

Los braquiópodos del tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio de la Cuenca Lusitánica (Portugal)

The brachiopods from the Lower Jurassic-Middle Jurassic transition of the Lusitanian Basin (Portugal)

Benito Andrade

ANDRADE, B. 2006. Los braquiópodos del tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio de la Cuenca Lusitánica (Portugal). [The brachiopods from the Lower Jurassic-Middle Jurassic transition of the Lusitanian Basin (Portugal)]. *Coloquios de Paleontología*, **56**:5-194.

Resumen: Los braquiópodos del tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio de la Cuenca Lusitánica comenzaron a estudiarse en el Siglo XIX existiendo diversos trabajos que estudian aspectos parciales, en el sentido sistemático, geográfico o temporal de esta fauna.

Se realiza un estudio global de los braquiópodos presentes en la cuenca, en un intervalo de tiempo que incluye desde el Toarciense superior hasta el Bajociense inferior. Para ello se ha procedido a una recogida exhaustiva de material en secciones estratigráficas representativas de los distintos ambientes sedimentarios de la cuenca, este material se ha preparado y estudiado detalladamente en su morfología externa e interna. En la Cuenca Lusitánica se han identificado, para el intervalo estudiado, 24 especies pertenecientes a 14 géneros diferentes; de estas especies, 12 no habían sido descritas anteriormente por lo que son especies nuevas, también se describen 4 géneros nuevos para incluir alguna de estas especies u otras que estaban incluidas en otros géneros; se realiza una descripción sistemática detallada de todos estos taxones.

Se han elaborado, en base al material estudiado, columnas estratigráficas donde se esquematiza la distribución de las especies en las distintas regiones de la cuenca.

Se propone, en base al análisis de las distribuciones de las distintas especies y grupos, una biozonación del período estudiado basada en la distribución vertical de los braquiópodos; se compara esta biozonación con otras establecidas en cuencas próximas. Se analizan las relaciones paleobiogeográficas de las faunas de la Cuenca Lusitánica con las de otras cuencas a lo largo del intervalo estudiado, se propone un modelo de dispersión de los taxones en el Tethys Septentrional.

Se estudia la relación de las distintas asociaciones de especies de braquiópodos con las condiciones que imperan en los ambientes sedimentarios, valorando la utilidad de estas asociaciones como indicadores paleoambientales.

En las diferentes líneas evolutivas, se estudian los cambios que en el tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio se van produciendo y las sustituciones de especies consecuencia de esos cambios.

Palabras clave: Sistemática, Paleobiogeografía, Paleoecología, Braquiópodos, Jurásico, Portugal.

Abstract: Since the 18th century, the Lower Jurassic-Middle Jurassic transition Brachiopods from the Lusitanian Basin have been studied, there being a number of references dealing with partial aspects of Systematics, geographic distribution or chronological framework for this fauna.

The present study includes a global approach to the brachiopods recorded in this basin within the stratigraphic interval ranging from the Upper Toarcian to the Lower Bajocian. For this purpose, an exhaustive sampling was carried out at different stratigraphic sections, representing the different environments developed during this time in the basin. As a result, a high number of specimens were collected, which were later prepared, studied and described, considering both external and internal morphology.

During the Lower Jurassic-Middle Jurassic transition, the Lusitanian Basin developed an extensive, slightly sloping, open ramp. At the West of the basin, a submarine fan sequence is preserved related to the Berlengas Horst. In the ramp and the submarine fan, different sedimentary environments are recorded, representing different palaeoecological conditions and yielding different brachiopod fauna. The proximal, bioclastic sediments are observed in the Tomar area. The different parts of the carbonated ramp, where the lateral variation of facies indicate its orientation, opening towards the west, are represented by the sediments of Porto de Mós, Rabaçal, Coimbra and Cabo Mondego regions. The sediments of the submarine fan sequence can be observed in the Peniche region.

A total of 24 brachiopod species belonging to 14 genera have been identified in the interval late Toarcian-early Bajocian of the Lusitanian Basin. As a result of the systematic study, twelve new species have been described as well as four new genera.

¹ I.E.S. Valle Inclán, Gran Vía Montero Ríos, s/n. 36001 Pontevedera.

The Order Rhynchonellida is represented in the Lower-Middle Jurassic transition of the Lusitanian Basin by 11 species. Three of these species belong to the genus *Soaresirhynchia* ALMÉRAS: the Toarcian species *S. renzi* (CHOFFAT in ALMÉRAS), and two new Aalenian species, *S. minor* sp. nov., characterised by its small size, and *S. murtinheirensis* sp. nov., which extends the distribution of the genus to the Bajocian. Another new species from the upper Toarcian, *P. jorali* sp. nov., has been tentatively included in the genus *Pamirorhynchia* OVCHARENKO, which had a record up to now limited to the Pamir region. The genus *Pseudogibbirhynchia* AGER, was also recognised in the basin: *P. bothenhamptonensis* (WALKER) from the Upper Toarcian, and *P. mutans* (ROTHPLETZ) from the Aalenian. A new genus, *Mondegia*, is defined to include a new species: *M. limica*, a rhynchonellid from the lower Bajocian limestones of the Cape Mondego region. Another new species from the Toarcian, *C. alcariensis* sp. nov., is assigned to the genus *Choffatirhynchia* GARCÍA JORAL & GOY. Finally, the Superfamily Norelloidea is represented in the basin by two Toarcian genera; *Praemonticlarella* GARCÍA JORAL, with a new species, *P. conimbrigensis* sp. nov., and *Nannirhynchia* BUCKMAN, with two local species, *N. cotteri* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*) and *N. delgadoi* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*).

Regarding the Order Terebratulida, 13 different species are represented in the basin within the referred chronological interval. Two species belong to the genus *Stroudithyris* BUCKMAN: *S. stephanooides* ALMÉRAS & MOULAN, common in the Upper Toarcian and lower Aalenian in the Mediterranean area, and *S. choffati* sp. nov., recorded in the lower Bajocian of the Cape Mondego region. A peculiar group of terebratulids recorded in the lower Bajocian of the Cape Mondego region has been described as a new species and a new genus: *Lusothyris atlantica* gen. nov., sp. nov. Two frequent taxa in nearby basins, *Lophrothyris withingtonensis* (BUCKMAN) from the middle-upper Aalenian, and *Loboidothyris perovalis* (SOWERBY) from the lower Bajocian, were also recognised in the Lusitanian Basin. Another widely distributed genus, *Sphaeroidothyris* BUCKMAN, is represented in the basin by three species; *S. vari* (ROLLIER), common in the middle-upper Toarcian of the “Spanish Bioprovince of Brachiopods”; *S. uretae* GARCÍA JORAL, a species known from the Aalenian of the Iberian basin, and a new species present only in the Aalenian-Lower Bajocian of the basin: *S. henriquesae* sp. nov. As for the Zeilleroidea, four species were included into the genus *Neozeilleria* gen. nov., described to group the small-sized zeillerids which appear after the mass extinction that takes place in the lower Toarcian. Two of these species were previously included in the genus *Zeilleria* BAYLE: *N. anglica* (OPPEL), a well-known species from the European Aalenian, and *N. sharpei* (CHOFFAT), only known from the Lusitanian and Iberian basins. The other two species, *N. duartei* sp. nov. and *N. nuskae* sp. nov., are typical from the upper Toarcian of the Lusitanian Basin. Finally, a new Laqueoidea from the lower Bajocian was described; *Lusitanina bituminis* gen. nov., sp. nov., a small brachiopod recorded at rich in organic matter marls from the Cape Mondego region.

The stratigraphic distribution of the different taxa of brachiopods from the Lusitanian Basin is established for the middle Toarcian - lower Bajocian interval. A biozonation based on these distributions is proposed, and compared with those established for the neighbouring basins.

The paleobiogeographic relationships of the brachiopod fauna of the Lusitanian Basin and those of other basins, from the Protoatlantic to the Pamir, are analysed and discussed, leading to a proposal of a dispersion model for the brachiopod groups along the North Tethyan coast.

The relevant differences observed in the brachiopod assemblages, related to the various sedimentary and palaeoecological environments, have been used to reconstruct a pattern relating the distribution of these assemblages with distinct areas of the carbonate ramp and the submarine fan sequence of Peniche in the Lusitanian Basin.

The evolution of brachiopod assemblages along the upper Toarcian-lower Bajocian interval shows three distinct episodes: starting from the lower Toarcian typical fauna of the “Spanish Bioprovince of Brachiopods”, a decline both in diversity and abundance is observed at the end of the Toarcian, with relatively poor and endemic assemblages. After a faunistic turnover in the Opalinum Zone, new assemblages appear, including new species that frequently belong to the same genera present in the assemblages previous to the turnover.

Key words: Systematics, Palaeobiogeography, Palaeoecology, Brachiopods, Jurassic, Portugal.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	7
OBJETIVOS.....	11
ANTECEDENTES.....	12
MARCO GEOLÓGICO.....	14
SITUACIÓN.....	14
ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LA CUENCA LUSITÁNICA.....	15
ARQUITECTURA SECUENCIAL.....	16
EL TRÁNSITO JURÁSICO INFERIOR-JURÁSICO MEDIO EN LA CUENCA.....	18

PALEONTOLOGÍA	19
MÉTODOS DE ESTUDIO.....	19
MORFOLOGÍA DE LOS BRAQUIÓPODOS.....	20
CRITERIOS SISTEMÁTICOS.....	25
SISTEMÁTICA DESCRIPTIVA.....	25
Orden Rhynchonellida KUHN, 1949	
Superfamilia Pugnacoidea RZHONSNITSKAIA, 1956	
Familia Basiliolidae COOPER, 1959	
Subfamilia Basiliolinae COOPER, 1959	
Género <i>Soaresirhynchia</i> ALMÉRAS, 1994.....	26
<i>Soaresirhynchia renzi</i> (CHOFFAT in ALMÉRAS, 1994)	28
<i>Soaresirhynchia minor</i> sp. nov.....	32
<i>Soaresirhynchia murtinheirensis</i> sp. nov.....	37
Subfamilia Pamirorhynchinae OVCHARENKO, 1959	
Género <i>Pamirorhynchia</i> OVCHARENKO, 1983	42
<i>Pamirorhynchia? jorali</i> sp. nov.	43
Género <i>Pseudogibbirhynchia</i> AGER, 1962.....	47
<i>Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis</i> (WALKER, 1822).....	49
<i>Pseudogibbirhynchia mutans</i> (ROTHPLETZ, 1886).....	53
Subfamilia Lacunosellinae SMIRNOVA, 1963	
Género <i>Mondegia</i> gen. nov.	59
<i>Mondegia limica</i> sp. nov.	61
Superfamilia Rhynchonelloidea D'ORBIGNY, 1847	
Familia Rhynchonellidae D'ORBIGNY, 1847	
Subfamilia Rhynchonellinae D'ORBIGNY, 1847	
Género <i>Choffatirhynchia</i> GARCÍA JORAL & GOY, 2004.....	67
<i>Choffatirhynchia alcariensis</i> sp. nov.....	68
Superfamilia Norelloidea AGER, 1959	
Familia Norellidae AGER, 1959	
Subfamilia Praemonticlarellinae MANCENIDO & OWEN, 2002	
Género <i>Praemonticlarella</i> GARCÍA JORAL, 1993.....	72
<i>Praemonticlarella conimbrigensis</i> sp. nov.	72
Subfamilia Laevirhynchiinae DAGYS, 1974	
Género <i>Nannirhynchia</i> BUCKMAN, 1918.....	76
<i>Nannirhynchia delgadoi</i> (CHOFFAT in ALMÉRAS <i>et al.</i> , 1995).....	77
<i>Nannirhynchia cotteri</i> (CHOFFAT in ALMÉRAS <i>et al.</i> , 1995).....	81
Orden Terebratulida WAAGEN, 1883	
Familia Gibbithyridae MUIR-WOOD, 1965	
Subfamilia Psebajithyridinae TCHORSZHEVSKY, 1974	
Género <i>Lusothyris</i> gen. nov.	85
<i>Lusothyris atlantica</i> sp. nov.	87
Familia Tchegemithyridae TCHORSZHEVSKY, 1972	
Subfamilia Lissajousithyridinae COOPER, 1983	
Género <i>Stroudithyris</i> BUCKMAN, 1918.....	92
<i>Stroudithyris stephanoides</i> ALMÉRAS & MOULAN, 1982.....	93
<i>Stroudithyris choffati</i> sp. nov.	96

Subfamilia Lophrothyridinae COOPER, 1983	
Género <i>Lophrothyris</i> BUCKMAN, 1918.....	102
<i>Lophrothyris withingtonensis</i> (BUCKMAN, 1901).....	103
Subfamilia Loboidothyridinae MAKRIDIN, 1964	
Género <i>Loboidothyris</i> BUCKMAN, 1918.....	104
<i>Loboidothyris perovalis</i> (SOWERBY, 1825).....	105
Género <i>Sphaeroidothyris</i> BUCKMAN, 1918.....	107
<i>Sphaeroidothyris vari</i> (ROLLIER, 1918).....	108
<i>Sphaeroidothyris uretae</i> GARCÍA JORAL, 2005.....	110
<i>Sphaeroidothyris henriquesae</i> sp. nov.	115
Suborden Terebratellidina MUIR-WOOD, 1955	
Superfamilia Zeilleracea ALLAN, 1940	
Familia Zeilleriidae ALLAN, 1940	
Género <i>Neozeilleria</i> gen. nov.	119
<i>Neozeilleria duartei</i> sp. nov.	123
<i>Neozeilleria muskae</i> sp. nov.	127
<i>Neozeilleria anglica</i> (OPPEL, 1856).....	132
<i>Neozeilleria sharpei</i> (CHOFFAT, 1947).....	136
Superfamilia Laqueoidea THOMSON, 1927	
Familia Laqueidae THOMSON, 1927	
Subfamilia Terebrataliopsinae SMIRNOVA, 1990	
Género <i>Lusitanina</i> gen. nov.	143
<i>Lusitanina bituminis</i> sp. nov.	145
REGISTRO PALEONTOLÓGICO	150
REGIÓN DEL CABO MONDEGO.....	150
Sección de Murtinheira.....	153
Sección de Quiaios Praia.....	153
Sección de Monte Redondo.....	155
REGIÓN DE COIMBRA.....	155
Sección de Brasfemes.....	156
Sección de São Simão.....	158
REGIÓN DE RABAÇAL.....	159
Sección de María Pares.....	159
REGIÓN DE PORTO DE MÓS.....	160
Sección de Zambujal De Alcaria.....	161
Sección de Penas Do Castelo.....	163
REGIÓN DE TOMAR.....	163
Sección de Prado.....	164
Sección de Póvoa.....	164
REGIÓN DE PENICHE.....	164
Sección del Cabo Carvoeiro.....	166
BIOESTRATIGRAFÍA	166
SÍNTESIS BIOESTRATIGRÁFICA.....	167
PROPUESTA DE ZONACIÓN.....	169
EL ESTRATOTIPO DEL LÍMITE AALENIENSE-BAJOCIENSE.....	172

PALEOBIOGEOGRAFÍA	173
RELACIONES PALEOBIOGEOGRÁFICAS DE LOS BRAQUIÓPODOS DE LA CUENCA LUSITÁNICA.....	173
PALEOECOLOGÍA	176
DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL DE LAS ASOCIACIONES DE BRAQUIÓPODOS.....	176
EVOLUCIÓN	180
CONCLUSIONES	183
AGRADECIMIENTOS	186
BIBLIOGRAFÍA	187
ANEXO I	193

INTRODUCCION

El estudio científico de los braquiópodos del jurásico portugués comienza en el siglo XIX, siendo sin duda el primer autor que realiza un trabajo de entidad sobre los mismos Paul Choffat quién, desde 1878 y a lo largo de 40 años, recorre la cuenca mesozoica lusitánica realizando el primer estudio sistemático de la misma (CHOFFAT, 1880, 1883-1887, 1904, 1907, 1908). Choffat se encuentra con una fauna de braquiópodos de una extraordinaria riqueza, diversidad y originalidad, tomando conciencia de la importancia que ha de tener su análisis para el conocimiento de la cuenca. El volumen dedicado a los braquiópodos de su “*Description de la faune jurassique de Portugal*” (CHOFFAT, 1947), aunque obra inacabada, es pieza fundamental para el conocimiento del grupo en la cuenca.

Desde entonces, el interés científico por los braquiópodos jurásicos de la Cuenca Lusitánica se ha mantenido vivo y, a medida que se profundizaba en el estudio de la misma y mejoraba el conocimiento del grupo, el estudio de los braquiópodos, ha supuesto una contribución esencial a la visión cada vez más precisa de la estructura y la dinámica de la cuenca que hoy poseemos; en ese sentido es frecuente encontrar referencias más o menos extensas a estos organismos en diversas publicaciones geológicas.

Sin embargo, las investigaciones referidas específicamente a braquiópodos portugueses realizadas a lo largo del siglo XX, son bastante escasas y, en la mayor parte de los casos, se trata de la inclusión de organismos encontrados en Portugal en obras más generales en lo geográfico o en lo sistemático. Las únicas aportaciones espe-

cíficas acerca de braquiópodos portugueses son las que han proporcionado ALMÉRAS (1994) y ALMÉRAS *et al.*, (1995) que basan sus estudios sobre los géneros *Soaresirhynchia* y *Nannirhynchia*, fundamentalmente en ejemplares portugueses y describen algunas especies que hasta el momento no han aparecido fuera de la cuenca. ALMÉRAS *et al.* (1996, 1997) publican también estudios sobre los braquiópodos toarcienses de la rampa carbonatada de Tomar y otro (ALMÉRAS, 1996) sobre las especies del género *Pseudogibbirhynchia* en la cuenca.

En la actualidad se plantea la necesidad de, recogiendo las aportaciones realizadas por diversos autores, realizar un trabajo más detallado y preciso que permita obtener una imagen cada vez más fina de los procesos biológicos y geológicos que operan en la cuenca y de la interacción entre ambos. El análisis detallado de estas faunas posee también un indudable interés a la hora de establecer relaciones con otras cuencas próximas o lejanas. Esta investigación abarca el período comprendido, en sentido amplio, por el tránsito desde el Jurásico Inferior al Jurásico Medio; se ha estudiado, en este sentido el margen temporal que incluye el Toarciense superior, como final del Jurásico Inferior y el piso Aalenense y el Bajociense inferior, en la base del Jurásico Medio; para este ámbito temporal existe un excelente conocimiento de los materiales de la cuenca ya que se han realizado análisis desde varios puntos de vista, existiendo además un buen control bioestratigráfico. Es por ello que, aunque no sea el período del jurásico con mayor riqueza en braquiópodos, sea este el intervalo elegido.

A pesar de la relativa escasez de braquiópodos en las faunas de los océanos actuales del pla-

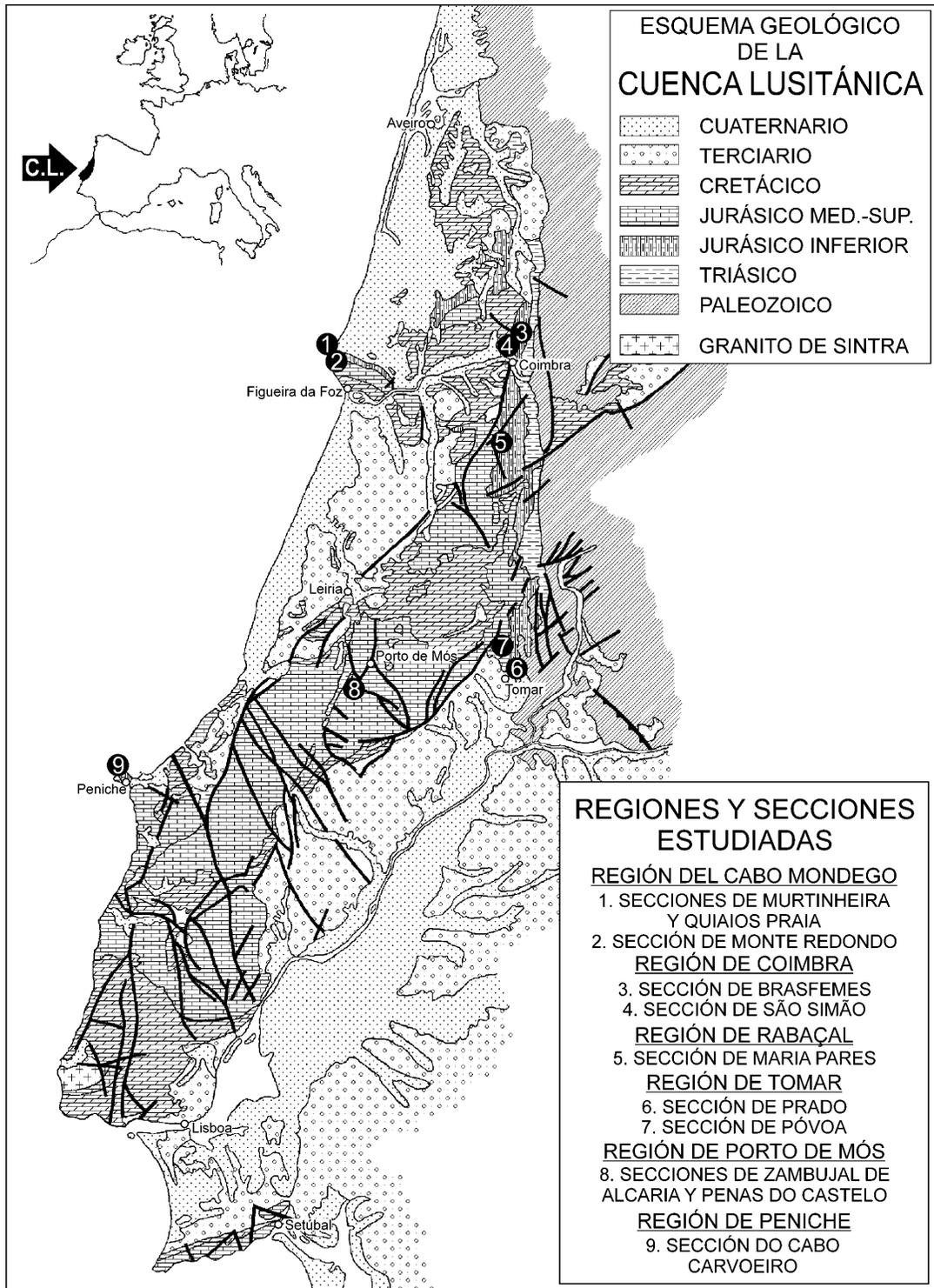


Figura 1.- Esquema geológico de la Cuenca Lusitánica, con indicación de las regiones y secciones estudiadas.

Figure 1.- Geological chart of the Lusitanian Basin, with indication of the different regions and studied sections.

neta, al menos en las zonas litorales, es evidente que fueron muy abundantes y diversos en el pasado y concretamente en los mares jurásicos, lo que ha permitido que un gran número de individuos dejase su impronta fósil en los sedimentos. Por tratarse de organismos bentónicos, su distribución depende de las características del sustrato sobre el que se asientan y, a pesar de que su dieta es siempre micrófaga, el hallazgo de diferentes formas de este tipo de organismos en ambientes sedimentarios dispares evidencia que existieron formas adaptadas a diferentes condiciones de oxigenación, de salinidad, de temperatura, de grado de agitación del agua, de comportamiento mecánico del sustrato, etc.; unido esto a su abundancia y diversidad los hace excepcionalmente aptos para la reconstrucción paleoecológica. Por otra parte, el hecho de ser organismos bentónicos restringidos a determinados sustratos, limita su capacidad de dispersión y, aunque existen especies con áreas de distribución muy amplias, muchas otras aparecen en zonas de escasa extensión, a veces solamente en el ámbito de una o pocas cuencas próximas; esto, que supone un obstáculo a la hora de utilizar braquiópodos como instrumentos de datación relativa estableciendo correlaciones, tiene sin embargo un gran valor en paleogeografía, ya que permite estudiar las relaciones entre las cuencas a partir de la similitud o diferencia entre sus braquiofaunas.

El soporte bioestratigráfico básico sobre el que se realiza este estudio, en el ámbito del Aalenense y el Bajociense inferior, es el establecido por Maria Helena HENRIQUES en su Tesis Doctoral "*Biostratigrafía e Paleontología (Ammonoidea) do Aaleniano em Portugal*" (1992) y en trabajos posteriores. En lo que se refiere al Toarciense superior el soporte son las aportaciones que, en el estudio de estos materiales, ha realizado Luis Vitor DUARTE en su Tesis Doctoral "*O Toarciano da Bacia Lusitaniana. Estratigrafía e Evolução Sedimentogenética*" (1995a), en diversas publicaciones y en comunicaciones personales surgidas cuando se han solicitado aclaraciones sobre aspectos estratigráficos.

OBJETIVOS

El objeto de este estudio, es el de mejorar el conocimiento de los braquiópodos en el ámbito del tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio y en este sentido se aborda con mayor dedicación el estudio sistemático y descriptivo de los ejemplares recogidos. Este estudio detallado es la parte esencial del trabajo; en él se presta especial atención a aquellas unidades taxonómicas no descritas y a las necesitadas de revisión a la luz de los conocimientos actuales.

Para la realización de esta tesis, se lleva a cabo una minuciosa recolecta para un estudio sistemático de las características de los organismos recogidos, de cara a realizar una descripción detallada de los taxones reconocidos, razonando su atribución a cada especie. En la medida en que el tamaño de las muestras lo permite se estudia su variabilidad en el espacio y el tiempo. Se pretende establecer el parentesco evolutivo en aquellos taxones en los que este puede, razonablemente, estudiarse.

En el intervalo analizado se pueden estudiar en la cuenca diversos ambientes sedimentarios, desde ambientes relativamente someros a ambientes más profundos, lo que permite analizar la distribución paleoecológica de los diferentes taxones presentes, relacionando especies y asociaciones de especies con condiciones ecológicas y sedimentológicas.

Si no se olvida el hecho de que los braquiópodos, como organismos bentónicos, dependen de las características del sustrato sobre el que se instalan, estos organismos pueden tener un gran valor bioestratigráfico, sobre todo cuando la fauna de ammonites es escasa o está ausente, en este sentido se pretende establecer una escala zonal, basada en braquiópodos, para la cuenca.

El hecho de que los braquiópodos sean organismos bentónicos, dependiendo su capacidad de expansión de los movimientos de las fases larvianas planctónicas y de la continuidad de los nichos ecológicos, limita en cierto modo y dependiendo de las diferentes estrategias ecológicas, la capacidad de dispersión de las especies del grupo, de tal modo que las áreas de distribución de algunas de ellas pueden ser bastante restringi-

das; en este sentido, la fauna de braquiópodos de la cuenca lusitánica, incluye en el Aalenense un número importante de especies que hasta el momento solo han aparecido en la misma, al tiempo que también aparecen géneros y especies que están presentes en otras cuencas, tanto próximas como más alejadas. Se estudia el área de distribución de las especies presentes y se compara la fauna de braquiópodos de la cuenca lusitánica con la de otras del entorno, que han sido estudiadas, buscando relaciones paleobiogeográficas.

En una de las secciones estudiadas, la de Murtinheira, en el Cabo Mondego, que ha proporcionado gran cantidad de material, se ha establecido en 1996 el GSSP (*Global Stratotype Section and Point*) para el límite del piso Bajociense en base a diversos datos bioestratigráficos, fundamentalmente a las asociaciones de ammonites y nanofósiles, y datos magnetoestratigráficos. Se completa ahora la información acerca del límite con el estudio del comportamiento de las asociaciones de braquiópodos en el mismo.

ANTECEDENTES

Será SHARPE (1850) quién realice la primera clasificación de los materiales cretácicos y jurásicos en una serie de unidades y quién elabore un primer esquema geológico con los mismos; el estado de los conocimientos de la época no le permiten alcanzar grandes niveles de precisión, sin embargo, su trabajo, aunque con confusiones e imprecisiones, tiene el valor de ser, por una parte, la primera mirada global al Mesozoico portugués y, por otra, una primera aproximación a la paleontología de la cuenca. En efecto, el autor cita un cierto número de fósiles en la parte paleontológica de su trabajo introduciendo esta rama científica en Portugal. Sharpe, al abrir la vía de la investigación, crea además una escuela (de la que forman parte Carlos Ribeiro y Paul Choffat entre otros) que va a producir importantes trabajos sobre la geología portuguesa en el siglo XIX que van a incluir el estudio de colecciones paleontológicas en las que se incluyen abundantes braquiópodos.

Carlos Ribeiro reúne las primeras colecciones geológicas que incluyen fósiles y realiza impor-

tantos estudios estratigráficos, pero va a ser Choffat quién, además de contribuir a mejorar el conocimiento del Jurásico de Portugal a nivel estratigráfico, y de participar en la actualización de la cartografía geológica, realice profundos estudios paleontológicos que incluyen, de forma destacada, el de los braquiópodos del Jurásico. Choffat conoce los numerosos tratados sobre fósiles en general y sobre braquiópodos en particular que se han publicado y se están publicando; algunos de ellos son meramente descriptivos de las morfologías y sin sentido evolutivo o bioestratigráfico como es el caso de las descripciones y figuras de J. SOWERBY (1812-1822), J. DE C. SOWERBY (1823-1845), SCHLOTHEIM (1813), ZIETEN (1830) o LAMARCK (1819); posteriormente se publican trabajos que introducen perspectivas sistemáticas estableciendo criterios de agrupamiento en un determinado número de géneros y refiriendo las posiciones bioestratigráficas de cada especie descrita, en este sentido, llegan a Choffat, los trabajos de DOUVILLÉ (1879), ZITTEL (1880), DESLONGCHAMPS (1862-1885), ROTHPLETZ (1886) o DAVIDSON (1851-1852, 1855, 1876-1878, 1884). Estas aportaciones son la base del estudio que CHOFFAT realiza de las colecciones de braquiópodos jurásicos existentes en los Servicios Geológicos de Portugal y que se publica, como obra póstuma, en 1947, incluyendo para muchas descripciones más o menos extensas de una larga lista de braquiópodos en la que faltan los rinconélidos (Choffat no tuvo tiempo de terminar su estudio, ni siquiera de corregir lo publicado), grupo del que solo se figuran cuatro especies sin describir. En la "*Description de la Faune Jurassique du Portugal, Brachiopodes*", una obra fundamental de la Paleontología, se recogen denominaciones de otros autores al tiempo que propone denominaciones nuevas para especies que no consigue encuadrar en ninguna de las descritas.

Choffat concede un gran valor al estudio de la abundante y diversa fauna de braquiópodos del Jurásico portugués tanto a nivel bioestratigráfico, utilizándolos como elemento auxiliar de los ammonites a la hora de establecer zonaciones, como a nivel paleobiogeográfico, comparando con las faunas de braquiópodos de otras zonas de

Europa y estableciendo dominios faunísticos donde los braquiópodos juegan un papel fundamental; es el caso de la “*faune espagnole*” caracterizada por la presencia, aparte de otros organismos, de una determinada asociación de braquiópodos.

En esta época, a caballo entre la segunda mitad del siglo XIX y la primera del XX, se está produciendo en toda Europa una efervescencia en la investigación sobre braquiópodos que se plasma en numerosos trabajos que se van haciendo cada vez más específicos y detallados, bien abarcando áreas, o bien etapas cada vez más restringidas. La lista de autores y de obras sería larga pero entre los primeros habría que destacar los trabajos de HAAS & PETRI (1882), ROTHPLETZ (1886), BÖSE (1897) y BENECKE (1905) en Centroeuropa; PARONA & CANAVARI (1880), DI STEFANO (1884), VACEK (1886), GEMMELLARO (1874, 1886), DE GREGORIO (1886) y GRECO (1899, 1900) en Italia; BUCKMAN (1883, 1886, 1901, 1910, 1918), UPTON (1899, 1905), RICHARDSON & UPTON (1913) y MUIR-WOOD (1939, 1952) en Inglaterra; MARTELLI (1906) en Grecia; LISSAJOUS (1912), DE LA BOUILLERIE (1920), LANQUINE (1929), ARCELIN & ROCHE (1936), ROCHE (1939), CHARLES (1948, 1950), DROT (1952) y FRENEIX *et al.* (1956) en Francia y ROLLIER (1916-1919) que describe y revisa un gran número de especies de braquiópodos del jurásico europeo.

Ya a mediados del siglo XX, importantes aportaciones a nivel bioestratigráfico, van a venir de la mano de Rene Mouterde que va a estudiar fundamentalmente el Jurásico Inferior pero que va a contribuir de forma decisiva al establecimiento de la estratigrafía del Jurásico portugués. A. F. Soares va a jugar también un papel fundamental a la hora de describir y cartografiar los materiales del Mesozoico portugués.

RUGET-PERROT (1961) estudia el Dogger y el Malm inferior. Sin entrar en el Aalenense, si establece una división bioestratigráfica para los materiales del Bajociense. Para el Bajociense inferior (Zonas Sowerbyi y Sauzei) encuentra un espesor de 67m y reseña la fauna de braquiópodos que encuentra con las denominaciones genéricas de *Terebratula* y *Rhynchonella* haciendo

solo algunas determinación específicas como cuando cita *T. infraoolithica* en los niveles superiores de la zona Sauzei, refiriéndose seguramente a ejemplares de terebratúlidos con la misma morfología que los que Choffat recogió en esos materiales e incluyó en esa especie.

En el terreno de la paleontología específica de braquiópodos, se producen importantes aportaciones, a destacar la publicación del “*Treatise of Invertebrate Paleontology*” (MOORE, 1965) que, en el volumen dedicado a estos fósiles compendia los conocimientos existentes hasta el momento; en la actualidad se han publicado algunos volúmenes de la nueva edición de esta obra, entre ellos el dedicado al orden Rhynchonellida, que ofrece una visión actualizada de la sistemática, al que se ha recurrido en este trabajo (SAVAGE *et al.*, 2002).

Entre los autores que han realizado estudios sobre braquiópodos mesozoicos de Portugal en tiempos recientes, se debe citar a DELANCE (1974) quién, en su trabajo sobre zeilléridos del Lias de Europa Occidental, además de contribuir al mejorar el conocimiento de las especies del grupo revisa una especie descrita en Portugal por Choffat; se trata de *Zeilleria sharpei*, especie que de nuevo se analiza en el presente trabajo.

Más recientes son las aportaciones de Yves Alméras que dedica una buena parte de sus trabajos al estudio de materiales recolectados en el mesozoico portugués, fundamentalmente del Jurásico Inferior y el Jurásico Medio. A Alméras se deben importantes aportaciones al estudio de braquiópodos toarcienses, a las que se ha recurrido durante la realización de esta tesis. En base a material del Toarciense superior, Alméras crea y describe un nuevo género de rinconélidos que se ha asentado en la bibliografía; se trata del género *Soaresirhynchia*, en el que se incluyen, aparte de especies de amplia distribución geográfica, otras hasta el momento endémicas de la Cuenca Lusitánica; en efecto, en su trabajo sobre el género *Soaresirhynchia* (ALMÉRAS, 1994) se incluyen especies de amplia distribución como *S. bouchardi* junto a una que por el momento solo ha aparecido en la cuenca en el Toarciense superior y que se estudia ahora de nuevo, *S. renzi*. En el caso del género *Nannirhynchia* (ALMÉRAS *et al.*, 1995) el

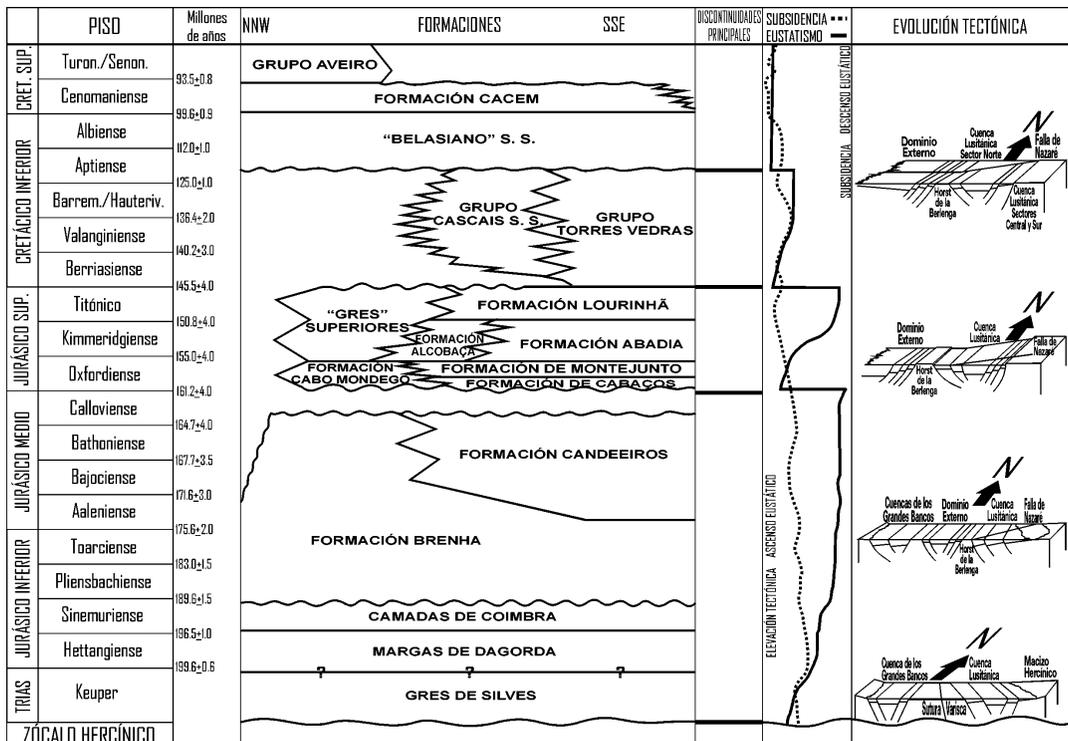


Figura 2.— Esquema con las principales formaciones descritas para el Mesozoico de la Cuenca Lusitánica y su relación con la evolución tectónica de la misma. Sintetizado a partir de HAQ *et al.* (1988), REY (1999), AZÉREDO *et al.* (2003) y SMITH *et al.* (2004).

Figure 2.— Stratigraphic framework of the Mesozoic of the Lusitanian Basin, with the main formations described and relations with its tectonic evolution. Synthesized after HAQ *et al.* (1988), REY (1999), AZÉREDO *et al.* (2003) and SMITH *et al.* (2004).

autor estudia dos especies que también son exclusivas por el momento de la cuenca, *N. cotteri* y *N. delgadoi*. Aun estudia Alméras otros braquiópodos de la Cuenca Lusitánica como los del género *Pseudogibbirhynchia* del Toarciense (ALMÉRAS, 1996)

MARCO GEOLÓGICO

El origen del material estudiado son los sedimentos depositados en el intervalo de tiempo que abarca desde el Toarciense superior al Bajociense inferior en la Cuenca Lusitánica; estos materiales se describen a continuación, de forma sintética, en base a los estudios realizados sobre los mismos; fundamentalmente los de HALLAM (1978), WRIGHT & WILSON (1984), DERCOURT *et al.* (1985, 1991), WILSON (1988), WATKINSON (1989), HISCOT *et al.* (1990), PINHEIRO *et al.*

(1996), DUARTE (1991, 1995a y b, 1997a y b, 2004), DUARTE & SOARES (2002), RIBEIRO KULLBERG (2000) y AZEREDO *et al.* (2003).

Situación

La Cuenca Lusitánica, que presenta una expresión *on-shore* y una parte sumergida, se extiende con una dirección casi paralela al que fue el eje de apertura del Atlántico (Fig. 1). Estructuralmente forma parte de un sistema en graben que continúa hacia el norte en continuidad con la Cuenca Interior de Galicia hasta la zona donde se va a formar la falla del golfo de Vizcaya. Este conjunto depresivo, se construye a favor un sistema de fracturación básicamente tardihercínica que se reactiva en régimen distensivo con esfuerzos de dirección Este-Oeste.

La cuenca Lusitánica está limitada entonces al Este por las fallas que la separan del zócalo

hercínico que constituye el Macizo Hespérico. Se trata de un sistema de fracturas que se alinean sobre los ejes de los grandes accidentes constituidos por las fallas de Porto-Tomar, Arrife, fallas del Valle Inferior del Tajo, y falla de Setúbal-Pinhal Novo. El sistema de fallas a favor del cual se eleva el Horst de las Islas Berlengas limitará la cuenca por el Oeste. El límite Sur vendrá determinado por el sistema de la Falla da Arrábida y el Norte por el escalón que la separa de la Cuenca de Porto.

Pero dentro de estos límites, la cuenca no es homogénea; la existencia de importantes accidentes tectónicos que han individualizado áreas con características e historias diferenciadas permite distinguir tres sectores dentro de la misma. La Falla de Nazaré separa un sector norte, entre ésta y la falla del estuario del Tajo se sitúa el sector central y al sur de la falla del estuario del Tajo y hasta el límite sur de la cuenca se sitúa el sector sur (RIBEIRO *et al.*, 1996).

Origen y evolución de la Cuenca Lusitánica

El origen de la Cuenca Lusitánica, y en general el de las de la Placa Ibérica y de Europa, está en la distensión y consiguiente estiramiento crustal que afectan a la Pangea y que van a terminar por fragmentarla. En lo que se refiere a la Placa Ibérica esta distensión, que culmina con su individualización, dio como resultado la creación de cuencas sedimentarias repartidas por el borde del cratón (CASAS *et al.*, 1998) con características y evolución diferenciados. En el borde septentrional se van a formar la Cuenca Asturiana, la Vascocantábrica y la Pirenaica; en el margen occidental, la Lusitánica y la del Algarve, en la zona más oriental se originan las Béticas, las Ibéricas y las Catalánides.

La evolución de la cuenca está íntimamente asociada a las primeras fases de apertura del Atlántico Norte, si bien su evolución no culmina con la apertura del océano y la formación de litosfera oceánica sino que, después de un largo período de evolución en régimen predominantemente distensivo con creación de subsidencia y relleno sedimentario en sucesivas fases de rifting, ésta se detiene, pasando la actividad al denominado dominio externo donde la evolución va a con-

tinuar hasta producirse la apertura del océano con creación de litosfera oceánica. Duró la fase de relleno desde el Triásico superior hasta el Cretácico Inferior, más exactamente hasta el Aptiense inferior, y se desarrolló condicionada por la arquitectura tectónica del zócalo hercínico. Los eventos posteriores y de modo especial los episodios compresivos del Mioceno contribuyen a conformar la disposición actual de los materiales en la cuenca.

Desde la apertura de la cuenca al comienzo de la primera fase de *rifting* en el Triásico superior (Fig. 2), se suceden una serie de etapas de relleno en las que van variando las condiciones de sedimentación y va evolucionando la arquitectura tectónica hasta instalarse una extensa rampa carbonatada, en el Sinemuriense, que recoge una potente serie sedimentaria.

En la parte alta del Jurásico Inferior, se deposita una potente serie margocalcárea alternante en condiciones de rampa carbonatada subsidente de escasa pendiente, abierta al mar y con orientación general hacia el noroeste en la que se diferencian distintos ambientes sedimentarios; el registro sedimentario muestra desde los medios más someros de rampa proximal donde el espesor de los sedimentos es menor hasta los más distales, en el interior de la cuenca, donde la serie alcanza su mayor potencia. La litología también refleja las diferencias laterales en batimetría y naturaleza de los aportes, desde los materiales bioclásticos del borde de la cuenca hasta las series con elevada proporción margosa de las zonas más distales de la plataforma.

En el límite Jurásico Inferior-Jurásico Medio, se produce una disminución de la creación de acomodación manteniéndose una subsidencia de control flexural que persiste hasta el Calloviense. En el Bajociense-Bathonense se produce la diferenciación de dominios de rampa interna y rampa externa solo justificable por control tectónico.

En estas condiciones se produce, en términos generales, el relleno de la cuenca que pierde su topografía para transformarse, en amplios sectores, en una extensa plataforma carbonatada, bordeada eso sí por una rampa distal en la que se producen desplazamientos gravitatorios de los sedimentos. El ascenso eustático Bathoniense,

favorece la formación de facies carbonatadas en la plataforma interna a expensas de una escasa sedimentación en las rampas distales. A partir de la base del Calloviense se produce un aumento de la distensión y una consiguiente profundización de la cuenca que se expresa en la retrogradación y en los movimientos gravitatorios a favor de una pendiente que está tendida de este a oeste.

El límite entre el Jurásico Medio y el Jurásico superior está marcado por una importante discontinuidad que se extiende por toda la cuenca, que aparece también en otras cuencas periatlánticas y a la que se asocia la existencia de una laguna estratigráfica que implica, por lo menos, a las Zonas Lamberti, Mariae y Cordatum del Calloviense terminal y Oxfordiense inferior; sería consecuencia de una inversión tectónica que provoca una comprensión lateral de la Cuenca Lusitánica.

La distensión, va a reestablecer las condiciones de plataforma carbonatada en la que se recupera la sedimentación, en el Oxfordiense medio-superior y, a partir de la base del Kimmeridgiense, se inicia una nueva fase de *rifting* en la que la elevación de los bordes de la cuenca proporciona materiales clásticos para la sedimentación procedentes tanto del Horst de las Berlengas como del borde Este, donde se va a erosionar la plataforma carbonatada que se había formado sobre los materiales hercínicos; la colmatación progresiva implica que aparezcan en zonas proximales ambientes subcontinentales con sistemas deltaicos y lagunares reduciéndose las áreas de sedimentación marina.

En el Cretácico Inferior, después de un período compresivo, se inicia una nueva fase de *rifting*, en este caso acompañado de magmatismo, que va a disparar los eventos halocinéticos más importantes de la cuenca y que tienen un importante papel en lo que se refiere a la disposición actual de los materiales. Esta última fase de *rifting*, va a terminar en el Albiense-Aptiense, estableciéndose, diacrónicamente en la cuenca, la *breackup unconformity* asociada al inicio de la expansión oceánica en el Atlántico Norte, al Oeste del Horst de las Berlengas y, consiguientemente, la separación entre la Margen Ibérica y los Grandes Bancos; sobre esta discontinuidad se va

a depositar la serie *post-rift*.

