, 1992); Sinemuriense de Argentina (Damborenea & Manceñido, 2005b).
- *Dominio Boreal: Jurásico Inferior*: Hetangiense del NE de Rusia (Milova, 1976 *fide* Aberhan, 2001); Sinemuriense del NE de Rusia (Polubotko & Milova, 1986).

- **Modo de vida: B, E, S, Epi/R, N**

Johnson (1984) establece que por analogía con especies actuales y la morfología funcional de las conchas de las distintas especies fósiles, se puede decir que la mayoría de ellas vivirían fijadas por el biso al menos en estadios juveniles. Muchas de ellas serían capaces de nadar. Según el tipo de sustrato en el que vivieran, podían pasar casi toda su vida epibisadas en sustratos duros. Otras especies se encuentran en sustratos blandos y con espinas en la concha, seguramente vivían reclinadas y con las espinas clavadas a modo de sujeción. Ver Johnson (1984) para una discusión amplia sobre la ecología y modo de vida de varias especies.

- **Mineralogía: Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 260)

El grupo considerado es tan sumamente heterogéneo que se hace difícil generalizar en cuanto a la microestructura de las distintas capas que conforman su concha (para detalles sobre las distintas especies, ver Carter (1990b), p. 381-383).

Género *Weyla* J. Böhm, 1922

Especie tipo: *Pecten alatus* v. Buch, 1838

Aunque Damborenea (1987b) y Damborenea & Manceñido (1988) consideran a *Weyla* perteneciente a la familia Neitheidae, esta familia no es considerada en la sistemática propuesta por Amler (1999) seguida en este trabajo. Waller (2006) considera a este género dentro de la familia Pectinidae por la presencia de ctenolio.

- **Rango estratigráfico: Jurásico Inferior (Hetangiense – Toarciense)** (Aberhan, 1994a; Damborenea & Manceñido, 1988)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior – Jurásico Medio, pero hay que tener en cuenta que incluyeron 3 subgéneros: *W.* (*Weyla*) en el Jurásico Inferior, *W.* (*Pseudovola*) Lissajous, 1923 en el Jurásico Medio y *W.* (*Tosapekten*) Kobayashi & Ichikawa, 1949 en el Triásico Superior. Actualmente, tanto *Pseudovola* como *Tosapekten* son considerados a nivel genérico separados de *Weyla* (Hayami, 1975; Damborenea, 1987b), por lo que el rango quedaría

en Jurásico Inferior.

Se consideran dos subgéneros de *Weyla* presentes en el Jurásico Inferior, *W.* (*Weyla*) y *W.* (*Lywea*) Damborenea, 1987.

Aunque Damborenea & Manceñido (1988) consideraron al género presente desde el Sinemuriense al Toarciense, posteriormente ha sido hallado en el Hetangiense (Aberhan, 1994a; Liu, 1995; Damborenea, 1996a).

Lucas & Step (1997) citaron y figuraron (fig. 1c y 1d, p. 45) a *Weyla* en el Carniense de Sonora (Méjico), pero estos ejemplares son reasignados a *Mysidioptera* por Damborenea en Damborenea & González-León (1997); los primeros también citaron al género en el Sinemuriense de la misma zona.

- **Distribución paleogeográfica: Circumpacífico y Austral**

Aunque el género también está presente en el dominio del Tethys, no es hasta el Pliensbachiense que empieza a ser abundante (Calzada, 1982; Liu, 1995; Valls *et al.*, 2004; Fraser *et al.*, 2004). Parece que el género se origina en el margen Pacífico y posteriormente se extiende al Tethys occidental a través del Corredor Hispánico o Protoatlántico (Damborenea & Manceñido, 1979, 1988; Aberhan, 2001). Para una distribución completa del género ver Damborenea & Manceñido (1979).

- *Dominio Circumpacífico:* Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense del W de Canadá (Aberhan, 1998a), de Méjico y Texas (Liu, 1995), de Chile (Aberhan, 1994a); Sinemuriense de Sonora (Méjico) (Damborenea en Damborenea & González-León, 1997; Lucas & Estep, 1997; Scholz *et al.*, 2008), de Chile (Escobar, 1980), de Perú (Rangel, 1978).
- *Dominio Austral:* Jurásico Inferior: Sinemuriense de Argentina (Damborenea & Manceñido, 2005b; Damborenea & Lanés, 2007).

- **Modo de vida: B, SI, S, Se**

De la observación de ejemplares en posición de vida y del análisis de la morfología de su concha, se llega a la conclusión de que *Weyla* viviría reclinado semiinfaunalmente, sin bisar en estado adulto y de forma sedentaria (Damborenea & Manceñido, 1979, 1988; Damborenea, 1987b).

- **Mineralogía: Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 260, 263)

Se conoce muy poco de la microestructura de la concha de *Weyla*, solo que la capa interna es aragonítica de estructura “cross-lamellar”. Datos para la familia Pectinidae.

- Capa externa: calcita (prismática)
- Capa interna: aragonito (cross-lamellar)

**Género *Indopecten* Douglas, 1929**

Especie tipo: *Pecten clignetti* Krumbeck, 1913

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Noriense – Rhaetiense)** (Hautmann, 2001a)

Aunque Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Noriense superior, nuevos hallazgos han

ampliado en rango de este género (ver distribución paleogeográfica).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Noriense del W de los Cárpatos (Ruban, 2006a), de China (Wen *et al.*, 1976; Chen & Yang, 1983), de Omán (Hudson & Jefferies, 1961), de Armenia (Hautmann, 2001a), de Timor (Indonesia) (Krumbeck, 1924), del Himalaya (Kutassy, 1931), de Tailandia (Vu Khuc & Tran Huyen, 1998); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a); Rhaetiense del Tibet (Hautmann *et al.*, 2005), de Pamira (Afganistán) (Polubotko *et al.*, 2001).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi/R, N**

Algunas especies de *Indopecten*, como *I. glaber* Douglas, 1929 podrían haber sido nadadoras, ya que el tipo de ligamento que se observa en ellas (“alivincular-alate” según Hautmann, 2004a), sería una buena adaptación para el abrir y cerrar las valvas constante, que requiere una actividad nadadora (Hautmann, 2004a); además su morfología externa encaja bien con la de un nadador, según Stanley (1972). Su modo de vida sería principalmente reclinado, pero ocasionalmente podría nadar.

Sin embargo, otras especies tienen escotadura bisal y la morfología de la concha no encaja bien con el paradigma nadador, por lo que se cree que vivirían epibisadas (ver Hautmann, 2001a).

- Mineralogía: **Aragonítica** (Hautmann, 2006a)

Según Waller (2006) las capas internas de la concha de *Indopecten* suelen estar recristalizadas por lo que se le supone una mineralogía aragonítica y aunque no se conoce la microestructura de la capa externa dice que es calcítica. Sin embargo, Hautmann (2006a) estudia la microestructura de dos especies de *Indopecten* (*serraticostata* (Bittner, 1899) y *glaber* Douglas, 1929) y llega a la conclusión de que toda la concha contiene una sola microestructura (seguramente cross-lamellar) y que es completamente aragonítica.

### Género *Camptonectes* Agassiz in Meek, 1864

Especie tipo: *Pecten lens* J. Sowerby, 1818

Cox *et al.* (1969) incluyeron 3 subgéneros dentro de *Camptonectes*, *C. (Camptonectes)*, *C. (Camptochlamys)* Arkell, 1930 y *C. (Boreionectes)* Zakharov, 1965. Posteriormente, Allasinaz (1972) añadió un cuarto, *C. (Annulinctes)* y Fürsich (1982) otro más, *C. (Costicamptonectes)*. Kelly (1984) considera a *Boreionectes* en sinonimia de *McLearnia* Crikmay, 1930. En opinión de Waller & Marinovich (1992) *Costicamptonectes* Fürsich, 1982 es innecesario y *Camptochlamys* es elevado por ellos a nivel genérico.

Solo consideraremos *C. (Camptonectes)* y *C. (Annulinctes)*, ya que son los que están presentes en nuestro intervalo de estudio.

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense)–Cretácico Superior (Maastrichtiense)** (Allasinaz, 1972; Cox *et al.*, 1969)



Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Jurásico Inferior – Cretácico Superior (Maastrichtiense) a *C. (Camptonectes)*, aunque actualmente algunas especies terciarias y actuales también son referidas a este género por algunos autores (ver Damborenea, 2002, p. 56). Allasinaz (1972) le asignó rango a *C. (Annulinectes)*, desde el Anisiense al Jurásico, aunque las especies que incluyó en este subgénero son citadas en el Anisiense, Ladiniense y Carniense.

Como no se han podido consultar los trabajos en los que se cita a *Camptonectes* después del Cretácico, dejaremos el rango hasta ese momento como hicieron Cox *et al.* (1969) provisionalmente.

- **Distribución paleogeográfica: Tethys, Circumpacífico y Austral**

- *Dominio Tethys: Triásico Medio:* Anisiense de Eslovaquia (Kochanová, 1985), de Rumania y Yugoslavia (Allasinaz, 1972); Ladiniense de Eslovaquia (Kochanová *et al.*, 1975), de Bosnia (Allasinaz, 1972); *Triásico Superior:* Carniense de Eslovenia (Jelen, 1988), de Hungría e Italia (Allasinaz, 1972); Rhaetiense de Inglaterra? (Johnson, 1984; Ivimey-Cook *et al.*, 1999); *Jurásico Inferior:* Hetangiense de Inglaterra (Johnson, 1984; Liu, 1995), de Alemania y Suiza (Johnson, 1984); Sinemuriense de Inglaterra y Portugal (Liu, 1995).
- *Dominio Circumpacífico: Triásico Superior:* Carniense de Japón (Nakazawa, 1952; Hayami, 1975); *Jurásico Inferior:* Hetangiense de Japón (Hayami, 1959; Hayami, 1975; Johnson, 1984); Sinemuriense del W de Canadá (Aberhan, 1998a).
- *Dominio Austral: Jurásico Inferior:* Hetangiense – Sinemuriense de Argentina (Damborenea, 2002a; Damborenea & Manceñido, 2005b).

- **Modo de vida: B, E, S, Epi, N**

Todas las especies descritas por Johnson (1984) presentan escotadura bisal, por lo que se cree que vivirían epibisadas. Sin embargo, este autor basándose en la morfología externa (concha fina, baja convexidad y amplio ángulo umbonal) interpreta que podrían nadar para escapar de depredadores.

Según Sha (2003) *Camptonectes* tenía una larva planctotrófica que le permitía tener una distribución global.

- **Mineralogía: Biminerálica** (Johnson, 1984; Carter, 1990b, p. 381)

- Capa externa: calcita (foliada/prismática)
- Capa interna: aragonito (?)

**Género *Crenamussium* Newton, 1987**

Especie tipo: *Crenamussium concentricum* Newton, 1987

Newton en Newton *et al* (1987) incluyó su nuevo género en Pectinidae. Posteriormente, Waller en Waller & Stanley (2005) lo incluye en Entoliidae y un año más tarde, Waller (2006) indica que *Crenamussium* es sinonimia junior de *Calvaentolium* Romanov, 1985, pero no da ningún tipo de explicación al respecto, por lo que no será tenido en cuenta. *Calvaentolium* no es considerado en este trabajo (ver discusión en el apartado 2.5).

Newton (*op. cit.*) además de la especie tipo, incluye tentativamente la especie *balatonicus*

Bittner, 1901 (incluida en *Pleuronectites* y *Pecten* (*Chlamys*) por otros autores).

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense – Noriense)** (Newton, *op. cit.*)

Con las especies asignadas por Newton (*op. cit.*) al género *Crenamussium*, el rango estratigráfico sería Carniense – Noriense.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense de Italia (Allasinaz, 1972), de Hungría (Bittner, 1912), de los Cárpatos (Kiparisova, 1954).
- *Dominio Circumpacífico*: Triásico Superior: Noriense de Oregón (Newton, *op. cit.*).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Según la diagnosis ofrecida por Newton (*op. cit.*), la concha es subcircular, las aurículas desiguales y presenta una profunda escotadura bisal en la aurícula anterior derecha. De todo esto se deduce que *Crenamussium* viviría epibisado.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Newton, *op. cit.*, p. 50)

Aunque las características microestructurales no son bien conocidas, la mineralogía de la concha, como representante de la familia Pectinidae debe presentar al menos una capa externa calcítica. En los ejemplares que describe Newton (*op. cit.*) hay evidencia de calcita fibrosa original en forma de pseudomorfo silíceos.

#### Género *Avichlamys* Allasinaz, 1972

Especie tipo: *Pecten csopakensis* Frech, 1905

- Rango estratigráfico: **Triásico Inferior (Olenekiense)** (Posenato, 2008a)

Allasinaz (1972) creó el género *Avichlamys* incluyendo dos especies: *Pecten csopakensis* Frech, 1905 y *Pecten nicolensis* Ogilvie Gordon, 1927, ambas distribuidas en el Triásico Inferior. Posteriormente, Neri & Posenato (1985) y Broglio-Loriga *et al.* (1990), incluyen también a *Chlamys tellini* Tommasi, 1895, especie también citada en el Triásico Inferior italiano por Leonardi (1935) y Boni (1943).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental**

- *Dominio Tethys*: Triásico Inferior: de Italia (Allasinaz, 1972; Neri & Posenato, 1985; Broglio-Loriga *et al.*, 1990), de Hungría (Allasinaz, 1972).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Según la diagnosis del género aportada por Allasinaz (1972), *Avichlamys* se caracteriza por tener una concha subequivalva, con distinta convexidad en las valvas, aurículas subiguales y posee una amplia apertura bisal en la aurícula derecha. De esto se deduce que debía vivir epibisado.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a)

No hay datos acerca de la estructura de la concha de *Avichlamys*. Le suponemos una mineralogía biminerálica como al resto de los pectínidos, siguiendo a Carter (1990a).

Género *Pseudopecten* Bayle, 1878

Especie tipo: *Pecten equivalvis* J. Sowerby, 1816

Aunque *Pseudopecten* carece de ctenolio y debería ser excluido de Pectinidae (Damborenea, 2002a), lo trataremos en esta familia mientras no se asigne a otra más acorde con sus características.

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Hetangiense) – Medio (Bajociense)** (Johnson, 1984)

Cox *et al.* (1969) distinguieron dos subgéneros dentro de *Pseudopecten*: *P. (Pseudopecten)* y *P. (Echinopecten)* Brasil, 1895. A ambos les asignaron rango desde el Hetangiense. Sin embargo, siguiendo a Johnson (1984) consideraremos al primero desde el Hetangiense y al segundo desde el Toarciense. Por lo tanto, solo *P. (Pseudopecten)* será considerado dentro de nuestro intervalo de estudio.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**

Aunque durante nuestro intervalo de estudio solo lo encontramos distribuido por el Tethys occidental, a partir del Pliensbachiense también se encuentra en Sudamérica (Damborenea, 2002a) y en Australia (Grant-Mackie, 1994). Además, Damborenea (2002a) sugiere que tal vez se encuentre también en el Jurásico Inferior de Japón y de Siberia.

- Dominio Tethys: **Jurásico Inferior**: Hetangiense de España (Liu, 1995), de Francia, Italia y Alemania (Johnson, 1984); Sinemuriense de España, Portugal y Marruecos (Liu, 1995), de Inglaterra (Johnson, 1984; Liu, 1995), Italia, Francia y Alemania (Johnson, 1984).

- Modo de vida: **B, E, S, R, N**

En las especies atribuidas a *P. (Pseudopecten)* se observa apertura bisal en estadios juveniles, pero se desvanece conforme van entrando en la madurez; es por ello que se cree que vivirían bisados durante los primeros estadios de su vida, pero posteriormente, en edad adulta permanecerían reclinados sobre el sustrato y podrían nadar activamente (ver Johnson, 1984 para una interpretación completa sobre las distintas especies).

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990b, p. 388)
  - Capa externa: calcita (prismática + foliada)
  - Capa interna: aragonito (cross-lamellar)

Género *Agerchlamys* Damborenea, 1993

Especie tipo: *Chlamys (Camptochlamys) wunschae* Marwick, 1953

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Carniense) – Jurásico Inferior (Toarciense)** (Damborenea, 1993, 2002)

Damborenea (1993) creó al género *Agerchlamys* incluyendo varias especies previamente descritas en otros géneros (ver Damborenea, 1993, p. 120 y Damborenea, 2002, p. 66, para especies incluidas). Estas especies están presentes desde el Carniense al Toarciense y además indica la posibilidad de que el género pueda estar presente en el Jurásico Medio, pero no se dispone de información suficiente para asegurarlo.

- **Distribución paleogeográfica: Circumpacífico, Austral y Boreal**

*Agerchlamys* se encuentra distribuido por los dominios Austral y Boreal, y también en el Circumpacífico, pero siempre a altas latitudes. En el dominio Austral (Argentina y Nueva Zelanda) se encuentra sobre todo en el Pliensbachiense (Marwick, 1953; Damborenea, 1993; 2002a).

- **Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior:** Hetangiense de Chile (Aberhan, 1994a), de Oregón (USA) (Taylor & Guex, 2002), de la Columbia Británica (W de Canadá) (Wignall *et al.*, 2007); Hetangiense – Sinemuriense de Canadá (Aberhan, 1998a, b), de Sonora (Méjico) (Scholz *et al.*, 2008).
- **Dominio Austral: Jurásico Inferior:** Hetangiense – Sinemuriense de Argentina (Damborenea, 2002b; Damborenea & Manceñido, 2005b).
- **Dominio Boreal: Triásico Superior:** Carniense – Noriense de Siberia (Kiparisova, 1966 *vide* Damborenea, 2002a).

- **Modo de vida: B, E, S, Epi, Se**

Debido a la presencia de una profunda apertura bisal debajo de la aurícula anterior derecha con un fuerte ctenolio, se cree que viviría epibisado (Damborenea, 1993, 2000a). Aunque tiene un amplio ángulo umbonal, las aurículas son de distinto tamaño, por lo que no se cree posible que pudiera nadar.

Suele encontrarse en ambientes de baja energía y bien oxigenados, habitualmente asociados con esponjas y otros bivalvos, sobre todo límidos (Damborenea, 2002a).

- **Mineralogía: Bimineralica** (Carter, 1990a, p. 260)

No se conocen datos acerca de la concha de *Agerchlamys*. Se le asigna una mineralogía bimineralica como al resto de los miembros de la familia Pectinidae (Carter, 1990a).

Género *Canadonectites* Aberhan, 1998

Especie tipo: *Canadonectites paucicostatus* Aberhan, 1998

Aberhan (1998a) crea el género *Canadonectites* para acomodar a los ejemplares intermedios entre *Pleuronectites* v. Schlotheim, 1820 y *Radulonectites* Hayami, 1957 que se diferencia de



ambos por la ornamentación.

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Sinemuriense – Pliensbachiense)** (Aberhan, 1998a)

Hasta el momento, solo ha sido localizado en el intervalo Sinemuriense – Pliensbachiense del oeste de Canadá (Aberhan, 1998a).

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**
  - *Dominio Circumpacífico*: Jurásico Inferior: Sinemuriense del W de Canadá (Aberhan, 1998a, 2001).
- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

El modo de vida de *Canadonectites* sería muy similar al de *Agerchlamys*, ya que ambos poseen una apertura bisal profunda y ctenolio en la valva derecha.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990a, p. 260)

No se conocen datos acerca de la concha de *Canadonectites*. Se le asigna una mineralogía biminerálica como al resto de los miembros de la familia Pectinidae (Carter, 1990a).

#### Género *Eopecten* Douvillé, 1897

Especie tipo: *Hinnites tuberculatus* Goldfuss, 1835

Ver Damborenea (1987b, p. 198) para una explicación acerca de las sinonimias y la problemática del género desde sus inicios.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense) – Cretácico Inferior (Albiense)** (Hayami, 1975; Johnson, 1984)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango desde el Jurásico Inferior al Cretácico Inferior (Albiense). Aunque parece bastante aceptado que el género aparece en el Jurásico Inferior en la bibliografía consultada, hay varias citas en el Carniense de Japón (Kobayashi & Ichikawa, 1949b; Nakazawa, 1952; Hayami, 1975) y en el Noriense de Chile (Hayami *et al.*, 1977) que ningún trabajo posterior, salvo Hallam (1981), nombra.

Damborenea (2002a, p. 61) indica que el material del Triásico Medio asignado por Allasinaz a *Radulonectites* debería ser asignado a *Eopecten*. Si *Radulonectites ? flagellum* (Stoppani, 1858) descrito por Allasinaz (1972, p. 331) es asignado a *Eopecten*, el género estaría presente desde el Ladiniense.

Hay otra especie que ha sido referida a *Eopecten*, originalmente descrita como *Monotis albertii* Goldfuss, 1838 (Diener, 1923) citada en el Triásico Inferior y Medio de Europa que es actualmente incluida en el género *Leptochondria* (Waller & Stanley, 2005, p. 34).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys, Circumpacífico y Austral**

Por los datos recopilados, parece que *Eopecten* se originó en el Triásico Superior de Japón y

de aquí migró hacia el lado occidental del Tethys (Europa) y el este del Paleopacífico.

- *Dominio Tethys: Jurásico Inferior*: Hetangiense de Inglaterra (Liu, 1995), de Bélgica y Alemania (Johnson, 1984); Sinemuriense de Portugal y España (Liu, 1995), de Alemania (Johnson, 1984).
- *Dominio Circumpacífico: Triásico Superior*: Carniense de Japón (Kobayashi & Ichikawa, 1949b; Nakazawa, 1952; Hayami, 1975); *Jurásico Inferior*: Hetangiense de Chile (Aberhan, 1994a); Hetangiense – Sinemuriense de Canadá (Aberhan, 1998a).
- *Dominio Austral: Jurásico Inferior*: Hetangiense – Sinemuriense de Argentina (Riccardi *et al.*, 1991; Damborenea, 2002a; Damborenea & Manceñido, 2005b).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi/C, Se**

Johnson (1984) y Harper & Palmer (1993) analizan en profundidad el modo de vida de las distintas especies de *Eopecten*. Estos últimos autores llegan a la conclusión de que posiblemente algunas especies tuvieran la capacidad de cementarse al sustrato, mientras que otras vivirían epibisadas la mayor parte de su vida.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Carter, 1990b, p. 388; Harper & Palmer, 1993, p. 67)

Carter (1990b) indica para la valva izquierda una capa externa foliada y capas media e interna aragoníticas de microestructura “cross-lamellar”. Harper & Palmer (1993), para la valva derecha encuentran una capa externa también foliada y capas internas aragoníticas.

#### Género *Janopecten* Arkhipov & Truschelev, 1980

Especie tipo: *Janopecten kularensis* Arkhipov & Truschelev, 1980

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Superior (Carniense inferior)** (Waller en Waller & Stanley, 2005)

Aunque no se ha podido consultar el trabajo donde se describe originalmente el género *Janopecten*, lo encontramos citado en el Anisiense y Ladiniense de la zona Boreal (Dagys & Kurushin, 1985). Además, Waller (*op. cit.*), indica que el género también está presente en el Carniense inferior de esta zona.

- Distribución paleogeográfica: **Boreal**

- *Dominio Boreal: Triásico Medio*: Anisiense de Yakutia (Rusia) (Konstantinov *et al.*, 2007); Anisiense – Ladiniense de Siberia (Dagys & Kurushin, 1985; Arkhipov & Truschelev, 1980 *fide* Waller en Waller & Stanley, 2005); *Triásico Superior*: Carniense inferior de Siberia (Arkhipov & Truschelev, 1980 *fide* Waller en Waller & Stanley, 2005).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, N?**

Al menos la especie tipo (figurada en Dagys & Kurushin, 1985, lám. XXI, fig. 13a y 13b), posee una concha equivalva, aurículas prácticamente iguales y un ángulo umbonal lo suficientemente amplio como para poder haber sido nadador ocasional. Presenta escotadura bisal a lo largo de toda su ontogenia (Waller, *op. cit.*), por lo que lo más probable es que viviera epibisado y

ocasionalmente pudiera realizar ciclos natatorios. Tal vez esto sea cierto para las formas en el Anisiense, ya que según Waller (*op. cit.*), en el Ladiniense y el Carniense, *Janopecten* empezó a desarrollar conchas fuertemente inequilaterales.

- Mineralogía: **Biminerámica** (Carter, 1990a, p. 260)

No se conocen datos acerca de la concha de *Janopecten*. Se le asigna una mineralogía biminerámica como al resto de los miembros de la familia Pectinidae (Carter, 1990a).

#### Género *Ochotochlamys* Milova & Polubotko, 1976

Especie tipo: *Chlamys (Ochotochlamys) gizhigensis* Polubotko 1976 (en Milova, 1976).

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense) - Jurásico Inferior (Toarciense)** (Polubotko, 1976 *fide* Damborenea, 2002a; Aberhan, 1998a)

Aunque durante algún tiempo se pensó que este género solo estaba presente en el Triásico Superior del noreste de Asia, posteriormente se localizó también en el Pliensbachiense (Polubotko y Milova, 1986; Aberhan, 1998a; Damborenea, 2002b) y el Toarciense (Aberhan, 1998a).

- Distribución paleogeográfica: **Boreal y Circumpacífico**

En un principio, se creyó que el género estaba restringido al NE de Asia, pero nuevos hallazgos en el margen del Pacífico (Canadá y Argentina) (Aberhan, 1998a; Damborenea, 2002b) ampliaron su distribución paleogeográfica observada. Aunque encontramos al género en varios dominios, siempre lo hace a altas latitudes.

También es citado en el límite Triásico – Jurásico de la Columbia Británica (Wignall *et al.*, 2007) y del este de Alberta (Asgar-Deen *et al.*, 2003).

- Dominio Boreal: Triásico Superior: Noriense del NE de Asia (Polubotko, 1976 *fide* Damborenea, 2002a); Jurásico Inferior: Sinemuriense del NE de Rusia (Polubotko & Milova, 1986).
- Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense del W de Canadá (Aberhan, 1998a, b; 2001).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Según Aberhan (1998a), es típico del género que la aurícula anterior de la valva derecha tenga escotadura bisal y la aurícula anterior de la valva izquierda muestre seno bisal, aunque no puede distinguirse en todos los ejemplares. Lo más probable es que *Ochotochlamys* viviese epibisado.

- Mineralogía: **Biminerámica** (Carter, 1990a, p. 260)

No se conocen datos acerca de la concha de *Janopecten*. Se le asigna una mineralogía biminerámica como al resto de los miembros de la familia Pectinidae (Carter, 1990a).

Género *Tosapecten* Kobayashi & Ichikawa, 1949

Especie tipo: *Pecten (Velopecten) suzukii* Kobayashi, 1931

Aunque Kobayashi & Ichikawa (1949b) crearon a *Tosapecten* como un género dentro de Pectinidae, Cox *et al.* (1969) lo consideraron subgénero de *Weyla* Böhm, 1922. Actualmente, casi todos los autores (Hayami, 1975; Chen, 1982a; Okuneva, 1985; Damborenea, 1987b; Tanaka, 1989; Waller, 2005 en Waller & Stanley, 2005; Waller, 2006) lo consideran a nivel genérico y separado de *Weyla*.

Según Waller (*op. cit.*) se consideran dos subgéneros dentro de *Tosapecten*, *T. (Tosapecten)* y *T. (Indigiropecten)* Trushchelev, 1984.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense – Rhaetiense?)** (Kobayashi & Ichikawa, 1949b; Zakharov *et al.*, 1997)

Cox *et al.* (1969) lo consideraron presente en el Triásico Superior de Japón. Sin embargo, posteriormente, se localizó también en Siberia (Kobayashi & Tamura, 1983b). En Japón lo encontramos distribuido durante el Carniense y el Noriense (ver distribución paleogeográfica). Sobre los registros de Siberia, carecemos de información, ya que solo disponemos de una cita en el Noriense (Okuneva, 1985). Muchos son los trabajos bioestratigráficos que alargan la presencia del género hasta el Triásico más terminal (Kurushin, 1990; Polubotko & Repin, 1990; Zakharov *et al.*, 1997), citando a la especie *Tosapecten efimovae*. Según PBDB, la cita de esta especie en el Rhaetiense proviene de un trabajo de Milova [Milova, L. V. 1976. Triassic-Jurassic stratigraphy and Bivalvia of northern Priokhotye. *Akademia Nauk SSSR, Trudy Severo-Vost. Kompl. Nauchno. Issled. Institut* **65**], que no se ha podido consultar y que queda pendiente de comprobación.

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico y Boreal**

*Tosapecten* está distribuido sobre todo por la parte norte del dominio Circumpacífico y por el dominio Boreal.

- Dominio Circumpacífico: Triásico Superior: Carniense de Japón (Nakazawa, 1952; Ando, 1988); Carniense – Noriense de Japón (Kobayashi & Ichikawa, 1949b; Tokuyama, 1959b; Hayami, 1975; Tanaka, 1989; Onoue & Tanaka, 2005); Noriense de Japón (Nakazawa, 1963), de Oregón (USA)? (Newton en Newton *et al.*, 1987; Newton, 1988).
- Dominio Boreal: Triásico Superior: Carniense del NE de Rusia (Bychkov *et al.* 1976 *vide* Waller en Waller *et al.*, 2005); Noriense de Siberia (Okuneva, 1985).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

En todas las especies atribuidas a este género se observa escotadura bisal y tienen aurículas desiguales (ver descripciones y figuraciones en la bibliografía citada) por lo que como la mayoría de los pectínidos vivirían epibisadas.

- Mineralogía: **Bimineralica** (Carter, 1990a, p. 260)

No se conocen datos acerca de la concha de *Tosapecten*. Se le asigna una mineralogía bimineralica como al resto de los miembros de la familia Pectinidae (Carter, 1990a).



Género *Nevadapecten* Waller, 2005

Especie tipo: *Nevadapecten lynnae* Waller, 2005

Waller en Waller & Stanley (2005) incluye a *Nevadapecten* dentro de la subfamilia Tosapectininae y lo relaciona con *Tosapecten* Kobayashi & Ichikawa, 1949 y *Janopecten* Arkhipov & Truschelev, 1980, considerándolo intermedio entre ambos en varios aspectos.

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Ladiniense)** (Waller en Waller & Stanley, 2005)

Hasta el momento el género solo es conocido en el Ladiniense superior de New Pass Range en Nevada según Waller (*op. cit.*).

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**

- *Dominio Circumpacífico*: Triásico Medio: Ladiniense de Nevada (USA) (Waller, *op. cit.*).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Aunque reúne una serie de características como son, un contorno circular, una concha prácticamente equilateral y un amplio ángulo umbonal, que nos podrían indicar que tal vez fuera nadador, las aurículas desiguales y la apertura bisal persistente nos indican que lo más probable es que fuera epibisado.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Waller en Waller & Stanley, 2005)

- Capa externa: calcita (fibrosa antimarginal)  
- Capa interna: aragonito

Género *Loxochlamys* Waller, 2005

Especie tipo: *Loxochlamys corallina* Waller, 2005

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Ladiniense) – Superior (Carniense)** (Waller en Waller & Stanley, 2005)

En su nuevo género, Waller (*op. cit.*) incluye además de la especie tipo, descrita en sedimentos del Ladiniense superior, a dos especies: *Pecten chiwanae* McLearn, 1941 y *Pecten sasuchan* McLearn, 1941 del Carniense.

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**

- *Dominio Circumpacífico*: Triásico Medio: Ladiniense de Nevada (USA) (Waller en Waller & Stanley, 2005); Triásico Superior: Carniense de la Columbia Británica (Canadá) (Waller, *op. cit.*).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

La escotadura bisal y el ctenolio que permanecen durante toda la ontogenia indican que *Loxochlamys* era epibisado, seguramente entre los corales con los que aparece asociado (Waller, *op. cit.*).

- Mineralogía: **Biminerálica** (Waller, *op. cit.*)
  - Capa externa: calcita (fibrosa antimarginal)
  - Capa interna: aragonito

Género *Pleuronectites* v. Schlotheim, 1820

Especie tipo: *Pleuronectites laevigatus* Schlotheim, 1820

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Superior (Carniense)** (Waller, 2006; Hayami, 1975)

Mientras que Newell & Boyd (1995) consideran a *Pleuronectites* presente en el Triásico Inferior, con la especie *Pleuronectites meeki* Newell & Boyd, 1995, Waller (*op. cit.*) considera a esta especie en Entoliidae más que en Pectinidae ya que no se observa ctenolio. Waller (2006) considera que la primera especie sin lugar a dudas de *Pleuronectites* no aparece hasta el Anisiense con *Pleuronectites laevigata* Schlotheim, 1820 (ver Waller en Waller & Stanley, 2005 y Waller, 2006, para los ejemplares citados en el Triásico Inferior que no son tenidos en cuenta).

En cuanto a la última aparición del género tomaremos el Carniense (Hayami, 1975), ya que aunque también ha sido citado en el Noriense por Newton en Newton *et al.* (1987), está cita es dudosa.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**

La distribución paleogeográfica está de acuerdo con Waller en Waller & Stanley (2005) y Waller (2006). Aunque el género es bastante citado en China, los ejemplares asignados son inciertos o erróneos (Waller en Waller & Stanley, 2005).

- Dominio Tethys: Triásico Medio: Anisiense de Alemania (Hagdorn, 1982, 1991, 1995); Anisiense – Ladiniense de Israel (Lerman, 1960); Ladiniense de Italia (Allasinaz, 1972), de España (Márquez-Aliaga, 1983, 1985)
- Dominio Circumpacífico: Triásico Medio: Anisiense de Japón (Hayami, 1975); Ladiniense de Nevada (USA) (Waller en Waller & Stanley, 2005); Triásico Superior: Carniense de Japón (Hayami, 1975).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Por las características que describe Waller en Waller & Stanley (2005) en la diagnosis del género, *Pleuronectites* viviría epibisado, ya que posee una profunda apertura bisal en la aurícula anterior derecha y ctenolio a lo largo de toda su ontogenia.

- Mineralogía: **Biminerálica** (Waller en Waller & Stanley, 2005, p. 40)

Al menos para los ejemplares de *Pleuronectites newelli* Waller, 2005, Waller (*op. cit.*) describe una capa interna originalmente aragonítica y una capa externa calcítica.

Género *Periclaraia* Li & Ding, 1981

Especie tipo: *Periclaraia circularis* Li & Ding, 1981

*Periclaraia* fue descrito por Li & Ding (1981) en la provincia de Anhui (China). Estos autores incluyeron 3 especies: *Periclaraia circularis* Li & Ding, 1981, *Periclaraia reticulata* Li & Ding, 1981 y *Periclaraia chaoxianensis* Li & Ding, 1981. Posteriormente, Chen & Komatsu (2002) añaden una nueva especie *Periclaraia jinyaensis* Chen & Komatsu, 2002 y además consideran que las tres especies creadas por Li & Ding (1981) son variaciones de la misma, ya que Li & Ding (1981) habían aducido diferencias en la ornamentación y en el tamaño de la orejeta anterior de la valva derecha para separar sus tres especies. Esta variación es considerada intraespecífica por Chen & Komatsu (2002).

Li & Ding (1981) lo incluyeron en la familia Pectinidae, pero otros autores (Yin, 1985, 1990; Gavrilova, 1995, 1996), dado su parecido externo con los claridos, lo incluyeron en Pteropectinidae. Sin embargo, Chen & Komatsu (2002) argumentan que dado que *Periclaraia* posee ctenolio en la valva derecha, carácter diagnóstico de la familia Pectinidae, debe ser incluido en esta familia.

- Rango estratigráfico: **Triásico Inferior (Olenekiense superior) - Triásico Medio (Anisiense inferior)** (Li & Ding, 1981; Chen & Komatsu, 2002)

Li & Ding (1981) describieron el género en el Olenekiense superior en la provincia de Anhui (China). Posteriormente, Chen & Komatsu (2002) lo citan en el Anisiense inferior de la provincia de Guangxi (China) y dudan que la edad dada por Li & Ding (1981) sea correcta. Sin embargo, *Periclaraia* ha sido citado en varios trabajos de bioestratigrafía en la provincia de Anhui y la edad que se le atribuye es Olenekiense (Tong *et al.*, 2004, 2006; Tong, 2005; Wu *et al.*, 2005). Lo curioso de estos últimos trabajos, es que citan a *Periclaraia* como endémico de la provincia de Anhui, sin tener en cuenta el trabajo de Chen & Komatsu (2002).

- Distribución paleogeográfica: **E Tethys**
  - Dominio Tethys: Triásico Inferior: Olenekiense superior de la provincia de Anhui (China) (Li & Ding, 1981); Triásico Medio: Ladiniense inferior de la provincia de Guangxi (China) (Chen & Komatsu, 2002; Chen & Stiller, 2007).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Dado que posee una concha inequivalva e inequilateral, además de presentar una escotadura bisal profunda, viviría epibisado.

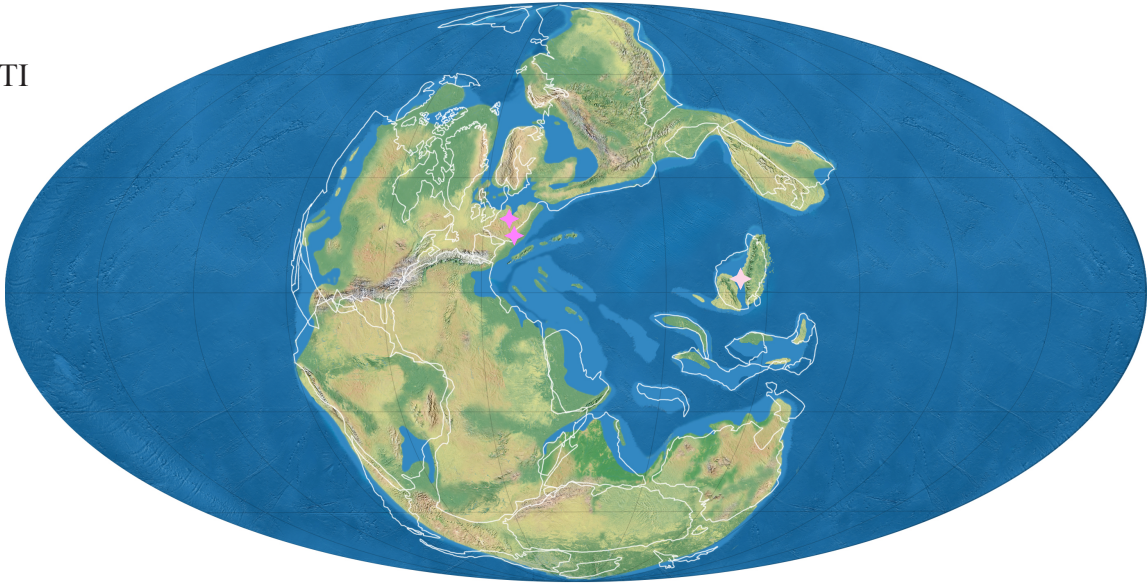
- Mineralogía: **Biminerámica** (Carter *et al.*, 1998)

No se conocen las características de la concha de *Periclaraia*. Los datos sobre mineralogía son para la familia Pectinidae según Carter *et al.* (1998).

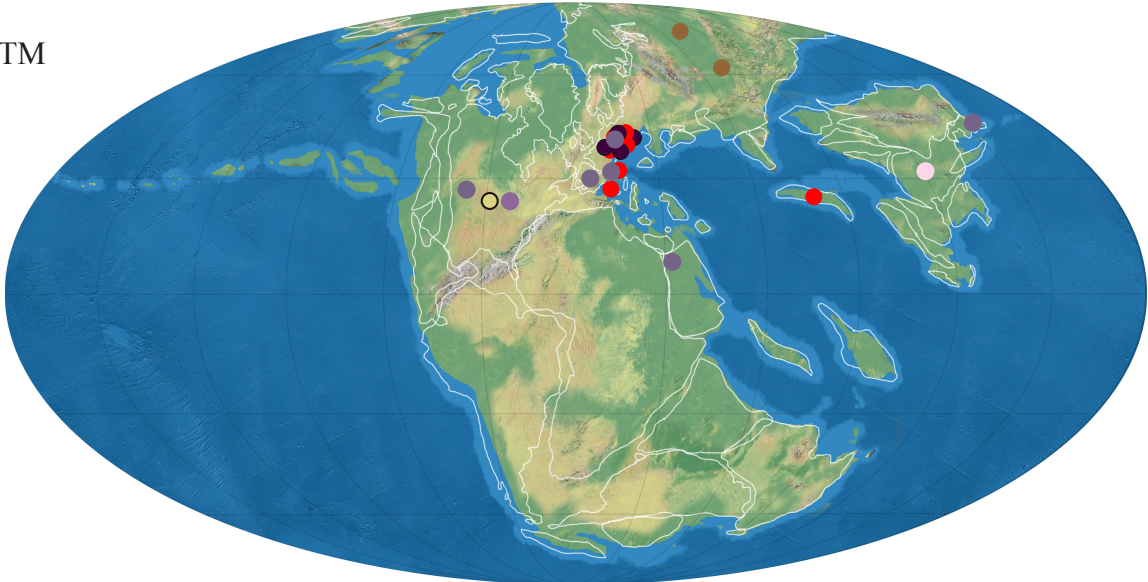
- Capa externa: calcita
- Capa media: calcita/aragonito
- Capa interna: calcita/aragonito



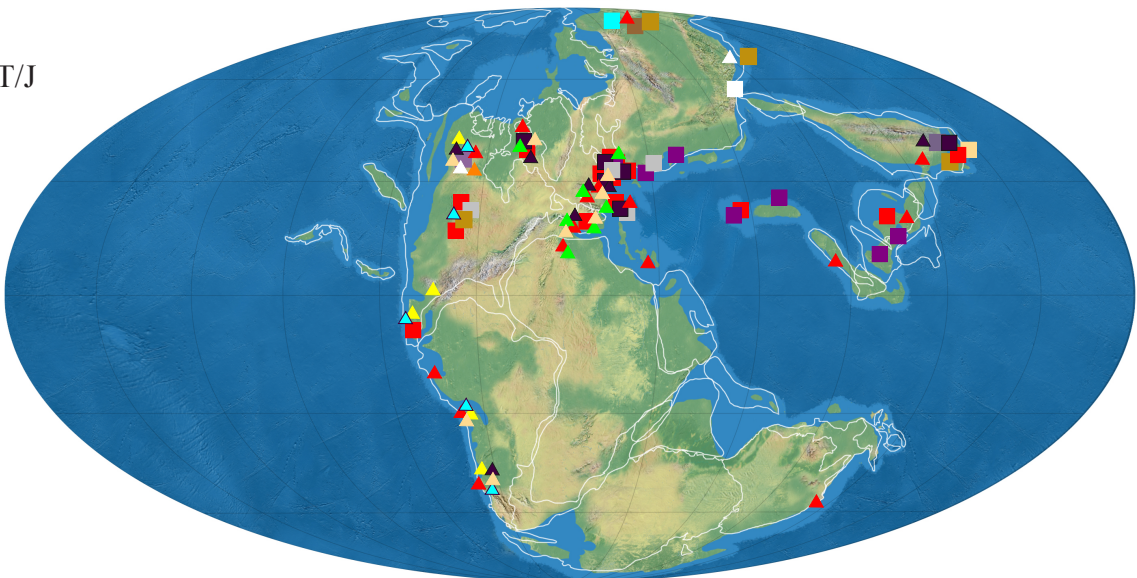
TI



TM



T/J





## Familia Syncyclonemidae Waller, 1978 (=Entoliidae Teppner, 1922)

En los últimos años se han propuesto gran cantidad de géneros para los distintos grupos de especies que han sido tradicionalmente referidas al género *Entolium*. Este es un caso muy parecido al de la familia Halobiidae. El problema es que los distintos autores no se ponen de acuerdo con que caracteres deben ser utilizados para discriminar a los distintos niveles taxonómicos (ver Damborenea, 2002a, p. 42-44, para una discusión completa sobre el tema). Características que son para algunos distintivas como mucho a nivel específico (ver Johnson, 1984), como la presencia o ausencia de costillas internas laterales, la presencia o ausencia de escotadura bisal y la proyección dorsal de las aurículas, son utilizadas por otros para discernir a nivel genérico (Damborenea, 2002a). Incluso estructuras superficiales de la concha son utilizadas para distinguir a nivel genérico aun cuando están fuertemente influenciadas por procesos diagenéticos (Johnson, 1984; Damborenea, 2002a).

A falta de una buena revisión sobre el tema, no serán tenidos en cuenta los géneros que se listan a continuación (ver discusión para cada uno de ellos en el apartado 2.5) ya que su creación está basada en la mayoría de los casos en caracteres diagnósticos que son utilizados por la mayoría de los autores a nivel específico y todos ellos pueden agruparse bajo el concepto original que Staesche (1926 *vide* Damborenea, 2002a) dio a *Entolium*: *Costentolium* Freneix, 1980, *Cingentolium* Yamani, 1983, *Neoentolium* Romanov, 1985, *Cornutoentolium* Romanov, 1985 (Jurásico Superior), *Calvaentolium* Romanov, 1985 y *Palaeontolium* Romanov, 1985. Todos salvo, *Cornutoentolium* entrarían en nuestro intervalo de estudio.

Sin embargo, Waller (2006) crea una nueva familia, Entoliolidae Waller, 2006, e incluye en ella a *Filopecten* Allasinaz, 1972, *Entolioides* Allasinaz, 1972, *Scythentolium* y *Calvaentolium* (= *Crenamussium* Newton, 1987), agrupando a los antiguos entoliidos triásicos con “filosus structure”, que carecen de costillas internas y de una profunda escotadura bisal. Waller (2006) considera que esta familia es el eslabón entre *Pernopecten* y los pectínidos mesozoicos. Por otra parte, otros autores (Yin, 1983; Nakazawa, 1994) consideran que la separación entre *Pernopecten* y *Entolium* es una separación de conveniencia, el primero para ejemplares paleozoicos y el segundo para ejemplares mesozoicos. De hecho, Yin (1983) describe a *Entolium* en el Pérmico Superior, al igual que otros autores, y Nakazawa (1994) a *Pernopecten* en el Triásico Inferior. Aclarar este problema queda pendiente de futuro trabajo. Seguiremos provisionalmente a Newell & Boyd (1995) en la idea de que *Pernopecten* es un género paleozoico.

Hay discrepancias importantes entre los distintos investigadores de este grupo. Escapa del objetivo de este trabajo, aclarar esta problemática. Mientras no se haga una revisión de los distintos caracteres a utilizar en cada nivel taxonómico y de los géneros propuestos, se tomará todo como *Entolium* en su sentido original (ver Damborenea, 2002a, para la visión de Staesche sobre el grupo).

Figura 2.39 (página anterior) - Distribución paleogeográfica para la familia Pectinidae Wilkes: TI.- durante el Triásico Inferior; TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Chlamys* Röding: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Weyla* J. Böhm: ▲ Jurásico Inferior; Género *Indopecten* Douglas: ■ Triásico Superior; Género *Camptonectes* Agassiz: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Crenamussium* Newton: ■ Triásico Superior; Género *Avichlamys* Allasinaz: ◆ Triásico Inferior; Género *Pseudopecten* Bayle: ▲ Jurásico Inferior; Género *Agerchlamys* Damborenea: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Canadonectites* Aberhan: ▲ Jurásico Inferior; Género *Eopecten* Douville: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Janopecten* Archipov & Truschelev: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Ochotochlamys* Milova & Polubotko: □ Triásico Superior □ Jurásico Inferior; Género *Tosapecten* Kobayashi & Ichikawa: ■ Triásico Superior; Género *Nevadapecten* Waller: ● Triásico Medio; Género *Loxochlamys* Waller: ◆ Triásico Medio ● Triásico Superior; Género *Pleuronectites* v. Schlotheim: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Periclaraita* Li & Ding: ◆ Triásico Inferior ● Triásico Medio.

Género *Entolium* Meek, 1865

Especie tipo: *Pecten demissus* Meek, 1865

- Rango estratigráfico: **Triásico Inferior – Cretácico Superior (Maastrichtiense)** (Allasinaz, 1972; Abdel-Gawad, 1986)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Medio – Cretácico Superior. La cita más moderna de edad localizada que podemos confirmar es del Maastrichtiense (Abdel-Gawad, 1986). En cuanto a la más antigua, la especie *E. discites* está citada en el Triásico Inferior.

- Distribución paleogeográfica: **Cosmopolita**

En el dominio Boreal, además de en el Triásico, también es citado en el Jurásico Inferior (Polubotko & Repin, 1990; Kurushin, 1990), pero no figuran ni discuten el material.

- Dominio Tethys: Triásico Inferior: de Italia (Allasinaz, 1972; Neri & Posenato, 1985), de China (Chen, 1982; Yang *et al.*, 1986); Triásico Medio: de Hungría (Allasinaz, 1972; Szente, 1997), de Alemania (Bachmann, 1973; Hagdorn, 1995), de Polonia (Senkowiczowa, 1985); Anisiense de Italia (Allasinaz, 1972; Posenato, 2008b), de China (Gu *et al.*, 1976; Sha *et al.*, 1990; Chen, 2003), de Bulgaria (Tronkov & Damyanov, 1993), de Bosnia y Yugoslavia (Allasinaz, 1972); Ladiniense de España (Márquez-Aliaga, 1983, 1985; Márquez-Aliaga y Montoya, 1991; Budurov *et al.*, 1991; López-Gómez *et al.*, 1994), de China (Gu *et al.*, 1976), de Malasia (Tamura, 1973); de Italia (Rossi Ronchetti, 1959; Allasinaz, 1972); Triásico Superior: Carniense de los Alpes (Allasinaz, 1966, 1972; Fürsich & Wendt, 1977; Hautmann, 2001a), de España (Martín-Algarra *et al.*, 1995), de China (Gu *et al.*, 1976; Sha *et al.*, 1990); Noriense de China (Lu, 1981); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a); Rhaetiense del Tibet? (“Lhasa Block”) (Yin & Grant-Mackie, 2005), de los Alpes (Vörös, 1981; Hautmann, 2001a), de Hungría (Vörös, 1981; Hautmann, 2001a), de Italia (Sirna, 1968); Jurásico Inferior: Hetangiense de los Alpes (Johnson, 1984), de Alemania y Francia (Vörös, 1971; Johnson, 1984), de Vietnam (Vu Khuc & Tran Huyen en Sato & Westermann, 1991).
- Dominio Circumpacífico: Triásico Inferior: Olenekiense de Japón (Nakazawa, 1961; Hayami, 1975; Kashiyama & Oji, 2004); Triásico Medio: de Japón (Hayami, 1975; Tamura *et al.*, 1978); Jurásico Inferior: Hetangiense de Chile (Hillebrandt, 1990); Hetangiense – Sinemuriense de Canadá (Aberhan, 1998a; Aberhan *et al.*, 1998), de Chile (Aberhan, 1993, 1994a); Sinemuriense de Japón (Hayami, 1975).
- Dominio Austral: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Argentina (Damborenea, 2002a; Damborenea & Manceñido, 2005b).
- Dominio Boreal: Triásico Medio: Anisiense de Siberia (Dagys & Kurushin, 1985); Triásico Superior: Noriense de Siberia (Okuneva, 1985).

- Modo de vida: **B, E, S, R/N, Mf/Se**

En el caso de *Entolium* s. s., los ejemplares juveniles poseen escotadura bisal que se pierde en la edad adulta, por lo que se le supone un modo de vida bisado en estadios tempranos, pero reclinado en los tardíos. La baja convexidad de la concha, el reducido espesor de la misma, su contorno circular, el amplio ángulo umbonal son características que nos indican que podría ser, al igual que algunos pectínidos actuales, un buen nadador (Johnson, 1984). Sin embargo, en

nuestro provisional amplio concepto de *Entolium*, también hay formas que poseen escotadura bisal en edad adulta y que por lo tanto vivirían la mayor parte del tiempo epibisados.

- Mineralogía: **Biminerámica** (Carter, 1990a, p. 257)

Carter (1990a) indica para la familia Entoliidae una mineralogía biminerámica, con distintos tipos de microestructura según ejemplares juveniles o adultos (homogénea, prismática simple, prismática fibrosa y foliada) e invariablemente una capa interna de estructura “cross-lamellar” (ver Allasinaz, 1972; Waller, 1978; Johnson, 1984; entre otros para ampliar información).

#### Género *Scythentolium* Allasinaz, 1972

Especie tipo: *Pecten tirolicus* Wittenburg, 1908

- Rango estratigráfico: **Triásico Inferior** (Allasinaz, 1972)

Allasinaz (1972) creó el género *Scythentolium* incluyendo varias especies todas presentes en el Triásico Inferior. Las especies incluidas fueron: *S. eurasiaticum* (Wittenburg, 1908), *S. kokeni* (Wittenburg, 1909), *S. longauris* (Wittenburg, 1908), *S. rombergi* (Wittenburg, 1908), *S. sojale* (Wittenburg, 1908), *S. subtile* (Wittenburg, 1908), *S. tirolicum* (Bittner, 1895).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

Aunque Allasinaz (1972) le asignó distribución cosmopolita a su nuevo género, las especies incluidas en el mismo solo las hemos hallado citadas en el S de los Alpes y en Salt Range (Afganistán).

- Dominio Tethys: **Triásico Inferior**: de los Alpes (Diener, 1923; Allasinaz, 1972; Neri & Posenato, 1985; Broglio-Loriga *et al.*, 1990; Fraiser & Bottjer, 2007a), de China (Lu & Chen, 1986), de Afganistán (Diener, 1923; Allasinaz, 1972; Nakazawa, 1994).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Posee una morfología externa muy parecida a *Entolium*, pero se diferencia de éste en que posee escotadura bisal en estado adulto y tiene las orejetas desiguales (Allasinaz, 1972), por lo que le suponemos un modo de vida epibisado.

- Mineralogía: **Biminerámica** (Carter, 1990a, p. 257)

Carter (1990a) indica para la familia Entoliidae una mineralogía biminerámica, con distintos tipos de microestructura según ejemplares juveniles o adultos (homogénea, prismática simple, prismática fibrosa y foliada) e invariablemente una capa interna de estructura “cross-lamellar”.

#### Género *Filopecten* Allasinaz, 1972

Especie tipo: *Pecten filosus* Hauer, 1857

Allasinaz (1972) incluyó en *Filopecten* a las siguientes especies: *F. filosus* (Hauer), *F.*

*schlosseri* (Woehrmann), *F. incognitus* (Bittner), *F. azzarolae* (Stopanni), *F. helii* (Emmrich), *F. aff. discites* (Cox), *F. fimbriatus* (Mansuy), *F. quotidianus* (Healey), *F. kolymaensis* (Kiparisova) y con ciertas dudas a *Pecten rosaliae* (Salomon, 1895). Sin embargo, Waller en Waller & Stanley (2005) opina que esta especie no debería incluirse en *Filopecten* ya que entre otras diferencias posee ctenolio, el cual no está presente en ningún miembro de la familia Entoliidae. *Filopecten* sería un género muy parecido a *Entolium* en cuanto a la forma de las aurículas, la forma general externa e incluso en la charnela y se diferenciaría de éste en la escotadura bisal y la ornamentación (Allasinaz, 1972). Características que en opinión de Hautmann (2001a) no deberían ser utilizadas para la distinción genérica dentro de la familia. De hecho, Hautmann (2001a) incluye en *Entolium* (*Entolium*) a la especie *incognitum* (Bittner, 1901) que había sido transferida a *Filopecten* por Allasinaz (1972).

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense – Rhaetiense)** (Allasinaz, 1972)

Según las especies incluidas por Allasinaz (1972), el género tendría una distribución temporal durante todo el Triásico Superior.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Boreal**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: de China (Diener, 1923); Carniense de los Alpes y Hungría (Allasinaz, 1972); Rhaetiense de los Alpes y Hungría (Allasinaz, 1972), de Burma (Healey, 1908), de Indochina (Allasinaz, 1972).
- *Dominio Boreal*: Triásico Superior: de Siberia (Allasinaz, 1972).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Similar a *Scythentolium*.

- Mineralogía: **Biminerámica** (Carter, 1990a, p. 257)

Carter (1990a) indica para la familia Entoliidae una mineralogía biminerámica, con distintos tipos de microestructura según ejemplares juveniles o adultos (homogénea, prismática simple, prismática fibrosa y foliada) e invariablemente una capa interna de estructura “cross-lamellar” (ver Waller, 2006 para más información).

#### Género *Posidonotis* Losacco, 1942

Especie tipo: *Posidonotis dainelii* Losacco, 1942

Siguiendo a Damborenea (1986, 1987b) consideramos a *Pectinula* Leanza, 1943 sinonimia junior de *Posidonotis* (ver discusión para *Pectinula* en el apartado 2.5) e incluimos a *Posidonotis* en la familia Entoliidae, aunque no todos los autores están de acuerdo con esta asignación (ver Hayami, 1988; Monari, 1994; Aberhan, 1994a, 1998a; Waller, 2006). Cox *et al.* (1969) al igual que la mayoría de autores citados lo incluyeron en Posidoniidae. *Pectinula* fue asignado a Pectindae por Leanza (1943), la misma posición que le dieron Cox *et al.* (1969).

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Sinemuriense – Toarciense)** (Damborenea, 1987b)



Cox *et al.* (1969) consideró a *Posidonotis* en el Jurásico Inferior (Aaleniense) y a *Pectinula* Jurásico Inferior. Según Damborenea (1987b) el rango asignado por Cox *et al.* (1969) a *Posidonotis* proviene del trabajo en el que Losacco describió el género y asignó edad Aaleniense a terrenos que posteriormente se han datado como Toarciense (ver Damborenea, 1987b, p. 192-193).

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**

Durante nuestro intervalo de estudio solo lo encontramos distribuido en la costa este del Paleopacífico, durante el Pliensbachiense su distribución es más amplia (ver Damborenea, 1986, 1987b; Hayami, 1988; Monari, 1994).

- *Dominio Circumpacífico*: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Chile (Aberhan, 1994a, 1998a), de California (USA) y la Columbia Británica (Canadá) (Damborenea, 1986, 1987b; Aberhan & Pálffy, 1996).

- Modo de vida: **B, E, S, R, Se**

Debido a que *Posidonotis* suele encontrarse en pizarras negras, sin fauna bentónica asociada, varios autores (Hayami, 1969, 1988; Hillebrandt, 1981 *vide* Damborenea, 1987) han sugerido un posible modo de vida pseudoplanctónico para este género, pero se cree improbable este modo de vida ya que en los ejemplares adultos no se observa huella alguna de que fueran bisados, aunque sí en estadios juveniles. Además se han sugerido otros modos de vida, como nectoplanctónico, bentónico con organismos quimiosimbiontes o con larva telepláncica (ver Aberhan & Pálffy, 1996). Sin embargo, el modo de vida más plausible durante estadios adultos es el de reclinado sobre sustratos blandos, mientras que en estados juveniles permanecería bisado (Aberhan & Pálffy, 1996). Algunas especies de *Posidonotis* son consideradas oportunistas, ya que se encuentran en gran abundancia en facies que se interpretan pobres en oxígeno, donde solo se hallan ammonoideos asociados a ellas (Damborenea, 1987b; Aberhan & Pálffy, 1996).

- Mineralogía: **Biminerámica** (Carter *et al.*, 1998)

No se conoce la microestructura y/o mineralogía de la concha de *Posidonotis*. Según Carter *et al.* (1998) la mineralogía de los integrantes de la familia Entoliidae es biminerámica, la capa externa calcítica y la media e interna aragoníticas.

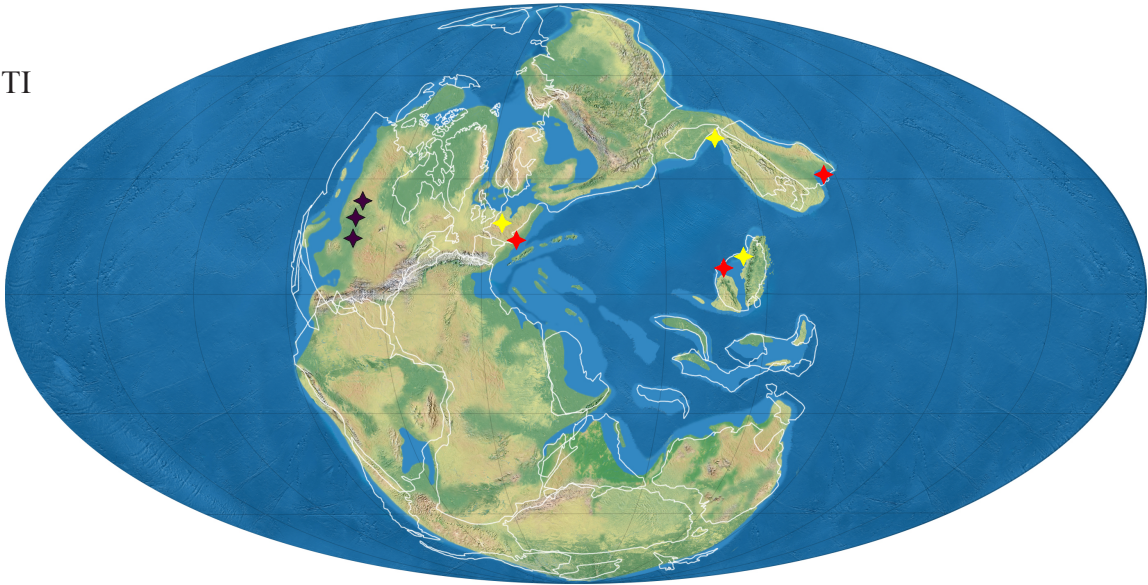
### *Entolioides* Allasinaz, 1972

Especie tipo: *Pecten zitteli* Woehrmann & Koken, 1892

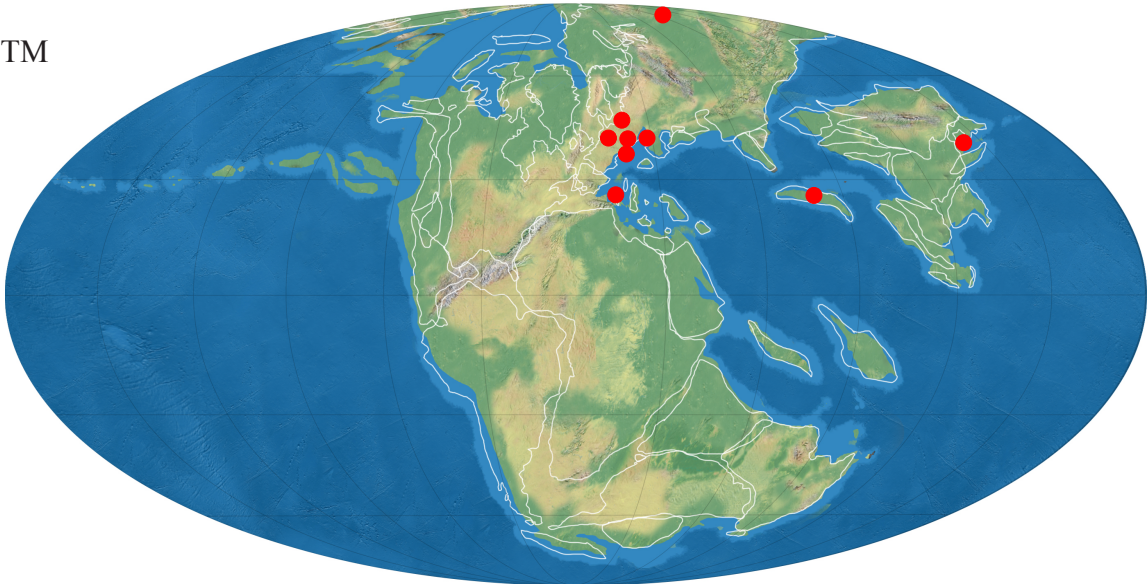
- Rango estratigráfico: **Triásico Inferior – Superior (Carniense)** (Newell & Boyd, 1995; Allasinaz, 1972)

Allasinaz (1972) le asigna rango estratigráfico Triásico Medio – Superior, pero todas las especies que incluye, *E. deecke* (Parona, 1889), *E. lavaredanus* (Frech, 1904), *E. porschei* (Toula, 1913), *E. setinus* (Gortani, 1902), *E. subdemissus* (Münster, 1841) y *E. zitteli* (Woehrmann & Koken, 1892), están presentes solo en el Carniense, según el rango que el mismo autor les asigna en la p. 22 de su monografía. Newell & Boyd (1995) consideran a la especie tipo en el

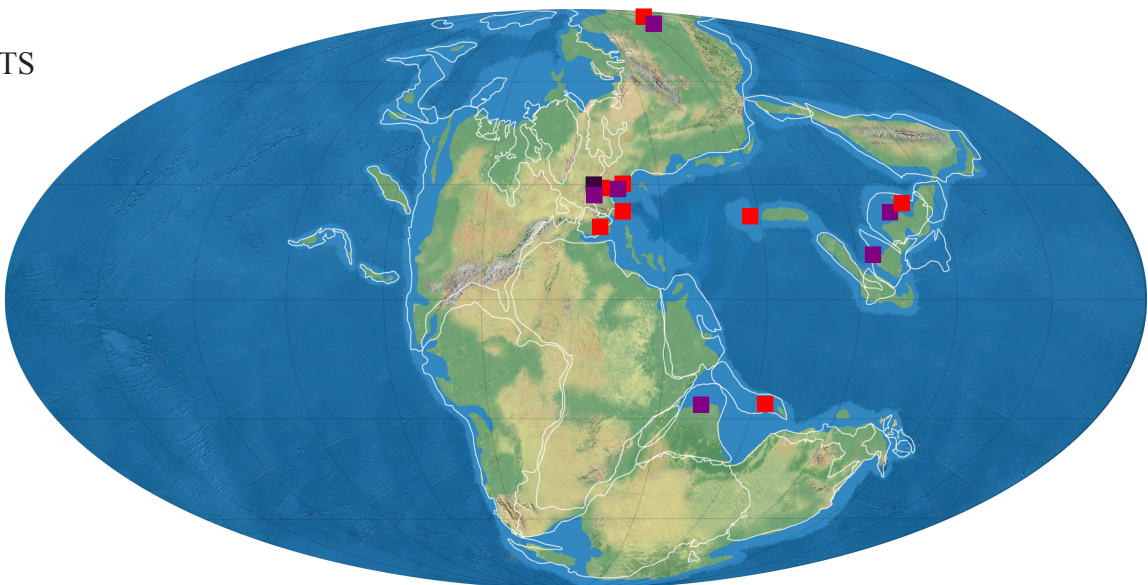
TI



TM



TS





Triásico Medio de los Alpes, pero Allasinaz (1972) dice Carniense de los Alpes Meridionales y nosotros solo la hemos hallado citada en el Carniense. Newell & Boyd (1995) citan a la especie *Entoloides utahensis* (Meek, 1877) en el Triásico Inferior de la Formación Thaynes.

- Distribución paleogeográfica: Tethys y Circumpacífico
  - Dominio Tethys: Triásico Superior: Carniense de los Alpes (Allasinaz, 1972).
  - Dominio Circumpacífico: Triásico Inferior: de Idaho, Montana y Nevada (USA) (Newell & Boyd, 1995).
- Modo de vida: B, E, S, Epi/N, Mf

Entre los pectinoideos podemos diferenciar dos grupos en cuanto a su modo de vida (Stanley, 1972): unos epibisados, que se caracterizan por tener diferente convexidad en ambas valvas, aurícula anterior más desarrollada y seno bisal durante toda su ontogenia y otros, más simétricos y con una convexidad más o menos igual para ambas valvas y con aurículas de la misma forma y tamaño, un ángulo umbonal superior a 90° que se consideran también epibisados pero con la posibilidad de efectuar ciclos natatorios. *Entoloides* se caracteriza por tener ambas valvas casi de la misma convexidad, con orejetas subiguales, ángulo umbonal entre 85° y 120° según especies y una escotadura bisal poco acentuada (Allasinaz, 1972). Según estas características lo más probable es que *Entoloides* pertenezca al segundo grupo.

- Mineralogía: Biminerámica (Carter *et al.*, 1998)

Según Carter *et al.* (1998) la mineralogía de los integrantes de la familia Entoliidae es biminerámica, la capa externa calcítica y la media e interna aragoníticas. Newell & Boyd (1995) indican que la microestructura de la capa externa es fibrosa antimarginal en la valva izquierda y prismática en la derecha.

Jl

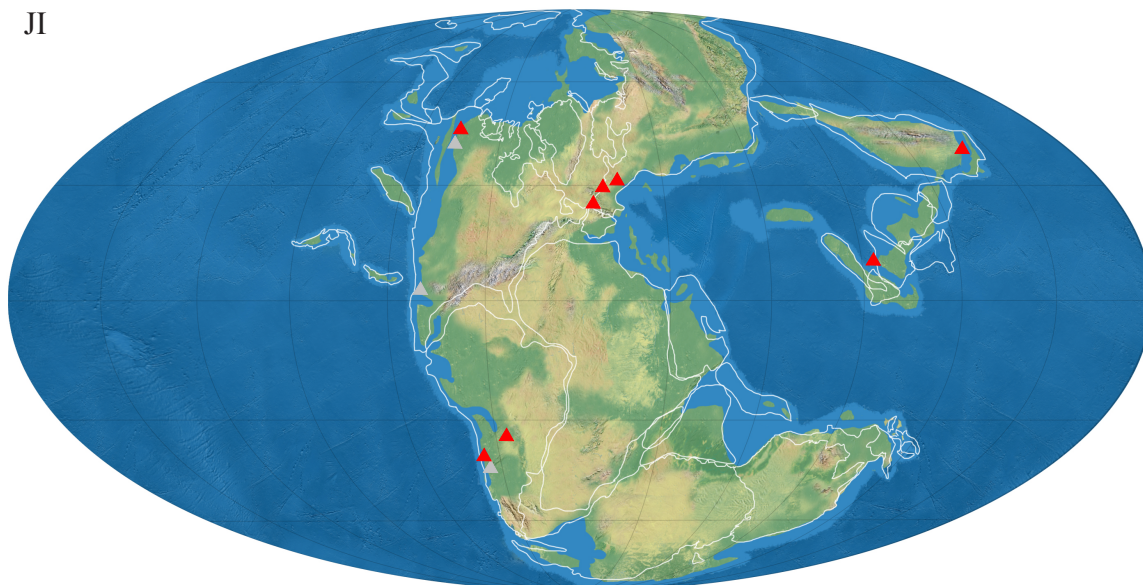


Figura 2.41 - Distribución paleogeográfica para la familia Syncyclonemidae Waller (pags. 234 y 235): TI.- durante el Triásico Inferior; TM.- durante el Triásico Medio; TS.- durante el Triásico Superior; Jl.- Jurásico Inferior. Género *Entolium* Meek: ♦ Triásico Inferior ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Scythentolium* Allasinaz: ♦ Triásico Inferior; Género *Filopecten* Allasinaz: ■ Triásico Superior; Género *Posidonotis* Losacco: ▲ Jurásico Inferior; Género *Entoloides* Allasinaz: ♦ Triásico Inferior ■ Triásico Superior.

## Superfamilia Kalenteroidea Marwick, 1953

La clasificación de la superfamilia Kalenteroidea Marwick, 1953 ha sido modificada con respecto a Amler (1999), siguiendo a Fang & Morris (1997) y Damborenea (2004), considerando a la familia Permophoridae van de Poel, 1959 sinónima de Kalenteridae Marwick, 1953.

### Familia Kalenteridae Marwick, 1953 (=Permophoridae Van Poel, 1959)

Género *Permophorus* Chavan, 1954 [*pro Pleurophorus*  
King, 1844, no Mulsant, 1842]

Especie tipo: *Arca costata* Brown, 1844

- Rango estratigráfico: **Carbonífero (Mississippiense) – Triásico Inferior (Olenekiense)** (Hoare *et al.*, 1989; Newell & Boyd, 1999)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Carbonífero Inferior – Pérmico. Durante mucho tiempo se consideró un género paleozoico, pero en los últimos años ha sido citado en el Triásico. En cuanto a estas citas triásicas, hay que decir que solo se tendrá en cuenta la de Newell & Boyd (1999), ya que las demás presentan algunos problemas que no podemos resolver, dado que escapan del objetivo de este trabajo. Newell & Boyd (1999) advierten de la malinterpretación de los detalles de la charnela de *Permophorus* en Cox *et al.* (1969). Basándose en esta interpretación, Waterhouse (1979c) describe a sus ejemplares del Triásico Inferior de Nueva Zelanda, que posteriormente resultaron pertenecer al Triásico Medio (Campbell, 1984).

Hay que tener en cuenta que varios de los géneros atribuidos a esta familia son muy parecidos, tanto en forma externa como en los detalles de la charnela y las impresiones musculares (Damborenea, 2004).

Se han descrito otras especies en el Triásico Inferior (ver Newell & Boyd, 1999) pero basadas en material pobremente conservado, por lo que no se puede hacer una asignación fidedigna.

Además el género también ha sido citado en el Triásico Superior (Rhaetiense) por Ivimey-Cook *et al.* (1999), pero los propios autores señalan que la asignación es dudosa, ya que no observan la charnela de sus ejemplares.

Skwarko (1967) refiere sus ejemplares *Permophorus? hastatus* en el Carniense y Noriense de Nueva Guinea, pero posteriormente, Skwarko (1983) designa a esta especie como especie tipo de su nuevo género *Somareoides* Skwarko, 1983.

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**

Dentro de nuestro intervalo de estudio parece encontrarse distribuido solo en el dominio Circumpacífico. Fraiser & Bottjer (2007a) lo citan también en el Triásico Inferior de Italia, pero no figuran ni describen los ejemplares.

- Dominio Circumpacífico: Pérmico Superior: de Japón (Nakazawa & Newell, 1968; Hayami & Kase, 1977); Triásico Inferior: Olenekiense de Utah, Wyoming, Idaho y Montana (USA) (Newell & Boyd, 1999), de Idaho (USA)? (Ciriacks, 1963), del W de USA (Boyer *et al.*, 2004; Fraiser & Bottjer, 2007a).



- Modo de vida: **B, I, S, Endo/Es, Se/MI**

*Permophorus* presenta una serie de características que nos hacen pensar que sería un excavador poco profundo. Tienen una concha equivalva, inequilateral y elongada. Umbos prosógiros. Presenta lúnula y escudete, que según Stanley (1975) facilitan el enterramiento. No presenta seno paleal, con lo cual si poseía sifones estos debían ser muy cortos. Según Quiroz-Barroso & Perrilliat (1998) *Permophorus* sería endobisado ya que presenta una serie de modificaciones en la concha que por comparación con actuales les hace llegar a esa conclusión. Pero en ninguno de los ejemplares en la bibliografía se observa escotadura o surco bisal. Sin embargo, Stanley (1972) señala que al menos la especie tipo tiene una parte anterior reducida que sugeriría la presencia de biso.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter, 1990a, p. 271)

- Capa externa: aragonito (fibrosa/prismática)
- Capa media: aragonito (cross-lamellar)
- Capa interna: aragonito (homogénea)

Género *Curionia* Rossi Ronchetti, 1965

Especie tipo: *Myoconcha curionii* Hauer, 1857

- Rango estratigráfico: **Triásico Inferior (?) – Superior (Rhaetiense)** (Rossi Ronchetti & Allasinaz, 1965)

Rossi Ronchetti en Rossi Ronchetti & Allasinaz (1965) creó el género asignándole rango durante todo el Triásico (Scitiense ? – Rhaetiense). Al listar las especies incluidas en su nuevo género, incluyó primero las que eran coetáneas con la especie tipo (Carniense) y después las demás especies que estaban distribuidas también durante el Triásico, pero no en el Carniense, de tal forma que en la lista de especies que da, la primera especie estaba distribuida en el Carniense y la última en el Rhaetiense. Tal vez por esto, Cox *et al.* (1969) consideraron al género solo presente en el Triásico Superior, o tal vez simplemente porque no estaban de acuerdo con las especies incluidas por los autores del género.

Le asignamos a *Curionia* el rango estratigráfico que originalmente le dieron sus autores.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

Por los datos obtenidos, el género solo estuvo distribuido por el dominio del Tethys. Ha sido citado en el Jurásico Inferior de Nevada (Laws, 1982). Hallam & Wignall (2000) opinan que probablemente Laws confundió a *Modiolus*, que es muy abundante en la zona, con *Curionia*, ya que este último es un género europeo que se extingue a finales del Triásico. Sin embargo, Stiller & Chen (2006) citan al género en el Anisiense de China.

- Dominio Tethys: Triásico Inferior: Olenekiense de Bakony? (Hungría) (Frech, 1907; Rossi Ronchetti & Allasinaz, 1965); Triásico Medio: Anisiense de China (Stiller & Chen, 2006), de Italia (Rossi Ronchetti & Allasinaz, 1965); Muschelkalk de Alemania (Rossi Ronchetti & Allasinaz, 1965); Ladiniense de Italia (Posenato, 2002); Triásico Superior: Carniense de los Alpes (Rossi Ronchetti & Allasinaz, 1965); Noriense de Italia (Rossi Ronchetti & Allasinaz, 1965); Rhaetiense de Italia (Stoppani, 1960-1965; Rossi Ronchetti

& Allasinaz, 1965), de Irán (Repin, 2001).

- **Modo de vida: B, I/SI, S, Endo/Es, Se/MI**

Por la morfología externa que presenta, al igual que el resto de géneros que componen la familia Kalenteridae, lo más probable es que viviera enterrado superficialmente o semienterrado. Por analogía con *Modiolus*, puede que fuera endobisado.

- **Mineralogía: Aragonítica** (Schneider & Carter, 2001)
  - Capa externa: aragonito (prismática)
  - Capa media: aragonito (cross-lamellar)
  - Capa interna: aragonito (prismática)

### Género *Triaphorus* Marwick, 1953

Especie tipo: *Pleurophorus zealandicus* Trechmann, 1918

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Carniense – Noriense)** (Campbell, 1984)

Marwick (1953) creó el género *Triaphorus* considerándolo presente en el Carniense. Posteriormente, Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior. Grant-Mackie (1960) cita al género en el Otapirian (=Rhaetiense) y Warepan (=Noriense) de Nueva Zelanda pero no lo figura y basa su cita en una comunicación personal de Campbell. Sin embargo, Campbell (1984) considera que el género está presente en el ?Carniense – Noriense, aunque tampoco figura ni describe material de esta edad, pero cita varias referencias bibliográficas a las que no hemos tenido acceso.

Le asignamos rango Carniense – Noriense provisionalmente siguiendo a Campbell (1984).

- **Distribución paleogeográfica: Austral, Boreal y Circumpacífico**

Aunque el género está citado en la parte norte del Circumpacífico y del Boreal, Damborenea (2004) indica que si los ejemplares no están bien conservados y no podemos observar la charnela, es muy difícil discernir entre *Triaphorus* y *Kalentera*. Este último género presenta una distribución bipolar durante el Jurásico Inferior, mientras que durante el Triásico Superior solo se lo conoce en el dominio Austral. Habría que comprobar si las citas del dominio Boreal de *Triaphorus* están realmente bien asignadas y si los ejemplares muestran caracteres diagnósticos.

- **Dominio Austral: Triásico Superior:** Carniense de Nueva Zelanda (Trechmann, 1918; Marwick, 1953); Carniense – Noriense de Nueva Zelanda y Nueva Caledonia (Campbell, 1984).
  - **Dominio Boreal: Triásico Superior:** del NE de Rusia (Milova *et al.*, 1966 *fide* Damborenea, 2004).
  - **Dominio Circumpacífico: Triásico Superior:** Carniense de Japón (Kobayashi & Ichikawa, 1950; Hayami, 1975).
- **Modo de vida: B, I/SI, S, Es, MI**

La morfología externa de *Triaphorus* es similar a la de *Permophorus* y *Kalentera*. Tiene un aspecto modioliforme y en la diagnosis del género ofrecida por Marwick (1953) se señala la presencia de una marca pedal. No se observa seno paleal ni evidencias de que fuera bisado, suponemos que sería un excavador superficial que viviría enterrado superficialmente o semiinfaunalmente (Grant-Mackie, 1960).

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter, 1990a, p. 270)

Según Carter (1990a) aunque no se conoce la mineralogía del género, ni de la familia Kalenteridae, su modo de preservación sugiere una mineralogía original aragonítica.

#### Género *Somareoides* Skwarko, 1983

Especie tipo: *Permophorus? hastatus* Skwarko, 1967

Skwarko (1967) incluyó tentativamente a la especie *hastatus* Skwarko, 1967 en *Permophorus*, ya que solo podía observar estructuras externas en sus ejemplares. El hallazgo de nuevo material con la charnela conservada confirmó que *hastatus* no pertenecía a *Permophorus* ni a ningún género conocido hasta el momento (Skwarko, 1983).

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)** (Skwarko, 1983)

Aunque cuando Skwarko (1967) describió la especie tipo le asignó rango Carniense – Noriense, cuando creó al género *Somareoides* (Skwarko, 1983) señaló que lo más probable es que la edad de la asociación en la que se encuentra fuera Carniense.

- Distribución paleogeográfica: **Sur del Tethys**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense de Papua Nueva Guinea (Provincia Australiana según Damborenea, 2002) (Skwarko, 1967, 1983).

- Modo de vida: **B, SI, S, Endo/ Es, Se/MI**

Según la descripción de Skwarko (1983), *Somareoides* sería inequivalvo, modioliforme, con la parte anterior desarrollada y concha alargada posteriormente. Con estas características el modo de vida debe ser similar al resto de miembros de la familia. Probablemente semiinfaunal.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter, 1990a, p. 270)

No se conoce la mineralogía del género, ni de la familia Kalenteridae, su modo de preservación sugiere una mineralogía original aragonítica (Carter, 1990a).

#### Género *Kalentera* Marwick, 1953

Especie tipo: *Kalentera mackayi* Marwick, 1953

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense) – Jurásico Inferior (Toarciense)** (Grant-Mackie, 1960)

Cuando Marwick (1953) describió el género, incluyó dos especies nuevas, *K. mackayi* en el Jurásico Inferior y *K. flemingi* en el Temaikan (Bathoniense). Posteriormente, Grant-Mackie (1960) indicó que las capas a las que Marwick (1953) había referido como del Bathoniense debían ser asignadas al piso Ururoan (=Toarciense) y describió otra especie dentro del género, *K. marwicki* en el Otapirian (=Rhaetiense) y además señaló que el género estaba también presente en el Warepan (=Noriense) asociado con *Monotis calvata*. Cox *et al.* (1969) le asignaron rango al género en el Jurásico Inferior. Sepkoski (2002) le asignó rango Triásico Superior (Carniense superior) – Jurásico Medio (Bathoniense), extrayendo el dato de Hallam (1977). Este último autor habla del género en el Jurásico Medio, pero no en el Carniense. Campbell (1984) le asigna rango desde el Noriense al Bathoniense. Le asignamos rango desde el Noriense al Toarciense siguiendo a Grant-Mackie (1960).

- **Distribución paleogeográfica: Austral y Circumpacífico**

Aunque en un principio se pensó que era endémico del dominio Austral, posteriormente nuevos hallazgos permitieron ver que *Kalentera* era endémico del dominio Austral (Provincia Maoarian) durante el Triásico Superior y además mostraba una distribución bipolar (altas latitudes) durante el Jurásico Inferior (Damborenea, 2001, 2002b, 2004) (ver también distribución paleogeográfica para *Triaphorus*). Las citas en el dominio Boreal datan del Pliensbachense (Damborenea, 2004; Zakharov *et al.*, 2006), por lo que no serán tenidas en cuenta en este trabajo. Taylor & Guex (2002) incluyen a su nueva especie *lawsi* Taylor & Guex, 2002 en el límite Triásico/Jurásico de Oregón, en el género *Kalentera*, pero esta asignación es provisional ya que no observan la charnela en sus ejemplares. Damborenea (2004) indica que estos ejemplares habían sido previamente asignados a *Curionia* sp. por Laws (1982) y que posteriormente, Taylor *et al.* (2000 *vide* Damborenea, 2004) los habían asignado a *Kalentera?* sp. Sin embargo, Hallam & Wignall (2000) consideran que probablemente, los ejemplares a los que se refirió Laws (1982) podrían atribuirse a *Modiolus*, género que es muy abundante en esa zona. Laws (1982) no figuró los ejemplares en cuestión y los figurados por Taylor & Guex (2002) no son concluyentes.

- *Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior*: Sinemuriense del N de Chile (Covacevich *et al.*, 1991).
- *Dominio Austral: Triásico Superior*: Noriense - Rhaetiense de Nueva Zelanda (Grant-Mackie, 1960; MacFarlan, 1998); *Jurásico Inferior*: Hetangiense - Sinemuriense de Nueva Zelanda (Marwick, 1953), de Argentina (Damborenea, 2004).

- **Modo de vida: B, SI/I, S, Es, Se/MI**

Por la morfología de la concha se podría decir que el género debía ser un excavador superficial, que viviría total o parcialmente enterrado en el sedimento (Grant-Mackie, 1960; Campbell, 1984; Damborenea, 2004). Por el tipo de ambiente en el que suele encontrarse se cree que la estabilidad y el tipo de sustrato limitaron la distribución de este género (Damborenea, 2004). Se le encuentra en sedimentos depositados cerca de la costa. Según Grant-Mackie (1960), la ausencia de galerías excavadas en el sedimento y de seno paleal que presenta *Kalentera* sugiere que probablemente no poseía sifones (o tal vez fueran muy cortos) y por tanto debía ser un excavador muy superficial.



- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter, 1990a, p. 270; Damborenea, 2004)

Según Carter (1990a) aunque no se conoce la mineralogía de la concha del género, ni de la familia Kalenteridae, su modo de preservación sugiere una mineralogía original aragonítica. Además Damborenea (2004) indica para uno de sus ejemplares un patrón de disolución hexagonal que puede ser interpretado como una traza relictiva de estructura aragonítica nacarada para la capa interna de la concha (ver fig. 4b de Damborenea, 2004).

#### Género *Ouamoia* Campbell, 1984

Especie tipo: *Ouamoia grantmackiei* Campbell, 1984

Campbell (1984) incluyó a *Ouamoia* en la familia Permophoridae (=Kalenteridae) y lo relacionó sobre todo con *Permophorus* y *Kalentera*. Sin embargo, Damborenea (2004) opina que *Ouamoia* es bastante diferente de *Kalentera* y que la dentición de la charnela, que ésta sea masiva y otros caracteres de *Ouamoia* harían pensar que es más bien un cardínido.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense - Rhaetiense)** (Campbell, 1984)

El género es descrito por Campbell (1984) en sedimentos datados del Noriense - Rhaetiense. Es monoespecífico.

- Distribución paleogeográfica: **Austral**

- *Dominio Austral*: Triásico Superior: Noriense – Rhaetiense de Nueva Zelanda y Nueva Caledonia (Campbell, 1984).

- Modo de vida: **B, I, S, Endo, Es, Se/MI**

Las características que presenta *O. grantmackiei* (modioliforme, seno paleal poco definido, lúnula y presencia de ornamentación) hacen interpretarlo como un excavador superficial, que seguramente viviría enterrado muy cerca de la superficie y que poseería unos sifones cortos (ver Campbell, 1984, p. 162). Debido a que tiene una concha gruesa y una charnela masiva se cree que viviría en ambientes de alta energía (Campbell, 1984). Aunque no se observa ningún tipo de estructura que haga pensar que pudiera vivir bisado, por su aspecto modioliforme, tal vez lo hiciera.

- Mineralogía: **Aragonítica**

No se conocen datos acerca de la mineralogía o microestructura de *Ouamoia*. Lo más probable es que la concha fuera totalmente aragonítica.

#### Género *Weixiella* Guo & Chen, 1985

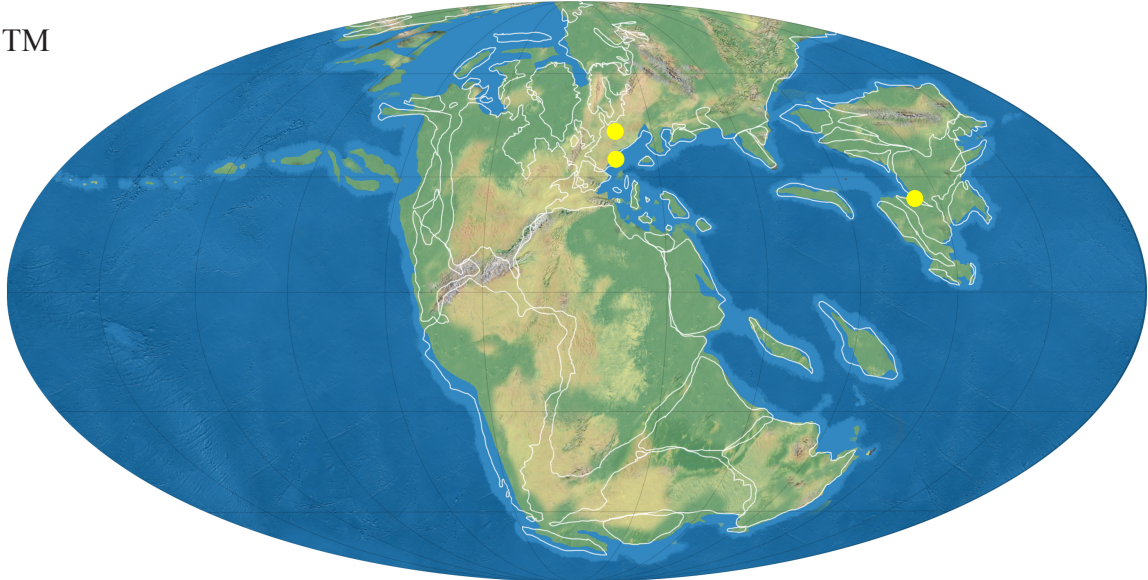
Especie tipo: *Weixiella diana* Guo & Chen, 1985

Guo & Chen (1985 *vide* Hautmann, 2001a) incluyeron a *Weixiella* en la familia Pachycardiidae Cox, 1961, debido al parecido con *Cardiniodes* Kobayashi & Ichikawa, 1952, sobre todo en

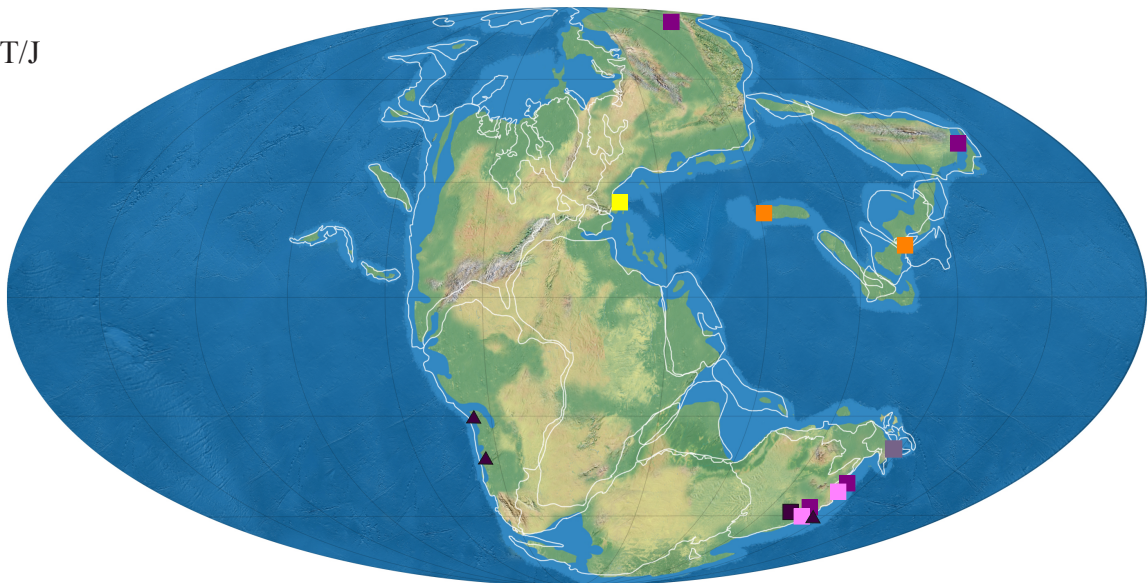
TI



TM



T/J



la charnela. Sin embargo, Hautmann (2001a) encuentra más semejanzas con *Permophorus* Chavan, 1954 y lo incluye en la familia Permophoridae (=Kalenteridae), aunque también indica cierto parecido con la familia Unionidae Fleming, 1828.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense – Rhaetiense)** (Hautmann, 2001a)

Según Hautmann (2001a) el género fue descrito en el Triásico Superior de Yunnan (China). Este autor lo cita en el Noriense – Rhaetiense de Irán y también lo cita en esta época en China refiriéndose al trabajo en el que se describió el género.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Noriense – Rhaetiense de Irán y de China (Hautmann, 2001a)

- Modo de vida: **B, I, S, Endo/Es, Se/MI**

Lo más probable es que el género tuviera un hábito de vida excavador superficial y fuera suspensívoro (Hautmann, 2001a). La morfología externa no es muy diferente del resto de miembros de la familia Kalenteridae, pero la parte anterior es más lobulada. Aunque no se observan estructuras que indiquen la presencia de biso, tal vez fuera endobisado al igual que se supone para otros miembros de esta familia.

- Mineralogía: **Aragonítica**

No hay estudios acerca de la estructura de la concha de *Weixiella*. Se le asigna una mineralogía aragonítica al igual que al resto de miembros de la familia Kalenteridae.

## Familia Myoconchidae Newell, 1957

Género *Myoconcha* J. de C. Sowerby, 1824

Especie tipo: *Myoconcha crassa* J. de C. Sowerby

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Rhaetiense) – Cretácico Superior (Maastrichtiense)** (Hodges, 2000)

Con la inclusión de las especies triásicas asignadas a *Myoconcha*, en *Curionia* Rossi Ronchetti, 1965 (Rossi Ronchetti & Allasinaz, 1965) y en *Pseudomyoconcha* Rossi Ronchetti, 1966 (Rossi Ronchetti & Allasinaz, 1966), el género *Myoconcha* quedó confinado del Jurásico en adelante. Cox *et al.* (1969) le asignaron rango del Jurásico Inferior al Cretácico Superior, y con ciertas dudas señalaron su presencia en el Pérmico.

---

Figura 2.42 - Distribución paleogeográfica para la familia Kalenteridae Marwick: TI.- Triásico Inferior; TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Permophorus* Chavan: \* Pérmico Superior ♦ Triásico Inferior; Género *Curionia* Rossi Ronchetti: ✦ Triásico Inferior ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Triaphorus* Marwick: ■ Triásico Superior; Género *Somareoides* Skwarko: ■ Triásico Superior; Género *Kalentera* Marwick: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Ouamouia* Campbell: ■ Triásico Superior; Género *Weixiella* Guo & Chen: ■ Triásico Superior.



Aún así, hay ciertos autores que lo mantienen desde el Triásico Superior. Hautmann (2001a) considera a *Pseudomyoconcha* como subgénero de *Myoconcha* y lo cita en el Noriense y Rhaetiense. Hodges (2000) le asigna rango Triásico Superior – Cretácico Superior y con dudas también lo considera presente en el Pérmico. Hodges (*op. cit.*) considera a la especie *Myoconcha (Myoconcha) psilonoti* Quenstedt, 1856 presente en el Rhaetiense de Inglaterra y también es considerada en el Rhaetiense de los Apeninos (Diener, 1923). Ivimey-Cook *et al.* (1999) citan a esta misma especie en el Rhaetiense de Inglaterra, pero en el ejemplar figurado no se observa la charnela, carácter imprescindible para distinguirlo de otros géneros de la familia Myoconchidae. Otros autores (ej. Zorn, 1971; Busse & Horn, 1978; Malinowskiej, 1979) citan especies asignadas a *Myoconcha* en el Triásico que habían sido transferidas a otros géneros por Rossi Ronchetti & Allasinaz (1965, 1966).

Las citas pérmicas provienen de la sinonimia subjetiva que propone Newell (1957). Este autor considera a *Labayophorus* Licharew, 1939, género del Pérmico Superior del Cáucaso como sinónimo de *Myoconcha*. Parece que esto es aceptado con ciertas reservas por los investigadores subsiguientes que siempre indican como dudosa la presencia de *Myoconcha* en el Pérmico. Rossi Ronchetti & Allasinaz (1966) señalan que la ilustración de la valva derecha de *Myoconcha* que figura Newell (1957) y que preparó Cox, es la única representación esquemática que existe de la valva derecha de *Myoconcha* y que ambos géneros se diferencian por la presencia de un diente cardinal en ambas valvas en el caso de *Labayophorus*, mientras que *Myoconcha* presenta uno en la derecha y dos en la izquierda. Además, Rossi Ronchetti & Allasinaz (1966) muestran otra serie de diferencias que separarían a ambos géneros y los mantienen separados, considerando a *Labayophorus* un género paleozoico y a *Myoconcha* un género mesozoico predominantemente jurásico.

Hasta donde hemos podido averiguar sobre algunas citas pérmicas no parecen ser atribuibles a *Myoconcha*. Simoes & Fittipaldi (1987) citan a *Myoconcha* en el Pérmico; esta cita proviene de Mendes (1944) que encontró lo que él supuso que era *Myoconcha* sp. en terrenos que en un principio dató como Triásico pero que posteriormente resultaron ser Pérmico (Simoes & Fittipaldi, 1987). Posteriormente, Mendes (1954 *vide* Simoes & Fittipaldi, 1987), reasignó estos ejemplares a *Naiadopsis lamellosus* Mendes. Además Mendes (1944) indica que los ejemplares pérmicos atribuidos a *Myoconcha* es probable que sean realmente *Modiolopsis*. Otra cita pérmica es la de Hayasaka (1967) en Japón. El único ejemplar del que dispone y figura este autor, está fuertemente deformado y el mismo indica al principio del trabajo que el espécimen del que dispone está incompleto. Además lo clasifica por eliminación y de lo único que realmente está seguro es de que pertenece a la familia Modiolopsidae.

- **Distribución paleogeográfica: Tethys y Austral**

- *Dominio Tethys: Triásico Superior:* Rhaetiense de Inglaterra (Ivimey-Cook *et al.*, 1999?; Hodges, 2000); *Jurásico Inferior:* Hetangiense – Sinemuriense de Inglaterra (Hodges, 2000; Hallam, 1987); Sinemuriense de Inglaterra (Liu, 1995), de Turquía (Conti & Monari, 1991).
- *Dominio Austral: Jurásico Inferior:* Hetangiense – Sinemuriense de Argentina (Damborenea & Manceñido, 2005b).

- **Modo de vida: B, SI, S, Endo, Se**

Según Stanley (1972), la mayoría de especies pertenecientes a este género tienen un aspecto



externo modioliforme, presentan conchas elongadas, prosoclinas, con la parte anterior reducida, un seno bisal amplio, lo cual indicaría que vivían endobisadas semiinfaunalmente, de forma similar a *Modiolus*. Otros autores también le asignan este modo de vida (Damborenea en Damborenea & González-León, 1997; Hodges, 2000; Delvene, 2001).

- Mineralogía: **Aragonítica** (Morris, 1978; Fang & Morris, 1997)

Según Morris (1978), *Myoconcha decorata* (Münster in Goldfuss, 1837) tendría una concha de microestructura homogénea, pero señala que la falta de una capa externa prismática puede deberse a la erosión de la concha. Carter (1990) indica que la concha debería ser reexaminada para ver si hay estructura “cross-lamellar”. Fang & Morris (1997) en ejemplares de *Myoconcha saemanni* de Loriol, encuentra restos conservados de estructura “cross-lamellar”.

### Género *Pseudomyoconcha* Rossi Ronchetti, 1966

Especie tipo: *Myoconcha lombardica* Hauer, 1857

Rossi Ronchetti en Rossi Ronchetti & Allasinaz (1966) transfirió todas las especies triásicas que habían sido asignadas *Myoconcha* a *Pseudomyoconcha*, excepto las que incluyó en el género *Curionia* (ver Rossi Ronchetti & Allasinaz, 1965). Algunas fueron introducidas tentativamente ya que en los ejemplares no se observaba la charnela, carácter imprescindible para una correcta asignación. Separó estas especies en dos grupos, uno con las especies que se ajustaban a la diagnosis del nuevo género y otro con especies que no se ajustaban estrictamente pero que eran más próximas a *Pseudomyoconcha* que a *Myoconcha*. Señaló que este último grupo, probablemente podía separarse en otro nuevo taxón, pero al no poder observar detalles de la charnela y de las impresiones musculares, quedaba en espera de la aparición de nuevos materiales.

Hautmann (2001a) considera que las diferencias entre *Myoconcha* y *Pseudomyoconcha* son muy sutiles y decide mantener al segundo como subgénero del primero.

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Ladiniense) – Superior (Rhaetiense)** (Rossi Ronchetti & Allasinaz, 1966; Hautmann, 2001a)

El rango asignado por Rossi Ronchetti en Rossi Ronchetti & Allasinaz (1966) por las especies incluidas en el nuevo género va desde el Ladiniense al Noriense. Cox *et al.* (1969) le asignaron el mismo rango estratigráfico. Parece que el género se extingue a finales del Triásico (Hallam, 1981, 2002).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**

El género ha sido citado en el Triásico Superior de China (Wen *et al.*, 1976; Lu, 1981; Gou, 1993), pero los ejemplares figurados en estos trabajos no parecen ser concluyentes. En ninguno de los ejemplares se muestra la charnela, y la morfología externa de los distintos integrantes de la familia Myoconchidae y de la familia Permophoridae son similares entre sí. Chen (2003, p. 658, fig. 4.4.2) lo cita desde el Anisiense y durante todo el Triásico Superior en el Sur de China, pero no figura ni indica fuente original de los datos. No podemos desestimar su presencia en el Sur de China, pero tampoco podemos corroborarla.

- *Dominio Tethys*: Triásico Medio: Ladiniense de Hungría, Alemania e Italia (Rossi Ronchetti & Allasinaz, 1966); Triásico Superior: Carniense de Italia (Rossi Ronchetti & Allasinaz, 1966), Carniense de Alemania (Linck, 1972), de Eslovenia y Yugoslavia (Jelen, 1988); Carniense - Noriense de Hungría (Rossi Ronchetti & Allasinaz, 1966); Noriense - Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a).
- *Dominio Circumpacífico*: Triásico Superior: Carniense – Noriense? de Japón (Rossi Ronchetti & Allasinaz, 1966); Noriense del W de los Cárpatos (Kollarova & Kochanová, 1973).

- Modo de vida: **B, SI, S, Endo, Se**

En la diagnosis del género aportada por Rossi Ronchetti en Rossi Ronchetti & Allasinaz (1966) señala que la concha de *Pseudomyoconcha* es equivalva, fuertemente inequilateral, modioliforme y presenta escotadura bisal. Con estas características lo más probable es que fuera endobisado y que viviera semiinfaunalmente.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Rossi Ronchetti & Allasinaz, 1966; Carter, 1990a, p. 271)

Carter (1990a) interpreta los datos aportados por Rossi Ronchetti & Allasinaz (1966) de forma ligeramente distinta a estos autores. Identifica una capa externa prismática fibrosa y una capa media posiblemente de estructura “cross-lamellar”.

#### Género *Healeya* Hautmann, 2001

Especie tipo: *Modiolopsis gonoides* Healey, 1908

Hautmann (2001a) creó al género *Healeya* y lo introdujo en la subfamilia Myoconchinae. Posteriormente, Hautmann (2008) crea una nueva familia, Healeyidae, donde incluye a *Healeya* y otros géneros. Dados los inconvenientes con la creación de esta nueva familia, se mantendrá provisionalmente la asignación original de *Healeya* (ver discusión para la familia Mysidiellidae Cox, 1964).

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense – Rhaetiense)** (Hautmann, 2001a, 2008)

*Healeya* es un género monoespecífico que está presente en el Triásico Superior. Hautmann (2001a) lo describe en el Noriense – Rhaetiense de Irán. La especie tipo había sido descrita originalmente en el Rhaetiense de Burma (India) por Healey (1908).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

Además de en Irán y Burma, Hautmann (2001a) cita su posible presencia en el Triásico Superior de Malasia y Vietnam, ya que introduce con dudas en la lista de sinonimias de la especie tipo a dos especies citadas en estas zonas.

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a); Rhaetiense de Burma (India) (Healey, 1908).

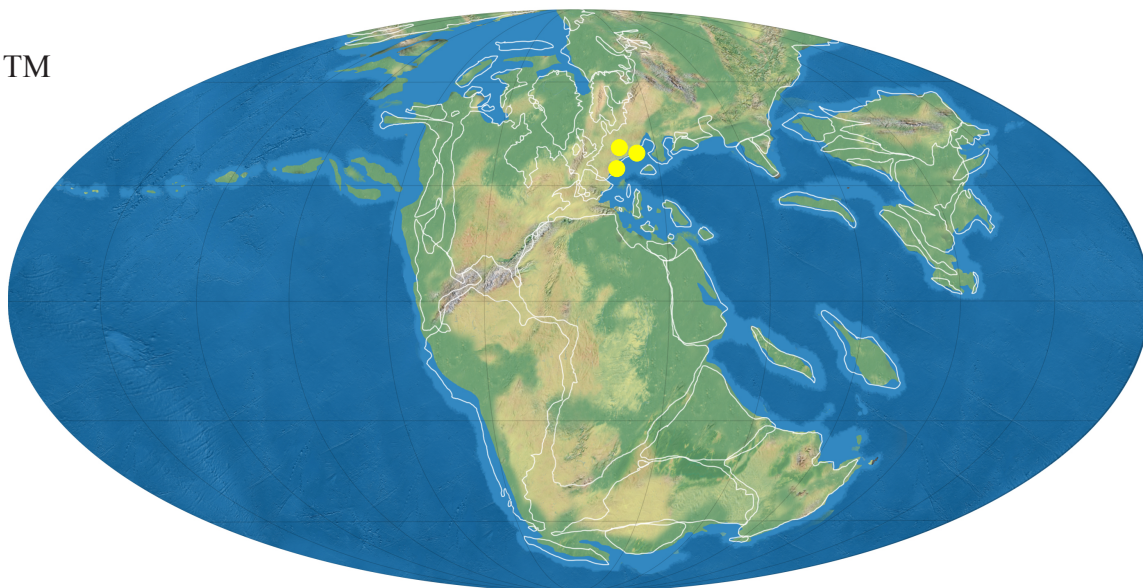
- Modo de vida: B, SI, S, Endo, Se

Hautmann (2001a) encuentra ejemplares en posición de vida que corroboran lo que indica su morfología, que vivía semiinfaunalmente y probablemente endobisado. En la parte anterior de la concha se observa la marca muscular de lo que probablemente sería el retractor bisal; seguramente el biso sería fuerte y saldría por la parte anterior de la concha (Hautmann, 2008).

- Mineralogía: Aragonítica (Hautmann, 2008)

Aunque no hay estudios microestructurales de la concha de *Healeya*, el tipo de recristalización que presenta indica una mineralogía aragonítica (Hautmann, 2008).

TM



T/J

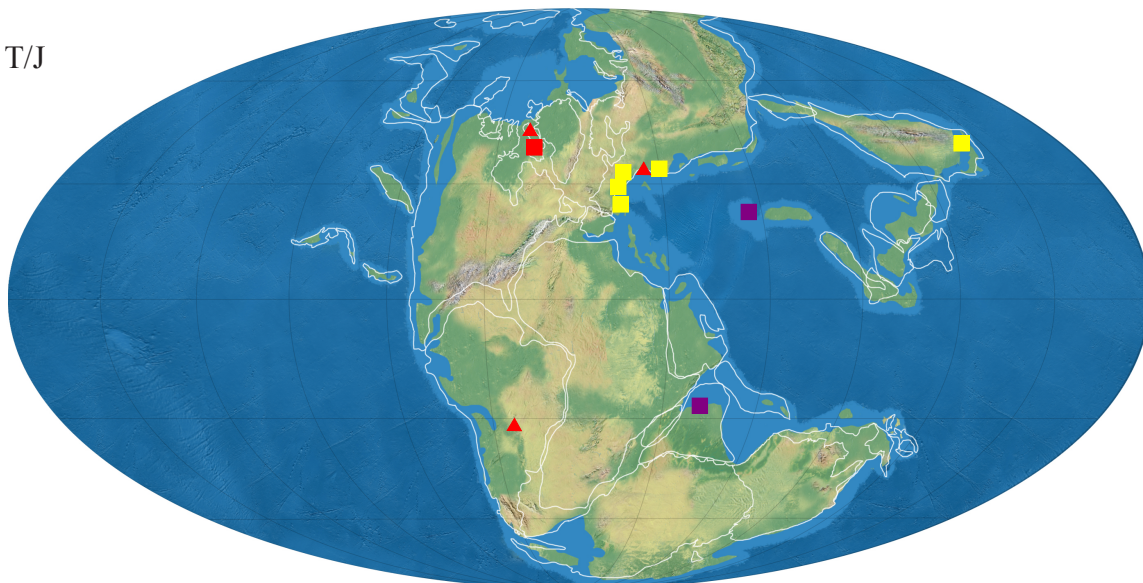


Figura 2.43 - Distribución paleogeográfica para la familia Myoconchidae Newell: TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Myoconcha* J. de C. Sowerby: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Pseudomyoconcha* Rossi Ronchetti: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Healeya* Hautmann: ■ Triásico Superior.



## Familia Hippopodiidae Cox, 1969

Género *Hippopodium* J. Sowerby, 1819

Especie tipo: *Hippopodium ponderosum* Sowerby, 1819

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Rhaetiense?) – Jurásico Superior (Tithoniense)**

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Jurásico Inferior (Hetangiense – Pliensbachiense) y también consideraron su presencia en el Jurásico Superior (Tithoniense). Sin embargo, Zapfe (1967 *fide* Hautmann, 2008) indica que el género aparece en el Rhaetiense de los Alpes. No hemos tenido acceso al trabajo de Zapfe, por lo que este dato queda pendiente de comprobación. Hallam & El Shaarawy (1982) también lo citan en el Rhaetiense de la región alpina del noroeste europeo, pero ni figuran ni describen el material, al igual que Hallam (1981) que lo cita en el Triásico Superior del Tethys occidental.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental y Boreal**

Liu (1995) considera a *Hippopodium* como característico del dominio Boreal durante el Jurásico Inferior, en el Sinemuriense y el Pliensbachiense, ya que incluye a Inglaterra en el dominio Boreal. Esta zona estaría en el límite entre el dominio Boreal y el del Tethys, según si el dominio se define con ammonoideos o con bivalvos. Hallam (1977) lo consideró en la provincia europea y el mismo autor, anteriormente, ya había señalado que aunque estaba presente en el dominio del Tethys siempre lo hacía en la parte norte (Hallam, 1972).

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Rhaetiense de los Alpes? (Zapfe, 1967 *fide* Hautmann, 2008); Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense de Alemania (Arp, 2007).
- Dominio Boreal: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Inglaterra (Liu, 1995).

TI

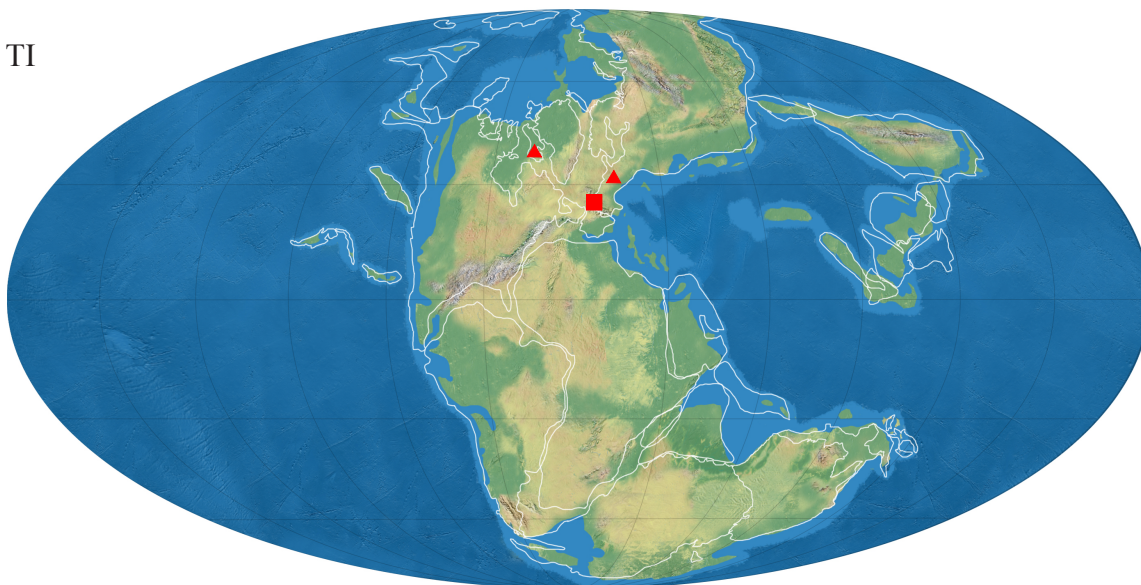


Figura 2.44 - Distribución paleogeográfica para la familia Hippopodiidae Cox: T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Hippopodium* J. Sowerby: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior.



- Modo de vida: **B, SI, S, Es, Se**

*Hippopodium* posee una parte anterior lobulada, concha gruesa, con umbos prosógiros y una línea paleal entera, sin seno. No se observan estructuras que indiquen la presencia de biso. Probablemente sería un excavador superficial que viviría semienterrado.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Morris, 1978; Carter, 1990; Fang & Morris, 1997)

Morris (1978) indica acerca de la especie *H. ovale* Moore que observa una estructura homogénea en toda la concha. Carter (1990) advierte que se debería estudiar la concha de esta especie más detenidamente para excluir la presencia de estructura “cross-lamellar”. Fang & Morris (1997) encuentran en un ejemplar de *H. ponderosum* Sowerby: “*patches of ill preserved but distinct crossed-lamellar structure*”; sin embargo, también estudian ejemplares de *H. ovale* y no encuentran rastros de estructura “cross-lamellar” mientras que en otras especies halladas en la misma capa si se observa esta microestructura perfectamente conservada.

## Superfamilia Trigonioidea Lamarck, 1819

Para la asignación de los distintos géneros a las familias de la Superfamilia Trigonioidea, se ha seguido básicamente a Cox *et al.* (1969), salvo en algunos casos como los de las familias Minetrigoniidae y Myophoridae, donde se ha seguido a Fleming (1987).

### Familia Trigoniidae Lamarck, 1819

Género *Trigonia* Bruguière, 1789

Especie tipo: *Venus sulcata* Hermann, 1781

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Cretácico Superior (Cenomaniense)** (Leanza, 1993)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Medio – Cretácico Superior. La especie *Trigonia tabacoensis* Barthel, 1958 es la más antigua conocida dentro de este género (Fleming, 1964, 1987; Pérez y Reyes, 1991; Francis & Hallam, 2003). Es difícil saber hasta dónde llega, ya que se han descrito en los últimos años gran cantidad de géneros relacionados con *Trigonia* en el Cretácico y muchos de ellos están basados en especies tipo que anteriormente se habían descrito como *Trigonia*. De los subgéneros considerados por Cox *et al.* (1969), solo *T. (Trigonia)* es el que nos ocupa, ya que *Frenguelliella* Leanza, 1942 es considerado a nivel genérico y *Kumatrigonia* Tamura, 1959 como subgénero de este último. Cox *et al.* (1969) le asignaron rango hasta el Cenomaniense; éste es el alcance que le daremos en este trabajo, provisionalmente.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys, Circumpacífico y Austral**

Su distribución durante el Triásico es más bien escasa, ya que a parte de la cita del Anisiense (Barthel, 1958), poco más se sabe de este género durante el Triásico. Pérez y Reyes (1991) lo consideran también presente en el Triásico Superior de Perú y en el Jurásico Inferior de la misma zona. En Europa no aparece ningún miembro de la familia Trigoniidae hasta el Toarciense

(Francis & Hallam, 2003). Sin embargo, Hautmann (2001a) indica la presencia de la especie tipo de su nuevo subgénero, *Trigonia (Modestella) zlabachensis* Haas, 1909 en el Rhaetiense de los Alpes. Anteriormente, esto ya había sido señalado por Fallahi *et al.* (1983) y por Fleming (1987). Por otro lado, además de citarla en el Rhaetiense de los Alpes, la considera presente en el Noriense de Vietnam y el Rhaetiense de Burma (Malasia).

- *Dominio Tethys: Triásico Superior:* Noriense de Vietnam (Vu Khuc & Tran Huyen, 1998; Hautmann, 2001a); Noriense – Rhaetiense de Irán (Fallahi *et al.*, 1983; Hautmann, 2001a).
- *Dominio Circumpacífico: Triásico Medio:* Anisiense de Chile (Barthel, 1958); *Triásico Superior:* Noriense de Perú (Pérez y Reyes, 1991); *Jurásico Inferior:* Hetangiense de Japón (Kobayashi & Kaseno, 1947; Hayami, 1975; Sato & Westermann, 1991); Hetangiense – Sinemuriense de Perú (Ishikawa *et al.*, 1983; Pérez y Reyes, 1991); Sinemuriense de Nevada (USA) (Poulton, 1979).
- *Dominio Austral: Triásico Medio:* Anisiense - Ladiniense de Nueva Zelanda (Fleming, 1964, 1987).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

Muchos son los autores que se han ocupado de estudiar el modo de vida de los trigónidos (Tevesz, 1975; Stanley, 1977, 1978; Kelly, 1995b; Villamil *et al.*, 1998; Francis & Hallam, 2003). Actualmente solo queda un género, *Neotrigonia*, que vive en aguas australianas (Beesley *et al.*, 1998). *Neotrigonia* es infaunal, filtrador, no sifonado y un excavador rápido que vive parcialmente enterrado muy cerca de la superficie del sedimento (Tevesz, 1975). Por analogía con éste, se cree que los trigónidos mesozoicos también vivirían de esta manera. Stanley (1969, 1970) demostró que los umbos prosógiros ayudaban en el enterramiento, pero los trigónidos poseen umbos ortógiros u opistógiros, heredados de un origen entre los myophóridos (Stanley, 1977). Sin embargo, la morfología externa, la variada ornamentación, el fuerte pie que poseen y la compleja dentición de la charnela son adaptativas para este modo de vida (Stanley, 1977).

La posición de vida en este grupo es interpretada de forma similar a como se ha observado en *Neotrigonia*, con la parte posterior muy cerca de la superficie del sedimento. En muchos casos se observa la presencia de epibiontes en la zona posterior, por lo que se cree que algunos vivirían con esta parte expuesta, de una forma semiinfaunal (Villamil *et al.*, 1998). Sin embargo, en los géneros triásicos no se ha localizado ningún caso en el que se observaran epibiontes. Tal vez sea debido a su pequeño tamaño si los comparamos con formas cretácicas. Estas últimas, más grandes, tienden a tener un modo de vida más sedentario (Kelly, 1995b).

Adjudicaremos un modo de vida excavador superficial, infaunal a todos los miembros de la superfamilia, aunque puede que algunos vivieran con la parte posterior ligeramente expuesta. Para más información acerca del modo de vida de este interesante grupo de excavadores ver Tevesz (1975), Stanley (1977, 1978), Kelly (1995b), Villamil *et al.* (1998), Francis & Hallam (2003) entre otros.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

Género *Praegonia* Fleming, 1962

Especie tipo: *Praegonia coombsi* Fleming, 1962

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Ladiniense)**

Fleming (1962) creó al género en el Ladiniense de Nueva Zelanda. Desde entonces, solo se ha localizado en esta edad y zona (Cox *et al.*, 1969; Fleming, 1964, 1987).

- Distribución paleogeográfica: **Austral**

*Praegonia* es monoespecífico y endémico del dominio Austral.

- Dominio Austral: Triásico Medio: Ladiniense de Nueva Zelanda (Fleming, 1962, 1964, 1987).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Praegonia*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

Género *Prorotrigonia* Cox, 1952

Especie tipo: *Trigonia seranensis* Krumbeck, 1923

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense)** (Kutassy, 1931)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior. Krumbeck (1923 *vide* Kutassy, 1931) creó el género en el Noriense de Seram (Indonesia).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

Hautmann (2001a) lo considera presente en el Himalaya, además de en el sur de Indonesia, pero no cita la fuente original por lo que no hemos podido comprobarlo. Además, Tamura & Nishimura (1994) citan a *Prorotrigonia* sp. en el Triásico Superior de Japón, pero la figuración del ejemplar es de poca calidad y no parece que pueda ser asignado con certeza a *Prorotrigonia*. De hecho, posteriormente, Tamura (1996) cita con dudas a *Prorotrigonia* (?) sp. en el Triásico Superior de Japón.

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Noriense de Seram (Indonesia) (Kutassy, 1931).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Prorotrigonia*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

#### Género *Prosogyrotrigonia* Krumbeck, 1924

Especie tipo: *Trigonia (Prosogyrotrigonia) timorensis* Krumbeck, 1924

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense) – Jurásico Inferior (Sinemuriense)** (Hautmann, 2001a; Hayami, 1975)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior. Posteriores hallazgos han ampliado el rango estratigráfico observado de este género al Jurásico Inferior (Hayami, 1975).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**

El género es también citado con dudas, *Prosogyrotrigonia* (?) sp., en el Hetangiense del norte de Yukon (Alaska) (Frebald & Poulton, 1977; Poulton, 1979). Además es citado en el Tibet (Kobayashi & Tamura, 1983a; Hautmann, 2001a), pero estos trabajos no indican la referencia original.

- Dominio Tethys: **Triásico Superior**: Noriense – Rhaetiense de Irán (Fallahi *et al.*, 1983; Hautmann, 2001a), de Yunnan (China) (Guo, 1985 *vide* Hautmann, 2001a); Rhaetiense de Timor (Indonesia) (Krumbeck, 1924).
- Dominio Circumpacífico: **Jurásico Inferior**: Sinemuriense de Japón (Hayami, 1975; Sato & Westermann, 1991), de Sonora (Méjico) (Scholz *et al.*, 2008).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Prosogyrotrigonia*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

#### Género *Geratrigonia* Kobayashi in Kobayashi & Mori, 1954

Especie tipo: *Trigonia hosourensis* Yokoyama, 1904

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Hetangiense – Toarciense)** (Hayami, 1975)



Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Jurásico Inferior (Liásico inferior), pero *Geratrigonia* ya había sido citado en el Toarciense (Kobayashi, 1957). El género es bastante frecuente en el Hetangiense de Japón (Hayami, 1959, 1975).

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**

Aunque consideramos a *Geratrigonia* endémico de Japón, ha sido citado en Sudamérica, concretamente en el Jurásico Inferior de Colombia (Pérez & Reyes, 1991), con la especie *Trigonia (Geratrigonia) kurumensis* Kobayashi 1954 en la Formación Batá, pero los ejemplares fueron reasignados posteriormente a *Vaugonia niranohamensis santa-mariae* Geyer, 1973 (Etayo Serna *et al.*, 2003). Además esta formación que fue datada como Jurásico Inferior es hoy considerada cretácica (Etayo Serna *et al.*, 2003).

- *Dominio Circumpacífico*: Jurásico Inferior: Hetangiense de Japón (Hayami, 1959, 1975; Sato & Westermann, 1991; Sugawara & Kondo, 2004; Kondo *et al.*, 2006).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Geratrigonia*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

#### Género *Vaugonia* Crickmay, 1930

Especie tipo: *Vaugonia veronica* Crickmay, 1930

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Hetangiense) – Superior (Oxfordiense)** (Hayami, 1975)

Crickmay (1932) indica que el género está presente en el Jurásico Medio. Posteriormente, Kobayashi & Mori (1954) crean un nuevo subgénero de *Vaugonia*, *Hijitrigonia* Kobayashi, 1954 en el Jurásico de Japón e indican que *Vaugonia* se origina en el Hetangiense de Japón, para más adelante en el Jurásico tener una distribución cosmopolita y que probablemente pueda alargarse hasta el Cretácico Inferior. Cox *et al.* (1969) incluyen a *V. (Hijitrigonia)* en sinonimia de *V. (Vaugonia)* y le asignan al género rango durante todo el Jurásico, considerando dos subgéneros *V. (Vaugonia)* y *V. (Orthotrigonia)* Cox, 1952. No hay evidencia del género después del Jurásico. La cita de edad más moderna localizada data del Oxfordiense (Hayami, 1975).

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**

Por los datos recopilados parece que el género se origina en la zona de Japón en el Hetangiense y se extiende posteriormente al resto del mundo. Sin embargo, Francis & Hallam (2003), le presuponen un origen sudamericano en el Sinemuriense. Aunque durante nuestro intervalo de estudio solo está distribuido en el dominio Circumpacífico, posteriormente,

desde el Pliensbachiense y durante todo el Jurásico Medio tiene una distribución cosmopolita (Hallam, 1976; Poulton, 1976, 1979; Fleming, 1964, 1987; Ishikawa *et al.*, 1983; Pugaczewska, 1986; Leanza y Garate Zubillaga, 1987; Leanza, 1993; Campbell & Grant-Mackie, 1995; Kelly, 1995a).

- *Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior*: Hetangiense – Sinemuriense de Japón (Kobayashi & Mori, 1954; Hayami, 1975; Sato & Westermann, 1991; Sugawara & Kondo, 2004); Sinemuriense de Nevada (USA) (Poulton, 1979), de Perú (Pérez y Reyes, 1991).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Vaugonia*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

#### Género *Kyushutrigonia* Tamura & Nishimura, 1994

Especie tipo: *Kyushutrigonia hachibarensis* Tamura & Nishimura, 1994

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense - Noriense)** (Tamura & Nishimura, 1994; ver Onoue & Tanaka, 2005)

*Kyushutrigonia* es creado por Tamura & Nishimura (1994) en Japón (Sambosan Terrane). Indican que se encuentra en el Triásico Superior, pero no dejan claro cuál es exactamente la edad de la asociación en la que se encuentra el género. Onoue & Tanaka (2005), en la misma localidad, encuentran una asociación de bivalvos con elementos comunes a la que le asignan edad Carniense – Noriense.

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**

- *Dominio Circumpacífico: Triásico Superior*: de Japón (Tamura & Nishimura, 1994; Tamura, 1996).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Kyushutrigonia*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

Género *Sichuantrigonia* Gou, 1993

Especie tipo: *Sichuantrigonia verrucosa* Gou, 1993

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)** (Gou, 1993)

Gou (1993) describe a *Sichuantrigonia* en el miembro superior de la Formación Hanwang del área de Maantang en Jiangyou, Sichuan (China), que está datado como Carniense. Parece ser endémico de esta zona, ya que no se han localizado más citas del género.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense de China (Gou, 1993).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Sichuantrigonia*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

Género *Jaworskiella* Leanza, 1942

Especie tipo: *Trigonia burckhardti* Jaworski, 1914

Aunque Leanza (1942) creó a *Jaworskiella* como subgénero de *Trigonia*, Cox *et al.* (1969) y los autores posteriores consideran a *Jaworskiella* a nivel genérico. Posteriormente, Reyes & Pérez (1980) crean un nuevo subgénero del género en cuestión, *Quadratojaworskiella* Reyes & Pérez, 1980.

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Sinemuriense – Pliensbachiense)** (Leanza, 1993)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Jurásico Inferior (Liásico Medio) – Superior. Solo se ha localizado el género en el Jurásico Inferior. Poulton (1979) ya dudó de que el género estuviera presente en el Jurásico Superior y posteriormente Leanza (1993) restringe el rango del género al Jurásico Inferior. Es especialmente abundante durante el Pliensbachiense (Leanza, 1942, 1993; Poulton, 1979; Leanza & Garate Zubillaga, 1987).

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico y Austral**

- *Dominio Circumpacífico*: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Nevada (USA) (Poulton, 1979), de Chile (Pérez y Reyes, 1991).

- *Dominio Austral*: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Argentina (Pérez y Reyes, 1991;

Damborenea & Manceñido, 2005b).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Jaworskiella*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

#### Género *Guineana* Skwarko, 1967

Especie tipo: *Guineana jimienensis* Skwarko, 1967

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense – Noriense)** (Skwarko, 1967)

Cuando Skwarko (1967) creó el género, incluyó tentativamente a otras especies distribuidas durante el Noriense y el Rhaetiense del oeste de Europa, Asia y Nevada. No se tendrán en cuenta ya que Skwarko simplemente dice que son parecidas externamente pero no ha estudiado los detalles charnelares de ninguna de ellas.

- Distribución paleogeográfica: **Austral**

*Guineana* es endémico de la provincia Australiana del dominio Sur Pacífico, según Damborenea (2002).

- Dominio Austral: Triásico Superior: Carniense – Noriense de Nueva Guinea (Skwarko, 1967).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Guineana*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

#### Género *Frenguelliella* Leanza, 1942

Especie tipo: *Trigonia inexpectata* Jaworski, 1915

Leanza (1942) describió a *Frenguelliella* como subgénero de *Trigonia* y así fue tratado en Cox *et al.* (1969). Poulton (1979) decide mantenerlo separado de *Trigonia* a nivel genérico



ya que en su opinión la ausencia de costillas radiales en el área es motivo suficiente para ello. Además este autor considera a *Kumatrigonia* Tamura, 1959 como subgénero de *Frenguelliella*, tal como fue descrito. En Cox *et al.* (1969) se consideró a *Kumatrigonia* subgénero de *Trigonia*. Seguimos a Poulton (1979) en sus asignaciones.

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Carniense) – Jurásico Medio (Bajociense)**  
(Hayami, 1975; Leanza, 1996)

Cox *et al.* (1969) consideraron a *Trigonia* (*Frenguelliella*) y *Trigonia* (*Kumatrigonia*) presentes en los rangos Jurásico Inferior – Cretácico Superior y Triásico Superior, respectivamente. La cita del segundo proviene de *Frenguelliella* (*Kumatrigonia*) *tanourensis* Tamura, 1959 en el

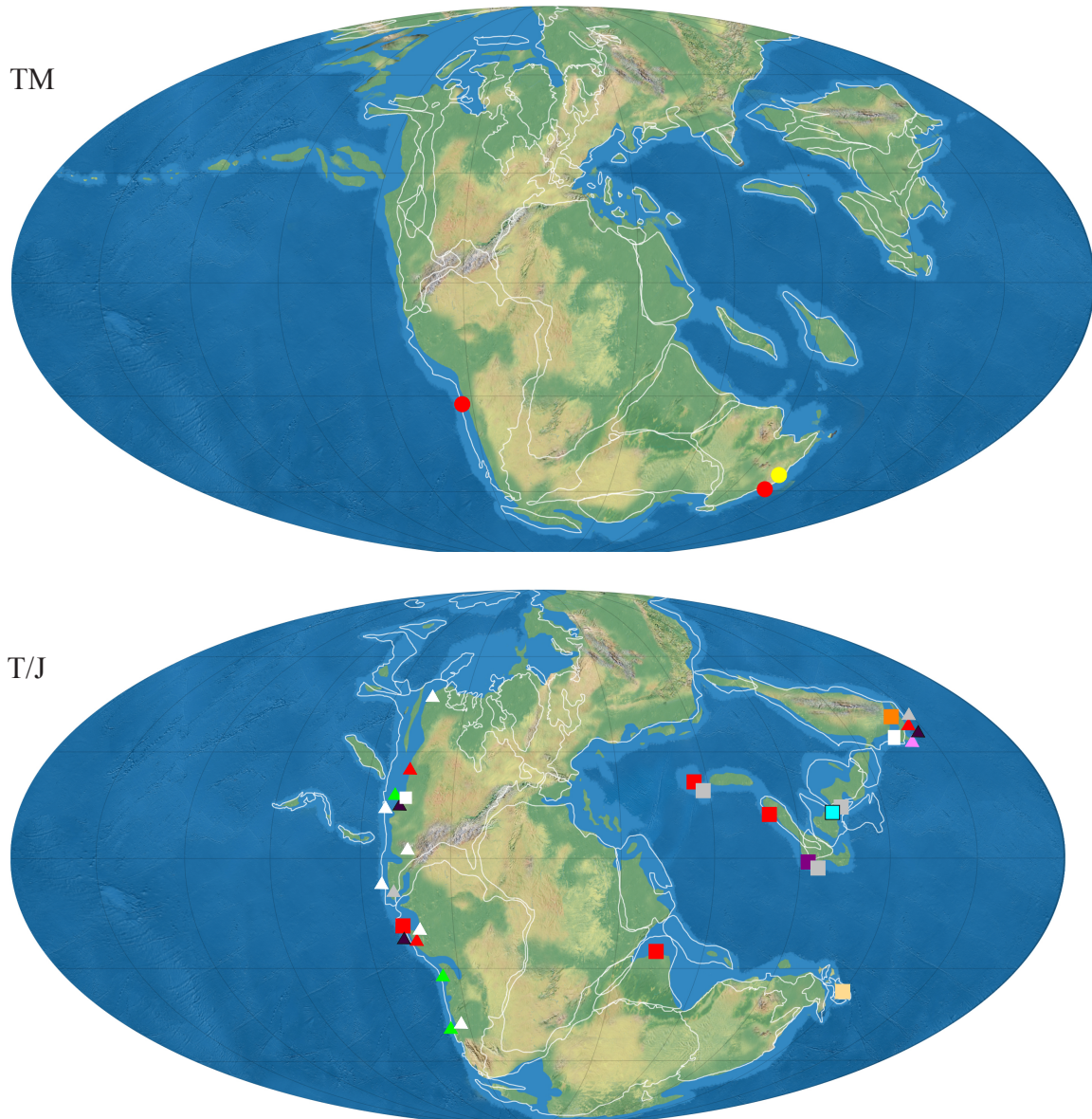


Figura 2.45 - Distribución paleogeográfica para la familia Trigoniidae Lamarck: TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Trigonia* Bruguière: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Praegonia* Fleming: ● Triásico Medio; Género *Prorotrigonia* Cox: ■ Triásico Superior; Género *Prosogyrotrigonia* Krumbeck: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Geratrigonia* Kobayashi in Kobayashi & Mori: ▲ Jurásico Inferior; Género *Vaugonia* Crickmay: ▲ Jurásico Inferior; Género *Kyushutrigonia* Tamura & Nishimura: ■ Triásico Superior; Género *Sichuantrigonia* Gou: ■ Triásico Superior; Género *Jaworskiella* Leanza: ▲ Jurásico Inferior; Género *Guineana* Skwarko: ■ Triásico Superior; Género *Frenguelliella* Leanza: □ Triásico Superior Δ Jurásico Inferior;

Carniense de Japón (Hayami, 1975). *Frenguelliella* está bien distribuido durante el Jurásico Inferior, sobre todo en el Pliensbachiense (Poulton, 1979; Ichikawa *et al.*, 1983; Leanza & Garate Zubillaga, 1987; Pérez & Reyes, 1991; Leanza, 1942, 1993; Kelly, 1995a; Liu, 1995), pero aunque en varios trabajos se le asigna rango hasta el Cretácico Superior (Cox *et al.*, 1969; Poulton, 1979; Leanza, 1993) no se ha localizado ninguna especie en terrenos de esta edad. Leanza (1996) considera que *Frenguelliella* se extingue en el Jurásico Medio (Bajociense) ya que la última especie localizada es *F. perezreyesi* Leanza 1993.

- **Distribución paleogeográfica: Circumpacífico y Austral**

Aunque Cox *et al.* (1969) lo consideraron un género cosmopolita, el género está principalmente distribuido por el margen del Paleopacífico. Pérez y Reyes (1991) indican que *Frenguelliella* está presente en Europa, pero no se ha localizado ninguna cita en esta zona.

- *Dominio Circumpacífico: Triásico Superior:* Carniense de Japón (Hayami, 1975); Noriense de Oregón? (USA) (Newton en Newton *et al.*, 1987); *Jurásico Inferior:* Hetangiense – Sinemuriense de Texas (USA) (Liu, 1995); Sinemuriense del N de Canadá y de Nevada (USA) (Poulton, 1979), de Sonora (Méjico) (Scholz *et al.*, 2008), de Perú (Pérez y Reyes, 1991).
- *Dominio Austral: Jurásico Inferior:* Sinemuriense de Argentina (Leanza, 1993, 1996; Damborenea, 1996a; Damborenea & Manceñido, 2005b; Damborenea & Lanés, 2007).

- **Modo de vida: B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*.

- **Mineralogía: Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Frenguelliella*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

## Familia Costatoriidae Newell & Boyd, 1995

Género *Costatoria* Waagen, 1906

Especie tipo: *Donax costata* Zenker, 1833

- **Rango estratigráfico: Pérmico Superior – Triásico Superior (Rhaetiense)** (Nakazawa & Newell, 1968; Hautmann, 2001a)

Cox *et al.* (1969) lo consideraron presente en el Pérmico Inferior de Texas y Wyoming, en el Pérmico Superior de Japón y durante todo el Triásico con distribución cosmopolita. Las citas del Pérmico Inferior provienen de Ciriacks (1963) con *Costatoria sexraditata* (Branson, 1930), especie tipo en la que basaron Newell & Boyd (1975) su nuevo género *Procostatoria*. El género es citado en el Pérmico Superior con las especies, *Costatoria katsurensis* Nakazawa,

1967 (Nakazawa & Newell, 1968; Hayami & Kase, 1977) y *Costatoria kobayasii* (Kambe, 1957) (Nakazawa, 1960; Hayami, 1975; Hayami & Kase, 1977). Durante todo el Triásico lo encontramos citado en varias localidades, desde el Triásico Inferior (Broglia-Loriga & Posenato, 1986) al Rhaetiense (Hautmann, 2001a).

En el Tethys se citan muchas especies diferentes, en ocasiones con criterios bioestratigráficos, sería interesante una revisión del grupo y un análisis evolutivo.

- **Distribución paleogeográfica: Tethys, Circumpacífico y Austral**

Aunque Cox *et al.* (1969) considera que *Costatoria* tuvo una distribución cosmopolita durante el Triásico, en el dominio Boreal no hemos podido justificar su presencia.

- *Dominio Tethys: Triásico Inferior*: Olenekiense de Italia (Neri & Posenato, 1985; Broglia-Loriga & Posenato, 1986; Neri *et al.*, 1986; Posenato, 1989; Broglia-Loriga *et al.*, 1990; Fraiser & Bottjer, 2007a); *Triásico Medio*: de Alemania (Hagdorn & Simon, 1985; Mahler & Sell, 1991), de Polonia (Senkowiczowa, 1985), de Malasia (Kobayashi & Tamura, 1968); Anisiense del S de China (Sha *et al.*, 1990; Tong & Liu, 2000; Komatsu *et al.*, 2004a), de Hungría (Szente, 1997); Ladiniense de Italia (Posenato, 2002; Márquez-Aliaga & Ros, 2002b; Márquez-Aliaga *et al.*, 2004), de España (Márquez-Aliaga, 1983, 1985; Márquez-Aliaga y Montoya, 1991; Budurov *et al.*, 1991; López-Gómez *et al.*, 1994; Freneix, 1999; Márquez-Aliaga *et al.*, 1986, 2002a; Márquez-Aliaga & Ros, 2003); *Triásico Superior*: de Malasia (Tamura, 1996), de China (Sha *et al.*, 1990; Gou, 1993), de Omán (Hudson & Jefferies, 1961); Carniense de Italia (Bittner, 1895; Allasinaz, 1966; Márquez-Aliaga & Ros, 2002b; Márquez-Aliaga *et al.*, 2004), de España (Martín-Algarra *et al.*, 1995); Noriense de Vietnam (Vu Khuc & Tran Huyen, 1998; Hautmann, 2001a), de Alemania (Tichy & Schramm, 1983), de Austria (Tichy, 1975), de Armenia y el N del Cáucaso (Hautmann, 2001a); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a); Rhaetiense del Tibet (Hautmann *et al.*, 2005), de Birmania y Sumatra (Hautmann, 2001a).
- *Dominio Circumpacífico: Pérmico Superior*: de Japón (Nakazawa, 1960; Nakazawa & Newell, 1968; Hayami, 1975; Newell & Boyd, 1975; Hayami & Kase, 1977); *Triásico Inferior*: Olenekiense del W de USA (Fraiser & Bottjer, 2007a); *Triásico Superior*: Carniense – Noriense de Japón (Onoue & Tanaka, 2005); Noriense de Sonora (Méjico)? (Damborenea en Damborenea & González-León, 1997); Noriense – Rhaetiense de Chile (Chong & Hillebrandt, 1985; Hillebrandt, 1990; Pérez y Reyes, 1991).
- *Dominio Austral: Triásico Superior*: Carniense – Noriense de Nueva Guinea (Skwarko, 1967).

- **Modo de vida: B, I, S, Es, MI**

Ver modo de vida para *Trigonia*. Hautmann (2001a) le adjudica un modo de vida similar al resto de los trigonoioideos pero considera que sería un excavador lento debido a la ornamentación radial que presenta y a que deduce que tendría un pie poco desarrollado.

- **Mineralogía: Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonoioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al



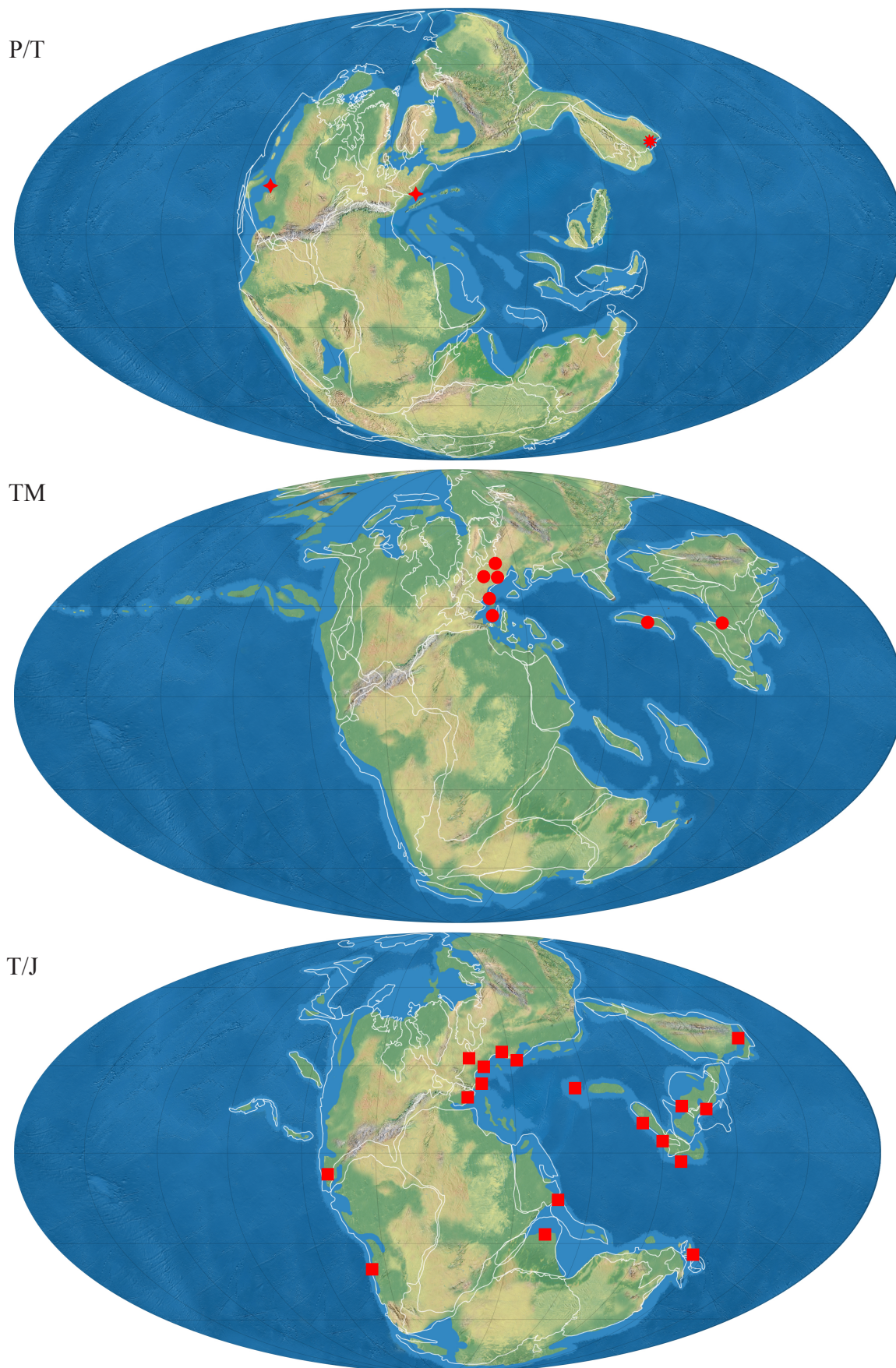


Figura 2.46 - Distribución paleogeográfica para la familia Costatoriidae Newell & Boyd: PT.- durante el Pérmico Superior y el Triásico Inferior; TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Costatoria* Waagen: \* Pérmico Superior ♦ Triásico Inferior ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior.



igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975). Estos últimos autores señalan que es posible que *Costatoria harpa* (Münster) posea también estructura cross-lamellar (ver fig. 8 y 9 en Newell & Boyd, 1975).

## Familia Myophoriidae Bronn (1847), 1849

Género *Myophoria* Bronn, 1835

Especie tipo: *Trigonellites vulgaris* v. Schlotheim, 1834

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Superior (Rhaetiense)** (Newell & Boyd, 1975)

Aunque Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Inferior – Superior, posteriormente Newell & Boyd (1975) lo consideraron presente en el Triásico Medio y Superior. No se han localizado citas fiables en el Triásico Inferior, por lo que seguiremos a Newell & Boyd (1975) en el rango asignado.

Muchos de los géneros de la superfamilia Trigonioidea están basados en especies originalmente descritas como *Myophoria*; lo mismo ocurre con las especies que se han asignado a estos géneros, por lo que en un principio puede parecer que el rango tanto estratigráfico como paleogeográfico es mayor.

*Myophoria* no supera el límite Triásico – Jurásico (Hallam, 1981, 1990a; Hallam & Wignall, 1997, 2000; Tanner *et al.*, 2004), por lo que es un género característico del Triásico.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**
  - Dominio Tethys: Triásico Medio: de Alemania (Bachmann, 1973; Baumgarte, 1975; Newell & Boyd, 1975; Fuchs & Mader, 1980; Hagdorn & Simon, 1983; Mahler & Sell, 1991), de Polonia (Senkowiczowa, 1985), de Israel (Lerman, 1960); Anisiense de Alemania (Klug *et al.*, 2005), de España (Budurov *et al.*, 1991), de China (Lu & Chen, 1981), de Bulgaria (Encheva, 1969); Ladiniense de Alemania (Ürlich, 1978; Hagdorn, 1982; Klug *et al.*, 2005), de España (Márquez-Aliaga, 1983, 1985; López-Gómez *et al.*, 1994; Márquez-Aliaga y Martínez, 1996; Márquez-Aliaga *et al.*, 2001a, 2002a), de Italia (Fantini Sestini, 1966; Ürlich & Tichy, 1998); Triásico Superior: de China (Gou, 1993), de Yugoslavia (Newell & Boyd, 1975); Carniense de Italia (Fürsich & Wendt, 1977; Ürlich & Tichy, 1998), de Eslovenia (Jelen, 1988; Jurkovsek, 1978, 1993); Carniense – Rhaetiense de Túnez (Desio *et al.*, 1960), de los Alpes (Kutassy, 1931); Rhaetiense de Europa (Guerin-Franiette, 1990).
- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**  
Ver modo de vida para *Trigonia*.
- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual

que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

### Género *Neoschizodus* Giebel, 1855

Especie tipo: *Lyrodon laevigatum* Goldfuss, 1837

- **Rango estratigráfico: Pérmico Medio (Guadalupiense) – Triásico Superior (Rhaetiense)** (Newell & Boyd, 1995; Márquez-Aliaga *et al.*, 2005b)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Pérmico Inferior – Triásico Superior. Posteriormente, Newell & Boyd (1975) y Boyd & Newell (1997) consideran que estaría presente en el Pérmico Medio y Superior de Japón, en el Triásico Inferior de Utah y (USA) y en el Triásico Medio de Alemania (facies Muschelkalk). Sin embargo, parece que el género tendría un rango más amplio, tanto estratigráfico como paleogeográfico (ver distribución paleogeográfica). Consideramos a *Neoschizodus* presente hasta el Rhaetiense (Márquez-Aliaga *et al.*, 2005b).

- **Distribución paleogeográfica: Tethys, Circumpacífico y Austral**

Aunque Cox *et al.* (1969) lo consideran cosmopolita, no lo hemos localizado en el dominio Boreal, salvo por una cita (Polubotko & Repin, 1990) que ni figura ni describe el material. Según Kelly (1995) el primer trigonioideo que aparece en el Triásico en la Antártica es *Neoschizodus*.

- **Dominio Tethys:** Triásico Inferior: de China (Yang *et al.*, 1986); Induense de Italia (Fraiser & Bottjer, 2007a); Olenekiense de Italia (Neri & Posenato, 1985; Posenato, 1989; Broglio-Loriga *et al.*, 1982, 1990; Fraiser & Bottjer, 2007a); Triásico Medio: de China (Ling, 1988), de Polonia (Senkowiczowa, 1985), de Malasia (Kobayashi & Tamura, 1968), de Israel (Lerman, 1960); Muschelkalk inferior (Anisiense?) de Alemania (Newell & Boyd, 1975); Anisiense de Alemania (Klug *et al.*, 2005), de Hungría (Szente, 1997), de China (Sha *et al.*, 1990); Ladiniense de Afganistán (Farsan, 1975), de Alemania (Ürlich, 1992; Márquez-Aliaga *et al.*, 2002a; Klug *et al.*, 2005), de España (Márquez-Aliaga, 1983, 1985; Márquez-Aliaga y Montoya, 1991; López-Gómez *et al.*, 1994; Calvet *et al.*, 1994; Freneix, 1999; Márquez-Aliaga & Ros, 2003), de China (Sha *et al.*, 1990), de Italia (Rossi Ronchetti, 1959); Triásico Superior: Carniense de China (Sha *et al.*, 1990), de Italia (Gelati & Allasinaz, 1964; Allasinaz, 1962, 1966); Rhaetiense de Italia (Pozzi *et al.*, 1962; Sirna, 1968), de España (Márquez-Aliaga *et al.*, 2005).
- **Dominio Circumpacífico:** Pérmico Superior: de Japón (Nakazawa, 1960; Nakazawa & Newell, 1968; Hayami & Kase, 1977); Triásico Inferior: Induense del W de USA (Fraiser & Bottjer, 2007a); Olenekiense del W de USA (Newell & Boyd, 1975; Boyd & Newell, 1997; Schubert, 1993; Fraiser & Bottjer, 2007a), de Japón (Nakazawa, 1961; Hayami, 1975; Kashiyama & Oji, 2004; Fraiser & Bottjer, 2007a); Triásico Superior: de Japón (Nakazawa, 1956; Tamura, 1990); Carniense de Japón (Hayami, 1975).
- **Dominio Austral:** Triásico Medio: Anisiense – Ladiniense de Nueva Zelanda (Fleming, 1987).

- **Modo de vida: B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

Género *Agonisca* Fleming, 1963

Especie tipo: *Agonisca corbiensis* Fleming 1963

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Ladiniense)** (Fleming, 1987)

Fleming (1963) describió al género y le asignó la edad de los sedimentos que lo contenían datados del Kaihikuan (=Ladiniense). Cox *et al.* (1969) le asignaron el mismo rango. Aunque originalmente fue introducido en la familia Trigonidae, posteriormente, Fleming (1987) lo introdujo en Myophoriidae e indicó su posible presencia en el piso Etalian (=Anisiense – Ladiniense) con ?*Agonisca* aff. *corbiensis* Fleming, aunque la charnela de estos ejemplares está incompleta y el mismo autor señala que se precisa más material para poder dar una asignación correcta.

- Distribución paleogeográfica: **Austral**

- *Dominio Austral*: Triásico Medio: Anisiense de Nueva Zelanda (Fleming, 1963, 1964, 1987).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Agonisca*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

Género *Gruenewaldia* Wöhrmann, 1889

Especie tipo: *Myophoria woehrmanni* Bittner, 1895

Wöhrmann (1889) designó como especie tipo de *Gruenewaldia* a ejemplares que identificó como *Cardita decussata* v. Münster, 1837. Bittner (1895) indicó que esta identificación era incorrecta y le dio un nombre nuevo a los ejemplares de Wöhrmann, *Myophoria woehrmanni* Bittner, 1895. Cox *et al.* (1969) no lo tuvo en cuenta, pero Hautmann (2001a, 2003) lo pone de manifiesto y según el artículo 70 del ICZN designa a esta última como especie tipo de *Gruenewaldia*, al cual considera miembro de la familia Myophoridae.

Aunque Cox *et al.* (1969) consideraron a *Elegantinia* Waagen, 1907 como sinónimo de

*Gruenewaldia*, *Elegantinia* es considerado en este trabajo como un género válido (ver discusión para *Elegantinia* en la siguiente página).

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Carniense - Rhaetiense)**

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Medio – Superior, pero como ya hemos explicado más arriba, la especie designada por Wöhrmann (1889) no era *Cardita decussata* v. Münster, 1837, presente en el Ladiniense (Diener, 1923; Kutassy, 1931), si no *Myophoria woehrmanni* Bittner, 1895, solo conocida del Triásico Superior. Por tanto, el rango de *Gruenewaldia* se restringe a este lapso de tiempo.

Newell & Boyd (1975) citan al género en el Triásico Medio de la Formación Cassian, que actualmente se considera Carniense (ver Fürsich & Wendt, 1977).

- **Distribución paleogeográfica: Tethys y Circumpacífico**

Además de en Irán, Hautmann (2001a) considera a *Gruenewaldia* presente también en Yunnan, Tibet e Himalaya. Hallam (1981) también lo considera presente en la región Ártica, pero no hemos localizado su presencia en esta zona.

- *Dominio Tethys: Triásico Superior:* Carniense de los Alpes (Laube, 1865; Wöhrmann, 1889; Bittner, 1895; Allasinaz, 1966; Newell & Boyd, 1975; Fürsich & Wendt, 1977), de Eslovenia (Jelen, 1988); Noriense de Irán (Repin, 2001); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a, 2003).
- *Dominio Circumpacífico: Triásico Superior:* Carniense de Japón (Hayami, 1975; Tamura *et al.*, 1978); Carniense – Noriense de Japón (Tamura & Nishimura, 1994; Onoue & Tanaka, 2002, 2005).

- **Modo de vida: B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*.

- **Mineralogía: Aragonítica (Taylor *et al.*, 1969)**

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Gruenewaldia*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

Género *Elegantinia* Waagen, 1906

Especie tipo: *Lyrodon elegans* Dunker, 1849

Cox *et al.* (1969) consideraron a *Elegantinia* sinonimia de *Gruenewaldia* Wöhrmann, 1889. Sin embargo, un año antes, Kobayashi & Tamura (1968) los consideraron válidos a ambos e incluyeron en sinonimia de *Elegantinia* a *Lyriomyophoria* Kobayashi, 1954, por estar basados en la misma especie tipo. Durante años, la gran mayoría de los autores occidentales siguieron a Cox *et al.* (1969), sin prestarle atención al trabajo de Kobayashi & Tamura (1968), hasta que Boyd & Newell (1999) lo ponen de manifiesto. Posteriormente, Hautmann (2003) enfatiza la



separación de *Elegantinia* y *Gruenewaldia* por diferencias en la ornamentación y la charnela.

- Rango estratigráfico: **Triásico Inferior (Olenekiense) – Superior (Rhaetiense)** (Kobayashi & Tamura, 1968)

Kobayashi & Tamura (1968) consideraron a *Elegantinia* presente desde el Triásico Inferior al Superior (Rhaetiense), desestimando las citas pérmicas por considerarlas distintas a *Elegantinia* (ver Kobayashi & Tamura, 1968, p. 104-105), citas que si consideraron Cox *et al.* (1969) a la hora de asignarle rango a *Lyriomyophoria* [= *Elegantinia*]. Posteriormente, varios autores (Newell & Boyd, 1975; Boyd & Newell, 1997) consideraban a *Lyriomyophoria* [= *Elegantinia*] como un género exclusivamente triásico.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**

- Dominio Tethys: Triásico Inferior: de Tonkin (Vietnam) (Patte, 1926 *vide* Kobayashi & Tamura, 1968), de Italia (Leonardi, 1935); Triásico Medio: de Israel (Lerman, 1960); Anisiense del S de China (Komatsu *et al.*, 2004a); Muschelkalk inferior (=Anisiense?) de Alemania (Brinkmann, 1966; Busse, 1972; Newell & Boyd, 1975; Baumgarte, 1975), de Hungría (Szente, 1997); Ladiniense de España (Márquez-Aliaga, 1983, 1985; Pérez-López, 1991; López-Gómez *et al.*, 1994), de Vietnam (Vu Khuc & Tran Huyen, 1998), de Sinai (Awad, 1945), de los Alpes (Arthaber, 1908); Triásico Superior: Carniense de China (Wen *et al.*, 1976; Sha *et al.*, 1990; Gou, 1993), de España (Martín-Algarra *et al.*, 1993; Márquez-Aliaga & Ros, 2002b; Márquez-Aliaga *et al.*, 2004); Rhaetiense de Inglaterra (Castell & Cox, 1975; Warrington & Ivimey-Cook, 1990; Ivimey-Cook *et al.*, 1999), de Hungría (Vörös, 1981).
- Dominio Circumpacífico: Triásico Inferior: Olenekiense de Nevada (USA) (Boyd & Newell, 1997; Fraiser & Bottjer, 2007a); Triásico Medio: Ladiniense o Carniense (Hayami, 1975).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Elegantinia*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

Género *Caledogonia* Freneix & Avias, 1976

Especie tipo: *Caledogonia globosa* Freneix & Avias, 1976

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense superior – Noriense Inferior)** (Freneix & Avias, 1976)

El género se localiza en sedimentos de edad Otamitan (=Carniense superior – Noriense

inferior) (Freneix & Avias, 1976). Posteriormente, Fleming (1987) lo considera subgénero de *Neoschizodus* y lo cita en el Noriense de Nueva Zelanda.

- Distribución paleogeográfica: **Austral**

*Caledogonia* es endémico de la provincia Maoarian (Freneix & Avias, 1976; Damborenea, 2002b).

- *Dominio Austral*: Triásico Superior: Carniense – Noriense de Nueva Caledonia (Freneix & Avias, 1976); Noriense de Nueva Zelanda (Fleming, 1987).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*. Para información más concreta sobre el modo de vida de este género ver Freneix & Avias (1976).

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Caledogonia*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

#### Género *Atalantia* Termier, 1974

Especie tipo: *Atalantia trigonioides* Termier, 1974

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense inferior)** (Termier & Verriez, 1974)

Termier en Termier & Verriez (1974) crea a *Atalantia* como un género monoespecífico en el Carniense inferior del Sur de Atalanti (Grecia).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**

Parece ser endémico de la zona en la que se describió ya que no se ha localizado ningún otro tipo de información acerca del género.

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense inferior de Grecia (Termier & Verriez, 1974).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Atalantia*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

Género *Liotrignia* Cox, 1952

Especie tipo: *Trigonia lingonensis* Dumortier, 1869

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Hetangiense – Pliensbachiense)**

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Jurásico Inferior (Liásico medio). Posteriormente, nuevos hallazgos han ampliado el rango de este género, ya que lo encontramos citado en el Hetangiense (Poulton, 1991 *fide* Aberhan *et al.*, 1998), Sinemuriense (Poulton, 1991 *fide* Aberhan *et al.*, 1998; Stiller, 2006) y Pliensbachiense (Hallam, 1976, 1977, 1987; Zakharov *et al.*, 2006).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**

Aunque durante nuestro intervalo de estudio solo lo localizamos en China y Canadá, durante el Pliensbachiense se encuentra distribuido por Francia, Inglaterra y Siberia (Cox *et al.*, 1969).

- Dominio Tethys: Jurásico Inferior: Sinemuriense de China (Stiller, 2006).
- Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense de Yukon (NW de Canadá) (Poulton, 1991 *fide* Aberhan *et al.*, 1998).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Liotrignia*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrignia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

Género *Erugonia* Newton, 1987

Especie tipo: *Erugonia canyonensis* Newton, 1987

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense)** (Newton en Newton *et al.*, 1987)

*Erugonia* solo ha sido citado en el Noriense (Newton, *op. cit.*) hasta donde hemos podido comprobar. En PBDB se cita también en el Rhaetiense de Canadá, queda pendiente de revisión la cita de la cual se extraen los datos.

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**

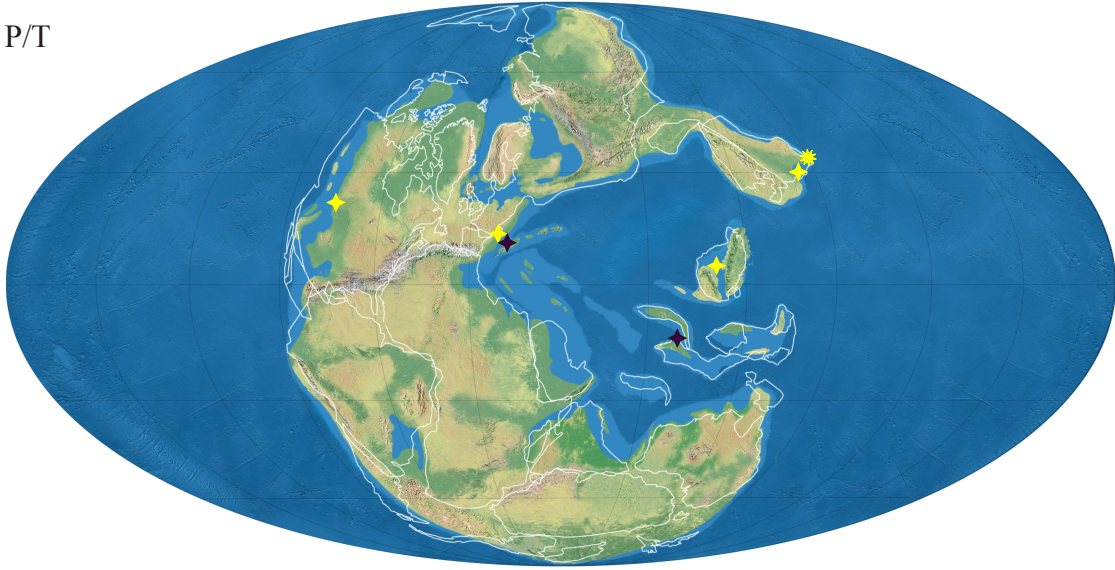
- Dominio Circumpacífico: Triásico Superior: Noriense de Oregón (USA) y de la Columbia Británica (W Canadá) (Newton, *op. cit.*).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

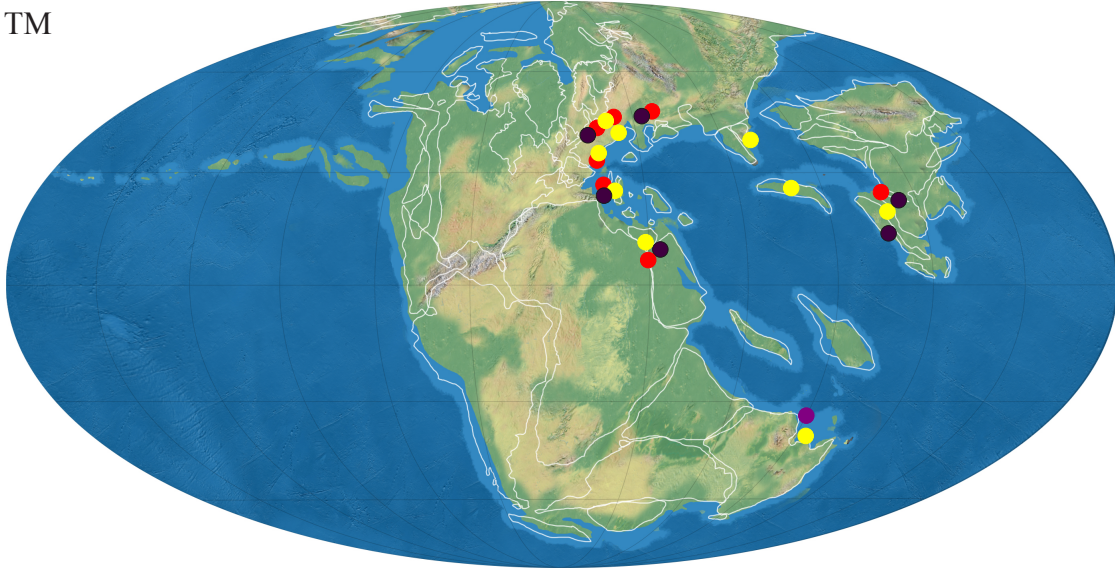
Ver modo de vida para *Trigonia*.



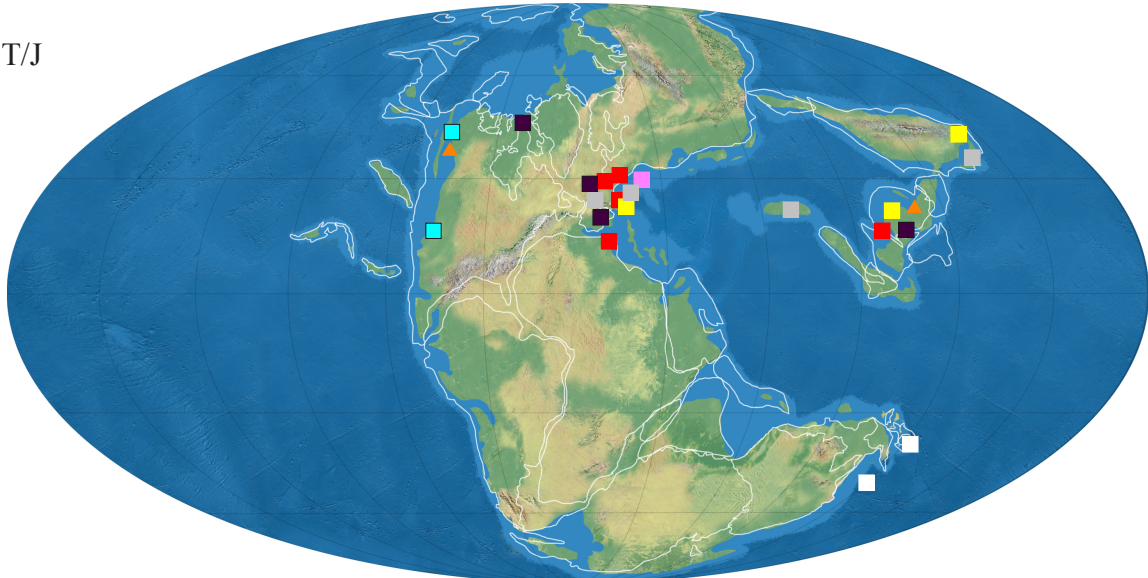
P/T



TM



T/J





- **Mineralogía: Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Erugonia*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

## Familia Minetrigoniidae Kobayashi, 1954

Género *Minetrigonia* Kobayashi & Katayama, 1938

Especie tipo: *Trigonia hegiensis* Saeki, 1925

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Carniense – Rhaetiense)**

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior. Se halla presente desde el Carniense (Hayami, 1975) al Rhaetiense (Fleming, 1987).

- **Distribución paleogeográfica: Circumpacífico, Austral y Boreal**

Kobayashi & Tamura (1968, p. 108-109; 1983b) advierten que muchas especies atribuidas a *Myophoria* y *Trigonia* en el Triásico Superior pertenecerían en realidad a *Minetrigonia*; estas especies se encuentran distribuidas por China, Perú, Columbia Británica y Nueva Zelanda. Fleming (1987) reconoce lo mismo para algunas de ellas, distribuidas por la zona boreal y Nevada. Es posible que el género también esté presente en Malasia (Kobayashi & Tamura, 1968; Tamura *et al.*, 1975).

- **Dominio Circumpacífico: Triásico Superior:** de Perú (Rangel, 1978); Carniense de Japón (Nakazawa, 1956; Hayami, 1975), de Oregón (USA) (Tamura & McRoberts, 1993); Noriense de la Columbia Británica (Canadá) (McLearn, 1946), de Oregón (USA) (Newton en Newton *et al.*, 1987), de Alaska (McRoberts & Blodgett, 2000); Noriense o Rhaetiense de Chile (Chong & Hillebrandt, 1985).
- **Dominio Austral: Triásico Superior:** Carniense de Nueva Zelanda (Trechmann, 1918); Noriense? – Rhaetiense de Nueva Zelanda (Fleming, 1987); Rhaetiense de Argentina? (Riccardi *et al.*, 1997, 2004).
- **Dominio Boreal: Triásico Superior:** Noriense – Rhaetiense de Siberia (Milova *et al.*, 1966 *vide* Kobayashi & Tamura, 1968), del NE de Asia (Kurushin, 1990).

- **Modo de vida: B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*.

Figura 2.47 - Distribución paleogeográfica para la familia Myophoriidae Bronn: P/T.- durante el Pérmico Superior y el Triásico Inferior; TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Myophoria* Bronn: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Neoschizodus* Giebel: \* Pérmico Superior + Triásico Inferior ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Agonisca* Fleming: ● Triásico Medio; Género *Gruenewaldia* Wöhrmann: ■ Triásico Superior; Género *Elegantinia* Waagen: ◆ Triásico Inferior ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Caledogonia* Freneix & Avias: □ Triásico Superior; Género *Atalantia* Termier: ■ Triásico Superior; Género *Liotrigonia* Cox: ▲ Jurásico Inferior; Género *Erugonia* Newton: ■ Triásico Superior.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Minetrigonia*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

#### Género *Myophorigonia* Cox, 1952

Especie tipo: *Myophoria paucicostata* Jaworski, 1922

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense – Rhaetiense)**

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior – Jurásico Medio (Bajociense), pero Hallam (1981, 1990a) indica que *Myophorigonia* no sobrepasa el límite Triásico – Jurásico mientras que Newton (1989) lo considera un superviviente de la extinción que se da en este intervalo. En el Triásico Superior la cita de edad más antigua data del Carniense de la Formación Santa Clara en Sonora (Méjico) (Alencaster de Cserna, 1961).

Las citas en el Jurásico provienen de varias especies incluidas por Cox (1952 *vide* Kobayashi & Tamura, 1968), que en opinión de estos autores deberían ser mejor estudiadas para conocer su posición taxonómica exacta. Sin embargo, Kelly (1995a, p. 80, fig. 17) considera al género presente del Hetangiense al Pliensbachiense y en el Bathoniense de Sudamérica. Como no podemos asegurar la presencia del género en el Jurásico Inferior, ya que carecemos de información al respecto, asignaremos rango hasta el Rhaetiense que es hasta donde hemos podido comprobar su presencia.

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**

Aunque Hallam (1981) cita al género en el Triásico Superior del Ártico, no hemos localizado ninguna cita en esta zona anterior al trabajo de Hallam. Sin embargo, Tamura & McRoberts (1993) transfieren al género *Myophorigonia* varias especies de distribución ártica. Pérez y Reyes (1994) indican su presencia en el Triásico Superior de Singapur señalando que extraen el dato de Kobayashi & Tamura (1968), pero en este último trabajo se cita en esta zona a *Maoritrigonia* pero no a *Myophorigonia*.

Stanley *et al.* (1994) y McRoberts (1997a) citan en el Noriense de Perú a *Myophorigonia jaworskii* (Steinmann, 1929), pero esta es la especie tipo de *Perugonia* Kobayashi & Tamura, 1968, y no hacen ningún comentario al respecto.

- Dominio Circumpacífico: Triásico Superior: Carniense de Sonora (Méjico), de Oregón (USA) (Tamura & McRoberts, 1993), de la Isla de Bear (Kobayashi & Tamura, 1968); Carniense – Noriense de Perú (Körner, 1937); Noriense de Chile (Hayami *et al.*, 1977), de Sonora (Méjico) (Stanley *et al.*, 1994; McRoberts, 1997a); Noriense – Rhaetiense de Perú (Cox, 1949; Pérez y Reyes, 1991), de Chile (Chong & Hillebrandt, 1985; Pérez y Reyes, 1991).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Hayami *et al.*, 1977)

Hayami *et al.* (1977) describen dos capas aragoníticas para la concha de *Myophorigonia* sp. aff. *M. paucicostata* (Jaworski, 1922). Una externa prismática y una interna que suponen nacarada aunque ellos mismos indican que no se conserva.

Género ***Perugonia*** Kobayashi & Tamura, 1968

Especie tipo: *Myophoria jaworskii* Steinmann, 1929

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense? – Rhaetiense?)**

Aunque parece que el género está principalmente distribuido durante el Noriense, hay algunas dudas acerca de si su rango se extiende hasta el Carniense (Kobayashi & Tamura, 1968) o hacia delante en el Rhaetiense (Chong & Hillebrandt, 1985). Pérez y Reyes (1991) lo consideran presente en los tres pisos del Triásico Superior en Perú, y además en Chile y Colombia en el Noriense.

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**

Stanley *et al.* (1994) y McRoberts (1997) cita en el Noriense de Perú a *Myophorigonia jaworskii* (Steinmann, 1929), pero esta es la especie tipo de *Perugonia* Kobayashi & Tamura, 1968, y no hacen ningún comentario al respecto.

Pérez y Reyes (1991) citan al género en el Carniense, Noriense y Rhaetiense de Perú, pero nosotros no hemos localizado información fidedigna a este respecto ni para el Carniense ni el Rhaetiense.

- Dominio Circumpacífico: Triásico Superior: Carniense o Noriense (Kobayashi & Tamura, 1968); Noriense de Perú (Cox, 1949; Rangel, 1978; Maeda *et al.*, 1983); Noriense o Rhaetiense de Chile (Chong & Hillebrandt, 1985; Hillebrandt, 1990).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

Ver modo de vida para *Trigonia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Perugonia*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

Género ***Maoritrigonia*** Fleming, 1962

Especie tipo: *Myophoria nuggetensis* Trechmann (1918)

- Rango estratigráfico: Triásico Superior (Carniense – Rhaetiense) (Fleming, 1987)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Carniense – Noriense, el mismo que le había asignado Fleming (1962), el cual también indicó que era posible que *Maoritrigonia* estuviera presente en el Ladiniense. Posteriormente, Fleming (1987) cita al género en sedimentos datados del Rhaetiense.

- Distribución paleogeográfica: Austral y Circumpacífico

Kobayashi & Tamura (1968) señalan la posible presencia del género en el Triásico Superior de Malasia, aunque dan la inclusión de *Myophoria bittneri* Newton, 1906 en *Maoritrigonia* como dudosa. Fleming (1962, 1964) y Freneix & Avias (1976) consideraron a *Maoritrigonia* como endémico de la provincia Maoarian, pero posteriormente, Fleming (1987) y Pérez y Reyes (1994) documentan su presencia en el Triásico Superior de Chile.

Damborenea (2002b) indica que *Maoritrigonia* tuvo una distribución bipolar. Las únicas referencias que hemos hallado a altas latitudes en el Norte provienen de Polubotko & Repin (1990), que ni figuran ni describen material, y de McRoberts & Blodgett (2000).

- *Dominio Austral: Triásico Superior:* Carniense de Nueva Zelanda (Trechmann, 1918; Fleming, 1962, 1964, 1987), de Nueva Caledonia (Fleming, 1962); Carniense – Noriense de Nueva Caledonia (Freneix & Avias, 1976); Noriense de Nueva Zelanda (Fleming, 1962, 1964, 1987), de Nueva Caledonia? (Fleming, 1987); Rhaetiense de Nueva Zelanda (Fleming, 1987).
- *Dominio Circumpacífico: Triásico Superior:* de Perú? (Ishikawa *et al.*, 1983; Maeda *et al.*, 1983); Noriense del SW de Alaska (McRoberts & Blodgett, 2000); Noriense – Rhaetiense de Chile (Fleming, 1987; Pérez y Reyes, 1991, 1994).

- Modo de vida: B, I, S, Es, Mr

Ver modo de vida para *Trigonia*.

TS

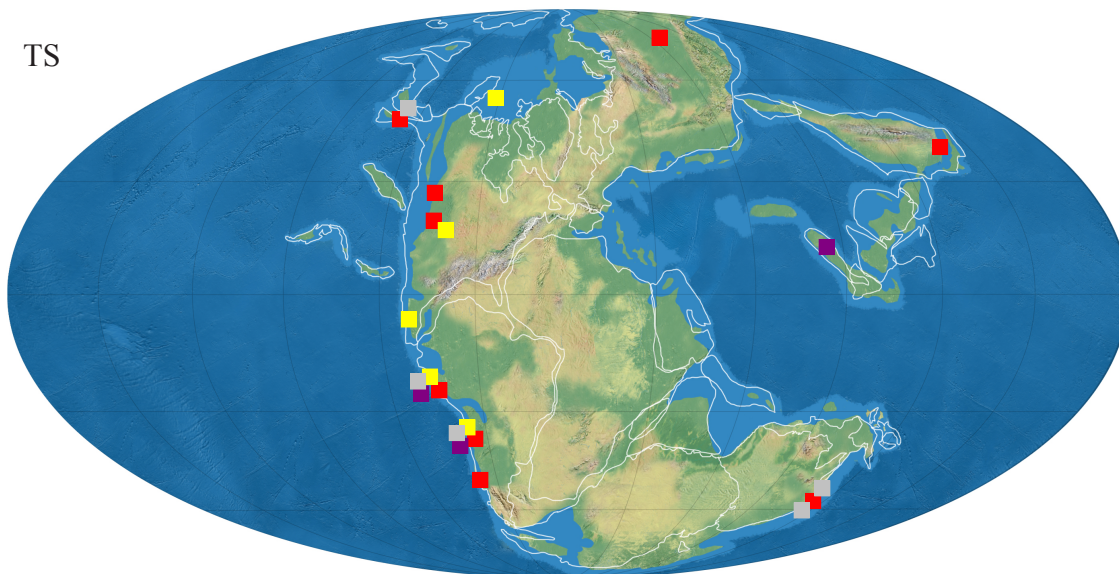


Figura 2.48 - Distribución paleogeográfica para la familia Minetrigoniidae Kobayashi: TS.- durante el Triásico Superior. Género *Minetrigonia* Kobayashi & Katayama: ■ Triásico Superior; Género *Myophorigonia* Cox: ■ Triásico Superior; Género *Perugonia* Kobayashi & Tamura: ■ Triásico Superior; Género *Maoritrigonia* Fleming: ■ Triásico Superior.



- Mineralogía: Aragonítica (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Maoritrigonia*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

## Familia Groeberellidae Pérez, Reyes & Damborenea, 1995

Género *Groeberella* Leanza 1993

Especie tipo: *Myophoria neuquensis* Groeber, 1924

- Rango estratigráfico: Jurásico Inferior (Sinemuriense) – Medio (Bajociense) (Pérez *et al.*, 1995)

Leanza (1993) describió el género *Groeberella* asignándole rango Pliensbachiense–Bajociense e introduciéndolo tentativamente en la subfamilia Minetrigoniinae. Posteriormente, se localizó el género en el Sinemuriense y se creó una nueva familia, Groeberellidae, para acomodarlo, ya que aunque presenta similitudes tanto con Myophoridae como con Minetrigoniidae no encajaba en ninguna de las dos familias (Pérez *et al.*, 1995). El género es especialmente abundante durante el Pliensbachiense (Leanza, 1993, 1996; Pérez *et al.*, 1995; Scholz *et al.*, 2008).

- Distribución paleogeográfica: Austral y Circumpacífico
  - Dominio Austral: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Argentina (Pérez *et al.*, 1995; Damborenea & Manceñido, 2005b; Damborenea & Lanés, 2007).
  - Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Chile (Pérez *et al.*, 1995).
- Modo de vida: B, I, S, Es, Mr

JI

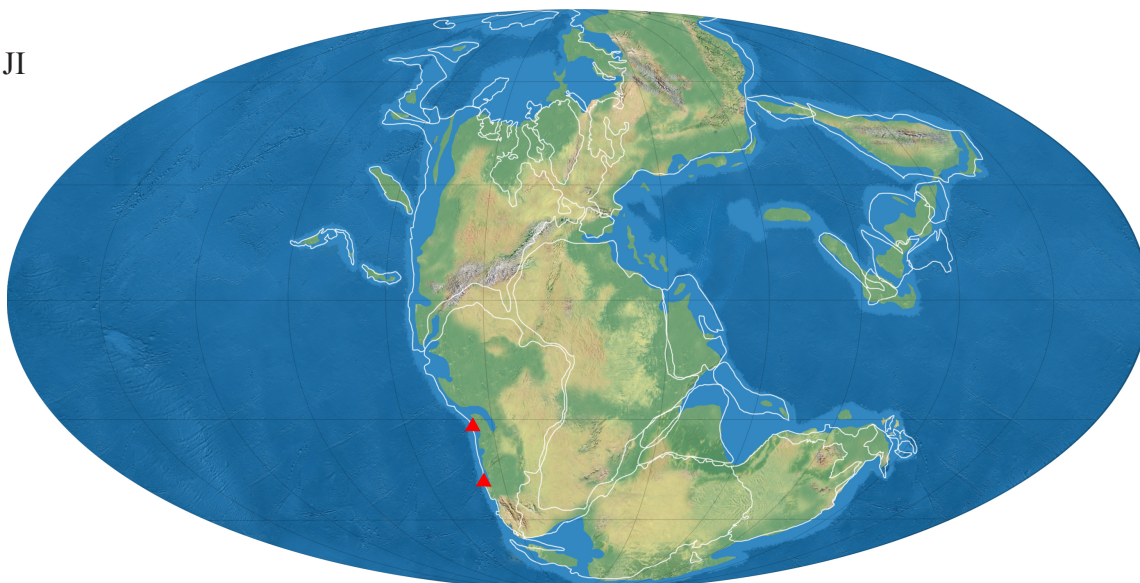


Figura 2.49 - Distribución paleogeográfica para la familia Groeberellidae Pérez, Reyes & Damborenea: JI.- durante el Jurásico Inferior. Género *Groeberella* Leanza: ▲ Jurásico Inferior.

Ver modo de vida para *Trigonia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Groeberella*. Probablemente las conchas de todos los miembros de la superfamilia Trigonioidea tienen la concha totalmente aragonítica, con una capa externa prismática y las internas nacaradas al igual que en las especies actuales de *Neotrigonia* (Taylor *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1975).

## Superfamilia Myoidea Lamarck, 1809

### Familia Corbulidae Lamarck (1818), 1819

Género *Antiquicorbula* Hautmann, 2001

Especie tipo: *Antiquicorbula concentrica* Hautmann, 2001

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense – Rhaetiense)** (Hautmann, 2001a)

*Antiquicorbula* es un género monoespecífico que solo ha sido localizado en el Triásico Superior del centro de Irán (Hautmann, 2001a).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**
  - Dominio Tethys: Triásico Superior: Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a).
- Modo de vida: **B, I, S, Es, MI**

Hautmann (2001a) compara la morfología externa de *Antiquicorbula* con el género actual *Corbula* Bruguière, 1797, asignándole el mismo modo de vida. Stanley (1970) estudió el comportamiento de *Corbula caribaea* d'Orbigny, comprobando que es un excavador superficial

TS

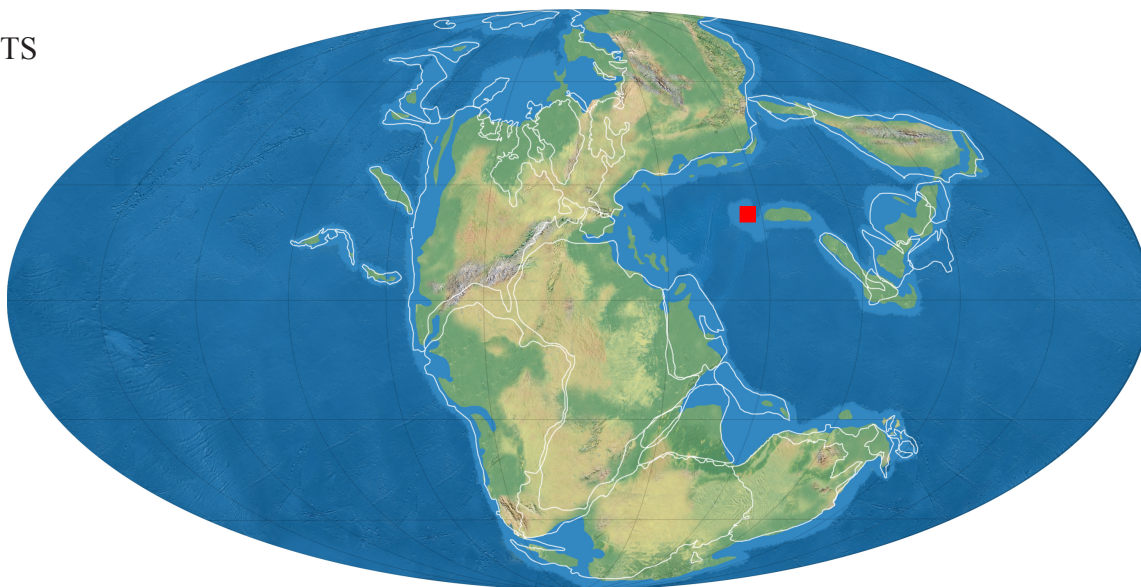


Figura 2.50 - Distribución paleogeográfica para la familia Corbulidae Lamarck: TS.- durante el Triásico Superior. Género *Antiquicorbula* Hautmann: ■ Triásico Superior.

lento filtrador, que posee unos sifones muy cortos.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No hay estudios acerca de la mineralogía y microestructura de la concha de *Antiquicorbula*. La familia Corbulidae se caracteriza por poseer una concha totalmente aragonítica con una capa externa de estructura “cross-lamellar” y una capa interna “cross-lamellar” compleja (Taylor *et al.*, 1973; Harper *et al.*, 2002).

### **Superfamilia Megalodontoidea Morris & Lycett, 1853**

Los datos aportados para esta superfamilia son provisionales a falta de consultar Végh Neubrandt (1982) [Végh Neubrandt, E. 1982. Triassische Megalodontaceae. Entwicklung, Stratigraphie und Paläontologie. Akadémiai Kiadó, Budapest, 526 p.]

### **Familia Megalodontidae Morris & Lycett, 1853**

Género *Megalodon* J. de C. Sowerby, 1827

Especie tipo: *Megalodon cucullatus* J. de C. Sowerby, 1827

- Rango estratigráfico: **Devónico – Triásico Superior (Rhaetiense)** (Skelton, 1978; Hallam, 2002)

Siguiendo a Cox *et al.* (1969) consideramos a *Megalodon* presente desde el Devónico hasta el Triásico Superior. La primera especie conocida del género es la tipo, *M. cucullatus*, en el Devónico (Skelton, 1978). Sería necesaria una revisión que dejara claro que especies siguen siendo atribuidas a *Megalodon* y cuales a *Neomegalodon*. Estos dos géneros son bastante similares, de hecho, *Neomegalodon* fue considerado subgénero del primero. Hallam (2002) considera a *Megalodon* presente hasta el Rhaetiense. La revisión de este género queda pendiente de un trabajo posterior.

- Distribución paleogeográfica: **Cosmopolita**

Siguiendo a Cox *et al.* (1969) consideramos a *Megalodon* un género cosmopolita durante nuestro intervalo de estudio.

- Modo de vida: **B, E/SI, S, R, Se**

La mayoría de los megalodóntidos tienen conchas muy gruesas, pesadas, de gran tamaño, globosas y con extrañas morfologías. Suelen tener engrosada sobre todo la región umbonal, la cual quedaría introducida en el sedimento blando (Posenato & Ietto, 1995). Según Skelton (1978) puede que en los primeros estadios fueran bisados, pero en edad adulta se los considera reclinados sobre el sustrato, probablemente con parte de la concha hundida en el sustrato. Además se observan marcas de músculos pedales en estadios iniciales, pero se cree que el pie se atrofiaría en edad adulta. Muchos de ellos tuvieron un comportamiento gregario. Se diversificaron sobre todo durante el Triásico Superior en ambientes tropicales en aguas poco

profundas que podían estar expuestas a condiciones de alta energía (Tichy, 1974; Allasinaz & Zardini, 1977; Freitas *et al.*, 1993).

Se ha postulado la posibilidad de que los megalodóntidos establecieran relaciones simbióticas con microorganismos, aunque esto es difícil de demostrar (Seilacher, 1990; Freitas *et al.*, 1993). Hay criterios que nos pueden hacer pensar que tal vez establecieran este tipo de relaciones (ver en Seilacher, 1990 y Jones & Jacobs, 1992): vivían en ambientes tropicales, tenían conchas anormalmente grandes, morfologías aberrantes en algunos casos, tenían hábitos epifaunales mientras que convivían con otros bivalvos infaunales, muchos tenían hábitos de vida gregarios. Una buena explicación para todo esto, como ya hemos comentado, sería la fotosimbiosis, aunque no hay datos isotópicos que nos puedan asegurar estas relaciones (ver discusión en Freitas *et al.*, 1993).

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1998)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Megalodon*. Normalmente los miembros de esta la superfamilia Megalodontoidea aparecen con las conchas recristalizadas o como moldes por lo que se les supone una mineralogía totalmente aragonítica (Carter *et al.*, 1998; Hautmann, 2006a).

#### Género *Conchodon* Stoppani, 1865

Especie tipo: *Conchodon infraliassicus* (Schafhaeutl, 1863) [= *Lycodus cor* Schafhaeutl, 1863]

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Rhaetiense)** (Mensink & Tichy, 1977)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Rhaetiense. Mensink & Tichy (1977) lo consideran presente tanto en el Noriense (=Sevastian) como en el Rhaetiense, pero estos autores describen material proveniente del Rhaetiense español y no dan ninguna cita concreta en el Noriense. El resto de autores considera a *Conchodon* un género típicamente del Rhaetiense.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Rhaetiense de Hungría (Végh Neubrandt, 1982 *fide* Haas, 2005), de Austria (Hallam & El Shaarawy, 1982), de España (Mensink & Tichy, 1977), de los Alpes (Italia) (McRoberts *et al.*, 1995).

- Modo de vida: **B, E/SI, S, R, Se**

Ver modo de vida para *Megalodon*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1998)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Conchodon*. Normalmente los miembros de esta la superfamilia Megalodontoidea aparecen con las conchas recristalizadas o como moldes por lo que se les supone una mineralogía totalmente aragonítica (Carter *et al.*, 1998; Hautmann, 2006a).



Género *Pachyrisma* Morris & Lycett, 1850

Especie tipo: *Pachyrisma grande* Morris & Lycett, 1850

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Sinemuriense) – Superior (Tithoniense)** (Cox *et al.*, 1969)

Cox *et al.* (1969) consideran tres subgéneros dentro de *Pachyrisma*, *P.* (*Pachyrisma*) en el Jurásico Medio y Superior, *P.* (*Durga*) y *P.* (*Pachymegalodon*) en el Jurásico Inferior (Liásico inferior). En cuanto al Jurásico Inferior, que es el intervalo que nos ocupa, el género es especialmente abundante durante el Pliensbachiense (Tichy, 1974; Hallam, 1972; 1977; Buser & Debeljak, 1994; Liu, 1999; Fraser *et al.*, 2004). Sin embargo, también es considerado presente en el Sinemuriense: *P.* (*Pachymegalodon*) en Marruecos (Liu, 1995); *P.* (*Durga*) *nicolisi* Boehm y *P.* (*Pachymegalodon*) *chamaeformis* (Schlotheim) en Europa (Hallam, 1976); *Pachyrisma* aff. *chamaeformis* Schlotheim en Pamira (Melnikova, 2006); *Pachymegalodon crassus* Boehm en el Liásico inferior de Italia (Kennedy *et al.*, 1970). Ninguno de los trabajos anteriores figura el material citado en el Sinemuriense, pero dado que tenemos en cuenta que carecemos de información sobre este género, tomaremos como válidas provisionalmente estas citas hasta poder revisar en profundidad el rango del mismo.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**
  - *Dominio Tethys*: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Marruecos (Liu, 1995), de Europa (Hallam, 1976; Kennedy *et al.*, 1990), de Pamira (Melnikova, 2005).

- Modo de vida: **B, E/SI, S, R, Se**

Ver modo de vida para *Megalodon*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Kennedy *et al.*, 1970)

Kennedy *et al.* (1970) estudian microestructuralmente dos especies atribuidas a este género, *Pachymegalodon crassus* (Böhm, 1884) y *Durga trigonalis* Böhm, 1884. En la primera observan dos capas aragoníticas, una externa de estructura homogénea y otra interna que va de homogénea a “cross-lamellar”. En la segunda la concha está totalmente recristalizada pero describen dos capas homogéneas originalmente aragoníticas.

Género *Paramegalodus* Cox, 1969

Especie tipo: *Dicerocardium eupalliatum* Frech, 1904

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense – Rhaetiense)** (Allasinaz & Zardini, 1977)

Cox en Cox *et al.* (1969) lo consideró presente en el Rhaetiense. Posteriormente, Allasinaz & Zardini (1977) le amplían el rango al Noriense.

Para una discusión sobre *Paramegalodus* y las especies que se incluyen en él, ver Zapfe

(1969), Végh Neubrandt (1969) y Allasinaz & Zardini (1977).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Noriense de Hungría (Frech, 1904), de Italia (Frech, 1904; Allasinaz & Zardini, 1977); Rhaetiense de Hungría (Cox en Cox *et al.*, 1969), del Himalaya (Cox en Cox *et al.*, 1969).
- *Dominio Circumpacífico*: Triásico Superior: Rhaetiense de Japón (Tamura, 1981).

- Modo de vida: **B, E/SI, S, R, Se**

Ver modo de vida para *Megalodon*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1998)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Paramegalodus*. Normalmente los miembros de esta la superfamilia Megalodontoidea aparecen con las conchas recristalizadas o como moldes por lo que se les supone una mineralogía totalmente aragonítica (Carter *et al.*, 1998; Hautmann, 2006a).

#### Género *Pomarangina* Diener, 1908

Especie tipo: *Pomarangina haydeni* Diener, 1908

Krumbeck (1914) describe unos ejemplares atribuidos por él a *P. haydeni*, especie que incluye en la familia Lucinidae por considerarla muy próxima a *Gonodon* Schafhäütl, 1863 y figura la charnela de uno de sus ejemplares de *P. aff. haydeni* ( lám. XVII, fig. 37), muy similar a la de la especie tipo de *Schafhaeutlia* Cossman, 1897 (pro *Gonodon* Schafhäütl, 1863). Diener (1915 *vide* Hautmann, 2001a) consideró que lo que había descrito Krumbeck no era atribuible a *P. haydeni* y lo renombra como *Krumbeckia tambangensis* Diener, 1915, especie tipo de *Krumbeckia* Diener, 1915 que es considerado sinonimia de *Schafhaeutlia* por Hautmann (2001a). Cox en Cox *et al.* (1969) incluyó a *Pomarangina* en la familia Megalodontidae con ciertas dudas e indicó que no se conoce ni la dentición ni la musculatura de este género.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)**

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior. Las citas que hemos podido comprobar consideran al género presente en el Carniense (Diener, 1908 *vide* Diener, 1923; Krumbeck, 1914). Kobayashi & Tamura, 1983a) lo citan en el Triásico Superior de Sichuan, pero no especifican piso.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: de Sichuan (China) (Kobayashi & Tamura, 1983a); Carniense del Himalaya (Diener, 1908 *vide* Diener, 1923).

- Modo de vida: **B, E/SI, S, R, Se**

Por la diagnosis que ofrece Cox *et al.* (1969), externamente *Pomarangina* es similar al resto

de megalodóntidos. Ver modo de vida para *Megalodon*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1998)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Pomarangina*. Normalmente los miembros de la superfamilia Megalodontoidea aparecen con las conchas recrystalizadas o como moldes por lo que se les supone una mineralogía totalmente aragonítica (Carter *et al.*, 1998; Hautmann, 2006a).

#### Género *Ampezzania* Allasinaz, 1977

Especie tipo: *Ampezzania zardini* Allasinaz, 1977

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense)** (Allasinaz & Zardini, 1977)

El género es descrito por Allasinaz (en Allasinaz & Zardini, 1977) incluyendo dos especies, *A. zardini* Allasinaz, 1977 y *A. subovata* Allasinaz, 1977, ambas localizadas en sedimentos datados del Noriense.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**
  - Dominio Tethys: Triásico Superior: Noriense de Cortina D'amezzo (Italia) (Allasinaz & Zardini, 1977).
- Modo de vida: **B, E/SI, S, R, Se**

Ver modo de vida para *Megalodon*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1998)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Ampezzania*. Normalmente los miembros de la superfamilia Megalodontoidea aparecen con las conchas recrystalizadas o como moldes por lo que se les supone una mineralogía totalmente aragonítica (Carter *et al.*, 1998; Hautmann, 2006a).

#### Género *Triadomegalodon* Végh-Neubrandt, 1974

Especie tipo: *Megalodus damesi* Hoernes, 1880

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense – Rhaetiense)** (Allasinaz & Zardini, 1977)

Según Allasinaz & Zardini (1977), el género se encontraría distribuido durante el Noriense y el Rhaetiense. Yancey & Stanley (1999) citan al género en el Carniense, pero esto no ha podido ser comprobado y el resto de la bibliografía revisada indica que estaba presente en los pisos posteriores del Triásico Superior.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys, Circumpacífico?**

El género también ha sido citado en el Triásico Superior de Japón (Tamura, 1990), pero los ejemplares figurados no son muy concluyentes. Yancey & Stanley (1999) también indican su presencia en el Noriense de la costa oeste de Norteamérica, pero este dato no ha podido ser comprobado.

- *Dominio Tethys: Triásico Superior*: Noriense de Italia (Végh Neubrandt *et al.*, 1976; Allasinaz & Zardini, 1977), de Hungría y Turquía (Végh Neubrandt *et al.*, 1976); Rhaetiense de Hungría (Végh Neubrandt, 1982 *fide* Haas, 2005); Rhaetiense de Italia (Posenato & Ietto, 1995; McRoberts *et al.*, 1995), de Austria (Végh Neubrandt *et al.*, 1976).

- Modo de vida: **B, SI, S/F, R, Se**

La concha de *Triadomegalodon* es gruesa y pesada, sobre todo en la región dorsal y va incrementando su elongación ventral durante la ontogenia (Posenato & Ietto, 1995). Estas características son interpretadas como adaptativas para un modo de vida semiinfaunal, de forma que el bivalvo descansaría sobre su región umbonal introducida en el sustrato blando y con la región ventral expuesta (Posenato & Ietto, 1995). Se cree que en estado adulto el pie se atrofiaba y por tanto serían sedentarios.

Además, es muy probable que estableciera relaciones simbióticas con zooxanthelas (Seilacher, 1990; McRoberts *et al.*, 1995).

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1969)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Triadomegalodon*. Habitualmente los miembros de la superfamilia Megalodontoidea aparecen con las conchas recristalizadas o como moldes por lo que se les supone una mineralogía totalmente aragonítica (Carter *et al.*, 1998; Hautmann, 2006a).

Género *Quemocuomegalodon* Yao, Sha & Zhang, 2003

Especie tipo: *Quemocuomegalodon orientus* Yao, Sha & Zhang, 2003

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense)** (Yao *et al.*, 2007)

Yao *et al.* (2003) describieron el género en sedimentos del Triásico Superior del oeste de China, asociado con *Palaecardita*, gasterópodos y algas. Posteriormente, Yao *et al.* (2007) describen una fauna asociada más rica, entre la que se incluyen otros bivalvos y algunos ammonoideos, que les permiten datar los sedimentos donde se encuentra *Quemocuomegalodon* como Noriense. El género está compuesto por tres especies: *Q. orientus* Yao, Sha & Zhang, 2003, *Q. longitatus* Yao, Sha & Zhang, 2003 y *Q. circularis* Yao, Zhang, Pojeta, Sha & Wang, 2007.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental**



- Dominio Tethys: Triásico Superior: Noriense del W de China (Yao *et al.*, 2003, 2007).

- Modo de vida: **B, E/SI, S, R, Se**

Ver modo de vida para *Megalodon*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1998)

No se conocen detalles microestructurales sobre la concha de *Quemocuomegalodon*. Normalmente los miembros de la superfamilia Megalodontoida aparecen con las conchas recristalizadas o como moldes por lo que se les supone una mineralogía totalmente aragonítica (Carter *et al.*, 1998; Hautmann, 2006a).

### Género *Neomegalodon* Guembel, 1862

Especie tipo: *Cardium triquetrum* Wulfen, 1793

Aunque Cox *et al.* (1969) consideraron que *Neomegalodon* era subgénero de *Megalodon*, posición que le dio Guembel al crearlo, Allasinaz (1965a) lo elevó a nivel genérico e incluyó tres subgéneros: *N. (Neomegalodon)*, *N. (Rossiodus)* Allasinaz, 1965 y *N. (Gemmellarodus)* Di Stefano, 1912. Posteriormente, tanto *Gemmellarodus* como *Rossiodus* fueron considerados a nivel genérico por Allasinaz en Allasinaz & Zardini (1977). Ambos taxones no serán considerados en este estudio (ver discusión para ambos en el apartado 2.5). Consideramos a *Neomegalodon* a nivel genérico como la mayoría de los autores (Végh Neubrandt *et al.*, 1976; Allasinaz & Zardini, 1977; Tichy, 1980a, b; Tichy & Schramm, 1983).

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense - Rhaetiense)** (Allasinaz & Zardini, 1977; Cox *et al.*, 1969)

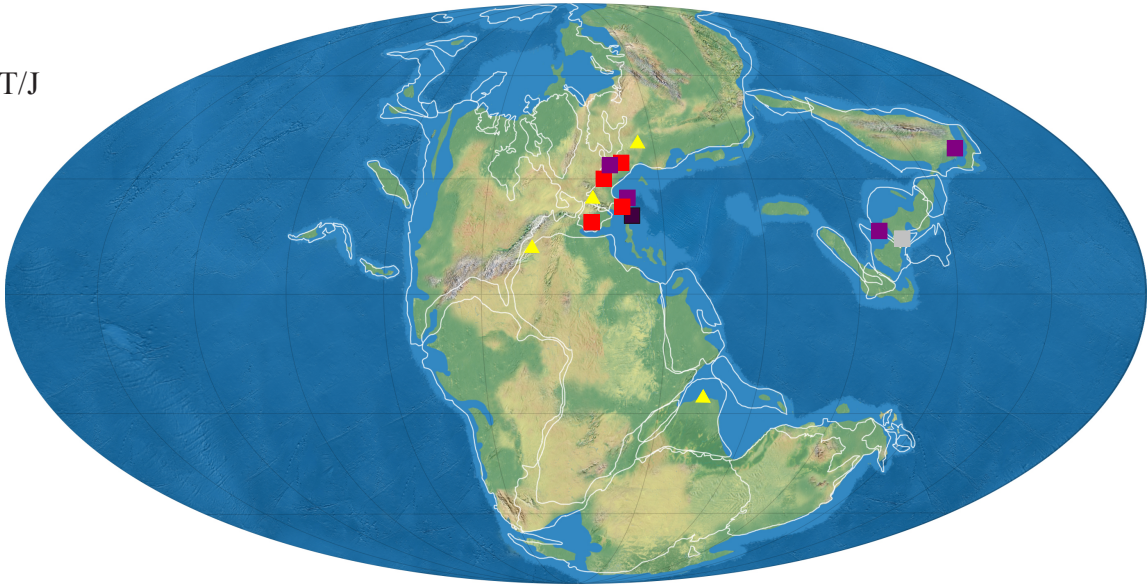
*Neomegalodon* ha sido considerado presente en el Triásico Superior exclusivamente (Cox *et al.*, 1969). Se ha localizado también una cita en el Ladiniense del oeste de Norteamérica (Fraser, 1997), pero en este trabajo no se describe el material y las figuraciones del material no son concluyentes.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

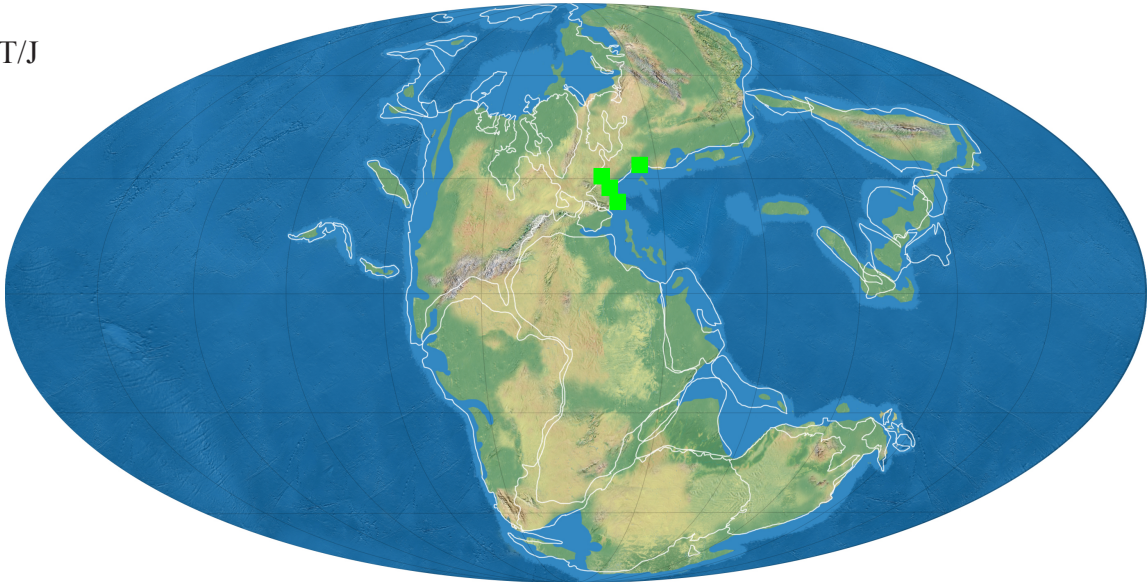
Cox *et al.* (1969) lo consideraron un género cosmopolita, pero solo lo hemos encontrado bien distribuido por el dominio del Tethys, la misma distribución que le asignaron Allasinaz & Zardini (1977). Damborenea (2002b) indica que nunca ha sido hallado en Sudamérica. Es citado en el noroeste de Asia (Polubotko & Repin, 1990), pero en este trabajo no se figura ni describe material.

- Dominio Tethys: Triásico Superior: de Hungría (Frech, 1904); Carniense de los Alpes (Austria) (Zapfe, 1972; Tichy, 1980a, b), de Italia (Allasinaz, 1965a; Allasinaz & Zardini, 1977); Carniense – Noriense de Eslovaquia (Bujnovsky & Kochanová, 1973); Noriense del W de China (Yao *et al.*, 2007), de Afganistán (Polubotko *et al.*, 2001), de los Alpes (Austria) (Tichy, 1975; Tichy & Schramm, 1983), de Italia (Allasinaz & Zardini, 1977),

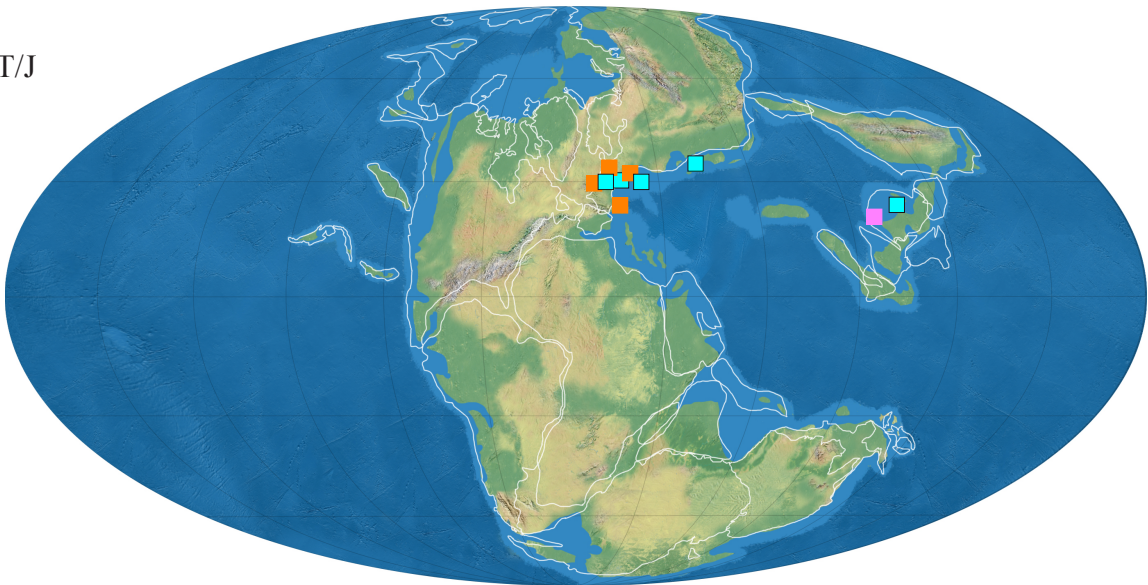
T/J



T/J



T/J



de Hungría (Végh Neubrandt, 1963 *vide* Allasinaz & Zardini, 1977), de Turquía (Végh Neubrandt *et al.*, 1976); Rhaetiense de Austria (Cox *et al.*, 1969).

- Modo de vida: **B, E/SI, S, R, Se**

Ver modo de vida para *Megalodon*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1998)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Rhaetomegalodon*. Normalmente los miembros de la superfamilia Megalodontoidea aparecen con las conchas recristalizadas o como moldes por lo que se les supone una mineralogía totalmente aragonítica (Carter *et al.*, 1998; Hautmann, 2006a).

#### Género *Rhaetomegalodon* Végh Neubrandt, 1969

Especie tipo: *Rhaetomegalodon bajotensis* Végh Neubrandt, 1969

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense – Rhaetiense)** (Allasinaz & Zardini, 1977)

El género fue originalmente descrito por Végh Neubrandt (1969) en el Rhaetiense. Posteriormente, también es localizado en sedimentos datados del Noriense (Allasinaz & Zardini, 1977).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Noriense de Italia (Allasinaz & Zardini, 1977); Rhaetiense de Hungría (Végh Neubrandt, 1969), de Austria (Zapfe, 1969), de Turquía (Végh Neubrandt *et al.*, 1976).

- Modo de vida: **B, E/SI, S, R, Se**

Ver modo de vida para *Megalodon*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1998)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Rhaetomegalodon*. Normalmente los miembros de la superfamilia Megalodontoidea aparecen con las conchas recristalizadas o como moldes por lo que se les supone una mineralogía totalmente aragonítica (Carter *et al.*, 1998; Hautmann, 2006a).

---

Figura 2.51 (página anterior) - Distribución paleogeográfica para la familia Megalodontidae Morris & Lycett: T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Conchodon* Stoppani: ■ Triásico Superior; Género *Pachyrisma* Morris & Lycett: ▲ Jurásico Inferior; Género *Paramegalodus* Cox: ■ Triásico Superior; Género *Pomarangina* Diener: ■ Triásico Superior; Género *Ampezzania* Allasinaz: ■ Triásico Superior; Género *Triadomegalodon* Végh-Neubrandt: ■ Triásico Superior; Género *Quemocuomegalodon* Yao, Sha & Zhang: ■ Triásico Superior; Género *Neomegalodon* Guembel: ■ Triásico Superior; Género *Rhaetomegalodon* Végh Neubrandt: ■ Triásico Superior.



## Familia Dicerocardiidae Kutassy, 1934

### Género *Dicerocardium* Stoppani, 1865

Especie tipo: *Dicerocardium jani* Stoppani, 1865

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense superior – Rhaetiense)**

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango del Noriense al Rhaetiense, pero posteriormente el género ha sido citado en el Carniense superior de varias localidades (Allasinaz & Zardini, 1977; Tamura, 1981).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: de Indonesia? (Krumbeck, 1924); Carniense – Noriense de Japón (Tamura, 1981), de Italia (Allasinaz & Zardini, 1977); Noriense de Japón (Tamura, 1990), de Turquía (Végh Neubrandt *et al.*, 1976); Rhaetiense de los Alpes (Zapfe, 1963, 1981), del Himalaya (Stoliczka, 1865 *fide* Diener, 1923; Cox *et al.*, 1969).

- Modo de vida: **B, E/SI, S/F, R, Se**

*Dicerocardium* es morfológicamente similar al actual *Corculum*. Es sabido que este género establece relaciones fotosimbióticas con algas, por lo que se ha postulado que *Dicerocardium* tal vez también lo hiciera (Seilacher, 1990).

En cuanto a su posición de vida, sería muy parecida a la de *Wallowaconcha* Yancey & Stanley, 1999, reclinado sobre el sustrato con las “alas” horizontales y en contacto con el mismo, pudiendo quedar un poco enterrado.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1998)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Dicerocardium*. Normalmente los miembros de la superfamilia Megalodontoidea aparecen con las conchas recristalizadas o como moldes por lo que se les supone una mineralogía totalmente aragonítica (Carter *et al.*, 1998; Hautmann, 2006a).

### Género *Cornucardia* Koken, 1913

Especie tipo: *Craspedodon hornigii* Bittner, 1901

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)** (Broglia-Loriga *et al.*, 1993)

*Cornucardia* parece estar restringido al Carniense, rango que le asignaron Cox *et al.* (1969), ya que no ha sido citado en otro momento del tiempo geológico (ver distribución paleogeográfica).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: de Irán (Hautmann, 2001a); Carniense de Timor



(Indonesia) (Krumberck, 1924); de Italia (Leonardi, 1943; Rau & Tongiorgi, 1966; Corazzari & Lucchi Garavello, 1980; Broglio-Loriga *et al.*, 1993), del S de los Alpes (Bittner, 1901b), del N de los Alpes (Austria) (Zapfe, 1972), de Alemania y Hungría (Tichy, 1980a), de Eslovenia (Jurkovsek, 1978), de Turquía (Végh Neubrandt *et al.*, 1976).

- Modo de vida: **B, E/SI, S, R, Se**

De las características externas que presenta, como una concha pesada, fuertemente inflada y umbos recurvados, se deduce que lo más probable es que *Cornucardia* viviría reclinado sobre el sustrato, al igual que la mayoría de los miembros de la superfamilia Megalodontoidea. Dado que la concha suele ser grande y pesada, no se descarta que pudiera quedar parcialmente enterrado.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1998)

No se conocen detalles sobre la microestructura de la concha de *Cornucardia*. Normalmente los miembros de la superfamilia Megalodontoidea aparecen con las conchas recristalizadas o como moldes por lo que se les supone una mineralogía totalmente aragonítica (Carter *et al.*, 1998; Hautmann, 2006a).

#### Género *Physocardia* Wöhrmann, 1894

Especie tipo: *Physocardia ogilviae* Wöhrmann, 1894

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Superior (Carniense)** (Fantini Sestini, 1984)

Cox *et al.* (1969) lo consideraron presente durante el Carniense de los Alpes. Posteriormente, fue citado también en el Triásico Medio (Fantini Sestini, 1984).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**

- Dominio Tethys: Triásico Medio: Anisiense de Turquía (Fantini Sestini, 1984); Triásico Superior: Carniense de los Alpes (Frech, 1904; Fürsich & Wendt, 1977), de Turquía (Végh Neubrandt *et al.*, 1976).

- Modo de vida: **B, E/SI S, R, Se**

Similar a *Cornucardia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1998)

La mineralogía y microestructura de *Physocardia* son desconocidas. Normalmente los miembros de la superfamilia Megalodontoidea aparecen con las conchas recristalizadas o como moldes por lo que se les supone una mineralogía totalmente aragonítica (Carter *et al.*, 1998; Hautmann, 2006a).

Género *Carinocardia* Termier & Verriez, 1973

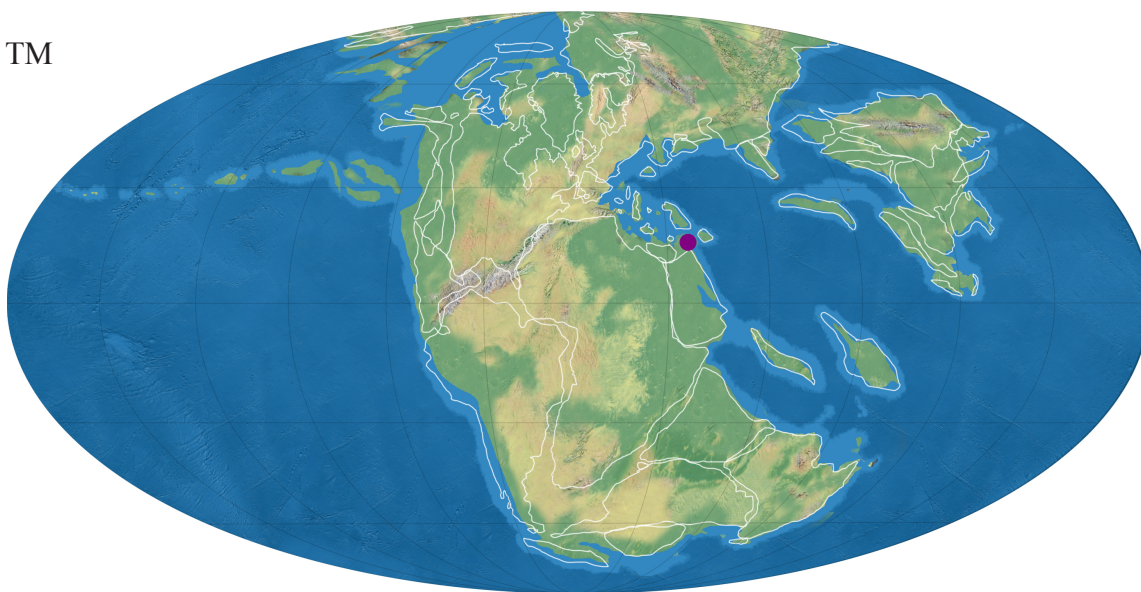
Especie tipo: *Carinocardia atalantiensis* Termier & Verriez, 1973

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense inferior)** (Termier & Verriez, 1973)

El género es creado por Termier & Verriez (1973) en el Triásico Superior de Grecia, concretamente en la región de la Atalantia en el Carniense inferior.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**
  - *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense de Grecia (Termier & Verriez, 1973).
- Modo de vida: **B, E/SI, S, R, Se**

TM



TS

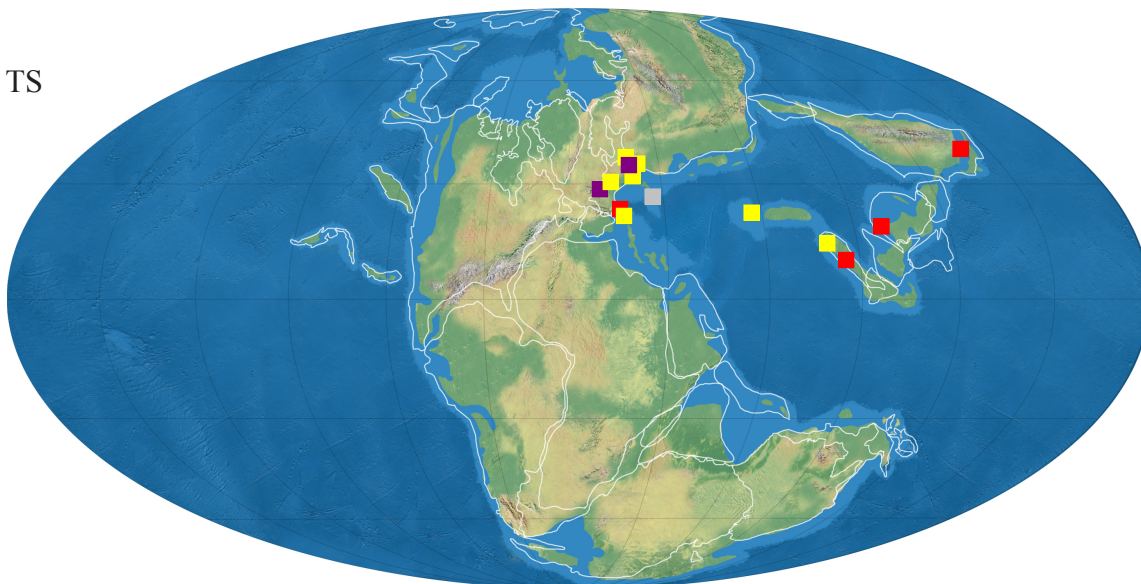


Figura 2.52 - Distribución paleogeográfica para la familia Dicerocardiidae Kutassy: TM.- durante el Triásico Medio; TS.- durante el Triásico Superior. Género *Dicerocardium* Stoppani: ■ Triásico Superior; Género *Cornucardia* Koken: ■ Triásico Superior; Género *Physocardia* Wöhrmann: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Carinocardia* Termier & Verriez: ■ Triásico Superior.

Similar a *Cornucardia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1998)

No se conoce ni la mineralogía ni la microestructura de la concha de *Carinocardia*. Normalmente los miembros de la superfamilia Megalodontoidea aparecen con las conchas recristalizadas o como moldes por lo que se les supone una mineralogía totalmente aragonítica (Carter *et al.*, 1998; Hautmann, 2006a).

## Familia *Wallowaconchidae* Yancey & Stanley, 1999

Género *Wallowaconcha* Yancey & Stanley, 1999

Especie tipo: *Wallowaconcha raylenea* Yancey & Stanley, 1999

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense)** (Yancey *et al.*, 2005)

Aunque *Wallowaconcha* es descrito en Yancey & Stanley (1999), anteriormente ya había sido localizado (Yancey & Stanley, 1987, 1996) en el Triásico Superior. Está distribuido durante el Noriense (Yancey *et al.*, 2005).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Noriense de los Emiratos Árabes (Woods & Yancey, 2004; Yancey *et al.*, 2005), del Himalaya (NW India) (Yancey *et al.*, 2005).
- *Dominio Circumpacífico*: Triásico Superior: Noriense de Oregón (USA) (Yancey & Stanley, 1987; Yancey & Stanley, 1999), de Yukon (Canadá) (Yarnell *et al.*, 1999; Yancey & Stanley, 1999), de Sonora (Méjico) (Yancey & Stanley, 1999).

- Modo de vida: **B, E/SI, S/Q/F, R, Se**

*Wallowaconcha* viviría reclinado sobre el sustrato con el plano de comisura vertical y con un hábito de vida gregario; su posición de vida sería con las “alas” sobre el sustrato de forma horizontal (ver fig. 7, Yancey & Stanley, 1999).

Debido a su morfología aberrante se cree que tal vez pudiera haber establecido relaciones simbióticas con microorganismos. Hay ciertas características, como una concha pesada, gran tamaño y poca facilidad para abrir las valvas que hacen pensar que tal vez estableciera relaciones quimio- o fotosimbióticas (ver Yancey & Stanley, 1999, p. 19-20). Además los wallowacónchidos, cumplen otro de los criterios que, según Seilacher (1990), nos pueden ayudar a identificar la fotosimbiosis en organismos fósiles, y es que aparecen en ambientes tropicales.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Carter *et al.*, 1998)

La mineralogía y microestructura de *Wallowaconcha* son desconocidas, pero probablemente parte de la concha tendría una microestructura prismática (Yancey & Stanley, 1999). Carter *et al.* (1998) considera que los miembros de la superfamilia Megalodontoidea tendrían la concha totalmente aragonítica.



TS

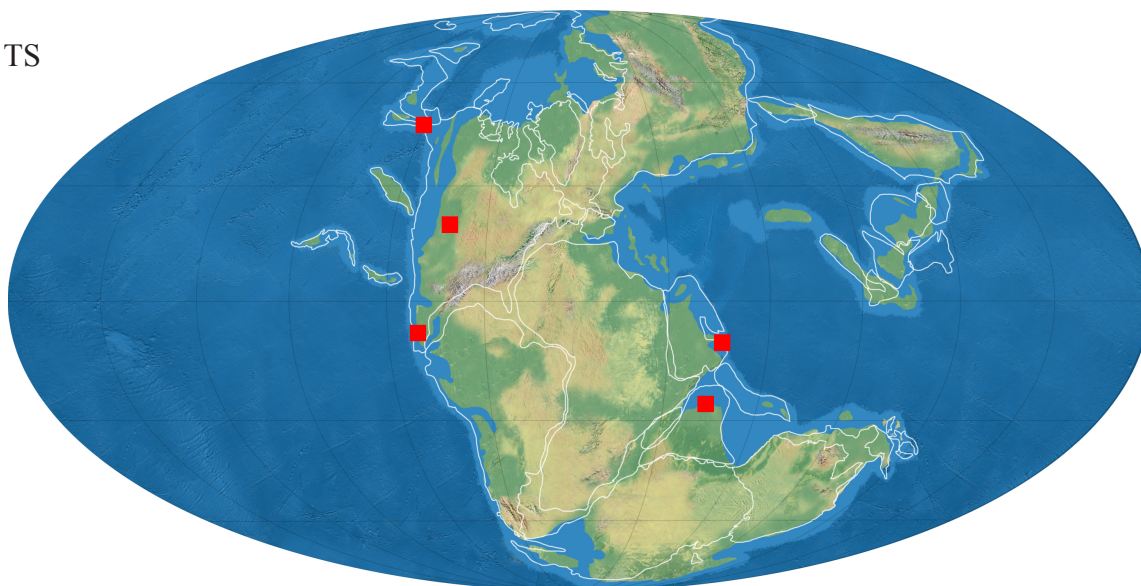


Figura 2.53 - Distribución paleogeográfica para la familia Wallowaconchidae Yancey & Stanley: TS.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Wallowaconcha* Yancey & Stanley: ■ Triásico Superior.

## Superfamilia Lucinoidea Fleming, 1828

### Familia Lucinidae Fleming, 1828

Género *Sinbadiella* Hautmann & Nützel, 2005

Especie tipo: *Sinbadiella pygmaea* Hautmann & Nützel, 2005

- Rango estratigráfico: **Triásico Inferior (Olenekiense)** (Hautmann & Nützel, 2005)

Hautmann & Nützel (2005) describen a *Sinbadiella* en la Formación Moenkopi en sedimentos datados del Olenekiense, siendo la única cita del orden Heterodonta en el Triásico Inferior.

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**
  - Dominio Circumpacífico: Triásico Inferior: Olenekiense de Utah (USA) (Hautmann & Nützel, 2005).
- Modo de vida: **B, I, S/Q?, Es, MI**

Hautmann & Nützel (2005) presuponen que *Sinbadiella*, al igual que los lucínidos actuales, establecería relaciones quimiosimbióticas ya que el Triásico Inferior fue un momento del tiempo geológico en el que la productividad primaria estaba mermada y los ambientes anóxicos predominaban después de la extinción del P/T, aunque tal vez esto sea generalizar demasiado. Lo más probable es que fuera un excavador superficial, dado que los excavadores profundos no aparecen hasta más tarde cuando la recuperación de la extinción es completada (Twitchett, 2006).

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)



No se conocen la microestructura de *Sinbadiella*. Taylor *et al.* (1973) describen para la familia Lucinoidea tres capas aragoníticas, una externa prismática y la media e interna de estructura “cross-lamellar”.

Género *Luciniola* Skeat & Madsen, 1898

Especie tipo: *Venus pumila* Goldfuss, 1840

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Rhaetiense) – Jurásico Inferior (Pliensbachiense)**

Cox *et al.* (1969) lo consideraron presente en el Jurásico Inferior europeo. Durante mucho tiempo se consideró que *Luciniola* aparecía en el Hetangiense, justo después de la extinción del T/J (Hallam, 1987, 1990a). Sin embargo, también ha sido citado en el Rhaetiense (McRoberts *et al.*, 1995). La especie citada es *Luciniola stoppaniana* (Dittmar, 1864). Esta especie fue originalmente descrita en el género *Lucina* Bruguière, 1797 considerado presente desde el Cretácico a la actualidad (Cox *et al.*, 1969). *L. stoppaniana* es abundante en el Rhaetiense de los Alpes y de Hungría (Borghi, 1937; Chiesa, 1949; Vörös, 1981; McRoberts *et al.*, 1995)

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**

En un principio se pensó que este género era endémico del Tethys occidental (Cox *et al.*, 1969). Posteriormente, se ha hallado en Japón y en China.

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Rhaetiense de los Alpes (Italia) (Borghi, 1937; Chiesa, 1949; McRoberts *et al.*, 1995), de Hungría (Vörös, 1981); Jurásico Inferior: Hetangiense de China (Huang, 1986); Hetangiense o Sinemuriense de China (Stiller, 2006 y referencias citadas); Hetangiense – Sinemuriense de Europa (Hallam, 1976, 1977, 1987); Sinemuriense de China (Yin *et al.*, 2004).
- Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Japón (Hayami, 1975).

- Modo de vida: **B, I, S/Q?, Es, MI**

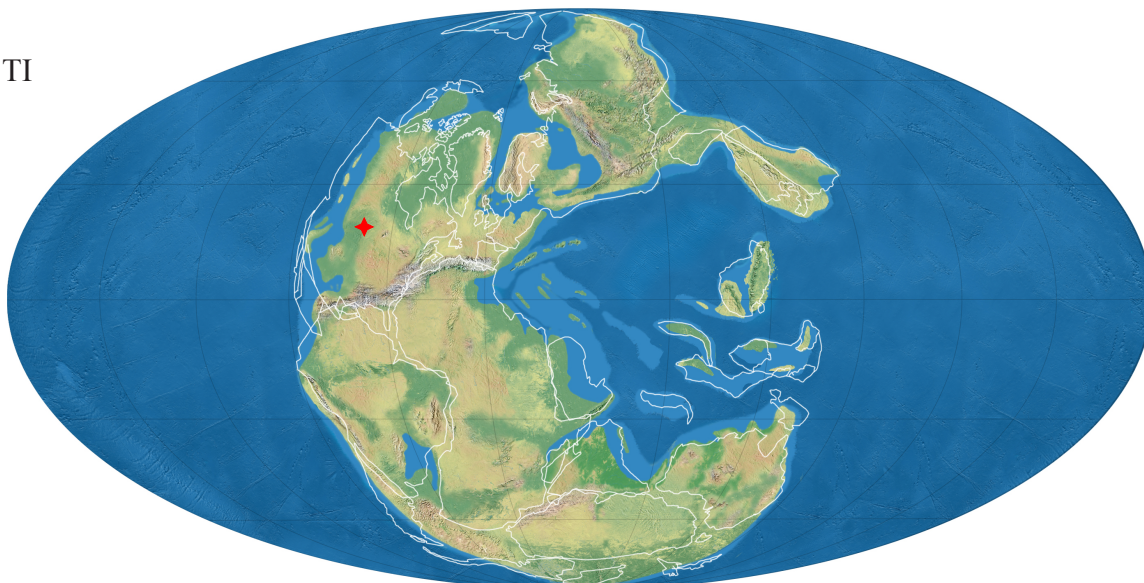
Los miembros actuales de la familia Lucinidae establecen relaciones quimiosimbióticas con bacterias sulfato-reductoras (Beesley *et al.*, 1998). Se cree que tal vez estas relaciones se establecieron desde sus inicios ya que esto explicaría algunas de sus características morfológicas (Seilacher, 1990). Hay algunas características de la concha que se asocian con la endosimbiosis, como la posición del músculo anterior aductor, por lo que se ha postulado que las especies fósiles también establecerían estas relaciones (Taylor & Glover, 2000, 2006).

Lucinidae comprende excavadores sifonados que viven infaunalmente. Según Stiller (2006), *Luciniola* sería un excavador superficial.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Luciniola*. Taylor *et al.* (1973) describen para la superfamilia Lucinoidea tres capas aragoníticas, una externa prismática y la media e interna de estructura “cross-lamellar”.

TI



T/J

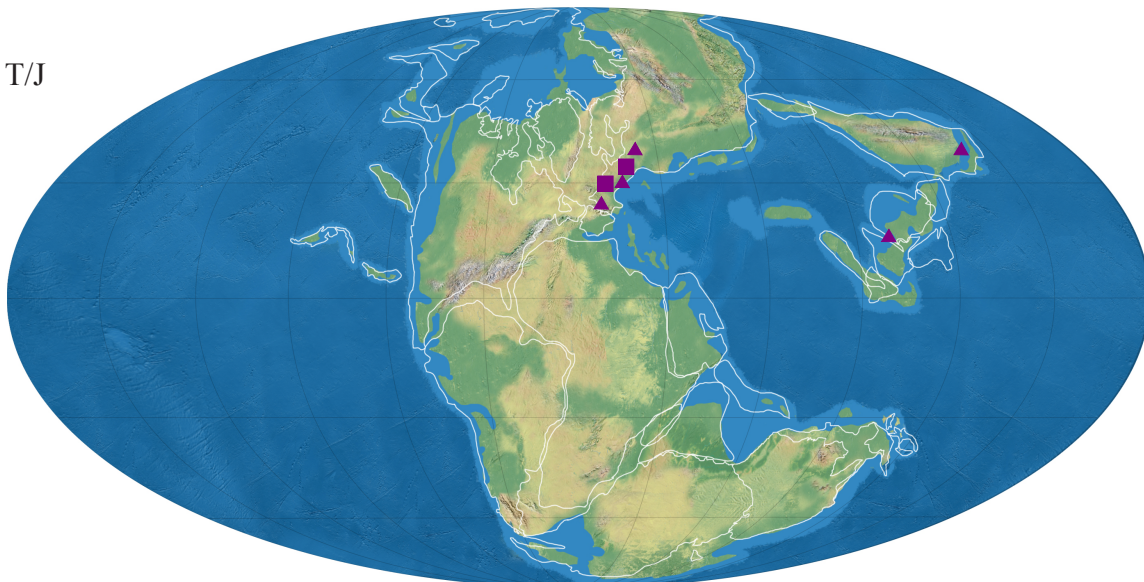


Figura 2.54 - Distribución paleogeográfica para la familia Lucinidae Fleming: TI.- durante el Triásico Inferior; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Sinbadiella* Hautmann & Nützel: ★ Triásico Inferior; Género *Luciniola* Skeat & Madsen: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior.

### Familia Thyasiridae Dall, 1901

#### Género *Storhodon* Giebel, 1856

Especie tipo: *Storhodon liscaviensis* Giebel, 1856

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Ladiniense)** (Hallam, 1981)

El género es descrito por Giebel (1856) en el Muschelkalk de Alemania. Chavan en Cox *et al.* (1969) lo incluye en la familia Thyasiridae, pero Taylor *et al.* (2007a, b) consideran que esta familia tiene su origen en el Cretácico Inferior y que *Storhodon* no pertenece a ella. Aún así no dan indicaciones de donde debería emplazarse *Storhodon*, por lo que provisionalmente seguiremos la asignación de Chavan. El propio Giebel señala que hay cierto parecido entre su nuevo género y *Lucina*, pero aspectos como la charnela no son comparables con este grupo.

TM

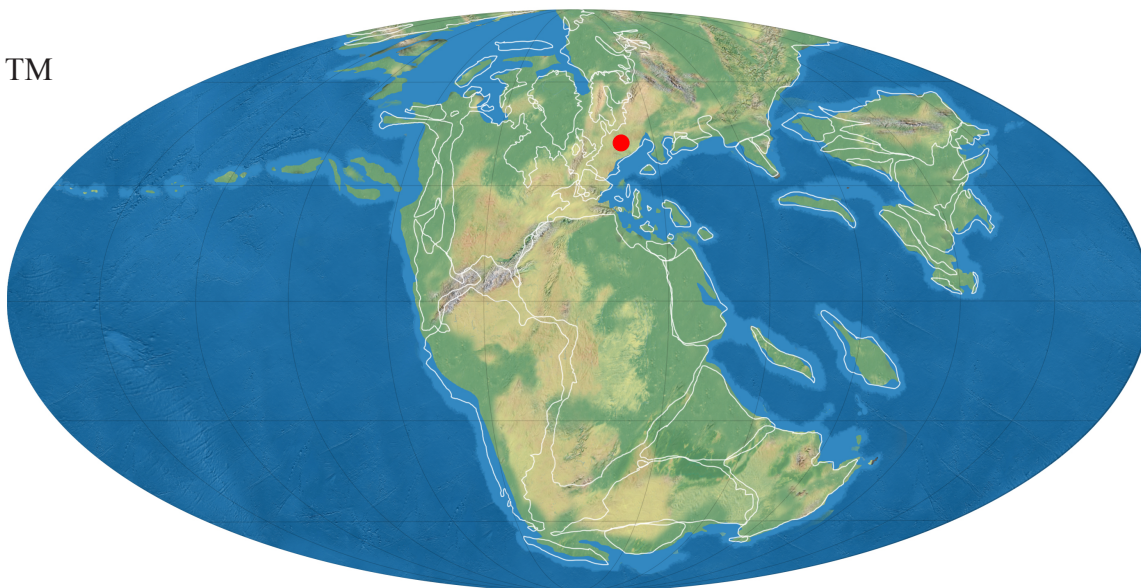


Figura 2.55 - Distribución paleogeográfica para la familia Thyasiridae Dall: TM.- durante el Triásico Medio. Género *Storhodon* Giebel: ● Triásico Medio.

Hallam (1981) lo considera presente en el Ladinense.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**
  - *Dominio Tethys*: Triásico Medio: Muschelkalk de Alemania (Giebel, 1856).
- Modo de vida: ?

Las especies actuales de la familia Thyasiridae suelen habitar zonas profundas y al igual que en el caso de la familia Lucinidae poseen bacterias sulfatoreductoras en sus branquias. Pero es bastante improbable que *Storhodon* pertenezca a esta familia.

- Mineralogía: ?

No se conocen detalles estructurales de la concha de *Storhodon*. Dado que no tenemos clara su asignación taxonómica no podemos asignarle la mineralogía predominante en la familia.

### Familia Fimbridae Nicol, 1950

Género *Schafhaeutlia* Cossmann, 1897 [pro *Gonodon* Schafhaeutl, 1863, non Held, 1837]

Especie tipo: *Gonodon schafhaeutli* Salomon, 1895 [= *Gonodon ovatum* Schafhaeutl, 1863, non *Cyprina ovata* Stoppani, 1860, nec *Isocardia ovata* Goldfuss, 1837] (ver Hautmann, 2001a, p. 123-124)

*Krumbeckia* Diener, 1915 es considerado sinonimia de *Schafhaeutlia* por Hautmann (2001a) (ver discusión para *Krumbeckia* en el apartado 2.5).

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Superior (Rhaetiense)** (Komatsu *et al.*, 2004; Hautmann, 2001a)



Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior, considerándolo presente en Europa y Sudamérica. Posteriormente, el rango ha sido ampliado por nuevos descubrimientos en el Triásico Medio.

El rango de este género puede haber sido ampliado artificialmente, ya que muchas especies en la literatura son atribuidas a *Schafhaeutlia* simplemente por la forma externa y la ornamentación, sin tener en cuenta caracteres internos (Monari, 2003). Esto es lo que ocurre con las citas del género en la costa este del Paleopacífico (ver distribución paleogeográfica).

- **Distribución paleogeográfica: Tethys y Circumpacífico**

Para una distribución más completa en el Tethys occidental ver Monari (2003, p. 882-883). Es citado en el Rhaetiense de Nevada (Laws, 1982; Hallam & Wignall, 2000) pero en ninguno de estos trabajos se describen o figuran los ejemplares. McRoberts (1997a) cita a *Schafhaeutlia* sp. en el Rhaetiense de Sonora (Méjico), pero asigna las dos valvas que encuentra a este género solo por la morfología externa, ya que no se observan caracteres internos. Lo mismo ocurre con las citas del Triásico Superior de Chile (Hayami *et al.*, 1977; Chong & Hillebrandt, 1985) y de Perú (Cox, 1949). Por todo lo expuesto, tomaremos la presencia del género en la costa este del Paleopacífico como dudosa.

- *Dominio Tethys: Triásico Medio:* Anisiense del S de China (Sha *et al.*, 1990; Komatsu *et al.*, 2004a), del S de los Alpes (Monari, 2003); Ladiniense de Italia (Rossi Ronchetti, 1959), de China (Sha *et al.*, 1990); *Triásico Superior:* Carniense de los Alpes (Italia) (Leonardi, 1943; Gelati & Allasinaz, 1964; Allasinaz, 1964a, 1966; Fürsich & Wendt, 1977), de Yugoslavia (Jurkovsek & Jelen, 1990), de Eslovenia (Jelen, 1988), de España (Pérez-Valera *et al.*, 2007); Noriense del W de China (Yao *et al.*, 2007), de Afganistán (Polubotko *et al.*, 2001); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a); Rhaetiense del Tibet? (Yin & McRoberts, 2006), de Hungría? (Vörös, 1981).
- *Dominio Circumpacífico: Triásico Superior:* Carniense de Japón (Hayami, 1975).

- **Modo de vida: B, I, S, Es, Se**

A las especies actuales de *Fimbria*, el único género que tiene presencia en los mares actuales de la familia Fimbriidae, se les supone un modo de vida infaunal superficial, que podrían excavar muy lentamente (Beesley *et al.*, 1998; ver Monari, 2003 para profundizar en el tema). Se las encuentra entre corales en aguas poco profundas.

*Schafhaeutlia* posee una concha globosa, similar a la de algunas especies de *Fimbria* actuales. Lo más probable es que fuera un excavador lento. Sin embargo, Hautmann (2001a), para la especie *Schafhaeutlia sphaerioides* (Boettger, 1880), propone un modo de vida epibentónico. En su opinión, *S. sphaerioides* viviría reclinada libremente sobre el sustrato.

- **Mineralogía: Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de *Schafhaeutlia*. Taylor *et al.* (1973) describen para la superfamilia Lucinoidea tres capas aragoníticas, una externa prismática y la media e interna de estructura “cross-lamellar”. Monari (2003) estudia la estructura de la concha de *Cerkesia contiae* Monari, 2003, miembro de la familia Fimbriidae del Jurásico Superior de Truquía y encuentra la misma estructura.



Género *Sphaeriola* Stoliczka, 1871

Especie tipo: *Sphaeriola madridi* Stoliczka, 1871

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Sinemuriense) – Medio (Calloviense)** (Monari, 2003)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Jurásico (Domeriense [=Pliensbachiense] – Bathoniense). Sin embargo, Monari (2003), repasa la historia del género y lo considera presente desde el Hetangiense al Calloviense.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys, Circumpacífico y Austral**

El género es citado con dudas en el intervalo Hetangiense – Sinemuriense de la Cuenca de Neuquén (Damborenea & Manceñido, 2005b).

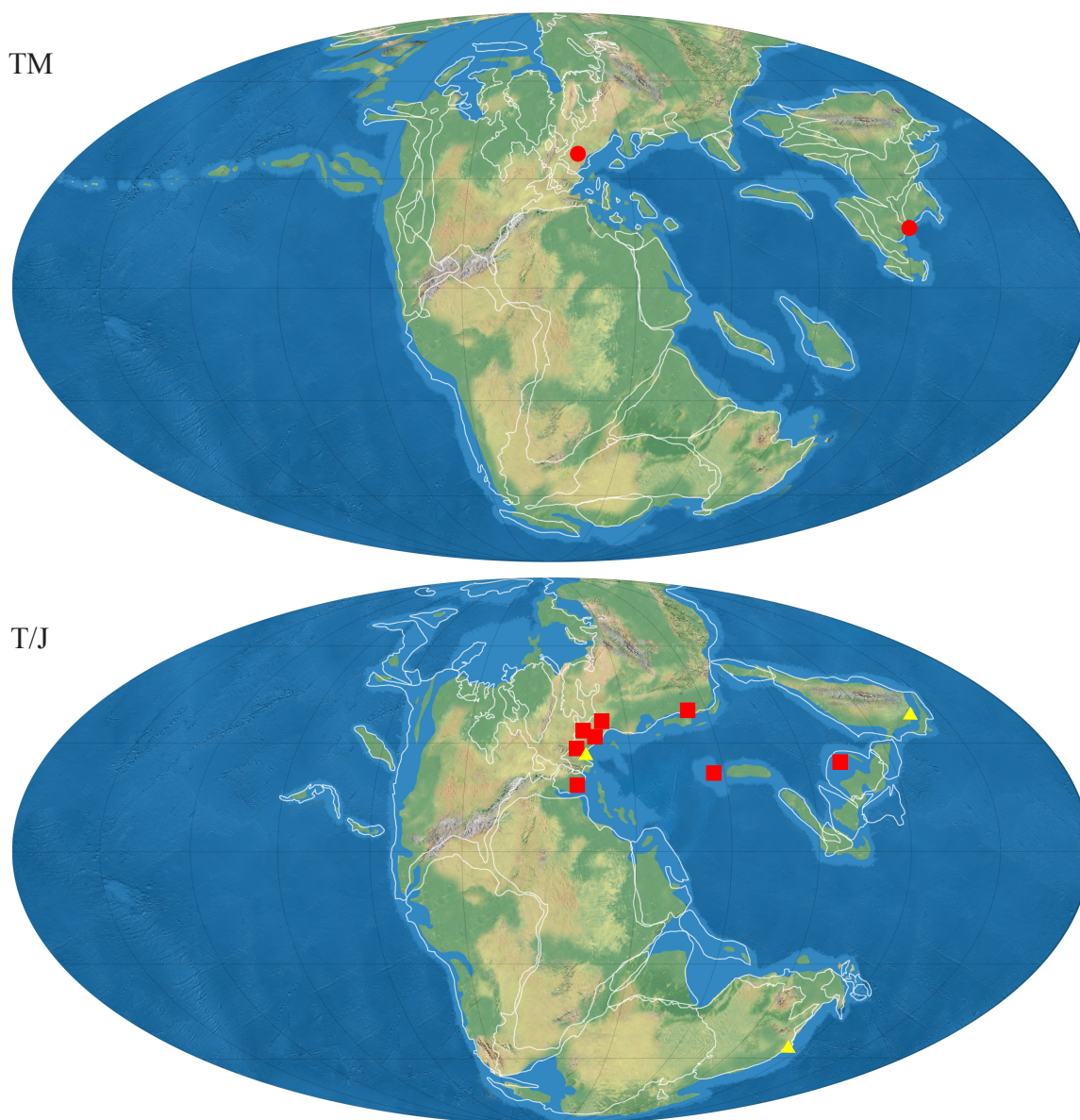


Figura 2.56 - Distribución paleogeográfica para la familia Fimbriidae Nicol: TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Schafshaeutlia* Cossmann: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Sphaeriola* Stoliczka: ▲ Jurásico Inferior.

- *Dominio Tethys: Jurásico Inferior*: Sinemuriense del S de los Alpes (Italia) (Parona, 1890 *vide* Monari, 2003).
- *Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior*: Sinemuriense de Japón (Hayami, 1975).
- *Dominio Austral: Jurásico Inferior*: Hetangiense – Sinemuriense de Nueva Zelanda (Marwick, 1953).

- **Modo de vida: B, I, S/Q, Es, MI**

Las especies actuales de *Fimbria* son excavadoras superficiales, pero el pie no está tan desarrollado como en otros lucinoideos por lo que es un excavador lento (Beesley *et al.*, 1998). Al igual que los miembros de la familia Lucinidae, también tienen bacterias sulfato reductoras en sus branquias, al menos en la especie *F. fimbriata*, estudiada por Taylor & Glover (2000).

Suponemos que *Sphaeriola* tendría un modo de vida similar a *Fimbria*.

- **Mineralogía: Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de *Sphaeriola*. Taylor *et al.* (1973) describen para la superfamilia Lucinoidea tres capas aragoníticas, una externa prismática y la media e interna de estructura “cross-lamellar”. Monari (2003) estudia la estructura de la concha de *Cerkesia contiae* Monari, 2003, miembro de la familia Fimbriidae del Jurásico Superior de Truquía y encuentra la misma estructura.

## Superfamilia Carditoidea Fleming, 1820 (1828)

### Familia Carditidae Fleming, 1820 (1828)

Género *Tutcheria* Cox, 1946

Especie tipo: *Cardium submulticostatum* d’Orbigny, 1850

Cox (1946) incluyó a *Tutcheria* en la familia Astartidae. Sin embargo, Chavan en Cox *et al.* (1969) lo transfirió a la familia Carditidae y es aquí donde lo consideraremos.

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Carniense) – Jurásico Medio (Aalenense)** (Cox, 1946)

Según Cox (1946) el género estaría presente desde el Triásico Superior (Carniense) al Jurásico Medio (Aalenense). La especie más antigua sería *T. parvula* (Trechmann, 1918) y la más moderna, *T. aalensis* Cox, 1946, de la cual solo se tiene un ejemplar y no se ha vuelto a citar. Este es el mismo rango que se le asigna en Cox *et al.* (1969). Posteriormente, solo lo hemos hallado citado en el Jurásico Inferior (Pliensbachense) (Hallam, 1977; Hölder, 1995; Szente, 1997; Harries & Little, 1999).

- **Distribución paleogeográfica: Tethys, Circumpacífico y Austral**

- *Dominio Tethys: Triásico Superior*: Noriense del W de los Cárpatos (Kollarova & Kochanová, 1973); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a); Rhaetiense de los

Alpes (Hautmann, 2001a), Rhaetiense de Inglaterra (Ivimey-Cook *et al.*, 1999); Jurásico Inferior: de Alemania (Hölder, 1995); Hetangiense de Inglaterra (Cox, 1946), de Italia (Gaetani, 1970); Sinemuriense de Portugal (Liu, 1995).

- Dominio Circumpacífico: Triásico Superior: Noriense del SW de Alaska (USA) (Newton, 1986; McRoberts & Blodgett, 2000), de Perú (Körner, 1937; Cox, 1946, 1949), de Oregón (USA) (Newton en Newton *et al.*, 1987), de Vancouver (Canadá) (Tozer, 1962), de Nevada (USA) (Laws, 1982); Rhaetiense de la Columbia Británica (Canadá) (Wignall *et al.*, 2007); Jurásico Inferior: Sinemuriense de Japón (Hayami, 1969 *fide* Sato & Westermann, 1991).
- Dominio Austral: Triásico Superior: Carniense de Nueva Zelanda (Trechmann, 1918; Cox, 1946; Marwick, 1953).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, M**

Su forma externa redondeada, la presencia de lúnula y la ausencia de seno paleal hacen interpretar a este género como un excavador superficial no sifonado (Newton en Newton *et al.*, 1987; Hautmann, 2001a). Por el tipo de facies en que se registra, viviría en aguas poco profundas con preferencia por sustratos arenosos (Newton, *op. cit.*).

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la estructura de la concha de *Tutcheria*. Taylor *et al.* (1973) consideran que los miembros de la superfamilia Carditoidea poseen una concha totalmente aragonítica, generalmente con una capa externa “cross-lamellar” y otra interna “cross-lamellar” compleja.

#### Género *Palaeocardita* Conrad, 1867

Especie tipo: *Cardium austriacum* Hauer, 1853

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense – Rhaetiense)**

Aunque Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Medio – Superior, solo hemos localizado citas del género en el Triásico Superior. Creemos que esto es debido a que la especie *Cardita crenata* Münster in Goldfuss, 1838, que es citada en el Ladiniense (ej. Arthaber, 1908), fue introducida en el género *Palaeocardita* por Chavan en Cox *et al.* (1969). Sin embargo, esta especie es asignada al género *Septocardia* Hall & Whitfield, 1877, por razones sobradamente justificadas (ver Schneider & Carter, 2001, p. 613).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys, Circumpacífico y Austral**

- Dominio Tethys: Triásico Superior: de China (Cowper-Reed, 1927; Gou, 1993; Wen *et al.*, 1976), de Timor (Indonesia) (Krumbeck, 1924); Carniense de Italia (Corazzari & Lucchi Garavello, 1980), de los Alpes (Italia) (Fürsich & Wendt, 1977); Noriense del W de China (Yao *et al.*, 2007); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a), de Yunnan (China) (Yin & McRoberts, 2006), de Australia (Grant-Mackie, 1994), de Omán (Arabia) (Hudson & Jefferies, 1961); Rhaetiense del E de los Alpes (Austria) (Tomašových, 2006b), del Tibet (China) (Hautmann *et al.*, 2005; Yin & McRoberts, 2006), de Irán (Repin, 2001), de Inglaterra (Ivimey-Cook *et al.*, 1999), de Vietnam? (Vu

Khuc & Tran Huyen, 1998), de Sumatra (Boettger, 1880 *fide* Grant-Mackie, 1994), de Hungría (Vörös, 1981), de los Alpes (Italia) (Diener, 1923; Desio, 1929; Conti, 1954), de Burma (Healey, 1907).

- *Dominio Circumpacífico: Triásico Superior*: Noriense de Oregón (USA) (Newton en Newton *et al.*, 1987), de Perú (Cox, 1949), de Sonora (Méjico) (Stanley *et al.*, 1994; Stanley, 1997; Goodwin, 1997; McRoberts, 1997a), de Chile (Hayami *et al.*, 1977; Chong & Hillebrandt, 1985); Rhaetiense de la Columbia Británica (Wignall *et al.*, 2007).
- *Dominio Austral: Triásico Superior*: Carniense de Nueva Zelanda (Trechmann, 1918; Marwick, 1953); Rhaetiense de Argentina (Riccardi *et al.*, 1997, 2004).

- **Modo de vida: B, I, S, Endo/Es, Se/MI**

Stanley (1970) habla de dos modos de vida principales dentro de la familia Carditidae: excavadores superficiales e infaunales endobisados. Para diferenciar entre ambos tipos, aconseja orientarse por el grado de elongación tomado como el cociente entre la longitud y la altura de la concha. En la literatura se han localizado ambas interpretaciones según especies.

*P. silberlingii* Newton, 1987 y *P. stoecklini* Hautmann, 2001 son interpretadas por Newton en Newton *et al.* (1987) y por Hautmann (2001a) respectivamente, como infaunales que vivirían muy cerca de la superficie y endobisadas a rocas u otros fragmentos duros dentro del sedimento, el mismo modo de vida que Stanley (1970) observó para la actual *Cardita floridana* Conrad. Sin embargo, *P. iranica* Hautmann, 2001, es interpretada por su autor como un excavador superficial lento que viviría en sedimentos de grano fino y en ambientes de baja energía.

- **Mineralogía: Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

Taylor *et al.* (1973) consideran que los miembros de la superfamilia Carditoidea poseen una concha totalmente aragonítica, generalmente con una capa externa “cross-lamellar” y otra interna “cross-lamellar” compleja. Esto mismo es lo que interpretan Hayami *et al.* (1977) para sus ejemplares de *P. peruviana* Cox, 1949.

### Género *Septocardia* Hall & Whitfield, 1877

Especie tipo: *Septocardia typica* Hall & Whitfield, 1877

Siguiendo a Schneider & Carter (2001) incluimos a *Septocardia* en Carditidae. Estos autores indican que este género está estrechamente relacionado con *Palaeocardita*. Incluye las especies *S. crenata* (Münster in Goldfuss, 1838) y *S. pichleri* (Bittner, 1895), que han sido consideradas por otros autores en *Palaeocardita* (ver Schneider & Carter, 2001, p. 613).

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Carniense – Rhaetiense)**

Aunque Arthaber (1908) cita a la especie *Cardita crenata* en el Ladiniense de los Alpes, Diener (1923) considera ésta y todas las demás citas de esta especie como Carniense. Mientras que si lo encontramos ampliamente distribuido durante el Triásico Superior, no se ha localizado en el Ladiniense, como indican Cox *et al.* (1969, N554) para esta especie.

Cox *et al.* (1969) consideraron al género presente en el Noriense de Norte y Sur América, por supuesto sin tener en cuenta a las dos especies anteriormente mencionadas, las cuales amplían tanto el rango estratigráfico como la distribución paleogeográfica de este género.



- **Distribución paleogeográfica: Tethys, Circumpacífico y Austral**

Goodwin (1997) y McRoberts (1997a) citan a *Septocardia* sp. en el Noriense de Sonora (Méjico) pero ninguno de los dos trabajos se figura o discute sistemáticamente el material.

- *Dominio Tethys: Triásico Superior:* Carniense de Italia (Bittner, 1895; Schneider & Carter, 2001); Noriense de Irán (Repin, 2001).
- *Dominio Circumpacífico: Triásico Superior:* Noriense de Perú (Cox, 1949), del SW de Alaska (McRoberts & Blodgett, 2000), de Oregón (USA) (Newton en Newton *et al.*, 1987), de Chile (Hayami *et al.*, 1977; Chong & Hillebrandt, 1985); Rhaetiense de la Columbia Británica (Canadá) (Wignall *et al.*, 2007), de Nevada (USA) (Silberling, 1961; Laws, 1982; Hallam & Wignall, 2000; Guex *et al.*, 2003; Lucas & Tanner, 2004).
- *Dominio Austral: Triásico Superior:* Noriense - Rhaetiense de Argentina (Riccardi *et al.*, 1997, 2004).

- **Modo de vida: B, I, S, Endo/Es, Se/MI**

Stanley (1972) propone para la especie *S. crenata* un modo de vida infaunal endobisado, viviendo enterrada muy cerca de la superficie. Sin embargo, al igual que en el caso de *Palaeocardita* (ver modo de vida para este género en la página anterior), la variación interespecífica dentro del género es importante, por lo que otras especies como *S. typica* Hall & Whitfield, 1877, podrían ser excavadoras superficiales.

- **Mineralogía: Aragonítica** (Schneider & Carter, 2001)

Ver Schneider & Carter (2001) para una discusión completa de la microestructura de las especies *S. crenata* y *S. pichleri*.

Género *Schizocardita* Körner, 1937

Especie tipo: *Schizocardita cristata* Körner, 1937

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Noriense)** (Hallam, 1981)

Körner (1937) creó a *Schizocardita* como subgénero de *Cardita* en el Triásico Superior de Perú. Por comparación con las faunas europeas de las Formaciones Cassian o Raibl del Triásico alpino europeo, le asignó edad Ladiniense o Carniense, ya que la primera formación estaba datada en esa época como Triásico Medio pero se considera actualmente de edad Carniense. Cox (1949) que estudia la fauna de la misma zona, le asigna edad Noriense. Posteriormente, Hallam (1981) le asigna edad Noriense de Sudamérica. Cox *et al.* (1969) lo consideran género independiente de *Cardita* y le asigna rango Triásico.

- **Distribución paleogeográfica: Circumpacífico**

El género es endémico de la parte norte de los Andes (Kobayashi & Tamura, 1983; Damborenea, 2002b).

- *Dominio Circumpacífico: Triásico Superior:* Noriense de Perú (Körner, 1937; Hallam, 1981).

T/J

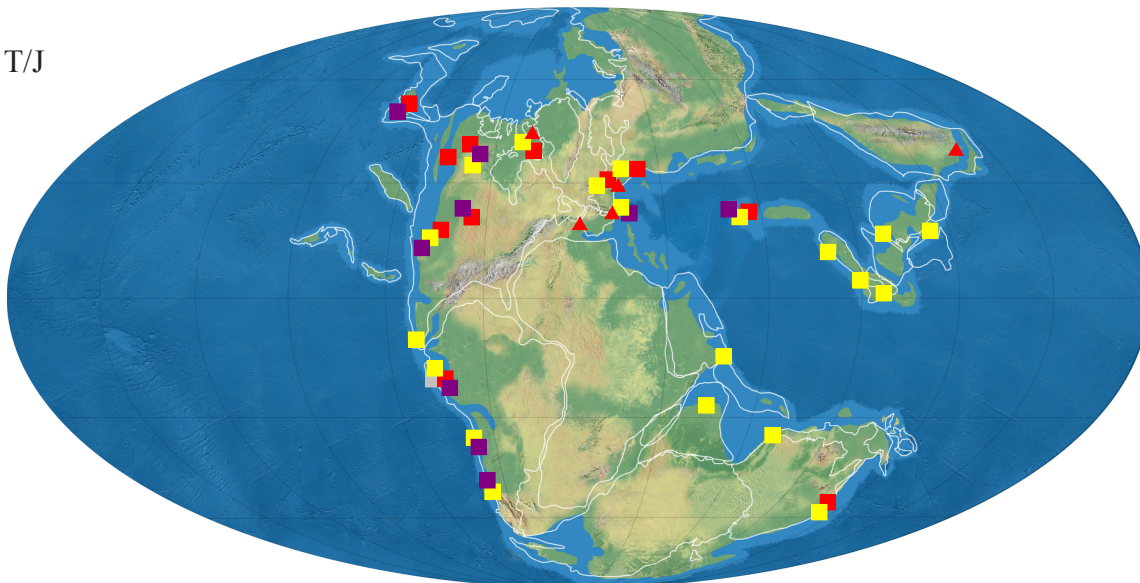


Figura 2.57 - Distribución paleogeográfica para la familia Carditidae Fleming: T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Tutcheria* Cox: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Palaeocardita* Conrad: ■ Triásico Superior; Género *Septocardia* Hall & Whitfield: ■ Triásico Superior; Género *Schizocardita* Körner: ■ Triásico Superior.

- Modo de vida: **B, I/SI, S, Es, MI**

Los integrantes de la familia Carditidae exhiben gran variedad de hábitos de vida, los hay infaunales superficiales, semiinfaunales, bisados e incluso anidadores. Körner (1937) indica que es difícil saber cómo viviría *Schizocardita* ya que no encuentra ninguna morfología similar en la literatura. Por la forma externa nos inclinamos a pensar que sería más bien infaunal o semiinfaunal, ya que tiene un aspecto externo trigoniforme.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la estructura de la concha de *Schizocardita*. Taylor *et al.* (1973) consideran que los miembros de la superfamilia Carditoidea poseen una concha totalmente aragonítica, generalmente con una capa externa “cross-lamellar” y otra interna “cross-lamellar” compleja.

## Superfamilia Crassatelloidea Férussac, 1822

### Familia Astartidae D’Orbigny, 1844 (1884)

Género *Coelopsis* Fischer, 1887

Especie tipo: *Cardita lunulata* J. Sowerby, 1819

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Ladiniense) – Cretácico Inferior (?)** (Cox *et al.*, 1969)

Cox *et al.* (1969) consideran dos subgéneros dentro de *Coelopsis*, *C. (Coelopsis)* presente desde el Triásico Medio al Cretácico Inferior y *C. (Cryptocoelopsis)* Bittner, 1895, en el Triásico Medio (Ladiniense). Hay algo que llama la atención, y es que Kutassy (1931) asigna edad

Carniense a las citas que Cox *et al.* (1969) asignan al Ladiniense y no tienen en cuenta la cita de Wurm (1913) del Ladiniense de Menorca en las Islas Baleares.

Aunque Cox *et al.* (1969) lo consideran presente hasta el Cretácico Inferior, nosotros solo podemos confirmar su presencia hasta el Jurásico Superior (Hayami, 1975; Delvene, 2000).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

- *Dominio Tethys*: Triásico Medio: Ladiniense de España (Wurm, 1913); Triásico Superior: Carniense de los Alpes (Bittner, 1895; Corazzari & Luchi Garavello, 1980); Noriense de Seram (Indonesia) (Hautmann, 2001a); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a).

- Modo de vida: **B, E, S, Epi, Se**

Algunos autores (Delvene, 2000, 2003; Fürsich *et al.*, 2001; Gahr, 2002) lo interpretan como un infaunal no sifonado, excavador superficial, como la mayoría de astártidos (Stanley, 1970). Sin embargo, Hautmann (2001a) compara la morfología de sus ejemplares de *Coelopsis* (*Coelopsis*) *aurea* Hautmann, 2001 y *Coelopsis* (*Coelopsis*) *krumbecki* Hautmann, 2001 con *Opisoma* Stoliczka, 1871, el cual ha sido interpretado como epibentónico que viviría con la concha parcialmente enterrada y reclinado sobre el sustrato (ver Aberhan & Hillebrandt, 1999). Hautmann (2001a) interpreta de la misma manera a las especies anteriores, pero dado su pequeño tamaño supone que serían epibisadas más que reclinadas como es el caso de *Opisoma*. Dada la morfología observada en la mayoría de las especies atribuidas a *Coelopsis*, nos parece más acertada esta interpretación.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la mineralogía o microestructura de la concha de *Coelopsis*. Taylor *et al.* (1973) para la familia Astartidae describen una concha totalmente aragonítica, con una capa externa de estructura “cross-lamellar” y una capa interna formada por prismas “myostracal-type” y trazas de estructura “cross-lamellar” compleja u homogénea.

Género *Astarte* J. Sowerby, 1816

Especie tipo: *Venus scotica* Mton & Rackett, 1807

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Actualidad** (Baumgarte, 1973; Cox *et al.*, 1969)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Jurásico – Actualidad, al igual que otros autores que consideran el origen de *Astarte* en el Hetangiense (Hallam, 1987, 1990a; Schneider, 1995; Sepkoski, 2002). Pero hay ciertos problemas con el origen de este género, porque otros autores consideran que su origen se da en el Triásico Superior (Marincovich *et al.*, 2002). Sin embargo, la especie *Astarte triasina* Roemer, 1851 está presente en el Triásico Medio (Muschelkalk) (Busse, 1972; Baumgarte, 1973; Busse & Horn, 1978) y hace que el origen del género sea más antiguo. La especie citada en el Triásico Superior de Sudamérica es *Astarte inca* Jaworski, 1923, pero Riccardi *et al.* (1997, 2004) la citan como “*Astarte*” *inca*, por lo que tal vez no pertenezca al género *Astarte*.

- Distribución paleogeográfica: Tethys, Circumpacífico y Austral?

- Dominio Tethys: Triásico Medio: Muschelkalk de Alemania (Busse, 1972; Baumgarte, 1973; Busse & Horn, 1978); Anisiense de China (Komatsu *et al.*, 2004a); Triásico Superior: Rhaetiense del Tibet (China) (Yin & McRoberts, 2006), de Inglaterra (Ivimey-Cook *et al.*, 1999); Jurásico Inferior: Hetangiense de China (Gu *et al.*, 1976; Huang, 1986), del Tibet (China) (Yin & McRoberts, 2006), de Inglaterra (Liu, 1995), de Italia (Gaetani, 1970); Sinemuriense de Inglaterra y Francia (Liu, 1995).
- Dominio Circumpacífico: Triásico Superior: de Perú (Jaworski, 1923 *vide* Newton *et al.*, 1987); Noriense del SW de Alaska? (McRoberts & Blodgett, 2000), de Oregón (USA) (Newton *et al.*, 1987).
- Dominio Austral: Triásico Superior: Rhaetiense de Argentina? (Riccardi *et al.*, 1997, 2004).

- Modo de vida: B, I, S, Es, MI

Stanley (1970) estudia varias especies actuales de *Astarte* y observa que son excavadoras superficiales, lentas y no sifonadas. Suponemos un modo de vida similar para las especies pretéritas.

- Mineralogía: Aragonítica (Taylor *et al.*, 1973)

Taylor *et al.* (1973) estudian la microestructura de la concha de varias especies actuales, comprobando que todas tienen la concha totalmente aragonítica. Además, observan que la capa externa es siempre de estructura “cross-lamellar”, mientras que la interna varía según especies, entre homogénea y “cross-lamellar” compleja, pero siempre con prismas miostracales.

#### Género *Coelastarte* Boehm, 1893

Especie tipo: *Astarte excavata* Sowerby, 1821

Anteriormente al trabajo de Hayami (1958d), *Coelastarte* era considerado subgénero de *Astarte* J. Sowerby, 1816. Hayami lo considero a nivel genérico ya que en su opinión era perfectamente distinguible de *Astarte* y otros géneros relacionados. Cox *et al.* (1969) relegaron a *Coelastarte* como subgénero de *Neocrassina* Frischer, 1886. Sin embargo, Gardner & Campbell (2002) deciden mantener separados a ambos taxones y elevar a nivel de género a *Coelastarte*. Esta decisión viene avalada por diferencias en la charnela de ambos géneros entre otros aspectos y es lo que seguimos en este trabajo.

- Rango estratigráfico: Jurásico Inferior (Hetangiense) – Cretácico Superior (Turonense) (Hayami, 1958d; Cox *et al.*, 1969)

Cox *et al.* (1969) lo consideraron presente desde el Jurásico Medio (Aaleniense) al Cretácico Superior (Turonense). Sin embargo, el género parece tener origen en el Hetangiense de Japón (Hayami, 1958d, 1975; Sato & Westermann, 1991). Aunque solo hemos localizado el género hasta el Jurásico Superior (Tithoniense) (Hayami, 1975; Fürsich, 1981), seguiremos a Cox *et al.* (1969), ya que no hemos tenido acceso a la literatura original de la cual proviene esa cita.



- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**

Aunque durante nuestro intervalo de estudio solo lo encontramos presente en Japón, durante el resto del Jurásico su distribución es más amplia (Cox *et al.* 1969; Gardner & Campbell, 2002).

- *Dominio Circumpacífico*: Jurásico Inferior: Hetangiense de Japón (Hayami, 1958d, 1975; Sato & Westermann, 1991; Sugawara & Kondo, 2004; Kondo *et al.*, 2006).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, MI**

Similar a *Praeconia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la mineralogía o microestructura de la concha de *Coelastarte*. Taylor *et al.* (1973), para la familia Astartidae describen una concha totalmente aragonítica, con una capa externa de estructura “cross-lamellar” y una capa interna formada por prismas “myostracal-type” y trazas de estructura “cross-lamellar” compleja u homogénea.

Género *Astartopsis* De Loriol, 1891

Especie tipo: *Astartopsis elongata* De Loriol, 1891

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Sinemuriense), Jurásico Superior (Oxfordiense)**

Según Cox *et al.* (1969) el género se conoce en materiales del Jurásico (L. Lusitan.). Según Septonfaine (1995) los sintipos de *A. elongata* provienen del Rauraciense (=Oxfordiense) de Suiza. A parte de estas citas en el Jurásico Superior, solo se ha localizado el género en el Jurásico Inferior (Sinemuriense) del Sur de China según Chen (1988), el cual describe tres especies: *Astartopsis menkei* (Dunker) en las formaciones Xintianmen, Tianmen’ao y Upper Jinji; *Astartopsis subovalis* Chen en la formación Xintianmen y *Astartopsis* sp. en la formación Upper Jinji.

No se tiene constancia del género en ningún otro lugar.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental**

- *Dominio Tethys*: Jurásico Inferior: Sinemuriense del S de China (Chen, 1988).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, MI**

Lo más probable, según la morfología externa de la concha que presenta *Astartopsis*, es que fuera un excavador superficial.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la mineralogía o microestructura de la concha de *Astartopsis*. Taylor *et al.* (1973), para la familia Astartidae describen una concha totalmente aragonítica, con una capa

externa de estructura “cross-lamellar” y una capa interna formada por prismas “myostracal-type” y trazas de estructura “cross-lamellar” compleja u homogénea.

Género *Nicaniella* Chavan, 1945

Especie tipo: *Astarte communis* Zittel & Goubert, 1861

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Hetangiense) – Paleoceno** (Hayami, 1964; Cox *et al.*, 1969)

Cox *et al.* (1969) consideraron a *Nicaniella* presente desde el Jurásico Medio al Paleoceno y con dudas lo citan también en el Plioceno, aunque el género ya había sido citado en el Hetangiense de Vietnam (Hayami, 1964).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental**

Durante sus inicios lo encontramos citado en el Tethys oriental, pero a partir del Pliensbachiense su distribución se amplía considerablemente (Hallam, 1976, 1977; Fürsich *et al.*, 1991, 2001, 2005; Liu, 1995; Holzapel, 1998; Harries & Little, 1999; Gahr, 2002; Delvene, 2003; Fürsich & Thomsen, 2005).

- Dominio Tethys: Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense de China (Stiller, 2006 y referencias citadas), de Vietnam (Hayami, 1964; Sato & Westermann, 1991).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, MI**

*Nicaniella* es considerado un excavador superficial no sifonado y lento debido a la morfología que presenta: “*conchas fuertemente infladas, líneas con marginales marcadas y concha gruesa*” (Delvene, 2000).

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la mineralogía o microestructura de la concha de *Nicaniella*. Taylor *et al.* (1973), para la familia Astartidae describen una concha totalmente aragonítica, con una capa externa de estructura “cross-lamellar” y una capa interna formada por prismas “myostracal-type” y trazas de estructura “cross-lamellar” compleja u homogénea.

Género *Radiastarte* Chen & Liu, 1976

Especie tipo: *Radiastarte yizhangensis* Chen & Liu, 1976

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)** (Gu *et al.*, 1976)

Chen & Liu en Gu *et al.* (1976) describen el género *Radiastarte* en el Carniense de Hunnan (China). El género es endémico de China (Kobayashi & Tamura, 1983a).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental**

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Carniense de Hunnan (China) (Gu *et al.*, 1976; Kobayashi & Tamura, 1983a).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, MI**

Similar a *Nicaniella*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la mineralogía o microestructura de la concha de *Radiastarte*. Taylor *et al.* (1973), para la familia Astartidae describen una concha totalmente aragonítica, con una capa externa de estructura “cross-lamellar” y una capa interna formada por prismas “myostracal-type” y trazas de estructura “cross-lamellar” compleja u homogénea.

Género *Neocrassina* Fischer, 1886

Especie tipo: *Astarte obliqua* Deshayes, 1830

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Hetangiense)–Cretácico Inferior (Berriasiense)** (Scholz *et al.*, 2008; Hayami, 1975)

Cox *et al.* (1969) consideró dos subgéneros dentro de *Neocrassina*, *N.* (*Neocrassina*) y *N.* (*Coelastarte*) Böhm, 1893. Solo tendremos en cuenta el primero, ya que *Coelastarte* se considera a nivel genérico (ver discusión para *Coelastarte* en esta misma familia). El rango asignado para *N.* (*Neocrassina*) por Cox *et al.* (1969) es Jurásico Inferior (Liásico superior) – Cretácico Inferior. Posteriormente, Damborenea en Damborenea & González-León (1997) hallaron unos ejemplares en el Jurásico Inferior (Hetangiense?, Sinemuriense?) que asignaron con dudas a este género ya que no se observaban caracteres internos. Scholz *et al.* (2008) confirman esta presencia en la misma edad y zona con la especie *N. guexi* d’Orbigny, 1850.

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**

Aunque durante nuestro intervalo de estudio solo lo encontramos citado en el dominio Circumpacífico, posteriormente su presencia se amplía al Tethys (Hallam, 1972, 1976, 1977; Pugaczewska, 1986; Liu, 1995; Holzapfel, 1998; Gahr, 2002), el dominio Austral (Gardner & Campbell, 1997, 2002) y boreal (Fürsich, 1982)

- *Dominio Circumpacífico*: Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense de Sonora (Méjico) (Damborenea en Damborenea & González-León, 1997?; Scholz *et al.*, 2008).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, MI**

Lo más probable, en función de su morfología y comparándolo con especies actuales de la familia Astartidae, es que *Neocrassina* fuera un excavador superficial. A juzgar por el grosor de su concha y su forma externa ovalada sería un excavador lento.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la mineralogía o microestructura de la concha de *Neocrassina*. Taylor *et al.* (1973), para la familia Astartidae describen una concha totalmente aragonítica, con una capa externa de estructura “cross-lamellar” y una capa interna formada por prismas “myostracal-type” y trazas de estructura “cross-lamellar” compleja u homogénea.

Género *Praeconia* Stoliczka, 1871

Especie tipo: *Astarte terminalis* Roemer, 1842

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense) – Jurásico Superior (Tithoniense)** (Hautmann, 2001; Liu, 1995)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango durante el Jurásico (Lias. – Lusitan.). Posteriores hallazgos han ampliado el rango estratigráfico observado de este género. Lo consideramos presente desde el Triásico Superior (Hautmann, 2001a) al Jurásico Superior (Hallam, 1976, 1977; Liu, 1995).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**

Es citado en la transición entre el Triásico y el Jurásico en el Sur del Tibet (Hautmann *et al.*, 2005) pero en este trabajo ni se figura ni se describe el material, por lo que no podemos asegurar la presencia del género en esta zona.

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a); Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense de Italia (Gaetani, 1970).
- Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Japón (Hayami, 1975).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, MI**

Las especies actuales de esta familia son excavadores superficiales poco activos que viven en aguas frías (Beesley *et al.*, 1998). Lo más probable es que *Praeconia* fuera un excavador superficial filtrador que viviría muy cerca de la superficie del sedimento, tal como ha sido interpretado por Hautmann (2001a) y (Gahr, 2002).

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la mineralogía o microestructura de la concha de *Praeconia*. Taylor *et al.* (1973), para la familia Astartidae describen una concha totalmente aragonítica, con una capa externa de estructura “cross-lamellar” y una capa interna formada por prismas “myostracal-type” y trazas de estructura “cross-lamellar” compleja u homogénea.

Género *Opis* Defrance, 1825

Especie tipo: *Trigonia cardissoides* Lamarck, 1819

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense) – Cretácico Superior (Maastrichtiense)** (Hautmann, 2001a; Hayami, 1975)

Cox *et al.* (1969) consideran tres subgéneros dentro de *Opis*, *O. (Opis)*, *O. (Pachyopis)* Bigot, 1895 y *O. (Trigonopis)* Fischer, 1887, asignándoles rango desde el Jurásico Inferior al Cretácico Superior. De estos tres subgéneros, el único que tenemos representado en nuestro intervalo de estudio es *O. (Trigonopis)*.

Gardner & Campbell (2002) consideran a *Trigonopis* como género, diferenciándolo de



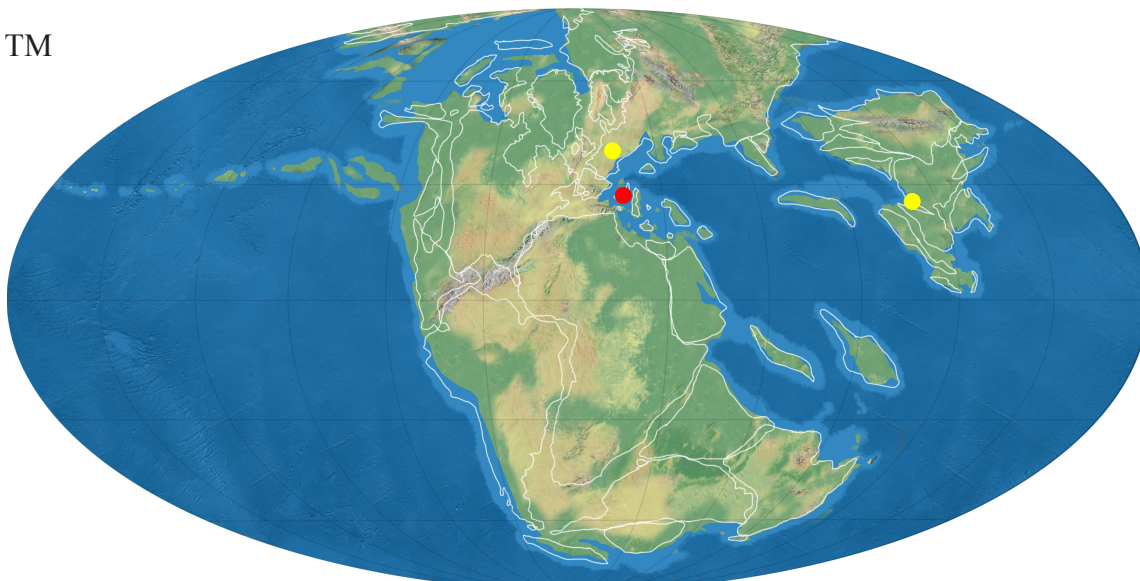
*Opis* por la dentición de la charnela y consideramos que es una decisión acertada. El problema con el que nos encontramos para aceptar esta postura, es que los ejemplares atribuidos a *O.* (*Trigonopsis*) en el Triásico Superior por Hautmann (2001a) son dudosamente atribuidos a este subgénero y no puede observarse la charnela, aspecto imprescindible para la discriminación entre ambos según Gardner & Campbell (2002).

- Distribución paleogeográfica: Tethys oriental

Aunque durante nuestro intervalo de estudio solo lo encontramos presente en el Tethys oriental, en el Jurásico su distribución se amplía (Hayami, 1975; Liu, 1995; Gardner & Campbell, 2002).

- *Dominio Tethys: Triásico Superior:* Noriense de Irán y China (Hautmann, 2001a);

TM



T/J

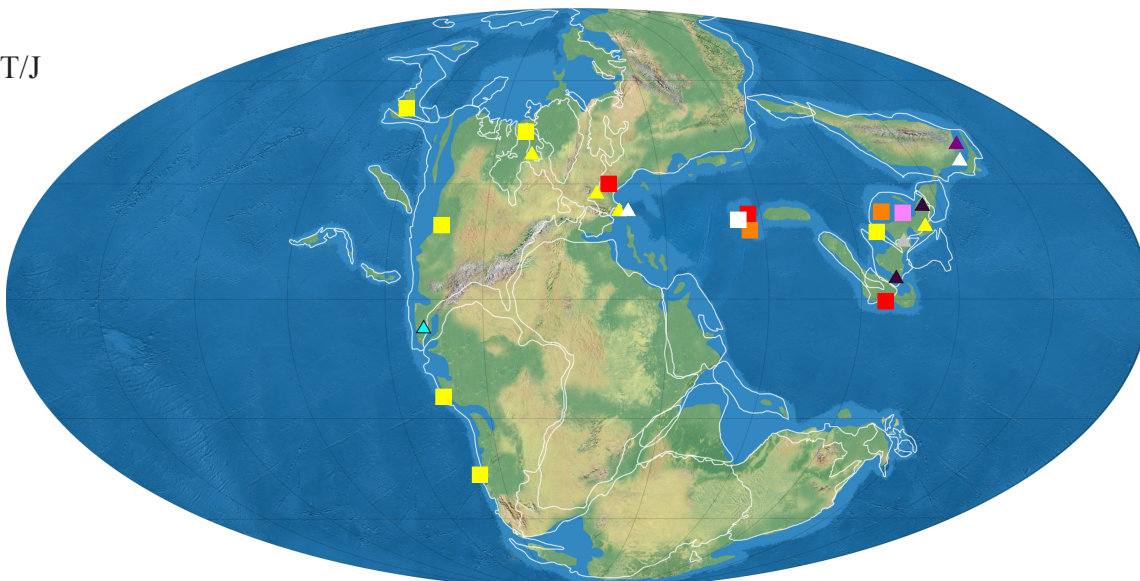


Figura 2.58 - Distribución paleogeográfica para la familia Astartidae D'Orbigny: TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Coelopsis* Fischer: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Astarte* J. Sowerby: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Coelastarte* Boehm: ▲ Jurásico Inferior; Género *Astartopsis* De Loriol: ▲ Jurásico Inferior; Género *Nicaniella* Chavan: ▲ Jurásico Inferior; Género *Radiastarte* Chen & Liu: ■ Triásico Superior; Género *Neocrassina* Fischer: ▲ Jurásico Inferior; Género *Praeconia* Stoliczka: □ Triásico Superior △ Jurásico Inferior; Género *Opis* DeFrance: ■ Triásico Superior.

Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a).

- Modo de vida: **B, E, S, R, Se**

Por la morfología de la concha, Hautmann (2001a) le asigna un modo de vida similar a *Coelopsis* Fischer, 1887, ya que es improbable que estos bivalvos fueran excavadores. El problema, es que en los ejemplares atribuidos a *O. (Trigonopsis)* por Hautmann, no hay evidencia de que pudiera ser bisado, por lo que considera que viviría en ambientes de baja energía.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la mineralogía o microestructura de la concha de *Opis*. Taylor *et al.* (1973), para la familia Astartidae describen una concha totalmente aragonítica, con una capa externa de estructura “cross-lamellar” y una capa interna formada por prismas “myostracal-type” y trazas de estructura “cross-lamellar” compleja u homogénea.

## Familia Cardiniidae Zittel, 1881

Género *Cardinia* Agassiz, 1841

Especie tipo: *Unio listeri* J. Sowerby, 1817

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense) – Jurásico Inferior (Toarciense)** (Cox *et al.*, 1969)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Carniense – Toarciense, señalando que los registros en el Bajociense no se tenían en cuenta por estar basados en material mal conservado y por tanto poco aceptable. El rango se mantiene inalterado ya que no se han localizado citas de edad anterior o posterior.

- Distribución paleogeográfica: **Cosmopolita**

Aunque nosotros no hemos encontrado ninguna cita en el dominio Boreal, Cox *et al.* (1969) le asigna distribución cosmopolita y Kobayashi & Tamura (1983b) indican que el género aparece en Japón y el E de Siberia en el Triásico Superior.

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Rhaetiense de Suiza (Diener, 1923; Kutassy, 1931), de Italia (Mariani, 1919), de Vietnam (Vu Khuc & Tran Huyen, 1998), de Inglaterra (Ivimey-Cook *et al.* 1999); Jurásico Inferior: Hetangiense de Italia (Conti, 1954; Gaetani, 1970); Hetangiense – Sinemuriense de Vietnam (Hayami, 1964; Sato & Westermann, 1991), de Inglaterra y España (Liu, 1995); Sinemuriense de Portugal y Francia (Liu, 1995).
- Dominio Circumpacífico: Triásico Superior: de Perú (Rangel, 1978); Carniense de California (USA) (Smith, 1927), de Japón (Nakazawa, 1956; Hayami, 1975); Jurásico Inferior: Sinemuriense de Japón (Hayami, 1975), de Chile? (Covacevich *et al.*, 1991).
- Dominio Austral: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Argentina (Riccardi *et al.*, 1991; Damborenea & Manceñido, 2005b).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, MI**

Por la morfología externa que presenta lo más probable es que fuera un excavador superficial y asifonado, ya que la línea paleal que se observa es simple y sin seno paleal. El grosor de la concha y su morfología globosa nos indica que sería un excavador lento, como lo son el resto de excavadores de esta familia.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Cardinia*. Le suponemos una mineralogía totalmente aragonítica como ha sido propuesta para la superfamilia Crassatelloidea por Taylor *et al.* (1973).

### Género *Balantioselena* Speden, 1962

Especie tipo: *Balantioselena gairi* Speden, 1962

Speden en Gair *et al.* (1962) creó el género y lo incluyó en la familia Astartidae. Sin embargo, posteriormente se ha incluido en Cardiiniidae (Cox *et al.*, 1969), familia con la cual guarda más relación (Morris, 1978).

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Ladiniense)** (Speden en Gair *et al.*, 1962)

Speden (*op. cit.*) localiza a *Balantioselena* en el Ladiniense y parece registrarse exclusivamente en esta edad. Posteriormente, es citado en el mismo momento del tiempo geológico en varios trabajos donde no se discute sistemáticamente (Campbell & Force, 1973; Retallack & Ryburn, 1982; Campbell, 1987).

- Distribución paleogeográfica: **Austral**

- *Dominio Austral*: Triásico Medio: Ladiniense de Nueva Zelanda (Speden en Gair *et al.*, 1962).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, MI**

Dentro de esta familia y a rasgos generales, encontramos géneros con formas compactas y otros con formas elongadas (Stanley, 1972). Las primeras suelen ser excavadoras superficiales, mientras que las segundas tendrían más bien un modo de vida endobisado. Basándonos en la morfología de la concha (ver descripción y figuras en Speden, *op. cit.*), como son un contorno subcircular, concha gruesa e inflada, umbos prosógiros y lúnula profunda, lo más probable es que *Balantioselena* fuera un excavador superficial lento y no sifonado.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Balantioselena*. Le suponemos una mineralogía totalmente aragonítica como ha sido propuesta para la superfamilia Crassatelloidea por Taylor *et al.* (1973).

Género *Isopristes* Nicoll & Allen, 1953

Especie tipo: *Isopristes crassus* Nicol & Allen, 1953

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense)**

El género fue descrito en el Noriense de Perú (Cox *et al.*, 1969). Posteriormente, ha sido citado también en el Noriense de Chile (Hayami *et al.*, 1977).

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**

*Isopristes* es endémico del norte de los Andes (Damborenea, 2002b).

- Dominio Circumpacífico: Triásico Superior: Noriense de Perú (Nicol & Allen *vide* Cox *et al.*, 1969), de Chile (Hayami *et al.*, 1977).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, MI**

Similar a *Cardinia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Hayami *et al.*, 1977)

Hayami *et al.* (1977) interpretan para sus ejemplares de *Isopristes* sp., una concha totalmente aragonítica, con una capa externa “cross-lamellar” y otra interna de estructura “cross-lamellar” compleja u homogénea.

Género *Minepharus* Tokuyama, 1958

Especie tipo: *Palaeopharus (Minepharus) triadicus* Tokuyama, 1858

*Minepharus* fue originalmente creado como subgénero de *Palaeopharus* (familia Actinodontophoridae) (Hayami, 1975), pero ya Newell en Cox *et al.* (1969) lo incluyó, con ciertas reservas, en la familia Cardiniidae. Posteriormente, Hayami (1975, p. 170) justifica el por qué del cambio de familia y cuales pudieron ser las razones que llevaron a Tokuyama a incluirlo como subgénero de *Palaeopharus*.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)** (Hayami, 1975)

El género ha sido hallado en el Carniense de Japón (Hayami, 1975). Waller en Waller & Stanley (2005) encuentra una sola valva de lo que creen que podría ser una nueva especie de *Minepharus*, pero ni la figuran ni la describen quedando a la espera de que nuevos hallazgos permitan disponer de mejores ejemplares.

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**

- Dominio Circumpacífico: Triásico Superior: Carniense de Japón (Hayami, 1975).

- Modo de vida: **B, SI, S, Endo, Se**



*Minepharus* presenta una concha elongada, modioliforme, al igual que otros miembros de la superfamilia Crassatelloidea (Stanley, 1972). Lo más probable es que viviera endobisado, de forma similar a como es interpretado el género paleozoico *Cypricardinia* Hall, 1859 (Stanley, 1972).

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Minepharus*. Le suponemos una mineralogía totalmente aragonítica como ha sido propuesta para la superfamilia Crassatelloidea por Taylor *et al.* (1973).

#### Género *Torastarte* Marwick, 1953

Especie tipo: *Torastarte bensoni* Marwick, 1953

*Torastarte* fue originalmente incluido en la familia Astartidae (Marwick, 1953). Posteriormente, se encontraron ejemplares con la charnela conservada que permitieron afirmar que estaba estrechamente relacionado con *Cardinia* Agassiz, 1841 y fue reubicado en la familia Cardiniidae (Fleming, 1957), que es donde lo consideran Cox *et al.* (1969). Hallam (1981) cita al género como “*Toroastarte*” (error tipográfico) en el Triásico Superior de Nueva Zelanda.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Rhaetiense) – Jurásico Inferior (Toarciense)** (Marwick, 1953; Kear, 1961)

Marwick (1953) describe a *Torastarte* proveniente de sedimentos datados como Otapirian (=Rhaetiense) en Nueva Zelanda. Posteriormente, el género es también localizado en el piso regional Ururoan (=Hetangiense – Toarciense, según Hudson, 2003) (Kear, 1961).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Austral**

Durante un tiempo se le consideró endémico de Nueva Zelanda, pero nuevos hallazgos en el Tethys oriental han ampliado su distribución.

- Dominio Tethys: Jurásico Inferior: Sinemuriense de China (Chen, 1988; Stiller, 2006).
- Dominio Austral: Triásico Superior: Rhaetiense de Nueva Zelanda (Marwick, 1953; Fleming, 1957); Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense de Nueva Zelanda (Kear, 1960).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, MI**

Similar a *Cardinia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Torastarte*. Le suponemos una mineralogía totalmente aragonítica como ha sido propuesta para la superfamilia Crassatelloidea por Taylor *et al.* (1973).

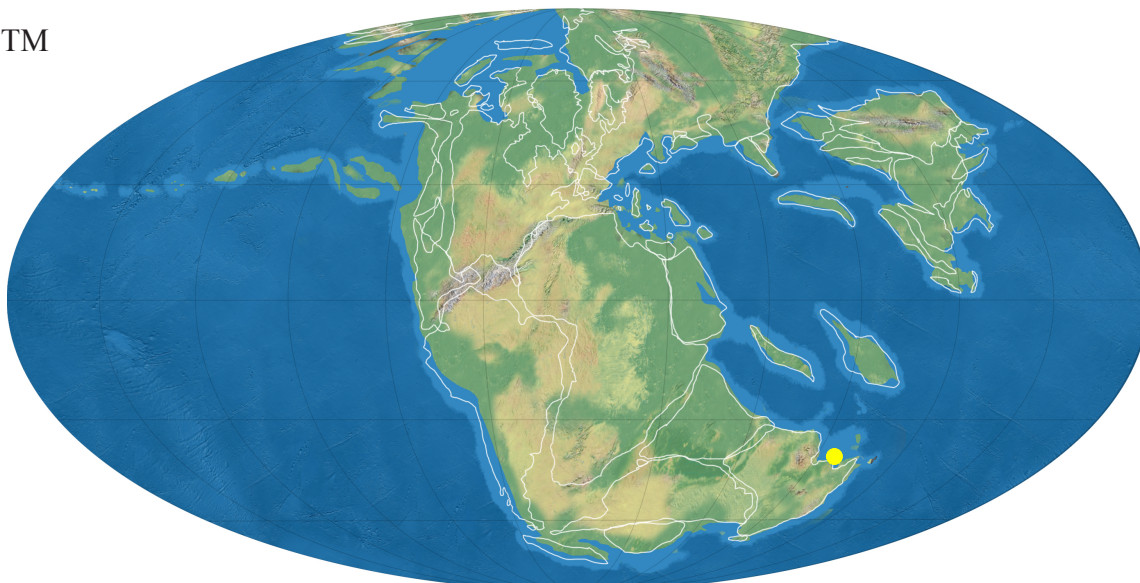
Género *Pseudastarte* Cossmann, 1921

Especie tipo: *Astarte (Pseudastarte) emarginata* Cossmann, 1921

- Rango estratigráfico: Jurásico Inferior (Hetangiense – Sinemuriense) (Stiller, 2006)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Hetangiense en Francia, que es donde se describió la única especie que componía este género. Posteriormente, Chen (1988) reasigna a *Pseudastarte* a la especie *Cardinia exigua* Terquem, 1855, que halla en el Sinemuriense de China. Stiller (2006) cita a *Pseudastarte* aff. *exigua* (Terquem, 1855), ya que cree que los ejemplares chinos son diferentes de los europeos pero que es necesario hallar nuevo material, ya que en el que encuentran en China no se observa la charnela.

TM



T/J

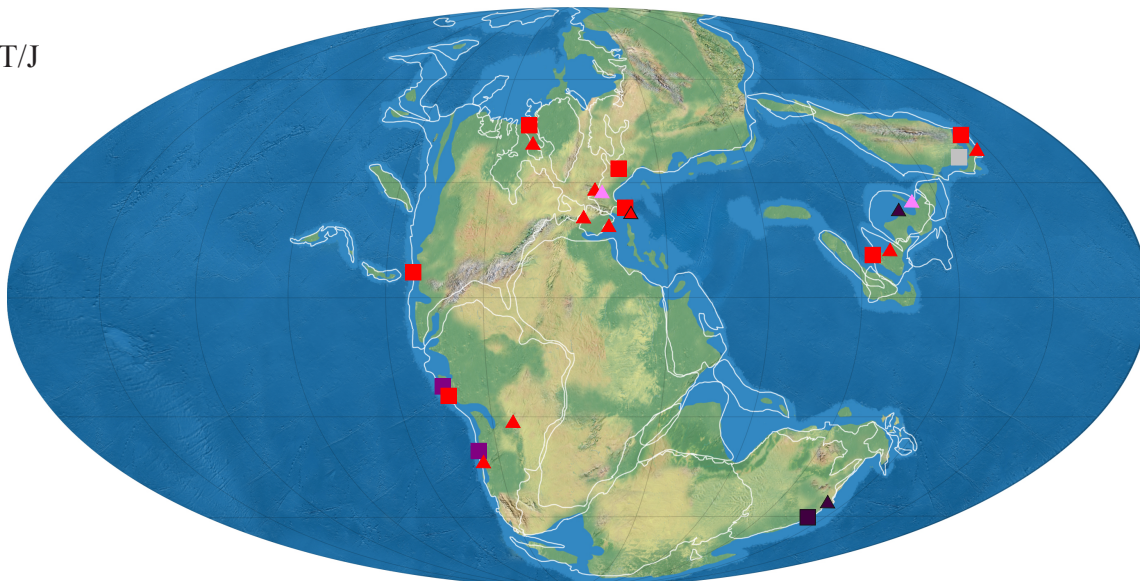


Figura 2.59 - Distribución paleogeográfica para la familia Cardiniidae Zittel: TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Cardinia* Agassiz: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Balantioselena* Speden: ● Triásico Medio; Género *Isopristes* Nicoll & Allen: ■ Triásico Superior; Género *Minepharus* Tokuyama: ■ Triásico Superior; Género *Torastarte* Marwick: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Pseudastarte* Cossmann: ▲ Jurásico Inferior.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

- *Dominio Tethys*: Jurásico Inferior: Hetangiense de Francia (Cossmann, 1921 *vide* Cox *et al.*, 1969); Hetangiense o Sinemuriense de China (Stiller, 2006), Sinemuriense (Chen, 1988).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, MI**

Similar a *Cardinia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Pseudastarte*. Le suponemos una mineralogía totalmente aragonítica como ha sido propuesta para la superfamilia Crassatelloidea por Taylor *et al.* (1973).

### Familia Myophoricardiidae Chavan in Vokes, 1967

Género *Myophoricardium* v. Wöhrmann, 1889

Especie tipo: *Myophoricardium lineatum* v. Wöhrmann, 1889

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense – Rhaetiense)** (Hautmann, 2001a)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Carniense. Posteriormente, nuevos hallazgos han ampliado el rango estratigráfico observado de este género hasta el Rhaetiense (Hautmann, 2001a). Es posible que esté presente en el Anisiense de China (Komatsu *et al.*, 2004a), pero no se figuran ni se describen los ejemplares, por lo que no podemos cerciorarnos de este dato.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

El género es citado además en el Triásico Superior de Nevada (USA) (Laws, 1982; Hallam & Wignall, 2000), pero los ejemplares no son figurados ni descritos, por lo que dejaremos esta cita como dudosa.

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense de los Alpes (Austria) (Wöhrmann, 1889), de Italia (Allasinaz, 1966), de Eslovenia (Jurkovsek, 1978; Jelen, 1988), Carniense de Yunnan (China) (Cowper-Reed, 1927), de China (Wen *et al.*, 1976), de Jordania (Cox, 1924); Noriense de Sumatra (Indonesia) (Krumbeck, 1914), de China (Gu *et al.*, 1976); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

Hautmann (2001a) interpreta a *M. lineatum* v. Wöhrmann, 1889 y *M. subquadratum* Hautmann, 2001, como excavadores superficiales rápidos con sifones cortos.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Myophoricardium*. Le suponemos una mineralogía totalmente aragonítica como ha sido propuesta para la superfamilia Crassatelloidea

por Taylor *et al.* (1973).

Género *Myophoriopsis* v. Wöhrmann, 1889

Especie tipo: *Myophoria lineata* v. Münster, 1841

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Superior (Rhaetiense)**

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Ladiniense–Noriense. Sin embargo, diversos trabajos han constatado su presencia desde el Anisiense al Rhaetiense (ver distribución paleogeográfica).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**

- Dominio Tethys: Triásico Medio: Anisiense de China (Sha *et al.*, 1990; Chen, 2003), de los Alpes (Suiza) (Zorn, 1971), de Italia (Posenato, 2008a); Ladiniense de Austria (Bittner, 1895), de España (Wurm, 1913; Busnardo, 1970; Márquez-Aliaga, 1983; Calvet *et al.*, 1994); Triásico Superior: Carniense de Italia (Bittner, 1895; Broili, 1904; Allasinaz, 1964a, 1966; Fürsich & Wendt, 1977), del S de los Alpes (Austria) (Wöhrmann, 1889), de China (Gu *et al.*, 1976; Sha *et al.*, 1990; Sha & Grant-Mackie, 1996), de Jordania (Cox, 1924); Noriense de Sumatra (Indonesia) (Krumbeck, 1914); Rhaetiense de España (Goy & Márquez-Aliaga, 1998), de Hungría (Vörös, 1981), de Italia (Chiesa, 1949; Allasinaz, 1962; Gelati & Allasinaz, 1964; Sirna, 1968), del E de los Alpes (Austria) (Tomašových, 2006a).
- Dominio Circumpacífico: Triásico Superior: Noriense de Sonora (Méjico) (Damborenea en Damborenea & González-León, 1997).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

El modo de vida sería similar al asignado a *Myophoricardium*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Schneider & Carter, 2001)

Schneider & Carter (2001) estudian la microestructura de la concha de *Myophoriopsis carinata* Bittner, 1895 del Carniense italiano y encuentran que está compuesta por una capa externa prismática, una media de estructura “cross-lamellar” y una interna de estructura “cross-lamellar” compleja.