La evolución posterior, hasta la actualidad, viene controlada por las deformaciones impuestas por los movimientos que sufre la subplaca Ibérica con respecto a la Europea, que culminan con la formación de los Pirineos y las Cordilleras Béticas. Se suceden así en la cuenca etapas compresivas, entre las que destaca la que se produce en el límite entre el Mioceno inferior-medio (PINHEIRO *et al.*, 1996), que van a reactivar los movimientos en la fracturas, el diapirismo y la deformación, con otras distensivas en las que se acelera la sedimentación, generalmente de origen continental aunque con unidades marinas como la depositada durante la trasgresión cenomaniense. El establecimiento de la red fluvial y los procesos de sedimentación fluvial y litoral conducen al estado actual de la parte emergida de la Cuenca Lusitánica.

Arquitectura secuencial

A nivel estratigráfico, la cuenca se articula en una serie de secuencias, jalonadas por discontinuidades de diversa importancia, que responden a los principales eventos tectónicos que conforman su historia, así como a los cambios eustáticos globales. Estas discontinuidades, tienen en algunos casos significado paleontológico en la medida en que llevan asociados cambios faunísticos más o menos importantes, que implican desaparición de especies o de grupos más amplios de organismos, o bien cambios en su distribución geográfica, a los que siguen procesos de restitución y radiación adaptativa.

Diversos autores han estudiado las secuencias sedimentarias que se suceden a lo largo de la evolución de la cuenca distinguiendo ciclos megasecuenciales o de 2º orden y precisando en algunos casos a nivel mesosecuencial o de tercer orden. SOARES & DUARTE (1997) proponen, para el Jurásico Inferior y Medio, ocho ciclos a nivel de megasecuencia, identificables con claridad al norte de la falla de Nazaré; designados con las letras A a H, están limitados por nueve discontinuidades, desde D1 para el contacto entre el zócalo hercínico y los sedimentos *pre-rift* del Triásico hasta D9 para la inversión con erosión de finales del Calloviense; algunas de estas dis-

PISO	ZONA	SUBZONA	SECUENCIAS	PENICHE	CABO MONDEGO COIMBRA	RABAÇAL	PORTO DE MÓS	TOMAR
BAJOENSE INF.	SAUZEI	HEBRIDICA	SECUENCIA F	FM. DO CABO CARBOEIRO	S. M. R.	FM. DE CABO MONDEGO	FM. DE BARRANCO DE ZAMBUJAL	
		PATELLA						
	DISCITES							
AALENIENSE	CONCAVUM	LIMITATUM CONCAVUM	SECUENCIA E	FM. DO CABO CARBOEIRO	SECCIÓN DE BRASFEMES	FM. PÓVOA DA LOMBA	FM. DE BARRANCO DE ZAMBUJAL	
	BRADFORDENSIS	GIGANTEA BRADFORDENSIS						
	MURCHISONAE							
	OPALINUM	COMPTUM OPALINUM						
TORRENSE SUPERIOR	AALENSIS	AALENSIS MACTRA	SECUENCIA G	SECCIÓN DE PENICHE	SECCIÓN DE QIAÓS PRAIA	FM. DE SÃO GIÃO	FM. DE FÓRNEA	FM. DO PRADO
	MENEHINII							
	SPECIOSUM	REYNESI SPECIOSUM						
	BONARELLII	FALLACIOSUM MEDITERRANEUM						

Figura 3.- Distribución de las formaciones descritas en el Tránsito Jurásico Inferior- Jurásico Medio de los distintos sectores de la Cuenca Lusitánica en relación con la escala cronoestratigráfica y las secuencias sedimentarias reconocidas en la cuenca. En recuadros pequeños se señala la extensión de las diferentes secciones estudiadas. Datos sintetizados a partir de DUARTE & SOARES (2002).

Figure 3.- Distribution of the formations described in the Lower Jurassic – Middle Jurassic transition of the different areas of the Lusitanian Basin relative to the chronostratigraphic scale and the sedimentary sequences recognized in the basin. The extension of the different studied sections is marked in the small frames. Data synthesized after DUARTE & SOARES (2002).

continuidades, como las dos citadas, son de origen tectónico, mientras que a otras se le ha atribuido origen eustático, apreciándose en algunas las consecuencias combinadas del control tectónico y eustático. En el Jurásico superior, no se pueden definir secuencias a nivel de cuenca ya que existe una distribución de facies diversa y compleja, estando la cuenca muy compartimentada, por lo que solo se pueden apreciar discontinuidades locales de escasa entidad; después de una fase de relleno en la que, de modo diferencial en las distintas zonas de la cuenca, se forman una serie de unidades a lo largo del Jurásico superior

y la base del Cretácico, que terminan con la colmatación de la cuenca en el techo del Berriasiense; se entra a continuación en una fase tectónica, con influencias locales de la rotación de la Península Ibérica, que marca la primera discontinuidad cretácica, sobre ella se deposita, en los sectores meridional y central, una secuencia que se ve interrumpida por la segunda; esta es la *breakup unconformity* que aparece en el límite Aptiense inferior-Aptiense medio que marca el inicio de la deposición de los cortejos *post-rift* y por lo tanto el fin de la evolución de la Cuenca Lusitánica.

El tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio en la Cuenca Lusitánica

En el intervalo de tiempo estudiado, el Toarciense superior, el Aalenense y el Bajociense inferior, la cuenca vive un período relativamente tranquilo a nivel tectónico que se va a mantener hasta finales del Jurásico Medio. Este panorama se traduce en una escasa subsidencia que favorece la progradación, que se aprecia en los sistemas más distales, como los que actualmente afloran en el Cabo Mondego y también en el mantenimiento de una rampa, que en algunas áreas alcanzaría una gran extensión, siendo de muy baja pendiente en los ambientes más proximales; las variaciones que se producen en la sedimentación y que van a originar los ciclos margocalcáreos tienen un control fundamentalmente eustático. En el borde oriental de la cuenca, en Peniche, durante el Toarciense y por lo menos la base del Aalenense, la actividad tectónica tuvo que ser intensa y, junto con el régimen transgresivo general, determinante sobre las condiciones de sedimentación; como consecuencia de ello y debido a la elevación del Horst de las Berlangas, que va a sufrir erosión, la sedimentación va a tener un carácter calcáreo detrítico con importantes aportes silíceos groseros procedentes de los procesos erosivos en curso. El régimen eustático es predominantemente regresivo, existiendo fases transgresivas que han dejado su huella en los sedimentos de la cuenca; la más importante, afecta al techo de la Zona Bonarelii y buena parte de la Zona Speciosum, traducándose en el claro dominio de la sedimentación margosa que se produce en este tramo; a partir de ahí la regresión es dominante a lo largo del Aalenense y del Bajociense.

En la Cuenca Lusitánica, se han descrito para el Toarciense superior, Aalenense y Bajociense inferior, una serie de secuencias sedimentarias reconocibles en toda la cuenca. En el Toarciense superior y base del Aalenense se depositan los materiales de la secuencia de 2º orden que se inició en el Toarciense inferior y que DUARTE *et al.* (2004) han designado con las siglas ST; concretamente, en el Toarciense superior, se reconocen la

parte terminal de la secuencia de 3º orden que estos autores designan como ST3 y la designada como ST4; el techo de la secuencia Toarciense está marcado por una discordancia evidente sobre todo en la parte oriental de la cuenca y designada como D6 (SOARES & DUARTE, 1997). A partir de ahí aun se depositan dos nuevas secuencias, designadas con las letras F y G (SOARES *et al.*, 1993); la primera de ellas hasta el Bajociense inferior, la segunda, se va a prolongar hasta el Bathoniense (Fig. 3).

Se pueden observar, dentro de la cuenca, distintos ambientes sedimentarios determinados por diferentes condiciones batimétricas y aportes de diferentes orígenes y, como consecuencia, también diferentes condiciones ambientales que van a caracterizar diferentes comunidades bentónicas en general y de braquiópodos en particular; en este sentido se pueden distinguir, esquemáticamente, cuatro tipos de paleoambientes en el registro sedimentario. En primer lugar, los ambientes más proximales de plataforma somera con influencia de la agitación del oleaje, buen grado de oxigenación y elevada productividad que proporciona soporte trófico para una abundante fauna bentónica donde se conservan restos de corales, moluscos y braquiópodos en un sustrato fuertemente bioclástico; es en estas condiciones en las que se desarrolla en el Toarciense la que CHOFFAT (1880, 1947) denominó "*faciès espagnol à brachiopodes*". En segundo lugar, alejándonos de la costa hacia medios más profundos, nos encontramos en el registro sedimentario con ambientes de rampa homoclinal de profundidad media en los que, a pesar de que se mantienen unas condiciones aceptables de oxigenación y aportes nutritivos, la vida bentónica se hace difícil para los organismos que necesitan fijarse al sustrato, seguramente por su falta de consistencia; en estas condiciones son relativamente abundantes los moluscos que pueden vivir sobre la superficies blandas como los pectínidos y los gusanos sedimentívoros como los *Zoophycos*, pero escasos los braquiópodos; estas condiciones se daban en mayor o menor medida en los ambientes en los que se depositaron los sedimentos que afloran en Porto de Mós, Rabaçal, o en las

secciones situadas al Norte de Coimbra. A mayor profundidad, en la parte más distal de la rampa, si bien las condiciones presentan, durante el Toarciense superior, rasgos similares a las de ambientes más proximales apareciendo faunas de braquiópodos con especies comunes en la parte alta de la Formación São Gião y base de la Formación Póvoa da Lomba (DUARTE & SOARES, 2002), durante el Aalenense se produce una acentuación de las diferencias con respecto a las zonas más proximales, como consecuencia, las condiciones de los fondos, con abundante materia orgánica, han permitido que, aunque los niveles de oxigenación fuesen bajos, existiese una fauna de braquiópodos y organismos sedimentívoros abundante; en estas condiciones se formaron los sedimentos que afloran en el Cabo Mondego, que tanto en el Aalenense medio y superior como en el Bajociense inferior presentan las faunas de braquiópodos más ricas de la Cuenca. Por último, en la zona de Peniche, en condiciones que van pasando del cono submarino externo a medio con importantes movimientos de material grosero que originan las estructuras de desplazamiento típicas de estos medios se desarrolló una importante fauna bentónica, fundamentalmente de crinoideos pero en la que escasean, o bien no se conservan, restos de braquiópodos; solamente en los últimos niveles de materiales finos se han conservado restos del pequeño rinconélido *N. delgadoi*.

PALEONTOLOGÍA

MÉTODOS DE ESTUDIO

En este trabajo se han seguido las pautas metodológicas ampliamente extendidas con el objetivo de conseguir una descripción sistemática de la braquiofauna del tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio de Portugal que pueda ser contrastada con trabajos anteriores o futuros.

El trabajo de campo

Para realizar este trabajo, se han seleccionado una serie de secciones estratigráficas que permiten, abarcar el registro del intervalo elegido y mostrar la mayor variedad de ambientes posible

para poder estudiar las relaciones de las asociaciones con las condiciones ambientales que reinaron en el sustrato en el que se desarrollaron. La recolección de material se ha realizado separando los ejemplares de cada estrato, anotando las características litológicas apreciables a nivel macroscópico en cada nivel y tomando en algunos casos muestras de la roca para realizar, posteriormente, un estudio microscópico.

Estudio de los ejemplares

El material recogido, una vez limpio, es siglado e inscrito en una base de datos donde se registran las características generales de cada ejemplar incluyendo una breve descripción morfológica, número y tipo de costillas, estado de conservación, relleno, etc. También se registran, si el estado de conservación lo permite las medidas básicas de cada ejemplar, es decir la anchura, la longitud y el espesor.

Caracteres biométricos

Las medidas de los parámetros esenciales (Anchura, Longitud, Espesor) se realizan, de acuerdo con el esquema de la figura 4; en todas las medidas se toman como referencia el “plano de simetría” del ejemplar y un plano perpendicular a este que busca el máximo grado posible de coincidencia con la comisura lateral y que se ha llamado “plano comisural”; la intersección de ambos constituiría el eje anteroposterior o sagital del ejemplar y se toma como eje de referencia del mismo. Así la longitud, es la longitud máxima sobre este eje y la anchura y el espesor son, respectivamente la anchura y el espesor máximos medidos perpendicularmente a este eje. Este es también el eje de referencia a la hora de realizar las secciones seriadas de los ejemplares seleccionados que se realizan perpendicularmente a este eje.

Carece de interés, dado el tamaño de las muestras de medidas obtenidas de los lotes de ejemplares y el grado de variabilidad que caracteriza a los braquiópodos, aportar más datos biométricos que los más sencillos e imprescindibles para tener una idea de las dimensiones de los ejemplares de una especie y del grado de variabilidad dentro de la misma, estos datos en si mis-

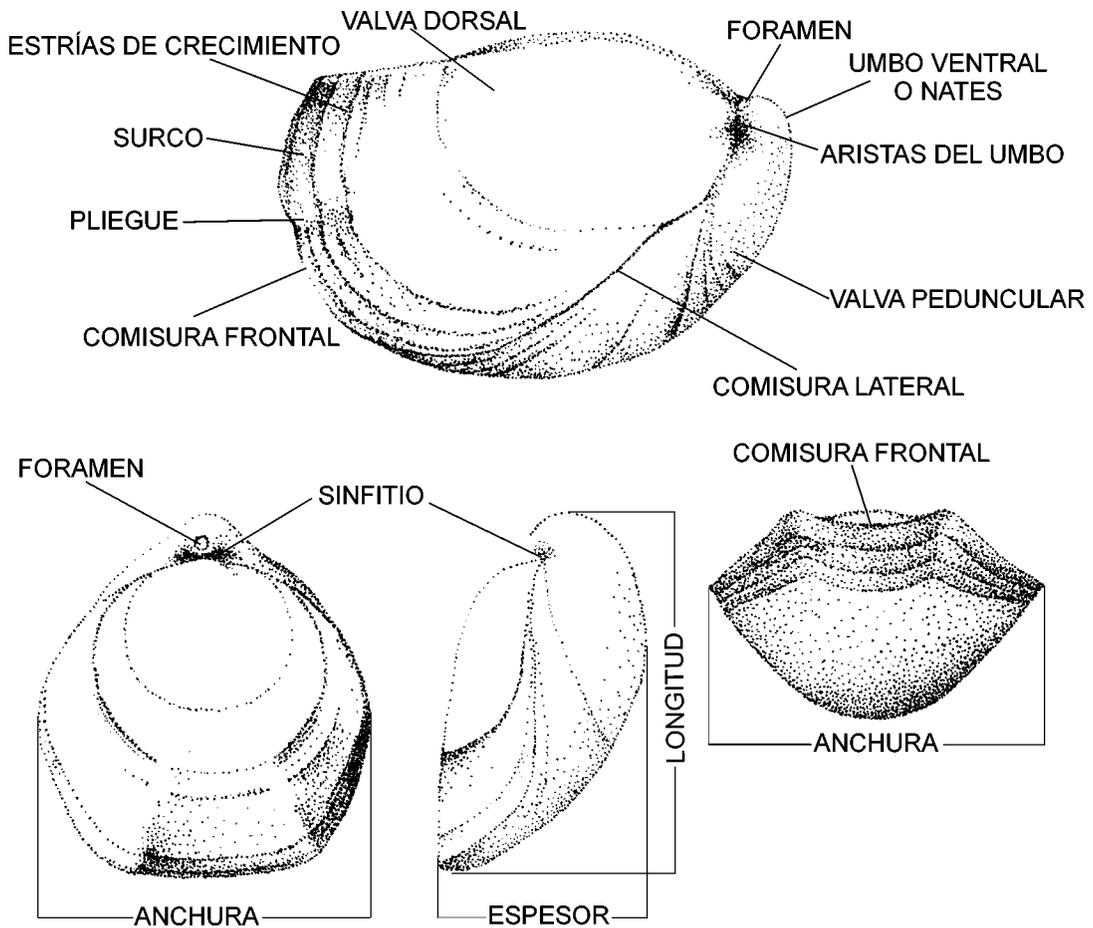


Figura 4.- Nomenclatura de la morfología externa y medidas básicas de braquiópodos ejemplificados en un terebratúlido.

Figure 4.- Terminology of the external features of brachiopods exemplified in a terebratulid: growth lines, dorsal valve, foramen, ventral beak, pedicle valve, lateral commissure, anterior commissure, fold, sulcus and symphytium. Dimensions measured: width, thickness and length.

mos permiten realizar una caracterización biométrica simple pero de gran valor ya que proporciona una visión clara de las dimensiones y de la diversidad intraespecífica a nivel de tallas y formas. Así, en la descripción de cada especie, se incluye un cuadro con las medidas de los ejemplares donde figuran para la anchura, longitud y espesor, los valores extremos, la media y la varianza como valor indicativo de la variabilidad de cada medida.

También figura en estos cuadros los valores del cociente entre la longitud y la anchura, que nos dan una idea de la redondez del contorno de la concha en vista dorsal, y del cociente entre el

espesor y la longitud que nos informa de la globosidad de los ejemplares; con respecto a la globosidad, en términos generales, en este trabajo se habla de conchas poco globosas cuando el cociente entre el espesor y la longitud no supera el valor de 0,6; de conchas globosas entre 0,6 y 0,9 y, de conchas subsféricas para valores superiores.

MORFOLOGÍA DE LOS BRAQUIÓPODOS

Caracteres externos

En este trabajo se ha buscado la sintonía a nivel metodológico con las publicaciones recién-

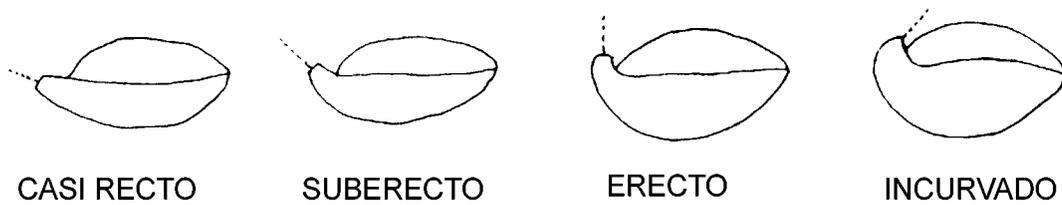


Figura 5.— Terminología utilizada para referirse a los distintos grados de curvatura del umbo ventral (modificado de GARCÍA JORAL, 1986).

Figure 5.— Terms used to describe the incurvature of the beak: nearly straight, suberect, erect and incurved (modified from GARCÍA JORAL, 1986).

tes sobre el grupo, dada la necesidad de homogeneizar fórmulas de caracterización unificadas que, dado el creciente número de taxones descritos, permita que cualquier investigador disponga de descripciones sistematizadas de los mismos.

Los braquiópodos son organismos que han mostrado, a lo largo de su evolución, ciertas tendencias claras en lo que se refiere a los cambios en los caracteres internos que han evolucionado más lentamente al ser menos dependientes de la presión selectiva del ambiente; no ocurre así con los externos, donde se aprecian con frecuencia homomorfismo y pedogénesis, existiendo morfologías que se mantienen a lo largo de extensos períodos de tiempo apenas sin variaciones importantes; es evidente por lo tanto que los caracteres internos tendrán gran valor a la hora de buscar relaciones filogenéticas mientras que los externos serán más útiles cuando se trata de caracterizar especies o géneros.

Contorno y perfil

A pesar de la tendencia general a la circularidad, en los grupos estudiados, que se puede establecer, por medio del cociente entre la longitud y la anchura, casos en los que el valor de este cociente es inferior a 1 siendo entonces el contorno “ovalado lateralmente”, si el cociente es claramente superior a 1 se dice que es “ovalado anteroposteriormente”. Un contorno que aparece con frecuencia en muchos grupos de braquiópodos, debido al tipo de crecimiento en las fases adultas, es el “subpentagonal”, con el margen anterior más o menos recto.

En cuanto al perfil en vista lateral de la concha, cuando la relación entre el espesor y la longitud del organismo es alta, superior a 0,6 se dice

que la concha es “globosa”, en caso contrario, si el valor es sensiblemente inferior, se dice que es “aplanada”; puede ocurrir que la globosidad esté concentrada en la parte del umbo de una de esas valvas e cuyo caso se dice que esa valva o el conjunto de la concha son “gibosas”. Aparecen ejemplares, con las dos valvas convexas, en los que la globosidad de las dos valvas es igual o muy parecida, en ese caso se dice que son “equibiconvexas”; en caso de que las valvas tengan diferente convexidad, puede ocurrir que la valva ventral sea más convexa que la dorsal utilizándose entonces el calificativo de “ventribiconvexa”, o que sea la valva dorsal la más convexa hablándose entonces de conchas “dorsobiconvexas”; por último, si una de ellas, normalmente la dorsal, es muy aplanada se dice que son “planoconvexas”.

Nates

La morfología del umbo ventral o nates es un carácter sistemático de gran potencia descriptiva; en primera aproximación, cuando el umbo es voluminoso con respecto al volumen general de la concha se dice que es “masivo”, siendo su tamaño relativo carácter de interés. En cuanto al grado de curvatura del umbo, teniendo en cuenta que este varía, aumentando con la edad, es característico de muchos grupos de braquiópodos; de acuerdo con su curvatura el umbo puede ser desde casi “recto” a “incurvado” con formas intermedias “suberecto” y “erecto” (Fig. 5). El umbo puede poseer unos rebordes más o menos elevados y más o menos agudos denominados “aristas laterales” (Fig. 4) o éstas pueden estar ausentes.

En el umbo ventral se encuentra el foramen; existe una terminología que permite describir su



Figura 6.– Terminología utilizada para referirse a la posición relativa del foramen en relación con las aristas laterales del nates (modificado de GARCÍA JORAL, 1986).

Figure 6.– Terms used to describe the relative position of the foramen in relation to the lateral ridges of the beak (modified from GARCÍA JORAL, 1986).

forma, tamaño y posición relativos. Teniendo en cuenta su posición con respecto a los otros elementos del umbo, fundamentalmente las aristas laterales y el foramen, se vienen utilizando desde hace tiempo los términos de “epitírido”, “permesotírido”, “mesotírido” e “hipotírido” (Fig. 6). En algunas ocasiones, el crecimiento de la concha, hace que el umbo se curve más o menos fuertemente sobre la valva dorsal, en estos casos, en este caso se habla de foramen “atrito”.

Las “placas deltoidales”, más o menos desarrolladas, se sitúan en las proximidades del foramen. Su forma y dimensiones tienen interés en la caracterización de braquiópodos, así como el hecho de que se unan o no posteriormente formando un área de superficie más o menos amplia denominada “sinfitio”, las placas deltoidales pueden unirse muy anteriormente, en este caso la unión solo se aprecia en secciones seriadas. El borde de las placas deltoidales en torno al foramen puede presentar un engrosamiento que hace que se resalte ligeramente este reborde, en este caso se habla de “foramen labiado”.

Superficie de la concha

La superficie de la concha puede ser lisa o presentar una serie de relieves que estudiados en detalle aportan elementos de caracterización. Es común que aparezcan en la superficie de las valvas líneas de crecimiento, cuya presencia y aspecto puede ser muy variable incluso dentro de la especie, en ocasiones estas “estrías de crecimiento” tienen interés sistemático.

Pero la estructura superficial que presenta más interés y que se ha utilizado ampliamente en la sistemática de braquiópodos es la costulación. En general el número de costillas es muy variable

y su variabilidad intragrupal puede ser grande, de tal modo que dentro de cada taxón se puede hablar de ejemplares o lotes relativamente más o menos “costulados”, según su número de costillas sea mayor o menor comparativamente que el de otros; también es un elemento de interés diagnóstico, y así se utiliza, el número de costillas que se sitúan sobre el bocel en los ejemplares de las especies en las que aparece este elemento morfológico.

En cuanto a la forma que presentan las costillas, se utiliza aquí una terminología sencilla para referirse a los diferentes aspectos que pueden encontrarse. Las costillas pueden ser más o menos notorias según se eleven más o menos sobre los surcos que las separan, cuando encontramos costillas elevadas y anchas decimos que la “costulación” es “fuerte” mientras que al contrario si las costillas son poco elevadas y suavemente redondeadas decimos que la “costulación” es “suave”. Por otra parte a pesar de que las costillas en la comisura de la concha forman en la mayoría de los casos una línea en zigzag quebrado, es decir que son angulosas en su borde, en muchos casos luego pasan a tener un contorno más redondeado, se habla entonces de “costillas angulosas” y de “costillas redondeadas” y se detalla si son redondeadas en toda su extensión o lo son después de la comisura. Además, independientemente de que la arista de la costilla sea angulosa o redondeada la costilla, si es elevada, puede presentar unos flancos que formen ángulos agudos, en este caso se puede hablar de “costillas agudas”. Es característico en algunos grupos de braquiópodos costulados, que el animal pase por una primera fase de su vida sin costillas apareciendo estas posteriormente, presentando por lo tanto

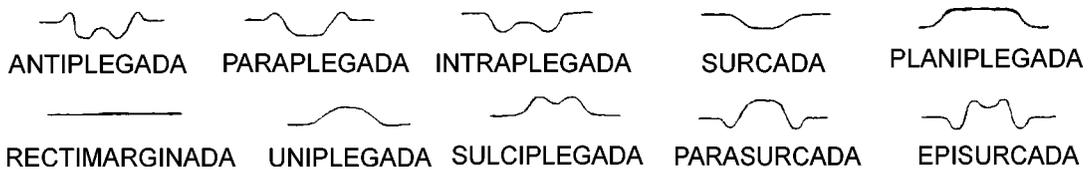


Figura 7.— Terminología utilizada para referirse a las distintas formas en que puede aparecer plegada la comisura frontal (modificado de GARCÍA JORAL, 1986).

Figure 7.— Terms used to describe the plication of the anterior commissure: *antiplicate*, *paraplicate*, *intraplicate*, *sulcate*, *planiplicate*, *rectimarginate*, *uniplicate*, *sulciplicate*, *parasulcate* and *epiulcate* (modified from GARCÍA JORAL, 1986).

una concha con una parte posterior no costulada y una anterior costulada, siendo la extensión y la transición entre las dos partes variable y característica; cuando la costulación recubre toda la concha se habla de “costulación entera” y se dice que las costillas son “costillas enteras”.

Por último, ocurre en ocasiones en braquiópodos poco costulados, que a medida que van creciendo “necesiten” más costillas para cubrir toda la superficie de la concha, no siendo suficiente con que las pocas existentes al principio de su vida aumenten de anchura al crecer el animal, apareciendo costillas nuevas a medida que el animal crece. La aparición de nuevas costillas se puede producir por “bifurcación dicotómica” y excepcionalmente por “trifurcación” de una costilla que comienza en el umbo o bien por “intercalación” de una nueva costilla que comienza en el surco que separaba dos costillas preexistentes.

Comisuras

Las comisuras que forman las valvas al unirse pueden ser rectas o arquearse para describir formas curvas diferentes que poseen valor sistemático.

En la figura 7 se esquematiza la terminología que se utiliza en este trabajo, y que está generalizada en la literatura, para referirse a las diferentes morfologías de la comisura frontal.

El plegamiento puede afectar solamente a la comisura o continuarse por las valvas formando pliegues y surcos en la superficie de éstas; en el caso extremo de ciertos rinconélidos los pliegues de la comisura son el reflejo de pliegues en las valvas que parecen dividir la concha en tres zonas, dos laterales y una central, se habla entonces de “trilobación”.

La comisura lateral describe curvas que permiten que se formen los diversos tipos de comisuras frontales o reflejan las distintas fases de crecimiento; el grado de curvatura la posición y su amplitud se utilizan como criterios descriptivos.

Caracteres internos

Los caracteres internos se estudian realizando secciones seriadas de ejemplares elegidos por poseer una morfología externa típica dentro de la especie en estudio. Las secciones seriadas permiten reconstruir la morfología interna de la concha, existiendo un lenguaje y una terminología asentados en la bibliografía que son los utilizados en este trabajo. En la figura 8 se representan algunos rasgos de la morfología interna con los términos utilizados para referirse a ellos.

Algunos aspectos de interés que se utilizan en este trabajo merecen una atención especial. En Zeilléridos y Terebratélidos, el umbo de la valva dorsal está caracterizado, a nivel interno por la ausencia o reducción de proceso cardinal y por la existencia de un septalio que junto con las placas cardinales suele originar unas cavidades umbonales dorsales; la unión entre los rebordes internos de las foseas, las placas cardinales y el septo forma una depresión en forma de surco que se extiende antero-posteriormente que se denomina “surco cardinal”; su morfología posee indudable interés sistemático.

La charnela de los braquiópodos, que permite la articulación de las valvas, está constituida básicamente por dos dientes que encajan en dos foseas dentales cuyos rebordes interno y externo se extienden, ambos o al menos uno de ellos, recubriendo parcialmente al diente e impidiendo la

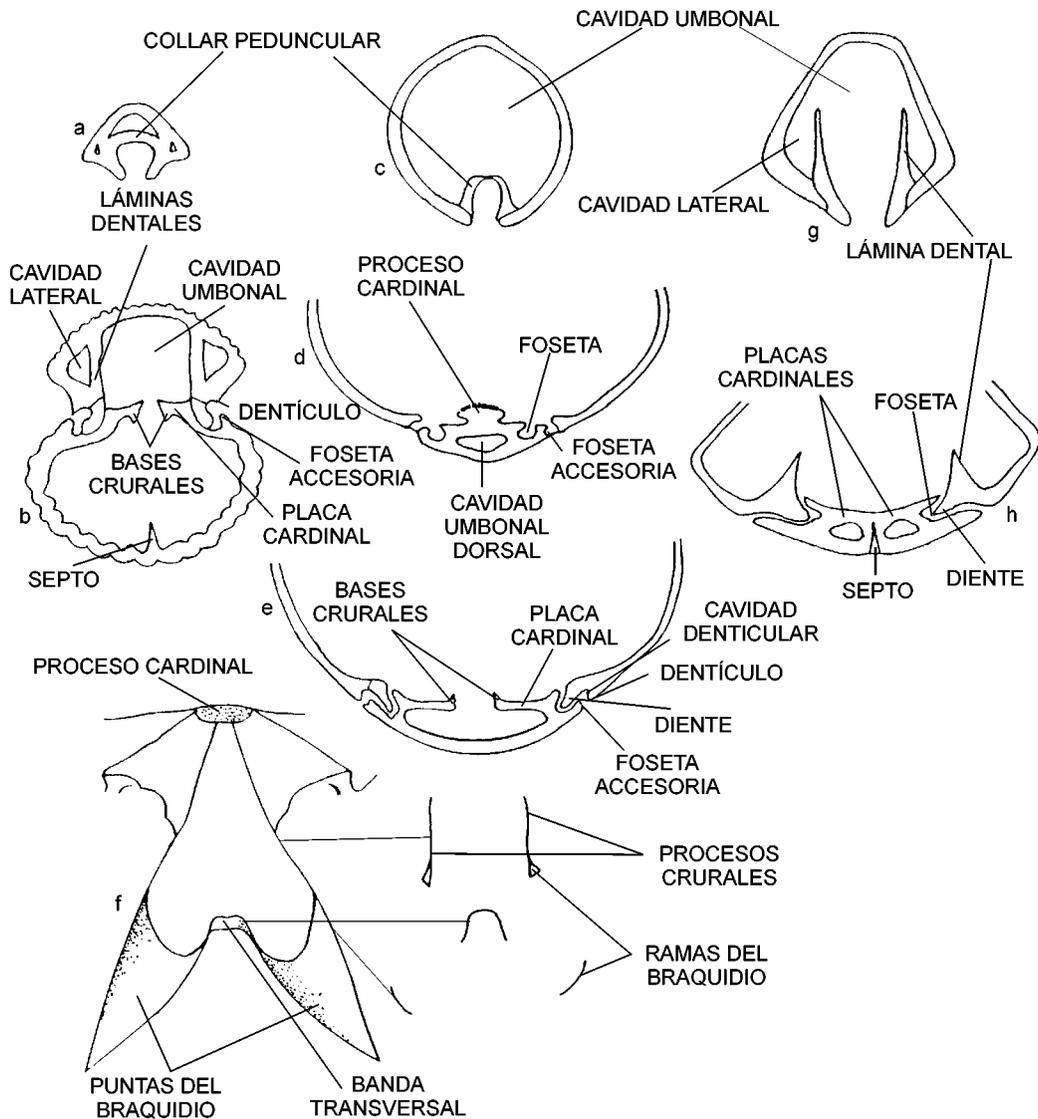


Figura 8.— Terminología de los caracteres internos de los braquiópodos. a) y b): secciones de la concha de un rinchonélido, cortando el nates en (a) y la articulación en (b). c), d) y e): secciones de un terebratúlido a nivel del nates, del proceso cardinal y de la articulación respectivamente. f): reconstrucción del braquidio de un terebratúlido y sección del mismo por una zona media. g) y h): secciones de la concha de un zeillérido, en (g) a nivel del umbo y en (h) a nivel de la articulación. (modificado de GARCÍA JORAL, 1986).

Figure 8.— Terms used to describe the internal features of brachiopods. a) and b): sections of a rhynchonellid shell, cutting the beak in (a) and the articulation in (b). c), d) and e): sections of a terebratulid shell at the beak (c), the cardinal process (d) and the articulation (e). f): reconstruction and cut of the loop of a terebratulid. g) and h): sections of a zeillerid shell, in (g) at the beak and in (h) at the articulation. (modified from GARCÍA JORAL, 1986).

separación de las valvas; además de los dientes es frecuente que aparezcan otras estructuras que vienen a limitar aun más la apertura de la concha

como son los dentículos y las fosetas accesorias; resulta de interés a nivel descriptivo el tamaño relativo de los dientes y su forma, la presencia de

crenulación en la superficie de los mismos y la morfología y el grado de desarrollo de los rebordes de las fosetas.

Una pieza esencial de la morfología interna, exclusiva del grupo, es el braquidio; su estructura tiene un valor sistemático decisivo, su lenta evolución permite establecer relaciones filogenéticas que la morfología externa, más cambiante en el registro fósil, puede ocultar; la caracterización de la estructura del braquidio se realiza describiendo sus elementos y catalogándolo de acuerdo con los tipos descritos en la bibliografía. En este trabajo se utiliza la terminología que se ha generalizado en las dos ediciones del “*Treatise of Invertebrate Paleontology*” (MOORE, 1965; KAESLER 1997-2002)

CRITERIOS SISTEMÁTICOS

A la hora de establecer una clasificación sistemática en braquiópodos, es necesario tener en cuenta las tendencias evolutivas iterativas o el pedomorfismo, frecuentes en el grupo y que suponen una dificultad añadida a la hora de establecer las relaciones entre los diversos taxones. Resulta evidente que los cambios evolutivos operen con mayor intensidad en caracteres de la morfología externa, más sensible a los factores selectivos del medio, que en los caracteres de la morfología interna que, como ocurre en otros organismos, se conservan a lo largo de períodos de tiempo muy largos y por lo tanto revelan parentescos evolutivos no apreciables en la morfología externa. En este trabajo se utiliza, siempre que es posible, como criterio básico a la hora de buscar relaciones entre los organismos, el de la morfología interna, sobre todo la de aquellas estructuras que son poco variables y muy evidentes; en este sentido, la estructura del braquidio juega un papel fundamental.

En rinconélidos, la evolución del braquidio permite establecer las grandes líneas evolutivas dentro del grupo; se utiliza aquí especialmente el braquidio como elemento fundamental a nivel de caracterización sistemática, apoyado por otros caracteres internos como la presencia de collar peduncular, la morfología de las láminas dentales, o la estructura del aparato articular, atendien-

do también a algunos caracteres externos como el contorno, la globosidad, la gibosidad, y sobre todo, el tipo de costulación, ya que el esquema básico de la costulación ha demostrado permanecer estable en algunas líneas filogenéticas.

Para elegir la arquitectura sistemática de los taxones estudiados, se ha optado por seguir las denominaciones y los niveles taxonómicos más extendidos y más actuales, en el sentido de que son el resultado de revisiones sistemáticas recientes. Para el grupo de los rinconélidos se ha elegido la clasificación que se propone en el “*Treatise on Invertebrate Paleontology*” (SAVAGE *et al.*, 2002). Para los terebratulidos, a la espera de la publicación de la nueva edición del volumen correspondiente, se ha tomado el esquema clasificatorio básico de COOPER (1983), sin duda el más reciente y utilizado para este grupo de braquiópodos. Para el único terebratulido estudiado en este trabajo, se utiliza la nueva clasificación de la Superfamilia Laqueoidea THOMSON, 1927 que figurará en la nueva edición del “*Treatise*” y que la doctora Daphne E. Lee, coautora de la misma, tuvo la amabilidad de comunicarme. Esta superfamilia se incluye dentro del Suborden Terebratellidina MUIR-WOOD, 1995 que a su vez forma parte del Orden Terebratulida WAAGEN, 1883 que evidentemente tiene un significado diferente al del Orden Terebratulacea GRAY, 1840 que utiliza COOPER (*op. cit.*) que incluye solamente a los terebratulidos. Para intentar acomodar las dos clasificaciones se ha optado por utilizar la denominación de Orden Terebratulida en el sentido en que se utiliza en el volumen 5 del “*Treatise*”, en la que se han incluido las familias de COOPER (1983) sin ningún nivel taxonómico intermedio entre ambos y el Suborden Terebratellidina en el que se incluye, el terebratulido *Lusitanina bituminis*, con la sistemática actualizada, y el nuevo género de zeilléridos que se describe en este trabajo *Neozeilleria*, en este caso dentro de la nueva Superfamilia Zeilleroidea.

SISTEMÁTICA DESCRIPTIVA

Se describen a continuación los taxones encontrados en el intervalo estudiado. Todos los

ejemplares figurados en fotografías, incluidos los seccionados si se han podido realizar de ellos moldes en escayola, los medidos para la realización de las tablas de medidas que acompañan la descripción de varias especies, así como las réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas de los ejemplares seccionados que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen las series tipo de cada taxón y se relacionan al final del trabajo. Todos estos ejemplares se encuentran depositados en el Departamento de Ciências da Terra da Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra (DCT da FCTUC)”.

Orden Rhynchonellida KUHN, 1949
 Superfamilia Pugnacoidea RZHONSNITSKAIA, 1956
 Familia Basiliolidae COOPER, 1959
 Subfamilia Basiliolinae COOPER, 1959

Género *Soaresirhynchia* ALMÉRAS, 1994

Especie tipo: *Rhynchonella bouchardi* (DAVIDSON, 1852)

Diagnosis (de SAVAGE *et al.*, 2002, p. 1202): “Talla pequeña a media, contorno subcircular a transversalmente oval, equibiconvexa a dorsobiconvexa; la concha con una parte posterior lisa que alcanza, por lo menos, hasta la mitad de la misma; costillas escasas, sencillas, redondeadas anteriormente (2 a 7 dispuestas en un bocel escasamente elevado); uniplicación generalmente simétrica; umbo delicado, de subrecto a ligeramente incurvado; foramen circular a oval, las placas deltidiales están en la mayoría de los casos separadas, unidas en los demás. Láminas dentales desde paralelas a ventralmente convergentes, a menudo soldadas a la pared de la concha. Las placas cardinales están divididas; no poseen septalium ni proceso cardinal; carecen de septo medio dorsal o bien este está reducido a una cresta; crura de hamiforme a subfalciforme”.

Diagnosis (from SAVAGE *et al.*, 2002, p. 1202): “Small to medium size, subcircular to transversely oval in outline, equibiconvex to dorsibiconvex; smooth stage extended at least to midvalve; costae few, simple, rounded anteriorly (2 to 7 on

scarcely raised dorsal fold); uniplication generally symmetrical; beak delicate, subrect to slightly incurved, foramen circular to oval, deltidial plates mostly disjunct, otherwise conjunct. Dental plates subparallel to ventrally convergent often fused to sell wall; hinge plates divided; cardinal process and septalium absent or reduced to a ridge; crura hamiform to subfalciform; pedicle collar reduced to absent”.

Descripción: Rinconélidos de talla media a pequeña, habiéndose observado una tendencia a la disminución de la talla desde la primera especie conocida de contorno redondeado, *S. bouchardi* (DAVIDSON, 1852) hasta la más reciente, *S. murtinheirensis* sp. nov., pasando por un mínimo en la especie del Aalenense inferior *S. minor* sp. nov. Dentro de esta variabilidad en la talla, el contorno de las especies del género resulta ser más constante, entre subcircular y subpentagonal dependiendo del plegamiento de la comisura anterior; en algunas especies la anchura es mayor que la longitud adquiriendo un contorno transversalmente oval. La globosidad es también variable, no ya dentro del género sino también dentro de las especies del mismo; en general existen especies desde claramente globosas como *S. renzi* (CHOFFAT *in* ALMÉRAS, 1994) hasta relativamente aplanadas como *S. minor*. Las características que mejor definen al género, son sin duda el desarrollo tardío de la costulación y el bajo número de costillas. En efecto, en las especies del género, salvo excepciones, las costillas aparecen solamente en la mitad anterior de la concha y son redondeadas y poco marcadas, el número, aunque muy variable dentro de las especies, es siempre muy bajo. El nates es pequeño en proporción con el tamaño de la concha salvo en *S. minor* donde, por su menor talla resulta aparentemente más voluminoso; suele ser subrecto en los ejemplares de menor talla dentro de cada especie y llega a ser incurvado en los ejemplares más globosos, sobre todo de *S. renzi*, la especie más globosa del género. El bocel está claramente definido y suele estar bastante elevado con respecto a la comisura lateral, el contorno es trapezoidal separándose claramente las costillas que están sobre el pliegue que suelen ser entre dos y seis, presentando la mayoría de los ejemplares de las distintas espe-

cies tres a cuatro salvo *S. flamandi* (DUBAR, 1931) y *S. minor*, donde la mayoría de los ejemplares presentan solamente dos costillas en el bocel.

Internamente la morfología de *Soaresirhynchia* responde al esquema general de la de los basiliólidos, con láminas dentales cortas, delgadas en el borde, sin septo ni septalio; posee además dientes masivos insertados en fosetas inclinadas y placas cardinales cortas, estrechas y curvadas cóncavamente hacia el lado dorsal. La crura se halla, en las especies del género, entre el tipo subfalciforme y el hamiforme ya que, si bien la parte posterior responde al modelo de crura hamiforme con las bases crurales cortas, muy poco extendidas hacia la valva peduncular, las terminaciones suelen ser relativamente extensas siguiendo el patrón de las subfalciformes; las láminas crurales suelen tener un tramo con sección sigmoidea, tal y como ocurre en otros braquiópodos con crura subfalciforme. Se aprecia una tendencia, desde las especies más antiguas hasta las más modernas a la generalización de la crura subfalciforme, siendo este el tipo que aparece en todos los ejemplares seccionados de *S. murtinheirensis*, donde las bases crurales son además especialmente largas, extendiéndose hacia el interior de la valva dorsal.

Discusión: Este género, fue creado por ALMÉRAS (1994), para segregar de *Stolmorhynchia* un grupo de especies con características diferenciales marcadas que BUCKMAN (1918) había incluido en *Stolmorhynchia*; la necesidad de esta separación ya había sido puesta de manifiesto por AGER *et al.* (1972) y por PROSSER (1993) que estudia la morfología interna de la especie tipo de *Stolmorhynchia*. ALMÉRAS (*op. cit.*) segrega de *Stolmorhynchia* las especies Toarcienses que poseen crura subfalciforme o calcariforme en las que la mitad posterior de la valva es lisa; a ellas suma una especie del Alto Atlas marroquí que ROUSSELLE (1974) había denominado *S. tamazirta*. El nuevo género se denomina *Soaresirhynchia* e incluye las especies del Toarciense inferior y medio *S. bouchardi* (DAVIDSON, 1852), *S. rustica* (DUBAR, 1931) *S. babtisrensis* ROUSSELLE, 1978, *S. flamandi* (DUBAR, 1931) *S. tamazirta*, y una nueva especie

del Toarciense superior portugués, *S. renzi* (CHOFFAT).

OVCHAVENKO (1983) había creado entorno a la especie tipo *Rhynchonella urtabusensis* MOISEEV, 1935, el género *Almorhynchia* del Toarciense-Aaleniense inferior del Pamir que responde a características muy próximas a las de *Soaresirhynchia* y con el que, o bien está muy relacionado evolutivamente, o bien es sinónimo. A pesar de tratarse de regiones distantes es posible que sus faunas estén vinculadas; en este trabajo se describe una nueva especie de basiliólido del Toarciense superior que se incluye en un género que hasta el momento solo había aparecido en el Pamir. No habiéndose podido estudiar detalladamente las características de *Almorhynchia* se ha optado por utilizar la denominación *Soaresirhynchia*, dada su difusión y arraigo en la bibliografía; se revela de todos modos necesario el estudio comparativo entre el material incluido en *Soaresirhynchia* y el que forma parte de *Almorhynchia* para comprobar si existe sinonimia, en cuyo caso solo podría admitirse *Almorhynchia* como género válido.

De las especies incluidas por Almérás en *Soaresirhynchia*, la más reciente, *Soaresirhynchia renzi* (CHOFFAT), del Toarciense superior, ha aparecido solamente en la Cuenca Lusitánica, en Asturias y en la Cuenca Vasco-Cantábrica (GARCÍA JORAL & GOY, 2004b). Se ha recogido y estudiado abundante material de *Soaresirhynchia renzi* pero se ha podido además comprobar que el género rebasa el límite Jurásico Inferior-Jurásico Medio, apareciendo en el Aaleniense dos formas diferenciadas que se han incluido en las nuevas especies *S. minor* sp. nov. y *S. murtinheirensis* sp. nov. que responden de forma clara a los caracteres diagnósticos del género si bien se trata de morfologías diferentes con distinta distribución.

Distribución: Toarciense: Inglaterra, (?) Escocia, Alemania, Francia, España, Italia, Dinárides, Marruecos, Argelia y Portugal. En Portugal se ha reconocido además en el Aaleniense y el Bajociense inferior.