Género *Pseudocorbula* E. Philippi, 1898

Especie tipo: *Nucula gregaria* Münster in Goldfuss, 1837

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Superior (Rhaetiense)**

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Inferior – Superior. Según Klets (2006), *Pseudocorbula* aparecería en el Induense del dominio Boreal. Dagens & Kurushin (1985) citan a la especie *Pseudocorbula gregaroides* Philippi, 1898 en el Olenekiense y Anisiense de Siberia, pero no la figuran ni la describen. Según Diener (1923) esta especie está presente en el Muschelkalk de Alemania, cuya equivalencia actual es el Triásico Medio.

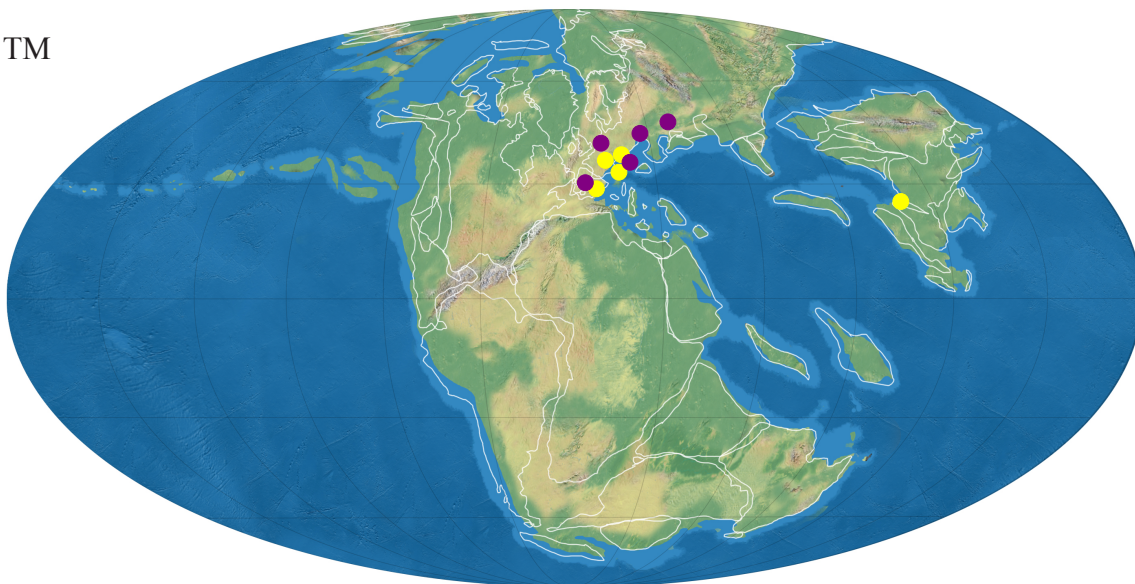


No hemos localizado ninguna publicación en la que se figuren los supuestos ejemplares del Triásico Inferior. Hautmann & Nützel (2005) señalan que la cita del Triásico Inferior de Cox *et al.* (1969) es dudosa ya que no hay material que muestre caracteres internos y consideran que el origen del género está en el Anisiense. *Pseudocorbula* está muy citado en el Triásico Medio, aunque por su gran variabilidad interespecífica hace que sean muchas las especies atribuidas, erróneamente, a este género (Márquez-Aliaga, 1985). *Pseudocorbula* está muy poco citado en el Triásico Superior y no se registra en materiales más jóvenes; por tanto, se trata de un género típicamente triásico.

- Distribución paleogeográfica: Tethys

- *Dominio Tethys: Triásico Medio:* de Hungría (Szente, 1997), de China (Ling, 1988; Sha *et al.*, 1990), de Polonia (Assmann, 1915; Senkowiczowa, 1985), de Alemania (Philippi, 1898; Walther, 1927), de España (Wurm, 1911); Anisiense de Polonia (Kaim, 1997), de

TM



T/J

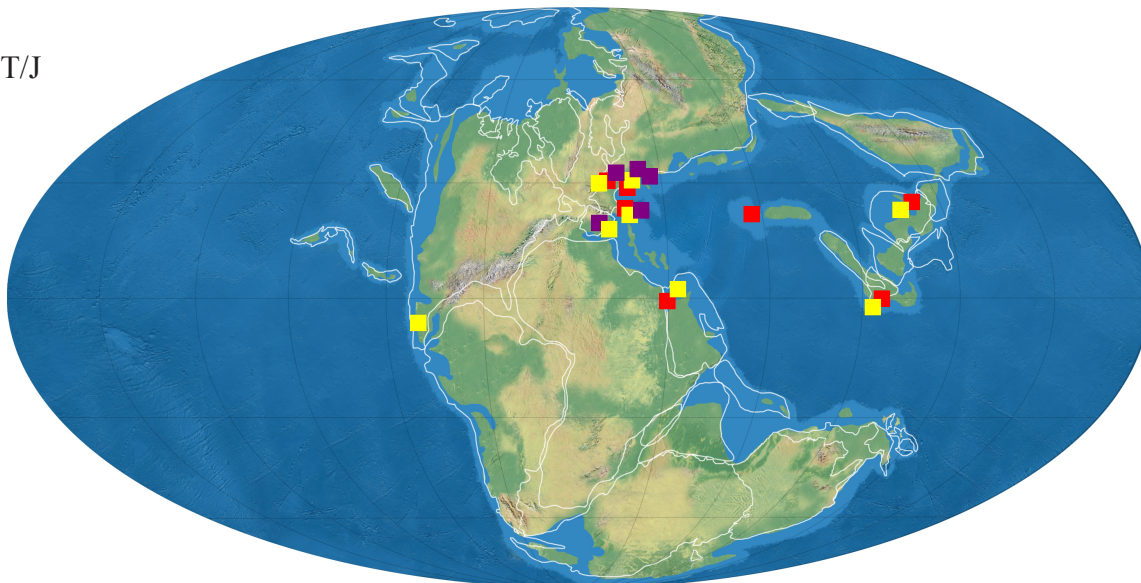


Figura 2.60 - Distribución paleogeográfica para la familia Myophoricardiidae Chavan in Vokes: TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Myophoricardium* v. Wöhrmann: ■ Triásico Superior; Género *Myophoriopsis* v. Wöhrmann: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior; Género *Pseudocorbula* E. Philippi: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior.

Bulgaria (Encheva, 1969); Ladiniense de España (Márquez-Aliaga, 1983, 1985; López-Gómez *et al.*, 1987, 1994; Llompart *et al.*, 1987; Márquez-Aliaga *et al.*, 1986, 1987, 2004; Márquez-Aliaga y López-Gómez, 1989; Márquez-Aliaga y García-Gil, 1991; Márquez-Aliaga y Montoya, 1991; Márquez-Aliaga & Ros, 2002a, b, 2003), de Alemania (Ürlichs, 1992), de Afganistán (Farsan, 1975); Triásico Superior: Carniense de España (Martín-Algarra *et al.*, 1993, 1995; Freneix, 1999), de Italia (Allasinaz, 1964a); Noriense de Alemania (Warth, 1994; Arp *et al.*, 2005); Rhaetiense de Austria (Tomašových, 2006a), de España (Goy y Márquez-Aliaga, 1998; Márquez-Aliaga *et al.*, 2005b), de Hungría (Vörös, 1981), de Italia (Conti, 1954).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

El modo de vida sería similar al asignado a *Myophoricardium*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Pseudocorbula*. Le suponemos una mineralogía totalmente aragonítica como ha sido propuesta para la superfamilia Crassatelloidea por Taylor *et al.* (1973).

## Superfamilia Cardioidea Lamarck, 1809

### Familia Cardiidae Lamarck, 1809

Género *Protocardia* von Beyrich, 1845

Especie tipo: *Cardium hillanum* Sowerby, 1813

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense) – Cretácico Superior (Maastrichtiense)** (Hautmann, 2001a; Cox *et al.*, 1969)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior – Cretácico Superior. Este es el rango que le asignaremos en este trabajo, dado que las citas posteriores al Maastrichtiense son dudosas (ej. Marincovich, 1993). Schneider (1995) lo consideró presente desde el Rhaetiense, pero podemos constatar su presencia desde el Noriense (Hautmann, 2001a).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**
  - Dominio Tethys: Triásico Superior: Noriense - Rhaetiense de China (Gu *et al.*, 1976), de Irán (Hautmann, 2001a); Rhaetiense del E de los Alpes (Austria) (Tomašových, 2006b), de Burma (Healey, 1908), de España (Márquez-Aliaga & Ros, 2002b; Márquez-Aliaga *et al.*, 2004, 2005b), del Tibet (Yin & Grant-Mackie, 2005), de Inglaterra (Castell & Cox, 1975; Ivimey-Cook *et al.*, 1999), de Italia (Allasinaz, 1962; Gelati & Allasinaz, 1964; Sirna, 1968), de Omán (Arabia) (Hudson & Jefferies, 1961); Jurásico Inferior: Hetangiense de Inglaterra (Liu, 1995; Ivimey-Cook *et al.*, 1999), de China (Huang, 1986); Hetangiense – Sinemuriense de China (Stiller, 2006 y referencias citadas); Sinemuriense de China (Chen, 1988), de Francia y Portugal (Liu, 1995).

- Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Japón (Hayami, 1975).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, MI**

Los miembros actuales de la familia Cardiidae son excavadores superficiales que poseen sifones cortos, con un gran pie con el que pueden excavar con rapidez (Beesley *et al.*, 1998) Lo más probable es que *Protocardia* tuviera el mismo hábito de vida, pero su concha globosa indica más bien que sería un excavador lento (Fürsich, 1982).

- Mineralogía: **Aragonítica** (Schneider & Carter, 2001)

Schneider & Carter (2001) estudian microestructuralmente dos especies pertenecientes a *Protocardia*, del Jurásico Superior y el Cretácico Superior. Aunque las mismas difieren en algunos detalles, interpretan que la concha es totalmente aragonítica con una capa externa prismática, una media de estructura “cross-lamellar” y una interna “cross-lamellar” compleja.

Género *Tulongocardium* Chen, Chen & Zhang in Wen *et al.*, 1976

Especie tipo: *Cardium (Tulongocardium) pluriradiatum* Chen, Chen & Zhang, 1976

Aunque *Tulongocardium* fue originalmente descrito como subgénero de *Cardium* (Wen *et al.*, 1976), siguiendo a Schneider (1995) consideramos a *Tulongocardium* a nivel genérico y a *Vietnamicardium* Vu Khuc, 1977 sinonimia del mismo (ver discusión para *Vietnamicardium* en el apartado 2.5). Sin embargo, Hautmann (2001a) considera a *Vietnamicardium* un género válido. Ver Schneider (1995, p. 322) para una explicación extensa sobre la problemática.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense – Rhaetiense)** (Wen *et al.*, 1976)

El género *Tulongocardium* fue creado originalmente en el Noriense de China, asignándole rango hasta el Rhaetiense por las especies incluidas (ver Wen *et al.*, 1976, p. 31-32).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

Kobayashi & Tamura (1983a), además lo citan en el Himalaya, en el S del Tibet y en Malasia.

- Dominio Tethys: Triásico Superior: de Sumatra (Krumbeck, 1914), de China (Gou, 1993); Noriense de China (Wen *et al.*, 1976), de Vietnam (Vu Khuc, 1977a; Vu Khuc & Tran Huyen, 1998), de Irán (Hautmann, 2001a), de China (Sha *et al.*, 1990); Rhaetiense de Alemania (Kutassy, 1931), de los Alpes (Diener, 1923), de Burma (Healey, 1908), de Vietnam (Vu Khuc & Tran Huyen, 1998).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, MI**

Similar a *Protocardia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Tulongocardium*. Sin embargo, Taylor *et al.*



(1973) consideran que la concha de los miembros de la superfamilia Cardioidea son totalmente aragoníticas por estudios en especies actuales, en las cuales encuentran que la capa externa es siempre de estructura “cross-lamellar” y la interna de “cross-lamellar” compleja.

### Género *Integricardium* Rollier, 1912

Especie tipo: *Cardium dupinianum* d’Orbigny, 1844

El género *Yokoyamaina* Hayami 1958 fue creado por Hayami (1958b) con la especie tipo *Cyrena elliptica* Yokoyama, 1904 y asignado con dudas a la familia Arctiidae. Posteriormente, Cox *et al.* (1969) lo incluyen en la familia Corbiculidae también con ciertas dudas. Hayami (1975) vuelve a estudiar la especie tipo y llega a la conclusión de que *Yokoyamaina* es un cardiido y lo considera subgénero de *Integricardium*, postura que es seguida en este trabajo (ver discusión para *Yokoyamaina* en el apartado 2.5).

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Hetangiense) – Paleoceno (Daniense)** (Hayami, 1975; Marincovich, 1993)

Cox *et al.* (1969) le asignó rango Jurásico Medio – Cretácico Superior. Con la inclusión de *Yokoyamaina* como subgénero de *Integricardium* (Hayami, 1975), el género aparecería en el Hetangiense. El hallazgo de *Integricardium* en el Daniense (Marincovich, 1993) amplía su rango al Paleoceno.

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**
  - Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior: Hetangiense de Japón (Hayami, 1958d, 1975; Sugawara & Kondo, 2004; Kondo *et al.*, 2006).
- Modo de vida: **B, I, S, Es, MI**

T/J

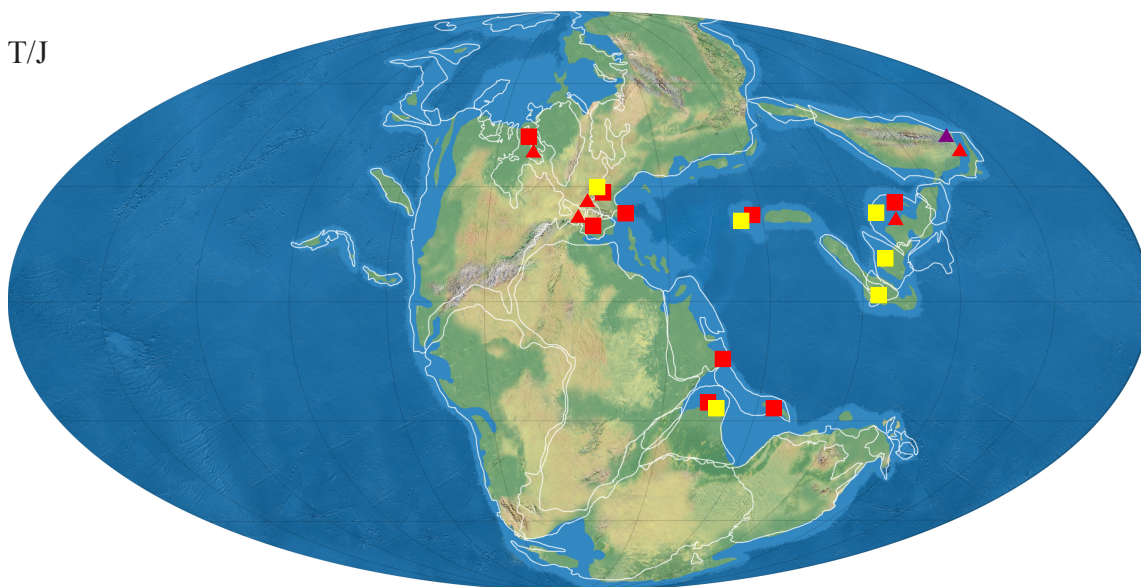


Figura 2.61 - Distribución paleogeográfica para la familia Cardiidae Lamarck: T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Protocardia* von Beyrich: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Tulongocardium* Chen, Chen & Zhang in Wen *et al.*: ■ Triásico Superior. Género *Integricardium* Rollier: ▲ Jurásico Inferior.



Similar a *Protocardia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Integricardium*. Sin embargo, Taylor *et al.* (1973) consideran que la concha de los miembros de la superfamilia Cardioidea son totalmente aragoníticas por estudios en especies actuales, en las cuales encuentran que la capa externa es siempre de estructura “cross-lamellar” y la interna de “cross-lamellar” compleja.

## Superfamilia Tellinoidea Blainville, 1814

### Familia Sowerbyidae Cox, 1929

Género *Rhaetidia* Bittner, 1895

Especie tipo: *Rhaetidia zitteli* Bittner, 1895

Cox *et al.* (1969) incluyeron a *Rhaetidia* en la familia Sowerbyidae dudosamente debido al parecido en cuanto a morfología externa con *Sowerbya* d’Orbigny, 1850, pero se diferencia de éste por la falta de dientes cardinales y por la línea paleal entera que presenta (Jablonski & Bottjer, 1989). Además, estos últimos autores indican que hay un lapso de tiempo de cincuenta millones de años entre ambos géneros, otra razón más para dudar de la pertenencia de este género a Sowerbyidae. Nosotros lo trataremos en esta familia, mientras no se hagan más estudios que puedan determinar su asignación sistemática.

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Ladiniense) – Superior (Noriense)** (Bittner, 1895; Conti, 1954)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico sin más especificaciones. Si atendemos a las especies que lo componen su rango quedaría emplazado entre el Ladiniense y el Noriense. La especie tipo, *R. zitteli* Bittner, 1895 es citada en el Carniense (Bittner, 1895). Otras especies atribuidas a este género son *R. praenuntia* (Stoppioni, 1859) y *R. salomoni* Bittner, 1895, citadas en el Ladiniense (Bittner, 1895; Rossi Ronchetti, 1959). Además, este género también ha sido citado en el Triásico Superior de Timor (Krumbeck, 1924) con la especie *R. timorensis* Krumbeck, 1924 y en el Noriense de China (Cowper-Reed, 1927) con *R. aff. zitteli* Bittner, 1895. Estas dos últimas citas son desestimadas por Jablonski & Bottjer (1989); en el primer caso, opinan que los ejemplares citados por Krumbeck no pertenecen al género ni probablemente a la superfamilia Tellinoidea. En el segundo caso, aluden a la mala conservación de los ejemplares aportados por Cowper-Reed que hacen difícil una asignación genérica.

Jablonski & Bottjer (1989) asignan rango al género desde el Anisiense superior, pero no hemos localizado ninguna cita en esta edad, por los datos recopilados lo consideramos a partir del Ladiniense.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**
  - Dominio Tethys: Triásico Medio: Ladiniense de los Alpes (Bittner, 1895; Rossi Ronchetti,

1959); Triásico Superior: Carniense de los Alpes (Bittner, 1895); Noriense de Italia (Conti, 1954).

- Modo de vida: **B, I, S?, Es, MI**

Por el aspecto externo de la concha, lo más probable es que viviera de forma infaunal, tal vez excavador superficial, ya que carece de seno bisal, por lo que creemos que en caso de tener serían muy cortos, al contrario de lo que ocurre en los miembros actuales de la superfamilia Tellinoidea, los cuales suelen tener largos sifones y se entierran a mayor profundidad.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Rhaetidia*. En las especies actuales estudiadas por Taylor *et al.* (1973), la concha es totalmente aragonítica. Algunas especies muestran tres

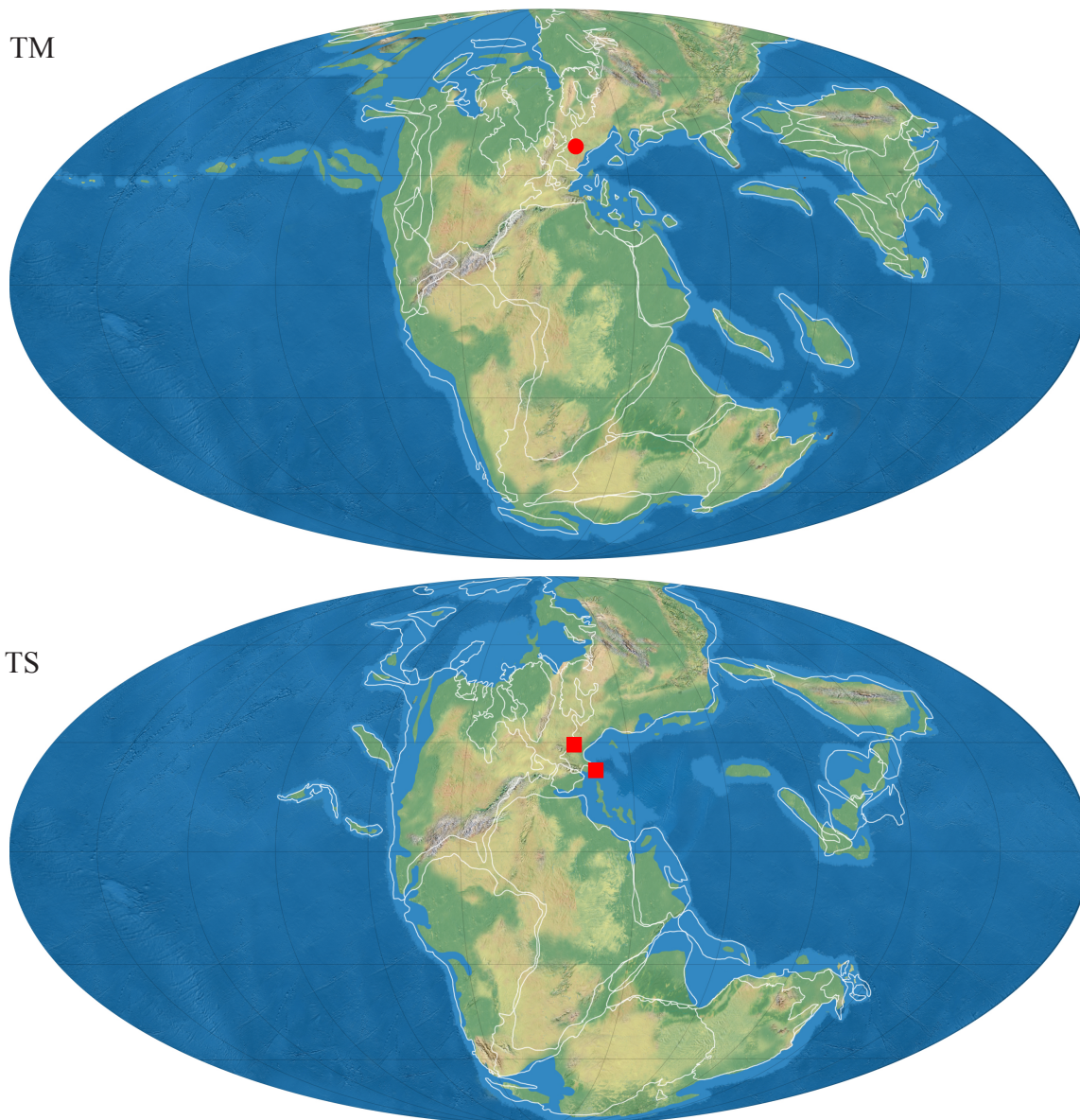


Figura 2.62 - Distribución paleogeográfica para la familia Sowerbyidae Cox: TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Rhaetidia* Bittner: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior.

capas en su concha, una externa prismática, otra media “cross-lamellar” y una interna “cross-lamellar” compleja u homogénea; en otras especies solo se observan las dos últimas capas.

## Familia Tancrediidae Meek, 1864

Género *Tancredia* Lycett, 1850

Especie tipo: *Tancredia donaciformis* Lycett, 1850

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Sinemuriense) – Paleoceno (Daniense)** (Stiller, 2006; Marincovich, 1993)

Cox *et al.* (1969) le asignaron a *Tancredia* rango Triásico Superior – Cretácico Superior, pero curiosamente, el rango de los distintos subgéneros que lo forman es siempre a partir del Jurásico. A parte de la cita dudosa que aporta Hallam (1981) en el Noriense de Norteamérica y de las citas de Polubotko & Repin (1990) y Kurushin (1990) en el Triásico Superior del noroeste de Asia, no hemos hallado el género en el Triásico. Ninguno de los tres trabajos nombrados figura o describe el material y tampoco indica la fuente original de los datos.

La cita más antigua localizada data del Sinemuriense y la más moderna del Daniense.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

Aunque solo podemos constatar su presencia en el Sinemuriense en el dominio del Tethys, el género ha sido citado también en el Hetangiense - Sinemuriense de Sudamérica (Damborenea, 1996a) y de Groenlandia (Liu, 1995).

- *Dominio Tethys*: Jurásico Inferior: Sinemuriense de China (Chen, 1988; Stiller, 2006), de Vietnam (Counillon, 1908 *vide* Stiller, 2006), de Francia (Martin, 1860).

- Modo de vida: **B, I, S, Ep, Mr**

La superfamilia Tellinoidea incluye tanto detritívoros como suspensívoros; es bastante aceptado que los más antiguos eran suspensívoros y que los detritívoros no aparecen hasta el Cretácico Inferior (Jablonski & Bottjer, 1988). Stanley (1977) considera a los miembros de esta familia excavadores rápidos.

*Tancredia* muestra una línea paleal que indica que poseería largos sifones y por lo tanto sería un excavador profundo (Fürsich, 1982; Stiller, 2006).

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Tancredia*. En las especies actuales estudiadas por Taylor *et al.* (1973), la concha es totalmente aragonítica. Algunas especies muestran tres capas en su concha, una externa prismática, otra media “cross-lamellar” y una interna “cross-lamellar” compleja u homogénea; en otras especies solo se observan las dos últimas capas.

Género *Sakawanella* Ichikawa, 1950



Especie tipo: *Sakawanella triadica* Ichikawa, 1950

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)** (Hayami, 1975)

Cox *et al.* (1969) le asignan el mismo rango que Ichikawa (1950), Triásico Superior. Posteriormente, Hayami (1975) indica que el género solo está presente en el Carniense.

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**

*Sakawanella* es un género endémico de Japón (Kobayashi & Ichikawa, 1983b).

- Dominio Circumpacífico: Triásico Superior: Carniense de Japón (Ichikawa, 1950; Hayami, 1975).

- Modo de vida: **B, I, S, Ep, Mr**

Similar a *Tancredia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Sakawanella*. En las especies actuales estudiadas por Taylor *et al.* (1973), la concha es totalmente aragonítica. Algunas especies muestran tres capas en su concha, una externa prismática, otra media “cross-lamellar” y una interna “cross-lamellar” compleja u homogénea; en otras especies solo se observan las dos últimas capas.

### Superfamilia Arcticoidea Newton, 1891

T/J

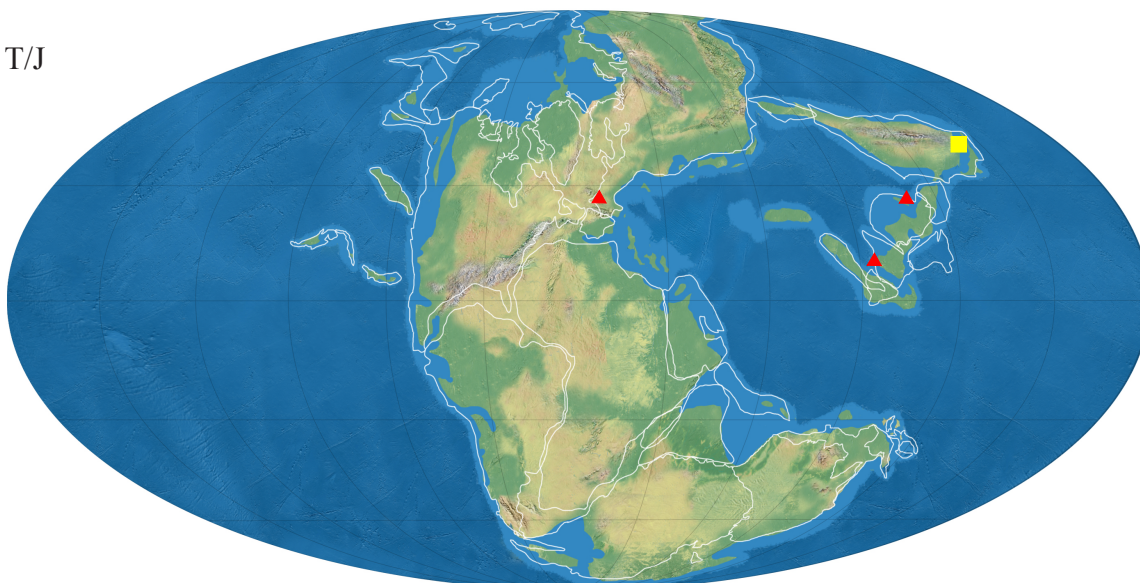


Figura 2.63 - Distribución paleogeográfica para la familia Tancrediidae Meek: T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Tancredia* Lycett: ▲ Jurásico Inferior; Género *Sakawanella* Ichikawa: ■ Triásico Superior.



**Familia Arctiidae Newton, 1891****Género *Isocyprina* Röder, 1882**

Especie tipo: *Cardium cyreniforme* Buvignier, 1852

Ivimey-Cook *et al.* (1999) advierten que en la mayoría de ejemplares atribuidos a este género no se observa la charnela y que en casi todos los casos se asignan al mismo especies determinadas por la forma externa de la concha. Seguimos a estos autores en su asignación de las distintas especies al género y en considerar a *Eotrapezium* Douvillé, 1913 como subgénero, la misma interpretación que plantean Cox *et al.* (1969).

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Rhaetiense) – Cretácico Inferior (Aptiense)** (Healey, 1908; Hayami, 1975)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior – Jurásico Superior, al igual que Gardner (2005), el cual crea la nueva familia Isocyprinidae donde acomoda a *Isocyprina*. Sin embargo, Hayami (1975) cita al género con la especie *Isocyprina aliquantula* (Amano, 1957) en el Aptiense de Japón. Según la bibliografía consultada consideramos que el género aparece en el Rhaetiense (ver distribución paleogeográfica).

- **Distribución paleogeográfica: Tethys**

Vu Khuc & Tran Huyen (1998) citan a la especie *I. ewaldi* (Bornemann, 1854) en el Rhaetiense de Vietnam. Es la única cita localizada en esta zona y no figura el material. Damborenea (1996a) cita a *I. ancatruzi* (Leanza, 1942) en el Hetangiense – Sinemuriense de Sudamérica. La única publicación en la que se figuran los ejemplares es la de Leanza (1942), pero los sedimentos donde se halla la especie son datados del Pliensbachiense. Esta misma especie es citada en el Pliensbachiense de Sonora (Méjico) (Scholz *et al.*, 2008). Sin embargo, Hallam (1981) cita al género en el Triásico Superior tanto de Sudamérica como de Europa. Téngase en cuenta que Hallam extrajo los datos principalmente de Cox *et al.* (1969), y concretamente para Sudamérica, de Körner (1937), Cox (1949) y Hayami *et al.* (1977). Sin embargo, en ninguno de estos tres trabajos se discute el género *Isocyprina* ni ninguna especie que haya sido posteriormente atribuida al mismo.

- **Dominio Tethys: Triásico Superior:** Rhaetiense del E de los Alpes (Austria) (Tomašových, 2006a, b), de Burma (Healey, 1908), de Inglaterra (Wright & Benton, 1987; Ivimey-Cook *et al.*, 1999), del Tibet (“Lasha block”) (Yin & Grant-Mackie, 2005), de España (Gómez *et al.*, 2005); **Jurásico Inferior:** Hetangiense de Suecia (Troedsson, 1951 *vide* Ivimey-Cook *et al.*, 1999), del NW de Europa (Hallam, 1987), de Italia (Conti, 1954), de Portugal (Fischer & Palain, 1971); Hetangiense - Sinemuriense de Portugal (Liu, 1995).

- **Modo de vida: B, I, S, Es, Mr**

Lo más probable es que *Isocyprina* fuese un excavador moderadamente rápido. No se observa seno paleal por lo que suponemos que sería un excavador superficial.

- Mineralogía: Aragonítica (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Isocyprina*. Taylor *et al.* (1969) en su estudio sobre especies actuales, encuentran que las conchas de los miembros de la superfamilia Arcticoidea son siempre aragoníticas. Sin embargo, encuentran diferencias en cuanto a la microestructura de las capas; algunas especies poseen una capa externa “cross-lamellar” y otra interna “cross-lamellar” compleja, otras tienen ambas capas compuestas por microestructura homogénea.

#### Género *Pseudotrapezium* Fischer, 1887

Especie tipo: *Cypricardia bathonica* d’Orbigny, 1850

- Rango estratigráfico: Jurásico Inferior (Hetangiense) – Superior (Oxfordiense) (Huang, 1986; Hallam, 1987)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Jurásico (Lias. – Portland.). Posteriormente, Huang (1986) halla varias especies en el Hetangiense de China que atribuye a *Pseudotrapezium*, estas especies son: *Cypricardia triangularis* Terquem, 1855 y *Cypricardia praelonga* Terquem & Piette, 1868, ambas presentes en el Hetangiense de Luxemburgo y Francia (Huang, 1986). Es difícil saber cual es límite superior del rango de este género, ya que la información de la que disponemos es bastante limitada. Le asignaremos el Oxfordiense siguiendo a Hallam (1976, 1977, 1987).

- Distribución paleogeográfica: Tethys

El género es citado en el Hetangiense de Marruecos y el Sinemuriense de Francia (Liu, 1995), pero no hemos localizado información acerca de estos datos.

T/J

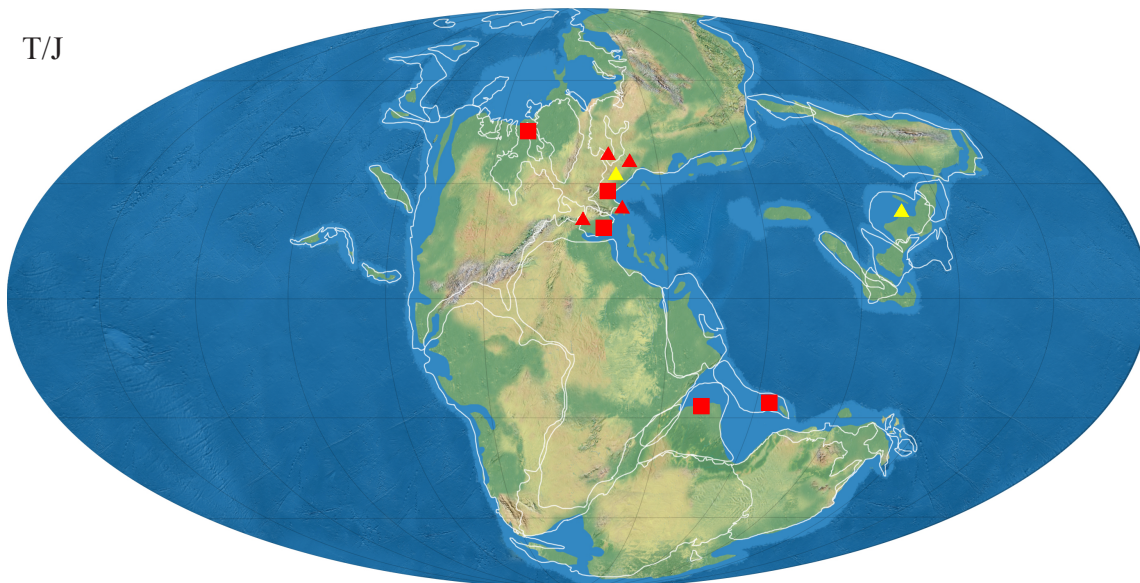


Figura 2.64 - Distribución paleogeográfica para la familia Areticidae Newton: T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Isocyprina* Röder: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Pseudotrapezium* Fischer: ▲ Jurásico Inferior.

- *Dominio Tethys: Jurásico Inferior*: Hetangiense de China y Europa (Luang, 1986).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, Mr**

Similar a *Isocyprina*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Isocyprina*. Taylor *et al.* (1969) en su estudio sobre especies actuales, encuentran que las conchas de los miembros de la superfamilia Arcticoidea son siempre aragoníticas. Sin embargo, encuentran diferencias en cuanto a la microestructura de las capas, mientras algunas especies poseen una capa externa “cross-lamellar” y otra interna “cross-lamellar” compleja, otras tienen ambas capas compuestas por microestructura homogénea.

## Familia Trapeziidae Lamy, 1920

Género *Langvophorus* Vu Khuc, 1977

Especie tipo: *Tancredia (Hetangia) garandi* Mansuy, 1922

Vu Khuc (1977a) introdujo su nuevo género en la familia Trapeziidae, si su asignación es correcta, *Langvophorus* ampliaría el rango de la familia hasta el Triásico, cuando siempre se ha considerado una familia con orígenes cretácicos (Cox *et al.*, 1969)

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense – Rhaetiense)** (Vu Khuc, 1977a)

Vu Khuc (1977a) creó al género *Langvophorus*, basándose en la especie *garandi* Mansuy, 1922 e incluyendo a *chovoensis* Mansuy, 1922, ambas descritas en el Rhaetiense de Tonkin (zona que hoy ocupa parte del Sur de China y de Vietnam). Asignó a su nuevo género rango Noriense – Rhaetiense.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental**

*Langvophorus* es endémico del SE de Asia (Vu Khuc & Tran Huyen, 1998).

- *Dominio Tethys: Triásico Superior*: Noriense – Rhaetiense de China (Cowper-Reed, 1927?; Vu Khuc, 1977a); Rhaetiense de Vietnam (Vu Khuc, 1977a; Vu Khuc & Tran Huyen, 1998), de Tonkin (Vietnam y S de China) (Mansuy 1912 *vide* Diener, 1923).

- Modo de vida: ?

Es difícil hacerse una idea de cómo viviría *Langvophorus* ya que apenas disponemos de información acerca de su morfología y sedimentos en los que aparece. Posee una concha elongada, con una línea paleal continua, por lo que suponemos que si poseía sifones, estos serían muy cortos. Las especies actuales de la familia Trapeziidae suelen ser bisadas, algunas tienen modos de vida anidadores (Beesley *et al.*, 1998).

TS

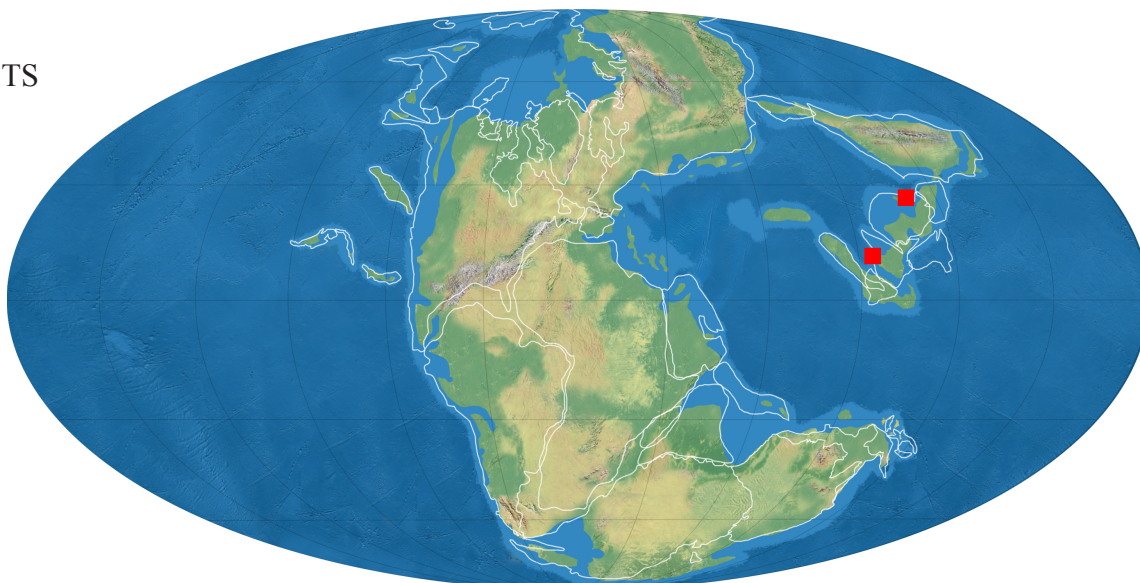


Figura 2.65 - Distribución paleogeográfica para la familia Trapeziidae Lamy: TS.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Langvophorus* Vu Khuc: ■ Triásico Superior.

- **Mineralogía:** **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Langvophorus*. Taylor *et al.* (1969) en su estudio sobre especies actuales, encuentran que las conchas de los miembros de la superfamilia Arcticoidea son siempre aragoníticas. Sin embargo, encuentran diferencias en cuanto a la microestructura de las capas, mientras algunas especies poseen una capa externa “cross-lamellar” y otra interna “cross-lamellar” compleja, otras tienen ambas capas compuestas por microestructura homogénea.

### **Superfamilia Pholadomyoidea (King, 1844) Gray, 1847**

Los datos de esta superfamilia serán provisionales y pueden estar sesgados para Sudamérica a falta de consultar Aberhan (2004) [Aberhan, M. 2004. Early Jurassic Bivalvia of northern Chile. Part II. Subclass Anomalodesmata. – *Beringeria*, 34: 117-154.]

### **Familia Pholadomyidae Gray, 1847**

Género *Pholadomya* G. B. Sowerby, 1823

Especie tipo: *Pholadomya candida* F. B. Sowerby, 1823

- **Rango estratigráfico:** **Triásico Superior (Rhaetiense) – Actualidad** (Ivimey- Cook *et al.*, 1999; Harper *et al.*, 2005)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior – Actualidad. La cita de edad más antigua localizada proviene del Rhaetiense europeo (Ivimey-Cook *et al.*, 1999). Actualmente, este género está representado solo por la especie tipo y tiene una distribución muy restringida (Harper *et al.*, 2005).



- **Distribución paleogeográfica: Tethys, Circumpacífico y Austral**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Rhaetiense de Inglaterra (Ivimey-Cook *et al.*, 1999), de la Lombardía (Italia) (Chiesa, 1949); Jurásico Inferior: Hetangiense de Europa (Ivimey-Cook *et al.*, 1999); Hetangiense – Sinemuriense de Europa y Marruecos (Liu, 1995).
- *Dominio Circumpacífico*: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Yukon (Alaska) (Poulton, 1991 *vide* Aberhan *et al.*, 1998), de Chile (Aberhan, 1993).
- *Dominio Austral*: Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense de Nueva Zelanda (Campbell & Grant-Mackie, 1995); Sinemuriense de Argentina (Damborenea, 1996a; Damborenea & Manceñido, 2005b; Damborenea & Lanés, 2007).

- **Modo de vida: B, I, S, Ep, MI**

A la única especie actual, *P. candida* Sowerby, 1823 se le supone un modo de vida excavador profundo con largos sifones, especialmente lentos o casi sedentarios (Checa & Jiménez, 2003a). Nunca se les ha observado en vida y la única información de la que se dispone proviene de dos ejemplares hallados en el siglo XIX (Harper *et al.*, 2005). Suelen tener conchas elongadas, con apertura posterior y un profundo seno bisal, que apoyan la interpretación de excavador profundo. Mehl & Rehfeld-Kieper (1992) encuentran unos ejemplares de *P. fidicula* Sowerby, 1823 del Bajociense en los cuales la parte proximal del sifón esta conservada por piritización. Además, Fürsich (1980) encuentra ejemplares de varias especies atribuidas a *Pholadomya* en posición de vida, verticalmente incluidas en el sedimento con la parte posterior hacia arriba. Lo más probable es que tuvieran un modo de vida prácticamente sedentario una vez se hubieran enterrado a la profundidad de vida, siendo improbable que volvieran a excavar si se les extrae del sedimento (Checa & Jiménez, 2003a). Mientras que las especies actuales suelen habitar aguas profundas, las especies mesozoicas se encuentran en aguas poco profundas (Cox en Cox *et al.*, 1969). Se le supone un modo de vida similar a toda la familia Pholadomyidae.

- **Mineralogía: Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Pholadomya*, sin embargo, Taylor *et al.* (1973) indican que han estudiado un fragmento de la concha de *P. candida* y es aragonítica. En otras especies actuales de la superfamilia Pholadomyoidea, observaron que las conchas eran siempre aragoníticas y que en la mayoría de los casos constaban de tres capas, una externa prismática y las capas media e interna nacaradas.

Género *Anomalopleuroides* Cox, 1962 [*pro Anomalopleura* Leonardi, 1943, non Kleine, 1916]

Especie tipo: *Anomalopleura elisae* Leonardi, 1943

- **Rango estratigráfico: Triásico Superior (Carniense)** (Leonardi, 1943)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior de Austria y dan como año de creación del género 1948. Sin embargo, Leonardi describió su nuevo género en 1943 en el Carniense de la localidad de Costalares de Cortina d'Ampezzo (Italia).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense de Italia (Leonardi, 1943).

- Modo de vida: **B, I, S, Ep?, MI**

No se conocen los caracteres internos de *Anomalopleuroides* por lo que es difícil asignarle, con certeza, un modo de vida. Tiene una concha elongada y una amplia apertura posterior que podría indicarnos que se enterrara profundamente. Sin embargo, su concha es fuertemente inflada, por lo que suponemos que no sería un gran excavador.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Anomalopleuroides*. Taylor *et al.* (1973) estudiando especies actuales de la superfamilia Pholadomyoidea, observaron que las conchas eran siempre aragoníticas y que en la mayoría de los casos constaban de tres capas, una externa prismática y las capas media e interna nacaradas.

#### Género *Cortinia* Leonardi, 1943

Especie tipo: *Cortinia catharinae* Leonardi, 1943

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)** (Leonardi, 1943)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior de Austria y dan como año de creación del género 1948. Sin embargo, Leonardi describió su nuevo género en 1943 en el Carniense de la localidad de Costalares de Cortina d'Ampezzo (Italia).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**

Gou (1993) crea una nueva especie en el Triásico superior de China que atribuye con dudas al género *Cortinia*, *C.? elongata* Gou, 1993.

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense de Italia (Leonardi, 1943).

- Modo de vida: **B, I, S, Es?, MI**

No se conocen los caracteres internos de *Cortinia*, por lo tanto es difícil saber si sería un excavador superficial o profundo. Dado que no se observan aperturas en la concha y que es de pequeño tamaño, suponemos que sería un excavador superficial.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Cortinia*. Taylor *et al.* (1973) estudiando especies actuales de la superfamilia Pholadomyoidea, observaron que las conchas eran siempre aragoníticas y que en la mayoría de los casos constaban de tres capas, una externa prismática y las capas media e interna nacaradas.

#### Género *Goniomya* Agassiz, 1841

Especie tipo: *Mya angulifera* J. Sowerby, 1819

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Hetangiense) – Cretácico Superior (Maastrichtiense)** (Hayami, 1964; Abdel-Gawad, 1986)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Jurásico Inferior – Cretácico Superior e indicaron también su presencia en el Eoceno. Las citas de edad más modernas localizadas datan del Cretácico Superior (Maastrichtiense) (ej. Abdel-Gawad, 1986), pero no hemos hallado registro en el Eoceno. *Goniomya* es especialmente abundante a partir del Jurásico Medio y el Cretácico. Pero parece tener su origen en el Jurásico más temprano (Hayami, 1964). Según Septfontaine (1995) los sintipos de la especie *G. renevieri* Jeannet, 1913 depositados en el Museo Cantonal de Geología de Laussane, provienen del Hetangiense de Suiza. En el Jurásico Inferior, a partir del Pliensbachiense también lo encontramos bastante citado (Riegraf, 1977; Monari, 1994a; Liu, 1995; Harries & Little, 1999; Fürsich *et al.*, 2001; Gahr, 2002; Scholz *et al.*, 2008).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental**

En el intervalo de tiempo contemplado en este trabajo, además de en Vietnam, ha sido citado en las Islas Árticas de Canadá en el Sinemuriense (Aberhan *et al.*, 1998), con la especie *G. rhombifera* (Goldfuss), pero no hemos localizado ningún trabajo que figure o discuta sistemáticamente estos ejemplares. También es citado en la misma época en Sudamérica (Damborenea, 1996a; Damborenea & Manceñido, 2005b; Damborenea & Lanés, 2007) y en el Sinemuriense de Inglaterra (Liu, 1995).

- Dominio Tethys: Jurásico Inferior: Hetangiense – Sinemuriense de Vietnam (Hayami, 1964; Vu Khuc & Tran Huyen en Sato & Westermann, 1991).

- Modo de vida: **B, I, S, Ep, MI**

*Goniomya*, al igual que la mayoría de los miembros de la familia Pholadomyidae, sería un excavador profundo. Posee una concha muy elongada, inequilateral, no muy inflada, con aperturas anterior y posterior y se observa seno paleal, características que indican este modo de vida inequívocamente. Fürsich (1980, 1982) encuentra ejemplares pertenecientes al género *Goniomya* en posición de vida, con la concha vertical dentro del sedimento con la parte posterior orientado hacia arriba.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Goniomya*. Taylor *et al.* (1973) estudiando especies actuales de la superfamilia Pholadomyoidea, observaron que las conchas eran siempre aragoníticas y que en la mayoría de los casos constaban de tres capas, una externa prismática y las capas media e interna nacaradas.

Género *Homomya* Agassiz, 1843

Especie tipo: *Mactra gibbosa* J. Sowerby, 1813

- Rango estratigráfico: **Triásico Medio (Anisiense) – Cretácico Inferior (Valanginiense)**

(Mader, 1982; Lazo, 2007b)

Cox *et al.* (1969, N832) advierten que las especies que tradicionalmente se han atribuido a *Homomya* en el Muschelkalk deberían acomodarse en *Pachymya* (*Arcomya*). Sin embargo, le asignan rango Triásico Medio (Muschelkalk) – Jurásico Superior (Portland.). Neri & Posenato (1985) indican que es difícil asignar los ejemplares a este y otros géneros como *Pleuromya* Agassiz, 1842, ya que en la mayoría de los casos no se observan los caracteres internos imprescindibles para hacer una buena asignación. Aunque son conscientes de las indicaciones que dan Cox *et al.* (1969) en cuanto a las especies del Muschelkalk, deciden asignar sus ejemplares a “*Homomya*” siguiendo la concepción original del género en vez de la revisada por Cox, debido a que no está muy claro que especies son las que se transfieren a *Pachymya* (*Arcomya*). Nosotros no hemos encontrado ningún trabajo en el que se discuta esta problemática. La mayoría de las especies tradicionalmente atribuidas a *Homomya* citadas en el Muschelkalk, han ido siendo reubicadas, pero hay dos especies: *Homomya albertii* (Voltz, 1838) y *Homomya impressa* (Alberti, 1864), que siguen considerándose en la literatura como pertenecientes a este género (ver por ej. Gall, 1971; Busnardo, 1975; Mader, 1982).

Consideraremos al género presente desde el Anisiense, siguiendo a Mader (1982), mientras no haya un estudio sistemático de revisión del grupo. En cuanto a su última aparición, Lazo (2007b) opina que *Pholadomya sanctaegrucis* Pictet & Campiche, 1864 y *Pholadomya valangiensis* Pictet & Campiche, 1864, del Valanginiense de varias localidades, son sinónimas y pertenecientes al género *Homomya*, con lo cual el rango quedaría ampliado con respecto a Cox *et al.* (1969).

- **Distribución paleogeográfica: Tethys y Circumpacífico**

- *Dominio Tethys: Triásico Medio:* Anisiense de Alemania (Mader, 1982), de Francia (Gall, 1971); *Triásico Superior:* de Yunnan (China) (Gou, 1993?; Hautmann, 2001a); Carniense de la Lombardía (Italia) (Allasinaz, 1962, 1966); Noriense de Omán (Hudson & Jefferies, 1961; Hautmann, 2001a), de Indochina (Hautmann, 2001a); Noriense – Rhaetiense de Irán (Hautmann, 2001a); Rhaetiense del E de los Alpes (Austria) (Tomašových, 2006a, b), de Hungría (Vörös, 1981), de Italia (Sirna, 1968); *Jurásico Inferior:* Hetangiense del S de China (Huang, 1986).
- *Dominio Circumpacífico: Triásico Superior:* Carniense de Japón (Nakazawa, 1956; Hayami, 1975).

- **Modo de vida: B, I, S, Ep, MI**

En cuanto a morfología externa, *Homomya* es muy similar a *Pholadomya* y presenta como éste un seno paleal profundo. Su modo de vida sería el de un excavador profundo (Runnegar, 1974). Fürsich (1980) encuentra ejemplares que atribuye a *Homomya* sp. en el Bathoniense de Polonia en posición de vida, enterrados con la parte posterior hacia arriba.

- **Mineralogía: Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Homomya*. Taylor *et al.* (1973) estudiando especies actuales de la superfamilia Pholadomyoidea, observaron que las conchas eran siempre aragoníticas y que en la mayoría de los casos constaban de tres capas, una externa prismática y las capas media e interna nacaradas.



Género *Pachymya* J. Sowerby, 1826

Especie tipo: *Pachymya gigas* J. Sowerby, 1826

- **Rango estratigráfico: Triásico Medio (Anisiense) – Cretácico Superior (Turonense)** (Sha *et al.*, 1990; Cox *et al.*, 1969)

Cox *et al.* (1969) lo consideraron presente desde el Triásico Medio al Cretácico Superior (Turonense). Consideran dos subgéneros, *P. (Pachymya)* y *P. (Arcomya)* Roemer, 1839, presentes hasta el Cenomaniense y Turonense respectivamente.

Parece ser que el género se origina en el Anisiense de China (Sha *et al.*, 1990). No se han localizado citas del género posteriores al Turonense, por lo que acotaremos su rango tomando

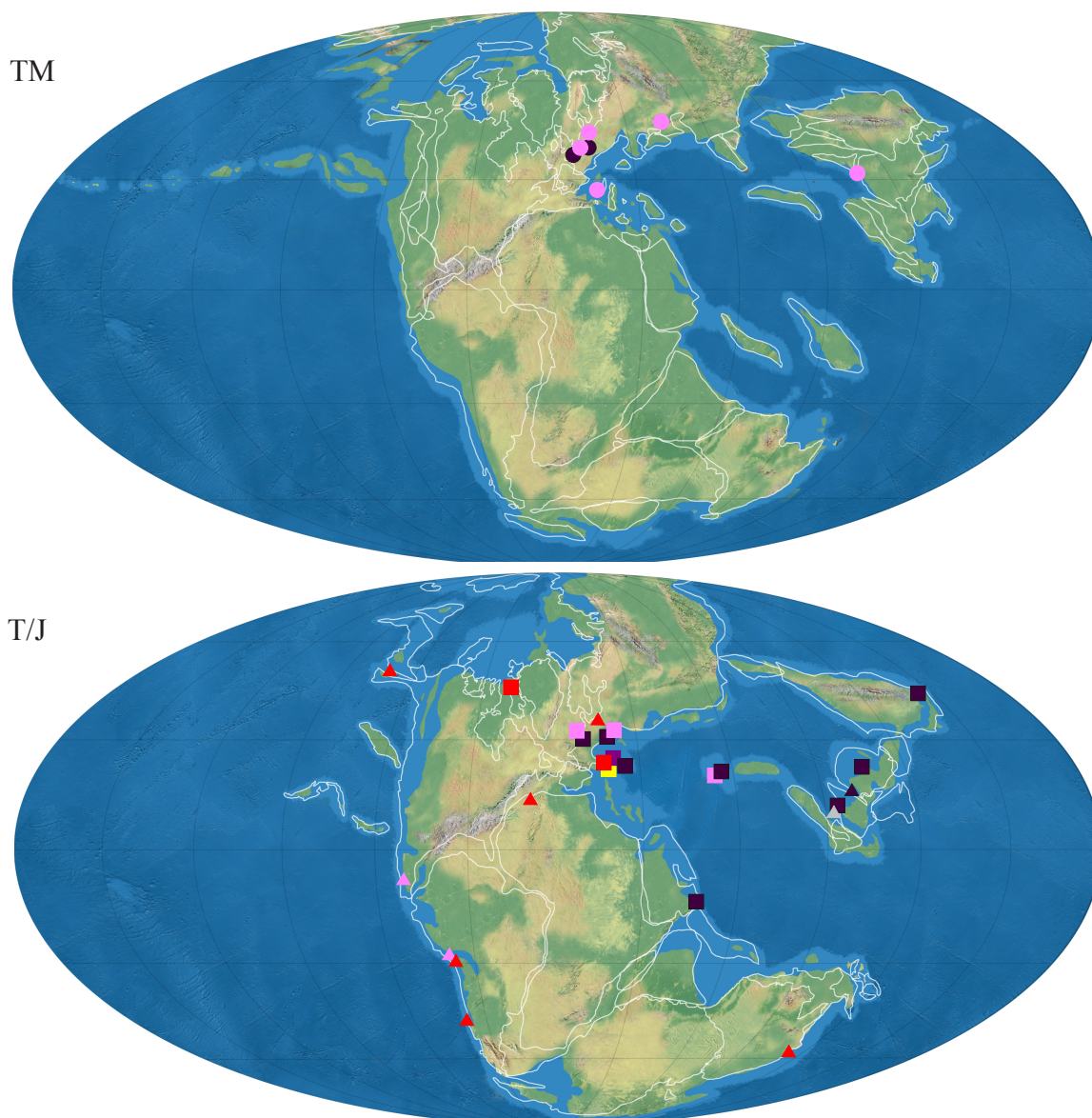


Figura 2.66 - Distribución paleogeográfica para la familia Pholadomyidae Gray: TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Pholadomya* G. B. Sowerby: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Anomalopleuroides* Cox: ■ Triásico Superior; Género *Cortinia* Leonardi: ■ Triásico Superior; Género *Goniomya* Agassiz: ▲ Jurásico Inferior; Género *Homomya* Agassiz: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Pachymya* J. Sowerby: ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior.

los datos de Cox *et al.* (1969).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**

Cox *et al.* (1969) le adjudicaron distribución cosmopolita, aunque este tipo de distribución debe darse en otro momento del tiempo geológico ya que durante nuestro intervalo de estudio solo lo hemos encontrado distribuido por los dominios Tethys y Circumpacífico.

- Dominio Tethys: Triásico Medio: Anisiense de China (Sha *et al.*, 1990; Komatsu *et al.*, 2004a); Ladiniense de España (Márquez-Aliaga, 1985), de Afganistán (Farsan, 1975), de Alemania (Kutassy, 1931), del S de los Alpes (Galdieri, 1908; Diener, 1923), de Austria (Salomon, 1895); Triásico Superior: de Irán? (Hautmann, 2001a); Carniense del S de los Alpes (Galdieri, 1908); Noriense de Hungría (Kutassy, 1931).
- Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Chile (Aberhan, 1993; Aberhan, 2004 *vide* Scholz *et al.*, 2008), Sinemuriense de Sonora (Méjico)? (Damborenea en Damborenea & González-León, 1997; Scholz *et al.*, 2008).

- Modo de vida: **B, I, S, Ep, MI**

Lo más probable es que *Pachymya* fuera un excavador profundo, por lo elongado de su concha y por la apertura posterior que presenta (ver Cox *et al.*, N836, fig. 2b), aunque el seno paleal es suave o ausente (Cox *et al.*, N834).

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Pachymya*. Taylor *et al.* (1973) estudiando especies actuales de la superfamilia Pholadomyoidea, observaron que las conchas eran siempre aragoníticas y que en la mayoría de los casos constaban de tres capas, una externa prismática y las capas media e interna nacaradas.

## **Familia Chaenomyidae Waterhouse, 1966**

Género *Osteomya* Moesch, 1874

Especie tipo: *Mya dilata* Phillips, 1829

Aunque Cox *et al.* (1969) incluyeron al género en la familia Pholadomyidae, incluimos a *Osteomya* en la familia Chaenomyidae siguiendo a Runnegar (1974).

- Rango estratigráfico: **Jurásico Inferior (Sinemuriense) – Medio (Calloviense)** (Scholz *et al.*, 2008; Cox *et al.*, 1969)

Cox *et al.* (1969) consideró al género presente desde el Toarciense al Calloviense. Posteriormente, Scholz *et al.* (2008) han localizado a la especie tipo en el Sinemuriense de Méjico.

- Distribución paleogeográfica: **Circumpacífico**

Jl

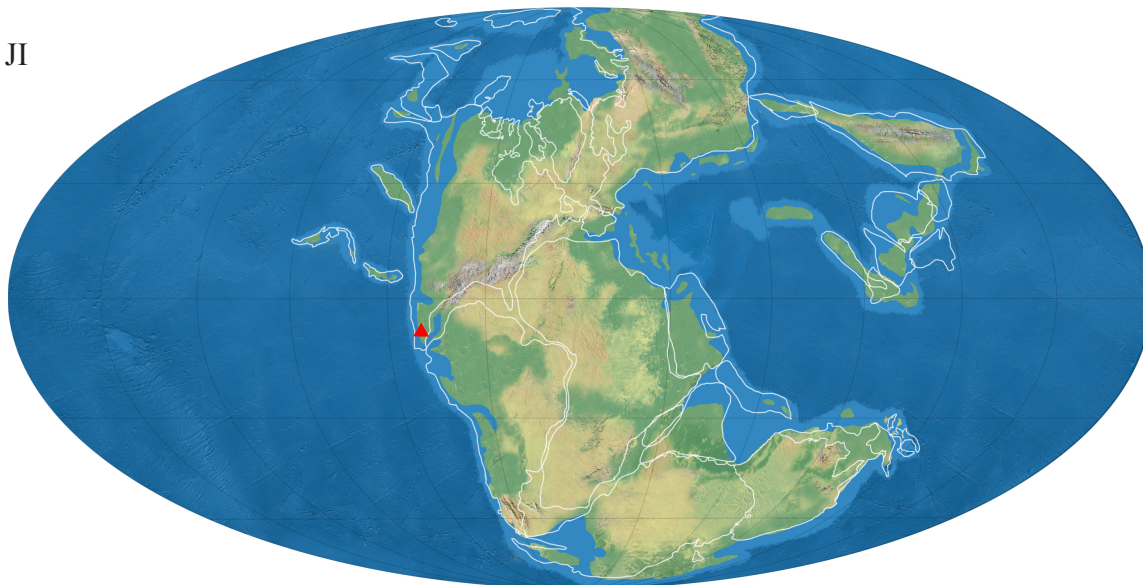


Figura 2.67 - Distribución paleogeográfica para la familia Chaenomyidae Waterhouse: Jl.- durante el Jurásico Inferior. Género *Osteomya* Moesch: ▲ Jurásico Inferior.

Aunque más adelante en el Jurásico, el género está también distribuido por el dominio del Tethys (Jaitly, 1986; Fürsich *et al.*, 2001; Gahr, 2002), durante nuestro intervalo de estudio solo lo encontramos en el dominio Circumpacífico. Liu (1995) cita al género en el Hetangiense y Sinemuriense de Groenlandia y Damborenea (1996a) en el mismo rango de edad en Sudamérica, pero no hemos localizado bibliografía que nos permitiera corroborar estos datos.

- Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior: Sinemuriense de Sonora (Méjico) (Scholz *et al.*, 2008).

- Modo de vida: B, I, S, Ep, MI

Las características de la concha de *Osteomya*, nos hacen pensar que al igual que otros miembros de esta superfamilia, sería un excavador profundo. Tiene una concha elongada, fuertemente inequilateral y posee una apertura posterior muy amplia (Cox *et al.*, 1969, N833). En los ejemplares figurados por Runnegar (1974, lám. 3, fig. 17-20) se observa un seno paleal suave, lo cual nos indica que sería un excavador intermedio si lo comparamos con *Pholadomya*.

- Mineralogía: Aragonítica (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Osteomya*. Taylor *et al.* (1973) estudiando especies actuales de la superfamilia Pholadomyoidea, observaron que las conchas eran siempre aragoníticas y que en la mayoría de los casos constaban de tres capas, una externa prismática y las capas media e interna nacaradas.

## Familia Pleuromyidae Dall, 1900

Género *Pleuromya* Agassiz, 1842

Especie tipo: *Mya gibbosa* J. C. Sowerby



- **Rangoestratigráfico: Triásico Inferior (Olenekiense)–Cretácico Inferior (Valanginiense)** (Posenato, 2008a; Sha & Fürsich, 1994)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango desde el Triásico al Cretácico Inferior. En cuanto al alcance de este género, nosotros no hemos hallado citas fiables después del Cretácico Inferior; tomaremos el Valanginiense como última aparición basándonos en los datos ofrecidos en Sha & Fürsich (1994), aunque los ejemplares hallados por estos autores están compuestos por moldes internos. En cuanto a la primera aparición del género hay algunos problemas. Dado que los integrantes del grupo “*Myacites*” en el Triásico Inferior fueron transferidos a varios géneros, entre ellos *Pleuromya* (ver Neri & Posenato, 1985, para la discusión acerca de esta problemática), el problema radica en que muchos de los ejemplares son asignados a este género basados en moldes internos que no muestran características para hacer las asignaciones genéricas con seguridad y además, en muchos casos es difícil discernir entre *Pleuromya* y *Homomya* (Neri & Posenato, 1985). Según estos autores la atribución de la especie *elongata* (Schlotheim, 1820) a *Pleuromya* es correcta si se tiene en cuenta el concepto original del género. Esta misma especie es citada también en el Triásico Inferior por Leonardi (1935) y por Broglio-Loriga *et al.* (1990), pero los ejemplares, en todos los casos, son de conservación deficiente. Fraiser & Bottjer (2007a) y Posenato (2008a) citan al género en el miembro “Gastropod Oolite” de la Fm. Werfen en Italia, pero no figuran ni discuten el material. Por tanto, le asignamos como primera aparición el Triásico Inferior con ciertas reservas. A partir del Triásico Medio el género está bien representado (ver distribución paleogeográfica).

- **Distribución paleogeográfica: Tethys, Circumpacífico y Austral**

Cox *et al.* (1969) consideraron a *Pleuromya* un género cosmopolita, pero nosotros no podemos confirmar que el género esté presente en el dominio Boreal durante nuestro intervalo de estudio, ya que el género es citado pero no figurado ni descrito en el Triásico Medio (Dagys & Kurushin, 1985) y Superior (Kurushin, 1990; Polubotko & Repin, 1990).

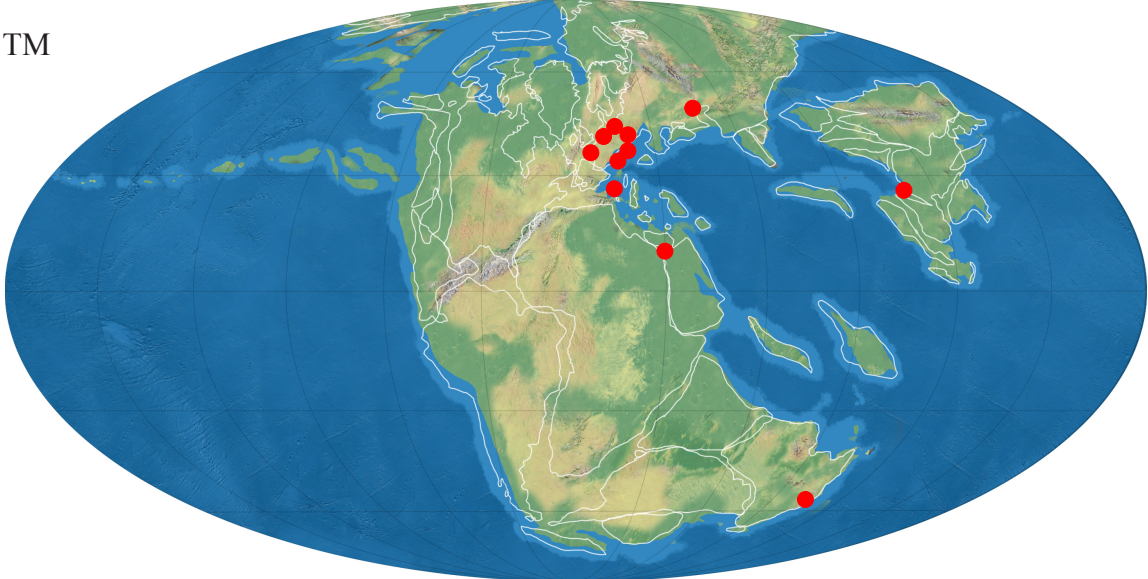
- **Dominio Tethys: Triásico Inferior:** Olenekiense de Italia? (Neri & Posenato, 1985; Broglio-Loriga *et al.*, 1990; Fraiser & Bottjer, 2007a; Posenato, 2008a); **Triásico Medio:** Anisiense de China (Gu *et al.*, 1976; Sha *et al.*, 1990), de Italia (Posenato, 2008b), de Bulgaria (Encheva, 1969); Buntsandstein de Francia (Gall, 1971); Muschelkalk de Francia (Márquez-Aliaga *et al.*, 2002a), de España (Márquez-Aliaga, 1983, 1985; Budurov *et al.*, 1991; López-Gómez *et al.*, 1994; Márquez-Aliaga y Martínez, 1996; Márquez-Aliaga *et al.*, 1986, 2002a), de Hungría (Szente, 1997), de Polonia (Senkowiczowa, 1985), de Alemania (Fuchs & Mader, 1980; Hagdorn, 1982); Ladiniense de Italia (Posenato, 2002), de China (Sha *et al.*, 1990), de Afganistán (Farsan, 1975), de Israel (Lerman, 1960); **Triásico Superior:** de China (Gu *et al.*, 1976; Chen, 1988); Carniense de China (Gu *et al.*, 1976; Sha *et al.*, 1990), de Italia (Desio *et al.*, 1960); Noriense de Irán (Hautmann, 2001a), de Omán (Hudson & Jefferies, 1961); Rhaetiense de los Alpes (Austria) (Tomašových, 2006a), de Yunnan (China) (Guo, 1985 *vide* Stiller, 2006), de Inglaterra? (Ivimey-Cook *et al.*, 1999), de Italia (Conti, 1954; Sirna, 1968); **Jurásico Inferior:** Hetangiense? – Sinemuriense de China (Chen, 1988; Stiller, 2006).
- **Dominio Circumpacífico: Triásico Superior:** Carniense de Japón (Nakazawa, 1956; Hayami, 1975); **Jurásico Inferior:** Hetangiense – Sinemuriense de Yukon (Canadá) (Poulton 1991 *vide* Aberhan *et al.*, 1998); Sinemuriense de Chile (Aberhan, 1993).



TI



TM



T/J

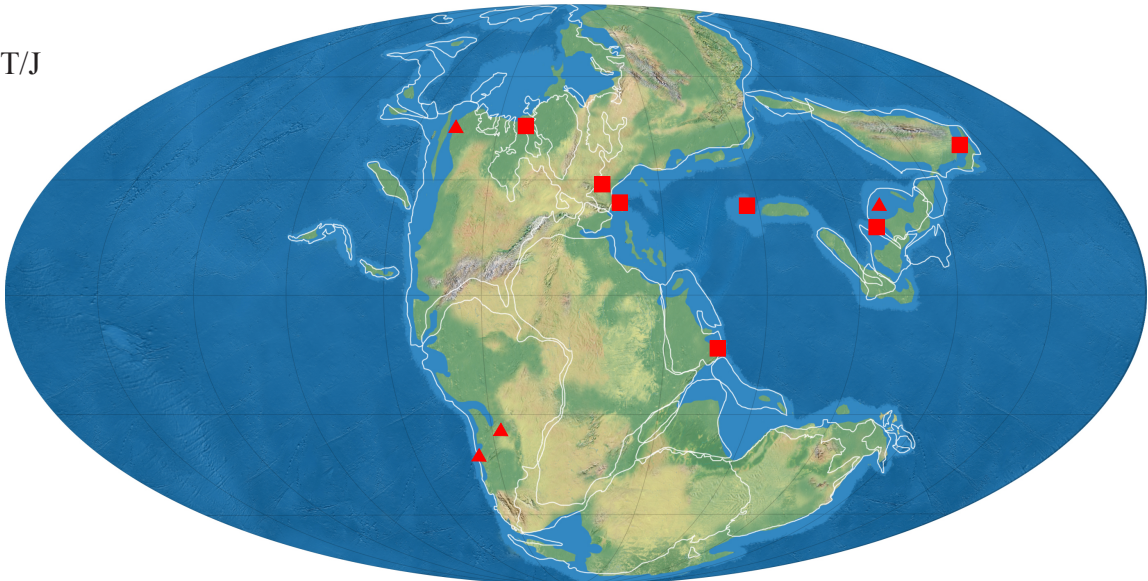


Figura 2.68 - Distribución paleogeográfica para la familia Pleuromyidae Dall: TI.- durante el Triásico Inferior; TM.- durante el Triásico Medio; T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Pleuromya* Agassiz: ♦ Triásico Inferior ● Triásico Medio ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior.

- *Dominio Austral*: Triásico Medio: Ladiniense de Nueva Zelanda (Marwick, 1953); Jurásico Inferior: Sinemuriense de Argentina (Damborenea & Manceñido, 2005b).

- Modo de vida: **B, I, S, Ep, MI**

*Pleuromya* se caracteriza por tener una concha elongada, con aperturas sifonal y pedal y por tener un profundo seno paleal, de lo cual se deduce que poseería largos sifones y se enterraría profundamente en el sedimento, al igual que la mayoría de los integrantes de la superfamilia Pholadomyoidea. Su concha es de moderada a fuertemente inflada por lo que suponemos que sería un excavador lento. Fürsich (1982) encuentra ejemplares atribuidos a *Pleuromya* en posición de vida y observa que están orientados verticalmente con la parte posterior hacia la superficie del sedimento. Este autor compara el modo de vida *Pleuromya* con el género actual *Mya* Linné, 1758, el cual vive enterrado profundamente y en estado adulto es incapaz de volver a enterrarse si es desenterrado.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Pleuromya*. Taylor *et al.* (1973) estudiando especies actuales de la superfamilia Pholadomyoidea, observaron que las conchas eran siempre aragoníticas y que en la mayoría de los casos constaban de tres capas, una externa prismática y las capas media e interna nacaradas.

## Familia Burmesiidae Healey, 1908

Género *Burmesia* Healey, 1908

Especie tipo: *Burmesia latouchii* Healey, 1908

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense) – Jurásico Inferior (Hetangiense)** (Hautmann, 2001a; Hayami, 1975)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior – Jurásico Inferior (Lias.). El género es citado en el Noriense y Rhaetiense y en el Hetangiense (ver distribución paleogeográfica). Sin embargo, Vu Khuc & Tran Huyen en Sato & Westermann (1991) citan al género en el Pliensbachiense. Los ejemplares no están figurados y ni discutidos sistemáticamente y no se ha localizado ninguna publicación con la que podamos confirmar estos registros.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental y Circumpacífico**

- *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Noriense de Indonesia (Diener, 1923), China (Gu *et al.*, 1976; Wen *et al.*, 1976; Gou, 1993; Li, 1994), de Irán (Hautmann, 2001a), de Vietnam (Vu Khuc & Tran Huyen, 1998; Hautmann, 2001a); Rhaetiense de Burma (Birmania) (Healey, 1908), de Irán (Hautmann, 2001a).
- *Dominio Circumpacífico*: Jurásico Inferior: Hetangiense de Japón (Hayami, 1959, 1975; Hayami en Sato & Westermann, 1991).

- Modo de vida: **B, I, S, Ep, MI**

Aunque no se observan ni la línea paleal ni los músculos aductores, le suponemos un modo de vida similar al resto de los miembros de la superfamilia Pholadomyoidea.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Burmesia*. Taylor *et al.* (1973) estudiando especies actuales de la superfamilia Pholadomyoidea, observaron que las conchas eran siempre aragoníticas y que en la mayoría de los casos constaban de tres capas, una externa prismática y las capas media e interna nacaradas.

#### Género *Prolaria* Healey, 1908

Especie tipo: *Prolaria sollasi* Healey, 1908

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense – Rhaetiense)** (Hautmann, 2001a)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Rhaetiense, ya que no tuvieron en cuenta los ejemplares descritos por Krumbeck (1914) en el Noriense. Posteriormente ha sido citado en varias ocasiones en el Noriense (ver distribución paleogeográfica).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys oriental**

- *Dominio Tethys*: **Triásico Superior**: Noriense de China (Gu *et al.*, 1976; Hautmann, 2001a), de Sumatra (Indonesia) (Krumbeck, 1914), de Vietnam (Vu Khuc & Tran Huyen, 1998; Hautmann, 2001a); Rhaetiense de Burma (Healey, 1908), de Irán (Hautmann, 2001a), de Indochina (Diener, 1923).

- Modo de vida: **B, I, S, Ep, MI**

Similar a *Burmesia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Prolaria*. Taylor *et al.* (1973) estudiando especies actuales de la superfamilia Pholadomyoidea, observaron que las conchas eran siempre aragoníticas y que en la mayoría de los casos constaban de tres capas, una externa prismática y las capas media e interna nacaradas.

#### Género *Pseudoburmesia* Gou, 1993

Especie tipo: *Pseudoburmesia maantangensis* Gou 1993

Según Sha *et al.* (1990), el género y su especie tipo fueron creados por Gou en 1980. Desafortunadamente, no cita el trabajo en el que supuestamente se describe. La información de la que disponemos es Gou (1993), donde este autor describe el género y su especie tipo como nuevos.



TI

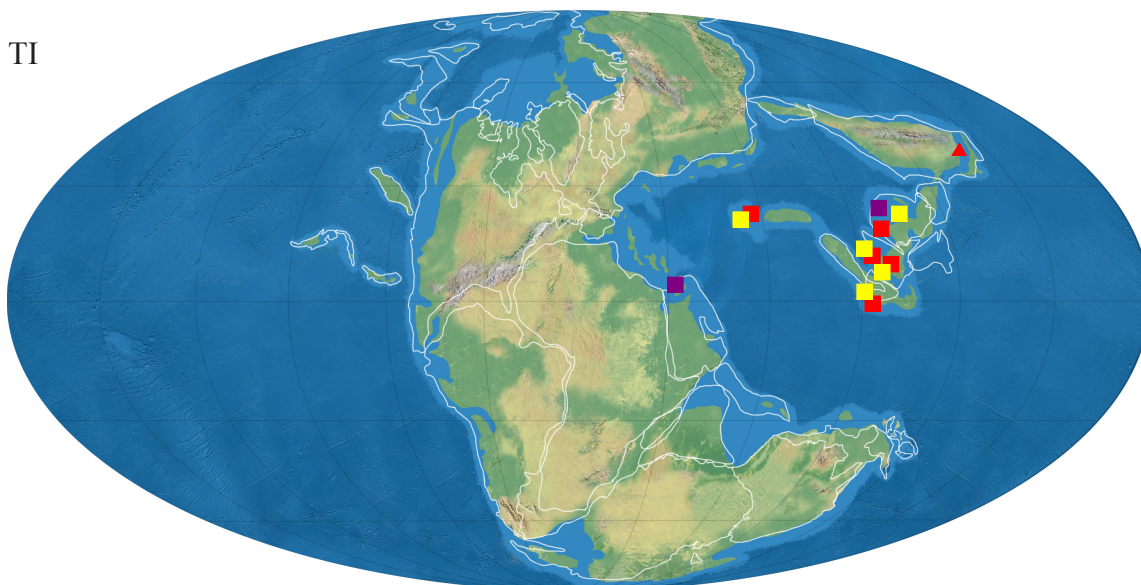


Figura 2.69 - Distribución paleogeográfica para la familia Burmesiidae Healey: T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Burmesia* Healey: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior; Género *Prolaria* Healey: ■ Triásico Superior; Género *Pseudoburmesia* Gou: ■ Triásico Superior.

Gou (1993) solo cita a la especie tipo, pero Sha *et al.* (1990) creó otra especie dentro del mismo, *P. yushuensis* Sha, Chen & Qi, 1990 y además incluyó otras especies: *P. posteroradiata* (Cox, 1924) y *P. qinghaiensis* (Lu, 1981).

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)** (Sha *et al.*, 1990)

Según Gou (1993) el género estaría presente en el Triásico Superior. Lu (1981) considera basándose en los bivalvos que aparecen en la formación en la que encuentra a *Burmesia? qinghaiensis* Lu, 1981, que la edad sería Noriense. Cox (1924) encuentra a sus ejemplares de *Burmesia? posteroradiata* en sedimentos datados del Carniense. Sha *et al.* (1990), teniendo en cuenta todas las especies incluidas, le asignan al género rango Carniense.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Carniense de China (Sha *et al.*, 1990), de Jordania (Cox, 1924; Sha *et al.*, 1990).

- Modo de vida: **B, I, S, Ep, MI**

Similar a *Burmesia*.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Pseudoburmesia*. Taylor *et al.* (1973) estudiando especies actuales de la superfamilia Pholadomyoidea, observaron que las conchas eran siempre aragoníticas y que en la mayoría de los casos constaban de tres capas, una externa prismática y las capas media e interna nacaradas.



## Superfamilia Ceratomyoidea Arell, 1934

### Familia Ceratomyidae Arkell, 1934

Género *Pteromya* Moore, 1861

Especie tipo: *Pteromya crowcombeia* Moore, 1861

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Rhaetiense) – Jurásico Inferior (Hetangiense)** (Cox, 1963)

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Rhaetiense – Hetangiense, el mismo que fue asignado por Cox (1963) en su exhaustiva revisión sobre el género.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**

Damborenea (1996a) cita a *Pteromya* como presente en el margen sureste del Pacífico, pero no hemos hallado publicación alguna que corrobore este dato. Hasta donde llega nuestro conocimiento solo ha sido citado en Europa.

- Dominio Tethys: Triásico Superior: Rhaetiense de Inglaterra (Vokes, 1945; Cox, 1963; Ivimey-Cook *et al.*, 1999), de España (López-Gómez *et al.*, 2005); Jurásico Inferior: Hetangiense de España (López-Gómez *et al.*, 2005), de Inglaterra (Cox, 1963; Ivimey-Cook *et al.*, 1999), de Francia (Freneix & Cubaynes, 1984).

- Modo de vida: **B, I, S, Es, MI**

Según Runnegar (1974), *Pteromya* sería un excavador intermedio. Los miembros de esta familia se entierran a distintas profundidades, por ejemplo *Ceratomya* Sandberger, 1864, es un excavador superficial ya que se caracteriza por poseer una concha robusta, sin aperturas sifonales, con marcas de los aductores subiguales, inserciones profundas de los retractores pedales y con un suave seno paleal (Runnegar, 1974). Sin embargo, *Gresslya* Agassiz, 1843, posee un seno

T/J

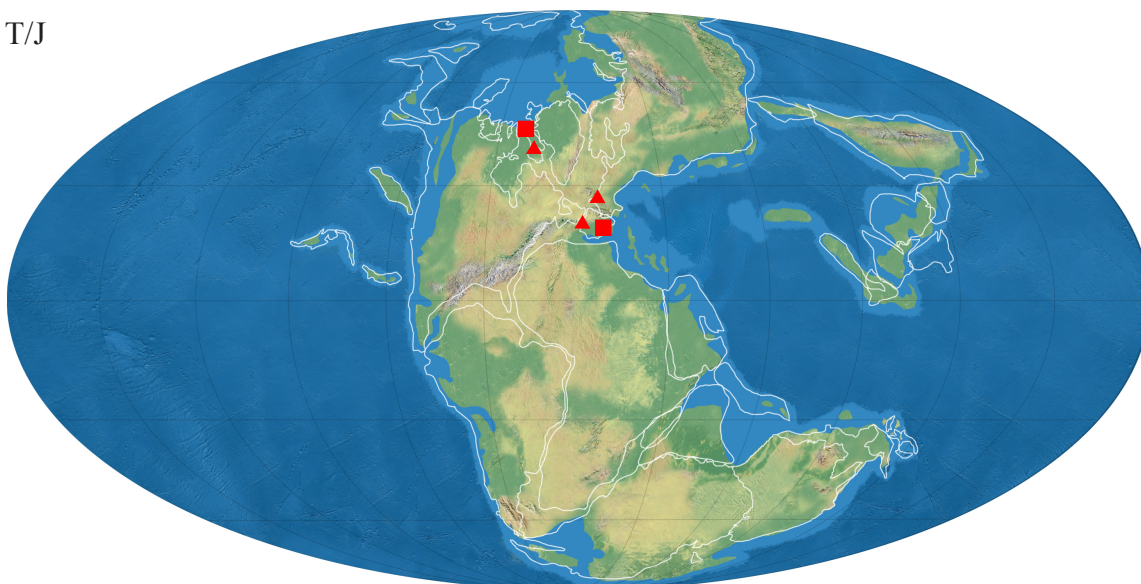


Figura 2.70 - Distribución paleogeográfica para la familia Ceratomyidae Arkell: T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Pteromya* Moore: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior.

paleal profundo y apertura posterior, por lo cual se interpreta como un excavador profundo. *Pteromya* no presenta una concha tan robusta como la de *Ceratomya*, es más elongada y no tan inflada, pero no se observan inserciones musculares ni seno paleal. Dado que los sifones debían de ser cortos, le asignaremos un modo de vida excavador superficial.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Pteromya*. Taylor *et al.* (1973) estudiando especies actuales de la superfamilia Pholadomyoidea, observaron que las conchas eran siempre aragoníticas y que en la mayoría de los casos constaban de tres capas, una externa prismática, una media de estructura “cross-lamellar” y una interna de estructura “cross-lamellar” compleja u homogénea.

## Superfamilia Pandoroidea Rafinesque, 1815

### Familia Thraciidae Stoliczka, 1870

Género *Thracia* Sowerby, 1823

Especie tipo: *Mya pubescens* Pulteney, 1799

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Noriense) - Actualidad**

Aunque Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Jurásico – Actualidad, parece que el género está presente también en el Triásico Superior. Hay tres especies citadas en el Triásico Superior: *T. prisca* Healey, 1908, *T. proavita* Hudson & Jefferies, 1960 y *T. applanata* Krumbeck, 1913 (Hudson & Jefferies, 1960). Healey (1908) describió a *T. prisca* Healey, 1908 en el Rhaetiense de Burma. Posteriormente, Gu *et al.* (1976) la citan también en China en sedimentos contemporáneos. Hautmann (2001a) indica la presencia del género en el Triásico Superior de Irán, Hudson & Jefferies (1961) en el Noriense de Omán y Kutassy (1931) en el Noriense de Indochina. Vu Khuc & Tran Huyen (1998) citan su presencia también en el Noriense de Vietnam.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys y Circumpacífico**

- Dominio Tethys: Triásico Superior: de Burma (Healey, 1908), de China (Gu *et al.*, 1976; Gou, 1993), Irán (Hautmann, 2001a), Omán (Hudson & Jefferies, 1961), Indochina (Kutassy, 1931).
- Dominio Circumpacífico: Jurásico Inferior: Hetangiense de Japón (Hayami, 1958c, 1975; Kondo *et al.*, 2006).

- Modo de vida: **B, I, S, Ep, Mr**

Las especies actuales de *Thracia* viven enterradas y poseen largos sifones, que les permiten adentrarse en el sedimento profundamente; producen un mucus con el cual fabrican los canales por dónde sacan los sifones, de forma que no los exponen en la superficie y quedan protegidos (Beesley *et al.*, 1998). En muchas de las especies fósiles se observa un profundo

T/J

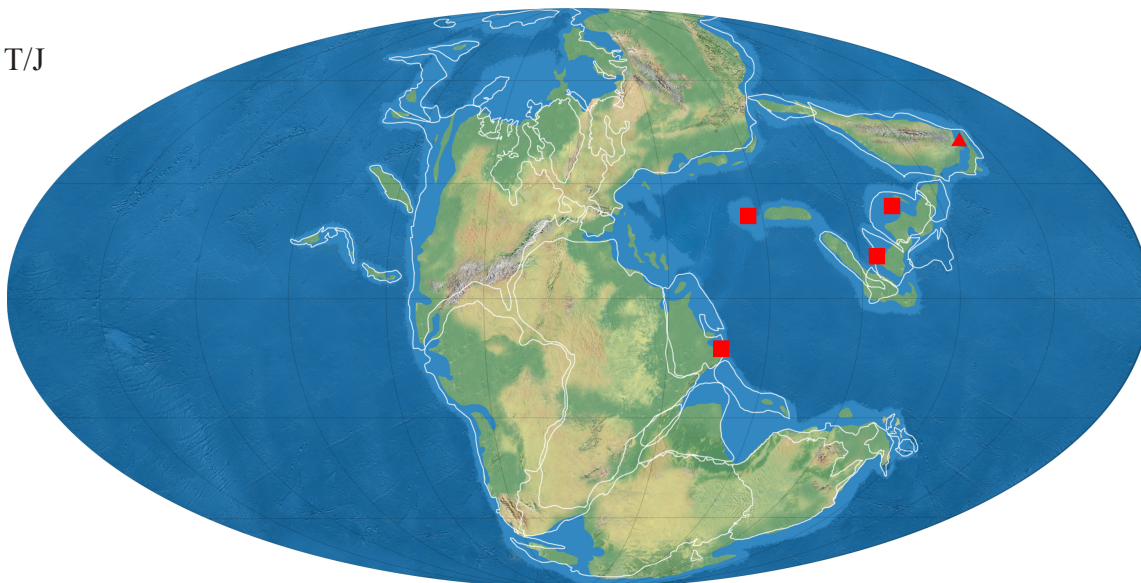


Figura 2.71 - Distribución paleogeográfica para la familia Thraciidae Stoliczka: T/J.- durante el Triásico Superior y Jurásico Inferior. Género *Thracia* Sowerby: ■ Triásico Superior ▲ Jurásico Inferior.

seno bisal y aperturas sifonales por lo que se cree que vivirían de la misma manera. Fürsich (1980) encuentra ejemplares atribuidos a *Thracia* en posición de vida, incluidos en el sustrato en disposición vertical con la parte posterior hacia arriba.

- Mineralogía: **Aragonítica** (Taylor *et al.*, 1973)

Taylor *et al.* (1973) observan en las conchas de especies actuales de *Thracia*, que las conchas son totalmente aragoníticas y están formadas por dos capas, ambas de microestructura homogénea. Sin embargo, Runnegar (1974) indica que los ejemplares de *Thracia* mesozoicos presentan estructura nacarada en sus conchas.

### Familia Laternulidae Hedley, 1918

Género *Cercomya* Agassiz, 1843

Especie tipo: *Cercomya pinguis* Agassiz, 1843

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense) – Cretácico Superior (Maastrichtiense)**

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Triásico Superior – Cretácico. La cita más antigua de edad localizada data del Carniense (Sha *et al.*, 1990) y la más moderna del Maastrichtiense (Abdel-Gawad, 1986).

- Distribución paleogeográfica: **Tethys**

Damborenea (1996a) cita al género en el Hetangiense – Sinemuriense del margen sureste del Pacífico, pero nosotros no lo hemos hallado hasta el Pliensbachiense (Aberhan, 1994a; Scholz *et al.*, 2008).



TS

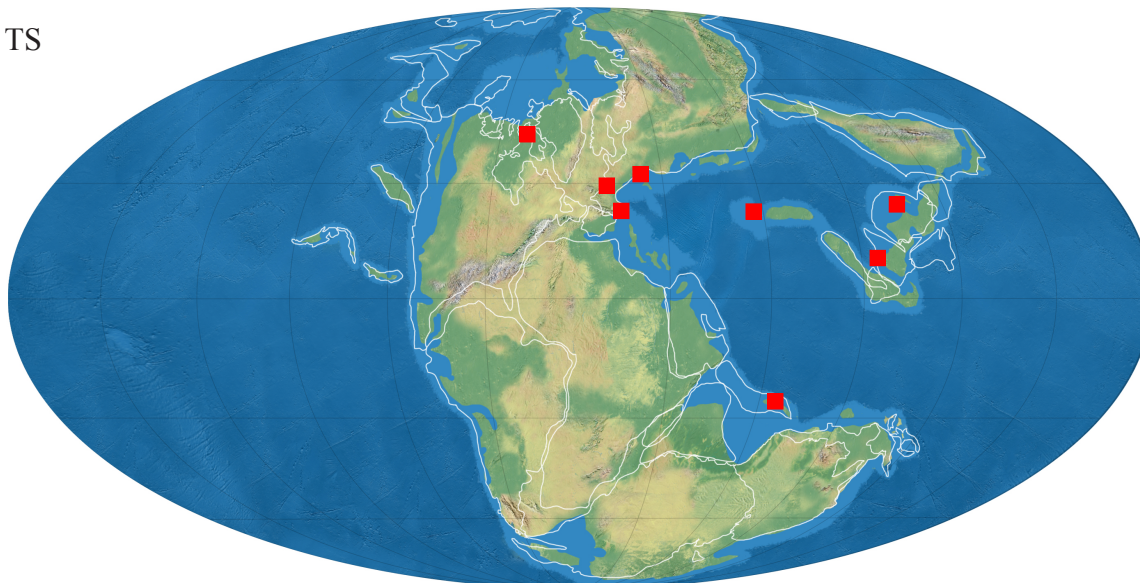


Figura 2.72 - Distribución paleogeográfica para la familia Laternulidae Hedley: TS.- durante el Triásico Superior. Género *Cercomya* Agassiz: ■ Triásico Superior.

- *Dominio Tethys: Triásico Superior*: Carniense de China (Sha *et al.*, 1990), de Italia? (Allasinaz, 1966); Noriense – Rhaetiense de Irán, Alpes, Burma, Vietnam y Yunnan (China) (Hautmann, 2001a); Rhaetiense del Tibet (“Lhasa block”) (Yin & Grant-Mackie, 2005), Rhaetiense de Inglaterra (Ivimey-Cook *et al.*, 1999), de Hungría? (Vörös, 1981).
- Modo de vida: B, I, S, Ep, MI

Suponemos que el modo de vida de *Cercomya* sería similar al de las especies actuales de *Laternula*, único género de esta familia que llega a la actualidad. *Laternula* es un bivalvo excavador profundo que posee largos sifones y aperturas sifonales anterior y posterior. En etapas juveniles, excava y se entierra y se cree que en estado adulto no puede volver a enterrarse porque el pie se atrofia (Beesley *et al.*, 1998). En el caso de *Cercomya* no se conoce la línea paleal, por lo que no podemos hacernos una idea del tamaño de sus sifones, pero presenta apertura sifonal posterior.

- Mineralogía: Aragonito (Taylor *et al.*, 1973)

No se conoce la microestructura de la concha de *Cercomya*. Taylor *et al.* (1973) estudian las conchas de varias especies actuales y en todas, excepto en las pertenecientes a la familia Thraciidae, encuentran tres capas, la externa de microestructura prismática y la media e interna nacaradas.

## Orden y Familia incierta

Género *Laubeia* Bittner, 1895

Especie tipo: *Cardita strigilata* Klipstein, 1845

Allasinaz (1966) incluyó a *Laubeia* en la familia Megalodontidae. Posteriormente, Cox *et al.* (1969) consideran que las características que presenta *Laubeia* no encajan en la Clase Bivalvia.



TS

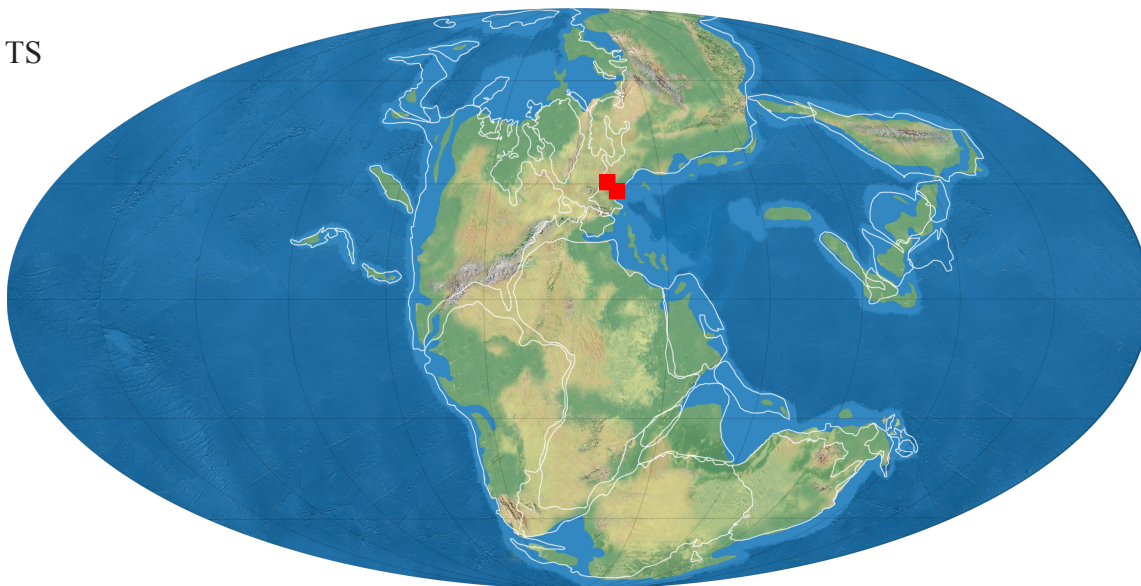


Figura 2.73 - Distribución paleogeográfica para el género *Laubeia* Bittner, orden y familia inciertos: TS.- durante el Triásico Superior. Género *Laubeia* Bittner: ■ Triásico Superior.

Hallam (1981) considera que pertenece a Bivalvia pero el orden es incierto.

- Rango estratigráfico: **Triásico Superior (Carniense)** (Cox *et al.*, 1969)

Cox *et al.* (1969) le asignan rango Carniense y ese es el rango que consideraremos ya que tanto Bittner (1895) como Allasinaz (1966) lo citan en este momento del tiempo geológico. El género parece ser monoespecífico.

- Distribución paleogeográfica: **Tethys occidental**
  - *Dominio Tethys*: Triásico Superior: Carniense del S del Tyrol (Austria) (Bittner, 1895), del S de los Alpes (Italia) (Allasinaz, 1966).
- Modo de vida: ?
- Mineralogía: ?

No se conoce la mineralogía ni la estructura de la concha de *Laubeia*. Dado que no sabemos cuál es su posición sistemática, no podemos asignarle la mineralogía característica de la familia.

## 2.5. Géneros no considerados

### *Aguileria* White, 1887

No se tendrá en cuenta en el rango de estudio aunque Muster (1995) en su monografía sobre Bakevellidae le asigna rango Triásico Superior – Cretácico Superior. *Aguileria* es un género que se encuentra con cierta frecuencia en el Jurásico Superior (Fürsich & Werner, 1988; Liu, 1995) y más abundantemente en el Cretácico (Muster, 1995). La razón de Muster para ampliarle el rango hasta el Carniense es que considera que *Bakevellia* (*Bakevelloides*) *hekiensis* (Kobayashi & Ichikawa, 1952) figurado por Hayami (1975, lám. 2, fig. 4) es en realidad *Aguileria renauxiana* (Mathéron, 1842). Pero Muster no ha estudiado el material asignado por Hayami y depositado en el Museo Universitario de la Universidad de Tokio, lo único en lo que se ha basado es en la figuración de este último. No encontramos ningún problema en la asignación que hace Hayami (1975) por lo que seguiremos su postura, ya que el hecho de ampliar el rango de un género en más de 50 ma por un solo ejemplar que ni siquiera ha sido revisado personalmente nos parece una interpretación un poco arriesgada.

### *Amerinumpecten* Kasum-Zadeh, 2003

Este género es descrito por Kasum-Zadeh (2003) en el Triásico Superior de Italia, asignando como única especie, a la especie tipo a *Entolium? amerinum* Sirna, 1968.

Se cree injustificada la creación de este género. El autor además de no comparar ni justificar su creación, no ha tenido en cuenta que aunque la ornamentación de esta especie es especial comparándola con el resto de especies atribuidas a *Entolium*, el resto de características (ausencia de seno bisal, forma de las orejetas, margen cardinal, ...) encajan perfectamente con su atribución a *Entolium* y la diferencia en ornamentación puede ser debida a factores ecológicos (Allasinaz, 1972).

### *Anomia* Linné, 1758

No se considera en el rango de estudio. Cox *et al.* (1969) le adjudica rango Cretácico – Actualidad y con reservas indica su presencia también en el Pérmico. Esta presencia no será tenida en cuenta ya que actualmente se considera a la familia Anomiidae presente desde el Jurásico (Todd & Palmer, 2002; Malchus, 2004). Hölder (1990) cita la especie *Anomia alpina* Winkler en el Retiense. Esta especie es reubicada primero en *Placunopsis* (Ivimey-Cook *et al.*, 1999) y después en *Pseudoplacunopsis* (Checa *et al.*, 2003) (ver discusión para *Pseudoplacunopsis* en el apartado 2.4).

### *Angustella* Waagen, 1907

Sinonimia de *Gervillia* (*Cultriosis*) Cossmann, 1904 (Cox *et al.*, 1969, N308), por lo que no serán tenidas en cuenta las citas en las que se considera a *Angustella* género independiente sin justificación (Sha *et al.*, 1990; Wang, 2008) o como subgénero de *Gervillia* (Wen *et al.*, 1976). Este nombre ha sido utilizado para gasterópodos [*Angustella* Steklov & Tsytoovich, 1967] y para lepidópteros [*Angustella* Li, 1986].

***Anradulonectites*** Shurygin & Lutikov, 1991

No se considera en el rango de estudio. Según el *Zoological Record*: “*Anradulonectites* (Pectinacea): Gen nov, of Pectinidae, Type species *A. intricatus*, p. 64, Lower Jurassic (Shurygin, B. N. & Lutikov, O.A. 1991. Rossiiskaya Akademiya Nauk Sibirskoe Otdelenie Trudy Instituta Geologii I Geofiziki, 769: 47-78”. Se considera al género presente en el Pliensbachiense (Zakharov *et al.*, 2006) y por tanto fuera de rango de estudio.

***Anshunopecten*** (sin autor)

*Anshunopecten* fue propuesto por Xu (1980, tabla 8 en Yao *et al.*, 1980, p. 34), sin descripción, ni figuras u otra información que acompañara al nombre. El género es citado en el Pérmico Superior de China (Yin, 1985; Lin & Yin, 1991; Li, 1995) y tenido en cuenta en Sepkoski (2002) y por PBDB, pero en ninguna de las publicaciones consultadas se da información acerca de su descripción, ni se figura. Por lo tanto, *Anshunopecten* no ha sido formalmente descrito y se considerará un nombre no válido (nomen nudum) (Fang, com. pers., 2008).

***Aphanaia*** Koninck 1878

Se considerará subgénero de *Atomodesma* siguiendo a Kauffman & Runnegar (1975). Otros autores como Astafieva (1991a), Biakov (1992), Waterhouse (1979a, 1983, 1987) lo consideran a nivel de género pero ninguno de ellos lo justifica.

Waterhouse (1958, 1959) lo considera subgénero de *Atomodesma* (la misma posición que se le da en Cox *et al.* (1969)), pero posteriormente en Waterhouse (1979a) lo considera género y no da ninguna justificación, pese a citar el trabajo de Kauffman & Runnegar (1975). En los trabajos de Astafieva y Biakov no se tiene en cuenta el trabajo de Kauffman & Runnegar, solo citan trabajos de otros autores rusos y los de Waterhouse anteriormente mencionados.

***Arcomytilus*** Agassiz in J. Sowerby, 1842

No se considera en el rango de estudio, aunque se le cita con bastante frecuencia en el Jurásico Inferior (Winkler, 1886; Cox *et al.*, 1969; Hayami, 1958, 1975; Liu, 1999; Garh, 2002; Fürsich *et al.*, 2001), las citas más antiguas datan del Pliensbachiense.

***Arctotis*** Bodylevsky, 1960

No se considera en el rango de estudio, aunque Cox *et al.* (1969) le asigna rango desde el Liásico, ya que todas las citas consultadas lo consideran a partir del Pliensbachiense (Kelly, 1984; Jeletzky & Poulton, 1987; Liu, 1995; Sha, 1996; Aberhan, 1998a, b, 2001; Damborenea, 2001; Zakharov *et al.*, 2006). Sepkoski (2002) le asigna rango estratigráfico desde el Sinemuriense, extrayendo los datos de Hallam (1977), el cual cita al género en el Sinemuriense de la región Ártica, pero este dato no ha podido comprobarse.

***Astartopis*** v. Wöhrmann, 1889

Chavan en Cox *et al.* (1969) considera a *Astartopis* como un género válido e indica que Cox lo considera sinonimia subjetiva de *Myophoriopis* v. Wöhrmann, 1889 y refiere a la familia Myophoriopidae. En el *Tratado*, no hay ninguna familia con este nombre y Cox en *Myophoriopis* no indica nada de lo que dice Chavan. Sin embargo, *Astartopis* (especie tipo: *Myophoria richthofeni* Stur, 1868) fue considerado sinónimo de *Myophoriopsis* por muchos autores (ej. Bittner, 1895; Diener, 1923; Kutassy, 1931; Leonardi, 1943; Allasinaz, 1966) y esta

es la postura que seguiremos en este trabajo ya que no se observan diferencias sustanciales entre ambos géneros.

### ***Barbatia*** Gray, 1842

No se considera en el rango de estudio, ya que las citas del género en el Triásico son dudosas. Cox *et al.* (1969) le asigna rango Jurásico – Actualidad y con ciertas dudas en el Triásico. Sepkoski (2002) le asigna rango Triásico (Noriense) – Actualidad citando como fuente Hallam (1981), pero en este trabajo no se nombra el género, aunque en otros trabajos similares del mismo autor (Hallam, 1972, 1976, 1977) se le asigna rango por encima del Pliensbachiense. Está ampliamente distribuido a partir del Jurásico Medio – Superior (Kelly, 1984; Fürsich *et al.*, 1994; Liu, 1995; Delvene, 2000, 2003).

### ***Bosniopecten*** Kasum-Zadeh, 2003

Este género es descrito por Kasum-Zadeh (2003) en el Carniense de Bosnia, asignando como especie tipo a *Pecten voralis* Bittner, 1902 e incluyendo a otras dos especies: *Pecten inaequicostatus* Reis, 1926 y *Pecten subaequicostatus* Bittner, 1895. A parte de no hacer ningún tipo de comparación ni justificación para la creación del género, las tres especies son asignadas a *Chlamys* (*Chlamys*) por Allasinaz (1972), lo cual será seguido en este trabajo.

Además, Kasum-Zadeh (2003) le asigna rango Carniense de Bosnia a su nuevo género, y en todo caso, dadas las especies que el autor asigna, también estaría presente en el Ladiniense y el Retiense de Austria e Italia.

### ***Brachidontes*** Swainson, 1840

No se considera en el rango de estudio, aunque Cox *et al.* (1969) le asigna rango Jurásico – Actualidad y Sepkoski (2002) Jurásico Inferior (?) – Actualidad. Sin embargo, la cita con edad más antigua para el género data del Pliensbachiense de la Península Ibérica (Hallam, 1972).

### ***Bureiomya*** Voronetz, 1938

Sinonimia de *Pholadomya* (*Bucardiomya*) Rollier in Cossmann, 1912 (Cox *et al.*, 1969, N829). Según Kobayashi & Tamura, (1983b) el género fue descrito en el Triásico del NE Siberia. Se acepta la sinonimia propuesta y por lo tanto se ignorarán las citas del género *Bureiomya* en trabajos de autores rusos que siguen utilizando el nombre (ver por ej. Kurushin, 1990; Polubotko & Repin, 1990).

### ***Calvaentolium*** Romanov, 1985

Romanov (1985 *fide* Damborenea, 2002a) lo que hizo básicamente fue darles nombres genéricos a los cuatro grupos que estableció Staesche (1926 *fide* Damborenea, 2002a) para *Entolium* s. l. (ver discusión en Damborenea, 2002, p. 42-44). El grupo que Staesche reconoció como *Entolium hehlii* D'Orbigny fue incluido en el nuevo género *Calvaentolium* (especie tipo: *Pecten magneauritus* Kilt 1903 del Anisiense de Yugoslavia) por Romanov (1985 *fide* Damborenea, 2002a), además de varias especies triásicas (*C. pseudodiscites*, *C. tribevicianum*, *C. magneauritum*, *C. tridentini*, *C. inornatum*, *C. saccoi*, *C. cainalloi*, *C. contmptibile*) y jurásicas (*C. calvum*, *C. hehlii*). Le asignó rango Triásico – Jurásico de Europa y Asia.

A falta de una buena revisión sobre el grupo de los *Entolium*, se seguirá una postura conservadora a este respecto y se considerará como *Entolium* siguiendo el punto de vista de



Staesche (1926 *vide* Damborenea, 2002a).

Waller (2006) lo considera un género válido que introduce en su nueva familia Entoliolidae Waller, 2006 junto con otros géneros, e incluso considera a *Crenamussium* Newton, 1987 como sinónimo de *Calvaentolium* (ver discusión para la familia Syncyclonemidae en el apartado 2.4).

### ***Cardiomorpha*** De Koninck, 1841

No se considera en el rango de estudio. Cox *et al.* (1969, N818) le asignan rango Carbonífero Inferior, pero también indican (N115) que han sido descritas algunas especies en el Triásico. Se han localizado varias especies atribuidas al género durante el Triásico descritas anteriormente a 1969 (Trechmann, 1918; Diener, 1923, p. 229; Krumbeck, 1924; Smith, 1927; Kutassy, 1931, p. 415; Marwick, 1953) y también con posterioridad a esta fecha (Wen *et al.*, 1976; Sha *et al.*, 1990) y se ha observado que casi todas estas especies están asignadas con dudas al género en cuestión. Sepkoski (2002) le asigna rango Carbonífero – Triásico Superior (Carniense), basándose en Morris (1967). Según Pojeta *et al.* (1971) hay que tener cuidado con los estudios puntuales a niveles taxonómicos bajos y de taxones poco conocidos, como es el caso de *Cardiomorpha*, y atender más a la historia evolutiva de linajes mayores que nos pueden dar una idea global de un grupo determinado. Se refiere básicamente a las citas del género en el Ordovícico - Devónico y en el Triásico. Es muy sospechosa la distribución “parcheada” del género que se observa de la revisión de monografías puntuales. Se van a obviar todas las citas del Triásico, considerando al género como típicamente presente en el Carbonífero (ver discusión en Pojeta *et al.*, 1971, p. 146; Simoes *et al.*, 1997; Waller & Stanley, 2005) y el Pérmico Inferior (Runnegar, 1965; Runnegar & Newell, 1974).

### ***Cardita*** Bruguière, 1792

No se considera en el rango de estudio, siguiendo a Chavan en Cox *et al.* (1969) que lo considera un género con rango Paleoceno – Actualidad. Aunque es citado frecuentemente en trabajos anteriores a Cox *et al.* (1969) en el Triásico, con posterioridad al *Treatise* solo se han localizado un par de trabajos que siguen citando a este género en el Triásico (Kollarova & Kochanová, 1973) y el Jurásico Inferior (Accorsi-Benini, 1981). Cox *et al.* (1969) no hace ningún comentario acerca de todas las especies atribuidas a *Cardita* en trabajos clásicos y como se atribuyeron gran cantidad de especies a este género, sería un trabajo excesivo e innecesario el rastrear cada una de estas especies para ver en que otros géneros se han acomodado. Con este género ocurre lo mismo que con otros géneros actuales como *Mytilus*, *Nucula*, *Corbula*, etc. que tradicionalmente se han utilizado como “cajones de sastre” donde se incluían todos los morfotipos “parecidos a”.

### ***Ceratomya*** Sandberger, 1864

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Jurásico Inferior – Superior. El género es citado en el Sinemuriense europeo (Hallam, 1976, 1977, 1987; Liu, 1995; Etheridge, 1864 *vide* Damborenea en Damborenea & González-León, 1997). Nosotros no hemos localizado ningún trabajo en el que se figuren estos ejemplares y aunque podríamos carecer de información, no podemos corroborar los datos. Las especies que estarían presentes en el Sinemuriense serían: *C. petricosa* (Simpson, 1855) (Hallam, 1976) y *C. gibossa* (Etheridge, 1864) (Damborenea, *op. cit.*). A partir del Pliensbachense si encontramos trabajos en los que se discute sistemáticamente y se figura (ej. Damborenea, *op. cit.*; Delvene, 2003; Scholz *et al.*, 2008). Lo excluimos de nuestro rango

de estudio con reservas y queda pendiente de comprobación el trabajo de Etheridge.

***Chaenocardia* Meek & Worthen, 1869**

No se considera en el rango de estudio aunque ha sido citado en el Pérmico Superior del Sur de China (Li, 1995), esta cita no será tenida en cuenta ya que ni se figuran los ejemplares ni se da la cita original. El género es considerado como típicamente Carbonífero (Cox *et al.*, 1969; Newell & Boyd, 1995).

***Chiron* Astafieva, 1997**

Nombre reemplazado por *Chironopecten* Astafieva, 2001. Astafieva (1997) creó el género sin saber que ya estaba siendo utilizado para un insecto, *Chiron* MacLeay, 1819 (Astafieva, 2001).

***Cingentolium* Yamani, 1983**

*Cingentolium* Yamani, 1983 sería sinonimia de *Costentolium* Freneix, 1980, ya que están basados en la misma especie tipo, *Pecten cingulatum* Goldfuss, 1835 (ver discusión para *Costentolium* y para *Neoentolium* Romanov, 1985 en este mismo apartado).

***Claraioides* Fang, 1993**

Sinonimia de *Claraia* Bittner, 1901 (Newell & Boyd, 1995; Yang *et al.*, 2001; He *et al.*, 2007a). Fang (1993) crea el género *Claraioides* para acomodar a los ejemplares del Pérmico Superior que habían sido atribuidos a *Claraia primitiva* y *Claraia diana*, además de una nueva especie, *Claraioides guizhouensis*. La creación de este nuevo género se basa en: “*The most striking feature of the new genus lies in the existence of a subcircular byssal embayment in the right valve (lower valve), by which it may be readily distinguished from the comparable Claraia and Pseudoclaraiia*” (Fang, 1993, p. 662). Newell & Boyd (1995) y Yang *et al.* (2001) lo incluyen en sinonimia de *Claraia* de forma independiente. Los primeros autores indican que sería necesario un estudio cuantitativo y comparativo de poblaciones locales antes de crear géneros nuevos; los segundos argumentan que no se pueden utilizar como único criterio para distinguir dos géneros el tamaño, forma y dirección del seno bisal y el tamaño y forma de las aurículas, características que si se utilizan para discriminar a nivel de especie (ver discusión en Yang *et al.*, 2001, p. 800-801). Fang (2003) no está de acuerdo con lo expuesto por Yang *et al.* (2001) y vuelve a reafirmarse en la validez de *Claraioides*, aunque sin aportar más argumentos que los ya aportados en su anterior trabajo. Kotlyar *et al.* (2004) siguiendo a Fang (1993), deciden mantener a *Claraioides* separadamente de *Claraia* para los ejemplares similares a *Claraia* del Pérmico Superior (ver discusión en Kotlyar *et al.*, 2004, p. 524). Profundizando en la discusión sobre la supuesta sinonimia, He *et al.* (2007a) hacen un estudio de la variación en la ornamentación y en la forma del seno bisal de todas las especies incluidas en *Claraia* con su distribución estratigráfica y paleogeográfica (ver He *et al.*, 2007a, tabla 1, p. 1016 y discusión), demostrando que hay un cambio morfológico progresivo en *Claraia* desde el Changhsingense inferior al Induense que indica que la forma, tamaño y orientación del seno bisal no es un criterio válido para la discriminación a nivel genérico.

***Comatahalobia* Polubotko, 2001**

Polubotko *et al.* (2001), siguiendo con su revolucionaria forma de ver el grupo de las “*Halobias*”, vuelve a emplear una vez más (ver discusión para la familia Halobiidae en el apartado 2.4), criterios como la forma y posición de la aurícula anterior y el tipo de ornamentación para

crear un género próximo pero distinto de *Halobia*. No se tendrá en cuenta este género siguiendo la visión de McRoberts (1993) para este grupo.

### ***Costentolium*** Freneix, 1980

*Entolium* (*Costentolium*) Freneix, 1980, *Cingentolium* Yamani, 1983 y *Neoentolium* Romanov, 1985 han sido propuestos para el mismo grupo de especies, el grupo que Staesche (1926 *vide* Dambornea, 2002) llamó *E. cingulatum* Goldfuss (ver Dambornea, 2002, p. 44). La especie tipo de los tres taxones es la misma, *Pecten cingulatum* Goldfuss, 1835, por lo tanto si hubiera que aceptar alguno de ellos sería *Costentolium* Freneix, 1980, por prioridad. Freneix (1980) además incluyó las siguientes especies: *E. discites* (Schlotheim), *E. frontalis* (Dumortier), *E. proeteum* (d'Orbigny), *E. renievieri* (Oppel), *E. spathulatum* (Roemer), *E. partitum* (Sowerby), (?) *E. lackeyi* Quilty y (?) *E. territorianum* Skwarko. Sin embargo, Waller (2006) indica que *Neoentolium* es sinonimia junior de *Cingentolium*, pero no nombra la existencia de *Costentolium*. En este trabajo vamos a seguir una postura conservadora a este respecto, tomando todo como *Entolium* en su sentido original (ver discusión para la familia Syncyclonemidae en el apartado 2.4).

### ***Costigervillia*** Cox & Arkell, 1948

No se considera presente en el rango de estudio aunque Muster (1995) indica su posible presencia en el Triásico Superior con dudas. El género ha sido citado con seguridad en el Jurásico Superior con dos especies *C. crassicosta* (Morris & Lycett, 1853) y *C. quincarinata* (Fischer, 1969) (Fürsich & Werner, 1988). Guo (1985 *vide* Muster, 1995) describe a la especie *Costigervillia guibaoensis* Guo, 1985 en el Triásico Superior de China, pero ha sido imposible localizar información acerca de esta especie en ninguno de los trabajos consultados. Además de esta cita el género solo ha sido localizado en el Jurásico Superior. A falta de conseguir más información a este respecto no se considerará en el rango de estudio.

### ***Cultriopsis*** Cossmann, 1904

Siguiendo a Cox *et al.* (1969, N308) se considerará a *Cultriopsis* como subgénero de *Gervillia*, aunque algunos autores le asignen rango de género sin justificación (ej. Komatsu *et al.*, 2004a, b).

### ***Cuspidaria*** Nardo, 1840

No se considera dentro del rango de estudio aunque se han localizado citas del género tanto en el Triásico como en el Jurásico.

Anteriormente a Cox *et al.* (1969) se cita al género tanto en el Triásico (Diener, 1923, p. 243; Kutassy, p. 425; Leonardi, 1943; Rossi Ronchetti, 1959; Allasinaz, 1964a) como en el Jurásico (Hayami, 1958c, 1959). Cox *et al.* (1969, N854) le asigna rango Cretácico Superior – Actualidad, obviando las citas anteriores. Posteriormente, no todos los autores han seguido estas pautas a la hora de asignar rango estratigráfico a *Cuspidaria*; Skelton & Benton (1993, p. 260) dan como primera aparición de la familia Cuspidaridae a *Cuspidaria triassica* (Stoppani, 1865) en el Ladinense de Austria, basándose en Morris (1967), al igual que Sepkoski (2002); Runnegar (1974) sugiere que el origen del género posiblemente esté en el Triásico y otros autores, aunque con dudas, han asignado especies a este género tanto durante el Triásico (Hayami, 1975; Lu & Chen, 1986) como durante el Jurásico (Hallam, 1976, 1977; Palmer, 1979; Fozy *et al.*, 1994; Liu, 1995; Hudson *et al.*, 1995). Pero todas estas citas no van a ser tenidas en cuenta,

ya que la mayoría de especies asignadas a este género lo han sido basándose en la morfología general y la presencia de un “rostro” alargado típico de los cuspidáridos (también observado en otras familias de bivalvos), sin haber podido demostrar, en ningún caso, que la microestructura, musculatura y/o charnela sean efectivamente atribuibles a esta familia (Harper *et al.*, 2002).

Además, Allasinaz (1966, p. 641) indica que de las especies triásicas referidas al género *Cuspidaria*, la única que tiene cierto parecido con las cuspidarias actuales es *C. alpiscivicae* Bittner, 1895. Allasinaz (*op. cit.*) transfiere todas las especies triásicas atribuidas a *Cuspidaria* al género *Solenomorpha*, pero no lo justifica suficientemente (ver discusión para *Solenomorpha* en este mismo apartado).

Por todo lo expuesto, se seguirá a Harper *et al.* (2002) en la idea de que el registro fósil de la familia Cuspidariidae se ha ampliado erróneamente por la inclusión de especies dudosas (ver discusión Harper *et al.*, 2002, p. 766-767).

### ***Cyclopellatia* Cossmann, 1907**

No se considera en el rango de estudio ya que el rango asignado por Cox *et al.* (1969) [L. Jurassic (Barr.)], es un error, el Barremiense es un piso del Cretácico Inferior.

### ***Desiderinectes* Kasum-Zadeh, 2003**

Este género es descrito por Kasum-Zadeh (2003) en el Triásico Superior de Europa, asignando como especie tipo a *Pecten (Chlamys?) desideri* Bittner, 1901 e incluyendo a otras especies que ni siquiera nombra. A parte de no hacer ningún tipo de comparación ni justificación para la creación del género, la especie tipo es asignada a *Camptonectes (Annulinectes)* por Allasinaz (1972), lo cual será seguido en este trabajo. No parece suficientemente justificada la creación de este género por lo que no se considera entre los válidos.

### ***Dietrichia* Reck, 1921**

No se considera dentro del rango de estudio aunque tanto Cox *et al.* (1969) como Sepkoski (2002) le adjudican rango durante todo el Jurásico. Las únicas citas localizadas del género son del Oxfordiense de Europa y del Calloviense - Oxfordiense de Túnez (Holzapfel, 1998), por lo que se le considerará presente en el Jurásico Medio y Superior y por tanto fuera de nuestro intervalo de estudio.

El mismo nombre ha sido utilizado en un género de arañas de la familia Linyphiidae, *Dietrichia* Crosby & Bishop, 1933. Este nombre ha sido recientemente sustituido por *Neodietrichia* (Özdikmen, 2008).

### ***Dimyodon* Munier-Chalmas in Fischer, 1886**

Sinonimia de *Atreta* Etallon, 1862 (Fürsich & Werner, 1988, p. 143; Malchus, 2000; Hautmann, 2001a, b).

Según Fürsich & Werner (1988), lo único que diferenciaba a estos dos géneros era que en *Dimyodon* se observaban dos marcas musculares y costillas internas radiales que no se encontraban en *Atreta*. Sin embargo, en su estudio de la fauna del Jurásico Superior de Portugal, hallan unos ejemplares que atribuyen al género *Atreta* que si presenta estas características. Llegan a la conclusión de que las diferencias aducidas para separar estos géneros se deben a procesos tafonómicos, ya que se habrían asignado a *Dimyodon* aquellos ejemplares en los que la capa interna aragonítica había sido reemplazada por calcita conservando así estas estructuras internas (marcas musculares y costillas radiales internas) y a *Atreta*, los ejemplares en los que



la capa interna de la concha se habría disuelto borrando estas estructuras. Malchus (2000) y Hautmann (2001a, b) la aceptan.

#### ***Diotis* Simonelli, 1884**

Homonimia junior de *Diotis* Schmarda 1859 (platelminto turbelario). *Diotis* Simonelli 1884 es sustituido por *Caenodiotis* Monari 1994 (Monari, 1994).

#### ***Enantiostreon* Bittner, 1901**

Checa *et al.*, (2003) y Márquez-Aliaga *et al.* (2005a) consideran invalidado este género basándose, entre otros criterios, en el estudio de los sintipos. El género *Enantiostreon* fue creado por Bittner para incluir bivalvos triásicos ostreidos (véase Giebel, 1856) que se fijaban por sus valvas derechas, tal como fue observado por Noetling (1880). La especie tipo del género es *Enantiostreon hungaricum* Bittner, 1912 con ejemplares del Carniense de Hungría de los que se desconoce la estructura de la charnela, la valva inferior es claramente más convexa que la superior y se fijan por la valva derecha. Cox *et al.* (1969) basaron su atribución en un espécimen de *Terquemia difformis* Goldfuss. En opinión de los autores, la especie *hungaricum* debería considerarse como un posible plicatúlido de asignación genérica incierta.

Algunas especies tradicionalmente incluidas en el género *Enantiostreon*, como *cristadiformis* Schlotheim, 1823 y *spondyloides* Schlotheim, 1823 son claramente pertenecientes a Ostreidae ya que se anclan por la valva izquierda y presentan una charnela sin estructuras diferenciadas (Checa & Jiménez, 2003b) y son incluidas en *Umbrostrea* Hautmann, 2001 (Márquez-Aliaga *et al.*, 2005a).

#### ***Eomonotis* Grant-Mackie, 1978**

No se considerará en este estudio por considerarlo subgénero de *Monotis* (Grant-Mackie, 1978a, 1980a; Grant-Mackie & Silberling, 1990; Silberling *et al.*, 1997), aunque algunos autores, sin justificación previa, lo utilizan como un género independiente de *Monotis* (por ej. Kurushin, 1990; Klets, 2006; Wignall *et al.*, 2007).

#### ***Eoschizodus* Cox, 1951**

No se considera en el rango de estudio. Cox (1951) crea este género para acomodar los ejemplares de myophóridos paleozoicos (Devónico, Carbonífero y Pérmico) y este mismo rango es asignado en Cox *et al.* (1969, N473), Devónico – Pérmico. Sepkoski (2002) le asigna rango Devónico (Givetense) - Triásico (Anisiense inferior)?, dando como referencia a otra base de datos (Skelton & Benton, 1993). La única información que Skelton & Benton (1993, p. 254) ofrece acerca del género es: “*Eoschizodus truncatus* (Goldfuss, 1837), zona *Strigocephalus*, *Rhineland*, *Alemania* (Newell & Boyd, 1975)”, además dice que “*se encuentran ejemplares en el Pérmico* (Cox *et al.*, 1969, N473)”. La zona *Strigocephalus* corresponde al Devónico Medio superior (Newell & Boyd, 1975). Según estos últimos autores, el género *Eoschizodus* sería raro y limitado a su especie tipo y le asignan como rango la zona *Strigocephalus* en Alemania, por lo cual no se considerará *Eoschizodus* ni en el Pérmico ni en el Triásico.

#### ***Epiclaraiia* Gavrilova, 1995**

No se considerará en este estudio pues consideramos que las razones para crear este género separadamente de *Claraia* no están suficientemente justificadas.

Gavrilova (1995) crea un nuevo género para acomodar los ejemplares parecidos a *Claraia* que

se distinguen de éste por la forma de su aurícula derecha y la forma del seno bisal, caracteres que se utilizan a nivel específico dentro del género *Claraia* y que no son suficientes para distinguir a nivel genérico en el grupo de las *Claraias* (Yang *et al.*, 2001; He *et al.*, 2007a) (ver discusión para *Claraioides* en este mismo apartado).

### ***Fengjiachonia* Gu, 1981**

Sinonimia de *Kija* Lebedev, 1958 (Ma, 1989, p. 611). Gu (1981) crea al género en el Jurásico de China y posteriormente es puesto en sinonimia por (Ma, 1989) ya que considera que ambos géneros son idénticos tanto en forma y ornamentación externa como en caracteres internos.

### ***Filamussium* Waller, 2006**

*Filamussium* no es considerado en este trabajo porque apreciamos que su creación es innecesaria. Su especie tipo, *Pecten schafhäutli* Winkler, 1859, queda mejor acomodada en el género *Parvamussium* Sacco, 1897 siguiendo la concepción original de su creación (ver discusión para *Parvamussium* en el apartado 2.4). Waller (2006) separa a su nuevo género de otros propeamúsidos “por la estructura filosa que presenta en su valva izquierda y porque sus costillas son probablemente de aragonito en vez de calcita”. Sin embargo, aunque compara a su nuevo género con *Propeamussium*, no lo hace directamente con ninguna especie perteneciente a *Parvamussium*. Además la presencia o no de esa estructura filosa de la concha, puede deberse a procesos fosildiagénicos y es observada también en otros grupos (ver Hautmann, 2001a, p. 62).

Hemos comprobado que para la familia Propeamussiidae, se han utilizado otros caracteres para diferenciar unos géneros de otros, como son la presencia o ausencia de costillas internas en la valva derecha, la presencia o ausencia de apertura lateral y de apertura bisal en estado adulto.

### ***Fimbria* Megerle von Mühlfeld, 1811**

Aunque Hallam (1977, 1990a) ha considerado a este género presente desde el Hetangiense, no hemos hallado evidencia del mismo hasta el Pliensbachiense. Monari (2003) considera que *Fimbria* aparece en el Pliensbachiense inferior del oeste del Tethys mostrando un máximo de diversidad durante el Jurásico Superior.

### ***Gemmellarodus* Di Stefano, 1912**

Sinonimia de *Neomegalodon* Gümbel, 1862 (Yao *et al.*, 2007).

Allasinaz (1965a) lo incluyó como subgénero de *Neomegalodon*, al igual que a *Rossiodus* Allasinaz, 1965, y aunque ya en Cox *et al.* (1969), el propio *Neomegalodon* es considerado subgénero de *Megalodon*, tanto *Gemmellarodus* como *Rossiodus* han seguido utilizándose de distintas formas, como subgénero de *Neomegalodon* (Tichy, 1975, 1980a; Végh Neubrandt *et al.*, 1976; Sha *et al.*, 1990), o bien elevándolo a nivel taxonómico de género (Allasinaz & Zardini, 1977; Yancey & Stanley, 1999; Yao *et al.*, 2003). Recientemente, Yao *et al.* (2007) consideran que ni *Gemmellarodus* ni *Rossiodus* son lo suficientemente conocidos como para ser conceptos útiles. Además argumentan que las charnelas de *Neomegalodon*, *Rossiodus* y *Gemmellarodus* son iguales y que normalmente se suelen atribuir los ejemplares de megalontidos de pequeño tamaño a *Rossiodus* y los que son muy inequivalvos a *Gemmellarodus*, características que obviamente no son determinantes sistemáticamente (ver discusión en Yao *et al.*, 2007, p. 1337).

**Gibboconcha** De Gregorio, 1930

No se considerara en el presente trabajo aunque Cox *et al.* (1969) lo citan en el Jurásico Inferior de Sicilia indicando que la descripción del género fue hecha por De Gregorio sobre un pequeño fragmento que posiblemente pertenezca a un ejemplar juvenil de *Cardinia* o *Astarte* y del que no se conocen caracteres internos. Al no hallarse ningún tipo de información acerca del género y dadas las dudas planteadas, parece obvia su exclusión.

**Glyptoleda** Fletcher, 1945

No se considerará en el presente trabajo por considerarlo subgénero de *Veteranella* Patte, 1926.

Puri en Cox *et al.* (1969) consideró a *Glyptoleda* subgénero de *Veteranella* y distinguió a *V.* (*Veteranella*) y *V.* (*Glyptoleda*) por poseer una parte posterior no constricta y constricta, respectivamente; consideró al primero en el Triásico Superior y al segundo en el Pérmico. Otros autores consideraron a *Glyptoleda* sinónimo de *Veteranella* (ver Waterhouse, 1980a), pero Waterhouse (1980a, 1983, 1987) no está de acuerdo y los considera como géneros válidos e independientes basándose sobre todo en las diferencias en ornamentación que presentan. Posteriormente, algunos autores han seguido a Waterhouse en su postura (Chen *et al.*, 1983; Biakov, 1998, 2006; Zhakarov *et al.*, 2006). Sin embargo, Fang & Cope (2004) advierten que el tipo de ornamentación es de bajo significado taxonómico y que incluso puede ser variable a nivel intraespecífico. El mismo Biakov (1998, p. 132) comenta que la ornamentación que presenta *Glyptoleda* es una adaptación al ambiente en el que vive, por lo tanto consideramos que no puede ser utilizado como carácter taxonómico. Siguiendo a Puri en Cox *et al.* (1969) y a Fang & Cope (2004) se considera a *Glyptoleda* subgénero de *Veteranella* (ver discusión para *Nucundata* en este mismo apartado).

**Gonilia** Stoliczka, 1871

No se considera en el rango de estudio aún cuando Cox *et al.* (1969) le asigna rango Jurásico – Actualidad. La cita del Jurásico se refiere a *Gonilia* (*Ensio*). *Ensio* fue descrito por Cox (1961) como género, incluyendo tres especies: *Ptychomia agassizii* (holotipo) en el “Inferior Oolite” de Inglaterra, al cual se le asigna una edad entre Toarciense y Bajociense (West, 2007), *Astarte divaricata* (sinonimia de *Ptychomia agassizii*) del Bajociense de “Lincolnshire Limestone de Santon” y *Astarte eastonii* del Jurásico Superior de Borneo. Por lo tanto la cita de edad más antigua del género atendiendo a lo expuesto sería como pronto del Toarciense. Sepkoski (2002) considera al género presente desde el Plioceno hasta la actualidad (ver tabla de datos de Jablonski *et al.* (2003) para aclaraciones).

**Gresslya** Agassiz, 1843

Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Jurásico Inferior – Superior. El género es citado en el Hetangiense – Sinemuriense de varias localidades (Liu, 1995; Damborenea, 1996a; Damborenea & Manceñido, 2005b), pero ninguno de estos trabajos figura el material. Dos especies son citadas en el Sinemuriense: *G. galathea* en Europa (Hallam, 1987) y *G. rotundata* (Phillips) en el Sinemuriense – Toarciense de Europa y Canadá (Damborenea en Damborenea & González-León, 1997). Ninguna de estas citas ha podido ser comprobada y por tanto excluimos a *Gresslya* de nuestro intervalo de estudio pero con ciertas reservas y dejando pendiente de comprobación estos datos.

***Gryphellina*** Newell, 1940

Newell (1999, p. 4) lo rechaza por ser su especie tipo *Capulus sellardsi* Beede, 1907, un gasterópodo (ver imágenes en <http://ipa.geo.ku.edu:591/FMPro>).

***Habonucula*** Singh & Kanjilal, 1977

No se considerará en el rango de estudio. El *Zoological Record* le asigna rango Jurásico al género, dato que incorpora a su base de datos Sepkoski (2002). El dato del *Zoological Record* proviene de Singh & Kanjilal (1977), que crean el género en el Calloviense Inferior. Por lo tanto *Habonucula* no se considerará en este trabajo. Además, Jaitly *et al.* (1995) lo consideran sinónimo de *Nuculoma* Cossmann, 1907.

***Hunanonectes*** Fang, 1978

Sinonimia de *Radulonectites* Hayami, 1957 (Damborenea, 2002a).

Fang (1978) lo describió en el Jurásico Inferior de China como subgénero de *Camptonectes* e incluyó tres especies nuevas (*sanduensis*, *parachlamys* y *yizhangensis*) e indicó que bien podría incluirlo también en *Chlamys*, ya que se trataba de una forma intermedia entre *Camptonectes* y *Chlamys*, pero el hecho de que se apreciara lo que el autor considera “*Camptonectes striations*” como costillas radiales, hizo que lo incluyera en el primero.

Posteriormente, Damborenea (2002a) lo incluye como sinónimo de *Radulonectites*, dado que las especies descritas por Fang (1978) “son similares a las especies de *Radulonectites* descritas en Norte y Sur América, tanto en forma general como en otros aspectos morfológicos”.

Stiller (2006) aunque tiene en cuenta la posición de Damborenea (2002a) decide mantener a ambos géneros separados, pero considera que las tres especies descritas por Fang (1978) son variaciones de la misma especie y solo conserva a la especie tipo (*Hunanonectes sanduensis* Fang, 1978) considerando a las otras dos sinónimas de la misma. Compara a la especie tipo con otras especies de *Radulonectites* (*R. japonicus* Hayami, 1957; *R. exsertus* Chen, 1982) presentes en el Jurásico Inferior de China (ver discusión y lista de sinonimias en Stiller, 2006, p. 23-31) y la única diferencia que encuentra es que la ornamentación radial es más marcada en estas últimas especies.

Se seguirá a Damborenea (2002a) en la idea de que *Hunanonectes* y *Radulonectites* son lo mismo.

***Indigirohalobia*** Polubotko, 1984

Polubotko distinguió a *Indigirohalobia* por la forma y posición de la aurícula anterior, por la ornamentación y la presencia de un fuerte ligamento interno (Campbell, 1994), características consideradas por McRoberts (1993) y la mayoría de autores anteriores, diagnósticas a nivel específico (ver Campbell, 1994 para una revisión sobre la discusión de este tema). Aunque muchos autores consideran a *Indigirohalobia* como un género (Okuneva, 1985, 1987; Kurushin, 1990; Polubotko *et al.*, 2001; entre otros), se considerará sinonimia de *Halobia* siguiendo a McRoberts (1993) (ver discusión para la familia Halobiidae en el apartado 2.4).

***Inoceramus*** J. Sowerby, 1814

*Inoceramus* es un género registrado en numerosas ocasiones en materiales del Jurásico Inferior (ej. Leanza, 1942; Cox *et al.*, 1969; Escobar, 1980). La mayoría de esos ejemplares han sido atribuidos a *Inoceramus* en sentido amplio y estarían mejor emplazados en géneros como



*Parainoceramus* (Damborenea, com. pers., 2008). En opinión de Harries & Crampton (1998), los verdaderos inocerámidos no aparecerían hasta el Jurásico Superior.

### ***Jurassicardium*** Cossmann, 1906

Aunque es probable que se encuentre en el Sinemuriense de Sudamérica (Damborenea, 1996a; Damborenea & Manceñido, 2005b), no se tiene constancia de su presencia con seguridad. Hasta donde hemos podido averiguar el género estaría presente en el Jurásico Superior (Schenider, 1995). Esta última autora señala que los materiales de la especie tipo están perdidos, razón por la cual, ella excluye a este género de su análisis.

### ***Krumbeckia*** Diener, 1915

Sinonimia de *Schafhaeutlia* Cossmann, 1897 (ver Hautmann, 2001a, p. 124). Diener (1915 *vide* Hautmann, 2001a) distinguió a *Krumbeckia* de *Schafhaeutlia* por “*la forma oblicuo-oval de la concha y por poseer el diente de la charnela más individualizado*”, criterios que en opinión de Hautmann (2001a) no permiten separar ambos géneros.

### ***Laevitrigonia*** Lebküchner, 1932

No se considera dentro del rango de estudio. Cox *et al.* (1969) lo consideran presente desde el Liásico. Venzo (1942) señala que la especie más antigua atribuida a este género sería *Trigonia (Laevitrigonia) oviedensis* Lycett, 1881 del Hetangiense de Oviedo (España). Trabajos posteriores como Dubar *et al.* (1971) consideran a la especie dentro del género *Trigonia* y en el Kimmeridgiense asturiano, por lo que se tienen serias dudas de que realmente esta especie del Hetangiense pueda ser atribuida a *Laevitrigonia* y de que en realidad sea Hetangiense la edad que se pueda atribuir a estos sedimentos de Oviedo a los que se refiere Venzo.

Todos los artículos consultados le dan primera aparición en el Jurásico Superior de Europa (Hallam, 1976, 1977; Francis & Hallam, 2003).

### ***Laternula*** Röding, 1798

Este género es considerado por Cox *et al.* (1969) presente desde el Cretácico Superior a la actualidad. *Anatina* Lamarck, 1818 es considerado sinonimia junior de *Laternula* y éste es el origen del problema sobre las especies atribuidas a *Laternula* en el Triásico. *Anatina* fue un género muy citado en el Triásico, con el establecimiento de la sinonimia comentada, la mayoría de las especies fueron acomodadas en otros géneros, pero algunas, han quedado en el “limbo”. Algunas de estas especies, citadas sobre todo en el Triásico Superior (ej. Allasinaz, 1962; Sirna, 1968; Linck, 1972; Márquez-Aliaga, 2005b), son *L. rhaetica* (Guembel, 1861), *L. zannonii* (Stoppani, 1860-1865), *L. amicii* (Stoppani, 1863) o *L. suessi* (Oppel, 1857). La mayoría de estas especies son atribuidas a este género sobre ejemplares conservados como moldes internos en los que no se observan caracteres internos. Según Runnegar (1974) el primer laternúlido podría ser *Cercomya* Agassiz, 1843, considerado en sus inicios como subgénero de *Anatina* (Diener, 1923). Se hace necesaria una revisión de estas especies citadas en el Triásico para ver si realmente amplían el rango de *Laternula* o pueden ser acomodadas mejor en otros géneros. Siguiendo a Cox *et al.* (1969) consideramos a *Laternula* fuera del intervalo de nuestro estudio.

### ***Lecompteus*** Poel, 1959

La especie tipo del género designada por Poel según Cox *et al.* (1969) es *Mytilus ornatus*

Münster in Goldfuss, 1837. Según Cox *et al.* (1969), el género estaría distribuido en todo el Jurásico, y también en el Cretácico según (Sepkoski, 2002). No se ha podido consultar la fuente original, en la cual se crea el género, pero todas las citas posteriores indican su presencia en el Cretácico Inferior de Japón (Hayami, 1975, entre otros). Según Kauffman & Leanza (2004), Goldfuss crearía esta especie en el Cretácico Superior (Campaniense) europeo. Se cree muy improbable su presencia en el Jurásico más inferior, por lo que no será tenido en cuenta en el presente trabajo.

Kauffman & Leanza (2004, p. 1190), aconsejan introducir a *Mytilus ornatus* en su nuevo género *Nodomytilus* pero los autores no dicen nada al respecto de *Lecompteus* ya que desconocían la posición de esta especie (Leanza, com. pers., 2007). En caso de incluir la especie formalmente, *Nodomytilus* se consideraría sinonimia de *Lecompteus*.

### ***Leviconcha*** Waagen, 1906

Aunque Cox *et al.* (1969) lo consideran sinonimia de *Neoschizodus* Giebel, 1855, varios autores orientales lo consideran válido con distintas posiciones sistemáticas: subgénero de *Neoschizodus* (Kobayashi & Tamura, 1968), subgénero de *Myophoria* (Wen *et al.*, 1976; C. Chen, 1982) o a nivel de género (Ling, 1988; Sha *et al.*, 1990). En este trabajo se seguirá a Kobayashi & Tamura (1968), a falta de una revisión más moderna, ya que ese es el único trabajo que justifica la posición de *Leviconcha*.

### ***Lupherella*** Imlay, 1967

*Lupherella* es considerado subgénero de *Otapiria* Marwick, 1935 siguiendo a Damborenea (1987b), la cual encuentra que los ejemplares adultos de *Lupherella boechiformis* (Hyatt, 1894) (especie tipo de *Lupherella*) son extremadamente parecidos a los juveniles de *Otapiria originalis* Kiparisova, 1960 y *Otapiria neuquensis* Damborenea, 1987 (ver discusión en Damborenea, 1987b, p. 156). Chen (1987 *fide* Yin *et al.*, 2004) también encuentra que la separación a nivel genérico de *Otapiria* y *Lupherella* no está bien fundamentada. Sin embargo, otros autores (Aberhan, 1998; Yin *et al.*, 2004) consideran a *Lupherella* a nivel genérico.

### ***Lyriomyophoria*** Kobayashi, 1954

Sinonimia de *Elegantinia* Waagen, 1906 (Kobayashi & Tamura, 1968; Boyd & Newell, 1999). Cox *et al.* (1969) consideraron como válido a *Lyriomyophoria*, pero no a *Elegantinia* a la que decidieron incluir en sinonimia de *Gruenewaldia* Wöhrmann, 1889. Sin embargo, durante ese periodo de tiempo, Kobayashi & Tamura (1968, p. 91) deciden, siguiendo a McLearn (1942), mantener a ambos géneros como válidos e incluyen a *Lyriomyophoria* como sinonimia de *Elegantinia* debido a que están descritos con la misma especie tipo, *Myophoria elegans* Dunker, 1849, lo cual es seguido años después por Boyd & Newell (1999, p. 547).

### ***Mactromyopsis*** Chavan, 1959

No se considera dentro del rango de estudio. Chavan (1959) creó el género asignándole rango Bajociense – Calloviense. Cox *et al.* (1969, N511) le asigna rango Jurásico (Charmouthiense – Calloviense) de Europa. El Charmouthiense es un nombre en desuso que equivale al Pliensbachiense (Morris, 1967; Vera, 1994). Curiosamente, Sepkoski (2002) le asigna rango Jurásico (Hetangiense - Calloviense) basándose en los datos ofrecidos por Skelton & Benton (1993), el cual asigna rango Hetangiense – Actualidad a la familia Mactromyidae, señalando como primera aparición a *Mactromyopsis* (*Mactromyella*) *inflata* (Thévenin, 1909) en el

Charmouthiense de Francia e Inglaterra. Monari (2003) cita a esta misma especie en el Bajociense del NW de Francia. Consideramos al género presente desde el Pliensbachiense.

***Magnolobia*** Kurushin & Truschelev, 2001

Kurushin & Truschelev (2001), en un artículo bastante caótico en el que supuestamente revisan la taxonomía del género *Daonella*, crean a *Magnolobia* (especie tipo: *Halobia prima* Kiparisova & Popov, 1946), un género próximo a *Daonella* que se diferencia de éste básicamente por “*ribs are recurved, the anterior elevation is well-developed in the presence of the triangular posterior filed from the valve, in the large number of umbonal crurae, and in the presence of the intercalating ribs in the interrib spaces and in the accessory ribbing*”. Siguiendo a McRoberts (1993) no se considerarán estas diferencias como suficientes para separar dos géneros (ver discusión para la familia Halobiidae en el apartado 2.4).

***Malletia*** Des Moulins, 1832

Aunque es un género clásicamente distribuido desde el Cretácico a la actualidad (Sepkoski, 2002), se han localizado algunas citas en el Triásico y el Jurásico. Dagys & Kurushin (1985) citan a *Malletia pseudopraecursor* Kurushin (lám. V, figs. 5-8) y *Malletia* sp. (lám. V, fig. 9 y lám. VI, fig. 1) en el Anisiense y Ladiniense del N de Siberia, pero en nuestra opinión estos ejemplares, sobre todo, por los dientes de la charnela pertenecerían a *Palaeoneilo elliptica* var. *praecursor* (Frech, 1904), especie con la cual Kurushin en Dagys & Kurushin (1985) compara su nueva *M. pseudopraecursor*, dando como única diferencia que esta última es más elongada que la primera. Frech (1904, p. 12, fig. 9) muestra tres ejemplares de localidades y edades distintas, mostrando la variabilidad que se puede encontrar en esta especie en cuanto a elongación de la concha. En el Jurásico la cita de edad más antigua localizada está asignada con dudas a este género, ?*Malletia* sp. en el Pliensbachiense de Sudamérica (Damborenea, 1987a). Zhakarov *et al.* (2006) también citan al género en el Pliensbachiense de la región boreal, pero ni figuran ni dan la fuente original, por lo cual no puede ser comprobado. Por tanto, no se considera a *Malletia* en el presente trabajo por no tener evidencia de su presencia anterior al Pliensbachiense.

***Martesia*** Sowerby, 1824

No se considera en el rango de estudio. Cox *et al.* (1969) le asigna rango Carbonífero?, Jurásico – Actualidad; Sepkoski (2002) Cretácico (Cenomaniense) – Actualidad basándose en Kelly (1988). Sin embargo, este último autor considera el género válido desde el Paleoceno hasta la actualidad ya que los registros mesozoicos no están confirmados y los carboníferos carecen de ningún fundamento (ver discusión en Kelly, 1988, p. 366-367).

***Mclearnia*** Crickmay, 1930

No se considera en este trabajo debido a que las citas del género en el Jurásico Inferior son dudosas y es considerado como subgénero de *Campotonectes* (Kelly, 1984; Kelly *et al.*, 1984; Fürsich & Thomsen, 2005). Cox *et al.* (1969) lo dan como un género dudoso en el Cretácico Inferior e indica que es necesaria una investigación más completa. El género no ha sido muy citado históricamente ya que los ejemplares tipo no están bien conservados y es difícil compararlo con otros especímenes. Debido a esto, la mayoría de especies se incluían en *Boreionectes* Zakharov 1965, considerado actualmente sinonimia de *Mclearnia* (Kelly *et al.*, 1984).

Ha sido citado en el Hetangiense del NE de Asia (Kurushin, 1990), pero sin embargo, Zakharov *et al.* (2006) le da como primera aparición en el N de Siberia y la Región Arctica en el Aalaniense. La cita de Kurushin (1990) no será tomada en cuenta ya que carece de justificación.

#### **Mesomiltha** Chavan, 1938

En los últimos años se ha indicado la presencia del género en el Triásico Superior (ej. Ivimey-Cook *et al.*, 1999; Guex *et al.*, 2003, 2004; Lucas & Tanner, 2004) aunque nosotros no hemos podido confirmar su presencia ni en este momento ni en el Jurásico más inferior. Ivimey-Cook *et al.* (1999) incluye sus ejemplares del Rhaetiense de Inglaterra con dudas en este género, ya que no observan caracteres diagnósticos. En los otros tres trabajos, simplemente se señala que el género está presente en el Rhaetiense de Nevada, pero no se trata sistemáticamente, ni se figura.

Las citas en el Hetangiense de Japón (Huang, 1986) también son dudosas, ya que las especies son atribuidas al género con dudas. Damborenea (1996) también cita al género en el Hetangiense – Sinemuriense de Sudamérica, pero tampoco podemos corroborar este dato.

#### **Molukkana** Krumbeck, 1923

Cox *et al.* (1969) lo tratan como dudoso (?) y añade que posiblemente es inseparable de *Pachymya* (*Pachymya*) y que no es bien conocido. La única especie localizada es la tipo, *M. seranensis* Krumbeck, 1923, citada en Kutassy (1923) y en Cox *et al.* (1969) en el Noriense de Indonesia. No se ha encontrado ningún trabajo que hable del género desde 1969 y todo indica a que las citas de los trabajos anteriores proceden del trabajo original en el que Krumbeck describe el género.

#### **Musculus** Roding, 1798

No se considerará en el rango de estudio. Cox *et al.* (1969) le asigna rango Jurásico – Actualidad, Sepkoski (2002) especifica que aparecería en el Sinemuriense superior, dato extraído de Hallam (1977), el cual cita a la especie *Musculus subcancellata* en materiales de esta edad en Europa, Norte América y Sudamérica. No se tendrá en cuenta esta cita ya que ha sido imposible corroborarla y se tienen dudas acerca de su validez. No se ha localizado esta especie en ningún trabajo posterior a Cox *et al.* (1969), ni en muchos de los trabajos de fecha anterior consultados. En el caso de Sudamérica, en las revisiones de Damborenea (1987a, b, 2002a) y Aberhan (1994a) sobre las faunas de bivalvos jurásicos de la Cordillera Andina no se cita *Musculus* en ningún momento durante el Sinemuriense, pero si citan a *Modiolus*, géneros similares en cuanto a morfología externa y que pueden confundirse si los ejemplares no están bien conservados.

#### **Mytiloides** Brongniart, 1822

Cox *et al.* (1969) lo consideraron subgénero de *Inoceramus* y le asignaron rango desde el Jurásico Inferior al Cretácico Superior. Sepkoski (2002), sin indicar el origen de la fuente de información, lo considera presente desde el Sinemuriense. No se ha localizado ninguna cita en el Jurásico temprano. Kauffman & Powell (1977 *fide* Harries *et al.* (1996) redescubrieron a *Mytiloides* como un género independiente de *Inoceramus*. Harries *et al.* (1996) consideran que el género aparece en el Cretácico y que todas las especies asignadas a *Mytiloides* en el Jurásico pertenecen a otros géneros.



***Mytilus* Linnaeus, 1758**

Aunque Cox *et al.* (1969) le asigna rango Jurásico Superior – Actualidad, el género ha seguido citándose insistentemente durante el Triásico. La especie más citada durante este periodo es *Mytilus eduliformis* Schlotheim, 1820 (por ej. Zorn, 1971; Busse, 1972; Yang & Yin, 1979; Dagens & Kurushin, 1985; Warth, 1990a; Budurov *et al.*, 1991; Gou, 1993). Márquez-Aliaga (1983 y 1985) utiliza la asignación “*Mytilus*” para las especies del Muschelkalk hispano indicando con el entrecomillado que no es un género Triásico. Waller en Waller & Stanley (2005) crean un nuevo género, *Promysidiella* (especie tipo: *Mysidiella cordillerana* Newton, 1987), y en el incluyen varias especies, entre ellas *Mytilus eduliformis* y *Mytilus otiosus* Mclearn, 1947; además indican que “*se puede probar que algunas especies descritas como “Mytilus” en el Muschelkalk europeo y muchas especies europeas y asiáticas triásicas descritas dentro de Mytilus probablemente tengan cabida en Promysidiella*”.

Por lo tanto se considera a *Mytilus* un género presente a partir del Jurásico.

***Neoentolium* Romanov, 1985**

Romanov (1985 *fide* Damborenea, 2002) lo que hizo básicamente fue darles nombres genéricos a los cuatro grupos que estableció Staesche (1926 *fide* Damborenea, 2002a) para *Entolium* s. l. (ver discusión en Damborenea, 2002a, p. 42-44). El grupo que Staesche reconoció como *Entolium cingulatum* Goldfuss fue incluido en el nuevo género *Neoentolium* (especie tipo: *Pecten cingulatus* Goldfuss, 1836), además de otras especies (*N. cingulatum* (Goldfuss), *N. renerieri* (Oppel), *N. masticonense* (Lissajons), *N. partitum* (Cox), *N. radiatum* (Andreeva)). Le asignó rango Hettangiense -Kimmeridgiense de Europa y Asia (Damborenea, 2002a).

Otros dos autores, Freneix (1980) y Yamani (1983), propusieron dos nuevos géneros para el mismo grupo, *Costentolium* Freneix, 1980 y *Cingentolium* Yamani, 1983.

Waller (2006) considera a *Neoentolium* sinonimia de *Cingentolium* y a su vez duda de la validez de éste último ya que Yamani confundió las valvas derecha e izquierda y varias características diagnósticas descritas por él eran en realidad marcas diagenéticas. Pero este autor no tiene en cuenta el trabajo de Freneix (1980), en el que describe *Entolium* (*Cingentolium*) Freneix, 1980 con la misma especie tipo que los dos géneros anteriores y que tendría prioridad sobre ellos.

A falta de una buena revisión sobre el grupo de los *Entolium*, se seguirá una postura conservadora a este respecto y se considerará como *Entolium* siguiendo el punto de vista de Staesche (1926 *fide* Damborenea, 2002a) (ver discusión para la familia Syncyclonemidae en el apartado 2.4)

***Neptunella* Astafieva, 1997**

Nombre reemplazado por *Neptunopecten* Astafieva, 2001. Astafieva (1997) creó el género sin saber que ya había sido utilizado tres veces dentro de los moluscos: *Neptunella* Gray, 1854, *Neptunella* Meek, 1864 y *Neptunella* Verrill, 1873 (Astafieva, 2001).

***Nucula* Lamarck, 1799**

No se considera en el rango de estudio siguiendo a Cox *et al.* (1969) que le asigna rango Cretácico – Actualidad, aunque muchos autores posteriormente a este trabajo siguen utilizando el nombre para ejemplares triásicos y jurásicos (ej. Encheva, 1972; Bachmann, 1973; Quintero *et al.*, 1977; Harper *et al.*, 1998).

***Nuculopsis Girty, 1911***

Aunque hay citas del género en el Triásico (ej. Hayami, 1975), siempre son dadas como *Nuculopsis (Palaeonucula)*. No se tendrán en cuenta ya que *Palaeonucula* se considera un género independiente de *Nuculopsis*, aunque con anterioridad a Cox *et al.* (1969) se le considero como subgénero de éste e incluso sinónimo del mismo (Nakazawa & Newell, 1968). Carter (1990, p. 149-150) deja claro que son géneros distintos y bien diferenciados ya que *Nuculopsis* posee una capa interna de microestructura nacarada, mientras que la de *Palaeonucula* es homogénea. En muchos casos en los que no se pueden observar caracteres internos puede haber confusiones.

El rango queda modificado con respecto a Sepkoski (2002), que le asignó rango hasta el Triásico Inferior (Induense Inferior). Supuestamente este dato lo extrajo de Cox *et al.* (1969), aunque erróneamente ya que estos autores le asignan rango Carbonífero – Pérmico.

***Nucundata* Waterhouse, 1964**

No se tendrá en cuenta en este trabajo por considerarlo subgénero de *Veteranella* Patte, 1926.

Waterhouse (1964) describe a *Nucundata* basandose en su ornamentación y lo distingue de *Glyptoleda* por: “*A minor change in ornament occurred in a New Zealand stock of Phestiinae, comparable to but less drastic than that shown by the Australasian genus Glyptoleda, and probably equally short-lived. The change simply emphasized tangential instead of concentric ornament*”. Posteriormente, Puri en Cox *et al.* (1969) lo considera subgénero de *Veteranella*, al igual que hace con *Glyptoleda* (ver discusión para *Glyptoleda* en este mismo apartado). Distinguió a *V. (Glyptoleda)* y *V. (Nucundata)* por tener una ornamentación menos prominente y a *V. (Veteranella)* y *V. (Nucundata)* por tener la parte posterior no constricta o constricta, respectivamente. Las diferencias en ornamentación entre los tres subgéneros de *Veteranella* (*Veteranella*, *Glyptoleda* y *Nucundata*) se consideraron variación dentro del género. Sin embargo, Waterhouse (1980a) considera que “*externamente Nucundata y Veteranella son muy parecidos y que a falta de conocerse los caracteres internos de Veteranella, como por ej. la presencia o ausencia de costillas en el escudete, o de costillas en la parte interna umbonal...*”, [caracteres éstos a los que Waterhouse (1964) les dio bastante importancia en la descripción de *Nucundata* y de las especies de *Glyptoleda* que describe en el mismo artículo], “*...el nombre Nucundata puede ser utilizado*”. Esto es seguido por Waterhouse (1987) y por Chen *et al.* (1983), los cuales además crean una nueva subfamilia, *Veteranellinae*, utilizando como criterio la variación en la ornamentación, con lo cual están en desacuerdo Fang & Cope (2004) por considerar: “*Clearly a factor that may be of lower taxonomic significance at specific level can hardly be significant at subfamilial level. For this reason we reject the subfamily Veteranellinae...*”. Se seguirá a Puri en Cox *et al.* (1969) en mantener a *Nucundata* como subgénero de *Veteranella*, ya que la variación en la ornamentación es un criterio que puede dar muchos problemas incluso a nivel específico (Fang & Cope, 2004).

***Opisoma* Stoliczka, 1871**

No se considera dentro del rango de estudio. Cox *et al.* (1969) le asignan rango Jurásico (Infrajurásico – Rauraciense [equivalente a Oxfordiense medio]). Sepkoski (2002), Jurásico (Pliensbachiense superior – Oxfordiense superior) basándose en Hallam (1981), pero en ese artículo ni siquiera se nombra el género. Aunque el género está ampliamente distribuido a partir del Pliensbachiense (sobre todo en facies “*Lithiotis*”) (Hallam, 1969, 1972, 1976, 1977;

Accorsi Benini, 1981; Buser & Debeljak, 1994; Liu, 1995; Aberhan & Hillebrandt, 1999; Damborenea, 2002b; Saadi *et al.*, 2003; Fraser *et al.*, 2004), no hay evidencia de su presencia en el Sinemuriense.

### ***Pachymyonia* Dun, 1932**

No se considerará en el presente trabajo por considerarlo subgénero de *Myonia* siguiendo a Cox *et al.* (1969). Waterhouse (1969b), argumenta que las diferencias en la posición y morfología de los músculos aductores y retractores entre *Myonia* y *Pachymyonia* soportan perfectamente la separación en dos géneros independientes. Esto ha sido seguido en sus trabajos posteriores (Waterhouse, 1987, 2002). Sin embargo, otros autores han preferido mantenerlo como subgénero de *Myonia* (Astafieva-Urbaytis, 1976; Scarlato & Starobogatov, 1979).

### ***Pacifthalobia* Polubotko, 1990**

Se considerará sinonimia de *Halobia* Bronn, 1830, siguiendo a McRoberts (1993), ya que los criterios para crear al género son considerados de nivel específico (ver discusión para la familia Halobiidae en el apartado 2.4). Polubotko *et al.* (2001) lo mantiene a nivel genérico.

### ***Palaeontolium* Romanov, 1985**

No consideraremos *Palaeontolium*, ya que está basado en *Pleuromectites discites* Schlotheim, 1820, una especie con problemas que no tuvo en cuenta Romanov (Waller, 2006, p. 325). Incluyó las siguientes especies: *P. microtis* (Wittenburg), *P. discites* (Schlotheim), *P. marginiplicatum* (Kittl), *P. liscaviense* (Giebel), *P. weissenbachense*, *P. hallense* (Wohermann). Consideramos a la especie *discites* Schlotheim, 1820 en el género *Entolium* siguiendo con nuestra visión conservadora de este grupo (ver discusión para la familia Syncyclonemidae en el apartado 2.4).

### ***Palaeolopha* Malchus, 1990**

Sinonimia de *Actinostreon* Bayle, 1878 (Hautmann, 2001b; Checa & Jiménez, 2003b; Márquez-Aliaga *et al.*, 2005a). El género creado por Malchus (1990) es puesto en sinonimia por Hautmann (2001b) básicamente debido a dos razones: por un lado, la microestructura de la concha de la especie tipo designada por Malchus, *Ostrea haidingeriana* Emmrich, 1853, indica que debería asignarse al género *Actinostreon*; por otro lado, Malchus (1990) figuró a la especie tipo de *Actinostreon*, *Ostrea solitaria* J. Sowerby, 1825, como *Palaeolopha solitaria* (Hautmann, 2001b). Se seguirá a Hautmann en este caso dado que la sinonimia está más que justificada.

### ***Parahalobia* Yin & Hsu, 1938**

*Parahalobia* fue creado como subgénero de *Halobia* para acomodar las formas de *Halobia* que carecían de ornamentación radial en el Anisiense y Ladiniense de China (Campbell, 1994). Posteriormente varios autores lo consideran a nivel de género pero ninguno de los consultados lo justifica (por ej. Yin, 1976 o Sha *et al.*, 1990). McRoberts (1993) considera que es sinonimia de *Halobia* (ver discusión para la familia Halobiidae en el apartado 2.4). Sin embargo, Sepkoski (2002) lo considera en su *Compendio* de géneros, tomando el dato de Yin (1985), el cual lo considera subgénero de *Halobia*.

Campbell (1994) considera que *Parahalobia* puede ser reubicado como subgénero de *Halobia*, ya que es exactamente igual en todos los sentidos excepto en que carece de ornamentación

radial.

Por todo lo expuesto, no se considerará como género independiente a *Parahalobia*.

### ***Paullia*** (sin autor)

Schubert (1993) y Schubert & Bottjer (1995), lo citan como un género nuevo donde se acomodarían algunas especies atribuidas a *Pernopecten* pero no lo describen y lo citan como comunicación personal de Boyd (1991), pero Boyd nunca lo publicó y por tanto el nombre no es válido (nomen nudum). También es tenido en cuenta en la PBDB.

### ***Pectinula*** Leanza, 1943

Sinonimia de *Posidonotis* Losacco, 1942 (Damborenea, 1986; 1987b). Damborenea (1986, 1987b) después de estudiar detenidamente las especies tipo de *Pectinula* (*P. cancellata* Leanza, 1943) y *Posidonotis* (*Posidonotis dainelii* Losacco, 1942) llega a la conclusión de que la única diferencia entre ambas es que la primera posee una aurícula anterior que no posee la segunda, lo cual es atribuido por Damborenea a la pobre conservación del material de Losacco, ya que en muchos ejemplares de *Pectinula cancellata* tampoco se observa esta aurícula anterior. Posteriormente, Hayami (1988), después de estudiar su propio material mejor conservado, restaura la validez de *Pectinula* por las diferencias que muestran en la forma de las aurículas y por no encontrar en sus ejemplares evidencias de escotadura bisal en estadios juveniles. Muy pocos trabajos posteriores utilizan el nombre de *Pectinula* (ver Monari, 1994a; Waller, 2006), la mayoría utilizan *Posidonotis*, aceptando la sinonimia propuesta (ver Damborenea, 1993, 2001; Aberhan, 1994a, 1998a, 2001; Aberhan & Palfy, 1996; Fürsich *et al.*, 2001).

### ***Perampliata*** Arkell, 1936

No se considera en el rango de estudio. Cox *et al.* (1969) le da rango Jurásico, pero no se tiene evidencia de este género hasta el Oxfordiense (Hallam, 1976; Liu, 1995).

### ***Peribositria*** Kurushin & Trushchelev, 1989

Sinonimia de *Bositra* Gregorio, 1886 (Waller & Stanley, 2005). Creado por Kurushin & Trushchelev (1989) en el Triásico de Siberia, sigue siendo utilizado por autores rusos, sobre todo en trabajos bioestratigráficos (Polubotko *et al.*, 2001; Klets, 2006; Konstantinov *et al.*, 2007). Waller & Stanley (2005) rechazan todas las diferencias aducidas por Kurushin & Trushchelev (1989) para separar los géneros *Bositra* y *Peribositria* (ver discusión en p. 20 de Waller & Stanley, 2005), ya que la mayoría de éstas son debidas a cuestiones tafonómicas.

### ***Perihalobia*** Gruber, 1976

Aunque el género *Perihalobia* fue originalmente creado como subgénero de *Halobia*, posteriormente se le ha tratado a nivel de género, lo cual está totalmente injustificado en opinión de varios autores (Campbell, 1994; McRoberts, 1993, 2000) porque ambos son indistinguibles (ver discusión para la familia Halobiidae en el apartado 2.4).

### ***Placunopsis*** Morris & Licett, 1853

Siguiendo a Todd & Palmer (2002) se considera a este género presente desde el Jurásico Medio. En cuanto a las especies atribuidas a *Placunopsis* durante el Triásico (ver discusión para



el género *Pseudoplacunopsis* en el apartado 2.4).

***Paltymyoidea* Cox, 1964**

Cox *et al.* (1969) le asignan rango estratigráfico desde el Jurásico Inferior al Cretácico Inferior. En el Jurásico, las primeras citas localizadas datan del Pliensbachiense (ej. Damborenea en Damborenea & González-León). Liu (1995) cita al género en el Sinemuriense de Marruecos, pero no hemos podido corroborar esta información. Por otro lado, Hautmann (2001a) atribuye a *Platymyoidea* sp. un solo ejemplar fragmentado en el Noriense de Irán. No tendremos en cuenta este dato, ya que sería necesario corroborarlo con el hallazgo de nuevo material, puesto que se trata de la primera cita de este género en el Triásico Superior.

Por todo lo expuesto, no lo tendremos en cuenta en nuestro intervalo de estudio provisionalmente mientras no tengamos más información disponible.

***Plesiocyprina* Fischer, 1887**

Aunque varias fuentes (Cox *et al.*, 1969; Sepkoski, 2002; Gardner, 2005; Yin & Grant-Mackie, 2005) le asignan rango Triásico Superior (Retiense) – Jurásico Superior, parece que el dato proviene en todos los casos de Cox *et al.* (1969). Sin embargo, el género no se ha localizado en nuestro intervalo de estudio. Ni Diener (1923) ni Kutassy (1931) contemplan al género en sus tratados. La cita de edad más antigua localizada proviene del Toarciense (Gahr, 2002).

***Pleuromysidia* Ichikawa, 1954**

Sinonimia de *Otapiria* Marwick, 1935 (Zakharov, 1962 *fide* Ando, 1988). Según Ando (1988), Zakharov establece la sinonimia de *Pleuromysidia* con *Otapiria* debido a que no hay diferencias morfológicas significantes entre ambos, lo cual es seguido por la mayoría de los autores (ej. Hayami, 1975; Kobayashi & Tamura, 1983b; Okuneva, 1986; Damborenea, 1987b; Ando, 1983, 1988).

***Plicatostylus* Lupper & Packard, 1930**

Sinonimia de *Lithiotis* Gumbel, 1874 (Broglia-Loriga & Neri, 1976; Accorsi-Benini & Broglia-Loriga, 1977). Aceptada por la mayoría de trabajos posteriores (ej. Smith & Tipper, 1986; Nauss & Smith, 1988; Aberhan, 1998b, 2001; Fraser *et al.*, 2004).

***Plicatula* Lamarck, 1801**

Cox *et al.* (1969) le asignaron a este género rango estratigráfico desde el Triásico Medio a la actualidad y posteriormente ha sido citado constantemente tanto en el Triásico como en el Jurásico. El problema con este género y su rango es que muchas de las especies asignadas en varios trabajos son hoy consideradas como pertenecientes a otros géneros como *Harpax* Parkinson, 1811, *Eoplicatula* Carter, 1990 o *Pseudoplacunopsis* Bittner, 1895. Hautmann (2001b) no lo considera presente en el Triásico. Y en cuanto al Jurásico, dado que en la mayoría de ejemplares no se observa la charnela, es difícil saber qué especies deben asignarse a *Plicatula* o *Harpax*, aunque Damborenea (2002a) considera que ambos géneros coexistieron en los inicios del grupo en el Triásico Superior.

Siguiendo a Hautmann (2001b) no lo consideraremos presente en el Triásico, y con respecto al Jurásico, tal vez esté presente en la parte inferior, pero esta es una discusión que dejamos para trabajos posteriores.

***Polidevcia*** Chernyshev, 1951

Desde su creación, hace más de 50 años, hay un debate abierto acerca de la validez de este género. Según autores, ha sido considerado sinonimia de *Phestia* (McAlester en Cox *et al.*, 1969), sinonimia de *Culunana* Lintz, 1958, subgénero de *Phestia* (Nakazawa & Newell, 1968; González, 1969; Carter, 1990) o un género válido e independiente (Ciriacks, 1963; Waterhouse, 1964) (ver discusiones sobre este tema en Carter (1990, p. 153), Bradshaw (1999, p. 70) y Anelli *et al.* (2002, p.170-171)). En este trabajo seguimos la postura adoptada por Carter (1990) considerando a *Polidevcia* subgénero de *Phestia*.

***Posidonia*** Bronn, 1828

De acuerdo con Waller & Stanley (2005), se considera a *Posidonia* un género paleozoico. Según estos autores la mayoría de las especies descritas bajo el género *Posidonia* en el Triásico Inferior y Medio pertenecen al género *Bositra* De Gregorio, 1886 (enmendado en el mismo trabajo).

***Praechlamys*** Allasinaz, 1972

Aunque algunos autores (Waller & Marincovich, 1992; Monari, 1994; Damborenea, 2002a), consideran a *Praechlamys* Allasinaz, 1972 a nivel genérico separadamente de *Chlamys*, Allasinaz (1972) lo describió como subgénero de éste. Dados los problemas que hay con las formas “*Chlamys*-like” (ver discusión para *Chlamys* en el apartado 2.4), se seguirá una postura conservadora a este respecto y se mantendrá la concepción original que le dio Allasinaz (1972) aun a sabiendas de los problemas que ello conlleva (ver Damborenea, 2002a). Otros autores, como Posenato (2008b) siguen esta misma postura y Hautmann (2001a) incluso duda de su validez, ya que en su opinión el tipo de ornamentación no es un carácter taxonómico de relevancia para separar a nivel subgenérico, pero en esto fue en lo que se basó Allasinaz (1972) sobre todo, a la hora de separar los subgéneros *C. (Chlamys)*, *C. (Praechlamys)* y *C. (Granulochlamys)*.

***Primahalobia*** Polubotko, 1988

Polubotko reconoció un nuevo subgénero de *Indigirohalobia* Polubotko, 1984, *Primahalobia* basándose sobre todo en la relación angular de la aurícula anterior (Campbell, 1994). Posteriormente, Polubotko *et al.* (2001) lo elevan a nivel genérico. Siguiendo el punto de vista de McRoberts (1993), no se considerará válido ya que los criterios de creación del género son utilizados por la mayoría de autores a nivel específico (ver discusión para la familia Halobiidae en el apartado 2.4).

***Pronoella*** Fischer, 1887

No se considera en el rango de estudio. Cox *et al.* (1969) considera dos subgéneros *P. (Pronoella)* y *P. (Gythemon)*, considerando el rango del primero desde el Liásico. No se ha localizado el género en el Hetangiense o Sinemuriense, sin embargo a partir del Pliensbachiense está ampliamente distribuido (Hallam, 1972, 1976, 1977, 1987; Fürsich, 1982; Liu, 1995; Holzapfel, 1998; Gahr, 2002).

***Propeamussium*** De Gregorio, 1884

Siguiendo a Damborenea (1998) consideraremos a *Propeamussium* presente desde el Cretácico Superior hasta la actualidad. Las citas de *Propeamussium* en el Triásico y el Jurásico

pasan al género *Parvamussium* Sacco, 1897 siguiendo el concepto original de estos dos taxones (ver discusión para *Parvamussium* en el apartado 2.4).

### ***Prospodylus* Zimmermann, 1885**

*Prospodylus* fue considerado sinonimia de *Pseudomonotis* v. Beyrich, 1841 por Newell (1937) y esto fue seguido en Cox *et al.* (1969). Pero Newell & Boyd (1970) reestablecen la validez de *Prospodylus*. Aunque el género ha sido citado en el Triásico, estas citas no se consideran válidas, ya que *Prospodylus* se considera un género paleozoico (Newell & Boyd, 1970; Márquez-Aliaga *et al.*, 2005). Hautmann (2001a, b) considera que tal vez esté presente en el Triásico Inferior ("*Hinnites*" *comptus*, Bittner 1898), pero esto no está comprobado.

### ***Protodicerias* G. Böhm, 1891**

Aunque el género ha sido citado en el Sinemuriense, no será tenido en cuenta en nuestro intervalo de estudio. Cox *et al.* (1969) lo considera presente en el Liásico Inferior. Hallam (1976) cita a *Prorodicerias pumilum* (Guernbel), en el Sinemuriense y Pliensbachiense de Europa, dato que incorpora Sepkoski (2002) en su base de datos. Sin embargo, Hallam (1977) solo lo considera presente en el Pliensbachiense de Europa. Nosotros no hemos hallado información acerca de la presencia del género en el Sinemuriense, por lo que no lo tendremos en cuenta en este momento del tiempo geológico.

### ***Pseudoclaraiia* Zhang, 1980**

Sinonimia de *Claraia* Bittner, 1901 (Newell & Boyd, 1995; Yang *et al.*, 2001; He *et al.*, 2007a). Zhang (1980) creó al género designando como especie tipo a *Claraia wangi* (Patte, 1935). Lo consideró muy próximo a *Claraia*, y argumentó que se diferenciaba de éste por tener la orejeta anterior derecha de mayor tamaño y por diferencias en la forma y orientación del seno bisal. Nakazawa (1994) decide incluirlo como subgénero de *Claraia*, ya que las diferencias entre ambos no son tan grandes y en muchos casos su diferenciación es muy difícil. Newell & Boyd (1995) consideran a *Pseudoclaraiia* sinonimia de *Claraia* argumentando que sería necesario un estudio cuantitativo y comparativo de poblaciones locales antes de crear géneros nuevos. Yang *et al.* (2001) llegan a la misma conclusión en cuanto a la sinonimia después de hacer un estudio comparativo entre *Claraioides*, *Claraia* y *Pseudoclaraiia* con el cual concluyen que las únicas diferencias entre estos tres géneros son 1) la forma de la orejeta anterior derecha y 2) la forma del seno bisal. Estas diferencias, en su opinión no son consistentes para separar dos géneros ya que por un lado, la variabilidad en la forma del seno bisal es debida a la adaptación de *Claraia* a distintos ambientes y por otro, en la descripción del género *Claraia* no se especifica absolutamente nada acerca del tamaño y forma del seno bisal, por lo que no puede usarse como diagnóstico a nivel genérico pero sí a nivel específico. Por todo lo expuesto, Yang *et al.* (2001) deciden incluir a *Pseudoclaraiia* como sinónimo de *Claraia*. Kotlyar *et al.* (2004) defienden la validez del género pero sin aportar nuevos argumentos. He *et al.* (2007a), siguiendo a Boyd & Newell (1995) y a Yang *et al.* (2001), llega a la misma conclusión en cuanto a la sinonimia de *Pseudoclaraiia* después de hacer un estudio de la variación en la ornamentación y en la forma del seno bisal de todas las especies incluidas en *Claraia* con su distribución estratigráfica y paleogeográfica (ver He *et al.*, 2007a, tabla 1, p. 1016 y discusión), demostrando que hay un cambio morfológico progresivo desde el Changhsingiense inferior al Induense que indica que la forma, tamaño y orientación del seno bisal no es un criterio válido para la discriminación a nivel genérico en este grupo.

***Pseudomonotis*** von Beyrich, 1862

Aunque *Pseudomonotis* es un género frecuentemente citado en el Triásico y el Jurásico (ver apartado de rango de edad en PBDB por ejemplo), se seguirá a Cox *et al.* (1969), Newell & Boyd (1970, 1989, 1995) y Hautmann (2001a, b) en que el género es exclusivamente paleozoico. Newell & Boyd (1970, 1989, 1995) muestran la semejanza morfológica externa entre *Pseudomonotis* y *Gryphaea* (ver fig. 47 en Newell & Boyd, 1995). Estos géneros solo pueden diferenciarse en muchos casos por la microestructura de la concha y por la valva de fijación al sustrato (la derecha en el primer caso y la izquierda en el segundo) (Newell & Boyd, 1995). En palabras de Newell & Boyd (1989): “*Pseudomonotis is not an oyster. It is an aberrant scallop, an aviculopectinacean with an oysterlike habit of fixation.*” Debido a este parecido externo, es confundido habitualmente con ostreidos triásicos y jurásicos.

***Pseudopachymytilus*** Krumbeck, 1923

No se considera en el rango de estudio aunque tanto Cox *et al.* (1969) como Sepkoski (2002) le asignan rango Jurásico Inferior porque solo se han localizado citas del género en el Pliensbachiense (Hallam, 1972; Liu, 1995, 1999; Posenato & Avanzini, 2004).

***Pseudopsis*** Cox, 1946

No se considera dentro del rango de estudio aún cuando Cox *et al.* (1969) le asigna rango Jurásico Inferior (Liásico) que es donde lo describe Cox (1946). La cita de edad más antigua que se ha localizado del género data del Pliensbachiense (Hallam, 1976, 1977, 1987; Liu, 1995).

***Pteroclaraiia*** Guo, 1985

Aunque Waterhouse (2000) lo eleva a nivel taxonómico de género (Guo lo describió como subgénero de *Claraia*) argumentando que “*Pteroclaraiia* posee una aleta posterior de tamaño y definición distintivas y fácilmente reconocible”. No será seguido Waterhouse en este argumento, considerando a *Pteroclaraiia* como subgénero de *Claraia*, ya que esta característica no se considera como diagnóstica a nivel de género y si a nivel específico (He *et al.*, 2007a).

***Pteroperna*** Morris & Lycett, 1853

Fürsich & Werner (1988) lo consideran sinonimia de *Pteria* Scopoli, 1777 ya que en su opinión “*the main diagnostic feature of Pteroperna, the presence of 1 to 4 external longitudinal grooves on the exterior of the posterior wing, does not justify separation at the generic level. Such grooves occasionally are also present in individuals of Recent species of Pteria. Furthermore, populations from the Kimmeridgian of Consolação show that the number and distinctness of such grooves varies greatly*”. Hautmann (2001a) lo mantiene provisionalmente como subgénero de *Pteria* ya que sus ejemplares son similares a la especie tipo de *Pteroperna*. Nos parece más adecuado conservarlo como subgénero de *Pteria* ya que aunque son muy similares, *Pteroperna* es un concepto útil y de fácil reconocimiento en el Triásico Superior y el Jurásico.

***Ptychostolis*** Tullberg, 1881

No se considera en el rango de estudio, aunque tanto Cox *et al.* (1969) como Sepkoski (2002) le asignan rango Jurásico. Aunque ha sido imposible la consulta del trabajo en el que Tullberg



describe el género (que además es la única cita que se ha localizado), sabemos que el autor asigna el género al “Tithoniense” y por tanto hemos conseguido asignarle una edad más concreta. Sin embargo, es complicado saber la edad exacta de los materiales estudiados por Tullberg ya que proceden de dos localidades distintas y cuatro unidades litológicas diferentes; el autor encuentra la especie *Ptychostolis nordenskiöldii* en “Bituminoeser Kalkstein of Skodde Bay” donde solo se localizó un ammonite, *Ammonites okensis* (actualmente *Craspedites okensis*) que es un taxón índice del Tithoniense, si la identificación de Tullberg es correcta, ya que no figura los ejemplares (Kaim, com. pers., 2004).

#### ***Pulvinites*** Defrance en Blainville, 1824

Palmer (1984) consideró al género presente desde el Jurásico Medio, pero Damborenea (1987b) asigna a varios de sus ejemplares del Pliensbachiense de Sudamérica a este género y señala que algunos ejemplares del Hetangiense de Francia podrían incluirse en el mismo; mientras no se revisen los ejemplares, no se tendrá en cuenta en nuestro intervalo de estudio.

#### ***Radulonectites*** Hayami, 1957

No se considera en el intervalo de estudio, ya que la cita de edad más antigua sin lugar a dudas data del Pliensbachiense. Aunque Allasinaz (1962, 1972) cita al género en el Triásico europeo no serán tenidas en cuenta estas citas por ser dudosas. En cuanto al material referido por Allasinaz (1962) a *Radulonectites* en el Retiense italiano, está muy mal conservado por lo que es difícil saber si realmente está bien asignado y lo mismo ocurre con otros ejemplares atribuidos en el Triásico de Nueva Zelanda por otros autores (ver Damborenea, 2002a, p. 61). Por último, en referencia al asignado también con dudas a *Radulonectites* por Allasinaz (1972), según Damborenea (2002a) pertenecería al género *Eopecten* Douvillé, 1897.

El género está ampliamente distribuido durante el Pliensbachiense (Hayami, 1975; Polubotko & Milova, 1986; Damborenea, 1993, 2002a; Aberhan, 1994a, 1998a; Aberhan & Fürsich, 1997).

#### ***Retroceramus*** Koschelkina, 1957

No se considerará en el rango de estudio aunque se ha localizado una cita en el Sinemuriense que proviene de la PBDB, pero es dudosa. Esta cita proviene de material no publicado por Aberhan en 1995 y es atribuida con dudas a este género, *?Retroceramus* sp. Además, Chen (1982) crea una nueva especie, *Retroceramus? xiaoshuiensis* Chen, en el Triásico Superior del Sur de China, que tampoco será tenida en cuenta por estar atribuida al género de forma incierta. Por toda la bibliografía consultada, se considerará al género presente desde el Jurásico Medio (Hallam, 1976, 1977; Crampton, 1988; Damborenea, 1996b; Hudson, 2003; Damborenea & Manceñido, 2005a; Zakharov *et al.*, 2006) o como pronto en el Toarciense (Hallam, 1987; Yin & Grant-Mackie, 2005).

#### ***Rhynchopterus*** Gabb, 1864

Sinonimia de *Pteria* Scopoli 1777 (ver Silberling & Nichols, 1982, p. 66). *Rhynchopterus* Gabb es homonimia junior de *Rynchopterus* Shrank, 1798, un género de coleópteros. El nombre propuesto por Shrank fue un error ya que seguramente quería referirse a *Rhynchophorus* (Silberling & Nichols, 1982). Aún así, el nombre *Rynchopterus* Shrank es un nombre válido y por tanto *Rhynchopterus* Gabb debe ser suprimido y en opinión de estos autores, en vez de dar un nuevo nombre al género de bivalvos que no es muy bien conocido es más adecuado dejarlo

como probable sinonimia de *Pteria* s. l.

***Rossiodus*** Allasinaz, 1965

Sinonimia de *Neomegalodon* Gümbel, 1862 (Yao *et al.*, 2007). Ver discusión para *Gemmellarodus* en este mismo apartado.

***Rugiclaraiia*** Waterhouse, 2000

Waterhouse (2000) crea el nuevo género asignando como especie tipo a *Claraia aurita* (Hauer, 1851). Se cree injustificada la creación de este género, ya que se considerará a esta especie como perteneciente al género *Claraia*, al igual que la mayoría de autores. Waterhouse (2000, p. 179) argumenta como diferencias con la especie tipo de *Claraia*, *Claraia clarae* (Hauer, 1851), la ausencia de ornamentación radial en *Rugiclaraiia*, lo cual no es compartido por He *et al.* (2007a) que atribuye una ornamentación concéntrica y radial en ambas especies. Otra de las diferencias que argumenta Waterhouse (2000) para su nuevo género es el tamaño y forma de las aurículas, característica que se utiliza para discriminar a nivel de especie por la mayoría de los autores (Yang *et al.*, 2001).

Por todo lo expuesto no se considerará como válido a *Rugiclaraiia*, considerando a la especie tipo designada por Waterhouse (2000) como *Claraia aurita* y no *Rugiclaraiia aurita*.

***Saturnella*** Astafieva, 1994

Nombre reemplazado por *Saturnopecten* Astafieva, 2001. Astafieva (1994) creó el género sin saber que ya estaba siendo utilizado para un foraminífero jurásico, *Saturnella* Hedinger, 1993 (Astafieva, 2001).

***Saturnopecten*** Astafieva, 2001

No se tendrá en cuenta este género siguiendo a Newell & Boyd (1995, p. 85) que argumentan que está descrito sobre muy pocos ejemplares, en su mayoría rotos o mal conservados y sin estudios de microestructura y/o estudio de las charnelas.

***Septifer*** Recluz, 1848

Aunque tanto Cox *et al.* (1969) como Sepkoski (2002) le asignan rango Triásico – Actualidad, Carter (1990) considera que los ejemplares triásicos atribuidos a *Septifer* no tienen mucho que ver con la especie tipo de *Septifer* (*Mytilus bilocularis* Linné, 1758) ya que difieren en la mineralogía y microestructura de la concha y en otras características como la posición del ligamento. Las especies atribuidas al género en el Triásico son: *S. eduliformis* (Schlotheim, 1820) (Ürlichs, 1992; Posenato, 2002; Posenato *et al.*, 2002), *S. rugulosus* (Bittner, 1895) (Zardini, 1981 *vide* Carter, 1990), *Mytilus* (*Septifer*) *praeacutus* Klipstein, 1843 (Diener, 1923) y *Mytilus* (*Septifer*) *praeacutiformis* Wilckens, 1909 (Diener, 1923), todas provenientes de estratos datados del Ladinense y Carniense. Hasta el Cretácico no se encuentra citado en ninguna parte. La especie *eduliformis* es incluida en *Promysidiella* Waller & Stanley, 2005 basándose en el estudio de colecciones en varios museos (Waller & Stanley, 2005). Carter (1990) demuestra que la especie *rugulosus* no encaja en este género por diferencias sustanciales con su especie tipo. Y las especies *praeacutus* y *praeacutiformis* fueron descritas originalmente en el género *Mytilus*, siendo incluidas en el subgénero *Septifer* por Diener (1923). Sente & Vörös (en Budai *et al.*, 2003) citan al género en el Triásico Medio como *Septifer?* sp., lo cual no será tenido en cuenta por ser dudosa su atribución genérica. Aunque sería necesaria una

revisión en profundidad, parece bastante justificado que el género *Septifer* es probable que no se encuentre presente durante el Triásico.

### ***Solenomorpha* Cockerell, 1903**

*Solenomorpha* es un género típicamente paleozoico. Cox *et al.* (1969) le asignaron rango Devónico Inferior – Pérmico Superior. Sin embargo, Allasinaz (1966) lo cita en el Carniense al transferir la especie *Cuspidaria gladius* Laube, 1865. Allasinaz, además, considera que todas las especies triásicas atribuidas a *Cuspidaria* deben incluirse en “*Solenopsis*” [sinonimia junior de *Solenomorpha*]. No tenemos acceso a la literatura clásica para poder opinar sobre el tema, pero Allasinaz no dice cuales son las especies que transfiere ni las discute. La única especie de la que habla es *C. gladius* y en las figuraciones de la especie (Lám. 41, fig. 1, 2) no se observan los caracteres de los que habla en el texto. Si comparamos las figuras de este trabajo, con las ofrecidas por Cox *et al.* (1969, N821, fig. F3,2) o con las de algunos trabajos donde se figuran ejemplares paleozoicos (ej. Hoare *et al.*, 1989, fig. 7.9; La Rocque, 1950, Lám. XVII, figs. 8-11), no parecen tener mucho en común. Posteriormente, otros autores (Helen, 1988; Jurkovsek, 1993) citan a la especie *Solenomorpha gladius* en el Carniense siguiendo a Allasinaz (1966).

Seguimos a Cox *et al.* (1969) en el rango considerado para este género.

### ***Somapteria* Tamura, 1960**

No se considera en el rango de estudio. Según Cox *et al.* (1969) el género se encontraría en el Jurásico Superior de Japón. Parece ser que el género es monoespecífico y su distribución se limita al Kimmeridgiense de Japón (Hayami, 1975). Tëmkin (2006a) le asigna rango Triásico Medio, pero debe de ser un error porque después de haber revisado la bibliografía que cita para su tabla de datos, en ninguna de esas fuentes se da la información ofrecida por Tëmkin a este respecto.

### ***Spondylus* Linnaeus, 1758**

Se considera fuera del rango de estudio. El ejemplar más antiguo atribuible a la familia Spondylidae data del Bajociense de Francia (Harper en Waller, 2006), según Skelton & Benton (1993), la primera especie atribuible a esta familia sería *Spondylus consobrinus* Deslongchamps. Malchus (2004) le asigna rango a la familia desde el Pérmico Superior pero no justifica el dato por lo que no será tenido en cuenta.

Este género no es muy abundante en el Jurásico y en muchas ocasiones es confundido con *Eopecten* Douvillé, 1897 (Waller, 2006). En trabajos anteriores a Cox *et al.* (1969) (Jurásico – Actualidad) es ampliamente citado en el Triásico. En muchos casos estos ejemplares triásicos podrían ser asignables al género *Newaagia* Hertlein, 1952 (Waller, 2006). Además existe otro género que aparece con anterioridad a *Spondylus*, *Spondylopecten* Roeder, 1882, con el cual también podría ser confundido dado su parecido. Johnson (1984) considera a *Spondylopecten* presente desde el Jurásico Medio, pero Waller (2006) asegura que está presente en el Triásico Superior ya que ha hallado unos ejemplares de las Colecciones de Estratigrafía Mesozoica de la Institución Smithsonian que provienen de Nevada que son atribuibles a este género. Sin embargo, este autor no figura ni describe el material al que se refiere por lo que no será tenido en cuenta en este trabajo.

### ***Streblochondria* Newell, 1938**

Aunque *Streblochondria* es considerado un género paleozoico (Newell, 1937; Newell &

Boyd, 1995), se han localizado varias citas en el Triásico (ej. Nakazawa, 1971; Tamura, 1973; Tamura *et al.*, 1975; Hayami, 1975; Fraiser & Bottjer, 2007a), pero ninguna de ellas prueba la presencia de este género después del Pérmico Superior.

Hayami (1975) se limita a repetir los datos de Nakazawa (1971), y en éste, Nakazawa incluye sus ejemplares, del Triásico Inferior de Japón, provisionalmente en “*Streblopteria*” *matsushitai* Nakazawa, 1971 ya que considera que son pertenecientes a la subfamilia *Streblochondriinae* Newell, 1938 y prefiere incluirlos en este género antes que en otro de los que integran esta subfamilia.

Tamura *et al.* (1975) repite los datos de Tamura (1973). En este último trabajo, Tamura refiere con dudas sus ejemplares, del Triásico Medio de Malasia, a este género (*Streblochondria* ? sp.), ya que aunque muestran la ornamentación típica de *Streblochondria*, no puede observar el ligamento ya que solo dispone de 3 ejemplares deformados (dos moldes externos y la parte superior de un molde interno).

Por último, Fraiser & Bottjer (2007a), asignan a *Streblochondria* a cuatro valvas encontradas en el Triásico Inferior de Japón, pero no figuran ni describen los ejemplares, por lo que tampoco podemos estar seguros de que realmente *Streblochondria* esté presente en el Triásico Inferior.

### ***Teinonuculana* Zhang, 1977**

Zhang en Zhang *et al.* (1977) describió a *Teinonuculana*, con la especie tipo *T. guangdongensis* Zhang, 1977 poniendo especial énfasis en la ornamentación. Según Yin & McRoberts (2006), la especie tipo de *Teinonuculana* exhibe unas características diagnósticas (forma elongada, dentición taxodonta y rostro característicos) que encajan perfectamente con *Ryderia* Wilton, 1830 y la ornamentación externa atribuida a *Teinonuculana* se encuentra en los ejemplares ingleses del Jurásico Inferior de *Ryderia texturata* (Terquem & Piette, 1865) (ver Yin & McRoberts, 2006, p. 106). Por las razones anteriores, Yin & McRoberts (2006) deciden incluir a *Teinonuculana* como sinonimia subjetiva de *Ryderia*, y esto es seguido por nosotros en este trabajo. Además los autores anteriores advierten de las dificultades de estudiar la ornamentación en estas especies que exhiben una ornamentación con marginal o en forma de V, ya que en muchas ocasiones ha sido destruida o deformada por procesos tafonómicos.

### ***Tommasina* Cox, 1964**

Cox (1964) propuso el nombre *Tommasina* para sustituir a *Mytiliconcha* Tommasi, 1911 (no Conrad, 1863). Casi todos los autores consideraron como válido este cambio de nombre, pero Stiller & Chen (2006) defienden la validez del nombre de *Mytiliconcha* porque creen innecesaria la introducción de *Tommasina* por parte de Cox (1964) siguiendo a Vokes (1980). En nuestra opinión, el nombre es innecesario ya que el género descrito por Conrad es *Mytiliconcha* y por tanto no es necesario el nombre nuevo para *Mytiliconcha*.

Además tampoco se considerará al género *Mytiliconcha* por ser sinonimia de *Protopis* Kittl, 1904 (ver Waller & Stanley, 2005, p. 9). El autor considera a *Tommasina* [= *Mytiliconcha*] sinónimo de *Protopis* por tener idénticas características diagnósticas a falta de conocer la estructura de la charnela de *Protopis*. Hautmann (2008) cree que ambos géneros muestran diferencias importantes a nivel de morfología externa pero al no conocerse muchos de los caracteres de *Tommasina* [= *Mytiliconcha*] es difícil hacer una asignación taxonómica del mismo.

### ***Trichites* Voltz in Thurmann, 1833**

No se considera en el rango de estudio. Cox *et al.* (1969) le asigna rango Jurásico Medio



(Bajonciense) - Cretácico Inferior, pero Sepkoski (2002) lo considera presente desde el Noriense basándose en Hallam (1981). Se ha intentado averiguar de dónde procede este dato de Hallam consultando las citas bibliográficas que da para el Noriense de Norte América, donde supuestamente está presente el género, pero no se ha podido localizar la cita original ni ninguna otra referencia en la que se corrobore este dato. *Trichites* es muy abundante en el Jurásico Medio y Superior (Fürsich, 1980; Damborenea, 1987a; Aberhan, 1994b; Liu, 1995; Fürsich & Hautmann, 2005) y ya se encontraba presente en el Jurásico Inferior, pero las primeras citas contrastadas datan del Pliensbachiense de Sudamérica (Pérez, 1982; Damborenea, 1987a; Liu, 1999) y del Toarciense de Europa (Gahr, 2002).

#### ***Ventalium*** De Gregorio, 1930

Cox *et al.* (1969) lo da como dudoso (?) y no se ha localizado ninguna cita posterior que hable del género. El rango asignado es Jurásico Inferior, pero tampoco se ha podido corroborar su aparición dentro del rango de estudio.

Además, en Cox *et al.* (1969) se indica: “*Type imperfect, characters not fully known but considered by De Gregorio to be related to Pecten*”

Damborenea (1987b) lo incluye con dudas en sinonimia de *Eopecten* Douvillé, 1897 “*ya que los especímenes incompletos en los que está basado Ventalium son comparables con fragmentos de Eopecten, especialmente en el patrón de ornamentación*”.

#### ***Vietnamicardium*** Vu Khuc, 1977

Sinonimia de *Tulongocardium* Chen, Chen & Zhang in Wen *et al.*, 1976 (Schneider, 1995). Vu Khuc (1977a) describió el género en el Triásico Superior de Vietnam asignándole como especie tipo a *V. vietnamicum* (Vu Khuc, 1965). Un año antes, Chen *et al.* en Wen *et al.* (1976), habían descrito el subgénero *Cardium* (*Tulongocardium*) y entre las especies que le atribuyeron estaba *Cardium vietnamicum* Vukhuc, 1965, por lo cual *Vietnamicardium* es considerado sinónimo de *C. (Tulongocardium)* (Schneider, 1995, p. 322). Hautmann (2001a, p. 146) aunque advierte de la posible sinonimia, lo considera válido e incluye algunas especies en este género anteriormente atribuidas a *Cardium (Tulongocardium)*. Sepkoski (2002), por error, lo llama *Tulongocardium*. Dado que la sinonimia propuesta por Schneider nos parece suficientemente justificada, será seguida en este trabajo. Además, también se seguirá a esta autora en considerara a *Tulongocardium* a nivel genérico

#### ***Vokesella*** Chavan, 1952

No se considera dentro del rango. Tanto Cox *et al.* (1969) como Sepkoski (2002) le asignan rango Jurásico sin más especificaciones. La única cita localizada del rango le asigna edad Kimmeridgiense (Liu, 1995).

#### ***Xinanopecten*** Feng, Cui & Liu, 1992

Feng *et al.* (1992) describieron el género en el Pérmico Superior del Sur de China, con la especie tipo *X. orbicularis* n. sp. En la diagnosis describen sobre todo la ornamentación de los ejemplares, la única característica que según los autores lo diferencia del género *Streblochondria* Newell, 1937. Esta ornamentación consta de “costillas radiales amplias y claras y líneas concéntricas muy débiles en las partes media y posterior y costillas radiales estrechas y débiles y líneas concéntricas claras en la parte anterior. Las costillas crecen bifurcadamente en las dos

valvas". En primer lugar, dada la mala conservación de los ejemplares figurados, esta diferencia que aduce entre las partes posterior y anterior pueden deberse a conservación diferencial; en segundo lugar, si comparamos la descripción que dan de su nuevo género y la descripción que da Newell (1937) para *Streblochondria*, *Xinanopecten* podría incluirse perfectamente en *Streblochondria* ya que la variación en la ornamentación es utilizada por Newell (1937) y por otros autores (Ciriacks, 1963; Newell & Boyd, 1985, 1995) como criterio diagnóstico a nivel específico; y en tercer lugar, la descripción del nuevo género se basa en material de pobre conservación y solo sobre tres ejemplares, con lo cual no se puede hacer un estudio sobre la variación de la población.

No se ha localizado más información acerca del género, de hecho ni siquiera uno de los autores del género conoce ningún otro trabajo en el que se cite (Feng, pers. com., 2008). Por todo lo expuesto no se considerará este género en nuestro estudio.

#### ***Yokoyamaina*** Hayami, 1958

Subgénero de *Integricardium* Rollier, 1912 (Hayami, 1975). Hayami (1958b) describe el género en el Liásico de Japón. Posteriormente, Hayami (1975) después de revisar la especie tipo, decide que *Yokoyamaina* se acomoda mejor como subgénero de *Integricardium* y esto es seguido por la mayoría de los autores (Hallam, 1977; Matsukawa & Nakada, 2003; Kondo *et al.*, 2006). Sin embargo, algunas bases de datos y otros autores no se plantean el problema y siguen tratándolo con el nivel taxonómico de género (Vokes, 1980; Schneider, 1995; Sepkoski, 2002; PBDB).

#### ***Zittelihalobia*** Polubotko, 1984

Polubotko distinguió a *Zittelihalobia* de *Halobia* basándose en la forma y posición de la aurícula anterior y el ligamento (Campbell, 1994). Es considerado sinonimia de *Halobia* por McRoberts (1993), mientras que Campbell (1994) prefiere mantenerlo como subgénero del mismo. Sin embargo, muchos autores adoptan otro concepto de este grupo y deciden considerarlo como taxón genérico (Okuneva, 1987; Kurushin, 1990, 1991; Vu Khuc & Tran Huyen, 1998; Polubotko *et al.*, 2001; Klets, 2006; Konstantinov *et al.*, 2007). En este trabajo, se seguirá una postura conservadora a este respecto, considerando que como mucho este taxón debería mantenerse a nivel subgenérico.

## 2. 6. Comparación con la base de datos de Sepkoski

La comparación de los datos presentados en esta tesis y los datos ofrecidos por Sepkoski (2002) en su versión actualizada por Jablonski *et al.* (2003) se resume en la tabla 2.2. Obviamente, la comparación se reduce a los rangos estratigráficos de los géneros considerados en ambas bases de datos, ya que es el único aspecto que tiene en cuenta Sepkoski, y a la consideración de los géneros por una y otra base de datos.

La tabla está organizada de la siguiente manera:

1) La primera parte (desde la fila 2 [*Palaeonucula*] a la 270 [*Laubeia*]) incluye todos los géneros que han sido considerados en la presente tesis, teniendo en cuenta si han sido considerados por Sepkoski o no. La primera columna [Estado] hace referencia al resultado de la comparación. Las siglas utilizadas son: **M** cuando el rango estratigráfico ha sido modificado con respecto a Sepkoski, **NCS** cuando el género no ha sido considerado por Sepkoski e **I** cuando el rango estratigráfico asignado en el presente trabajo no ha sido modificado con respecto a Sepkoski. La segunda columna [Género Tesis] hace referencia al género en cuestión en nuestra base de datos, la tercera [Rango Estratigráfico Tesis] al rango estratigráfico que le hemos asignado, la cuarta [Género Sepkoski] al mismo género considerado en la base de datos de Sepkoski y la quinta [Rango Estratigráfico Sepkoski] al rango estratigráfico asignado por el mismo. En la cuarta columna, algunos géneros se dan en color rojo, lo cual indica que estos géneros no son considerados por Sepkoski dentro de nuestro intervalo de estudio.

2) La segunda parte (desde la fila 272 [*Habonucula*] a la 383 [*Taeniodon*]) incluye todos los géneros que son considerados por la base de datos de Sepkoski pero que no han sido tenidos en cuenta en la presente tesis. La primera columna [Estado] indica si el género está discutido en, a) el apartado de géneros no considerados (2.5), lo cual se indica con las siglas **NC**; b) en el apartado de géneros considerados (2.4), indicado por **C**; c) no está discutido en ninguno de estos dos apartados porque el motivo de su exclusión es evidente y está brevemente explicado en la misma tabla, indicado por **?**; d) no ha sido considerado por falta de información. En la segunda [Género No Tesis] y cuarta [Género Sepkoski] columnas se dan los nombres de los géneros que ha considerado Sepkoski, pero nosotros hemos eliminado de nuestra base de datos. En la tercera columna [Motivo de la exclusión] se da el motivo por el cual no ha sido tenido en cuenta en nuestra base de datos. En la quinta columna [Rango Estratigráfico Sepkoski] se da el rango estratigráfico ofrecido por Sepkoski para todos estos géneros.

### 2. 6. 1. Resultado de la comparación

Entre las dos bases de datos, se han tratado 381 géneros que han sido citados en el Triásico y el Jurásico Inferior (Sinemuriense). Además se han considerado otros géneros discutidos en el apartado de **géneros no considerados** (2.5), que bien no han sido tenidos en cuenta por Sepkoski o bien sí lo eran, pero fuera del intervalo de estudio, con lo cual no han sido incluidos en esta tabla de comparación. De los 319 géneros considerados por Sepkoski, presentes en el intervalo que va desde el Triásico Inferior al Jurásico Inferior (Sinemuriense), se han eliminado 113 por motivos variados que se resumen en la tabla 2.2. Se han añadido 39 géneros, unos por haber sido descritos con posterioridad a 1998, que es la fecha en la que Sepkoski dejó de recopilar datos (Sepkoski, 2002) y otros por confirmar su presencia en el intervalo mencionado aunque este autor no los consideró. En nuestra base de datos hemos considerado 269 géneros. Se han modificado los rangos estratigráficos de 163 con respecto a Sepkoski, algunos de ellos no asignados al intervalo de estudio por este autor y después de nuestra revisión los hemos incluido en nuestra base de datos por corroborar su presencia en el mismo, y en 66 géneros

hemos confirmado el que les asignó Sepkoski.

Como veremos en los dos siguientes capítulos, los resultados obtenidos en trabajos previos con datos provisionales obtenidos del filtrado de la base de datos de Sepkoski (De Renzi & Ros, 2004, 2006a, b; Ros & De Renzi, 2006) cambian considerablemente con nuestros nuevos datos revisados, aunque no se pretende hacer con esto un anacronismo, si no simplemente mostrar los análisis anteriores.

Es importante recalcar que Sepkoski (2002) compiló los rangos estratigráficos para todos los géneros de invertebrados marinos, aunque pueden haber errores que se deben básicamente a que la base de datos no está exhaustivamente revisada a nivel taxonómico o a que solo se han revisado una media de dos citas bibliográficas por género, estos errores se distribuyen aleatoriamente y esa base de datos representa el conocimiento en cuanto a paleodiversidad de este colectivo en un momento determinado. Aunque revisáramos todos los géneros por el autor tratados y modificáramos sus rangos, los patrones de diversidad generales se seguirían manteniendo (Sepkoski, 1993).



# **Anexo I**

## **Tablas Capítulo 2**

Género	Familia	Rango Estratigráfico	Distribución Paleogeográfica	Modo Vida	Mineralogía
<i>Palaeonucula</i>	Nuculidae	Tr (Ani Inf) - Cret (Apt)	Cosmopolita	B, I, D, Es, Mr	Aragonítica
<i>Trigonucula</i>	Nuculidae	Tr (Crn-Rha Sup)	Tethys y Circumpacífico	B, I, D, Es, Mr	Aragonítica
<i>Nuculoma</i>	Nuculidae	Tr (Rha) - Cret (Val)	Tethys y Circumpacífico	B, I, D, Es, Mr	Aragonítica
<i>Nuculana</i>	Nuculanidae	Tr (Ani) - R	Cosmopolita	B, I, D, Es, Mr	Aragonítica
<i>Phestia</i>	Nuculanidae	O (piso 3 Inf) - Tr (Crn)	Tethys, Circumpacífico y Boreal	B, I, D, Es, Mr	Aragonítica
<i>Veteranella</i>	Nuculanidae	Pe (Art) - Tr (Nor)	Tethys	B, I, D, Es, Mr	Aragonítica
<i>Eleganuculana</i>	Nuculanidae	Tr (Nor)	Tethys	B, I, D, Es, Mr	Aragonítica
<i>Xiaoschuiculana</i>	Nuculanidae	Tr Sup	Tethys y Circumpacífico	B, I, D, Es, Mr	Aragonítica
<i>Phaenodesmia</i>	Malletiidae	Tr (Ani-Rha)	Tethys y Circumpacífico	B, I, D, Es, Mr	Aragonítica
<i>Prosoleptus</i>	Malletiidae	Tr (Crn)	Tethys y Boreal?	B, I, D, Es, Mr	Aragonítica
<i>Palaeoneilo</i>	Malletiidae	O (Tre) - J (Toa)	Cosmopolita	B, I, D, Es, Mr	Aragonítica
<i>Lapteviella</i>	Malletiidae	Tr (Ani)	Boreal	B, I, D, Es, Mr	Aragonítica
<i>Rollieria</i>	Yoldiidae	J (Hett) - Cret Inf	Tethys y Circumpacífico	B, I, D, Es, Mr	Aragonítica
<i>Ryderia</i>	Polideveciidae	Tr (Rha) - J (Toa)	Tethys y Circumpacífico	B, I, D, Es, Mr	Aragonítica
<i>Dacryomya</i>	Polideveciidae	Tr (Nor) - J (Kim)	Tethys, Circumpacífico y Boreal	B, I, D, Es, Mr	Aragonítica
<i>Mesoneilo</i>	Ctenodontidae	Tr (Nor-Rha)	Tethys y Boreal?	B, I, D, Es, Mr	Aragonítica
<i>Nucinella</i>	Nucinellidae	J (Hett) - R	Tethys	B, I, D/Q, Es, Mr	Aragonítica
<i>Solemya</i>	Solemyidae	Car (Penn sup) - R	Tethys y Circumpacífico	B, I, S/Q, Ep, Mr	Aragonítica
<i>Acharax</i>	Solemyidae	Car Sup - R	Desconocida	B, I, S/Q, Ep, Mr	Aragonítica
<i>Modiolus</i>	Mytilidae	Dev (Fam) - R	Cosmopolita	B, Sl, S, Endo, Se	Biminerálica
<i>Promytilus</i>	Mytilidae	Car (Miss) - Tr (In)	Tethys y Boreal	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Inoperna</i>	Mytilidae	Tr (Rha) - Cret Sup (Maa)	Tethys y Austral?	B, Sl, S, Endo, Se	Biminerálica
<i>Falcimytilus</i>	Mytilidae	Tr (Crn) - J (Tit)	Tethys, Circumpacífico y Boreal	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica?
<i>Lycettia</i>	Mytilidae	J (Sin) - Cret (Maa)	Austral	B, E, S, Epi, Se	Aragonítica
<i>Lithophaga</i>	Mytilidae	Tr (Nor) - R	Tethys	B, I, S, Bi, P, Se	Biminerálica
<i>Mysidiella</i>	Mysidiellidae	Tr (Crn-Rha)	Tethys y Circumpacífico	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Botulopsis</i>	Mysidiellidae	Tr (Lad-Crn)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Promysidiella</i>	Mysidiellidae	Tr (Ani Inf-Nor Inf)	Tethys, Circumpacífico y Boreal?	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Protopsis</i>	Mysidiellidae	Tr (Ani-Crn)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica ?
<i>Joannina</i>	Mysidiellidae	Tr (In-Crn)	Tethys	B, Sl, S, Endo, Se	Biminerálica ?
<i>Leidapoconcha</i>	Mysidiellidae	Tr (Ani)	Tethys	B, Sl, S, Endo, Se	Biminerálica ?

Tabla 2.1 Tabla de síntesis de los datos ofrecidos en el apartado de géneros considerados.

Género	Familia	Rango Estratigráfico	Distribución Paleogeográfica	Modo Vida	Mineralogía
<i>Waijiaonella</i>	Mysidiellidae	Tr (Ani)	Tethys	B, SI, S, Endo, Se	Biminerálica ?
<i>Qingvaniola</i>	Mysidiellidae	Tr (Ani)	Tethys	B, SI, S, Endo, Se	Biminerálica ?
<i>Macrodomtella</i>	Parallelodontidae	Tr (Ani)	Tethys	B, ?, S, ?, ?	Aragonítica
<i>Catella</i>	Parallelodontidae	Tr (Nor) - P (Dan)	Tethys	B, SI, S, Endo, Se	Aragonítica
<i>Parallelodon</i>	Parallelodontidae	Dev Md - Cret Sup	Cosmopolita	B, E, S, Epi, Se	Aragonítica
<i>Grammatodon</i>	Parallelodontidae	P (Art) - Cret (Maa)	Cosmopolita	B, E, S, Epi, Se	Aragonítica
<i>Cucullea</i>	Cuculleidae	J (Hett) - R	Circumpacífico	B, I/SI, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Eophilobryoidella</i>	Philobryidae	Tr (Ani Sup)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Aragonítica
<i>Hoferia</i>	Pichleriidae	Tr (Crn)	Tethys	B, I, S, Endo, Es, MI	Aragonítica
<i>Pichleria</i>	Pichleriidae	Tr (Crn)	Tethys	B, I/SI, S, Se	Aragonítica
<i>Elegantarca</i>	Pichleriidae	Tr (Ani-Crn)	Tethys	B, SI, S, Endo, Se	Aragonítica
<i>Myalina</i>	Myalinidae	Car (Miss inf) - Tr (In)	Circumpacífico	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Myalinella</i>	Myalinidae	Car Inf (Vis) - Tr (Ol)	Circumpacífico y Boreal	B, SI, S, Endo, Se	Biminerálica
<i>Promyalina</i>	Myalinidae	Pe (Chang) - Tr (Ol)	Tethys, Circumpacífico y Boreal	B, SI, S, Endo, Se	Biminerálica
<i>Aviculomyalina</i>	Myalinidae	Tr (Ani)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Parainoceramus?</i>	Inoceramidae	J (Hett-Tit)	Tethys, Circumpacífico y Boreal	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Pseudomytiloides</i>	Inoceramidae	J (Hett-Aal)	Tethys	B/Ps, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Arctomytiloides</i>	Inoceramidae	J Inf (Sin - Toa?)	Boreal y Circumpacífico	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Pteria</i>	Pteriidae	Tr (Ol) - R	Tethys y Circumpacífico	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Arcavicula</i>	Pteriidae	Tr (Ol Inf-Rha)	Tethys y Circumpacífico	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Rhaetavicula</i>	Pteriidae	Tr (Rha)	Tethys y Circumpacífico	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Stefania</i>	Pteriidae	Tr (Lad Sup-Crn)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Bakevella</i>	Bakevellidae	Pe Sup - Cret Sup	Cosmopolita	B, SI, S, Endo, Se	Biminerálica
<i>Gervillella</i>	Bakevellidae	J (Hett) - Cret Sup?	Tethys, Circumpacífico y Austral	B, SI, S, Endo, Se	Biminerálica
<i>Gervillia</i>	Bakevellidae	Tr (Lad) - Cret (Maa)	Tethys y Circumpacífico	B/Ps, SI/E, S, Endo/Epi, Se	Biminerálica
<i>Hoernesia</i>	Bakevellidae	Tr (Ol-Rha)	Tethys y Boreal	B, SI, S, Endo, Se	Biminerálica
<i>Langsonella</i>	Bakevellidae	Tr (Lad-Crn)	Tethys	B, SI, S, Endo, Se	Biminerálica
<i>Cuneigervillia</i>	Bakevellidae	J (Hett) - Cret Inf?	Tethys	B, SI, S, Endo, Se	Biminerálica
<i>Gervillaria</i>	Bakevellidae	Tr (Ani) - Cret (Tur)	Tethys, Circumpacífico y Austral	B, SI, S, Endo, Se	Biminerálica
<i>Gervillancea</i>	Bakevellidae	Tr (Crn-Nor)	Tethys	B, SI, S, Endo, Se	Biminerálica
<i>Songdaella</i>	Bakevellidae	Tr (Nor)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica

Tabla 2.1 Tabla de síntesis de los datos ofrecidos en el apartado de géneros considerados.

Género	Familia	Rango Estratigráfico	Distribución Paleogeográfica	Modo Vida	Mineralogía
<i>Aguilerella</i>	Bakevellidae	Tr (Rha) - Cret Inf (Haut)	Tethys y Circumpacífico	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Towapteria</i>	Bakevellidae	Pe (Sak) - Tr (In)	Tethys y Circumpacífico?	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Virgellia</i>	Bakevellidae	Tr (Crm) - J (Kim)	Tethys	B, Sl, S, Endo, Se	Bimineralica
<i>Gervilleloperna</i>	Bakevellidae	J (Sin-Aal)	Circumpacífico	B, Sl, S, Endo, R, Se	Aragonítica
<i>Cassianella</i>	Cassianellidae	Tr (Ani-Rha)	Cosmopolita	B, E, S, R, Se	Aragonítica
<i>Burckhardtia</i>	Cassianellidae	Tr (Crm)	Circumpacífico	B, E, S, R, Se	Aragonítica
<i>Hoernesella</i>	Cassianellidae	Tr (Crm)	Tethys	B, E, S, R, Se	Aragonítica
<i>Lilangina</i>	Cassianellidae	Tr (Crm)	Tethys	B, E, S, R, Se	Aragonítica
<i>Reubenia</i>	Cassianellidae	Tr (Crm)	Tethys	B, E, S, R, Se	Aragonítica
<i>Septihoernesia</i>	Cassianellidae	Tr (Lad-Crm)	Tethys y Circumpacífico	B, E, S, R, Se	Aragonítica
<i>Dattia</i>	Dattidae	Tr (Rha)	Tethys	B, E, S, ?, ?	Bimineralica
<i>Isognomon</i>	Isognomonidae	Tr (Crm) - R	Tethys	B, Sl, S, Endo, Se	Bimineralica
<i>Leptoconcha</i>	Isognomonidae	Tr Md	Tethys	B, E, S, ?, ?	Desconocida
<i>Waagenoperna</i>	Isognomonidae	Pe (Sak) - Tr (Nor Sup)	Tethys y Circumpacífico	B, Sl, S, Endo, Se	Bimineralica
<i>Bositra</i>	Posidoniidae	Tr (Ol Inf) - J (Oxf Inf)	Tethys, Circumpacífico y Boreal	B, E, S, R, Se	Bimineralica
<i>Amonotis</i>	Posidoniidae	Tr (Crm)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Veldidenella</i>	Posidoniidae	Tr (Ani Sup - Lad Sup)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Caenodotis</i>	Posidoniidae	J (Sin - Plie)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Pinna</i>	Pinnidae	Tr (In) - R	Tethys, Circumpacífico y Austral	B, Sl, S, Endo, Se	Bimineralica
<i>Atrina</i>	Pinnidae	Tr (Ani) - R	Tethys y Circumpacífico	B, Sl, S, Endo, Se	Bimineralica
<i>Palaeolima</i>	Limidae	Dev (Fam) - Tr (Nor)	Tethys y Circumpacífico	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Aviculollima</i>	Limidae	Tr (Ani)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Badiotella</i>	Limidae	Tr (Lad - Crm)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Limatula</i>	Limidae	Tr (Lad) - R	Tethys, Circumpacífico y Austral	B, E, S, Epi, Mf (N)	Bimineralica
<i>Limea</i>	Limidae	Tr (Ani) - R	Cosmopolita	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Mysidoptera</i>	Limidae	Tr (Ol - Rha)	Cosmopolita	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Plagiosstoma</i>	Limidae	Tr (Ani) - Cret (Maa)	Tethys, Circumpacífico y Austral	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Serania</i>	Limidae	Tr (Nor-Rha)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Tirolidia</i>	Limidae	Tr (Lad-Crm)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Antiquilima</i>	Limidae	Tr (Lad) - Cret Inf (Apt)	Cosmopolita	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Ctenostreon</i>	Limidae	Tr (Rha Sup) - Cret (Val?)	Tethys, Circumpacífico y Austral	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica

Tabla 2.1 Tabla de síntesis de los datos ofrecidos en el apartado de géneros considerados.



Género	Familia	Rango Estratigráfico	Distribución Paleogeográfica	Modo Vida	Mineralogía
<i>Gryphaea</i>	Gryphaeidae	Tr (Crm) - Cret (Cam)	Cosmopolita	B, E, S, R, Se	Bimineralica?
<i>Umbrostroma</i>	Ostreidae	Tr (Ani-Rha)	Tethys	B, E, S, C, Se	Bimineralica
<i>Actinostreon</i>	Ostreidae	Tr (Rha) - Cret (Maa)	Tethys, Circumpacifico y Austral	B, E, S, C, Se	Calcifica
<i>Liostroma</i>	Ostreidae	Tr (Crm) - Cret (Cen)	Cosmopolita	B/Ps, E, S, C, Se/Mf	Calcifica?
<i>Atreta</i>	Dimyidae	Tr (Crm) - Cret (Maa)	Tethys	B, E, S, C, Se	Bimineralica
<i>Protostrea</i>	Dimyidae	Tr (Ani)	Tethys	B, E, S, C, Se	Bimineralica
<i>Harpax</i>	Plicatulidae	Tr (Nor) - J (Toa)	Austral y Boreal, Tethys?	B, E, S, C, Se	Bimineralica
<i>Eoplicatula</i>	Plicatulidae	Tr (Crm-Rha)	Tethys	B, E, S, C, Se	Bimineralica
<i>Pseudoplacunopsis</i>	Plicatulidae	Tr (Ani-Rha)	Tethys y Circumpacifico	B, E, S, C, Se	Bimineralica
<i>Claraia</i>	Pterinopectinidae	Pe (Wuch) - Tr (Ol)	Cosmopolita	B/Ps, E, S, Epi, Se/Mf	Bimineralica
<i>Eumorphotis</i>	Aviculopectinidae	Tr (In - Ol)	Tethys y Circumpacifico	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Ornithopecten</i>	Aviculopectinidae	Tr (Ani-Crm)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Oxypteria</i>	Aviculopectinidae	Tr (Crm)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Antijanira</i>	Aviculopectinidae	Tr (Ani-Crm)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Amphijanira</i>	Aviculopectinidae	Tr (Ani-Crm)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Primahinnetes</i>	Aviculopectinidae	Tr (Nor-Rha)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Neomorphotis</i>	Aviculopectinidae	Tr (Ani)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Crittendenia</i>	Deltopectinidae	Tr (In-Ol)	Tethys y Circumpacifico	B/Ps, E, S, Epi, Se/Mf	Bimineralica
<i>Streblopteria</i>	Deltopectinidae	Car (Miss) - Tr (Ani)	Boreal	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Leptochondria</i>	Leptochondriidae	Pe (Guad) - Tr (Nor)	Tethys y Circumpacifico	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Bittneria</i>	Buchidae	Tr (Crm)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica?
<i>Hokonuia</i>	Buchidae	Tr (Crm Sup-Nor)	Austral	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Sichuania</i>	Buchidae	Tr (Nor)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica?
<i>Marwickiella</i>	Buchidae	Tr (Ani)	Austral	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Anningella</i>	Buchidae	J (Hett-Sin)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica
<i>Monotis</i>	Monotidae	Tr (Nor-Rha)	Cosmopolita	B/Ps, E, S, Epi, Se/Mf	Calcifica?
<i>Otapiria</i>	Monotidae	Tr (Ol) - J (Kim)	Cosmopolita	B, E, S, Epi, Se	Calcifica?
<i>Oxytoma</i>	Oxytomidae	Tr Inf?, Tr (Lad) - Cret (Maa)	Cosmopolita	B/Ps, E, S, Epi, Se/Mf	Calcifica
<i>Avicularca</i>	Oxytomidae	Tr (Lad-Crm)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Desconocida
<i>Meleagrinnella</i>	Oxytomidae	Tr (Nor) - Cret (Alb)	Tethys, Circumpacifico y Boreal	B/Ps, E, S, Epi, Se/Mf	Bimineralica
<i>Jianchuania</i>	Oxytomidae	Tr (Rha?)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Bimineralica

Tabla 2.1 Tabla de síntesis de los datos ofrecidos en el apartado de géneros considerados.

Género	Familia	Rango Estratigráfico	Distribución Paleogeográfica	Modo Vida	Mineralogía
<i>Palmoxytoma</i>	Oxytomidae	J (Hett-Plie)	Cosmopolita	B, E, S, Epi, Se	Calcítica
<i>Asoella</i>	Asoellidae	Tr (Ani) - J (Plie)	Tethys, Circumpacífico y Austral	B, E, S, Epi/R, Se	Calcítica?
<i>Etalia</i>	Asoellidae	Tr (Ani)	Austral	B, E, S, Epi, Se	Calcítica?
<i>Terquemia</i>	Prosondyliidae	J (Sin) - Sup?	Tethys	B, E, S, C, Se	Biminerálica
<i>Nevaagia</i>	Prosondyliidae	Tr (Ani-Rha)	Tethys	B, E, S, C, Se	Biminerálica
<i>Persia</i>	Prosondyliidae	Tr (Nor) - J (Hett Inf)	Tethys	B, E, S, C, Se	Biminerálica
<i>Pegmavalvula</i>	Prosondyliidae	Pe (Art) - Tr (Ol)	Circumpacífico	B, E, S, C, Se	Biminerálica
<i>Pergamidia</i>	Pergamidiidae	Tr (Nor)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Krumbeckiella</i>	Pergamidiidae	Tr (Crm-Rha Sup)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Mantacula</i>	Pergamidiidae	Tr (Crm) - Cret (Berr)	Austral	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Semuridia</i>	Pergamidiidae	J (Sin)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Parapergamidia</i>	Pergamidiidae	Tr (Nor Inf)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Oretia</i>	Pergamidiidae	Tr (Crm Inf?)	Austral	B, E, S, Epi, Se	Desconocida
<i>Halobia</i>	Halobiidae	Tr (Crm Inf-Nor md)	Cosmopolita	B/Ps, E, S/Q, Epi/R, Se/Mf	Biminerálica
<i>Daonella</i>	Halobiidae	Tr (Ani-Lad)	Cosmopolita	B/Ps, E, S/Q, Epi/R, Se/Mf	Biminerálica
<i>Enteropleura</i>	Halobiidae	Tr (Ani md)	Tethys y Circumpacífico	B/Ps, E, S/Q, Epi/R, Se/Mf	Biminerálica
<i>Aparimella</i>	Halobiidae	Tr (Ani Sup-Crm Inf)	Tethys, Austral y Boreal	B/Ps, E, S/Q, Epi/R, Se/Mf	Biminerálica
<i>Kolymonectes</i>	Propeamussiidae	Tr (Nor?) - J (Plie)	Circumpacífico, Austral y Boreal	B, E, S, R, N	Biminerálica
<i>Parvamussium</i>	Propeamussiidae	Tr (Ani) - R	Tethys, Circumpacífico y Boreal	B, E, S, R, Mf, N	Biminerálica
<i>Chlamys</i>	Pectinidae	Tr (Ani) - R	Cosmopolita	B, E, S, Epi/R, N	Biminerálica
<i>Weyla</i>	Pectinidae	J (Hett-Toa)	Circumpacífico y Austral	B, SI, S, Se	Biminerálica
<i>Indopecten</i>	Pectinidae	Tr (Nor-Rha)	Tethys	B, E, S, Epi/R, N	Aragonítica
<i>Camptonectes</i>	Pectinidae	Tr (Ani) - Cret (Maa)	Tethys, Circumpacífico y Austral	B, E, S, Epi, N	Biminerálica
<i>Crenamussium</i>	Pectinidae	Tr (Crm-Nor)	Tethys y Circumpacífico	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Avichlamys</i>	Pectinidae	Tr (Ol)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Pseudopecten</i>	Pectinidae	J (Hett-Baj)	Tethys	B, E, S, R, N	Biminerálica
<i>Agerchlamys</i>	Pectinidae	Tr (Crm) - J (Toa)	Circumpacífico, Austral y Boreal	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Canadonectites</i>	Pectinidae	J (Sin - Plie)	Circumpacífico	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica
<i>Eopecten</i>	Pectinidae	Tr (Crm) - Cret (Alb)	Tethys, Circumpacífico y Austral	B, E, S, Epi/C, Se	Biminerálica
<i>Janopecten</i>	Pectinidae	Tr (Ani-Crm Inf)	Boreal	B, E, S, Epi, N?	Biminerálica
<i>Ochotochlamys</i>	Pectinidae	Tr (Nor) - J (Toa)	Circumpacífico y Boreal	B, E, S, Epi, Se	Biminerálica

Tabla 2.1 Tabla de síntesis de los datos ofrecidos en el apartado de géneros considerados.

Género	Familia	Rango Estratigráfico	Distribución Paleogeográfica	Modo Vida	Mineralogía
<i>Tosapecten</i>	Pectinidae	Tr (Crn-Rha?)	Circumpacífico y Boreal	B, E, S, Epi, Se	Biminerállica
<i>Nevadapecten</i>	Pectinidae	Tr (Lad Sup)	Circumpacífico	B, E, S, Epi, Se	Biminerállica
<i>Loxochlamys</i>	Pectinidae	Tr (Lad-Crn)	Circumpacífico	B, E, S, Epi, Se	Biminerállica
<i>Pleuronectites</i>	Pectinidae	Tr (Ani-Crn)	Tethys y Circumpacífico	B, E, S, Epi, Se	Biminerállica
<i>Periclararia</i>	Pectinidae	Tr (Ol Sup) - Tr (Ani Inf)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Biminerállica
<i>Entolium</i>	Syncyclonemidae	Tr (In) - Cret (Maa)	Cosmopolita	B, E, S, R/N, Mf	Biminerállica
<i>Posidonotis</i>	Syncyclonemidae	J (Sin - Toa)	Circumpacífico	B, E, S, R, Se	Biminerállica
<i>Entoloides</i>	Syncyclonemidae	Tr (In-Crn)	Tethys y Circumpacífico	B, E, S, Epi/N, Mf	Biminerállica
<i>Filopecten</i>	Syncyclonemidae	Tr (Crm - Rha)	Tethys y Boreal	B, E, S, Epi, Se	Biminerállica
<i>Seythentolium</i>	Syncyclonemidae	Tr (In-Ol)	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Biminerállica
<i>Permophorus</i>	Kalenteridae	Car (Miss) - Tr (Ol)	Circumpacífico	B, I, S, Endo/Es, Se/MI	Aragonítica
<i>Curtonia</i>	Kalenteridae	Tr Inf - (Rha)	Tethys	B, I/SI, S, Endo/Es, Se/MI	Aragonítica
<i>Triaphorus</i>	Kalenteridae	Tr (Crm-Nor)	Circumpacífico, Austral y Boreal	B, I/SI, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Somareoides</i>	Kalenteridae	Tr (Crm)	Tethys	B, SI, S, Endo/Es, Se/MI	Aragonítica
<i>Kalentera</i>	Kalenteridae	Tr (Nor) - J (Toa)	Circumpacífico y Austral	B, SI/I, S, Es, Se/MI	Aragonítica
<i>Ouamoia</i>	Kalenteridae	Tr (Nor-Rha)	Austral	B, I, S, Endo, Es, Se/MI	Aragonítica
<i>Weixiella</i>	Kalenteridae	Tr (Nor-Rha)	Tethys	B, I, S, Endo/Es, Se/MI	Aragonítica
<i>Myoconcha</i>	Myoconchidae	Tr (Rha) - Cret (Maa)	Tethys y Austral	B, SI, S, Endo, Se	Aragonítica
<i>Pseudomyoconcha</i>	Myoconchidae	Tr (Lad-Rha)	Tethys y Circumpacífico	B, SI, S, Endo, Se	Aragonítica
<i>Healeya</i>	Myoconchidae	Tr (Nor-Rha)	Tethys	B, SI, S, Endo, Se	Aragonítica
<i>Hippopodium</i>	Hippopodiidae	Tr (Rha?) - J (Tit)	Tethys y Boreal	B, SI, S, Es, Se	Aragonítica
<i>Trigonia</i>	Trigoniidae	Tr (Ani) - Cret (Cen)	Tethys, Circumpacífico y Austral	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Praegonia</i>	Trigoniidae	Tr (Lad)	Austral	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Prorotrigonia</i>	Trigoniidae	Tr Sup (Nor)	Tethys	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Prosogyrottrigonia</i>	Trigoniidae	Tr (Nor) - J (Sin)	Tethys y Circumpacífico	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Geratrigonia</i>	Trigoniidae	J (Hett-Toa)	Circumpacífico	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Vaugonia</i>	Trigoniidae	J (Hett-Oxf)	Circumpacífico	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Kyushutrigonia</i>	Trigoniidae	Tr (Crn-Nor)	Circumpacífico	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Sichuantrigonia</i>	Trigoniidae	Tr (Crn)	Tethys	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Jaworskiella</i>	Trigoniidae	J (Sin - Plie)	Circumpacífico y Austral	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Guineana</i>	Trigoniidae	Tr (Crn-Nor)	Austral	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica

Tabla 2.1 Tabla de síntesis de los datos ofrecidos en el apartado de géneros considerados.

Género	Familia	Rango Estratigráfico	Distribución Paleogeográfica	Modo Vida	Mineralogía
<i>Frenguelliella</i>	Trigonidae	Tr (Crn) - J (Baj)	Circumpacífico y Austral	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Costatoria</i>	Costatoriidae	Pe Sup - Tr (Rha)	Tethys, Circumpacífico y Austral	B, I, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Myophoria</i>	Myophoriidae	Tr (Ani-Rha)	Tethys	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Neoschizodus</i>	Myophoriidae	Pe (Guad) - Tr (Rha)	Tethys, Circumpacífico y Austral	B, I, S, Es, Mr	?
<i>Agonisca</i>	Myophoriidae	Tr (Lad)	Austral	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Gruenewaldia</i>	Myophoriidae	Tr (Crn-Rha)	Tethys y Circumpacífico	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Elegantinia</i>	Myophoriidae	Tr (Ol-Rha)	Tethys y Circumpacífico	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Caledogonia</i>	Myophoriidae	Tr (Crn Sup-Nor Inf)	Austral	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Atalantia</i>	Myophoriidae	Tr (Crn Inf)	Tethys	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Liotrigonia</i>	Myophoriidae	J (Hett-Plie)	Tethys	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Erygonia</i>	Myophoriidae	Tr (Nor)	Circumpacífico	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Minetrigonia</i>	Minetrigoniidae	Tr (Crn-Rha)	Circumpacífico, Austral y Boreal	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Myophorogonia</i>	Minetrigoniidae	Tr (Crn-Rha)	Circumpacífico	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Perugonia</i>	Minetrigoniidae	Tr (Crn?-Rha?)	Circumpacífico	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Maoritrigonia</i>	Minetrigoniidae	Tr (Crn-Rha)	Circumpacífico y Austral	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Groeberella</i>	Groeberelliidae	J (Sin-Baj)	Circumpacífico y Austral	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Antiquicorbula</i>	Corbulidae	Tr (Nor-Rha)	Tethys	B, I, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Megalodon</i>	Megalodontidae	Dev - Tr (Rha)	Cosmopolita	B, E/SI, S, R, Se	Aragonítica
<i>Conchodon</i>	Megalodontidae	Tr (Rha)	Tethys	B, E/SI, S, R, Se	Aragonítica
<i>Pachyrisma</i>	Megalodontidae	J (Sin-Tit)	Tethys	B, E/SI, S, R, Se	Aragonítica
<i>Paramegalodus</i>	Megalodontidae	Tr (Nor-Rha)	Tethys y Circumpacífico	B, E/SI, S, R, Se	Aragonítica
<i>Pomarangina</i>	Megalodontidae	Tr (Crn)	Tethys	B, E/SI, S, R, Se	Aragonítica
<i>Ampezzania</i>	Megalodontidae	Tr (Nor)	Tethys	B, E/SI, S, R, Se	Aragonítica
<i>Triadomegalodon</i>	Megalodontidae	Tr (Nor-Rha)	Tethys	B, SI, S/F, R, Se	Aragonítica
<i>Quemocuumegalodon</i>	Megalodontidae	Tr (Nor)	Tethys	B, E/SI, S, R, Se	Aragonítica
<i>Neomegalodon</i>	Megalodontidae	Tr (Crn-Rha)	Tethys	B, E/SI, S, R, Se	Aragonítica
<i>Rhaetomegalodon</i>	Megalodontidae	Tr (Nor-Rha)	Tethys	B, E/SI, S, R, Se	Aragonítica
<i>Dicerocardium</i>	Dicerocardiidae	Tr (Crn Sup-Rha)	Tethys	B, E/SI, S/F, R, Se	Aragonítica
<i>Cornucardia</i>	Dicerocardiidae	Tr (Crn)	Tethys	B, E/SI, S, R, Se	Aragonítica
<i>Physocardia</i>	Dicerocardiidae	Tr (Ani-Crn)	Tethys	B, E/SI, S, R, Se	Aragonítica
<i>Carinocardia</i>	Dicerocardiidae	Tr (Crn Inf)	Tethys	B, E/SI, S, R, Se	Aragonítica

Tabla 2.1 Tabla de síntesis de los datos ofrecidos en el apartado de géneros considerados.



Género	Familia	Rango Estratigráfico	Distribución Paleogeográfica	Modo Vida	Mineralogía
<i>Wallawaoncha</i>	Wallawaonchidae	Tr (Nor)	Tethys y Circumpacífico	B, E/SI, S/Q/F, R, Se	Aragonítica?
<i>Sinbadiella</i>	Lucinidae	Tr (Ol)	Circumpacífico	B, I, S/Q?, Es, M	Aragonítica
<i>Luciniola</i>	Lucinidae	Tr (Rha) - J (Plie)	Tethys y Circumpacífico	B, I, S/Q?, Es, M	Aragonítica
<i>Storthodon</i>	Thyasiridae	Tr (Lad)	Tethys	Desconocida	Desconocida
<i>Schafhaeutlia</i>	Fimbriidae	Tr (Ani-Rha)	Tethys y Circumpacífico	B, I, S, Es, Se	Aragonítica
<i>Sphaeriola</i>	Fimbriidae	J (Sin-Call)	Tethys, Circumpacífico y Austral	B, I, S/Q, Es, MI	Aragonítica
<i>Tutcheria</i>	Carditidae	Tr (Crn) - J (Aal)	Tethys, Circumpacífico y Austral	B, I, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Palaeocardita</i>	Carditidae	Tr (Crn-Rha)	Tethys, Circumpacífico y Austral	B, I, S, Endo/Es, Se/MI	Aragonítica
<i>Septocardia</i>	Carditidae	Tr (Crn-Rha)	Tethys, Circumpacífico y Austral	B, I, S, Endo/Es, Se/MI	Aragonítica
<i>Schizocardia</i>	Carditidae	Tr (Nor)	Circumpacífico	B, SI, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Coelopsis</i>	Astartidae	Tr (Lad) - Cret Inf?	Tethys	B, E, S, Epi, Se	Aragonítica
<i>Astarte</i>	Astartidae	Tr Medio - R	Tethys, Circumpacífico? y Austral?	B, I, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Coelastarte</i>	Astartidae	J (Hett) - Cret (Tur)	Circumpacífico	B, I, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Astartopsis</i>	Astartidae	J (Sin-Oxf)	Tethys	B, I, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Nicaniella</i>	Astartidae	J (Hett) - P	Tethys	B, I, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Radiastarte</i>	Astartidae	Tr (Crn)	Tethys	B, I, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Neocrassina</i>	Astartidae	J (Hett) - Cret (Berr)	Circumpacífico	B, I, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Praeconia</i>	Astartidae	Tr (Nor) - J (Tit)	Tethys y Circumpacífico	B, I, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Opis</i>	Astartidae	Tr (Nor) - Cret (Maa)	Tethys	B, E, S, R, Se	Aragonítica
<i>Cardinia</i>	Cardiniidae	Tr (Crn) - J (Toa)	Cosmopolita	B, I, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Balantioselena</i>	Cardiniidae	Tr (Lad)	Austral	B, I, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Isopristes</i>	Cardiniidae	Tr (Nor)	Circumpacífico	B, I, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Minepharus</i>	Cardiniidae	Tr (Crn)	Circumpacífico	B, SI, S, Endo, Se	Aragonítica
<i>Torastarte</i>	Cardiniidae	Tr (Rha) - J (Toa)	Tethys y Austral	B, I, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Pseudastarte</i>	Cardiniidae	J (Hett-Sin)	Tethys	B, I, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Myophoricardium</i>	Myophoricardiidae	Tr (Crn-Rha)	Tethys	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Myophoriopsis</i>	Myophoricardiidae	Tr (Ani-Rha)	Tethys y Circumpacífico	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Pseudocorbula</i>	Myophoricardiidae	Tr (Ani-Rha)	Tethys	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Protocardia</i>	Cardiidae	Tr (Nor) - Cret (Maa)	Tethys y Circumpacífico	B, I, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Tulongocardium</i>	Cardiidae	Tr (Nor-Rha)	Tethys	B, I, S, Es, MI	Aragonítica
<i>Integricardium</i>	Cardiidae	J (Hett) - P (Dan)	Circumpacífico	B, I, S, Es, MI	Aragonítica

Tabla 2.1 Tabla de síntesis de los datos ofrecidos en el apartado de géneros considerados.

Género	Familia	Rango Estratigráfico	Distribución Paleogeográfica	Modo Vida	Mineralogía
<i>Rhaetidia</i>	Sowerbyidae	Tr (Lad-Nor)	Tethys	B, I, S?, Es, M	Aragonítica
<i>Tancredia</i>	Tancrediidae	J (Sin) - P (Dan)	Tethys	B, I, S, Ep, Mr	Aragonítica
<i>Sakawanella</i>	Tancrediidae	Tr (Crm)	Circumpacífico	B, I, S, Ep, Mr	Aragonítica
<i>Isocyprina</i>	Arcticiidae	Tr (Rha) - Cret (Apt)	Tethys	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Pseudotrappesium</i>	Arcticiidae	J (Hett-Oxf)	Tethys	B, I, S, Es, Mr	Aragonítica
<i>Langvophorus</i>	Trapeziidae	Tr (Nor-Rha)	Tethys	Desconocida	Aragonítica
<i>Pholadomya</i>	Pholadomyidae	Tr (Rha) - R	Tethys, Circumpacífico y Austral	B, I, S, Ep, Ml	Aragonítica
<i>Anomalopleuroides</i>	Pholadomyidae	Tr (Crm)	Tethys	B, I, S, Ep?, Ml	Aragonítica
<i>Cortinia</i>	Pholadomyidae	Tr (Crm)	Tethys	B, I, S, Es?, Ml	Aragonítica
<i>Goniomya</i>	Pholadomyidae	J (Hett) - Cret (Maa)	Tethys	B, I, S, Ep, Ml	Aragonítica
<i>Homomya</i>	Pholadomyidae	Tr (Ani) - Cret (Val)	Tethys y Circumpacífico	B, I, S, Ep, Ml	Aragonítica
<i>Pachymya</i>	Pholadomyidae	Tr (Ani) - Cret (Tur)	Tethys y Circumpacífico	B, I, S, Ep, Ml	Aragonítica
<i>Osteomya</i>	Chaenomyidae	J (Sin-Call)	Circumpacífico	B, I, S, Ep, Ml	Aragonítica
<i>Pleuromya</i>	Pleuromyidae	Tr (Ol) - Cret (Val)	Tethys, Circumpacífico y Austral	B, I, S, Ep, Ml	Aragonítica
<i>Burmesia</i>	Burmesidae	Tr (Nor) - J (Hett)	Tethys y Circumpacífico	B, I, S, Ep, Ml	Aragonítica
<i>Prolaria</i>	Burmesidae	Tr (Nor-Rha)	Tethys	B, I, S, Ep, Ml	Aragonítica
<i>Pseudoburmesia</i>	Burmesidae	Tr (Crm)	Tethys	B, I, S, Ep, Ml	Aragonítica
<i>Pteromya</i>	Ceratomyidae	Tr (Rha) - J (Hett)	Tethys	B, I, S, Es, Ml	Aragonítica
<i>Thracia</i>	Thracidae	Tr (Nor) - R	Tethys y Circumpacífico	B, I, S, Ep, Mr	Aragonítica
<i>Cercomya</i>	Laternulidae	Tr (Crm) - Cret Sup (Maa)	Tethys	B, I, S, Ep, Ml	Aragonítica
<i>Laubeia</i>	Incertae Sedis	Tr (Crm)	Tethys	Desconocida	Desconocida

Tabla 2.1. Tabla de síntesis de los datos ofrecidos en el apartado de géneros considerados. El orden de los géneros es el mismo que se ha seguido en este apartado. Las abreviaturas utilizadas son las siguientes: en la columna de rango estratigráfico: **O**: Ordovícico, **Tre**: Tremadoc, **Dev**: Devónico, **Fam**: Fameniense, **Car**: Carbonífero, **Miss**: Missisipiense, **Vis**: Visense, **Penn**: Pensilvaniense, **Pe**: Pérmico, **Sak**: Sakmariense, **Art**: Artinskiense, **Guad**: Guadalupense, **Wuch**: Wuchiapingense, **Chang**: Changhsingense, **Tr**: Triásico, **In**: Induense, **Ol**: Olenekiense, **Ani**: Anisiense, **Lad**: Ladiniense, **Car**: Carniense, **Nor**: Noriense, **Rha**: Rhaetiense, **J**: Jurásico, **Hett**: Hettangense, **Sin**: Sinemuriense, **Plie**: Pliensbachiense, **Toa**: Toarciense, **Aal**: Aalenense, **Baj**: Bajociense, **Call**: Calloviense, **Oxf**: Oxfordense, **Kim**: Kimmeridgiense, **Tit**: Tithónico, **Cret**: Cretácico, **Berr**: Berrasiense, **Val**: Valanginiense, **Haut**: Hauteriviense, **Apt**: Aptiense, **Alb**: Albense, **Cen**: Cenomaniense, **Tur**: Turoniense, **Cam**: Campaniense, **Maa**: Maastrichtiense, **P**: Paleógeno, **Dan**: Daniense, **Inf**: Inferior, **Md**: Medio, **Sup**: Superior; en la columna referente al modo de vida, las abreviaturas son: **B**: bentónico, **Ps**: pseudoplancónico, **D**: detritivo, **S**: suspensívoro, **F**: fotosimbiontes, **Q**: quimiosimbiontes, **E**: epifaunal, **I**: infaunal, **SI**: semiinfaunal, **Mr**: móvil rápido, **Ml**: móvil lento, **Mf**: móvil facultativo, **Se**: sedentario, **Bi**: bisado, **C**: cementante, **Es**: excavador superficial, **Ep**: excavador profundo, **P**: perforador de sustratos duros, **A**: anidador, **R**: reclinado, **N**: nadador.

Estado	Género Tesis	Rango Estratigráfico Tesis	Género Sepkoski	Rango Estratigráfico Sepkoski
M	<i>Palaeonucula</i>	Tr (Ani Inf) - Cret (Apt)	<i>Palaeonucula</i>	Tr(Ladi) - J (Tith)
M	<i>Trigonicula</i>	Tr (Crm-Rha Sup)	<i>Trigonicula</i>	Tr(Cam) - Tr(u)
M	<i>Nuculoma</i>	Tr (Rha) - Cret (Val)	<i>Nuculoma</i>	J (Bajo-u) - K (Berr-u)
M	<i>Nuculana</i>	Tr (Ani) - R	<i>Nuculana</i>	Tr(Indu-l) - R
M	<i>Phesitia</i>	O (piso 3=Llanvirniense Inf) - Tr (Crm)	<i>Phesitia</i>	D (Give) - Tr(l)
M	<i>Veteranella</i>	Pe (Art) - Tr (Nor)	<i>Veteranella</i>	Tr(Nori)
M	<i>Eleganuculana</i>	Tr (Nor)	<i>Eleganuculana</i>	Tr(u)
NCS	<i>Xiaoschuitculana</i>	Tr Sup		
M	<i>Phaenodesmia</i>	Tr (Ani-Rha)	<i>Phaenodesmia</i>	Tr(Anis) - Tr(Nori)
M	<i>Prosoleptus</i>	Tr (Crm)	<i>Prosoleptus</i>	Tr(m)? - Tr(Cam)
M	<i>Palaeoneilo</i>	O (Tre) - J (Toa)	<i>Palaeoneilo</i>	O (Aren-u) - J (Plie-u)?
M	<i>Lapteviella</i>	Tr (Ani)	<i>Lapteviella [Lepteviella]</i>	Tr(m)
M	<i>Rollieria</i>	J (Hett) - Cret Inf	<i>Rollieria</i>	J (Hett-u) - J (Oxfo)
M	<i>Ryderia</i>	Tr (Rha) - J (Toa)	<i>Ryderia</i>	J (Hett-l) - J (Plie-u)
M	<i>Dacryomya</i>	Tr (Nor) - J (Kim)	<i>Dacryomya</i>	Tr(l) - J (Tith)
I	<i>Mesoneilo</i>	Tr (Nor-Rha)	<i>Mesoneilo</i>	Tr(Nori) - Tr(Rhae)
I	<i>Nucinella</i>	J (Hett) - R	<i>Nucinella</i>	J (Hett) - R
I	<i>Solemya</i>	Car (Penn sup) - R	<i>Solemya</i>	C (Step-l) - R
M	<i>Acharax</i>	Car Sup - R	<i>Acharax</i>	P (Leon) - R
I	<i>Modiolus</i>	Dev (Fam) - R	<i>Modiolus</i>	D (Fame) - R
M	<i>Promytilus</i>	Car (Miss) - Tr (In)	<i>Promytilus</i>	C (Ms) - P (Guad-u)
M	<i>Inoperna</i>	Tr (Rha) - Cret (Maa)	<i>Inoperna</i>	J (Plie-u) - K (Maes-u)
M	<i>Falcimytilus</i>	Tr (Crm) - J (Tit)	<i>Falcimytilus</i>	Tr(Nori) - J (Tith-u)
M	<i>Lycettia</i>	J (Sin) - Cret (Maa)	<i>Lycettia</i>	J (Plie) - K (Maes)
M	<i>Lithophaga</i>	Tr (Nor) - R	<i>Lithophaga</i>	J (Plie) - R
M	<i>Mysidiella</i>	Tr (Crm-Rha)	<i>Mysidiella</i>	Tr(Ladi) - Tr(Rhae)
I	<i>Botulopsis</i>	Tr (Lad-Crm)	<i>Botulopsis</i>	Tr(Ladi) - Tr(Cam)
NCS	<i>Promysidiella</i>	Tr (Ani Inf-Nor Inf)		
M	<i>Protopsis</i>	Tr (Ani-Crm)	<i>Protopsis</i>	Tr(l) - Tr(Cam)

Tabla 2.2: Tabla sintética de la comparación de los datos ofrecidos en este trabajo con los de Sepkoski (2002)

Estado	Género Tesis	Rango Estratigráfico Tesis	Género Sepkoski	Rango Estratigráfico Sepkoski
NCS	<i>Joannina</i>	Tr (In-Crn)		
NCS	<i>Leidapocochna</i>	Tr (Ani)		
NCS	<i>Waijiaonella</i>	Tr (Ani)		
NCS	<i>Qingyaniola</i>	Tr (Ani)		
I	<i>Macrodonella</i>	Tr (Ani)	<i>Macrodonella</i>	Tr(Anis-m)
M	<i>Catella</i>	Tr (Nor) - P (Dan)	<i>Catella</i>	Tr(Nori) - T (Than)
M	<i>Parallelodon</i>	Dev Mid - Cret Sup	<i>Parallelodon</i>	P (Leon-u) - J (Tith)
M	<i>Grammatodon</i>	P (Art) - Cret (Maa)	<i>Grammatodon</i>	J (Hett) - K (Ceno-u)?
I	<i>Cucullaea</i>	J (Hett) - R	<i>Cucullaea</i>	J (Hett) - R
NCS	<i>Eophilobryoidella</i>	Tr (Ani Sup)		
M	<i>Hoferia</i>	Tr (Crn)	<i>Hoferia</i>	Tr(Ladi-u) - Tr(Carn)
M	<i>Pichleria</i>	Tr (Crn)	<i>Pichleria</i> [ <i>Pitchleria</i> ]	Tr(Ladi-u) - Tr(Carn)
M	<i>Myalina</i>	Car (Miss inf) - Tr (In)	<i>Myalina</i>	C (Tour) - P (Dihu)
I	<i>Myalinella</i>	Car Inf (Viseuse) - Tr (Ol)	<i>Myalinella</i>	C (Vise) - Tr(l)
M	<i>Promyalina</i>	Pe (Chang) - Tr (Ol)	<i>Promyalina</i>	Tr(Indu-l) - Tr(Olen)
I	<i>Aviculomyalina</i>	Tr (Ani)	<i>Aviculomyalina</i>	Tr(Anis-m) - Tr(Anis-u)
I	<i>Parainoceramus?</i>	J (Hett-Tit)	<i>Parainoceramus</i>	Tr(Carn) - J (Tith-u)
M	<i>Pseudomytiloides</i>	J (Hett-Aal)	<i>Pseudomytiloides</i>	J (Toat-l) - J (Aale)
NCS	<i>Arctomytiloides</i>	J Inf (Sin - Toa?)		
I	<i>Pteria</i>	Tr (Ol) - R	<i>Pteria</i>	Tr(Indu-l) - R
M	<i>Arcavicula</i>	Tr (Ol Inf-Rha)	<i>Arcavicula</i>	Tr(Ladi-u) - Tr(Carn)
I	<i>Rhaetavicula</i>	Tr (Rha)	<i>Rhaetavicula</i>	Tr(Rhae)
M	<i>Stefania</i>	Tr (Lad Sup-Crn)	<i>Stefania</i>	Tr(Ladi)
M	<i>Bakevella</i>	Pe Sup - Cret Sup	<i>Bakevella</i>	C (Mosc-u) - K (Maes)
M	<i>Gervillella</i>	J (Hett) - Cret Sup?	<i>Gervillella</i>	Tr(u)? - K (Maes)
M	<i>Gervilia</i>	Tr (Lad) - Cret (Maa)	<i>Gervilia</i>	Tr(Olen-u)?- K (Maes)
I	<i>Hoernesia</i>	Tr (Ol) - J Medio?	<i>Hoernesia</i>	Tr(Olen-u) - Tr(Rhae)
M	<i>Langsonella</i>	Tr (Lad-Crn)	<i>Langsonella</i>	Tr
I	<i>Cuneigervillia</i>	J (Hett) - Cret Inf?	<i>Cuneigervillia</i>	J (Hett-l) - K (l)

Tabla 2.2: Tabla sintética de la comparación de los datos ofrecidos en este trabajo con los de Sepkoski (2002)



Estado	Género Tesis	Rango Estratigráfico Tesis	Género Sepkoski	Rango Estratigráfico Sepkoski
M	<i>Gervillaria</i>	Tr (Ani) - Cret (Tur)	<i>Gervillaria</i>	Tr(u) - K (Maes)
NCS	<i>Gervillancea</i>	Tr (Crm-Nor)		
M	<i>Songdaella</i>	Tr (Nor)	<i>Songdaella</i>	Tr(Nori) - Tr(Rhae)
M	<i>Aguilerella</i>	Tr (Rha) - Cret Inf (Hau)	<i>Aguilerella</i>	J (Plie-u) - J (Oxfo-u)
I	<i>Towapteria</i>	Pe (Sak) - Tr (In)	<i>Towapteria</i>	P (Sakm) - Tr(Indu)
NCS	<i>Virgellia</i>	Tr (Crm) - J (Kim)		
M	<i>Gervilleioperma</i>	J (Sin-Aal)	<i>Gervilleioperma</i>	J (Plie-l) - J (Plie-u)
M	<i>Cassianella</i>	Tr (Ani-Rha)	<i>Cassianella</i>	P (Sakm) - Tr(Rhae)
I	<i>Burckhardtia</i>	Tr (Crm)	<i>Burckhardtia</i>	Tr(Cam)
I	<i>Hoernesiella</i>	Tr (Crm)	<i>Hoernesiella</i>	Tr(Cam)
I	<i>Lilangina</i>	Tr (Crm)	<i>Lilangina</i>	Tr(Cam)
I	<i>Reubenia</i>	Tr (Crm)	<i>Reubenia</i>	Tr(Cam)
M	<i>Septihoernesia</i>	Tr (Lad-Crm)	<i>Septihoernesia</i>	Tr(Anis-l) - Tr(Cam)
I	<i>Datta</i>	Tr (Rha)	<i>Datta</i>	Tr(Rhae)
I	<i>Isognomon</i>	Tr (Crm) - R	<i>Isognomon</i>	Tr(Cam) - R
I	<i>Leproconcha</i>	Tr Medio	<i>Leproconcha</i>	Tr(m)
M	<i>Waagenoperna</i>	Pe (Sak) - Tr (Nor Sup)	<i>Waagenoperna</i>	P (Quad-u) - Tr(Nori)
M	<i>Bositra</i>	Tr (Ol Inf) - J (Oxf Inf)	<i>Bositra</i>	J (Toat-l) - J (Kimm)
I	<i>Amonotis</i>	Tr (Crm)	<i>Amonotis</i>	Tr(Cam)
M	<i>Veldidenella</i>	Tr (Ani Sup - Lad Sup)	<i>Veldidenella</i>	Tr(u)
NCS	<i>Caenodiotis</i>	J (Sin - Plie)		
M	<i>Pinna</i>	Tr (In) - R	<i>Pinna</i>	C (Vise-l) - R
M	<i>Atrina</i>	Tr (Ani) - R	<i>Atrina</i>	J (m) - R
M	<i>Palaeolima</i>	Dev (Fam) - Tr (Nor)	<i>Palaeolima</i>	C (Tour) - Tr(u)
I	<i>Aviculolima</i>	Tr (Ani)	<i>Aviculolima</i>	Tr(Anis)
I	<i>Badiotella</i>	Tr (Lad) - Sup (Crm)	<i>Badiotella</i>	Tr(Ladi) - Tr(Cam)
I	<i>Limatula</i>	Tr (Lad) - R	<i>Limatula</i>	Tr(m)? - R
M	<i>Limea</i>	Tr (Ani) - R	<i>Limea</i>	K (Ceno) - R
I	<i>Mysidiopetra</i>	Tr (Ol) - Sup (Rha)	<i>Mysidiopetra</i>	Tr(l) - Tr(Rhae)

Tabla 2.2: Tabla sintética de la comparación de los datos ofrecidos en este trabajo con los de Sepkoski (2002)

Estado	Género Tesis	Rango Estratigráfico Tesis	Género Sepkoski	Rango Estratigráfico Sepkoski
M	<i>Plagiostoma</i>	Tr (Ani) - Cret (Maa)	<i>Plagiostoma</i>	Tr(Indu-l) - K (Maes-u)
M	<i>Serania</i>	Tr (Nor-Rha)	<i>Serania</i>	Tr(Nori)
I	<i>Tirolidia</i>	Tr (Lad-Crm)	<i>Tirolidia</i>	Tr(Ladi) - Tr(Cam)
M	<i>Anitquilima</i>	Tr (Lad) - Cret Inf (Apt)	<i>Anitquilima</i>	Tr(Cam) - K (Apti)
M	<i>Ctenostreon</i>	Tr (Rha Sup) - Cret (Val?)	<i>Ctenostreon</i>	J (Hett-l) - K (Nc)
M	<i>Gryphaea</i>	Tr (Crm) - Cret (Cam)	<i>Gryphaea</i>	Tr(Cam-l) - J (Tith-u)
NCS	<i>Umbrostrea</i>	Tr (Ani-Rha)		
M	<i>Actinostreon</i>	Tr (Rha) - Cret (Maa)	<i>Actinostreon</i>	J - K (Maes)
M	<i>Liostraea</i>	Tr (Crm) - Cret (Cen)	<i>Liostraea</i>	Tr(Cam) - J (Tith-u)
M	<i>Atreta</i>	Tr (Crm) - Cret (Maa)	<i>Atreta</i>	Tr(Rhae) - K (Maes-u)
I	<i>Protostrea</i>	Tr (Ani)	<i>Protostrea</i>	Tr(Anis)
NCS	<i>Harpax</i>	Tr (Nor) - J (Toa)		
NCS	<i>Eoplicatula</i>	Tr (Crm-Rha)		
M	<i>Pseudoplacunopsis</i>	Tr (Ani-Rha)	<i>Pseudoplacunopsis</i>	Tr(u)
I	<i>Claraia</i>	Pe (Wuch) - Tr (Ol)	<i>Claraia</i>	P (Djhu) - Tr(Olen-u)
M	<i>Eumorphotis</i>	Tr (In - Ol)	<i>Eumorphotis</i>	Tr(Indu-l) - Tr(Cam)
M	<i>Ornithopecten</i>	Tr (Ani-Crm)	<i>Ornithopecten</i>	Tr(Anis) - Tr(Nori)
I	<i>Oxypteria</i>	Tr (Crm)	<i>Oxypteria</i>	Tr(Cam)
I	<i>Antijanira</i>	Tr (Ani-Crm)	<i>Antijanira</i>	Tr(Anis) - Tr(Cam-l)
I	<i>Amphijanira</i>	Tr (Ani-Crm)	<i>Amphijanira</i>	Tr(Anis) - Tr(Cam)
NCS	<i>Primahinnites</i>	Tr (Nor-Rha)		
M	<i>Neomorphotis</i>	Tr (Ani)	<i>Neomorphotis</i>	Tr(Olen-l) - Tr(Anis)
I	<i>Crittendenia</i>	Tr (In-Ol)	<i>Crittendenia</i>	Tr(Indu)
NC	<i>Streblochondria</i>	Car (Miss) - Tr (Ani)	<i>Streblochondria</i>	C (Tour) - P (Dora)
I	<i>Leptochondria</i>	Pe (Guad) - Tr (Nor)	<i>Leptochondria</i>	P (Guad) - Tr(Nori)
M	<i>Bittneria</i>	Tr (Crm)	<i>Bittneria</i>	Tr(u)
M	<i>Hokonua</i>	Tr (Crm Sup-Nor)	<i>Hokonua</i>	Tr(Cam)
M	<i>Sichuania</i>	Tr (Nor)	<i>Sichuania</i>	Tr(Olen)? - Tr(u)
NCS	<i>Marwickiella</i>	Tr (Ani)		

Tabla 2.2: Tabla sintética de la comparación de los datos ofrecidos en este trabajo con los de Sepkoski (2002)

Estado	Género Tesis	Rango Estratigráfico Tesis	Género Sepkoski	Rango Estratigráfico Sepkoski
M	<i>Anningella</i>	J (Hett-Sin)	<i>Anningella</i>	Tr(Rhae) - J (Sine-u)
M	<i>Monotis</i>	Tr (Nor-Rha)	<i>Monotis</i>	Tr(Nori-m) - Tr(Nori-u)
M	<i>Otapiria</i>	Tr (Ol) - J (Kim)	<i>Otapiria</i>	Tr(Cam) - J (Tith-l)
M	<i>Oxytoma</i>	Tr Inf?, Tr (Lad) - Cret (Maa)	<i>Oxytoma</i>	Tr(Cam) - K (Maes-u)
M	<i>Avicularca</i>	Tr (Lad-Crm)	<i>Avicularca</i>	Tr(Cam) - Tr(Rhae)?
M	<i>Meleagrinnella</i>	Tr (Nor) - Cret (Alb)	<i>Meleagrinnella</i>	Tr(Rhae) - J (Tith)
M	<i>Jianchuania</i>	Tr (Rha?)	<i>Jianchuania</i>	Tr(u)
I	<i>Palmoxytoma</i>	J (Hett-Plie)	<i>Palmoxytoma</i>	J (Hett) - J (Plie-u)
M	<i>Asoella</i>	Tr (Ani) - J (Plie)	<i>Asoella</i>	Tr(Anis) - Tr(Nori)
M	<i>Etalia</i>	Tr (Ani)	<i>Etalia</i>	Tr(Anis) - Tr(Nori)
M	<i>Terquemia</i>	J (Sin) - Sup?	<i>Terquemia</i>	Tr(Ladi) - J (Oxfo-u)
M	<i>Newaagia</i>	Tr (Ani-Rha)	<i>Newaagia</i>	Tr(Anis) - Tr(Cam)
NCS	<i>Persia</i>	Tr (Nor) - J (Hett Inf)		
M	<i>Pegnavavula</i>	Pe (Art) - Tr (Ol)	<i>Pegnavavula</i>	P (Leon-l) - Tr(l)
M	<i>Pergamidia</i>	Tr (Crm?-Nor)	<i>Pergamidia</i>	Tr(Nori)
M	<i>Krumbeckiella</i>	Tr (Crm-Rha Sup)	<i>Krumbeckiella</i>	Tr(Nori-l)
M	<i>Manticula</i>	Tr (Crm) - Cret (Berr)	<i>Manticula</i>	Tr(Cam-u)
I	<i>Semuridia</i>	J (Sin)	<i>Semuridia</i>	J (Sine-l) - J (Sine-u)
NCS	<i>Parapergamidia</i>	Tr (Nor Inf)		
I	<i>Oretia</i>	Tr (Crm Inf?)	<i>Oretia</i>	Tr(Cam-l)
M	<i>Halobia</i>	Tr (Crm Inf-Nor medio)	<i>Halobia</i>	Tr(Ladi) - Tr(Nori-u)?
I	<i>Daonella</i>	Tr (Ani-Lad)	<i>Daonella</i>	Tr(Anis) - Tr(Ladi-u)
M	<i>Enteropleura</i>	Tr (Ani medio)	<i>Enteropleura</i>	Tr(Anis) - Tr(Nori)
NCS	<i>Aparimella</i>	Tr (Ani Sup-Crm Inf)		
M	<i>Kolymonectes</i>	Tr (Nor?) - J (Plie)	<i>Kolymonectes</i>	Tr(Nori) - J (u)?
M	<i>Parvamusium</i>	Tr (Ani) - R	<i>Parvamusium</i>	K (Berr) - R
I	<i>Chlamys</i>	Tr (Ani) - R	<i>Chlamys</i>	Tr(Anis) - R
I	<i>Weyla</i>	J (Hett-Toa)	<i>Weyla</i>	J (Hett) - J (Toar-u)
M	<i>Indopecten</i>	Tr (Nor-Rha)	<i>Indopecten</i>	Tr(Nori-u)

Tabla 2.2: Tabla sintética de la comparación de los datos ofrecidos en este trabajo con los de Sepkoski (2002)

Estado	Género Tesis	Rango Estratigráfico Tesis	Género Sepkoski	Rango Estratigráfico Sepkoski
M	<i>Camptonectes</i>	Tr (Ani) - Cret (Maa)	<i>Camptonectes</i>	J (Hett-l) - K (Maes-u)
M	<i>Crenamussium</i>	Tr (Crm-Nor)	<i>Crenamussium</i>	Tr(Nori-l)
I	<i>Avichlamys</i>	Tr (Ol)	<i>Avichlamys</i>	Tr(Indu-u) - Tr(Olen-u)
I	<i>Pseudopeecten</i>	J (Hett-Baj)	<i>Pseudopeecten</i>	J (Hett-l) - J (Bajo-u)
NCS	<i>Agerchlamys</i>	Tr (Crm) - J (Toa)		
NCS	<i>Canadonecites</i>	J (Sin - Plie)		
M	<i>Eopeecten</i>	Tr (Crm) - Cret (Alb)	<i>Eopeecten</i>	Tr(Olen-u) - K (Albi)
M	<i>Janopeecten</i>	Tr (Ani-Crm Inf)	<i>Janopeecten</i>	Tr(u)
M	<i>Ochotochlamys</i>	Tr (Nor) - J (Toa)	<i>Ochotochlamys</i>	Tr(u)
M	<i>Tosapeecten</i>	Tr (Crm-Rha?)	<i>Tosapeecten</i>	Tr(Cam) - Tr(Nori)?
NCS	<i>Nevadapecten</i>	Tr (Lad Sup)		
NCS	<i>Loxochlamys</i>	Tr (Lad-Crm)		
M	<i>Pleuronecites</i>	Tr (Ani-Crm)	<i>Pleuronecites</i>	Tr(l) - Tr(Cam)
M	<i>Periclarara</i>	Tr (Ol Sup) - Tr (Ani Inf)	<i>Periclarara</i>	Tr(Olen-u)
M	<i>Entolium</i>	Tr (In) - Cret (Maa)	<i>Entolium</i>	Tr(Anis) - K (Maes-u)
M	<i>Posidonotis</i>	J (Sin - Toa)	<i>Posidonotis</i>	J (Plie-u) - J (Aale)?
M	<i>Entolioides</i>	Tr (In-Crm)	<i>Entolioides</i>	Tr(l) - Tr(Nori-l)
M	<i>Filopeecten</i>	Tr (Crm - Rha)	<i>Filopeecten</i>	Tr(Ladi) - Tr(Cam-u)?
M	<i>Scythentolium</i>	Tr (In-Ol)	<i>Scythentolium</i>	Tr(Olen-l) - Tr(Olen-u)
M	<i>Permophorus</i>	Car (Miss) - Tr (Ol)	<i>Permophorus</i>	C (Vise)? - P (Djhu)
M	<i>Curionia</i>	Tr Inf-(Rha)	<i>Curionia</i>	Tr(Cam) - Tr(Rhae)
M	<i>Triaphorus</i>	Tr (Crm-Nor)	<i>Triaphorus</i>	Tr(Ladi) - Tr(Cam-u)
I	<i>Somareoides</i>	Tr (Crm)	<i>Somareoides</i>	Tr(Cam)
M	<i>Kalentera</i>	Tr (Nor) - J (Toa)	<i>Kalentera</i>	Tr(Cam-u) - J (Bath)
M	<i>Ouamoia</i>	Tr (Nor-Rha)	<i>Ouamoia [Ouamoia]</i>	Tr(Cam-u) - Tr(Rhae)
NCS	<i>Weixiella</i>	Tr (Nor-Rha)		
M	<i>Myoconcha</i>	Tr (Rha) - Cret (Maa)	<i>Myoconcha</i>	Tr(Olen-u) - K (Maes-u)
M	<i>Pseudomyoconcha</i>	Tr (Lad-Nor)	<i>Pseudomyoconcha</i>	Tr(m) - Tr(Cam)
NCS	<i>Healeyia</i>	Tr (Nor-Rha)		

Tabla 2.2: Tabla sintética de la comparación de los datos ofrecidos en este trabajo con los de Sepkoski (2002)



Estado	Género Tesis	Rango Estratigráfico Tesis	Género Sepkoski	Rango Estratigráfico Sepkoski
M	<i>Hippopodium</i>	Tr (Rha?) - J (Tit)	<i>Hippopodium</i>	J (Hett) - J (Trih)
M	<i>Trigonia</i>	Tr (Ani) - Cret (Cen)	<i>Trigonia</i>	Tr (Anis) - K (Maes)
I	<i>Praegonia</i>	Tr (Lad)	<i>Praegonia</i>	Tr (Ladi)
M	<i>Prorotrigonia</i>	Tr Sup (Nor)	<i>Prorotrigonia</i>	Tr (Cam) - Tr (Nori)
M	<i>Prosogyrottrigonia</i>	Tr (Nor) - J (Sin)	<i>Prosogyrottrigonia</i>	Tr (Cam) - J (Sine)
I	<i>Geratrigonia</i>	J (Hett-Toa)	<i>Geratrigonia</i>	J (Hett) - J (Toar)
M	<i>Vaugonia</i>	J (Hett-Oxf)	<i>Vaugonia</i>	J (Hett) - J (Trih-u)
NCS	<i>Kyushutrigonia</i>	Tr (Crm-Nor)		
NCS	<i>Sichuantrigonia</i>	Tr (Crm)		
M	<i>Jaworskiella</i>	J (Sin - Plie)	<i>Jaworskiella</i>	J (Plie) - J (Toar)
M	<i>Guineana</i>	Tr (Crm-Nor)	<i>Guineana</i>	Tr
M	<i>Frenguelliella</i>	Tr (Crm) - J (Baj)	<i>Frenguelliella</i>	J (Hett) - K (Maes)
M	<i>Costatoria</i>	Pe Sup - Tr (Rha)	<i>Costatoria</i>	P (Quad) - P (Djhu)
M	<i>Myophoria</i>	Tr (Ani-Rha)	<i>Myophoria</i>	Tr (Olen-u) - Tr (Nori-u)
M	<i>Neoschizodus</i>	Pe (Quad) - Tr (Rha)	<i>Neoschizodus</i>	P (m) - Tr (Rhae)
I	<i>Agonisca</i>	Tr (Lad)	<i>Agonisca</i>	Tr (Ladi)
M	<i>Gruenewaldia</i>	Tr (Crm-Rha)	<i>Gruenewaldia</i>	Tr (m) - Tr (Nori-u)
M	<i>Elegantinia</i>	Tr (Ol-Rha)	<i>Elegantinia</i> [ <i>Lyriomyophoria</i> ]	P (Tatr) - Tr (Rhae)
I	<i>Caledogonia</i>	Tr (Crm Sup-Nor Inf)	<i>Caledogonia</i>	Tr (Cam-u) - Tr (Nori-l)
I	<i>Atalantia</i>	Tr (Crm Inf)	<i>Atalantia</i>	Tr (Cam-l)
M	<i>Liotrigonia</i>	J (Hett-Plie)	<i>Liotrigonia</i>	J (Sine) - J (Plie-u)
I	<i>Erugonia</i>	Tr (Nor)	<i>Erugonia</i>	Tr (Nori-l)
M	<i>Minetrigonia</i>	Tr (Crm-Rha)	<i>Minetrigonia</i>	Tr (Cam) - Tr (Nori-u)
M	<i>Myophorogonia</i>	Tr (Crm-Rha)	<i>Myophorogonia</i>	Tr (Cam) - J (Bajo)
NCS	<i>Perugonia</i>	Tr (Crm?-Rha?)		
M	<i>Maoritrigonia</i>	Tr (Crm-Rha)	<i>Maoritrigonia</i>	Tr (Cam-l) - Tr (Nori)
NCS	<i>Groeberella</i>	J (Sin-Baj)		
NCS	<i>Aniquicorbula</i>	Tr (Nor-Rha)		
M	<i>Megalodon</i>	Dev - Tr (Rha)	<i>Megalodon</i>	S (Ldov) - Tr (u)

Tabla 2.2: Tabla sintética de la comparación de los datos ofrecidos en este trabajo con los de Sepkoski (2002)

Estado	Género Tesis	Rango Estratigráfico Tesis	Género Sepkoski	Rango Estratigráfico Sepkoski
I	<i>Conchodon</i>	Tr (Rha)	<i>Conchodon</i>	Tr(Rhae)
M	<i>Pachyrisma</i>	J (Sin-Tit)	<i>Pachyrisma</i>	J (Bath)
M	<i>Paramegalodus</i>	Tr (Nor-Rha)	<i>Paramegalodus</i>	Tr(Rhae)
M	<i>Pomaringina</i>	Tr (Crm)	<i>Pomaringina</i>	Tr(u)
NCS	<i>Ampezzania</i>	Tr (Nor)		
NCS	<i>Triadomegalodon</i>	Tr (Nor-Rha)		
NCS	<i>Quemocumegalodon</i>	Tr (Nor)		
I	<i>Neomegalodon</i>	Tr (Crm-Rha)	<i>Neomegalodon</i>	Tr(Cam) - Tr(Rhae)
M	<i>Rhaetomegalodon</i>	Tr (Nor-Rha)	<i>Rhaetomegalodon</i>	Tr(Rhae)
M	<i>Dicerocardium</i>	Tr (Crm Sup-Rha)	<i>Dicerocardium</i>	Tr(Nori) - Tr(Rhae)
M	<i>Cornucardia</i>	Tr (Crm)	<i>Cornucardia</i>	Tr(Nori)
I	<i>Physocardia</i>	Tr (Ani-Crm)	<i>Physocardia</i>	Tr(Anis-m) - Tr(Cam)
NCS	<i>Carinocardia</i>	Tr (Crm Inf)		
NCS	<i>Wallowaconcha</i>	Tr (Nor)		
NCS	<i>Sinbadrella</i>	Tr (Ol)		
M	<i>Luciniola</i>	Tr (Rha) - J (Plie)	<i>Luciniola</i>	J (Hett-u) - J (Plie)
I	<i>Storthodon</i>	Tr (Lad)	<i>Storthodon</i>	Tr (Ladi)
M	<i>Schafhaeutlia</i>	Tr (Ani-Rha)	<i>Schafhaeutlia</i>	Tr(Anis-m) - Tr(Nori-u)
M	<i>Sphaeriola</i>	J (Sin-Call)	<i>Sphaeriola</i>	J (Hett) - J (Bath)
M	<i>Tutcheria</i>	Tr (Crm) - J (Aal)	<i>Tutcheria</i>	Tr(Cam) - J (Toar-u)
M	<i>Palaeocardia</i>	Tr (Crm-Rha)	<i>Palaeocardia</i>	P (Guad-u)?- Tr(Rhae)
M	<i>Septocardia</i>	Tr (Crm-Rha)	<i>Septocardia</i>	Tr(Nori-l)
I	<i>Schizocardia</i>	Tr (Nor)	<i>Schizocardia</i>	Tr(Nori)
I	<i>Coelopsis</i>	Tr (Lad) - Cret Inf?	<i>Coelopsis</i>	Tr(Ladi) - K (l)
M	<i>Astarte</i>	Tr Medio - R	<i>Astarte</i>	J (Hett) - R
M	<i>Coelastarte</i>	J (Hett) - Cret (Tur)	<i>Coelastarte</i>	J (Toar-u) - K (Turo)
M	<i>Astartopsis</i>	J (Sin-Oxf)	<i>Astartopsis</i>	J
M	<i>Nicaniella</i>	J (Hett) - P	<i>Nicaniella</i>	J (Toar) - T (Than)
NCS	<i>Radiastarte</i>	Tr (Crm)		

Tabla 2.2: Tabla sintética de la comparación de los datos ofrecidos en este trabajo con los de Sepkoski (2002)

Estado	Género Tesis	Rango Estratigráfico Tesis	Género Sepkoski	Rango Estratigráfico Sepkoski
M	<i>Neocrassina</i>	J (Hett) - Cret (Ber)	<i>Neocrassina</i>	J (Hett) - K (I)
M	<i>Praeonia</i>	Tr (Nor) - J (Tit)	<i>Praeonia</i>	J (Hett) - J (Tith)
M	<i>Opis</i>	Tr (Nor) - Cret (Maa)	<i>Opis</i>	J (Bajo) - K (Maes-u)
I	<i>Cardinia</i>	Tr (Crm) - J (Toa)	<i>Cardinia</i>	Tr(Cam) - J (Toar-l)
I	<i>Balantioselena</i>	Tr (Lad)	<i>Balantioselena</i>	Tr(Ladi)
I	<i>Isopristes</i>	Tr (Nor)	<i>Isopristes</i>	Tr(Nori)
I	<i>Minepharus</i>	Tr (Crm)	<i>Minepharus</i>	Tr(Cam)
M	<i>Torastarte</i>	Tr (Rha) - J (Toa)	<i>Torastarte</i>	Tr(Rhae)
M	<i>Pseudastarte</i>	J (Hett-Sin)	<i>Pseudastarte</i>	J (Hett)
M	<i>Myophoricardium</i>	Tr (Crm-Rha)	<i>Myophoricardium</i>	Tr(Cam)
M	<i>Myophoriopsis</i>	Tr (Ani-Rha)	<i>Myophoriopsis</i>	Tr(Ladi) - Tr(Rhae)
M	<i>Pseudocorbula</i>	Tr (Ani-Rha)	<i>Pseudocorbula</i>	Tr(Olen-u) - Tr(Rhae)
M	<i>Protocardia</i>	Tr (Nor) - Cret (Maa)	<i>Protocardia</i>	Tr(Rhae) - K (Maes-l)
M	<i>Tulongocardium</i>	Tr (Nor-Rha)	<i>Tulongocardium</i>	Tr(u)
I	<i>Integricardium</i>	J (Hett) - P (Dan)	<i>Integricardium</i>	J (Hett) - T (Dani)
M	<i>Rhaetidia</i>	Tr (Lad-Nor)	<i>Rhaetidia</i>	Tr(Anis-u) - Tr(Nori-u)
M	<i>Tancredia</i>	J (Sin) - P (Dan)	<i>Tancredia</i>	J (Hett) - T (Dani)
I	<i>Sakawanella</i>	Tr (Crm)	<i>Sakawanella</i>	Tr(Cam-l)
M	<i>Isocyprina</i>	Tr (Rha) - Cret (Apt)	<i>Isocyprina</i>	J (Hett-l)?- J (Oxfo)
M	<i>Pseudotrapezium</i>	J (Hett-Oxf)	<i>Pseudotrapezium</i>	J (Toar-u) - J (Tith-u)
I	<i>Langvophorus</i>	Tr (Nor-Rha)	<i>Langvophorus</i>	Tr(Nori) - Tr(Rhae)
M	<i>Pholadomya</i>	Tr (Rha) - R	<i>Pholadomya</i>	Tr(Cam) - R
M	<i>Anomalopleuroides</i>	Tr (Crm)	<i>Anomalopleuroides</i>	Tr(u)
M	<i>Cortinia</i>	Tr (Crm)	<i>Cortinia</i>	Tr(u)
M	<i>Goniomya</i>	J (Hett) - Cret (Maa)	<i>Goniomya</i>	Tr(Nori) - K (Maes)
M	<i>Homomya</i>	Tr (Ani) - Cret (Val)	<i>Homomya</i>	Tr(Olen-u) - K (Albi-u)
M	<i>Pachymya</i>	Tr (Ani) - Cret (Tur)	<i>Pachymya</i>	Tr(m) - K (Maes)
M	<i>Osteomya</i>	J (Sin-Call)	<i>Osteomya</i>	J (Toar) - J (Call)
M	<i>Pleuromya</i>	Tr (Ol) - Cret (Val)	<i>Pleuromya</i>	Tr(Olen-u) - K (Maes)

Tabla 2.2: Tabla sintética de la comparación de los datos ofrecidos en este trabajo con los de Sepkoski (2002)

Estado	Género Tesis	Rango Estratigráfico Tesis	Género Sepkoski	Rango Estratigráfico Sepkoski
M	<i>Burmesia</i>	Tr (Nor) - J (Hett)	<i>Burmesia</i>	Tr(Cam) - Tr(Rhae)
M	<i>Prolaria</i>	Tr (Nor-Rha)	<i>Prolaria</i>	Tr(Rhae)
NCS	<i>Pseudoburmesia</i>	Tr (Cm)		
I	<i>Pteromya</i>	Tr (Rha) - J (Hett)	<i>Pteromya</i>	Tr(Rhae) - J (Hett-l)
M	<i>Thracia</i>	Tr (Nor) - R	<i>Thracia</i>	J (Hett) - R
I	<i>Cercomya</i>	Tr (Cm) - Cret Sup (Maa)	<i>Cercomya</i>	Tr(Cam) - K (Maes-u)
I	<i>Laubeia</i>	Tr (Cm)	<i>Laubeia</i>	Tr(Cam)
NC	<i>Habonucula</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Habonucula</i>	J
C	<i>Mesosacella</i>	ver discusión para <i>Palaeoneilo</i>	<i>Mesosacella</i>	J (Sine)? - T (Than)
NC	<i>Nuculopsis</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Nuculopsis</i>	C (Tour-u) - Tr(Indu-l)
NC	<i>Pychohostolis</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Pychohostolis</i>	J
NC	<i>Barbatia</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Barbatia</i>	Tr(Nori) - R
C	<i>Cosmetodon</i>	subgénero de <i>Grammatodon</i>	<i>Cosmetodon</i>	P (Leon-m)? - J (Tith-u)
?	<i>Macrodon</i>	<i>Paralleodon</i> MEEK & WORTHEN, 1866 (pro <i>Macrodon</i> LYCETT, 1845)	<i>Macrodon</i>	Tr(Olen-u)
?	<i>Cyrtopinna</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Cyrtopinna</i>	J - R
NC	<i>Lecompteus</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Lecompteus</i>	J - K (Maes)
NC	<i>Musculus</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Musculus</i>	J (Sine-u) - R
NC	<i>Septifer</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Septifer</i>	Tr - R
NC	<i>Tommasina</i>	<i>Tommasina</i> (pro <i>Mytiliconcha</i> ), nombre no necesario, = <i>Protopsis</i>	<i>Tommasina</i>	Tr(Cam)
NC	<i>Trichites</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Trichites</i>	Tr(Nori) - K (l)
?NC	<i>Atomodesma</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Atomodesma</i>	P (Asse)? - Tr(Indu-l)
C	<i>Bakevelloides</i>	Subgénero de <i>Bakevella</i>	<i>Bakevelloides</i>	Tr(l) - J (u)
NC	<i>Calvaentolium</i>	Entolium (considerado dentro de)	<i>Calvaentolium</i>	Tr - J
?	<i>Cyrtorostra</i>	Permico, no biblio en el Trias	<i>Cyrtorostra</i>	P (Sakm) - Tr(Indu-l)
NC	<i>Dimyodon</i>	Sinonimia de <i>Atreta</i>	<i>Dimyodon</i>	Tr(Anis) - K (Maes-u)
NC	<i>Diotis</i>	Homonimia junior de <i>Diotis</i> Schmarda 1859	<i>Diotis</i>	J (Sine)? - J (Plie)
?	<i>Dipleurites</i>	Subgénero de <i>Daonella</i>	<i>Dipleurites</i>	Tr(Anis) - Tr(Ladi)
C	<i>Echinopecten</i>	Subgénero de <i>Pseudopecten</i>	<i>Echinopecten</i>	J (Hett) - J (Bajo)

Tabla 2.2: Tabla sintética de la comparación de los datos ofrecidos en este trabajo con los de Sepkoski (2002)



Estado	Género Tesis	Rango Estratigráfico Tesis	Género Sepkoski	Rango Estratigráfico Sepkoski
NC	<i>Enantiostreon</i>	Invalidado	<i>Enantiostreon</i>	P (D)hu) - Tr(Rhae)
C	<i>Entomonotis</i>	Subgénero de <i>Monotis</i>	<i>Entomonotis</i>	Tr(Nori-l) - Tr(Nori-u)
C	<i>Eolimea</i>	Subgénero de <i>Limea</i>	<i>Eolimea</i>	Tr(Ladi)
C	<i>Eomonotis</i>	Subgénero de <i>Monotis</i>	<i>Eomonotis</i>	Tr(Nori-l) - Tr(Nori-u)
?	<i>Etheripecten</i>	Permico, no biblio en el Trias	<i>Etheripecten</i>	P (Sakm-l) - Tr(Indu-l)
NI	<i>Gerlus</i>	falta de información	<i>Gerlus</i>	Tr(u)
?	<i>Grabella</i>	subgénero de <i>Daonella</i>	<i>Grabella</i>	Tr(Ladi)
C	<i>Granulochlamys</i>	subgénero de <i>Chlamys</i>	<i>Granulochlamys</i>	Tr(Ladi) - Tr(Carn-l)
?NC	<i>Guichiella</i>	subgénero de <i>Claraia</i>	<i>Guichiella</i>	Tr(Olen-l)
C	<i>Inflatomonotis</i>	Subgénero de <i>Monotis</i>	<i>Inflatomonotis</i>	Tr(Nori)
NC	<i>Inoceramus</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Inoceramus</i>	J (l) - K (Maes-u)
?	<i>Lima</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Lima</i>	Tr(Anis-l)?- R
?	<i>Loemmelella</i>	subgénero de <i>Daonella</i>	<i>Loemmelella</i>	Tr(Ladi)
?	<i>Longidaonella</i>	subgénero de <i>Daonella</i>	<i>Longidaonella</i>	Tr(Anis) - Tr(Ladi)
C	<i>Lopha</i>	no considerado en nuestro intervalo, ver discusión para <i>Actinostreon</i>	<i>Lopha</i>	Tr(Nori-l) - R
C	<i>Lywea</i>	subgénero de <i>Weyla</i>	<i>Lywea</i>	J (Sine)
C	<i>Maorimonotis</i>	Subgénero de <i>Monotis</i>	<i>Maorimonotis</i>	Tr(Nori-l) - Tr(Nori-u)
?	<i>Moussonella</i>	subgénero de <i>Daonella</i>	<i>Moussonella</i>	Tr(Ladi)
NC	<i>Mytiloides</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Mytiloides</i>	J (Sine-u) - K (Sn)
C	<i>Mytiloperna</i>	subgénero de <i>Isognomon</i>	<i>Mytiloperna</i>	J (l) - J (u)
?	<i>Nanlingella</i>	agua dulce	<i>Nanlingella</i>	Tr(u)
NC	<i>Neontolium</i>	<i>Entolium</i> (considerado dentro de)	<i>Neontolium</i>	Tr - J
NC	<i>Parahalobia</i>	Subgénero de <i>Halobia</i>	<i>Parahalobia</i>	Tr(Ladi)
C	<i>Pichlerella</i>	subgénero de <i>Daonella</i>	<i>Pichlerella</i>	Tr(Ladi)
NC	<i>Placunopsis</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Placunopsis</i>	Tr(Olen-u) - T (Dani)
NC	<i>Pleuromysidia</i>	sinonimia de <i>Otapiria</i>	<i>Pleuromysidia</i>	Tr(Carn)
NC	<i>Posidonia</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Posidonia</i>	C (Tour) - J (u)
NC	<i>Praechlamys</i>	subgénero de <i>Chlamys</i>	<i>Praechlamys</i>	Tr(Ladi) - Tr(Carn-l)

Tabla 2.2: Tabla sintética de la comparación de los datos ofrecidos en este trabajo con los de Sepkoski (2002)

Estado	Género Tesis	Rango Estratigráfico Tesis	Género Sepkoski	Rango Estratigráfico Sepkoski
NI	<i>Praespondylopecten</i>	falta de informacion	<i>Praespondylopecten</i>	J (l)
NC	<i>Propeamussium</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Propeamussium</i>	Tr(Carn) - R
?	<i>Pseudacesta</i>	subgénero de <i>Myxidoptera</i>	<i>Pseudacesta</i>	Tr(u)
C	<i>Pseudolimea</i>	Subgénero de <i>Limea</i>	<i>Pseudolimea</i>	Tr(m)? - K (Maes-u)
NC	<i>Pseudopachymytilus</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Pseudopachymytilus</i>	J (l)
NC	<i>Pteroperna</i>	sinonimia de <i>Pteria</i>	<i>Pteroperna</i>	Tr(Nori) - J (Tith)
?	<i>Qiyangia</i>	agua dulce	<i>Qiyangia</i>	J (l) - J (m)
NC	<i>Radulonecites</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Radulonecites</i>	Tr(Anis) - J (Plie)?
?	<i>Spia</i>	Subgénero de <i>Bakevella</i>	<i>Spia</i>	Tr(u)
NC	<i>Ventalium</i>	sinonimia de <i>Eopecten?</i>	<i>Ventalium</i>	J (l)
?	<i>Cardinioides</i>	agua salobre	<i>Cardinioides</i>	Tr(Carn) - J (Plie)?
?	<i>Pachycardia</i>	agua salobre	<i>Pachycardia</i>	Tr(m) - Tr(Carn)
?	<i>Trigonodus</i>	agua salobre	<i>Trigonodus</i>	Tr(m) - Tr(Nori-u)
?	<i>Unionites</i>	agua salobre	<i>Unionites</i>	Tr(Indu-l) - Tr(Nori-u)
?	<i>Zhifangia</i>	agua dulce	<i>Zhifangia</i>	Tr
?	<i>Eoschizodus</i>	Pérmico, no biblio Trias	<i>Eoschizodus</i>	D (Give) - Tr(Anis-l)?
?	<i>Heminajas</i>	familia pachycardiidae	<i>Heminajas</i>	Tr(l) - Tr(Carn)
?	<i>Heslingtonia</i>	subgénero de <i>Trigonia</i>	<i>Heslingtonia</i>	Tr
C	<i>Kumatrigonia</i>	subgénero de <i>Frenguelliella</i>	<i>Kumatrigonia</i>	Tr(Carn)
NC	<i>Lyriomyophoria</i>	sinonimia de <i>Elegantinia</i>	<i>Lyriomyophoria</i>	P (Tatr) - Tr(Rhae)
C	<i>Orthotrigonia</i>	subgénero de <i>Vaugonia</i>	<i>Orthotrigonia</i>	J (Sine)? - K (Berr)
C	<i>Quadratatajavorskiella</i>	subgénero de <i>Jaworskiella</i>	<i>Quadratatajavorskiella</i>	J (Sine)
?	<i>Astartellopsis</i>	Pérmico, no biblio Trias	<i>Astartellopsis</i>	P (u)?, Tr(l)?
?	<i>Astartopsis</i>	sinonimia de <i>Myophoropsis (Treatise)</i>	<i>Astartopsis</i>	Tr(u)
?	<i>Cowperesia</i>	Pérmico, no biblio Trias	<i>Cowperesia</i>	P (u)?, Tr(l)?
C	<i>Cryptocoelopsis</i>	subgénero de <i>Coleopsis</i>	<i>Cryptocoelopsis</i>	Tr(Ladi)
NC	<i>Dietrichia</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Dietrichia</i>	J
?	<i>Ensio</i>	subgénero de <i>Gonilia</i>	<i>Ensio</i>	J
?	<i>Eomiodon</i>	familia Neomiodontidae, agua dulce	<i>Eomiodon</i>	J (Hett) - K (Ceno)

Tabla 2.2: Tabla sintética de la comparación de los datos ofrecidos en este trabajo con los de Sepkoski (2002)

Estado	Género Tesis	Rango Estratigráfico Tesis	Género Sepkoski	Rango Estratigráfico Sepkoski
C	<i>Eotrapezium</i>	sugénero de <i>Isocyprina</i>	<i>Eotrapezium</i>	Tr(Rhae) - J (l)
?	<i>Fengjiachonia</i>	agua dulce	<i>Fengjiachonia</i>	J
NC	<i>Fimbria</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Fimbria</i>	J (Hett) - R
?	<i>Hunanella</i>	familia Neomiodontidae, agua dulce	<i>Hunanella</i>	J (l)
NC	<i>Jurassicardium</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Jurassicardium</i>	J
?	<i>Mactromya</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Mactromya</i>	J (Hett-l) - J (Tith-u)
NC	<i>Mactromyopsis</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Mactromyopsis</i>	J (Hett) - J (Call)
?	<i>Palaeomya</i>	subgénero de <i>Tancredia</i>	<i>Palaeomya</i>	J (l) - J (u)
NC	<i>Plesiocyprina</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Plesiocyprina</i>	Tr(Rhae) - J (Call)
?	<i>Siungjudella</i>	subgénero de <i>Neocrassina</i>	<i>Siungjudella</i>	J (l)
?	<i>Tendagurium</i>	subgénero de <i>Protocardia</i>	<i>Tendagurium</i>	J - K
?	<i>Terraia</i>	Pérmico, no biblio Trias	<i>Terraia</i>	P (Guad-u)?- Tr(l)
C	<i>Trigonopsis</i>	subgénero de <i>Opis</i>	<i>Trigonopsis</i>	J (l) - K (l)
?	<i>Unicardium</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Unicardium</i>	Tr (Olen-u)?- K (Maes)
NC	<i>Vietnamocardium</i>	sinonimia de <i>Cardium</i> ( <i>Tulongocardium</i> )	<i>Vietnamocardium</i>	Tr (Nori) - Tr (Rhae)
NC	<i>Vokesella</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Vokesella</i>	J
NC	<i>Yokoyamaina</i>	subgénero de <i>Integricardium</i>	<i>Yokoyamaina</i>	J (Hett)
?	<i>Panopea</i>	género actual	<i>Panopea</i>	Tr(m) - R
NC	<i>Krumbeckia</i>	sinonimia de <i>Schafshaeutlia</i>	<i>Krumbeckia</i>	Tr(u)
C	<i>Pachymegalodon</i>	subgénero de <i>Pachyrisma</i>	<i>Pachymegalodon</i>	J (Sine)?
NC	<i>Protodicerias</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Protodicerias</i>	J (Sine) - J (Plie)
C	<i>Arcomya</i>	subgénero de <i>Pachymya</i>	<i>Arcomya</i>	Tr (Anis-l) - K (Maes)
NC	<i>Cardiomorpha</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Cardiomorpha</i>	C (Vise)? - Tr (Carn)
NC	<i>Ceratomya</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Ceratomya</i>	J (Sine-u) - J (Tith) (93)
NC	<i>Cuspidaria</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Cuspidaria</i>	Tr (Ladi) - R
NC	<i>Gresslya</i>	no considerado en nuestro intervalo	<i>Gresslya</i>	J (Hett-u) - J (Tith-u)
NC	<i>Molukkana</i>	<i>Pachymya</i> ( <i>Pachymya</i> )?	<i>Molukkana</i>	Tr (Nori)
NI	<i>Pholadomyocardia</i>	falta de informacion	<i>Pholadomyocardia</i>	J
NI	<i>Bleta</i>	falta de informacion	<i>Bleta</i>	Tr (u)

Tabla 2.2: Tabla sintética de la comparación de los datos ofrecidos en este trabajo con los de Sepkoski (2002)

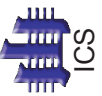
Estado	Género Tesis	Rango Estratigráfico Tesis	Género Sepkoski	Rango Estratigráfico Sepkoski
NI	<i>Carnidia</i>	falta de informacion	<i>Carnidia</i>	Tr (u)
NI	<i>Cruciella</i>	falta de informacion	<i>Cruciella</i>	Tr (Carn)
NI	<i>Ersia</i>	falta de informacion	<i>Ersia</i>	Tr
NC	<i>Gibboconcha</i>	<i>Cardinia/Astarte?</i>	<i>Gibboconcha</i>	J (l)
NI	<i>Psammoconcha</i>	falta de informacion	<i>Psammoconcha</i>	Tr (l)
NI	<i>Taeniodon</i>	falta de informacion	<i>Taeniodon</i>	J (Hett)

Tabla 2.2: Tabla sintética de la comparación de los datos ofrecidos en este trabajo y los ofrecidos por Sepkoski (2002) en su versión mejorada por Jablonski *et al.* (2003). Abreviaturas utilizadas en el rango estratigráfico de los datos de la presente tesis son las mismas que para la Tabla 2.1. Para las abreviaturas de los rangos estratigráficos ofrecidos por Sepkoski, ver Sepkoski (2002, Tabla 1). Nótese que algunos pisos dados en la base de datos de Sepkoski no son contemplados por la tabla estratigráfica ofrecida por Gradstein & Ogg (2004).



# INTERNATIONAL STRATIGRAPHIC CHART

International Commission on Stratigraphy



Eonothem	Era	System Period	Age Ma	GSSP	
Phanerozoic	Paleozoic	Cambrian	Stage 1	542.0 ±1.0	⚡
			Stage 2	520.0 ±1.0	⚡
Phanerozoic	Paleozoic	Ordovician	Stage 3	471.8 ±1.6	⚡
			Stage 4	468.3 ±1.7	⚡
Phanerozoic	Paleozoic	Silurian	Stage 5	443.7 ±1.5	⚡
			Stage 6	445.6 ±1.5	⚡
Phanerozoic	Paleozoic	Devonian	Stage 7	418.7 ±2.7	⚡
			Stage 8	421.3 ±2.6	⚡
Phanerozoic	Mesozoic	Jurassic	Stage 9	203.6 ±1.5	⚡
			Stage 10	201.3 ±1.5	⚡
Phanerozoic	Mesozoic	Cretaceous	Stage 11	145.5 ±4.0	⚡
			Stage 12	145.5 ±4.0	⚡
Phanerozoic	Cenozoic	Neogene	Stage 13	2.588	⚡
			Stage 14	2.588	⚡
Phanerozoic	Cenozoic	Quaternary*	Stage 15	0.0118	⚡
			Stage 16	0.0118	⚡

Eonothem	Era	System Period	Age Ma	GSSP	
Phanerozoic	Paleozoic	Cambrian	Stage 1	542.0 ±1.0	⚡
			Stage 2	520.0 ±1.0	⚡
Phanerozoic	Paleozoic	Ordovician	Stage 3	471.8 ±1.6	⚡
			Stage 4	468.3 ±1.7	⚡
Phanerozoic	Paleozoic	Silurian	Stage 5	443.7 ±1.5	⚡
			Stage 6	445.6 ±1.5	⚡
Phanerozoic	Paleozoic	Devonian	Stage 7	418.7 ±2.7	⚡
			Stage 8	421.3 ±2.6	⚡
Phanerozoic	Mesozoic	Jurassic	Stage 9	203.6 ±1.5	⚡
			Stage 10	201.3 ±1.5	⚡
Phanerozoic	Mesozoic	Cretaceous	Stage 11	145.5 ±4.0	⚡
			Stage 12	145.5 ±4.0	⚡
Phanerozoic	Cenozoic	Neogene	Stage 13	2.588	⚡
			Stage 14	2.588	⚡
Phanerozoic	Cenozoic	Quaternary*	Stage 15	0.0118	⚡
			Stage 16	0.0118	⚡

Eonothem	Era	System Period	Age Ma	GSSP	
Phanerozoic	Paleozoic	Cambrian	Stage 1	542.0 ±1.0	⚡
			Stage 2	520.0 ±1.0	⚡
Phanerozoic	Paleozoic	Ordovician	Stage 3	471.8 ±1.6	⚡
			Stage 4	468.3 ±1.7	⚡
Phanerozoic	Paleozoic	Silurian	Stage 5	443.7 ±1.5	⚡
			Stage 6	445.6 ±1.5	⚡
Phanerozoic	Paleozoic	Devonian	Stage 7	418.7 ±2.7	⚡
			Stage 8	421.3 ±2.6	⚡
Phanerozoic	Mesozoic	Jurassic	Stage 9	203.6 ±1.5	⚡
			Stage 10	201.3 ±1.5	⚡
Phanerozoic	Mesozoic	Cretaceous	Stage 11	145.5 ±4.0	⚡
			Stage 12	145.5 ±4.0	⚡
Phanerozoic	Cenozoic	Neogene	Stage 13	2.588	⚡
			Stage 14	2.588	⚡
Phanerozoic	Cenozoic	Quaternary*	Stage 15	0.0118	⚡
			Stage 16	0.0118	⚡

Subdivisions of the global geologic record are formally defined by their lower boundary. Each unit of the Phanerozoic (~542 Ma to Present) and the base of Ediacaran are defined by a basal Global Standard Section and Point (GSSP), whereas Precambrian units are formally subdivided by absolute age (Global Standard Stratigraphic Age, GSSA). Details of each GSSP are posted on the ICS website ([www.stratigraphy.org](http://www.stratigraphy.org)).