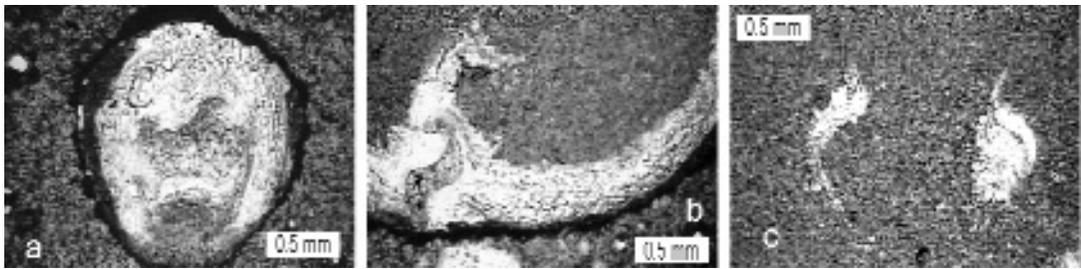


Figura 9.— *Soaersirhynchia renzi* (CHOFFAT in ALMÉRAS, 1994). Microfotografías de secciones del ejemplar de Z.65.55 mostrando algunos caracteres internos. a): sección a nivel del nates, donde se aprecia el collar peduncular a 0,15 mm del extremo. b): zona articular a 1,2 mm del umbo. c): sección de los brazos crurales típicamente sigmoidea.

Figure 9.— *Soaersirhynchia renzi* (CHOFFAT in ALMÉRAS, 1994). Microphotographs of sections of specimen labelled Z.65.55, showing some internal features. a): section at the beak showing the pedicel collar at 0.15 mm from the apex. b): hinge area at 1.2 mm from the apex. c): section of the crura, typically sigmoid.

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 257)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
20,2	7,45	12,5	4,0	16,8	6,5	11,2	3,0	19,8	3,1	9	4,0	1,08	0,63	0,89	0,004	1,52	0,44	0,8	0,01

COSTULACIÓN												
Costillas totales				Costillas en el bocel				Costillas en el bocel / Costillas totales				
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	var
15	6	9,64	3,5	6	2	3,63	0,73	0,56	0,23	0,38	0,005	

Tabla 1.— Dimensiones, índices y valores de costulación de los ejemplares estudiados de *Soaersirhynchia renzi* (CHOFFAT in ALMÉRAS, 1994). Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 1.— Dimensions, indices and costae values in the studied specimens of *Soaersirhynchia renzi* (CHOFFAT in ALMÉRAS, 1994). (A=width, L=length and E=thickness). Abbreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

Soaersirhynchia renzi (CHOFFAT in ALMÉRAS, 1994)
(Figs. 9-12, Tabla 1)

1947 *Rhynchonella renzi* nov. sp. — CHOFFAT, p. 3.

1994 *Soaersirhynchia renzi* (CHOFFAT) — ALMÉRAS, pp. 84-103, lám. 5, figs. 1-17, lám. 6, figs. 1-7.

Se han estudiado 428 ejemplares de la especie, algunos de localidades secundarias no incluidas en la lista de secciones de este trabajo (Boca da Mata, Campo de Futebol de Cumieira o Roça Cu) procedentes de la colección de L. V. Duarte. De ellos, los ejemplares figurados en la descripción de esta especie, los medidos para la realización de la tabla de medidas, así como los seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen la serie tipo

y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC. Los 275 ejemplares de la serie tipo se relacionan en el Anexo I.

Tipo: Ejemplar del Toarciense superior (Zona Speciosum, Subzona Reynesi) de São Gião, figurado por ALMÉRAS (1994) en la lámina 5, figura 7.

Diagnosis: Conchas de gran diversidad métrica y morfológica, tamaño pequeño a medio, globosas, con la valva dorsal gibosa, de contorno redondeado a transversalmente ovalado; uniplegadas con pliegue elevado, de contorno trapezoidal; pocas costillas redondeadas que aparecen aproximadamente en la mitad de la concha; umbo muy pequeño; placas deltoidales triangulares, unidas pero no soldadas, foramen muy pequeño. Collar peduncular claro, láminas dentales delgadas, subparalelas, cortas; placas cardinales sub-

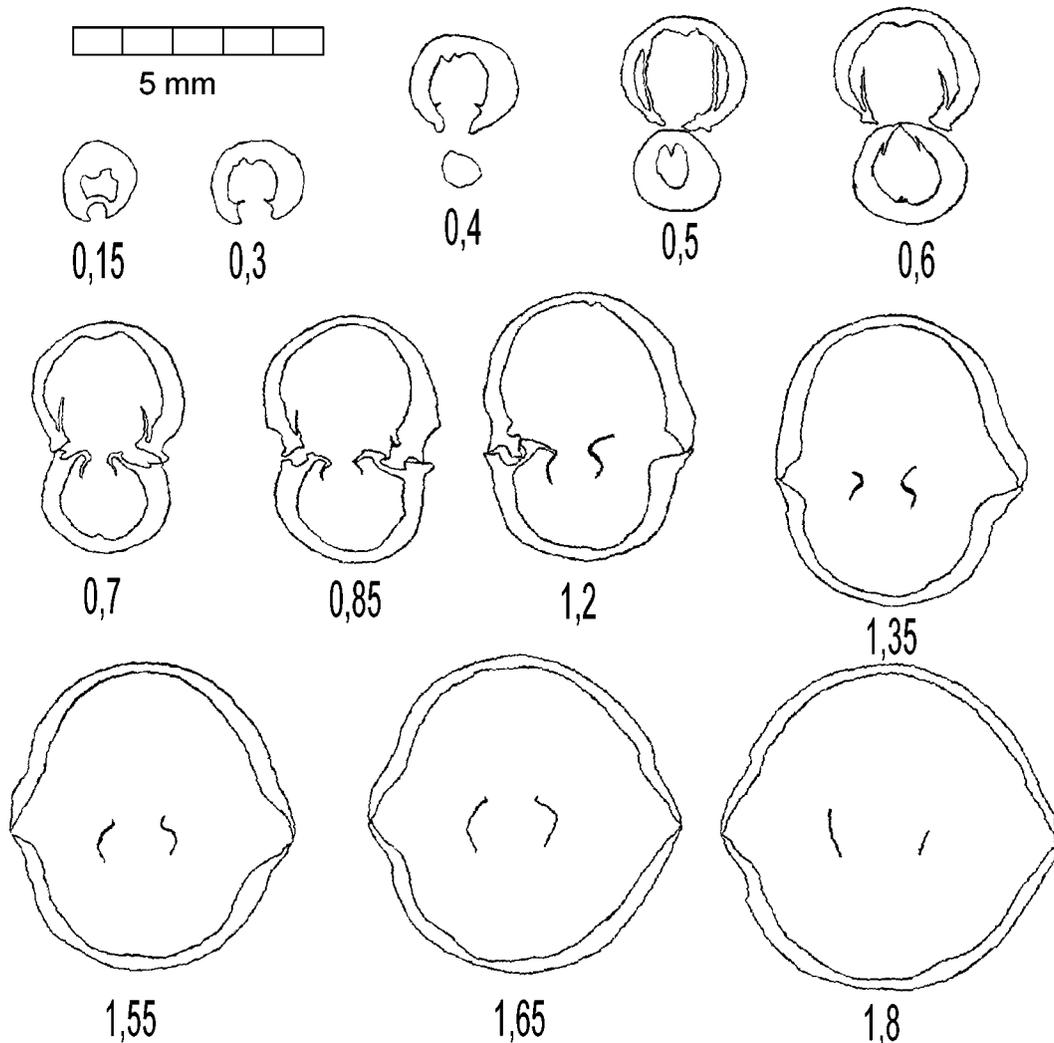


Figura 10.— *Soaresirhynchia renzi* (CHOFFAT in ALMÉRAS, 1994). Secciones seriadas del ejemplar Z.65.55, procedente de la Zona Speciosum de la sección de Maria Pares. Los números indican la distancia en mm desde el ápice de la concha.

Figure 10.— *Soaresirhynchia renzi* (CHOFFAT in ALMÉRAS, 1994). Transverse serial sections of specimen labelled Z.65.55, coming from the Speciosum Zone of the Maria Pares Section. Numbers indicate the distances in mm from the shell apex.

horizontales a dorsalmente inclinadas; crura hamiforme a subfalciforme.

Diagnosis: Sell very variable in size and form, small to medium size, globose, with humped dorsal valve, rounded to transversely oval, uniplicate with raised trapezoidal fold; costae few, rounded appearing over the middle of the valve length beak very small; deltidial plates triangular, conjunct but no soldered, foramen very small. Pedicle collar distinct, dental plates

thin, subparallel, short; hinge plates subhorizontal to inclined dorsally; crura hamiform to subfalciform.

Morfología externa: Rinconélido de dimensiones y morfología muy variable. La talla es pequeña a media, oscilando los valores de longitud de los ejemplares medidos entre los 6,5 y los 16,8 milímetros con una media de 11,2 milímetros, de contorno transversalmente ovalado a redondeado; a pesar de la gran variabilidad

intraespecífica, la globosidad es muy elevada en la mayoría de los ejemplares adultos, lo que permite alcanzar el valor promedio de 0,8 para el cociente entre anchura y longitud.

El número de costillas es bajo, de 6 a 15, que aparecen tardíamente y solo son apreciables en la parte anterior de la concha, 2 a 6 de ellas están en el bocel si bien la mayoría de los ejemplares tienen 3 ó 4, el contorno de las mismas es redondeado. El bocel presenta una altura variable y, aunque existen raros ejemplares con bocel de contorno redondeado, la mayoría lo presentan de contorno trapezoidal. La superficie lisa de la concha presenta fina ornamentación concéntrica, seguramente relacionada con un crecimiento cíclico, se trata de finas líneas de crecimiento paralelas de aproximadamente 0,1 mm.

El nates es muy pequeño y apenas sobresale del contorno de la concha estando incurvado en los ejemplares más grandes y globosos y siendo suberecto o erecto en los más pequeños, careciendo de aristas apreciables. Las placas deltidiales son triangulares y están bastante extendidas lateralmente; no están soldadas aunque si se reúnen anteriormente y delimitan un foramen de tamaño minúsculo, subredondeado, no labiado aunque la superficie de las placas deltidiales se eleva entorno al foramen en su contorno.

Morfología interna: El collar peduncular está presente los ejemplares seccionados aunque sea en estado vestigial. Las láminas dentales son delgadas y subparalelas, ligeramente curvadas cóncavamente hacia el interior de la cavidad de la concha. Las fosetas están bastante inclinadas al principio pero menos en la parte anterior, los rebordes de las mismas son estrechos, poco fuertes y no recubren ampliamente los dientes. No se aprecian dentículos ni fosetas accesorias.

Las placas cardinales, finas, están recurvadas cóncavamente hacia la parte dorsal, las placas crurales son relativamente extensas. Las cruras presentan bases crurales cortas como en el tipo hamiforme y unos brazos relativamente extensos como los de las cruras subfalciformes; típicamente, los brazos, en el tramo medio, presentan sección sigmoidal.

Variabilidad: La gran variabilidad de *S. renzi* es una de las características de la especie y se



Figura 11.— *Soaresirhynchia renzi* (CHOFFAT in ALMÉRAS, 1994), dibujo del ejemplar BF. 389.5 de medidas: anchura 8,35 mm, longitud 7,95 mm y espesor 5,85 mm. Se trata de un ejemplar de pequeña talla de la Zona Speciosum de la Sección de Brasfemes.

Figure 11.— *Soaresirhynchia renzi* (CHOFFAT in ALMÉRAS, 1994), drawing of specimen labelled BF. 389.5. Its dimensions are: 8.35 mm in width, 7.95 mm in length and 5.85 mm in thickness. It is an example of small sized specimens from Speciosum Zone of the Brasfemes Section.

puede constatar tanto a nivel intrapoblacional, cuando estudiamos ejemplares encontrados juntos en un mismo nivel de escaso espesor, como a nivel interpoblacional, es decir, cuando comparamos características de poblaciones de diferentes niveles y de diferentes ambientes sedimentarios.

La variabilidad es importante en la talla, existiendo desde morfologías de pequeña talla, frecuentes en la Zona Speciosum de Brasfemes, que además son las menos globosas de la especie, hasta morfologías de gran talla y muy globosas como las que forman algunas poblaciones de la Zona Bonarellii de María Pares.

Discusión: *Soaresirhynchia renzi* es una especie muy abundante en el Toarciense superior de Portugal, donde se desarrolló masivamente en toda la rampa carbonatada y donde, lógicamente, fue encontrada por P. Choffat cuando estudia la Paleontología de la cuenca denominándola sin describirla. ALMÉRAS (1994), al describir el género *Soaresirhynchia* incluye esta especie de la Cuenca Lusitánica y la describe respetando el nombre específico de Choffat.

En los niveles en los que aparece, la especie es inconfundible; presenta características que permiten diferenciarla de las otras del género que, por otra parte, aparecen en niveles diferentes. Las especies anteriores como *S. bouchardi* son menos globosas y con la costulación más marcada; con respecto a las especies aalenenses del género, su tamaño es mucho menor que el de cualquier ejemplar de *S. renzi* además de presen-

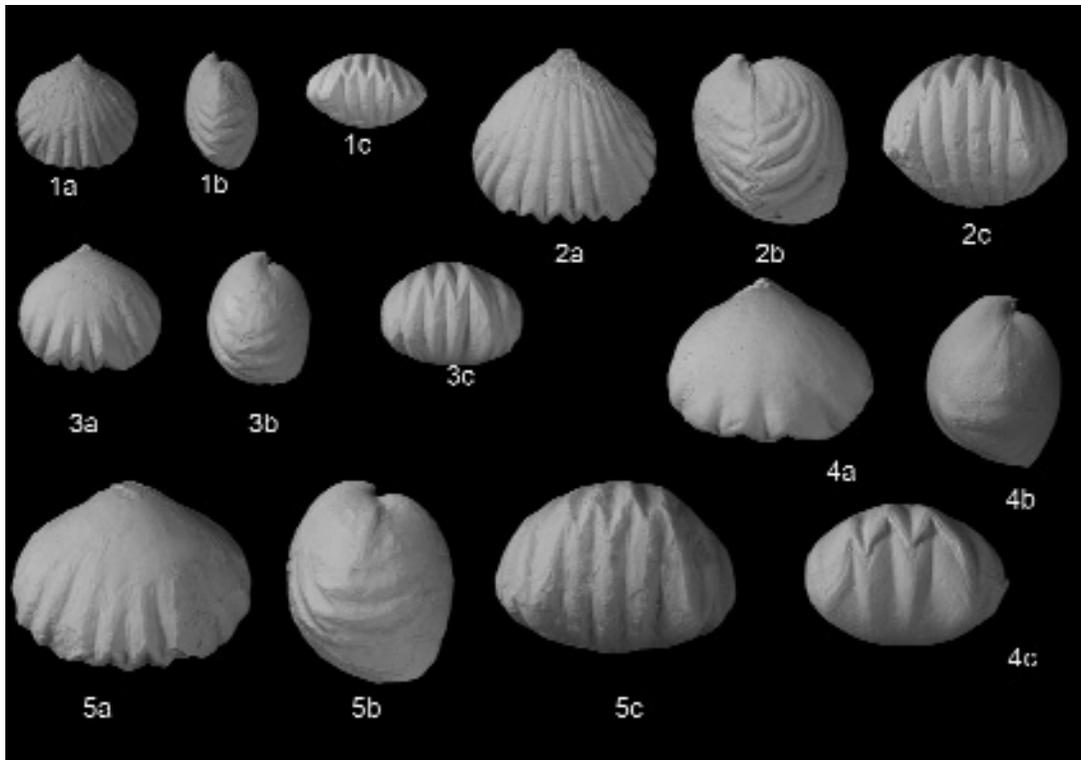


Figura 12.— *Soaresirhynchia renzi* (CHOFFAT in ALMÉRAS, 1994). 1): Ejemplar BF.389.13, de la Zona Speciosum de la Sección de Brasfemes, perteneciente a la variedad más costulada y de menor talla. 2): Ejemplar SS.45.6, de la Zona Speciosum de la Sección de São Simão, representante de la morfología más frecuente de la especie. 3): Ejemplar SS.40.13, de la Zona Speciosum de la Sección de São Simão; morfología de pequeña talla. 4): Ejemplar Z.65.74, de la Zona Speciosum de la Sección de Rabaçal; de gran talla con 4 costillas en el bocel. (todas las fotografías, X2).

Figure 12.— *Soaresirhynchia renzi* (CHOFFAT in ALMÉRAS, 1994). 1): Specimen BF.389.13, from the Speciosum Zone of the Brasfemes Section, belonging to the more costulated and of smaller size variety. 2): Specimen SS.45.6, from the Speciosum Zone of the São Simão Section, representing the most frequent morphology in the species. 3): Specimen SS.40.13, from the Speciosum Zone of the São Simão Section, showing small sized morphology. 4): Specimen Z.65.74, from the Speciosum Zone of the Rabaçal Section, a big sized individual with four ribs in the fold. (all the photographs, X2).

tar caracteres diferenciadores como la escasa globosidad de *S. minor* sp. nov. o la presencia de pequeñas costillas laterales en *S. murtinheirensis* sp. nov. *Nannirhynchia cotteri* (CHOFFAT in ALMÉRAS, 1994) es una especie similar por su morfología externa lisa que frecuentemente aparece asociada con *S. renzi* en su área de distribución; esta se diferencia externamente de *S. renzi* por poseer un nates muy reducido, un foramen aun más pequeño y menor número de costillas que son menos perceptibles que las de *S. renzi*, internamente *N. cotteri* posee crura arcuiforme.

Ambiente sedimentario: *Soaresirhynchia renzi* es una especie muy extendida y abundante

en el Toarciense superior de la cuenca, apareciendo en diversos ambientes excepto en los más someros que están presentes en la región de Tomar, y en los más distales de la sección de Murtinheira. En las cuencas del Norte de la Península Ibérica, ha aparecido también en sedimentos depositados tanto en ambientes someros como en profundos (GARCÍA JORAL & GOY, 2004b). Se la puede considerar entonces, como una especie generalista y con gran capacidad de adaptación, lo que viene a reflejarse en la gran variedad de tallas y formas con que se la encuentra.

Distribución: Hasta el momento la especie

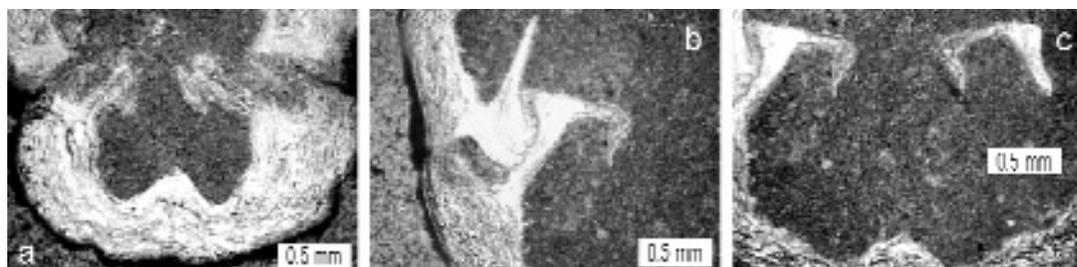


Figura 13.– *Soaresirhynchia minor* sp. nov. Microfotografías mostrando algunos caracteres internos del paratipo M.91.14. a): Aspecto del umbo dorsal a 0,8 mm del extremo de la concha donde se aprecia el aspecto del septo. b): Diente crenulado en la foseta. c): Aspecto de las bases crurales y las placas cardinales, el septo todavía persiste entre las impresiones musculares. (b y c a 1,4 mm del ápice).

Figure 13.– *Soaresirhynchia minor* sp. nov. Microphotographs showing some internal features of paratype M.91.14. a): View of the dorsal umbo at 0.8 mm. from the shell apex, showing the broad septum. B): View of crenulated tooth into the socket. C): Aspect of the crural bases and the hinge plates, the septum still persisting between the muscle scars. (b and c at 1.4 mm from the apex).

solo ha sido encontrada en las cuencas periféricas del Norte y el Oeste del Macizo Ibérico; en el Toarciense superior (Zonas Bonarellii, Speciosum y Meneghini) de la Cuenca Lusitánica y en el Toarciense superior de Asturias y la Cuenca Vasco-Cantábrica.

Soaresirhynchia minor sp. nov.

(Figs. 13-16, Tabla 2)

? 1979 *Stolmorhynchia* sp. – ALMÉRAS & PEYBERNÉS, pp. 37-39, lám. 2, fig. 9.

Se han recogido un total de 49 ejemplares, todos, salvo uno aparecido en la sección de Zambujal de Alcaria, de la sección de Murtinheira. De ellos, los ejemplares figurados en la descripción de esta especie, los medidos para la realización de la tabla de medidas, así como los seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen la serie tipo y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC. Los 41 ejemplares de la serie tipo se relacionan en el Anexo I.

Tipos: Se designa como tipo de la especie el ejemplar con siglas M.92.4 procedente del Aalenense inferior (Zona Opalinum, Subzona Comptum) de la Sección de Murtinheira en la región del Cabo Mondego, que aparece fotografiado en la figura 16.1. Se designa como paratipo de la especie el ejemplar seccionado siglado

M.91.14 cuyas secciones se ilustran en la figura 14, procedente de la Zona Opalinum, Subzona Comptum de la Sección de Murtinheira.

Diagnosis: Concha pequeña, de contorno redondeado a lateralmente ovalado, globosidad escasa a media que aumenta con la talla. Con pocas (4-7) costillas redondeadas que desaparecen en la parte posterior de la concha. Comisura anterior plegada formando un bocel con 2-4 costillas. Umbo agudo, delicado, suberecto, sin aristas, con placas deltidiales proporcionalmente extensas que delimitan un foramen redondeado, no labiado. Collar peduncular presente, láminas dentales muy variables subparalelas o divergentes hacia la valva dorsal; placas cardinales inclinadas hacia la valva dorsal, ligeramente arqueadas, dorsalmente cóncavas; crura hamiforme a subfalciforme de sección sigmoidea en la zona central.

Diagnosis: Small, rounded to transversely oval, globosity weak to median increasing with the size. Few (4-7) rounded costae disappearing in the posterior part of the shell. Anterior commissure plicate with 2 to 4 costae on the fold. Beak acute, delicate, suberect, without beak-ridges, deltidial plates relatively large limiting a rounded, no raised foramen. pedicel collar present, dental plates subparallel to dorsally divergent, hinge plates inclined dorsally, slightly arched, dorsally concave; crura hamiform to subfalciform, sigmoid in section in the central part.

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 41)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
12,5	4,6	8,7	2,3	11,4	4,3	8,9	2,1	9,9	2,3	5,4	2,5	1,12	0,81	0,98	0,0057	1,15	0,37	0,62	0,018

COSTULACIÓN															
Costillas totales				Costillas en el bocel				Costillas en el bocel / Costillas totales							
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
7	4	5,2	1,8	4	2	2,4	0,4	0,6	0,29	0,47	0,009				

Tabla 2.- Dimensiones, índices y valores de costulación de los ejemplares estudiados de *Soaresirhynchia minor* sp. nov. Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 2.- Dimensions, indices and costae values in the studied specimens of *Soaresirhynchia minor* sp. nov. (A=width, L=length and E=thickness). Abbreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

Morfología externa: Talla pequeña, de una longitud media en la muestra estudiada de 8,9 mm, teniendo el mayor ejemplar 11,4 mm; la anchura media es de 0,87 mm, no rebasando nunca los 12,5.

El contorno es redondeado o lateralmente ovalado, tal y como se puede apreciar por los valores del cociente entre longitud y anchura, ligeramente por debajo de 1, en este contorno destaca un umbo proporcionalmente grande aunque delicado que modifica el contorno transversalmente ovalado, típico de los ejemplares de otras especies del género *Soaresirhynchia*, siendo esta una característica que permite diferenciar a *S. minor*, si bien la principal y más evidente es su tamaño.

Vista lateralmente la concha se muestra subequibiconvexa, poco globosa, con cociente entre espesor y longitud de 0,62, aunque la valva dorsal se hace gibosa en los ejemplares de mayor talla. Comisura anterior plegada, concha no trilobada.

La costulación es la típica del género, con costillas redondeadas de aparición tardía que se hacen más evidentes en la comisura anterior. Esta especie se caracteriza, en este sentido, por el bajo número de costillas en general y por el bajo número de costillas en el bocel.

El umbo es proporcionalmente grande, subrecto, aunque en apariencia se aprecian aristas en el extremo, estas resultan de la unión entre las placas deltidiales en el extremo del umbo, no

debiendo considerarse como tales, las placas deltidiales son triangulares, alargadas, de superficie relativamente amplia, que conforman un foramen apenas labiado o, más frecuentemente, no labiado y relativamente grande, las placas se unen anteriormente pero no están soldadas.

La unificación de la comisura anterior es clara, pero la concha no es trilobada, el bocel no está muy elevado. Las costillas son escasas, de contorno redondeado y solo se aprecian con claridad en el borde anterior. En el bocel, la mayoría de los ejemplares presenta solamente 2 costillas, excepcionalmente aparece alguno con una o con tres.

Morfología interna: En los ejemplares seccionados se aprecia el collar peduncular esbozado, marcado por un estrechamiento en la cavidad umbonal, lo que indica que se trata de una estructura incipientemente desarrollada o bien tan corta que no ha coincidido en ninguna de las secciones estudiadas, las láminas dentales son finas, cortas, subparalelas o divergentes hacia la valva dorsal. Existe un septo grosero, ancho, fuerte, más bien una protuberancia entre las impresiones musculares. Los dientes son fuertes, crenulados que se insertan en una foseta profunda, con rebordes fuertes donde el interno recubre los dientes.

Las placas cardinales son cortas, estando inclinadas dorsalmente y también ligeramente arqueadas, al menos en su inicio, cóncavamente hacia la valva dorsal. Las bases crurales son cortas y con las cruras conforman una estructura

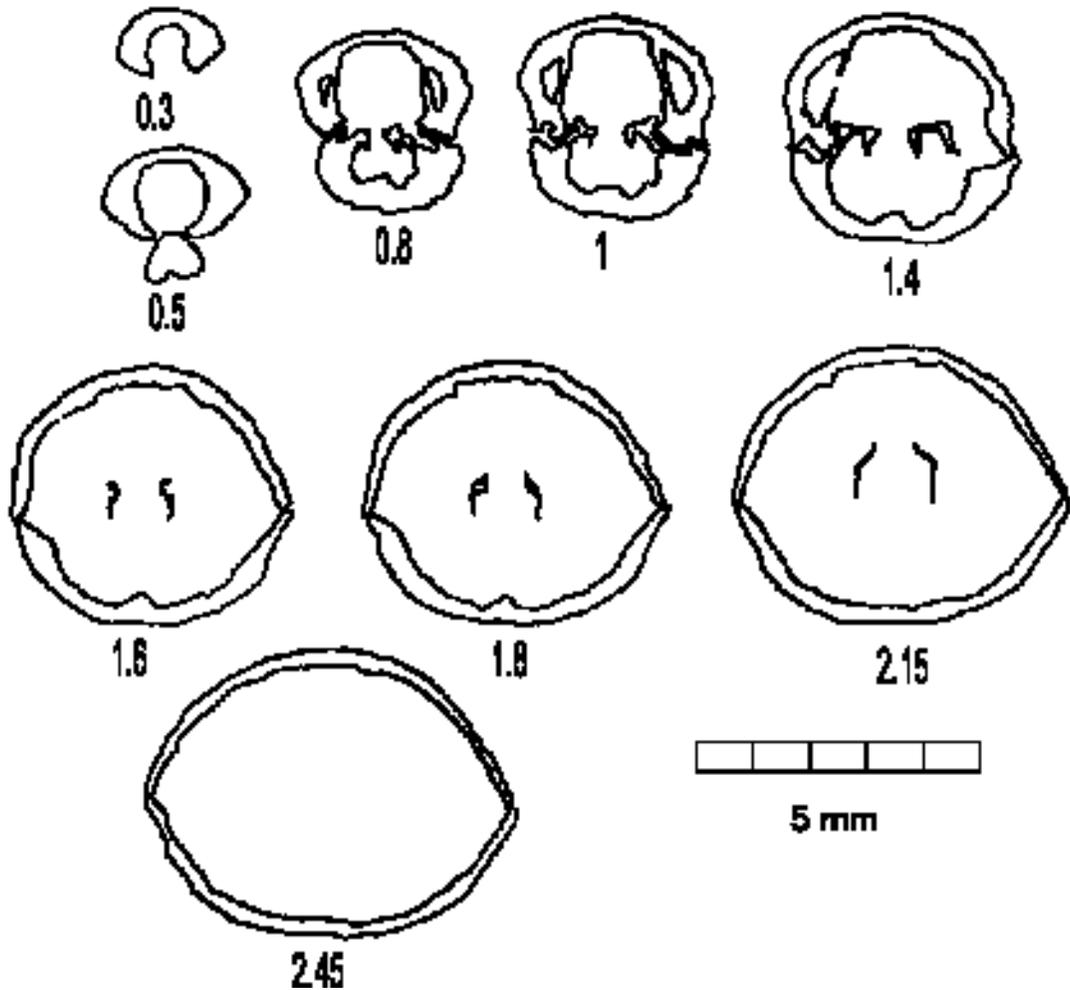


Figura 14.– *Soaresirhynchia minor* sp. nov. Secciones seriadas del ejemplar M.91.14 procedente de la Zona Opalinum (Subzona Comptum) de la Sección de Murtinheira (los números indican distancia al ápice en mm).

Figure 14.– *Soaresirhynchia minor* sp. nov. Serial sections of specimen M.91.14, coming from the Opalinum Zone (Comptum Subzone) of the Murtinheira Section (numbers indicate the distance to the apex in mm).

básicamente hamiforme, si bien con algunos rasgos que la aproximan a la subfalciforme, como las terminaciones relativamente anchas de las cruras. Los brazos crurales pasan por una fase de sección sigmoidea y sus terminaciones poseen una sección arqueada, más o menos cóncava hacia el interior de la estructura.

Variabilidad: Tal y como ocurre en todas las especies del género *Soaresirhynchia*, la variabilidad observada en *S. minor* es importante, a pesar de tratarse de un lote de ejemplares, prácticamen-

te de una sola localidad y de un tramo estratigráfico reducido.

En el ámbito dimensional, a pesar del tamaño diminuto de todos los ejemplares, se pueden observar diferencias en las medidas, que quedan expresadas en los amplios márgenes entre los que estas oscilan, tal y como se puede observar en la tabla de medidas, y que queda reflejada en los valores elevados de la varianza. Con respecto al número de costillas este es también, a pesar del bajo número, variable, tal y como ocurre en las

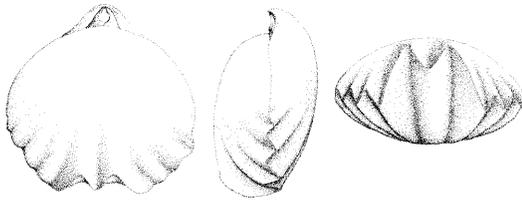


Figura 15.— *Soaresirhynchia minor* sp. nov. Dibujo realizado a partir del ejemplar M.96.24 de medidas 9,3 mm de ancho 8,6 mm de longitud y 5,2 mm de espesor.

Figure 15.— *Soaresirhynchia minor* sp. nov. Drawing of specimen M. 96.24 with dimensions 9.3 mm width, 8.6 mm length and 5.2 mm thickness.

especies del género; de todos modos, el ejemplar típico de la especie es el que posee unas 6 costillas con dos en el bocel.

En la morfología interna la variabilidad es menor; teniendo en cuenta que solamente se han seccionado tres ejemplares, se ha observado una gran homogeneidad. Las diferencias, en todo caso, son relativas a la morfología de las cruras que dentro del esquema básicamente hamiforme presentan bases crurales más largas en algunos ejemplares y terminaciones extensas que la hacen aproximarse al modelo de crura subfalciforme. Se podría concluir que la crura de *S. minor* pertenece a un modelo intermedio entre el esquema subfalciforme y el hamiforme pero más próximo al hamiforme.

Discusión: El lote de ejemplares estudiados, presenta caracteres morfológicos y de estructura interna que plantean pocas dudas en cuanto a su atribución genérica. Su morfología externa con costillas redondeadas de aparición tardía con la mayor parte de la concha lisa, es característica del género *Soaresirhynchia*, por otra parte presente en la cuenca en todo el Toarciense.

Su tamaño podría hacer pensar que se trata de ejemplares de una especie del género *Nannirhynchia* BUCKMAN, 1918, también con la mayor parte de la concha lisa; en este caso, sin embargo, el umbo es demasiado grande y lo mismo ocurre con el foramen que en *Nannirhynchia* son minúsculos. Además, también el aspecto general de la concha con escasa globosidad y contorno redondeado es más propio del esquema morfológico general de

Soaresirhynchia que del de *Nannirhynchia*, que suele ser muy globosa y con contorno transversalmente ovalado.

La morfología interna viene a confirmar esta atribución, las láminas dentales finas, las placas cardinales extensas y las cruras de los ejemplares seccionados, de tipo hamiforme, no dejan lugar a dudas acerca de que se trata de una especie que encaja en las características diagnósticas del género *Soaresirhynchia*. En cuanto a la presencia de un septo tosco o protuberancia en el umbo dorsal, es una característica que se observa con frecuencia en ejemplares seccionados de especies del género *Soaresirhynchia* como *S. bouchardi*, *S. rústica*, *S. flamandi* o *S. renzi* (ver figuras de secciones en ALMÉRAS, 1994) y que no aparece o no es tan frecuente y notoria en *Nannirhynchia*. Es lógico por lo tanto descartar la inclusión de los ejemplares estudiados en el género *Nannirhynchia*, que además posee crura arcuiforme, a pesar de las aparentes similitudes en su morfología externa.

En este trabajo se describe una nueva especie del género *Soaresirhynchia*, *S. murtinheirensis*, similar a *S. minor*, cuyas diferencias interesan resaltar ya que ambas aparecen en las mismas áreas geográficas. Existe una diferencia básica a nivel bioestratigráfico ya que *S. minor* es una especie del Aaleniano inferior y *S. murtinheirensis* sp. nov. del Aaleniano medio y superior y del Bajociense inferior, existiendo un margen de separación en el registro sedimentario en el que no aparece ninguna de las dos especies; pero además, su morfología tanto interna como externa, son claramente diferenciables. En la morfología externa difieren, a grandes rasgos por el tamaño (la anchura media de *S. minor* es de 8,4 mm y la de *S. murtinheirensis* de 11 mm), por el tamaño relativo del umbo, claramente mayor con respecto al tamaño de la concha en *S. minor*, por el número de costillas (media de 5,2 en los ejemplares estudiados de *S. minor* y de 8,65 en los de *S. murtinheirensis*) y por su morfología (las costillas de *S. murtinheirensis*, al menos las laterales son más angulosas en la comisura). A nivel interno se puede destacar una característica fundamental que es el tipo de crura, que es, dentro de la variabilidad que se aprecia en las especies del

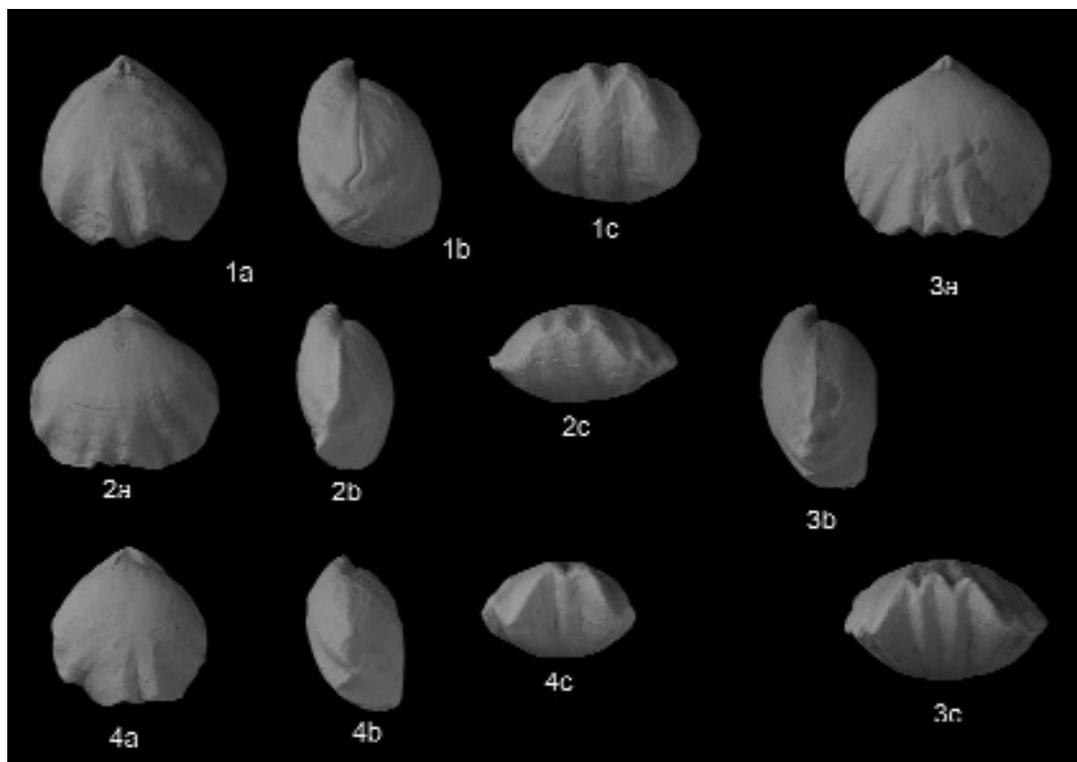


Figura 16.– *Soaresirhynchia minor* sp. nov. 1): Holotipo de la especie M.92.4. 2): Ejemplar M.91.20 de morfología aplanada. 3): Ejemplar M.96.17 con tres costillas en el bocel. 4): Ejemplar M.102.4. Todos los ejemplares provienen de la Zona Opalinum (Subzona Comptum) de la sección de Murtinheira. (X2)

Figure 16.– *Soaresirhynchia minor* sp. nov. 1) Holotype of the species, labelled M.92.4. 2): Specimen M.91.20, with flattened morphology. 3): Specimen M.96.17 with three ribs in the fold. 4): Specimen M.102.4. All the specimens are from the Opalinum Zone (Comptum Subzone) of the Murtinheira Section. (X2).

género *Soaresirhynchia*, básicamente hamiforme en *S. minor* y subfalciforme en *S. murtinheirensis*.

No existe ninguna especie del género *Soaresirhynchia* conocida hasta el momento, que incluya en su distribución o se aproxime, el intervalo en el que aparece *Soaresirhynchia minor* sp. nov., exceptuando el caso comentado de *S. murtinheirensis*, aparte de esta especie, la más próxima es *S. renzi*, que ya no aparece en la Subzona Aalensis del Toarciense superior y que presenta además un tamaño medio y una morfología totalmente diferentes.

Se hace necesario entonces crear una nueva especie que acoja estos ejemplares de braquiópodos del género *Soaresirhynchia* de la Zona Opalinum de la Cuenca Lusitánica. El nombre que se le ha asignado, hace referencia a que se

trata de la especie del género de menor talla conocida.

A pesar de que la especie no ha sido hallada hasta el momento fuera de la cuenca lusitánica, ALMÉRAS & PEYBERNÈS (1979, lám. 2, fig. 9) figuran un único ejemplar que denominan *Stolmorhynchia* sp. del Toarciense superior, zona Aalensis-Aaleniense inferior zona Opalinum de la provincia de Lérida y que aparentemente presenta la morfología de la especie no pudiendo hacerse una atribución segura simplemente a partir de las fotografías publicadas y desconociendo la estructura interna.

Ambiente sedimentario: Todos los ejemplares de *S. minor* encontrados están asociados a niveles de sedimentos margocalcáreos depositados en la parte más distal de una rampa carbonatada. En lámina delgada, el sedimento muestra abundantes

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 36)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
14,2	6,3	11	2,3	13,3	7,8	10,6	1,7	12	2,5	8,1	3,5	1,11	0,83	0,94	0,004	1,03	0,5	0,77	0,016

COSTULACIÓN															
Costillas totales				Costillas en el bocel				Costillas en el bocel / Costillas totales							
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
12	4	8,65	4	5	2	3,2	0,6	0,5	0,22	0,35	0,005				

Tabla 3.– Dimensiones, índices y valores de costulación de los ejemplares estudiados de *Soaresirhynchia murtinheirensis* sp. nov. Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 3.– Dimensions, indices and costae values in the studied specimens of *Soaresirhynchia murtinheirensis* sp. nov. (A=width, L=length and E=thickness). Abbreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

partículas de materia orgánica carbonosa, lo que indica que los organismos micrófagos del bentos disponían de abundante alimento pero también que los niveles de oxígeno en las proximidades de la interfase agua-sedimento serían bajas. Las condiciones probables del entorno de estos ejemplares de *S. minor*, serían por lo tanto las de la superficie de fondos blandos o poco consolidados, por debajo de la zona fótica, con bajos niveles de oxigenación y con materia orgánica micro-particulada disponible.

Distribución: Hasta el momento la especie ha aparecido en el Aalenense inferior (Zona Opalinum, Subzona Comptum) de la Cuenca Lusitánica siendo posible su presencia también en los Pirineos (ver sinonimia).

Soaresirhynchia murtinheirensis sp. nov.
(Figs. 17-20, Tabla 3)

Se han recogido un total de 63 ejemplares, la mayoría de la sección de Murtinheira y algunos de la de Zambujal de Alcaria. De ellos, los ejemplares figurados en la descripción de esta especie, los medidos para la realización de la tabla de medidas, así como los seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen la serie tipo y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC. Los 36 ejemplares de la serie tipo se relacionan en el Anexo I.

Tipos: Se designa como holotipo de la especie el ejemplar con siglas M.132.9, fotografiado en la

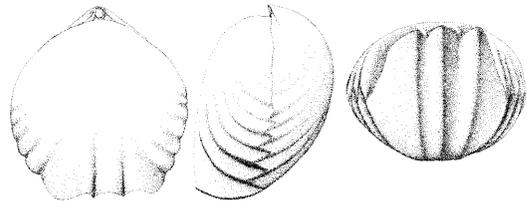


Figura 17.– *Soaresirhynchia murtinheirensis* sp. nov. Dibujo realizado a partir del ejemplar M.260.1, de la Zona Bradfordensis (Subzona Gigantea) de la Sección de Murtinheira, de medidas: 11 mm de anchura, 11,7 mm de longitud y 8,6 mm de espesor.

Figure 17.– *Soaresirhynchia murtinheirensis* sp. nov. Drawing of specimen M.260.1 from the Bradfordensis Zone (Gigantea Subzone) of the Murtinheira Section. Its dimensions are: 11 mm in width, 11.7 mm in length and 8.6 mm in thickness.

figura 20.1, del Aalenense medio (Zona Bradfordensis, Subzona Bradfordensis) de la sección de Murtinheira en la región del Cabo Mondego. Se designa asimismo como paratipo de la especie al ejemplar seccionado cuyas secciones seriadas se representan en la figura 19 siglado M.261.1 del Aalenense medio (Zona Bradfordensis, Subzona Gigantea) de la sección de Murtinheira en la región del Cabo Mondego.

Diagnosis: Rinconélido pequeño, de contorno transversalmente oval a subpentagonal, globoso; umbo pequeño, suberecto a erecto, aristas muy reducidas o sin aristas, placas deltidiales unidas en la parte anterior, foramen labiado; con pocas costillas, agudas en la comisura, luego redondeadas, de aparición tardía. La comisura frontal está claramente uniplegada, siendo el bocel alto y de

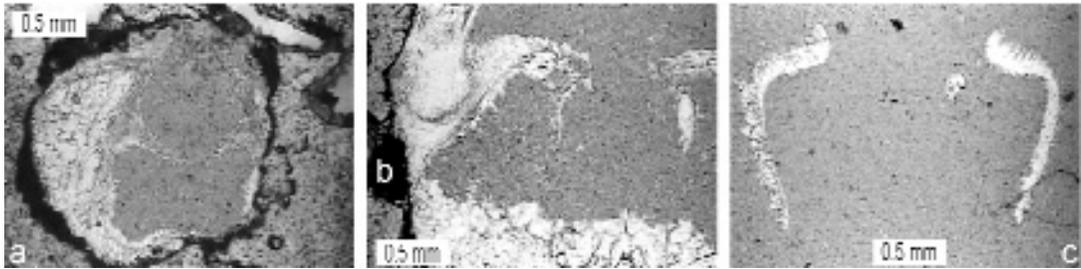


Figura 18.— *Soaersirhynchia murtinheirensis* sp. nov. Microfotografías de secciones del paratipo M.261.1, de la Zona Bradfordensis (Subzona Gigantea) de la Sección de Murtinheira. a): Umbo a 0,35 mm. del ápice de la concha mostrando el collar peduncular. b): Dientes crenulados, placas cardinales y bases crurales a 1,45 mm del ápice. c): Brazos crurales a 2,8 mm del ápice.

Figure 18.— *Soaersirhynchia murtinheirensis* sp. nov. to. Microphotographs showing some internal features of paratype M.261.1, from the Bradfordensis Zone (Gigantea Subzone) of the Murtinheira Section. a): Ventral umbonal cavity at 0.35 mm from the apex, showing the pedicle collar. b): Crenulate teeth, hinge plates and crural bases at 1.45 mm from the apex. c): Crura at 2.8 mm. from the apex.

contorno trapezoidal. Collar peduncular presente; láminas dentales finas, convergentes ventralmente; placas cardinales subhorizontales, ligeramente arqueadas, dorsalmente cóncavas; crura subfalciforme.

Diagnosis: Small *Soaersirhynchia*, transversely oval to subpentagonal in outline, globose; beak small, suberect to erect, beak-ridges very reduced or absent, deltidial plates conjunct anteriorly, foramen with raised edges; costae few, acute in the front and rounded posteriorly, long smooth stage. Anterior commissure with distinct, high, trapezoidal fold. Pedicle collar present; dental plates thin, ventrally convergent; hinge plates subhorizontal, slightly arched, dorsally concave; crura subfalciforme.