International chronostratigraphic units, rank, names and formal status are approved by the International Commission on Stratigraphy (ICS) and ratified by the International Union of Geological Sciences (IUGS).

Numerical ages of the unit boundaries in the Phanerozoic are subject to revision. Some stages within the Ordovician and Cambrian will be formally named upon international agreement on their GSSP limits. Most sub-Series boundaries (e.g. Middle and Upper Aptian) are not formally defined. Colors are according to the United States Geological Survey (USGS).

The listed numerical ages are from: \*A. Geologic Time Scale 2004, by F.M. Gradstein, J.G. Ogg, A.G. Smith, et al. (2004); Cambridge University Press).

This chart was drafted by Gabi Ogg.

Copyright © 2005 International Commission on Stratigraphy

\* proposed by ICS

Tabla 2.3: Tabla Geológica Internacional utilizada en la presente Tesis Doctoral (edición de 2004)

# **Capítulo 3**

## **El Registro Fósil de los Bivalvos: Rasgos Generales y Caracterización del Registro Triásico**

### 3. 1. Introducción

Nuestro interés se centra en la historia evolutiva de los bivalvos comprendida entre dos importantes momentos del tiempo geológico: los que marcan el comienzo y el final del período Triásico. Cualquier lectura evolutiva del registro fósil debe ir precedida de una serie de consideraciones tafonómicas (De Renzi, 1992) si no se quieren falsear los resultados y las conclusiones, ya que todo lo relacionado con la conservación puede enmascarar los procesos paleobiológicos subyacentes. En consecuencia, un estudio del registro de los bivalvos durante el Fanerozoico desde este punto de vista puede ser orientativo de los procesos tafonómicos que actúan durante un intervalo temporal específico como puede ser el Triásico y marcar, a su vez, la manera de enfocar la problemática tafonómica específica del intervalo considerado.

Los bivalvos constituyen una clase cuyo origen se remonta al Cámbrico inferior (Cope, 2000) y cuyos restos están constituidos básicamente por conchas calcáreas cuyo componente mineral es, mayoritariamente, el polimorfo del carbonato cálcico conocido como aragonito (aunque también existe la calcita). Se puede pensar de entrada que su registro puede tener una naturaleza muy desigual, sobre todo a causa de la inestabilidad de las conchas de aragonito de los moluscos en general, a la cual se añade la edad de los materiales más antiguos que lo contienen, que afectaría en gran medida a los primeros registros de la clase. Ambos aspectos fueron puestos de manifiesto por De Renzi (1992) como posibles sesgos de registro a tener en cuenta al estimar las tasas de evolución de grupos tales como bivalvos y mamíferos placentarios y compararlas. Fernández-López (2000), ha insistido también en esta temática al referirse al análisis de extinciones, cuyas tasas entran también en el cómputo de las tasas de evolución, cuando se estima el crecimiento neto de los clados.

En primer lugar, parece que la solubilidad diferencial del aragonito es algo generalmente reconocido (Kern & Weisbrod, 1964; Rolfe & Brett, 1969; o, algo más recientemente, Morse *et al.*, 1980). Esto mismo ha destacado Kidwell (2005). La segunda propuesta de De Renzi (1992) iba en el sentido de lo que se había venido en llamar *rarefacción*, cuyo fundamento está en dos trabajos de Raup (1976a, b) y más discutido en Raup & Stanley (1978). Es decir, que los terrenos más antiguos afloran cada vez menos y, por lo tanto, la representación de las distintas categorías taxonómicas decrece con la edad geológica, por ese simple hecho, con respecto a lo que se hallaría si los materiales estuvieran expuestos por completo. A lo cual se debe agregar que esos terrenos han pasado ya por múltiples ciclos de diagénesis y metamorfismo, responsables de la destrucción de multitud de restos. Un tercer aspecto que había que tener en cuenta (De Renzi, 1992) era concerniente a los ambientes y cuencas sedimentarias, su extensión y su predominio de la sedimentación. Así, según este autor, los ambientes en áreas continentales (acuáticas o terrestres) representarían un volumen de sedimentación mucho menor que el de los marinos. Según De Renzi (1992), los tres ítems en cuestión constituirían una ampliación del concepto de conservación diferencial, que iría más allá de la simple consideración de la composición químico-mineralógica.

Él concluía de todo ello que, si no se tenían en cuenta estos tres aspectos, se hacía muy difícil comparar las tasas de evolución en las radiaciones de ambos grupos, sobre todo si se comparaba la radiación de los mamíferos placentarios terciarios con la inicial de los bivalvos en el Cámbrico inferior. El mismo autor razonaba que la radiación terciaria de los mamíferos placentarios quedaría reflejada más fielmente que la

radiación inicial cámbrica de los bivalvos, con la consiguiente duda acerca de las diferencias postuladas entre sus tasas de evolución en trabajos clásicos (Simpson, 1944). La razón de estas desigualdades entre ambos registros estaría en la mayor estabilidad del fosfato cálcico, el hidroxapatito, de los elementos esqueléticos de los mamíferos (huesos y dientes) y la joven edad geológica de los terrenos en que se hallan, frente a la mayor solubilidad de los polimorfos del carbonato cálcico de las conchas de los bivalvos (aragonito o calcita) y la antigüedad de sus registros iniciales.

### 3. 2. El registro de los bivalvos durante el Fanerozoico

En esta tesis se planteó la cuestión intrínseca del registro de los bivalvos durante el Fanerozoico, ya que dentro del grupo se darían aspectos muy parecidos en tanto que el polimorfo aragonito es más soluble que el polimorfo calcita de bajo contenido en magnesio (1-4% mol Mg), que es el propio de los bivalvos (cf. Martin, 1999), que de ahora en adelante denominaremos simplemente calcita. El problema fue abordado por primera vez de manera cuantitativa mediante el uso de análisis de tablas de contingencia y residuales ajustados asociados a éstas, lo que dio lugar a dos publicaciones (De Renzi & Ros, 2002; Ros & De Renzi, 2005); la primera de ellas evaluaba el registro completo de los bivalvos, que incluía tanto los marinos como los de las aguas continentales, mientras que la segunda era una evaluación del registro estrictamente marino. La razón estaba en que para De Renzi & Ros (2002), se había partido de una base de datos (Skelton & Benton, 1993, en *The Fossil Record 2*) cuyo carácter era reconocido como desigual en cuanto a calidad por sus propios autores. A partir de ahora, nos referiremos a ella como FR2. La segunda publicación (Ros & De Renzi, 2005) se basó en una base de datos mucho más fiable, la de Sepkoski (1992), que aunque anterior a la de Skelton & Benton (1993), estos últimos no llegaron a usarla (sólo utilizaron Sepkoski, 1982). Esta base, el *Compendium of Fossil Marine Families*, la denominaremos, de ahora en adelante, CFMAF. Nuestra segunda publicación significó, además, volver a utilizar la primera base de datos previa la supresión de las familias de aguas continentales, a fin de comparar su bondad con la de Sepkoski (1992) para las familias marinas. Las familias de aguas continentales son dulceacuícolas; el número eliminado es bajo.

Los resultados del segundo trabajo confirman en gran parte los del primero: que las estimaciones de las tasas de evolución están influidas por aspectos de la conservación diferencial en sentido amplio, de acuerdo con lo dicho anteriormente; es decir, las diferencias en conservación alteran los numeradores de las tasas evolutivas (en general, expresadas como nº de taxones/duración intervalo), ya que los taxones con concha más fácilmente soluble tienden a no dejar restos tras la fase de producción biogénica y muchos de ellos, a causa de su rareza o distribución restringida pueden dejar de estar representados.

#### 3. 2. 1. Hipótesis subyacentes

Partiendo de las siguientes premisas:

1) Se consideran dos tipos de conchas en los bivalvos en relación a su conservabilidad: las constituidas exclusivamente por aragonito y aquéllas que contienen calcita, al menos en una de sus capas, que siempre es la externa e inmediatamente por debajo del perióstraco (Wilt, 2005). Esto conduce a una primera diferencia en cuanto a conservación, con ventaja para los taxones calcíticos, que en la mayor parte de casos se



conservan mejor que los monominerálicos de aragonito, lo cual constituye nuestra primera asunción.

2) La segunda premisa es que el registro se enrarece con la edad.

La conjunción de ambas asunciones da lugar a la **hipótesis 1**: cuanto más antiguos son los registros, los taxones de concha aragonítica estarán más infrarrepresentados que los de concha calcítica; es decir, al efecto de menor área de afloramiento se suma la inestabilidad del aragonito, por la cual estarían presentes aún menos taxones que por el simple efecto de reducción de área. Por otra parte, los taxones que contengan calcita sólo sufrirán mayormente el efecto del área de afloramiento, por lo cual su registro será mucho más fiel.

3) Una tercera asunción sería que el modo de vida endobentónico (infauna) o epibentónico (epifauna) influiría en la conservación (Palmqvist, 1991, 1993). Las formas endobentónicas de bivalvos, al vivir y morir enterradas en el sedimento, por regla general no pasan por una fase bioestratinómica de exposición, durante la cual las conchas podrían ser destruidas. Durante la fase diagenética, las conchas podrían desaparecer por completo, pero quedaría un molde externo y otro interno. Hay que tener en cuenta que cuanto más próximos estén los sedimentos a las líneas de costa, mayor será la energía y, por tanto, la posibilidad de removilización y exposición de los materiales producidos biogénicamente será muy alta. A esto hay que añadir que cuando los animales están enfermos o estresados, tienden a desenterrarse y salir al exterior, con lo cual, si mueren en esas circunstancias, lo harían como si fueran organismos epibentónicos. En medios más distales de la plataforma, en donde la removilización es cada vez más infrecuente el caso es distinto. Al estar los bivalvos distribuidos por todo el medio marino, se puede decir razonablemente que todo lo anteriormente dicho constituye excepciones, sobre todo si sólo consideramos los medios cercanos a las costas. Las conchas de las formas epibentónicas, al vivir sobre el fondo, sufren la fase bioestratinómica una vez muertas, con la consiguiente destrucción antes del enterramiento. Existe un tercer modo de vida en cuanto al sustrato: el semienterrado, que corresponde a la semiinfauna. Aunque el organismo pueda estar medio protegido en vida, la concha estará sometida a los procesos bioestratinómicos una vez muerto y, a tales efectos, puede considerarse junto con los epibentónicos desde el punto de vista tafonómico.

Si consideramos esta tercera asunción en conexión con la primera, acerca de la mayor inestabilidad de las conchas monominerálicas de aragonito frente a aquéllas que contienen calcita, y con la segunda, acerca del enrarecimiento progresivo del registro fósil con la edad, se formulan otras dos hipótesis: la **hipótesis 2** es la predicción por la cual, las conchas de aragonito estarán mejor representadas si el modo de vida de sus portadores fue el endobentónico, mientras que el registro de las formas de epifauna+semiinfauna será rico en conchas que primariamente contenían calcita en su composición, pero estaría empobrecido en lo referente a conchas aragoníticas monominerálicas, con lo cual estas últimas no reflejarían la diversidad de formas aragoníticas que pudo haber en vida sobre el fondo. La **hipótesis 3** se refiere a que, aunque hubiera enrarecimiento, el registro de las conchas de organismos de infauna reflejaría mejor la diversidad original de este modo de vida que el registro de las conchas de bivalvos de la epifauna o la semiinfauna. Se ha de añadir, además, que los bivalvos de la infauna *nunca* tienen concha con calcita; son siempre aragoníticos

exclusivos. En cambio, la mayor parte de los bivalvos de la epifauna son de calcita, aunque minoritariamente también hay formas monominerálicas de aragonito.

4) La última asunción tiene que ver con lo que se ha llamado el carácter del mar. Según una serie de autores (Harper *et al.*, 1997; Carter *et al.*, 1998), habría intervalos del tiempo geológico en que el mar propiciaría la formación de calcita, mientras que en otros intervalos lo haría con el aragonito, lo cual fue denominado *age-sea character*; es decir, que habría mares calcíticos y mares aragoníticos. Estos autores suponían que ello facilitaría, de acuerdo con el carácter correspondiente, la formación alternativa de cada uno de los polimorfos del carbonato cálcico, tanto para materiales biogénicos (conchas o caparazones) como abiogénicos. Más adelante veremos que, en lo referente a los materiales biogénicos, esto es más bien problemático. Sin embargo, y en relación con los procesos tafonómicos, se puede asumir que en los intervalos correspondientes al carácter aragonítico se conservarán mejor los bivalvos con conchas de aragonito que de calcita, y al revés cuando el mar sea de carácter calcítico. Esta constituye la **hipótesis 4**.

Antes de seguir adelante, deberíamos repetir algo que ya se aclaró en Ros & De Renzi (2005): si bien se ha subdividido la Clase Bivalvia en términos de familias aragoníticas y familias calcíticas, además de familias epifaunales (que incluyen las epifaunales s. s. y las semiinfaunales a efectos de conservación) y familias infaunales, esto no tiene por qué tener una significación taxonómica y, por tanto, filogenética, por encima de un determinado nivel en la jerarquía taxonómica. Por ejemplo, la subclase Heteroconchia contiene grupos aragoníticos y calcíticos, además de otros cuyos modos de vida se extienden a todos los que hemos nombrado. Por todo lo que se acaba de decir, los denominaremos **colectivos**; por ejemplo, el colectivo aragonítico o el colectivo epifaunal. A niveles bajos de la jerarquía taxonómica, se identifica taxón con colectivo (con la significación filogenética correspondiente), tal como hemos ido viendo hasta ahora para el nivel familia y, por lo tanto, para el de género y el de especie.

La clase Bivalvia, en todo momento del tiempo geológico, consta de familias de todos estos colectivos. En consecuencia, los sesgos que afecten a estos colectivos afectarán a la diversidad total del clado, lo cual modificaría, entre otras cosas, las llamadas tasas de cambio de frecuencias taxonómicas, que son las que usaba Simpson (1944).

La fuente que ha permitido determinar la mineralogía y el modo de vida es, principalmente, Amler *et al.* (2000). Otros datos mineralógicos y paleoecológicos proceden de Hudson (1968), Stanley (1968, 1970, 1972), Moore (1969a, 1969b, 1969c), Taylor *et al.* (1969, 1973), Garavelli *et al.* (1980), Carter (1980a, 1980b, 1980c; 1990a, 1990b, 1990c), Chinzei *et al.* (1982), Savazzi (1984), Newton *et al.* (1987), Harper & Skelton (1993), Heinberg (1999), Morris (1978), Kriz and Bogolepova (1995), Grimm (1998), Tunnicliff (1987), Pacaud (2001), Friebe (1995), Berkman *et al.* (1994), Pojeta and Zhang (1984) y Yancey (1985).

### 3. 2. 2. Metodología

Las cuatro hipótesis propuestas pueden ser verificadas en términos estadísticos. Para ello se requiere la técnica del análisis de tablas de contingencia, ya que deben ser planteadas en términos de independencia de atributos como hipótesis nula. El análisis de **tablas de contingencia** consiste en construir una tabla donde observamos simultáneamente la presencia de dos tipos de atributos en cada individuo (en este caso familias) de nuestra muestra de tamaño  $n$ ; e.g. en la primera hipótesis (tabla 3.1),

observamos la composición mineralógica e intervalo de tiempo geológico para cada familia y contamos el número de familias para cada composición mineralógica en cada intervalo. Hay dos composiciones (aragonito o calcita) y cuatro intervalos de tiempo geológico (Cámbrico-Devónico, Carbonífero-Pérmico, Mesozoico y Cenozoico). Esto da una tabla con cuatro filas y dos columnas y  $4 \times 2 = 8$  celdillas. En general tales tablas tienen  $r$  filas,  $c$  columnas y  $r \times c$  celdillas. Cada celdilla se sitúa en una fila  $i$  y una columna  $j$ . La celdilla  $ij$ -ésima contiene una frecuencia observada ( $n_{ij}$ ) que debe ser contrastada con frecuencia esperada ( $E_{ij}$ ) generada por la hipótesis nula de independencia. Esta es la típica estructura de un test Ji-cuadrado con  $(r-1)(c-1)$  grados de libertad. Cuando se rechaza la hipótesis nula, esto no ocurre en todas las celdillas. Para encontrar aquellas celdillas en las que falla la hipótesis nula, utilizamos la técnica de **residuales ajustados**. Un residual ajustado es una variable aleatoria de media 0 y desviación típica 1 que se comporta aproximadamente como una desviada normal cuando la hipótesis nula no es rechazada. Para las celdillas en las que falla la hipótesis nula, el valor del residual ajustado es mayor en valor absoluto que el de la desviada normal para el nivel de significación especificado; su signo indica si el valor esperado bajo la hipótesis nula es menor (signo positivo) o mayor (signo negativo) que el valor observado. Se utilizan las siguientes cantidades: (i) la suma parcial de celdillas en cada fila (para la  $i^{\text{a}}$  fila, su valor es  $n_{i.}$ ); (ii) la suma parcial de celdillas en cada columna (para la  $j^{\text{a}}$  columna su valor es  $n_{.j}$ ); (iii) el valor esperado para la celdilla  $ij$ -ésima es  $E_{ij} = n_{i.} n_{.j} / n$  y (iv) el residual ajustado para la celdilla  $ij$ -ésima se define como  $d_{ij} = e_{ij} / \sqrt{v_{ij}}$ , con  $e_{ij} = (n_{ij} - E_{ij}) / \sqrt{E_{ij}}$  y con  $v_{ij} = (1 - n_{i.} / n)(1 - n_{.j} / n)$  (para una detallada descripción de estas técnicas, ver Everitt, 1977).

La subdivisión de estas tablas siempre muestra dos fuentes de datos: *i.e.* FR2 y CFMAF. Las tablas muestran la frecuencia observada en negrita; la frecuencia esperada se sitúa a la izquierda como subíndice y el residual ajustado con su signo se sitúa a la derecha como superíndice. La significación de los residuales ajustados se indica mediante \*. Así, \* para  $0,05 > p \geq 0,01$  (los residuales han de estar comprendidos entre 1.96-2.576), \*\* para  $0,01 > p \geq 0,00001$  (los residuales han de estar comprendidos entre 2.576-4.417) y \*\*\* para  $0,00001 > p$  (los residuales han de ser mayores que 4.417). El nivel crítico de significación es  $p = 0,05$ . Puesto que estas tablas siempre tienen dos columnas para los casos estudiados, los residuales ajustados siempre son simétricos en cada fila, como una consecuencia algebraica; es decir, que tienen el mismo valor absoluto pero con signos opuestos.

Para el cálculo de los valores esperados y de los residuales ajustados se ha utilizado un programa sencillo construido en BASIC por uno de los directores de esta tesis, Miquel De Renzi. Las gráficas han sido realizadas mediante el programa Microsoft Excel 2007.

### 3. 2. 3. Prueba estadística de las hipótesis

La **hipótesis 1**, que relaciona enrarecimiento y composición mineralógica, se plantea en términos de frecuencias absolutas del colectivo aragonítico y del colectivo calcítico (menos estable a más estable) asociadas a intervalos de tiempo geológico ordenados de más antiguo a más moderno (más enrarecidos a menos enrarecidos); para ello se ha contado el número de familias de cada mineral dentro de cada intervalo. Se han escogido cuatro intervalos: Cámbrico-Devónico, Carbonífero-Pérmico, Mesozoico y

Cenozoico. Esto no ha sido efectuado arbitrariamente. El Cámbrico-Devónico contiene muy pocas familias calcíticas; sin embargo, el Carbonífero-Pérmico supone un importante aumento de las mismas. El Mesozoico está limitado por dos de las extinciones en masa mayores: la permo-triásica y la del final del Cretácico. El Mesozoico representa un clímax de familias calcíticas mientras que el Cenozoico representa un importante retroceso en número (ver tabla 3.1). El Fanerozoico se ha subdividido igual que en De Renzi & Ros (2002).

El modo de vida, por todo lo que se ha dicho, genera otras dos hipótesis. La prueba estadística de la **hipótesis 2**, que implica que los taxones de aragonito tendrán un mejor registro si son infaunales y peor, si son semiinfaunales o epifaunales, requiere probar la independencia entre mineralogía y modo de vida; para ello, se han contado, para el modo de vida infaunal, las familias de aragonito y, aparte, las de calcita y lo mismo para el modo de vida integrado por semiinfaunales y epifaunales (ver tabla 3.2). La segunda hipótesis vinculada al modo de vida, la **hipótesis 3**, que plantea que el enrarecimiento afecta menos a la infauna que a la semiinfauna y la epifauna, ha de probar la independencia entre intervalos de tiempo geológico y modos de vida (ver tabla 3.3; contiene los mismos intervalos temporales que la tabla 3.1). Las casillas de la tabla 3.3 cuentan el número de familias de infauna y el número de las de semiinfauna + epifauna que corresponden a cada intervalo temporal.

En la **hipótesis 4**, acerca de la mejor conservación del aragonito y de la calcita, de acuerdo con el carácter del mar, los intervalos temporales son los que corresponden a mares aragoníticos (Carbonífero superior-Triásico y Cenozoico) y calcíticos (Ordovícico-Carbonífero inferior y Jurásico-Cretácico). Se cuentan las familias de calcita y aragonito, respectivamente, correspondientes a cada intervalo (ver tabla 3.4).

Las cuatro tablas comparan, respectivamente, los datos extraídos de la base FR2 y la base CFMAF.

### 3. 2. 4. Resultados

Las tablas 3.1, 3.2, 3.3 y 3.4 muestran las frecuencias absolutas de las intersecciones de atributos, los valores esperados y los residuales ajustados con su signo, tal como se comentó en el apartado de **metodología**. El nivel de significación crítico escogido es el estándar 0,05, con la desviada normal correspondiente  $z_{0,05} = 1,96$ .

Una primera cuestión a destacar es que, en cada momento del tiempo geológico, siempre hay un número mayor de miembros del colectivo aragonítico que del colectivo calcítico, por lo menos con este mineral en la capa externa de la concha. Esto queda reflejado en las tablas y, casi por completo, en la figura 3.1. Esta última muestra la diversificación de la clase (curvas superiores) y como varía el número de los miembros del colectivo aragonítico (curvas intermedias) y de calcítico (curvas inferiores). Las curvas gruesas corresponden a la base CFMAF y las finas, a la FR2. Esta superioridad se mantiene para los datos derivados de CFMAF durante todo el Fanerozoico. No así en los datos de familias marinas procedentes de FR2, en los cuales apreciamos que en una parte del Pérmico y otra del Triásico se invierte esta superioridad. Esto no ocurre cuando usamos el registro completo de los bivalvos (marinos y de aguas continentales) dado por FR2 en la figura 3.2 (De Renzi & Ros, 2002), aunque dicha base es de calidad desigual, como ya se dijo. Sin embargo, en las tablas de contingencia, se mantiene la superioridad numérica del colectivo aragonítico sobre el calcítico, sea cual sea la base



de datos empleada.

Por lo tanto, si tomamos los datos brutos literalmente, deberíamos decir que el número de miembros del colectivo aragonítico no está sesgado y que sus familias están bien representadas en el registro Fanerozoico. Sin embargo, el análisis de tablas de contingencia con residuales ajustados nos permitirá ver que este predominio del colectivo aragonítico sobre el calcítico es algo tan sólo ilusorio, ya que nos va a mostrar cómo, en determinados casilleros de las tablas, las familias aragoníticas están infrarrepresentadas de una manera estadísticamente significativa. Se trata, pues, de un resultado contra-intuitivo, por lo cual el registro fósil nunca debe tomarse literalmente.

**Hipótesis 1:** si se observa la tabla 3.1, con la prueba de la hipótesis nula de independencia entre composición mineralógica original (columnas) y edad geológica (filas), tanto para CFMAF como para FR2, la hipótesis nula es rechazada con niveles de significación altos. Además, si se atiende a los residuales ajustados, para FR2 la hipótesis nula falla en todos los casilleros (residuales siempre mayores en valor absoluto que la desviada normal del nivel de significación 0,05), mientras que para la base CFMAF sólo lo hace para los intervalos Carbonífero-Pérmico y Cenozoico.

En ambos casos queda claro que el colectivo aragonítico está infrarrepresentado en el intervalo Carbonífero-Pérmico, con residual ajustado significativo de signo negativo (el valor esperado es mayor que el observado). Sin embargo, el colectivo aragonítico está sobrerrepresentado para el Cenozoico (residual significativo positivo; el valor esperado es menor que el observado). Si atendemos a los marinos de FR2, se puede decir que durante el intervalo Cámbrico-Devónico, el colectivo aragonítico también está sobrerrepresentado y, en cambio, está infrarrepresentado durante el Mesozoico. Sin embargo, tanto CFMAF como FR2 contienen la misma distribución de signos para los residuales ajustados, sean estos estadísticamente significativos o no.

Las tablas 3.2 y 3.3 hacen referencia a la influencia del modo de vida sobre la conservación y los sesgos que puede imponer.

**Hipótesis 2:** en la tabla 3.2 se testa la independencia entre modo de vida y mineralogía. Igual que en el caso anterior, son mayoritarios los miembros del colectivo aragonítico. Además, y como ya se ha dicho anteriormente, no existen formas del colectivo calcítico que sean infaunales. Por tal motivo, a todos los casilleros de la tabla 3.2 se les suma una unidad, a fin de que no contengan ningún cero; esto está aconsejado en el tratamiento de tablas de contingencia (Everitt, 1977). La tabla 3.2 muestra que la hipótesis nula ha sido rechazada tanto para FR2 como para CFMAF, con un nivel de significación muy alto. También, en ambos casos, falla para todos los casilleros. Los infaunales aragoníticos y los epifaunales+semiinfaunales calcíticos están sobrerrepresentados. En cambio, el colectivo aragonítico está infrarrepresentado en el colectivo epifaunales+semiinfaunales.

**Hipótesis 3:** la hipótesis nula de independencia entre edad geológica y modo de vida, tal como se plantea en la tabla 3.3, sólo es rechazada para FR2, pero no para CFMAF, si admitimos únicamente el nivel de significación de 0,05 como nivel crítico. Si rebajamos el nivel de significación a 0,21, la hipótesis nula sería rechazada también para CFMAF. La distribución de los signos de los residuales ajustados en los casilleros equivalentes de ambas bases de datos es la misma. Para la base FR2, el análisis de residuales ajustados nos muestra que durante el intervalo Carbonífero-Pérmico, la hipótesis nula falla prácticamente (el residual ajustado 1,92 es ligerísimamente inferior a la desviada normal

$z_{0,05} = 1,96$ ) y también falla para el Cenozoico. Para el primer intervalo (Carbonífero-Pérmico), podemos observar que el colectivo infaunal está infrarrepresentado, mientras que el epifaunal+semiinfaunal está sobrerrepresentado. Para CFMAF, el fallo para el nivel de significación 0,21, un tanto más débil, se cumple para los mismo casilleros (en este caso, la desviada normal  $z_{0,2} = 1,28$ ).

**Hipótesis 4:** la tabla 3.4 permite probar la hipótesis nula de independencia del carácter del mar con respecto de la composición mineralógica. La hipótesis nula es rechazada para las dos bases de datos, FR2 y CFMAF, con un nivel de significación por encima del crítico. La distribución de signos para los residuales ajustados es la misma para ambas bases. La hipótesis nula falla para dos intervalos: el Carbonífero superior-Triásico y el Cenozoico en ambas bases. Por ser la distribución de signos idéntica en ambas, las desviaciones significativas son de la misma naturaleza. Para el Carbonífero superior-Triásico, el aragonito está infrarrepresentado y la calcita sobrerrepresentada. En cambio, para el Cenozoico se invierte la relación.

### 3. 2. 5. Discusión

Los dos trabajos aquí comentados, llevados a cabo en el contexto de las investigaciones de esta tesis, conducen a resultados semejantes. Ya se dijo que, aunque se usó la base de datos FR2 en De Renzi & Ros (2002), se debía filtrar las familias de agua dulce para hacerla comparable con la base CFMAF en Ros & De Renzi (2005). De esta manera, el primero de los artículos trabajaba con *todo* el registro de los bivalvos, mientras que el segundo sólo trabaja con el de los bivalvos marinos. A fin de poder facilitar la discusión, se reproducen las tablas de De Renzi & Ros (2002) (tablas 3.5, 3.6, 3.7 y 3.8) y para todas ellas se ha calculado los valores esperados, que no figuraban en las originales de dicho artículo. En la tabla 3.7, que era la única que no rechazaba la hipótesis nula al nivel crítico de 0,05, se ha dado, a su vez, los valores esperados y los residuales ajustados que, originalmente, no figuraban. Se ha homogeneizado la presentación con respecto a las tablas 3.1, 3.2, 3.3 y 3.4 de Ros & De Renzi (2005), con los niveles de significación precisados.

Se ha de decir que los resultados obtenidos para CFMAF deben considerarse mejores al ser una base mucho mejor que FR2 en lo que respecta a los bivalvos y las conclusiones se centrarán principalmente en ellos. Aunque las conclusiones del primer trabajo se sostienen en gran parte en el segundo, el filtrado de las familias de agua dulce para la base FR2 ha conducido a algunas diferencias en cuanto a resultados, a pesar de todo. En un único caso es sustancial, como es el referente a la hipótesis nula de independencia entre modo de vida y edad geológica (tabla 3.3). En De Renzi & Ros (2002), tabla 3.7, no se podía rechazar dicha hipótesis. En cambio, en la base FR2 filtrada de familias de agua dulce (Ros & De Renzi, 2005), la hipótesis nula se rechaza (tabla 3.3); sin embargo, para CFMAF se mantiene el resultado de De Renzi & Ros (2002); sólo se rechazaría la hipótesis nula si se aceptara un nivel de significación más bajo, como es 0,21, más débil que en tabla 3.7.

La interpretación de los resultados del análisis estadístico se ceñirá a lo dicho en Ros & De Renzi (2005). Antes de continuar, hay que decir que no necesariamente todas las interpretaciones se dan en términos de conservación diferencial. Cuando existen motivos fundados para eliminar esta última, ciertas infrarrepresentaciones se han de interpretar en sentido evolutivo y no como sesgos de registro. En cuanto a la **hipótesis 1**

(tabla 3.1), el enrarecimiento del registro con la edad geológica produce un sesgo por el cual el colectivo aragonítico, a causa de la inestabilidad de dicho polimorfo, estaría progresivamente infrarrepresentado. En De Renzi & Ros (2002), esta interpretación estaba apoyada por el análisis estadístico, con residuales ajustados negativos y significativos para los intervalos Carbonífero-Pérmico y Mesozoico, pero para el Cámbrico-Devónico y el Cenozoico, esto se invertía (tabla 3.5). Se ha de decir que, en el caso del Cámbrico-Devónico, en dicho artículo se está en el límite de la significación (el residual es 1,9 en valor absoluto, frente a  $z_{0,05} = 1,96$ ). En Ros & De Renzi (2005), se mantiene la significación para FR2, incluso la del Cámbrico-Devónico, que deja de estar en el límite (el residual vale 2,12 en valor absoluto). Sin embargo, para CFMAF, sólo hay significación para el Carbonífero-Pérmico y el Cenozoico, aunque se conservan siempre las distribuciones de signos con las de FR2 y las del artículo anterior. Esto implica que sólo podemos hacer una afirmación fuerte para el Carbonífero-Pérmico y el Cenozoico, mientras que para el Mesozoico y el Cámbrico-Devónico las conclusiones que saquemos tendrán un soporte estadístico basado en un nivel de significación mucho más débil.

Lo primero que destaca es que si se considera el intervalo Carbonífero-Pérmico (y con menor apoyo estadístico, el Mesozoico), estamos ante terrenos antiguos, con la esperada infrarrepresentación. Sin embargo, la inversión de la situación durante el Cenozoico, con la sobrerrepresentación del colectivo aragonítico, parece favorecer la idea de un registro fiel en ese sentido, tanto por la modernidad de los materiales (los que más afloran, con enrarecimiento mínimo), como por la ausencia general de diagénesis intensa y, menos aún, de metamorfismo. Esto equivale a minimizar el rol de la conservación diferencial. En primer lugar, el aragonito original es muy frecuente en los depósitos cenozoicos, algo muy raro durante el Mesozoico y, prácticamente, inexistente en los materiales paleozoicos. Ese aragonito original se halla muy representado desde los depósitos más antiguos del Paleógeno (Paleoceno y Eoceno) de la cuenca anglo-parisién hasta los depósitos oligocénicos y neógenos, como pueden ser la cuenca de Viena, el Piamonte, la Liguria, el Rosellón, el Bajo Llobregat o el sur de Andalucía, por citar unos pocos casos. Esto no quiere decir que no pueda haber multitud de casos en que haya habido disolución de conchas. En segundo lugar, y en todos los casos, el colectivo calcítico está perfectamente representado; incluso cuando observamos disolución de conchas de aragonito, los fósiles de ostreidos o pectínidos, con capa calcítica externa, se conservan de un modo excelente; es decir, que la infrarrepresentación del colectivo calcítico durante el Cenozoico no es explicable mediante conservación diferencial.

Esa infrarrepresentación de los calcíticos hay que atribuirla a otra causa distinta a la conservación. En realidad, se trata de la decadencia del modo de vida epifaunal, que no sólo afectó a los bivalvos, sino también a los braquiópodos articulados, siempre calcíticos, para los cuales dicho modo de vida siempre fue mayoritario. Ya se ha dicho que los bivalvos del colectivo calcítico *nunca* son infaunales. De aquí que dicho colectivo descienda en diversidad y disparidad después de la gran extinción cretácico-terciaria.

El otro caso que cabe discutir es el del intervalo Cámbrico-Devónico; cabría esperar que, de acuerdo con la antigüedad del registro, el colectivo aragonítico estuviera infrarrepresentado. Sin embargo, los residuales, tanto en la tabla 3.5 como en la tabla

3.1, para FR2 y CFMAF, son positivos. En el caso de ambas FR2 (los análisis de 2002 y 2005, respectivamente) los residuales son significativos. Para CFMAF, los residuales correspondientes a este intervalo sólo lo serían para un nivel más bajo (0,28). Sin embargo, en los tres casos, el colectivo aragonítico representa como mínimo más del triple del colectivo calcítico. En general, la calcita suele presentarse bien conservada en estas formas tan antiguas. Es fácil ver, en una misma asociación, moldes de bivalvos aragoníticos acompañados de conchas calcíticas de braquiópodos articulados, o de bivalvos con capa externa calcítica bien conservada, si están presentes. Otra vez ha de rechazarse la explicación basada en la conservación diferencial para el caso de la calcita. Su rareza se debe a otra causa. La calcita aparece independientemente varias veces en el transcurso de la evolución de los bivalvos, por lo cual, su presencia no constituye una sinapomorfía. Es probable que los diversos ensayos evolutivos que representa su presencia en las conchas todavía fueran algo incipiente durante este intervalo. Por otra parte, a pesar del enrarecimiento efectivo representado por el intervalo Cámbrico-Devónico, al cual hay que añadir toda la problemática de la diagénesis y el metamorfismo, el colectivo aragonítico presenta una gran diversidad y disparidad. Muy probablemente se esté asistiendo, en este intervalo, a una verdadera explosión, cuyas tasas evolutivas es probable que no fueran tan bajas como se ha dicho, y con un reflejo en el registro atenuado por toda la problemática que se acaba de mencionar.

El segundo aspecto relevante de esta discusión es el concerniente al modo de vida y cómo favorece o no la conservación (**hipótesis 2**). En los dos artículos citados, se abordó la temática de los modos de vida, a fin de asignarlos tanto a la base FR2 (la total y, en consecuencia, la filtrada) como la base CFMAF. Como se sabe, el modo de vida de algunos bivalvos extintos es desconocido. Sin embargo, para el total de 209 familias de la FR2 filtrada, se determinó el modo de vida de 177 de las mismas (un 85%), mientras que para las 212 familias del CFMAF, se pudo determinar para 205 de aquéllas (un 97%).

Se puede ver para ambos artículos y las bases de datos citadas (tablas 3.2 y 3.6), una sobrerrepresentación, estadísticamente significativa, del colectivo aragonítico con modo de vida infaunal, y lo mismo para el colectivo calcítico epifaunal+semiinfaunal; al mismo tiempo, también esperábamos una infrarrepresentación, estadísticamente significativa, del colectivo aragonítico de modo de epifaunal+semiinfaunal.

La explicación parece adecuarse bien a aspectos de conservación diferencial promovidos por el modo de vida. De este modo, el colectivo aragonítico de la infauna tendría un registro más extenso al no pasar, por regla general, por una fase bioestratigráfica *post-mortem*, con todas las excepciones que a ello pueda haber y que se han comentado anteriormente. Dado que los bivalvos habitan en todo el medio marino, aquellos que forman parte de la infauna y que habitan en zonas de plataforma no afectadas por corrientes, tenderán a mantener su posición de producción en el interior del sedimento. Únicamente los infaunales cercanos a las costas estarán sometidos a la energía hidrodinámica y serán exhumados.

Se puede pensar que el colectivo calcítico presenta mayor resistencia a la solubilidad, a pesar de su modo de vida epibentónico, que comparten con los braquiópodos articulados, exclusivamente calcíticos, normalmente muy bien conservados. En cambio, las formas aragoníticas epifaunales + semiinfaunales se caracterizan por ser más bien



minoritarias en la biota, en concreto, los semiinfaunales propiamente dichos son bastante escasos y es entre los que predominan los del colectivo aragonítico. En este caso, su infrarrepresentación es probable que se deba a ambos factores, la conservación diferencial a causa de la inestabilidad del aragonito y su rareza en la biota.

El segundo aspecto relacionado con el modo de vida y su influencia sobre la conservación se refiere a su relación con el enrarecimiento (**hipótesis 3**), en el sentido que la antigüedad geológica sesgará el registro a favor del colectivo cuyas especies estén más protegidas en cuanto a conservación *post-mortem*; es decir, las de modo de vida infaunal. La tabla 3.3 nos muestra que, para la base FR2 filtrada, la hipótesis nula es rechazada. Sin embargo, no puede rechazarse para el CFMAF. Si se atiende a la tabla 3.7 (De Renzi & Ros, 2002), se puede afirmar que para el registro completo de los bivalvos, basado en FR2, tampoco se puede rechazar la hipótesis nula.

Al igual que en otros casos, si se considera un nivel de significación mucho más bajo: 0,21 para el caso del CFMAF (tabla 3.3) y 0,15 para el FR2 completo (tabla 3.7), se observa que en estos dos casos, sólo tienen significación los casilleros del Carbonífero-Pérmico y del Cenozoico. Para el Carbonífero-Pérmico se observa lo contrario de lo esperado: el colectivo infaunal está infrarrepresentado, mientras que el epifaunal está sobrerrepresentado. Lo que se esperaba sólo ocurre para el Cenozoico (tablas 3.3 y 3.7). Si se aborda el problema desde otra perspectiva, se puede constatar que la distribución de los signos de los residuales ajustados, sea la tabla que sea, siempre es la misma y coincide con la de las tablas 3.1 y 3.5, que trataban el enrarecimiento, con los mismos intervalos del tiempo geológico, y la composición mineralógica. Esto aclara ya lo que realmente subyace: el colectivo infaunal está siempre compuesto por bivalvos de concha aragonítica, nunca de concha calcítica; en cambio, los del colectivo epifaunal+semiinfaunal son mayoritariamente calcíticos, aunque con una minoritaria presencia de formas con concha de aragonito. De esta manera, el significado de todo esto es que lo que realmente sesga el registro de los bivalvos es la composición mineralógica de sus conchas. Si la hipótesis nula en general no se ha rechazado, o bien se ha debido disminuir el nivel de significación para conseguirlo, es porque hay un modo de vida, el epifaunal+semiinfaunal, en el cual coexisten los colectivos calcítico y aragonítico, aunque el último esté en presencia minoritaria. A esta conclusión se llegó en Ros & De Renzi (2002).

En cuanto a la **hipótesis 4**, referente a mineralogía y carácter del mar con la edad (tablas 3.4 y 3.8), se rechaza la hipótesis nula de independencia de los intervalos aragoníticos y calcíticos respecto de la composición mineralógica de las conchas, sea cual sea la base de datos empleada. Sin embargo, para cualquiera de ellas, la distribución de signos para los residuales ajustados es la misma y la hipótesis sólo falla para el casillero Carbonífero-Pérmico y el casillero Cenozoico. Este último correspondería a un mar de carácter aragonítico, lo cual coincide aparentemente con la previsión, ya que el residual ajustado significativo es positivo para el colectivo aragonítico y negativo para el calcítico. Sin embargo, los signos de los residuales ajustados para el Carbonífero superior-Triásico, cuyo carácter también es considerado como aragonítico, invierten la situación.

En aquellos artículos, se aportaba la idea de que el carácter del mar, según cuál fuera, influiría en la conservación de las entidades tafonómicas de uno u otro polimorfo del  $\text{CO}_3\text{Ca}$ . Otra cuestión muy distinta es que en un mar de un carácter dado se producen

dos tipos de materiales carbonatados: abiogénicos y biogénicos. Los primeros son de tipo muy variado y pueden paralelizar de un modo bastante directo aquello que ocurre en condiciones de laboratorio. No obstante, también se incluye en este capítulo los materiales biogénicos, lo cual se refiere básicamente a las conchas y caparazones, que incluyen la formación de ambos polimorfos del  $\text{CO}_3\text{Ca}$ . Se ha dicho que los moluscos tenderían a producir calcita en los mares calcíticos y aragonito, en los aragoníticos.

Ahora bien, los procesos de biomineralización en general, que son los responsables de la formación de las estructuras esqueléticas mineralizadas de los organismos, se puede decir que están lejos de estar producidos por los mecanismos que rigen en el mundo abiótico a la hora de formarse cristales a partir de una solución. Estamos acostumbrados a pensar que se parte de una disolución sobresaturada que, por dicha razón, se hace inestable y entonces se separa una fase sólida constituida por los cristales correspondientes. Pues bien, esto parece que ya no es lo que se piensa desde hace relativamente poco tiempo.

De esta manera, Addadi *et al.* (2006) destacan que todos los organismos que construyen conchas con material cristalino, como es el caso de los moluscos (así como también el de los vertebrados), comienzan por producir un medio *aislado* del ambiente exterior; en ese medio tendrá lugar la formación de los biominerales correspondientes. Lo primero que se forma en ese espacio, en el caso de los moluscos, es una matriz compuesta de varios tipos de macromoléculas, que constituirá la estructura en donde se formará el biomineral correspondiente. Hoy día se habla, incluso, de fases amorfas. Existen proteínas muy específicas que gobiernan la nucleación del aragonito.

Se hace difícil, pues, entender cómo los bivalvos, entre otros moluscos, obedecerían pasivamente al medio externo físico. Por otra parte, la distribución de signos de los residuales ajustados recordaría, *grosso modo*, la que se ha observado para la relación entre mineralogía y edad geológica (tablas 3.1 y 3.5), pero los intervalos presentan un cierto desplazamiento con respecto a los de la edad del carácter del mar.

Todo lo dicho sirve para corroborar la mayor parte de cosas que se dijeron en De Renzi & Ros (2002) sobre el registro de los bivalvos. Al centrarse sólo sobre las familias de bivalvos marinos (base FR2 filtrada) se obtenían resultados muy semejantes, que quedaban apoyados por la base mejorada CFMAF. Al mismo tiempo, los patrones de diversificación de la totalidad de los bivalvos, o de los bivalvos marinos, así como de los colectivos aragonítico y calcítico, coinciden de manera notable (figs. 3.1 y 3.2). Por lo tanto, esto confirma una vez más que los patrones generales se conservan a pesar de los perfeccionamientos o modificaciones más o menos continuos de las bases de datos (Sepkoski, 1993).

Finalmente, deseamos hacer unos comentarios a un reciente trabajo de Kidwell (2005), acerca de este tema, cuya publicación se solapó con Ros & De Renzi (2005). En el mencionado artículo de Kidwell, su autora afirma que la composición de las conchas de los moluscos, especialmente las de los bivalvos, no influye en la estimación de sus pautas evolutivas a gran escala. En dicho artículo trata tres temas relacionados con la cuestión principal: a) si los cambios de composición reflejado por los números de géneros correspondientes durante el Fanerozoico son consistentes con pérdidas de los tipos de conchas más reactivos; b) si los *singleton taxa* (taxones confinados a un solo intervalo estratigráfico y que se atribuyen a deficiencias en el muestreo) estarían relacionados con las conchas más reactivas, y c) si las duraciones medias de los géneros

con conchas más reactivas serían más breves que las de aquéllos con conchas más estables químicamente.

La autora refina considerablemente el colectivo calcítico, para el cual crea cuatro tipologías, con los calcíticos monominerálicos, como una de ellas, y los calcíticos biminerálicos, que subdivide en otras tres, según que la proporción de aragonito o de calcita sea dominante, o que ambas estén equilibradas. Aparte, considera otros dos aspectos no atendidos por nosotros: 1) la proporción de materia orgánica, con dos casos extremos: muy alta o muy baja, y otros tres casos intermedios; y, finalmente, 2) la relación área/volumen (A/V) de los cristallitos minerales que forman la concha.

Es sabido, como ya se dijo en trabajos anteriores (De Renzi, 1992; De Renzi & Ros, 2002; Ros & De Renzi, 2005) que la calcita pobre en Mg es bastante más estable (reactiva, si usamos la terminología de Kidwell, *op. cit.*) que el aragonito. Sin embargo, es interesante considerar la proporción calcita/aragonito, tal como propone la autora. En segundo lugar, también es sabido que la proporción de materia orgánica alta es responsable de la destrucción de conchas durante la fase bioestratinómica (Rolfé & Brett, 1969). Finalmente, la química general nos enseña que un material es tanto más reactivo cuanto más finamente dividido está, lo cual es sinónimo de una alta A/V. Si bien los dos últimos temas no los hemos tratado, el primero de ellos sí que coincide de lleno con el de nuestros dos artículos y sobre esta parte del trabajo de Kidwell (*op. cit.*) centraremos este comentario final de la presente discusión, ya que contradice nuestras conclusiones.

El origen de sus datos procede de Sepkoski (2002) con su puesta al día posterior por Jablonski *et al.* (2003), para géneros de bivalvos. Aunque nosotros hemos hecho uso del nivel de familia en nuestras dos investigaciones ya publicadas, el patrón de diversificación presenta semejanzas, a muy grandes rasgos, con el nuestro; ver fig. 3.3. Lo mismo cabe decir del colectivo aragonítico de géneros si lo comparamos con el nuestro de familias (figs. 3.1 y 3.2). Todo ello es conforme a lo que cabría esperar. En ambos tratamientos (el nuestro y el de Kidwell), se observa el aumento exponencial del número de taxones (familias o géneros) durante el Paleozoico inferior, así como un aumento sostenido a partir del comienzo del Mesozoico hasta llegar a la actualidad.

Sin embargo, el patrón de las familias, usado por nosotros, y el patrón de los géneros, usado por Kidwell (*op. cit.*) presentan una diferencia no despreciable. Nosotros concluíamos (Ros & De Renzi, 2005) que nuestros patrones se mantenían, ora para la totalidad de los bivalvos (la base FR2), ora para los bivalvos exclusivamente marinos (la base FR2 filtrada y la base CFMAF), puesto que el número de familias de agua dulce es muy pequeño y a penas modifica las cifras. A pesar de las rectificaciones propuestas en la base CFMAF para las familias marinas, el patrón se mantenía con la misma geometría. La diferencia es la siguiente: en Kidwell (*op. cit.*), el número de géneros alcanza un máximo entre 450 y 400 ma –Silúrico– y luego decrece hasta un mínimo situable aproximadamente en el Devónico. La diversidad máxima silúrica sólo la remonta a partir del Triásico (fig. 3.3), lo cual implicaría una tasa general negativa de crecimiento del clado entre el Silúrico y el Devónico. En cambio, en nuestros esquemas para las familias (figs. 3.1 y 3.2) nunca se da el notable decrecimiento que se observa en el gráfico de Kidwell (*op. cit.*) para el Silúrico; nuestras tasas de cambio siempre son positivas, aunque no tan altas como las del Ordovícico inferior, después de muy cortos descensos al final del Ordovícico, del Silúrico y del Devónico superior (tasas negativas,

con caídas muy leves que enseguida recuperan); por otra parte, la primera oscilación y la última coincidirían con dos de las *cinco grandes* extinciones en masa. A partir del Triásico, la tasa de aumento de diversidad se incrementa ligeramente.

Nuestra primera puntualización es que Kidwell (*op. cit.*) no parece tener en cuenta el efecto de rarefacción: cuanto más bajo es el nivel dentro de la jerarquía taxonómica, más sesgado está su registro a causa de dicho efecto (Raup & Stanley, 1978). A nuestro entender, esto es lo que observamos al nivel de género, que es el más bajo por encima del nivel de especie. Al estar el nivel de familia inmediatamente por encima del género, el efecto se dejará sentir menos; por el mismo motivo, su expansión exhibe un carácter más sostenido y, muy probablemente, refleja mejor la situación biótica real.

La segunda puntualización es que la autora lee literalmente los paralelismos y divergencias que observa en su gráfico (fig. 3.3), sobre todo en lo que se refiere al colectivo de aragonito (paralelo) y de calcita (divergente), que dentro de todo presentan cierta semejanza con los nuestros. Para ella, los géneros con calcita (mono- y bimineralicos) son muy raros en el Paleozoico inferior, lo cual también registrábamos nosotros en las familias. En nuestro esquema, el colectivo aragonítico es bastante paralelo con la diversidad total hasta el Devónico y decrece sustancialmente hasta alcanzar crecimiento cero entre el Devónico y el Pérmico, mientras que la diversidad total aumenta sostenidamente. Ese decrecimiento ya podría ser leído literalmente. El descenso de diversidad genérica total que describe la fig. 3.3, se acompaña de un descenso más acentuado todavía de su colectivo aragonítico. En contra de la influencia de la composición de las conchas sobre las pautas de evolución a gran escala, Kidwell (*op. cit.*) cree ver una prueba en las oscilaciones erráticas de su colectivo calcítico, descompuesto en las cuatro tipologías que antes se describieron. Sobre todo, con los bimineralicos con proporciones semejantes de calcita y aragonito, muy por debajo en número durante el Paleozoico. Sin embargo, nosotros dábamos una interpretación filogenética y poníamos el ejemplo de los braquiópodos articulados, que son siempre calcíticos y con microestructura foliar muy frecuente y común con muchos bivalvos calcíticos, que son los que abundan realmente durante el Paleozoico (ver más arriba, en esta misma discusión). De este modo, la misma lectura literal podríamos haberla hecho nosotros. Sin embargo, sólo el análisis estadístico puede permitirnos ver más allá. Por tanto, seguimos creyendo que enrarecimiento y composición mineral sesgan el registro de los bivalvos marinos, sobre todo en los tiempos más antiguos.

Como corolario, debemos decir que una de las conclusiones a que llega Kidwell (*op. cit.*) coincide con la nuestra (De Renzi & Ros, 2002, confirmada en Ros & De Renzi, 2005): que sus datos sobre los cambios temporales de la composición mineralógica de las conchas de los bivalvos no se ajusta con las alteraciones del carácter aragonítico o calcítico de los mares. Sin embargo también resulta de la lectura literal de los datos y sin análisis estadístico. Las discrepancias las atribuye a la selección a favor de la resistencia a la durofagia, pero en el fondo creemos en el aspecto más internalista de la producción de la concha que referimos anteriormente.

### 3. 3. El registro fósil de los bivalvos triásicos

El Triásico está limitado en su comienzo y en su final por dos de las *cinco grandes* extinciones que han jalonado el Fanerozoico: la extinción permo-triásica, que marca el final de los tiempos paleozoicos, y la del final del Triásico. Los primeros tiempos del



período representan la recuperación de la primera de ellas, que siempre ha sido considerada la de mayor magnitud de todas (ej. Erwin, 1993). Durante el Triásico, el grupo de los bivalvos experimentó una gran diversificación, que incluía la fase inicial de recuperación y un clímax que vendría a coincidir con el Carniense, al comienzo del Triásico superior (De Renzi & Ros, 2004, 2006a, b). A estos nuevos géneros se añaden los géneros paleozoicos que superan la extinción permo-triásica. Si hacemos uso del compendio de géneros animales marinos de todo el Fanerozoico (Sepkoski, 2002), a partir de ahora nos referiremos a él como *Compendium*, se puede decir que existen alrededor de 209 géneros que se originan durante el Triásico, de los cuales después de eliminar sinonimias, subgéneros, nombres no válidos y los que hemos ido comprobando que no estaban en nuestro intervalo de estudio, quedan 170 géneros que surgen durante este intervalo en momentos definidos del mismo (De Renzi & Ros, 2004); esta cifra la aceptamos como válida en un principio, pero a lo largo de nuestro trabajo crítico, se suprimieron algunos de ellos, llegando a 163 (De Renzi & Ros, 2006a, b) y, finalmente, a 155 (ver más adelante en el capítulo 4). Al ser este conjunto de géneros el que representa novedad, estamos interesados en su dinámica evolutiva, sobre todo en su éxito (duraciones largas) o su fracaso (extinción). Sin embargo, dadas las conclusiones que se han obtenido acerca del registro de los bivalvos en general, se cree necesaria una exploración previa acerca de cómo funciona este conjunto desde el punto de vista de su representación en el registro triásico. Además de considerar la base de datos filtrada de Sepkoski (2002), consideraremos los datos revisados en esta tesis, las conclusiones de las cuales serán tomadas como válidas dado que los datos están revisados taxonómicamente.

Sobre este aspecto en concreto se realizó un estudio (Ros y De Renzi, 2006), en el cual, aparte de las cuestiones tratadas en artículos anteriores (De Renzi & Ros, 2002; Ros & De Renzi, 2005), se puso énfasis en una importante cuestión: que el Triásico inferior y el Triásico superior están ambos representados por depósitos continentales en una parte importante de su registro estratigráfico mundial, por lo cual, los materiales marinos aflorarían poco en proporción, a lo que hay que añadir que muchos de los depósitos marinos se formaron en ambientes restringidos durante todo el período (Márquez-Aliaga & De Renzi, 1990). Esto es relevante para el Triásico inferior, ya que este intervalo temporal contendría la mayor parte del episodio de recuperación de la gran extinción permo-triásica, pero también lo es para el Triásico superior, que se cierra con la otra gran extinción que se ha comentado. En ambos casos, es de especial interés reconocer los posibles sesgos del registro, puesto que por todo lo dicho hasta ahora, pueden enmascarar considerablemente las tasas de originación y de extinción.

### **3. 3. 1. Hipótesis subyacentes y pruebas estadísticas**

En Ros & De Renzi (2006), se planteó un caso particular de enrarecimiento: si existía relación entre la proporción de área de afloramiento de los depósitos marinos y la riqueza genérica. Si la relación existe, cabría esperar un sesgo por el cual los géneros eurícoros estarían más representados que los estenocoros. Esto se debe a que una mayor distribución paleobiogeográfica (eurícoros) aumenta la probabilidad de que estén presentes en los restringidos afloramientos marinos de ambas épocas, mientras que una distribución paleobiogeográfica menor (estenocoros) hace que muchos de ellos no aparezcan en los mismos.

Partimos de las siguientes premisas: **1)** los géneros euricoros, al tener especies distribuidas en un amplio espacio geográfico, tendrán menor probabilidad de extinción, al menos de aquellas extinciones no globales, pero que implican áreas amplias, ya que las especies que vivan fuera de dichas áreas sobrevivirán y, por lo tanto, el género continuará existiendo; **2)** por la misma razón, los géneros estenocoros tendrán mayor probabilidad de extinción al poder quedar todas sus especies en una de esas áreas de crisis; **3)** en consecuencia y a rasgos generales, los géneros euricoros (evasores de extinción) tenderán a tener largas duraciones, mientras que los estenocoros (propensos a la extinción) tenderán a ser de duración breve. Se trata pues, de utilizar la duración de los géneros como *aproximación* de la amplitud de su distribución paleogeográfica.

Sin embargo, durante el Triásico hay excepciones a esta generalización, ya que determinados géneros como *Halobia*, *Claraia* o *Monotis*, entre otros, son géneros con una amplísima distribución geográfica y una corta duración en el tiempo. Aun así, estas excepciones presentan un número bastante reducido.

A diferencia de lo que se ha hecho hasta ahora, en cuanto a considerar todos los taxones coexistentes en los tres intervalos, nos vamos a fijar sólo en los nuevos taxones. Se trata de ver si esas novedades están sesgadas a favor de determinadas características. Esto se plantea de nuevo, en términos de tablas de contingencia y análisis de residuales ajustados. Se plantean las siguientes hipótesis:

- La **hipótesis 1** tiene que ver con los sesgos que puede imponer la menor proporción de afloramientos marinos en los depósitos del Triásico inferior y el Triásico superior. La hipótesis nula a probar es la independencia entre duraciones de géneros y las tres épocas del Triásico, tal como la plantea las tablas 3.9 y 3.12. Si se rechaza dicha independencia, cabrá ver si ello es a causa de los sesgos previstos para el Triásico inferior y el Triásico superior.

- La **hipótesis 2** plantea si el modo de vida pudo influir en la conservación durante el Triásico para los nuevos géneros; se espera que los nuevos géneros estén afectados por un sesgo a favor de aquéllos integrados por infaunales –por todo lo que se ha visto para el registro fanerozoico de los bivalvos– que por epifaunales y semiinfaunales. La hipótesis nula a contrastar será independencia entre el modo de vida y la época (tablas 3.10 y 3.13). Su rechazo conducirá a la consideración de si ello se debe a los sesgos que se esperaban.

- La **hipótesis 3** tiene que ver con la relación entre la amplitud de la distribución paleogeográfica (*aproximada* por las duraciones de los géneros) y el modo de vida. Se prevé un sesgo por el cual, los géneros euricoros infaunales estarán mejor representados que los epifaunales estenocoros. La hipótesis nula consistirá, una vez más, en contrastar la independencia entre duración y modo de vida (tablas 3.11 y 3.14). Si se rechaza, habrá que ver si ello se debe a los sesgos que se predecían.

En el caso de los datos filtrados del *Compendium* se consideraron 155 géneros a los que se les pudo asignar modo de vida a todos. En el caso de los datos revisados en esta tesis, se parte de un colectivo de 204 géneros, a los que se ha podido asignar modo de vida a 199.

### 3. 3. 2. Resultados y discusión

Para cada una de las hipótesis, en el caso de que los resultados sean distintos, comentaremos en primer lugar los resultados obtenidos para los datos del *Compendium*

y seguidamente los obtenidos con los datos revisados (*Tesis*), que como ya hemos dicho, serán más fiables.

### Hipótesis 1

**Resultados:** En el caso de los datos del *Compendium*, la hipótesis 1 (tabla 3.9) se rechaza con total fiabilidad ( $p < 0,0003$ ). Los residuales ajustados nos indican: 1) un número de géneros de máxima duración ( $> 100$  ma) mayor que el esperado para el Triásico inferior; 2) los géneros de menor duración ( $0 - 15$  ma) están representados por un número significativamente menor que el esperado para el Triásico medio; 3) para esta misma época, tenemos que los géneros de duración media ( $15 - 100$  ma) están representados por un número mayor que el esperado; 4) para el Triásico superior, se observa un número de géneros mayor que el esperado de la menor duración.

Sin embargo, con los datos revisados (tabla 3.12), la hipótesis 1 no puede ser rechazada con el nivel de significación crítico que venimos aplicando, aunque sí con un nivel de significación es menor ( $p < 0,11$ ). La distribución de residuales ajustados es similar al caso anterior, solo difieren en que para los datos que nos ocupan los euricoros del Triásico medio tienen residual positivo y no negativo, como ocurría con los datos filtrados del *Compendium*. Para los datos revisados, esta contradicción significa que continúa habiendo exceso de euricoros para el Triásico medio (al igual que para el Triásico inferior) y defecto de estenocoros.

**Discusión:** Si consideramos los resultados obtenidos con los datos filtrados del *Compendium*, se puede decir que parte de las previsiones se cumplen:

1) el Triásico inferior estaría sobrerrepresentado por los géneros de la mayor duración, es decir, los géneros más euricoros presentan exceso como se detecta por su residual ajustado, lo cual estaría de acuerdo con el razonamiento planteado tal como se planteaba para esta época. Los géneros de menor duración ( $0-15$  ma), es decir, los más estenocoros, no se desvían de la hipótesis nula, pero los géneros de duración media ( $15-100$  ma) y, en consecuencia, de distribución geográfica media, están significativamente infrarrepresentados.

2) Sin embargo, el Triásico medio, con un afloramiento generalizado de materiales marinos, refleja un defecto de representación de los más estenocoros (la menor duración), pero también una sobrerrepresentación significativa de géneros de amplitud de distribución media (duración intermedia).

3) En cambio, para el Triásico superior tendríamos un amplio exceso de estenocoros (la menor duración). Si bien esta época del Triásico tiene una parte continental con afloramientos muy extensos (facies Keuper), esto podría explicarse por la enorme diversificación que tuvo lugar durante el Carniense y los inicios del Noriense, en parte asociados con depósitos marinos de amplia extensión y que registraron tal evento evolutivo, tal como se verá más adelante.

Todos los casos restantes referidos a las tres épocas se ajustan a la independencia prevista por la hipótesis nula.

Como ya hemos visto, con los datos revisados, con una menor significación se sostiene la estructura de la tabla con los residuales y sus signos salvo para el Triásico medio, en el cual se observa un sesgo favorable a los euricoros y los más estenocoros siguen infrarrepresentados. Lo más destacable es que la diversificación que alcanzaría el clímax durante el Triásico superior se impone a los aspectos de conservación.

## Hipótesis 2

**Resultados:** En cuanto a la hipótesis 2, también se rechaza la independencia con ambas bases de datos con un nivel de significación de  $p < 0,015$  (datos *Compendium*; tabla 3.10) y de  $p < 0,008$  (datos *Tesis*; tabla 3.13). Si se comparan ambas tablas, se observa, en ambos casos, que la hipótesis nula no falla para el Triásico inferior, pero sí lo hace para el Triásico medio y superior. Los residuales ajustados indican que para el Triásico medio hay un número significativamente mayor de epifaunales y un número significativamente menor de infaunales que lo que se esperaría para ambos modos de vida. Y ocurre justo lo contrario, también significativamente, para el Triásico superior.

**Discusión:** De los resultados se desprende que en ambos casos, la hipótesis nula (independencia) no falla para el Triásico inferior, pero sí lo hace para el medio y superior. Para el Triásico medio no se cumple lo que se esperaba (ver residuales ajustados significativos; los signos están distribuidos de la misma forma para ambas tablas). Se esperaba, para esta época, una sobrerrepresentación significativa de infaunales y, de la misma manera, una infrarrepresentación significativa de epifaunales. Sin embargo, se aprecia justo lo contrario para el Triásico superior, por lo que sí se cumplen las previsiones para esta última época, con mayor nivel de fiabilidad con los datos revisados. Tanto para el Triásico medio como para el Triásico superior, es probable que haya una doble causa:

1) una primera estaría relacionada con la conservación ya que los bivalvos epifaunales son calcíticos en gran medida (aunque hay que tener en cuenta que consideramos junto a éstos a los semiinfaunales, que tendrían un comportamiento tafonómico similar y que pueden ser totalmente aragoníticos).

2) la segunda sería evolutiva. Si se contempla el patrón bruto de diversificación de este conjunto de géneros (ver más adelante, en el capítulo 4), se observa que el máximo de diversidad del mismo tiene lugar en el Carniense, y que está dominado por los epifaunales en gran medida. En ese mismo piso nos encontramos con que se origina el número máximo de géneros nuevos para ambos colectivos. Existe una gran diversidad de géneros de epifauna en ese momento, suma del aporte máximo de géneros nuevos y de los géneros supervivientes del Ladiniense. Sin embargo, a pesar del clímax de novedades infaunales, éstas más los supervivientes del piso anterior contribuyen mucho menos. Sin embargo, la diversidad total del conjunto comienza a decaer durante el Noriense. Los que decaen, sobre todo, son los géneros de epifauna, mientras que los de infauna alcanzan un pico de diversidad (nuevos norienses más supervivientes carnienses). Se esperaría que al ser más escasos los infaunales aragoníticos, estarían infrarrepresentados, a causa de su inestabilidad mineral, pero no es esto lo que se observa. En la explicación de los resultados ya está implícita la segunda causa, de naturaleza evolutiva. Esto recordaría mucho la situación del Cámbrico en cierto sentido (ver apartado 3.1), ya que no quiere decir que la conservación no influya, sino que la explosión de nuevos géneros fue de gran intensidad para los bivalvos infaunales entre el Carniense y el Noriense y esto da la sobrerrepresentación, aunque muchísimos de estos taxones no llegaron a fosilizar a causa de la inestabilidad de sus conchas aragoníticas. Todo lo expuesto quedaría apoyado por la prueba de otra hipótesis sobre estos géneros inicialmente triásicos: la de dependencia entre composición mineralógica y modo de vida; para este caso, se cumple lo mismo que para el registro general y que se explica no

tanto en función del modo de vida, sino de la composición mineralógica de las conchas.

### **Hipótesis 3**

**Resultados:** No se ha podido rechazar la independencia, con el nivel de significación 0,05 que se ha impuesto como crítico, entre los modos de vida y las duraciones de los géneros para la hipótesis 3. Sin embargo, en el primer caso (*Compendium*; tabla 3.11) si se admite un nivel algo menor ( $p < 0,14$ ), sí que se puede decir que, como mínimo, los epifaunales están sobrerrepresentados y los infaunales, infrarrepresentados, para los géneros de corta duración (0 – 15 ma), mientras que esto se invierte para los géneros de máxima duración ( $> 100$  ma). En el caso de los datos revisados (*Tesis*; tabla 3.14) la hipótesis no puede ser rechazada.

**Discusión:** Se ha visto que se podía rechazar la independencia entre modo de vida y duración (como medida indirecta de amplitud de distribución geográfica) si utilizábamos un nivel de significación menor en el caso de los datos filtrados procedentes del *Compendium* (tabla 3.11). Si se observa la tabla y sus residuales, esto parece confirmarse (residual =  $|1,31|$ ). Sin embargo, los estenocoros epifaunales también estarían sobrerrepresentados; en este caso, la mayoría de estos géneros tendrían conchas calcíticas y por tanto, lo más probable, es que la mineralogía volviera a jugar un papel decisivo. Sin embargo, con los datos revisados ( $p < 0,58$ ), la hipótesis de independencia no puede ser rechazada, por lo que no podemos verificar ningún tipo de relación entre la duración de los géneros y su modo de vida.



## **Anexo II**

### **Tablas y Figuras del Capítulo 3**

Mineralogía / Edad geológica	FR2		TOTAL FR2	CFMAF		TOTAL CFMAF
	Aragonito	Calcita		Aragonito	Calcita	
Cámbrico-Devónico	29.1 <b>35</b> <sup>2.12*</sup>	12.9 <b>7</b> <sup>-2.12*</sup>	42	33.9 <b>37</b> <sup>1.1</sup>	13.1 <b>10</b> <sup>-1.1</sup>	47
Carbonífero-Pérmico	36.0 <b>28</b> <sup>-2.66**</sup>	16.0 <b>24</b> <sup>2.66**</sup>	52	42.5 <b>34</b> <sup>-2.72**</sup>	16.5 <b>25</b> <sup>2.72**</sup>	59
Mesozoico	73.5 <b>64</b> <sup>-2.47*</sup>	32.5 <b>42</b> <sup>2.47*</sup>	106	90.1 <b>83</b> <sup>-1.77</sup>	34.9 <b>42</b> <sup>1.77</sup>	125
Cenozoico	71.4 <b>83</b> <sup>3.05**</sup>	31.6 <b>20</b> <sup>-3.05**</sup>	103	78.5 <b>91</b> <sup>3.23**</sup>	30.5 <b>18</b> <sup>-3.23**</sup>	109
TOTAL	210	93	303	245	95	340
	$\chi^2_{FR2} = 19.86$ ; g.l.= 3; p<0.001			$\chi^2_{CFMAF} = 16.20$ ; g.l.= 3; p<0.005		

Tabla 3.1: Test de independencia entre la composición mineralógica y la edad geológica. FR2: *Fossil Record II*, CFMAF: *Compendium of Fossil Marine Animal Families*.

Modo de vida/ Mineralogía	FR2		TOTAL FR2	CFMAF		TOTAL CFMAF
	Infaunal	Epif+Semiinf		Infaunal	Epif+Semiinf	
Aragonito	71.3 <b>99+1</b> <sup>9.56***</sup>	53.7 <b>24+1</b> <sup>-9.56***</sup>	125	88.8 <b>117+1</b> <sup>9.49***</sup>	64.2 <b>34+1</b> <sup>-9.49***</sup>	153
Calcita	29.7 <b>0+1</b> <sup>-9.56***</sup>	22.3 <b>50+1</b> <sup>9.56***</sup>	52	30.2 <b>0+1</b> <sup>-9.49***</sup>	21.8 <b>50+1</b> <sup>9.49***</sup>	52
TOTAL	101	76	177	119	86	205
	$\chi^2_{FR2} = 91.37$ ; g.l.= 3; p<0.000005			$\chi^2_{CFMAF} = 90.13$ ; g.l.= 3; p<0.000005		

Tabla 3.2: Test de independencia entre el modo de vida y la composición mineralógica. FR2: *Fossil Record II*, CFMAF: *Compendium of Fossil Marine Animal Families*.

Modo de vida/ Edad geológica	FR2		TOTAL FR2	CFMAF		TOTAL CFMAF
	Infaunal	Epif+Semiinf		Infaunal	Epif+Semiinf	
Cámbrico-Devónico	18.3 <b>21</b> <sup>1.02</sup>	14.7 <b>12</b> <sup>-1.02</sup>	33	21.0 <b>23</b> <sup>0.7</sup>	15.0 <b>13</b> <sup>-0.7</sup>	36
Carbonífero-Pérmico	24.9 <b>19</b> <sup>-1.92</sup>	20.1 <b>26</b> <sup>1.92</sup>	45	32.1 <b>28</b> <sup>-1.24</sup>	22.9 <b>27</b> <sup>1.24</sup>	55
Mesozoico	59.8 <b>54</b> <sup>-1.4</sup>	48.3 <b>54</b> <sup>1.4</sup>	108	70.1 <b>65</b> <sup>-1.2</sup>	49.9 <b>55</b> <sup>1.2</sup>	120
Cenozoico	58.1 <b>67</b> <sup>2.19*</sup>	46.9 <b>38</b> <sup>-2.19*</sup>	105	63.7 <b>71</b> <sup>1.75</sup>	45.3 <b>38</b> <sup>-1.75</sup>	109
TOTAL	161	130	291	187	133	320
	$\chi^2_{FR2} = 8.35$ ; g.l.= 3; p<0.05			$\chi^2_{CFMAF} = 4.64$ ; g.l.= 3; p<0,21		

Tabla 3.3: Test de independencia entre el modo de vida y la edad geológica. FR2: *Fossil Record II*, CFMAF: *Compendium of Fossil Marine Animal Families*

Mineralogía / Carácter del mar con la edad	FR2		TOTAL FR2	CFMAF		TOTAL CFMAF
	Aragonito	Calcita		Aragonito	Calcita	
Ordovícico-Carbonífero inf. (C)	36,2 <b>37</b> <sup>0.28</sup>	15,9 <b>15</b> <sup>-0.28</sup>	52	38,7 <b>39</b> <sup>0.09</sup>	15,3 <b>15</b> <sup>-0.09</sup>	54
Carbonífero sup.-Triásico (A)	53,5 <b>43</b> <sup>-2.97**</sup>	23,5 <b>34</b> <sup>2.97**</sup>	77	62,4 <b>53</b> <sup>-2.56*</sup>	24,6 <b>34</b> <sup>2.56*</sup>	87
Jurásico-Cretácico (C)	72,3 <b>70</b> <sup>-0.59</sup>	31,7 <b>34</b> <sup>0.59</sup>	104	81,7 <b>78</b> <sup>-0.94</sup>	32,3 <b>36</b> <sup>0.94</sup>	114
Cenozoico (A)	73,0 <b>85</b> <sup>3.06**</sup>	32,0 <b>20</b> <sup>-3.06**</sup>	105	78,2 <b>91</b> <sup>3.26**</sup>	30,8 <b>18</b> <sup>-3.26**</sup>	109
TOTAL	235	103	338	261	103	364
	$\chi^2_{FR2} = 13,58$ ; g.l.= 3; p<0.005			$\chi^2_{CFMAF} = 13,06$ ; g.l.= 3; p<0.005		

Tabla 3.4: Test de independencia entre la composición mineralógica y el carácter del mar con la edad. FR2: *Fossil Record II*, CFMAF: *Compendium of Fossil Marine Animal Families*.

Mineralogía / Edad geológica			
	Aragonito	Calcita	TOTAL
Cámbrico-Devónico	30,8 <b>36</b> <sup>1.9</sup>	12,2 <b>7</b> <sup>-1,9</sup>	43
Carbonífero-Pérmico	41,5 <b>34</b> <sup>-2,41*</sup>	16,5 <b>24</b> <sup>2,41*</sup>	58
Mesozoico	82,3 <b>73</b> <sup>-2,39*</sup>	32,7 <b>42</b> <sup>2,39*</sup>	115
Cenozoico	79,4 <b>91</b> <sup>2,99**</sup>	31,6 <b>20</b> <sup>-2,99**</sup>	111
TOTAL	234	93	327
$\chi^2 = 17,5$ ; g.l. = 3; p < 0,0006			

Tabla 3.5: Test de independencia entre la composición mineralógica y la edad geológica. Datos tomados para las familias del *Fossil Record II*.

Modo de vida / Mineralogía			
	Infaunal	Epif + Semiinf	TOTAL
Aragonito	81,7 <b>111</b> <sup>9,66***</sup>	54,3 <b>25</b> <sup>-9,66***</sup>	58
Calcita	31,3 <b>2</b> <sup>-9,66***</sup>	20,7 <b>50</b> <sup>9,66***</sup>	115
TOTAL	234	93	327
$\chi^2 = 93,4$ ; g.l. = 1; p < 0,00001			

Tabla 3.6: Test de independencia entre el modo de vida y la composición mineralógica. Datos tomados para las familias del *Fossil Record II*.

<b>Modo de vida / Edad geológica</b>			
	Infaunal	Epif + Semiinf	TOTAL
Cámbrico-Devónico	19,1 <b>21</b> <sup>0,71</sup>	13,9 <b>12</b> <sup>-0,71</sup>	43
Carbonífero-Pérmico	28,9 <b>24</b> <sup>-1,54</sup>	21,1 <b>26</b> <sup>1,54</sup>	58
Mesozoico	67,7 <b>63</b> <sup>-1,12</sup>	49,3 <b>54</b> <sup>1,12</sup>	115
Cenozoico	64,2 <b>72</b> <sup>1,86</sup>	46,8 <b>39</b> <sup>-1,86</sup>	111
TOTAL	234	93	327
$\chi^2 = 5,45$ ; g.l. = 3; $p < 0,15$			

Tabla 3.7: Test de independencia entre el modo de vida y la edad geológica. Datos tomados para las familias del *Fossil Record II*.

<b>Mineralogía / Carácter del mar con la edad</b>			
	Aragonito	Calcita	TOTAL
Ordovícico - Carbonífero Inf (C)	38,7 <b>39</b> <sup>0,11</sup>	15,3 <b>15</b> <sup>-0,11</sup>	43
Carbonífero Sup -Triásico (A)	61,6 <b>52</b> <sup>-2,63*</sup>	24,4 <b>34</b> <sup>2,63*</sup>	58
Jurásico - Cretácico (C)	80,2 <b>78</b> <sup>-0,56</sup>	31,8 <b>34</b> <sup>0,56</sup>	115
Cenozoico (A)	79,5 <b>91</b> <sup>2,9**</sup>	31,5 <b>20</b> <sup>-2,9**</sup>	111
TOTAL	234	93	327
$\chi^2 = 11,4$ ; g.l. = 3; $p < 0,01$			

Tabla 3.8: Test de independencia entre la composición mineralógica y el carácter del mar con la edad. Datos tomados para las familias del *Fossil Record II*.

<b>Duración de los géneros / Época</b>				
	Trias Inf	Trias Md	Trias Sup	TOTAL
0 - 15 ma	8,26 <b>6</b> <sup>-1,09</sup>	21,25 <b>15</b> <sup>-2,16*</sup>	31,48 <b>40</b> <sup>2,8**</sup>	61
15 - 100 ma	8,26 <b>4</b> <sup>-2,05</sup>	21,25 <b>30</b> <sup>3,02**</sup>	31,48 <b>27</b> <sup>-1,48</sup>	61
> 100 ma	4,47 <b>11</b> <sup>3,74**</sup>	11,5 <b>9</b> <sup>-1,03</sup>	17,03 <b>13</b> <sup>-1,58</sup>	33
TOTAL	21	54	80	155
$\chi^2 = 22,23$ ; g.l. = 4; $p < 0,0003$				

Tabla 3.9: Test de independencia entre la duración de los géneros en millones de años (ma) y la época. Trias Inf: Triásico Inferior, Trias Md: Triásico Medio, Trias Sup: Triásico Superior. Datos filtrados procedentes del *Compendium of Fossil Marine Animal Genera* para moluscos bivalvos.

<b>Modo de vida \ Época</b>				
	Trias Inf	Trias Md	Trias Sup	TOTAL
Epifaunal	12,68 <b>13</b> <sup>0,15</sup>	32 <b>40</b> <sup>2,75*</sup>	51,32 <b>43</b> <sup>-2,7*</sup>	96
Infaunal	8,32 <b>8</b> <sup>-0,15</sup>	21 <b>13</b> <sup>-2,75*</sup>	33,68 <b>42</b> <sup>2,7*</sup>	63
TOTAL	21	53	85	159
$\chi^2 = 8,47$ ; g.l. = 2; p < 0,015				

Tabla 3.10: Test de independencia entre el modo de vida y la época. Trias Inf: Triásico Inferior, Trias Md: Triásico Medio, Trias Sup: Triásico Superior. Datos filtrados procedentes del *Compendium of Fossil Marine Animal Genera* para moluscos bivalvos.

<b>Duración \ Modo de vida</b>			
	Epifaunal	Infaunal	TOTAL
0 - 15 ma	41,6 <b>48</b> <sup>2,23</sup>	20,4 <b>14</b> <sup>-2,23</sup>	62
15 - 40 ma	24,83 <b>24</b> <sup>-0,33</sup>	12,17 <b>13</b> <sup>0,33</sup>	37
40 - 100 ma	15,43 <b>13</b> <sup>-1,17</sup>	7,57 <b>10</b> <sup>1,17</sup>	23
> 100 ma	22,14 <b>19</b> <sup>-1,31</sup>	10,86 <b>14</b> <sup>1,31</sup>	33
TOTAL	104	51	155
$\chi^2 = 5,6$ ; g.l. = 3; p < 0,14			

Tabla 3.11: Test de independencia entre la duración de los géneros y el modo de vida. Datos filtrados procedentes del *Compendium of Fossil Marine Animal Genera* para moluscos bivalvos.

<b>Duración de los géneros / Época</b>				
	Trias Inf	Trias Md	Trias Sup	TOTAL
0 - 15 ma	6,0 <b>6</b> <sup>0,02</sup>	20,4 <b>16</b> <sup>-1,42</sup>	37,7 <b>42</b> <sup>1,33</sup>	64
15 - 100 ma	9,4 <b>7</b> <sup>-1,16</sup>	32,2 <b>32</b> <sup>-0,05</sup>	59,4 <b>62</b> <sup>0,74</sup>	61
> 100 ma	3,6 <b>6</b> <sup>1,45</sup>	12,4 <b>17</b> <sup>1,75</sup>	22,9 <b>16</b> <sup>-2,51*</sup>	33
TOTAL	19	65	120	204
$\chi^2 = 7,51$ ; g.l. = 4; p < 0,11				

Tabla 3.12: Test de independencia entre la duración de los géneros en millones de años (ma) y la época. Trias Inf: Triásico Inferior, Trias Md: Triásico Medio, Trias Sup: Triásico Superior. Datos presentados en esta *Tesis*.



<b>Modo de vida \ Época</b>				
	Trias Inf	Trias Md	Trias Sup	TOTAL
Epifaunal	12,1 <b>15</b> <sup>1,45</sup>	41,4 <b>49</b> <sup>2,37*</sup>	76,5 <b>66</b> <sup>-3,1**</sup>	130
Infaunal	6,9 <b>4</b> <sup>-1,45</sup>	23,6 <b>16</b> <sup>-2,37*</sup>	43,5 <b>54</b> <sup>3,1**</sup>	74
TOTAL	19	65	120	204
$\chi^2 = 9,68$ ; g.l. = 2; p < 0,008				

Tabla 3.13: Test de independencia entre el modo de vida y la época. Trias Inf: Triásico Inferior, Trias Md: Triásico Medio, Trias Sup: Triásico Superior. Datos presentados en esta *Tesis*.

<b>Duración \ Modo de vida</b>			
	Epifaunal	Infaunal	TOTAL
0 - 15 ma	40,8 <b>44</b> <sup>1,01</sup>	23,2 <b>20</b> <sup>-1,01</sup>	64
15 - 40 ma	42,7 <b>41</b> <sup>-0,53</sup>	24,3 <b>26</b> <sup>0,53</sup>	67
40 - 100 ma	21,7 <b>19</b> <sup>-1,04</sup>	12,3 <b>15</b> <sup>1,04</sup>	34
> 100 ma	24,9 <b>26</b> <sup>0,42</sup>	14,2 <b>13</b> <sup>-0,42</sup>	39
TOTAL	86	54	140
$\chi^2 = 1,94$ ; g.l. = 3; p < 0,58			

Tabla 3.14: Test de independencia entre la duración de los géneros y el modo de vida. Datos presentados en esta *Tesis*.

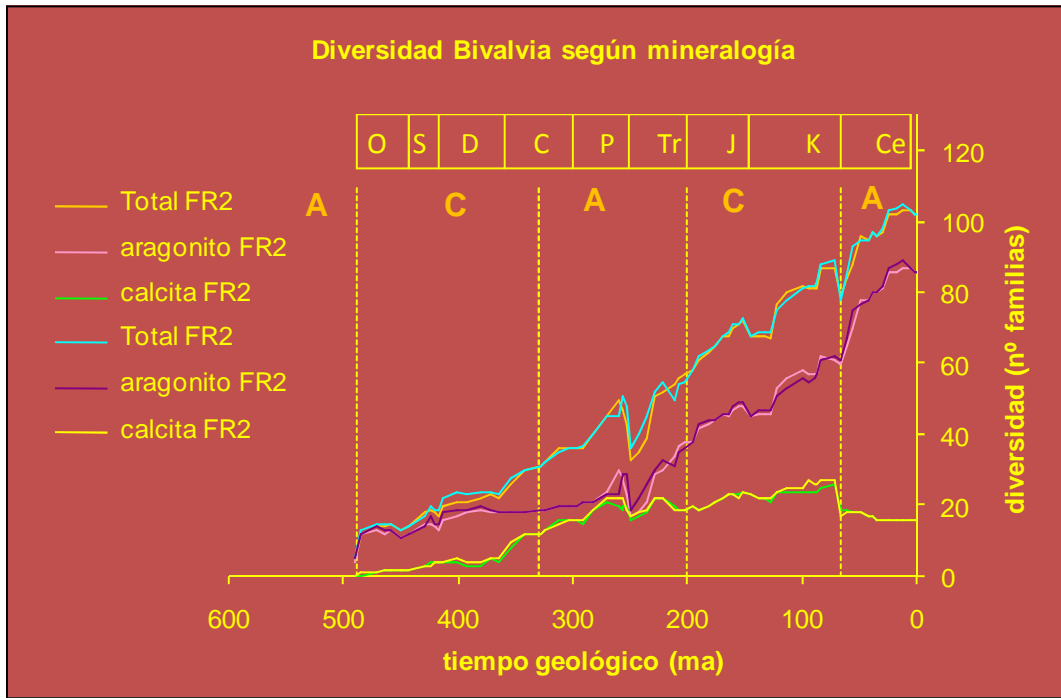


Figura 3.1. Diversidad de la Clase Bivalvia y los dos colectivos (aragonito y calcita). Líneas negras: datos del CFMAF; líneas grises: datos del FR2. Las divisiones verticales limitan intervalos de tiempo de mares aragoníticos (A) o mares calcíticos (C). Subdivisiones principales durante el Fanerozoico: O: Ordovícico, S: Silúrico, D: Devónico, C: Carbonífero, P: Pérmico, Tr: Triásico, J: Jurásico, Ce: Cenozoico.

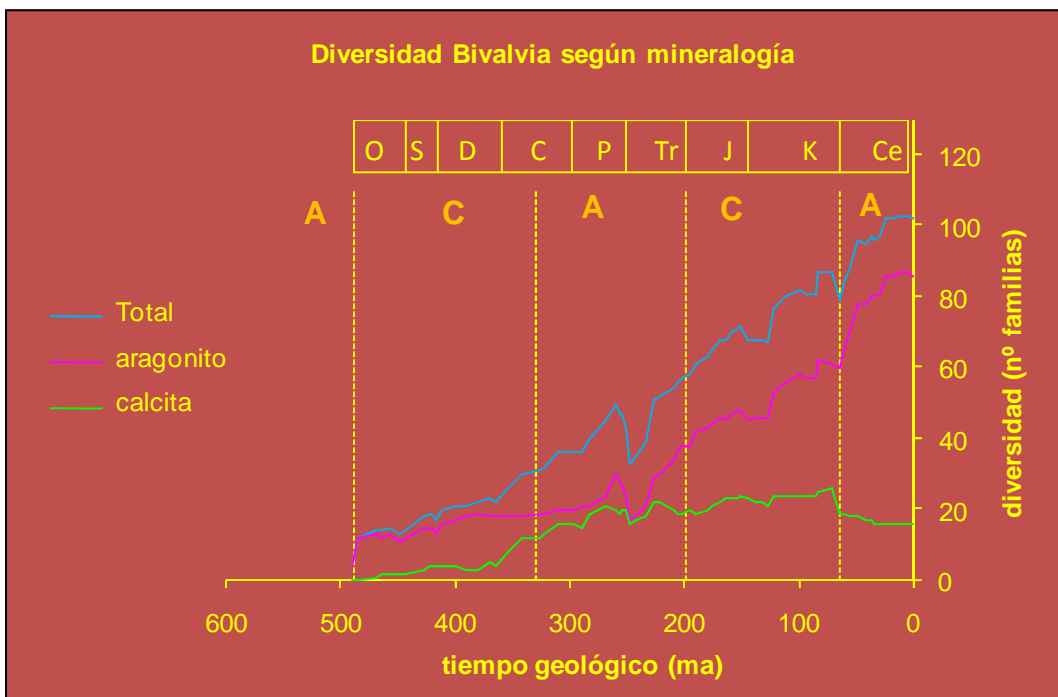


Figura 3.2. Diversidad de los bivalvos durante el Fanerozoico. A, mares aragoníticos; C, mares calcíticos. Subdivisiones principales durante el Fanerozoico: O: Ordovícico, S: Silúrico, D: Devónico, C: Carbonífero, P: Pérmico, Tr: Triásico, J: Jurásico, Ce: Cenozoico.

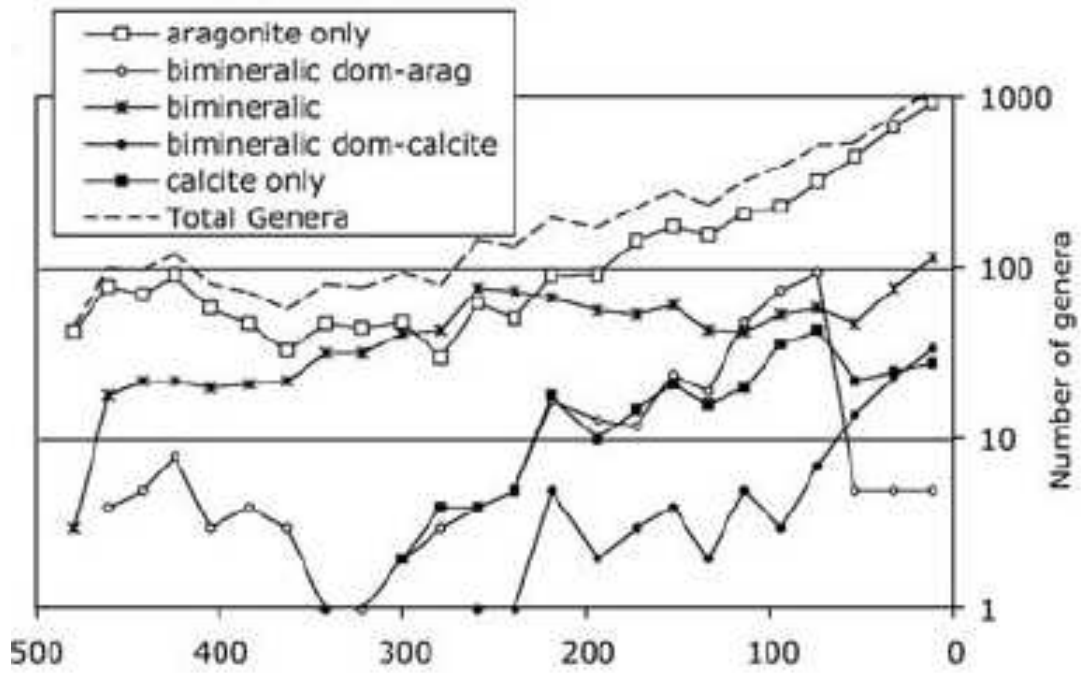


Figura 3.3. Tendencias durante el Fanerozoico en números absolutos y proporciones de géneros de bivalvos marinos diferenciando por la mineralogía de la concha (tomada de Kidwell, 2005)

## **Capítulo 4**

### **Dinámica de la Paleodiversidad de los Bivalvos originados en el intervalo Induense - Sinemuriense**

## 4. 1. Introducción

Los bivalvos constituyen una clase dentro del filo moluscos, que está ampliamente diversificada en la actualidad. Su historia, sin embargo, es muy antigua y se inicia en el Cámbrico inferior. Si bien durante el Paleozoico ya constituyó un grupo con una tendencia continúa a la diversificación (ver fig. 3.1 en lo referente a familias), es a partir del Mesozoico que se convierte en un grupo de alta expansión. Durante el Paleozoico coexistieron con los braquiópodos, sobre todo con los que se denominaron anteriormente articulados, que se diversificaron de una manera espectacular. Sin embargo, al final de la era, los braquiópodos quedaron muy diezmados, a causa de la gran extinción del límite P/T.

Los tiempos triásicos constituyeron, inicialmente, un tiempo de recuperación y, posteriormente, de diversificación de la biota. En esa época, muchos diseños de animales y plantas se perdieron o bien disminuyeron su diversidad, como es el caso de los braquiópodos. Sin embargo, también se asiste al nacimiento de novedades evolutivas o a la explotación de otras novedades que, por diversos motivos, fue imposible ensayarlas evolutivamente durante la era anterior. Sepkoski (1981, 1984) ha desarrollado el concepto de fauna evolutiva, como conjunto de familias de animales de distintos filos que covarían evolutivamente y cuya diversidad va en aumento hasta un clímax, para iniciar a continuación su declive. Cada declive se inicia con el ascenso de otra fauna evolutiva cuyos diseños, de alguna manera, se imponen a los anteriores. Sepkoski (1981, 1984) distinguía tres grandes faunas evolutivas: la *fauna cámbrica*, la *fauna paleozoica* y la *fauna moderna*. Las tres arrancarían del Neoproterozoico y sus nombres se deben, para las dos primeras, al intervalo temporal durante el cual alcanzan el clímax. Si los braquiópodos son elementos típicos de la fauna paleozoica, los bivalvos lo son de la moderna, ya que poseen un patrón de diversificación típico de esta última (fig. 3.1). Este esquema podría caracterizarse por una pequeña inflexión, por la cual la tasa de diversificación de la fauna en conjunto aumentaría inmediatamente después del Pérmico.

## 4. 2. Objetivos y metodología

El análisis mostrado en este capítulo contempla únicamente los géneros que han surgido durante el Triásico y el Jurásico temprano (Ol-Sin), es decir, las novedades de nuestro intervalo de estudio. Este conjunto de géneros se ha ido diversificando durante todo el intervalo; dicha diversidad es el producto de géneros que se originan y géneros que se extinguen simultáneamente durante el intervalo Ol-Sin. El objetivo propuesto es el estudio de la diversidad de ese conjunto, durante el intervalo Ol-Sin y durante los tiempos posteriores. Para estos últimos (a partir del Pliensbachiense), lógicamente, sólo hay extinción, ya que sólo nos interesa el destino de estos géneros. Trataremos separadamente el conjunto triásico (apartado 4.3) y el jurásico (apartado 4.4) y en ambos casos se tendrá en cuenta el total de los géneros y el desglose en dos categorías: epifaunal e infaunal. Para llevar a cabo nuestro objetivo consideraremos la diversidad de este colectivo desde varios puntos de vista. Por un lado, se analizará la diversidad de los géneros surgidos durante el intervalo y su posterior destino hasta la actualidad. Por otro lado, se realizará un estudio detallado de las tasas de originación, extinción y crecimiento del conjunto durante el intervalo de estudio considerado, en términos de



número de taxones en cada piso, divididos por su duración y por el número de taxones supervivientes que entran en el piso (Sepkoski, 1978). Por último, se hará uso del análisis de cohortes (Raup, 1978, 1987) para el estudio de los patrones de extinción. Este consiste en dar los datos de supervivencia de una cohorte de taxones. Una cohorte es el conjunto de taxones que se origina en un momento dado del tiempo geológico, una analogía con la cohorte de organismos de una población en ecología. La metodología a seguir consiste en unir los puntos de porcentaje de supervivientes mediante una quebrada. Las alineaciones, siempre con pendiente negativa, proporcionan una imagen cualitativa de las tasas de extinción y permiten compararlas. La base temporal para todos los análisis considerados ha sido tomada de Gradstein & Ogg (2004), al igual que en el resto de capítulos de esta tesis.

### **4. 3. El colectivo triásico y su destino**

#### **4. 3. 1. Una primera aproximación (datos *Compendium*)**

Para esta primera aproximación se han utilizado los datos ofrecidos por el *Compendium of Fossil Marine Animal Genera (Compendium)* de Sepkoski (2002). En este apartado se contemplan únicamente los géneros que han surgido durante el Triásico según el compendio de géneros mencionado. El análisis de estos datos ha dado lugar a diversos trabajos de investigación que han sido realizados para esta tesis (De Renzi & Ros, 2004, 2006a, b), los cuales han sido puestos al día, comprobando que los resultados se mantienen. El *Compendium* considera que surgen 209 géneros durante el Triásico. Después de filtrar los datos, eliminando sinonimias, subgéneros y taxones erróneamente considerados presentes en el Triásico, quedaron 170 géneros admitidos (De Renzi & Ros, 2004), de los cuales se han eliminado otros tantos en una segunda revisión y se han dejado en 155 géneros surgidos en este periodo.

#### **4. 3. 1. 1. Resultados**

##### **a) Originación de géneros durante el Triásico**

Estos 155 géneros surgen durante el Triásico tal como muestra la tabla 4.1. De ellos, 96 forman parte de la epifauna, mientras que otros 59 forman parte de la infauna y semiinfauna; estos últimos fueron considerados junto con la epifauna en términos tafonómicos (ver capítulo 3), pero en un contexto paleobiológico, han de asociarse con la infauna. La figura 4.1 ilustra parte la tabla 4.1 gráficamente y desdobra el total en géneros de epifauna e infauna; esta última incluye la semiinfauna, que no se mencionará a partir de ahora sino es para cuestiones específicas. Las curvas mostradas no son acumulativas, sino que sólo muestran los géneros que surgen en cada piso, sin contar para nada los de los pisos anteriores. Lo primero que llama la atención es cómo el número de géneros de la epifauna que surgen siempre supera, para cada piso, el de la infauna, a excepción de lo que ocurre en el Rhaetiense, en que ambas curvas se cruzan, con una leve superación de la infauna sobre la epifauna. Los datos brutos muestran, tanto para epifauna como para infauna, que durante el Carniense es cuando surgen más géneros (42), lo cual coincide para los máximos que alcanzan la epifauna (22) e infauna (20) durante el Triásico. Se aprecia que los números de géneros que surgen en cada piso van siendo cada vez más altos hasta alcanzar un clímax único. Atendiendo a los modos de vida, se observa un patrón muy parecido para la infauna. Sin embargo, la epifauna parece alcanzar un rellano a partir del Anisiense (21 géneros), con una ligera

disminución durante el Ladiniense (19 géneros), hasta alcanzar los 22 del Carniense. A partir de aquí, desciende la producción de nuevos géneros para cada colectivo y, por lo tanto, del número total, tal como se ve en la tabla 4.1.

### **b) La diversidad del conjunto de géneros surgidos durante el Triásico**

La segunda parte del análisis de datos brutos ya no se refiere a cómo surgen los géneros en cada piso, sino a la diversidad del conjunto triásico en cada uno de los mismos (veremos en el capítulo 5, la diversidad para todo el conjunto de géneros presentes en nuestro intervalo de estudio, incluyendo los supervivientes que llegan del Pérmico). Esta diversidad depende de: 1) los géneros que vienen del piso anterior y que continúan teniendo especies en el piso considerado, 2) los géneros que se originan en este último y que se añaden a los 1), y 3) los géneros existentes en el piso anterior y que no llegan al siguiente debido a su extinción. De esta manera, cada piso recoge la diversidad total existente: los géneros nuevos más aquéllos que han sobrevivido hasta entonces. En la figura 4.2 se observan estos balances, siguiendo el conjunto de géneros triásicos durante todo el período y hasta la actualidad. Es obvio que, si únicamente nos centramos en este conjunto, a partir del Jurásico ya no se consideraran nuevos géneros (originación) y sí extinción dentro del conjunto.

Al mismo tiempo, se observa que en la figura 4.2 hay tres curvas superpuestas: una de diversidad total y otras dos correspondientes a los colectivos de epifauna e infauna. La de diversidad total sería, para cada punto, la suma de los puntos correspondientes de las otras dos. Para este caso concreto, las curvas de diversidad de la epifauna y de la infauna *nunca* se cortan y la primera queda *siempre* por encima de la segunda. Ambas curvas de diversidad tienen un máximo. El máximo de diversidad de epifauna (54 géneros) coincide con el máximo de la curva de diversidad total (91 géneros) y ambos tienen lugar en el Carniense. Sin embargo, la máxima diversidad de la infauna (40 géneros) se da durante el Noriense, mientras que la diversidad total ya ha decaído para ese intervalo (85 géneros). Como se ve, los máximos de nuevos géneros de epifauna e infauna no coinciden para la diversidad total, sino que únicamente ocurre así con el máximo de novedades de la epifauna, y el Carniense no sólo es el intervalo de mayor producción de géneros de epifauna, sino también el de mayor diversidad total.

El final del Triásico viene marcado por una espectacular caída del Noriense al Rhaetiense, lo cual sería coherente con la extinción del final del Triásico. Sin embargo, la curva decreciente se prolonga con igual intensidad hasta el Hettangiense (el Jurásico más inferior). A partir de aquí, las curvas descendentes suavizan considerablemente su pendiente general. La pendiente de los géneros de epifauna casi se hace horizontal durante casi todo el Jurásico, mientras que durante el mismo tiempo, la diversidad de los géneros infaunales desciende más rápidamente. La curva de diversidad de los géneros de epifauna tiene un descenso brusco al final del Jurásico (pasa de 24 a 17 géneros), mientras que la de infauna sólo produce un pequeño escalón en el mismo momento (de 15 a 14 géneros). La extinción simultánea de ocho géneros (7 epifaunales y 1 infaunal) produce un escalón considerable en la curva de diversidad total al final del Jurásico. Al final del Cretácico inferior se da un pequeño escalón que afecta por igual a los colectivos de epifauna e infauna, que se habían estabilizado durante buena parte de esa época; ambos colectivos sólo pierden dos géneros cada uno, lo cual se pone de manifiesto algo más acentuadamente en la curva de diversidad total.

Finalmente, la diversidad de los dos colectivos y la total sufren un enorme descenso con la extinción del final del Cretácico. La diversidad total pierde 14 géneros (6 epifaunales y 8 infaunales). A partir de entonces las pérdidas son muy ligeras; a partir del Ypresiense, el conjunto de géneros surgidos del Triásico permanece estable y sin pérdidas hasta el presente. Como ya se ha dicho, el colectivo epifaunal corre más o menos paralelo al infaunal. Lo que queda actualmente de ambos, según los datos filtrados del *Compendium*, es un total de 11 géneros (8 epifaunales y 3 infaunales). Los epifaunales: *Pteria*, *Chlamys*, *Lima*, *Plicatula*, *Isognomon*, *Propeamussium*, *Barbatia* y *Lopha*; y los infaunales: *Nuculana*, *Cuspidaria* y *Pholadomya*. Considerando el momento de origen de estos géneros, se aprecia que los ocho de epifauna se distribuyen de la siguiente forma: uno se origina en el Induense, tres en el Anisiense, dos en el Carniense y otros dos en el Noriense. En cambio, los tres de la infauna se originan en el Induense, el Ladiniense y el Carniense.

### c) Análisis detallado de las tasas de originación, de extinción y de crecimiento del conjunto durante el Triásico

La figura 4.2 sólo da una idea global de lo que ocurrió con los géneros surgidos durante el Triásico y su destino final hasta el presente. Por espectacular que pueda parecer la aparición de géneros nuevos o la extinción de los ya existentes, sólo la medida de las tasas de originación, extinción y crecimiento del conjunto puede dar una idea de su carácter. Estas tres tasas sólo tienen sentido para el Triásico, puesto que para los tiempos posteriores, como ya se ha dicho, sólo va a tener sentido la extinción. La mejor manera de comprender la extinción, no sólo dentro del Triásico, sino también a través del resto del Fanerozoico, será el análisis de cohortes, como se verá en el apartado siguiente.

La expresión básica de cualquier tasa evolutiva que consideremos, para un intervalo temporal  $\Delta t$  y un número  $N_0$  de taxones supervivientes (en este caso, géneros) de intervalos anteriores al comienzo del intervalo considerado, será:

$$N / (N_0 \cdot \Delta t)$$

Donde  $N$  es el número de taxones originados, extintos o su diferencia dentro del intervalo, según la tasa sea de originación, extinción o crecimiento (ver Sepkoski, 1978). No sólo se va a calcular esas tasas para el conjunto total de los bivalvos que surgen dentro del Triásico; también se va a hacer para los dos colectivos en que se subdivide con respecto al modo de vida: epifaunales e infaunales (en estos últimos, se incluyen los semiinfaunales, tal como se dijo antes, dado el sentido paleobiológico que ello tiene); sin embargo, el  $N_0$  que usaremos será el total, a fin de poder referir el crecimiento de ambos efectivos al total. Teniendo en cuenta que las tasas han de ser referidas a intervalos temporales lo más semejantes posible (Sepkoski, 1981), se han fusionado los pisos del Triásico Inferior (Induense y Olenekiense) ya que son muy breves en relación al resto de pisos triásicos. Además, en este caso, existe una dificultad añadida, si consideramos ambos pisos por separado, durante el Induense sólo aparece un género infaunal y no sería posible hacer comparaciones con el resto de los infaunales, que constituye uno de los propósitos. Por ambos motivos y, sobre todo, por el segundo, hemos fusionado el Induense con el Olenekiense. Sin embargo, como número  $N_0$  de taxones supervivientes al comienzo del intervalo, hemos dado los del Induense, que son siete géneros (ver, por ejemplo, tabla 4.2).

Las tablas 4.2 y 4.3 dan las cifras brutas ( $n^{\circ}$  de géneros) de originación y extinción. En ellas hay una parte común (piso, duración  $-\Delta t-$  y  $N_0$  total) y una parte específica: géneros totales nuevos/extintos y géneros nuevos/extintos de epifauna y, lo mismo, de infauna. Las tablas 4.4 y 4.5 tienen la misma estructura, pero muestran las respectivas tasas. Las diferencias entre tasas de originación y extinción tanto totales como para el colectivo infaunal y epifaunal constituyen las respectivas tasas de crecimiento y se dan en la tabla 4.6. Las figuras 4.3, 4.4 y 4.5 son un resumen gráfico de las tres tablas de tasas (tablas 4.4, 4.5 y 4.6).

Atendiendo a las **tasas de originación** (tablas 4.2 y 4.4; fig. 4.3), se observa que en el intervalo Induense + Olenekiense son relativamente altas (en parte debido a que no estamos considerando los géneros supervivientes del Pérmico, los cuales serán tenidos en cuenta en el siguiente capítulo), pero la tasa de los epifaunales supera la de los infaunales. Ambas descienden paralelamente hasta el Anisiense y, a partir de aquí, no sólo descienden sino que tienden a igualarse y a correr casi superpuestas a partir del Carniense, pero ya no lo hacen en paralelo. Sólo durante el Rhaetiense, dentro de lo bajas que son, la tasa de los infaunales supera ligeramente la de los epifaunales. La tasa de los epifaunales decrece hasta un mínimo en el Rhaetiense, mientras que la de los infaunales tiene un ascenso durante el Carniense y, en definitiva, la tasa de originación total refleja la fluctuación de los infaunales, con todas sus inflexiones (ver también fig. 4.1).

En cuanto a las **tasas de extinción** (tablas 4.3 y 4.5 y fig. 4.4), se aprecia que es más alta para los epifaunales que para los infaunales hasta el Noriense, en donde se igualan. A partir de entonces, la tasa de extinción de los infaunales aumenta y supera la de los epifaunales. En este caso las pautas se invierten con respecto a las tasas de originación: los infaunales exhiben continuidad y aumento sin fluctuaciones para la tasa de extinción, desde el mínimo en el Anisiense, mientras que los epifaunales muestran un aumento de la tasa de extinción en el Carniense, en el mismo momento que los infaunales experimentaban un pico de originación. A partir de aquí, la tasa de extinción de los epifaunales desciende visiblemente en el Noriense y se alza casi inapreciablemente en el Rhaetiense. La tasa de extinción total esta vez casi refleja la fluctuación de la de la epifauna y refleja el fuerte incremento final de la de la infauna.

Finalmente, las **tasas de crecimiento** (tabla 4.6 y fig. 4.5) tampoco corren paralelas. Se inician altas en el Triásico inferior y comienzan a decrecer hasta alcanzar crecimiento negativo en el Noriense (para el total). Hasta el Ladiniense la tasa de crecimiento de los epifaunales es más alta que la de los infaunales. La pauta de continuidad no se rompe para los epifaunales, que llegan al crecimiento negativo en el Carniense, para alcanzar el crecimiento cero durante el Noriense y el Rhaetiense. En cambio, los infaunales alcanzan un pico de crecimiento durante el Carniense, simultáneo con su pico de tasa de originación y con el de tasa de extinción de los epifaunales, para luego descender a crecimiento negativo en el Noriense y el Rhaetiense. La tasa total no paraleliza ninguno de los dos colectivos.

#### d) Análisis de cohortes

El análisis de cohortes permite seguir un conjunto de géneros nuevos, en el caso que nos ocupa los que surgen durante el Triásico, a través del propio período y durante el resto del Fanerozoico hasta llegar a la actualidad. Hemos considerado como cohortes

sucesivas las integradas por géneros que aparecen en cada piso. Puesto que nuestro propósito es no sólo considerar el comportamiento ante la extinción de todo este conjunto, sino también ver como contribuyen a este fenómeno ambos colectivos (epifauna e infauna), sólo consideraremos cohortes a partir del Olenekiense, ya que durante el Induense sólo aparece un género infaunal, por lo cual no es comparable con la cohorte epifaunal de dicho piso.

La fig. 4.6 muestra las cohortes totales, que incluyen indistintamente los dos modos de vida. A primera vista se observa: 1) dentro del Triásico parece que las cohortes más modernas tienen cada vez tasas más altas de extinción (obsérvense las pendientes negativas progresivas), 2) al final del Triásico, casi todas experimentan una fuerte caída, coincidente con la extinción en masa que se da al final de dicho período; algunas lo hacen al final del Jurásico y otras al final del Cretácico, 3) rellanos de no extinción, lo que denota el carácter episódico. Sin embargo, esta figura, para mayor claridad, se desdobra en otras dos (4.7 y 4.8), dibujadas a la misma escala para facilitar la comparación, que permitirán ver mejor las regularidades.

La figura 4.7 muestra las cohortes olenekiense, anisiense y ladiniense. Las dos primeras se revelan como muy estables durante el resto del Mesozoico. En todo el intervalo, la **cohorte olenekiense** experimenta relativamente pocas pérdidas y la extinción de finales del Triásico la afecta relativamente poco. La cohorte se mantiene estable hasta el final del Campaniense, tras haber experimentado un pequeño episodio de extinción dentro del Cretácico, conteniendo aún un 35% de los géneros iniciales, que disminuyen al 29% tras la extinción del Cretácico terminal, para extinguirse al inicio del Paleoceno, en el Daniense.

La **cohorte anisiense** presenta un comportamiento semejante y discurre bastante paralela a la anterior durante el resto del Mesozoico. Ambas cohortes tienen en común que no se ven afectadas al final del Jurásico. Sin embargo, ambas difieren en la tasa de extinción al final del Triásico (obsérvense la mayor pendiente y mayor descenso de la cohorte Anisiense con respecto a la olenekiense), de tal manera que al final del Triásico, la anisiense sólo contiene un 30% de los géneros iniciales. Sin embargo, su tasa de extinción al final del Cretácico es mucho menor y, a diferencia de la cohorte olenekiense, sobreviven finalmente un 11% de géneros que llegan hasta la actualidad. Ambas cohortes presentan una estabilidad muy característica durante todo el Mesozoico.

Sin embargo, la **cohorte ladiniense** tiene cosas en común con las tres cohortes del Triásico superior y algunas diferencias. Difiere de ellas en: 1) ha sido la que ha sufrido mayores tasas de extinción durante el resto del Mesozoico, 2) no ha sido afectada por la extinción de finales del Cretácico, 3) su tasa de extinción intratriásica es la más alta de las que se han observado hasta ahora, de tal manera que en el Carniense ya sólo contiene un 26% de sus géneros iniciales y, tras la extinción rhaetiense, sólo permanece un 15%. Sin embargo, a pesar de que se estabiliza durante el Jurásico (al igual que la cohorte noriense), tiene otra pérdida importante cuando finaliza el período, con lo cual sólo quedan un 7% de los géneros iniciales. Esta extinción al final del Jurásico es el otro rasgo común con las cohortes del Triásico superior. Al final del Albiense se observa otro descenso, que la deja sólo con el 4% del total inicial. A partir de aquí, llega a la actualidad sin ser afectada por la crisis del final del Cretácico.

Las tres cohortes del Triásico superior (fig. 4.8) responden más al patrón de la



cohorte ladiniense, aunque sus tasas de extinción, aún siendo altas, son intermedias entre las de la cohorte ladiniense y las dos iniciales, olenekiense y anisiense. En conjunto, sus trayectorias van muy unidas. Las **cohortes carniense y rhaetiense** presentan varios episodios de extinción dentro del Jurásico y es, sobre todo, la cohorte rhaetiense, la que presenta mayor tasa de extinción dentro de este período; en cambio, la **cohorte noriense** es estable dentro del Jurásico, con una abrupta extinción al final del período, algo que comparte con las otras dos, como ya se ha dicho, y con la cohorte ladiniense; a excepción de la cohorte carniense, con un episodio de extinción dentro del Cretácico, hay estabilidad general para estas tres cohortes durante el Cretácico. Durante esta etapa, mantienen entre un 12 y un 17% de los géneros iniciales. La extinción cretácico-terciaria las afectó a las tres; la cohorte rhaetiense desapareció tras dicho evento. Las otras dos llegan al presente con más o menos un 7% de sus géneros iniciales.

Lo que nos muestra en cada una de estas cohortes es una mezcla de dos modos de vida respecto al sustrato: el modo de vida epifaunal y el modo de vida infaunal (incluido el semiinfaunal). Las figuras 4.9 y 4.10 muestran las **cohortes epifaunal e infaunal** respectivamente. Se puede observar, por comparación con las cohortes totales (fig. 4.6), que las cohortes epifaunales (fig. 4.9) presentan un patrón muy semejante al de las primeras y que, por tanto, este modo de vida es el que imprime el carácter, ya que el número de géneros es casi el doble. De este modo, las cohortes epifaunales olenekiense y anisiense se disponen de la misma manera que sus cohortes totales, y lo mismo la cohorte Ladiniense, aunque ésta tiene su extinción al final del Oxfordiense. En consecuencia, los géneros que llegan a la actualidad de la cohorte total ladiniense son exclusivamente infaunales (ver más adelante). Las cohortes epifaunales carniense, noriense y rhaetiense se sitúan intermedias, como las cohortes totales. Los infaunales por separado (fig. 4.10), muestran cómo su cohorte ladiniense no fue tan afectada por la extinción y sí que lo fue su cohorte carniense. Examinaremos las cohortes de epifaunales e infaunales piso por piso, para entender mejor lo que sucede.

Las cohortes infaunales olenekiense, anisiense y ladiniense (figs. 4.11, 4.12 y 4.13) están mucho menos afectadas por la extinción que las respectivas de epifauna (sus quebradas quedan por encima de las quebradas de epifauna); sin embargo, ni la cohorte de infauna del Olenekiense ni la del Anisiense superan el límite Cretácico - Terciario. Como ya se ha dicho, la cohorte de la epifauna ladiniense es la que imprime la pauta general de extinción a su cohorte total, por lo menos entre el Triásico y el Jurásico.

Sin embargo, en el Triásico superior (figs. 4.14, 4.15 y 4.16), prácticamente se invierte el patrón y lo más próximo a esa inversión se aprecia para el Carniense y el Rhaetiense (figs. 4.14 y 4.16). Se observa cómo las quebradas de epifauna quedan claramente por encima de las de infauna. En cambio, para la cohorte Noriense (fig. 4.15), la quebrada de epifauna queda por encima de la de la infauna durante el Jurásico y la situación pasa a invertirse durante el Cretácico; esa inversión tiene lugar con el evento de extinción común parcial que hemos observado al final del Jurásico. Ambas cohortes, de epifauna e infauna, rhaetienses desaparecen simultáneamente al final del Cretácico, con la gran extinción. Sin embargo, la cohorte noriense de infauna lo hace en el Paleoceno.

En resumen, en los infaunales se observa que las dos primeras cohortes (olenekiense y anisiense) y las dos últimas (noriense y rhaetiense), se extinguen. En cuanto a los

epifaunales, son la cohorte olenekiense, la ladiniense y la rhaetiense, las que no llegan al presente.

#### 4. 3. 1. 2. **Discusión**

Como ya se dijo en el capítulo 3, en paleobiología no puede olvidarse que los procesos tafonómicos pueden tener una influencia decisiva para sesgar los datos brutos del registro fósil. El análisis de tasas evolutivas y de extinción de los bivalvos ha de plantearse conociendo las cuestiones tafonómicas implicadas.

Desde el punto de vista ecológico y paleoecológico, el modo de vida infaunal facilita la supervivencia de los organismos que lo poseen; esto ya lo puso de manifiesto Stanley (1968) para los bivalvos. Sin embargo, si atendemos a las curvas de diversidad (fig. 4.2), los bivalvos infaunales están en minoría siempre con respecto a los epifaunales. Es cierto que sólo representan los géneros surgidos durante el Triásico, pero hubiera cabido esperar una explosión de géneros infaunales frente a una más ralentizada diversificación de la epifauna de bivalvos. Sin embargo, el cómputo total de este conjunto de géneros nos muestra 55 géneros de infauna frente a 96 de epifauna. Si consideramos otro grupo importante de organismos de epifauna, propio de la *fauna evolutiva paleozoica*, como son la antigua clase de los braquiópodos articulados, que actualmente ha sido desmembrada en otras tantas (Popov *et al.*, 1993), está claro que dicho grupo inicia su decadencia tras la gran extinción permo-triásica.

Durante el Mesozoico se produjo una revolución en las relaciones tróficas en los fondos marinos. Muchos organismos derivaron adaptaciones a la rotura de las estructuras esqueléticas protectoras (conchas, caparazones, etc.), a fin de poder devorar a los organismos que protegían; es lo que se ha venido en llamar *durofagia* (Vermeij, 1977). La durofagia incidiría sobre los organismos bentónicos, sobre todo los de la epifauna, lo que inició la decadencia de los taxones que la constituían (Vermeij, 1977; Skelton *et al.*, 1990). Es lógico pues que, a partir del momento en que surgen los durófagos, una defensa frente a estos sea el ocupar el interior del sustrato y, por tanto, favorecer la vida infaunal o endobentónica en general. Si bien los bivalvos han tenido siempre especies infaunales, fue con la adquisición de los sifones (Stanley, 1968) que la adaptación a tal tipo de vida alcanzó una mayor eficacia. Sin embargo, durante el Triásico no se encuentran evidencias directas de durofagia elevada sobre los bivalvos (Vermeij, 1983), así como tampoco se encuentra relación entre la infaunalización que se observa durante el Triásico para los bivalvos (McRoberts, 2001) o la aparición de conchas más gruesas durante el Jurásico (Vermeij, 1983) y el desarrollo de organismos durófagos. Sin embargo, muchos de los grupos durófagos aparecen durante el Triásico (McRoberts, 2001; Aberhan *et al.*, 2006), aunque no es hasta el Jurásico y Cretácico que su diversidad y abundancia comienzan a ser importantes y relacionables con la revolución marina Mesozoica (Aberhan *et al.*, 2006).

La cuestión, por todas estas razones, es cómo se explica el patrón que observamos. La razón estaría, en gran parte, en la conservación. Los géneros infaunales estrictos (la mayoría) son exclusivamente aragoníticos; si se consideran también los organismos semiinfaunales, que constituyen una minoría, los hay de aragonito exclusivamente, pero también bimineralicos. Los géneros de los bivalvos de la epifauna pueden ser totalmente aragoníticos, pero es infrecuente; lo más común es la presencia de ambos minerales, con la calcita de bajo contenido en Mg en la parte externa de la concha. Son los que mejor

se conservan y ello coincide con la experiencia de campo (De Renzi & Ros, 2002). Por otra parte, ya se vio que existiría un efecto específico de enrarecimiento tanto para el Triásico inferior como para el superior. Este enrarecimiento, por lo menos para el Triásico inferior, enmascararía el registro de la recuperación tras la extinción del límite Pérmico-Triásico. Habría un sesgo a favor de taxones eurícoros para dicha época. Si bien los géneros eurícoros no necesariamente tienen que estar integrados por especies cosmopolitas, esto sí que ocurre en el caso del Triásico inferior (Hallam & Wignall, 1997; Fraiser & Bottjer, 2007a). La norma general muestra que, inmediatamente después de una gran extinción, sobreviven formas oportunistas, entre otras (Harries *et al.*, 1996). Sin embargo, esta situación no suele prolongarse mucho en el tiempo; en cambio, aquí nos encontramos esta predominancia durante todo el Triásico inferior que, de acuerdo con Gradstein & Ogg (2004), duraría unos 6 ma. Además, en la mayoría de los casos se trata de taxones supervivientes (que veremos en el siguiente capítulo), como *Claraia* o *Promyalina* y no de novedades evolutivas, como pueden ser nuevos géneros, a excepción de *Eumorphotis* que tiene una gran distribución durante el Triásico inferior, aunque hay algunas citas del género durante el Pérmico Superior (ej. Posenato *et al.*, 2005), como ya se comentó en el capítulo 2, que se han tomado como dudosas. Por otra parte se confirmó en el capítulo anterior, aunque con menor nivel de significación, que habría un sesgo a favor de los géneros epifaunales para los de distribución geográfica más estrecha (estenocoros). Al ser los epifaunales bimineralizados en gran medida, volvemos a observar un problema de conservación, que es el causante del sesgo.

No obstante todo lo dicho, hay otra cosa que llama la atención: todos estos problemas de conservación afectan básicamente al registro de los tiempos triásicos, con sus enrarecimientos y sus ambientes restringidos (Márquez-Aliaga & De Renzi, 1990), pero ya no tanto al Jurásico y mucho menos al Terciario, que es el tiempo con menos problemas en este sentido. Se esperaría que ambas curvas (para epifaunales e infaunales) se cortaran en un momento dado (De Renzi & Ros, 2006), ya que por todo lo expuesto, los menos eficaces epifaunales mostrarían una tasa de extinción genérica mucho mayor que los infaunales considerados. Sin embargo, la curva de diversidad de los géneros de la epifauna durante el Jurásico es bastante estable en comparación con la de los géneros de la infauna, ésta desciende a mayor velocidad (recordemos que, a partir del Jurásico ya no consideramos la originación de géneros, porque sólo nos interesa el destino de los géneros triásicos) a causa de varios eventos episódicos menores de extinción. Al final del Jurásico, la epifauna es diezmada muy seriamente, mientras que la infauna lo es apenas. A partir de aquí, las curvas corren prácticamente paralelas, siempre con más pérdida para los géneros de infauna que para los de epifauna.

Se podría plantear la posibilidad de que estos nuevos géneros de la infauna representaran experimentos evolutivos más chapuceros (ver Frazzetta, 1975; De Renzi, 1988; De Renzi & Ros, 2004), frente a unas estrategias y adaptaciones desarrolladas durante el Paleozoico para el régimen epifaunal. El suave declive de la epifauna durante el Jurásico, que simultáneamente acompaña al más acentuado de la infauna durante el mismo período parece estar de acuerdo con este planteamiento, aunque la conservación también pudiera influir en incremento del declive de los últimos. Sin embargo, el fuerte escalón de la epifauna al final del período no ayuda a dicha interpretación. Otra cuestión es que hubiera, durante el Jurásico, una depuración de ambos colectivos a través de unas

condiciones que se harían especialmente duras para el colectivo epifaunal al final del período. Las tasas de originación y extinción durante el Triásico pueden ayudar a ver algo más.

Las tasas evolutivas están en función de tres factores, como ya se ha comentado anteriormente: en el numerador, los números de géneros (originados o extintos) que al ser mayores (o menores) tenderán a aumentarlas (o a disminuirlas). Este aumento (o disminución) está corregido por los otros dos factores que figuran en el denominador: las duraciones de los intervalos temporales, para los cuales estimamos las tasas, y los géneros supervivientes al inicio de los mencionados intervalos (para los comentarios que siguen, ver las tablas 4.2, 4.3, 4.4 y 4.5 y figs. 4.3 y 4.4). El aumento (o disminución) de uno (o ambos) de estos dos factores hará que las tasas disminuyan (o aumenten). En cuanto a la duración de los periodos, se ha intentado homogeneizar lo más posible la duración de los pisos del Triásico; desafortunadamente, ni aun fusionando todo el Triásico inferior se logra. Los intervalos Induense + Olenekiense, Anisiense y Ladiniense presentan duraciones comprendidas entre los 6 y 9 ma., que se pueden considerar más o menos homogéneas. Las duraciones de los pisos Carniense y Noriense presentan duraciones alrededor de los 12 ma., por lo cual son también homogéneas, pero mucho mayores en conjunto que las tres primeras. El Rhaetiense, sin embargo, queda por debajo en duración con respecto de los tres primeros, ya que sólo son 4 ma. Por tanto, las tasas estimadas para los tres primeros intervalos y para el Rhaetiense quedarán sobrevaloradas con respecto a las del Carniense y el Noriense. Si consideramos el segundo factor también pesa cuando es alto o bajo. De esta manera, si el número de géneros supervivientes al comienzo del intervalo es bajo y la duración también lo es, tendremos tasas muy altas. Es lo que ocurre para las tasas de originación para los colectivos epifaunal e infaunal en el intervalo Induense + Olenekiense, en que ambos factores son bajos, en parte debido a que no se consideran los supervivientes del Pérmico; en el caso de la tasa de extinción infaunal del Rhaetiense se aprecia un aumento brusco debido a la baja duración del intervalo y del número relativamente alto de extinciones de este colectivo en dicho piso. Es importante ver que, para duraciones relativamente homogéneas, una tasa evolutiva puede ser baja si el número de géneros supervivientes al inicio del intervalo es alto; por ejemplo, estos números son altos para el Ladiniense, Carniense, Noriense y Rhaetiense, cuya diversidad, además estará tanto en función de los géneros nuevos que se originen o se extingan como de los que ya existieran inicialmente en dichos pisos.

Veamos los problemas anteriormente planteados mediante el examen de las tasas de originación y extinción. La fig. 4.3 muestra un máximo de **originación** infaunal en el Carniense, mientras que los epifaunales tienen una tasa de originación decreciente desde el principio del Triásico. Si se compara con las tasas de **extinción** (fig. 4.4), se observa que se da una situación simétrica: los epifaunales tienen un máximo o pico de extinción en el Carniense y la tasa de extinción infaunal es creciente, pero mucho más baja que la epifaunal. Estamos frente a duraciones relativamente homogéneas y los números de taxones supervivientes al comienzo del intervalo, aunque altos, son también semejantes entre sí. El Carniense representa el máximo de originación y extinción brutas (tablas 4.2 y 4.3). Esa simetría coincidente en el mismo momento del tiempo geológico no tiene su explicación en la conservación, ya que los que experimentan el máximo en tasa de originación son los que se conservan peor (aragoníticos).

Una posible explicación podría ser que los mejor protegidos géneros infaunales, a causa de su modo de vida dentro del sustrato, puedan empezar a diversificarse con más facilidad. Esto, aunque la conservación no favorezca a sus conchas, dará lugar a un mayor impacto en el registro a pesar de todo. No así los géneros epifaunales, que empezarían a verse seriamente afectados por los nuevos riesgos que empezarían a incidir en la vida sobre los fondos marinos (Skelton *et al.*, 1990), pero aunque se han documentado casos de predación sobre bivalvos en el Triásico (Fürsich & Jablonski, 1984; Harper & Skelton, 1993), no hay evidencias para pensar que éste fuera el motivo del declive de los epifaunales frente a los infaunales durante el Triásico superior (McRoberts, 2001), ya que además, Fürsich & Jablonski (1984) documentan estas marcas de predación sobre bivalvos infaunales, en la mayoría de los casos. Aunque la revolución marina mesozoica (Vermeij, 1977) empezaría en el Triásico, no empezarían a ser importantes sus efectos hasta entrado el Jurásico (Aberhan *et al.*, 2006; Lucas & Tanner, 2008), si bien, Posenato (2008a) encuentra para el sur de los Alpes que los infaunales son predominantes sobre los epifaunales durante el Triásico Inferior y el Anisiense, hecho que relaciona con la diversificación de organismos durófagos. No se trataría de ningún tipo de competición entre modos de vida, sino de diferencias de eficacia en la respuesta frente a factores comunes que afectarían a ambos colectivos. De todas maneras, no podemos confundir los patrones de originación y extinción con los procesos que los causan. Se ha optado por una respuesta basada en la adaptación porque es, de alguna manera, la más aceptada; sin embargo, hasta que no se hagan otras consideraciones, sobre todo de carácter biomorfodinámico, que implica no sólo los aspectos morfológico-funcionales, sino también las limitaciones impuestas a la evolución morfológica por la filogenia y la fabricación, nuestras aseveraciones no tendrán mayor fundamento. La cuestión queda abierta.

Finalmente, el análisis de las cohortes puede aportar también alguna cosa al respecto. Las cohortes, si seguimos la misma línea de razonamiento, nos mostrarían el triunfo de los nuevos bivalvos de infauna, originados entre el Olenekiense y el Ladiniense, durante todo el Mesozoico, coincidiendo con la propuesta de infaunalización de Hallam (2001). Los diseños más tardíos (desde el Carniense hasta el final del Rhaetiense) experimentarían mayor tasa de extinción, por regla general. Sin embargo, sólo dos cohortes infaunales llegan al presente, la ladiniense y la carniense. La primera formaría parte de las que han tenido éxito durante el Mesozoico, aunque se ve seriamente afectada por el aparente evento de extinción del final del Jurásico, mientras que la carniense es todo lo contrario. Por otra parte, los epifaunales anisienses no tienen éxito durante el Mesozoico, mientras que los epifaunales carnienses, cuya cohorte sí es exitosa frente a la infaunal, pero que también ha sido afectada por la extinción que hemos observado para nuestro conjunto al final del Jurásico con los datos filtrados del *Compendium*. Todo lo expuesto, no parece conforme en mostrar una clara explicación adaptacionista.

#### **4. 3. 2. Comparación de resultados (*Tesis* vs. *Compendium*) para la diversidad de los bivalvos que surgen durante el Triásico**

Siguiendo el mismo esquema se comparan a continuación, los datos resultantes de la revisión efectuada en el capítulo 2 del presente trabajo (*Tesis*) y los datos anteriormente analizados.



#### 4.3.2.1. Resultados

##### a) Originación de géneros durante el Triásico

Los géneros considerados pasan de 155 (*Compendium*) a 204 (*Tesis*). Se distribuyen en 109 géneros epifaunales y 95 infaunales. Los epifaunales a penas han aumentado con respecto a los 96 dados por Sepkoski, pero el número de infaunales que se consideran casi duplican los del *Compendium* (59) tras la revisión realizada. Si se comparan las figuras 4.1 (datos *Compendium*) y 4.17 (datos *Tesis*), se aprecian algunas diferencias: los infaunales no originan un número creciente de géneros y con un solo clímax en el Carniense (fig. 4.1), sino que comparten el esquema de los epifaunales, con un primer pico muy acentuado en el Anisiense y otro en el Carniense, separados por un valle que se corresponde con el Ladiniense (fig. 4.17). Durante el Carniense, la originación de infaunales, tal como muestra dicha figura, supera ligeramente la de epifaunales, por lo cual ambas curvas se cortan, algo que sólo ocurría antes del Rhaetiense con los datos del *Compendium*. El Ladiniense se muestra como un intervalo temporal durante el cual disminuye considerablemente la originación de géneros para ambos modos de vida, algo que con los datos de Sepkoski (fig. 4.1), únicamente afectaba a los epifaunales y al número total. Se detecta, a nivel global, la importancia del Anisiense en la originación total de nuevos géneros en ambos modos de vida, cosa que no quedaba clara con los datos del *Compendium*. Esto concuerda con los datos para los Alpes (Posenato, 2008a, b), China (Chen, 2003) y también a nivel global (McRoberts, 2001; Hautmann, 2007).

##### b) La diversidad del conjunto de géneros surgidos durante el Triásico

Si ahora se atiende a la diversidad de los géneros surgidos durante el Triásico según los datos revisados en esta tesis (fig. 4.18), como producto de originación y extinción en cada uno de los intervalos, y su destino hasta la actualidad, se observa que las curvas de epifaunales e infaunales, al contrario de lo que ocurría con los datos del *Compendium* (fig. 4.2) donde corrían prácticamente paralelas y bien separadas con la de los epifaunales por encima, van muy unidas y se cruzan en el Carniense y varias veces más durante el resto del Mesozoico, de manera que la diversidad infaunal supera ligeramente la diversidad epifaunal hasta cinco veces durante dicha era, para quedar definitivamente por encima a partir del Maastrichtiense y hasta la actualidad. Al contrario de lo que ocurría con los datos del *Compendium*, con los datos revisados en esta tesis se confirma algo que se esperaba (De Renzi & Ros, 2006) y que con los datos del *Compendium* seguía un patrón contrario: la ventaja selectiva de los bivalvos infaunales frente a los epifaunales. Sin embargo, llama la atención que se conserva el pico de diversidad epifaunal, así como el máximo de diversidad total durante el Carniense y el de diversidad de la infauna durante el Noriense. Otro aspecto importante que se aprecia es que al final del Jurásico no hay un declive brusco de ningún tipo, algo que sí tenía lugar para los datos de Sepkoski (fig. 4.2) para la curva de diversidad de los epifaunales y la de diversidad total, aunque si se hace ligeramente más rápido el descenso de diversidad para ambos modos de vida, epifaunal e infaunal, a partir del Kimmeridgiense. También permanece el fuerte descenso que se da al final del Cretácico, igual que con los datos del *Compendium*.

### c) Análisis detallado de las tasas de originación, de extinción y de crecimiento del conjunto durante el Triásico

En cuanto a las tasas de originación, extinción y crecimiento obtenidas con esta revisión de géneros (figs. 4.19, 4.20 y 4.21; tablas 4.10, 4.11 y 4.12) y con los datos del *Compendium* (figs. 4.3, 4.4 y 4.5) también se observan diferencias. El intervalo fusionado In + Ol representaba las mayores **tasas de originación** (los dos modos de vida y el total), que declinaban continuamente hasta el Ladiniense (fig. 4.3); en cambio, con los datos de esta tesis, la tasa de originación tiene para los tres casos considerados un aumento importante para el Anisiense y, eso sí, comparte con los datos del *Compendium* el mínimo en el Ladiniense. Nuestra aportación muestra *dos* máximos de tasas (Anisiense y Carniense) que coinciden con los dos máximos de originación que se dan en estos pisos. En ambos casos (figs. 4.19 y 4.3; tablas 4.10 y 4.4), se observa para el Carniense un máximo de tasa de originación. Sin embargo, la estimación de estas tasas con los datos de esta tesis difiere con las del *Compendium* en que, para este último, la tasa de originación de epifaunales disminuye continuamente desde el intervalo fusionado In + Ol hasta el Rhaetiense, mientras que nosotros observamos un *máximo carniense*, igual que con los infaunales. Además, la tasa de originación infaunal, aunque decreciente, queda ya por encima de la de los epifaunales hasta el final del Triásico, mientras que con los datos del *Compendium*, la tasa de originación de los infaunales solo quedaba por encima de la de los epifaunales durante el Rhaetiense.

Las **tasas de extinción** con los datos de esta tesis no siguen el patrón decreciente que se observaba con los datos del *Compendium* hasta el Anisiense para ambos modos de vida y la totalidad. Con los datos revisados (fig. 4.20 y tabla 4.11) se observa un máximo de extinción para el modo de vida infaunal, que repercute en la tasa de extinción total del grupo, que también se hace máxima para dicho momento del tiempo geológico; en cambio, la tasa de extinción para los epifaunales decrece muy ligeramente, aunque es superior a la de los infaunales. Sin embargo, la tasa de extinción desciende a un valor mínimo absoluto dentro del Ladiniense para los tres casos, algo que ya no se repetirá, aunque en el Noriense hay otro mínimo para los tres. Durante el Carniense, los dos modos de vida y la totalidad del grupo alcanzan un máximo de tasa de extinción, pero de menor importancia que el del Rhaetiense, cosa que no ocurría para los infaunales con los datos del *Compendium*, para los que además, iba creciendo su tasa de extinción hasta el final del Triásico. La tasa de extinción de los infaunales siempre permanece por debajo de la de los epifaunales hasta el Noriense, en que estos últimos quedan por debajo hasta el Rhaetiense, con lo cual se cortan las curvas. En el Rhaetiense, para ambas bases de datos, los dos modos de vida y la totalidad aumentan considerablemente sus tasas de extinción. Sin embargo, se mantiene que el pico carniense de originación infaunal que supera el epifaunal y que se corresponde con una mayor tasa de extinción de los epifaunales y menor de los infaunales para el mismo piso.

Finalmente, si se considera la **tasa de crecimiento** según la presente revisión (fig. 4.21 y tabla 4.12) concuerda en gran parte salvo para el Anisiense, para los infaunales y la totalidad, con las obtenidas con los datos del *Compendium*. El fuerte incremento que se observa en tasa de originación da lugar, a su vez, a un máximo en la de crecimiento; al mismo tiempo, la tasa de crecimiento de los infaunales permanece constante en el Anisiense. El resultado es un pico de crecimiento para dicho piso, cosa que no ocurría

con los datos del *Compendium* (fig. 4.5). Además, con los datos del *Compendium* observábamos crecimiento negativo durante el Noriense y el Retiense, debido en ambos casos con el crecimiento negativo de los infaunales, mientras que con los datos revisados en esta tesis solo observamos crecimiento negativo durante el Rhaetiense y para ambos modos de vida.

#### d) Análisis de cohortes

A diferencia de lo que hicimos en el apartado anterior (datos *Compendium*), con los datos revisados (datos *Tesis*) se pueden definir dos cohortes para el Triásico inferior, debido a que existen ya tres géneros de infauna en el Induense y no uno como ocurría con los datos del *Compendium*. Se consideran las cohortes totales desde el Induense hasta el Rhaetiense siguiendo su destino hasta la actualidad. En este apartado se contrastarán las cohortes basadas en los datos revisados (figs. 4.22) con las basadas en los datos del *Compendium* (fig. 4.6). En ambos casos, se observa una maraña de líneas, pero ya podemos observar dos diferencias importantes: 1) en la fig. 4.6, la cohorte ladiniense era la que presentaba la pendiente más pronunciada, sin embargo, con los datos revisados, es la cohorte carniense la que ocupa su lugar; 2) además, si bien con los datos del *Compendium* había dos cohortes que desaparecían, una al final del Maastrichtiense (la rhaetiense) y otra al final del Daniense (la induense-olenekiense), con nuestros datos todas llegan a la actualidad.

Al igual que en el caso del análisis de diversidad de los datos del *Compendium*, se desglosan a continuación las distintas cohortes: Triásico inferior (fig. 4.23), Triásico Medio (fig. 4.24) y Triásico Superior (4.25). En este caso, al tener cohortes para los dos pisos del Triásico inferior se ha optado por tres gráficas en vez de dos como en el caso del *Compendium* (figs. 4.7 y 4.8).

La **cohorte induense** (fig. 4.23) muestra estabilidad total desde el comienzo del Jurásico hasta el final del Cretácico, a diferencia de lo que ocurre en la fig. 4.7 (*Compendium*) para la cohorte induense-olenekiense. En esta última se observa estabilidad durante el Jurásico y parte del cretácico, pero ésta se rompe dos veces durante este período y su historia finaliza en el Daniense, como ya se vio. En cambio, la cohorte induense (datos *Tesis*) tiene una fuerte decadencia a partir de la gran extinción finicretácica, que continúa durante el Daniense y el Selandiense, para estabilizarse después y llegar a la actualidad. La **cohorte olenekiense** (fig. 4.23) presenta una estabilidad relativa durante el Triásico, pero muestra un fuerte declive que se inicia a partir del Noriense y continúa hasta el Cretácico inferior (final del Hauteriviense) en que se alternan tres episodios fuertes de extinción que alternan con dos fases de estabilidad. A partir del Barremiense hay estabilidad hasta el presente. Así, no se observa un comportamiento típicamente mesozoico (estabilidad total durante la era) más que para la cohorte induense.

Las cohortes del Trías medio (la **anisiense** y la **ladiniense**) tienen un comportamiento muy entrelazado hasta el Aptiense (fig. 4.24). En la base del Albiense comienza su divergencia, pero con una separación no muy abrupta; ambas cohortes son afectadas por la extinción finicretácica, pero la ladiniense lo es de una manera más intensa. Lo único que tienen en común estas cohortes con las ofrecidas para los datos del *Compendium* es una mayor tasa de extinción para la cohorte ladiniense durante el Triásico. Sin embargo, difieren en que para estos últimos datos (*Compendium*) se

aprecia una fuerte divergencia entre ambas cohortes ya a partir del Triásico superior (fig. 4.7): la cohorte anisiense se estabiliza mucho a partir del final del Triásico y hasta el Cretácico superior, pero la ladiniense no lo hace durante el resto del Mesozoico, aunque se estabiliza totalmente desde el Cretácico superior hasta la actualidad, sin ser afectada por la extinción del final del Cretácico.

Finalmente, y a diferencia de las cohortes representadas en la fig. 4.8 mediante los datos del *Compendium*, las tres cohortes del Triásico superior son las que exhiben mayores pendientes y, por tanto, mayores tasas de extinción internas (fig. 4.25), siendo la **cohorte carniense** construida con los datos revisados (datos *Tesis*) la que posee mayor pendiente, siendo la más afectada al final del Daniense, aunque se estabiliza totalmente desde entonces hasta la actualidad. En este gráfico se observa como la cohorte noriense y la rhaetiense divergen significativamente desde el final del Triásico hasta el Cretácico superior (base del Maastrichtiense), momento a partir del cual, continúan paralelas y próximas desde el final del Cretácico hasta el presente. Las tres cohortes son afectadas por la extinción finicretácica, seguida de un episodio de extinción mayor al final del Daniense, a diferencia de lo observado con el *Compendium*. Los episodios de extinción que alternan con fases de estabilidad total son comunes a las tres cohortes en ambas bases de datos. Sin embargo, para los datos del *Compendium*, la cohorte rhaetiense se extingue al final del Cretácico.

Finalmente, al igual que en el caso anterior (datos *Compendium*) se desglosan estas cohortes según modos de vida (figs. 4.26, para **epifauna** y 4.27, para **infauna**). En este caso se incluye la cohorte Induense, que cuenta inicialmente con tres géneros, a diferencia de los datos anteriormente analizados (*Compendium*), en los que al no haber más que un género infaunal que surgiera en el Induense, sólo se hicieron cohortes del Olenekiense al Rhaetiense (figs. 4.9, 4.10 y siguientes). Se puede destacar que, aunque con los datos revisados no hay cohortes totales (ver fig. 4.22) que se extingan y, por tanto, llegan a la actualidad, sí que existen cohortes según modo de vida que se extinguen, al igual que con las cohortes de modos de vida elaboradas según el *Compendium*. Las dos cohortes **induenses** (fig. 4.28), que no tienen correspondencia en el estudio anterior, como ya hemos dicho; la cohorte infaunal llega hasta la actualidad, mientras que la epifaunal desaparece al final del Cretácico. Ahora bien, en los casos comparables (Olenekiense – Rhaetiense), apenas hay coincidencia. Para el **Olenekiense** (*Compendium*; figs. 4.9, 4.10 y 4.11), las cohortes epifaunal e infaunal se extinguen casi simultáneamente al final del Cretácico (la epifaunal lo hace un poco después, al final del Daniense). Sin embargo, con nuestros datos revisados (*Tesis*; figs. 4.26, 4.27 y 4.29), sólo la cohorte infaunal termina al final del Valanginiense (Cretácico inferior), mientras que la epifaunal llega al presente. De las cohortes **anisienses** (*Compendium*; figs. 4.9, 4.10 y 4.12), la infaunal desaparece con la gran extinción de finales del Cretácico; en cambio, las dos cohortes anisienses (*Tesis*; figs. 4.26, 4.27 y 4.30) llegan hasta la actualidad. La cohorte **ladiniense** (*Compendium*; figs. 4.9, 4.10 y 4.13) contiene sólo la extinción de la cohorte epifaunal al final del Oxfordiense; en cambio, con los datos revisados (*Tesis*; figs. 4.26, 4.27 y 4.31) sólo se extingue la cohorte infaunal al final del Noriense. Las dos cohortes **carnienses** (*Compendium*; figs. 4.9, 4.10 y 4.14) llegan hasta el presente; sin embargo, con los datos revisados (*Tesis*; figs. 4.26, 4.27 y 4.32) la cohorte epifaunal se extingue al final del Cretácico. Para las dos cohortes **norienses** (*Compendium*; figs. 4.9, 4.10 y 4.15) la cohorte infaunal se extingue por completo al

final del Tanetiense, mientras que la cohorte de la epifauna perdura hasta el presente. Las cohortes norienses basadas en esta revisión (*Tesis*; figs. 4.26, 4.27 y 4.33) muestran que es la cohorte epifaunal la que se extingue al final del Cretácico; no así la infaunal, que llega hasta la actualidad. Finalmente, para las *dos* cohortes **rhaetienses**, según los datos del *Compendium* (figs. 4.9, 4.10 y 4.16), se produce la extinción de sus últimos géneros al final del Cretácico; sin embargo, las basadas en esta revisión (*Tesis*; figs. 4.26, 4.27 y 4.34) muestran únicamente la extinción de la cohorte de epifauna al final del Cretácico, mientras que la de la infauna llega hasta nuestros tiempos.

Si se comparan los patrones de las cohortes para cada uno de los pisos, se observa que: en el Olenekiense no se aprecia (*Tesis*; figs. 4.29) la superioridad infaunal mesozoica que se veía con los datos del *Compendium* (figs. 4.11), pero se mantiene más acentuada con esta revisión (*Tesis*; fig. 4.30) para el Anisiense que con los datos del *Compendium* (fig. 4.12). Tampoco hay superioridad infaunal en el Ladiniense (*Tesis*; fig. 4.31) a diferencia de lo que expresan los datos del *Compendium* (fig. 4.13). Sin embargo, hay una superioridad infaunal muy clara para el Noriense y el Rhaetiense (*Tesis*; figs. 4.33 y 4.34) que no aparecía en las cohortes construidas mediante los datos del *Compendium* (figs. 4.15 y 4.16). Para las cohortes carnienses, aunque parece haber una superioridad epifaunal durante el Mesozoico (*Tesis*; fig. 4.32), a partir del evento del límite Cretácico – Terciario, los infaunales superan a los epifaunales, aunque este evento de extinción y un segundo evento a finales del Daniense, también los afectan. Sin embargo, los datos del *Compendium* (fig. 4.14), mostraban a ambas cohortes llegando hasta el presente con los epifaunales superando a los infaunales.

#### 4. 3. 2. 2. Discusión

La base taxonómica revisada cambia muchas de las interpretaciones derivadas del *Compendium* una vez filtrado. En primer lugar, destacaba la preponderancia de epifaunales, tal como se refleja tanto en géneros originados por intervalo (*Compendium*; fig. 4.1) o la dinámica de la diversidad, desde el Triásico inferior hasta la actualidad (*Compendium*; fig. 4.2). Sin embargo, los nuevos datos muestran que los géneros que se originan en cada momento del Triásico lo hacen paralelamente y, en el Carniense, han surgido más infaunales que epifaunales (*Tesis*; fig. 4.17). Si se considera la diversidad total desde el inicio de los tiempos triásicos hasta la actualidad (*Compendium*; fig. 4.2), se observa una notable diferencia entre el pico carniense de los epifaunales (54 géneros) y el pico noriense de los infaunales (40 géneros); es decir, 14 géneros epifaunales más. Sin embargo, con los nuevos datos (*Tesis*; fig. 4.18), esta diferencia casi se anula: 66 epifaunales frente a 62 infaunales (cuatro géneros epifaunales más). Si se piensa en el aumento sustancial del número de taxones que supone la nueva base de datos, esta casi anulación de la diferencia, entre ambos colectivos, parece ser significativa, con lo cual la observada para la anterior base de datos pudo tener que ver con un típico error en el muestreo. Además, se cumple algo que ya habíamos dicho que esperábamos y que no se cumplía con los datos del *Compendium*: ambas curvas acabarían cruzándose a causa de la ventaja de ser infaunal (Stanley, 1977). No obstante, la baja proporción de géneros infaunales con respecto a los epifaunales hasta el Noriense también podría tener que ver con todo lo que hemos indicado acerca de la conservación.

Los datos del *Compendium* parecían apoyar en parte esta propuesta, ya que la crisis que parecía tener lugar a finales del Jurásico para los epifaunales hacía que las curvas de



diversidad de ambos colectivos se aproximasen pero sin llegar a juntarse; sin embargo con los datos revisados, las dos curvas se cortan varias veces durante el Mesozoico y a partir de la extinción finicretácica, la curva de los infaunales va por encima de los epifaunales hasta la actualidad. De todos modos, el colectivo infaunal se impone a partir del Noriense con los nuevos datos, algo que no ocurría nunca con los del *Compendium*.

En cuanto a la extinción rhaetiense, si se considera la fig. 4.2 (*Compendium*), se observa que hay una decadencia gradual desde el Noriense inferior hasta el final del Rhaetiense, con la extinción de 16 géneros de epifauna y 14 de infauna. Si consideramos los que se extinguen estrictamente al final del Rhaetiense, sólo hay 5 epifaunales y 12 infaunales, con lo cual se muestra un total de 17 géneros que se extinguen al final del Triásico, de todos los que surgieron durante el período; en la figura se observa una caída gradual. Sin embargo, para nuestros datos revisados tenemos que entre el inicio del Noriense y el final del Rhaetiense (*Tesis*; fig. 4.18) se extinguen 11 géneros epifaunales y 12 infaunales. Ahora bien, al final del Rhaetiense lo hacen 21 y 24, respectivamente, con un total de 45 géneros de todos los bivalvos surgidos dentro del Triásico (48 si contamos los tres géneros para los cuales no se ha podido establecer el modo de vida). La gráfica muestra esta caída abrupta. Esto nos indica que, al menos para los bivalvos, la extinción del final del período no fue algo que se gestara desde el Noriense, sino que sería real como gran extinción rhaetiense, aunque de menor intensidad que la permo-triásica en cuanto a número de taxones (véase por ej. Hautmann, 2007). En el caso del evento de finales del Triásico, se observa que la tasa de extinción es alta, pero también que la tasa de originación es baja, como se observa para el conjunto de invertebrados marinos (Bambach *et al.*, 2004). No parece concluirse de ninguna de las dos bases (*Tesis* y *Compendium*) que la extinción tuviera preferencias por ninguno de los dos colectivos, ni tampoco se concluye en otros estudios similares como el de McRoberts (2001). En consecuencia, esto sería un apoyo a la idea de que pudo ser causada por una crisis generalizada que traspasaría límites adaptativos y de nicho ecológico, aunque esto se verá en profundidad en el siguiente capítulo con los modos de vida desglosados en categorías menores para la diversidad total de los bivalvos en el intervalo de estudio (“Bambachian benthic megaguilts” *sensu* Droser *et al.* (1997) refiriéndose a las estrategias adaptativas de Bambach (1983)). Sin embargo, estamos describiendo un patrón y pensamos en uno de los procesos que podrían haberlo generado, ya que la otra explicación podría ser que los géneros que se extinguen, a pesar de la semejanza en número, pudieran ser los más propensos a la extinción por sus características.