Morfología externa: Conchas pequeñas, con un rango de longitud entre 7,8 y 13,3 mm y de anchura de 6,3 a 14,2 mm, de contorno transversalmente oval o subpentagonal, lo que se traduce un valor medio para el cociente entre longitud y anchura de 0,94; este valor nos habla de una ligera desviación del contorno equidimensional por lo que la morfología tanto transversalmente oval como subpentagonal son poco acusadas pero siempre apreciables en los ejemplares. Los ejemplares son globosos lo que al hallar el cociente entre el espesor y la longitud arroja un valor medio de 0,77 lo que implica un grado alto de globosidad.

La superficie de la concha es lisa en la parte posterior en un tramo que varía entre aproxima-

damente 1/3 y 1/2 de la longitud total del ejemplar. Las costillas son redondeadas en su contorno si bien es frecuente que en la comisura aparezcan angulosas, al menos las que aparecen en las caras laterales de las conchas; son poco numerosas, oscilando su número entre 4 y 12 si bien la mayoría de los ejemplares presenta 8 ó 9 con tres de ellas en el bocel. Es característico de esta especie la presencia de costillas finas y juntas, poco marcadas en la superficie de la concha pero que configuran en la comisura lateral un fino zigzag que no se aprecia en otras especies del género. El bocel es notorio, alto, de contorno trapezoidal con entre 2 y 5 costillas que son normalmente angulosas en el borde. La valva peduncular presenta un surco poco profundo pero que persiste, en algunos ejemplares, más allá de la mitad anterior de la concha.

El umbo ventral es pequeño, suberecto en la mayoría de los ejemplares aunque como es frecuente en braquiópodos los ejemplares de mayor talla suelen presentar umbo erecto o ligeramente incurvado; las aristas están ausentes o en todo caso son muy reducidas en los ejemplares estudiados. Las placas deltidiales son pequeñas, triangulares, unidas en la parte anterior. En los ejemplares mejor conservados en los que se observa bien el foramen se aprecia que este está claramente labiado, característica esta poco desarrollada en el género y muy notoria en esta especie. El foramen es redondeado y muy pequeño.

Morfología interna: El collar peduncular es

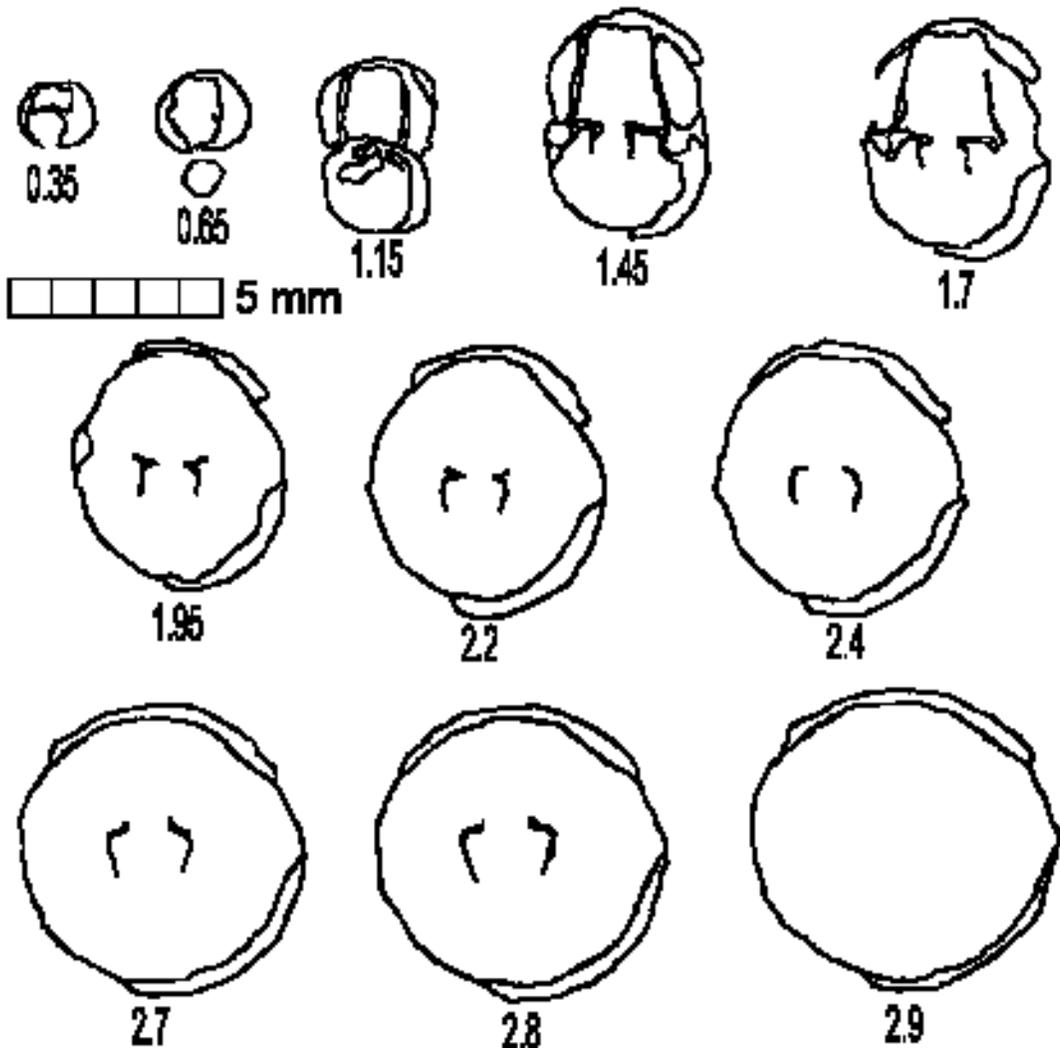


Figura 19.— *Soaersirhynchia murtinheirensis* sp. nov. Secciones seriadas del paratipo M.261.1, procedente de la Zona Bradfordensis (Subzona Gigantea) de la Sección de Murtinheira.

Figure 19.— *Soaersirhynchia murtinheirensis* sp. nov. Serial sections of paratype M.261.1, coming from the Bradfordensis Zone (Gigantea Subzone) of Murtinheira Section.

una estructura presente y definida en los ejemplares estudiados. Las láminas dentales son convergentes hacia la parte ventral de la valva, tal y como ocurre comúnmente en las especies del género *Soaersirhynchia*; son finas y cortas delimitando pequeñas cavidades umbonales de contorno semicircular.

Los dientes son fuertes, crenulados, que se insertan en fosetas cuya base se mantiene inclina-

da hacia el exterior de la concha con rebordes interno y externo muy variables pero bien definidos y que realizan una eficaz sujeción de los dientes.

Las placas cardinales son cortas, finas ligeramente inclinadas hacia la valva dorsal y ligeramente arqueadas convexamente hacia la valva ventral; en la parte anterior, estas placas cardinales tienden a hacerse planas y paralelas al plano

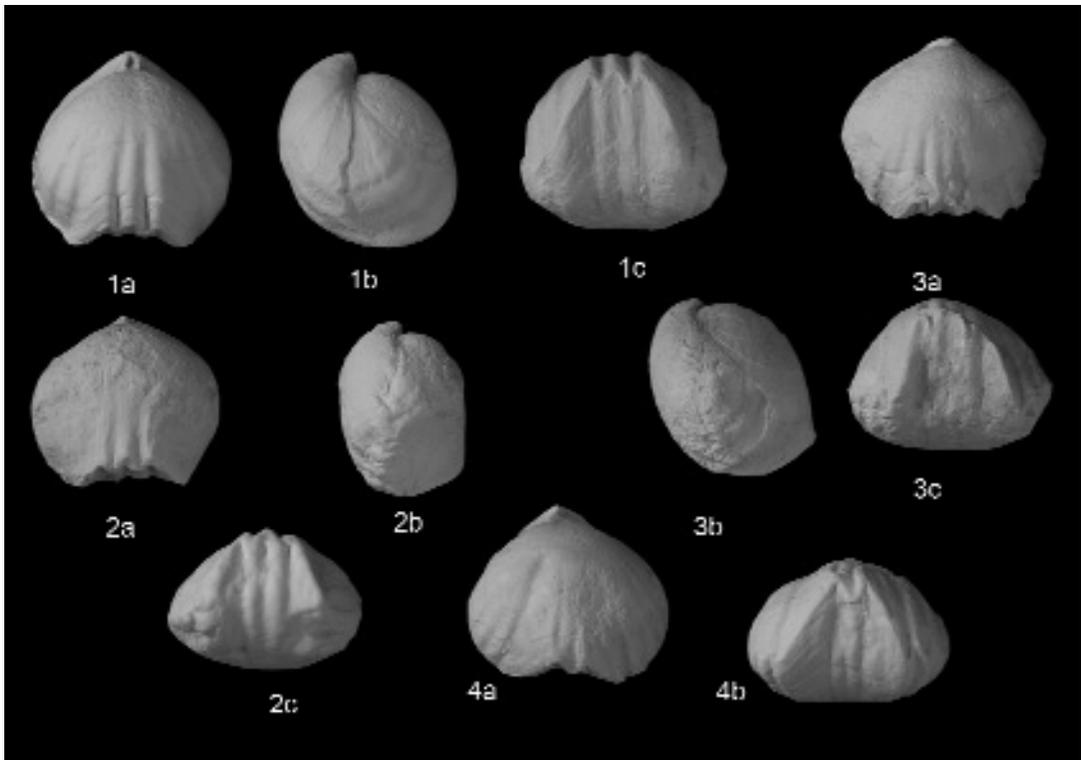


Figura 20.— *Soaresirhynchia murtinheirensis* sp. nov. 1): Ejemplar M.132.9, holotipo de la especie. 2): Ejemplar M.262.7. 3): Ejemplar M.287.6. 4): Ejemplar M.138.8 con dos costillas en el bocel. Los ejemplares 1, 2 y 4 de la Subzona Bradfordensis de la Zona Bradfordensis y el ejemplar 3 de la Subzona Limitatum de la Zona Concavum de Murtinheira. (X2)

Figure 20.— *Soaresirhynchia murtinheirensis* sp. nov. 1): Holotype, specimen M.132.9. 2): Specimen M.262.7. 3): Specimen M.287.6. 4): Specimen M.132.8 with two costae on fold. Specimen 1, 2 and 4 from Bradfordensis Subzone, Bradfordensis Zone and specimen 3 from Limitatum Subzone, Concavum Zone of Murtinheira section. (X2)

de articulación de las conchas. Las cruras son en esta especie subfalciformes, con bases crurales largas dirigidas dorsalmente y brazos extensos, arqueados cóncavamente hacia la parte central-dorsal de la concha.

Variabilidad: *Soaresirhynchia murtinheirensis* es, como suele ocurrir en el género *Soaresirhynchia*, una especie variable en su morfología si bien se mantiene la constancia en los caracteres diagnósticos básicos, tanto de la morfología externa como interna. En este sentido es, dentro de las especies del género estudiadas, la que presenta una menor variabilidad.

Dimensionalmente existe una variabilidad razonable en lo que se refiere a anchura y longitud pero no es así en el espesor de las conchas. En efecto, si observamos la tabla de medidas de la especie, se comprueba un rango de espesores

muy amplio. Ciertamente, aunque la globosidad es una característica general en la especie, existen ejemplares, sobre todo pertenecientes a los niveles más altos, donde la globosidad se hace especialmente elevada, apareciendo ejemplares donde esta supera a la anchura. Se puede decir que existe una tendencia, en lo que se refiere al espesor relativo de los ejemplares, a presentarse los mayores espesores, con relación a la longitud de la concha, en los niveles más modernos en los que aparece la especie.

Discusión: Los ejemplares estudiados, presentan caracteres morfológicos como costillas redondeadas de aparición tardía y por tanto con buena parte de la concha lisa, que son característicos del género *Soaresirhynchia*, que está presente en la cuenca en todo el Toarciense y el Aalenense.

Se han analizado las similitudes con la especie del Aalenense superior de Moselle (Francia) *Curtirhynchia arambourgi* DROT, 1952 y si bien se trata de organismos con un aspecto externo similar en lo que se refiere a que ambos poseen pocas costillas que desaparecen dejando una parte posterior lisa, las diferencias son sin embargo claras; por una parte existen diferencias en su anatomía externa en lo que se refiere a la globosidad siendo *C. arambourgi* menos globosa, y menos gibosa que *S. murtinheirensis*; también la relación entre las valvas diferencia en lo externo a las dos especies, estando *S. murtinheirensis* más próxima a la equivalvia. Pero si las dos especies se pueden diferenciar externamente, las diferencias en la morfología interna son drásticas por poseer *C. arambourgi* crura raduliforme frente a la netamente subfalciforme de *S. murtinheirensis*.

Se ha valorado también la posibilidad de estar ante una especie del género *Nannirhynchia* BUCKMAN, 1918, también con la mayor parte de la concha lisa; en este caso, sin embargo, el umbo es demasiado grande y lo mismo ocurre con el foramen que en *Nannirhynchia* es minúsculo. Además, *S. murtinheirensis* posee una concha mayor que la de cualquier especie del género *Nannirhynchia* y posee mayor número de costillas. La morfología interna de *S. murtinheirensis*, por último, es totalmente diferente a la que permite diagnosticar el género *Nannirhynchia*; las cruras de los ejemplares seccionados, de tipo subfalciforme, no dejan lugar a dudas acerca de que se trata de una especie que encaja en las características diagnósticas del género *Soaresirhynchia* y no en *Nannirhynchia* que incluye especies con crura arcuiforme.

Es posible la confusión con la nueva especie del género *Soaresirhynchia* descrita en este trabajo, *S. minor*, similar en su aspecto general a *S. murtinheirensis* y que aparece en las mismas secciones que ella, pero que es claramente diferenciable. En primer lugar, existe una diferencia básica a nivel bioestratigráfico ya que *S. minor* es una especie del Aalenense inferior y *S. murtinheirensis* del Aalenense medio y superior y del Bajociense inferior, existiendo un margen de separación en el registro sedimentario en el que no aparece ninguna de las dos especies. Las espe-

cies se pueden diferenciar además con claridad morfológicamente. En la morfología externa se diferencian por el tamaño (la anchura media de *S. minor* es de 8,4 mm y la de *S. murtinheirensis* de 11 mm), por el tamaño relativo del umbo, claramente mayor con respecto al tamaño de la concha en *S. minor*, por el número de costillas (media de 5,2 en los ejemplares estudiados de *S. minor*, 8,65 en los de *S. murtinheirensis*) y por su morfología (las costillas de *S. murtinheirensis*, al menos las laterales, son más angulosas en la comisura). A nivel interno se puede diferenciar el tipo de crura que es, dentro de la variabilidad del género, de estructura básicamente hamiforme en *S. minor* y subfalciforme en *S. murtinheirensis*.

Ninguna de las especies del género *Soaresirhynchia* conocidas coincide o se aproxima al intervalo en que ha aparecido *Soaresirhynchia murtinheirensis*, aparte de *S. minor*. Descontada esta, la más próxima es *S. renzi* que ya no aparece en la Subzona Aalensis del Toarciense superior; *S. murtinheirensis* presenta en efecto ciertas afinidades con *S. renzi*, anterior en el registro y que en ejemplares adultos presenta una gibosidad muy superior a la de *S. murtinheirensis*; por otra parte la talla de *S. renzi* está sometida a una gran variabilidad siendo, en la mayoría de las variedades estudiadas, superior a la de esta especie, en la que la morfología y las dimensiones son bastante más uniformes. Las cruras de *S. murtinheirensis* son también más evolucionadas que las de *S. renzi* que presenta bases crurales menos extensas hacia la valva dorsal y cruras de contorno sigmoideo diferentes a las de *S. murtinheirensis* tal y como se puede observar comparando las secciones seriadas.

No existiendo ninguna atribución anterior que pueda acoger los ejemplares descritos del Aalenense de la Cuenca Lusitánica, se ha decidido crear una nueva especie, dentro del género *Soaresirhynchia* para los mismos. El nombre hace referencia a la localidad de Murtinheira, en la región del Cabo Mondego, donde han aparecido la mayoría de los ejemplares.

Ambiente sedimentario: La especie ha aparecido en zonas relativamente distantes y con condiciones ambientales diferentes dentro de la rampa carbonatada. Así, se la encuentra en los

ambientes más distales con una mayor proporción de margas y en fondos poco oxigenados y en ambientes más proximales, más calcáreos y en sedimentos que muestran un mayor grado de oxigenación, en estos últimos, sin embargo es mucho más escasa; parece pues que las condiciones más propicias para la especie se corresponden con las aguas profundas, ricas en materia orgánica, en la que esta se ha desarrollado ampliamente en número y en el tiempo.

Distribución: La especie ha aparecido hasta el momento en el Aalenense medio y superior (Zonas Bradfordensis y Concavum) y en el Bajociense inferior (Zonas Discites y Laeviuscula) de la Cuenca Lusitánica.

Subfamilia Pamirorhynchinae OVCHARENKO, 1959

Género *Pamirorhynchia* OVCHARENKO, 1983

Especie tipo: *Rhynchonella pamirensis* MOISEEV, 1937

Diagnosis (de SAVAGE *et al.*, 2002, p. 1204): “Talla mediana a grande, con costillas más bien fuertes, no numerosas, raras veces dicotomizadas. Láminas dentales largas, subparalelas, convergentes ventralmente o divergentes; conchas jóvenes con pequeño septalio, septo no distinguible; conchas adultas con septo masivo claro; placas cardinales ventralmente convexas; crura hamiforme en conchas jóvenes a subfalciforme en adultas”.

Diagnosis (from SAVAGE et al., 2002, p. 1204): “Medium to large, with costae rather thick, not numerous, seldom dichotomizing. Dental plates long, subparallel, converging ventrally or diverging; young shells with small septalium, septum not distinct; adult shells with massive distinct septum; outer hinge plates ventrally convex; crura hamiforme in young shells to subfalciform in adults”.

Descripción: Conchas de tamaño medio a grande, subesféricas, de contorno redondeado, equivalvas o subequivalvas; las costillas son poco numerosas, enteras, fuertes, profundamente marcadas y que pueden dividirse dicotómicamen-

te, bien por bifurcación bien por intercalación de nuevas costillas a lo largo de la longitud de la concha; presentando algunas conchas bifurcaciones tardías a la altura de la mitad de la concha o más allá. La comisura frontal uniplegada formando un bocel medianamente elevado, de contorno trapezoidal en ejemplares adultos.

El nates es grande y suberecto en ejemplares de talla media y proporcionalmente más pequeño y más erecto en ejemplares mayores, con aristas más o menos notorias, redondeadas, cortas; el foramen de tamaño pequeño a medio, las placas deltoidales estrechas se unen anteriormente.

Los ejemplares del género *Pamirorhynchia* poseen collar peduncular; las láminas dentales son estrechas, subparalelas o convergentes dorsalmente o ventralmente formando una cavidad umbonal ancha y unas cavidades laterales estrechas.

Los dientes son anchos y se insertan en foseas inclinadas con rebordes externos e internos bien desarrollados que se extienden sobre los dientes. Las placas cardinales son delgadas y están arqueadas cóncavamente hacia la valva dorsal e inclinadas en su parte más posterior hacia el exterior de la concha. Las bases crurales están bien desarrolladas, arqueadas; los brazos crurales son largos, arqueados hacia la parte central-dorsal, variablemente altos y se recurvan hacia la valva dorsal formando una crura subfalciforme.

Discusión: El género *Pamirorhynchia* es un género al que, hasta el momento, se le ha supuesto un área de distribución restringida geográficamente, en concreto, las especies conocidas hasta el momento del género, *P. pamirensis* MOISEEV, 1937 y *P. aidykulensis* OVCHARENKO, 1983, se habían encontrado en el sureste de la región de Pamir (Tayikistán). Este género guarda sin embargo parentesco evolutivo evidente con otros géneros de amplia distribución geográfica y estratigráfica incluidos también en la Subfamilia Pamirorhynchinae. Lo está fundamentalmente con *Pseudogibbirhynchia* AGER, 1962, que aparece en amplias regiones que incluyen desde Portugal y Marruecos hasta el Cáucaso, con especies en la cuenca lusitánica desde la base del Toarciense hasta, por lo menos, el Aalenense



Figura 21.— *Pamirorhynchia? jorali* sp. nov. Dibujo realizado a partir del paratipo, ejemplar Z.71.1. de medidas: 9 mm de anchura, 9,45 mm de longitud y 9,35 mm de espesor.

Figure 21.— *Pamirorhynchia? jorali* sp. nov. Drawing of paratype Z.71.1, of the following dimensions: 9 mm in width, 9.45 mm in length and 9.35 mm in thickness.

superior; *Pamirorhynchia* posee de todos modos elementos morfológicos diferenciadores, que permiten separarla de estos géneros próximos de similar distribución temporal.

La diagnosis que aquí se recoge (SAVAGE *et al.*, 2002), incluye en las características del género el hecho de que las costillas estén raramente dicotomizadas; desconociendo esta característica en *P. aidykulensis*, tanto en los ejemplares figurados de *P. pamirensis* como en todos los ejemplares estudiados de *P.? jorali* sp. nov. este es un carácter frecuente aunque no aparezca en todos los ejemplares, común también en otros géneros de la Subfamilia Pamirorhynchinae. Las bifurcaciones e intercalaciones para originar nuevas costillas, se producen tanto en *P. pamirensis*, como en *P.? jorali*, en algunos ejemplares en etapas avanzadas del desarrollo, lo que no es común en otros géneros y que es sin duda un carácter de indudable valor diagnóstico.

Distribución: Las especies conocidas incluidas en el género se distribuyen por el Toarciense superior de las cuencas marginales de la Península Ibérica (Cuenca Lusitánica, Cordillera Ibérica) y por el Aaleniense superior-Bajociense superior del sureste de Pamir.

Pamirorhynchia? jorali sp. nov.
(Figs. 21-25, Tabla 4)

Se han estudiado 10 ejemplares de la especie, procedentes del Toarciense superior de tres localidades, María Pares, Brasfemes y Penas do Castelo. De ellos, los ejemplares figurados en la descripción de esta especie, los medidos para la



Figura 22.— *Pamirorhynchia? jorali* sp. nov. Reconstrucción de las cruras del paratipo Z.71.1.

Figure 22.— *Pamirorhynchia? jorali* sp. nov. Reconstruction of the crura of paratype Z.71.1.

realización de la tabla de medidas, así como los seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen la serie tipo y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC. Los 7 ejemplares de la serie tipo se relacionan en el Anexo I.

Tipo: Se designa como holotipo de la nueva especie el ejemplar BF.537.1 procedente del Toarciense superior (Zona Aalensis, Subzona Aalensis) de Brasfemes que aparece fotografiado en la figura 25.2. Se designa como paratipo de la especie el ejemplar seccionado cuyo molde en escayola aparece fotografiado en la figura 25.2 y cuyas secciones seriadas se representan, dibujadas, en la figura 23; este ejemplar, siglado Z.71.1, procede del Toarciense superior (Zona Meneghinii) de la Sección de Maria Pares en la región de Rabaçal.

Diagnosis: Tamaño pequeño; contorno redondeado del que destaca un umbo grande, agudo, subrecto en el que se aprecian unas placas deltidiales triangulares que se unen sin soldarse y un foramen labiado; muy globosa en aspecto en los ejemplares adultos, más aplanada en los juveniles; con pocas costillas, algunas de las cuales se bifurcan. Collar peduncular presente; láminas dentales cortas, delgadas, subparalelas; septo corto, bajo, masivo; foseas y placas cardinales inclinadas hacia el exterior. Crura subfalciforme, terminaciones de los brazos crurales dorsalmente divergentes.

Diagnosis: Small; rounded jutting out a big beak, acute, suberect with deltidial plates trian-

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 5)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
10,7	9	9,8	0,6	10,6	9	9,9	0,3	9,6	7,9	8,9	0,4	1,05	0,98	1	0,0008	0,98	0,87	0,91	0,002

Tabla 4.– Dimensiones e índices de los ejemplares estudiados de *Pamirorhynchia? jorali* sp. nov. Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 4.– Dimensions and indices in the studied specimens of *Pamirorhynchia? jorali* sp. nov. (A=width, L=length and E=thickness). Abreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

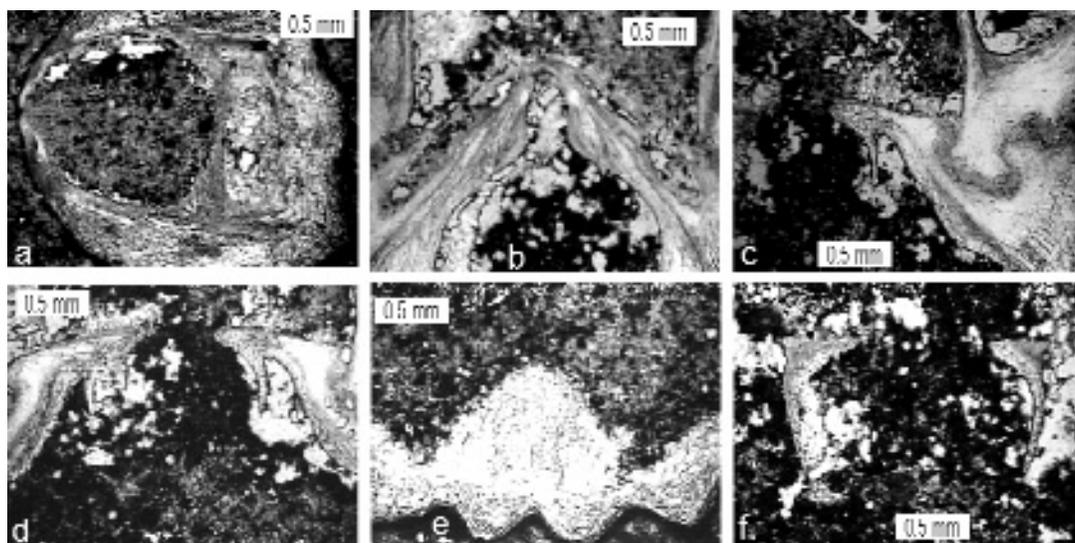


Figura 23.– *Pamirorhynchia? jorali* sp. nov. Microfotografías de las secciones seriadas del paratipo Z.71.1, procedente de la Zona Meneghinii de la sección de Maria Pares, mostrando detalles de su morfología interna. a): Nates con collar peduncular a 0,8 mm del ápice. b): Umbo de la valva dorsal mostrando las incipientes fosetas dentales a 2,05 mm del extremo. c): Articulación con diente crenulado a 2,3 mm. d): Aspecto de las placas cardinales y las bases crurales a 2,4 mm. e): El septo dorsal a 2,5 mm. f): Sección de las cruras a 2,9 mm.

Figure 23.– *Pamirorhynchia? jorali* sp. nov. Microphotographs of transverse serial sections of paratype Z.71.1, from the Meneghinii Zone of the Maria Pares Section, showing details of the internal morphology: a): Beak with pedicle collar at 0.8 mm from the apex. b): Dorsal valve showing the incipient dental sockets at 2.05 mm. c): Articulation with crenulated tooth at 2.3 mm. d): Aspect of the hinge plates and the crural bases at 2.4 mm. e): Dorsal septum at 2.5 mm. f): Section of the crura at 2.9 mm.

gular, conjunct but no soldered, foramen rimmed; very globose in aspect in adult specimen, smooth in juvenile ones; with few costae, some of that bifurcated. Peduncular collar present; dental plates short, thin, subparallel; septum short, low, massive; socket and hinge plates inclined to the exterior of the sell. Crura subfalciform crura, crus ends dorsally divergent.

Morfología externa: Concha pequeña, que raramente supera el centímetro, de contorno redondeado en el que destaca un umbo proporcionalmente grande, agudo. El contorno es

redondeado en adultos y triangular a piriforme en individuos juveniles la relación entre longitud y anchura es de 1 lo que confirma este contorno, esta característica es además muy poco variable, ya que el cociente entre longitud y anchura oscila entre 0,98 y 1,05. La concha es también muy globosa con 10-12 costillas redondeadas, profundas, agudas, 4 en el bocel en los ejemplares encontrados; estas costillas, presentes hasta el umbo, se bifurcan a medida que crece la concha. Aparecen, en ejemplares adultos, líneas de crecimiento marcadas.

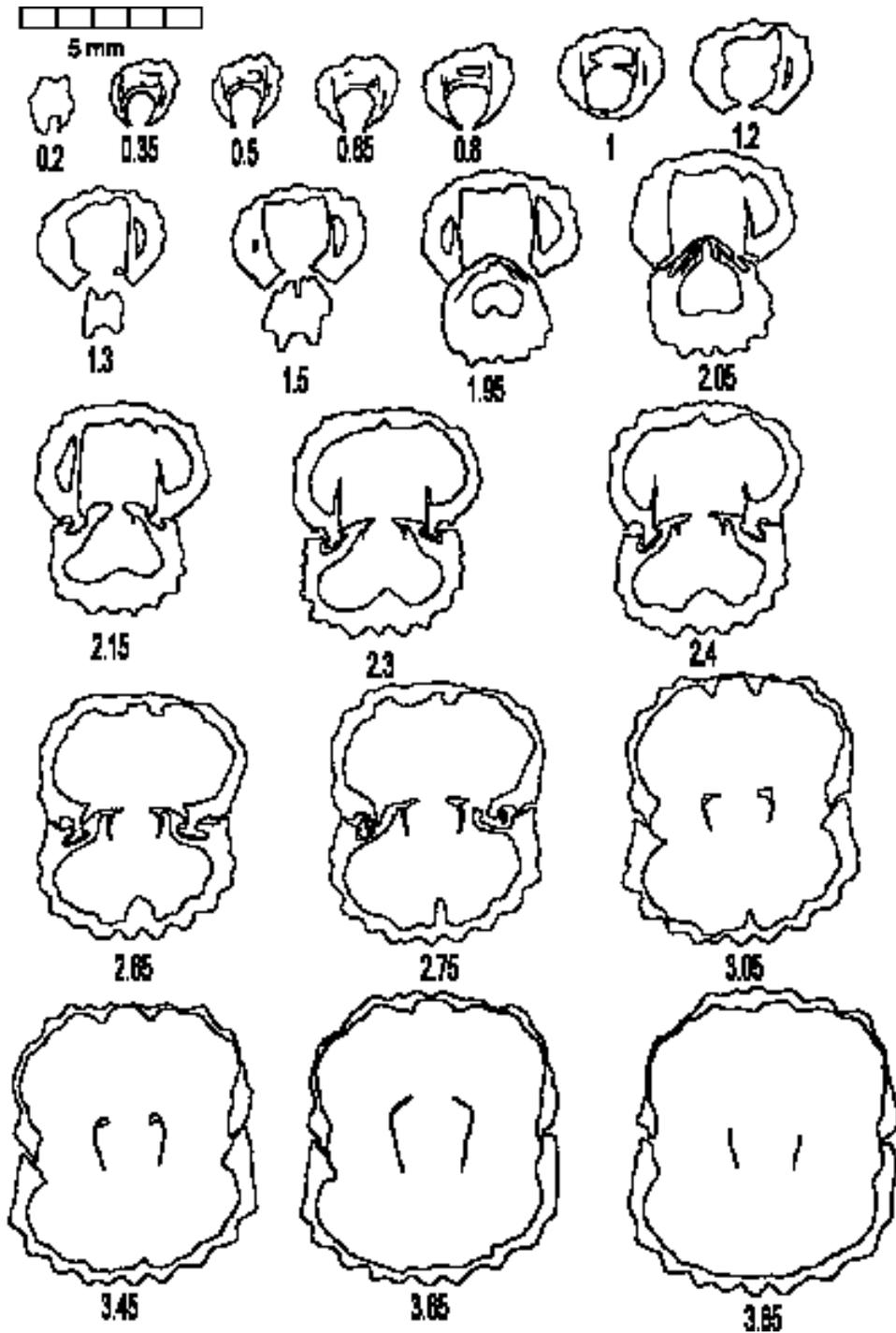


Figura 24.— *Pamirorhynchia? jorali* sp. nov. Secciones seriadas del ejemplar Z.71.1, paratipo de la especie, de la Zona Meneghinii de la sección de María Pares.
 Figure 24.— *Pamirorhynchia? jorali* sp. nov. Transverse serial sections of paratype Z.71.1, from the Meneghinii Zone of the Maria Pares Section.

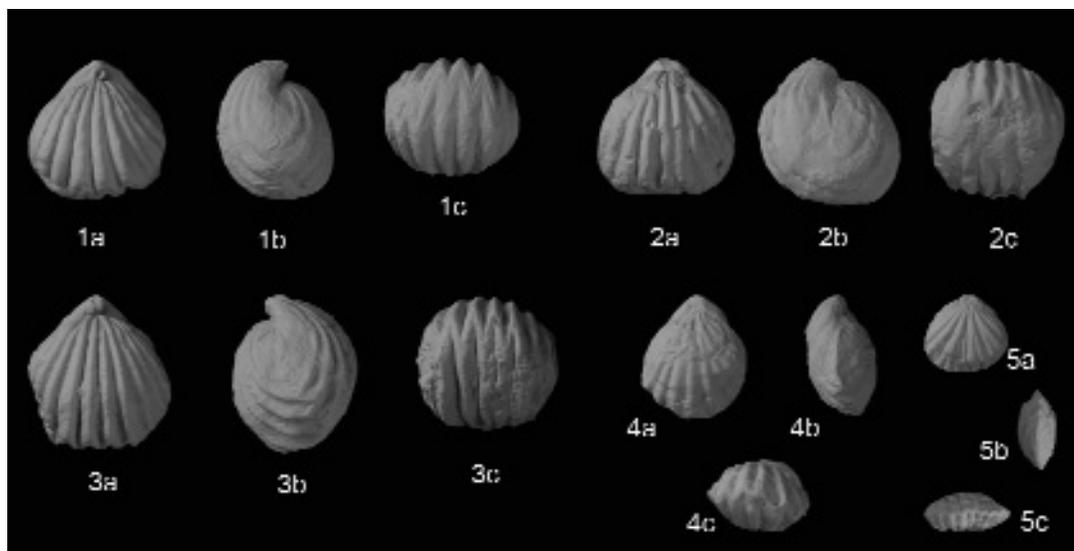


Figura 25.– *Pamirorhynchia? jorali* sp. nov. 1): Ejemplar BF.537.1 procedente del Toarciense superior (Zona Aalensis, Subzona Aalensis) de Brasfemes, designado como holotipo de la especie. 2): Ejemplar Z.71.1, molde de escayola, las secciones seriadas de este ejemplar se representan en la figura 23. 3): Ejemplar Z.71.2. 4): Ejemplar Z.71.3 con morfología juvenil. 5): Ejemplar Z.71.4, también de morfología juvenil. Los ejemplares 2, 3, 4 y 5 proceden del Toarciense superior (Zona Aalensis, Subzona Mactra) de la Sección de Maria Pares en la región de Rabaçal. (X2)

Figure 25.– *Pamirorhynchia? jorali* sp. nov. 1): Holotype, specimen BF.537.1 from the upper Toarcian (Aalensis Zone, Aalensis Subzone) in Brasfemes. 2): Cast of the specimen Z.71.1, paratype. 3): Specimen Z.71.2. 4): Specimen Z.71.3. 5): Specimen Z.71.4. 2, 3, 4 and 5 from the upper Toarcian (Aalensis Zone, Mactra Subzone) of Maria Pares, in the Rabaçal area. (X2)

Nates grande suberecto en pico, sin aristas o con aristas muy reducidas. Foramen labiado, de tamaño medio. Placas deltidiales triangulares que se unen anteriormente.

Morfología interna: El collar peduncular es claro en el ejemplar seccionado, lo que coincide con lo observado en las secciones publicadas de otras especies del género (OVCHARENKO, 1983), las láminas dentales son cortas, delgadas, subparalelas, formando una cavidad umbonal amplia y unas cavidades laterales reducidas, de contorno semicircular. Existe un septo reducido en altura y longitud, en forma de protuberancia en la valva dorsal, ancho y voluminoso que se estrecha en su parte final, no alcanzando la tercera parte de la longitud de la valva.

Los dientes son anchos, poco voluminosos, crenulados y se insertan en fosetas inclinadas hacia el exterior de la concha; los rebordes de la foseta, bien desarrollados, recubren al diente tanto interior como exteriormente, formando una articulación estrecha. Las bases cruales son largas, y se continúan por brazos cruales altos

arqueados hacia el centro-dorso de la concha; la crura es subfalciforme.

Variabilidad: La escasez de material, ha impedido realizar análisis de variabilidad intraespecífica, solamente es posible constatar algunas pausas de desarrollo, al existir en el lote, ejemplares de diversas edades; en general los pocos ejemplares adultos conocidos se mantienen dentro de unos márgenes de razonable homogeneidad morfológica. En cuanto al paso de juveniles a adultos, tal y como ocurre generalmente en los rinconélidos, significa el paso de formas aplanadas de contorno subredondeado a piriforme y rectimarginadas, pero enteramente costuladas y ya con alguna bifurcación temprana, a formas adultas globosas y uniplegadas.

Discusión: Una posible y lógica atribución para los ejemplares incluidos ahora en *P. jorali* podría ser, en principio, el género *Pseudogibbirhynchia* AGER, 1962, ampliamente difundido, presente en la cuenca desde el Toarciense inferior y que además presenta características comunes con estos ejemplares como la

presencia frecuente de costillas bifurcadas o de un septo muy corto y reducido. Pero *Pseudogibbirhynchia* es un género bien caracterizado cuyos miembros se distinguen con facilidad por caracteres de los que carece el material de la cuenca lusitánica, fundamentalmente el aplastamiento posterior de concha, la menor globosidad y, a nivel interno, *Pseudogibbirhynchia* presenta crura hamiforme con bases crurales y ramas de las cruras poco extensas; los ejemplares ahora descritos de la cuenca lusitánica, presentan formas subsféricas, de bases crurales y cruras extensas de tipo subfalciiforme. No puede incluirse por lo tanto razonablemente el lote de ejemplares de la Cuenca Lusitánica en el género *Pseudogibbirhynchia*.

La morfología, tanto interna como externa, permite atribuir esta especie a la Subfamilia Pamirorhynchiinae, de acuerdo con la diagnosis que figura en el “*Treatise of Invertebrate Paleontology*” (SAVAGE *et al.*, 2002). Dentro de esta atribución, el género *Pamirorhynchia* OVCHARENKO, 1983, presenta características que aparecen en los ejemplares estudiados; se trata de conchas pequeñas, subsféricas, enteramente costuladas con costillas de crestas redondeadas pero de contornos agudos, en algunos casos intercaladas, con la comisura anterior arqueada que no destaca en el contorno de la concha; las láminas dentales son finas, subparalelas y las placas dentales ventralmente convexas; la crura es subfalciiforme. No existe por lo tanto, otra atribución genérica posible para esta especie, que sin embargo no puede incluirse en ninguna de las especies conocidas del género. En efecto, la especie más próxima, la especie tipo del género, *P. pamirensis*, presenta una mayor talla y una distribución diferente ya que se encuentra en el Aalenense superior-Bajociense habiendo sido encontrada hasta el momento en el Sureste de la región de Pamir.

Es necesario crear por lo tanto, para los ejemplares estudiados, la nueva especie *Pamirorhynchia? jorali* cuyo nombre está dedicado al Doctor Fernando García Joral del Departamento de Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid. A pesar de no existir otra posible atribución genérica dentro

de la Subfamilia, se ha añadido una interrogación debido a la notable separación geográfica y estratigráfica con las otras especies incluidas en el género.

Las evidentes similitudes, vienen a apoyar las relaciones evolutivas entre los géneros *Pseudogibbirhynchia* y *Pamirorhynchia* que poseen caracteres que las entroncan en líneas evolutivas próximas que permiten incluirlas en la misma Subfamilia Pamirorhynchiinae OVCHARENKO, 1983. Esta relación es patente en las especies más modernas del género *Pseudogibbirhynchia*, que poseen cruras más evolucionadas, con bases crurales relativamente largas, próximas a las de tipo subfalciiforme.

Ambiente sedimentario: Los ejemplares encontrados en la Cuenca Lusitánica han aparecido asociados a la rampa carbonatada que se instala en la cuenca durante el Toarciense superior y el Aalenense y aparecen en materiales calcáreos, más o menos bioclásticos y sin materia orgánica carbonosa. Se puede deducir que, a grandes rasgos, estos ejemplares vivían en fondos de profundidad media, relativamente consistentes y bien oxigenados.

Distribución: Hasta el momento, la especie, se ha encontrado en la Cuenca Lusitánica, donde han aparecido ejemplares en el Toarciense superior, en la Zona Speciosum de la sección de Penas do Castelo en la región de Porto de Mós, en la Zona Aalensis y la Zona Speciosum de María Pares en la Región de Rabaçal y en la Zona Aalensis de la Sección de Brasfemes al Norte de la Ciudad de Coimbra.

Asimismo, se ha reconocido un ejemplar de la especie en la colección del profesor García Joral, siglado Rs.39.1, procedente del Toarciense superior (Zona Insigne, Subzona Insigne; equivalente aproximado a la Zona Bonarelii, Subzona Fallaciosum de la Cuenca Lusitánica) de la Sección de la Rambla del Salto (Sierra Palomera, Teruel).

Género *Pseudogibbirhynchia* AGER, 1962

Especie tipo: *Rhynchonella moorei* DAVIDSON, 1852

Diagnosis (de SAVAGE *et al.*, 2002, p. 1204): “Rinconélidos pequeños, globosos, subcirculares, equibiconvexos, valva dorsal aplanada posteriormente; uniplicación baja, pliegue dorsal ausente, enteramente costulada; nates pequeño, incurvado. Septo medio muy corto, placas deltidiales reforzadas, crura hamiforme”.

Diagnosis (from SAVAGE et al., 2002, p. 1204): “Small, globose, subcircular, equibiconvex, dorsal valve flattened posteriorly; uniplication low, but dorsal fold absent, multicostate throughout; beak small, incurved. Median septum very short, strengthened deltidial plates, hamiform crura”.

Descripción: Las especies atribuidas al género *Pseudogibbirhynchia*, se caracterizan por su pequeña talla, su costulación fina constituida por costillas de contorno redondeado y enteras hasta el umbo, profundas, y en las que, típicamente, en la mayoría de los ejemplares, aparece al menos algún caso de bifurcación o intercalación con aparición de costillas nuevas; esta intercalación o bifurcación puede aparecer a cualquier nivel dentro de la longitud de la concha aunque normalmente ocurre en la mitad posterior. El contorno de la concha es redondeado o transversalmente ovalado y el perfil muestra una globosidad variable según la especie considerada aunque normalmente alta, estando la valva dorsal aplanada posteriormente.

El nates tiene un tamaño relativo pequeño a medio, subrecto a incurvado, con un foramen pequeño, redondo con un surco posterior, flanqueado por placas deltidiales triangulares que se juntan anteriormente. Las aristas están presentes y son cortas.

La comisura anterior es uniplegada, formando un pliegue poco elevado, de contorno generalmente trapezoidal, que apenas se traduce en un plegamiento de la superficie de la concha.

El collar peduncular, en el género *Pseudogibbirhynchia*, puede estar o no presente dependiendo de la especie o incluso del ejemplar, ya que en algunas es una estructura frecuente pero no generalizada; de todos modos es una característica común en el género. Las láminas dentales son subparalelas o divergentes hacia el lado ventral de la concha, son finas y cortas pero que delimitan cavidades umbonales laterales.

Los dientes son fuertes, crenulados y se insertan en fosetas de base inclinada con rebordes interno y externo bien desarrollados. Las placas cardinales adoptan una posición horizontal con respecto al plano de articulación estando arqueadas cóncavamente hacia el lado dorsal al menos en su parte posterior. Las cruras son hamiformes.

Discusión: El género *Pseudogibbirhynchia* es un taxón bien caracterizado y con una extensa dispersión geográfica, que permite encontrarlo en las cuencas mesozoicas de toda Europa y norte de África, habiendo sido hallado en lugares como Tailandia, EEUU o Madagascar.

Entre los caracteres, en general bastante constantes, que se consideran básicos para realizar el diagnóstico del género, está la presencia de costillas que recubren toda la concha; se trata de costillas fuertes, angulosas en el borde anterior, redondeadas en el resto de la concha, en número bajo y, a lo largo de la concha, aparecen algunas costillas nuevas bien por bifurcación o bien por intercalación entre las preexistentes.

El aplanamiento posterior de la valva dorsal, es un aspecto morfológico que, siendo apreciable en la especie tipo y pudiendo detectarse en ejemplares de otras especies del género, no parece ser determinante a la hora de caracterizar el mismo ya que de hecho este elemento de la morfología no parece estar presente en todas las especies o al menos en todos los ejemplares. Si parece ser un carácter más fiable y extendido el hecho, ya citado, de que las costillas aumenten de número al crecer el organismo lo que hace que en la mayoría de los ejemplares, aparezcan costillas nuevas bien por bifurcación dicotómica de otras o bien por intercalación de costillas nuevas a distintos niveles de la concha entre otras preexistentes, tanto en la valva dorsal como en la ventral.

El pliegue medio es muy variable, tanto a nivel genérico como a nivel intraespecífico dentro de las especies del género, apareciendo en algunos ejemplares claramente separado y elevado a favor de un desnivel brusco mientras que en otros la elevación es paulatina. Además, en muchos ejemplares, este pliegue es asimétrico.

En lo que se refiere a los taxones próximos a *Pseudogibbirhynchia*, cabe destacar por su morfología externa con costillas más profundas pero

también en bajo número y con bifurcaciones frecuentes aunque con crura que responde al modelo subfalciforme, el género *Pamirorhynchia* OVCHARENKO, 1983. Este género, salvando las diferencias, posee un número de caracteres comunes con *Pseudogibbirhynchia* suficiente como para poder pensar en un parentesco evolutivo; *Pamirorhynchia*, o un género muy próximo, ha aparecido en la Cuenca Lusitánica, evocando como *Pseudogibbirhynchia* relaciones entre las faunas de áreas entre las que se pudieron producir desplazamientos expansivos de los taxones.

El género *Pseudogibbirhynchia* está bien representado en Portugal por especies que siguen una secuencia evolutiva evidente pero en la que se producen algunos cambios en la morfología atribuibles a la entrada de nuevos genotipos procedentes de otras áreas geográficas. La secuencia de especies estudiadas en el Jurásico portugués empieza (según ALMÉRAS, 1996) en el Toarciense inferior con *P. moorei* (DAVIDSON, 1852) y *P. fallax* (DESLONGCHAMPS, 1862) sigue en el Toarciense medio con *P. jurensis* (QUENSTEDT, 1858), la especie representante para el Toarciense superior es *P. bothenhamptonensis* (WALKER, 1892) y, según los datos de los que se dispone, el género desaparecería en el Aalenense superior con *P. mutans* (ROTHPLETZ, 1886).

Distribución: El género presenta una amplia distribución temporal y geográfica a lo largo del Jurásico Inferior (Sinemuriense) - Jurásico Medio (Bajociense inferior): Inglaterra, Francia, Portugal, España, Alemania, Austria, Suiza, Italia, Eslovaquia, Hungría, Yugoslavia, Grecia, Cáucaso, Transcáucaso, Marruecos, Argelia, Madagascar, Tailandia, (?) Indonesia, oeste de EEUU (Oregón).

Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis

(WALKER, 1892)

(Figs. 26-29, Tabla 5)

1892 *Rhynchonella jurensis* QUENSTEDT var. *bothenhamptonensis* - WALKER, p. 442.

1996 *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis* (WALKER) - ALMÉRAS, pp. 9-11, figs. 1, 3, 4.

2000a *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis* (WALKER) - ALMÉRAS & FAURÉ, pp. 110-111, figs. 34-35.



Figura 26.- *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis* (WALKER, 1892). Dibujo realizado a partir del ejemplar PC.272.1, procedente de la Zona Bonarellii de la Sección de Penas do Castelo, de medidas 10,1 mm de anchura, 9,3 mm de longitud y 7,2 mm de espesor.

Figure 26.- *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis* (WALKER, 1892). Drawing of specimen PC.272.1, coming from the Bonarellii Zone of the Penas do Castelo Section. Its dimensions are: 10.1 mm in width, 9.3 mm in length and 7.2 mm in thickness.

Se han estudiado 19 ejemplares de la especie procedentes de las secciones de São Simão, Penas do Castelo, Maria Pares y Zambujal de Alcaria. De ellos, los ejemplares figurados en la descripción de esta especie, los medidos para la realización de la tabla de medidas, así como los seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen la serie tipo y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC. Los 15 ejemplares de la serie tipo se relacionan en el Anexo I.

Tipos: ALMÉRAS (1996), que utiliza esta denominación para la especie portuguesa, no hace referencia a ningún ejemplar tipo de la misma, existiendo solamente una figura escasamente descriptiva de BUCKMAN (1918) que debería ser considerada el holotipo. Este ejemplar no se encuentra en las colecciones del Natural History Museum de Londres, aunque si existen varios de los ejemplares de esta especie descritos por WALKER (1892), que han sido amablemente fotografiados y comunicados por la Dra. Sarah Long. Se han utilizado estos ejemplares para comparación, a falta de confirmar la pérdida del holotipo.

Diagnosis: Rinconélido de contorno oval lateral, globoso, con costillas agudas muy marcadas, que se extienden por toda la concha, algunas de ellas se bifurcan; bocel poco elevado arqueado o trapezoidal que no rompe el contorno frontal elíptico de la concha; umbo agudo con aristas agudas pero muy cortas, restringidas a la zona del extremo del umbo, placas deltoidales triangulares,

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 15)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
14,2	8,3	1,12	3	12,3	7,9	10,1	2	10,2	4,9	7,6	2,8	1	0,87	0,93	0,002	1,1	0,59	0,74	0,023

COSTULACIÓN															
Costillas totales				Costillas en el bocel				Costillas en el bocel / Costillas totales							
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
18	10	12,6	4,4	5	4	4,4	0,24	0,38	0,28	1,34	0,001				

Tabla 5.– Dimensiones, índices y valores de costulación de los ejemplares estudiados de *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis* (WALKER, 1892). Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 5.– Dimensions, indices and costae values in the studied specimens of *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis* (WALKER, 1892). (A=width, L=length and E=thickness). Abreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

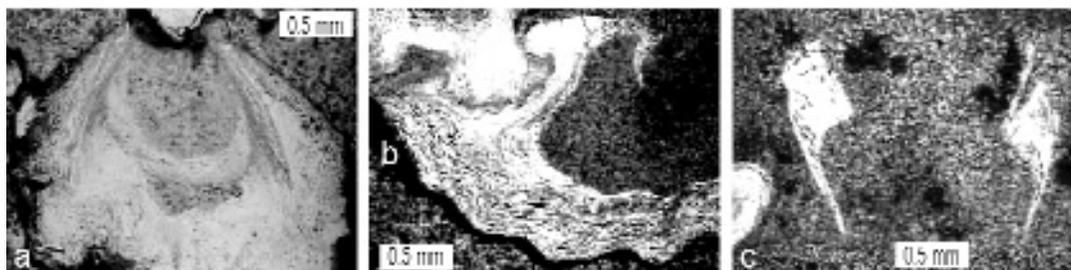


Figura 27.– *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis* (WALKER, 1892). Microfotografías de secciones del ejemplar SS.41.11, procedente de la Zona Speciosum de la sección de São Simão, con aspectos de su morfología interna. a): Nates a 0,3 mm del extremo de la concha mostrando el collar peduncular. b): Articulación con dientes crenulados y bases crurales a 2,2 mm. c): Sección de las cruras poco después de individualizarse a 2,75 mm del umbo.

Figure 27.– *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis* (WALKER, 1892). Microphotographs of transverse serial sections of specimen SS.41.11, from the Speciosum Zone of the São Simão section. a): Ventral umbonal cavity at 0.3 mm from the apex, showing pedicel collar. b): Crenulated tooth, hinge plates and crural bases at 2.2 mm from the apex. c): Crura at 2.75 mm from the apex.

relativamente extensas, que se unen y que conforman un foramen casi siempre labiado de contorno subcircular. Láminas dentales cortas, dorsalmente convergentes; dientes fuertes, masivos, crenulados; placas dentales poco extensas, cortas, ventralmente convexas; crura hamiforme; septalio y septo dorsal ausentes.

Diagnosis: *Transversely oval Rhynchonellida, globose, with sharp, very marked costae that extend for the whole shell, some of that bifurcated; fold not very high, arched or trapezoidal that does not break the anterior elliptic contour of the shell; beak acute with acute but very short beak-ridges, restricted to the end of the beak, deltidial plates triangular, relatively extensive that unite conforming a foramen subcircular, rimmed. Dental plates short, dorsally conver-*

gent; teeth strong, massive, crenulated; hinge plates, not very extensive, short, ventrally convex; crura hamiform; septalium and dorsal septum absent.

Morfología externa: El material estudiado, procedente de las secciones al norte de Coimbra, se caracteriza por estar constituido por conchas de tamaño pequeño, estando la media de longitud en torno a 1 cm, de contorno transversalmente ovalado tal y como se puede comprobar al hallar la media de los cocientes entre la longitud y la anchura de los ejemplares estudiados medibles obteniendo un valor de 0,93. En cuanto a la globosidad se puede decir que se trata de conchas globosas, ya que los valores del cociente entre espesor y longitud arrojan un promedio de 0,74, valor este que indica una globosidad de modera-

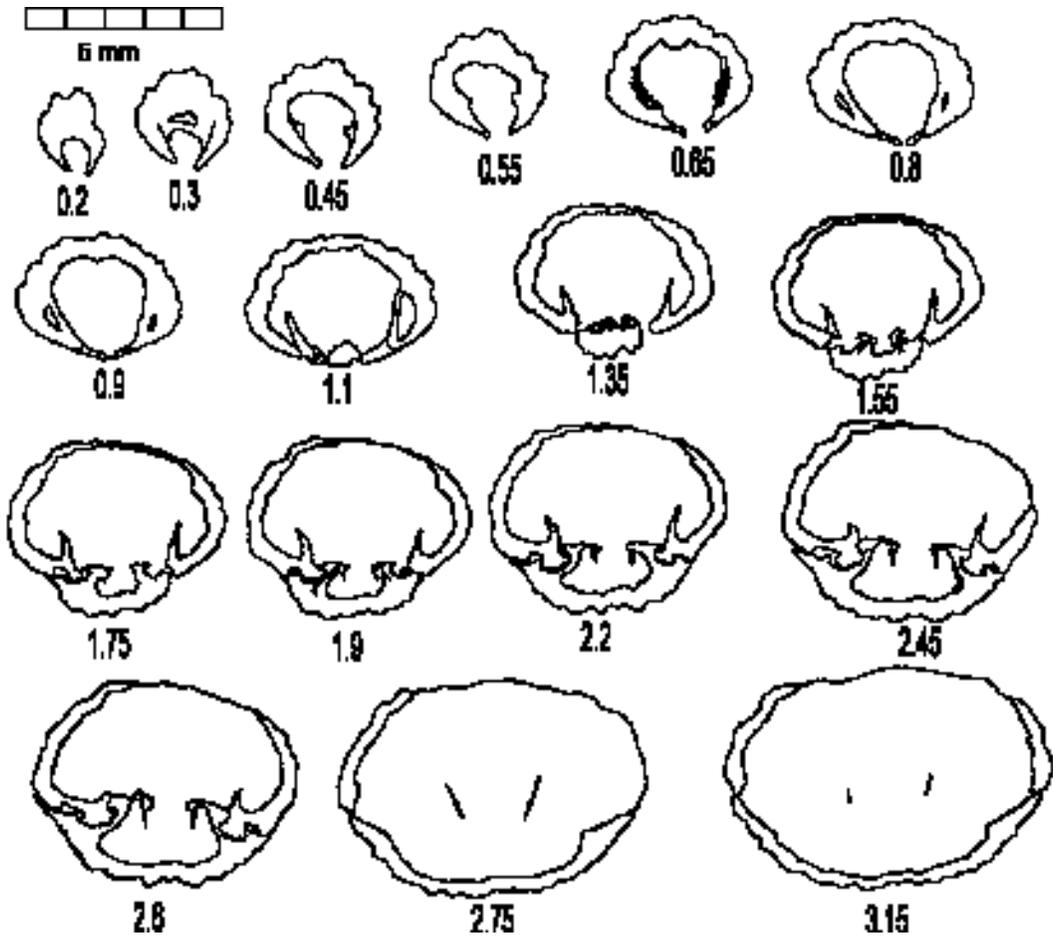


Figura 28.— *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis* (WALKER, 1892). Ejemplar seccionado SS.41.11 procedente de la Zona Speciosum de la sección de São Simão.

Figure 28.— *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis* (WALKER, 1892). Transverse serial sections of specimen SS.41.11, from the Speciosum Zone of the São Simão Section.

da a alta.

Las costillas son poderosas, enteras, muy marcadas, agudas en la comisura que se hacen más redondeadas hacia la parte posterior y que recubren toda la concha tal y como se puede observar en las primeras secciones seriadas; se encuentran en número de entre 10 y 18, de ellas 4 ó 5 están en el bocel. En todos los ejemplares estudiados al menos alguna de las costillas se bifurca dicotómicamente en dos y lo hace siempre en la mitad posterior de la concha, a medida que el crecimiento de la misma exige un aumento del perímetro.

El bocel se eleva muy poco sobre el nivel de

la comisura lateral de la concha y en la mayoría de los ejemplares se eleva de forma suavemente arqueada, apareciendo la comisura anterior de contorno trapezoidal solamente en los ejemplares de mayor talla y más globosos. En cualquier caso, el pliegue en la superficie de las valvas, que se asocia al bocel, es prácticamente inexistente salvo en los ejemplares mayores donde se aprecia una muy leve plicación que afecta solamente a la parte anterior de la concha. Nunca se ha observado, ni en los ejemplares recogidos ni en los figurados por ALMÉRAS (1996), que el bocel rompa el contorno lateralmente elíptico que forma la vista frontal de los ejemplares. Es muy frecuente,

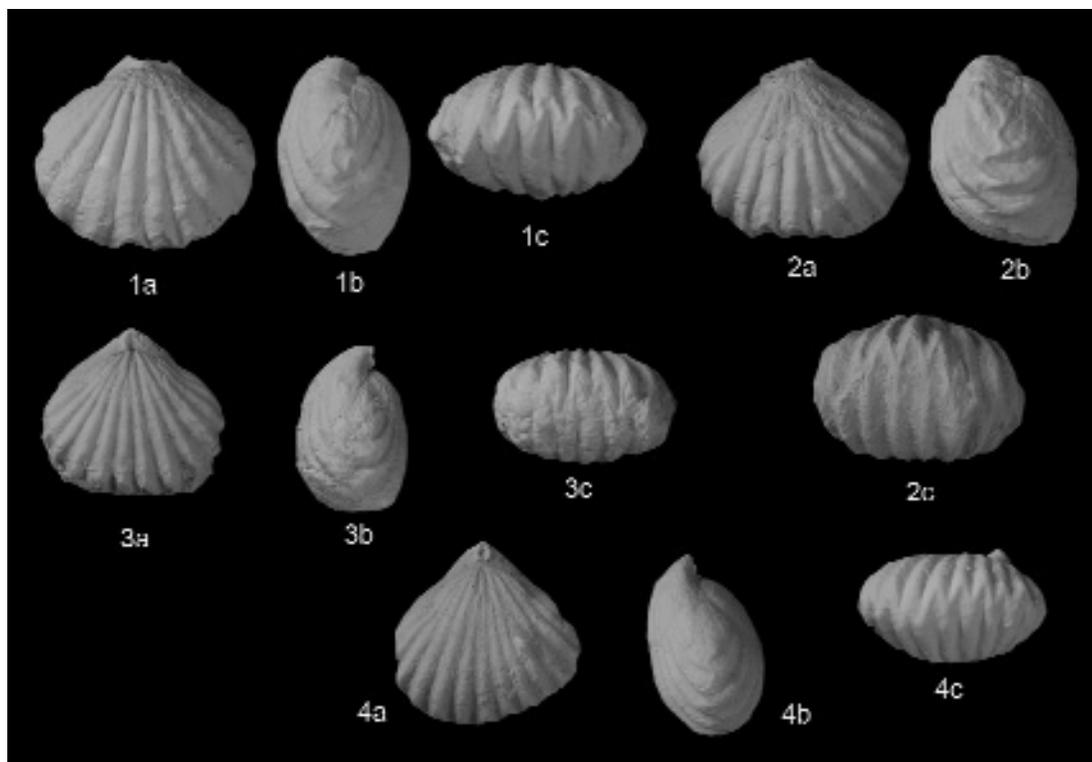


Figura 29.— *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis* (WALKER, 1892). 1-4): Ejemplares siglados, respectivamente, SS.40.2., SS.36.1, SS.41.9 y SS.41.10. procedentes de la Zona Speciosum de la sección de São Simão. (X2).

Figure 29.— *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis* (WALKER, 1892). 1-4): Specimens labelled SS.40.2., SS.36.1, SS.41.9 and SS.41.10 from the Speciosum Zone of the São Simão Section. (X2).

debiendo considerarse una característica de la especie, la existencia de asimetría en la conformación del bocel y de toda la concha en general.

El nates, en los ejemplares recogidos y en otros figurados (ALMÉRAS, 1996) es, salvo excepciones, subrecto, pudiendo llegar a ser incurvado en algún ejemplar; posee aristas agudas marcadas pero muy cortas y placas deltoidales que se unen en la parte anterior de contorno triangular que conforman un foramen que puede ser labiado o no; aparece, cuando el foramen se puede estudiar con detalle, una comisura en su parte más extrema, entre las aristas.

Morfología interna: En los ejemplares seccionados o en los que existen en la bibliografía relativa a esta especie (ALMÉRAS, 1996), se aprecia siempre collar peduncular claro.

Las láminas dentales son cortas y divergen ventralmente, originando cavidades umbonales laterales estrechas de sección ovalada. El septo

de la valva dorsal está muy reducido.

Los dientes son voluminosos, crenulados, que se insertan en fosetas con la base inclinada hacia el exterior de la concha, estando firmemente sujetos por los rebordes interno y externo de las fosetas que están bien desarrollados y recubren al diente.

Las placas cardinales son estrechas y cortas, en posición subhorizontal con respecto al plano de articulación de las valvas. Las bases crurales son cortas al principio pero se van haciendo más largas anteriormente, dirigiéndose hacia el interior de la valva dorsal. La crura es de tipo hamiiforme con terminaciones de las cruras planas dorsalmente convergentes.

Variabilidad: El limitado lote de ejemplares recogido apenas permite hacer apreciaciones sobre la variabilidad. Uno de los elementos morfológicos más variables ha resultado ser la globosidad que, revisándola a través de los valores del

cociente espesor-longitud, arroja un amplio rango de resultados, entre 0,59 y 1,1 lo que indica que son posibles ejemplares de perfiles de diversa globosidad, que es siempre menor en juveniles.

Otro elemento de variabilidad lo constituyen el número de costillas que guarda relación con el tamaño en un rango de entre 10 y 18 costillas; la posibilidad de que aparezcan nuevas costillas durante el crecimiento del animal permite que, a medida que aumenta la longitud del contorno y la superficie de la concha se hace más amplia no sólo las costillas crecen sino que surgen otras nuevas por bifurcación o dicotomización. Es lógico luego que los mayores ejemplares posean mayor número de costillas. Un último factor que varía ampliamente entre los ejemplares se refiere a la simetría en la vista frontal de la concha, apareciendo juntos ejemplares simétricos y ejemplares con diversos grados de asimetría por lo que la variabilidad en este aspecto puede considerarse una característica de la especie.

Discusión: Se ha seguido a la hora de determinar estos ejemplares, el criterio de ALMÉRAS (1996), que estudió material del Toarciense de São Gião de las Zonas Gradata a Speciosum. Cabe de todos modos indicar que no existe figuración original de esta denominación, sólo una figura de BUCKMAN (1918, lám. 13, fig. 9) poco clara por estar el ejemplar calcinado para la observación de las impresiones musculares; los ejemplares comunicados por la Dra. Sarah Long, del Natural History Museum de Londres son similares a los ejemplares estudiados en este trabajo, aunque presentan, en general un nates de menor tamaño. Estando clara la atribución genérica al género *Pseudogibbirhynchia* AGER, 1962 y habiéndose estudiado y determinado ejemplares de esta cuenca, pertenecientes sin duda a la misma especie reconocida como *P. bothenhamptonensis* por ALMÉRAS (1996), parece razonable seguir su mismo criterio y mantener la misma denominación específica hasta no estudiar con detalle los ejemplares originales de Bothenhampton, y decidir si se trata o no de la misma especie.

Ambiente sedimentario: Los ejemplares que se encuentran en la cuenca lusitánica, aparecen asociados fundamentalmente a intercalaciones



Figura 30.— *Pseudogibbirhynchia mutans* (ROTHPLETZ, 1886). Dibujo realizado a partir del ejemplar M.192.3, de la Zona Bradfordensis (Subzona Gigantea) de la sección de Murtinheira. Sus medidas son: 10,3 mm de anchura, 9 mm de longitud y 6,9 mm de espesor.

Figure 30.— *Pseudogibbirhynchia mutans* (ROTHPLETZ, 1886). Drawing of specimen M.192.3, from the Bradfordensis Zone (Gigantea Subzone) of the Murtinheira Section. Its dimensions are: 10.3 mm in width, 9 mm in length and 6.9 mm in thickness.

calcáreas, que aparecen en los niveles predominantemente margosos, dominantes en las Zonas Bonarellii y Speciosum. Estas intercalaciones están constituidas por detritos carbonatados transportados desde niveles más proximales a favor de pendiente en movimientos en masa y proporcionarían un sustrato sobre el que fijarse. En la sección de São Simão han aparecido ejemplares acumulados en las proximidades de grandes ammonites con relleno piritoso, lo que indica que estos organismos aprovecharon la concha de ammonites para fijarse ya que sería imposible hacerlo en la superficie del fango circundante, inhóspito por su falta de consistencia y su bajo potencial redox, indicador de malas condiciones de oxigenación en la interfase agua-sedimento.

Distribución: La especie se ha encontrado hasta ahora en el Toarciense superior de la región de Dorset, en Inglaterra y en la Cuenca Lusitánica, donde aparece en las Zonas Bonarellii y Speciosum.

Pseudogibbirhynchia mutans (ROTHPLETZ, 1886)
(Figs. 30-34, Tabla 6)

1886 *Rhynchonella mutans* – ROTHPLETZ, lám. 9, figs. 19-21, 29, 31-32.

1962 *Kallirhynchia mutans* (ROTHPLETZ) – FERRARI, lám. 8, figs. 5-6.

? 1973 *Parvirhynchia mutans* (ROTHPLETZ) – KAMYSCHAN & BABANOVA, p. 57, lám. 5, figs. 11-12

1987 *Globirhynchia mutans* (ROTHPLETZ) – ALMÉRAS & ELMÍ, p. 40, lám. 4, fig. 21

1993b *Pseudogibbirhynchia mutans* (ROTHPLETZ) – GARCÍA JORAL, p. 40.

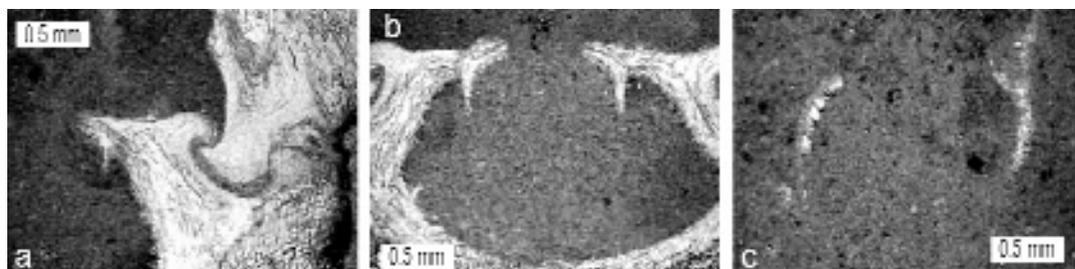


Figura 31.— *Pseudogibbirhynchia mutans* (ROTHPLETZ, 1886). Microfotografías de secciones del ejemplar M.240.3, de la Zona Bradfordensis (Subzona Gigantea) de Murtinheira. a): Articulación a 1,85 mm del extremo posterior de la concha. b): Placas cardinales y bases crurales a 2 mm. c): Extremos de las cruras a 3,25 mm.

Figure 31.— *Pseudogibbirhynchia mutans* (ROTHPLETZ, 1886). Microphotographs of transverse serial sections of specimen M.240.3, from the Bradfordensis Zone (Gigantea Subzone) of the Murtinheira Section. a): Hinge area at 1.85 mm from shell apex. b): Hinge plates and crural bases at 2 mm. c): Crura at 3.25 mm.

Se han estudiado un total de 349 ejemplares, procedentes en su totalidad de la sección de Murtinheira. De ellos, los ejemplares figurados en la descripción de esta especie, los medidos para la realización de la tabla de medidas, así como los seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen la serie tipo y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC. Los 226 ejemplares de la serie tipo se relacionan en el Anexo I.

Tipo: No habiéndose designado hasta el momento un ejemplar tipo de la especie, de entre los figurados originalmente por ROTHPLETZ (1886), en este trabajo se figuran fotografías del molde de un ejemplar que se considera que posee morfología representativa de la especie, procedente de la colección del Prof. F. García Joral; se trata de un molde en escayola del ejemplar siglado ASXXIV150 que se conserva en el “Bayerische Staatssammlung für Paläontologie” de Múnich (Alemania) y que fue figurado por ROTHPLETZ (1886, lám. 9, fig. 42).

Diagnósis: Conchas de tamaño pequeño, de contorno redondeado, subpentagonal o lateralmente ovalado, globosas. Bocel normalmente poco elevado redondeado a trapezoidal. Pliegue dorsal reducido. Enteramente costulada con costillas enteras marcadas, algunas se bifurcan dicotómicamente o aparecen intercalándose entre otra preexistentes. Umbo suberecto, agudo, sin aristas o con aristas cortas. Collar peduncular al menos

en esbozo; láminas dentales subparalelas o ligeramente divergentes hacia la valva dorsal, cortas, no persisten después de la zona articular. Placas cardinales estrechas, subhorizontales lisas o ventralmente convexas. Sin septo ni septalio, presenta una cresta en el umbo de la valva peduncular. Crura hamiforme.

Diagnosis: Small, rounded, subpentagonal or transversely oval, globose. Fold usually not very high, rounded to trapezoidal. Uniplication low. Costae entire, marked, some dichotomously bifurcated other appear being inserted. Beak suberect, acute, without or with short beak-ridges. Peduncular collar present; dental plates subparallel or slightly dorsally divergent, short, they don't persist after the hinge. Hinge plates strait, subhorizontal, flat or ventrally convex. Without septum neither septalium, it presents a crest in the peduncular umbo. Crura hamiform.

Morfología externa: Rinconélidos pequeños, donde la talla media es de 11,2 mm en los ejemplares estudiados y donde el ejemplar mayor alcanza una longitud de 17 mm. El contorno es variable, subpentagonal, redondeado o transversalmente ovalado con un valor medio del cociente longitud-anchura de 0,9, apareciendo solamente raros ejemplares redondeados; la concha es globosa pudiendo llegar a ser gibosa en algunos ejemplares, el valor medio del cociente espesor-longitud es de 0,75, que corresponde con conchas de globosidad alta.

La concha está uniplegada pero no trilobada, típicamente el contorno en vista frontal tiene un

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 226)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
16,5	5,6	11,2	3,6	17	4,7	10,1	2,9	12	3,9	7,7	3	1,37	0,75	0,9	0,006	1	0,43	0,75	0,01

COSTULACIÓN											
Costillas totales				Costillas en el bocel				Costillas en el bocel / Costillas totales			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
21	5	10,8	4,9	6	1	3,6	0,54	0,5	0,2	0,34	0,003

Tabla 6.– Dimensiones, índices y valores de costulación de los ejemplares estudiados de *Pseudogibbirhynchia mutans* (ROTHPLETZ, 1886). Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 6.– Dimensions, indices and costae values in the studied specimens of *Pseudogibbirhynchia mutans* (ROTHPLETZ, 1886). (A=width, L=length and E=thickness). Abbreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

aspecto lateralmente oblongo en el que no destaca el bocel que queda siempre circunscrito al perfil general de la vista.

El número de costillas varía en un rango bastante amplio, si bien la inmensa mayoría de los ejemplares posee entre 8 y 12 siendo 10 el número más frecuente; estas costillas son siempre enteras, el número de ellas que están en el bocel, que puede ser trapezoidal o curvado, es muy variable existiendo ejemplares con 1 y otros con 6, de todos modos la mayoría de los ejemplares tiene 3 ó 4. El contorno de las costillas es agudo en la comisura pero redondeado en el resto de la concha.

El nates es erecto o suberecto y las aristas están reducidas, no apreciándose en algunos ejemplares, estas aristas son en todo caso finas, agudas y cortas. Las placas deltoidales son triangulares y variablemente según los ejemplares están separadas anteriormente o reúnen sin soldarse. El foramen es pequeño, labiado en buena parte de los ejemplares.

Morfología interna: El collar peduncular está presente, o al menos aparece esbozado, en los ejemplares seccionados. Las láminas dentales son cortas, subparalelas, no llegando a individualizarse en uno de los ejemplares seccionados cuya concha está fuertemente engrosada presentando voluminosas callosidades. En algunos ejemplares aparece una cresta dorsal ancha, corta que no llega a constituir un auténtico septo.

Los dientes son voluminosos, crenulados y se alojan en fosetas inclinadas hacia el exterior de la

concha, con rebordes internos y externos bien desarrollados; las placas cardinales son cortas, subhorizontales con respecto al plano de articulación o ligeramente inclinadas dorsalmente, las bases crurales son cortas, arqueadas; las placas cardinales son estrechas y cortas las cruras poseen terminaciones arqueadas, cóncavas hacia el interior de la concha.

Discusión: El género *Pseudogibbirhynchia* es un género bien caracterizado y que presenta una gran dispersión geográfica y entre las especies que se han descrito para el mismo, *Pseudogibbirhynchia mutans* es la que mejor la que mejor encaja, ya que presenta las mayores afinidades estratigráficas y morfológicas con los ejemplares estudiados, si bien, a nivel biométrico, en el lote de ejemplares del Aalenense de la región del Cabo Mondego aparecen ejemplares de tallas grandes, comparativamente, con los ejemplares figurados por ROTHPLETZ (1886). De todos modos después de estudiar un molde de escayola (Fig. 34.1) de un ejemplar de la colección Rothpletz y comparando las secciones seriadas de los ejemplares de Portugal y las de dos ejemplares seccionados de los Alpes de Vils (secciones cedidas por el profesor F. García Joral), se ha comprobado que, teniendo en cuenta la variabilidad que presenta la especie, se debe incluir el lote de ejemplares de la Cuenca Lusitánica en *P. mutans*. Las diferencias que se aprecian a nivel de morfología externa y que se refieren fundamentalmente a la talla, la mayor elevación del bocel y mayor globosidad de algunos ejemplares

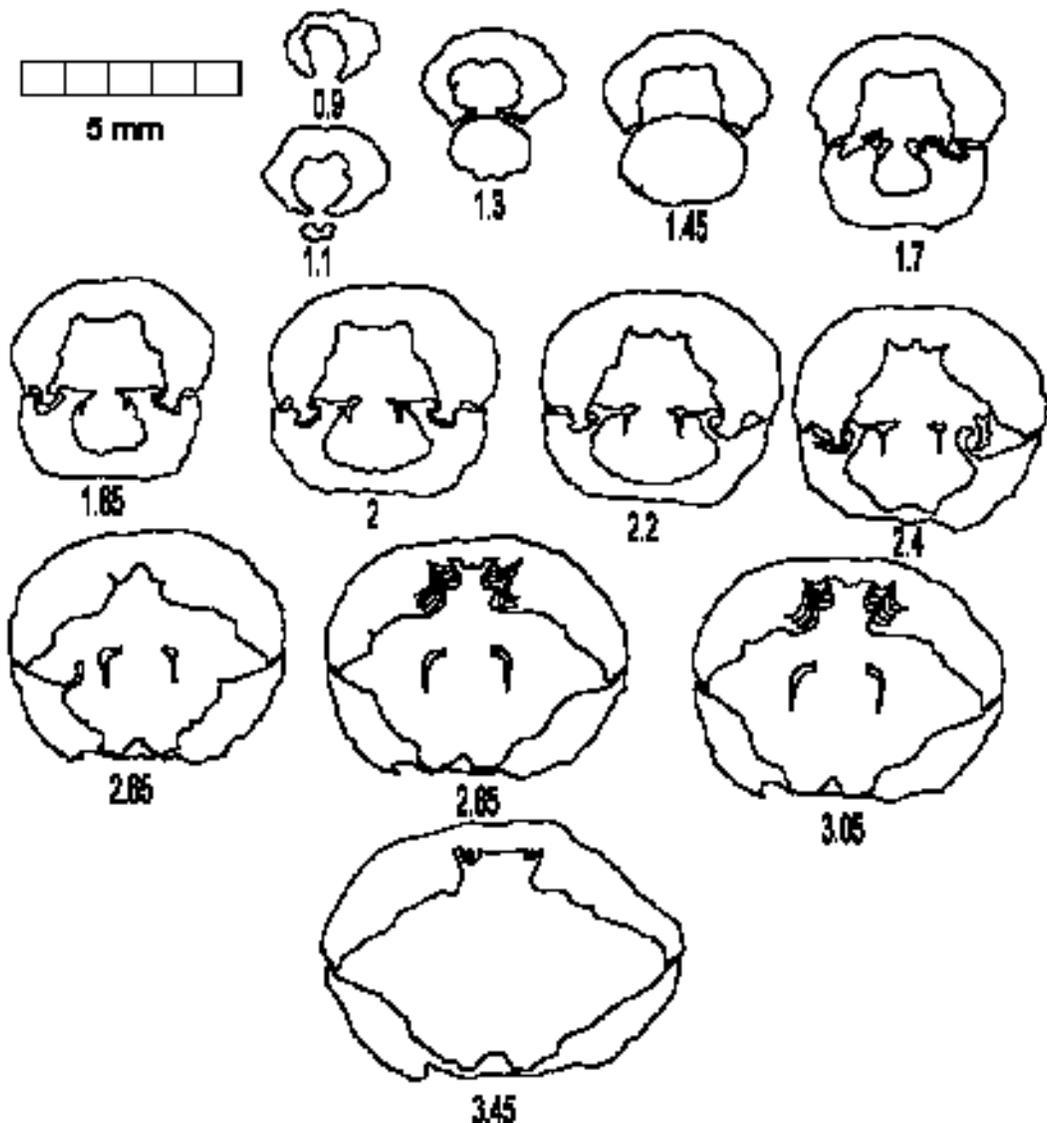


Figura 32.—*Pseudogibbirhynchia mutans* (ROTHPLETZ, 1886). Secciones seriadas del ejemplar M.240.3, de la Zona Bradfordensis (Subzona Gigantea) de la sección de Murtinheira.

Figure 32.— *Pseudogibbirhynchia mutans* (ROTHPLETZ, 1886). Transverse serial sections of specimen M.240.3, from the Bradfordensis Zone (Gigantea Subzone) of the Murtinheira Section.

de Portugal, se pueden considerar, razonablemente, debidas a diferentes condiciones ambientales y, en cuanto a la estructura interna, los caracteres son básicamente coincidentes.

Variabilidad: La abundancia de material obtenido de la Sección de Murtinheira, en la Subzona Comptum de la Zona Opalinum, en la zona Bradfordensis y en la base de la Zona Concavum

ha permitido estudiar una gran diversidad de variaciones dentro de la especie. Aunque predominan ejemplares con la morfología tipo, se han encontrado variedades que afectan a las dimensiones, encontrándose un amplio margen de tallas que abarca, en longitudes hasta los 17 mm y en la anchura hasta los 16,5; también en la globosidad aparecen diferencias entre los ejemplares, exis-

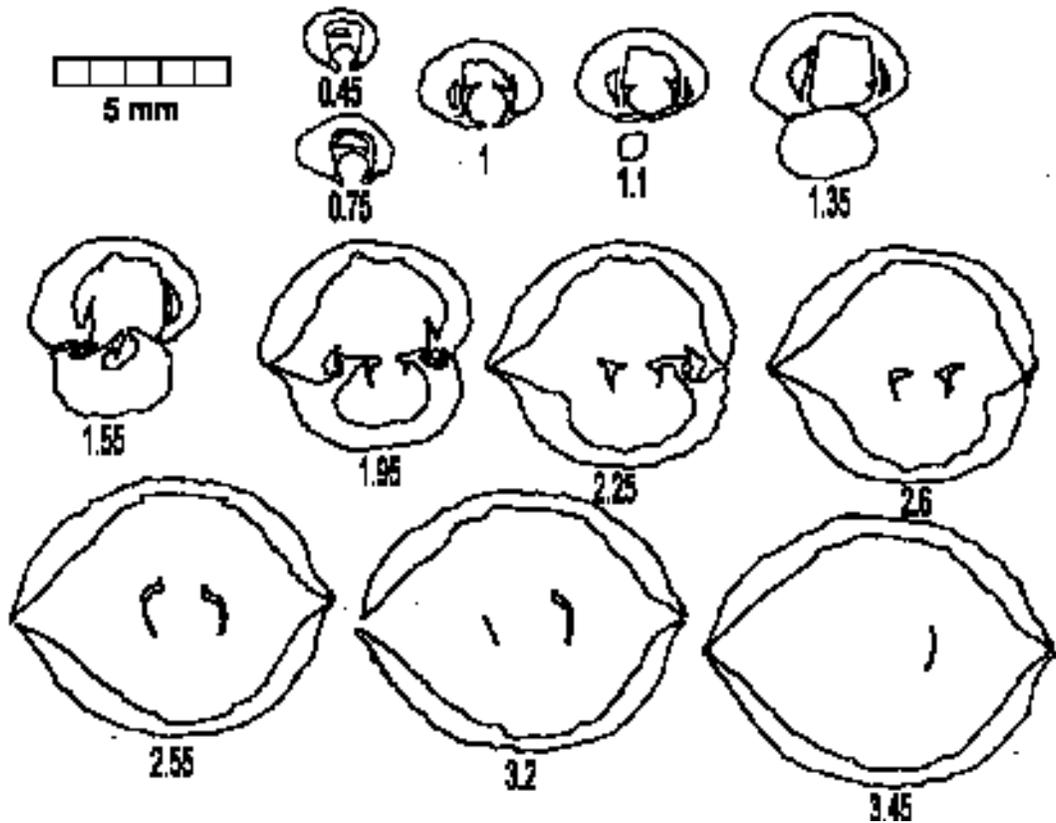


Figura 33.— *Pseudogibbirhynchia mutans* (ROTHPLETZ, 1886). Secciones seriadas del ejemplar M.102.2, de la Zona Opalinum (Subzona Comptum) de la sección de Murtinheira.

Figure 33.— *Pseudogibbirhynchia mutans* (ROTHPLETZ, 1886). Transverse serial sections of specimen M.102.2, from the Opalinum Zone (Comptum Subzone) of the Murtinheira Section.

tiendo ejemplares adultos relativamente aplanados hasta otros subsféricos con un cociente entre espesor y longitud de 1. También existe un amplio margen entre los ejemplares en lo que se refiere a número de costillas, altura y forma del plegamiento de la comisura frontal, número de costillas bifurcadas y grado de curvatura de los nates.

En la amplia distribución estratigráfica que abarca la especie no se ha contrastado ninguna variación direccional en ningún carácter apareciendo en ocasiones niveles en los que predominan los ejemplares grandes que alternan con niveles con ejemplares de talla media o bien mezclándose tallas en el mismo nivel.

Ambiente sedimentario: Las condiciones de sedimentación con ejemplares de la especie, son

las existentes en la parte más distal de la rampa carbonatada existente durante el Aalenense, donde los fondos reciben materia orgánica particulada en abundancia, según se puede apreciar en las secciones finas de diversos niveles; la bioturbación es abundante lo que indica un cierto grado de oxigenación al menos en la parte más exterior del sedimento. En la zona se producen ocasionales movimientos en masa a favor de la pendiente que se pueden apreciar en la existencia de concentraciones residuales de bioclastos en las que aparecen también ejemplares de la especie desarticulados y rotos. Cabe pensar que *P. mutans* es una especie que, al aparecer solamente en estos medios, es una especie que tolera bien estas condiciones de plataforma abierta, donde se aprovecha de la existencia de abundante materia orgáni-

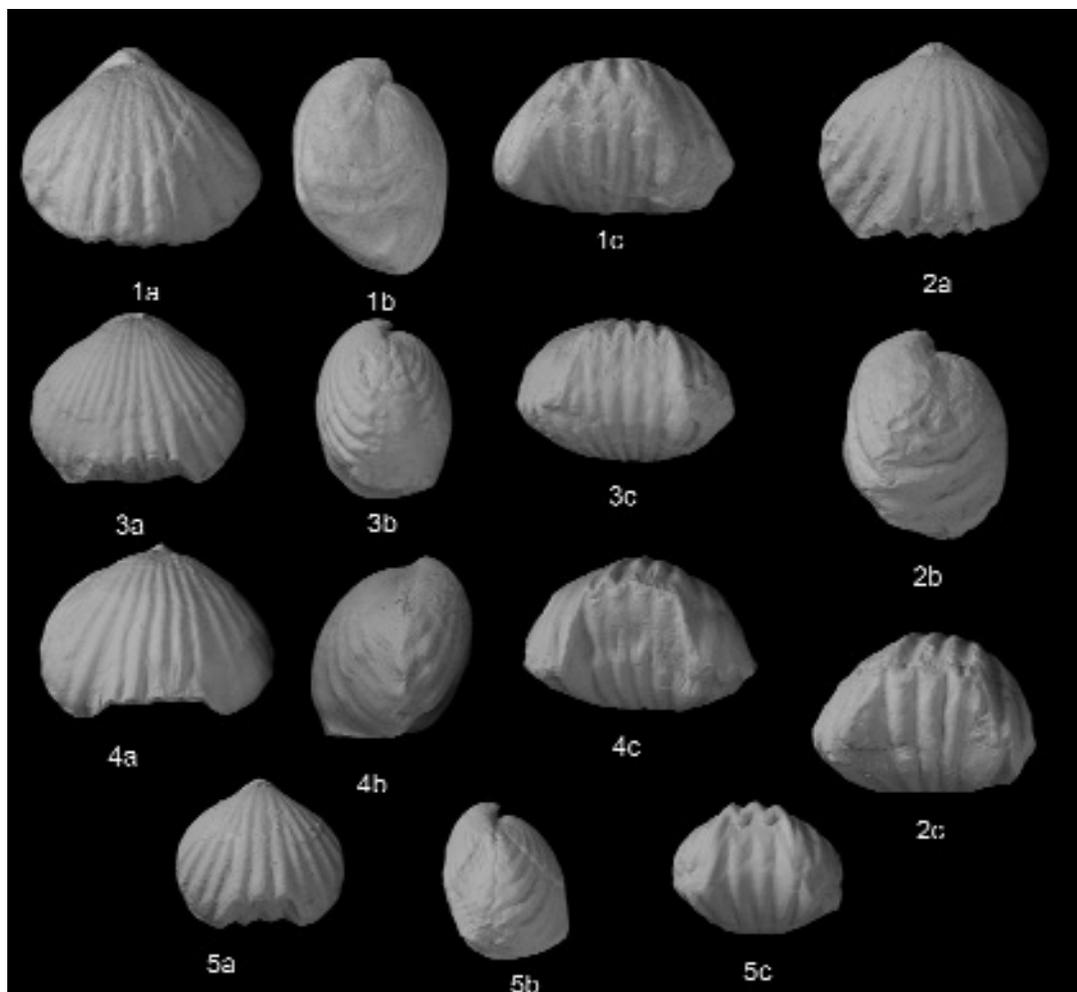


Figura 34.– *Pseudogibbirhynchia mutans* (ROTHPLETZ, 1886). 1): Molde en escayola del ejemplar siglado ASXXIV150 que se conserva en el "Bayerische Staatssammlung für Paläontologie" de Múnich (Alemania) y que fue figurado por Rothpletz (1886, lám. 9, fig. 42). 2): Molde del ejemplar seccionado M.102.2. 3): Ejemplar M.196.10. 4): Ejemplar M.143.9. 5): Ejemplar M.196.47. 2 de la Subzona Comptum de la Zona Opalinum de la sección de Murtinheira, 3, 4 y 5 de la Zona Bradfordensis también de la sección de Murtinheira. (X2)

Figure 34.– *Pseudogibbirhynchia mutans* (ROTHPLETZ, 1886). 1): Cast of the specimen ASXXIV150, deposited in the "Bayerische Staatssammlung für Paläontologie" of Munich (Germany); this specimen was figured by Rothpletz (1886, pl. 9, fig. 42). 2): Cast of the specimen M.102.2. 3): Specimen M.196.10. 4): Specimen M.143.9. 5): Specimen M.196.947. 2 from Comptum Subzone, Opalinum zone of Murtinheira section, 3, 4 and 5 from Bradfordensis Zone, also in Murtinheira section. (X2)

ca procedente de los niveles superiores de la columna de agua y quizás de ocasionales removilizaciones provocadas por deslizamientos a favor de la rampa; en estas condiciones la especie forma amplias y densas colonias.

Distribución: La distribución segura de la especie, incluye los Alpes de Vils, donde la encuentra originalmente ROTHPLETZ (1886) en el

Dogger inferior. Trentino (Italia) donde aparece en las Zonas Opalinum y Murchisonae. Borde Vivaro-Cévenole (Francia) en las Zonas Opalinum y Murchisonae. Es posible también su presencia en el Cáucaso.

En Portugal la especie ha aparecido en la Sección de Murtinheira, en la Subzona Comptum de la Zona Opalinum, en la zona Bradfordensis y

en el límite basal de la Zona Concavum.

Subfamilia Lacunosellinae SMIRNOVA, 1963

Género *Mondegia* gen. nov.

Especie tipo: *Mondegia limica* sp. nov.

Diagnosis: Talla mediana a grande, dorsobi-convexa, de contorno ovalado transversalmente a subpentagonal, uniplegada, con pocas costillas que aparecen tardíamente, claras en el borde anterior; pliegue dorsal claro y normalmente elevado; umbo pequeño, con las placas deltidiales triangulares, unidas. Dientes fuertes, voluminosos, denticulos presentes, láminas dentales subparalelas a divergentes hacia la valva peduncular, placas cardinales largas, delgadas, inclinadas dorsalmente; septo dorsal muy reducido o ausente, septalio ausente; cruras netamente falciformes.

Diagnosis: Medium to large, dorsobiconvex, traversely oval to subpentagonal, uniplicated, with few costae that appear belatedly, distinct in the anterior commissure; dorsal fold notorious, usually high; beak small, with deltidial plates triangular, conjunct. Teeth strong, voluminous, denticles present, dental plates subparallel to ventrally divergent, hinge plates long, thin dorsally inclined; dorsal septum very reduced or absent, septalio absent; crura highly falciform.

Descripción: Los ejemplares que se incluyen en este género, por tratarse inicialmente de un género monoespecífico, responden a las características de la única especie en él incluida y aquí descrita.

Discusión: Siguiendo el criterio de dar mayor valor sistemático a los caracteres que conforman la estructura interna, que se muestran más conservativos en los procesos evolutivos; teniendo en cuenta que la importancia sistemática de un carácter de la morfología interna es mayor si se trata de un carácter “refinado”, entendiéndose por “refinamiento” en un carácter, un cierto grado de complejidad, escasa variabilidad y que está presente en un número de taxones limitado. A la vista de los ejemplares que se incluyen dentro del género *Mondegia* gen. nov., considerando que la

crura falciforme es un tipo de crura “refinado” en el sentido de que el esquema de construcción, con láminas crurales extensas dirigidas básicamente hacia la parte dorsal del animal y con un patrón de curvatura fijo, que se traduce en perfiles en las secciones seriadas poco variables en los géneros que las poseen, que no son muy numerosos, parece lógico que esta crura falciforme sea una característica básica a la hora de buscar la posición sistemática del material encontrado en el Bajociense portugués. Es esta también la filosofía que inspira la sistemática publicada en el “*Treatise of Invertebrate Palaeontology*” (SAVAGE *et al.*, 2002), que restringe a la Subfamilia Lacunosellinae Smirnova, 1963, los géneros de braquiópodos con crura falciforme y ausencia o escaso desarrollo del septo; caracteres estos presentes en los ejemplares estudiados que han de formar parte de este taxón, incluido en la Familia Basiliolidae.