Las tasas de extinción recalculadas para los nuevos datos presentan diferencias acusadas con las del *Compendium*. Así, según los datos de este último (*Compendium*; tabla 4.5), los cálculos dan una gran diferencia para los epifaunales ( $0,022 \text{ ma}^{-1}$ ) y los infaunales ( $0,054 \text{ ma}^{-1}$ ) en el Rhaetiense, algo más del doble para estos últimos (fig. 4.4). Esto parecería indicar una vulnerabilidad selectiva para la infauna. Sin embargo, con los datos revisados (*Tesis*; tabla 4.11) esta diferencia se reduce drásticamente, ya que para los géneros epifaunales tenemos una tasa de extinción  $0,054 \text{ ma}^{-1}$  y para los infaunales,  $0,061 \text{ ma}^{-1}$ . Estas tasas son prácticamente iguales desde el Noriense. Sin embargo, la tasa de originación es mayor para los epifaunales hasta el Carniense, momento en el cual ya es superior para los infaunales hasta el final del Triásico; en los pisos más antiguos, según los nuevos datos, la tasa de extinción para el colectivo

epifaunal supera ampliamente la del infaunal, aunque oscilan en paralelo (*Tesis*; fig. 4.20). Esto parecería corroborar, de alguna manera, la idea de modos de vida más vulnerables que otros hacia el final del período, aunque esto sí que pudo jugar un papel entre el Induense-Olenekiense y el Carniense.

Además se observa que para todos los pisos del Triásico (*Tesis*; tablas 4.10, 4.11 y 4.12), la tasa de originación siempre supera a la de extinción (tasa de crecimiento positiva), excepto en el caso del Rhaetiense. Se puede destacar que en el Carniense se observa una tasa de extinción alta (máximo relativo), sobre todo para los epifaunales (*Tesis*; fig. 4.20), mientras que la correspondiente tasa de originación es mayor para los infaunales.

Si se observa de nuevo, la curva de diversidad de la fig. 4.18, se aprecia que ambos colectivos decaen muy igualmente hasta llegar al final del Cretácico. Parece tomar cuerpo la idea de que estos diseños iniciales post-pérmicos, surgidos durante la recuperación y posterior diversificación dentro del Triásico, pudieran ser progresivamente superados por los nuevos diseños y que la inversión de ambas curvas al final del Cretácico pudiera ser una cuestión puramente aleatoria. Estamos ante un patrón y lo que se acaba de decir es uno de los posibles procesos que lo explicarían.

Finalmente, el análisis de las cohortes parece aclarar algunas cosas. Las cohortes del Triásico inferior y medio parecen las más estables. Las que surgen en el Triásico superior presentan muchos eventos de extinción episódica en proporción durante el resto del Mesozoico. Una posible explicación sería la progresiva colmatación de la biota, intensificando la competición en un ecoespacio cada vez más poblado (De Renzi & Ros, 2004; Hautmann, 2007) e, incluso, la competición difusa.

Si se estudian las cohortes desglosadas por modos de vida (datos *Tesis*), se advierte que el colectivo infaunal triunfa en el Anisiense, con su cohorte por encima de la epifaunal; lo mismo ocurre con la cohorte infaunal induense durante el Triásico, además, la epifaunal se extingue al final del Cretácico, y lo mismo ocurre con las cohortes epifaunales carniense, noriense y rhaetiense. Sin embargo, la cohorte infaunal carniense tiene un declive mucho mayor que la epifaunal a lo largo del Mesozoico. A su vez, las cohortes infaunales noriense y rhaetiense ya muestran una supervivencia mucho mayor, por encima de las cohortes epifaunales, que declinan mucho más rápido durante el Mesozoico. No se observan episodios de extinción simultáneos. Esto último es la razón por la cual las tres curvas de diversidad para epifaunales, infaunales y total de la fig. 4.18 presente un aspecto de mayor continuidad y disociación entre géneros epifaunales e infaunales, algo que no se observaba en las mismas curvas a partir de los datos del *Compendium* (fig. 4.2), con algunos declives episódicos simultáneos.

Por todo lo expuesto, parece que el final del Cretácico marca un punto de inflexión importante para estas cohortes de bivalvos originados durante el Triásico, con la eliminación simultánea de géneros epifaunales surgidos sucesivamente, comenzando por la cohorte epifaunal induense y siguiendo con las tres cohortes epifaunales del Triásico superior. Esto parecería apoyar de una manera más firme la idea de la ventaja adaptativa de ser infaunal.

#### 4. 4. Los géneros surgidos en el Jurásico temprano y su destino

En este caso, nos ocuparemos de los géneros surgidos en el Hettangiense y el Sinemuriense y su posterior destino. El estudio de sus tasas de originación y extinción se verá en el siguiente capítulo, en el marco del análisis de la diversidad total en el intervalo de estudio. En este apartado procederemos de forma distinta a los anteriores, mostrando primero los resultados obtenidos con los datos revisados y, posteriormente, efectuando su comparación con los del *Compendium*.

##### 4. 4. 1. Resultados

###### a) La diversidad en términos de géneros nuevos producidos durante la recuperación post-triásica

El Hettangiense representa el inicio de la recuperación de la extinción del final del Triásico que, como se ha comentado anteriormente, estuvo representada por el final de muchos géneros. En la figura 4.35 se muestra una curva de diversidad total y su desglose en las curvas correspondientes al colectivo epifaunal y al colectivo infaunal. La revisión efectuada en este trabajo muestra una diversidad inicial hettangiense de 21 géneros nuevos, a la que se añaden 15 géneros más sinemurienses. De los 21 géneros iniciales no se extingue ninguno en el Sinemuriense, con lo cual la diversidad de novedades aumenta hasta 36 en dicho piso, con un pico de diversidad para este último, tal como muestra la figura. A partir del Pliensbachiense sólo se considera la extinción de estos géneros ya que únicamente nos interesa el comportamiento de los géneros surgidos en los dos primeros pisos del Jurásico. A partir de dicho piso, la nueva diversidad declina muy rápidamente hasta el final del Berriasiense, a partir del cual permanece estable hasta el Albiense, con una nueva caída y una nueva estabilización entre el Coniaciense y el Maastrichtiense. La curva tiene una fuerte caída al final del Cretácico, que se prolonga hasta el final del Tanetiense; a partir de este momento se estabiliza, llegando hasta la actualidad con dos géneros supervivientes.

El desglose de esta curva según los dos modos de vida, epifaunal e infaunal, muestra la predominancia de los infaunales por encima de los epifaunales en el Sinemuriense, ya que los primeros (23 géneros) casi duplican los segundos (13 géneros). En cuanto a los epifaunales, presentan un declive acusado y continuo durante el intervalo Pliensbachiense – Bathoniense con una posterior estabilización que se prolonga hasta el final del Jurásico, momento a partir del cual vuelven a caer quedando reducidos a un género que se extingue al final del Cretácico.

El modo de vida infaunal presenta también un declive continuo entre el Pliensbachiense y el Bathoniense, con un primer rellano hasta el Calloviense, seguido de un segundo declive hasta el Kimmeridgiense, con un segundo rellano que se extiende hasta el Berriasiense, al final del cual se produce un segundo descenso, lo cual representa un ligero desplazamiento con respecto al escalón de extinción de los epifaunales al final del Cretácico. Es decir, que el colectivo de la infauna muestra también una extinción, pero algo retardada y no tan intensa como ocurría en los epifaunales. Con la excepción de este desplazamiento, los diferentes rellanos y escalones son los mismos que en la curva total, que desde el Berriasiense, además, se hace completamente paralela a la misma, ya que sólo permanece un género epifaunal hasta el final del Cretácico. Llama la atención que la diversidad infaunal está muy salpicada por extinciones episódicas (un total de siete) a partir del clímax sinemuriense,

con sólo tres para la diversidad epifaunal; esos siete episodios quedan reflejados en la curva total. A partir de entonces, la curva infaunal y la total se superponen, como es lógico.

### **Comparación con los datos del *Compendium***

Los patrones de diversidad en términos de géneros nuevos del *Compendium* (fig. 4.36) son parecidos a los basados en los datos revisados en: 1) el pico de diversidad en el Sinemuriense, 2) el declive inmediatamente posterior tanto para la totalidad como para epifaunales e infaunales y 3) el declive al final del Cretácico. Las diferencias están en 1) el mayor número de taxones del *Compendium* con respecto a nuestros datos, sobre todo el pico sinemuriense, aunque el número de epifaunales es el mismo en ambas bases de datos, los infaunales casi se triplican, 2) según los datos del *Compendium*, se extinguen tres géneros infaunales al final del Hettangiense, lo cual no ocurría con los datos revisados, con los cuales no se observa la extinción de ningún género en este momento en lo que a géneros nuevos se refiere y 3) al final del Jurásico, los infaunales muestran una caída de seis géneros, mientras que los epifaunales permanecen estables desde el Bathoniense hasta la base del Barremiense, a diferencia de lo que ocurre con los datos revisados, donde el escalón de extinción se daba al final del Jurásico para los epifaunales, pero con un salto de sólo tres géneros, para estabilizarse a un género hasta el final del Cretácico. Sin embargo, tal estabilidad cretácica no la vemos en los datos del *Compendium*, sino que hay tres rellanos, aunque de pequeño salto.

Finalmente, vale la pena remarcar que aquí también se da extinción episódica para los infaunales, pero que tan sólo existen seis episodios desde el Sinemuriense, y no los siete que había con los datos revisados. Además, los extremos temporales de los rellanos sólo coinciden para tres casos; el rellano que no aparece para el *Compendium* es el Cenomaniense-Turonense. Si ahora atendemos al colectivo epifaunal, frente a los tres episodios de extinción que se observaban con los datos revisados, con el *Compendium* hay cinco. Esto rompe el fuerte paralelismo presente, para los datos revisados, entre la curva de los infaunales y la curva total, ya que aquí se dan más escalonamientos de la curva epifaunal que no coinciden con los de la infaunal.

### **b) Las cohortes hettangiense y sinemuriense**

El análisis de cohortes nos describe como disminuye la supervivencia genérica de ambos conjuntos: el surgido en el Hettangiense y el posterior, surgido en el Sinemuriense, sin distinguir los modos de vida (fig. 4.37). La **cohorte hettangiense** llega con algo menos del 10% de su composición inicial al presente (dos géneros). La **cohorte sinemuriense** se extingue al final del Daniense.

La cohorte hettangiense muestra siete rellanos de duración variable que alternan con otros tantos episodios de extinción de diversa magnitud, con una fuerte caída al final del Cretácico que se prolonga hasta el final del Paleoceno (techo del Thanetiense), para estabilizarse hasta la actualidad. Los extremos de los siete rellanos coinciden con los siete rellanos de la curva del colectivo infaunal de los datos revisados. Según esto, los episodios de extinción que puntúan la curva de diversidad infaunal se corresponden básicamente con los de la cohorte hettangiense.

La cohorte sinemuriense decae de una manera cada vez más acentuada, para dar un rellano de extinción al final del Jurásico, en que queda reducida a dos géneros, que se

mantienen hasta la base del Daniense y se extinguen al final de este piso. Aquí se presentan cuatro episodios de extinción que alternan con tres rellanos. Dos de ellos se inician en los mismos momentos del Jurásico que para la cohorte hettangiense, pero no tienen la misma amplitud temporal. Existe, en contraste con la cohorte hettangiense, estabilidad a lo largo del Cretácico.

Si se atiende a las cohortes de ambos pisos para los colectivos de los dos modos de vida (fig. 4.38; al ser sólo cuatro cohortes, no se presentan las cohortes separadas como se hizo para las catorce cohortes triásicas). Si observamos las **cohortes de epifauna** (color azul oscuro) hettangiense (línea continua) y sinemuriense (línea discontinua), veremos que ambas tienen un brusco escalón de extinción al final del Jurásico que acaba con la primera de ellas. Después de este episodio de extinción, los epifaunales sinemurienses quedan estabilizados hasta el final del Cretácico, momento en el que desaparece por completo la cohorte. Se ha de decir que ambas cohortes epifaunales presentan diversos escalones, no simultáneos, durante el Jurásico. En cuanto a las **cohortes de infauna** (rosa), con los mismos tipos de línea para los respectivos pisos que en el caso anterior, se observa que la cohorte infaunal hettangiense presenta numerosos rellanos de distinta duración durante el Jurásico y el Cretácico, alternado con episodios de extinción de diversa magnitud que se hacen cada vez más intensos a partir de la base del Maastrichtiense hasta la base del Ypresiense donde alcanza la estabilidad con la que llega a la actualidad. Son siete rellanos de extinción que coinciden, salvo dos de ellos, con los siete rellanos de la cohorte total hettangiense, con lo cual ésta refleja el patrón de la infauna, al igual que lo hacía la curva de diversidad total. Esta cohorte presenta un declive menos intenso que la cohorte infaunal sinemuriense, que prácticamente sigue el patrón de los epifaunales de ambos pisos y desaparece por completo un poco después (final del Daniense) que la cohorte epifaunal surgida en la misma época.

### **Comparación con los datos del *Compendium***

En el análisis de cohortes es donde se encuentran las mayores diferencias con los datos del *Compendium*. La **cohorte hettangiense** tiene un patrón relativamente semejante en ambas bases de datos (*Tesis*: fig. 4.37; *Compendium*, fig. 4.39), aunque con un escalón de extinción al final del Jurásico que no presenta la basada en los datos revisados. Aquí no hay coincidencia entre la cohorte hettangiense y la curva infaunal generada mediante el *Compendium*; la cohorte presenta siete rellanos que alternan con siete episodios de extinción, mientras que la curva infaunal, con los mismos datos, sólo posee seis rellanos. La curva de diversidad total con dichos datos sí que posee siete rellanos; sin embargo, la cohorte presenta un primer rellano que no tiene la curva total de diversidad y, esta última, uno al final que no presenta la cohorte. Las mayores diferencias están en la **cohorte sinemuriense** según se utilice una u otra base de datos: 1) en la cohorte basada en el *Compendium*, hay supervivientes de la cohorte en la actualidad (un 7%), mientras que con los datos revisados, los últimos supervivientes se extinguen al final del Daniense; 2) al final del Jurásico, la intensidad con la que disminuye la supervivencia es distinta según los datos del *Compendium* (33%) y los datos revisados (13%); 3) la cohorte sinemuriense basada en el *Compendium* muestra varios rellanos durante el Cretácico, de los cuales el más extenso va desde la base del Barremiense hasta la del Maastrichtiense, mientras que según los datos revisados, la estabilidad se extiende desde el inicio del Cretácico hasta el Maastrichtiense, para caer



definitivamente dentro del Daniense.

En cuanto a las cohortes según modos de vida también se encuentran semejanzas y diferencias (*Compendium*, fig. 4.40; *Tesis*, 4.38): 1) según el *Compendium* hay dos cohortes que se extinguen al final del Cretácico, que son las cohortes epifaunales hettangiense y sinemuriense; estas cohortes tampoco llegan a la actualidad con los datos revisados, pero se extinguen en momentos distintos, al final del Jurásico la hettangiense y al final del Cretácico la sinemuriense; 2) según el *Compendium* las dos cohortes infaunales para ambos pisos tendrían géneros supervivientes actualmente, cosa que no ocurría con los datos revisados, donde sólo la cohorte infaunal hettangiense llegaría hasta la actualidad, mientras que la cohorte sinemuriense desaparece al final del Daniense, en un momento muy próximo al de la desaparición de los últimos supervivientes de la cohorte epifaunal sinemuriense.

Finalmente, las pendientes generales de las curvas de supervivencia taxonómica son mucho más suaves con los datos del *Compendium* que con los revisados, que presentan fuertes pendientes para las cohortes epifaunales y para la cohorte infaunal sinemuriense, sobre todo en lo que respecta al Jurásico. La cohorte infaunal hettangiense con los datos del *Compendium* cae hasta el 40% al final del Jurásico, para ir descendiendo escalones progresivamente más altos hasta el final del Daniense. Sin embargo, la cohorte infaunal hettangiense para los datos revisados, al final del Jurásico tiene todavía más de un 50% de supervivientes, para caer de un modo brusco al final del Maastrichtiense y no detener la caída hasta el final del Paleoceno, lo cual, también ocurre con los datos del *Compendium*, aunque mucho más atenuadamente.

#### 4. 4. 2. Discusión

Lo primero que llama la atención y además se da en ambas bases de datos, es que las cohortes epifaunales no alcanzan la actualidad, como ya se ha dicho. En el caso del *Compendium*, ambas cohortes infaunales llegan al presente mientras que con los datos revisados, solo la hettangiense lo haría. Además, la diversidad en términos de géneros nuevos para ambas bases de datos muestra la superioridad de los infaunales frente a los epifaunales, sobre todo en lo referente a la primera explosión, la hettangiense. Esto parece apoyar el proceso de infaunalización que comienza en el Triásico superior (McRoberts, 2001; esta tesis) y continua durante el Jurásico (Aberhan *et al.*, 2006).

Para los datos revisados, el número de géneros originados durante el Hettangiense (21) es prácticamente igual al de los que surgen durante todo el Triásico inferior (20), con la diferencia de duraciones en ambos intervalos de tiempo, 3.1 ma para el Hettangiense y 6 ma para el Induense + Olenekiense, por lo que aunque no se ha calculado la tasa de originación para este piso, sería menor, lo cual concuerda con la menor intensidad de la crisis del Rhaetiense en comparación con la permo-triásica, aunque todo esto se verá en profundidad en el siguiente capítulo. Sin embargo, durante el Sinemuriense surgen 15 géneros nuevos más, un número muy distinto a los 48 del Anisiense. Esto se debe a que la extinción permo-triásica dejó muchos nichos ecológicos vacíos que fueron rellenándose a lo largo del Triásico, cosa que no ocurre con la crisis del triásico-jurásico como veremos más adelante.

## **Anexo III**

### **Tablas y Figuras del Capítulo 4**

<b>Orígenes de los géneros de bivalvos durante el Triásico (<i>Compendium</i>)</b>	
<b>Piso</b>	<b>Número</b>
Induense	7
Olenekiense	14
Anisiense	27
Ladiniense	27
Carniense	42
Noriense	26
Rhaetiense	12
<b>TOTAL</b>	<b>155</b>

Tabla 4.1. Orígenes de los géneros de los bivalvos durante el Triásico. Se indican el número de géneros que aparecen en cada uno de los pisos que componen el Triásico.

<b>Originación durante el Triásico (<i>Compendium</i>)</b>					
<b>Piso</b>	<b>Duración</b>	<b>N<sub>0</sub> total</b>	<b>Nuevos</b>	<b>Nuevos epi.</b>	<b>Nuevos inf.</b>
Indu + Ole	6	7	21	13	8
Anisiense	8	15	27	21	6
Ladiniense	9	37	27	19	8
Carniense	11,5	49	42	22	20
Noriense	12,9	59	26	16	10
Rhaetiense	4	56	12	5	7

Tabla 4.2. Originación de los géneros de bivalvos durante el Triásico por pisos. La duración de los mismos se da en millones de años. La N<sub>0</sub> total representa los géneros supervivientes de los intervalos anteriores. La columna Nuevos representa el número de géneros nuevos surgidos en cada piso y las columnas que le siguen desglosan los datos en géneros epifaunales (epi.) e infaunales (inf.).

<b>Extinción durante el Triásico (<i>Compendium</i>)</b>					
<b>Piso</b>	<b>Duración</b>	<b>N<sub>0</sub> total</b>	<b>Extintos</b>	<b>Extintos epi.</b>	<b>Extintos inf.</b>
Indu + Ole	6	7	6	5	1
Anisiense	8	15	5	4	1
Ladiniense	9	37	15	12	3
Carniense	11,5	49	30	23	7
Noriense	12,9	59	30	16	14
Rhaetiense	4	56	17	5	12

Tabla 4.3. Extinción de los géneros de bivalvos durante el Triásico por pisos. La duración de los mismos se da en millones de años. La N<sub>0</sub> total representa los géneros supervivientes de los intervalos anteriores. La columna Extintos representa el número de géneros que se extinguen en cada piso y las columnas que le siguen desglosan los datos en géneros epifaunales (epi.) e infaunales (inf.).

<b>Tasas de originación durante el Triásico (<i>Compendium</i>)</b>					
<b>Piso</b>	<b>Duración</b>	<b>N<sub>0</sub> total</b>	<b>Tasa ori.</b>	<b>Tasa ori. epi.</b>	<b>Tasa ori. inf.</b>
Indu + Ole	6	7	0,500	0,310	0,190
Anisiense	8	15	0,225	0,175	0,050
Ladiniense	9	37	0,081	0,057	0,024
Carniense	11,5	49	0,075	0,039	0,035
Noriense	12,9	59	0,034	0,021	0,013
Rhaetiense	4	56	0,054	0,022	0,031

Tabla 4.4. Tasas de originación de géneros de los bivalvos durante el Triásico por pisos. La duración de los mismos se da en millones de años. La N<sub>0</sub> total representa los géneros supervivientes de los intervalos anteriores. La tasa de originación (Tasa ori.) por piso se desglosa en la tasa de originación para los géneros epifaunales (Tasa ori. epi.) e infaunales (Tasa ori. inf.).

<b>Tasas de extinción durante el Triásico (<i>Compendium</i>)</b>					
<b>Piso</b>	<b>Duración</b>	<b>N<sub>0</sub> total</b>	<b>tasa ext.</b>	<b>tasa ext. epi.</b>	<b>tasa ext. inf.</b>
Indu + Ole	6	7	0,143	0,119	0,024
Anisiense	8	15	0,042	0,033	0,008
Ladiniense	9	37	0,045	0,036	0,009
Carniense	11,5	49	0,053	0,041	0,012
Noriense	12,9	59	0,039	0,021	0,018
Rhaetiense	4	56	0,076	0,022	0,054

Tabla 4.5. Tasas de extinción de géneros de los bivalvos durante el Triásico por pisos. La duración de los mismos se da en millones de años. La N<sub>0</sub> total representa los géneros supervivientes de los intervalos anteriores. La tasa de extinción (Tasa ext.) por piso se desglosa en la tasa de extinción para los géneros epifaunales (Tasa ext. epi.) e infaunales (Tasa ext. inf.).

<b>Tasas de crecimiento del conjunto (<i>Compendium</i>)</b>					
<b>Piso</b>	<b>Duración</b>	<b>N<sub>0</sub> total</b>	<b>tasa crto.</b>	<b>tasa crto.epi.</b>	<b>tasa crto.inf.</b>
Indu + Ole	6	7	0,357	0,190	0,167
Anisiense	8	15	0,183	0,142	0,042
Ladiniense	9	37	0,036	0,021	0,015
Carniense	11,5	49	0,021	-0,002	0,023
Noriense	12,9	59	-0,005	0,000	-0,005
Rhaetiense	4	56	-0,022	0,000	-0,022

Tabla 4. 6. Tasas de crecimiento de los géneros de bivalvos durante el Triásico por pisos. La duración de los mismos se da en millones de años. La N<sub>0</sub> total representa los géneros supervivientes de los intervalos anteriores. La tasa de crecimiento (Tasa crto.) por piso se desglosa en la tasa de crecimiento para los géneros epifaunales (Tasa crto. epi.) e infaunales (Tasa crto. inf.).

<b>Orígenes de los géneros de bivalvos durante el Triásico (<i>Tesis</i>)</b>	
<b>Piso</b>	<b>Número</b>
Induense	8
Olenekiense	11
Anisiense	48
Ladiniense	17
Carniense	62
Noriense	41
Rhaetiense	17
TOTAL	204

Tabla 4.7. Orígenes de los géneros de los bivalvos durante el Triásico. Se indica el número de géneros que aparecen en cada uno de los pisos que componen el Triásico.

<b>Originación durante el Triásico (<i>Tesis</i>)</b>					
<b>Piso</b>	<b>Duración</b>	<b>N<sub>0</sub> total</b>	<b>Nuevos</b>	<b>Nuevos epi.</b>	<b>Nuevos inf.</b>
Indu + Ole	6	8	19	12	7
Anisiense	8	14	48	30	18
Ladiniense	9	49	17	12	5
Carniense	11,5	59	62	29	33
Noriense	12,9	79	41	19	22
Rhaetiense	4	98	17	7	10

Tabla 4.8. Originación de los géneros de bivalvos durante el Triásico por pisos. La duración de los mismos se da en millones de años. La N<sub>0</sub> total representa los géneros supervivientes de los intervalos anteriores. La columna Nuevos representa el número de géneros nuevos surgidos en cada piso que se desglosan en géneros epifaunales (epi.) e infaunales (inf.).

<b>Extinción durante el Triásico (<i>Tesis</i>)</b>					
<b>Piso</b>	<b>Duración</b>	<b>N<sub>0</sub> total</b>	<b>Extintos</b>	<b>Extintos epi.</b>	<b>Extintos inf.</b>
Indu + Ole	6	8	5	4	1
Anisiense	8	14	13	9	4
Ladiniense	9	49	7	4	3
Carniense	11,5	59	44	27	17
Noriense	12,9	79	23	11	12
Rhaetiense	4	98	45	21	24

Tabla 4.9. Extinción de los géneros de bivalvos durante el Triásico por pisos. La duración de los mismos se da en millones de años. La N<sub>0</sub> total representa los géneros supervivientes de los intervalos anteriores. La columna Extintos representa el número de géneros que se extinguen en cada piso que se desglosan en géneros epifaunales (epi.) e infaunales (inf.).



<b>Tasas de originación durante el Triásico (<i>Tesis</i>)</b>					
<b>Piso</b>	<b>Duración</b>	<b>N<sub>0</sub> total</b>	<b>Tasa ori.</b>	<b>Tasa ori. epi.</b>	<b>Tasa ori. inf.</b>
Indu + Ole	6	8	0,396	0,250	0,146
Anisiense	8	14	0,429	0,268	0,161
Ladiniense	9	49	0,039	0,027	0,011
Carniense	11,5	59	0,091	0,043	0,049
Noriense	12,9	79	0,040	0,019	0,022
Rhaetiense	4	98	0,043	0,018	0,026

Tabla 4.10. Tasas de originación de géneros de los bivalvos durante el Triásico por pisos. La duración de los mismos se da en millones de años. La N<sub>0</sub> total representa los géneros supervivientes de los intervalos anteriores. La tasa de originación (Tasa ori.) por piso se desglosa en la tasa de originación para los géneros epifaunales (Tasa ori. epi.) e infaunales (Tasa ori. inf.).

<b>Tasas de extinción durante el Triásico (<i>Tesis</i>)</b>					
<b>Piso</b>	<b>Duración</b>	<b>N<sub>0</sub> total</b>	<b>Tasa ext.</b>	<b>Tasa ext. epi.</b>	<b>Tasa ext. inf.</b>
Indu + Ole	6	8	0,104	0,083	0,021
Anisiense	8	14	0,116	0,080	0,036
Ladiniense	9	49	0,016	0,009	0,007
Carniense	11,5	59	0,065	0,040	0,025
Noriense	12,9	79	0,023	0,011	0,012
Rhaetiense	4	98	0,115	0,054	0,061

Tabla 4.11. Tasas de extinción de géneros de los bivalvos durante el Triásico por pisos. La duración de los mismos se da en millones de años. La N<sub>0</sub> total representa los géneros supervivientes de los intervalos anteriores. La tasa de extinción (Tasa ext.) por piso se desglosa en la tasa de extinción para los géneros epifaunales (Tasa ext. epi.) e infaunales (Tasa ext. inf.).

<b>Tasas de crecimiento del conjunto (<i>Tesis</i>)</b>					
<b>Piso</b>	<b>Duración</b>	<b>N<sub>0</sub> total</b>	<b>Tasa crto.</b>	<b>Tasa crto.epi.</b>	<b>Tasa crto.inf.</b>
Indu + Ole	6	8	0,292	0,167	0,125
Anisiense	8	14	0,313	0,188	0,125
Ladiniense	9	49	0,023	0,018	0,005
Carniense	11,5	59	0,027	0,003	0,024
Noriense	12,9	79	0,018	0,008	0,010
Rhaetiense	4	98	-0,071	-0,036	-0,036

Tabla 4.12. Tasas de crecimiento de los géneros de bivalvos durante el Triásico por pisos. La duración de los mismos se da en millones de años. La N<sub>0</sub> total representa los géneros supervivientes de los intervalos anteriores. La tasa de crecimiento (Tasa crto.) por piso se desglosa en la tasa de crecimiento para los géneros epifaunales (Tasa crto. epi.) e infaunales (Tasa crto. inf.).

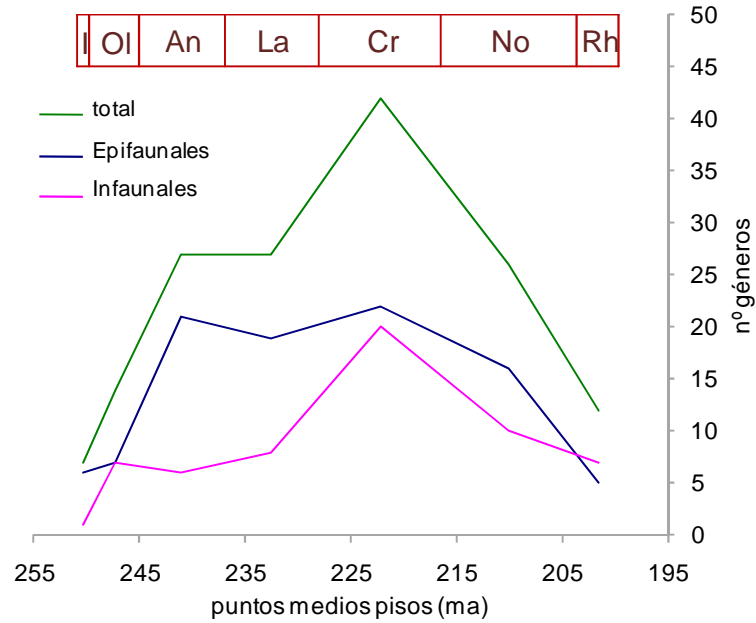


Figura 4.1. Representación gráfica de los géneros de bivalvos que surgen en cada piso del Triásico (datos *Compendium*). Notar que no se tienen en cuenta los géneros que vienen de los pisos anteriores. En verde el total de géneros originados; en azul los originados que exhiben un modo de vida epifaunal y en rosa los infaunales. In + Ol: Induense + Olenekiense, An: Anisiense, La: Ladiniense, Cr: Carniense, No: Noriense, Rh: Rhaetiense.

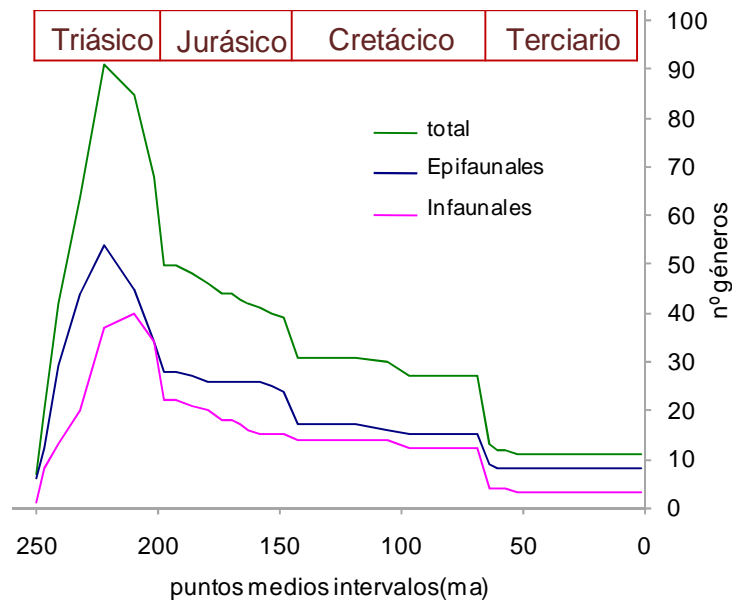


Figura 4.2. Representación gráfica de la diversidad total existente durante cada piso del Triásico para los géneros originados exclusivamente en el Triásico (datos *Compendium*). Se tienen en cuenta los géneros originados más los supervivientes de pisos anteriores. A partir del Hetangiense, solo se tienen en cuenta los supervivientes, no se considera la originaación de nuevos taxones después del Triásico.

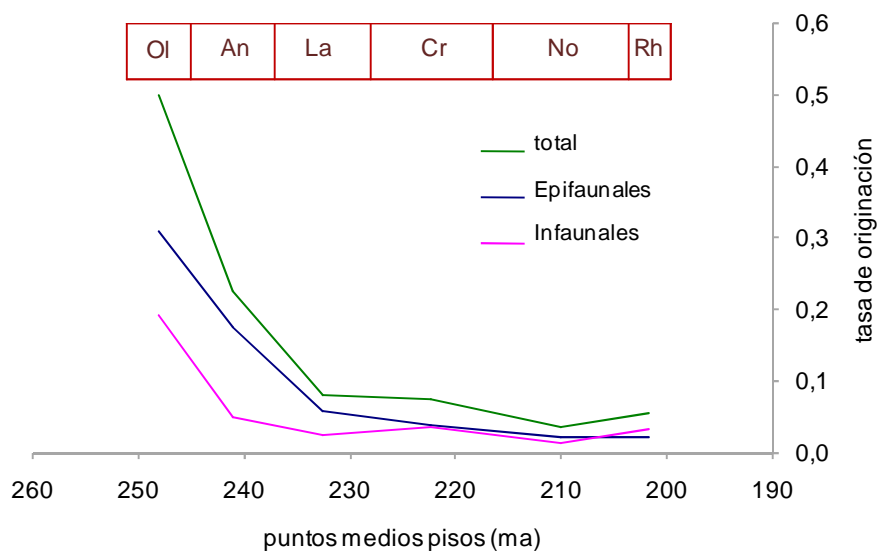


Figura 4.3. Representación gráfica de las tasas de originación de los géneros de bivalvos durante el Triásico por pisos (datos *Compendium*).

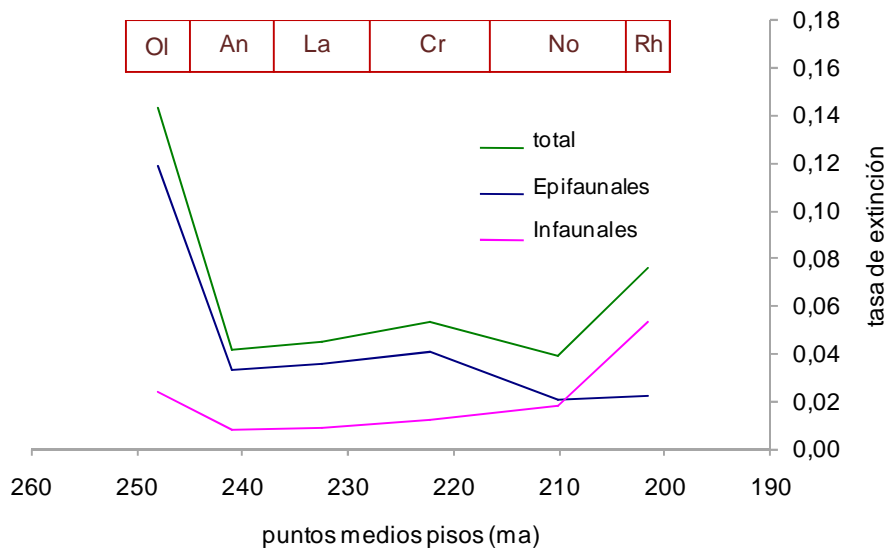


Figura 4.4. Representación gráfica de las tasas de extinción de los géneros de bivalvos durante el Triásico por pisos (datos *Compendium*).

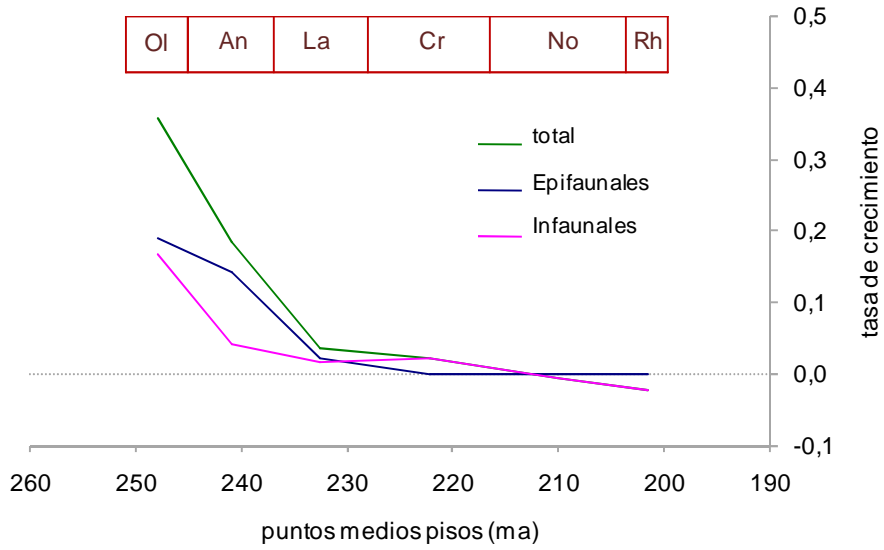


Figura 4.5. Representación gráfica de las tasas de crecimiento de los géneros de bivalvos durante el Triásico por pisos (datos *Compendium*).

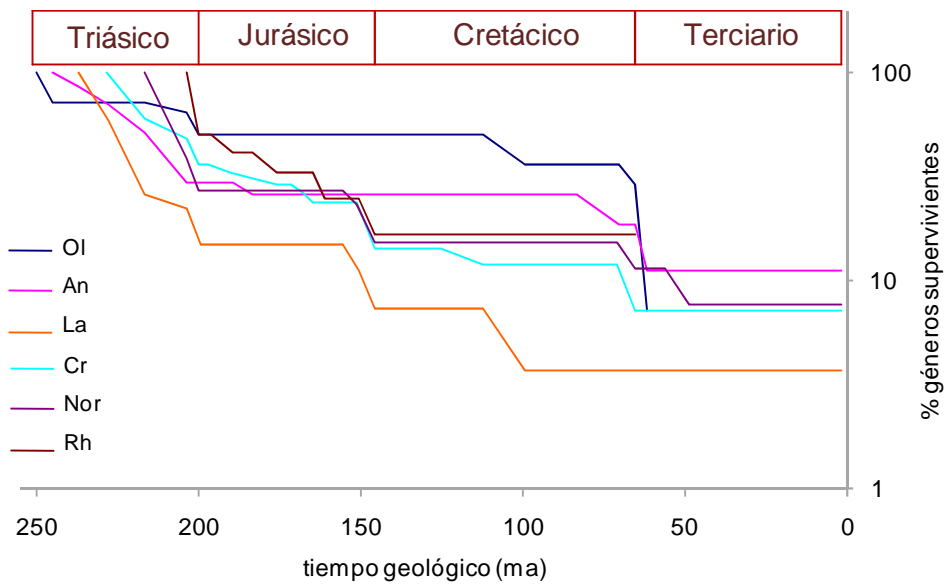


Figura 4.6. Representación gráfica de las cohortes de géneros de bivalvos que surgen durante el Triásico y su posterior destino (datos *Compendium*). En azul oscuro la cohorte Olenekiense, en rosa la cohorte Anisiense, en naranja la cohorte Ladiniense, en azul claro la Carniense, en color morado la cohorte Noriense y en marrón la Rhaetiense.

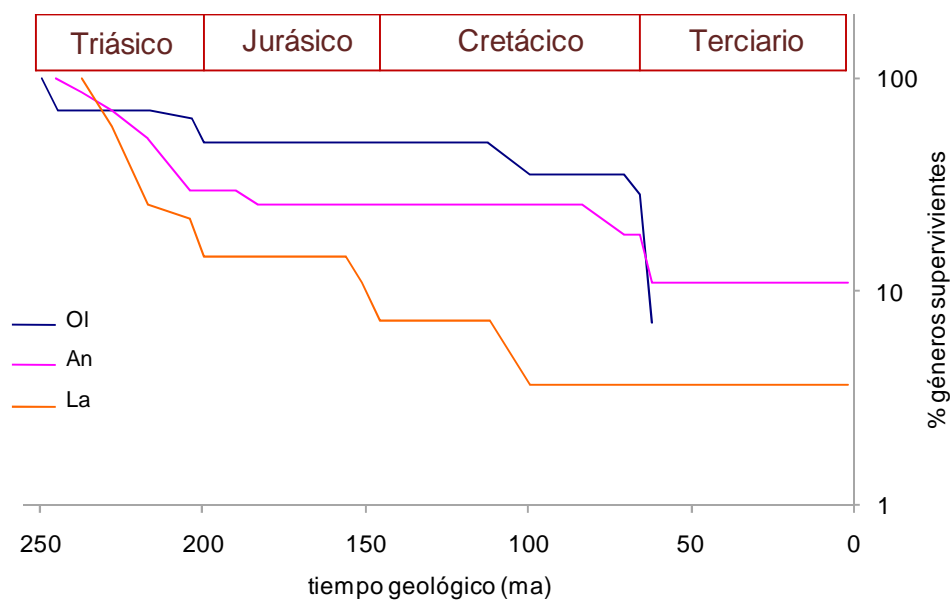


Figura 4.7. Representación gráfica de las cohortes olenekiense, anisiense y ladiniense y su posterior destino (datos *Compendium*).

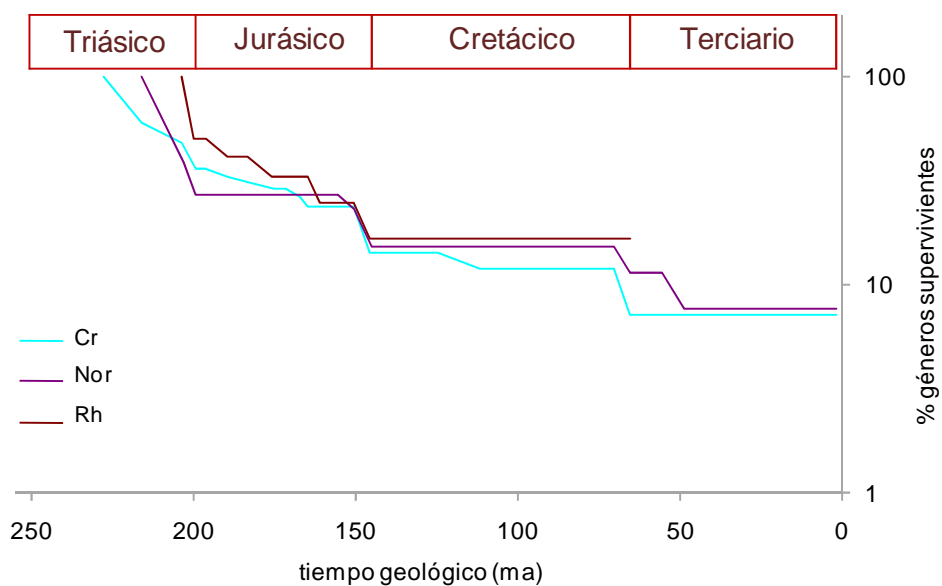


Figura 4.8. Representación gráfica de las cohortes surgidas durante el Triásico Superior (cohortes carniense, noriense y rhaetiense) y su posterior destino (datos *Compendium*).



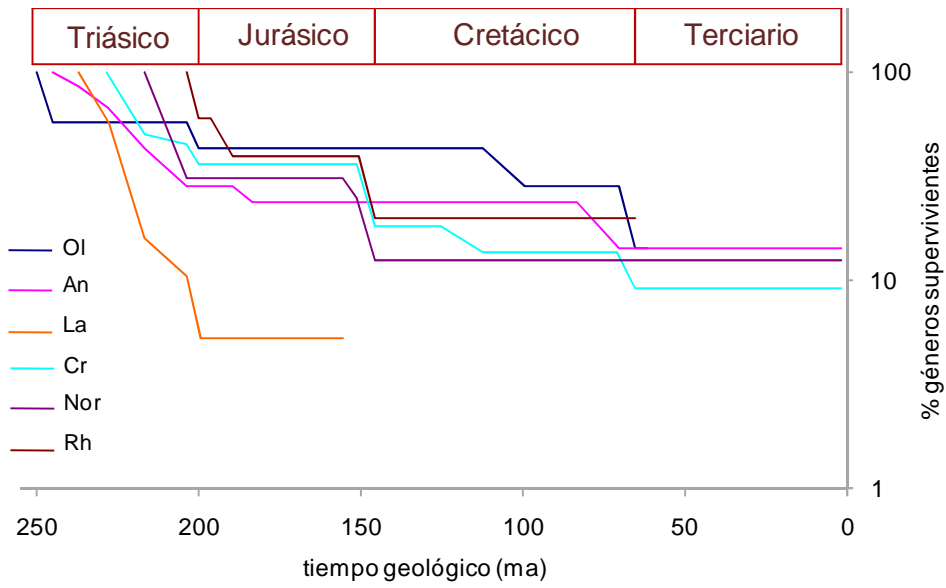


Figura 4.9. Representación gráfica de las cohortes de géneros surgidos durante el Triásico con un modo de vida epifaunal (datos *Compendium*).

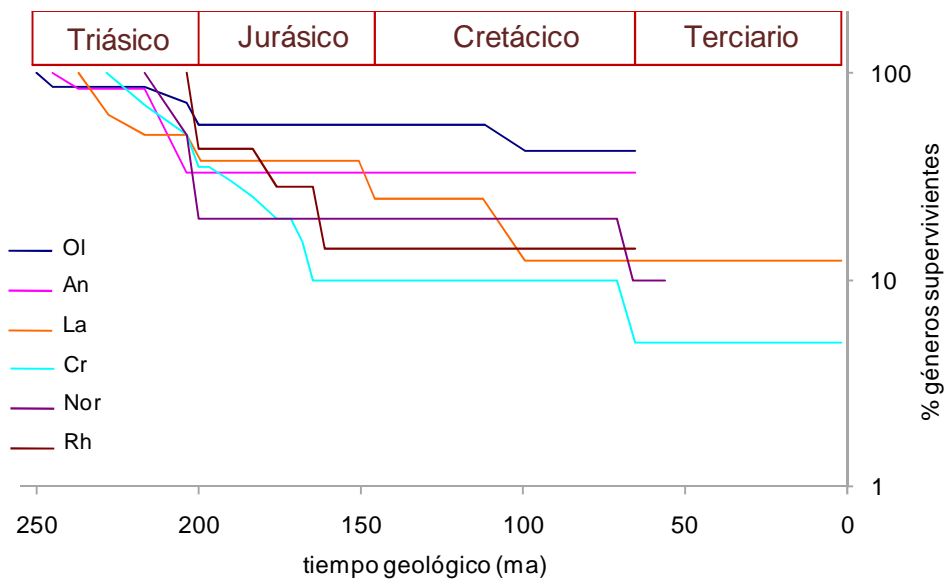


Figura 4.10. Representación gráfica de las cohortes de géneros surgidos durante el Triásico con un modo de vida infaunal (datos *Compendium*).

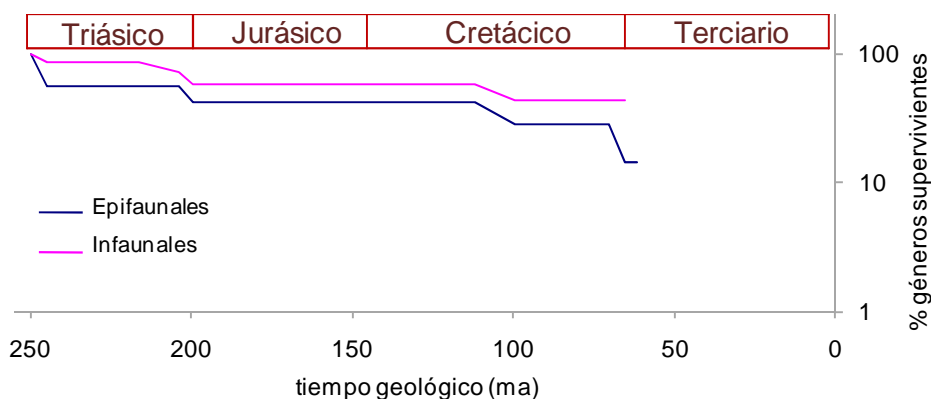


Figura 4.11. Representación gráfica de la cohorte olenekiense desglosada por modos de vida (infaunal y epifaunal) (datos *Compendium*).

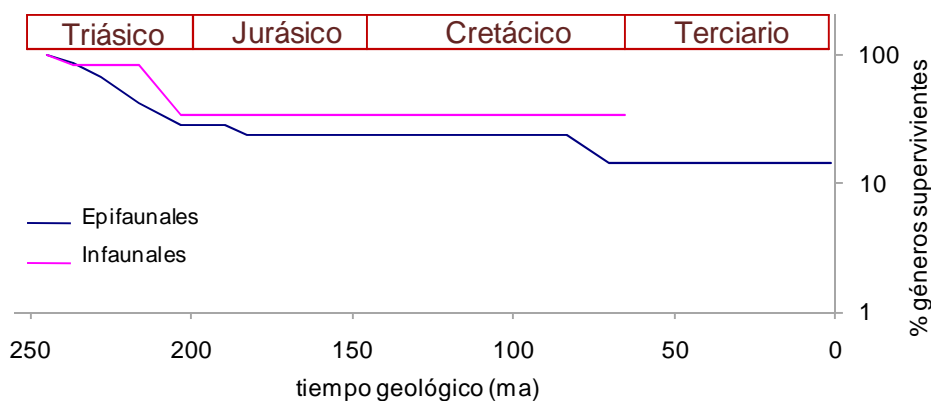


Figura 4.12. Representación gráfica de la cohorte anisiense desglosada por modos de vida (infaunal y epifaunal) (datos *Compendium*).

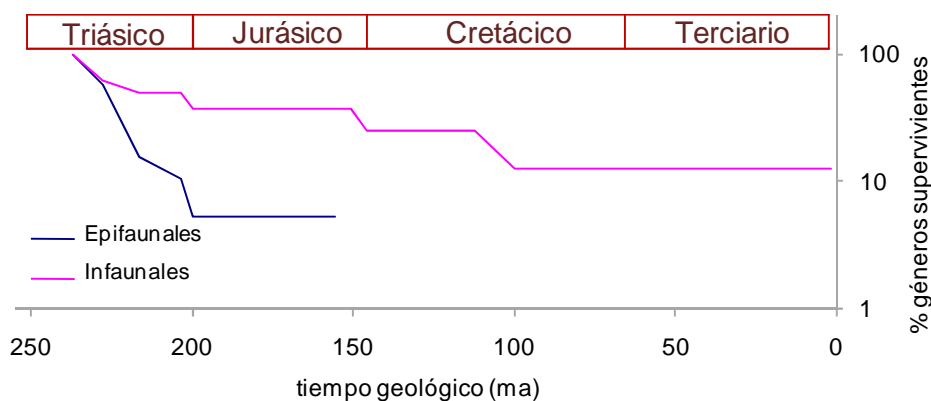


Figura 4.13. Representación gráfica de la cohorte ladiniense desglosada por modos de vida (infaunal y epifaunal) (datos *Compendium*).

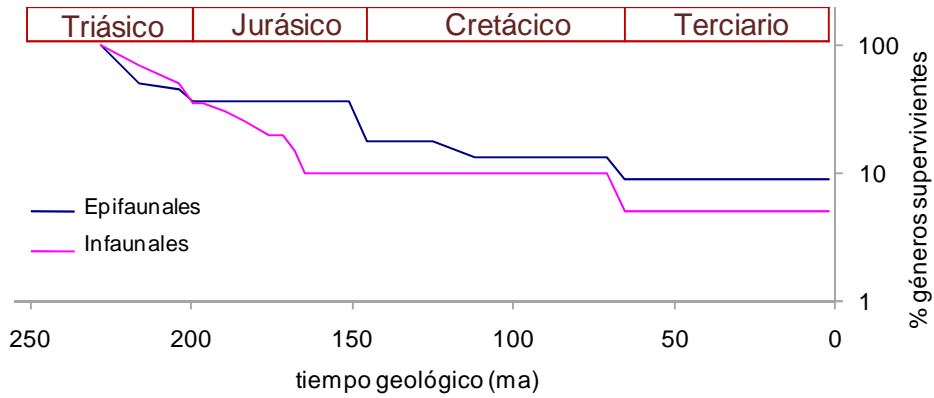


Figura 4.14. Representación gráfica de la cohorte carniciense desglosada por modos de vida (infaunal y epifaunal) (datos *Compendium*)

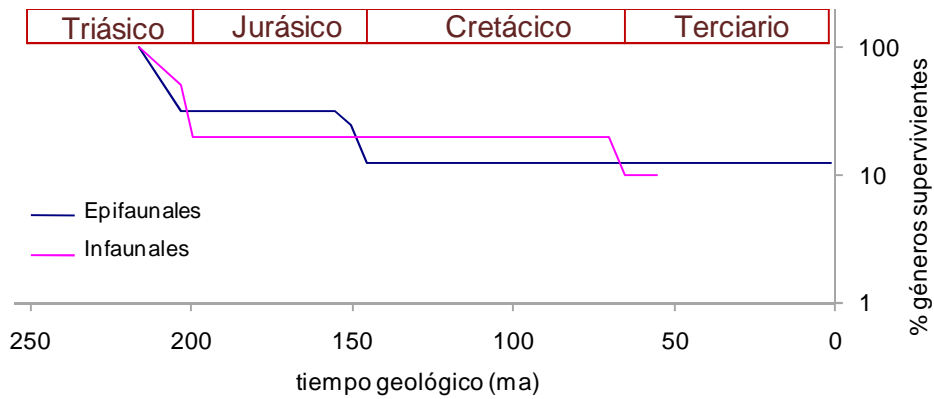


Figura 4.15. Representación gráfica de la cohorte noriense desglosada por modos de vida (infaunal y epifaunal) (datos *Compendium*).

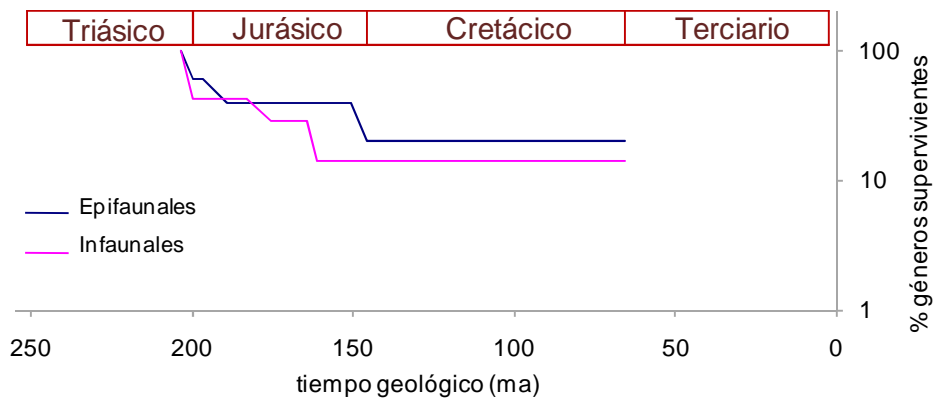


Figura 4.16. Representación gráfica de la cohorte rhaetiense desglosada por modos de vida (infaunal y epifaunal) (datos *Compendium*).

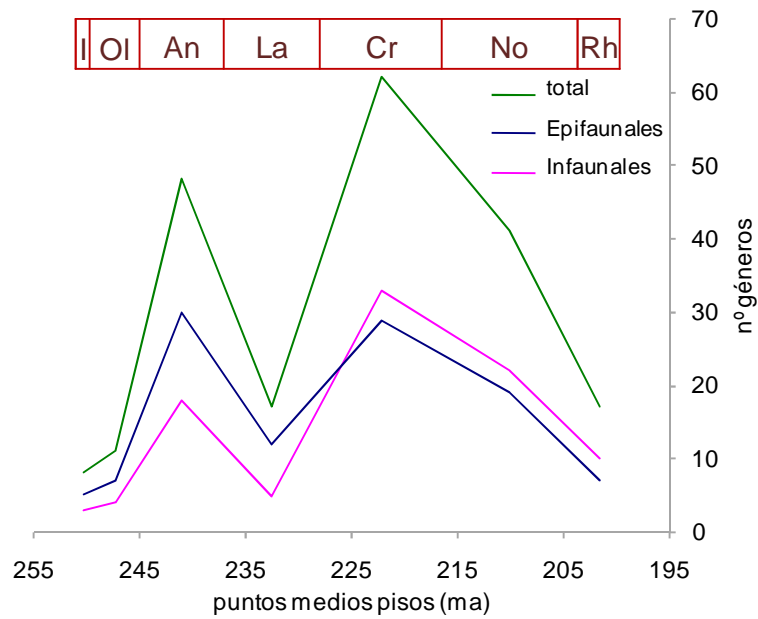


Figura 4.17. Representación gráfica de los géneros de bivalvos que surgen en cada piso del Triásico (datos *Tesis*). Notar que no se tienen en cuenta los géneros que vienen de los pisos anteriores. En verde el total de géneros originados; en azul los originados que exhiben un modo de vida epifaunal y en rosa los infaunales. In + Ol: Induense + Olenekiense, An: Anisiense, La: Ladiniense, Cr: Carniense, No: Noriense, Rh: Rhaetiense.

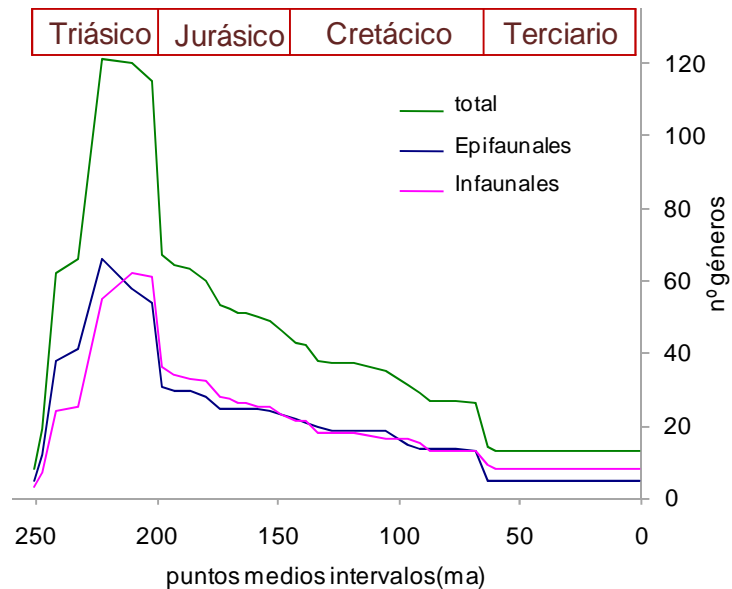


Figura 4.18. Representación gráfica de la diversidad total existente durante cada piso del Triásico para los géneros originados exclusivamente en el Triásico (datos *Tesis*). Se tienen en cuenta los géneros originados más los supervivientes de pisos anteriores.

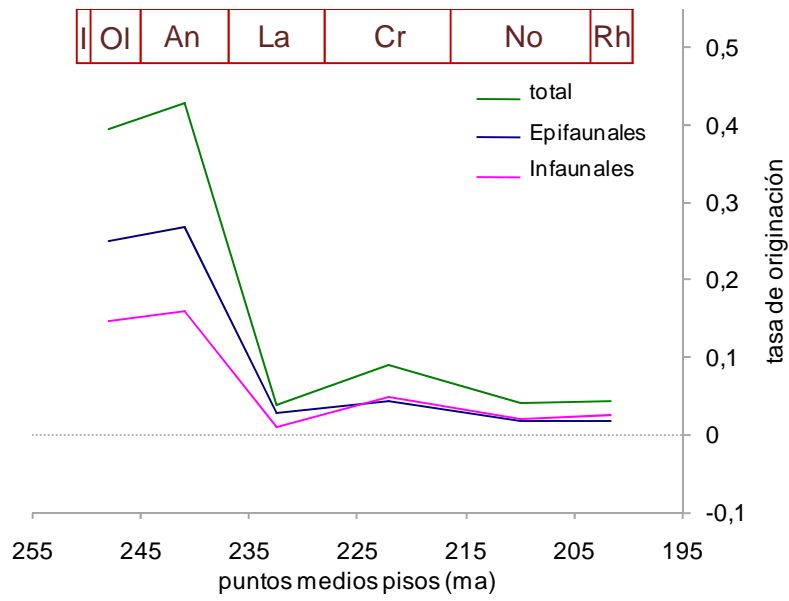


Figura 4.19. Representación gráfica de las tasas de originación de los géneros de bivalvos durante el Triásico por pisos (datos *Tesis*).

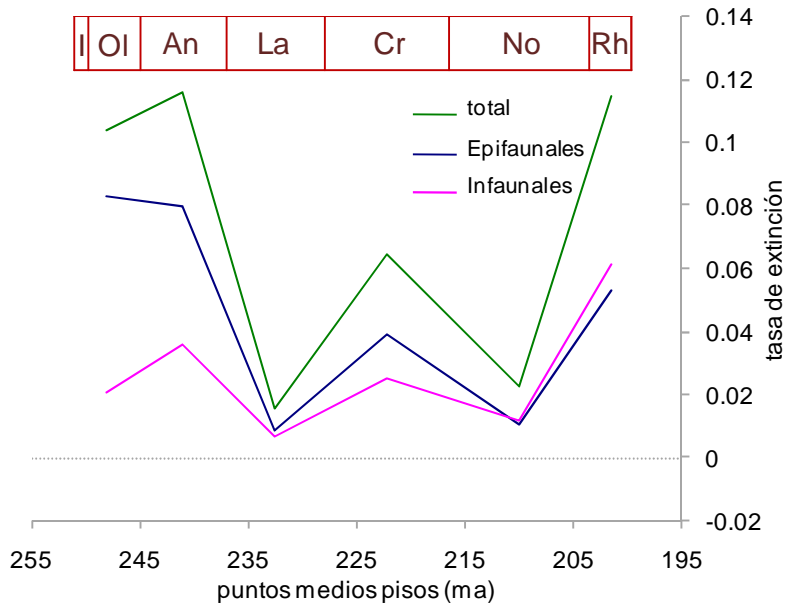


Figura 4.20. Representación gráfica de las tasas de extinción de los géneros de bivalvos durante el Triásico por pisos (datos *Tesis*)



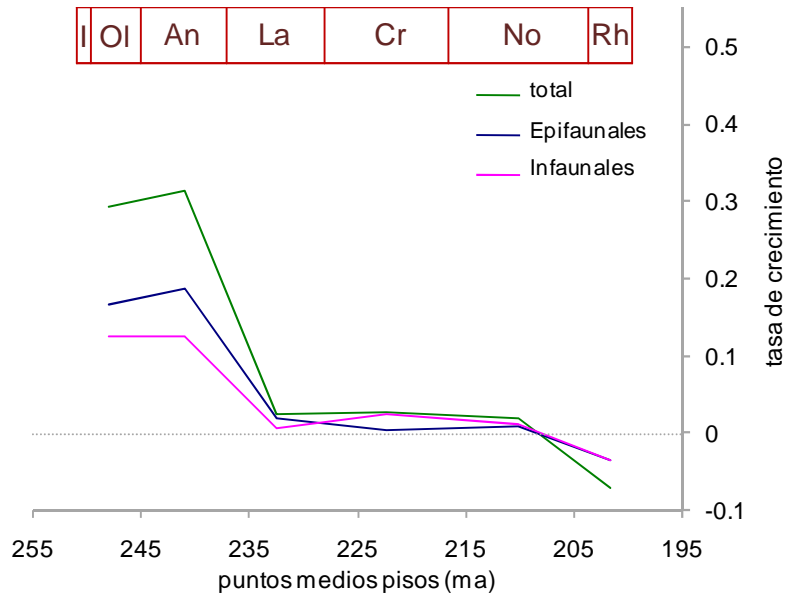


Figura 4.21. Representación gráfica de las tasas de crecimiento de los géneros de bivalvos durante el Triásico por pisos (datos *Tesis*)

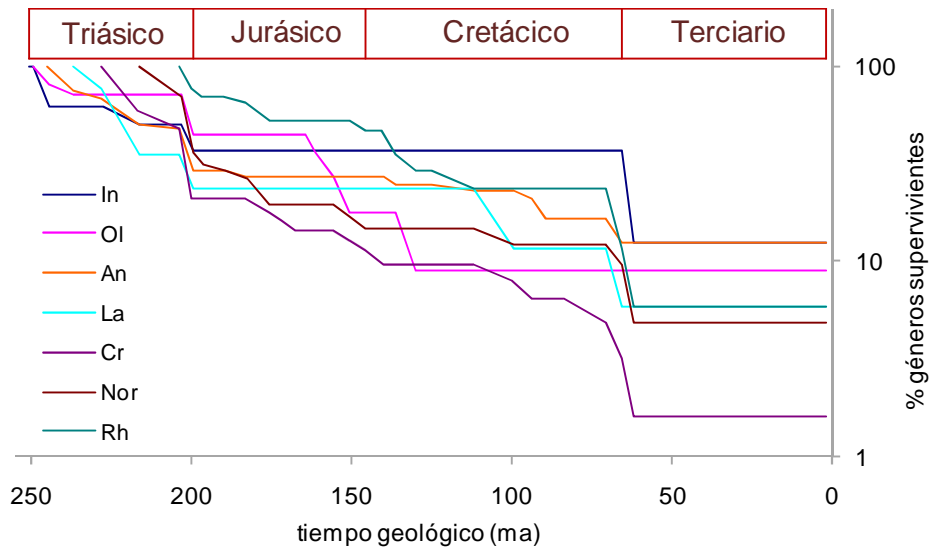


Figura 4.22. Representación gráfica de las cohortes de géneros de bivalvos que surgen durante el Triásico y su posterior destino (datos *Tesis*). En azul oscuro la cohorte olenekiense, en rosa la cohorte anisiense, en naranja la cohorte ladiniense, en azul claro la carniense, en color morado la cohorte noriense y en marrón la rhaetiense.

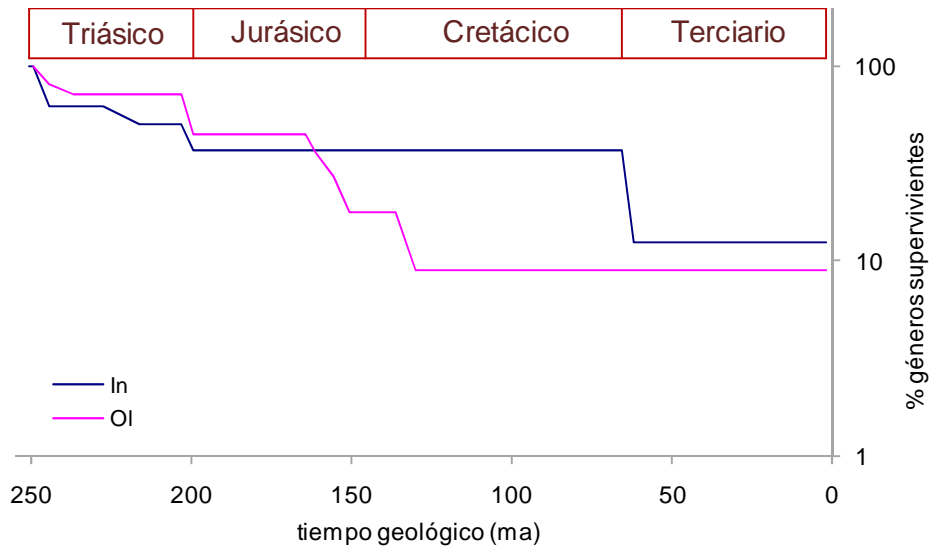


Figura 4.23. Representación gráfica de las cohortes del Triásico Inferior, Induense y Olenekiense, y su posterior destino (datos *Tesis*).

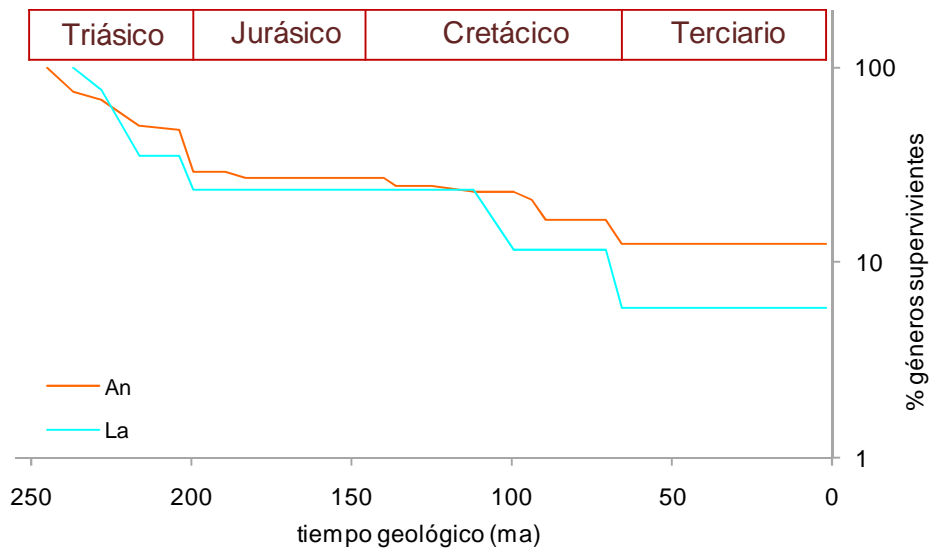


Figura 4.24. Representación gráfica de las cohortes del Triásico Medio, Anisiense y Ladiniense, y su posterior destino (datos *Tesis*).

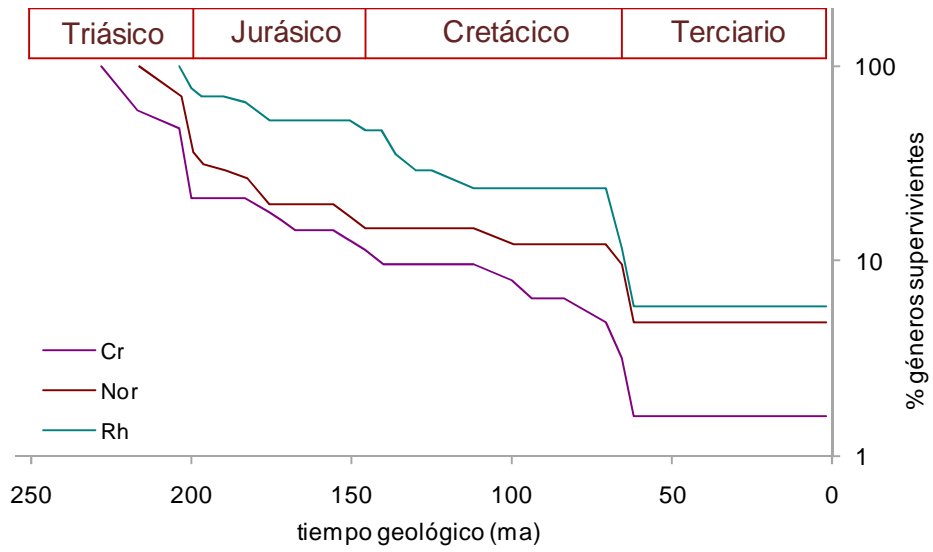


Figura 4.25. Representación gráfica de las cohortes del Triásico Superior, Carniense, Noriense y Rhaetiense, y su posterior destino (datos *Tesis*).

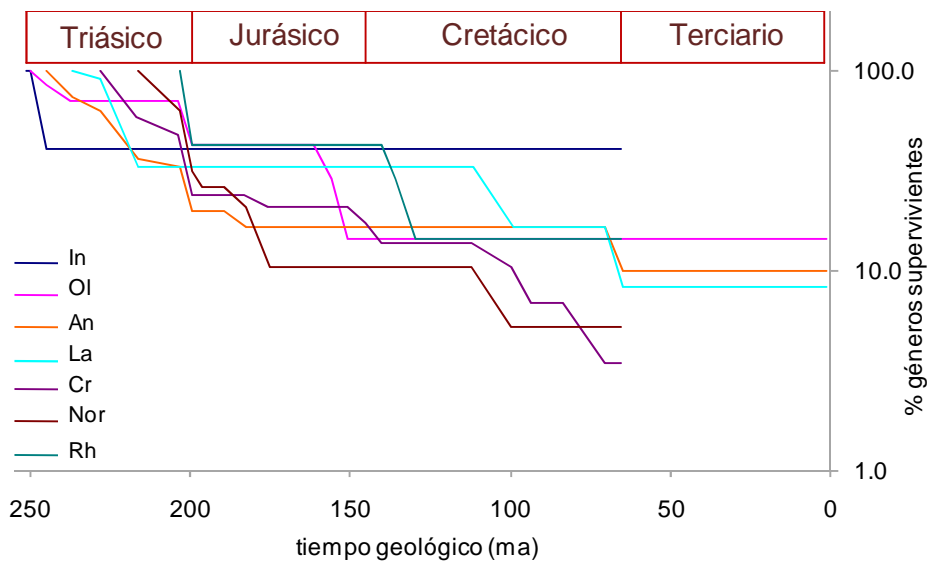


Figura 4.26. Representación gráfica de las cohortes de géneros surgidos durante el Triásico con un modo de vida epifaunal (datos *Tesis*).

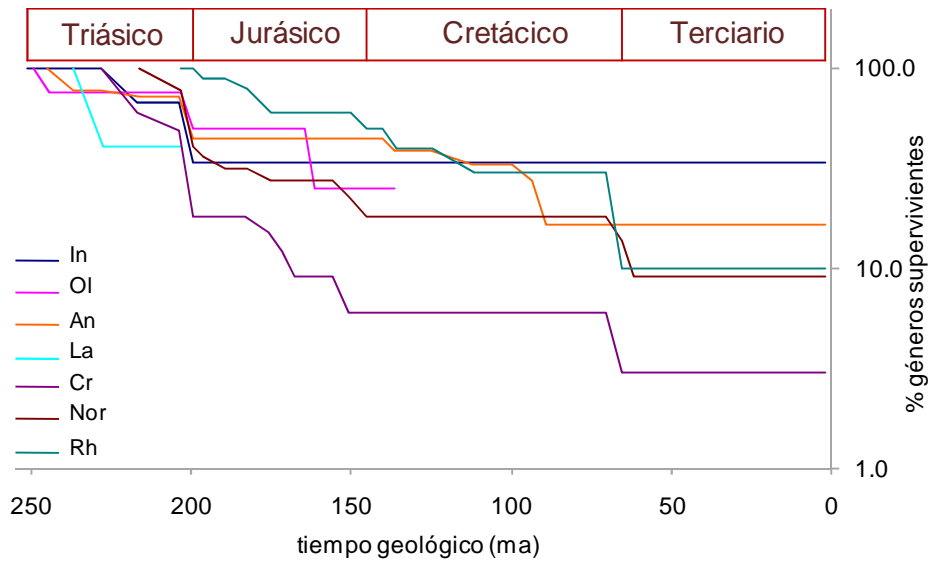


Figura 4.27. Representación gráfica de las cohortes de géneros surgidos durante el Triásico con un modo de vida infaunal (datos *Tesis*).

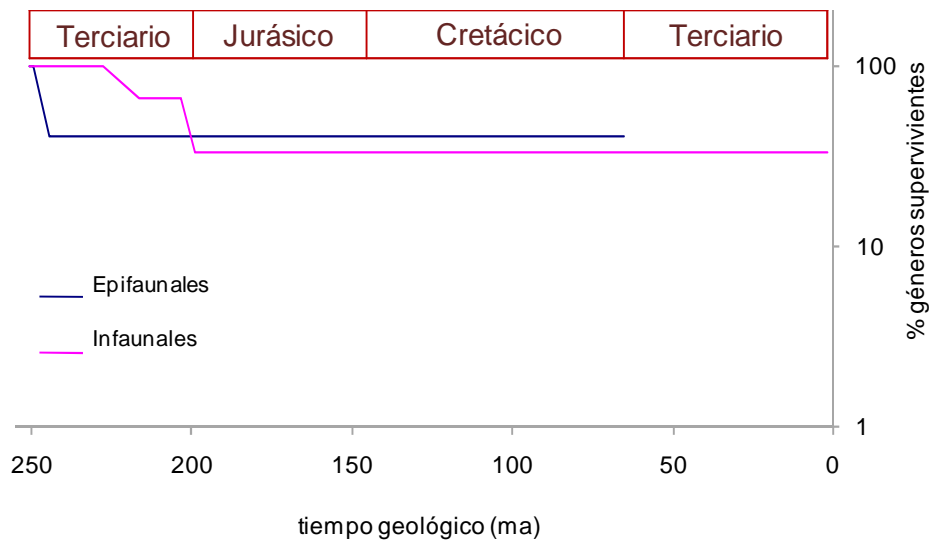


Figura 4.28. Representación gráfica de la cohorte induense desglosada por modos de vida (infaunal y epifaunal) (datos *Tesis*).

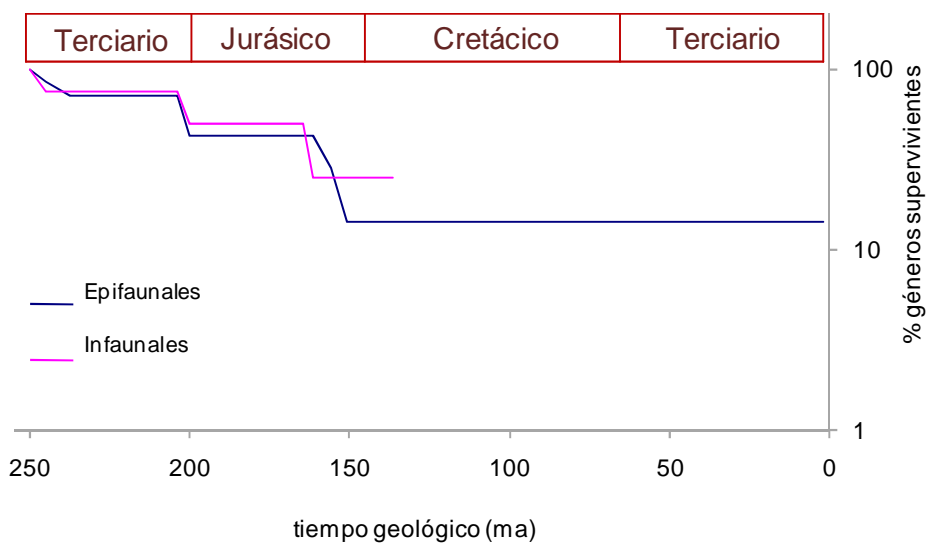


Figura 4.29. Representación gráfica de la cohorte olenekiense desglosada por modos de vida (infaunal y epifaunal) (datos *Tesis*).

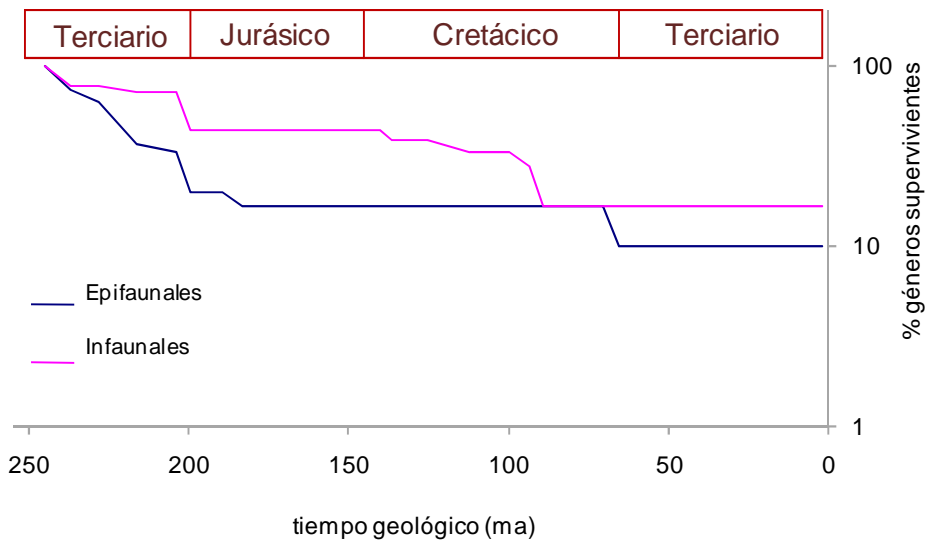


Figura 4.30. Representación gráfica de la cohorte anisiense desglosada por modos de vida (infaunal y epifaunal) (datos *Tesis*).



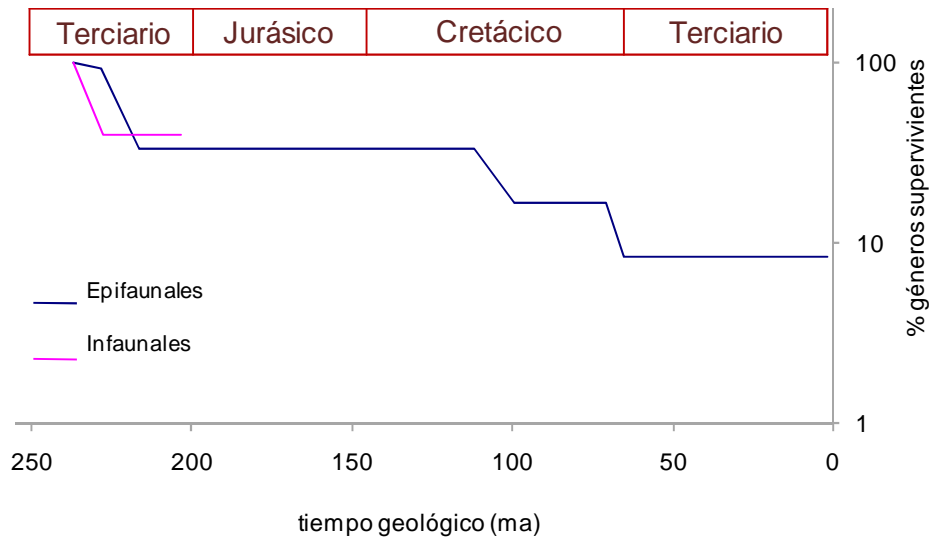


Figura 4.31. Representación gráfica de la cohorte ladiniense desglosada por modos de vida (infaunal y epifaunal) (datos *Tesis*).

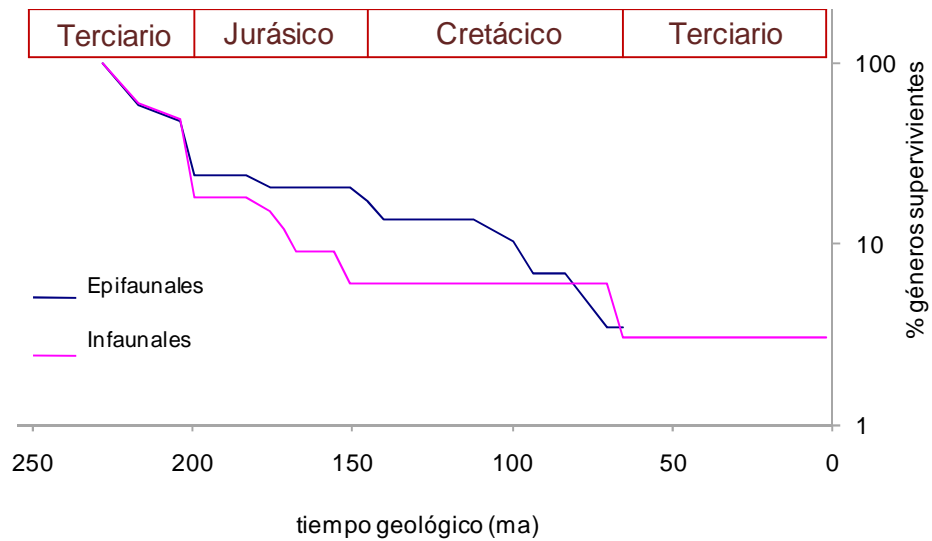


Figura 4.32. Representación gráfica de la cohorte carniense desglosada por modos de vida (infaunal y epifaunal) (datos *Tesis*).

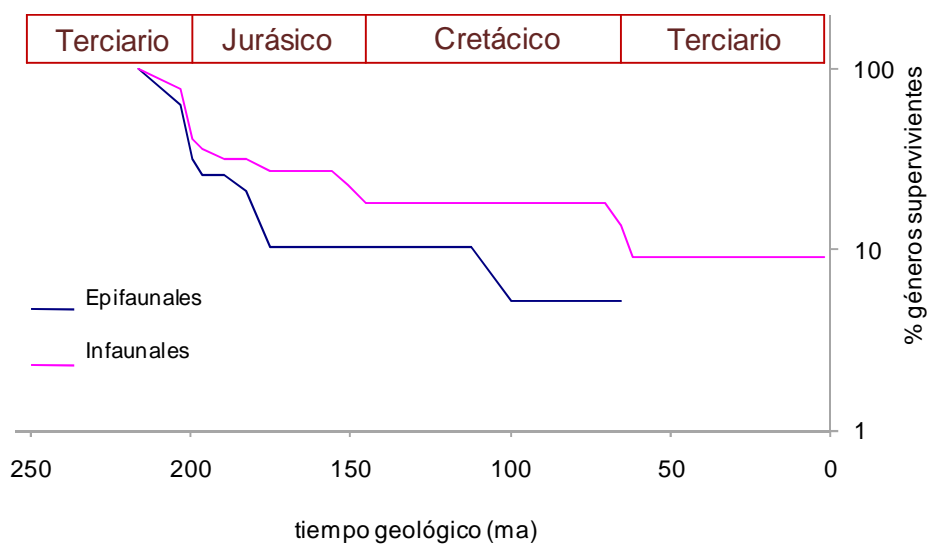


Figura 4.33. Representación gráfica de la cohorte noriense desglosada por modos de vida (infaunal y epifaunal) (datos *Tesis*).

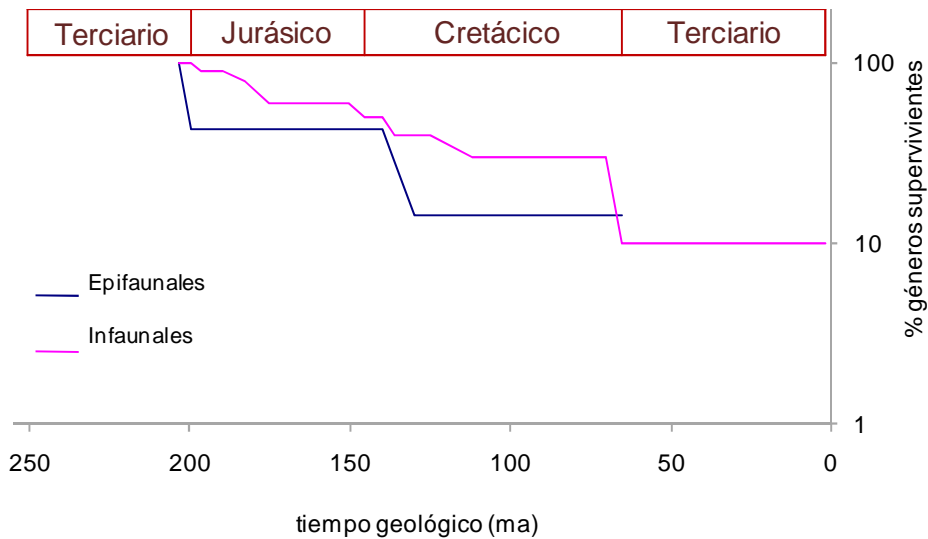


Figura 4.34. Representación gráfica de la cohorte rhaetiense desglosada por modos de vida (infaunal y epifaunal) (datos *Tesis*).

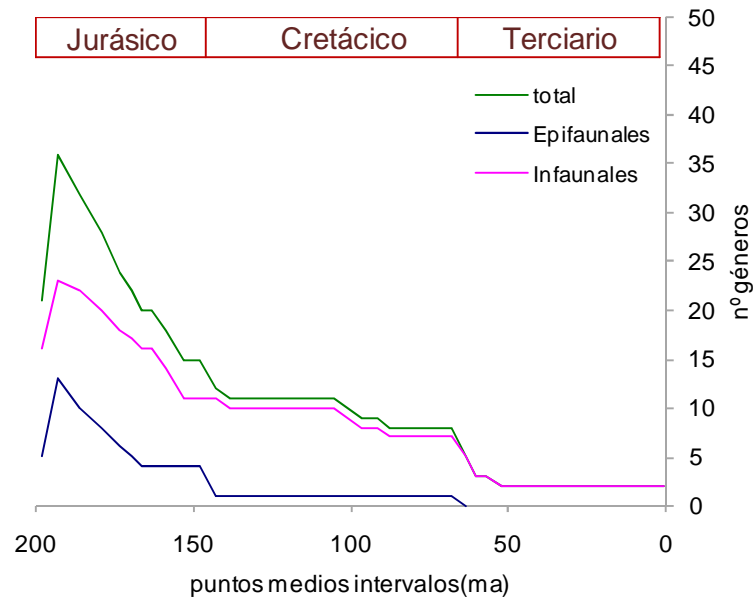


Figura 4.35. Representación gráfica de la diversidad total existente durante cada piso del Jurásico temprano para los géneros originados exclusivamente en el Hetangiense y Sinemuriense (datos *Tesis*). Se tienen en cuenta los géneros originados más los supervivientes en el caso del Sinemuriense. A partir del Pliensbachiense solo se consideran los supervivientes, puesto que solo consideramos la extinción de estos géneros y no la originación a partir de este piso.

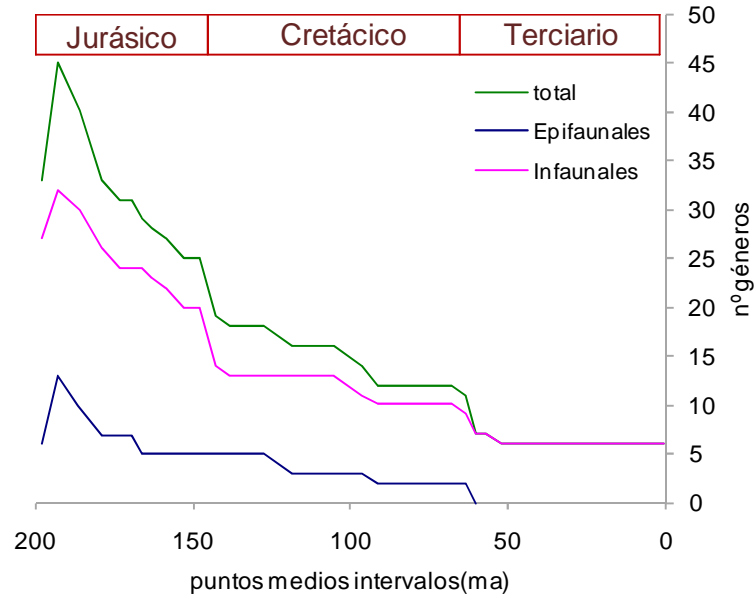


Figura 4.36. Representación gráfica de la diversidad total existente durante cada piso del Jurásico temprano para los géneros originados exclusivamente en el Hetangiense y Sinemuriense (datos *Compendium*). Se tienen en cuenta los géneros originados más los supervivientes en el caso del Sinemuriense. A partir del Pliensbachiense solo se consideran los supervivientes, puesto que solo consideramos la extinción de estos géneros y no la originación a partir de este piso.

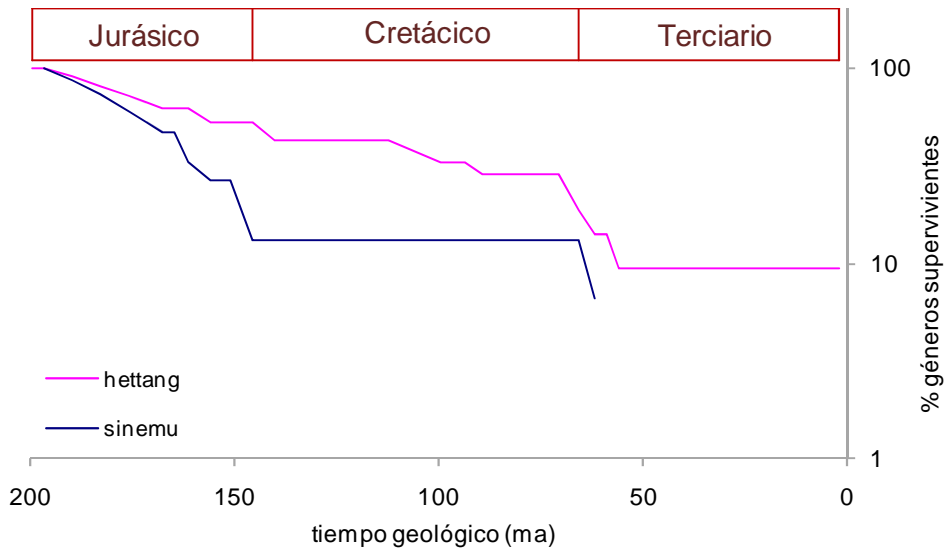


Figura 4.37. Representación gráfica de las cohortes de géneros de bivalvos que surgen durante el Hettangiense y el Sinemuriense y su posterior destino (datos *Tesis*). En rosa la cohorte hettangiense, en azul la sinemuriense.

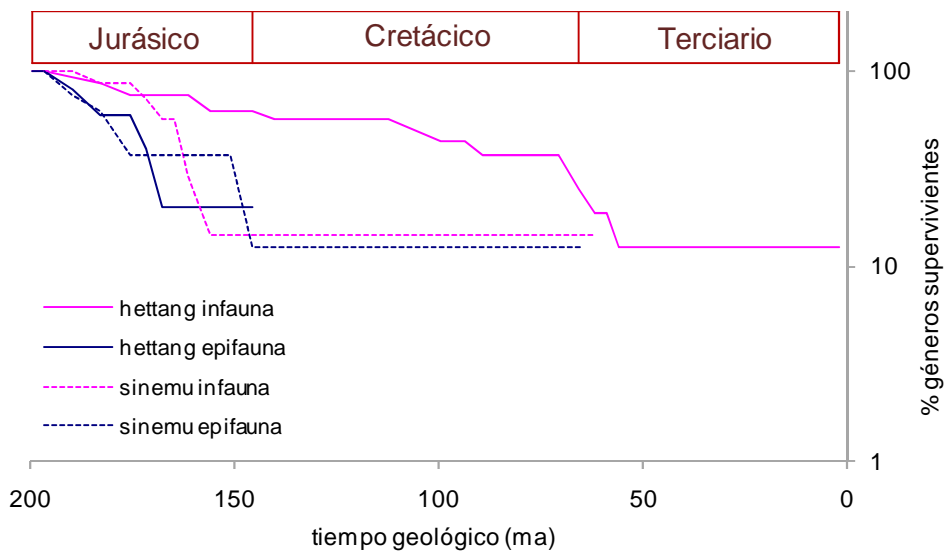


Figura 4.38. Representación gráfica de las cohortes hettangiense y sinemuriense desglosadas por modos de vida (infaunal y epifaunal) (datos *Tesis*). En rosa las cohortes infaunales, en azul las epifaunales. Línea continua para las cohortes hettangienses y discontinua para las sinemurienses.

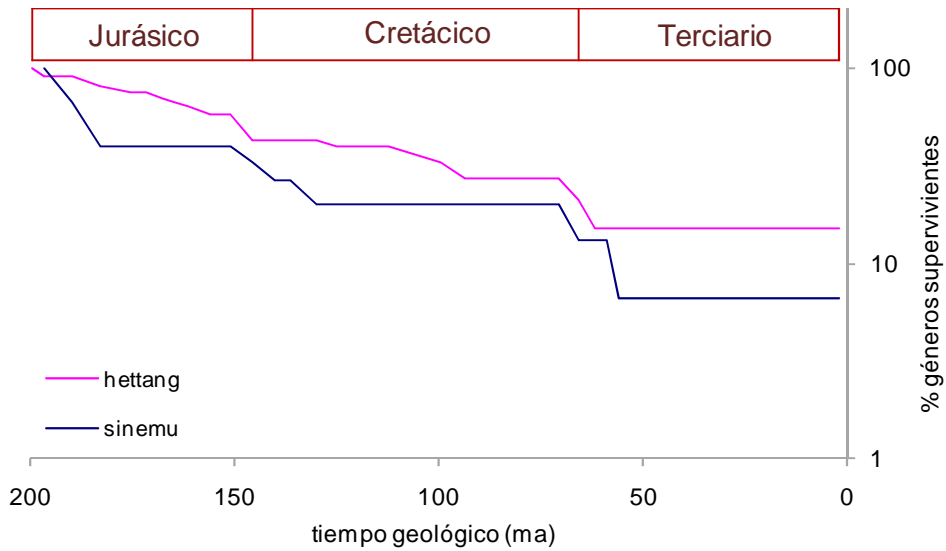


Figura 4.39. Representación gráfica de las cohortes de géneros de bivalvos que surgen durante el Hettangiense y el Sinemuriense y su posterior destino (datos *Compendium*). En naranja la cohorte hettangiense, en azul la sinemuriense.

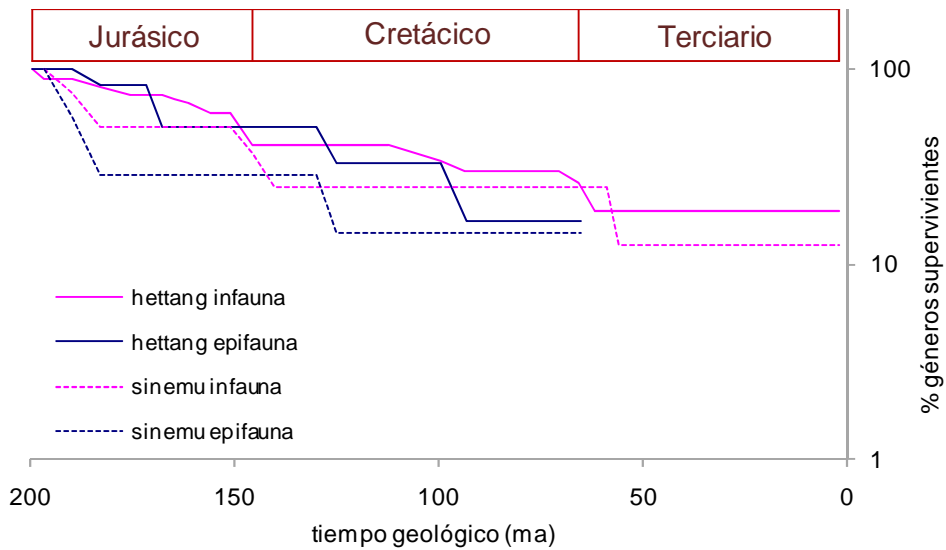


Figura 4.40. Representación gráfica de las cohortes hettangiense y sinemuriense desglosadas por modos de vida (infaunal y epifaunal) (datos *Compendium*). En rosa las cohortes infaunales, en azul las epifaunales. Línea continua para las cohortes hettangienses y discontinua para las sinemurienses.



# Capítulo 5

## Paleoecología y Biodiversidad de los Bivalvos en el intervalo de estudio (Induense - Sinemuriense)

## **5. 1. Introducción**

En este capítulo se pretende estudiar la dinámica de la diversidad taxonómica y paleoecológica de todos los géneros presentes en nuestro intervalo de estudio y ver cuál es la intensidad de la extinción del límite triásico-jurásico. Para ello, analizaremos primero la diversidad taxonómica y después la paleoecológica. Los datos presentados en este capítulo son provisionales, es decir, se trata de una primera aproximación que necesitara de un tratamiento estadístico de los datos para su confirmación.

Han sido identificados tres aspectos importantes en la historia evolutiva de la vida después del Paleozoico: la revolución marina Mesozoica, la extinción del Pérmico superior y las condiciones ambientales del límite permo-triásico (Fraiser & Bottjer, 2007a). Veremos que además de estas causas ambientalistas también pueden haber otras de tipo internalista para explicar las fluctuaciones en la diversidad de los distintos modos de vida que exhiben los bivalvos en los inicios del Mesozoico.

## **5. 2. Diversidad taxonómica de los bivalvos y sus fluctuaciones en el intervalo de estudio (In – Sin)**

Al igual que en el capítulo anterior, se estudiará la dinámica de la diversidad taxonómica del conjunto de los bivalvos, pero esta vez incluyendo todos los géneros presentes en el intervalo de estudio considerado. La metodología seguida es la misma, pero en este caso no tiene cabida el análisis de cohortes, ya que al tener en cuenta los géneros supervivientes del Pérmico no podríamos formar cohortes propiamente dichas sino pseudocohortes. En el capítulo anterior nos centramos en las novedades, es decir, en las originaciones, sin embargo, en este, pretendemos ver también qué ocurre con los supervivientes.

### **5. 2. 1. Resultados**

#### **a) Diversidad total de los géneros de bivalvos presentes durante el intervalo de estudio (In – Sin)**

Si se atiende a la diversidad total por pisos, desde el Induense hasta el Sinemuriense, considerada como el número de géneros presentes en cada uno de ellos (ver tabla 5.1) se observa que éste va creciendo desde la base del Triásico (32 géneros) hasta el Carniense (138 géneros). A partir de este momento, el número de géneros total va disminuyendo hasta el Hetangiense para volver a aumentar en el Sinemuriense. Si se observa la representación gráfica de estos datos (fig. 5.1), se aprecia que el número de géneros originados disminuye conforme avanza el Triásico Superior hasta alcanzar un mínimo durante el Rhaetiense. Sin embargo, si se tienen en cuenta el número de géneros que se extingue en cada momento para el mismo periodo, no se observa un aumento continuo, si no que el número de géneros extintos disminuye durante el Noriense y aumenta considerablemente durante el Rhaetiense. Para todos los pisos, excepto para el Rhaetiense, el número de géneros originados siempre supera al de los extintos. Se observa que la originación y la extinción van a la par desde el Induense hasta el Noriense; este paralelismo desaparece a partir del Rhaetiense, donde la originación alcanza un mínimo relativo, mientras que la extinción hace lo propio con un máximo absoluto (53 géneros). La originación de géneros tiene un carácter descendente durante

todo el Triásico superior mientras que la extinción de los mismos presenta otro máximo relativo en el Carniense (44 géneros).

Si consideramos esta diversidad total desglosada en epifaunales e infaunales (fig. 5.2), podremos ver que la diversidad de los primeros es ligeramente superior a la de los segundos hasta el Noriense, donde ambas curvas se cruzan y los infaunales superan en diversidad a los epifaunales durante todo su destino hasta la actualidad. Mientras los epifaunales muestran un pico de diversidad durante el Carniense, los infaunales lo hacen en el Noriense (lo mismo que se observa para los géneros originados durante el Triásico, ver apartado 4.3.2.1). Después de este máximo carniense, la diversidad de los epifaunales decrece durante el resto del Triásico Superior con una caída más prominente durante el Rhaetiense. El caso de los infaunales es similar pero desplazado en el tiempo, ya que su disminución en diversidad se da justo después de su pico noriense, con pendiente más acentuada en el Rhaetiense, aunque menor que en el caso de los epifaunales. A partir del Pliensbachiense, donde ya no se considera la originación de nuevos taxones, epifaunales e infaunales van disminuyendo su diversidad, en paralelo, con los infaunales, como ya se ha dicho, siempre por encima de los epifaunales. Ambas curvas sufren una caída importante al final del Cretácico de magnitud similar (el colectivo epifaunal pierde 11 géneros y el infaunal 10).

#### **b) Análisis detallado de las tasas de originación, extinción y crecimiento del conjunto de géneros presentes en el intervalo de estudio**

Siguiendo la misma dinámica que en el capítulo anterior (apartado 4.3.1.1, c), se procede al estudio detallado de las tasas de originación, extinción y crecimiento por pisos y para la diversidad total de los géneros existentes en el intervalo de estudio (In – Sin) y su desglose en epifaunales e infaunales. Los resultados se muestran en las tablas 5.2 a 5.6 (ambas incluidas) y su representación gráfica se da en las figuras 5.3, 5.4 y 5.5. En este caso, se ha optado por separar los dos pisos del Triásico inferior, a diferencia de lo que hicimos en el capítulo anterior; esta es la razón por la cual, el Induense (debido a su corta duración y a que solo sobreviven 23 géneros a la extinción permo-triásica) presenta una **tasa de originación** tan alta (tablas 5.2 y 5.4). Posteriormente, se observa un máximo en la tasa de originación para el Anisiense y otros dos de menor intensidad para el Carniense y el Sinemuriense (fig. 5.3); los dos primeros ya se observaban en el análisis de los datos de esta tesis sólo para los géneros que surgían durante el Triásico (ver apartado 4.3.2.1, c) y de la misma forma, también se observa que la tasa de originación para los infaunales es mayor que para los epifaunales a partir del Carniense; aunque ambas curvas corren paralelas y no muy distanciadas (ver valores para los tres pisos del Triásico superior en la tabla 5.4), hasta entonces la situación era la inversa. Durante el Sinemuriense, aunque ambos colectivos muestran un máximo, la tasa de originación es notablemente superior para el caso de los infaunales.

Si se atiende ahora a las **tasas de extinción** (tablas 5.3 y 5.5; fig. 5.4), durante el Induense la tasa de extinción es debida totalmente a los epifaunales, no se extingue ningún género infaunal. Al igual que en el caso anterior, esta tasa tan alta es debida a la corta duración de este piso y al bajo número de géneros supervivientes. De hecho no es superada durante todo el Triásico hasta el Rhaetiense, que aunque de duración corta comparado con otros pisos del Triásico pero similar a la del Hetangiense, muestra la

pérdida de muchos géneros, 53 concretamente (42%). Para ambos modos de vida se observa dos mínimos, uno en el Ladiniense y otro en el Noriense y dos máximos, el primero en el Carniense y el segundo, superior a éste en el Rhaetiense. Hasta el Noriense, los epifaunales soportan tasas de extinción mayores que los infaunales, pero a partir de este momento y especialmente en el Rhaetiense, la situación se invierte, siendo los infaunales los que más géneros pierden (se extinguen el doble de infaunales al final del Triásico). Durante el Carniense se observa la misma situación que se ha señalado en el capítulo anterior: máximo de originación para los infaunales y de extinción para los epifaunales.

Las **tasas de crecimiento**, como reflejo de las fluctuaciones entre originación y extinción, muestra que como en casos anteriores la tasa del Induense es desproporcionadamente alta (tabla 5.6; fig. 5.5). Hasta el Carniense la tasa de crecimiento es mayor para los epifaunales, momento en el cual se invierte la situación hasta el Rhaetiense, cuando la tasa de crecimiento es negativa para ambos colectivos y menor para el infaunal. Esta situación vuelve a cambiar en el Sinemuriense con un pico en la tasa de crecimiento de la infauna que supera el de la epifauna. Anteriormente, se observa un máximo en el Anisiense para ambos modos de vida y durante el Carniense, se observa otro debido al aumento de la tasa de los infaunales, aunque mucho menor.

### 5. 3. El ecoespacio de los bivalvos y su variación en el intervalo de estudio (In – Sin)

#### 5. 3. 1. Introducción y organización de los datos

Mucho se ha hablado acerca de los cambios en la utilización del ecoespacio en referencia a los invertebrados marinos entre el Paleozoico y los tiempos posteriores, en relación con el declive de la fauna paleozoica y la radiación de la moderna, a la cual pertenecen el grupo de los bivalvos (Bambach, 1983; Bottjer *et al.*, 1996; Clapham & Bottjer, 2007). En este apartado nos centraremos en el ecoespacio ocupado por los bivalvos entre el Triásico inferior y el Jurásico inferior. Para la definición del ecoespacio de este grupo nos hemos basado sobre todo en el ecoespacio tridimensional propuesto por Bambach *et al.* (2007) para representar el total de la diversidad ecológica de los invertebrados marinos, el cual es una modificación del ofrecido por Bambach (1983). Este ecoespacio viene definido por tres variables: el modo de alimentación, el grado de movilidad y de escalonamiento ecológico (=“*tiering*”). Este ecoespacio ha sido modificado para adecuarlo a la realidad de los bivalvos, de forma que las distintas categorías no son totalmente equiparables con las denominadas “*Bambachian megaguilds*” (Droser *et al.*, 1997). Por ejemplo, hemos considerado en cuanto a movilidad que hay bivalvos rápidos y lentos, ya que por su morfología deducimos que unos podrían excavar con más rapidez que otros; sin embargo, los bivalvos con una movilidad considerable no aparecerían hasta el Cenozoico (Checa & Jiménez-Jiménez, 2003a) y por tanto si considerásemos un ecoespacio general para todos los invertebrados, los bivalvos no serían incluidos en esta categoría hasta el Cenozoico por comparación con otros organismos.

En cuanto al **modo de alimentación**, sólo se consideraran dos categorías: (1) detritívoros (**Det**) y (2) suspensívoros, puesto que en el intervalo de estudio considerado son las dos únicas estrategias que exhiben los bivalvos a este respecto. Se tendrán en

cuenta, cuando esto sea viable, posibles relaciones foto- o quimiosimbiontes con microorganismos.

En relación al **grado de movilidad**, se tendrán en cuenta todas las categorías propuestas por estos autores, ya que todas se observan en los bivalvos. Estas están relacionadas, además, con el grado de sujeción o libertad que muestran los distintos taxones y son como sigue: (1) libre móvil rápido (**Mr**), (2) libre móvil lento (**Ml**), (3) móvil facultativo sujeto (**Fsuj**), (4) móvil facultativo no sujeto (**Fnsuj**), (5) sedentario sujeto (**Sedsuj**) y (6) sedentario no sujeto (**Sednsuj**). Veamos cómo se relacionan estas categorías con los modos de vida que se adjudicaron en el capítulo 2 para los géneros de bivalvos considerados. En cuanto a las dos primeras, sólo se tendrán en cuenta bivalvos excavadores que se mueven con regularidad, ya que aunque otros pueden tener también movilidad como los nadadores, serán considerados móviles facultativos debido a que no se mueven continuamente. En la tercera categoría se tendrán en cuenta bivalvos bisados en los cuales la movilidad puede ser debida a medios propios (nadadores) o ajenos (psedoplanctónicos); en estos últimos también se pueden incluir algunos bivalvos que se cementan a conchas de otros animales como ammonoideos, tal como es el caso de *Liostrea*. En la cuarta categoría, se incluyen bivalvos con capacidad de movimiento que viven libres en el sedimento, o sea, los reclinados con capacidad de efectuar ciclos natatorios. En las dos últimas categorías se incluyen todos los bivalvos que no tienen capacidad de movimiento, en la quinta los que viven sujetos, tanto cementados como mediante el biso y en la sexta los reclinados.

El **escalonamiento ecológico** (=“*tiering*”) se refiere a la distribución de los organismos bentónicos con respecto al sustrato (Ausich & Bottjer, 1982). Este concepto es equivalente al de estratificación en ecología (Bottjer *et al.*, 1996). A este respecto, solo se consideraran 4 categorías de las 6 propuestas por Bambach *et al.* (2007), ya que no se conocen bivalvos pelágicos ni con una estrategia de vida erecta. Aunque los bivalvos han colonizado todos los niveles de escalonamiento infaunal, no es así en el epifaunal, donde solo ocupan los niveles más bajos (Bottjer & Ausich, 1986). Las categorías contempladas son: (1) epifaunal (**Epi**), (2) semiinfaunal (**Se**), (3) infaunal superficial (**Is**) y (4) infaunal profundo (**Ip**).

La intersección de las distintas categorías de las variables consideradas da lugar a las diversas estrategias ecológicas (= modos de vida) que adoptan los distintos taxones dentro del grupo de los bivalvos. Para averiguar la dominancia de unas u otras, en vez de considerar sólo si una estrategia está siendo utilizada en un momento determinado del tiempo, se ha optado por dar un valor absoluto a cada una de ellas, que representa el número de géneros que la adoptan (ver fig. 5.6). De este modo podemos observar cómo va variando la predominancia de unas sobre otras a lo largo de nuestro intervalo de estudio. Debido a la imposibilidad de mostrar estos datos en un ecoespacio representado tridimensionalmente, se ha optado por una representación bidimensional, mostrando por un lado los suspensívoros y por otro los detritívoros. En el primer caso se representa el ecoespacio completo, mientras que en el caso de los detritívoros se muestra solo una posibilidad en cuanto a movimiento, móvil rápido, ya que es la única que se observa en la diversidad de géneros considerados. En el diagrama anexo a la fig. 5.6, se muestran los géneros que adoptan las distintas estrategias por pisos, desde el Induense hasta el Sinemuriense. Dentro de cada una de estas estrategias se indica, además, cuáles son los



géneros que se originan y extinguen en cada intervalo de tiempo considerado. En negro se dan los géneros que vienen del intervalo anterior, en verde los que se originan y subrayados de amarillo los que se extinguen. No se han tenido en cuenta algunos géneros debido a que su presencia no ha podido ser probada, como es el caso de *Acharax*, durante todo el intervalo de estudio o el de *Solemya* durante el Triásico inferior; o a causa de no conocer su modo de vida en los siguientes casos: *Macrodontella*, *Leproconcha*, *Sthortodon*, *Laubeia*, *Langvophorus* y *Datta*.

### 5.3.2. Resultados

Veamos que ocurre con la utilización de las distintas estrategias a lo largo del intervalo de estudio (ver fig. 5.1 y sus anexos). En primer lugar, es destacable que todas las estrategias que observamos en el Induense ya estaban siendo ocupadas durante el Pérmico, es decir, no aparecen géneros con modos de vida nuevos, sino que, la diversidad ecológica que observamos en el Triásico más inferior es, sobre todo, debida a los supervivientes del límite P/T. De todas las estrategias, la que mejor representada viene desde el Pérmico es la Epif Sed Suj (epifaunales sedentarios sujetos), sobre todo debido a los epibisados; este modo de vida es el predominante durante todo el intervalo de estudio junto con el excavador superficial (compuesto por varias estrategias). El modo de vida cementante, que estaría incluido también en esta estrategia, viene representado desde el Pérmico pero con un sólo género, *Pegmavalvula*, que no alcanza el Triásico medio (Newell & Boyd, 1995). Sin embargo, a partir del Triásico Medio empieza a aumentar el número de géneros que exhiben este modo de vida.

Durante el Olenekiense, reaparecen en escena dos estrategias: los infaunales profundos, representados por *Pleuromya* y los epifaunales sedentarios no sujetos, es decir, los reclinados sin capacidad de movimiento, con *Bositra*. La primera estrategia va siendo cada vez más utilizada a lo largo de todo el intervalo de estudio; el escalonamiento infaunal va teniendo cada vez más éxito durante el Triásico y el Jurásico y la extinción del Rhaetiense apenas afecta a los géneros que exhiben este modo de vida (un sólo género se extingue en este momento del tiempo); en cambio, la segunda estrategia tiene un máximo de ocupación durante el Carniense que se reduce a la mitad en el Noriense y permanece más o menos igual hasta el Sinemuriense.

Otra de las cosas que llaman la atención es que el número de géneros infaunales estrictos (tomando los semiinfaunales separadamente) va aumentando a lo largo del intervalo a la vez que va disminuyendo la de los epifaunales (fig. 5.7). Si observamos esta gráfica, vemos que: 1) los semiinfaunales muestran un comportamiento bastante similar al de los infaunales durante todo el intervalo; 2) durante el Induense, los semiinfaunales superan a los infaunales; 3) tanto los infaunales como los epifaunales van aumentando en número de géneros hasta el Carniense, momento en el cual, los primeros siguen aumentando, aunque con menor intensidad, mientras que los segundos empiezan a disminuir de forma que a partir del Rhaetiense los infaunales superan a los epifaunales en número; 4) los que mayor caída sufren al final de Rhaetiense son los semiinfaunales, sobre todo los que podrían incluirse en epifaunales si no fuera porque sus pesadas conchas los hacen hundirse en el sedimento (semiinfaunales sedentarios no sujetos).

Durante el Triásico, el modo de vida perforante, no aparece hasta el Triásico superior, probablemente en el Noriense. En este momento del tiempo, también aparecen

en escena los semiinfaunales con capacidad de movimiento, representados por algunos miembros de la familia Kalenteridae (*Kalentera*, *Ouamoia*, *Weixiella*, *Curionia*) y Carditidae (*Schizocardia*). Esta estrategia no tiene mucho éxito ya que después del Rhaetiense solo se observa en dos géneros.

El modo de vida reclinado, incluyendo tanto a los epifaunales como los semiinfaunales que no viven sujetos al sustrato (epi sed nsuj y se sed nsuj), va aumentando en abundancia hasta el Triásico superior. Del Carniense al Noriense, los epifaunales se reducen a la mitad y los semiinfaunales tienen un máximo en el Noriense y desaparecen totalmente a finales del Rhaetiense; sin embargo, esta estrategia vuelve a ser ocupada en el Hetangiense por *Weyla* y en el Sinemuriense por éste y por *Pachyrisma*.

Dentro de los infaunales, los más exitosos son los infaunales superficiales suspensívoros con un grado de movilidad mayor durante el Triásico, pero al final del Rhaetiense, los más afectados son precisamente este grupo. Los suspensívoros siempre son superiores en número a los detritívoros. Los excavadores superficiales con movilidad mayor, tanto suspensívoros como detritívoros, sufren mayores pérdidas al final del Rhaetiense que los que tienen un grado de movilidad menor.

#### 5. 4. Discusión

Veamos, en primer lugar, que ocurre con el escalonamiento. Justo antes de comenzar el Triásico, durante la extinción del límite permo-trías, el escalonamiento epifaunal decrece considerablemente para todas las comunidades suspensívoras de sustratos blandos (Bottjer & Ausich, 1986; Bottjer *et al.*, 1996; Ausich & Bottjer, 2001) y probablemente también el escalonamiento infaunal (Clapham, com. pers., 2002), lo cual concordaría con la ausencia de bivalvos excavadores profundos durante el Induense. Sin embargo, los niveles de escalonamiento vuelven con cierta rapidez a sus valores paleozoicos y, durante la extinción del final del Rhaetiense, no se ven afectados (Bottjer & Ausich, 2001); esto es exactamente lo que se observa con los bivalvos; es más, justamente el nivel superior de escalonamiento infaunal en este grupo es uno de los que se ve menos afectados (infaunales profundos). El restablecimiento del escalonamiento es una buena medida de la recuperación de una extinción (Twitchett, 1999) y en el Triásico medio, concretamente, durante el Anisiense, ya se observan bivalvos infaunales profundos y una explosión en la originación que aumenta la diversidad total considerablemente. Si nos centramos en el escalonamiento epifaunal, aunque los bivalvos, como ya hemos dicho, solo ocupan los niveles más bajos, se puede hablar de escalonantes secundarios (“*secondary tierers*”), término que se utiliza para los organismos que utilizan los esqueletos de los escalonantes primarios (“*primary tierers*”) para elevar su posición sobre el sustrato, hasta 20 cm en el caso de los bivalvos (Bottjer & Ausich, 1986). En este caso podemos observar que también van aumentando conforme avanzamos en nuestro intervalo de estudio; obsérvese la cantidad de cementantes y de reclinados bisados con capacidad de movimiento (nadadores ocasionales). Si se les compara con los braquiópodos, los cuales apenas desarrollan la complejidad de escalonamiento durante toda su historia (se mueven entre los -6 cm y los + 5 cm) (Bottjer & Ausich, 1986), se observa que los bivalvos, gracias al desarrollo de los sifones (Stanley, 1968, 1977), pueden ocupar niveles muy altos en cuanto a la

infaunalidad se refiere (hasta 100 cm; Ausich & Bottjer, 1982) y, por tanto, ocupar nichos que permanecían vacíos en el Triásico inferior, mientras que los braquiópodos han de limitarse a un rango de escalonamiento muy reducido que es justo en el que más competencia existe con otros invertebrados marinos.

Tal como señaló McRoberts (2001), se observa un aumento de la infauna a lo largo del Triásico, que se hace evidente a partir del Triásico Superior. A su vez, también se observa un aumento en el número de bivalvos cementantes (Harper, 1991) que, aunque ya venían del Pérmico, se diversifican durante el Triásico medio y superior. Tanto la infaunalidad (Vermeij, 1977; Stanley, 1977) como la cementación (Harper, 1991; Hautmann & Golej, 2004) han sido asociadas con la revolución marina Mesozoica, e interpretadas como una respuesta de los bivalvos a la creciente diversidad de organismos durófagos. Aunque ya durante el Triásico han aparecido los principales grupos de predadores sobre los moluscos, no se cree que éstos fueran lo suficientemente abundantes como para ejercer una presión importante en este sentido (McRoberts, 2001). Sin embargo, hay casos documentados de predación sobre los bivalvos durante el Triásico (Fürsich & Jablonski, 1984; Kowalewski *et al.*, 1998) y el Jurásico Inferior (Harper *et al.*, 1998), pero parece que la presión de predación no sería realmente importante hasta los inicios del Cretácico, donde la abundancia y diversidad de los predadores sería importante (Vermeij, 1977; Kowalewski *et al.*, 1998). Harper *et al.* (1998) advierten que el efecto de la predación puede estar infraestimado, debido a que la observación de estas marcas depende, en gran medida, de que las conchas estén muy bien conservadas; por tanto, no es descartable que realmente esta presión haya tenido algo que ver con las tendencias que se observan en los bivalvos durante el Mesozoico temprano, ya que durante el intervalo de estudio considerado, la mayoría de los bivalvos poseen conchas aragoníticas que normalmente se conservan como moldes internos (De Renzi & Ros, 2002) en los que es imposible observar marcas de predación aunque las haya habido. A todo esto hay que sumar, que los bivalvos con un modo de vida reclinado (sin sujeción alguna), aunque aumentan su abundancia durante el Triásico, es a partir del Triásico superior que empiezan a ser menos abundantes y al contrario que los infaunales profundos, son uno de los colectivos que más sufre en la extinción del Rhaetiense. McRoberts (2001) explica el patrón observado debido a una mayor competición en la epifauna que en la infauna y por la estructura de la biota durante la fase de recuperación de la extinción permo-triásica. Desde luego, los bivalvos, con la adquisición de los sifones (Stanley, 1968) y la gran cantidad de nichos vacíos y la falta de competición directa con los únicos representantes de la infauna (braquiópodos articulados; Bottjer *et al.*, 2001) durante el Triásico inferior, tuvieron una gran oportunidad para radiar en el medio infaunal que pudo ser favorecida de algún modo por la presencia de los primeros predadores post-Paleozoicos. A la vista de todo esto, las explicaciones adaptacionistas mantenidas hasta ahora (ventaja de la infaunalización frente a la depredación, etc.) no parecen suficientes. En tanto que la aparición de los sifones sería causada por una modificación del desarrollo embrionario, otra explicación podría darse en términos de transformación mucho más probable que otras (Alberch, 1980), lo cual conduciría a una proliferación de taxones con estas características, cuyo hábitat preferencial sería el infaunal.

La recuperación post-pérmica está gobernada sobre todo por los géneros supervivientes que llegan del Pérmico, ya que sólo hay dos estrategias de las ocho

ocupadas en el Induense que están compuestas por géneros originados en este momento del tiempo: los reclinados con capacidad de nadar representados por *Entolium* y los semiinfaunales endobisados con capacidad de movimiento por *Curionia*. En el primer caso, es probable que *Entolium* estuviera ya presente en el Pérmico (ver discusión para *Entolium* en el capítulo 2), y en todo caso, aunque esto no fuera así, esta estrategia estaba ya representada en el Pérmico, al menos por *Pseudopecten*. En el segundo caso, no tenemos certeza absoluta de que realmente *Curionia* apareciera en el Triásico inferior (ver discusión para *Curionia* en el capítulo 2), y puede que esta estrategia no estuviera representada hasta el Triásico superior. Los modos de vida más exitosos durante el intervalo de estudio son el epibisado y el excavador superficial, que además lo son durante toda la historia de los bivalvos.

Si se atiende a la diversidad total de los bivalvos y sus fluctuaciones en cuanto a originación y extinción, observamos que ambas corren paralelas durante el Triásico inferior y medio, sin embargo, se observa que durante el Triásico superior, sobre todo en el Rhaetiense, se da una tasa de originación baja mientras que la de extinción es la más alta del periodo. Esto estaría de acuerdo con que la disminución de la diversidad que se observa en el Rhaetiense sería en parte debido a la baja originación (Bambach *et al.*, 2004). La originación total de géneros (fig. 5.1) va disminuyendo durante todo el Triásico superior, lo cual concordaría con lo dicho por Lucas & Tanner (2008), sin embargo, aunque se observa que la tasa de originación es baja a partir del Noriense, la tasa de extinción es relativamente mayor durante el Carniense y el Rhaetiense; es más solo se observa crecimiento negativo durante el Rhaetiense. Si observamos la diversidad al inicio del Triásico y la comparamos con la que se observa a principios del Jurásico, podemos decir que ambas recuperaciones no fueron de la misma magnitud. Además, si observamos qué ocurre a nivel paleoecológico durante el límite T/J, veremos que no hay impacto paleoecológico para los bivalvos, ya que aunque algunas estrategias ven disminuido el número de géneros que la utilizan, ninguna desaparece y por lo tanto, en lo que se refiere a los bivalvos, solo se observarían cambios de tercer y cuarto nivel, ya que se darían las señales típicas de estos niveles: “vaciado de estrategias” y cambios taxonómicos (Bottjer *et al.*, 2001). Sin embargo, ya dijimos que no hay cambios en el escalonamiento infaunal, con los infaunales profundos cruzando el límite sin apenas pérdidas (solo un género se extingue).

Si distinguimos entre epifaunales e infaunales (ver tasas), parece que los infaunales son más afectados en el Rhaetiense, sin embargo, si consideramos los infaunales estrictos separados de los semiinfaunales (fig. 5.7), observamos que las mayores pérdidas las experimentan los semiinfaunales y sin embargo, los infaunales son los que mayor riqueza genérica presentan durante el límite T/J. Si observamos las distintas estrategias, veremos que los semiinfaunales reclinados sin ningún tipo de sujeción desaparecen totalmente, y que los epibisados y los excavadores superficiales son los que más pérdidas sufren, pero no se observa ningún tipo de selectividad en función de los distintos modos de vida, al menos a primera vista, aunque sería necesario un tratamiento estadístico de los datos para poder saber si realmente existe algún tipo de selectividad en la extinción del final del Triásico. Por otro lado, Kiessling & Aberhan (2007) encuentran un componente climático al observar que los géneros tropicales son más afectados por el evento de extinción.

Aunque otros investigadores propusieron una extinción mucho más intensa (por ej. Hallam, 1981), con nuestros datos se observa una pérdida del 42% de los géneros al final del Rhaetiense. Sin embargo, no observamos el evento del límite Noriense – Rhaetiense del que hablan, entre otros, Lucas & Tanner (2008) a nivel global. Si observamos una tasa de extinción alta durante el Carniense y el Rhaetiense, pero no en el Noriense. Aunque un 42% de pérdida taxonómica pueda parecer importante, a nivel ecológico los bivalvos apenas se ven afectados, por lo que existiría un desacople entre la intensidad de extinción taxonómica y ecológica que sufriría este grupo en este momento del tiempo, lo cual ya fue observado para otros eventos para la biota total por McGhee *et al.* (2004). Esto parecería sugerir posibles aspectos internos de la dinámica de la biota (Solé *et al.*, 1996; De Renzi, 2001).

Durante el Hetangiense y el Sinemuriense, se observa la misma tendencia con la recuperación de los infaunales ya que la tasa de originación es considerablemente mayor para este colectivo y coincidiría con el proceso de infaunalización que observan Aberhan *et al.* (2006) durante el Jurásico.



## **Anexo IV**

### **Tablas y Figuras del Capítulo 5**

<b>Diversidad durante el intervalo In - Sin</b>				
<b>Piso</b>	<b>Duración</b>	<b>Diversidad total</b>	<b>Extintos</b>	<b>Nuevos</b>
Induense	1,3	32	3	9
Olenekiense	4,7	40	10	11
Anisiense	8	79	15	49
Ladiniense	9	83	8	19
Carniense	11,5	138	44	63
Noriense	12,9	136	26	42
Rhaetiense	4	127	53	17
Hetangiense	3,1	95	3	21
Sinemuriense	6,9	107	4	15

Tabla 5.1. Diversidad total durante el intervalo Induense – Olenekiense, como número de géneros totales presentes en cada piso.

<b>Originación durante el intervalo In - Sin</b>						
<b>Piso</b>	<b>Duración</b>	<b>N<sub>0</sub> total</b>	<b>Nuevos</b>	<b>N. epi.</b>	<b>N. inf.</b>	<b>N. desc.</b>
Induense	1,3	23	9	5	4	-
Olenekiense	4,7	29	11	7	4	-
Anisiense	8	30	49	29	19	1
Ladiniense	9	65	19	12	6	1
Carniense	11,5	75	63	24	38	1
Noriense	12,9	94	42	14	27	1
Rhaetiense	4	110	17	6	11	-
Hetangiense	3,1	74	21	5	16	-
Sinemuriense	6,9	92	15	7	8	-

Tabla 5.2. Originación de géneros de bivalvos durante el intervalo Induense – Sinemuriense por pisos. La duración de los mismos se da en millones de años. La N<sub>0</sub> total representa los géneros supervivientes de los intervalos anteriores. La columna Nuevos representa el número de géneros nuevos surgidos en cada piso y las columnas que le siguen desglosan los datos en géneros epifaunales (epi.) e infaunales (inf.). La última columna (desc.) corresponde a los géneros para los cuales no se ha podido establecer el modo de vida con respecto al sustrato.

<b>Extinción durante el intervalo In - Sin</b>						
<b>Piso</b>	<b>Duración</b>	<b>N<sub>0</sub> total</b>	<b>Extintos</b>	<b>Ext. epi.</b>	<b>Ext. inf.</b>	<b>Ext. desc.</b>
Induense	1,3	23	3	3	0	-
Olenekiense	4,7	29	10	6	4	-
Anisiense	8	30	15	10	4	1
Ladiniense	9	64	8	3	3	2
Carniense	11,5	75	44	23	20	1
Noriense	12,9	94	26	10	16	-
Rhaetiense	4	110	53	17	34	2
Hetangiense	3,1	74	3	1	2	-
Sinemuriense	6,9	92	4	2	2	-

Tabla 5.3. Extinción de géneros de bivalvos durante el intervalo Induense – Sinemuriense por pisos. La duración de los mismos se da en millones de años. La N<sub>0</sub> total representa los géneros supervivientes de los intervalos anteriores. La columna Extintos representa el número de géneros que se extinguen en cada piso y las columnas que le siguen desglosan los datos en géneros epifaunales (epi.) e infaunales (inf.). La última columna corresponde a los géneros para los cuales no se ha podido establecer el modo de vida con respecto al sustrato.

<b>Tasas de originación durante el intervalo In - Sin</b>					
<b>Piso</b>	<b>Duración</b>	<b>N<sub>0</sub> total</b>	<b>Tasa ori.</b>	<b>Tasa ori. epi.</b>	<b>Tasa ori. inf.</b>
Induense	1,3	23	0,301	0,167	0,134
Olenekiense	4,7	29	0,081	0,051	0,029
Anisiense	8	30	0,204	0,121	0,079
Ladiniense	9	64	0,032	0,021	0,010
Carniense	11,5	75	0,076	0,029	0,046
Noriense	12,9	94	0,035	0,012	0,023
Rhaetiense	4	110	0,039	0,014	0,025
Hetangiense	3,1	74	0,093	0,022	0,071
Sinemuriense	6,9	92	0,0242	0,011	0,013

Tabla 5.4. Tasas de originación de géneros de bivalvos durante el intervalo Induense – Sinemuriense por pisos. La duración de los mismos se da en millones de años. La N<sub>0</sub> total representa los géneros supervivientes de los intervalos anteriores. La tasa de originación (Tasa ori.) por piso se desglosa en la tasa de originación para los géneros epifaunales (Tasa ori. epi.) e infaunales (Tasa ori. inf.)

<b>Tasas de extinción durante el intervalo In - Sin</b>					
<b>Piso</b>	<b>Duración</b>	<b>N<sub>0</sub> total</b>	<b>Tasa ext.</b>	<b>Tasa ext. epi.</b>	<b>Tasa ext. inf.</b>
Induense	1,3	23	0,1	0,1	0
Olenekiense	4,7	29	0,073	0,044	0,029
Anisiense	8	30	0,063	0,042	0,017
Ladiniense	9	64	0,014	0,005	0,005
Carniense	11,5	75	0,051	0,027	0,023
Noriense	12,9	94	0,021	0,008	0,013
Rhaetiense	4	110	0,121	0,039	0,077
Hetangiense	3,1	74	0,013	0,004	0,009
Sinemuriense	6,9	92	0,006	0,003	0,003

Tabla 5.5. Tasas de extinción de géneros de bivalvos durante el intervalo Induense – Sinemuriense por pisos. La duración de los mismos se da en millones de años. La N<sub>0</sub> total representa los géneros supervivientes de los intervalos anteriores. La tasa de extinción (Tasa ext.) por piso se desglosa en la tasa de extinción para los géneros epifaunales (Tasa ext. epi.) e infaunales (Tasa ext. inf.)

<b>Tasas de crecimiento durante el intervalo In - Sin</b>					
<b>Piso</b>	<b>Duración</b>	<b>N<sub>0</sub> total</b>	<b>Tasa crto.</b>	<b>Tasa crto.epi.</b>	<b>Tasa crto.inf.</b>
Induense	1,3	23	0,201	0,067	0,134
Olenekiense	4,7	29	0,007	0,007	0
Anisiense	8	30	0,142	0,079	0,063
Ladiniense	9	64	0,019	0,015	0,005
Carniense	11,5	75	0,025	0,002	0,023
Noriense	12,9	94	0,014	0,004	0,01
Rhaetiense	4	110	-0,081	-0,025	-0,052
Hetangiense	3,1	74	0,08	0,018	0,062
Sinemuriense	6,9	92	0,018	0,008	0,01

Tabla 5. 6. Tasas de crecimiento de los géneros de bivalvos durante el intervalo Induense – Sinemuriense por pisos. La duración de los mismos se da en millones de años. La N<sub>0</sub> total representa los géneros supervivientes de los intervalos anteriores. La tasa de crecimiento (Tasa crto.) por piso se desglosa en la tasa de crecimiento para los géneros epifaunales (Tasa crto. epi.) e infaunales (Tasa crto. inf.)

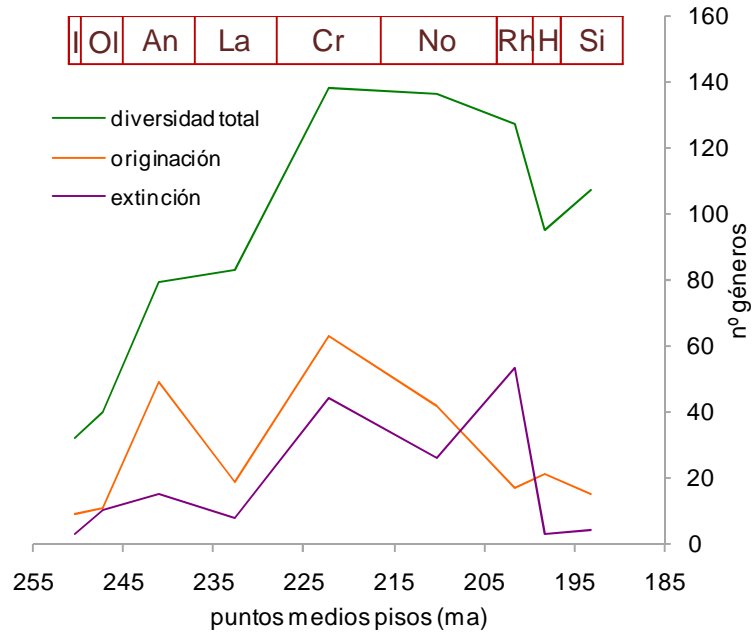


Fig. 5.1. Diversidad total de los bivalvos durante el intervalo de estudio (Induense - Sinemuriense) representada como el número de géneros presentes en cada momento del tiempo. En verde la diversidad total, en amarillo los géneros que se extinguen y en morado los que se originan.

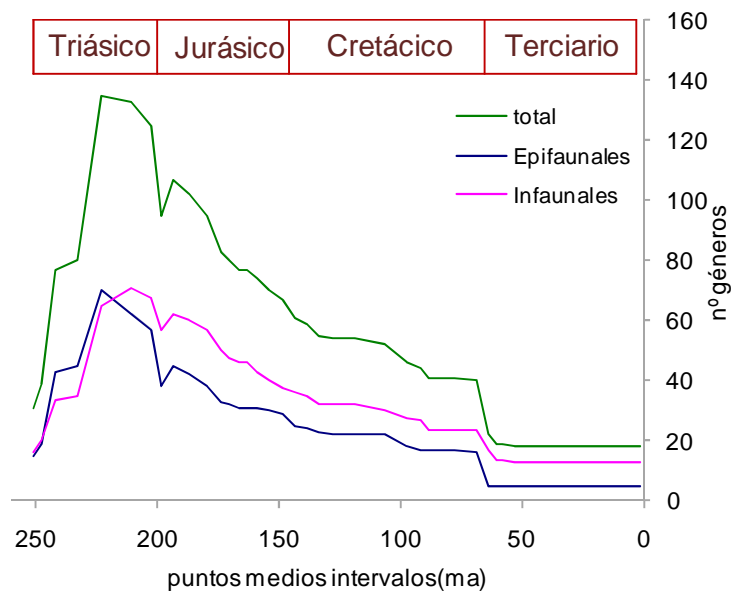


Fig. 5.2. Representación gráfica de la diversidad total existente durante cada piso del intervalo de estudio (In-Sin) para los géneros de bivalvos y su destino hasta la actualidad. Se tienen en cuenta los géneros originados más los supervivientes de pisos anteriores. A partir del Pliensbachiense, solo se tienen en cuenta los supervivientes, no se considera la originación de nuevos taxones.

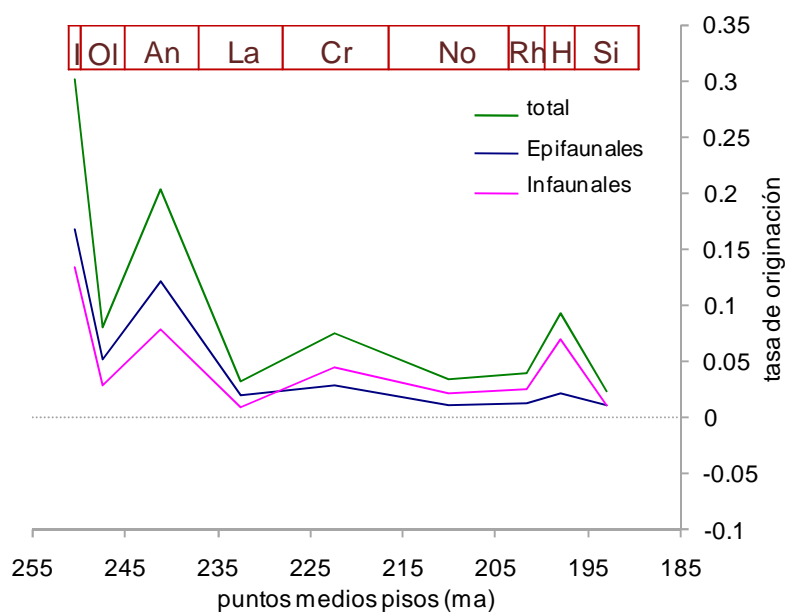


Fig. 5.3. Representación gráfica de las tasas de originación de los géneros de bivalvos durante el intervalo de estudio (In - Sin) por pisos.

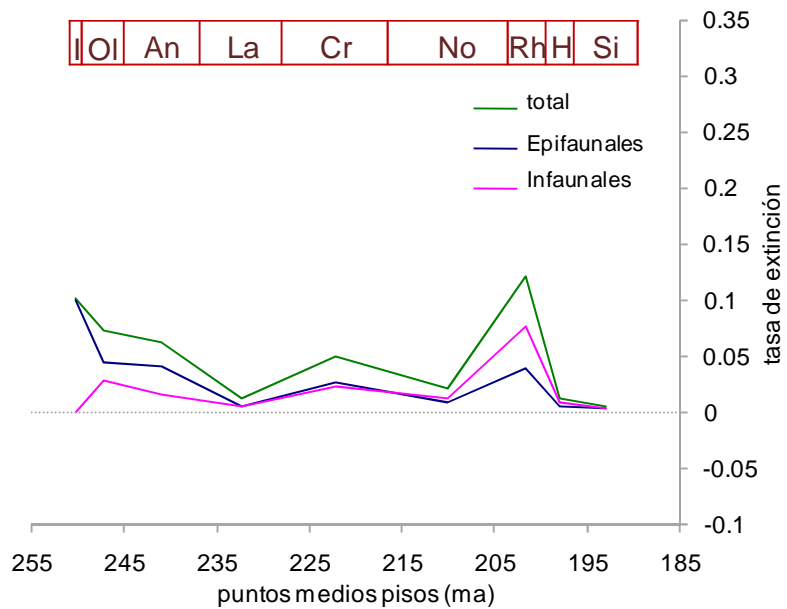


Fig. 5.4. Representación gráfica de las tasas de extinción de los géneros de bivalvos durante el intervalo de estudio (In - Sin) por pisos.



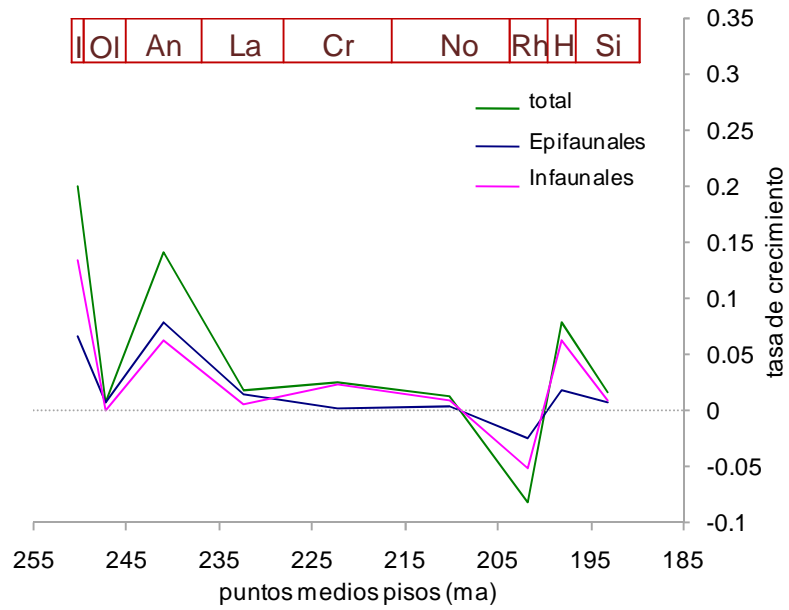


Fig. 5.5. Representación gráfica de las tasas de crecimiento de los géneros de bivalvos durante el intervalo de estudio (In - Sin) por pisos.

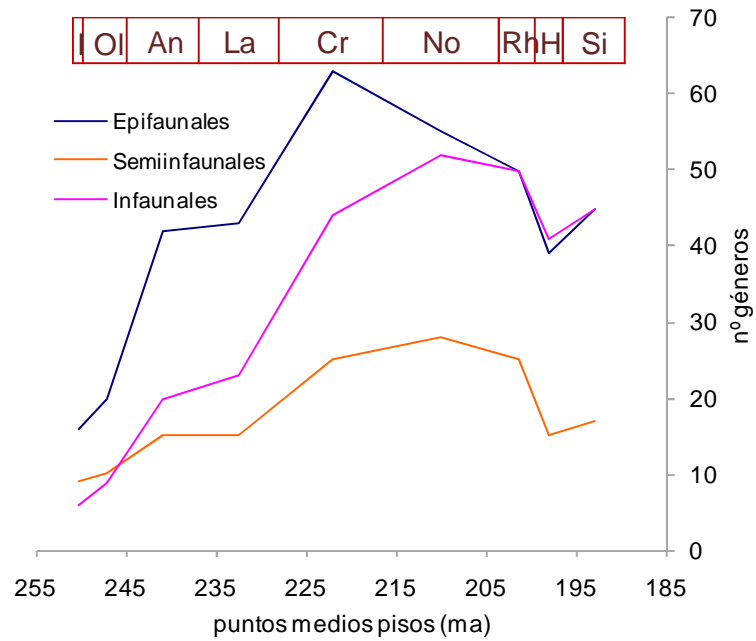


Fig. 5.7. Diversidad genérica por modos de vida según su relación con el sustrato.

INDUENSE		Susp				Det			
	Mr	MI	Fsuj	Fnsuj	Sedsuj	Sednsuj			
Epi			4	1	11				
Se		1			7	1			
Is		1	2					3	
Ip									
	Mr	MI	Fsuj	Fnsuj	Sedsuj	Sednsuj			Mr

ANISIENSE		Susp				Det			
	Mr	MI	Fsuj	Fnsuj	Sedsuj	Sednsuj			
Epi			4	6	30	2			
Se		1			12	2			
Is		6	3					7	
Ip			4						
	Mr	MI	Fsuj	Fnsuj	Sedsuj	Sednsuj			Mr

CARNIENSE		Susp				Det			
	Mr	MI	Fsuj	Fnsuj	Sedsuj	Sednsuj			
Epi			7	4	44	8			
Se		1			17	7			
Is		18	9	4				9	
Ip			8						
	Mr	MI	Fsuj	Fnsuj	Sedsuj	Sednsuj			Mr

RHAETIENSE		Susp				Det			
	Mr	MI	Fsuj	Fnsuj	Sedsuj	Sednsuj			
Epi			6	5	35	4			
Se		4			14	7			
Is		15	12	3				10	
Ip			9	1					
	Mr	MI	Fsuj	Fnsuj	Sedsuj	Sednsuj			Mr

OLENEKIENSE		Susp				Det			
	Mr	MI	Fsuj	Fnsuj	Sedsuj	Sednsuj			
Epi			4	1	14	1			
Se		1			8	1			
Is		3	2					3	
Ip			1						
	Mr	MI	Fsuj	Fnsuj	Sedsuj	Sednsuj			Mr

LADINIENSE		Susp				Det			
	Mr	MI	Fsuj	Fnsuj	Sedsuj	Sednsuj			
Epi			5	5	30	3			
Se		1			12	2			
Is		8	5					6	
Ip			4						
	Mr	MI	Fsuj	Fnsuj	Sedsuj	Sednsuj			Mr

NORIENSE		Susp				Det			
	Mr	MI	Fsuj	Fnsuj	Sedsuj	Sednsuj			
Epi			7	5	39	4			
Se		5			14	9			
Is		19	11	3				10	
Ip			8	1					
	Mr	MI	Fsuj	Fnsuj	Sedsuj	Sednsuj			Mr

HETANGIENSE		Susp				Det			
	Mr	MI	Fsuj	Fnsuj	Sedsuj	Sednsuj			
Epi			6	5	25	3			
Se		1			13	1			
Is		8	14	1				8	
Ip			9	1					
	Mr	MI	Fsuj	Fnsuj	Sedsuj	Sednsuj			Mr

SINEMURIENSE		Susp				Det			
	Mr	MI	Fsuj	Fnsuj	Sedsuj	Sednsuj			
Epi			6	5	30	4			
Se		1			14	2			
Is		10	15	1				8	
Ip			10	1					
	Mr	MI	Fsuj	Fnsuj	Sedsuj	Sednsuj			Mr

Fig. 5.6. Variación del ecoespacio de los bivalvos por pisos en el intervalo de tiempo considerado (Induense – Sinemuriense). Los números en las distintas celdas representan el número de géneros para los cuales se han inferido las distintas estrategias. Susp: suspensívoro; Det: detritívoro; Epi: epifaunal; Se: semiinfaunal; Is: infaunal superficial; Ip: infaunal profundo; Mr: móvil rápido; MI: móvil lento; Fsuj: móvil facultativo sujeto; Fnsuj: móvil facultativo no sujeto; Sesuj: sedentario sujeto; Sednsuj: sedentario no sujeto. En blanco las estrategias ocupadas que ya lo estaban en intervalos anteriores; en verde las estrategias que aparecen nuevas en un intervalo determinado; en azul las estrategias que quedan vacías.

INDUENSE	OLENEKIENSE	ANSIENSE	LADINIENSE	CARNIENSE
DETRITIVOROS: <i>Phestia</i> , <i>Veteranella</i> , <i>Palaeoneilo</i> , <i>Veteranella</i> , <i>Palaeoneilo</i>	DETRITIVOROS: <i>Phestia</i> , <i>Veteranella</i> , <i>Palaeoneilo</i> , <i>Zephiroella</i> , <i>Phaenodésmia</i> , <i>Nuculana</i> , <i>Palaeonecula</i>	DETRITIVOROS: <i>Phestia</i> , <i>Veteranella</i> , <i>Palaeoneilo</i> , <i>Zephiroella</i> , <i>Phaenodésmia</i> , <i>Nuculana</i> , <i>Palaeonecula</i>	DETRITIVOROS: <i>Phestia</i> , <i>Veteranella</i> , <i>Palaeoneilo</i> , <i>Phaenodésmia</i> , <i>Nuculana</i> , <i>Palaeonecula</i>	DETRITIVOROS: <i>Phestia</i> , <i>Veteranella</i> , <i>Palaeoneilo</i> , <i>Phaenodésmia</i> , <i>Nuculana</i> , <i>Palaeonecula</i> , <i>Trigonucula</i> , <i>Xaeschuchitana</i> , <i>Prosoplepis</i>
EPI, FAC, SUJ: <i>Clarata</i> , <i>Critidenella</i> , <i>Oxytoma</i> , <i>Entoloides</i>	EPI, FAC, SUJ: <i>Clarata</i> , <i>Critidenella</i> , <i>Oxytoma</i> , <i>Entoloides</i>	EPI, FAC, SUJ: <i>Oxytoma</i> , <i>Camptonectes</i> , <i>Janopecten</i> , <i>Entoloides</i> , <i>Limatula</i>	EPI, FAC, SUJ: <i>Oxytoma</i> , <i>Camptonectes</i> , <i>Janopecten</i> , <i>Entoloides</i> , <i>Limatula</i>	EPI, FAC, SUJ: <i>Oxytoma</i> , <i>Camptonectes</i> , <i>Janopecten</i> , <i>Entoloides</i> , <i>Limatula</i> , <i>Halobia</i> , <i>Liosirea</i> (C)
EPI, FAC, NO SUJ: <i>Entolium</i>	EPI, FAC, NO SUJ: <i>Entolium</i> , <i>Daonella</i> , <i>Enteropleura</i> , <i>Aparimella</i> , <i>Chlamys</i> , <i>Parvamussium</i>	EPI, FAC, NO SUJ: <i>Entolium</i> , <i>Daonella</i> , <i>Enteropleura</i> , <i>Aparimella</i> , <i>Chlamys</i> , <i>Parvamussium</i>	EPI, FAC, NO SUJ: <i>Entolium</i> , <i>Daonella</i> , <i>Aparimella</i> , <i>Chlamys</i> , <i>Parvamussium</i>	EPI, FAC, NO SUJ: <i>Entolium</i> , <i>Aparimella</i> , <i>Chlamys</i> , <i>Parvamussium</i>
EPI, SED, SUJ: <i>Promytilus</i> , <i>Paralleledon</i> , <i>Grammatodon</i> , <i>Palaeolima</i> , <i>Grammatodon</i> , <i>Myalina</i> , <i>Grammatodon</i> , <i>Tovopteria</i> , <i>Palaeolima</i> , <i>Eumorphotis</i> , <i>Sreblopteria</i> , <i>Palaeolima</i> , <i>Eumorphotis</i> , <i>Sreblopteria</i> , <i>Pegmanavula</i> (C), <i>Scythentolium</i> , <i>Pteria</i> , <i>Arcavicta</i> , <i>Mysidoptera</i> , <i>Olapria</i> , <i>Hylichlamys</i> , <i>Periclarata</i>	EPI, SED, SUJ: <i>Paralleledon</i> , <i>Grammatodon</i> , <i>Palaeolima</i> , <i>Sreblopteria</i> , <i>Lepiochondria</i> , <i>Pteria</i> , <i>Arcavicta</i> , <i>Mysidoptera</i> , <i>Olapria</i> , <i>Periclarata</i> , <i>Promysidella</i> , <i>Protopsis</i> , <i>Eophylabroyoidella</i> , <i>Isotaiomyalina</i> , <i>Veldidenella</i> , <i>Ascella</i> , <i>Etalia</i> , <i>Neomorphotis</i> , <i>Maryschkella</i> , <i>Ascella</i> , <i>Etalia</i> , <i>Pleuronectites</i> , <i>Umbrosirea</i> (C), <i>Protosirea</i> (C), <i>Pseudoplacunopsis</i> (C), <i>Nevaagia</i> (C)	EPI, SED, SUJ: <i>Paralleledon</i> , <i>Grammatodon</i> , <i>Palaeolima</i> , <i>Sreblopteria</i> , <i>Lepiochondria</i> , <i>Pteria</i> , <i>Arcavicta</i> , <i>Mysidoptera</i> , <i>Olapria</i> , <i>Periclarata</i> , <i>Promysidella</i> , <i>Protopsis</i> , <i>Eophylabroyoidella</i> , <i>Isotaiomyalina</i> , <i>Veldidenella</i> , <i>Ascella</i> , <i>Etalia</i> , <i>Neomorphotis</i> , <i>Maryschkella</i> , <i>Ascella</i> , <i>Etalia</i> , <i>Pleuronectites</i> , <i>Umbrosirea</i> (C), <i>Protosirea</i> (C), <i>Pseudoplacunopsis</i> (C), <i>Nevaagia</i> (C)	EPI, SED, SUJ: <i>Paralleledon</i> , <i>Grammatodon</i> , <i>Palaeolima</i> , <i>Lepiochondria</i> , <i>Pteria</i> , <i>Arcavicta</i> , <i>Mysidoptera</i> , <i>Olapria</i> , <i>Promysidella</i> , <i>Protopsis</i> , <i>Linea</i> , <i>Plagiotoma</i> , <i>Omithopecten</i> , <i>Antijamira</i> , <i>Amphijamira</i> , <i>Ascella</i> , <i>Pleuronectites</i> , <i>Umbrosirea</i> (C), <i>Boulopsis</i> , <i>Pseudoplacunopsis</i> (C), <i>Nevaagia</i> (C), <i>Antiquilima</i> , <i>Avicularca</i> , <i>Stefania</i> , <i>Badiotella</i> , <i>Trollida</i> , <i>Antiquilima</i> , <i>Avicularca</i> , <i>Nevadapecten</i> , <i>Loxochlamys</i> , <i>Coelopsis</i>	EPI, SED, SUJ: <i>Paralleledon</i> , <i>Grammatodon</i> , <i>Palaeolima</i> , <i>Lepiochondria</i> , <i>Pteria</i> , <i>Arcavicta</i> , <i>Mysidoptera</i> , <i>Olapria</i> , <i>Promysidella</i> , <i>Protopsis</i> , <i>Linea</i> , <i>Plagiotoma</i> , <i>Omithopecten</i> , <i>Antijamira</i> , <i>Amphijamira</i> , <i>Ascella</i> , <i>Pleuronectites</i> , <i>Umbrosirea</i> (C), <i>Boulopsis</i> , <i>Pseudoplacunopsis</i> (C), <i>Nevaagia</i> (C), <i>Antiquilima</i> , <i>Avicularca</i> , <i>Loxochlamys</i> , <i>Coelopsis</i> , <i>Falcimyllus</i> , <i>Mysidella</i> , <i>Inonotus</i> , <i>Oxyptera</i> , <i>Bitteria</i> , <i>Hokonia</i> , <i>Krambeckella</i> , <i>Manitula</i> , <i>Orcadia</i> , <i>Cranamussium</i> , <i>Agerchlamys</i> , <i>Especten</i> , <i>Tosapecten</i> , <i>Filopecten</i> , <i>Areta</i> (C), <i>Eoplicatula</i> (C)
IN SUP, ML: <i>Costatoria</i> , <i>Permophorus</i>	IN SUP, ML: <i>Costatoria</i> , <i>Permophorus</i>	IN SUP, ML: <i>Costatoria</i> , <i>Astarte</i> , <i>Schafhaentlia</i>	IN SUP, ML: <i>Costatoria</i> , <i>Astarte</i> , <i>Schafhaentlia</i> , <i>Rhaetida</i> , <i>Bilantioselena</i>	IN SUP, ML: <i>Costatoria</i> , <i>Astarte</i> , <i>Schafhaentlia</i> , <i>Rhaetida</i> , <i>Triaphorus</i> , <i>Somareoites</i> , <i>Radistarte</i> , <i>Cardinia</i> , <i>Cortina</i> , <i>Sakavanella</i>
IN SUP, MR: <i>Neoschizodus</i>	IN SUP, MR: <i>Neoschizodus</i> , <i>Elegantinia</i> , <i>Sinbadella</i>	IN SUP, MR: <i>Neoschizodus</i> , <i>Elegantinia</i> , <i>Trigonia</i> , <i>Myophoria</i> , <i>Myophoropsis</i> , <i>Pseudocorbula</i> , <i>Praegonia</i> , <i>Zgonisca</i>	IN SUP, MR: <i>Neoschizodus</i> , <i>Elegantinia</i> , <i>Trigonia</i> , <i>Myophoria</i> , <i>Myophoropsis</i> , <i>Pseudocorbula</i> , <i>Kyushurigonia</i> , <i>Sichuantrigonia</i> , <i>Guameana</i> , <i>Frenguella</i> , <i>Gruenevandia</i> , <i>Caladonia</i> , <i>Atalanta</i> , <i>Minerigonia</i> , <i>Myophorogonia</i> , <i>Perigonia</i> , <i>Maotrigonia</i> , <i>Myophoricardium</i>	IN SUP, MR: <i>Neoschizodus</i> , <i>Elegantinia</i> , <i>Trigonia</i> , <i>Myophoria</i> , <i>Myophoropsis</i> , <i>Pseudocorbula</i> , <i>Kyushurigonia</i> , <i>Sichuantrigonia</i> , <i>Guameana</i> , <i>Frenguella</i> , <i>Gruenevandia</i> , <i>Caladonia</i> , <i>Atalanta</i> , <i>Minerigonia</i> , <i>Myophorogonia</i> , <i>Perigonia</i> , <i>Maotrigonia</i> , <i>Myophoricardium</i>
SE, SED, NO SUJ: <i>Megalodon</i>	SE, SED, NO SUJ: <i>Megalodon</i> , <i>Physocardia</i>	SE, SED, NO SUJ: <i>Megalodon</i> , <i>Physocardia</i>	SE, SED, NO SUJ: <i>Megalodon</i> , <i>Physocardia</i>	SE, SED, NO SUJ: <i>Megalodon</i> , <i>Physocardia</i> , <i>Pomaranema</i> , <i>Neomegalodon</i> , <i>Dicero-cardium</i> , <i>Contacardia</i> , <i>Camnacardia</i>
SE, SED, SUJ: <i>Modiolus</i> , <i>Joannina</i> , <i>Myalimella</i> , <i>Promyalina</i> , <i>Bakevella</i> , <i>Waaagenoperna</i> , <i>Pinna</i>	SE, SED, SUJ: <i>Modiolus</i> , <i>Joannina</i> , <i>Myalimella</i> , <i>Promyalina</i> , <i>Bakevella</i> , <i>Waaagenoperna</i> , <i>Pinna</i> , <i>Hoernesia</i> , <i>Laidapococha</i> , <i>Wajisonella</i> , <i>Quangyailia</i> , <i>Elegantarca</i> , <i>Gervillaria</i>	SE, SED, SUJ: <i>Modiolus</i> , <i>Joannina</i> , <i>Bakevella</i> , <i>Atrina</i> , <i>Waaagenoperna</i> , <i>Pinna</i> , <i>Hoernesia</i> , <i>Elegantarca</i> , <i>Gervillaria</i> , <i>Langsonella</i> , <i>Pseudomyoconcha</i>	SE, SED, SUJ: <i>Modiolus</i> , <i>Joannina</i> , <i>Bakevella</i> , <i>Atrina</i> , <i>Waaagenoperna</i> , <i>Pinna</i> , <i>Hoernesia</i> , <i>Elegantarca</i> , <i>Gervillaria</i> , <i>Langsonella</i> , <i>Pseudomyoconcha</i> , <i>Pichleria</i> , <i>Gervillansea</i> , <i>Virgellia</i> , <i>Isognomon</i> , <i>Minepharusa</i>	SE, SED, SUJ: <i>Modiolus</i> , <i>Joannina</i> , <i>Bakevella</i> , <i>Atrina</i> , <i>Waaagenoperna</i> , <i>Pinna</i> , <i>Hoernesia</i> , <i>Elegantarca</i> , <i>Gervillaria</i> , <i>Langsonella</i> , <i>Pseudomyoconcha</i> , <i>Pichleria</i> , <i>Gervillansea</i> , <i>Virgellia</i> , <i>Isognomon</i> , <i>Minepharusa</i>
SE, ML: <i>Curtonia</i>	SE, ML: <i>Curtonia</i>	SE, ML: <i>Curtonia</i>	SE, ML: <i>Curtonia</i>	SE, ML: <i>Curtonia</i>
IN PR, ML: <i>Pleuromya</i>	IN PR, ML: <i>Pleuromya</i> , <i>Homomya</i> , <i>Pachymya</i> , <i>Solemya</i>	IN PR, ML: <i>Pleuromya</i> , <i>Homomya</i> , <i>Pachymya</i> , <i>Solemya</i>	IN PR, ML: <i>Pleuromya</i> , <i>Homomya</i> , <i>Pachymya</i> , <i>Solemya</i> , <i>Atomaloplecteroides</i> , <i>Pseudohornesia</i> , <i>Cerconya</i>	IN PR, ML: <i>Pleuromya</i> , <i>Homomya</i> , <i>Pachymya</i> , <i>Solemya</i> , <i>Atomaloplecteroides</i> , <i>Pseudohornesia</i> , <i>Cerconya</i>
EPI, SED, NO SUJ: <i>Bostira</i>	EPI, SED, NO SUJ: <i>Bostira</i> , <i>Cassianella</i>	EPI, SED, NO SUJ: <i>Bostira</i> , <i>Cassianella</i> , <i>Septihoernesia</i>	EPI, SED, NO SUJ: <i>Bostira</i> , <i>Cassianella</i> , <i>Septihoernesia</i> , <i>Burchardella</i> , <i>Hoernesella</i> , <i>Liangella</i> , <i>Reubella</i> , <i>Gryphaea</i>	EPI, SED, NO SUJ: <i>Bostira</i> , <i>Cassianella</i> , <i>Septihoernesia</i> , <i>Burchardella</i> , <i>Hoernesella</i> , <i>Liangella</i> , <i>Reubella</i> , <i>Gryphaea</i>
			IN SUP, FAC, SUJ: <i>Hofena</i> , <i>Tucheria</i> , <i>Palaeocardia</i> , <i>Septiocardia</i>	IN SUP, FAC, SUJ: <i>Hofena</i> , <i>Tucheria</i> , <i>Palaeocardia</i> , <i>Septiocardia</i>

Anexo fig. 5.6 (1 de 3). Se muestran por pisos los géneros que adoptan las distintas estrategias ecológicas. En celdas con fondo blanco, las estrategias que estaban siendo anteriormente ocupadas; con fondo rosa, las que son utilizadas por primera vez posteriormente al Paleozoico. Los géneros en negro son supervivientes de pisos anteriores; en verde los que se originan en el piso en cuestión y subrayados en amarillo los que se extinguen en el mismo. EPI: epifaunal; FAC: facultativo; SUJ: sujeto; SED: sedentario; SE: semifaunal; IN SUP: infrafaunal superficial; ML: móvil lento; MR: móvil rápido; IN PR: infrafaunal profundo.

CARNIENSE	NORIENSE	RHAETIENSE
DET: <i>Phestia</i> , <i>Veteranella</i> , <i>Palaeoneilo</i> , <i>Phaenodesmia</i> , <i>Niculana</i> , <i>Palaeonucula</i> , <i>Palaeonucula</i> , <i>Trigonicula</i> , <i>Xiaoschuitana</i> , <i>Prosoplepis</i>	DET: <i>Veteranella</i> , <i>Palaeoneilo</i> , <i>Phaenodesmia</i> , <i>Niculana</i> , <i>Palaeonucula</i> , <i>Trigonicula</i> , <i>Xiaoschuitana</i> , <i>Elegantinella</i> , <i>Mesonello</i> , <i>Dacryomya</i>	DET: <i>Palaeoneilo</i> , <i>Phaenodesmia</i> , <i>Niculana</i> , <i>Palaeonucula</i> , <i>Trigonicula</i> , <i>Xiaoschuitana</i> , <i>Mesonello</i> , <i>Dacryomya</i> , <i>Niculoma</i> , <i>Rydera</i>
EPI, FAC, SUJ: <i>Oxytoma</i> , <i>Camptonectes</i> , <i>Janopecten</i> , <i>Entoloides</i> , <i>Limatula</i> , <i>Halobia</i> , <i>Liosrea</i> (C)	EPI, FAC, SUJ: <i>Oxytoma</i> , <i>Camptonectes</i> , <i>Limatula</i> , <i>Halobia</i> , <i>Liosrea</i> (C), <i>Monotis</i> , <i>Melegrinella</i>	EPI, FAC, SUJ: <i>Oxytoma</i> , <i>Camptonectes</i> , <i>Limatula</i> , <i>Liosrea</i> (C), <i>Monotis</i> , <i>Melegrinella</i>
EPI, FAC, NO SUJ: <i>Entolium</i> , <i>Aparinella</i> , <i>Chlamys</i> , <i>Parvamussium</i>	EPI, FAC, NO SUJ: <i>Entolium</i> , <i>Chlamys</i> , <i>Parvamussium</i> , <i>Indopecten</i> , <i>Kohymonectes</i>	EPI, FAC, NO SUJ: <i>Entolium</i> , <i>Chlamys</i> , <i>Parvamussium</i> , <i>Indopecten</i> , <i>Kohymonectes</i>
EPI, SED, SUJ: <i>Paralleledon</i> , <i>Grammatodon</i> , <i>Palaeolima</i> , <i>Leptochondria</i> , <i>Pteria</i> , <i>Arcivaula</i> , <i>Mysidoptera</i> , <i>Otapiria</i> , <i>Promysidella</i> , <i>Protospis</i> , <i>Linea</i> , <i>Plagiostoma</i> , <i>Omithopecten</i> , <i>Anijlantra</i> , <i>Amphijantra</i> , <i>Asoella</i> , <i>Pleuronectes</i> , <i>Umbrosrea</i> (C), <i>Pseudoplacynopsis</i> (C), <i>Nevaagia</i> (C), <i>Boullops</i> , <i>Siefaninia</i> , <i>Baldonella</i> , <i>Tiroldia</i> , <i>Antiquilima</i> , <i>Avicularca</i> , <i>Laxochlamys</i> , <i>Coelopsis</i> , <i>Falcinyctus</i> , <i>Mysidella</i> , <i>Amnopsis</i> , <i>Oxyperia</i> , <i>Bimberis</i> , <i>Hokonua</i> , <i>Krumbeckella</i> , <i>Manitcula</i> , <i>Oreia</i> , <i>Crenamussium</i> , <i>Agerchlamys</i> , <i>Eopecten</i> , <i>Tosapecten</i> , <i>Filopecten</i> , <i>Aireta</i> (C), <i>Eoplicatula</i> (C)	EPI, SED, SUJ: <i>Paralleledon</i> , <i>Grammatodon</i> , <i>Palaeolima</i> , <i>Leptochondria</i> , <i>Pteria</i> , <i>Arcivaula</i> , <i>Mysidoptera</i> , <i>Otapiria</i> , <i>Promysidella</i> , <i>Aviculomysulima</i> , <i>Linea</i> , <i>Plagiostoma</i> , <i>Asoella</i> , <i>Umbrosrea</i> (C), <i>Pseudoplacynopsis</i> (C), <i>Nevaagia</i> (C), <i>Antiquilima</i> , <i>Coelopsis</i> , <i>Falcinyctus</i> , <i>Mysidella</i> , <i>Hokonua</i> , <i>Krumbeckella</i> , <i>Manitcula</i> , <i>Crenamussium</i> , <i>Agerchlamys</i> , <i>Eopecten</i> , <i>Tosapecten</i> , <i>Filopecten</i> , <i>Aireta</i> (C), <i>Eoplicatula</i> (C), <i>Songadella</i> , <i>Schuanella</i> , <i>Parganella</i> , <i>Paraparganella</i> , <i>Serania</i> , <i>Prinahinnites</i> , <i>Ochtochlamys</i> , <i>Persia</i> (C), <i>Harpax</i> (C)	EPI, SED, SUJ: <i>Paralleledon</i> , <i>Grammatodon</i> , <i>Pteria</i> , <i>Arcivaula</i> , <i>Mysidoptera</i> , <i>Otapiria</i> , <i>Aviculomysulima</i> , <i>Linea</i> , <i>Plagiostoma</i> , <i>Asoella</i> , <i>Umbrosrea</i> (C), <i>Antiquilima</i> , <i>Coelopsis</i> , <i>Falcinyctus</i> , <i>Mysidella</i> , <i>Krumbeckella</i> , <i>Manitcula</i> , <i>Pseudoplacynopsis</i> (C), <i>Nevaagia</i> (C), <i>Antiquilima</i> , <i>Coelopsis</i> , <i>Tosapecten</i> , <i>Filopecten</i> , <i>Aireta</i> (C), <i>Eoplicatula</i> (C), <i>Serania</i> , <i>Prinahinnites</i> , <i>Ochtochlamys</i> , <i>Persia</i> (C), <i>Harpax</i> (C), <i>Actinostreon</i> (C)
IN SUP, ML: <i>Costatoria</i> , <i>Astarte</i> , <i>Schafhaentlia</i> , <i>Rhaentlia</i> , <i>Triphorus</i> , <i>Somareoides</i> , <i>Radastarte</i> , <i>Cardinia</i> , <i>Cortina</i> , <i>Sakawanella</i>	IN SUP, ML: <i>Costatoria</i> , <i>Astarte</i> , <i>Schafhaentlia</i> , <i>Rhaentlia</i> , <i>Triphorus</i> , <i>Cardinia</i> , <i>Isopristes</i> , <i>Antiquicorbula</i> , <i>Tulogocardium</i> , <i>Praeconia</i> , <i>Protocardia</i> , <i>Thracia</i>	IN SUP, ML: <i>Costatoria</i> , <i>Astarte</i> , <i>Schafhaentlia</i> , <i>Cardinia</i> , <i>Antiquicorbula</i> , <i>Tulogocardium</i> , <i>Praeconia</i> , <i>Protocardia</i> , <i>Thracia</i> , <i>Pteromya</i> , <i>Lucinota</i> , <i>Torastarte</i> , <i>Hippopodium</i>
IN SUP, MR: <i>Neoschizodus</i> , <i>Elegantinina</i> , <i>Trigonia</i> , <i>Myophoria</i> , <i>Myophoriopsis</i> , <i>Myophoriopsis</i> , <i>Pseudocorbula</i> , <i>Kyushu-trigonia</i> , <i>Guineana</i> , <i>Frenguella</i> , <i>Gruenewaldia</i> , <i>Caledonia</i> , <i>Mnertrigonia</i> , <i>Myophorignonia</i> , <i>Perugonia</i> , <i>Maoritrigonia</i> , <i>Myophoricardium</i> , <i>Praconigonia</i> , <i>Engonia</i> , <i>Prosogyrotrigonia</i> , <i>Myophoricardium</i>	IN SUP, MR: <i>Neoschizodus</i> , <i>Elegantinina</i> , <i>Trigonia</i> , <i>Myophoria</i> , <i>Myophoriopsis</i> , <i>Pseudocorbula</i> , <i>Kyushu-trigonia</i> , <i>Guineana</i> , <i>Frenguella</i> , <i>Gruenewaldia</i> , <i>Caledonia</i> , <i>Mnertrigonia</i> , <i>Myophorignonia</i> , <i>Perugonia</i> , <i>Maoritrigonia</i> , <i>Myophoricardium</i> , <i>Praconigonia</i> , <i>Engonia</i> , <i>Prosogyrotrigonia</i>	IN SUP, MR: <i>Neoschizodus</i> , <i>Elegantinina</i> , <i>Trigonia</i> , <i>Myophoria</i> , <i>Myophoriopsis</i> , <i>Pseudocorbula</i> , <i>Frenguella</i> , <i>Gruenewaldia</i> , <i>Mnertrigonia</i> , <i>Myophorignonia</i> , <i>Perugonia</i> , <i>Maoritrigonia</i> , <i>Myophoricardium</i> , <i>Prosogyrotrigonia</i> , <i>Isocyprina</i>
SE, SED, NO SUJ: <i>Megalodon</i> , <i>Physocardia</i> , <i>Ponarangonia</i> , <i>Neomegalodon</i> , <i>Dicero-cardium</i> , <i>Cornucardia</i> , <i>Camhocardia</i>	SE, SED, NO SUJ: <i>Megalodon</i> , <i>Dicero-cardium</i> , <i>Impassanella</i> , <i>Thriadomegalodon</i> , <i>Thriadomegalodon</i> , <i>Walloisconcha</i> , <i>Paramegalodus</i> , <i>Rhaetomegalodon</i>	SE, SED, NO SUJ: <i>Megalodon</i> , <i>Neomegalodon</i> , <i>Dicero-cardium</i> , <i>Paramegalodus</i> , <i>Rhaetomegalodon</i> , <i>Thriadomegalodon</i> , <i>Conchodon</i>
SE, SED, SUJ: <i>Modiolus</i> , <i>Joannina</i> , <i>Bakevella</i> , <i>Arina</i> , <i>Waagenoperna</i> , <i>Pinna</i> , <i>Hoernesia</i> , <i>Elegantarca</i> , <i>Gervillaria</i> , <i>Gervillia</i> , <i>Langsonella</i> , <i>Pseudomyoconcha</i> , <i>Pichlella</i> , <i>Gervillanca</i> , <i>Virgellia</i> , <i>Isognomon</i> , <i>Minephorus</i>	SE, SED, SUJ: <i>Modiolus</i> , <i>Bakevella</i> , <i>Arina</i> , <i>Waagenoperna</i> , <i>Pinna</i> , <i>Hoernesia</i> , <i>Gervillaria</i> , <i>Gervillia</i> , <i>Pseudomyoconcha</i> , <i>Gervillanca</i> , <i>Virgellia</i> , <i>Isognomon</i> , <i>Heateya</i> , <i>Catella</i>	SE, SED, SUJ: <i>Modiolus</i> , <i>Bakevella</i> , <i>Arina</i> , <i>Pinna</i> , <i>Hoernesia</i> , <i>Gervillaria</i> , <i>Gervillia</i> , <i>Pseudomyoconcha</i> , <i>Virgellia</i> , <i>Isognomon</i> , <i>Heateya</i> , <i>Catella</i> , <i>Inoperna</i> , <i>Myoconcha</i>
SE, ML: <i>Curtonia</i>	SE, ML: <i>Curtonia</i> , <i>Schizocardia</i> , <i>Kalamera</i> , <i>Ouamoia</i> , <i>Weixtella</i>	SE, ML: <i>Curtonia</i> , <i>Kalamera</i> , <i>Ouamoia</i> , <i>Weixtella</i>
IN PR, ML: <i>Pleuromya</i> , <i>Homomya</i> , <i>Pachymya</i> , <i>Solemna</i> , <i>Cercomya</i> , <i>Cercomya</i> , <i>Homoclepteuroides</i> , <i>Pseudoburmesia</i>	IN PR, ML: <i>Pleuromya</i> , <i>Homomya</i> , <i>Pachymya</i> , <i>Solemna</i> , <i>Cercomya</i> , <i>Prolaria</i> , <i>Burmesia</i>	IN PR, ML: <i>Pleuromya</i> , <i>Homomya</i> , <i>Pachymya</i> , <i>Solemna</i> , <i>Cercomya</i> , <i>Prolaria</i> , <i>Burmesia</i> , <i>Pholadomya</i>
EPI, SED, NO SUJ: <i>Bositra</i> , <i>Cassianella</i> , <i>Septiohermia</i> , <i>Burchardtia</i> , <i>Hoernesella</i> , <i>Llangina</i> , <i>Renbenia</i> , <i>Gryphaea</i>	EPI, SED, NO SUJ: <i>Bositra</i> , <i>Cassianella</i> , <i>Gryphaea</i> , <i>Opis</i>	EPI, SED, NO SUJ: <i>Bositra</i> , <i>Cassianella</i> , <i>Gryphaea</i> , <i>Opis</i>
IN SUP, FAC, SUJ: <i>Höferia</i> , <i>Tutcheria</i> , <i>Palaeocardia</i> , <i>Septiocardia</i>	IN SUP, FAC, SUJ: <i>Tutcheria</i> , <i>Palaeocardia</i> , <i>Septiocardia</i>	IN SUP, FAC, SUJ: <i>Tutcheria</i> , <i>Palaeocardia</i> , <i>Septiocardia</i>
IN PR, FAC, SUJ: <i>Lithophaga</i> (P)	IN PR, FAC, SUJ: <i>Lithophaga</i> (P)	IN PR, FAC, SUJ: <i>Lithophaga</i> (P)

Anexo fig. 5vi (2 de 3). Se muestran por pisos los géneros que adoptan las distintas estrategias ecológicas. En celdas blancas, las estrategias que estaban siendo anteriormente ocupadas; en rosa, las que son utilizadas por primera vez posteriormente al Paleozoico. Los géneros en negro son supervivientes de pisos anteriores; en verde los que se originan en el mismo. EPI: epifaunal; SUJ: sujeto; SED: sedentario; SE: seminfantinal; IN SUP: infauanal superficial; ML: móvil lento; MR: móvil rápido; IN PR: infauanal profundo.

**RHAETIENSE**

DET: *Palaeoneilo*, *Phaenodesmia*, *Niculama*, *Palaeoneicula*, *Trigonicula*, *Xiaoschuchiana*, *Mesonella*, *Dacryomya*, *Niculoma*, *Ryderia*

EPI, FAC, SUJ: *Oxytoma*, *Camptonectes*, *Limatula*, *Liostrrea* (C), *Monotis*, *Meleagrinnella*

EPI, FAC, NO SUJ: *Enolium*, *Chlamys*, *Parvamussium*, *Indopecten*, *Koilymonecetes*

EPI, SED, SUJ: *Parallelodon*, *Grammatodon*, *Pteria*, *Arcoscula*, *Mysidoptera*, *Otapiria*, *Linea*, *Plagiostoma*, *Asoella*, *Umbrostrrea* (C), *Pseudoplacynopsis* (C), *Newagia* (C), *Antiquilima*, *Coelopsis*, *Palcimythus*, *Mysidella*, *Krumbeckiella*, *Manicula*, *Agerchlamys*, *Eopecten*, *Tosapecten*, *Filopecten*, *Aretea* (C), *Eoplicatula* (C), *Serania*, *Prinabinnites*, *Ochotochlamys*, *Persia* (C), *Harpax* (C), *Rhaetianicula*, *Hanchuania*, *Ctenostreon*, *Aguilerella*, *Actinostreon* (C)

IN SUP, ML: *Costatoria*, *Astarte*, *Schaffnerella*, *Cardinia*, *Antiquicorbula*, *Talonsocardium*, *Praeconia*, *Protocardia*, *Thracia*, *Pteromya*, *Lucinola*, *Tonastarte*, *Hippopodium*

IN SUP, MR: *Neoschizodus*, *Elegantinella*, *Trigonia*, *Myophoria*, *Myophoriopsis*, *Pseudocorbula*, *Frenguelliella*, *Gruenevaldia*, *Mimerigonia*, *Myophoririgonia*, *Perigonia*, *Maaririgonia*, *Myophoricardium*, *Prosogyrotrigonia*, *Isocyprina*

SE, SED, NO SUJ: *Megalodon*, *Neonegalodon*, *Dicercocardium*, *Paramegalodus*, *Rhaetomegalodon*, *Triadomegalodon*, *Cinichodon*

SE, SED, SUJ: *Modiolus*, *Bakevella*, *Atrina*, *Pinna*, *Haernesia*, *Gervillaria*, *Gervilla*, *Pseudomyoconcha*, *Virgella*, *Isognomon*, *Healbya*, *Carella*, *Inoperna*, *Myoconcha*

SE, ML: *Curionia*, *Kalentera*, *Ouamoia*, *Weisella*

IN PR, ML: *Pleuromya*, *Homomya*, *Pachymya*, *Solemya*, *Cercomya*, *Prolaria*, *Burmesia*, *Pholadomya*

EPI, SED, NO SUJ: *Bostira*, *Cassianella*, *Gryphaea*, *Opis*

IN SUP, FAC, SUJ: *Tutcheria*, *Palaeocardelia*, *Septiocardia*

IN PR, FAC, SUJ: *Lithophaga* (P)

**HETANGIENSE**

DET: *Palaeoneilo*, *Niculama*, *Palaeoneicula*, *Dacryomya*, *Niculoma*, *Ryderia*, *Rolliteria*, *Nuchnella*

EPI, FAC, SUJ: *Oxytoma*, *Camptonectes*, *Limatula*, *Liostrrea* (C), *Meleagrinnella*, *Pseudomytiloides*

EPI, FAC, NO SUJ: *Enolium*, *Chlamys*, *Parvamussium*, *Koilymonecetes*, *Pseudopecten*

EPI, SED, SUJ: *Parallelodon*, *Grammatodon*, *Pteria*, *Otapiria*, *Linea*, *Plagiostoma*, *Neomorphotis*, *Marwickiella*, *Asoella*, *Antiquilima*, *Coelopsis*, *Palcimythus*, *Manicula*, *Agerchlamys*, *Eopecten*, *Aretea* (C), *Ochotochlamys*, *Persia* (C), *Harpax* (C), *Ctenostreon*, *Aguilerella*, *Actinostreon* (C), *Aningella*, *Palmoxytoma*, *Parainoceramus*

IN SUP, ML: *Astarte*, *Cardinia*, *Praeconia*, *Protocardia*, *Thracia*, *Pteromya*, *Lucinola*, *Tonastarte*, *Hippopodium*, *Pseudastarte*, *Neocrassina*, *Coelastarte*, *Integricardium*, *Nicanella*, *Cucullaea*

IN SUP, MR: *Trigonia*, *Frenguelliella*, *Prosogyrotrigonia*, *Isocyprina*, *Lioirigonia*, *Geratrigonia*, *Vaugonia*, *Pseudotrappesium*

SE, SED, NO SUJ: *Weyla*

SE, SED, SUJ: *Modiolus*, *Bakevella*, *Atrina*, *Pinna*, *Gervillaria*, *Gervilla*, *Virgella*, *Isognomon*, *Carella*, *Inoperna*, *Myoconcha*, *Cinegervilla*, *Gervillella*

SE, ML: *Kalentera*

IN PR, ML: *Pleuromya*, *Homomya*, *Pachymya*, *Solemya*, *Cercomya*, *Burmesia*, *Pholadomya*, *Goniomya*

EPI, SED, NO SUJ: *Bostira*, *Gryphaea*, *Opis*

IN SUP, FAC, SUJ: *Tutcheria*

IN PR, FAC, SUJ: *Lithophaga* (P)

**SINEMURIENSE**

DET: *Palaeoneilo*, *Niculama*, *Palaeoneicula*, *Dacryomya*, *Niculoma*, *Ryderia*, *Rolliteria*, *Nuchnella*

EPI, FAC, SUJ: *Oxytoma*, *Camptonectes*, *Limatula*, *Liostrrea* (C), *Meleagrinnella*, *Pseudomytiloides*

EPI, FAC, NO SUJ: *Enolium*, *Chlamys*, *Parvamussium*, *Koilymonecetes*, *Pseudopecten*

EPI, SED, SUJ: *Parallelodon*, *Grammatodon*, *Pteria*, *Otapiria*, *Linea*, *Plagiostoma*, *Neomorphotis*, *Marwickiella*, *Asoella*, *Antiquilima*, *Coelopsis*, *Palcimythus*, *Manicula*, *Agerchlamys*, *Eopecten*, *Aretea* (C), *Ochotochlamys*, *Harpax* (C), *Ctenostreon*, *Aguilerella*, *Actinostreon* (C), *Aningella*, *Palmoxytoma*, *Parainoceramus*, *Semuidia*, *Caenodotis*, *Canadonecites*, *Lysetia*, *Arctomytiloides*, *Terquemia* (C)

IN SUP, ML: *Astarte*, *Cardinia*, *Praeconia*, *Protocardia*, *Thracia*, *Lucinola*, *Tonastarte*, *Hippopodium*, *Pseudastarte*, *Neocrassina*, *Coelastarte*, *Integricardium*, *Nicanella*, *Cucullaea*, *Sphaerella*, *Astartopsis*, *Tancredia*

IN SUP, MR: *Trigonia*, *Frenguelliella*, *Prosogyrotrigonia*, *Isocyprina*, *Lioirigonia*, *Geratrigonia*, *Vaugonia*, *Pseudotrappesium*, *Jaworskiella*, *Graeberella*

SE, SED, NO SUJ: *Weyla*, *Pachyrhizma*

SE, SED, SUJ: *Modiolus*, *Bakevella*, *Atrina*, *Pinna*, *Gervillaria*, *Gervilla*, *Virgella*, *Isognomon*, *Carella*, *Inoperna*, *Myoconcha*, *Cinegervilla*, *Gervillella*, *Gervilleloperna*

SE, ML: *Kalentera*

IN PR, ML: *Pleuromya*, *Homomya*, *Pachymya*, *Solemya*, *Cercomya*, *Pholadomya*, *Goniomya*, *Osteomya*

EPI, SED, NO SUJ: *Bostira*, *Gryphaea*, *Opis*, *Posidonotis*

IN SUP, FAC, SUJ: *Tutcheria*

IN PR, FAC, SUJ: *Lithophaga* (P)

Anexo fig. 5vi (3 de 3). Se muestran por pisos, los géneros que adoptan las distintas estrategias ecológicas. En celdas blancas, las estrategias que estaban siendo anteriormente ocupadas; en rosa, las que son utilizadas por primera vez posteriormente al Paleozoico. Los géneros en negro son supervivientes de pisos anteriores; en verde los que se originan en el piso en cuestión y subrayados en amarillo los que se extinguen en el mismo. EPI: epifaunal; SUJ: sujeto; SED: sedentario; SE: seminafaunal; IN SUP: infaunal superficial; ML: móvil lento; IN PR: móvil rápido; IN PR: infaunal profundo.



# Capítulo 6

# Conclusiones

## 6. 1. Revisión bibliográfica y discusión de los géneros

- 1) Tras la revisión bibliográfica se han considerado válidos, 269 géneros para nuestro estudio en el intervalo que va desde el Triásico Inferior al Jurásico Inferior (hasta el Sinemuriense incluido), para los cuales se han establecido, siempre extrayendo los datos de la bibliografía, los rangos estratigráficos, las distribuciones paleogeográficas, los modos de vida y la mineralogía de la concha. Además se han discutido 126 géneros que no han sido considerados aportando los motivos de su exclusión en nuestro estudio.
- 2) Se ha comparado, en lo referente a rangos estratigráficos, nuestra base de datos con la base de datos ofrecida por Sepkoski (*Compendium*). De los 319 géneros considerados en el rango anteriormente mencionado por el *Compendium*, 113 se han eliminado y 39 añadido, por distintos motivos ya discutidos. A 163 géneros se les ha modificado el rango con respecto a la base de datos de Sepkoski, y en 66 géneros hemos confirmado el rango que fue asignado en el *Compendium*.
- 3) Si sumamos los 269 géneros válidos para nuestro estudio, los 126 no considerados y los 37 géneros que no han sido tenidos en cuenta por nosotros pero si en el *Compendium* y no se han discutido debido a que su exclusión era obvia, se han revisado un total de 432 géneros que en algún momento han sido citados en el intervalo de tiempo considerado.
- 4) Los problemas más importantes que hemos encontrado a la hora de tomar decisiones en cuanto a la consideración de los géneros han sido: a) por un lado, en algunos grupos no hay consenso entre los distintos especialistas en cuanto a que caracteres han de ser considerados para discernir a nivel específico o genérico, e incluso, en algunas ocasiones, a nivel de familia (véanse como ejemplo las familias Syncyclonemidae Waller, 1978 (=Entoliidae Teppner, 1922) o Halobiidae Kittl, 1912); b) por otro, en muchos casos se establecen géneros -y especies- nuevos con pocos ejemplares, mal conservados y sin hacer las comparaciones pertinentes.

## 6. 2. El registro fósil de los bivalvos durante el Fanerozoico

- 1) el registro de los bivalvos durante el Fanerozoico, presenta diversos sesgos, que pueden atribuirse a la conservación diferencial.
- 2) Estos sesgos se han inferido mediante el uso de dos bases de datos a nivel de familia, una que incluye a bivalvos marinos y de aguas continentales (FR2) y otra que sólo tiene en cuenta los marinos (CFMAF), cuyo carácter estaba considerablemente mejorado. Finalmente, se ha efectuado un análisis comparativo sólo para bivalvos marinos, después de filtrar todas las familias de aguas continentales de FR2.
- 3) A pesar de las diferencias entre las dos bases de datos, las conclusiones no han diferido.
- 4) Los posibles sesgos considerados son debidos, sobre todo, a cuatro aspectos básicos: composición mineralógica, enrarecimiento del registro fósil con el tiempo geológico, modo de vida y carácter calcítico o aragonítico de los mares.

Su detección se ha efectuado mediante el análisis de tablas de contingencia complementado mediante el de residuales ajustados, utilizándose el número total de familias caracterizadas por composición mineralógica y modo de vida.

- 5) La composición mineralógica en combinación con el modo de vida impone un sesgo desfavorable a las formas aragoníticas (material más soluble) frente a las calcíticas, principalmente a partir del Carbonífero hasta el final del Mesozoico. Por tanto,
- 6) El registro de las formas calcíticas, más estables, sería más fiel a la realidad paleobiológica y solamente estaría afectado por el enrarecimiento.
- 7) Se esperaba que la antigüedad todavía mayor de los depósitos del Cámbrico al Devónico hubiera afectado aún más al registro de formas aragoníticas. Sin embargo, esto no ocurre, y la explicación es evolutiva, ya que el aragonito es primitivo y la radiación inicial debió ser importante a pesar de la destrucción de las conchas en combinación con el enrarecimiento. Las formas calcíticas se derivaron independientemente y fueron, en principio, poco importantes. Empezaron a tener importancia a partir del Carbonífero.
- 8) Aunque se esperaba que el modo de vida favoreciera la conservación de las formas infaunales que suelen obviar la fase bioestratinómica, pesa más su composición mineralógica (aragonito o calcita).
- 9) Los resultados obtenidos no han confirmado en ningún momento que las formas aragoníticas estuvieran asociadas a mares aragoníticos y las calcíticas, a calcíticos. Es más, se creía que esto afectaría a las entidades tafonómicas (algo que no se ha producido) y no a las paleobiológicas, ya que los procesos de biomineralización son internos y aislados del agua circundante.

### 6. 3. El registro fósil de los bivalvos triásicos

- 1) El nivel taxonómico elegido es el de género. La base de datos inicial fue el *Compendium* y posteriormente se ha confeccionado una base de datos propia (*Tesis*) que difiere fuertemente de la primera. Dado que la base de datos revisada está actualizada taxonómicamente, le conferimos especial relevancia en caso de contradicción.
- 2) El *Compendium* constaba inicialmente de 209 géneros que surgen durante el Triásico, el cual fue filtrado (eliminando sinonimias, subgéneros, nombres no válidos) reduciendo el número de géneros a 155, a los cuales se les pudo asignar mineralogía y modo de vida en todos los casos. Los datos revisados tienen en cuenta un total de 204 géneros surgidos en el mismo intervalo; en el 98% de los casos (199 géneros) se les ha podido asignar mineralogía y modo de vida.
- 3) La cuestión básica era plantearse qué sesgos podían influir sobre el registro marino de los bivalvos triásicos relacionados, sobre todo, con la distribución paleobiogeográfica, la extensión de los depósitos marinos, la composición mineralógica y el modo de vida. La metodología de análisis utilizada ha sido la misma que en el caso del Fanerozoico: tablas de contingencia y residuales

ajustados. Sólo se han tenido en cuenta los géneros surgidos en cada piso y no el conjunto de géneros total del piso.

- 4) La distribución geográfica ha sido aproximada mediante la duración de los géneros. Partiendo de la base de que los taxones más cosmopolitas (eurícoros) son más propensos a la extensión y, en consecuencia, suelen ser de mayor duración, que aquéllos de distribución geográfica más restringida (estenocoros) y, por tanto, de menor duración, se concluye que:
  - En el registro del Triásico inferior están sobrerrepresentadas las formas de muy amplia distribución geográfica, lo cual se explica en función del menor afloramiento de depósitos marinos de esta época. El Triásico medio, con mayor expansión de los materiales depositados en ambientes marinos, presenta más sobrerrepresentación de géneros de duración media (distribución más restringida). Las diferencias se dan para el Triásico superior y con los datos revisados, con la sobrerrepresentación de formas estenocoras.
- 5) El modo de vida también está sesgado según la época del Triásico que se considere. Los resultados tienen nivel de significación siempre por encima de 0,05 para ambas bases de datos y muestran la misma estructura:
  - Se esperaba el dominio de los infaunales, pero durante el Triásico medio es justo al revés: dominan los epifaunales. Se supone que a la baja conservabilidad de los infaunales+semiinfaunales (mayoritariamente aragoníticos) se suma la alta conservabilidad de los epifaunales (calcíticos). En el Triásico superior se invierte y los infaunales están sobrerrepresentados, muy probablemente a causa de su clímax de diversificación noriense.
- 6) No se ha hallado la esperada relación entre duración y modo de vida con nuestros datos.

#### **6. 4. La paleodiversidad de los bivalvos surgidos en el Triásico y su destino**

- 1) Los géneros de bivalvos surgidos durante el Triásico rellenaron unos hábitats en que los representantes de esta clase mostraban una bajísima diversidad después de la extinción de finales del Pérmico (23 géneros supervivientes, de los cuales 8 no alcanzan el Triásico medio). El conjunto de bivalvos surgidos en esta época es el que se ha considerado, a causa de los ensayos adaptativos que representan.
- 2) En contra de lo que se ha sostenido en trabajos anteriores, existen patrones importantes que no se conservan cuando se procede a un refinamiento exhaustivo de la base de datos. Como ya se ha dicho en lo referente al registro fósil de los bivalvos triásicos, se considera que la base de datos revisada será la fuente más fiable para la detección de los patrones de diversificación.
- 3) Aunque se han hallado patrones de diversificación que se pueden considerar fiables, los procesos evolutivos implicados para dar razón de los mismos pueden ser múltiples. El punto de vista conservador es el seleccionista-adaptacionista para estos procesos, pero ello no implica que pueda haber otros posibles e incluso que sean los que han tenido lugar.

- 4) Se han investigado los siguientes puntos: a) los géneros que se originan dentro de cada piso del Triásico, desde el Induense hasta el Rhaetiense y su desglose en modos de vida epifaunal e infaunal; b) la diversificación de este colectivo, también en términos de sus modos de vida, desde el Induense hasta el Rhaetiense y su posterior destino hasta el presente, que incluye *todos* los géneros presentes en cada momento y no sólo los que surgen; c) las tasas de originación, extinción y crecimiento durante el Triásico, y d) el análisis de las sucesivas cohortes de géneros que surgen en cada piso y como ilustran detalladamente el destino final de la diversidad de conjunto, tanto globalmente como por modos de vida.
- 5) El uso de los datos del *Compendium* muestra que para los géneros infaunales hay una aportación de géneros nuevos que tiene su clímax en el Carniense. Sin embargo, los géneros epifaunales tienen dos máximos: uno relativo en el Anisiense y otro absoluto en el Carniense. Durante todo el período, salvo para el Rhaetiense, siempre surgen menos infaunales que epifaunales.
  - Sin embargo, el patrón que juzgamos como más fiable es el de los datos revisados en esta *Tesis*: el total de géneros nuevos presentan dos máximos: uno en el Anisiense y otro en el Carniense. A partir del Carniense, siempre se producen más géneros nuevos infaunales que epifaunales.
- 6) En cuanto a la diversidad, los datos del *Compendium* dan un pico de diversidad total Carniense, que sobre todo tiene su razón en el clímax de géneros epifaunales que le corresponde (nuevos más los que provienen del intervalo anterior) y una gran riqueza de infaunales, aunque en número menor. Estos últimos alcanzan el clímax de diversidad en el Noriense, mientras que los epifaunales entonces ya presentan un pronunciado declive. Las dos curvas de diversificación por modos de vida y la total corren más o menos paralelas desde el final del Triásico hasta el presente y la diversidad de los epifaunales *siempre* es *mayor* que la de los infaunales.
  - El patrón más fiable, basado en los datos revisados en esta *Tesis*, muestra que las curvas se cruzan después del Carniense. Hasta ese momento, la diversidad de los infaunales quedaba por debajo de la de los epifaunales y este aspecto se atribuyó a la conservación. La riqueza infaunal noriense sería el resultado de la supervivencia de muchos géneros anteriores más los nuevos, lo cual da un clímax noriense, como con los datos del *Compendium*. Sin embargo, en este caso, ambas curvas ya no son paralelas, sino que se entrelazan y al final del Cretácico, la curva infaunal queda por encima de la epifaunal, con la consiguiente superioridad de la diversidad de los primeros.
- 7) Las curvas de diversificación muestran posibles episodios de extinción. Las curvas del *Compendium* exhiben una aceleración de extinción desde el comienzo del Noriense al final del Rhaetiense, que restaría importancia a la extinción del final del Triásico. Además, se observa un fuerte escalón para los epifaunales y de mucha menor importancia para los infaunales, que se refleja en la diversidad total, al final del Jurásico; otro más leve que afecta ambos modos de vida y a la totalidad al final del Albiense, y el del final del Cretácico, que parece afectar más a los infaunales que a los epifaunales.



- Los resultados obtenidos con los datos revisados en esta *Tesis* difieren en dos puntos: 1) la extinción del final del Triásico es importante para los bivalvos. Teniendo en cuenta que sólo se consideran los géneros surgidos durante el Triásico, la extinción es bastante drástica. Esto parece dar la razón a los que piensan que esta extinción habría que considerarla al lado de la *big five* y no a los que creían que había un simple detrimento de las tasas de originación a partir del Noriense, aunque es necesario ver que ocurre con otros grupos; 2) no existen los escalones del final del Jurásico ni del Albiense. Las curvas se entrelazan hasta el final del Cretácico.
- 8) La explicación adaptacionista consistiría en considerar el triunfo de los infaunales a causa de la protección frente a la durofagia que se desarrolla durante el Mesozoico. De alguna manera, los datos del *Compendium* parecerían apoyar esta hipótesis, sobre todo a causa de la disminución de la riqueza epifaunal del final del Jurásico. Sin embargo, al final del Cretácico, la riqueza epifaunal supera todavía ligeramente la infaunal.
- Sin embargo, nos parece más fiable el patrón obtenido con la base de datos revisada en esta *Tesis*: la extinción rhaetiense muestra cifras semejantes para ambos modos de vida. La inversión de riqueza del final del Cretácico se da también con cifras muy semejantes. Sin el soporte de otros datos, no sería tanto una cuestión de ventajas adaptativas como de aleatoriedad en la extinción.
- 9) Las tasas de originación, según las estimaciones realizadas mediante el *Compendium*, decrecen desde el Triásico inferior para los epifaunales; los infaunales alcanzan un pico bajo en el Carniense.
- Las tasas de originación durante el Triásico tienen dos picos: uno para el Anisiense y otro para el Carniense de acuerdo con las estimaciones basadas en los datos revisados en todos los casos (epifaunales, infaunales y total). El pico anisiense es el más relevante. La diferencia con el patrón basado en el *Compendium* es importante.
- 10) Las tasas de extinción obtenidas con los datos del *Compendium* muestran, para los infaunales, un mínimo en el Anisiense, para crecer continuamente hasta el Rhaetiense. Sin embargo, en el caso de los epifaunales, que también exhiben un mínimo en el Anisiense, alcanzan un máximo carnicense, que decrece y se estabiliza entre el Noriense y el Rhaetiense, quedando muy por debajo de la tasa de extinción de los infaunales en este último piso del Triásico.
- Con los datos revisados en esta *Tesis*, las tasas de extinción infaunal y epifaunal alcanzan máximos en el Anisiense y el Carniense, pero la de los infaunales es bastante menor que la de los epifaunales. En el Rhaetiense, ambas tasas son prácticamente iguales. Esto último podría ser otro apoyo al carácter indiscriminado de las grandes crisis bióticas, aunque habría que tener en cuenta otros factores.
- 11) Finalmente, el análisis de cohortes, tanto global como desglosado en modos de vida, presenta fuertes diferencias según la base de datos que utilicemos. En el caso del *Compendium*, la cohorte con mayor pendiente es la ladinense. Varias

de ellas muestran la caída del final del Jurásico y algunas de ellas quedan truncadas sin continuidad al final del Cretácico.

- Con la base de datos revisada, el escalón del final del Jurásico no existe; todas muestran extinción episódica, pero sin simultaneidad entre ellas, lo cual tiene como consecuencia un carácter más liso y continuo de las curvas de diversidad. Todas ellas llegan a la actualidad. Aunque, cuando las desglosamos en modos de vida, de las siete cohortes, cuatro epifaunales se extinguen en el límite cretácico-terciario, con lo cual parece quedar reforzado el argumento adaptacionista a favor de las ventajas de ser infaunal.

## **6. 5. Paleoecología y biodiversidad de los bivalvos en el intervalo de estudio (In – Sin)**

- 1) En cuanto a las fluctuaciones de la diversidad taxonómica, las conclusiones son similares a las obtenidas en el capítulo anterior: a) la diversidad va aumentando desde el Induense hasta el Carniense, momento en el cual empieza a disminuir para no volver a aumentar hasta el Sinemuriense; b) la originación y la extinción tienen valores similares hasta el Rhaetiense, donde la originación es baja y la extinción alta; c) la diversidad de los epifaunales es mayor que la de los infaunales hasta el Noriense, donde la situación se invierte; d) se observa un pico de diversidad carniense para los epifaunales y noriense para los infaunales; e) la tasa de originación presenta un máximo absoluto en el Carniense y dos relativos en el Carniense y el Sinemuriense, y es mayor para los infaunales a partir del Carniense; f) la tasa de extinción presenta dos máximos, en el Carniense y el Rhaetiense, y dos mínimos, en el Ladiniense y el Noriense; g) la tasa de crecimiento es positiva durante todo el intervalo excepto en el Rhaetiense.
- 2) En cuanto a la diversidad paleoecológica que se observa durante el intervalo de estudio, concluimos que:
  - El escalonamiento infaunal va aumentando durante todo el intervalo de estudio, apareciendo en el Olenekiense y diversificándose durante el Triásico, sobre todo a partir del Anisiense, sin verse afectado por el evento de extinción del Rhaetiense.
  - El escalonamiento epifaunal, aunque nunca ha estado muy desarrollado en los bivalvos, también aumenta con la aparición de los bivalvos cementantes como escalantes secundarios.
  - El predominio de los infaunales se hace evidente a partir del Triásico superior, así como se observa un aumento en los bivalvos cementantes y en los que tienen capacidad de movimiento. Esto ha sido relacionado con la revolución marina Mesozoica, aunque no hay evidencias directas de que los organismos durófagos fueran lo suficientemente abundantes como para ejercer la presión necesaria, puede que su acción esté enmascarada por factores tafonómicos.
  - Los bivalvos con un modo de vida reclinado (libre) aumentan su diversidad durante el Triásico hasta el Triásico superior y son uno de los colectivos más

afectados durante la extinción del Rhaetiense, lo cual sería esperable bajo la explicación de la durofagia.

- Pero todo lo anterior, podría tener otras explicaciones, como que los bivalvos con la adquisición de sifones, la cantidad de nichos vacíos después de la extinción permo-triásica y la ausencia de la competencia directa con otros grupos podrían haber tenido una oportunidad de radiación sobre todo en el medio infaunal. También podrían entrar en juego otro tipo de explicaciones más internalistas, como que los sifones como efecto de una modificación en el desarrollo embrionario conduciría a una proliferación de taxones con estas características cuyo hábitat preferencial sería el infaunal.
- La recuperación durante el Triásico inferior está compuesta por ocho estrategias, de las cuales la mayoría están siendo ocupadas por los supervivientes del Pérmico. Durante el Triásico aparecen cuatro estrategias más.
- Los modos de vida más exitosos durante todo el intervalo de estudio son el epibisado y el excavador superficial.
- Las recuperaciones de las extinciones de los límites P/T y el T/J son de distinta magnitud, mucho más importante en el primer caso, tanto si atendemos a la diversidad taxonómica como a la paleoecológica. Mientras que en el límite permo-triásico el escalonamiento es muy superficial, a diferencia de lo que ocurría durante el Paleozoico superior, durante el límite triásico-jurásico, el escalonamiento permanece inalterado.
- Considerando los modos de vida con respecto al sustrato, los semiinfaunales son los que mayores pérdidas sufren durante el Rhaetiense, mientras que los infaunales son los que mayor riqueza presentan en este momento, por encima de los epifaunales. Los semiinfaunales reclinatorios libres desaparecen y los epibisados y excavadores superficiales son los que más pérdidas experimentan, pero no se observa a primera vista ningún tipo de selectividad en función de los modos de vida.
- Se observa una alta tasa de extinción durante el Carniense y el Rhaetiense, pero no en el límite noriense-rhaetiense como ha sido sugerido por otros autores.
- Aunque taxonómicamente la pérdida del 42% de los géneros pueda parecer importante, paleoecológicamente los bivalvos apenas se ven afectados durante el evento de extinción del final del Triásico.
- La recuperación durante el Jurásico inferior es rápida y se debe sobre todo a la originación de los infaunales, siguiendo con el proceso de infaunalización observado durante el Triásico.

# **Capítulo 7**

## **Referencias Bibliográficas**

- Abdel-Gawad, G. I. 1986. Maastrichtian non-cephalopod mollusks (Scaphopoda, Gastropoda and Bivalvia) of the middle Vistula Valley, central Poland. *Acta Geologica Polonica*, **36**: 69-224.
- Aberhan, M. 1993. Faunal replacement in the Early Jurassic of northern Chile: implications for the evolution in Mesozoic benthic shelf ecosystem. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **103**: 155-177.
- Aberhan, M. 1994a. Early Jurassic Bivalvia of Northern Chile. Part I. Subclasses Palaeotaxodonta, Pteriomorphia, and Isofilibranchia. *Beringeria*, **13**: 114 pp.
- Aberhan, M. 1994b. Guild-structure and evolution of Mesozoic benthic shelf communities. *Palaios*, **9**: 516-545.
- Aberhan, M. 1998a. Early Jurassic Bivalvia of western Canada. Part I. Subclasses Palaeotaxodonta, Pteriomorphia and Isofilibranchia. *Beringeria*, **21**: 57-150.
- Aberhan, M. 1998b. Paleobiogeographic patterns of pectinoid bivalves and the Early Jurassic tectonic evolution of Western Canadian Terranes. *Palaios*, **13**: 129-148.
- Aberhan, M. 1999. Terrane history of the Canadian Cordillera: estimating amounts of latitudinal displacement and rotation of Wrangellia and Stikinia. *Geological Magazine*, **136** (5): 481-492.
- Aberhan, M. 2001. Bivalve palaeobiogeography and the Hispanic Corridor: time of opening and effectiveness of a proto-Atlantic seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **165**: 375-394.
- Aberhan, M. & Fürsich, F. T. 1997. Diversity analysis of Lower Jurassic bivalves of the Andean Basin and the Pliensbachian-Toarcian mass extinction. *Lethaia*, **29**: 181-195.
- Aberhan, M. & Hillebrandt, A. 1996. Taxonomy, ecology, and palaeobiogeography of *Gervilleioperna* (*Gervilleiognoma*) *aurita* n. subgen. n. sp. (Bivalvia) from the Middle Jurassic of northern Chile. *Paläontologische Zeitschrift*, **70**: 79-96.
- Aberhan, M. & Hillebrandt, A. 1999. The bivalve *Opisoma* in the Lower Jurassic of northern Chile. *Profil*, **16**: 149-164.
- Aberhan, M. & Muster, H. 1997. Palaeobiology of Lower Jurassic Bakevelliid Bivalves from Western Canada. *Palaeontology*, **40** (3): 799-815.
- Aberhan, M. & Pálffy, J. 1996. A low oxygen tolerant East Pacific flat clam (*Posidonotis simplicata*) from the Lower Jurassic of the Canadian Cordillera. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **33** (7): 993-1006.
- Aberhan, M., Hrudka, M. & Poulton, T. P. 1998. Lower Jurassic and Aalenian bivalve ranges of Western and Northern Canada. In: P. A. Johnston & J. W. Haggart (eds.), *Bivalves: An Eon of Evolution - Paleobiological Studies Honoring Norman D. Newell*. University of Calgary Press, p. 47-50.
- Aberhan, M., Kiessling, W. & Fürsich, F. T. 2006. Testing the role of biological interactions in the evolution of mid-Mesozoic marine benthic ecosystems. *Paleobiology*, **32** (2): 259-277.
- Accorsi-Benini, C. 1981. *Opisoma* Stoliczka, 1871 lamellibranchio eterodonte della facies a "Lithiotis" (Giurassico inf., Liassico); revisione morfologica e tassonomica. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, **20** (2): 197-228.
- Accorsi-Benini, C. & Broglio-Loriga, C. 1977. *Lithiotis* Gümbel, 1871, e *Cochleatires* Reis, 1903, I, Revisione morfologica e tassonomica. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, **16**: 15-60.



- Acharyya, S. K. 2000. Break up of Australia-India-Madagascar Block, opening of the Indian Ocean and continental accretion in Southeast Asia with special reference to the characteristics of the Peri-Indian collision zones. *Gondwana Research*, **3** (4): 425-443.
- Adams, C. J., Barley, M. E., Maas, R. & Doyle, M. G. 2002. Provenance of Permian-Triassic volcanoclastic sedimentary terranes in New Zealand: evidence from their radiogenic isotope characteristics and detrital mineral age patterns. *New Zealand Journal of Geology & Geophysics*, **45**: 221-242.
- Addadi, L., Joester, D., Nudelman, F. & Weiner, S. 2006. Mollusk shell formation: a source of new concepts for understanding biomineralization processes. *Chemistry European Journal*, **12**: 980-987.
- Alencaster de Cserna, G. 1961. Paleontología del Triásico superior de Sonora. Parte III. Fauna fósil de la formación Santa Clara (Cárnico) del Estado de Sonora. *Paleontología Mexicana*, **11** (III): 44 pp.
- Allasinaz, A. 1962. Il Trias in Lombardia (Studi geologici e paleontologici). III. Studio paleontologico e biostratigrafico del Retico dei dintorni di Endine (Bergamo). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **LXVIII** (3): 307-376.
- Allasinaz, A. 1964. Il Trias in Lombardia (studi geologici e paleontologici). V. I fossili carnici del grupo di cima Camino (Brescia (1)). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **LXX** (2): 185-262.
- Allasinaz, A. 1965a. Il Trias in Lombardia (Studi geologici e paleontologici). IX. Note Tassonomiche sulla familia Megalodontidae. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **LXXI** (1): 111-152.
- Allasinaz, A. 1966. Il Trias in Lombardia (studi geologici e paleontologici). XVIII La fauna a Lamellibranchi dello Julico (Carnico medio). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **LXXII** (3): 609-752.
- Allasinaz, A. 1972. Revisione dei Pettinidi Triassici. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **LXXVIII** (2): 189-428.
- Allasinaz, A. & Zardini, R. 1977. Megalodontidae e Dicerocardiidae del Triassico Superiore di Cortina d'Ampezzo. I, Testo, II, Tavole. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia, Memoria*, **XV**: 214 pp.
- Allasinaz, A., Gutnic, M. & Poisson, A. 1974. La formation de l'Isparta Çay: Calcaires à Halobies, Grès à plantes et Radiolarites d'âge Carnien (?) - Norien (Taurides-Région d'Isparta-Turquie). In: Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. *Schrifteneihe Erdwissenschaftlichen Kommissionen Österreichische Akademie der Wissenschaften*, **2**: 11-21.
- Allen, J. A. 2004. The Recent species of the genera *Limatula* and *Limea* (Bivalvia, Limacea) present in the Atlantic, with particular reference to those in deep water. *Journal of Natural History*, **38**: 2591-2653.
- Allen, J. A. & Sanders, H. L. 1969. *Nucinella serrei* Lamy (Bivalvia; Protobranchia), a monomyarian solemyid and possible living actinodont. *Malacologia*, **7**: 381-396.
- Amano, K., Jenkins, R. G. & Hikida, Y. 2007. A new gigantic *Nucinella* (Bivalvia: Solemyoidea) from the Cretaceous cold-seep deposit in Hokkaido, Northern Japan. *The Veliger*, **49** (2): 84-90.
- Alberch, p. 1980. Ontogenesis and morphological diversification. *American Zoologist*, **20**: 653-667.

- Amler, M. R. W. 1989. Die Gattung *Parallelodon* MEEK & WORTHEN 1866 (Bivalvia, Arcoida) im mitteleuropäischen Unterkarbon. *Geologica et Paleontologica*, **23**: 53-69.
- Amler, M. R. W. 1995. Die Bivalvenfauna des Oberen Famenniums West-Europas. 1. Einführung, Lithostratigraphie, Faunenübersicht, Systematik 1. Pteriomorphia. *Geologica et Palaeontologica*, **29**: 19–143.
- Amler, M. R. W. 1999. Synoptical classification of fossil and Recent Bivalvia. *Geologica et Palaeontologica*, **33**: 237-248.
- Amler, M. R. W. & Heidelberger, D. 2003. Late Famennian Gastropoda from South-West England. *Palaeontology*, **46** (6): 1151-1211.
- Amler, M. R. W. & Winkler Prins, C. F. 1999. Lower Carboniferous marine bivalves from the Cantabrian Mountains (Spain). *Scripta Geologica*, **120**: 1-45.
- Amler, M., Fischer, R. and Rogalla, N. 2000. Systematische Einheiten. In: H.K. Erben, G. Hillmer and H. Ristedt (eds.), *Muscheln*, Haeckel-Bücherei, Band **5**. Enke, p. 70-133.
- Ando, H. 1983. Paleontological significance of late Triassic Bivalve *Monotis*. Part I: A review. *Fossils*, **33**: 13-27.
- Ando, H. 1984. Paleontological significance of late Triassic Bivalve *Monotis*. Part II: In the case of materials from the Southern Kitakami Mountains, Northeast Japan. *Fossils*, **35**: 1-15.
- Ando, H. 1986. Evolution and paleobiogeography of Late Triassic bivalve *Monotis* from Japan. *Proceedings of the International Symposium on Shallow Tethys 2*, **2**: 233-246.
- Ando, H. 1987. Paleobiological study of the Late Triassic bivalve *Monotis* from Japan. *The University Museum, The University of Tokyo*, **30**: 1-110.
- Ando, H. 1988. Mode of occurrence of *Otapiria dubia* (Bivalvia) from the Upper Triassic of West Kyushu, Southwest Japan. In: J.A. Grant-Mackie, K. Masuda, K. Mori & K. Ogasawara (eds.). Professor Tamio Kotaka Commemorative Volume on Molluscan Paleontology. *Saito Ho-on Kai Special Publication*, p. 265-279.
- Ando, H., Noda, M. & Sato, Y. 1987. Discovery and its significance of the Upper Triassic *Monotis* Bed from the Kurosegawa Terrain in East Kyushu. *Journal of Geography, Tokyo*, **96** (3): 33-37.
- Anelli, L. E., Rocha-Campos, A. C. & Simoes, M. G. 2002. Protobranch bivalves from the Piauí Formation (Middle Pennsylvanian), Parnaíba Basin, Brazil. *Revista Española de Paleontología*, **17** (2): 165-176.
- Anelli, L. E., Rocha-Campos, A. C. & Simoes, M. G. 2006. Pennsylvanian Pteriomorphian bivalves from the Piauí Formation, Parnaíba Basin, Brazil. *Journal of Paleontology*, **80** (6): 1125-1141.
- Anónimo 1974. *A Handbook of the Stratigraphy and Paleontology in Southwest China*. Ed. Nanking Institute of Geology and Paleontology. Science Press, Academia Sinica, 454 pp.
- Arp, G., Bielert, F., Hoffman, V. E. & Löffler, T. 2005. Palaeoenvironmental significance of lacustrine stromatolites of the Arnstadt Formation (“Steinmergelkeuper”, Upper Triassic, N-Germany). *Facies*, **51**: 419-441.

- Arthaber, G. V. 1908. Die alpine Trias des Mediterran-Gabietes. Ladinische Stufe. (1903-1908), 3ª parte. *Lethaea geognostica* **1**: 272-294.
- Asgar-Deen, M., Hall, R., Craig, J. & Riediger, J. 2003. New biostratigraphic data from the Lower west-central Alberta and their stratigraphic implications. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **40**: 45-63.
- Assmann, P. 1915. Die Brachiopoden und Lamellibranchiaten der Oberschlesischen Trias. *Jahrbuch der Königl. Preuss Geologischen Landesanstalt*, **XXXVI** (3): 586-638.
- Astafieva, M. M. 1986. The Permian bivalved molluscs *Parainoceramus* and *Kolymia*. *Paleontological Journal*, **20** (4): 23-31.
- Astafieva, M. M. 1989. On the representatives of the genus *Maitaia* (Bivalvia). *Paleontological Journal*, **23** (3): 11-19.
- Astafieva, M. M. 1991a. The bipolar distribution of Inoceramus-like bivalved mollusks in the Permian. *Paleontological Journal*, **25**: 33-39.
- Astafieva, M. M. 1991b. A revision of the Late Paleozoic Pectinoid bivalve mollusks from Rudnyy Altay and Mongolia. *Paleontological Journal*, **25** (1): 12-19.
- Astafieva, M. M. 1993. Permskie inoceramopodobnye dvustvorchatye mollyuski Rossii [Permian Inoceramus-like bivalve molluscs of Russia]. *Moskva: Izdatel'stvo "Nauka"* [Moscow: Publishing House "Science"], 128 pp. [en ruso]
- Astafieva, M. M. 1994. A revision of the Chaenocardiidae (=Streblochondriidae) (Bivalvia, Pectinoidea). *Paleontological Journal*, **28** (1A): 1-22.
- Astafieva, M. M. 1995. Revision of the Aviculopectinidae and Deltopectinidae (Bivalvia). *Paleontological Journal*, **29** (2): 34-45.
- Astafieva, M. M. 1997. New representatives of the Aviculopectinidae (Bivalvia). *Paleontological Journal*, **31** (1): 22-27.
- Astafieva, M. M. 1998. The development of Permian Marine Bivalves of the Boreal Region (East-European and the Taimyr-Kolyma Subregions). *Paleontological Journal*, **32** (2): 241-247.
- Astafieva, M. M. 2001. New names for genera of Late Paleozoic bivalves. *Paleontological Journal*, **35** (5): 557.
- Astafieva-Urbaytis, K. A. 1976. The genus *Myonia* (Bivalvia) in the Permian of the northeast of the USSR. *Paleontological Journal*, **10** (1): 23-36
- Astafieva-Urbaytis, K. A. 1977. The genus *Pernopecten* in the Carboniferous of Moscow Basin. *Paleontological Journal*, **11**: 29-37.
- Astafieva-Urbaytis, K. A. 1981. The genus *Exochorhynchus* from the Upper Paleozoic deposits in the USSR and Mongolia. *Paleontological Journal*, **15** (3): 35-42.
- Astafieva-Urbaytis, K. A. 1990. *Vacunella* Waterhouse and *Cunavella* gen. nov. (Bivalvia) from the upper Paleozoic of the USSR. *Paleontological Journal*, **24** (2): 1-9.
- Astafieva-Urbaytis, K. A. & Astafieva, M. M. 1985. A new Permian inoceramid genus (Bivalvia). *Paleontological Journal*, **19** (4): 125-128.
- Ausich, W. I. & Bottjer, D. J. 1982. Tiering in suspension-feeding communities on soft substrata throughout the Phanerozoic. *Science*, **216**: 173-174.
- Ausich, W. I. & Bottjer, D. J. 2001. Sessile invertebrates. In: D. E. G. Briggs & P. R. Crowther (eds.), *Palaeobiology II*. Oxford, Blackwell Science, p. 384-386.

- Awad, G. H. 1945. On the occurrence of Marine Triassic (Muschelkalk) deposits in Sinai. *Bulletin de L'Institut d'Egypte*, **27**: 397-429.
- Ayyasami, K. 2006. Role of oysters in biostratigraphy: A case study from the Cretaceous of the Ariyalur area, southern India. *Geosciences Journal*, **10** (3): 237-247.
- Bachmann, G.H. 1973. Die Karbonatischen Bestandteile des Oberen Muschelkalkes (Mittlere Trias) in südwest-Deutschland und ihre Diagenese. *Arbeiten aus dem Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Stuttgart, N.F.*, **68**: 1-99.
- Bachmann, G. H. 1979a. Bioherme der Muschel *Placunopsis ostracina* v. SCHLOTHEIM und ihre Diagenese. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **158** (3): 381-407.
- Bachmann, G. H. 2002. A lamellibranch-stromatolite bioherm in the Lower Keuper (Ladinian, Middle Triassic), South Germany. *Facies*, **46**: 83-88.
- Bailey, J. B. 1978. Disjunct distributions in time and space; an occurrence of the European Triassic bivalve *Palaeonucula strigilata* Goldfuss in the Mississippian of Arkansas. *Abstracts with Programs - Geological Society of America*, **10** (6): 246.
- Bambach, R. K. 1977. Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic. *Paleobiology*, **3**: 152-157
- Bambach, R. K. 1983. Ecospace utilization and guilds in marine communities through the Phanerozoic. In: M. J. S. Tevesz and P. L. McCall (eds), *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities*. Plenum, New York, pp 719-746.
- Bambach, R. K., Knoll, A. H. & Wang, S. C. 2004. Origination, extinction, and mass depletions of marine diversity. *Paleobiology*, **30** (4): 522-542.
- Bambach, R. K., Bush, A. M. & Erwin, D. H. 2007. Autecology and the filling of ecospace: key metazoan radiations. *Palaeontology*, **50** (1): 1-22.
- Barboza-Gudino, J. R., Tristán-González, M. & Torres-Hernández, J. R. 1990. Tectonic setting of pre-Oxfordian units from central and northeastern Mexico: A review. *Geological Society of America, Special Paper*, **340**: 197-210.
- Barthel, K. W. 1958. Eine marine Faunula aus der mittleren Trias von Chile. *Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaeontologie. Abhandlungen*, **106** (3): 352-382.
- Bartholomä, A. 1983. Ein neuer Fund von *Daonella* sp. aus dem Oberen Muschelkalk (Mittl. Trias) von Crailsheim (Südwestdeutschland). *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie Monatshefte*, **1**: 1-4.
- Baumgarte, D. 1973. Die Gattung *Astarte* SOWERBY im Oberen Muschelkalk am Südostrand des Eggegebirges. *Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch*, **101**: 166-175.
- Baumgarte, D. 1975. Die Myophorien der germanischen Trias in Niederhessen Vorkommen und Verbreitung. *Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch*, **103**: 53-70.
- Beesley, P. L., Ross, G. J. B. & Wells, A. (eds.) 1998. *Mollusca: The Southern Synthesis. Fauna of Australia*, Vol. **5**, Part A, CSIRO Publishing: Melbourne, 563 pp.
- Begg, J. G. & Ballard, H. R. 1991. A Early Permian fauna from the Mantle Volcanics Formation, Skippers Range, northwest Otago. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **34**: 145-155.

- Begg, J. G. & Campbell, H. J. 1985. *Etalia*, a new Middle Triassic (Anisian) bivalve from New Zealand, and its relationship with other pteriomorphs. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **28** (4): 725-741.
- Benini, C. & Broglio-Loriga, C. 1975. *Isognomon* (*Mytiloperna*) v. Ihering 1903 e *Gervilleioperna* Krumbeck 1923 fra i grossi Lamellibranchi della facies a "Lithiotis" del Veneto. *Atti Accademia Nazionale dei Lincei, Classe di Scienze Fisiche Matematiche e Naturali, Rendiconti, Ser 8<sup>a</sup>*, **57** (3-4): 233-245.
- Benton, M. J. 2003. *When life nearly died, The Greatest Mass Extinction of all Time*. Thames & Hudson, London, 336 pp.
- Berkman, P. A., Garton, D. W. & Van Bloem, S. L. 1994. *Zebra mussel* habitat expansion by soft substrate modification. *American zoologist*, **34**: 60A.
- Biakov, A. S. 1991. Permian Inoceramus-like mollusks of the genus *Intomodesma* Popov. *Paleontological Journal*, **25** (4): 159-164.
- Biakov, A. S. 1992. New species of Permian Inoceramid bivalves from Northeast Russia. *Paleontological Journal*, **26** (1): 32-46.
- Biakov, A. S. 1998. Permian Ctenodont Bivalves from Northeastern Russia. *Paleontological Journal*, **32** (2): 129-132.
- Biakov, A. S. 1999. Two new zonal species of inoceram-like bivalves from the Upper Permian of northeastern Asia. *Paleontological Journal*, **33** (3): 229-231.
- Biakov, A. S. 2002. Permian bivalves from the Transbaikal Region. *Paleontological Journal*, **36** (5): 460-468.
- Biakov, A. S. 2005. New Species of Astartids and Pholadomyids (Bivalvia) and Beds with Fauna from the Lower Permian of the Omolon Massif, Northeastern Asia. *Paleontological Journal*, **39** (2): 133-140.
- Biakov, A. S. 2006. Permian bivalve mollusks of Northeast Asia. *Journal of Asian Earth Sciences*, **26**: 235-242.
- Biakov, A. S. 2007. Permian biostratigraphy of the Northern Okhotsk Region (Northeast Asia). *Stratigraphy and Geological Correlation*, **15** (2): 161-184.
- Biakov, A. S. 2008. New ideas on the system of the Permian Inoceramus-like bivalves of the Eastern Boreal Zone. *Paleontological Journal*, **42** (3): 232-242.
- Bice, D. M., Newton, C. R., McCauley, S., Reiners, P. W., McRoberts, C. A. 1992. Shocked Quartz at the Triassic - Jurassic Boundary in Italy. *Science*, **255**: 443-445.
- Bittner, A. 1891. Neue Arten aus der Trias von Balia in Kleinasien. *Jahrbuch der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt*, **42** (1): 78-89.
- Bittner, A. 1894. Zur Kenntnis der Nuculiden und Arciden der Fauna von Sct. Cassian. *Abhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt*, **7**: 186-191.
- Bittner, A. 1895. Lamellibranchiaten der alpinen Trias. I Theil: Revision der Lamellibranchiaten von Sct. Cassian. *Abhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt*, **XVIII** (1): 1-235.
- Bittner, A. 1900a. Ueber die triadische Lamellibranchiaten-Gattung *Mysidioptera* Sal. und deren Beziehungen zu palaeozoischen Gattungen. *Jahrbuch der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt*, **50** (1): 59-66.



- Bittner, A. 1901a. Ueber *Pseudomonotis Telleri* und verwandte Arten der unteren Trias. *Jahrbuch der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt*, **50** (4): 559-592.
- Bittner, A. 1901b. Lamellibranchiaten aus der Trias von Hudiklanec nächst Loitsch in Krain. *Jahrbuch der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt*, **51** (2): 225-234.
- Bittner, A. 1903. Brachiopoden und Lamellibranchiaten aus der Trias von Bosnien, Dalmatien, und Venetien. *Jahrbuch der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt*, **52** (3-4): 495-646.
- Bittner, A. 1907. Lamellibranchiaten der alpinen Trias. In: Die Lamellibranchiaten der Pachycardientuffe. L. Waagen (ed.). *Abhandlungen der kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt (Wien)*, **18** (2): 1-179.
- Bittner, A., 1912. Lamellibranchiaten aus der Trias des Bakonyer Waldes. *Resultate der Wissenschaftlichen Erforschung des Balatonsees, II Band: Paläontologie der Umgebung des Balatonsees*. Hölzel, Wien, p. 1 –107.
- Boni, A. 1943. Revisione della fauna Triassica Bresciana: la fauna del Trias Inferiore. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **49** (2): 1-41.
- Borghi, P. 1937. Su alcune nuove località fossilifere del Trias Superiore Lombardo. *Atti Società Italiana di Science Naturali*, **77**: 21-35.
- Bottjer, D. J. & Ausich, W. I. 1986. Phanerozoic development of tiering in soft substrata suspension-feeding communities. *Paleobiology*, **12** (4): 400-420.
- Bottjer, D. J., Schubert, J. K. & Droser, M. L. 1996. Comparative evolutionary palaeoecology: assessing the changing ecology of the past. In: M. B. Hart (ed), *Biotic Recovery from Mass Extinction Events*. Geological Society Special Publication, **102**: 1-13.
- Bottjer, D. J., Droser, M. L., Sheehan, P. M. & McGhee, G. R. 2001. The ecological architecture of major events in the phanerozoic history of marine invertebrate life . In: W. D. Allmon & D. J. Bottjer (eds), *Evolutionary Palaeoecology: the ecological context of macroevolutionary change*. Columbia University Press, p. 35-61.
- Boyd, D. W. & Newell, N. D. 1979. Permian pelecypods from Tunisia. *American Museum Novitates*, **2686**: 1-23.
- Boyd, D. W. & Newell, N. D. 1997. A reappraisal of Trigoniacean families (Bivalvia) and a description of two new Early Triassic species. *American Museum Novitates*, **3216**: 1-14.
- Boyd, D. W. & Newell, N. D. 1999. *Lyriomyophoria kobayashi*, 1954, a junior synonym of *Elegantinia* WAAGEN, 1907. *Journal of Paleontology*, **73** (3): 547-548.
- Boyd, D. W. & Newell, N. D. 2000. The importance of recently reported specimens of the Late Paleozoic bivalve *Aviculopecten planoradiatus* McCoy, 1851. *Acta Palaeontologica Sinica*, **39** (4): 533-534.
- Boyd, D. W. & Newell, N. D. 2001. Silicified *Leptodesma* (Bivalvia; Pteriomorpha) from the Texas Permian. *American Museum Novitates*, **3347**: 1-10.
- Boyd, D. W., Nice, D. E. & Newell, N. D. 1999. Silt injection as a mode of fossilization: a Triassic example. *Palaios*, **14** (6): 545-554.

- Boyer, D. L., Bottjer, D. J. & Droser, M. L. 2004. Ecological signature of Lower Triassic Shell Beds of the Western United States. *Palaios*, **19**: 372-380.
- Brack, P. & Rieber, H. 1993. Towards a better definition of the Anisian/Ladinian boundary: new biostratigraphic data and correlations of boundary sections from the southern Alps. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **86** (2): 415-527.
- Bradshaw, M. A. 1999. Lower Devonian bivalves from the Reefton Group, New Zealand. *Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists*, **20**: 1-171.
- Brinkmann, R. 1966. Triásico. En: *Compendio de Geología Histórica*. Ed. Labor, p.153-181.
- Brocard, C. & Philip, J. 1989. Les bioconstructions à *Placunopsis ostracina* v. SCHOLTHEIM dans le Ladinien supérieur de Provence (SE de la France). *Bulletin de la Societe Geologique de France*, **V** (6): 1201-1206.
- Broglio-Loriga, C. e Mirabella, S. 1986. Il genere *Eumorphotis* Bittner 1901 nella biostratigrafia dello scitico, formazione de Werfen (Dolomiti). *Memorie di Scienze Geologiche*, **XXXVIII**: 245-281.
- Broglio-Loriga, C. & Neri, C. 1976. Aspetti paleobiologici e paleogeografici della facies a "*Lithiotis*" (Giurese inf.). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **82**: 651-706.
- Broglio-Loriga, C. & Posenato, R. 1986. *Costatoria* (*Costatoria?*) *subrotunda* (BITTNER, 1901). A Smithian (Lower Triassic) marker from Thethys. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **92** (2): 189-200.
- Broglio-Loriga, C. & Posenato, R. 1996. Autecology of selected fossil organisms: Achievements and problems. Adaptive strategies of Lower Jurassic and Eocene multivincular bivalves. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana, Special Volume*, **3**: 45-61.
- Broglio-Loriga, C., Neri, C. & Posenato, R. 1980. La "Lingula zone" dello Scitico (Triassico Inferiore). Stratigrafia e paleoecologia. *Annali dell'Università di Ferrara. Serie IX: Scienze Geologiche e Paleontologiche*, **VI** (6): 93-124.
- Broglio-Loriga, C., Masetti, D. & Neri, C. 1982. La Formazione di Werfen (Scitico) delle Dolomiti occidentali: sedimentologia e biostratigrafia. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **88** (4): 501-598.
- Broglio-Loriga, C., Neri, C. & Posenato, R. 1986. The Early Macrofaunas of the Werfen Formation and the Permian-Triassic Boundary in the dolomites (Southern Alps, Italy). *Studi Trentini di Scienze Natural (Acta Geologica)*, **62**: 3-18.
- Broglio-Loriga, C., Neri, C., Pasini, M. & Posenato, R. 1988. Marine fossil assemblages from Upper Permian to Lowermost Triassic in the Western Dolomites (Italy). *Memoria della Società Geologica Italiana*, **34**: 5-44.
- Broglio-Loriga, C., Góczán, F., Haas, J., Lenner, K., Neri, C. Oravec Scheffer, A., Posenato, R. Szabó, I. & Tóth Makk, A. 1990. The Lower Triassic Sequences of The Dolomites (Italy) and Transdanubian Mid-Mountains (Hungary) and their correlation. *Memorie de scienze geologiche*, **XLII**: 41-103.
- Broglio-Loriga, C., Ietto, A. & Posenato, R. 1993. Banchi a *Cornucardia* nell'unità di San Donato (Triassico superiore, Calabria settentrionale). *Atti Ticinensi di Scienze della Terra*, **36**: 121-129.

- Broglia-Loriga, C., Cirilli, S., Zanche, V., Bari, D., Gianolla, P., Laghi, G. F., Lowrie, W., Manfrin, S., Mastandrea, A., Mietto, P., Muttoni, G., Neri, C., Posenato, R., Rechichi, M. C., Rettori, R. & Roghi, G. 1999. The prati di stuores/stuores Wiesen section (Dolomites, Italy): a candidate global stratotype section and point for the base of the Carnian stage. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **105** (1): 37-78.
- Broili, F. 1904. Die Fauna Pachycardientuffe der Seiser Alp (mit Ausschluss der Gastropoden und Cephalopoden). *Palaeontographica*, **50** (4-5): 145-227.
- Bromley, R. G. & Heinberg, C. 2006. Attachment strategies of organisms on hard substrates: A paleontological view. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **232**: 429-453.
- Brookfield, M. E., Twitchett, R. J. & Goodings, C. 2003. Palaeoenvironments of the Permian - Triassic transition sections in Kashmir, India. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **198**: 353-371.
- Budai, T., Lelkes, G., Kovács, S., Pálffy, P., Piro, O., Szabó, I., Szente, I. & Vörös, A. 2003. The Pelsonian Substage on the Balaton Highland (Middle Triassic, Hungary). *Geologica Hungarica, Series Palaeontologica*, Part I, **55**: 1-50.
- Budurov, K., Calvet, F., Goy, A., Márquez- Aliaga, A., Márquez, L., Trifonova E. & Arche, A. 1991. Middle Triassic Stratigraphy and Correlation in part of the Tethys Realm (Bulgaria and Spain). *Muschelkalk Internationale Tagung (Muschelkalkmuseum Hagdorn Ingelfingen)*, p. 16-17. Schöntal (Baden-Württemberg, Alemania).
- Budurov, K., Calvet, F., Goy, A., Márquez- Aliaga, A., Márquez, L., Trifonova, E. & Arche, A. 1993. Middle Triassic Stratigraphy and Correlation in part of the Tethys Realm (Bulgaria and Spain). In: H. Hagdorn & Seilacher (eds.), *Muschelkalk Schöntaler Symposium 1991*. Sonderbände der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg II, Ed. Goldschneck, Korb, p. 157-164.
- Bujnovsky, A. & Kochanová, M. 1973. Utesy Hlavného dolomitu revúckej doliny a ich megalodontová fauna. *Geologické práce*, **60**: 169-195.
- Bujnovsky, A., Kochanová, M. & Pevný, J. 1975. Korytnica Limestones-A New lithostratigraphical unit and its fauna. *Geologické práce*, **63**: 21-53.
- Buser, S. & Debeljak, I. 1994. Lower Jurassic beds with bivalves in south Slovenia. *Geologija (Ljubljana)*, **37**: 23-62.
- Busnardo, R. 1970. Faunules du Trias Subbétique (Andalousie). *Documents des laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon. Notes et Memoires*, **37**: 55-83.
- Busnardo, R. 1975. *Prébétique et Subbétique de Jaén à Lucena (Andalousie). Introduction et Trias*. Documents des laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, **65**: 1-183.
- Busse, E. 1972. Fazies und Fauna Oberen Muschelkalkes von Willebadessen. *Philippia*, **1/3**: 110-126.
- Busse, E. & Horn, M. 1978. Neue Fossilfunde im Mittleren Buntsandstein NW-Hessens und ihre Bedeutung fuer die Palaeogeographie. *Geologisches Jahrbuch Hessen*, **106**: 131-142.
- Cadée, G. C. 1984. "Opportunistic feeding", a serious pitfall in trophic structure analysis of (paleo)faunas. *Lethaia*, **17**: 289-292.

- Cafiero, B. & Capoa, P. de 1980. Stratigraphy of the pelagic Triassic in the Budva-Kotor area (Crna-Gora, Montenegro, Yugoslavia). *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, **19** (2): 179-204.
- Cafiero, B. & Capoa de Bonardi, P. 1982. Biostratigrafía del Trias pelagico della Sicilia. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, **21** (1): 35-71.
- Calvet, F., Berástegui, X., Florensa, R. M., Losantos, M., Puig, C., Márquez, L., Márquez-Aliaga, A., Solé de Porta, N. y Trifonova, E. 1994. El Triásico (Muschelkalk) de la zona de Gerri de la Sal (Les Nogueres, Pirineos Catalanes). En: A. Arche (ed.), *III Coloquio de Estratigrafía y Paleogeografía del Pérmico y Triásico de España, Cuenca (España), Cuenca*, p. 27-28.
- Calzada, S. 1982. Algunos lamelibranquios liásicos de Alfara (Tarragona). *Acta Geológica Hispánica*, **17** (1-2): 121-127.
- Camacho, H. H., Damborenea, S. E. y del Río, C. J. 2007. Bivalvia. En: H. H. Camacho (ed.). *Los invertebrados fósiles*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, p. 387-440.
- Campbell, H. J. 1982. *Halobia* (Bivalvia, Triassic) and a gastropod from Torlesse Supergroup rocks of Wellington, New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **25**: 487-492.
- Campbell, H. J. 1983. *Monotis* (Bivalvia, Triassic) from Torlesse Supergroup rocks, St Arnaud Range, southeast Nelson. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **26**: 103-108.
- Campbell, H. J. 1984. New records and taxa of Permian and Triassic fossils from New Caledonia and New Zealand. *Alcheringa*, **8**: 151-167.
- Campbell, H. J. 1987. Triassic records of the genus *Lingula* (Brachiopoda: Inarticulata) in New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **17** (1): 9-16.
- Campbell, H. J. 1994. The Triassic Bivalves *Daonella* and *Halobia* in New Zealand, New Caledonia, and Svalbard. *Institut of Geological & Nuclear Sciences Monograph*, **4**: 1-166.
- Campbell, J. D. & Force, E. R. 1973. Kaihikuan stage (Middle Triassic): definition and type locality. *New Zealand Journal of Geology & Geophysics*, **16** (2): 209-219.
- Campbell, H.J. & Grant-Mackie, J.A. 1995. Jurassic Pholadomyidae (Bivalvia) from New Zealand and New Caledonia. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **38**: 47-59.
- Campbell, K. A., Nesbitt, E. A. & Bourgeois, J. 2006. Signatures of storms, oceanic floods and forearc tectonism in marine shelf strata of the Quinault Formation (Pliocen), Washington, USA. *Sedimentology*, **53**: 945-969.
- Campbell, K. S. W. & Engel, B. A. 1962. The faunas of the Tournaisian Tulcumba Sandstone and its members in the Werrie and Belvue synclines, New South Wales. *Australian Journal of Earth Sciences*, **10** (1): 55-122.
- Capoa de Bonardi, P. 1970. Le Daonelle e la Halobie della serie calcareo-silicomarnosa della Lucania (Appennino Meridionale). Studio Paleontológico e biostratigrafico. *Memoria della Società dei Naturalisti in Napoli*, **78**: 1-130.
- Carter, J. G. 1980a. Environmental and biological controls of bivalve shell mineralogy and microstructure. In: D. C. Rhoads and R. A. Lutz (eds.), *Skeletal Growth of*

- Aquatic Organisms. Biological Records of Environmental Change*. Plenum Press, New York, p. 69-113.
- Carter, J. G. 1980b. Selected mineralogical data for the bivalvia. Appendix 2: bivalve shell mineralogy and microstructure, Part A. In: D. C. Rhoads and R. A. Lutz (eds.), *Skeletal Growth of Aquatic Organisms. Biological Records of Environmental Change*. Plenum Press, New York. p. 627-643.
- Carter, J. G. 1980c. Guide to bivalve shell microstructures. Appendix 2: bivalve shell mineralogy and microstructure, Part B. In: D. C. Rhoads and R. A. Lutz (eds.), *Skeletal Growth of Aquatic Organisms. Biological Records of Environmental Change*. Plenum Press, New York, p. 645-673.
- Carter, J. G. 1990a. Evolutionary significance of shell microstructure in the Palaeotaxodonta, Pteriomorpha and Isofilibranchia (Bivalvia: Mollusca). In: J. G. Carter (ed.), *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*. Van Nostrand Reinhold, New York, p. 136-296.
- Carter, J.G. 1990b. Shell microstructural data for the Bivalvia. In: J. G. Carter (ed.), *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*. I. Van Nostrand Reinhold, New York, p. 297-411.
- Carter, J.G. 1990c. *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*. II. Atlas and index. J. G. Carter (ed.), Van Nostrand Reinhold, New York. 101 pp.
- Carter, J. G. 2004. Evolutionary implications of a duplivincular ligament in the Carboniferous Pinnid *Pteronites* (Mollusca, Bivalvia, Pteriomorpha). *Journal of Paleontology*, **78** (1): 235-240.
- Carter, J. G. & Stanley, G. D. Jr. 2004. Late Triassic gastrochaenid and lithophaginid borings (Mollusca: Bivalvia) from Nevada (USA) and Austria. *Journal of Paleontology*, **78** (1): 230-234.
- Carter, J. G. & Tevesz, M. J. S. 1978. Shell microstructure of a middle devonian (Hamilton Group) Bivalve fauna from Central New York. *Journal of Paleontology*, **52** (4): 859-880.
- Carter, J. G., Lawrence, D. R. & Sanders, H. 1990. Shell Microstructural data for the Bivalvia. Part II. Orders Nuculoida and Solemyoida. In: J. G. Carter (ed.), *Skeletal Biomineralization: Patterns, Proceses and Evolutionary Trends*. Volume 1. Van Nostrand Reinhold, New York, pp. 303-319.
- Carter, J. G., Barrera, E. & Tevesz, M. J. S. 1998. Thermal potentiation and mineralogical evolution in the Bivalvia (Mollusca). *Journal of Paleontology*, **72** (6): 991-1010.
- Castell, C. P. & Cox, L. R. 1975. British Mesozoic fossils. *British Museum (Natural History)*, **703**: 207 pp.
- Cavanaugh, C. M. 1983. Symbiotic chemoautotrophic bacteria in marine invertebrates from sulphide-rich habitats. *Nature*, **302**: 58-61.
- Chavan, A. 1959. Essai critique de classification des Mactromyidae. *Cahiers Géologique*, **53**: 505-510.
- Checa, A. G. & Jiménez-Jiménez, A. P. 2003a. Evolutionary morpholgy of oblique ribs of Bivalves. *Palaeontology*, **46** (4): 709-724.



- Checa, A. G. & Jiménez-Jiménez, A. P. 2003b. Rib fabrication in Ostreoidea and Plicatuloidea (Bivalvia, Pteriomorpha) and its evolutionary significance. *Zoomorphology*, **122**: 145-159.
- Checa, A. G., Jiménez-Jiménez, A., Márquez-Aliaga, A. & Hagdorn, H. 2006. Further comments on the origin of oysters. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **240**: 672-674.
- Chen, C. 1982. Some late Paleozoic and Triassic bivalves from Xizang. In: Paleontology of Xizang. In the collection: *The series of the scientific expedition to the Qinghai-Xizang Plateau*, **IV**: 211-224.
- Chen J. 1982a. A study on the bivalve fauna of the Upper Triassic in Guangdong, Hunan and Jiangxi provinces, South China. *Bulletin of Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica*, **4**: 279-306.
- Chen, J., 1988. Early Jurassic marine bivalves from Guangdong-Nanling district, southern China. *Bulletin of Nanjing Institute of Geology and Palaeontology*, **12**: 23-94.
- Chen, J. 2003. Macroevolution of Bivalvia after the end-Permian mass extinction in South China. In: J. Y. Rong & Z. J. Fang (eds), *Faunal Recovery After the Palaeozoic Three Mass Extinctions*. Science Press, Beijing, p. 647-700 [en chino, con resumen en inglés]
- Chen, J. & Chen, C. 1980. *Jianchuania*, a new Genus of Bivalve from the Upper Triassic in Yunnan. *Acta Paleontologica Sinica*, **19** (1): 57-60.
- Chen, J. & Komatsu, T. 2002. So-called middle Triassic "Claraia" (Bivalvia) from Guangxi, South China. *Acta Palaeontologica Sinica*, **41** (3): 434-447.
- Chen, J. & Stiller, F. 2007. The halobiid bivalve genus *Enteropleura* and a new species from the Middle Anisian of Guangxi, southern China. *Acta Palaeontologica Polonica*, **52** (1): 53-61.
- Chen, J. & Yang, S. 1983. *Eleganuculana*, new genus, and some other bivalves of the Upper Triassic of Kangmar, Xizang. *Acta Palaeontologica Sinica*, **22** (3): 355-358.
- Chen, J. & Xu, Y. 1980. New materials of fossil bivalves from "Mesozoic coal series" in Southwestern Hunan. *Acta Palaeontologica Sinica*, **19** (5): 357-366.
- Chen, J., Liu, L. & Lan, X. 1983. Veteranellinae, a new subfamily of Nuculanidae (Bivalvia), with the classificatory significance of ornamentations in Palaeotaxodonta. *Acta Palaeontologica Sinica*, **22** (6): 616-627.
- Chen, J., Wang, Y., Wu, Q., Li, L., Zhao, R. & Chen, H. 1992. A study of bivalve zonal succession from upper part of Middle Triassic in northwest Guangxi, S. China. *Acta Palaeontologica Sinica*, **31** (4): 403-419.
- Chen, J., Stiller, F. & Komatsu, T. 2006a. *Protostrea* from the Middle Triassic of southern China, the earliest dimyoid bivalve? *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaeontologie Monatshefte*, **3**: 148-164.
- Chen, Z. Q. & McNamara, K. J. 2006. End-Permian extinction and subsequent recovery of the Ophiuroidea (Echinodermata). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **236**: 321-344.
- Chen, Z. Q., Shi, G. R. & Kaiho, K. 2004. New ophiuroids from the Permian/Triassic boundary beds of South China. *Palaeontology*, **47** (5): 1301-1312.

- Chen, Z. Q., Shi, G. R., Yang, F. Q., Gao, Y. Q., Tong, J., Peng, Y. Q. 2006b. An ecologically mixed brachiopod fauna from Changhsingian deep-water basin of South China: consequence of end-Permian global warming. *Lethaia*, **39**: 79-90.
- Chen, Z. Q., Kaiho, K., George, A. D. & Tong, J. 2006c. Survival brachiopod faunas of the end-Permian mass extinction from the southern Alps (Italy) and South China. *Geological Magazine*, **143** (3): 301-327.
- Chiesa, C. 1949. Contributo alla conoscenza del Retico nella Lombardia occidentale. *Rivista Italiana di Paleontologia e stratigrafia*, **55** (1): 18-33.
- Chiplonkar, G. W. & Badve, R. M. 1977. Development of Multiple Resilifers In *Lophia (Actinostreon) diluviana* (Linne) from the Upper Cretaceous of South India. *Current Science*, **46**: 242.
- Chinzei, K., Savazzi, E. and Seilacher, A. 1982. Adaptational strategies of bivalves living as infaunal secondary soft bottom dwellers. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **164**: 229-244.
- Chong, G. y Hillebrandt, A. V. 1985. El Triasico Preandino de Chile entre los 23°30' y 26°00' de latitud Sur. *IV Congreso Geológico Chileno*, **I**: 162-210.
- Chumakov, N.M., Zharkov, M.A. 2003. Climate during the Permian–Triassic Biosphere Reorganizations. Article 2. Climate of the Late Permian and Early Triassic: General Inferences. *Stratigraphy and Geological Correlation*, **11** (4): 361-375
- Ciriacks, K. W. 1963. Permian and Eotriassic Bivalves of the Middle Rockies. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **125** (1): 1-100.
- Cisterna, G. A. y Sterren, A. F. 2003. Variaciones composicionales de la "Fauna de Levipustula" en la Precordillera Argentina. *Ameghiniana*, **40** (4), Suplemento Resúmenes: 11-R.
- Clapham, M. E. & Bottjer, D. J. 2007. Permian marine paleoecology and its implications for large-scale decoupling of brachiopod and bivalve abundance and diversity during the Lopingian (Late Permian). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **249**: 283-301.
- Conti, S. 1954. Stratigrafia e Paleontologia della Val Solda (Lago di Lugano). *Memorie descrittive della Carta Geologica D'Italia*, **30**: 241 pp.
- Conti, M. A. & Monari, S. 1991. Bivalve and gastropod fauna from the Liassic Ammonitico Rosso facies in the Bilecik area (Western Pontides, Turkey). *Geologica Romana*, **27**: 245-301.
- Conti, M. A. & Monari, S. 1992. Thin-shelled bivalves from the Jurassic Rosso Ammonitico and Calcari a Posidonia Formations of the Umbrian-Marchean Apennine (Central Italy). *Paleopelagos*, **2**: 193-213.
- Cope, J. C. W. 1997. The early phylogeny of the class Bivalvia. *Palaeontology*, **40** (3): 713-746.
- Cope, J. C. W. 2000. A new look at early bivalve phylogeny. In: E. M. Harper, J. D. Taylor & J. A. Crame (eds), *The Evolutionary Biology of the Bivalvia*. Geological Society, London, Special Publications, **177**: 81-95.
- Corazzari, D. & Lucchi-Garavello, A. M. 1980. Nuove specie di Bivalvi della formazione di San Cassiano (conca di Cortina d'Ampezzo e Dintorni). *Annali della Università di Ferrara, Sezione IX: Scienze Geologiche e Paleontologiche*, **7** (3): 37-57.

- Covacevich, V., Perez, E. y Escobar, F. 1991. Presencia del genero *Kalentera* Marwick, 1953 (Mollusca Bivalvia) en el Sinemuriano al sur de Taltal, Chile. En: 6° Congreso Geológico Chileno 1991. Actas. Resúmenes expandidos. Servicio Nacional de Geología y Minería, Santiago, 1: 68-71.
- Cowper - Reed, F. R. 1927. Palaeozoic and Mesozoic fossils from Yun-nan. *Memoirs of the Geological Survey of India. Palaeontologia Indica, New Series*, 10 (1): 1-291.
- Cox, L. R. 1924. A Triassic fauna from the Jordan Valley. *The Annals and Magazine of Natural History*, 9 (14): 52-96.
- Cox, L. R. 1946. *Tutcheria* and *Pseudopsis*, new lamellibranch genera from the Lias. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 27: 34-48.
- Cox, L. R. 1949. Moluscos del Triásico Superior del Perú. *Boletín Instituto Geológico de Perú*, 12: 1-45.
- Cox, L. R. 1951. The lamellibranch genus *Schizodus* and other Palaeozoic Myophoriidae. *Geological Magazine*, 88 (5): 362-371.
- Cox, L. R. 1954. Taxonomic notes on Isognomonidae and Bakevellidae. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 31 (2): 46-49.
- Cox, L. R. 1961. New genera and subgenera of mesozoic bivalvia. *Palaeontology*, 4 (4): 592-598.
- Cox, L. R. 1963. The rhaetic-hettangian bivalve genus *Pteromya* Moore. *Palaeontology*, 6 (3): 582-95.
- Cox, L. R. 1964. Notes concerning the taxonomy and nomenclature of fossil Bivalvia (mainly Mesozoic). *Proceedings of the Malacological Society of London*, 36: 39-48.
- Cox, L. R., Newell, N. D., Branson, C. C., Casey, R., Chavan, A., Coogan, A. H., Dechaseaux, C., Fleming, C. A., Haas, F., Hertlein, L. G., Keen, A. M., LaRocque, A., McAlester, A. L., Perkins, B. F., Puri, H. S., Smith, L. A., Soot-Ryen, T., Stenzel, H. B., Turner, R. D. & Weir, J. 1969. Systematic Descriptions. In: R. C. Moore (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part N, Mollusca 6, Bivalvia, Vol. 1, 2 y 3. The Geological Society of America and the University of Kansas, N205-N1224.
- Crame, J. A. 1995. Occurrence of the bivalve genus *Manticula* in the Early Cretaceous of Antarctica. *Palaeontology*, 38 (2): 299-312.
- Crampton, J. S. 1988. Comparative taxonomy of the bivalve families Isognomonidae, Inoceramidae and Retroceramidae. *Palaeontology*, 31 (4): 965-996.
- Crickmay, C. H. 1932. Contributions toward a monograph of the Trigoniidae, I. *American Journal of Science*, 24: 443-464.
- Császár, G. & Turnšek, D. 1996. Vestiges of atoll-like formations in the Lower Cretaceous of the Mecsek Mountains, Hungary. *Cretaceous Research*, 17: 419-442.
- Dagys, A. S. & Dagys, A. A. 1994. Global correlation of the terminal Triassic. *Memoires de Gedone, Lausanne*, 22: 25-34.
- Dagys A. S. & Kurushin N. I. 1985. The Triassic Brachiopods and Bivalves in the North of the Central Siberia. *Transactions*, 633: 160 pp. [en ruso]

- Damborenea, S. E. 1986. El género *Posidonotis* Losacco (Bivalvia, Jurásico Inferior): su distribución estratigráfica y paleogeográfica. *Actas del IV Congreso Argentino de paleontología y bioestratigrafía (Mendoza, 1986)*, **4**: 45-51.
- Damborenea, S. E. 1987a. Early Jurassic Bivalvia of Argentina. Part 1: Stratigraphical introduction and superfamilies Nuculanacea, Arcacea, Mytilacea and Pinnacea. *Palaeontographica Abteilung A*, **199** (1-3): 23-111.
- Damborenea, S. E. 1987b. Early Jurassic Bivalvia of Argentina. Part 2: Superfamilies Pteriacea, Buchiacea and part of Pectinacea. *Palaeontographica Abteilung A*, **199** (4-6): 113-216.
- Damborenea, S. E. 1993. Early Jurassic South American pectinaceans and circum-Pacific palaeobiogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **100** (2): 109-123.
- Damborenea, S. E. 1996a. Palaeobiogeography of early Jurassic bivalves along the southeastern Pacific margin. *Actas del XIII Congreso Geológico Argentino y III Congreso de Exploración de Hidrocarburos*, **V**: 151-167.
- Damborenea, S. E. 1996b. Andean Jurassic Inoceramids as Potential Bioevent Markers for the Austral Realm. *GeoResearch Forum*, **1-2**: 433-442.
- Damborenea, S. E. 1998. The bipolar bivalve *Kolymonectes* in South America and the Diversity of Propeamussiidae in Mesozoic Times. In: P. Johnston & J. W. Haggart (eds), *Bivalves: An Eon of Evolution - Paleobiological Studies Honoring Norman D. Newell*. University of Calgary Press, p. 143-155.
- Damborenea, S. E. 2000. Hispanic Corridor: Its evolution and the biogeography of Bivalve Molluscs. *GeoResearch Forum*, **6**: 369-380.
- Damborenea, S. E. 2001. Unidades paleobiogeográficas marinas jurásicas basadas sobre moluscos bivalvos: una visión desde el hemisferio sur. *Annales Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, **53**: 141-160.
- Damborenea, S.E. 2002a. Early Jurassic bivalves of Argentina. Part 3: Superfamilies Monotoidea, Pectinoidea, Plicatuloidea and Dimyoidea. *Palaeontographica. Abteilun A: Paläozoologie-Stratigraphie*, **265**: 1-119.
- Damborenea, S. E. 2002b. Jurassic evolution of Southern Hemisphere marine palaeobiogeographic units based on benthonic bivalves. *Geobios*, **35** (M. sp. 24): 51-71.
- Damborenea, S. E. 2004. Early Jurassic *Kalentera* (Bivalvia) from Argentina and its palaeobiogeographical significance. *Ameghiniana*, **41** (2): 185-198.
- Damborenea, S. E. & González-León, C. 1997. Late Triassic and Early Jurassic Bivalves from Sonora, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **14** (2): 178-201.
- Damborenea, S. E. & Lanés, S. 2007. Early Jurassic shell beds from marginal marine environments in southern Mendoza, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **250**: 68-88.
- Damborenea, S. E. & Manceñido, M. O. 1979. On the palaeogeographical distribution of the pectinid genus *Weyla* (Bivalvia, Lower Jurassic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **27**: 85-102.
- Damborenea, S. E. y Manceñido, M. O. 1988. WEYLA: Semblanza de un bivalvo jurásico andino. *V congreso geológico Chileno*, **II**: 13-25.

- Damborenea, S. E. & Manceñido, M. O., 1992. A comparison of Jurassic marine benthonic faunas from South America and New Zealand. *Journal of Real Society of New Zealand*, **22**: 131–152.
- Damborenea, S. E. y Manceñido, M. O. 2005a. Tafonomía y modo de vida de especies de *Retroceramus* (Bivalvia) del Jurásico medio de Argentina. *Ameghiniana*, **42** (4) Suplemento Resúmenes: 23R.
- Damborenea, S. E. & Manceñido M. O. 2005b. Biofacies analysis of Hettangian-Sinemurian bivalve/brachiopod associations from the Neuquén Basin (Argentina). *Geologica Acta*, **3** (2): 163-178.
- Damborenea, S. E., Polubotko, I. V., Sey, I. I., Paraketsov, K.V. 1992. Bivalve zones and assemblages of the circum-Pacific region. In: G. E. G. Westermann (ed.), *The Jurassic of the Circum-Pacific*, p. 300–307. Cambridge University Press.
- Davenport, J. 1988. The feeding mechanism of *Yoldia* (= *Aequiyoldia*) *eightsi* (Courthouy). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, **232** (1269): 431-442.
- Delvene, G. 2000. *Taxonomie und Palökologie der Bivalven im Mittelund Oberjura der Keltiberischen Ketten (Spanien)*. Tesis Doctoral, 214 pp.
- Delvene, G. 2003. Las asociaciones de bivalvos del Jurásico Medio y Superior en la Cordillera Ibérica (España). *Geobios*, **36**: 519-531.
- De Renzi, M. 1988. What happens after extinction? In: M. A. Lamolda, E. G. Kauffman & O. H. Walliser (eds), *Palaeontology and Evolution: Extinction Events*. Revista Española de Paleontología, **n. extra.**, 107-112.
- De Renzi, M. 1992. Evolución tafonómica: sobre la posibilidad de lectura de la evolución orgánica a través del registro fósil. In: S. Fernández López (coord.), *Conferencias de la Reunión de Tafonomía y Fosilización*. Editorial Complutense, Madrid, p. 63-85.
- De Renzi, M. 2001. Has palaeontology answers for some current environmental problems? *Revista Española de Paleontología*, **nº extra**: 5-14.
- De Renzi, M. y Márquez-Aliaga, A. 1980. Primary and diagenetic features in the microstructure of some Triassic bivalves. *Revista del Instituto de Investigaciones Geológicas*, **34**: 101-116.
- De Renzi, M. & Ros, S. 2002. How do factors affecting preservation influence our perception of rates of evolution and extinction? In: *Current Topics on Taphonomy and Fossilization, 2002*. M. De Renzi, M. V. Pardo, M. Belinchón, E. Peñalver, P. Montoya & A. Márquez-Aliaga (eds.). Editorial Ilmo. Ayuntamiento de Valencia, p. 77-88.
- De Renzi, M. y Ros, S. 2004. Las cohortes de géneros de bivalvos que surgen durante el Triásico: patrones generales. En: A. Calonge, R. Gozalo, M. D. López Carrillo, y M. Pardo Alonso (eds), *Libro de Resúmenes de las XX Jornadas de Paleontología. Alcalá de Henares 2004*. Universidad de Alcalá de Henares, p. 53-54.
- De Renzi, M y Ros, S. 2006a. Los géneros de bivalvos marinos originados en el Triásico: un análisis en la intersección entre evolución y ecología. En: E. Fernández-Martínez (ed.), *Libro de Resúmenes XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. Universidad de León, Secretariado de Publicaciones, p. 27-29.



- De Renzi, M. & Ros, S. 2006b. Expansion of the generic diversity of bivalves during the Triassic (II): diversification of the infaunal and epifaunal stocks. In: N. Malchus & J. M. Pons (eds.), Abstracts and Posters of the "International Congress on Bivalvia" at the Universitat Autònoma de Barcelona, Spain, 22-27 July 2006, *Organisms Diversity & Evolution* 6, *Electronic Supplement*, **16** (1): 24-25.
- Dercourt, J., Ricou, L. E. & Vrielynck, B. (eds.) 1993. Atlas Peri-Tethys Palaeogeographical Maps, CCGM/CGMW, Paris, 307 pp.
- Desio, A. 1929. Studi geologici sulla regione dell'Albenza (Prealpi Bergamasche). *Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, **10** (1): 81-125.
- Desio, A., Rossi, C. & Vigano, P. L. 1960. Sulla stratigrafia del Trias in Tripolitania e nel Sud-Tunisino. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **LXVI** (3): 273-322.
- Dèzes, P. 1999. Tectonic and metamorphic evolution of the Central Himalayan Domain in Southeast Zaskar (Kashmir, India). *Mémoires de Géologie (Lausanne)*, **32**: 145 pp.
- Dhondt, A. V. 1989. Late Cretaceous *Limea* (*Pseudolimea*) species of Europe. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **59**: 105-125.
- Dickins, J. M. 1960. The Permian leiopteriid Merismopteria and the origin of the Pteriidae. *Palaeontology*, **3** (3): 387-391.
- Dickins, J. M. 1961. Permian pelecypods newly recorded from eastern Australia. *Palaeontology*, **4** (1): 119-130.
- Dickins, J. M. 1983. Posidoniella, Atomodesma, the origin of the Eurydesmidae, and the development of the pelecypod ligament. *Bureau of Mineral Resources, Australia, Bulletin*, **217**: 59-65.
- Dickins, J. M. 1999. Mid-Permian (Kubergandian-Murgabian) bivalves from the Khuff Formation, Oman: implications for world events and correlation. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **105** (1): 23-35.
- Dickins, J. M. & McTavish, R. A. 1963. Lower Triassic marine fossils from the Beagle Ridge (BMR 10) Bore, Perth Basin, Western Australia. *Australian Journal of Earth Sciences*, **10** (1): 123-140.
- Dickins, J. M. & Shah, S. C. 1965. The Pelecypods *Undulomya*, *Cosmomya* and *Palaeocosmomya* in the Permian of India and Western Australia. *Australian Journal of Earth Sciences*, **12** (2): 253-260.
- Diener, C. 1923. Lamellibranchiata triadica. In: C. Diener (ed.). *Fossilium Catalogus I: Animalia*. W. Junk, Berlin, **19**: 1-257.
- Droser, M. L., Bottjer, D. J. & Sheehan, P. M. 1997. Evaluating the ecological architecture of major events in the Phanerozoic history of marine invertebrate life. *Geology*, **25**: 167-170.
- Duff, K. L. 1975. Palaeoecology of a bituminous shale – the Lower Oxford Clay of Central England. *Palaeontology*, **18** (3): 443-482.
- Dufour, S. C. & Felbeck, H. 2003. Sulphide mining by the superextensile foot of symbiotic thyasirid bivalves. *Nature*, **426**: 65-67.
- Dubar, G., Mouterde, R., Virgili, C. y Suárez, L. C. 1971. El Jurásico de Asturias (Norte de España). *Cuadernos de Geología Ibérica*, **2**: 561-580.

- Encheva, M. 1969. Several bivalvia from Campilian by the village Konare, District of Tolbouhin. *Bulletin Geological Institute, Serie Paleontology*, **XVIII**: 47-58.
- Encheva, M. 1972. Les fossiles de Bulgarie. II Le Trias. *Academie Bulgare des Sciences*, p. 1-152.
- Erwin, D. H. 1993. *The great Paleozoic Crisis, life and death in the Permian*. Columbia University Press, New York, 327 pp.
- Erwin, D. H. 1998. The end and the beginning: recoveries from mass extinctions. *Trends in Ecology and Evolution*, **13** (9): 344-349.
- Erwin, D. H. 2006. *Extinction. How life on earth nearly ended 250 million years ago*. Princenton University Press, 296 pp.
- Escobar, F. 1980. Paleontología y bioestratigrafía del Triasico Superior y Jurasico Inferior en el área de Curepto, Provincia de Talca. *Instituto de Investigaciones Geológicas de Chile - Boletín*, **35**: 46-48.
- Etayo Serna, F., Solé De Porta, N., De Porta, J. & Gaona, T. 2003. The Batá Formation of Colombia is truly Cretaceous, not Jurassic. *Journal of South American Earth Sciences*, **16**: 113–117.
- Etter, W. 1996. Pseudoplanktonic and benthic invertebrates in the Middle Jurassic Opalinum Clay, northern Switzerland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **126** (3-4): 325-341.
- Everitt, B. S. 1977. *The Analysis of Contingency Tables*. Monographs on Applied Probability and Statistics, Chapman and Hall, London, 128 pp.
- Fallahi, M., Gruber, B. & Tichy, G. 1983. Gastropods and Bivalves from the Uppermost Part of the Nayband Formation (Upper Triassic) near Baqirabad (Esfahan, Iran). *In: New contributions to the Biostratigraphy of the Tethyan Triassic. Österreichische Akademie der Wissenschaften Schriftenreihe der Erdwissenschaftlichen Kommissionen*, **5**: 57-82.
- Fang, L. & Shen, P. 1988. A living mechanical file: the burrowing mechanism of the coral-boring bivalve *Lithophaga nigra*. *Marine Biology*, **97**: 349-354.
- Fang, Z. 1978. On a new subgenus of Pectinidae (Lamellibranchia). *Acta Palaeontologica Sinica*, **17** (4): 461-466.
- Fang, Z., 1982. On genus *Permopecta* (Bivalvia). *Acta Palaeontologica Sinica*, **21** (5): 45-552.
- Fang, Z. 1993. On "*Claraia*" (Bivalvia) of Late Permian. *Acta Palaeontologica Sinica*, **32** (6): 659-661.
- Fang, Z. 2003. Discussion on the study of the genera *Claraia* and *Claraioides* (Bivalvia) of late Permian age. *Acta Palaeontologica Sinica*, **42** (4): 613-619.
- Fang, Z. & Cope, J. C. W. 2004. Early Ordovician bivalves from Dali, West Yunnan, China. *Palaeontology*, **47** (5): 1121-1158.
- Fang, Z. & Morris, N. J. 1997. The genus *Pseudosanguinolites* and some modioliform bivalves (mainly Palaeozoic). *Palaeoworld*, **7**: 49-74.
- Fang, Z. y Morris, N. J. 1999. On the genera *Aviculopecten* and *Heteropecten*. *Acta Palaeontologica Sinica*, **38** (2): 147-154.
- Fang, Z., Boucot, A., Covacevich, V. & Herve, F. 1998. Discovery of Late Triassic fossils in the Chonos metamorphic complex, southern Chile. *Revista Geologica de Chile*, **25** (2): 165-173.

- Fantini Sestini, N. 1966. Il Trias in Lombardia (Studi geologici e paleontologici). XIX. Studio Biométrico di "Myophoria kefersteini" (Muenster). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **72** (4): 1023-1082.
- Fantini Sestini, N. 1984. Gastropods and bivalves of the middle Anisian from Kokaeli Peninsula (Turkey). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **90** (3): 321-330.
- Farabegoli, E., Perri, M. C. & Posenato, R. 2007. Environmental and biotic changes across the Permian-Triassic boundary in western Tethys: The Bulla parastratotype, Italy. *Global and Planetary Change*, **55**: 109-135.
- Farsan, N. M. 1975. Pelecypoden aus der Khenjan-serie von Zentral-Afghanistan (Mittel Trias). *Palaeontographica Abteilung A*, **149** (4-6): 119-138.
- Feng, Q., Cui, X. & Liu, B. 1992. Discovery of Late Permian bivalve-fauna from Laochang of Lancang, West Yunnan and its biogeographic characteristics. *Earth Science – Journal of China University of Geosciences*, **17** (5): 512-520.
- Fernández-López, S. 2000. La naturaleza del registro fósil y el análisis de las extinciones. *Coloquios de Paleontología*, **51**: 267-280.
- Fielding, C. R., Stephens, C. J. & Holcombe, R. J. 1997. Permian stratigraphy and palaeogeography of the eastern Bowen Basin, Gogango Overfolded Zone and Strathnuir Synclorium in the Rockhampton-Mackay region of Central Queensland. In: P. M. Ashley & P. G. Flood (eds.). Tectonics and metallogenesis of the New England Orogen. *Special Publication of the Geological Society of Australia*, **19**: 80-95.
- Fischer, A. G. & Bottjer, D. J. 1995. Oxygen-depleted waters: a lost biotope and its role in ammonite and bivalve evolution. *Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaeontologie Abhandlungen*, **195** (1-3): 133-146.
- Fischer, J. C. & Palain, C. 1971. Nouvelles Observations Sédimentologiques et Paléobiologiques sur l'Hettangien du Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, **LV**: 105-132.
- Fleming, C. A. 1957. The Triassic Lamellibranch *Torastarte bensoni* Marwick. *Proceedings of the Malacological Society of London*, **32** (4): 173-174.
- Fleming, C. A. 1962. Two new genera of Triassic Trigoniidae from New Zealand. *Proceedings of the Malacological Society of London*, **35** (1): 1-4.
- Fleming, C. A. 1963. A new genus and species of Trigoniidae from the Middle Triassic of New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **6** (5): 843-846.
- Fleming, C. A. 1964. History of the Bivalve Family Trigoniidae in the South-West Pacific. *The Australian Journal of Science*, **26** (7): 196-204.
- Fleming, C. A. 1987. New Zealand Mesozoic bivalves of the superfamily Trigoniacea. *New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin*, **53**: 1-104.
- Fozy, I., Kázmér, M. & Szente, I. 1994. A unique Lower Tithonian fauna in the Gerecse Mts, Hungary. *Palaeopelagos Special Publication*. Proceedings of the 3rd Pergola International Symposium, **1**: 155-165.
- Fraiser, M. L. & Bottjer, D. J. 2005a. Fossil preservation during the aftermath of the end-Permian mass extinction: taphonomic processes and palaeoecological signals. In: D. J. Over, J. R. Morrow & P. B. Wignall (eds), *Understanding Late*

- Devonian and Permian-Triassic Biotic and Climatic Events: Towards an Integrated Approach*. Elsevier, **11**: 299-312.
- Fraiser, M. L. & Bottjer, D. J. 2005b. Restructuring in benthic level-bottom shallow marine communities due to prolonged environmental stress following the end-Permian mass extinction. *Comptes Rendus Palevol*, **4**: 515–523.
- Fraiser, M. L. & Bottjer, D. J. 2007a. When bivalves took over the world. *Paleobiology*, **33** (3): 397-413.
- Francis, A. O. & Hallam, A. 2003. Ecology and evolution of Jurassic trigoniid bivalves in Europe. *Lethaia*, **36**: 287-304.
- Fraser, N.M. 1997. *Large epifaunal bivalves from Mesozoic buildups of Western North America*. M. S. Thesis, Faculty of the Graduate School University of Southern California.
- Fraser, N. M., Bottjer, D. J. & Fischer, A. G. 2004. Dissecting "Lithiotis" Bivalves: Implications for the Early Jurassic reef eclipse. *Palaios*, **19**: 51-67.
- Frazzetta, T. H. 1975. *Complex adaptations in evolving populations*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, p. 1- 267.
- Frebold, H. & Poulton, T. P. 1977. Hettangian (Lower Jurassic) rocks and faunas, northern Yukon Territory. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **14** (1): 89-101.
- Frech, F. 1904. Neue Zweischaler und Brachiopoden aus der Bakonyer Trias. Resultate der wissenschaftl. *Erforschung des Balatonsees*, **1** (1): 1-137.
- Frech, F. 1907. Ueber Aviculiden von palaeozoischem Habitus aus der Trias von Zacatecas. *Comptes Rendus du Congres Geologique International, Mexico*, **10**: 327–335.
- Friebe, A. 1995. Die Schwammfazies im Mitteljura des nordöstlichen Keltiberikums (Spanien). *Profil*, **8**: 239-279.
- Freitas, T. A., Brunton, F. & Bernecker, T. 1993. Silurian megalodont bivalves of the Canadian Arctic and Australia: paleoecology and evolutionary significance. *Palaios*, **8**: 450-464.
- Freneix, S. 1965. Les bivalves du Jurassique Moyen et Supérieur du Sahara Tunisien. *Annales de Paleontologie (Invertébrés)*, **51** (1): 65 pp.
- Freneix, S. 1980. Bivalves Néocrétacés de Nouvelle-Calédonie. Signification biogéographique, biostratigraphique, paléocéologique. *Annales de Paléontologie (Invertébrés)*, **66** (2): 67-134.
- Freneix S. 1999. Bivalves du Trias des Rochers de los Pastores (Ouest D'Algeciras, Andalousie, Espagne). *Geodiversitas*, **21** (2): 137-146.
- Freneix, S. & Avias, J. 1976. *Caledogonia*, a new smooth trigoniacean bivalve from the Triassic of New Caledonia. *Alcheringa*, **1**: 279-291.
- Freneix, S. & Cubaynes, R. 1984. Biofaciès à Cuneigervillia - Pteromya et biofaciès à Eomiodon dans l'Hettangien du Quercy (Aquitaine orientale). *Geobios*, **17** (1): 5-17.
- Fürsich, F. T. 1980. Preserved life positions of some Jurassic bivalves. *Palaeontologische Zeitschrift*, **54** (3-4): 289-300.
- Fürsich, F. T. 1981. Salinity-controlled benthic associations from the Upper Jurassic of Portugal. *Lethaia*, **14** (3): 203-223.
- Fürsich, F. T. 1982. Upper Jurassic bivalves from Milne Land, East Greenland. *Grønlands Geologiske Undersøgelse, Bulletin*, **144**: 1-126.

- Fürsich, F. T. & Hautmann, M. 2005. Bivalve reefs from the Upper Triassic of Iran. *Annali dell'Università degli Studi di Ferrara, sezione Museologia Scientifica e Naturalistica*, Special volume in honour of Carmela Loriga, 13-23.
- Fürsich, F. T. & Jablonski, D. 1984. Late Triassic naticid drillholes: carnivorous gastropods gain a major adaptation but fail to radiate. *Science*, **224**: 78-80.
- Fürsich, F. T. & Thomsen, E. 2005. Jurassic biota and biofacies in erratics from the Sortland area, Vesterålen, northern Norway. *Norges geologiske undersøkelse Bulletin*, **443**: 37–53.
- Fürsich, F. T. & Wendt, J. 1977. Biostratigraphy and Palaeoecology of the Cassian formation (Triassic) of the southern Alps. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **22**: 257-323.
- Fürsich, F. T. & Werner, W. 1988. The Upper Jurassic Bivalvia of Portugal. Part II. Pteriomorphia (Pterioida exclusive Ostreina). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, **74**: 105-164.
- Fürsich, F. T., Oschmann, W., Jaitly, A. K. & Singh, I. B. 1991. Faunal response to transgressive-regressive cycles: example from the Jurassic of western India. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **85**: 149-159.
- Fürsich, F. T., Palmer, T.J. & Goodyear, K.L. 1994. Growth and disintegration of bivalve-dominated patch reefs in the Upper Jurassic of southern England. *Palaeontology*, **37** (1): 131-171.
- Fürsich, F. T., Berndt, R., Scheuer, T. & Gahr, M. 2001. Comparative ecological analysis of Toarcian (Lower Jurassic) benthic faunas from southern France and east-central Spain. *Lethaia*, **34**: 169-199.
- Fürsich, F. T., Wilmsen, M., Seyed-Emami, K., Cecca, F. & Majidifard, M. R. 2005. The upper Shemshak Formation (Toarcian-Aalenian) of the Eastern Alborz (Iran): Biota and palaeoenvironments during a transgressive-regressive cycle. *Facies*, **51**: 365–384
- Fuchs, G. & Mader, D. 1980. Fossiliferous marine Muschelkalk in the Oberbettinger Triasgebiet (Western Eifel, Germany). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, **11**: 651-672.
- Gaetani, M. 1970. Faune Hettangiane della parte orientale della provincia di Bergamo. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **76** (3): 355-442.
- Gaetani, M., Lozowski, V., Szulc, J., Arche, A., Calvet, F., López-Gómez, J. 2000a. Olenekian (245 – 243 Ma). In: J. Dercourt, M. Gaetani, B. Vrielynck, E. Barrier, B. Biju-Duval, M. F. Brunet, J. P. Cadet, S. Crasquin & M. Sandulescu (eds.), *Atlas Peri-Tethys, Palaeogeographical maps*. CCGM/CGMW, Paris. Explanatory notes, p. 27-32.
- Gaetani, M., Lozowski, V., Szulc, J., Arche, A., Calvet, F., López-Gómez, J. 2000b. Early Ladinian (238 – 235 Ma). In: J. Dercourt, M. Gaetani, B. Vrielynck, E. Barrier, B. Biju-Duval, M. F. Brunet, J. P. Cadet, S. Crasquin & M. Sandulescu (eds.). *Atlas Peri-Tethys, Palaeogeographical maps*. JCCGM/ CGMW, Paris. Explanatory notes, p. 33-39.
- Gaetani, M., Lozowski, V., Szulc, J., Arche, A., Calvet, F., López-Gómez, J. 2000c. Late Norian (215 – 212 Ma). In: J. Dercourt, M. Gaetani, B. Vrielynck, E. Barrier, B. Biju-Duval, M. F. Brunet, J. P. Cadet, S. Crasquin & M. Sandulescu



- (eds.). *Atlas Peri-Tethys, Palaeogeographical maps*. CCGM/CGMW, Paris. Explanatory notes, p. 41-48.
- Gahr, M. E. 2002. Palökologie des Makrobenthos aus dem Unter-Toarc SW-Europas. *Beringeria*, **31**: 3-204.
- Gair, H. S., Gregg, D. R. & Speden, G. 1962. Triassic fossils from Corbies Creek, North Otago. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **5** (1): 92-113.
- Galdieri, A. 1908. Sul Trias dei dintorni di Giffoni. *Atti della Accademia Pontaniana*, **38** (8): 123 pp.
- Gall, J. C. 1971. Faunes et paysages du grès à voltzia du nord des vosges. Essai paléoécologique sur le Buntsandstein supérieur. *Mémoires Service de la Carte Géologique D'Alsace et de Lorraine. Université Louis Pasteur de Strasbourg*, **34**: 1-318.
- Ganelin, V. G. & Biakov, A. S. 2006. The Permian biostratigraphy of the Kolyma-Omolon region, Northeast Asia. *Journal of Asian Earth Sciences*, **26**: 225-234.
- Gang Li 2001. *Palaeontology and biostratigraphy of the Lower Cretaceous Qihulin Formation in eastern Heilongjiang, northeastern China*. Doctoral Thesis, University of Heidelberg, 128 pp. (<https://heidi.ub.uni-heidelberg.de/volltextserver/volltexte/2001/1819/pdf/GangLi.pdf>).
- Gao, Y., Yang, F. & Peng, Y. 2004. Significance of *Claraia* from the Late Permian of South Guizhou, China. *Alcheringa*, **28** (2): 469-476.
- Garavelli, C. L., Melone, N. & Vurro, F. 1980. Composizione mineralogica e contenuti di elementi minori ed in traccia entro conchiglie di Gasteropodi e Bivalvi viventi. *Mineralogica et Petrographica Acta*, **24**: 161-180.
- García-March, J. R. 2005. *Aportaciones al conocimiento de la Biología de Pinna nobilis Linneo, 1758 (Mollusca: Bivalvia) en el litoral mediterráneo Ibérico*. Servicio de Publicación de la Universidad de Valencia, Valencia, 332 p.
- García-March, J. R., Márquez-Aliaga, A. & Carter, J. G. 2008. The duplivincular ligament of recent *Pinna nobilis* L., 1758: further evidence for pterineid ancestry of the Pinnoidea. *Journal of Paleontology*, **82** (3): 621-627.
- Gardner, R. N. 2005. Middle-Late Jurassic bivalves of the superfamily Veneroidea from New Zealand and New Caledonia. *New Zealand Journal of Geology & Geophysics*, **48**: 325-376.
- Gardner, R. N. & Campbell, H. J. 1997. The bivalve genus *Grammatodon* from the Middle Jurassic of the Catlins District, South Otago, New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **40** (4): 487-498.
- Gardner, R. N. & Campbell, H. J. 2002. Middle to Late Jurassic bivalves of the genera *Neocrassina* and *Trigonopsis* from New Zealand. *New Zealand Journal of Geology & Geophysics*, **45**: 323-347.
- Gavrilova, V. A. 1995. A new Pterinopectinid genus (Bivalvia) from the Lower Triassic of the Mangyshlak. *Paleontological Journal*, **29** (1): 154-160.
- Gavrilova, V. A. 1996. On the systematics of Triassic Pterinopectinidae (Bivalvia). *Paleontological Journal*, **30** (5): 497-505.
- Gelati, R. & Allasinaz, A. 1964. Nuovo contributo alla conoscenza del Trias superiore dell'Alta Valtellina. *Rivista Italiana di Paleontologia*, **LXX** (1): 15-64.
- Geyer, O. F. 1973. Das präkretazische Mesozoikum von Kolumbien. *Geologisches Jahrbuch B*, **5**: 1-155.

- Ghosh, S. K., 2003. First Record of Marine Bivalves from the Talchir Formation of the Satpura Gondwana Basin, India: Palaeobiogeographic Implications. *Gondwana Research (Gondwana Newsletter Section)*, **6** (2): 312-320.
- Giebel, L. 1856. Die Versteinerungen in muschelkalk von Lieskau bei Halle. *Abhandlungen Naturwissenschaftlichen Vereines*, **I**: 53-126.
- Gilet, S. 1924. Etudes sur les lamellibranches néocomiens. *Memoires de la Société Géologique de France, N. S.*, **3**: 1-224.
- Goldfuss, A. 1863. Abbildungen und Beschreibungen der Petrefacten Deutschlands und deer angrenzenden Länder. Divisio Quarta: Molluscorum acephalicorum reliquia. Muschelthiere der Vorwelt. 1 Bivalvia. *Petrefacta Germaniae*, **IV** (1): 1-273.
- Golebiowski, R. 1990. Facial and faunistic changes from Triassic to Jurassic in the Northern Calcareous Alps (Austria). *Les Cahiers de l'Université Catholique de Lyon, Série Sciences*, **3**: 175-184.
- Golonka, J. 2004. Plate tectonic evolution of the southern margin of Eurasia in the Mesozoic and Cenozoic. *Tectonophysics*, **381**: 235–273.
- Golonka, J. 2007. Late Triassic and Early Jurassic palaeogeography of the world. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **244**: 297-307.
- Golonka, J. & Ford, D. 2000. Pangean (Late Carboniferous–Middle Jurassic) paleoenvironment and lithofacies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **161**: 1–34.
- Gómez, J. J., Goy, A. y Márquez-Aliaga, A. 2005. Bioestratigrafía del tránsito Triásico-Jurásico en Asturias: ammonoideos y bivalvos entre Avilés y Caravia (España). *Geo-Temas*, **8**: 183-187.
- González, C. R. 1969. Nuevas especies de Bivalvia del Paleozoico Superior del sistema de Tepuel, provincia de Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, **6** (3): 236-350.
- González, C. R. 1992. La fauna de Cerro Veladero, Carbonico de la cuenca del Rio Blanco, La Rioja. *Acta Geologica Lilloana*, **17** (2): 101-113.
- Gordillo, S. 2001. Puzzling distribution of the fossil and living genus *Hiatella* (Bivalvia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **165** (3-4): 231-249.
- Gordillo, S. & Aitken, E. 2000. Palaeoenvironmental interpretation of Late Quaternary marine molluscan assemblages, Canadian Arctic Archipelago. *Géographie physique et Quaternaire*, **54** (3): 301-315.
- Gorsky, V. P., Gusseva, E. A., Crasquin-Soleau, S. & Broutin, J. 2003. Stratigraphic data of the Middle – Late Permian on Russian Platform. *Geobios*, **36**: 533-558.
- Goto, M. 1983. Some bivalves from the Lower Jurassic Kuruma Group of Central Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan. New Series*, **130**: 79-84.
- Gou, Z. 1985. Inoceramidae fossils in Xizang (Tibet). *Acta Palaeontologica Sinica*, **24** (5): 485-491.
- Gou, Z. 1993. Bivalve fauna of Upper Triassic in Maantang area, Jiangyou, Sichuan. *Acta Palaeontologica Sinica*, **32** (1): 13-30.
- Gou, Z. 2003. A bivalve fauna of Early and Middle Jurassic epoch in Nienixiongla region, Nyalam County, Tibet. *Journal of Chengdu University of Technology*, **30** (2): 147-154.

- Goy, A. y Márquez-Aliaga, A. 1998. Bivalvos del Triásico Superior en la Formación Imón (Cordillera Ibérica, España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sec. Geol.)*, **94** (1-2): 77-91.
- Gradstein, F. M. & Ogg, J. G. 2004. Geologic Time Scale 2004 – why, how and where next! *Lethaia*, **37**: 175-181.
- Grant-Mackie, J. A. 1960. On a new *Kalentera* (Pelecypoda: Cypricardiacea) from the Upper Triassic of New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **3**: 74-80.
- Grant-Mackie, J. A. 1976. The Upper Triassic bivalve *Monotis* in the southwest Pacific. *Pacific Geology*, **11**: 47-56.
- Grant-Mackie, J. A. 1978a. Subgenera of the Upper Triassic bivalve *Monotis*. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **21** (1): 97-111.
- Grant-Mackie, J. A. 1978b. Status and identity of the New Zealand Upper Triassic bivalve *Monotis salinaria* var. *richmondiana* Zittel 1864. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **21** (3): 375-402.
- Grant-Mackie, J. A. 1978c. Systematics of New Zealand *Monotis* (Upper Triassic Bivalvia) - Subgenus *Entomonotis*. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **21** (4): 483-502.
- Grant-Mackie, J. A. 1978d. Systematics of New Zealand *Monotis* (Upper Triassic Bivalvia): Subgenus *Maorimonotis*. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, **3** (3): 293-322.
- Grant-Mackie, J. A. 1980a. Systematics of New Zealand *Monotis* (Upper Triassic Bivalvia): subgenus *Eomonotis*. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **23**: 639-663.
- Grant-Mackie, J. A. 1980b. Systematics of New Zealand *Monotis* (Upper Triassic Bivalvia): subgenus *Inflatomonotis*. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **23**: 629-637.
- Grant-Mackie, J. A. 1984. New Zealand Warepan (Upper Triassic) sequences: Murihiku Supergroup of the North Island. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, **11** (3): 231-256.
- Grant-Mackie, J. A. 1994. Mesozoic Bivalvia from Clerke and Mermaid canyons, Northwest Australian continental slope. In: N. Exon (ed.), *Geology of the outer North West Shelf, Australia*. *AGSO Journal of Australina Geology & Geophysics*, **15** (1): 119-125.
- Grant-Mackie, J. A. & Silberling, N. J. 1990. New data on the Upper Triassic bivalve *Monotis* in North America, and the new subgenus *Pacimonotis*. *Journal of Paleontology*, **64** (2): 240-254.
- Grant-Mackie, J. A. & Zapfe, H. 1973. *Otapiria* (Monotidae, Bivalvia) aus den Zlambach-Schichten des Salzkammergutes, OÖ. *Anzeiger der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse, Jahrgang*, **7**: 45-49.
- Griffin, M. 1991. Eocene bivalves from the Río Turbio Formation, Southwestern Patagonia (Argentina). *Journal of Paleontology*, **65** (1): 119-146.
- Griffin, M. and Nielsen, S. N. 2006. A revision of the type specimens of tertiary molluscs from Chile and Argentina described by d'Orbigny (1842), Sowerby

- (1846) and Hupé (1854). *Journal of Systematic Palaeontology*, Published online by Cambridge University Press 06 Feb 2008 doi:10.1017/S1477201907002374
- Grimm, M. C. 1998. Systematik und Paläoökologie der Buchiolinae nov. subfam., Cardiolidae, Arcoida, Lamellibranchiata, Devon. *Schweizerische Palaeontologische Abhandlungen*, **118**: 1-173.
- Gu, Z., Huang, B., Chen, C. *et al.* 1976. *The Fossil Lamellibranchiata of China*. Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica, Science Press, Beijing, 522 pp.
- Gu, Z., Chen, C., Li, J. & Cheng, Z. 1980. *Waagenoperna (Waagenoperna)* and its distribution in the "Lower Jurassic" of South China. *Acta Palaeontologica Sinica*, **19** (6): 445-460.
- Gu, Z. W., Li, Z. S. & Yu, X. H. 1997. *Lower Cretaceous bivalves from the eastern Heilongjiang Province of China*, 301 pp. Science Press, Beijing.
- Guerin-Franjatte, S. 1990. Exemples du changement caractéristique des faunes vers la fin du Trias et le début du Jurassique. *Les Cahiers de l'Université Catholique de Lyon, Série Sciences*, **3**: 17-25.
- Guex, J., Bartolini, A., Atudorei, V. & Taylor, D. 2003. Two negative  $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$  excursions near the Triassic - Jurassic boundary in the New York Canyon area (Gabbs Valley Range, Nevada). *Bulletin de Géologie, Lausanne*, **360**:1-4.
- Guex, J., Bartolini, A., Atudorei, V. & Taylor, D. 2004. High-resolution ammonite and carbon isotope stratigraphy across the Triassic–Jurassic boundary at New York Canyon (Nevada). *Earth and Planetary Science Letters*, **225**: 29-41.
- Haas, J. 2005. Kálvária Hill, Tata – a geological park. Field Trip in Hungary. In: Field Trip Guide, *5th Field Workshop of IGCP 458, T-J boundary events recorded in platform to basinal marine depositional environments of the western Tethys*, H3-H9.
- Hagdorn, H. 1982. The "Bank der kleinen Terebrateln" (Upper Muschelkalk, Triassic) near Schwäbisch Hall (SW-Germany) - a tempestite condensation horizon. In: G. Einsele & S. Seilacher (eds.), *Cyclic and Event Stratification*, Springer, Berlin, p. 263-285.
- Hagdorn, H. 1991. The Muschelkalk in Germany-an introduction. In: H. Hagdorn (ed.), *Muschelkalk, A Field Guide*. Goldschneck-Verlag Werner K. Weidert, p. 7-21.
- Hagdorn, H. 1995. Farbmuster und Pseudoskulptur bei Muschelkalkfossilien. Colour Patterns Pseudosculture in Muschelkalk Fossils. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, **195** (1-3): 85-108.
- Hagdorn, H. & Simon, T. 1983. Ein Hartgrund im Unteren Muschelkalk von Göttingen. *Aufschluss*, **34**: 255-263.
- Hagdorn, H. & Simon, T. 1985. Geologie und Landschaft des Hohenloher Landes. *Herausgegeben vom Historischen Verein für Württembergisch Franken, dem Stadtarchiv Schwäbisch Hall und dem Hohenlohe-Zentralarchiv Neuenstein*, **28**.
- Hagdorn, H., Simon, T. & Szulc, J. 1991. Muschelkalk. A field guide. In: H. Hagdorn (ed.), Goldschneck-Verlag Werner K. Weidert. Korb., 80 pp.
- Hallam, A. 1969. Faunal realms and facies in the Jurassic. *Palaeontology*, **12** (1): 1-18.
- Hallam, A. 1972. Diversity and density characteristics of Pliensbachian - Toarcian molluscan and brachiopod faunas of the North Atlantic margins. *Lethaia*, **5**: 389-412.

- Hallam, A. 1976. Stratigraphic distribution and ecology of European Jurassic Bivalves. *Lethaia*, **9**: 245-259.
- Hallam, A. 1977. Jurassic bivalve biogeography. *Paleobiology*, **3**: 58-73.
- Hallam, A. 1981. The end-Triassic bivalve extinction event. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **35**: 1-44.
- Hallam, A. 1984. The Jurassic Climate. In: *Climate in Earth History, Studies in Geophysics*. National Academy Press, Washington, D.C., p. 159-163.
- Hallam, A. 1987. Radiations and extinctions in relation to environmental change in the marine Lower Jurassic of northwest Europe. *Paleobiology*, **13** (2): 152-168.
- Hallam, A. 1990a. Bivalvia. *Les Cahiers de l'Université Catholique de Lyon, Série Sciences*, **3**: 55-60.
- Hallam, A. 1990b. The end-Triassic mass extinction event. In: V. L. Sharpton & P. D. Ward (eds), *Global catastrophes in earth history. An Interdisciplinary Conference on Impacts, Volcanism, and Mass Mortality*. Geological Society of America, Special Paper, **247**: 577-593.
- Hallam, A. 2002. How catastrophic was the end-Triassic mass extinction? *Lethaia*, **35**: 147-157.
- Hallam, A. & El Shaarawy, Z. 1982. Salinity reduction of the end-Triassic sea from the Alpine region into northwestern Europe. *Lethaia*, **15** (2): 105-198.
- Hallam, A. & Wignall, P. B. 1997. Extinctions within and at the close of the Triassic. In: *Mass Extinctions and their Aftermath*. Oxford University Press, **6**:142-160.
- Hallam, A. & Wignall, P. B. 2000. Facies changes across the Triassic-Jurassic boundary in Nevada, USA. *Journal of the Geological Society* (London), **157** (1): 49-54.
- Hallam, A., Wignall, P. B., Yin, J. & Riding, J. B. 2000. An investigation into possible facies changes across the Triassic - Jurassic boundary in southern Tibet. *Sedimentary Geology*, **137**: 101-106.
- Hansson, H.G. 1998. *NEAT (North East Atlantic Taxa): Scandinavian marine Mollusca Check-List*. Internet Ed., (<http://www.tmbi.gu.se>).
- Harper, E. M. 1991. The role of predation in the evolution of cementation in bivalves. *Palaeontology*, **34** (2): 455-460.
- Harper, E. M. & Palmer, T. J. 1993. Middle Jurassic cemented Pectinids and the missing right valves of *Eopecten*. *Journal of Molluscan Studies*, **59**: 63-72.
- Harper, E.M. and Skelton, P.W. 1993. The Mesozoic Marine Revolution and epifaunal bivalves. *Scripta Geologica, Special Issue*, **2**: 128-153.
- Harper, E. M., Palmer, T. J. & Alpey, J. R. 1997. Evolutionary response by bivalves to changing Phanerozoic sea-water chemistry. *Geological Magazine*, **134**: 403-407.
- Harper, E. M., Forsythe, G. T. W. & Palmer, T. 1998. Taphonomy and the Mesozoic marine revolution; preservation state masks the importance of boring predators. *Palaios*, **13** (4): 352-360.
- Harper, E. M., Palmer, T. J. & Hudson, J. D. 2002. The Middle Jurassic bivalve "Cuspidaria" *ibbetsoni*; a corbulid not a septibranch. *Palaeontology*, **45** (4): 759-769.
- Harper, E. M., Dreyer, H. & Steiner, G. 2005. Reconstructing the Anomalodesmata (Mollusca: Bivalvia): morphology and molecules. In: Rüdiger Bieler FLS (ed.), *Bivalvia - a look at the Branches*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **148**: 395-420.