La Subfamilia Lacunosellinae acoge a los braquiópodos con las características esenciales del género que se describe, básicamente tamaño medio a grande, concha costulada o parcialmente lisa, trilobada con el pliegue central claramente separado por superficies inclinadas laterales, costillas agudas (en este caso solo en la comisura), comisura anterior típicamente uniplegada, ocasionalmente asimétricos, sin espinas y caracterizados fundamentalmente por la ausencia o desarrollo poco claro de septo medio dorsal y septalio y por la presencia de crura falciforme.

En lo que se refiere al aparato crural, la primera especie conocida en la que aparecen cruras falciformes es *Stolmorhynchia vigili* (LEPSIUS, 1878), del Toarciense-Aalenense; a juzgar por las secciones de tres ejemplares que figuran FERRARI & MANARA (1972, figs. 9-11), las cruras de *Mondegia* presentan un enorme parecido, al igual que la morfología de los dientes, las impresiones musculares y la inclinación de las placas cardinales, resultando evidente que, a pesar de las marcadas diferencias en la morfología externa, ha de existir un vínculo evolutivo que aproxima a estos dos Basiliolidae. Con respecto a la marcada costulación de las especies del grupo, que se abre con *S. vigili* y, en general, de todos los Lacunosellinae, existe una vía de evolución hacia

las formas con costillas atenuadas y es la que se abre al existir formas no enteramente costuladas, o donde las costillas se van haciendo evidentes a medida que el organismo aumenta de tamaño, a partir de fases juveniles lisas. Esta posibilidad de evolución, es evidente que existe en Lacunosellinae, que incluye conchas multicostuladas a parcialmente lisas, según la diagnosis de la subfamilia (SAVAGE *et al.*, 2002). Por último, la morfología lisa de la parte posterior de la concha es un carácter que no parece aconsejable considerar determinante a la hora de caracterizar un taxón, existiendo por ejemplo una especie, *Lacunosella sparsicostata* (QUESTENDT) de la que CHILDS (1969) figura dos ejemplares del Kimmeridgiense de Alemania lisos posteriormente.

Las posibilidades evolutivas de los Basiliolidae con crura falciforme, cuyos primeros registros se producen en el Toarciense superior o Aalenense, incluyen, tal y como ocurre en otros grupos de braquiópodos, la capacidad para, bajo determinados factores de presión selectiva, retrasar la aparición de la costulación o atenuarla hasta etapas adultas, en las que esta costulación se hace evidente, apareciendo costillas que pueden tener bordes agudos en la comisura de las valvas.

Siguiendo por lo tanto el criterio de dar preeminencia a los caracteres internos y fundamentalmente al tipo de crura, es lógico incluir al nuevo género propuesto, *Mondegia*, en la Subfamilia Lacunosellinae donde estas estructuras son evidentemente más próximas, antes que en la Subfamilia Basiliolinae que, en una primera aproximación parece más acertada al incluir formas lisas que pueden tener crura falciforme, sin embargo, la crura de *Mondegia* encaja mucho mejor en el modelo que representa el aparato crucial de *L. vigili* que con el que presenta cualquiera de los géneros incluidos en Basiliolinae.

El género *Lacunosella* WISNIEWSKA, 1932, posee caracteres diferentes a los de los braquiópodos de este nuevo género propuesto. Por una parte, *Mondegia*, carece de una característica que permitiría incluirla en uno de los dos subgéneros que se incluyen en el mismo *L. (Dicotomosella)* que es la de poseer costillas antidicotomas y por

otra tampoco podría incluirse en el otro subgénero descrito *L. (Lacunosella)* ya que carece de caracteres básicos del mismo como que las costillas no comienzan a distinguirse cerca del umbo y no se aprecia que estas se dividan dicotómicamente en ningún momento ya que están restringidas a la parte anterior de la concha; por otra parte este subgénero tiene una distribución estratigráfica que, al comenzar en el Oxfordiense, resulta demasiado distante para poder incluir los braquiópodos que aquí se describen.

Stolmorhynchia BUCKMAN, 1918, es también un género claramente diferenciable de *Mondegia* ya que mientras que en *Stolmorhynchia* es característica básica la presencia de costillas fuertes y angulosas, en el nuevo género estas son, en el mejor de los casos, solo angulosas en la comisura, normalmente solo las del bocel, y redondeadas luego hasta desaparecer antes del umbo; tampoco el número coincide, si en *Stolmorhynchia* el número de costillas es de entre 12 y 17, en el nuevo género este es claramente inferior. Además, los subgéneros descritos para este género, poseen caracteres que no aparecen en los ejemplares ahora incluidos en *Mondegia* como las placas dentales convergentes ventralmente características del subgénero *S. (Stolmorhynchia)* o la uniplicación suave con un bocel casi inapreciable de *S. (Praelacunosella)*

A pesar de las diferencias, parece evidente el vínculo de *Mondegia* con los géneros citados en lo que se refiere a la morfología externa, similar a la de ejemplares de algunas especies de ambos en tamaño, contorno, aspecto del umbo e incluso en el aspecto de las costillas y, sobre todo, en su morfología interna, lo que revela una relación evolutiva con los géneros *Lacunosella* y *Stolmorhynchia*.

En el género *Apringia*, incluido en la Subfamilia Basiliolinae COOPER, 1959, se ha incluido material que probablemente esté relacionado con las formas del Cabo Mondego. ALMÉRAS & ELMÍ (1998), figura secciones seriadas y fotografías de *Apringia? atla* (OPPEL, 1863) que presentan caracteres parecidos, básicamente cruras próximas a falciformes, al tiempo que caracteres netamente distintivos como una marcada diferencia entre la concavidad de las valvas,

que caracteriza a *Apringia*. Aunque el material incluido en el nuevo género *Mondegia* presenta crura falciforme, muy parecida a la del ejemplar seccionado por ALMÉRAS (*op. cit.*), no se debe asimilar al descrito por este autor, posterior en el tiempo y diferente en la forma externa y en caracteres internos como la terminación de las cruras. Si se puede afirmar que muy probablemente exista relación evolutiva con los ejemplares incluidos en *Apringia? atla*, haciendo notar que difícilmente encajan en el género *Apringia*, uno de cuyos caracteres diagnósticos son las cruras hamiformes, los ejemplares de cruras casi falciformes que Alméras incluye en esta especie.

Mondegia guarda por lo tanto parentesco evolutivo claro, con las especies con crura falciforme bien desarrollada que se incluyen en la Subfamilia Lacunosellinae; parece que en el grupo inicial que da origen a este tronco evolutivo, nombrado originalmente como *Rhynchonella vigili* por LEPSIUS (1878) existió la posibilidad de retrasar la aparición de las costillas durante el desarrollo bajo presión selectiva. Esta posibilidad de evolución hacia formas lisas que, ha originado frecuentes homomorfismos, se puede encontrar en otras líneas evolutivas de braquiópodos.

El nombre propuesto para del género, hace referencia a la única región donde hasta ahora se ha encontrado, el Cabo Mondego, en Portugal.

Distribución: La hasta ahora única especie descrita dentro del género *Mondegia*, se ha encontrado, por el momento, en el Bajociense inferior (Zona Laeviuscula y Zona Sauzei) de la cuenca Lusitánica.

Mondegia limica sp. nov.
(Figs. 35-38, Tabla 7)

Se han estudiado un total de 175 ejemplares, todos de la región del Cabo Mondego; procedentes de la sección de Murtinheira y de la de Monte Redondo. En ambas secciones se ha podido constatar la presencia de la especie en niveles superiores a los estudiados. De ellos, los ejemplares figurados en la descripción de esta especie, los medidos para la realización de la tabla de medidas, así como los seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seria-



Figura 35.— *Mondegia limica* sp. nov. Dibujo realizado a partir del paratipo de la especie, M.615.1, procedente de la Zona Sauzei de la sección de Murtinheira, de medidas: 14,2 mm de anchura, 10,8 mm de longitud y 9,1 mm de espesor.

Figure 35.— *Mondegia limica* sp. nov. Drawing of paratype M.615.1, from the Sauzei Zone of the Murtinheira Section. Its dimensions are: 14.2 mm in width, 10.8 mm in length and 9.1 mm in thickness.

das que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen la serie tipo y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC. Los 36 ejemplares de la serie tipo se relacionan en el Anexo I.

Tipos: Se designa como holotipo de la especie, el ejemplar procedente de la Zona Sauzei de la sección de Monte Redondo siglado MR.31.1, figurado en la figura 38.1. Asimismo, se designa como paratipo, el ejemplar seccionado siglado M.615.1 procedente del Bajociense inferior (Zona Sauzei) de la sección de Murtinheira, cuyas secciones aparecen dibujadas en la figura 37; este ejemplar aparece dibujado en la figura 35 y algunas secciones correspondientes al mismo aparecen fotografiadas en la figura 36.

Diagnosis: Talla media, dorsobiconvexa, de contorno ovalado transversalmente a subpentagonal, uniplegada, con pocas costillas que aparecen tardíamente, pliegue dorsal claro y normalmente elevado; umbo pequeño, con las placas deltidiales triangulares, unidas, foramen labiado. Dientes fuertes, voluminosos, crenulados, denticulos presentes, láminas dentales subparalelas, placas cardinales largas, delgadas, subhorizontales o inclinadas dorsalmente; septo dorsal muy reducido, septalio ausente; cruras falciformes.

Diagnosis: Medium, dorsobiconvex, transversely oval to subpentagonal, uniplicate, with few costae that appear belatedly, fold distinct and usually high; beak small, deltidial plates triangular; conjunct, foramen rimmed. Teeth strong, voluminous, crenulated, denticles present, dental plates subparallel, hinge plates long, thin, subhorizontal or dorsally inclined; dorsal septum very reduced, septalio absent; crura falciform.

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 36)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
21,2	10	16,55	7,2	26,5	08,9	14,5	9,9	13,4	5,4	10,6	2,8	1,46	0,67	0,89	0,017	1,02	0,38	0,75	0,015
COSTULACIÓN																			
Costillas totales				Costillas en el bocel				Costillas en el bocel / Costillas totales											
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var								
17	5	8,9	6,9	5	1	2,6	1,1	0,43	0,14	0,27	0,006								

Tabla 7.– Dimensiones, índices y valores de costulación de los ejemplares estudiados de *Mondegia limica* sp. nov.. Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 7.– Dimensions, indices and costae values in the studied specimens of *Mondegia limica* sp. nov.. (A=width, L=length and E=thickness). Abbreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

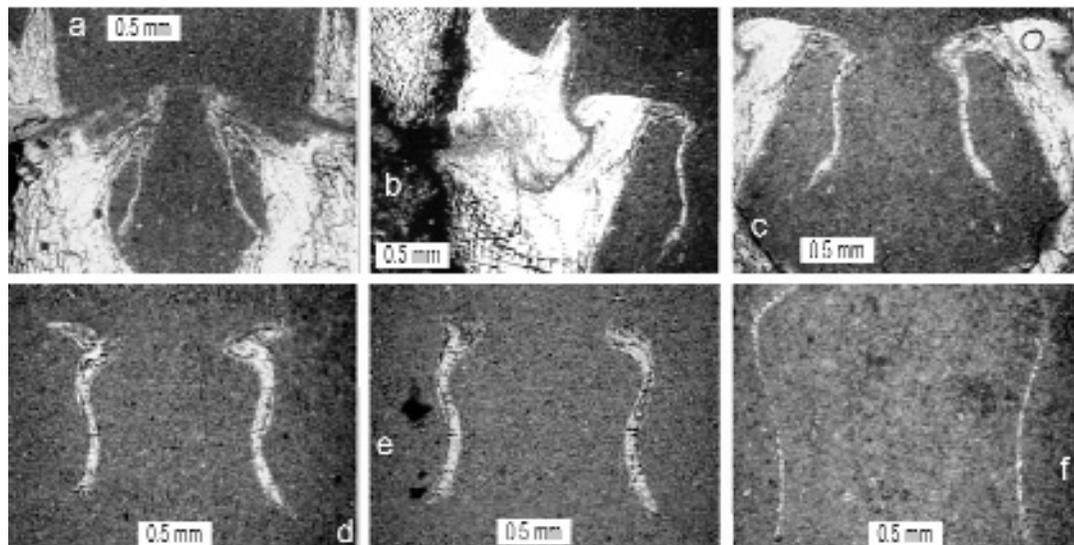


Figura 36.– *Mondegia limica* sp. nov. Microfotografías de secciones del paratipo M.615.1, de la Zona Sauzei de la sección de Murtinheira. a): Sección a 1.35 mm del extremo de la concha mostrando el umbo dorsal y las bases crurales. b): Diente a 1.75 mm del extremo. c): Placas cardinales y bases crurales a 1.95 mm d), e) y f): Tres secciones de las cruras a 2.15, 2.8 y 3.2 mm del extremo.

Figure 36.– *Mondegia limica* sp. nov. Microphotographs of transverse serial sections of paratype M.615.1, from the Sauzei Zone of the Murtinheira section. a): Dorsal umbonal cavity at 1.35 mm from the apex, showing crural bases. b): Tooth and dental sockets at 1.75 mm. c): Hinge plates and crural bases at 1.95 mm d), e) and f): Cut of crura, at 2.15, 2.8 and 3.2 mm from apex.

Morfología externa: Tamaño medio a grande, pudiendo alcanzar los 26 mm de longitud con contorno, en general transversalmente ovalado con un cociente medio entre longitud y anchura de 0,89, a veces piriforme, triangular o subpentagonal, predominando, salvo en excepciones, la anchura sobre la longitud. Generalmente globosa por abombamiento de la valva dorsal claramente

más convexa que la ventral, los valores de la relación espesor-longitud con media de 0,75 son típicos de braquiópodos con globosidad media a alta. Uniplicada con pliegue dorsal de altitud variable, más elevado en los ejemplares más globosos, trilobada. Las costillas, redondeadas, se hacen paulatinamente menos visibles hasta que se extinguen, desapareciendo, a distintas distancias de la

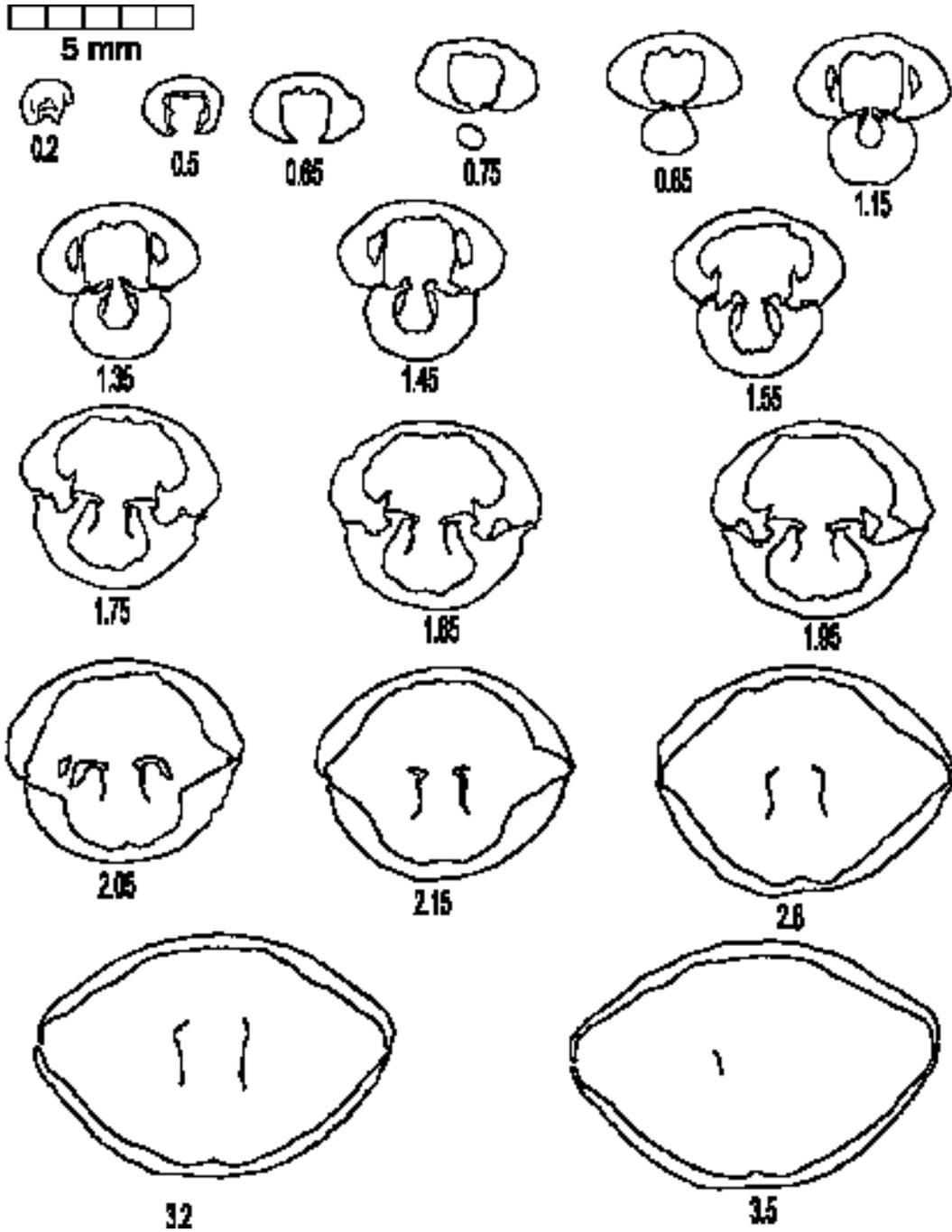
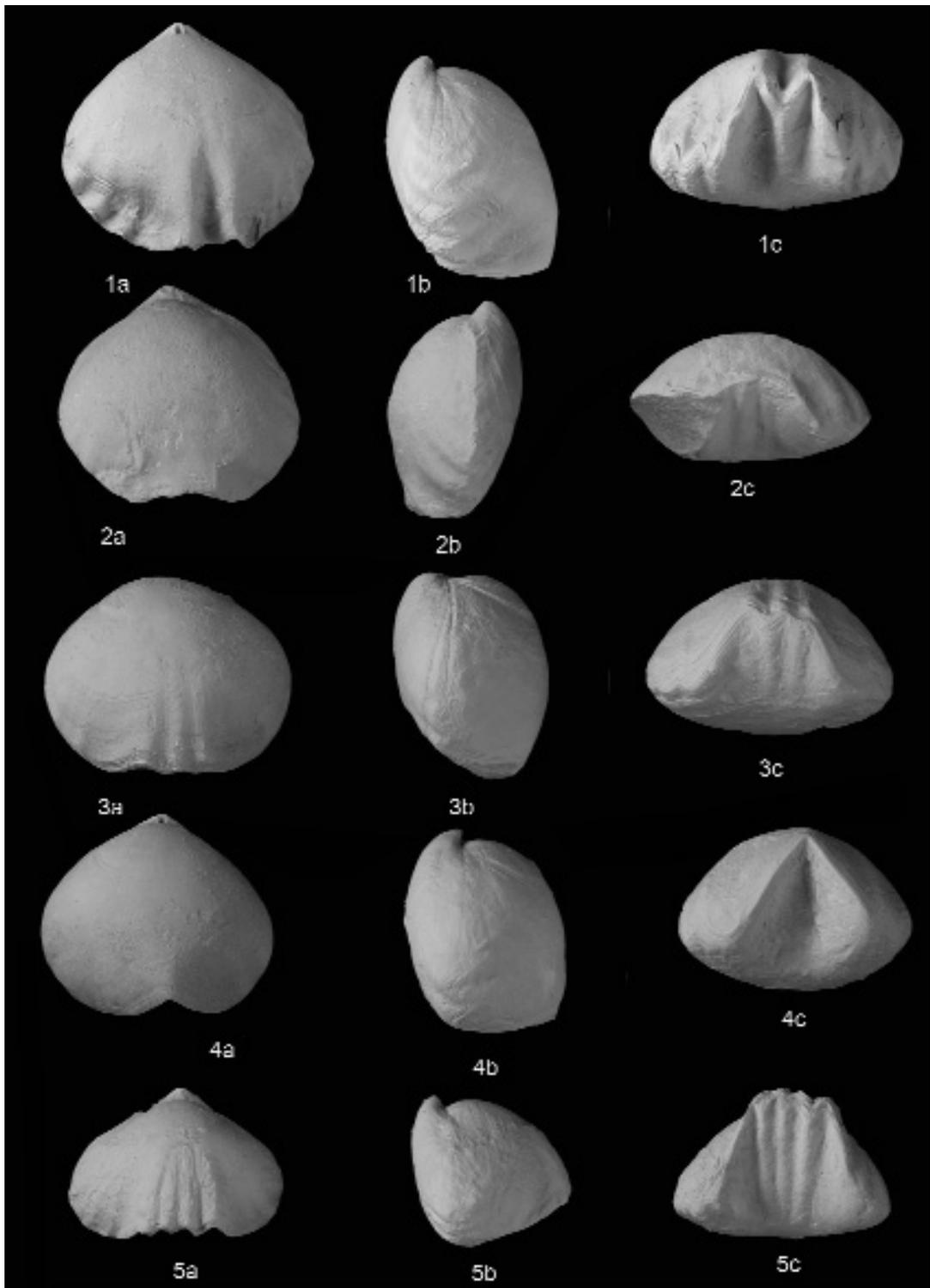


Figura 37.— *Mondegia limica* sp. nov. Secciones seriadas del paratipo M.615.1, de la Zona Sauzei de la sección de Murтинheira.
Figure 37.— *Mondegia limica* sp. nov. Transverse serial sections of paratype M.615.1, from the Sauzei Zone of the Murтинheira Section.



comisura frontal, siempre antes de llegar a la zona del umbo, apareciendo, en algunos ejemplares, solamente en el borde anterior de las valvas; el número en que suelen estar presentes es bajo, aunque en algún ejemplar se han contado 17 la media de todos los ejemplares del lote es de 8,9, de ellas, entre 1 y 5 están en el bocel.

El nates es pequeño, puntiagudo, suberecto o erecto; las aristas están reducidas, restringidas a la zona más próxima al extremo del umbo, las placas deltidiales son triangulares y extensas y conforman un foramen pequeño, labiado redondeado o elíptico.

Morfología interna: Nates con concha engrosada, con collar peduncular que puede ser más o menos persistente, con huellas de las impresiones musculares profundas. Láminas dentales cortas y finas, subparalelas o muy ligeramente anguladas convergentemente o divergentemente hacia la valva dorsal que delimitan cavidades umbonales laterales pequeñas y estrechas.

Dientes gruesos, masivos, crenulados que se insertan en fosetas de forma variable donde el reborde externo está poco desarrollado quedando los dientes sujetos, básicamente, por el reborde interno que se extiende sobre los ellos. Denticulo y cavidad denticular claros.

Placas crurales subhorizontales con respecto al plano de la articulación o dorsalmente inclinadas, estrechas pero largas; bases crurales largas extendiéndose dentro de la cavidad dorsal. Cruras extensas con sección en forma de lira, altas, falciformes.

Variabilidad: La variabilidad dentro de la especie es importante, presentándose diversidad en un gran número de caracteres morfológicos, tanto externos como internos. En lo que se refiere a la morfología general, se puede hablar de dos formas extremas con todo un abanico de morfologías intermedias; los dos polos de esta diversidad, vienen marcados, en primer lugar por una

forma globosa y gibosa de contorno lateralmente ovalado, con un pliegue elevado y donde las costillas aparecen muy cerca del borde anterior siendo la mayor parte de la concha lisa; la otra forma está constituida por una concha poco globosa, de contorno redondeado, con un pliegue poco elevado y en la que es frecuente que las costillas, aunque muy atenuadas, se extiendan hasta la parte posterior de la concha; entre esos dos extremos se pueden encontrar todo tipo de formas intermedias, además, algunas conchas, adquieren contornos subpentagonales o piriformes.

El número de costillas y el punto de la concha en el que empiezan a percibirse es otra característica sometida a un amplio rango de variabilidad. El número total de costillas oscila en los ejemplares estudiados entre 5 y 17 lo que supone un amplio margen; tal y como se puede apreciar además por el valor de la varianza, de 6,9, existe una gran diversidad en el número de costillas. En lo que se refiere al número de costillas en el bocel, este oscila entre 1 y 5, apareciendo también aquí todas las posibilidades en un cierto número si bien la mayoría de las conchas posee 3 costillas en el bocel.

En definitiva, *M. limica* sp. nov., es una especie altamente polimórfica cuyas medidas, proporciones y costulación están sometidos a un elevado grado de variabilidad, siendo la característica diagnóstica más importante en lo que se refiere a su morfología externa el hecho de tener la parte posterior de la concha lisa y el nates pequeño y puntiagudo con un foramen labiado.

Discusión: No se conoce en la bibliografía ninguna especie, a la que se puedan asignar los ejemplares aquí descritos, aunque si existen algunas referencias que pudieran asimilarse a *M. limica* sp. nov.

Por ejemplo, FERRARI (1962, lám. 8, fig. 3) figura un ejemplar identificado como *Rhynchonella* cf. *fischeri* de los "Strati a

←
 Figura 38.— *Mondegia limica* sp. nov. 1): Ejemplar MR.31.1, holotipo de la especie. 2): Ejemplar M.623.3. 3): Ejemplar MR.16.2. 4): Ejemplar MR.17.10 con una única costilla en bocel. 5): Ejemplar MR.8.11. Todos los ejemplares proceden de la Zona Sauzei; 1,3,4 y 5 de la sección de Monte Redondo; 2 de la sección de Murtinheira. (X2).
 Figure 38.— *Mondegia limica* sp. nov. 1): Holotype MR.31.1. 2): Specimen M.623.3. 3): Specimen MR.16.2. 4): Specimen MR.17.10. 5): Specimen MR.8.11. All coming from the Sauzei Zone. 1,3,4 and 5 of the Monte Redondo Section; 2 of the Murtinheira Section. (X2)

Posidonia alpina” de Madonna del Monte en Trentino que, a pesar de su mal estado de conservación, muestra ciertas similitudes con los ejemplares estudiados y ahora incluidos en *Mondegia*, de todos modos *Rhynchonella* cf. *fischeri* parece ser de edad posterior, probablemente Bathoniense, y sería necesario conocer su morfología interna para poder realizar comparaciones realistas con *Mondegia*.

RUGET-PERROT (1961), cita como *Rhynchonella* sp. aff. *weigandi* HAAS formas con una única costilla en el bocel que podrían corresponder a *Mondegia limica* sp. nov. La figuración original de Haas de *R. weigandi* (HAAS, 1881, lám. 5, fig. 13), de un ejemplar de la Zona Murchisonae de la región de Metz, presenta una morfología diferente a la que presentan los ejemplares de los lotes estudiados procedentes del Cabo Mondego, en concreto, el ejemplar dibujado por Haas presenta costillas de bordes angulosos y un foramen grande y elongado longitudinalmente. Más próxima parece la morfología general del ejemplar que BUCKMAN (1895, lám. 14, fig. 5) figura como *Rhynchonella* aff. *weigandi* de la Zona Opalinum de Dorset, pero aparte de desconocerse su morfología interna, el ejemplar de Buckman es demasiado pequeño y está demasiado dislocado en el tiempo como para agruparlo con seguridad con *M. limica*. No parece por lo tanto la denominación específica *weigandi* apropiada para la nueva especie.

Por otra parte, al estudiar los géneros de la Subfamilia Basiliolinae COOPER, 1959, no parece existir ninguno en el que puedan encajar los ejemplares analizados. En efecto, dentro de la Subfamilia Basiliolinae, *Almorhynchia* OVCHARENKO, 1983, un poco más antiguo, posee también la parte posterior de la concha lisa pero sus dimensiones y su morfología interna, a juzgar por las figuraciones conocidas de *A. urtabusensis* (OVCHARENKO, 1983, fig. 11) son diferentes, siendo su crura subfalciforme. *Soaresirhynchia* incluye también solo ejemplares con crura subfalciforme y su morfología externa general es también diferente. El género *Apringia* DE GREGORIO, 1886, presenta aspectos de su morfología externa, en lo referente a la conformación general de la concha, si bien se considera carác-

ter diagnóstico básico la crura hamiforme. ALMÉRAS (1998), figura ejemplares que determina como *Apringia? atla* (OPPEL, 1863), del Bathoniense inferior de La Clapouze, en los que aparecen caracteres de la morfología externa asimilables a los del material del Bajociense inferior que ahora se incluyen en *M. limica*, sobre todo a las formas más aplanadas; internamente estos ejemplares también presentan cierto parecido en el engrosamiento de la concha en el umbo ventral o las cruras extensas, próximas a las falciformes de *M. limica*; esta proximidad en las formas permite sin duda relacionar ambos taxones sin que parezca prudente por el momento proponer su inclusión en un único género dadas las también evidentes diferencias en la forma general de la concha y en la morfología de la articulación y el aparato crural.

La Subfamilia Lacunosellinae SMIRNOVA, 1963 acoge braquiópodos con las características que posee la especie que se describe, básicamente tamaño medio a grande, concha costulada o parcialmente lisa, trilobada con el pliegue central claramente separado por superficies inclinadas laterales, costillas agudas (en este caso solo en la comisura), comisura anterior típicamente uniplegada, ocasionalmente asimétricos, sin espinas y caracterizados fundamentalmente por la ausencia o desarrollo poco claro de septo medio dorsal y septalio y por la presencia de crura falciforme. Tan evidente como la atribución a esta subfamilia es la imposibilidad de situar los ejemplares de *M. limica* en ninguno de los hasta ahora descritos en la misma. Ni en el género *Lacunosella* WISNIEWSKA, 1932, ya que los ejemplares estudiados carecen de características básicas, tanto de *L. (Dicotomosella)* TCHOUMATCHENKO, 1987, como es la de poseer costillas anticícotomas; como de *L. (Lacunosella)*, que posee costillas que comienzan a distinguirse cerca del umbo y que se dividen dicotómicamente; las de *M. limica* están restringidas a la parte anterior de la concha; por otra parte este último subgénero tiene una distribución estratigráfica que, al comenzar en el Oxfordiense, resulta demasiado distante para poder incluir los braquiópodos que aquí se describen.

Tampoco *Stolmorhynchia* BUCKMAN, 1918, el

otro género de la Subfamilia Lacunosellinae, puede acoger los ejemplares de la nueva especie ya que, mientras que en *Stolmorhynchia* es característica básica la presencia de costillas fuertes y angulosas, en el nuevo género estas son solo angulosas en la comisura, normalmente solo las del bocel, y redondeadas luego hasta desaparecer; tampoco el número coincide, si en *Stolmorhynchia* el número de costillas es de entre 12 y 17, en los ejemplares estudiados este es inferior y, aunque algunos presentan un número de costillas dentro de este rango, siendo un carácter muy variable, es necesario tener en cuenta que la media de costillas en 43 ejemplares en los que se pudieron contar con claridad fue ligeramente inferior a 9, muy por debajo del mínimo del rango para *Stolmorhynchia*. Además, los subgéneros descritos para este género, poseen caracteres que no aparecen en los ejemplares hallados como las placas dentales convergentes ventralmente características del subgénero *S.* (*Stolmorhynchia*) o la unificación suave con un bocel casi inapreciable de *S.* (*Praelacunosella*) WISNIEWSKA-ZELICHOWSKA, 1978.

Se hace necesario entonces crear una nueva especie, que se incluya en un género nuevo que se relacione con los Basiliolidae de cruras netamente falciformes, del tipo de las que aparecen en *Lacunosella vigili*. El nombre de esta especie, *limica*, hace referencia al medio sedimentario en el que aparece, unas margas muy compactadas que probablemente tuviesen una consistencia muy escasa, como la del barro, el “limus” latino. Esta especie se incluye en el nuevo género, descrito en este trabajo, *Mondegia*.

Ambiente sedimentario: La especie aparece en niveles margosos oscuros que han sido sometidos a fuerte reducción de volumen por compactación, que hace que muchos ejemplares estén fuertemente deformados, lo que lleva a pensar en un sustrato poco consistente, con niveles bajos de oxigenación pero con abundante materia orgánica microparticulada. Su elevada variabilidad es típica de especies oportunistas capaces de colonizar áreas con condiciones ambientales difíciles donde exista una fuente trófica. No se ha encontrado en niveles equivalentes de otros ambientes sedimentarios.

Distribución: *Mondegia limica* sp. nov. se ha encontrado por el momento en el Bajociense inferior (límite superior de la Zona Laeviuscula y Zona Sauzei), de la región del Cabo Mondego, en la Cuenca Lusitánica. Existe constancia de que la especie se extiende hacia niveles superiores, fuera del intervalo estudiado, sin que se haya determinado el límite superior de distribución.

Superfamilia Rhynchonelloidea D'ORBIGNY, 1847

Familia Rhynchonellidae D'ORBIGNY, 1847

Subfamilia Rhynchonellinae D'ORBIGNY, 1847

Género *Choffatirhynchia* GARCÍA JORAL & GOY, 2004a

Especie tipo *Choffatirhynchia vasconcellosi* (CHOFFAT in DUBAR, 1931)

Diagnosis (de GARCÍA JORAL & GOY, 2004a): “Rinconélidos de talla media, subtetraédricos a globosos, con valva dorsal más convexa que la ventral; unificación marcada subrectangular; costillas numerosas y apretadas que recubren toda la concha; nates subrecto estrecho y saliente, con foramen grande; áreas cardinales poco desarrolladas. Septalio estrecho, poco profundo y cruras raduliformes”.

Diagnosis (from GARCÍA JORAL & GOY, 2004a): “Medium size Rhynchonellida, subtetrahedral to globose, with dorsal valve more convex than the ventral one; unification notorious subrectangular; costae numerous and tight that recover the whole shell; beak subrect narrow and salient, with large foramen; cardinal areas little developed. Septalium narrow, not very deep and crura raduliforme”.

Discusión: El género *Choffatirhynchia* ha sido creado recientemente (GARCÍA JORAL & GOY 2004a) para incluir dos especies, *C. vasconcellosi* (CHOFFAT in DUBAR, 1931) y *C. turolensis* GARCÍA JORAL & GOY, 2004a, que presentan caracteres externos comunes y diferenciados de los de cualquier género próximo establecido. Para los autores, *Choffatirhynchia* se diferencia con claridad de los géneros próximos *Quadratirhynchia*, *Rhynchonelloidea* y

Globirhynchia, debiendo incluirse en la Familia Rhynchonellidae, en la Subfamilia Rhynchonellinae.

Las especies incluidas en el género pertenecen a la denominada Bioprovincia Española por GARCÍA JORAL & GOY (1984, 2000) que se extiende hasta la Cuenca Lusitánica en donde aparece *C. vasconcellosi* en los ambientes someros representados en los afloramientos de la región de Tomar.

Se describe en este trabajo una nueva especie, *C. alcariensis* sp. nov., que, por sus caracteres externos e internos, debe incluirse en este nuevo género. Esta especie representa la continuidad del mismo en la Cuenca Lusitánica hasta la Zona Bonarellii.

Choffatirhynchia alcariensis sp. nov.
(Figs. 39-42, Tabla 8)

Se han estudiado un total de 24 ejemplares, procedentes en su totalidad de la sección de Penas do Castelo. De ellos, los ejemplares figurados en la descripción de esta especie, los medidos para la realización de la tabla de medidas, así como los seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen la serie tipo y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC. Los 16 ejemplares de la serie tipo se relacionan en el Anexo I.

Tipos: Se designa como holotipo de la especie el ejemplar siglado PC.278.1 del Toarciense superior (Zona Bonarellii) de la sección de Penas do Castelo en la región de Porto de Mós que aparece fotografiado en la figura 42.1. Se designa asimismo como paratipo el ejemplar seccionado, cuyas secciones dibujadas se representan en la figura 41. Este ejemplar, con siglas PC.278.10 aparece dibujado en la figura 39.

Diagnosis: Talla pequeña, contorno subredondeado a subpentagonal, frecuentemente más ancho que largo, dorsibiconvexo, globoso; bocel de forma trapezoidal, la concha está escasamente plegada. Costillas abundantes, 20 como promedio, profundas en la parte anterior, agudas, con borde redondeado, enteras hasta el umbo. Nates pequeño, subrecto, con aristas cortas, agudas,



Figura 39.– *Choffatirhynchia alcariensis* sp. nov. Dibujo realizado a partir del ejemplar PC.278.10, procedente de la Zona Bonarellii de Penas do Castelo, de medidas: 12,2 mm de ancho, 12,3 mm de largo y 9,8 mm de espesor.

Figure 39.– *Choffatirhynchia alcariensis* sp. nov. Drawing of specimen PC.278.10, from the Bonarellii Zone of the Penas do Castelo Section. Its dimensions are: 12.2 mm in width, 12.3 mm in length and 9.8 mm in thickness.

con placas deltoidales triangulares, estrechas; foramen de tamaño medio. Láminas dentales finas, subparalelas, ligeramente arqueadas cerca del umbo, con septo corto y septalio que se abre en forma de V estrecha, placas cardinales curvadas cóncavamente hacia el lado dorsal, crura raduliforme con terminaciones planas, subverticales.

Diagnosis: Small, subcircular to subpentagonal, frequently wider than long, dorsibiconvex, globose; fold trapezoidal, uniplication low. Costae abundant, 20 like average, deep in the anterior part of the shell, acute, with rounded border, whole until the umbo. Beak small, subrect, beak-ridges short, acute, deltoidal plates triangular, narrow; foramen medium. Dental plates thin, subparallel, lightly arcuated near the umbo, septum short and septalium opening up in form of narrow V, hinge plates curved dorsally concave, crura raduliform with flat, subvertical, terminations.

Morfología externa: Conchas de tamaño pequeño, la longitud máxima medida en los ejemplares estudiados es de 13,1 mm, siendo la longitud media de 11,5. El contorno va de piriforme a elongado lateralmente, con un valor medio del cociente longitud-anchura de 0,97, comisura frontal uniplegada, existiendo gran variabilidad con ejemplares en los que el bocel es alto y trapezoidal y ejemplares en los que el bocel es menos elevado y que suele tener contorno trapezoidal o trapezoidal-redondeado. La concha en general globosa, con valor promedio de 0,78 para el

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 26)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
13,5	10,5	11,9	0,7	13,1	9,4	11,5	1,1	11,3	5,3	8,6	2,4	1,14	0,87	0,97	0,005	0,92	0,66	0,78	0,007

COSTULACIÓN															
Costillas totales				Costillas en el bocel				Costillas en el bocel / Costillas totales							
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
26	16	20	7,8	7	5	6,2	0,31	0,38	0,23	0,31	0,002				

Tabla 8.– Dimensiones, índices y valores de costulación de los ejemplares estudiados de *Choffatirhynchia alcariensis* sp. nov. Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 8.– Dimensions, indices and costae values in the studied specimens of *Choffatirhynchia alcariensis* sp. nov. (*A*=width, *L*=length and *E*=thickness). Abbreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

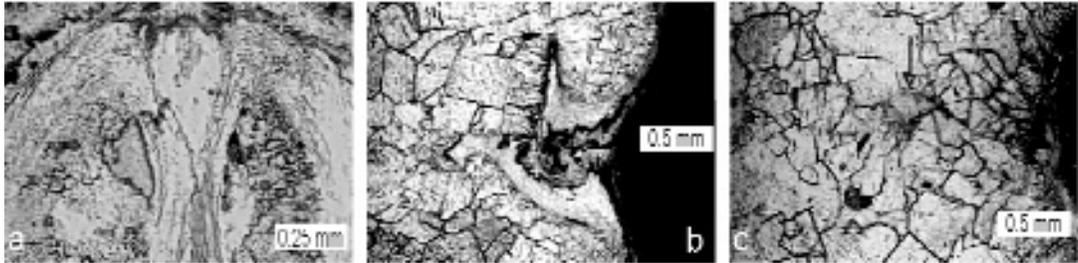


Figura 40.– *Choffatirhynchia alcariensis* sp. nov. Microfotografías del paratipo PC.278.10, procedente de la Zona Bonarellii de la sección de Penas do Castelo. a): Aspecto del septalio a 0,8 mm del ápice. b): Articulación con las placas cardinales en sección a 1,3 mm. c): La flecha señala las bases crurales a 1,9 mm del ápice.

Figure 40.– *Choffatirhynchia alcariensis* sp. nov. Microphotographs of transverse serial sections of paratype PC.278.10, from the Bonarellii Zone of the Penas do Castelo Section. a): Dorsal umbonal cavity showing septalium at 0.8 mm from shell apex. b): Hinge zone at 1.3 mm. c): Crural bases, indicated by the arrow, at 1.9 mm from the apex.

cociente espesor-longitud, que expresa una globosidad alta; está globosidad no está repartida igualmente entre las dos valvas sino que afecta más a la valva dorsal que a la ventral. Existen ejemplares asimétricos.

Costillas numerosas (16-26 de las que 5-7 están en bocel), de contorno redondeado a pesar de formar una comisura relativamente aguda en el borde anterior donde se muestran profundas y agudas; enteras, nunca dicotomizadas, comienzan a aparecer en los primeros estados de desarrollo estando muy reducida o siendo prácticamente inexistente la superficie del área lisa de las partes laterales posteriores de la concha.

Las valvas están lateralmente deprimidas, en las comisuras, en la zona posterior formando un estrangulamiento en las proximidades del umbo. El umbo es pequeño, subrecto, menos frecuente-

mente erecto, con aristas agudas, muy marcadas en el extremo del nates, con placas deltoidales pequeñas, estrechas, que conforman un foramen labiado de contorno redondeado a subtriangular, de tamaño medio.

Morfología interna: Láminas dentales muy finas, subparalelas que conforman cavidades umbonales subtriangulares. Con septalio corto y estrecho y septo fino y también corto.

Dientes masivos, crenulados, con denticulos y cavidades denticulares; las fosetas poseen un reborde externo masivo mientras que el interno está menos desarrollado, la base de las fosetas está inclinada respecto al plano de la comisura.

Las cruras son de tipo raduliforme; las placas cardinales son cortas y estrechas estando fuertemente arqueadas, cóncavamente, hacia la parte dorsal; los brazos de la crura terminan en láminas

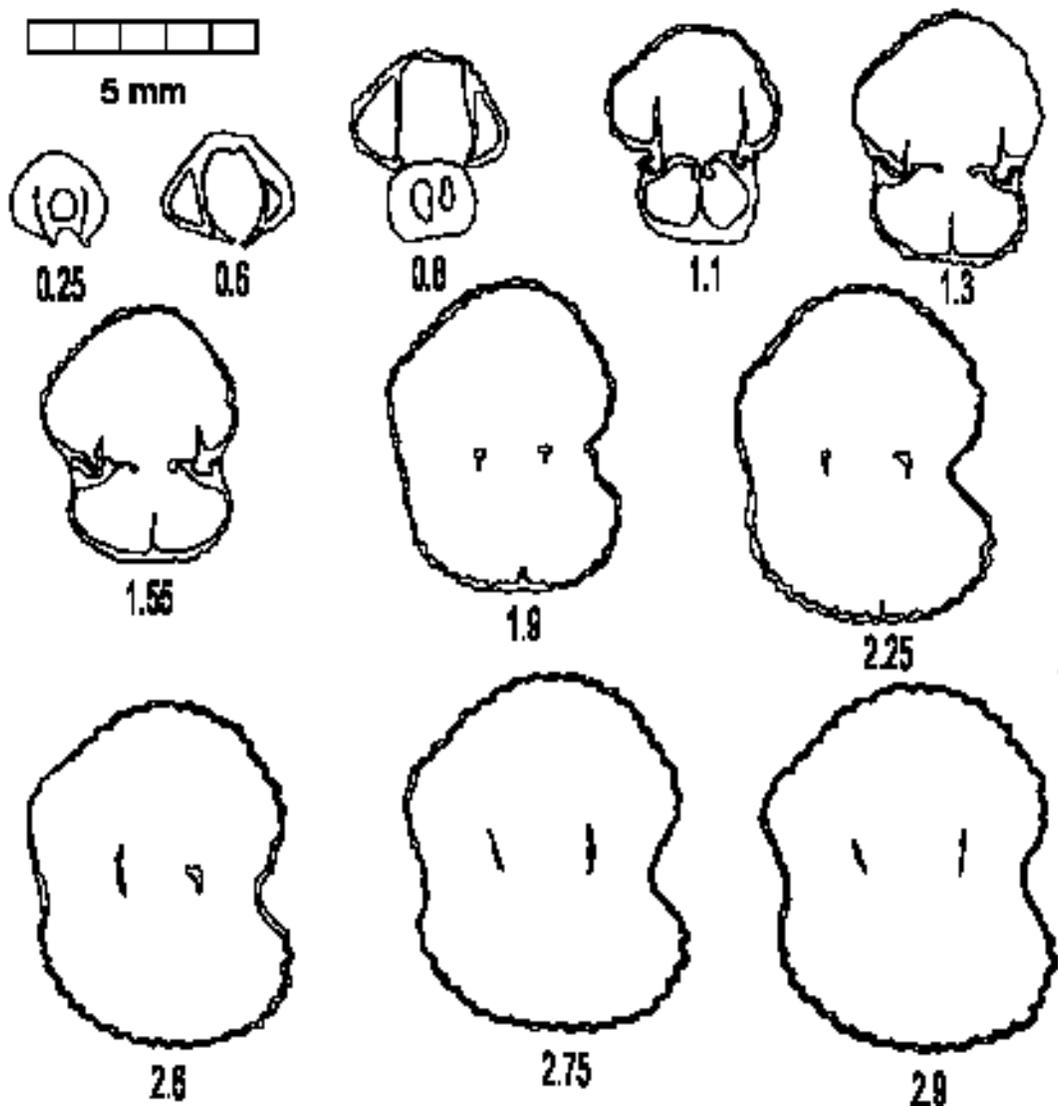


Figura 41.— *Choffatirhynchia alcariensis* sp. nov. Secciones seriadas del paratipo PC.278.10, procedente de la Zona Bonarellii de Penas do Castelo.