- Harries, P. J. & Crampton, J. S. 1998. The Inoceramids. *American Paleontologist*, **6** (4): 2-6.
- Harries, P. J. & Little, C. T. S. 1999. The early Toarcian (Early Jurassic) and the Cenomanian-Turonian (Late Cretaceous) mass extinctions: similarities and contrasts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **154**: 39-66.
- Harries, P. J., Kauffman, E. G. & Hansen, T. A. 1996. Models for biotic survival following mass extinction. In: M. B. Hart (ed.), *Biotic Recovery from Mass Extinction Events*. Geological Society, Special Publication, **102**: 41-60.
- Harries, P. T., Kauffman, E. G., Crampton, J. S. (Redacteurs), Bengtson, P., Cech, S., Crame, J. A., Dhondt, A. V., Ernst, G., Hilbrecht, H., Lopez Mortimore, G.R., Tröger, K. A., Walaszcyk, I. & Wood, C. J. 1996. Lower Turonian Euramerican Inoceramidae: A morphologic, taxonomic, and biostratigraphic overview. A report from the first Workshop on Early Turonian Inoceramids (Oct. 5-8, 1992) in Hamburg, Germany. *Mitteilungen aus dem Geologisch - Paläontologischen Museum der Universität Hamburg*, **77**: 641-671.
- Hautmann, M. 2001a. Taxonomy and phylogeny of cementing triassic bivalves (Families Prospondylidae, Plicatulidae, Dimyidae and Ostreidae). *Palaeontology*, **44** (2): 339-373.
- Hautmann, M. 2001b. Die Muschelfauna der Nayband - Formation (Obertrias, Nor - Rhät) des östlichen Zentraliran. *Beringeria*, **29**: 3-181.
- Hautmann, M. 2003. Notes on *Gruenewaldia* Wöhrmann, 1889 (Bivalvia, Trigonioidea, Triassic). *Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaeontologie Monatshefte*, **3**: 145-152.
- Hautmann, M. 2004a. Early Mesozoic evolution of alivincular bivalve ligaments and its implications for the timing of the "Mesozoic marine revolution". *Lethaia*, **37**: 165-172.
- Hautmann, M. 2006a. Shell mineralogical trends in epifaunal Mesozoic bivalves and their relationship to seawater chemistry and atmospheric carbon dioxide concentration. *Facies*, **52**: 417-433.
- Hautmann, M. 2007. Steuerungsfaktoren globaler Biodiversifizierungsmuster am Beispiel frühmesozoischer Muscheln. *Beringeria*, **37**: 61-74.
- Hautmann, M. 2006b. Shell morphology and phylogenetic origin of oysters. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **240**: 668-671.
- Hautmann, M. 2008. Taxonomy and Phylogeny of the Triassic bivalve families Mysidiellidae Cox, 1964 and Healeyidae new family. *Journal of Paleontology*, **82** (3): 555-564.
- Hautmann, M. & Golej, M. 2004. *Terquemia* (*Dentiterquemia*) *eudesdeslongchampsii* new subgenus and species, an interesting cementing bivalve from the Lower Jurassic of the Western Carpathians (Slovakia). *Journal of Paleontology*, **78** (6): 1086-1090.
- Hautmann, M. & Nützel, A. 2005. First record of a heterodont bivalve (Mollusca) from the Early Triassic: palaeoecological significance and implications for the "Lazarus problem". *Palaeontology*, **48** (6): 1131-1138.
- Hautmann, M., Stiller, F., Cai, H. & Sha, J. 2005. An unusual post-extinction bivalve fauna from the Triassic-Jurassic transition near Germig, southern Tibet – a

- preliminary report. In: J. Sha, & I. Wang (eds.), *International symposium on the Jurassic boundary events*, Nanjing, p. 19-21.
- Hayami, I. 1957a. Liassic *Gervillia* and *Isognomon* in Japan (Studies on the Liassic pelecypods in Japan, 2). *Japanese Journal of Geology and Geography*, **28** (1-3): 95-106.
- Hayami, I. 1957b. Liassic *Chlamys*, "*Camptonectes*" and other pectinids from the Kuruma group in central Japan (Studies on the Liassic pelecypods in Japan, 5). *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, **28**: 119-127.
- Hayami, I. 1958a. Liassic *Volsella*, *Mytilus* and some other dysodont species in Japan (Studies on the Liassic pelecypods in Japan, 6). *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, **29**: 155-165.
- Hayami, I. 1958b. A review of the so-called Liassic "cyrenoids" in Japan (Studies on the Liassic pelecypods in Japan, 7). *Recent Progress of Natural Sciences in Japan*, **29** (1-3): 11-27.
- Hayami, I. 1958c. Supplementary descriptions of the Liassic pelecypods from the Kuruma and Shizukawa groups in Japan (Studies on the Liassic pelecypods in Japan, 9). *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, **30**: 193-199.
- Hayami, I. 1958d. Some Hettangian Pelecypods from the "Trigonia-sandstone" of Shizukawa Group in Northeast Japan. *Japanese Journal of Geology and Geography*, **29** (1-3): 99-110.
- Hayami, I. 1959. Pelecypods of the Mizunuma Jurassic in Miyagi prefecture with some stratigraphical remarks (Studies on the Liassic Pelecypods in Japan. 10). *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, **34**: 66-77.
- Hayami, I., 1960. Jurassic inoceramids in Japan. *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo, Section 2: Geology, Mineralogy, Geography, Geophysics*, **12** (2): 277-328.
- Hayami, I. 1961. Pelecypods from the Liassic Yamaoku Formation in west Japan. (Studies on the Liassic pelecypods in Japan, 11). *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, **43**: 113-116.
- Hayami, I. 1964. Some Lower Jurassic Pelecypods from South Viet-Nam, collected by Dr. H. Fontaine - Contributions to the Geology and Palaeontology of Southeast Asia, XV. *Japanese Journal of Geology and Geography*, **35** (2-4): 163-174.
- Hayami, I. 1969. Notes on Mesozoic 'planktonic' bivalves. *Journal of the Geological Society of Japan*, **75** (7): 375-385.
- Hayami, I. 1975. A systematic survey of the Mesozoic Bivalvia from Japan. *The University Museum, The University of Tokyo, Bulletin*, **10**: 249 pp.
- Hayami, I. 1988. A Tethyan bivalve, *Posidonotis dainellii*, from the Lower Jurassic of west Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, **151**: 564-569.
- Hayami, I. & Kase, T. 1977. A systematic survey of the Paleozoic and Mesozoic gastropoda and Paleozoic bivalvia from Japan. *The University Museum, The University of Tokyo Bulletin*, **13**: 154 pp.

- Hayami, I., Maeda, S. & Ruiz Fuller, C. 1977. Some Late Triassic Bivalvia and Gastropoda from the Domeyko Range of North Chile. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, **108**: 202-221.
- Hayasaka, I. 1967. Some Permian fossils from Southern Kitakami. IX Two Pelecypod Genera: *Allorisma* and *Myoconcha*. *Proceedings of the Japan Academy. Series B: Physical and Biological Sciences*, **43**: 517-521.
- He, W., Feng, Q., Weldon, E. A., Gu, S., Meng, Y., Zhang, F. & Wu, S. 2007a. A late Permian to Early Triassic bivalve fauna from the Dongpan section, Southern Guangxi, South China. *Journal of Paleontology*, **81** (5): 1009-1019.
- He, W., Shi, G. R., Feng, Q., Peng, Q. & Peng, Y. 2007b. Discovery of late Changhsingian (latest Permian) brachiopod *Attenuatella* species from South China. *Alcheringa*, **31**: 271-284.
- Healey, M. 1908. The fauna of the Napeng Beds or the Rhaetic Beds of Upper Burma. *Memoirs of the Geological Survey of India, Palaeontologia Indica, New Series*, **2** (4): 89 pp.
- Heinberg, C. 1978. Bivalves from the White Chalk (Maastrichtian) of Denmark; II Arcoida. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, **27** (3-4): 105-116.
- Heinberg, C. 1999. Lower Danian bivalves, Stevns Klint, Denmark: continuity across the K/T boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **154** (1-2): 87-106.
- Hertlein, L. G. 1952. *Newaagia*, new name for *Philippiella* Waagen. *Journal of Paleontology*, **26** (2): 275.
- Hillebrandt, A. 1990. The Triassic/Jurassic boundary in Northern Chile. *Les Cahiers de l'Université Catholique de Lyon, Série Sciences*, **3**: 27-53.
- Hoare, R. D. 1993. Mississippian (Chesterian) Bivalves from the Pennsylvanian Stratotype Area in West Virginia and Virginia. *Journal of Paleontology*, **67** (3): 374-396.
- Hoare, R.D., Heaney, M. J. III & Mapes, R.H. 1989. Bivalves (Mollusca) from the Imo Formation (Mississippian, Chesterian) of north-central Arkansas. *Journal of Paleontology*, **63**: 582-603.
- Hodges, P. 1991. The relationship of the Mesozoic bivalve *Atreta* to the Dimyidae. *Palaeontology*, **34** (4): 963-970.
- Hodges, P. 2000. The Early Jurassic Bivalvia from the Hettangian and Lower Sinemurian of south-west Britain; Part I. *Monograph of the Palaeontographical Society of London, United Kingdom*, **154** (614): 1-64.
- Hölder, H. 1990. Über die Muschelgattung *Placunopsis* (Pectinacea, Placunopsidae) in Trias und Jura. *Stuttgarter Beiträge Naturkunde Ser. B (Geol Palaeontol)*, **165**: 1-63.
- Hölder, H. 1995. On the genus *Tutcheria* Cox, 1946 (Lamellibranchiata, Heterodonta) in the German Liassic. *Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaeontologie Abhandlungen*, **198** (1-2): 69-83.
- Holland, S. M. 1995. The stratigraphic distribution of fossils. *Paleobiology*, **21** (1): 92-109.
- Holzapfel, S. 1998. Palökologie benthischer Faunen-gemeinschaften und Taxonomie der Bivalven im Jura von Südtunesien. *Beringeria*, **22**: 199 pp.

- Hopkin, E. K. & McRoberts, C. A. 2005. A new Middle Triassic flat clam (Pterioidea: Halobiidae) from the Middle Anisian of North-Central Nevada, USA. *Journal of Paleontology*, **79** (4): 796-800.
- Hsu, T. 1936-1937. Contribution to the marine Lower Triassic Fauna of Southern China. *Bulletin of the Geological Society of China*, **16**: 303-324.
- Hu, X., Jansa, L. & Wang, C. 2008. Upper Jurassic – Lower Cretaceous stratigraphy in south-eastern Tibet: a comparison with the western Himalayas. *Cretaceous Research*, **29** (2): 301-315.
- Huang, K. & Opdyke, N. D. 2000. Magnetostratigraphic investigations of the Middle Triassic Badong Formation in South China. *Geophysical Journal International*, **142**: 74-2.
- Huang, Z. 1986. Discovery of early Jurassic bivalves from Shenzhen area. *Acta Palaeontologica Sinica*, **25** (5): 577-584.
- Hudson, J. D. 1968. The microstructure and mineralogy of the shell of a Jurassic Mytilid (Bivalvia). *Palaeontology*, **11**: 163-182.
- Hudson, J. D., Clements, R. G., Riding, J. B., Wakefield, M. I. & Walton, W. 1995. Jurassic paleosalinities and brackish-water communities - a case study. *Palaios*, **10**, 392-407.
- Hudson, N. 2003. Stratigraphy and correlation of the Ururoan and Temaikan Stage (Lower – Middle Jurassic, ?Sinemurian – Callovian) sequences, New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, **33** (1): 109-147.
- Hudson, R. G. S. & Jefferies R. P. S. 1961. Upper Triassic Brachiopods and lamellibranchs from the Oman peninsula, Arabia. *Palaeontology*, **4** (1): 1-41.
- Ichikawa, K. 1949. *Trigonucula* (nov.) and other taxodont pelecypods from the upper Triassic of the Sakawa Basin in Shikoku, Japan. *Recent Progress of Natural Sciences in Japan*, **21**: 267-272.
- Ichikawa, K. 1950. *Sakawanella*, new genus, and some other pelecypods from the upper Triassic Kochigatani group in the Sakawa Basin, Shikoku, Japan. *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo, Section 2: Geology, Mineralogy, Geography, Geophysics*, **7** (3-5): 246-256.
- Ichikawa, K. 1958. Zur Taxonomie und Phylogenie der Triadischen "Pteriidae" (Lamellibranch.) mit besonderer Berücksichtigung der Gattungen *Claraia*, *Eumorphotis*, *Oxytoma* und *Monotis*. *Palaeontographica*, **111**(A): 131-212.
- Ichikawa, K. & Yin, E. H. 1966. Discovery of Early Triassic Bivalves from Kelantan, Malaya. *Journal of Geosciences, Osaka City University*, **9**: 101-108.
- Imhoff, J. F., Sahling, H., Süling, J. & Dath, T. 2003. 16S rDNA-based phylogeny of sulphur-oxidising bacterial endosymbionts in marine bivalves from cold-seep habitats. *Marine Ecology Progress Series*, **249**: 39-51.
- Ishikawa, H., Maeda, S., Kawabe, T. & Rangel, C. 1983. Some Jurassic Trigoniids from Peru. *The Bulletin of the Faculty of Education, Chiba University*, **32** (2): 37-44.
- Ivimey-Cook, H. C., Hodges, P., Swift, A. & Radley, J. D. 1999. Bivalves. In: A. Swift y D.M. Martill (Eds.), Fossils of the Rhaetian Penarth Group. *The Palaeontological Association field guides to fossils*, London, **9** (8): 83-127.
- Jablonski, D. 2005. Mass extinctions and macroevolution. *Paleobiology*, **31** (2, Supplement): 192-210.

- Jablonski, D. & Bottjer, D. J. 1989. Onshore-offshore trends in marine invertebrate evolution. In: R. M. Ross & W. D. Allmon (eds), *Causes of Evolution: A Paleontological Perspective*. University of Chicago Press, Chicago, p. 21-75.
- Jablonski, D., Roy, K., Valentine, J. W., Price, R. M. & Anderson, P. S. 2003. The impact of the pull of the recent on the history of marine diversity. *Science*, **300**: 1133-1135.
- Jagt, W. M., Neumann, C. & Schulp, A. S. 2007. Bioimmuring Late Cretaceous and recent oysters: "A view from within". *Geologica Belgica*, **10** (1-2): 121-126.
- Jaitly, A. K. 1988. Some Middle Jurassic clams from Kala Dongar, Pachchham Island, Kachchh, Gujarat. *Indian Minerals*, **42** (2): 117-125.
- Jaitly, A. K., Fürsich, F. T. & Heinze, M. 1995. Contributions to the Jurassic of Kachchh, western India. IV, The bivalve fauna, Pt. I, Subclasses Palaeotaxodonta, Pteriomorphia, and Isofilibranchia. *Beringeria*, **16**: 147-257.
- Jefferies, R. P. S. & Minton, P. 1965. The mode of life of two jurassic species of "Posidonia" (Bivalvia). *Palaeontology*, **8** (1): 156-185.
- Jelen, B. 1988. The Carnian bivalves (Mollusca) from Lesno brdo, Slovenia, NW Yugoslavia and their paleobiological significance. *Geologija*, **31**:11-127.
- Jeletzky, J. A. & Poulton, T. P. 1987. A new genus and subgenus and two new species of latest Jurassic oxytomid bivalves from Arctic Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **24** (4): 711-722.
- Jiang, B. 2004. Potential nonmarine Triassic/Jurassic boundary in Xinjiang, Northwestern China. In: *Abstracts of 32nd IGC Florence 2004*, **2**: 1138.
- Jiang, B., Sha, J. & Pan, P. 2008. Some Early Jurassic nonmarine bivalves from the Southern Junggar Basin, NW China. In: *Abstracts Volume of Fifth International Symposium of IGCP506: Marine and non marine Jurassic: Global correlation and major geological events*, p. 71.
- Jiménez de Cisneros, C. 1923. La fauna de los estratos de "Pygope *Aspasia*" Menegh. Del Liásico medio del Rincón de Egea en el NW de la provincia de Murcia. *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, Serie Geología*, **30**: 1-55.
- Johnson, A. L. A. 1984. The palaeobiology of the bivalve families Pectinidae and Propeamussiidae in the Jurassic of Europe. *Zitteliana*, **11**: 3-235.
- Johnson, A. L. A. & Simms, M. J. 1989. The timing and cause of late Triassic marine invertebrate extinctions: evidence from scallops and crinoids. In: E. Donovan (ed.), *Mass extinction: processes and evidence*. Belhaven Press, London, **9**: 174-194.
- Jones, D. S. & Jacobs, D. K. 1992. Photosymbiosis in *Clinocardium nuttalli*: Implications for tests of photosymbiosis in fossil mollusks. *Palaios*, **7**: 86-95.
- Jurkovsek, B. 1978. Biostratigraphy of the Carnian beds in the Mezica area. *Geologija*, **21**: 173-208.
- Jurkovsek, B. 1982a. Halobiidae in Monotidae v Sloveniji in Njihov biostratigrafski Pomen. *Zbornik Radova, X jubilarni kongres, Knjiga 1, Budva*, p. 147-154.
- Jurkovsek, B. 1982b. Zgornjetriasne Monotidae v Sloveniji. *Mining and Metallurgy Quarterly*, **29** (2-3): 122-131.
- Jurkovsek, B. 1983. Fassanian beds with daonellas in Slovenia. *Geologija*, **26**: 29-70.



- Jurkovsek, B. 1984. Langobardske plasti z daonelami in pozidonijami v Sloveniji. *Geologija*, **27**: 41-95.
- Jurkovsek, B. 1993. Carnian beds with pelecypods south of Rovte. *Geologija (Ljubljana)*, **36**: 195-205.
- Jurkovsek, B. & Jelen, B. 1990. Fossil lamellibranchs from the Carnian beds at Orle. *Geologija*, **31/32**: 129-132.
- Jurkovsek, B. & Kolar-Jurkovsek, T. 1986. A Late Triassic (Carnian) fish skeleton (family Birgeriidae) from Slovenia, NW Yugoslavia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie Monatshefte*, **8**: 475-478.
- Kaim, A. 1997. Brachiopod-bivalve assemblages of the Middle Triassic Terebratula Beds, Upper Silesia, Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, **42** (2): 333-359.
- Kaim, A. 2001. Faunal dynamics of juvenile gastropods and associated organisms across the Valanginian transgression-regression cycle in central Poland. *Cretaceous Research*, **22**: 333-351.
- Karwowski, L. & Klapcinski, J. 1986. Macrofauna of the Polish Zechstein: its occurrence and stratigraphy. *Geological Society, London, Special Publications*, **22**: 211-216.
- Kashiyama, Y. & Oji, T. 2004. Low-diversity shallow marine benthic fauna from the Smithian of northeast Japan: paleoecologic and paleobiogeographic implications. *Paleontological Research*, **8** (3): 199-218.
- Kasum-Zadeh, A. A. 2003. *Advance in research of Mesozoic Bivalve Mollusks in Azerbaijan (Order Pectinoida: Revision and Systematics)*. In: A. B. Mamedov (ed.), Baku: "El-Alliance", 112 pp.
- Kauffman, E. G. 1969. Form, Function, and Evolution. In: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, N:1, Mollusca: Bivalvia, N129-205, Kansas (Univ. Printing Service), 489 pp.
- Kauffman, E. G. & Leanza, H. A. 2004. A remarkable new genus of Mytilidae (Bivalvia) from the Lower Cretaceous of Southwestern Gondwanaland. *Journal of Paleontology*, **78** (6): 1187-1191.
- Kauffman, E. G. & Runnegar, B. 1975. *Atomodesma* (Bivalvia), and Permian species of the United States. *Journal of Paleontology*, **49** (1): 23-41.
- Kear, D. 1961. Ururoan beds of the Hetherington inlier, West Auckland. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **4**: 231-238.
- Kelly, S. R. A. 1984. Bivalvia of the Splisby Sandstone and Sandringham Sands (Late Jurassic-Early Cretaceous) of eastern England, Part I. *Monograph of the Palaeontographical Society of London*, **137** (566): 94 pp.
- Kelly, S. R. A. 1988. Cretaceous wood-boring bivalves from western Antarctica with a review of the Mesozoic Pholadidae. *Palaeontology*, **31** (2): 341-372.
- Kelly, S. R. A. 1995a. New Trigonoid bivalves from the early Jurassic to earliest Cretaceous of the Antarctic Peninsula region: systematics and austral paleobiogeography. *Journal of Paleontology*, **69** (1): 66-84.
- Kelly, S. R. A. 1995b. New trigonoid bivalves from the Albian (Early Cretaceous) of Alexander Island, Antarctic Peninsula: systematics, paleoecology, and austral Cretaceous paleobiogeography. *Journal of Paleontology*, **69** (2): 264-279.

- Kelly, S. R. A., Dhondt, A. V. & Zakharov, V. A. 1984. *Boreionectes* Zakharov 1965 (Bivalvia: Pectinidae) - a synonym of *Maclearnia* (Crickmay 1930). *Journal of Paleontology*, **58** (1): 109-114.
- Kennedi, W. J., Morris, N. J. & Taylor, J. D. 1970. The shell structure, mineralogy and relationships of the Chamacea (Bivalvia). *Palaeontology*, **13** (3): 379-413.
- Kenig, F., Hudson, J. D., Sinninghe Camsté, J. S. & Popp, B. N. 2004. Intermittent euxinia: Reconciliation of a Jurassic black shale with its biofacies. *Geology*, **32** (5): 421-424.
- Kern, R. & Weisbrod, A. 1964. *Thermodynamique de base pour minéralogistes, pétrographes et géologues*, Masson et Cie., Paris, 243 pp.
- Kidwell, S.M. 2005. Shell composition has no net impact on large-scale evolutionary patterns in molluscs. *Science*, **307**: 914-917.
- Kiessling, W. & Aberhan, M. 2007. Geographical distribution and extinction risk: lessons from Triassic-Jurassic marine benthic organisms. *Journal of Biogeography*, Special Paper: 1- 17.
- Kiparisova, L. 1938. The Lower Triassic Pelecypoda of the Ussuriland. *Travaux de l'Institut Géologique de l'Académie des Sciences de l'URSS*, **7**: 197-311.
- Kiparisova, L. 1954. A Field Manual for the Identification of Triassic Fossils (Mainly Mollusks) and Plant Remains of the Maritime Territory, USSR. *Vse-soyuznyi Nauchno-Issledovatel'skii Geologi-cheskii Institut, Trudy*, **52** pp.
- Kleemann, K. 1984. *Lithophaga* (Bivalvia) from dead coral from the Great Barrier Reef, Australia. *Journal of Molluscan Studies*, **50**: 192-230.
- Kleemann, K. 1990. Evolution of the chemically boring Mytilidae (Bivalvia), p. 111–124. In: B. Morton (ed.), *The Bivalvia. Proceedings of a Memorial Symposium in Honour of Sir Charles Maurice Yonge*, Edinburgh, 1986. Hong Kong University Press, Hong Kong.
- Kleemann, K. 1994. Mytilid bivalve *Lithophaga* in Upper Triassic coral *Pamiroseris* from Zlambach beds compared with Cretaceous *Lithophaga alpina*. *Facies*, **30**: 151-154.
- Klets, T. V., 2005. Palaeobiogeographic zoning of Triassic seas of Northeastern Asia based on Conodontophoridae. *Albertiana*, **32**: 40-56.
- Klets, T. V. 2006. Diversity and stages in evolution of Conodontophorids and Bivalve Mollusks in Triassic seas of Siberia and the Far East. *Stratigraphy and Geological Correlation*, **14** (2): 174-184.
- Klets, A. G., Budnikov, I. V., Kutygin, R. V., Biakov, A. S. & Grinenko, V. S. 2006. The Permian of the Verkhoyansk-Okhotsk region, NE Russia. *Journal of Asian Earth Sciences*, **26**: 258-268.
- Klug, C., Hagdorn, H. & Montenari, M. 2005. Phosphatized soft-tissue in Triassic bivalves. *Palaeontology*, **48** (4): 833-852.
- Kobayashi, T. 1957. Some Trigonians from the Hida Plateau Region, Central Japan. *Japanese Journal of Geology and Geography*, **28** (1-3): 43-46.
- Kobayashi, T. & Ichikawa, K. 1949a. *Myophoria* and other Upper Triassic Pelecypods from the Sakawa Basin in Shikoku, Japan. *Japanese journal of Geology and geography transactions*, **21** (1-4): 177-192.

- Kobayashi, T. & Ichikawa, K. 1949b. *Tosapecten* nov. and other Upper Triassic Pectinidae from the Sakawwa Basin, in Shikoku, Japan. *Japanese journal of Geology and geography transactions*, **21** (1-4): 163-176.
- Kobayashi, T. & Ichikawa, K. 1950. Late Triassic *Mytilus*, *Volsella*, *Pleurophorus* and *Myoconcha* from the Sakawa Basin in Shikoku, Japan. *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo, Section 2: Geology, Mineralogy, Geography, Geophysics*, **7** (3-5): 207-215.
- Kobayashi, T. & Kaseno, Y. 1947. A new Liassic species of *Trigonia* s. str. (i. e. *Lyriodon*) from the Kitakami mountains, Nippon. *Japanese Journal of Geology and Geography*, **20** (2-4): 41-43.
- Kobayashi, T. & Mori, K. 1954. The Vaugoniinae from the Kitakami Mountains in North Japan. On the Jurassic Trigonians in Japan, Part III. *Japanese Journal of Geology and Geography*, **26** (1-2): 73-88.
- Kobayashi, T. & Tamura, M. 1968. *Myophoria* (s. l.) in Malaya with a note on the Triassic Trigoniacea. *Contributions to the Geology and Palaeontology of Southeast Asia, LX. Geology and Palaeontology of Southeast Asia*, **5**: 88-137.
- Kobayashi, T. & Tamura, M. 1983a. On the oriental province of the Tethyan Realm in the Triassic Period. *Proceedings of the Japan Academy, Serie B*, **59** (7): 203-206.
- Kobayashi, T. & Tamura, M. 1983b. The Arcto-Pacific Realm and the Trigoniidae in the Triassic Period. *Proceedings of the Japan Academy, Serie. B*, **59** (7): 207-210.
- Kochanová, M. 1967. The occurrence of *Variamussium schafhaeutli* (WINKLER) in the Norian of West Carpathians (East Slovakia). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **73** (3): 713-738.
- Kochanová, M. 1985. Middle Triassic Bivalvia from Area of Gemerská Hôrka in Slovak Karst (West Carpathians). *Západné Karpaty, série paleontológia*, **10**: 55-73.
- Kochanová, M. 1987. Obertriassische Muscheln von Ostré vrsky (Slowakischer Karst). *Západné Karpaty, Série Paleontológia*, **12**: 31-46.
- Kochanová, M., Mello, J. & Siblik, M. 1975. Fosílie wettersteinských vápencov slovenského krasu (Lokalita silicka). *Geologické práce*, **63**: 55-66. [en polaco]
- Kollarova, V. & Kochanová, M. 1973. Molluskenfauna des Bleskovy pramen bei DRNAVA "Nor, westkarpaten". *Verlag der Slowakischen Akademie der Wissenschaften*, 213 pp.
- Komatsu, T. & Maeda, H. 2005. Stratigraphy and fossil bivalve assemblages of the mid-Cretaceous Goshoura Group, southwest Japan. *Paleontological Research*, **9** (2): 119-142.
- Komatsu, T. & Tran Huyen, 2006. Lower Triassic bivalve fossils from the Song Da and An Chau Basins, North Vietnam. *Paleontological Research*, **11** (2): 135-144.
- Komatsu, T., Saito, R. & Fürsich, F. T. 1993. Mode of occurrence and composition of bivalves of the Middle Jurassic Mitarai Formation, Tetori Group, Japan. *Paleontological Research*, **5** (2): 121-129.
- Komatsu, T., Chen, J., Cao, M., Stiller, F. & Naruse, H. 2004a. Middle Triassic (Anisian) diversified bivalves: depositional environments and bivalve

- assemblages in the Leidapo Member of the Qingyan Formation, southern China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **208**: 207-223.
- Komatsu, T., Akasaki, M., Chen, J., Cao, M. & Stiller, F. 2004b. Benthic fossil assemblages and depositional facies of the Middle Triassic (Anisian) Yuqing Member of the Qingyan Formation, southern China. *Paleontological Research*, **8** (1): 43-52.
- Komatsu, T., Tran Huyen, G. & Chen, J. 2006. Depositional environments and fossil bivalves in the Lowermost parts of the Triassic Systems in North Vietnam and South China. *Journal of Geography*, **115** (4): 470-483.
- Komatsu, T., Tran, Huyen, D. & Chen, J. 2007. Bivalve assemblages in North Vietnam and South China following the End-Permian crisis. In: S. G. Lucas & J. A. Spielmann (eds), *The Global Triassic. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **41**: 134-136.
- Kondo, Y., Kozai, T., Kikuchi, N. & Sugawara, K. 2006. Ecologic and taxonomic diversification in the Mesozoic brackish-water bivalve faunas in Japan, with emphasis on infaunalization of heterodonts. *Gondwana Research*, **10**: 316-327.
- Konstantinov, A. G., Sobolev, E. S. & Yaderkin, A. V. 2007. Detailed biostratigraphy of Triassic deposits in the Lena lower reaches (northern Yakutia). *Russian Geology and Geophysics*, **48**: 721-736.
- Körner, K. 1937. Marine (Cassianer-Raibler) Trias am Nevado de Acrotambo (Nord-Peru). *Palaeontographica, Abteilung A*, **86**: 145-237.
- Kotlyar, G. V., Zakharov, Y. D. & Polubotko, I. V. 2004. Late Changhsingian fauna of the Northwestern Caucasus Mountains, Russia. *Journal of Paleontology*, **78** (3): 513-527.
- Kozai, T., Ishida, K. & Kondo, Y. 2006. Radiolarians, bivalves and the J/K boundary in the Birafu Formation, southern Kurosegawa Belt, Central Shikoku, SW Japan. *Geosciences Journal*, **10** (3): 217 – 235.
- Kriz, J. and Bogolepova, O. K. 1995. *Cardiola signata* community (Bivalvia) in cephalopod limestones from Tajmyr (Gorstian, Silurian, Russia). *Geobios*, **28**: 573-583.
- Krull, E. S., Retallack, G. J., Campbel, H. J. & Lyon, G. L. 2000.  $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$  chemostratigraphy of the Permian-Triassic boundary in the Maitai Group, New Zealand: evidence for high-latitude methane release. *New Zealand Journal of Geology & Geophysics*, **43**: 21-32.
- Krumbeck, L. 1914. Obere Trias von Sumatra (Die Padang-Schichten von West-Sumatra nebst Anhang). *Palaeontographica, Supplement, IV* (II): 197-266.
- Krumbeck, L. 1924. Die Brachiopoden, Lamellibranchiaten und Gastropoden der Trias von Timor II. Paläontologischer Teil. *Paläontologie von Timor*, **13** (22): 144-417.
- Krystyn, L., Richoz, S., Baud, A., & Twitchett, J. 2003. A unique Permian – Triassic boundary section from the Neotethyan Hawasina Basin, Central Oman Mountains. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **191**: 329-344.
- Kues, B. S. 2004. Marine invertebrate assemblages from the Late Pennsylvanian (Virgilian) Holder Formation, Dry Canyon, Sacramento Mountains, south-central New Mexico. *New Mexico Geology*, **26** (2): 43-53.

- Kurushin, N. I., 1987. The oldest Triassic bivalves from Yakutia. *Trudy Instituta Geologii i Geofiziki (Novosibirsk)*, **689**: 99-110. [en ruso]
- Kurushin, N. I. 1990. Bivalve changes at the Triassic/Jurassic boundary of the Northeastern Asia. *Les Cahiers de l'Université Catholique de Lyon, Série Sciences*, **3**: 185-190.
- Kurushin, N. I. 1991. Discovery of the *Zittelhalobia zitteli* (Bivalvia) zone at the Upper Triassic base in eastern Taimyr. *Geologii i Geofiziki (Novosibirsk)*, **10**: 54-58.
- Kurushin, N. I. & Trushchelev, A. M. 1989. Posidoniids from Triassic deposits in Siberia and the Far East. In: A. S. Dagys & V. N. Dubatolov (eds.). Upper Paleozoic and Triassic of Siberia. *Academy of Sciences of the USSR, Siberian Department, Transactions of the Institute of Geology and Geophysics*, **172**: 57-71. [en ruso]
- Kurushin, N. I. & Truschelev, A. M. 2001. *Magnolobia*: a new bivalve genus from the Boreal Ladinian. *Paleontological Journal*, **35** (3): 243-248.
- Kutassy, A. 1931. Lamellibranchiata Triadica II. In: W. Quenstedt (ed.). *Fossilium Catalogus I: Animalia*, W. Junk, Berlin, **51**: 261-477.
- La Rocque, A. 1950. Pre-traverse Devonian pelecypods of Michigan. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, **VII** (10): 271-366.
- Laube, G. C. 1865. Die Fauna der Schichten von St. Cassian. Ein Beitrag zur Palaontologie der Alpenen Trias. II Abth. (Brachiopoden und Bivalven). *Denkschriften der kaiserlich-königlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, **25**: 32-76.
- Laws, A. 1982. Late Triassic depositional environments and molluscan associations from west-central Nevada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **37**: 131-148.
- Lazo, D. G. 2003. Taxonomy, facies relationships and palaeobiology of bakevelliid bivalves from the Lower Cretaceous of west-central Argentina. *Cretaceous Research*, **24**: 765-788.
- Lazo, D. G. 2007a. Early Cretaceous bivalves of the Neuquén Basin, west-central Argentina: notes on taxonomy, palaeobiogeography and palaeoecology. *Geological Journal*, **42**: 127-142.
- Lazo, D. G. 2007b. The bivalve *Pholadomya gigantea* in the Cretaceous of Argentina: Taxonomy, taphonomy and paleogeographic implications. *Acta Palaeontologica Polonica*, **52** (2): 375-390.
- Leanza, A. F. 1940. Dos nuevas especies del Género *Cucullaea* Lam. del Lias de Piedra Pintada. *Notas del Museo de La Plata, Paleontología*, **5** (23): 207-215.
- Leanza, A. F. 1942. Los pelecípodos del Lias de Piedra Pintada en el Neuquén. *Notas del Museo de La Plata, Paleontología*, **2** (10): 206 pp.
- Leanza, H. A. 1993. Jurassic and Cretaceous Trigoniid Bivalves from West-Central Argentina. *Bulletins of American Paleontology*, **105** (343): 95 pp.
- Leanza, H. A. 1996. Jurassic trigoniacenas from Argentina: a review. *Georesearch Forum*, **1-2**: 67-78.
- Leanza, H. A. y Garate Zubillaga, J. I. 1987. Faunas de trigonias (Bivalvia) del Jurásico y Cretácico Inferior de la Provincia del Neuquen Argentina, conservadas en el Museo Juan Olsacher de Zapala. En: *Bioestratigrafía de los sistemas regionales del Jurásico y Cretácico de America del sur*, **1**: 201-255.



- Leonardi, P. 1935. Il Trias inferiore delle Venerie. *Memorie dell'Istituto Geologico della R. Università di Padova*, **XI**: 1-136.
- Leonardi, P. 1943. La fauna Cassiana di cortina D'Ampezo. 1<sup>a</sup> parte. Introduzione geologica e lamellibranchi. *Memorie degli Istituti di Geologia e Mineralogia dell'Università di Padova*, **XV**: 1-78.
- Leonardi, P. 1960. Studio statistico-sedimentologico di alcune faune werfeniane della Valle di Fiemme nel Trentino. *Studi Trentini di Scienze Naturali*, **XXXVII** (1): 17-29.
- Lerman, A. 1960. Triassic pelecypods from southern Israel and Sinai. *Bulletin Research Council of Israel*, **9** (1): 1-60.
- Levinton, J. S. 1974. Trophic group and evolution in Bivalve Molluscs. *Palaeontology*, **17** (3): 579-585.
- Lewy, Z. 1976. Morphology of the shell in Gryphaeidae. *Israel Journal of Earth-Sciences*, **25** (2): 45-50.
- Li, J. & Ding, B. 1981. Two new lamellibranch genera from the Lower Triassic of Anhui. *Acta Palaeontologica Sinica*, **20** (4): 325-330.
- Li, L. 1995. Evolutionary change of bivalves from Changxingian to Griesbachian in South China. *Acta Palaeontologica Sinica*, **34** (3): 350-369.
- Li, X. 1990. *The Marine Jurassic and Lower Cretaceous of Southern Xizang (Tibet): Bivalve Assemblages, Correlation, Paleoenvironments and Paleogeography*. Doctoral thesis, University of Auckland, 280 pp.
- Li, X. & Grant-Mackie, A. 1994. New Middle Jurassic-Lower Cretaceous bivalves from southern Tibet. *Journal of Southeast Asian Earth Sciences*, **9** (3): 263-276.
- Li, X., Meng, F. & Wang, C. 2005. Paleoeological characteristics of fossil bivalves from the Guanling biota in Guizhou. *Geology in China*, **32** (1): 41-47.
- Li, Z. & Yu, X. 1982. The Middle and Late Jurassic Bivalvia from eastern Heilongjiang Province. *Bulletin of the Shenyang Institute of Geology and Mineral Resources*, **5**: 73-200.
- Li, Z., Zhan, L., Zhu, X., Zhang, J., Jin, R., Liu, G., Sheng, H., Shen, G., Dai, J., Huang, H., Xie, Longchun, Yan, Z., Yao, J. 1986. Mass extinction and geological events between Palaeozoic and Mesozoic era. *Acta Geologica Sinica*, **1**: 1-15
- Liljedahl, L. 1984. *Janeia silurica*, a link between nukuloids and solemyoids (Bivalvia). *Palaeontology*, **27** (4): 693-698.
- Lin, M. & Yin, H. 1991. Preliminary research on Changxingian ecostratigraphy of Southwest Guizhou. *Earth Science - Journal of China University of Geosciences*, **18** (2): 127-134.
- Lin, L., Zhu, L., Pang, Y. & Sha, J. 2007. A new genus of Pergamidiidae (Bivalvia) from the Late Triassic of the Cnagtai-Gacun area, eastern Qinghai-Xizang Plateau, China. *Journal of Asian Earth Sciences*, **30**: 108-112.
- Linck, O. 1972. Die marine Fauna des süddeutschen Oberen Gipskeupers, insbesondere der sogenannten Anatinenbank (Trias, Karn, Mittl. Keuper, km1) und deren Bedeutung-Evertebraten I. *Jahreshefte des Geologischen Landesamt Baden-Württemberg*, **14**: 145-253.
- Ling, Q. 1988. Triassic bivalve fauna in Zhen'an area of the eastern Qinling Mts. *Acta Palaeontologica Sinica*, **27** (5): 615-628.

- Little, C. T. S. & Vrijenhoek, R. C. 2003. Are hydrothermal vent animals living fossils? *Trends in Ecology and Evolution*, **18** (11): 582-588.
- Liu, C. 1995. Jurassic bivalve palaeobiogeography of the Proto-Atlantic and the application of multivariate analysis methods to palaeobiogeography. *Beringeria*, **16**: 3-123.
- Liu, C. 1999. Distribution of Jurassic bivalve faunas in relation to palaeogeography and palaeoclimate. *Acta Palaeontologica Sinica*, **38** (4): 544-550.
- López-Gómez, J., Márquez-Aliaga, A., Arche, A. & Goy, A. 1987. Las facies Muschelkalk de Henarejos (Cuenca): sedimentología y fauna del tramo superior. *Cuadernos de Geología Ibérica*, **11**: 665-676.
- López-Gómez, J., Márquez-Aliaga, A., Calvet, F., Márquez, L. y Arche, A. 1994. Aportaciones a la estratigrafía y paleontología del Triásico Medio de los alrededores de Agost, Alicante. *Boletín de la Real Sociedad española de Historia Natural (Sección Geología)*, **89** (1-4): 109-120.
- López-Gómez, J. J., Goy, A. y Márquez-Aliaga, A. 2005. Bioestratigrafía del tránsito Triásico-Jurásico en Asturias: ammonoideos y bivalvos entre Avilés y Caravia (España). *Geo-Temas*, **8**:183-187.
- Lu, Y. 1981. Late Triassic lamellibranchs from Datong of Qinghai, NW China. *Acta Palaeontologica Sinica*, **20** (6): 577-585.
- Lu, Y. & Chen, C. 1986. Triassic bivalves from Mt Burhan Budai, Qinghai. In: *Carboniferous and Triassic Systems and fossils from the southern slope of Mt. Barhan Budai, Quinghai, China*. Anhui Science and Technology Publishing House, p. 141-169.
- Lucas, S. G. & González-León, C. 1994. Marine Upper Triassic strata at Sierra la Flojera, Sonora, México. *Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaeontologie Monatshefte*, **1**: 34-40.
- Lucas, S. G. & Estep, J. W. 1997. The Liassic bivalve *Weyla* from Sonora, Mexico. In: C. M. González-León & G. D. Jr. Stanley (eds). *US - Mexico Cooperative Research: International Workshop on the Geology of Sonora Memoir. Publicaciones Ocasionales*, **1**: 45.
- Lucas, S. G. & Tanner, L. H. 2004. Late Triassic extinction events. *Albertiana*, **31**: 31-40.
- Lucas, S. G. & Tanner, L. H. 2008. Reexamination of the end-Triassic mass extinction. In: A. M. Elewa (ed.), *Mass Extinction*. Springer Verlag, p. 66-103.
- Lucas, S. G., Taylor, D. G., Guex, J., Tanner, L. H. & Krainer, K. 2007. Updated proposal for Global Stratotype Section and Point for the base of the Jurassic System in the New York Canyon area, Nevada, USA. *ISJS Newsletter*, **34** (1): 34-42.
- Llompart, C., Rosell, J., Márquez-Aliaga, A. y Goy, A. 1987. El Muschelkalk de la isla de Menorca. *Cuadernos de Geología Ibérica*, **11**: 323-339.
- Llopis LLadó, N. 1952. Sobre el área de dispersión de *Daonella* cf. *lommeli* v. Mojs., en el NE de España. *Memorias y comunicaciones, Instituto Geológico, CSIC, Barcelona*, **IX**: 39-47.
- Ma, Q. 1989. A new recognition of "Pseudocardiniidae" (Lamellibranchia). *Acta Palaeontologica Sinica*, **28** (5): 604-616.

- Ma, Q. 1996. Revision of Mesozoic Margaritiferidae in China and their development. *Acta Palaeontologica Sinica*, **35** (4): 408-429.
- MacFarlan, D. A. B. 1998. Mesozoic stratigraphy of the Marokopa area, southwest Auckland, New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **41**: 297-310.
- Machalski, M. 1998. Oyster life positions and shell beds from the Upper Jurassic of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, **43** (4): 609-634.
- Mack, G. H., Leeder, M., Pérez-Arlucea, M. & Bailey, B. D. J. 2003. Sedimentology, Paleontology, and Sequence Stratigraphy of Early Permian Estuarine Deposits, South-Central New Mexico, USA. *Palaios*, **18**: 403-420.
- Mader, 1982. Genese des mitteleuropäischen Buntsandsteins. Entwicklungsgeschichte einer kontinentalen Rotformation. *Naturwissenschaften*, **69**: 311-325
- Maeda, S., Ishikawa, H., Kawabe, T. & Morales, L. G. 1983. Some Triassic Trigoniids from Peru. *The Bulletin of the Faculty of Education, Chiba University*, **32** (2): 47-57.
- Malchus, N. 1990. Revision der Kreide-Austern (Bivalvia: Pteriomorphia) Ägyptens (Biostratigraphie, Systematik). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, **A125**: 1-231.
- Malchus, N. 1998. Multiple parallel evolution and phylogenetic significance of shell chambers and chomata in the Ostreoidea (Bivalvia). In: P. A. Johnston & J. W. Haggart (eds.), *Bivalves: An Eon of Evolution - Paleobiological Studies Honoring Norman D. Newell*. University of Calgary Press, p. 393-407.
- Malchus, N. 2000. Early shell stages of the Middle Jurassic bivalves *Camptochlamys* (Pectinidae) and *Atreta* (Dimyidae) from Poland. *Journal of Molluscan Studies*, **66**: 577-581.
- Malchus, N. 2004. Constraints in the ligament ontogeny and evolution of Pteriomorphian Bivalvia. *Palaeontology*, **47** (6): 1539-1574.
- Malchus, N. 2008. Problems concerning early oyster evolution: A reply to Márquez-Aliaga and Hautmann. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **258**: 130-134.
- Malchus, N. & Aberhan, M. 1998. Transitional gryphaeate/exogyrate oysters (Bivalvia: Gryphaeidae) from the Lower Jurassic of Northern Chile. *Journal of Paleontology*, **72** (4): 619-631.
- Malinowskiej, L. 1979. *Budowa geologiczna Polski. Atlas skamieniatosci Przewodnich i Charakterystycznych. Mezozoik, Trias*. Ed. Wydawnictwa Geologiczne, Tomo **III**: 286 pp.
- Mallada, L. 1880. Sinopsis de las especies fósiles que se han encontrado en España. Terreno Mesozoico (Sistemas Triásico y Jurásico). *Boletín Comunicaciones Mapa Geológico de España*. Tomo II. Imprenta y fundición de Manuel Tello, **7**: 241-256.
- Mahler, H. & Sell, J. 1991. Die "vulgaris/costata-Bank" (Oberer Buntsandstein, Mitteltrias) - ein lithostratigraphisch verwertbarer biostratigraphischer Leithorizont mit chronostratigraphischer Bedeutung. In: H. Hagdorn & A. Seilacher (eds), *Muschelkalk Schöntaler Symposium 1991*. Sonderbände der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg 2, Stuttgart, Korb (Goldschneck), **2**: 187-192.

- Manceñido, M. O., Gonzalez, C. R. y Damborenea, S. E. 1976a. La fauna de la Formación del Salto (Paleozoico Superior de la Provincia de San Juan); Parte III, Bivalvia I. *Ameghiniana*, **13** (1): 65-84.
- Manceñido, M. O., Gonzalez, C. R. y Damborenea, S. E. 1976b. La fauna de la Formación del Salto (Paleozoico Superior de la Provincia de San Juan). Parte III, Bivalvia II. *Ameghiniana*, **13** (2): 85-106.
- Mander, L., Twitchett, R. & Benton, M. J. 2008. Palaeoecology of the Late Triassic extinction event in the SW UK. *Journal of the Geological Society of London*, **165** (1): 319-332.
- Mángano, M. G., Buatois, L. A., West, R. R. & Maples, C. G. 1998. Contrasting behavioral and feeding strategies recorded by tidal-falt bivalve trace fossils from the Upper Carboniferous of Eastern Kansas. *Palaios*, **13**: 335-351.
- Mariani, E. 1919. Sulla fauna retica lombarda. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali*, **58**: 104-146.
- Marincovich, L. Jr. 1993. Danian Mollusks from the Prince Creek Formation, Northern Alaska, and Implications for Arctic Ocean Paleogeography. *The Paleontological society Memoir 35, Journal of Paleontology*, **67** (5): 1-35.
- Marinov, V. A., Meledina, S. V., Dzyuba, O. S., Urman, O. S., Yazikova, O. V., Luchinina, V. A., Zamirailova, A. G. & Fomin, A. N. 2006. Biofacies of Upper Jurassic and Lower Cretaceous Sediments of Central West Siberia. *Stratigraphy and Geological Correlation*, **14** (4): 418-432.
- Márquez-Aliaga, A. 1983. Aportación a sistemática de los bivalvos triásicos. *COL-PA*. **38**: 33-47.
- Márquez-Aliaga, A. 1985. *Bivalvos del Triásico Medio del Sector Meridional de la Cordillera Ibérica y de los Catalánides*. Colección Tesis Doctorales. Editorial de la Universidad Complutense de Madrid. 40. 429 pp.
- Márquez-Aliaga, A. y De Renzi, M. 1990. Aproximación tafonómica al registro fósil de Triásico marino español. In: S. Fernández-López (ed.), *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización*. Ed. Universidad Complutense de Madrid y C. S. I. C. Madrid, p. 179-193.
- Márquez-Aliaga, A. & De Renzi, M. 1990. In: S. Fernández-López, ed., *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización*: 179-193, Editorial Complutense, Madrid.
- Márquez-Aliaga, A. y García-Gil, S. 1991. Paleontología y ambientes del Triásico Medio en el sector noroccidental de la Cordillera Ibérica (Provs. de Soria y Guadalajara, España). *Estudios Geológicos*, **47** (1-2): 85-95.
- Márquez-Aliaga, A. y López-Gómez, J. 1989. Paleontología y ambientes sedimentarios del Triasico Medio, Muschelkalk, de la codillera Ibérica I: Cuenca y Valencia, España. *Estudios Geológicos*, **45**: 387-398.
- Márquez-Aliaga, A. & Márquez, L. 2000. Fosildiagénesis de bivalvos del Triásico Medio del Prebético (Murcia, España): una aproximación. *Boletín Geológico y Minero*, **111** (5): 33-46.
- Márquez-Aliaga, A. y Martínez, V. 1990a. Aspectos Microestructurales de bivalvos triásicos prismáticos. *Iberus. Revista Española de Malacología*, **9** (1-2): 69-74.

- Márquez- Aliaga, A. y Martínez, V. 1994. Procesos de colonización y su problemática, ejemplificada por bivalvos del Triásico español. *Boletín de la Real Sociedad española de Historia Natural (Sección Geología)*, **89** (1-4): 121-130.
- Márquez-Aliaga, A. y Martínez, V. 1996. Asociaciones de bivalvos del Triásico en España. *Revista Española de Paleontología*, **Nº Extraordinario**, 101-111.
- Márquez-Aliaga, A. y Montoya, P. 1991. El Triásico de Alicante : Un efecto Lázaro en los estudios paleontológicos. *Revista Española de Paleontología*, **Nº Extraordinario**, 115-125.
- Márquez-Aliaga, A. & Ros, S. 2002b. Taphonomy richness of the scarce spanish bivalves Triassic record: some examples to be discussed. *In: M. De Renzi, M. V. Pardo, M. Belinchón, E. Peñalver, P. Montoya & A. Márquez-Aliaga (eds), Current Topics on Taphonomy and Fossilization, 2002*. Editorial Ilmo. Ayuntamiento de Valencia, p. 199-206.
- Márquez-Aliaga, A. & Ros, S. 2003. Associations of bivalves of Iberian Peninsula (SPAIN): Ladinian. *Albertiana*, **28**: 85-88.
- Márquez-Aliaga, A., Hirsch, F. & López- Garrido, A. C. 1986. Middle Triassic Bivalves from the Hornos-Siles formation (Sephardic province, Spain). *Neues Jarbuch Geologie Paläontologie. Mh.* **173**, 2, 201-227.
- Márquez-Aliaga, A., Márquez, L., March, M., Goy, A. y Brito, J. M. 1987. Aspectos paleontológicos del Muschelkalk de la zona de Calanda (provincia de Teruel). *Cuadernos de Geología Ibérica*, **11**: 677-691.
- Márquez-Aliaga, A., Budurov, K. & Martínez, V. 1996. Registro de conodontos del Triásico Medio en un nautiloideo de Espejeras (Alicante, España). *Coloquios de Paleontología*, **48**: 76-83.
- Márquez-Aliaga, A., Gandin, A., Goy, A. y Plasencia, P. 2000a. Nuevas aportaciones paleontológicas del Triásico Medio de Cerdeña (Italia). *In: J. B. Díez y A. C. Balbino (eds.), I Congreso Ibérico de Paleontología*, Ed. Universidad de Évora, p. 103-105.
- Márquez-Aliaga, A., García-Forner, A., Delvene, G. y Ros, S. 2001a. La colección de bivalvos del Triásico de Serra, área de Sagunto (Valencia), depositada en el Museo Geominero (IGME) Madrid. *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza (SEPAZ)*, **5** (2): 614-620.
- Márquez-Aliaga, A., Delvene, G., García-Forner, A. y Ros, S. 2002a. Catálogo de los bivalvos del Triásico depositados en el Museo Geominero (IGME, Madrid). *Boletín Geológico y Minero*, **113** (4): 429-444.
- Márquez-Aliaga, A., García-Forner, A. y Plasencia, P. 2002b. "Colección Triásico de Teruel" en el Museo de Geología de la Universitat de València. *En: G. Meléndez y E. Peñalver (eds.), Patrimonio paleontológico de Teruel*. Instituto de estudios turolenses, p. 385-398.
- Márquez-Aliaga, A., Valenzuela-Rios, J. I., Plasencia, P. y Ros, S. 2004. Los fósiles del Muschelkalk (Triásico Medio) en el sector oriental de la Península Ibérica. *En: E. Baquedano y S. Rubio (eds), Miscelánea en Homenaje a Emiliano Aguirre. II: Paleontología*. Museo Arqueológico Regional de Alcalá de Henares, p. 276-291.



- Márquez-Aliaga, A., Jiménez-Jiménez, A. P., Checa, A. G. & Hagdorn, H. 2005a. Early oysters and their supposed Permian ancestors. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **229** (1-2): 127-136.
- Márquez-Aliaga, A., Plasencia, P. y Ros, S. 2005b. Bivalvos del Retiense de la Formación Imón (Tarragona, España): en homenaje a Francesc Calvet. *Geo-Temas*, **8**:193-196.
- Márquez-Aliaga, A., Plasencia, P. & Ros, S., en prensa. Upper Triassic Bivalves from the Imón Formation: first finding of the Catalonian Coastal Range (Spain). *Journal of Iberian Geology*.
- Márquez-Aliaga, A., Damborenea, S. E. & Goy, A. 2008a. A preliminary study of Hettangian Bivalves from the Triassic-Jurassic passage beds in northern Spain. In: *Abstracts Volume of Fifth International Symposium of IGCP506: Marine and non marine Jurassic: Global correlation and major geological events*, p. 67-68.
- Márquez-Aliaga, A., Damborenea, S. E. & Goy, A. 2008b. Rhaetian and Hettangian Bivalves from the Triassic-Jurassic boundary beds in Asturias and Palencia. En: Libro de Resúmenes de las XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología.
- Martin, M. J. 1860. Paléontologie stratigraphique de L'infra-Lias du département de la Cote-d'or. *Mémoire de la Société géologique de France, Ser. 2<sup>a</sup>*, **7** (1): 1-100.
- Martin, R. E. 1999. *Taphonomy: a Process Approach*. Cambridge University Press, 508 pp.
- Martín-Algarra, A., Márquez-Aliaga, A., Solé de Porta, N. y Valenzuela, J. M. 1993. La serie Triásica de los Pastores (Algeciras). *Estudios Geológicos*, **49** (1-2): 1-20.
- Martín-Algarra, A., Solé de Porta, N. y Márquez-Aliaga, A. 1995. Nuevos datos sobre la estratigrafía y procedencia paleogeográfica del Triásico de las escamas del Corredor del Boyar (Cordillera Bética occidental). *Cuadernos de Geología Ibérica*, **19**: 279-307.
- Martínez, V. y Márquez-Aliaga, A. 1992. Aspectos fosildiagnéticos de *Placunopsis* del Muschelkalk Español. En: A. Alemany (ed.), *Historia Natural'91*. Universitat Illes Balears, p. 563-569.
- Martínez, V. y Márquez-Aliaga, A. 1994. Fosildiagénesis de *Gervillia joleaudi* (SCHMIDT, 1935): Estudio metodológico previo. *Boletín de la Real Sociedad española de Historia Natural (Sección Geología)*, **89** (1-4): 199-208.
- Marwick, J. 1953. Divisions and Faunas of the Hokonui System. *New Zealand Geological Survey, Paleontological Bulletin*, **21**: 141 pp.
- Matsukawa, M. & Nakada, K. 2003. Adaptive strategy and evolution of corbiculoids based on the Japanese Mesozoic fossils. *Bulletin Tokyo Gakugei University Section 4, Mathematics and Natural Sciences*, **55** : 161–189. [en Japonés]
- McAlester, A. L. & Doumani, G. A. 1966. Bivalve ecology in the Devonian of Antarctica. *Journal of Paleontology*, **40** (3): 752-755.
- McGhee, G. R. Jr., Sheehan, P.M., Bottjer, D. J. & Droser, M. L. 2004. Ecological ranking of Phanerozoic biodiversity crises: ecological and taxonomic severities are decoupled. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **211**: 289-297.
- McLearn, F. H. 1942. The Neo-triassic *Cassianella* fauna of Tyaughton Creek Valley, B. C. *The Canadian Field-Naturalist*, **56**: 99-103.

- McLearn, F. H. 1946. Upper Triassic faunas in Halfway, Sikanni Chief, and Prophet River Basins, Northeastern British Columbia. *Geological Survey, Canada*, **46-25**: 6-9.
- McRoberts, C. A. 1992. Systematics and paleobiogeography of Late Triassic *Gryphaea* (Bivalvia) from the North American Cordillera. *Journal of Paleontology*, **66** (1): 28-39.
- McRoberts, C. A. 1993. Systematics and biostratigraphy of halobiid bivalves from the Martin Bridge Formation (Upper Triassic), northeast Oregon. *Journal of Paleontology*, **67** (2): 198-210.
- McRoberts, C. A. 1994. The Triassic-Jurassic ecostratigraphic transition in the Lombardian Alps, Italy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **110**: 145-166.
- McRoberts, C. A. 1997a. Late Triassic (Norian, Rhaetian) Bivalves from the Antimonio Formation, Northwestern Sonora, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **14** (2): 167-171.
- McRoberts, C. A. 1997b. Late Triassic North American Halobiid Bivalves: Bioevents and circum-Pacific Correlations. In: J. M. Dickins, et al. (eds), *Late Paleozoic and Early Mesozoic Circum-Pacific Events*. Cambridge University Press, **22**: 198-208.
- McRoberts, C. A. 2000. A primitive *Halobia* (Bivalvia: Halobioidea) from the Triassic of Northeast British Columbia. *Journal of Paleontology*, **74** (4): 599-603.
- McRoberts, C. A. 2001. Triassic bivalves and the initial marine Mesozoic revolution: A role for predators? *Geology*, **29** (4): 359-362.
- McRoberts, C. A. 2005. Extinction and survival of Permian to Early Triassic marine Myalinidae (Bivalvia: Pterioidea). *Albertiana*, **33**: 60-61.
- McRoberts, C. A. & Blodgett, R. B. 2000. Late Triassic (Norian) Mollusks from Taylor Mountains Quadrangle, Southwestern Alaska. *U. S. Geological Survey Professional Paper*, **1662**: 55-67.
- McRoberts, C. A. & Carter, J. G. 1994. Nacre in an early gryphaeid bivalve (Mollusca). *Journal of Paleontology*, **68** (6): 1405-1408.
- McRoberts, C. A. & Newell, N. D. 2001. A new Permian Myalinid genus *Elversella* of West Texas. *American Museum of Natural History*, **3311**: 1-5.
- McRoberts, C. A. & Newell, N. D. 2005. Marine Myalinidae (Bivalvia: Pterioidea) from the Permian of West Texas. *American Museum Novitates*, **3469**: 1-15.
- McRoberts, C. A., Newton, C. R. & Allasinaz, A. 1995. End-Triassic bivalve extinction: Lombardian Alps, Italy. *Historical Biology*, **9**: 297-317.
- McRoberts, C. A., Krystyn, L. & Shea, A. 2008. Rhaetian (Late Triassic) *Monotis* (Bivalvia: Pectinoidea) from the Eastern Northern Calcareous Alps (Austria) and the End-Norian crisis in pelagic faunas. *Palaeontology*, **51** (3): 721-735.
- Mehl, J. & Rehfeld, K. U. 1992. Siphon-Erhaltung bei *Pholadomya fidicula* (Pelecypoda) aus dem Mittleren Jura (Bajocium), ein Vergleich mit der rezenten *Pholadomya candida*. *Senckenbergiana Lethaea*, **71** (5-6): 367-375.
- Melnikova, G. K. 2006. The Early Jurassic Fauna from the Gurumdy and Mynhajir Zones of the East Pamirs. *Doklady Earth Science*, **407** (2): 172-174.

- Mendes, J. 1944. Lamelibranchios triassicos de Rio Claro (estado de Sao Paulo). *Boletín da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de Sao Paulo, Geología*, **45** (1): 41-75.
- Mensink, H. & Tichy, G. 1977. Megalodontiden aus dem Keuper der Südpirenen südlich Seo de Urgel (Ein Beitrag zur Stratigraphie der Trias in Nordspanien). *Geologie Paläontologie Mitteilungen Innsbruck*, **7** (1): 1-19.
- Merla 1930. La fauna del calcare a Bellerophon della regione dolomitica. *Memorie dell'Istituto Geologico e Mineralogico della R. Università di Padova*, **IX** (2): 1-221.
- Metcalf, I. 1998. Palaeozoic and Mesozoic geological evolution of SE Asian Region: multidisciplinary constraints and implications for biogeography. In: R. Hall & J. D. Holloway (eds), *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*, Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, p. 25-41.
- Metcalf, I. 1999. The ancient Tethys oceans of Asia: How many? How old? How deep? How wide? *UNEAC Asia Papers*, **1**: 1-9.
- Metwally, M. H. N. 1993. An analysis of the ranges of pectinid genera (Bivalvia) and their paleoecological interpretation. *Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaeontologie Monatshefte*, **4**: 193-208.
- Michalík, J., Lintnerová, O., Gazdzicki, A. & Soták, J. 2007. Record of environmental changes in the Triassic – Jurassic boundary interval in the Zliechov Basin, Western Carpathians. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **244**: 71-88.
- Monari, S. 1994. I bivalvi giurassici dell'Appennino umbro-marchigiano. *Studi Geologici Camerti*, volume speciale "Biostratigrafia dell'Italia centrale", 157-187.
- Monari, S. 2003. A new genus and species of fimbriid bivalve from the Kimeridgian of the Western Pontides, Turkey, and the phylogeny of the Jurassic fimbriidae. *Palaeontology*, **46** (5): 857-884.
- Morris, N. J. 1967. Mollusca: Scaphopoda and Bivalvia. In: H. W. Harland, C. H. Holland, M. R. House, N. F. Hughes, A. B. Reynolds, M. J. S. Rudwick, G. E. Satterthwaite, L. B. H. Tarlo, and E. C. Willey (eds.). *The Fossil Record*. Geological Society of London, Special Publication, **2**: 469-477.
- Morris, N. J. 1978. The infaunal descendants of the Cycloconchidae: an outline of the evolutionary history and taxonomy of the Heteroconchia, superfamilies Cycloconchacea to Chamacea. *Philosophical Transactions of the Real Society of London, B*, **284**: 259-275.
- Morris, N. J., Dickins, J. M. & Astafieva - Urbaitis, K. A. 1991. Upper Palaeozoic Anomalodesmatan Bivalvia. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology Series)*, **47** (1): 51-100.
- Morse, J. W., Mucci, A. & Millero, F. J. 1980. The solubility of calcite and aragonite in seawater of 35% salinity at 25°C and atmospheric pressure. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **44** (1): 85-94.
- Müller, A. H. 1950. Stratonomische untersuchungen in oberen Muschelkalk des Thüringer Beckens. *Geologica*, **4**: 74 pp.

- Murata, M. & Bando, Y. 1975. Discovery of Late Permian *Araxoceras* from the Toyoma Formation in the Kitakami. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, **97**: 22-31.
- Muromtseva M.A. 1979. Inoceramid representatives in the Upper Permian deposits of the Verkhoyan Region. *Sb. tr. Nauchno-Issled. Inst. Geol. Arktiki, Leningrad*, 34-38. [en ruso]
- Muromtseva, V. A. & Guskov, V. A. 1984. *Permian marine deposits and bivalve molluscs of the Soviet Arctic*. Nedra, Leningrad, 154 pp.
- Muster, H. 1995. Taxonomie und Paläobiogeographie der Bakevelliidae (Bivalvia). *Beringeria*, **14**: 161 pp.
- Nakazawa, K. 1952. A study on the Pelecypod-Fauna of the Upper Triassic Nabae Group in the Northern Part of Kyoto Prefecture, Japan. Part 1 Pectinids and Limids. *Memoirs of the College of Science, University of Kyoto, Serie B*, **20** (2): 95-106.
- Nakazawa, K. 1956. A study on the Pelecypod-Fauna of the Upper Triassic Nabae Group in the Northern part of Kyoto Prefecture, Japan. *Memoirs of the College of Science, University of Kyoto, Serie B*, **23** (2): 231-253.
- Nakazawa K. 1960. Permian and Eo-Triassic Myophoriidae from the Maizuru Zone, Southwest Japan. *Japanese Journal of Geology and Geography*, **31**: 49-62.
- Nakazawa, K. 1961. Early and Middle Triassic Pelecypod-fossils from the Maizuru Zone, Southwest Japan. *Memoirs of the College of Science, University of Kyoto, Series B, Geology and Mineralogy*, **XXVII** (3): 249-291.
- Nakazawa, K. 1963. Norian Pelecypod-fossils from Jito, Okayama Prefecture, West Japan. *Memoirs of the College of Science, University of Kyoto, Series B*, **XXX** (2): 47-58.
- Nakazawa, K. 1964. On the *Monotis typica* Zone in Japan. *Memoirs of the College of Science, University of Kyoto, Series B*, **XXX** (4): 21-39.
- Nakazawa, K. 1971. The Lower Triassic Kurotaki Fauna in Shikoku and its allied Faunas in Japan. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University, Series of Geology & Mineralogy*, **XXXVIII** (1): 103-133.
- Nakazawa, K. 1991. Mutual Relation of Tethys and Japan during Permian and Triassic Time viewed from Bivalve Fossils. *Saito Ho-on Kai Spec. Pub. (Proceedings of Shallow Tethys 3, Sendai)*, **3**: 3-20.
- Nakazawa, K. 1994. Lower Triassic Bivalves from the Salt Range Region, Pakistan. *Ninth International Gondwana Symposium, Hyderabad, India*, p. 207-229.
- Nakazawa, K. 1999. Permian bivalves from West Spitsbergen. *Paleontological Research*, **3** (1): 1-17.
- Nakazawa, K. 2002. Permian bivalves from the H. S. Lee Formation, Malaysia. *Paleontological Research*, **6** (1): 67-72.
- Nakazawa, K. & Newell, N. D. 1968. Permian Bivalves of Japan. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University, Series of Geol. & Mineral.*, **XXXV** (1): 1-108.
- Nakazawa, K., Kapoor, H. M., Ishii, K., Bando, Y., Okimura, Y. & Tokuoka, T. 1975. The Upper Permian and the Lower Triassic in Kashmir, India. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University, Series of Geology and Mineralogy*, **42** (1): 1-106.

- Nauss, A. L. & Smith, P. L. 1988. Lithiotis (Bivalvia) bioherms in the Lower Jurassic of east-central Oregon, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **65**: 253-268.
- Neri, C. & Posenato, R. 1985. New biostratigraphical data on uppermost werfen formation of western dolomites (Trento, Italy). *Geologie Paläontologie Mitteilungen Innsbruck.*, **14** (3): 83-107.
- Neri, C., Pasini, M. & Posenato, R. 1986. The Permian/Triassic boundary and the Early Scythian sequence - Tesero section, Dolomites. In: *Permian and Permian-Triassic Boundary in the South-Alpine segment of the Western Tethys. Excursion Guidebook*. Società Geologica Italiana, p. 123-145.
- Newell, N. D. 1937. Late Paleozoic Pelecypods: Pectinacea. Part I. *State Geological Survey of Kansas. University of Kansas Publications*, **10**: 1-123.
- Newell, N. D. 1939. Permian pelecypod genus *Liebea*. *Journal of Paleontology*, **13** (6): 589-593.
- Newell, N. D. 1942. Late Paleozoic Pelecypods: Mytilacea. Part II. *State Geological Survey of Kansas. University of Kansas Publications*, **10**: 1-115.
- Newell, N. D. 1957. Notes on certain primitive Heterodont Pelecypods. *American Museum Novitates*, **1857**: 1-14.
- Newell, N. D. 1967. Revolutions in the history of life. *Geological Society of America Special Paper*, **89**: 63-91.
- Newell, N. D. 1999. A new limoid bivalve from the Texas Middle Permian. *American Museum Novitates*, **3264**: 1-6.
- Newell, N. D. & Boyd, D. W. 1970. Oyster-like Permian Bivalvia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **143** (4): 221-278.
- Newell, N. D. & Boyd, D. W. 1975. Parallel evolution in early Trigoniacean Bivalves. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **154**: 53-162.
- Newell, N. D. & Boyd, D. W. 1985. Notes on Micro-Fabric in Upper Paleozoic Scallops. *American Museum Novitates*, **2816**: 1-6.
- Newell, N. & Boyd, D.W. 1989. Phylogenetic Implications of shell Microstructure in the Pseudomonotidae, Extinct Bivalvia. *American Museum Novitates*, **2933** : 1-12.
- Newell, N. D. & Boyd, D.W. 1995. Pectinoid bivalves of the Permian-Triassic crisis. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **227**: 95pp.
- Newell, N. D. & Boyd, D. W. 1999. A new Lower Triassic *Permophorus* from the central Rocky Mountains. *American Museum Novitates*, **3263**: 1-5.
- Newell, N. D. & Kummel, B. 1942. Lower Eo-Triassic stratigraphy, Western Wyoming and Southeast Idaho. *Bulletin of the Geological Society of America*, **53**: 937-996.
- Newton, C. R. 1986. Late Triassic bivalves of the Martin Bridge Limestones, Hell Canyon, Oregon: taphonomy, paleoecology, paleozoogeography. In: T. L. Vallier & H. C. Brooks (eds.), *Geology of the Blue Mountains Region of Oregon, Idaho, and Washington. Geologic implications of Paleozoic and Mesozoic paleontology and biostratigraphy, Blue Mountains Province, Oregon and Idaho*. U. S. *Geological Survey Professional Paper* , **1435**: 7-22.
- Newton, C. R. 1988 Significance of "Tethyan" fossils in the American Cordillera. *Science*, **242**: 385-391.



- Newton, C. R. 1989. Biogeography of latest Norian Cordilleran bivalves; implications for extinction analysis and terrane comparisons. *In: Geological Society of America, 1989 annual meeting. Abstracts with Programs - Geological Society of America*, **21** (6): 341.
- Newton, C. R., Whalen, M. T., Thompson, J. B., Prins, N. & Delalla, D. 1987. Systematics and Paleoecology of Norian (Late Triassic) Bivalves from a tropical island arc: Wallowa terrane, Oregon. *Journal of Paleontology* [*Memoir Paleontological Society* 22], **61** (4): 83pp.
- Nicoll, R. S. 2002. Conodont biostratigraphy and palaeogeography of the Triassic on the western, northwestern and northern margins of the Australian Plate. *In: W.A., Keep, M. & Moss, S.J. (eds), The Sedimentary Basins of Western Australia 3. Proceedings of the Petroleum Exploration Society of Australia Symposium, Perth*, p. 167-177.
- Nielsen, S. N. 2005. The Triassic Santa Juana Formation at the lower Biobío River, south central Chile. *Journal of South American Earth Sciences*, **19**: 547-562.
- Niemeyer, J. 2002. Invertebraten und Vertebraten aus dem Muschelkalk von Siles (Jaen), Spanien. *Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie*, **94**: 1-99.
- Niu, Z., Xu, G., Ma, L. 2003. Sedimentary characters and ammonoid fauna from the Upper Triassic Bagong Formation in the Geladandong area of the source land of the Yangtze River. *Journal of Stratigraphy*, **27** (2): 129-137.
- Noetling, F., 1880. Die Entwicklung der Trias in Niederschlesien. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **32**: 300-349.
- Nori, L. & Lathuilière, B. 2003. Form and environment of *Gryphaea arcuata*. *Lethaia*, **36**: 83-96.
- Okuneva, T. M. 1985. Norian bivalves and ammonoids of Zabajkalja. *In: E. A. Modzalevskaya & T. M. Okuneva (eds.), Annual All-Sovietic Union Palaeontological Association*, **XXVIII**: 148-168. [en ruso]
- Okuneva, T. M. 1986. The *Otapiria* genus (Monotidae, Bivalvia). *In: Y. D. Zakharov & Y. I. Onoprienko (eds.), Permian-Triassic events during the evolution of the North-East Asia Biota*, 128 pp. Far-Eastern Scientific Centre, USSR Academy of Sciences, Vladivostok, p. 57-73. [en ruso]
- Okuneva, T. M. 1987. Norian halobiids from the south regions of East USSR. *In: Y. D. Zakharov & Y. I. Onoprienko (eds.), Problems of the Permian-Triassic biostratigraphy of East USSR*, 120 pp., Far- Eastern Scientific Centre, USSR Academy of Sciences, Vladivostok, p. 88-104. [en ruso]
- Oliver, P. G. & Holmes, A. M. 2006. The Arcoidea (Mollusca: Bivalvia): a review of the current phenetic-based systematic. *In: Rüdiger Bieler FLS (ed.), Bivalvia – a look at the Branches. Zoological Journal of the Linnean Society*, **148**: 237-251.
- Onoue, T. & Tanaka, H. 2002. Discovery of Upper Triassic bivalves from Sambosan Subterranean, Itsuki-mura area, Kumamoto Prefecture, and its geologic implication. *Journal of Geological Society of Japan*, **108** (9): 610-613.
- Onoue, T. & Tanaka, H. 2005. Late Triassic bivalve from Sambosan accretionary complex, southwest Japan, and their biogeographic implications. *Paleontological Research*, **9** (1): 15-25.

- Orlova, E. F. & Sadovnikov, G. N. 2006. Microornamentation of Lioestheria, Mimoleaia and Echinolimnadia (Conchostraca) from the Terminal Permian of Siberia. *Paleontological Journal*, **40** (3): 276-285.
- Owada, M. 2007. Functional morphology and phylogeny of the rock-boring bivalves *Leiosolenus* and *Lithophaga* (Bivalvia: Mytilidae) a third functional clade. *Marine Biology*, **150**: 853-860.
- Özdikmen, H. 2008. *Neodietrichia* nom. nov., a replacement name for the genus *Dietrichia* Crosby & Bishop, 1933 (Arenea: Linyphiidae) non Reck, 1921. *Munis Entomology & Zoology*, **3** (1): 537-538.
- Pacaud, J. 2001. Première observation du genre *Pulvinites* (Mollusca, Bivalvia) dans le Danien (Paléocène inférieur) de Vigny (Val-d'Oise, France). *Geodiversitas*, **23**: 5-16.
- Pagani, M. A. 2000. Bivalvos del Pérmico inferior de la Formacion Bonete, Sierras Australes (provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana*, **37** (3), 301–320.
- Pagani, M. A. 2004. Los bivalvos carboníferos y pérmicos de la Patagonia (Chubut, Argentina). Part II: Familias Malletidae, Polidevciidae, Myalinidae e Inoceramidae. *Ameghiniana*, **41** (3), 271–288.
- Pagani, M. A. 2006. Los bivalvos carboníferos y pérmicos de Patagonia (Chubut, Argentina). Parte V: Familias Trigoniidae, Permophoridae, Cardiniidae, Crassatellidae, Pholadomyidae, Sanguinolitidae y Megadesmidae. Conclusiones. *Ameghiniana*, **43** (3): 539-556.
- Palmer, T. J. 1979. The Hampen Marly and White Limestone formations: Florida-type carbonate in the Jurassic of central England. *Palaeontology*, **22**: 189-228.
- Palmer, T. J. 1984. Revision of the bivalve family Pulvinitidae Stephenson, 1941. *Palaeontology*, **27** (4): 815-824.
- Palmqvist, P. 1991. Differences in the fossilization potential of bivalve and gastropod species related to their life sites and trophic resources. *Lethaia*, **24**: 287-288.
- Palmqvist, P. 1993. Trophic levels and the observational completeness of the fossil record. *Revista Española de Paleontología*, **8**: 33-36.
- Pérez, E. y Reyes, R. 1991. El orden Trigonioida (Mollusca Bivalvia) en el Mesozoico de Sudamérica. En: *Servicio Nacional de Geología y Minería. 6º Congreso Geológico Chileno 1991. Actas. Resúmenes expandidos. Servicio Nacional de Geología y Minería, Santiago*, **1**: 72-76.
- Pérez, E. & Reyes, R. 1994. Presencia de *Maoritrigonia* Fleming, 1962 (Bivalvia, Minetrigoniidae) en el Triásico superior de Sudamérica: descripción de dos nuevas especies. *Revista Geológica de Chile*, **21** (1):105-117.
- Pérez, E., Reyes, R. y Damborenea, S. E. 1995. El género *Groeberella* Leanza, 1993 y *Groeberellidae* nov. (Bivalvia; Trigonioida) del Jurásico de Chile y Argentina. *Revista geológica de Chile*, **22** (2): 143-157.
- Pérez-López, A. D. 1991. *El Trias de Fácies Germánica del Sector Central de la Cordillera Bética*. Tesis Doctoral, Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, 400 pp.
- Pérez-López, A. D., Fernandez, J., Solé de Porta, N. y Márquez-Aliaga, A. 1991. Bioestratigrafía del Triásico de la zona Subbética (Cordillera Bética). *Revista Española de Paleontología*, **Nº Extra.**, 139-151.

- Pérez-Varela, J. A., Ros, S., Pérez-Varela, F., Pérez-Varela, L. A., Alcalde-Fuentes, M. R. y Márquez-Aliaga, A. 2007. Hallazgo de Fimbriidae y Pachycardiidae (Bivalvia) en areniscas y lutitas de Facies Keuper del Triásico Superior de Calasparra (Murcia). En: J. C. Braga, A. Checa y M. Company (eds), *Libro de Resúmenes. XXIII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. Instituto Geológico y Minero de España y Universidad de Granada, p. 179-180.
- Philippi, E. 1898. Die fauna des unteren Trigonodus-Dolomits vom Hühberfeld bei Schwieberdingen und des sogenannten "Cannstatter Kreidemergels". *Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg*, **54**: 145-227.
- Pinna, G. & Teruzzi, G. 1991. Il giacimento paleontologico di Besano. *Natura (Milan)*, **82** (1): 1-55.
- Pojeta, J. Jr. 1971. Review of Ordovician pelecypods. *U. S. Geological Survey Professional Paper*, **695**: 46 pp.
- Pojeta, J. Jr. 1988. The origin and Paleozoic diversification of solemyoid pelecypods. *New Mexico Bureau of Mines & Mineral Resources Memoir*, **44**: 201-271.
- Pojeta, J., Jr. & Norford, B. S. 1987. A Bohemian-type Silurian (Wenlockian) pelecypod faunule from Arctic Canada. *Journal of Paleontology*, **61** (3): 508-520.
- Pojeta, J., Jr. & Palmer, T. J. 1976. The origin of rock boring in mytilacean pelecypods. *Alcheringa*, **1**: 167-179.
- Pojeta, J. Jr. & Zhang, R. 1984. *Sinodora* n. gen. - A Chinese Devonian homeomorph of Cenozoic Pandoracean Pelecypods. *Journal of Paleontology*, **58**: 110-1025.
- Pojeta, J., Jr., Speden, I., Beu, A. & Runnegar, B. 1971. Review of Treatise on Invertebrate Paleontology: Part N, Mollusca 6 - Bivalvia. *Journal of Paleontology*, **45** (1): 144-149.
- Polubotko, I. V. & Milova, L. V. 1986. Sinemurian and Pliensbachian pectinids of the Northeastern USSR and their stratigraphic importance. In: A. L. Yanshin & A. S. Dagys (eds), *Biostratigrafiya mezozoya Sibiri i Dal'nego Vostoka. Trudy Instituta Geologii i Geofiziki (Novosibirsk)*, **648**: 118-126.
- Polubotko, I. V. & Repin, Y. S. 1990. The Triassic/Jurassic boundary in Northeast Asia (Sedimentological and biotic features). *Les Cahiers de l'Université Catholique de Lyon, Série Sciences*, **3**: 191-205.
- Polubotko, I. V., Payevskaya, E. B. & Repin, Y. S. 2001. *Atlas of the Triassic invertebrates of Pamirs. Class Bivalvia*. A. Y. Rozanov & A. A. Shevyrev (eds.). Hayka, 190 pp.
- Popov, E. L., Bassett, M. G., Holmer, L. E. & Laurie, J. 1993. Phylogenetic analysis of higher taxa of Brachiopoda, *Lethaia* **26**: 1-5.
- Posenato, R. 1988. The Permian/Triassic boundary in the Western Dolomites, Italy. Review and Proposal. *Scienze della Terra*, **1** (3): 31-45.
- Posenato, R. 1989. Un' associazione oligotipica a *Neoschizodus ovatus* (Golgfuss) della formazione di werfen (Triassico inf. - Dolomiti). *3° simposio di ecologia e paleoecologia delle comunità Bentoniche*, 141-153.
- Posenato, R. 2002. Bivalves and other macrobenthic fauna from the Ladinian "Muschelkalk" of Punta del Lavatoio (Alghero, SW Sardinia). *Rendiconti della Società Paleontologica Italiana*, **1**: 185-196.

- Posenato, R. 2008a. Patterns of bivalve biodiversity from Early to Middle Triassic in the Southern Alps (Italy): Regional vs. global events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **261**: 145-159.
- Posenato, R. 2008b. Anisian (Middle Triassic) bivalves from the Dolomites (Italy). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **247** (1): 93-115.
- Posenato, R. & Avanzini, M. 2004. "Lithiotis" beds of the Rotzo Formation (Calcarei Grigi Group, Lower Jurassic) from Albaredo (Rovereto, Trento). *Studi Trent. Sci. Nat., Acta Geol.*, **81**: 23-28.
- Posenato, R. & Ietto, A. 1995. Late Triassic Megalodontidae from northern Calabria (Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **101** (3): 325-340.
- Posenato, R., Sciunnach, D. & Garzanti, E. 1996. First report of *Claraia* (Bivalvia) in the Servino Formation (Lower Triassic) of the Western Orobic Alps, Italy. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **102** (2): 201-210.
- Posenato, R., Simone, L., Urlichs, M. & Ibba, A. 2002. *The Ladinian Muschelkalk of Punta del Lavatoio (Alghero, NW Sardinia)*. *Rendiconti della Società Paleontologica Italiana*, **1**: 283-291.
- Posenato, R., Pelikán, P. & Hips, K. 2005. Bivalves and brachiopods near the Permian-Triassic boundary from the Bükk Mountains (Bálvány-North section, Northern Hungary). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **111** (2): 215-232.
- Poulton, T. P. 1976. Some lower Jurassic trioniid bivalves from southwestern British Columbia. *Bulletin - Geological Survey of Canada*, **256**: 41-53.
- Poulton, T. P. 1979. Jurassic trigonid bivalves from Canada and western United States of America. *Bulletin - Geological Survey of Canada*, **282**: 81 pp.
- Pozzi, R., Gelati, R. & Allasinaz, A. 1962. Osservazioni stratigrafiche e paleontologiche sulla bassa valle dello spöl (Livigno-Alpi Retiche). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **LXVIII** (1): 39-66.
- Pugaczewska, H. 1986. Bivalvia of the Polish Middle Jurassic and remarks on their paleoecology. *Acta Palaeontologica Polonica*, **31** (1-2): 27-83.
- Quintero, I., Almela, A., Gómez, E., Martínez, C. y Mansilla, H. 1977. El triás de facies germánica de Alpera. *Cuadernos de Geología Ibérica*, **4**: 447-454.
- Quiroz-Barroso, S. A. & Perrilliat, M. C. 1998. Pennsylvanian bivalves from the Ixtaltepec Formation, Mexico. *Journal of Paleontology*, **72** (6): 1011-1024.
- Rangel, C. 1978. Fosiles de Lircay-Uruto. *Boletín, Serie D: Estudios Especiales - Instituto Geológico Minero y Metalúrgico*, **6**: 35 pp.
- Rau, A. & Tongiorgi, M. 1966. I. Lamellibranchi Triassici del Verrucano dei Monti Pisani. Nuova Revisione. *Palaeontographia Italica*, **61** (31): 185-234.
- Raup, D. M. 1976a. Species diversity in the Phanerozoic: a tabulation. *Paleobiology*, **2**(4): 279-288.
- Raup, D. M. 1976b. Species diversity in the Phanerozoic: an interpretation. *Paleobiology*, **2**(4): 289-297.
- Raup, D. M. 1978. Cohort analysis of generic survivorship. *Paleobiology*, **4**: 1-15.
- Raup, D. M. 1979. Size of the Permian/Triassic bottleneck and its evolutionary implications. *Science*, **206**, 217-218.
- Raup, D. M. & Sepkoski, J. J., Jr. 1982. Mass extinctions in the marine fossil record, *Science*, **215**: 1501-1503.

- Raup, D. M. 1987. Mass extinction: a commentary. *Palaeontology*, **30** (1): 1-13.
- Raup, D. M. & Stanley, S. M. 1978. *Principles of Paleontology*, 2<sup>a</sup> ed., W. H. Freeman and Company, San Francisco, 481 pp.
- Reid, R. G. B. 1998. Chapter 5. Subclass Protobranchia. 235-247. In: P. L. Beesley, G. J. Ross & A. Wells (eds), *Mollusca: the southern synthesis. Fauna of Australia. Volume 5, Part A*. CSIRO Publishing, Melbourne, 563 pp.
- Repin, Y. S. 1996. New Late Triassic bivalves from Iran and a taxonomy of the Superfamily Spondylacea. *Paleontological Journal*, **30** (4): 363-369.
- Repin, Y. S. 2001. New taxa of Late Triassic Bivalve Mollusks from Central Iran. *Paleontological Journal*, **35** (3): 233-242.
- Retallack, G. J. & Ryburn, R. J. 1982. Middle Triassic deltaic deposits in Long Gully, near Otematata, north Otago, New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **12** (3): 207-227.
- Reyes, R. & Perez, E., 1980. *Quadratojaworskiella* nov., a Liassic subgenus of Trioniidae from Chile. *Pacific Geology*, **14**: 87-93
- Riccardi, A. C., Damborenea, S. E., Manceñido, M. O. y Ballent, S. C. 1991. Hettangian and Sinemurian (Lower Jurassic) biostratigraphy of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, **4** (3): 159-170.
- Riccardi, A. C., Damborenea, S. E., Manceñido, M. O., Scasso, R., Lanés, S. y Iglesia Llanos, M. P. 1997. Primer registro de Triásico marino fosilífero de la Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **52** (2): 228-234.
- Riccardi, A. C., Damborenea, S. E., Manceñido, M. O. & Iglesia Llanos, M. P. 2004. The Triassic/Jurassic boundary in the Andes of Argentina. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **110** (1): 69-76.
- Rieber, H. 1968. Die Artengruppe der *Daonella elongata* Mojs. aus der Grenzbitumenzone der mittleren Trias des Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz). *Paläontologie Zeitschrift*, **42** (1/2): 33-41.
- Rieber, H. 1969. Daonellen aus der Grenz-bitumenzone der mittleren Trias des Monte S. Giorgio (Kt. Tessin, schweiz). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **62** (2): 657-683.
- Riegraf, W. 1977. *Goniomya rhombifera* (Goldfuss) in the Posidonia Shales (Lias epsilon). *Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaeontologie, Monatshefte*, **7**: 446-448.
- Rocha-Campos, A. C. & Carvalho, R. G. 1975. Two new bivalves from the Permian "Eurydesma fauna" of eastern Argentina. *Boletim IG - Instituto de Geociencias da Universidade de Sao Paulo*, **6**: 185-191.
- Rohde, R. A. & Muller, R. A. 2005. Cycles in fossil diversity. *Nature*, **434**: 208-210.
- Rodland, D. L. & Bottjer, D. J. 2001. Biotic Recovery from the End-Permian Mass Extinction: Behavior of the Inarticulate Braquiopod *Lingula* as a Disaster Taxon. *Palaios*, **16**: 95-101.
- Rolfe, W. D. I. & Brett, D. W. 1969. Fossilization processes. In: G. Eglinton & M. T. J. Murphy (eds.), *Organic Geochemistry*, Springer-Verlag, Berlin, p. 213-244.
- Ros, S. & De Renzi, M. 2005. Preservation biases, rates of evolution and coherence of databases: Bivalvia as a study case. *Ameghiniana*, **42**(3): 549-558.
- Ros, S. & De Renzi, M. 2006. Expansion of the generic diversity of bivalves during the Triassic (I): some comments on biases of their record. In: N. Malchus & J. M.



- Pons (eds.), Abstracts and Posters of the "International Congress on Bivalvia" at the Universitat Autònoma de Barcelona, Spain, 22-27 July 2006, *Organisms Diversity and Evolution* 6, Electronic Supplement, **16** (1): 65-66 & poster <http://www.senckenberg.de/odes/06-16pt1.pdf>  
[http://www.senckenberg.de/odes/06-16/Ros and De Renzi Bivalves \(I\).pdf](http://www.senckenberg.de/odes/06-16/Ros and De Renzi Bivalves (I).pdf)
- Rossi Ronchetti, C. 1959. Il Trias in Lombardia. I. Lamellibranchi ladinici del grupo delle Grigne. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **LXV** (4): 269-357.
- Rossi Ronchetti, C. & Aallasinaz, A. 1965. Il Trias in Lombardia. (Studi geologici e paleontologici) XI. *Curionia*, nuovo genere di Lamellibranco Eterodonte triassico. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **71** (2): 351-412.
- Rossi Ronchetti, C. & Allasinaz, A. 1966. Il Trias in Lombardia. (Studi geologici e paleontologici) XX. *Pseudomyoconcha*, nuovo genere Triassico di Lamellibranchi Eterodonti. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **72** (4): 1083-1132.
- Roth, S., Cunningham, C., Leonard, K. & Voegeli, V. 1989. The paleoecology of a myalinid shell bed; Pennsylvanian of Kansas. *Abstracts with Programs - Geological Society of America*, **21** (1): 39.
- Ruban, D. A. 2006a. Diversity dynamics of the Triassic marine biota in the Western Caucasus (Russia): A quantitative estimation and a comparison with the global patterns. *Revue de Paléobiologie*, **25** (2): 699-708.
- Ruban, D. 2006b. Taxonomic diversity dynamics of the Jurassic bivalves in the Caucasus: Regional trends and recognition of global patterns. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **239**: 63-74.
- Runnegar, B. 1965. The bivalves *Megadesmus* Sowerby and *Astartila* Dana from the Permian of Eastern Australia. *Australian Journal of Earth Sciences*, **12** (2): 227-252.
- Runnegar, B. 1972. Late Paleozoic Bivalvia from South America: provincial affinities and age. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, Suplemento, Simposio Internacional sobre os Sistemas Carbonifero e Permico na Academia do Sul, **44**: 295-312.
- Runnegar, B. 1974. Evolutionary history of the bivalve subclass Anomalodesmata. *Journal of Paleontology*, **48**: 904-939.
- Runnegar, B. & Newell, N. D. 1974. *Edmondia* and the Edmondiacea shallow-burrowing Paleozoic Pelecypods. *American Museum Novitates*, **2533**: 1-19.
- Saadi, Z., Fedan, B., Laadila, M. & Kaoukaya, A. 2003. Les tidalites liasiques de la Haute Moulouya et du Moyen Atlas meridional (Maroc): dynamique sédimentaire et contexte paléogéographique. *Bulletin de l'Institut Scientifique*, Rabat, section Sciences de la Terre, **25**: 55-71.
- Saint-Seine, R. 1951. Mimétisme ou "pseudomorphose" chez des lamellibranches fixes sur échinides. *Bulletin de la Societe Geologique de France*, **6** (8): 653-656.
- Salomon, W. 1895. Geologische und palaeontologische Studien über die Marmolata. *Palaeontographica*, **42**: 1-210.
- Sanchez, T. M., 2002. Ordovician Bivalvia and Rostroconchia of Argentina: An updated synthesis. En: F. G. Aceñolaza (ed.), *Aspects on the Ordovician System. Serie Correlación Geológica*, **16**: 195-208.

- Sanin, V. Y. 1973. *Taimyrodon*; novyy rod paleotaksodont iz nizhnemelovykh otlozheniy na severe Sibiri. [*Taimyrodon*, a new genus of Paleotaxodonta from the lower Cretaceous of northern Siberia]. *Geologiya i Geofizika*, **9**: 92-98. [en Ruso]
- Sato, T. & Westermann, G. E. G. 1991. Jurassic taxa ranges and correlation charts for the Circum Pacific. 4. Japan and south-east Asia. *Newsletters on Stratigraphy*, **24** (1-2): 81-108.
- Savazzi, E. 1984. Functional morphology and autecology of *Pseudoptera* (Bakevelliid bivalves, Upper Cretaceous of Portugal). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **46**: 313-324.
- Savazzi, E. 1987. Geometric and functional constraints on bivalve shell morphology. *Lethaia*, **20**: 293-306.
- Savazzi, E. 1998. Constructional morphology of the bivalve *Pedum*. In: P. A. Johnston & J. W. Haggart (eds), *Bivalves: An Eon of Evolution. Paleobiological Studies Honoring Norman D. Newell*. University Calgary Press, p. 413-421
- Savazzi, E. 1999. Boring, Nestling and tube-dwelling bivalves. In: Savazzi, E. (ed.), *Functional Morphology of the invertebrate skeleton*, John Wiley & sons Ltd., 205-237.
- Savazzi, E. 2001. A review of symbiosis in the Bivalvia, with special attention to macrosymbiosis. *Paleontological Research*, **5** (1): 55-73
- Savazzi, E. 2005. The function and evolution of lateral asymmetry in boring endolithic bivalves. *Paleontological Research*, **9** (2): 169-187.
- Scandone, P. & Capoa de Bonardi, P. de 1966. Sulla posizione stratigrafica e l'età dei livelli a *Daonella* e ad *Halobia* in Lucania. *Bulletino della Società dei Naturalisti in Napoli*, **75**: 30-39.
- Scarlato, O. A. & Starobogatov, Y. I. 1979. General evolutionary patterns and the systematics of the Class Bivalvia. In: Morphology, Systematics and Phylogeny of Mollusks. *Transactions of the Zoological Institute, Academy of Sciences, USSR*, **80**: 5-38.
- Schatz, W. 2001a. Taxonomic significance of biometric characters and the consequences for classification and biostratigraphy, exemplified through moussoneliform daonellas (*Daonella*, Bivalvia; Triassic). *Paläontologische Zeitschrift*, **75** (1): 51-70.
- Schatz, W. 2001b. Revision der Untergattung *Daonella* (*Pichlerella*) (Bivalvia, Ladin). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **94**: 389-398.
- Schatz, W. 2005. Palaeoecology of the Triassic black shale bivalve *Daonella* -- new insights into an old controversy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **216**: 189-201.
- Schmidt, M. 1935. Fossilien der spanischen Trias. *Abhandlungen der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, **22**: 1-140.
- Schneider, J.A. 1995. Phylogeny of the Cardiidae (Mollusca, Bivalvia): Protocardiinae, Laevicardiinae, Lahilliinae, Tulongocardiinae subfam. n. and Pleuriocardiinae subfam. n. *Zoologica Scripta*, **24** (4): 321-346.

- Schneider, J. A. & Carter, J. G. 2001. Evolution and phylogenetic significance of Cardioidean shell microstructure (Mollusca, Bivalvia). *Journal of Paleontology*, **75** (3): 607-643.
- Scholz, A., Aberhan, M. & González-León, C. M. 2008. Early Jurassic bivalves of the Antimonio Terrane (Sonora, NW Mexico): Taxonomy, biogeography, and paleogeographic implications. In: R. B. Blodgett & G. D. Stanley (eds.), *The Terrane Puzzle: New Perspectives on Paleontology and Stratigraphy from the North American Cordillera. Geological Society of America Special Paper*, **442**: 267-310.
- Schubert, J. K. 1993. *Rebound from the Permian - Triassic mass extinction event: paleoecology of Lower Triassic carbonates in the Western U.S.A.* Tesis Doctoral. University of Southern California, 396 pp.
- Schubert, J. K. & Bottjer, D. J. 1995. Aftermath of the Permian-Triassic mass extinction event: Paleoecology of Lower Triassic carbonates in western USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **116**: 1-39.
- Scott, P. 1988. Initial settlement behaviour and survivorship of *Lithophaga bisulcata*. *Journal of Molluscan Studies*, **54**: 97-108.
- Seed, R. 1980. Shell growth and form in the Bivalvia. In: D. C. Rhoads & R. A. Lutz (eds), *Skeletal growth of aquatic organisms*, pp. 23-67, Plenum Press, New York, 750 pp.
- Seeling, J. & Bengtson, P. 1999. Cenomanian oysters from the Sergipe Basin, Brazil. *Cretaceous Research*, **20**: 747-765.
- Seguí, J. 1999. Una nueva *Pinna* (Bivalvia) del Triásico de Alcover-Montral. *Batalleria*, **9**: 21-22.
- Seilacher, A. 1954. Ökologie der Triassischen Muschel *Lima lineata* (SCHLOTH.) und ihrer Epöken. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie Monatshefte*, **4**: 163-183.
- Seilacher, A. 1972. Divaricate patterns in pelecypod shells. *Lethaia*, **5**: 325-343.
- Seilacher, A. 1984. Constructional morphology of bivalves: evolutionary pathways in primary versus secondary soft-bottom dwellers. *Palaeontology*, **27** (2): 207-237.
- Seilacher, A. 1990. Aberrations in bivalve evolution related to photo- and chemosymbiosis. *Historical Biology*, **3**: 289-311.
- Seilacher, A., Matyja, B. A. & Wierzbowski, A. 1985. Oyster beds: morphologic response to changing substrate conditions. In: U. Bayer & A. Seilacher (eds), *Sedimentary and evolutionary cycles*. In the Collection: Lecture notes in Earth sciences, p. 421-435.
- Senkowiczowa, H. 1985. The Roetian and Muschelkalk fauna in the Polish Lowlands. *Prace Instytutu Geologicznego*, **CXVII**: 5-41. [en polaco]
- Sepkoski, J.J.Jr. 1978. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity I. Analysis of marine orders. *Paleobiology*, **4** (3): 223-251.
- Sepkoski, J.J.Jr. 1981. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. *Paleobiology*, **7** (1): 36-53.
- Sepkoski, J. J. Jr. 1982. A compendium of fossil marine families. *Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology*, **51**: 1-125.
- Sepkoski, J.J.Jr. 1984. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinctions. *Paleobiology*, **10** (2): 246-267.

- Sepkoski, J. J., Jr. 1992. A compendium of fossil marine animal families, 2nd ed. *Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology*, **83**: 1-156.
- Sepkoski, J. J. Jr. 1993. Ten years in the library: new data confirm paleontological patterns. *Paleobiology*, **19**: 43-51.
- Sepkoski, J. J., Jr. 2002. A compendium of fossil marine animal genera. D. Jablonski & M. Foote (eds.). *Bulletins of American Paleontology*, **363**: 560 pp.
- Sephton, M. A., Amor, K., Franchi, I. A., Wignall, P. B., Newton, R. & Zonneveld, J. P. 2002. Carbon and nitrogen isotope disturbances and an end-Norian (Late Triassic) extinction event. *Geology*, **30** (12): 1119-1122.
- Sey, I. I., Repin, Y. S., Kalacheva, E. D., Okuneva, T. M., Paraketsov, K. V. & Polubotko, I. V. 1981. Eastern Russia. In: G. E. G. Westermann (ed.), *The Jurassic of the Circum-Pacific*, p. 225-245. World and Regional Geology 3, Cambridge University Press
- Sha, J. 1991a. Fossils and Paleoenvironment of the Hoh Xil Region. *Chinese Journal of Arid Land Research*, **4** (3): 215-221.
- Sha, J. (ed.) 1995. *Palaeontology of the Hoh Xil Region, Qinghai*. The series of comprehensive scientific expedition to the Hoh Xil Region. Science Press, Beijing China, p. 1-177.
- Sha, J. 1996. Antitropicality of the Mesozoic Bivalves. In: Z. H. Pang *et al* (eds.), *Advances in Solid Earth Sciences*. Science Press, p. 90-98.
- Sha, J. 1998. Characteristics of stratigraphy and palaeontology of Hohxil, Qinghai: Geographic significance. *Acta Palaeontologica Sinica*, **37** (1): 85-96.
- Sha, J. 2002. Distribution patterns of the Jurassic ostreids (Bivalvia) from Tanggula of China. *Science in China, Series D*, **44** Supp: 112-120.
- Sha, J. 2003. Plankton and pseudoplankton of the marine mesozoic bivalves. *Acta Palaeontologica Sinica*, **42** (3): 408-416.
- Sha, J. & Fürsich, F. T. 1993. Biostratigraphy of the Upper Jurassic – Lower Cretaceous bivalves *Buchia* and *Aucellina* of eastern Heilongjiang, northeast China. *Geological Magazine*, **130** (4): 533-542.
- Sha, J. & Fürsich, F. T. 1994. Bivalve faunas of eastern Heilongjiang, Northeastern China. II. The Late Jurassic and Early Cretaceous buchiid fauna. *Beringeria*, **12**: 3-93.
- Sha, J. & Grant-Mackie, J. A. 1996. Late Permian to Miocene bivalve assemblages from Hohxil, Qinghai-Xizang Plateau, China. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, **26** (4): 429-455.
- Sha, J., Chen, C. & Qi, L. 1990. Bivalves of the Middle and Late Triassic in Yushu Region, Qinghai. In: *Devonian-Triassic stratigraphy and palaeontology from Yushu Region of Qinghai, China*. Part I. Qinghai Institute of Geological Sciences, Nanjing Institute of Geology and palaeontology. Academia Sinica, Nanjing University Press, 133-234.
- Sha, J., Fürsich, F. T., Smith, P. L. & Wang, L. 1998. Palaeotaxodonta, Pteriomorpha, and Isofilibranchia (Bivalvia) from the Jurassic of the main ridge of the Tanggula Mountains, Qinghai – Xizang Plateau, China. *Beringeria*, **21**: 3-55.
- Sha, J., Smith, P. L. & Fürsich, F. T. 2002. Jurassic Ostreoida (Bivalvia) from China (Tanggula Mountains, Qinghai-Xizang Plateau) and their paleobiogeographic context. *Journal of Paleontology*, **76** (3): 431-446.

- Sha, J., Johnson, A. L. A. & Fürsich, F. T. 2004. From deep-sea to high mountain ranges: palaeogeographic and biotic changes in Hohxil, the source area of the Yangtze River (Tibet Plateau) since the Late Palaeozoic. *Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaeontologie, Abhandlungen*, **233**: 169-195.
- Sha, J., Lin, L., Zhu, L., Pang, Y. Fu, X. & Wang, X. 2005. Distribution pattern of Late Triassic *Pergamidia* (Bivalvia) and its significance. *Geo-Temas*, **8**: 189-191.
- Shen, S., He, X. & Shi, G. 1995. Biostratigraphy and correlation of several Permian-Triassic boundary sections in southwestern China. *Journal of Southeast Asian Earth Sciences*, **12** (1-2): 19-30.
- Shen, S., Cao, C., Henderson, C. M., Wang, X., Shi, G. R., Wang, Y. & Wang, W. 2006. End-Permian mass extinction pattern in the northern peri-Gondwanan region. *Palaeoworld*, **15**: 3-30.
- Silberling, N. J. 1961. Upper Triassic marine mollusks from the Natchez Pass Formation in Northwestern Nevada. *Journal of Paleontology*, **35** (3): 535-542.
- Silberling, N. J. & Nichols, K. M., 1982. Middle Triassic molluscan fossils of biostratigraphic significance from the Humboldt Range, northwestern Nevada. *U S Geological Survey Professional Paper*, **1207**: 1-77.
- Silberling, N. J., Grant-Mackie, J. A. & Nichols, K. M. 1997. The Late Triassic bivalve *Monotis* in accreted terranes of Alaska. *U.S. Geological Survey Bulletin*, **2151**: 1-21.
- Simoes, M. G. & Fittipaldi, F. C. 1987. Bivalves do Grupo Passa Dois, Permiano da Bacia do Paraná: Sinopse das pesquisas. *Atas do 6º Simposio Regional de Geologia, SBG/SP, Rio Claro*, p. 281-295.
- Simoes, M. G., Marques, A. C., Mello, L. H. & Anelli, L. E. 1997. Phylogenetic analysis of the genera of extinct family Megadesmidae (Bivalvia, Anomalodesmata), with remarks on its paleoecology and taxonomy. *Journal of Comparative Biology*, **2** (2): 75-90.
- Simoes, M. G., Rocha-Campos, A. C. & Anelli, L. E. 1998. Paleocology and Evolution of Permian bivalve faunas (Parana basin) in Brazil. In: P. A. Johnston & J. W. Haggart (eds.). *Bivalves: An Eon of Evolution - Paleobiological Studies Honoring Norman D. Newell*. University of Calgary Press, p. 443-452.
- Simpson, G. G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*, reimpressão de 1984. Columbia University Press, Nueva York, 237 pp.
- Singh, C. S. P. & Kanjilal, S. 1977. *Habonucula*, a new nuculid (Bivalvia) genus from Jurassic rocks of Kutch (Gujarat), W. India. *Journal of the Geological Society of India*, **18** (4): 189-193.
- Sirna, G. 1968. Fossili retici dei Monti di Amelia (Umbria). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **74** (3): 747-802.
- Skelton, P. W. 1978. The evolution of functional design in rudists (Hippuritacea) and its taxonomic implications. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **284**: 305-318.
- Skelton, P.W. and Benton, M.J. 1993. Mollusca: Rostroconchia, Scaphopoda and Bivalvia. In: M. J. Benton (ed.), *The Fossil Record 2*. Chapman and Hall, London, pp. 237-263.
- Skelton, P. W., Crame, J. A., Morris, N. J. & Harper, E. M. 1990. Adaptive divergence and taxonomic radiation in post-Palaeozoic bivalves. In: P. D. Taylor & G. P.



- Larwood (eds.), *Major evolutionary radiations*. The Systematics Association Special Volume, **42**: 91-117.
- Skwarko, S. K. 1967. First Upper Triassic and ?Lower Jurassic marine Mollusca from New Guinea. In: Mesozoic Mollusca from Australia and New Guinea. *Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics*, **75**: 41-82.
- Skwarko, S. K. 1983. *Somareoides hastatus* (Skwarko), a new Late Triassic bivalve from Papua New Guinea. *Bureau of Mineral Resources, Australia, Bulletin*, **217**: 67-71.
- Smith, A. B. and Xu, J. 1988. Palaeontology of the 1985 Geotraverse, Lhasa to Golmud. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London A*, **327**: 53-105.
- Smith J. P. 1927. Upper Triassic Marine Invertebrate faunas of North America. *U. S. Geological Survey Professional Paper*, 141: 1-262.
- Smith, P. L. & Tipper, H. W. 1986. Plate tectonics and paleobiogeography: Early Jurassic (Pliensbachian) endemism and diversity. *Palaios*, **1** (4): 399-412.
- Solé, R. V., Bascompte, J. & Manrubia, S. C. 1996. Extinction: bad genes or weak chaos? *Proceedings of the Royal Society of London, Biological sciences*, **263**: 1407-1413.
- Stampfli, G. M. & Borel, G. D. 2002. A plate tectonic model for the Paleozoic and Mesozoic constrained by dynamic plate boundaries and restored synthetic oceanic isochrones. *Earth and Planetary Science Letters*, **196**: 17-33.
- Stampfli, G. M. & Borel, G. D. 2004. The TRANSMED Transects in Space and Time: Constraints on the Paleotectonic Evolution of the Mediterranean Domain. In: W. Cavazza, Roure, F., Spakman, W., Stampfli, G.M., Ziegler, P.A. (eds.), *The TRANSMED Atlas. The Mediterranean Region from Crust to Mantle*. Mediterranean Consortium for the 32nd International Geological Congress, p. 53-80.
- Stampfli, G. M., Mosar, J., Favre, P., Pillecuit, A. & Vannay, J. C., 2001. Permo-Mesozoic evolution of the western Tethys realm: the Neo-Tethys East Mediterranean Basin connection. In: P. A. Ziegler, W. Cavazza, A. H. F. Robertson & S. Crasquin-Soleau (eds.), *Peri-Tethys Memoir 6: Peri-Tethyan Rift/Wrench Basins and Passive Margins*. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, **186**: 51-108.
- Stanley, G. D., Gonzalez-León, C., Sandy M. R., Senowbari-Daryan, B., Doyle, P., Tamura, M. & Erwin, D. H. 1994. Upper Triassic Invertebrates from the Abtimonio Formation, Sonora, Mexico. *Journal of Paleontology*, Memoir 36, **68** (4): 33 pp.
- Stanley, S. M. 1968. Post-Paleozoic adaptive radiation of infaunal Bivalve molluscs- A consequence of mantle fusion and siphon formation. *Journal of Paleontology*, **42** 1 214-229.
- Stanley, S. M. 1969. Bivalve mollusk burrowing aided by discordant shell ornamentation. *Science*, **166**: 634-635.
- Stanley, S. M. 1970. *Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca)*. Geological Society of America, Memoir **125**: 296 pp.
- Stanley, S. M. 1972. Funcional morphology and evolution of byssally attached bivalve Mollusks. *Journal of Paleontology*, **46** (2): 165-212.

- Stanley, S. M. 1975. Why clams have the shape they have: an experimental analysis of burrowing. *Paleobiology*, **1**:48-58.
- Stanley, S. M. 1977. Coadaptation in the Trigoniidae, a remarkable family of burrowing bivalves. *Palaeontology*, **20** (4): 869-899.
- Stanley, S. M. 1978. Aspects of the adaptive morphology and evolution of the Trigoniidae. *Philosophical Transactions of Royal Society of London B*, **284**: 247-258.
- Stanley, S. M. 1981. Infaunal survival: alternative functions of shell ornamentation in the Bivalvia (Mollusca). *Paleobiology*, **7** (3): 384-393.
- Stanley, S. M. 1988. Adaptive Morphology of the Shell in Bivalves and Gastropods. In: E. R. Trueman & M. R. Clarke (eds), *The Mollusca. Form and Function*. Academic Press, Inc., **11**: 105-141.
- Stefanov, At. 1942. Die fauna aus der Trias von Golo-Bardo in SW Bulgarien. 3 Lamelibranchiata. *Review of the Bulgarian Geological Society*, **XIV** (1): 1-11.
- Stefanov, S. 1963. Vertreter der familie Halobiidae aus dem Ladin von Golo-Bardo (SW Bulgarien). *Travaux sur la Géologie de Bulgarie. Serie Paleontologie*, **5**: 89-107.
- Sterren, A. F. 2000. Moluscos bivalvos en la Formación Río del Peñón (Carbonífero Tardío - Pérmico Temprano), provincia de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, **37** (4): 421-438.
- Sterren, A. F., 2004. Bivalvos permicos de la formacion Tupe en la Quebrada de la Herradura, provincia de San Juan. *Ameghiniana*, **41** (4): 57-74.
- Stewart, F. J. & Cavanaugh, C. M. 2006. Bacterial endosymbioses in Solemya (Mollusca: Bivalvia) – Model systems for studies of symbiont-host adaptation. *Antonie van Leeuwenhoek*, **90**: 343-360.
- Stiller, F. 2000. Two early Millericrinids and an unusual Crinoid of uncertain systematic position from the lower Upper Anisian (Middle Triassic) of Qingyan, Southwestern China. *Journal of Paleontology*, **74** (1): 32-51.
- Stiller, F. 2006. Early Jurassic shallow - marine bivalves from Xiaping, southern Hunan, China. *Palaeontographica Abteilung A*, **274**: 1-70.
- Stiller, F. & Chen, J. 2004. *Eophilobryoidella sinoanisica* new genus and species, an early philobryid bivalve from the Upper Anisian (Middle Triassic) of Qingyan, Southwestern China. *Journal of Paleontology*, **78** (2): 414-419.
- Stiller, F. & Chen, J. 2006. New Mysidiellidae (Bivalvia) from the Anisian (Middle Triassic) of Qingyan, South-West China. *Palaeontology*, **49** (1): 213-227.
- Stoppani, A. 1860-65. Géologie et paléontologie des conches à *Avicula contorta* en Lombardie. *Paleontologie Lombarde*, **3**: 1-267.
- Suarez, M. & Dalenz, A. 1993. Pteriomorphia (Bivalvia) Noriano de la Formacion Vitiacua, del area de Villamontes (Tarija). In: R. Suarez-Soruco (ed.). Fosiles y Facies de Bolivia. Vol. II Invertebrados y Paleobotanica. *Revista Técnica de YPF*, **13-14** (1-4): 155-160.
- Sugawara, K. & Kondo, Y. 2004. Brackish and shallow-marine benthic associations of the Lower Jurassic Nirano Formation in the Shizugawa area, South Kitakami Belt, Northeast Japan. *Research Reports of the Kochi University (Natural Science)*, **53**: 21-40.

- Szente, I. 1997. Bivalve assemblages from the Middle Triassic Muschelkalk of the Mecsek Mts, South Hungary: An overview. *Acta Geologica Hungarica*, **40** (4): 411-424.
- Szente, I. 1998. Early Jurassic bivalves from the Gerecse Mts. and Tata (Hungary). *Foldtani Kozlony*, **128** (2): 223-235.
- Tamura, M. 1959. Taxodonta and Isodonta from the Upper Jurassic Sakamoto Formation in central Kyushu, Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japa, New Series*, **34**: 53-64.
- Tamura, M. 1973. Pectinids from Malayan Triassic. Contributions to the geology and palaeontology of Suetheast Asia, CXX. *Geology and Palaeontology of Southeast Asia*, **12**: 115-131.
- Tamura, M. 1981. Preliminary report on the Upper Triassic Megalodonts discovered in South Kyushu, Japan. *Proceedings of the Japan Academy, Series B: Physical and Biological Sciences*, **57**: 290-295.
- Tamura, M. 1990. The distribution of Japanese Triassic bivalve faunas with special reference to parallel distribution of inner Arcto-Pacific fauna and outer Tethyan fauna in Upper Triassic. In: K. Ichikawa, S. Mizutani, I. Hara, S. Hada & A. Yao (eds): *Pre-Cretaceous Terranes of Japan*. Publication IGCP Project **224**, 347-359.
- Tamura, M. 1996. Upper Triassic Tethyan bivalves from Japan and trigonian bioprovinces. In: G. Braga, F. Finotti & G. Piccoli (eds), *Reports of shallow Tethys 4; International Symposium. Proceedings of the International Symposium on Shallow Tethys 4*, p. 185-198.
- Tamura, M. & McRoberts, C. A. 1993. A new species of *Myophorigonia* from the Upper Triassic of Oregon, with a reference to the Minetrigoniidae of the circum-Pacific. *Memoirs of the Faculty of Education, Kumamoto University, Natural Science*, **42**: 29-34.
- Tamura, M. & Nishimura, E. 1994. Description Upper Triassic *Kyushutrigonia hachibarensis*, new genus and new species with revision of Trigonian species from Sambosan terrane, Japan. *Memoirs of the Faculty of Education Kumamoto University Natural Science*, **43**: 15-23.
- Tamura, M., Hashimoto, W., Igo, H., Ishibashi, T., Iwai, J., Kobayashi, T., Koike, T., Pitakpaivan, K., Sato, T. & Yin, E. 1975. The Triassic System of Malaysia, Thailand and some adjacent areas. In: T. Kobayashi & R. Toriyama (eds.), *Contributions to the Geology and Palaeontology of Southeast Asia*, CLI. *Geology and Palaeontology of Southeast Asia*, **XV**: 103-149.
- Tamura, M., Kawada, S., Takeda, A., Oguri, H., Saito, T., Tsuchida, K. & Inoue, M. 1978. A find of Triassic molluscs from the Buko Limestone Formation, Chichibu, Saitama Prefecture. *Proceedings of the Japan Academy. Series B: Physical and Biological Sciences*, **54** (2): 41-44.
- Tanabe, K. 1983. Mode of life of an inoceramid bivalve from the Lower Jurassic of West Japan. *Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaeontologie, Monatshefte*, **7**: 419-428.
- Tanaka, H. 1989. Mesozoic formations and their moluscan faunas in the Haidateyama area, Oita Prefecture, southwest Japan. *Journal of Science of the Hiroshima University, Series C: Geology and Mineralogy*, **9** (1):1-45.

- Tang, Z., Yao, H., Niu, Z., Duan, Q., Zhao, X. & Wang, J. 2007. Preliminary discussion on bivalves assemblages and their environments of the Bagong Formation of Upper Triassic in Geladandong area, Yangtze Source Region. *Journal of Palaeogeography*, **9** (1): 59-68.
- Tanner, L. H., Lucas, S. G. & Chapman, M. G. 2004. Assessing the record and causes of Late Triassic extinctions. *Earth-Science Reviews*, **65**: 103-139.
- Tashiro, M. 1986. Lower Cretaceous bivalves from the Sakawa area, Shikoku. *Transactions and Proceedings of Palaeontological Society of Japan, New Series*, **142**: 366-392.
- Taylor, D. G. & Guex, J. 2002. The Triassic/Jurassic System boundary in the Hohn Day Inlier, east-central Oregon. *Oregon Geology*, **64** (1): 3-28.
- Taylor, J. D. & Glover, E. A. 2000. Functional anatomy, chemosymbiosis and evolution of the Lucinidae. In: E. M. Harper, J. D. Taylor & J. A. Crame (eds), *Evolutionary Biology of the Bivalvia*. Geological Society, London, *Special Publications*, **177**: 207-225.
- Taylor, J. D. & Glover, E. A. 2006. Lucinidae (Bivalvia) - the most diverse group of chemosymbiotic molluscs. In: Rüdiger Bieler FLS (ed.), *Bivalvia - a look at the Branches*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **148**: 421-438.
- Taylor, J. D., Kennedy, W. J. & Hall, A. 1969. The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. Introduction. Nuculacea-Trigonacea. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology Series, Supplement*, **3**: 1-125.
- Taylor, J. D., Kennedy, W. J. and Hall, A. D. 1973. The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. II. Lucinacea-Clavagellacea, conclusions. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology Series*, **22**: 225-294.
- Taylor, J. D., Cleevely, R. J. & Morris, N. J. 1983. Predatory gastropods and their activities in the Blackdown Geensand (Albian) of England. *Palaeontology*, **26** (3): 521-553.
- Taylor, J. D., Williams, S. T., Glover, E. A. & Dyal, P. 2007a. A molecular phylogeny of heterodont bivalves (Mollusca: Bivalvia: Heterodonta): new analyses of 18S and 28S rRNA genes. *Zoologica Scripta*, **36** (6): 587-606.
- Taylor, J. D., Williams, S. T. & Glover, E. A. 2007b. Evolutionary relationships of the bivalve family Thyasiridae (Mollusca: Bivalvia), monophyly and superfamily status. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, **87**: 565-574.
- Taylor, P. D. & Wilson, M. A. 2003. Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth-Science Reviews*, **62**: 1-103.
- Teichert, C. 1990. The Permian-Triassic boundary revisited. In: E. G. Kauffman & O.H. Walliser (eds.), *Extinction Events in Earth History: Lecture Notes in Earth Sciences*, **30**: 199-238.
- Teichert, C., Kummel, B. & Sweet, W. C. 1973. Permian – Triassic strata, Kuh-e-Ali Bashi, northwestern Iran. *Bulletin of Museum of Comparative Zoology*, **145** (8): 359-472.
- Tëmkin, I. 2006a. Morphological perspective on the classification and evolution of Recent Pterioidea (Mollusca: Bivalvia). In: Rüdiger Bieler FLS (ed.), *Bivalvia - a look at the Branches*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **148**: 253-312.
- Termier, G. & Verriez, J. J. 1973. Les Bivalves carniers d'Atalanti (Locride, Grece). *Annales - Societe Geologique du Nord*, **93** (2): 157-162.

- Termier, H., Termier, G. & Vachard, D. 1977. Monographie paléontologique des affleurements Permien du Djebel Tebaga (Sud Tunisien). *Palaeontographica Abteilung A*, **156** (1-3): 109 pp.
- Terranini, D. 1958. Studio paleontologico sul Norico di Songazzo (Bergamo). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **64** (2): 143-182.
- Tevesz, M. J. S. 1975. Structure and habits of the 'living fossil' pelecypod *Neotrigonia Lethaia*, **8**: 321-327.
- Thomas, R. D. K. 1978. Shell form and the ecological range of living and extinct Arcoida. *Paleobiology*, **4** (2): 181-194.
- Tichy, G. 1970. Typen-Katalog. Verzeichnis der in der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien aufbewahrten Typen sowie der Abbildungs-originale. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, **74**: 607-655.
- Tichy, G. 1974. Ueber Vorkommen und Altersstellung von *Pachyrisma (Pachyrisma) Leonardii* (RUGGIERI, 1959) von SCIACCA (Sizilien). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **80** (4): 603-164.
- Tichy, G. 1975. Fossilfunde aus dem Hauptdolomit (Nor, Trias) der östlichen Gailtaler Alpen (Kärnten, Österreich). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, **79**: 57-100.
- Tichy, G. 1980a. Gastropoden und Bivalven aus dem Karnischen Ramsaudolomit südlich von Bad Reichenhall (Oberbayern, Bundesrepublik Deutschland). *Geologie Paläontologie Mitteilungen Innsbruck.*, **9**: 221-238.
- Tichy, G. 1980b. Zur Stratigraphie und Ontogenese von *Neomegalodon (N.) triqueter triqueter* (WULFEN, 1793) (Bivalvia) aus der Trias der Gailtaler Alpen (Kärnten, Österreich). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, **83**: 303-328.
- Tichy, G. & Schramm, J. M. 1983. Fossilfunde aus dem Hauptdolomit (Trias: Nor) der nördlichen Osterhorn-gruppe (Salzburg, Österreich). *Jahrbuch der geologischen Bundesanstalt*, **126** (2): 289-293.
- Todd, J. A. & Palmer, T. J. 2002. The Jurassic bivalve genus *Placunopsis*: new evidence on anatomy and affinities. *Palaeontology*, **45** (3): 487-510.
- Tokuyama, A. 1959a. "Bakevellia" and "Edentula" from the late Triassic Mine series in west Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan. New Series*, **35**: 147-155.
- Tokuyama A. 1959b. Late Triassic Pelecypod Fauna of the Aso Formation in West Japan. *Japanese Journal of Geology and Geography*, **31** (1): 23-38.
- Tomašových, A. 2004. Microfacies and depositional environment of an Upper Triassic intra-platform carbonate basin: the Fatric Unit of the West Carpathians (Slovakia). *Facies*, **50**: 77-105.
- Tomašových, A. 2006a. Brachiopod and bivalve ecology in the Late Triassic (Alps, Austria): onshore-offshore replacements caused by variations in sediment and nutrient supply. *Palaaios*, **21**: 344-368.
- Tomašových, A. 2006b. Linking taphonomy to community-level abundance: Insights into compositional fidelity of the Upper Triassic shell concentrations (Eastern Alps). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **235**: 355-381.



- Tomašových, A. 2006c. Differential effects of environmental factors on ecology of brachiopods and bivalves during the Late Triassic and Jurassic. Doctoral Thesis. Universität Würzburg, 430 pp.
- Tong, J. 2005. Studies on the Triassic in Chaohu, Anhui Province, China. *Albertiana*, **32**: 57-63.
- Tong, J. & Liu, Z. 2000. The Middle Triassic stratigraphy and sedimentary paleogeography of South China. *Albertiana*, **24**: 37-47.
- Tong, J. & Yin, H. 2002. The Lower Triassic of South China. *Journal of Asian Earth Sciences*, **20**: 803-815.
- Tong, J., Zakharov, Y. D., Orchard, M. J., Yin, H. & Hansen, H. J. 2004. Proposal of Chaohu Section as the GSSP Candidate of the Induan-Olenekian Boundary. *Albertiana*, **29**: 13-25.
- Tong, J., Wu, S., Li, Z., Guo, G. & Zhang, J. 2006. Lower Triassic bivalves from Chaohu, Anhui Province, China. *Albertiana*, **34**: 42-51.
- Tozer, E.T. 1961. Triassic stratigraphy and faunas Queen Elizabeth Islands, Arctic Archipelago. *Geological Survey of Canada, Memoir* **316**: 116 pp.
- Tozer, E. T. 1962. Illustrations of Canadian fossils. Triassic of western and Arctic Canada. *Geological Survey of Canada Paper*, **62-19**: 1-26.
- Tozer, E. T. 1970. Marine Triassic faunas. In: Bamber and others (eds), *Biochronology: standard of Phanerozoic time*, **XI**: 633-640.
- Trechmann, C. T. 1918. The Trias of New Zealand. *Quarter Journal Geological Society*, **73** (3): 165-246.
- Tronkov, D.A. & Damyanov, Z.K. 1993. Triassic fossil remains in the siderite ore of the Kremikovci iron-ore deposit. *Geologica Balcanica*, **23** (5): 34.
- Tunncliff, S.P. 1987. Caradocian bivalve molluscs from Wales. *Palaeontology*, **30**: 677-690.
- Turculet, I. 1988. Précisions bionomiques concernant l'espèce *Chlamys (Praechlamys) subalternicostata* (Bittner, 1901; bivalvia, Trias). *Analele stiintifice ale Universitatii, Al. I. Cuza" din Iasi*, **34** (2): 34-36.
- Twitchett, R. J. 1999. Palaeoenvironments and faunal recovery after the end-Permian mass extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **154**: 27-37.
- Twitchett, R. J. 2006. The palaeoclimatology, palaeoecology and palaeoenvironmental analysis of mass extinction events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **232**: 190-213.
- Twitchett, R. J., Krystyn, L., Baud, A., Wheelley, J. R. & Richoz, S. 2004. Rapid marine recovery after the end-Permian mass-extinction event in the absence of marine anoxia. *Geology*, **32** (9): 805-808.
- Ubukata, T. 2000. Theoretical morphology of hinge and shell form in Bivalvia: geometric constraints derived from space conflict between umbones. *Paleobiology*, **26** (4): 606-624.
- Ürlichs, M. 1978. Über zwei alpine Ammoniten aus dem Oberer Muschelkalk SW-Deutschlands. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (Geologie und Paläontologie), Serie B*, **39**: 13 pp.

- Úrlich, M. 1992. Vermeintlicher Zwergwuchs bei Muscheln aus dem untersten Trochitenkalk (Oberer Muschelkalk, Mitteltrias) Württembergs. *Carolinea*, **50**: 9-26.
- Úrlich, M. & Tichy, G. 1998. Correlation of the Bleiglanzbank (Gipskeuper, Grabfeld Formation) of Germany with Upper Ladinian beds of the Dolomites (Italy). In: G. H. Bachmann & I. Lerche (eds.), *Epicontinental Triassic*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller) Stuttgart. Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, **2** (9-10): 997-1007.
- Valls, J., Comas-Rengifo, M. J. y Goy, A. 2004. Bivalvos del Pliensbachiense en la Sección de Almonacid de la Cuba (Cordillera Ibérica, España). *Coloquios de Paleontología*, **54**: 145-178.
- Végh Neubrandt E. 1969. Bemerkungen zur Gattung *Paramegalodus* und Aufstellung des neuen Genus *Rhaetomegalodon*. *Anzeiger der Oesterreichischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, **106** (1-14): 120-125.
- Végh Neubrandt, E., Dumont, J. F., Gutnic, M., Marcoux, J., Monod, O. & Poisson, A. 1976. Megalodontidae du Trias supérieur dans la Chaîne Taurique (Turquie meridionale). *Geobios*, **9** (2): 199-222.
- Venzo, S. 1942. *Trigonia (Laevitrigonia) stefaninii* n.sp. del batoniano dell'Oltregiuba; revisione del sottogenere e sua distribuzione. *Atti della Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale de Milano*, **81**: 210-229.
- Vera, J. A. 1994. *Estratigrafía. Principios y Métodos*. Ed. Rueda, Madrid, 806 pp.
- Vermeij, G. J. 1977. The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators, and grazers. *Paleobiology*, **3**: 245-258.
- Vermeij, G. J. 1983. Traces and trends in predation with special reference to bivalved animals. *Palaeontology*, **26**: 455-465.
- Vía, L. y Villalta, J. F. 1975. Restos de crustáceos decápodos en el Triásico de Montral-Alcover (Tarragona). *Boletín Geológico y Minero*, **LXXXVI-V**: 485-497.
- Vía, L., Villalta, J. F. y Esteban, M. 1977. Paleontología y Paleoecología de los yacimientos fosilíferos del Muschelkalk Superior entre Alcover y Mont-ral (Montañas de Prades, Provincia de Tarragona). *Cuadernos de Geología Ibérica*, **4**: 247-256.
- Villamil, T., Kauffman, E. G. & Leanza, H. A. 1998. Epibiont habitation patterns and their implications for life habits and orientation among trigoniid bivalves. *Lethaia*, **31**: 43-56.
- Virgilli, C. 1958. El triásico de los Catalánides. *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, **69**: 1-831.
- Vogel, K. 1975. Endosymbiotic algae in rudists. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **17**: 327-332.
- Vokes, H. E. 1945. Supraspecific groups of the Pelecypod Family Corbulidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **86** (1): 1-32.
- Vokes, H. E. 1956. Notes on the Nucinellidae (Pelecypoda) with description of a new species from the Eocene of Oregon. *Journal of Paleontology*, **30** (3): 652-671.
- Vokes, H. E. 1980. Genera of the Bivalvia: a Systematic and Bibliographic Catalogue (Revised and Updated). *Paleontological Research Institution*, Ithaca, N.Y., 307 pp.

- Voronetz, N. S. 1936. Mezozoiskaya fauna Kharaulakhskogo khrebta. *Transactions of the Arctic Institution*, **37**: 7-36. [en ruso]
- Vörös, A. 1971. The lower and middle Jurassic bivalves of the Villany Mountains. *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis de Rolando Eoetvoes Nominatae, Sectio Geologica*, **14**: 167-208.
- Vörös, A. 1981. A survey of the Rhaetian (Upper Triassic) Bivalvia from Borzavár (Bakony Mts., Hungary). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, **73**: 33-54.
- Vörös, A. & Pálffy, J. 2002. New data to the stratigraphy of the Pelsonian Substage at Köveskál (Middle Triassic, Balaton Highland, Hungary). *Fragmenta Palaeontologica Hungarica*, **20**: 53-60.
- Vu Khuc, D. 1977a. A revision of certain bivalve genera from the Upper Triassic of North Vietnam. *Doklady Akademia Nauk USSR*, **232** (3): 676-679.
- Vu Khuc, D. 1977b. The new genus *Songdaella* (Bivalvia) from the Upper Triassic of North Vietnam. *Paleontological Journal*, **11** (2): 179-187.
- Vu Khuc, D. & Tran Huyen, D. 1998. Triassic correlation of the Southeast Asian mainland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **143**: 285-291.
- Waagen, L. 1907. Die Lamellibranchiaten der Pachycardientuffe der Seiser Alm. *Abhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt*, **XVIII** (20): 1-180.
- Waller, T. R. 1978. Morphology, morphoclines and a new classification of the Pteriomorphia (Mollusca: Bivalvia). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **284**: 345-365.
- Waller, T. R. 2006. Phylogeny of families in the Pectinoidea (Mollusca: Bivalvia): importance of the fossil record. In: Rüdiger Bieler FLS (ed.), *Bivalvia - a look at the Branches. Zoological Journal of the Linnean Society*, **148**: 313-342.
- Waller, T. R. & Marinovich, L. Jr. 1992. New species of *Camptochlamys* and *Chlamys* (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae) from near the Cretaceous/Tertiary boundary at ocean point, north slope, Alaska. *Journal of Paleontology*, **66** (2): 215-227.
- Waller, T. R. & Stanley, G. D. Jr. 1998. New marine Middle Triassic bivalves from the New Pass Range, west-central Nevada. *Abstracts with Programs - Geological Society of America*, **30** (7): 287.
- Waller, T. R. & Stanley, G. D. Jr. 2005. Middle Triassic Pteriomorphian Bivalvia (Mollusca) from the New Pass Range, West-Central Nevada: Systematics, Biostratigraphy, Paleoecology and Paleobiogeography. *Journal of Paleontology, Memoir 61*, **79** (1): 64 pp.
- Walter, J. C. 1953. Paleontology of Rustler Formation, Culberson County, Texas. *Journal of Paleontology* **27** (5): 679-702.
- Walther, K. 1927. Buntsandstein und Muschelkalk Umgebung von Jena. Ed. Verlag von Gustav Fischer in Jena, **2**: 47.
- Wang, M. 1993. Bivalve fauna from Uppermost Permian and Lowermost Triassic of Fenghai, Yong'an, Fujian. *Acta Palaeontologica Sinica*, **32** (4): 458-476.
- Wang, X., Bachmann, G. H., Hagdorn, H., Sanders, P. M., Cuny, G., Chen, X., Wang, C., Chen, L., Cheng, L., Meng, F. & Xu, G. 2008. The Late Triassic black shales of the Guanling Area, Guizhou Province, South-West China: a unique marine reptile and pelagic crinoid fossil lagerstätte. *Palaeontology*, **51** (1): 27-61.

- Wang, Y. & Smith, P. L. 1986. Sinemurian (Early Jurassic) ammonite fauna from the Guangdong Region of Southern China. *Journal of Paleontology*, **60** (5): 1075-1085.
- Wang, Y., Shen, S., Cao, C., Wang, W., Henderson, C. & Jin, Y. 2006. The Wuchiapingian – Changhsingian boundary (Upper Permian) at Meishan of Changxing County, South China. *Journal of Asian Earth Sciences*, **26** (6): 575-583.
- Wanping, Z. & Grant-Mackie, J. A. 2001. Late Triassic-Early Jurassic palynofloral assemblages from Murihiku strata of New Zealand, and comparisons with China. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, **31** (3): 575-683.
- Ward, P. D., Garrison, G. H., Haggart, J. W., Kring, D. A. & Beattie, M. J. 2004. Isotopic evidence bearing on Late Triassic extinction events, Queen Charlotte Islands, British Columbia, and implications for the duration and cause of the Triassic/Jurassic mass extinction. *Earth and Planetary Science Letters*, **224**: 589-600.
- Warrington, G. & Ivimey-Cook, H. C. 1990. Biostratigraphy of the Late Triassic and Early Jurassic: A review of type sections in Southern Britain. *Les Cahiers de l'Université Catholique de Lyon, Série Sciences*, **3**: 207-213.
- Warth, M. 1990a. The bivalves of the Schilfsandstein (Upper Triassic, Carnian, Middle Keuper) of Southwest Germany and their stratigraphical range. *Neues Jarbuch Geologie und Paläontologie, Mh*, **181** (1-3): 107-115.
- Warth, M. 1994. Vorkommen von "*Perna*" *keuperina* Blanckenhorn (Lamellibranchiata) in der Rottweiler Bank (Stubensandstein, Nor, Trias) von Baden-Württemberg (SW Germany). *Stuttgarter Beitrage zur Naturkunde Serie B (Geologie und Palaeontologie)*, **212**: 1-13.
- Waterhouse, J. B. 1958. The occurrence of *Atomodesma* Beyrich in New Zealand. *New Zealand of Geology and Geophysics*, **1**: 166-177.
- Waterhouse, J. B. 1959. Notes on New Zealand species of *Atomodesma* Beyrich. *New Zealand of Geology and Geophysics*, **2**: 262-264.
- Waterhouse, J. B. 1960. Some Carnian pelecypods from New Zealand. *Transactions of the Royal Society of New Zealand*, **88** (3): 425-442.
- Waterhouse, J. B. 1964. Palaeotaxodont bivalves from the Permian of New Zealand. *Palaeontology*, **7** (4): 630-655.
- Waterhouse, J. B. 1969b. The Permian bivalve genera *Myonia*, *Megadesmus*, *Vacunella* and their allies and their occurrences in New Zeland. *Paleontological Bulletin, New Zeland Geological Survey*, **41**: 141 pp.
- Waterhouse, J. B. 1978. Permian brachiopoda and Mollusca from North-West Nepal. *Palaeontographica, Abteilung A, Paläozoologie - Stratigraphie*, **160** (1-6): 1-175.
- Waterhouse, J. B. 1979a. New members of the Atomodesminae (Bivalvia) from the Permian of Australia and New Zealand. *Papers - Department of Geology, University of Queensland*, **9** (1): 1-16.
- Waterhouse, J. B. 1979b. The Upper Triassic bivalve *Oretia* Marwick 1953 (Note). *New Zeland Journal of Geology and Geophysics*, **22** (5): 621-625.

- Waterhouse, J.B. 1979c. A new species of *Permophorus* Chavan (Bivalvia) from the early Triassic of New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **22** (6): 743-749.
- Waterhouse, J. B. 1980a. Permian bivalves of New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, **10** (1): 97-133.
- Waterhouse, J. B. 1980b. A new bivalve species (Buchiidae) from the Early Triassic of New Zealand. *Alcheringa*, **4**: 1-10.
- Waterhouse, J.B. 1982. Permian Pectinacea and Limacea (Bivalvia) from New Zealand. *New Zealand Geological Survey, Palaeontology Bulletin*, **49**: 75 pp.
- Waterhouse, J. B. 1983. Systematic description of Permian brachiopods, bivalves and gastropods below Wall Sandstone Member, northern Bowen Basin. *Papers - Department of Geology, University of Queensland*, **10** (3): 155-179.
- Waterhouse, J. B. 1987. Late Palaeozoic Mollusca and correlations from the Southeast Bowen Basin, East Australia. *Palaeontographica, Abteilung A.*, **198**: 129-233.
- Waterhouse, J. B. 2000. Early Triassic Pectinidina (Mollusca: Bivalvia) from Dolpo and Manang, Nepal Himalaya. *Records of the Canterbury Museum*, **14**: 155-186.
- Waterhouse, J. B. 2002. The stratigraphic succession and structure of Wairaki Downs, New Zealand and its implications for Permian biostratigraphy and marine Permian of eastern Australia and New Zealand, *Earthwise* **4** : 1–262.
- Waterhouse, J. B. & Chen, Z. 2006. Stratigraphy and Mollusca of the Late Permian Senja Formation, Manang area, Nepal Himalaya. *Palaeontographica Abteilung A*, **275** (1-3): 55-96.
- Watson, J. S. 1982. The occurrence of *Discinisca* on *Dacryomya ovum*: an example of commensalism from the Upper Lias of Yorkshire. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, **44**: 45-51.
- Watters, G. T. 1993. Some aspects of the functional morphology of the shell of infaunal bivalves (Mollusca). *Malacologia*, **35** (2): 315-342.
- Wen S., 1982. Jurassic Bivalvia of Xizang. In: *Paleontology of Xizang*. In the collection: The series of the scientific expedition to the Qinghai-Xizang Plateau, **IV**: 225-254.
- Wen, S. 1999. Cretaceous bivalve biogeography in Qinghai-Xizang Plateau. *Acta Paleontologica Sinica*, **38** (1): 1-30.
- Wen, S., Lan, X., Chen, J., Zhang, Z., Chen, C. & Gu, C. 1976. Fossil Lamellibranchia from the Mount Jolmo Lungma Region. In: X. Lan & C. Chen (eds.). *A report of scientific expedition in the Mount Jolmo Lungma region (1966-1968)*, *Paleontology*, Science Press, Beijing, Fasc. **3**: 1-210. [en chino]
- West, I. M. 2007. Burton Bradstock - Bridport Sands and Inferior Oolite. Geology of the Wessex Coast. <http://www.soton.ac.uk/~imw/burton.htm>
- Westermann, G. E. G. 2000. Marine faunal realms of the Mesozoic: review and revision under the new guidelines for biogeographic classification and nomenclature. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **163**: 49-68.
- Westermann, G. E. G. & Seyed-Emami, K. 1981. Occurrence of the Upper Triassic bivalve *Monotis* in Iran. *Paläontologische Zeitschrift*, **55** (2): 173-174.
- Westermann, G. E. G. & Verman, H. 1967. The Norian Pine River Bridge section, British Columbia and the succession of *Monotis*. *Journal of Paleontology*, **41** (3): 798-803.



- Wignall, P. B. & Bond, D. P. G. 2008. The end-Triassic and Early Jurassic mass extinction records in the British Isles. *Proceedings of the Geologists' Association*, **119**: 73-84.
- Wignall, P. B. & Simms, M. J. 1990. Pseudoplankton. *Palaeontology*, **33** (2): 359-378.
- Wignall, P. B. & Twitchett, R.J. 2002. Permian - Triassic sedimentology of Jameson Land, East Greenland: incised submarine channels in an anoxic basin. *Journal of the Geological Society, London*, **159**: 691-703.
- Wignall, P. B., Morante, R. & Newton, R. 1998. The Permo-Triassic transition in Spitsbergen:  $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$  chemostratigraphy, Fe and S geochemistry, facies, fauna and trace fossils. *Geological Magazine*, **135** (1): 47-62.
- Wignall, P. B., Zonneveld, J. P., Newton, R. J., Amor, K., Sephton, M. A. & Hartley, S. 2007. The end Triassic mass extinction record of Williston Lake, British Columbia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **253**: 385-40.
- Wilckens, O. 1927. Contributions to the Palaeontology of the New Zealand Trias. *Palaeontological Bulletin*, **12**: 65 pp.
- Wilt, F. H. 2005. Developmental biology meets materials science: morphogenesis of biomineralized structures. *Developmental Biology*, **280**: 15-25.
- Winkler, G. 1861. Der-Oberkeuper, nach Studien in den bayrischen Alpen. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gessellschaft*, **XIII**: 459-521.
- Winkler, G. 1886. Neue Nachweise über den unteren Lias in den bairischen Alpen. *Neues Jahrbuch fuer Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **II**: 1-34.
- Wissman, H. in Münster 1841. Geognosie und Petrefacken-kunde des Südöstlichen Tirol. Vorzüglich der Schichten von St. Cassian. *Bayreuth*, **4**: 1-152.
- Wöhrmann, S. F. 1889. Die Fauna der sogenannten Cardita-und Raibler-Schicchten in den Nord-tiroler und Bayerischen Alpen. *Jahrbuch der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt*, **39**: 181-258.
- Woods, M. A. & Yancey, T. E. 2004. *Wallowaconcha* in the United Arab Emirates – a Late Triassic bivalve a long way from home. In: Abstracts, 48th Annual Meeting The Paleontological Association. *Newsletters*, **57**: 193-194.
- Wright, A. D. & Benton, M. J. 1987. Trace fossils from Rhaetic shore-face deposits of Staffordshire. *Palaeontology*, **30** (2): 407-428.
- Wu, F. 1985. New material of bivalves from the Early Triassic in Fujian. *Acta Palaeontologica Sinica*, **24** (4): 395-401.
- Wu, S. 1981. Notes on the Jurassic System and bivalves of Fengjiachong-Lingling, Hunan. *Geological Review*. **27** (5): 375-383.
- Wu, S., Li, Z., Guo, G. & Tong, J. 2005. Lower Triassic bivalve sequence of Chaohu, Anhui Province. *Albertiana*, **33** (1): 91.
- Wurm, A. 1911. Untersuchungen über den Geologischen Bau und die Trias von Aragonien. *Zeitschrift der Deutsche Geolgische Gesellschaft*, **63**: 37-175.
- Wurm, A. 1913. Beiträge zur Kenntnis der iberisch balearischen Triasprovinz. *Verhandlungen des Naturhistorisch-Medizinischen vereins zu Heidelberg*, N. F., **12** (4): 477-599.
- Xiong, C. 1988. Discovery of Early Jurassic Hunanella-Margaritifera (Qiyangia) fauna in Shenmu, Shaanxi. *Acta Palaeontologica Sinica*, **27** (4): 489-497.

- Yamani, S. A. 1983. Die Bivalvenfauna der Schwammkalke von Biburg (Oberoxford, Südliche Frankenalb) Pteriomorphia II. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie*, **23**: 3-33.
- Yancey, T. E. 1985. Bivalvia of the H. S. Lee formation (Permian) of Malasya. *Journal of Paleontology*, **59** (5): 1286-1297.
- Yancey, T. E. & Stanley, G. D., Jr 1987. Alatoform megalodontid bivalves from the Late Triassic of eastern Oregon. *Abstracts with Programs of the Geological Society of America*, **19** (7): 901.
- Yancey, T. E. & Stanley, G. D., Jr 1996. Giant alatoform bivalves of the Late Triassic in western North America. *Abstracts with Programs of the Geological Society of America*, **28** (7): 430.
- Yancey, T. E. & Stanley, G. D., Jr 1999. Giant alatoform bivalves in the Upper Triassic of Western North America. *Palaeontology*, **42** (1): 1-23.
- Yancey, T. E., Stanley, G. D., Jr., Piller, W. E. & Woods, M. A. 2005. Biogeography of the Late Triassic wallowaconchid megalodontoid bivalves. *Lethaia*, **38**: 351-365.
- Yang, F., Peng, Y. & Gao, Y. 2001. Study on the Late Permian *Claraia* in South China. *Science in China, Series D*, **44** (9): 797-807.
- Yang, S., Wang, X. & Hao, W. 1986. Early Triassic bivalve assemblage of western Guangxi. *Journal of Stratigraphy*, **10** (2): 88-97.
- Yang, Z. & Yin, H. 1979. Marine Triassic faunas from Shihchienfeng Group in the northern Weihe River basin, Shaanxi Province. *Acta Palaeontologica Sinica*, **18** (5): 465-474.
- Yang, S., Wang, X. & Hao, W. 1986. Early Triassic bivalve assemblage of western Guangxi. *Journal of Stratigraphy*, **10** (2): 88-97.
- Yang, Z., Yin, H., Wu, S., Yang, F., Ding, M. & Xu, G. 1987. Permian-Triassic boundary stratigraphy and fauna of South China. *People's Republic of China Ministry of Geology and Mineral Resources. Geological Memoirs*, **2** (6): 295-379.
- Yao, H., Sha, J., Duan, Q., Niu, Z., Zeng, B. & Zhang, R. 2003. A new genus *Quemocuomegalodon* of Megalodontidae from the Upper Triassic in the source area of the Yangtze river, Western China. *Acta Palaeontologica Sinica*, **42** (3): 393-407.
- Yao, H., Zhang, R., Pojeta, J., Sha, J. & Wang, J. 2007. Late Triassic megalodontids (Bivalvia) from the Headwaters of the Yangtze River, Qinghai Province, West China. *Journal of Paleontology*, **81** (6): 1327-1347.
- Yao, Z., Xu, J., Zheng, Z., Zhao, X., Mou, Z. 1980. Biostratigraphy of Late Permian and the boundary of Permian-Triassic in western Guizhou and eastern Yunnan. *In: The Palaeontology and the Coal-Bearing Strata of Late Permian in Western Guizhou and Eastern Yunnan*. Beijing: Science Press. 1-69. [en chino]
- Yarnell, J. M., Stanley, G. and Hart, C. J. R., 1999. New paleontological investigations of Upper Triassic shallow-water reef carbonates (Lewes River Group) in the Whitehorse area, Yukon. *In: C. F. Roots & D. S. Emond (eds), Yukon Exploration and Geology 1998*. Exploration and Geological Services Division, Yukon, Indian and Northern Affairs Canada, p. 179-184.
- Yin, H. 1983. Uppermost Permian (Changxingian) Pectinacea from South China. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **88** (3): 337-386.

- Yin, H. 1985. Bivalves near the Permian-Triassic boundary in south China. *Journal of Paleontology*, **59** (3): 572-600.
- Yin, H. 1990. Paleogeographical distribution and stratigraphical range of the Lower Triassic *Claraia*, *Pseudoclarai*a and *Eumorphotis* (Bivalvia). *Journal of China University of Geoscience*, **1** (1): 98-110.
- Yin, J. & Enay, R. 2000. The Earliest Jurassic psiloceratids in the Eastern Tethyan Himalaya, South Tibet. *Earth and Planetary Sciences*, **331**: 601-608.
- Yin, J. & Grant-Mackie, J. A. 2005. Late Triassic–Jurassic bivalves from volcanic sediments of the Lhasa block, Tibet. *New Zealand Journal of Geology & Geophysics*, **48**: 555–576.
- Yin, J. & McRoberts, C. A. 2006. Latest Triassic-Earliest Jurassic bivalves of the Germig Formation from Lanongla (Tibet, China). *Journal of Paleontology*, **80** (1): 104-120.
- Yin, J., Enay, R. & Wan, X. 1999. The first report of the Late Triassic-Early Jurassic passage beds in the Eastern Tethyan Himalaya. *Earth & Planetary Sciences*, **329**: 125-133.
- Yin, J., Yao, H. & Sha, J. 2004. First record of the Early Jurassic *Lupherella* fauna (Bivalvia) in eastern Guangdong, southeast China. *New Zealand Journal of Geology & Geophysics*, **47**: 321-326.
- Yin, J., Smith, P. L., Pálffy, J. & Enay, R. 2007. Ammonoids and the Triassic/Jurassic boundary in the Himalayas of Southern Tibet. *Palaeontology*, **50** (3): 711-737.
- Yin, Y., Wang, Y., Henderson, C., Wardlaw, B. R., Shen, S. & Cao, C. 2006. The Global Boundary Stratotype Section and Point (GSSP) for the base of Changhsingian Stage (Upper Permian). *Episodes*, **29** (3): 175-182.
- Yonge, C. M. 1953. Form and habit in *Pinna carnea* Gmelin. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B*, **237**:335–374.
- Zakharov, V. A., Shurygin, B. N., Il'ina, V. I. & Nikitenko, B. L. 2006. Pliensbachian-Toarcian biotic turnover in North Siberia and the Arctic Region. *Stratigraphy and Geological Correlation*, **14** (4): 399-417.
- Zapfe, H. 1963. Beiträge zur Paläontologie der nordalpinen Riffe. Zur Kenntnis der Fauna des oberrhätischen Riffkalkes von Adnet, Salzburg (exkl. Riffbildner). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, **66**: 207-259.
- Zapfe, H. 1969. Beiträge zur Palaeontologie der nordalpinen Riffe; rhaetomegalodonten aus dem Dachsteinkalk der niederösterreichischen Voralpen. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, **73**: 141-159.
- Zapfe, H. 1972. *Cornucardia hornigii* (Bittner) in einer "Dachsteinkalk-Fazies" der Nordalpen. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, **76**: 587-603.
- Zapfe, H. 1973. *Otapiria* (Monotidae, Bivalvia) aus der alpinen Trias. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, **77**: 149-158.
- Zapfe, H. 1981. Ein eigenartiges Dicerocardium (Bivalvia) aus der obersten Trias der Tethys. *Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, **118** (5): 112-119.
- Zhang, J. 1983. New data of Late Triassic (Noric) bivalves from Lanping and Weixi, Yunnan. *Geological Review*, **30** (4): 377-381.

- Zhang, R. & Pojeta, J. Jr. 1986. New bivalves from the Datang stage, Lower Carboniferous, Guangdong Province, China. *Journal of Paleontology*, **60** (3): 669-679.
- Zhang, R. & Yang, D. 1993. Stratigraphic and Paleobiogeographic summary of Carboniferous marine bivalves of China. *Journal of Paleontology*, **67** (5): 850-856.
- Zhang, R., Wang, D. & Zhou, Z. 1977. Mesozoic and Cenozoic bivalves. In: Hubei Institute of Geological Sciences (eds.), *Palaeontological Atlas of Central South China*, Vol. **3**: 4–65. Geological Publishing House, Nanjing. [en chino]
- Zhang, Y. 1981. Late Permian bivalves from Yuanjia of Jiahe, Hunan Province. *Acta Palaeontologica Sinica*, **20** (3): 260-265. [en chino]
- Zhang, Z. M. 1980. Discussion on the ligament structure of *Claraia* and its evolution. *Acta Palaeontologica Sinica*, **19** (6): 433-443. [en chino]
- Zhao, J., Sheng, J., Yao, Z., Liang, X., Chen, C., Rui, L. & Liao, Z. 1981. The Changhsingian and Permian-Triassic boundary of South China. *Bulletin Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica*, **2**: 58-75.
- Zheng, Y. J. 1993. Bivalves of Early Permian Yujiabeigou Formation in Chifeng area of Nei Mongol. *Memoirs of Shenyang Institute of Geology Mineral Resources Chinese Academy of Geological Sciences*, **2**: 89–102 [en chino].
- Zhu M., Cuif J. P., Denis, A., Jaillard, L., 1990 - Aragonitic structure in a *Palaeoneilo* (Mollusca, Pelecypoda, Nuculid) from the upper Trias of Yunnan (south China). *Acta Palaeontologica Sinica*, **29** (1): 35-42.
- Ziegler, A. M., Hulver, M. L. & Rowley, D. B. 1997. Permian world topography and climate. In: I. P. Martini (ed.), *Late Glacial and Postglacial Environmental Changes-Quaternary, Carboniferous-Permian and Proterozoic*. Oxford University Press, New York, p. 111-146.
- Zorn, H. 1971. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen; XXI. Paläontologische, stratigraphische und sedimentologische Untersuchungen des Salvatoreddolomits. (Mitteltrias) der Tessiner Kalkalpen. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, **91**: 1-90.