Figure 41.— *Choffatirhynchia alcariensis* sp. nov. Transverse serial sections of paratype PC.278.10, from the Bonarellii Zone of the Penas do Castelo Section.

planas verticales, subparalelas, ligeramente convergentes hacia el lado dorsal. El septo es bajo y corto.

Variabilidad: El bajo número de ejemplares estudiados, y el hecho de que todos pertenezcan a la misma sección, no permite hacer valoraciones sobre la variabilidad más allá de la que presentan los ejemplares de este corte. Esta variabilidad,

afecta a determinados parámetros morfológicos, destacando las diferencias entre ejemplares referidas al número de costillas y la globosidad.

Con relación al número de costillas, se han observado diferencias importantes entre ejemplares en un rango que oscila entre 16 y 26 siendo el valor medio de 20, de las cuales entre 5 y 7 están en un bocel que también varía en su forma, apa-

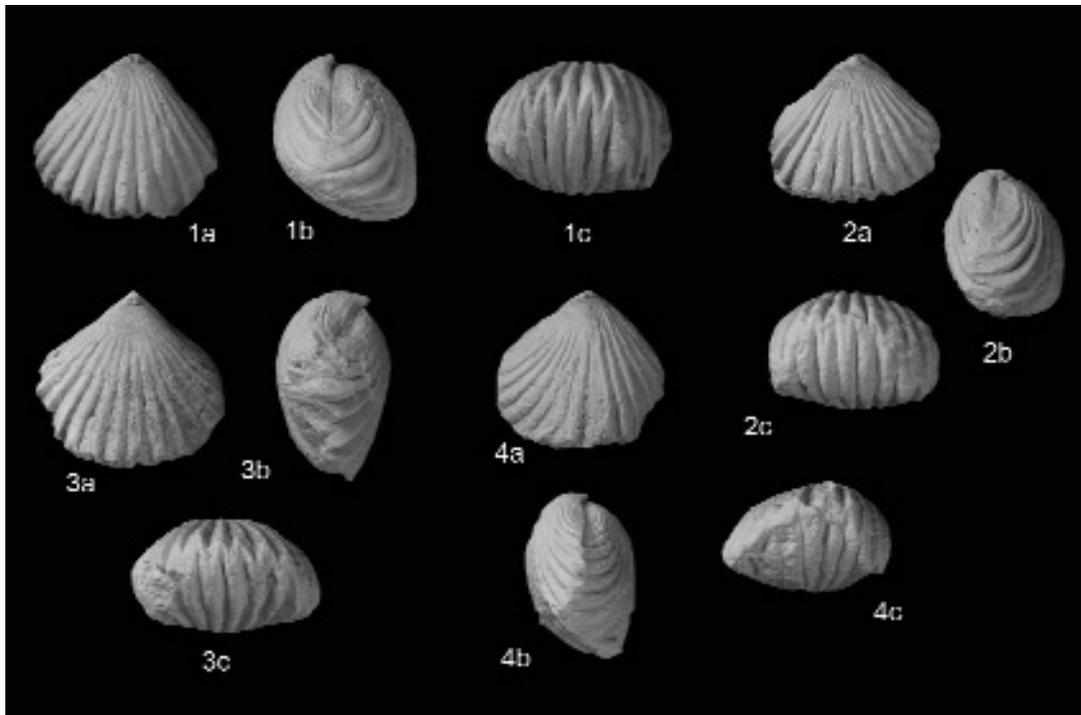


Figura 42.— *Choffatirhynchia alcariensis* sp. nov. 1): Ejemplar PC.278.1, holotipo de la especie. 2): Ejemplar PC.278.3. 3): Ejemplar PC.278.4. 4): Ejemplar PC. 278.7. Todos los ejemplares proceden de la Zona Bonarellii de la sección de Penas do Castelo. (X2).

Figure 42.— *Choffatirhynchia alcariensis* sp. nov. 1): Specimen PC.278.1, holotype of the species. 2): Specimen PC.278.3. 3): Specimen PC.278.4. 4): Specimen PC. 278.7. All the specimens from the Bonarellii Zone of the Penas do Castelo Section. (X2).

reciendo desde ejemplares con un bocel claramente trapezoidal a otros en el que éste es redondeado.

La globosidad también es variable en los ejemplares estudiados, llegando a tener algunos ejemplares aspecto subsférico, con un cociente entre el espesor y la longitud próximo a 1 mientras que otros muestran una globosidad moderada, situándose este cociente en valores inferiores a 0,7; el valor medio del mismo para los ejemplares estudiados es de 0,78.

Discusión: La creación de una nueva especie que se incluye en el género *Choffatirhynchia* resulta del análisis comparativo de la morfología interna y externa del material encontrado.

La morfología externa es comparable a la que presentan las especies de algunos géneros contemporáneos o próximos como *Globirhynchia* BUCKMAN, 1918, un género, sin embargo, con caracteres diagnósticos que no aparecen en los

ejemplares encontrados como el nates masivo, la costulación enteramente subangular o el hecho de que los ejemplares de *Globirhynchia* sean equibiconvexos, además, internamente poseen cruras canaliformes distintas de las raduliformes encontradas en los ejemplares seccionados del lote estudiado. También el género *Rhynchonelloidella* MUIR-WOOD, 1936, presenta una superficie densamente multicostulada, con costillas enteras que lo acerca a la morfología del material estudiado, pero la forma general de la concha, con ambas valvas netamente plegadas y una diferencia de globosidad entre las valvas mayor que la encontrada en los ejemplares recogidos, aparte de una crura calcariforme, no permiten atribuir el material a este género.

La mayor coincidencia se produce con los caracteres diagnósticos de *Choffatirhynchia* GARCÍA JORAL & GOY, 2004a, si bien la coincidencia no es total; en los ejemplares estudiados,

la talla es bastante más pequeña y la globosidad es también menor que la de las especies conocidas de *Hoffatirhynchia* y el foramen no se puede considerar grande. Por lo demás, en el número de costillas y en la forma general de la concha, con una valva dorsal más globosa, y en la estructura interna existe razonable coincidencia.

Dentro del género *Hoffatirhynchia*, ninguna de las especies establecidas, permite incluir el material descrito, *C. vasconcellosi* (CHOFFAT in DUBAR, 1931) que aparece en el Toarciense inferior en la Cuenca Lusitánica está muy distante en forma y distribución estratigráfica y *C. turolensis* GARCÍA JORAL & GOY, 2004a, próxima en el registro, es sin embargo muy diferente en morfología externa, al poseer un bocel muy alto, una globosidad muy acusada, una diferencia entre el tamaño de las valvas demasiado grande y un tamaño mayor, como para poder acoger los ejemplares descritos.

Por ello, en base a esta similitud en morfología externa y en estructura interna con los ejemplares de las especies incluidas hasta ahora en el género *Hoffatirhynchia*, se decide incluir el material recogido en la región de Porto de Mós en el mismo y, no existiendo una especie descrita que responda a sus caracteres, se crea una nueva especie, cuyo nombre hace referencia a la población más próxima a la sección que proporcionó el material de estudio, Zambujal de Alcaria. Esta especie viene a significar la continuidad del género *Hoffatirhynchia* en la Cuenca Lusitánica hasta la Zona Bonarellii del Toarciense superior.

Distribución: La especie está presente en la base del Toarciense superior (Zona Bonarellii) y en el techo del Toarciense medio (Zona Gradata) habiendo sido encontrada hasta el momento solamente en la región de Porto de Mós.

Superfamilia Norelloidea AGER, 1959

Subfamilia Praemonticlarellinae MANCENIDO & OWEN, 2002

Género *Praemonticlarella* GARCÍA JORAL, 1993a

Especie tipo: *Praemonticlarella distercica*
GARCÍA JORAL, 1993a

Diagnosis (de SAVAGE *et al.*, 2002, p. 1312): “Concha pequeña, redondeada a subpentagonal, equibiconvexa, aplanada; costillas numerosas redondeadas, radiales, atenuadas posteriormente; uniplicación subrectangular con bocel poco elevado; umbo corto y erecto con aristas laterales agudas. Placas cardinales inclinadas oblicuamente, láminas dentales casi paralelas; septo medio dorsal largo, bajo; crura arcuiforme”.

Diagnosis (from SAVAGE et al., 2002, p. 1312): “*Small, round to subpentagonal, depressed equibiconvex; costae numerous, blunt, and radial, attenuated posteriorly; uniplication subrectangular; but fold not raised; beak short and erect; with sharp beak ridges. Hinge plates oblique inclined; dental plates nearly subparallel; septalium shallow; dorsal median septum long, low; crura arcuiform*”.

Discusión: El género *Praemonticlarella* fue creado por GARCÍA JORAL (1993a), para acoger pequeños Norellidae que exteriormente se muestran densamente costulados, pero donde las costillas se atenúan posteriormente, de escaso espesor, con la valva dorsal no surcada posteriormente y con un nates corto, erecto y con aristas. A nivel interno, el género presentaba como caracteres específicos básicos placas cardinales oblicuas y cruras de tipo arcuiforme.

Este género es diferenciable de otros próximos como *Holcorhynchia* BUCKMAN, 1918, que posee un surco marcado en la valva dorsal del que carece *Praemonticlarella*; de *Monticlarella* WISNIEWSKA, 1932, con unas bases crurales horizontales con respecto al plano de articulación de la valva diferentes de las inclinadas dorsalmente que presentan las especies de *Praemonticlarella* y de *Osmarella* PEARSON, 1977, también muy costulado pero con placas cardinales unidas en parte de su longitud mientras que en *Praemonticlarella* están siempre separadas.

Distribución: Las especies del género se han encontrado hasta ahora en Francia, Inglaterra, Alemania, España y Portugal; extendiéndose su presencia desde el Jurásico Inferior (Toarciense) al Jurásico Medio (Aalenense inferior).

Praemonticlarella conimbrigensis sp. nov.
(Figs. 43-48, Tabla 9)

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 6)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
9,4	5,8	8,5	1,6	9,2	6,5	8,4	1,2	5,2	4,1	4,66	0,13	1,12	0,85	1	0,07	0,63	0,49	0,57	0,003

Tabla 9.— Dimensiones e índices de los ejemplares estudiados de *Praemonticlarella conimbrigensis* sp. nov.. Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 9.— Dimensions and indices in the studied specimens of *Praemonticlarella conimbrigensis* sp. nov.. (A=width, L=length and E=thickness). Abreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

Se han estudiado 9 ejemplares procedentes de las secciones de São Simão y de Penas do Castelo. De ellos, los ejemplares figurados en la descripción de esta especie, los medidos para la realización de la tabla de medidas, así como los seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen la serie tipo y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC. Los 6 ejemplares de la serie tipo se relacionan en el Anexo I.

Tipo: Se elige como tipo de la especie el ejemplar SS.40.23 procedente de la Zona Speciosum del Toarciense superior de la Sección de São Simão que aparece fotografiado en la figura 46.1; asimismo, se designa como paratipo, el ejemplar seccionado y figurado en este trabajo que, siglado como SS.41.6, procede también de la Zona Speciosum de la misma sección de São Simão, cuyas secciones seriadas se representan en la figura 44, apareciendo dibujado en la figura 43.

Diagnosis: Concha muy pequeña, poco globosa, de contorno redondeado a subtriangular, pliegue medio poco elevado. Costillas redondeadas, entre 10 y 18, que aparecen después de una zona posterior lisa. Umbo pequeño, con aristas muy finas, foramen labiado. Láminas dentales finas, arqueadas, convergentes hacia la valva dorsal; septalio y septo medio dorsal; placas cardinales cortas inclinadas dorsalmente; crura arcuiforme.

Diagnosis: Very small, not globose, rounded to subtriangular, median fold low. Costae rounded, between 10 and 18 appearing after a posterior flat area. Beak small, with very fine beak rid-



Figura 43.— *Praemonticlarella conimbrigensis* sp. nov. Dibujo realizado a partir del paratipo SS.41.6, de la Zona Speciosum de São Simão, de medidas: 9 mm de anchura, 7,7 mm de longitud y 4,7 mm de espesor.

Figure 43.— *Praemonticlarella conimbrigensis* sp. nov. Drawing of paratype SS.41.6, from the Speciosum Zone of the São Simão Section. Its dimensions are: 9 mm in width, 7.7 mm in length and 4.7 mm in thickness.

ges, foramen rimmed. Dental plates thin, arcuated, dorsally convergent; septalium and dorsal medium septum; hinge plates short dorsally inclined; crura arcuiform.

Morfología externa: Rinconélido pequeño, que nunca alcanza 1 centímetro en los ejemplares estudiados, ni en longitud ni en anchura y con un espesor máximo que raras veces supera los 5 mm. En el lote se incluye un ejemplar de pequeña talla (A: 5,8 mm; L: 6,5 mm), probablemente un juvenil, que rebaja la media en todas las medidas. La talla media, considerando la longitud o la anchura de un ejemplar adulto de la especie se situaría en el entorno a los 9 mm.

El contorno es redondeado, elongado lateralmente o subtriangular, equibiconvexo; se podrían establecer, a pesar del escaso número de ejemplares, tipologías diferenciadas entre los ejemplares estudiados, una de ellas sería la que poseen los ejemplares de contorno subtriangular con la anchura máxima próxima al borde anterior y más largas que anchas; esta morfología, estaría representada por el ejemplar SS.48.1; otros ejempla-

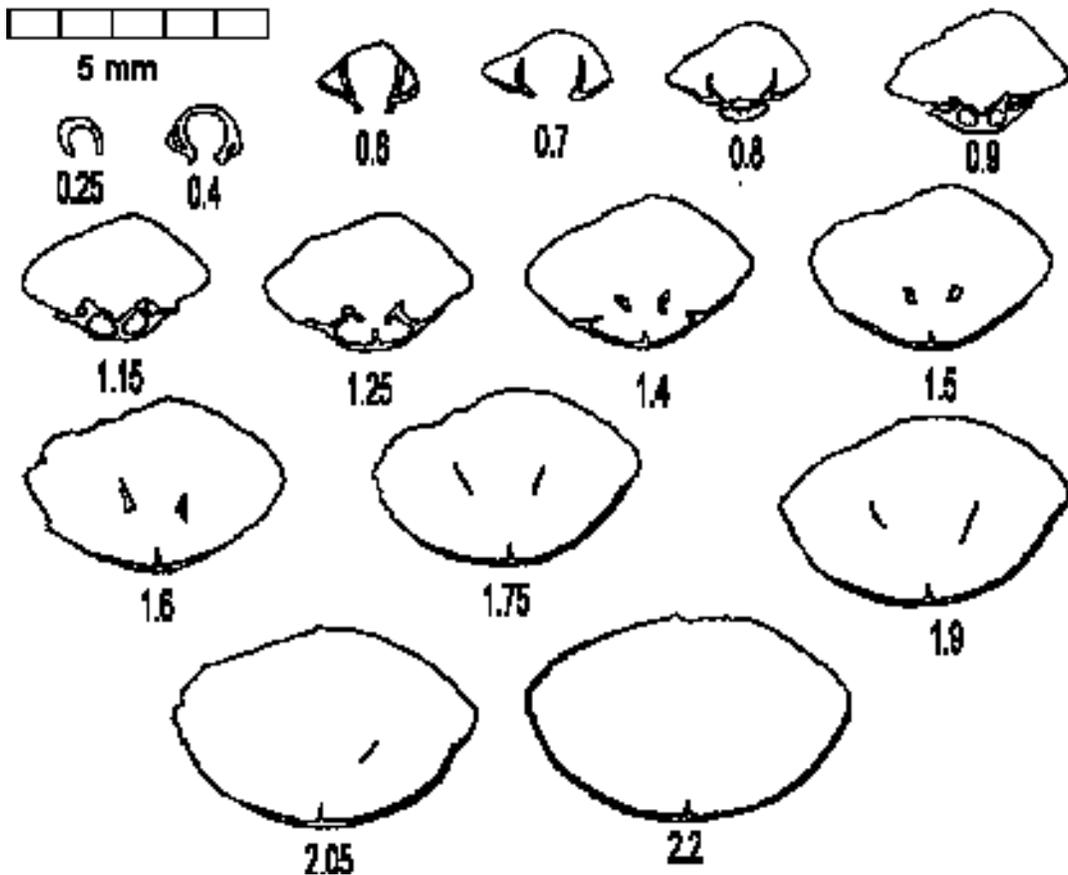


Figura 44.— *Praemonticlarella conimbrigensis* sp. nov. Secciones seriadas del paratipo SS.41.6, procedente de la Zona Speciosum de São Simão.

Figure 44.— *Praemonticlarella conimbrigensis* sp. nov. Transverse serial sections of paratype SS.41.6, from the Speciosum Zone of the São Simão Section.

res, la mayoría, responden a un patrón de contorno subcircular o de anchura ligeramente superior a la longitud. En cuanto a la globosidad, las conchas de *Praemonticlarella conimbrigensis* sp. nov. estudiadas, resultan poco globosas, siendo los resultados del cociente E/L bastante similares, lo que se refleja en un bajo valor de la varianza para los mismos. El ángulo que forman, lateralmente, en la comisura, las dos valvas al unirse, es sin embargo elevado.

Las costillas son redondeadas, numerosas (entre 10 y 18), relativamente angulosas en la comisura en algunas conchas haciéndose más redondeadas luego, su aparición es tardía, siendo

lisa la parte posterior de la concha, ocupando las costillas solamente en el borde anterior de la misma, implicando variablemente a entre una tercera parte y dos terceras partes de la longitud. La comisura frontal está ligera y ampliamente unplegada.

El nates es agudo con aristas finas y cortas, placas deltoidales triangulares, labiadas que no llegan a soldarse y que construyen un área deltoidal relativamente amplia. En la superficie de la concha aparecen finas estrías de crecimiento.

Morfología interna: Las láminas dentales son finas y cortas, ligeramente arqueadas construyendo una cavidad central de contorno redondeado y

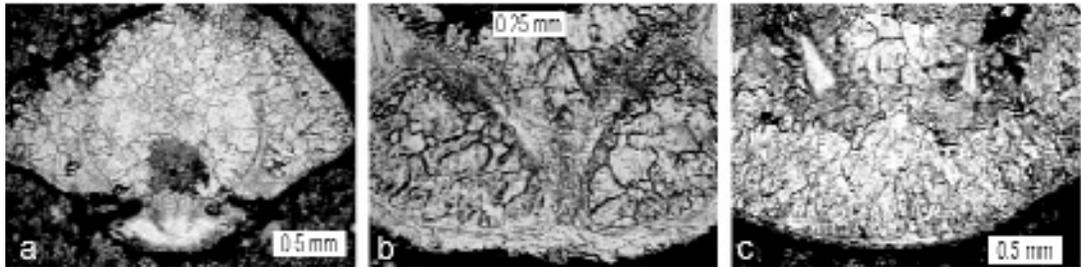


Figura 45.— *Praemonticlarella conimbrigensis* sp. nov. Microfotografías de las secciones del paratipo SS.41.6 procedente de la Zona Speciosum de São Simão. a): Sección del nates con las láminas dentales arqueadas a 0,8 mm del extremo de la concha. b): Vista del septalio abierto y el septo a 1,15 mm. c): Sección de las cruras a 1,6 mm del ápice.

Figure 45.— *Praemonticlarella conimbrigensis* sp. nov. Microphotographs of transverse serial sections of paratype SS.41.6, from the Speciosum Zone of the São Simão Section. a). Dorsal umbonal cavity, showing the arched dental plates, at 0.8 mm from the apex. b): View of open septalium and septum at 1.15 mm. c): Crura at 1.6 mm from the apex.

cavidades umbonales laterales triangulares en sección; no se aprecia collar peduncular.

Los dientes son masivos, anchos, crenulados en el fondo de las foseas, estando retenidos por los rebordes internos de las mismas que se recurvan sobre ellos, con rebordes externos muy reducidos. Septalio ancho, abierto y poco profundo, apoyado sobre un septo grueso. Placas cardinales cortas e inclinadas hacia el centro de la valva dorsal. Cavidades umbonales dorsales netas. Cruras arcuiformes con láminas que llegan a ser altas en la parte anterior, inclinadas convergiendo hacia la parte dorsal. El septo es bajo y alcanza una longitud algo superior a la de las cruras.

Variabilidad: El escaso tamaño de la muestra, no permite aproximarse a la variabilidad real de la especie que, aun así, se muestra relativamente variable en su morfología externa, existiendo diferencias entre los ejemplares en diversos factores. En general, se aprecian dos morfologías, que representan los extremos de la variabilidad entre las que se encuentran los ejemplares conocidos; una estaría representada por ejemplares subtriangulares, piriformes en contorno, con un área lisa extensa y con un número bajo de costillas; la otra morfología extrema sería la que representan los ejemplares de contorno redondeado, más aplanados, con número de costillas alto dentro del margen de la especie y donde el área lisa de la concha está más reducida suponiendo aproximadamente la tercera parte de su longitud total, los ejemplares estudiados se sitúan en el intervalo que se establece entre estas dos formas.

Discusión: A la vista del material obtenido en la Zona Speciosum de las secciones de São Simão y Penas do Castelo, la atribución genérica parece clara. Las conchas redondeadas, equibiconvexas, con costillas relativamente abundantes de aparición más o menos tardía y sobre todo con una morfología interna caracterizada por la presencia de septalio, placas cardinales inclinadas dorsalmente y crura arcuiforme difícilmente podrían encajar en algunos géneros aparentemente similares y próximos en el registro como *Monticlarella* WISNIEWSKA, 1932, surcada posteriormente, con umbo capiloso y placas cardinales en el plano de articulación de la concha; tampoco *Holcorhynchia* BUCKMAN, 1918, surcado posteriormente y con crura raduliforme ni *Osmarella* PEARSON, 1977, un género del Triásico Superior y el Jurásico Inferior, con valva dorsal surcada y placas crurales unidas.

Si encajan los caracteres esenciales de las conchas del Toarciense superior de Portugal con los del género *Praemonticlarella* GARCÍA JORAL, 1993a aunque con diferencias con respecto a las especies conocidas. *P. distercica* GARCÍA JORAL, 1993a, es más costulada, posee entre 18 y 36 costillas en cada valva, frente a las entre 10 y 18 de los ejemplares estudiados, además es más globosa y con un bocel más marcado y elevado. También resultan diferentes de las de *P. schuleri* (OPPEL, 1856) aún más costuladas con desde 30 hasta 40 costillas muy finas, algunas intercaladas, placas deltoidales muy separadas y collar peduncular.

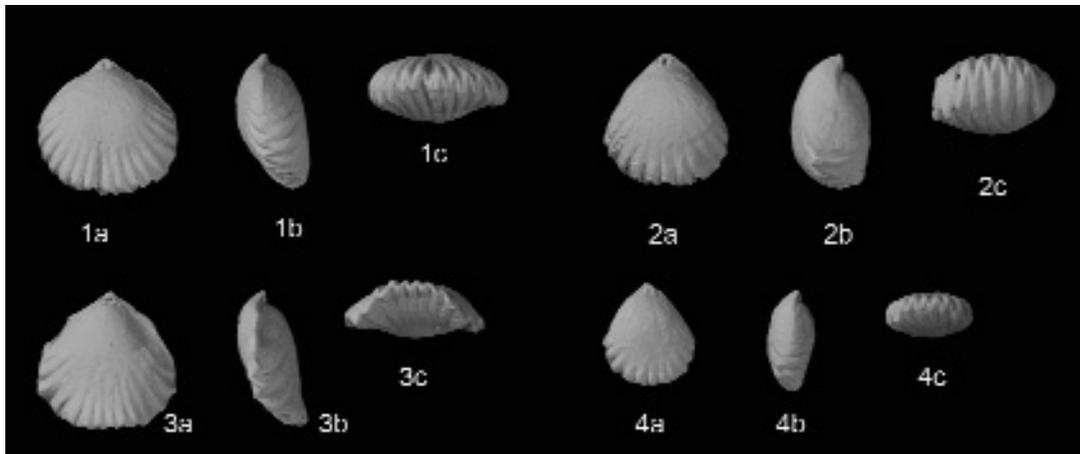


Figura 46.– *Praemonticlarella conimbrigensis* sp. nov. 1): Ejemplar SS.40.23, holotipo de la especie. 2): Ejemplar SS.48.1. 3): Ejemplar SS.48.2. 4): Ejemplar SS.48.3. Todos los ejemplares proceden de la Zona Speciosum de la sección de São Simão. (X2).

Figure 46.– *Praemonticlarella conimbrigensis* sp. nov. 1): Specimen SS.40.23, Holotype of the species. 2): Specimen SS.48.1. 3): Specimen SS.48.2. 4): Specimen SS.48.3. All the specimens from the Speciosum Zone of the São Simão Section. (X2).

A pesar de las diferencias, la coincidencia en caracteres internos, en el aspecto general de las conchas y en la costulación fina, hacen que sea razonable incluir el material estudiado dentro del género *Praemonticlarella* pero no en ninguna de las especies conocidas dadas las diferencias existentes en la morfología externa. Además *P. schuleri* es una especie anterior en el registro que ha aparecido hasta la Zona Thouarsense (equivalente de Bonarellii en la Cuenca Lusitánica) y *P. distercica* aparece en la Zona Aalensis, es decir son respectivamente anterior y posterior al material de la Zona Speciosum estudiado.

Se hace necesario entonces crear una nueva especie en la que encuadrar este material, dentro del género *Praemonticlarella*; se la ha dado el nombre específico de “*conimbrigensis*” por aparecer la mayor parte de los ejemplares en la sección de São Simão, en la proximidad de la ciudad de Coimbra, que recibe su nombre de la antigua Conimbriga romana.

La proximidad en el registro fósil y en la morfología interna, entre *P. schuleri* y la nueva especie *P. conimbrigensis*, no implica que formen parte de una misma línea evolutiva ya que las diferencias son importantes; el agrupamiento sistemático a nivel genérico revela una relación pero, dados los ritmos evolutivos observados de

los braquiópodos, esta podría ser relativamente lejana. Más próxima parece estar *P. distercica* que presenta, con las diferencias comentadas, morfologías y aspectos más parecidos a *P. conimbrigensis*.

Ambiente sedimentario: *P. conimbrigensis* sp. nov. aparece en los niveles margocalcáreos y margosos presentes en la Zona Speciosum en la Cuenca Lusitánica, asociada a ambientes sedimentarios de rampa de profundidad media y rampa distal, como ejemplares aislados y normalmente como única especie en el nivel.

Distribución: La especie ha aparecido hasta el momento en la Zona Speciosum de las secciones de São Simão y Penas do Castelo en la Cuenca Lusitánica.

Subfamilia Laevirhynchiinae DAGYS, 1974

Género *Nannirhynchia* BUCKMAN, 1918

Especie tipo: *Nannirhynchia subpygmoea* WALKER in BUCKMAN, 1918

Diagnosis (de SAVAGE *et al.*, 2002, p. 1319): “Diminuta, globosa, equibiconvexa; surcada, con unificación central bien marcada con bocel redondeado o cuadrado; con pocas costillas

redondeadas anteriormente y lisa el resto de la superficie de la concha; umbo pequeño, corto, incurvado, foramen pequeño, placas deltidiales separadas. Láminas dentales débiles, desde subparalelas hasta dorsalmente divergentes. A menudo fundidas con la pared de la concha; septo medio dorsal ausente; crura arcuiforme”.

Diagnosis (from SAVAGE et al., 2002, p. 1319): “Minute, globose equibiconvex; sulcate, with well-marked median uniplication and fold rounded to flattopped; with few rounded costae anteriorly; otherwise smooth; beak small, short, incurved, foramen small, deltidial plates disjunct. Dental plates weak, subparallel to dorsally divergent, often almost fused to wall; dorsal median septum absent; crura arcuiform”.

Discusión: El género *Nannirhynchia* fue creado por BUCKMAN (1918) en torno a la especie tipo del Bajociense superior *N. subpygmoea* WALKER in BUCKMAN, 1918, incluyéndose posteriormente otras especies como *N. pygmoea* (DAVISON & MORRIS, 1847) por AGER (1962) del Toarciense inferior distribuida por el este de Europa y norte de África que aparece también en la Cuenca Lusitánica, *N. longirostra* BAKER, 1971, *N. campestris* ALMÉRAS in WALTER & ALMÉRAS, 1977 y *N. milvina* BUCKMAN, 1918 y por último *N. delgadoi* y *N. cotteri* denominaciones no descritas de CHOFFAT (1880) para especies del Toarciense superior Portugués incluidas en el género por ALMÉRAS *et al.* (1995).

El género está caracterizado, esencialmente, por la talla pequeña a diminuta de sus ejemplares que poseen además otras características como el desarrollo tardío de la costulación que implica la aparición de una parte lisa extensa en la parte posterior de las conchas; con conchas uniplegadas con bocel trapezoidal, nates muy pequeño con umbo también muy reducido y cruras arcuiformes.

El análisis de las especies Portuguesas del Toarciense superior del género y su comparación con las especies del género *Soaresirhynchia* ALMÉRAS, 1994 no dejan escapar una serie de similitudes en aspectos de la morfología externa, que podría hacer pensar en posibles relaciones evolutivas. El aspecto general de la concha, con una parte importante de la superficie de la misma

lisa, con pocas costillas y con un umbo pequeño los hacen similares. Un análisis más detallado hace aparecer diferencias en la forma del umbo, las placas deltidiales y el foramen; el estudio de la morfología interna es definitivo, muestra la gran distancia evolutiva, permite comprobar que se trata de un caso de homomorfismo y entender que se incluyan en diferentes Superfamilias, *Nannirhynchia*, con crura arcuiforme, en la Superfamilia Pugnacoidea y *Soaresirhynchia*, con crura subfalciforme o hamiforme, en la Superfamilia Norelloidea.

De acuerdo con los conocimientos actuales acerca de las especies del género y de su distribución, existen una serie de formas cosmopolitas, ampliamente distribuidas, en el Jurásico Inferior anterior a la extinción en masa del Toarciense inferior como *N. pygmoea* distribuida por cuencas del Oeste del Tethys y otras formas a revisar como *Rhynchonella pusilla* GEMMELLARO, 1886 de Sicilia que desaparecen en la extinción. Después, al igual que pasa con otros géneros, aparecen nuevas especies pero cuya distribución está limitada a la cuenca o, en todo caso presentan áreas de distribución restringidas. En el caso del género *Nannirhynchia* aparecen dos especies que se pueden considerar isócronas y con nichos ecológicos claramente diferenciados; *N. delgadoi* ALMÉRAS *et al.*, 1995, que aparece en los niveles oolíticos del prisma detrítico de Peniche y *N. cotteri* ALMÉRAS *et al.*, 1995, propia de niveles distantes de la rampa carbonatada abierta al océano. Estas dos especies, acantonadas según se sabe en la Cuenca Lusitánica marcan la desaparición del género en la misma.

Distribución: Las especies del género se distribuyen entre el Jurásico Inferior (?) Pliensbachiense, Toarciense y el Jurásico Medio (Bajociense) de Inglaterra, Francia, Portugal, (?) Eslovaquia, (?) Austria, Marruecos, Argelia y Túnez.

Nannirhynchia delgadoi (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*, 1995)
(Figs. 47-50, Tabla 10)

1880 *Rhynchonella delgadoi* sp. nov. – CHOFFAT, pp. 24, 26
(*nomen nudum*)

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 14)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
8,9	6,1	7,4	0,8	8,7	6	7	0,7	6,4	4,6	5,3	0,3	1	0,57	0,92	0,012	0,9	0,6	0,76	0,008

Tabla 10.– Dimensiones e índices de los ejemplares estudiados de *Nannirhynchia delgadoi* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*, 1995). Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 10.– Dimensions and indices in the studied specimens of *Nannirhynchia delgadoi* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*, 1995). (*A*=width, *L*=length and *E*=thickness). Abreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

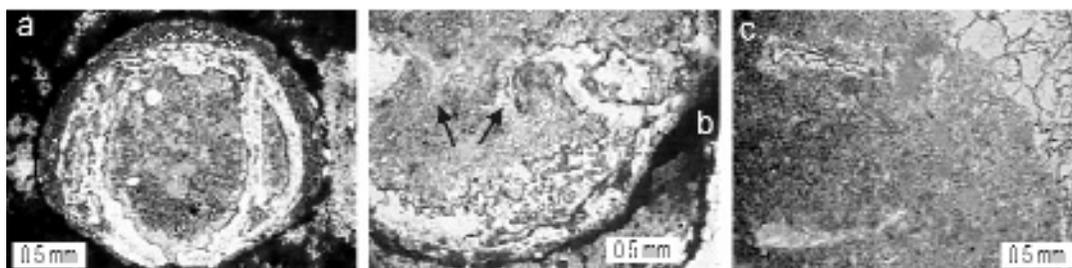


Figura 47.– *Nannirhynchia delgadoi* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*, 1995). Microfotografías de secciones seriadas del ejemplar P.652.7, de la Zona Bonarelli de la sección de Cabo Carvoeiro. a): Sección del nates, a 0.55 mm del ápice, mostrando las placas deltoidales que se aproximan anteriormente y las láminas dentales. b): Bases crurales, señaladas con flechas, a 1.15 mm. c): Sección de las cruras a 1.95 mm del ápice.

Figure 47.– *Nannirhynchia delgadoi* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*, 1995). Microphotographs of transverse serial sections of specimen P.652.7, from the Bonarelli Zone of the Cabo Carvoeiro Section. a): Ventral umbonal cavity at 0.55 mm from the apex, showing the deltoidal plates which get closer anteriorly and the dental plates. b): Hinge zone with arrows pointing to crural bases, at 1.15 mm from the apex. c): Cut of crura at 1.95 mm from the shell apex.

1995 *Nannirhynchia delgadoi* sp. nov. – ALMÉRAS *et al.*, pp. 17-26, text-figs. 7-14, lám. 1, figs. 9-15; lám. 2, figs. 1-7.

Se han estudiado 14 ejemplares, procedentes en su totalidad de la sección de Peniche. Todos ellos, bien aparecen figurados en la descripción de esta especie, bien han sido seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujos o fotografías o bien han sido medidos para la realización de la tabla de medidas y constituyen la serie tipo; estos ejemplares se encuentran depositados en el DCT da FCTUC.

Tipos: El tipo designado por Alméras es una concha del Toarciense superior (Zona Speciosum) de Peniche figurada (ALMÉRAS *et al.*, 1995, lám. 1, fig. 9). También designa como paratipos dos conchas que figura fotografiadas (lám. 1, fig. 10,11) y 2 ejemplares que secciona, representando los dibujos de las secciones realizadas

(text-fig. 10)

Diagnosis (de ALMÉRAS *et al.*, 1995, p. 17): “*Nannirhynchia* de 4,4 a 8,9 mm de morfología globosa, caracterizadas por una uniplicación más o menos elevada plana en la parte alta, así como por una aparición muy tardía de la costulación en el borde anterior de las valvas. En la forma tipo, la valva dorsal está ornamentada con dos pequeñas costillas en el bocel. Los especímenes con 6 a 7 costillas estando 2 a 3 en el bocel son representativos de la morfología costulada, un poco mayor. Láminas dentales divergentes. Ausencia de septalio, de proceso cardinal y de septo medio dorsal. Placas cardinales gruesas, fuertemente desviadas hacia la valva dorsal. Articulación como la de *N. pygmoea*”.

Diagnosis (from ALMÉRAS *et al.*, 1995, p. 17): “*Nannirhynchia* from 4.4 to 8.9 mm. of globose morphology, characterized by an uniplicación more or less high, flat in the high part, as well as

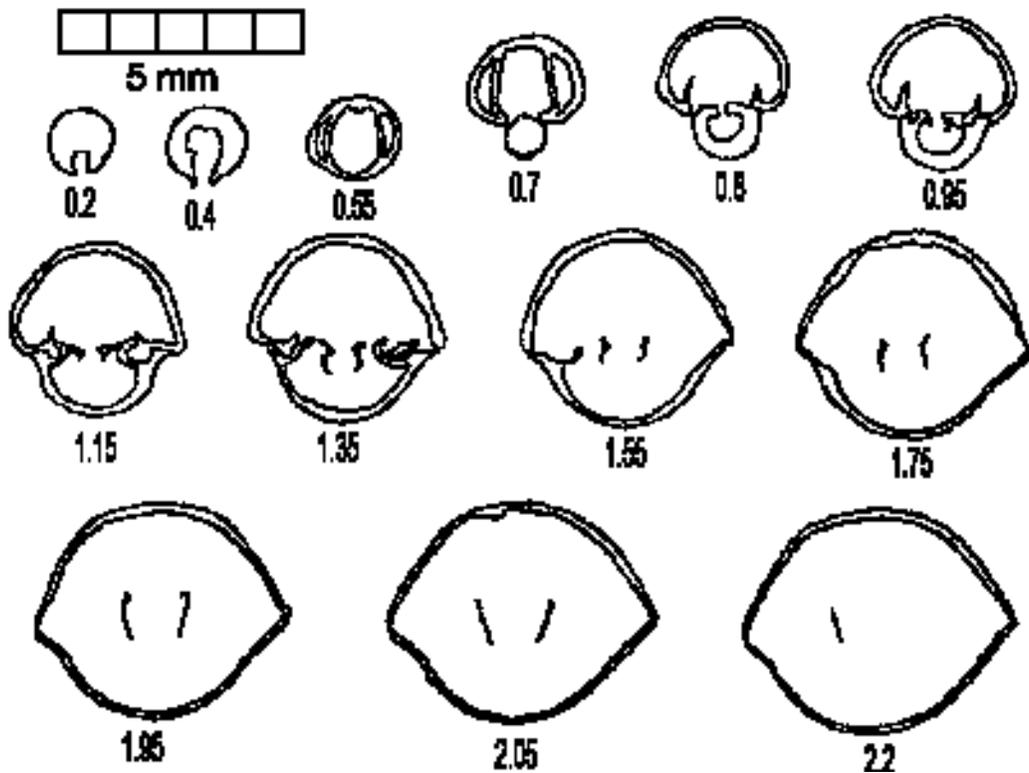


Figura 48.— *Nannirhynchia delgadoi* (CHOFFAT in ALMÉRAS et al., 1995). Secciones seriadas del ejemplar siglado P.652.7, procedente de la Zona Bonarellii de la sección de Cabo Carvoeiro.

Figure 48.— *Nannirhynchia delgadoi* (CHOFFAT in ALMÉRAS et al., 1995). Transverse serial sections of specimen P.652.7, from the Bonarelli Zone of the Cabo Carvoeiro Section.

for a very late appearance of the costae in the border previous of the valves. In the form type, the dorsal valve is ornamented with two small costae in the fold. The specimens with 6 to 7 ribs being 2 at 3 in the fold are representative of the morphology with costae, a little bigger. Dental plates divergent. Septalio, cardinal process and dorsal median septum absent. Hinge plates thick, strongly deviated toward the dorsal valve. Articulation like that of *N. pygmoea*”.

Morfología externa: Conchas muy pequeñas, cuya talla máxima no alcanza los 9 mm, de contorno transversalmente ovalado a redondeado siendo casi siempre ligeramente mayor la anchura que la longitud; dorsobiconvexas, globosas, la unificación es clara y alta con un bocel de contorno trapezoidal a veces muy estrecho, no trilobados. Costillas en pequeño número entre 5 y 8, redondeadas o agudas en la comisura con entre 1



Figura 49.— *Nannirhynchia delgadoi* (CHOFFAT in ALMÉRAS et al., 1995). Dibujo a partir del ejemplar P.652.7 procedente de la Zona Bonarellii de la sección de Cabo Carvoeiro, de medidas: 7,1 mm de anchura, 6,8 mm de longitud y 5,9 mm de espesor.

Figure 49.— *Nannirhynchia delgadoi* (CHOFFAT in ALMÉRAS et al., 1995). Drawing of specimen P.652.7, from the Bonarelli Zone of the Cabo Carvoeiro Section. Its dimensions are: 7.1 mm in width, 6.8 mm in length and 5.9 mm in thickness.

y 4 en el bocel, 2 en la mayoría de los ejemplares.

Nates pequeño, subrecto a ligeramente incurvado, agudo, con aristas cortas; placas delti-

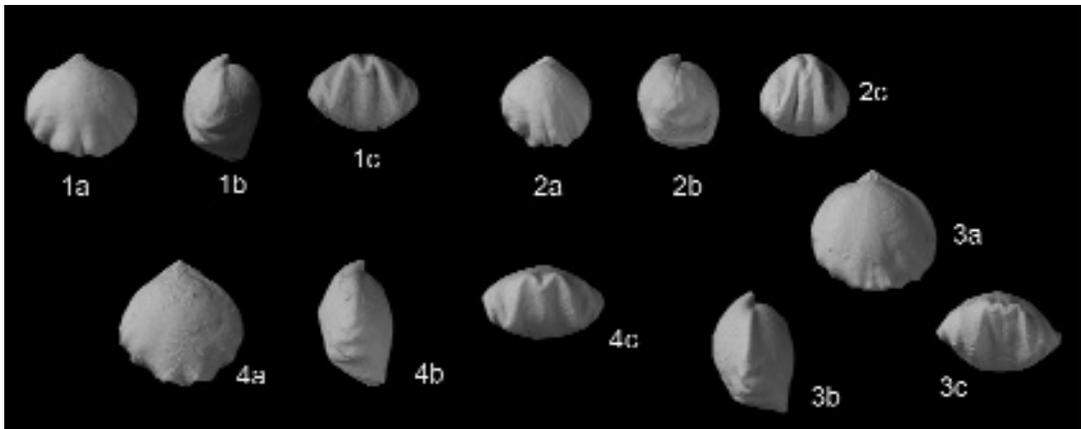


Figura 50.— *Nannirhynchia delgadoi* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*, 1995). 1): Ejemplar P.654.1. 2): Ejemplar P.652.10. 3): Ejemplar P.652.12. 4): Ejemplar P.691.1. Todos los ejemplares procedentes de la Zona Bonarelli de la sección de Cabo Carvoeiro. (X2).

Figure 50.— *Nannirhynchia delgadoi* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*, 1995). 1): Specimen P.654.1. 2): Specimen P.652.10. 3): Specimen P.652.12. 4): Specimen P.691.1. All specimens from the Bonarelli Zone of the Cabo Carvoeiro Section. (X2).

diales proporcionalmente grandes que se unen en la parte anterior y que cierran un foramen pequeño, redondo, submesotírido, ligeramente labiado.

Morfología interna: Láminas dentales finas, que pueden estar arqueadas en las proximidades del umbo y divergentes hacia la parte dorsal de la concha, cortas si bien el extremo dorsal de las mismas permanece hasta el final de la articulación. Las placas cardinales están fuertemente inclinadas dorsalmente y son continuación del reborde interno de la foseta. Las fosetas tienen la base subhorizontal o ligeramente inclinada hacia el exterior de la concha; los dientes son masivos, crenulados. Crura arcuiforme tomando las curvas un perfil primero sigmoideo y plano al final.

Variabilidad: *N. delgadoi* se muestra como una especie variable, con una variabilidad que afecta a tallas, contorno y globosidad, número de costillas, altura del bocel y grado de curvatura del nates.

En lo que se refiere a las tallas, es revelador el margen de longitudes entre 6 y 8,7 mm en la longitud, lo que, dado el tamaño medio, supone un margen importante de variabilidad. El contorno es casi siempre ligeramente ovalado transversalmente, existiendo algún ejemplar que lo presenta redondeado. El número de costillas se distribuye entre 5 y 8, siendo, como ocurre frecuentemente en rinconélidos, los ejemplares de mayor talla los

que poseen un mayor número de costillas, mayoritariamente, sin embargo, los ejemplares poseen 2 costillas en bocel, solo excepcionalmente 1, 3 ó 4. El umbo es también generalmente subrecto, solo en ejemplares muy globosos llega a ser erecto o ligeramente incurvado.

ALMÉRAS (*in* ALMÉRAS *et al.*, 1995) separa dentro de la especie dos variedades morfológicas que aparecen distribuidas en diferentes proporciones en niveles distintos de la sección de Peniche y que denomina “forma tipo” y “forma costulada”, de todos modos, dada la variabilidad de la especie, es muy posible que se trate de morfologías adaptativas, donde la variabilidad tiene un control ambiental ya que persisten, en todos los niveles, ejemplares de todas las tallas y número de costillas.

Discusión: El género *Nannirhynchia* está presente en Portugal a través de tres especies, *N. pygmoea* (MORRIS *in* DAVIDSON & MORRIS, 1847), una especie del Toarciense inferior, de distribución amplia, que aparece en las cuencas del Norte y del sur del Tethys, y *N. cotteri* (CHOFFAT *in* ALMÉRAS *et al.*, 1995) y *N. delgadoi* (CHOFFAT *in* ALMÉRAS *et al.*, 1995), especies del Toarciense superior endémicas, a la luz de los conocimientos actuales, de la Cuenca Lusitánica. Estas tres especies son claramente diferenciables a nivel morfológico y estratigráfico.

N. delgadoi se diferencia de *N. pygmoea* por su mayor talla y por poseer una concha más lisa, no siendo las costillas tan marcadas ni largas como las de *N. pygmoea*. Por otra parte, *N. cotteri* presenta una talla mayor y las costillas son más suaves que en *N. delgadoi* además el umbo es proporcionalmente más pequeño y apenas destaca del contorno de la concha.

ALMÉRAS (in ALMÉRAS et al., 1995) realiza un estudio descriptivo detallado de la especie y separa dos variedades, la “forma tipo” y “forma costulada”, comentadas en el apartado de variabilidad, a las que supone contenido evolutivo en el sentido de que la “forma tipo”, más pequeña y más frecuente en los niveles inferiores dentro del intervalo de aparición, se relacionaría evolutivamente con *N. pygmoea* del Toarciense inferior y la “forma costulada”, ligeramente mayor en tamaño y más frecuente en los niveles superiores, con *N. cotteri*. De todos modos, dado el estrecho intervalo de aparición de la especie y el hecho de que las dos especies del Toarciense superior sean isócronas, parece más bien que se trata de formas adaptativas dentro del margen de variabilidad de la especie que de variedades con sentido evolutivo. Todo ello reconociendo el evidente vínculo evolutivo de las especies del género *Nannirhynchia* del Toarciense portugués.

Ambiente sedimentario: Las condiciones que reinaban en los fondos sobre los que se instala preferentemente *N. delgadoi*, revelan una intensa actividad tanto biológica como geológica. La profundidad no sería importante y los niveles de oxigenación serían relativa y variablemente buenos, la abundancia de organismos hace pensar además en un medio bastante productivo. Se trata de niveles oolíticos en los que alteran capas margosas grises con niveles detríticos y biodetríticos con estructuras de prisma sedimentario como canales y estructuras de arrastre pero también con intensa bioturbación que altera totalmente la superficie de los niveles más consistentes. Sería un ambiente muy activo donde probablemente el pequeño tamaño y el rápido crecimiento supusiesen una estrategia para la supervivencia.

Distribución: No existe un esquema bioestratigráfico preciso de la sección de Peniche, sin duda la localidad tipo de *N. delgadoi*. ALMÉRAS et



Figura 51.– *Nannirhynchia cotteri* (CHOFFAT in ALMÉRAS et al., 1995). Dibujo realizado a partir del ejemplar Z.66.5, de la Zona Speciosum de la Sección de Maria Pares, de medidas: 11,4 mm de anchura, 10,2 mm de longitud y 7,1 mm de espesor.

Figure 51.– *Nannirhynchia cotteri* (CHOFFAT in ALMÉRAS et al., 1995). Drawing of specimen Z.66.5, from the Speciosum Zone of the Maria Pares section. Its dimensions are: 11.4 mm in width, 10.2 mm in length and 7.1 mm in thickness.

al. (1995) sitúa los niveles de la aparición de la especie en base al hallazgo de algunos ejemplares de la misma junto a *Hammatoceras* del grupo *H. speciosum*-*H. perplanum*; sin embargo, y a pesar de que la distribución de la especie incluya la Zona Speciosum, en Peniche, los niveles en que aparece son anteriores al cambio secuencial que marca el límite entre secuencias sedimentarias (MSTP 3 y MSTP 4 *sensu* DUARTE, 1995a) que en otras zonas de la cuenca se ha podido situar dentro de la Zona Bonarellii. No parece prudente por lo tanto restringir la distribución de la especie a la Zona Speciosum ya que existen argumentos que indican su presencia se extiende hasta la Zona Bonarellii. Conviene por lo tanto atribuir a *N. delgadoi*, una distribución que abarque las Zonas Bonarellii y Speciosum del Toarciense superior de la Cuenca Lusitánica.

Nannirhynchia cotteri (CHOFFAT in ALMÉRAS et al., 1995)

(Figs. 51-54, Tabla 11)

1880 *Rhynchonella cotteri* sp. nov. – CHOFFAT, p. 24 (*nomen nudum*).

1995 *Nannirhynchia cotteri* sp. nov. – ALMÉRAS et al., pp. 26-35, lám. 2, figs. 8-12, lám. 3, figs. 1-9, lám. 4, figs. 1-10.

Se han estudiado 74 ejemplares procedentes de las secciones de Quiaios Praia, São Simão, y Maria Pares. De ellos, los ejemplares figurados en la descripción de esta especie, los medidos para la realización de la tabla de medidas, así

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 51)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
11,6	6,8	9,6	1	11	6,4	9	0,9	8,8	3,6	6,7	1,1	1,05	0,88	0,96	0,016	0,99	0,45	0,74	0,01

Tabla 11.– Dimensiones e índices de los ejemplares estudiados de *Nannirhynchia cotteri* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*, 1995). Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 11.– Dimensions and indices in the studied specimens of *Nannirhynchia cotteri* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*, 1995). (A=width, L=length and E=thickness). Abbreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

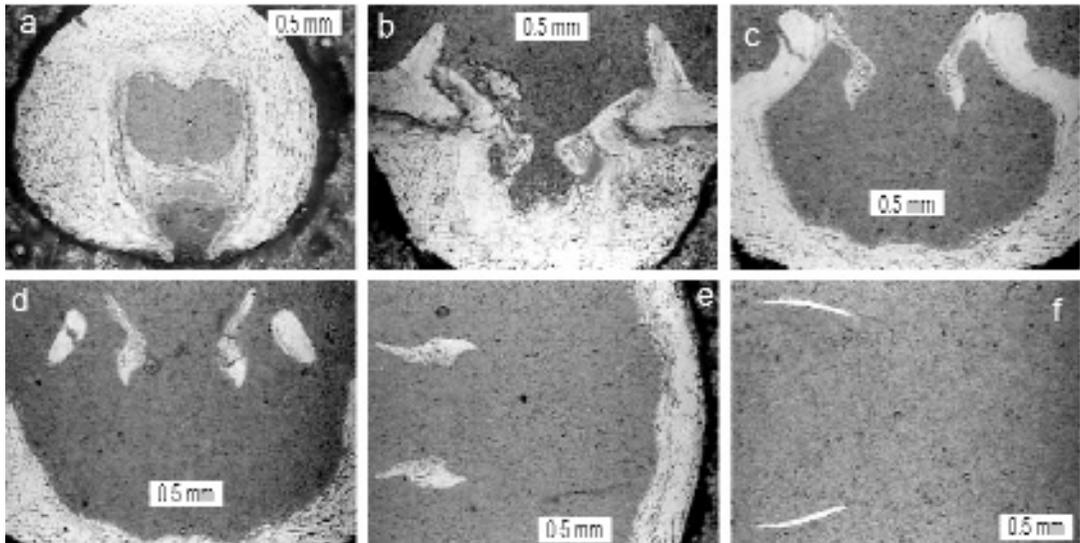


Figura 52.– *Nannirhynchia cotteri* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*, 1995). Microfotografías de secciones seriadas del ejemplar QP.42.1, procedente de la Zona Speciosum de la sección de Quiaios Praia. a): Sección en la zona del nates mostrando el collar peduncular a 0,5 mm del extremo de la concha. b): Estructura de la articulación y de las placas cardinales a 1,1 mm. c): Placas cardinales y bases crurales formando una unidad antes del comienzo de las cruras a 1,4 mm. d): Comienzo de las cruras vistas en sección a 1,5 mm. e) y f): Secciones de las cruras a 1,65 y 2,05 respectivamente (las fotografías han sido giradas para mostrar las posiciones relativas de las mismas)

Figure 52.– *Nannirhynchia cotteri* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*, 1995). Microphotographs of transverse serial sections of specimen QP.42.1, from the Speciosum Zone of the Quiaios Praia Section. a): Ventral umbonal cavity at 0.5 mm from the apex, showing the pedicle collar. b): Hinge zone at 1.1 mm. c): Hinge plates and crural bases at 1.4 mm from apex. d): Crural bases at 1.5 mm. e) and f): Section of crura at 1.65 and 2.05 mm. from apex (rotate to compare the relative position).

como los seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen la serie tipo y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC. Los 51 ejemplares de la serie tipo se relacionan en el Anexo I.

Tipos: ALMÉRAS (*in* ALMÉRAS *et al.*, 1995) ha designado como tipo de la especie una concha del Toarciense superior (Zona Speciosum, Subzona Reynesi) de São Gião, que figura en la lám. 2, fig. 8. También designa como paratipos dos conchas

que figura fotografiadas (lám. 2, figs. 9-10) y 6 ejemplares que secciona, representando los dibujos de las secciones realizadas (text-figs. 19-21.)

Diagnosis: Concha pequeña globosa y gibosa, subesferoidal, a veces aplanada dorsoventralmente, de contorno redondeado siendo normalmente mayor la anchura que la longitud, costillas escasas (4 a 8) anchas, redondeadas y apreciables solamente en el borde de la concha, salvo excepciones dos de ellas en el bocel; el umbo, muy pequeño, no destaca del contorno subcircular de

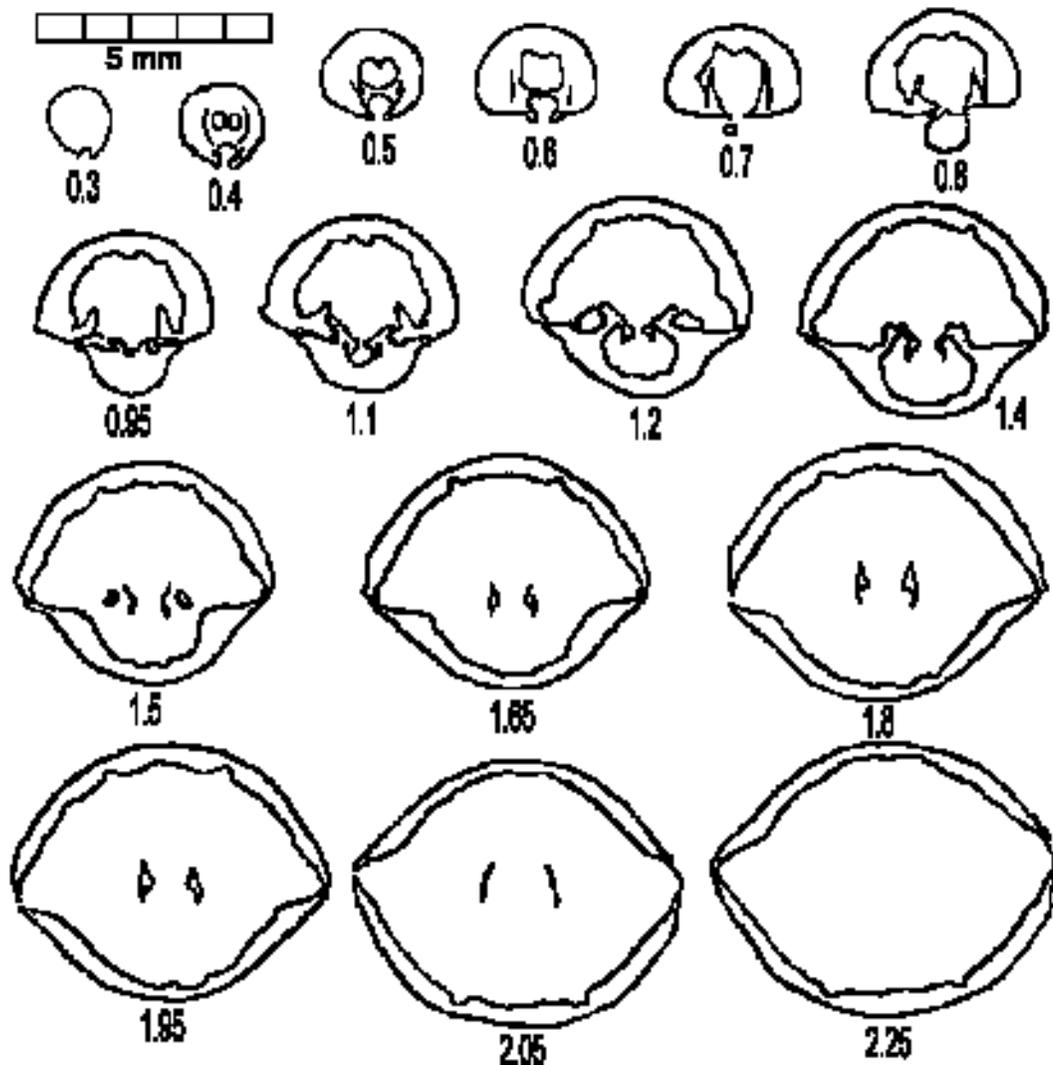


Figura 53.— *Nannirhynchia cotteri* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*, 1995). Secciones seriadas del ejemplar QP.42.1, procedente de la Zona Speciosum de la sección de Quiaios Praia.

Figure 53.— *Nannirhynchia cotteri* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*, 1995), specimen QP.42.1, from the Speciosum Zone of the Quiaios Praia Section.

la concha, el área sinfital es larga y muy estrecha, también las placas deltoidales son largas y estrechas y el foramen es muy pequeño. Láminas dentales cortas, dorsalmente convergentes, placas cardinales cortas, fuertemente inclinadas dorsalmente, crura arcuiforme.

Diagnosis: Small, globose and humped shell, subesferoidal, sometimes dorsoventrally smoothed, rounded being usually bigger the width than

the longitude, costae scarce (4 to 8) wide, rounded and appreciable only in the anterior commissure, except for exceptions two of them in the fold; the beak, very small, it doesn't highlight of the contour subcircular of the shell, Symphitium long and very narrow, deltoidal plates also long and narrow, foramen very small. Dental plates short, dorsally convergent, hinge plates short, strongly inclined dorsally, crura arcuiform.

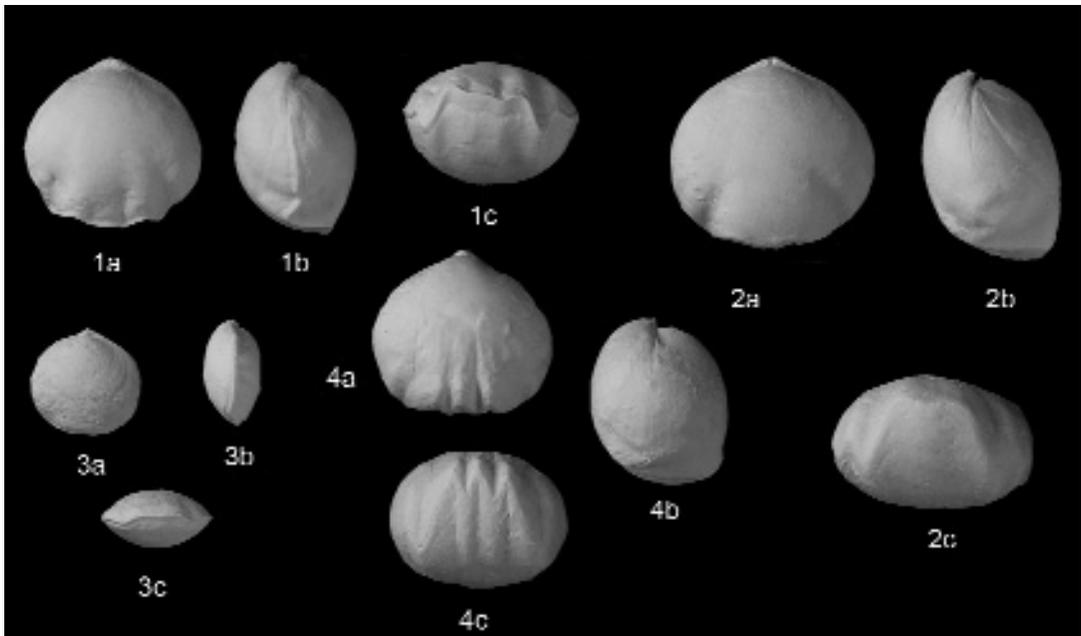


Figura 54.— *Nannirhynchia cotteri* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*, 1995). 1): Ejemplar QP.40.3, procedente de la Zona Speciosum de la sección de Quiaios Praia. 2. Ejemplar Z.66.4 procedente de la Zona Speciosum de la sección de Maria Pares mostrando la morfología más típica de la especie. 3. Ejemplar siglado SS.40.21 juvenil de la especie procedente de la zona Speciosum de la sección de São Simão. 4. Ejemplar SS.45.49 con tres costillas en el bocel procedente de la zona Speciosum de la sección de São Simão. (X2).

Figure 54.— *Nannirhynchia cotteri* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*, 1995). 1): Specimen QP.40.3 from the Speciosum Zone of the Quiaios Praia Section. 2): Specimen Z.66.4, from the Speciosum Zone of the Maria Pares Section. 3): Specimen SS.40.21, from the Speciosum Zone of the São Simão Section. 4): Specimen SS.45.49 with three costae on fold, from the Speciosum Zone of the São Simão section. (X2).

Morfología externa: Concha pequeña, de longitud media de 9 mm que oscila en la muestra estudiada entre 6,4 y 11. De contorno ligeramente oval-transversal son escasos los ejemplares en que la anchura es inferior a la longitud. Globosa y gibosa, subequibiconvexa. Las costillas son escasas, entre 4 y 8, redondeadas, anchas, aunque pueden ser angulosas en la comisura, solo presentes en la zona anterior de la concha, en la mayoría de los ejemplares solo dos están en el bocel, tres en algunos ejemplares, 3 de 74. La comisura frontal está unplegada, el pliegue es amplio, trapezoidal, pero apenas origina trilobación en las valvas. Las comisuras laterales son rectas hasta la aparición de las costillas.

El umbo está muy reducido, es muy corto pero lateralmente amplio, con aristas agudas, creando un área estrecha y alargada. Las placas deltidiales son también largas y estrechas, triangula-

res que se reúnen anteriormente sin llegar a soldarse. El foramen diminuto, submesotírido, las placas deltidiales forman unos labios no muy elevados en su contorno.

Morfología interna: El collar peduncular puede estar o no presente; se aprecia una cresta central en el nates de algunos ejemplares, originada seguramente por crecimiento de la concha entre inserciones musculares. Las láminas dentales están muy próximas a la pared de la valva. Los dientes son cortos y se insertan lateralmente, estando retenidos por los rebordes internos de las fosetas que están muy desarrollados recubriendo los dientes; los rebordes externos, que apenas se desarrollan, parecen jugar apenas un papel de sujeción lateral.

Las placas cardinales, que forman posteriormente una estructura continua con los rebordes internos de las fosetas, son muy cortas y están

fuertemente inclinadas dorsalmente, las bases crurales son cortas, masivas, y forman una unidad con las placas cardinales que se individualiza para formar las cruras. Cruras, de tipo básicamente arcuiforme, son cortas y se curvan hacia la valva ventral, presentando terminaciones variables arqueadas cóncavas hacia el dorso-centro de la concha.

Variabilidad: Las conchas de *N. cotteri* presentan en general escasa variabilidad con una morfología constante y característica. Los principales factores que implican variabilidad, aparte de la propia del desarrollo ontogénico, muy similar al del resto de los rinconélidos, afectan, en primer lugar a la globosidad que proporciona valores del cociente espesor-anchura en un amplio margen, entre 0,45 y 0,99, con un valor de la varianza elevado que indica gran diversidad. En cuanto a la costulación también existe un cierto margen de variabilidad en el número de costillas, que puede variar entre 4 y 8 y cuyo número está normalmente relacionado con el tamaño, desarrollando los ejemplares mayores un mayor número de costillas laterales; en cuanto al número de costillas sobre el bocel, este es más constante encontrándose solamente 3 ejemplares de una muestra de 74 con tres costillas, siendo solamente 2 en el resto.

Discusión: *N. cotteri* es una especie del Toarciense superior, encontrada hasta el momento solamente en la de la Cuenca Lusitánica, que ya fue citada por Choffat y que está presente en diversas secciones de la cuenca.

A pesar de su parecido en el aspecto externo con ciertas especies del género *Soaresirhynchia*, fundamentalmente con *S. minor* sp. nov. descrita en este trabajo, *N. cotteri* presenta características que permiten diferenciarla con facilidad y que remarcan la distancia evolutiva entre los dos géneros. El análisis comparativo realizado de los aparatos braquiales revela que *N. cotteri* posee una crura arcuiforme muy diferente de la de cualquier especie del género *Soaresirhynchia* incluida *S. minor*.

N. cotteri es una especie que se relaciona evolutivamente con otras del género *Nannirhynchia* y que junto con *N. delgadoi* marcan la extinción del mismo en la cuenca lusitánica. La aparición

de esta especie, exclusiva de la cuenca, caracteriza también a otras líneas evolutivas que originan especies, encontradas solamente en la Cuenca Lusitánica, en el Toarciense superior, incapaces de extenderse, probablemente, por la compartimentación que aísla la cuenca.

Ambiente sedimentario: *Nannirhynchia cotteri*, aparece en la cuenca frecuentemente asociada con *Soaresirhynchia renzi* (CHOFFAT in ALMÉRAS, 1994) y *Neozeilleria duartei* sp. nov. en materiales bioclásticos intercalados entre las margas de la Zona Speciosum que proceden de movimientos en masa a favor de pendiente de materiales de zonas menos profundas, así ocurre en las secciones de profundidad intermedia dentro de la rampa. En la parte más distal de la rampa carbonatada, y en niveles menos bioclásticos *Nannirhynchia cotteri* aparece en asociaciones monoespecíficas, como la especie con mayor capacidad de adaptación a ambientes muy distales, con escaso soporte para la fijación; sin embargo, no está presente en las secciones que representan ambientes de profundidad menor, menos distales, como los que afloran en la sección de Porto de Mós.

Distribución: La especie solo ha sido encontrada hasta el momento en la Zona Speciosum de la cuenca Lusitánica.

Orden Terebratulida WAAGEN, 1883

Familia Gibbithyridae MUIR-WOOD, 1965

Subfamilia Psebajithyridinae TCHORSZHEVSKY, 1974

Género *Lusothyris* gen. nov.

Especie tipo: *Lusothyris atlantica* sp. nov.

Diagnosis: Conchas de talla pequeña, contorno longitudinalmente ovalado, equibiconvexo a ventribiconvexo, globoso, comisura frontal de planiplegada a suave y ampliamente sulciplegada, foramen de tamaño medio, permesotírido, redondeado. Umbo con crecimientos secundarios. Placas cardinales cortas, inclinadas hacia la valva dorsal, las bases crurales transversales a ellas, en forma de T en sección, extendiéndose, tanto ventral como, en mayor medida, dorsal-

mente; braquidio corto, con banda transversal ancha, aplanada, con puntas terminales muy cortas.

Diagnosis: Small, lengthwise oval, equibi-convex to ventribiconvex, globose, anterior commissure planiplicate to weakly sulcificate, foramen medium, permesothirid, rounded. Beak with interior secondary growths. Hinge plates short, dorsally inclined, crural bases traverse to them, T-shaped in section, extending, so much ventral as, in more measure, dorsally; brachidium short, with traverse band wide, smoothed, with terminal tips very short.

Descripción: Conchas de contorno longitudinalmente ovalado más o menos elongado según la talla siendo las mayores las más alargadas. Muy globosa, donde generalmente la valva ventral lo es más que la dorsal. Comisura lateral arqueada suavemente, cóncava hacia la valva dorsal, con una mayor flexión en las proximidades de la comisura frontal. Comisura frontal con un pliegue muy amplio que abarca la mayoría de la comisura y que es plano o muy ligeramente surcado.

El umbo es fuerte, masivo, incurvado, casi en contacto anteriormente con la valva dorsal, con aristas redondeadas muy cortas. El sinfitio es prácticamente inapreciable dada la proximidad entre el umbo y la valva dorsal. El foramen posee un tamaño medio comparándolo con el de otros terebratulídeos.

Interiormente presentan collar peduncular claro e impresiones musculares profundas en el nates. El proceso cardinal es bajo y surcado, no existe cavidad umbonal dorsal. Los dientes se insertan lateralmente en las fosetas en las que apenas se desarrollan rebordes externos. Las placas cardinales son cortas y estrechas y están fuertemente inclinadas. El braquidio es corto y estrecho, con banda transversal arqueada.

Discusión: El nuevo género se crea para acoger una serie de ejemplares que no pueden ser incluidos en ninguno de los existentes dado que presentan unas características específicas que los excluyen de los que en principio podrían ser más aptos.

En una primera impresión estos ejemplares recuerdan externamente en su morfología general

a algunos representantes del género *Sphaeroidothyris* BUCKMAN, 1918 como *S. vari*, del Toarciense medio y superior. La morfología externa es, en efecto, la característica de este género y dentro del mismo, salvando las diferencias de tamaño, presentan un evidente parecido con *S. vari*, lo que podría hacer pensar que estamos ante una especie Bajociense, susceptible de ser encuadrada en el género *Sphaeroidothyris*. Sin embargo, la morfología interna difiere claramente de la de este género, lo que impide su inclusión.

Las bases crurales que se observan en los ejemplares seccionados del lote portugués (ver Fig. 57) presentan una característica que las hace notablemente diferentes de las observadas en las especies conocidas del género *Sphaeroidothyris*. Este carácter, puede observarse en unos pocos géneros como *Placothyris* WESTPHAL, 1970, del Jurásico Superior, o *Gibbithyris* SAHNI, 1925 del Cretácico (cfr. BOULLIER, 1976; COOPER, 1983); también se observa una estructura similar en las secciones seriadas de *Goniothyris poleyniensis* (ALMÉRAS, 1971) aunque no en las otras secciones publicadas de ejemplares del género *Goniothyris*.

Aunque la morfología externa es totalmente diferente en lo que se refiere a talla, contorno general o forma del pliegue de las comisuras, en la morfología interna de *Goniothyris polymiensis* (ALMÉRAS, 1971) aparece un carácter diagnóstico, que se considera básico en el nuevo género, que es el de poseer bases crurales en forma de T con respecto a las placas cardinales y más largas hacia la parte dorsal de la concha tal y como se puede apreciar en las secciones seriadas publicadas (ALMÉRAS, 1971, lám. 18, A-B). Esto podría hacer pensar que los ejemplares que se estudian en este trabajo, perteneciesen a alguna especie del género *Goniothyris* BUCKMAN, 1918; sin embargo, salvando esta característica del braquidio, el resto de la morfología interna es diferente; por otra parte en las otras figuras conocidas de secciones seriadas de especies del género *Goniothyris*, no aparecen las cruras en forma de T, no siendo además ésta una característica diagnóstica del género. En definitiva, *Goniothyris* es un género que abarca en su distribución el inter-

valo en que aparece *Lusothyris* gen. nov., pero está formado por especies con características diferentes como mayor talla o contorno triangular alargado, siendo un carácter diagnóstico básico, la presencia de comisuras laterales dorsalmente convexas que no aparecen en los ejemplares estudiados; en todo caso, quizás *G. polymiensis* sea una forma perteneciente al mismo género que el material del Bajociense inferior de Portugal, estando desde luego próxima evolutivamente siguiendo el criterio de considerar la estructura interna como carácter conservativo que permite establecer vínculos evolutivos.

Es necesario hacer referencia a otros dos géneros, en los que también aparecen bases crurales que se extienden dorsalmente, en las secciones seriadas; estando en este caso entera y ampliamente dirigidas hacia la valva dorsal. Se trata de *Karadagella* BABANOVA, 1965 y *Karadagithyris* TCHORSZHEVSKY, 1974. VÖRÖS (1995), publica descripciones y figuraciones de la morfología interna y externa de especies de estos dos géneros del Bathoniense-Calloviense. Se pueden reconocer, en efecto, la similitud en el esquema general del braquidio que se extiende dorsalmente. Muy probablemente, esta conformación general informe de relación evolutiva entre los géneros que la poseen; de todos modos, los citados *Karadagella* y *Karadagithyris*, poseen diferencias en morfología, talla y distribución estratigráfica demasiado abultadas con los ejemplares estudiados como para que estos puedan ser incluidos en alguno de ellos.

Se hace difícil encuadrar este material en cualquiera de los géneros conocidos con estructura interna similar como *Placothyris* WESTPHAL, 1970 o *Gibbithyris* SAHNI, 1925 demasiado distantes en el tiempo y morfológicamente diferentes, tampoco es posible hacerlo en géneros con similar morfología externa, por tener unos caracteres internos diferentes.

Es necesario entonces crear un nuevo género en el que encuadrar estos braquiópodos con bases crurales con sección en forma de T con respecto a las placas cardinales y con braquidio estrecho y corto. El nombre del género, *Lusothyris*, hace referencia a que ha sido encontrado, por primera vez, en la Cuenca Lusitánica.



Figura 55.– *Lusothyris atlantica* sp. nov. Dibujo realizado a partir del ejemplar M.515.1, procedente de la Zona Laeviuscula de la sección de Murtinheira, de medidas: 12,5 mm de anchura, 15,6 mm de longitud y 11,3 mm de espesor.
Figure 55.– *Lusothyris atlantica* sp. nov. Drawing of specimen M.515.1, from the Laeviuscula Zone of the Murtinheira Section. Its dimensions are: 12.5 mm in width, 15.6 mm in length and 11.3 mm in thickness.

Lusothyris atlantica sp. nov.
(Figs. 55-58, Tabla 12)

Se han estudiado un total de 29 ejemplares, todos ellos procedentes de la sección de Murtinheira, en el Cabo Mondego. De ellos, los ejemplares figurados en la descripción de esta especie, los medidos para la realización de la tabla de medidas, así como los seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen la serie tipo y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC. Los 12 ejemplares de la serie tipo se relacionan en el Anexo I.

Tipos: Se designa como tipo de la especie el ejemplar siglado M.521.1, procedente de la Zona Laeviuscula de la Sección de Murtinheira, que aparece figurado en la figura 58.4. Asimismo se designa como paratipo de la especie el ejemplar seccionado, siglado M.521.2, cuyas secciones seriadas se representan en la figura 57 y cuyo molde de escayola aparece fotografiado en la figura 58.2.

Diagnosis: Talla pequeña, contorno longitudinalmente ovalado truncado anteriormente, ventribiconvexo, globoso, comisura frontal planiplegada a suave y ampliamente sulciplegada, foramen de tamaño medio, permesotírido, redondeado. Umbos con crecimientos secundarios. Placas cardinales cortas, estrechas, inclinadas hacia la

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 12)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
14,4	10,5	12,3	1,6	17,3	11,8	14,7	3,5	11,4	7,5	9,95	1,5	1,29	0,97	1,14	0,01	0,74	0,60	0,68	0,02

Tabla 12.– Dimensiones e índices de los ejemplares estudiados de *Lusothyris atlántica* sp. nov.. Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 12.– Dimensions and indices in the studied specimens of *Lusothyris atlántica* sp. nov. (A=width, L=length and E=thickness). Abbreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

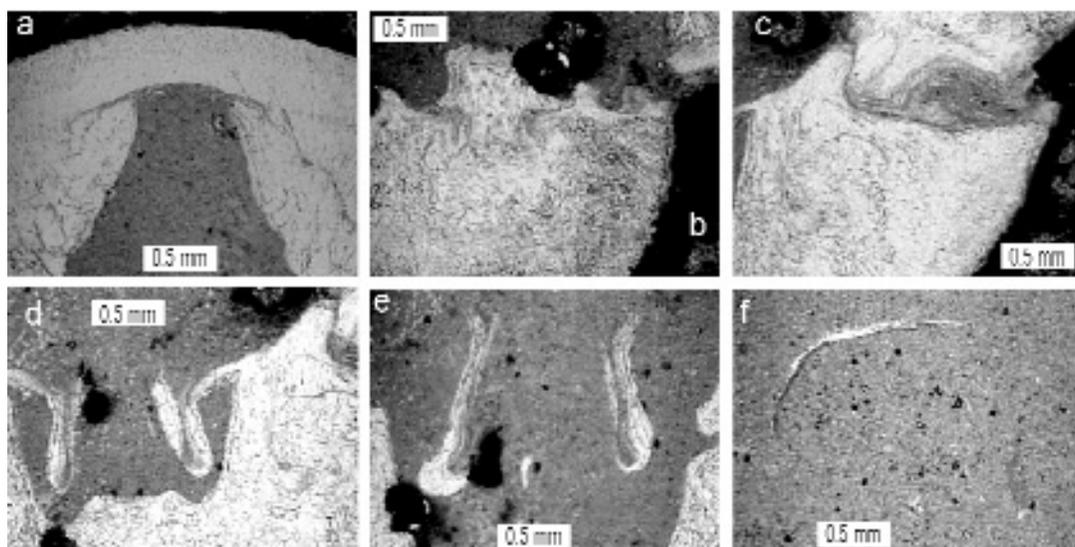
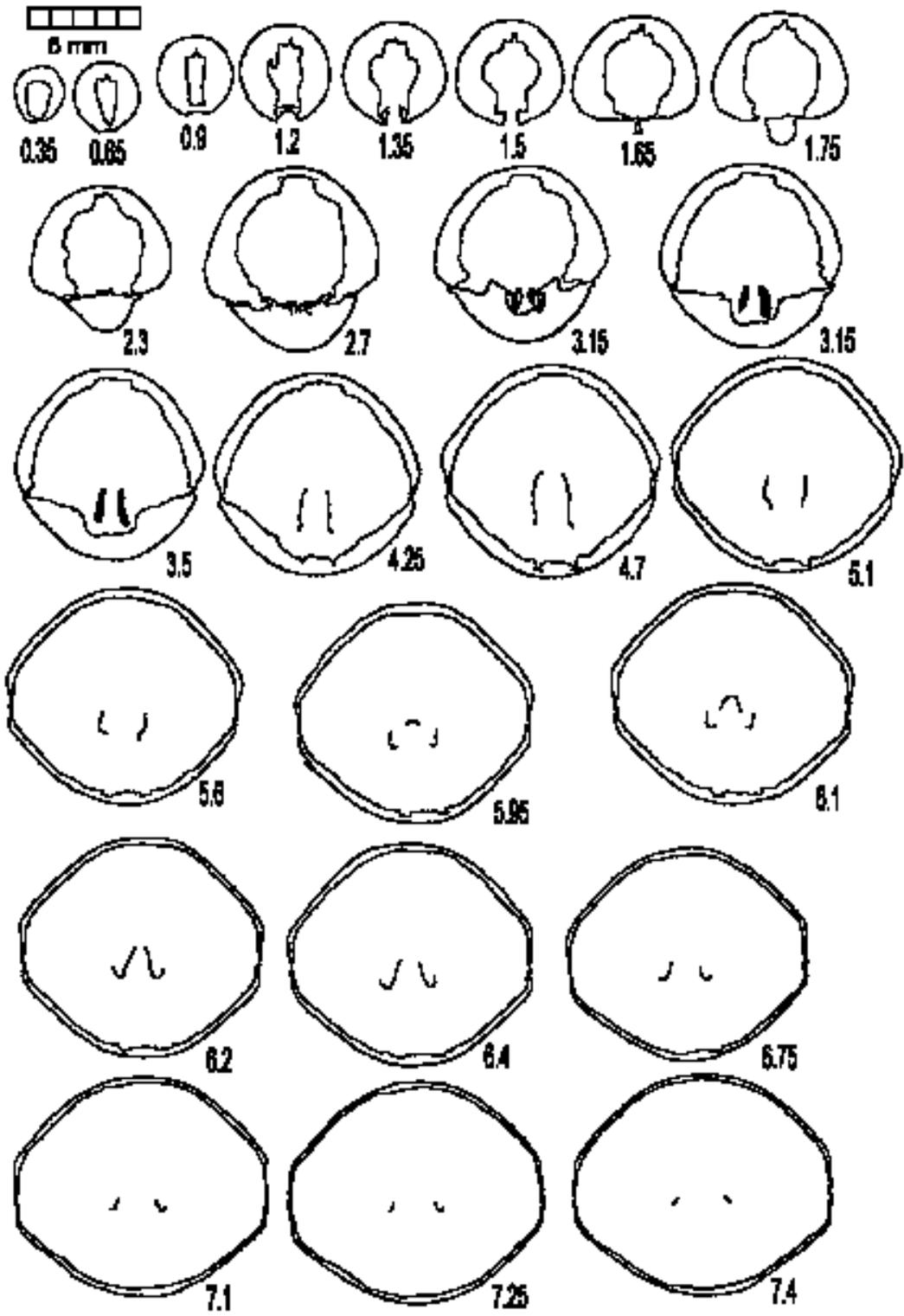


Figura 56.– *Lusothyris atlantica* sp. nov. Microfotografías realizadas a partir de secciones seriadas del ejemplar M.515.1, de la Zona Laeviuscula de la Sección de Murtinheira, que aparece dibujado en la figura 55. a): Vista del nates a 1 mm del ápice mostrando los recrecimientos de la concha en torno a la impresión muscular, se aprecia el crecimiento en capas sucesivas. b): Umbo dorsal a 1,55 mm del extremo mostrando el proceso cardinal. c): Vista de la cavidad umbonal a 2,4 mm, donde se puede apreciar el diente, el dentículo y la foseta accesoria. d): Bases crurales a 2,4 mm del umbo, se pueden apreciar también recrecimientos de la concha sobre las mismas. e): Procesos crurales a 2,8 mm del extremo, todavía con engrosamientos. f): Banda transversal del braquidio a 4,4 mm del extremo, poco antes de su terminación antes de los 4,8 mm.

Figure 56.– *Lusothyris atlantica* sp. nov. Microphotographs of transverse serial sections of specimen M.515.1, from the Laeviuscula Zone of the Murtinheira Section. a): Ventral umbonal cavity at 1 mm from the apex, showing layered internal overgrowth and muscle scar. b): Interior view of the dorsal umbonal cavity at 2,05 mm, showing the cardinal process. c): View of the tooth, denticle and accessory socket at 2.4 mm from the apex. d): Shell overgrowth over the crural bases at 2.4 mm. e): Crural processes at 2.8 mm from the apex, showing shell overgrowth. f): Transverse band of the loop at 4.4 mm from the apex.

Figura 57.– *Lusothyris atlantica* sp. nov. Secciones seriadas del paratipo M.521.2, procedente de la Zona Laeviuscula de la Sección de Murtinheira.

Figure 57.– *Lusothyris atlantica* sp. nov. Transverse serial sections of paratype M.521.2, from the Laeviuscula Zone of the Murtinheira Section.



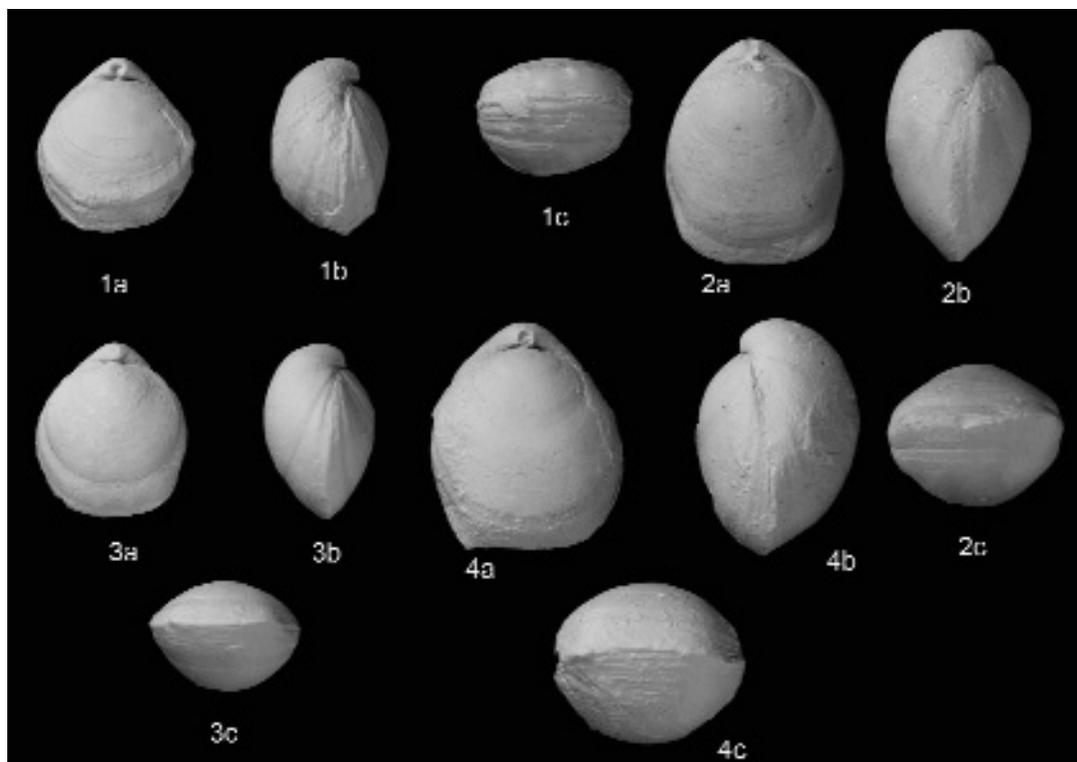


Figura 58.— *Lusothyris atlantica* sp. nov. 1): Ejemplar M.439.2, ejemplar adulto con morfología subpentagonal. 2): Molde de escayola del paratipo M.521.2, cuyas secciones seriadas se representan en la figura 58. 3): Ejemplar M.517.1, juvenil. 4): Ejemplar M.521.1, holotipo de la especie. Todos los ejemplares proceden de la Zona Laeviuscula de la Sección de Murтинheira. (X2).

Figure 58.— *Lusothyris atlantica* sp. nov. 1): Specimen M.439.2, adult with subpentagonal morphology. 2): Plaster cast of paratype M.521.2; whose serial sections are represented in figure 58. 3): Specimen M.517.1. 4): Specimen M.521.1 holotype of the species. All the specimens from the Laeviuscula Zone of the Murтинheira Section. (X2).

valva dorsal, bases crurales transversales a las placas cardinales, con sección en forma de T, dirigidas tanto ventralmente como, sobre todo, dorsalmente; braquidio corto, puntas terminales cortas.

Diagnosis: Small, lengthwise oval truncated anteriorly, ventribiconvex, globose, anterior commissure planiplicate to weakly sulcinate, foramen medium, permesothyridid, rounded. Beak with internal secondary growths. Hinge plates short, narrow, dorsally inclined, crural bases traverse to the hinge plates, T-shaped in section, directed so much ventrally as, mainly, dorsally; brachidium short, terminal tips short.

Morfología externa: Terebratúlido de tamaño pequeño, alcanzando una longitud máxima de 17,3 mm en los ejemplares medidos, con una

media de 14,7 mm; de contorno subpentagonal en ejemplares de menor talla a longitudinalmente ovalado, truncado anteriormente, en los ejemplares mayores; variablemente globoso según la edad pero muy globoso en ejemplares adultos, lo que hace que, siendo el tamaño de la muestra relativamente pequeño, el valor medio para el cociente espesor-longitud sea de 0,68, lo que indicaría que no se trata de ejemplares muy globosos, sin embargo, tal y como se puede observar por los ejemplares figurados de mayor talla, los adultos alcanzan una globosidad muy elevada; ventribiconvexo si bien los ejemplares juveniles pueden ser equibiconvexos; las estrías de crecimiento son prominentes. Las comisuras laterales están curvadas, cóncavas hacia la valva dorsal, inflexionando más fuertemente en la proximidad

del borde anterior para dar lugar a una comisura frontal uniplegada o ligeramente sulciplegada, en todo caso el pliegue es amplio, abarcando casi toda la vista frontal.

El nates es masivo, incurvado, que se estrecha hacia un foramen pequeño, epitirido muy próximo a la valva dorsal, de tal modo que el sinfitio no es apreciable en ninguno de los ejemplares estudiados.

Morfología interna: Fuerte engrosamiento de las valvas a nivel del umbo, quedando solo sin engrosar las zonas de inserción de los músculos; también sobre las bases crurales se produce recrecimiento de la concha, que presenta una estructura en capas. En otras especies de terebratulidos de la sección de Murtinheira, se han observado similares engrosamientos en la concha en la zona del umbo que no aparecen, al menos tan desarrollados, en ejemplares de otras cuencas; este recrecimiento puede ser un carácter de control ambiental, que estando presente en los ejemplares seccionados de Murtinheira podría estar ausente en ejemplares que en el futuro pudieran aparecer en otras áreas. La existencia de estos engrosamientos, que se mantienen en toda la parte posterior de la concha, da lugar a unas profundas impresiones musculares.

Con collar peduncular claro. El proceso cardinal está poco elevado y surcado centralmente. No se ha apreciado cavidad umbonal neta en ninguno de los ejemplares seccionado. Los dientes se insertan lateralmente en las fosetas, no estando desarrollados los rebordes externos de las mismas, los dientes son retenidos por unos rebordes internos que los recubren. Aparecen denticulos y fosetas accesorias.

Placas cardinales inclinadas dorsalmente con ángulo de pendiente creciente hacia la parte anterior. Bases crurales que se extienden tanto hacia el lado peduncular como hacia el dorsal, con forma de T en sección más extensa hacia la parte dorsal. Los brazos crurales son altos, subverticales; la banda transversal es relativamente extensa y las terminaciones crurales cortas, conformando un braquidio corto y estrecho.

Variabilidad: Dentro de lo limitado de la muestra estudiada, se aprecia variabilidad a nivel de tamaños y formas generales. En cuanto a

tamaños existe un rango bastante amplio, de entre 11,8 y 17,3 mm lo que, si bien la muestra incluye algunos juveniles, implica un amplio margen de tallas, existiendo ejemplares adultos (globosos y con varias estrías de crecimiento) de pequeña talla. Las morfologías y sobre todo el contorno son también variables y, teniendo en cuenta solo los ejemplares adultos, la variabilidad en contorno se establecería entre ejemplares de contorno subredondeado o subpentagonal y ejemplares de contorno longitudinalmente ovalado con un truncamiento anterior, situándose los ejemplares del lote entre estas formas extremas.

Las variaciones de forma que implica el desarrollo no se diferencian mucho de las que se pueden observar en cualquier Terebratulido con un aumento gradual en tamaño, globosidad y curvatura de las comisuras.

En lo referente a la morfología interna, en los ejemplares seccionados se ha observado constancia en los caracteres diagnósticos de la especie si bien la arquitectura del braquidio puede variar siendo eso si siempre corto, estrecho y con puntas terminales cortas.

Discusión: La necesidad de crear una nueva especie en la que incluir el lote de ejemplares procedente de la Zona Laeviuscula del Bajociense inferior de Murtinheira surge de la imposibilidad de encuadrarlos en ninguna de las especies próximas en morfología conocidas.

Aunque en principio, el aspecto general de su morfología externa orienta hacia su inclusión en el género *Sphaeroidothyris*, un género que acoge especies de caracteres y forma muy similares a los que presentan los braquiópodos de Murtinheira, que son concretamente muy parecidos a *S. vari*, especie presente en el Toarciense inferior y medio de la cuenca, el análisis de su morfología interna a través de secciones seriadas, que pone de manifiesto las peculiares características de sus placas cardinales, bases crurales y braquidio impide realizar tal atribución a una especie de *Sphaeroidothyris* en la línea de *S. vari*.

No existe ninguna especie descrita conocida que responda a estos caracteres internos y que pudiera encajar razonablemente con los externos y con la distribución estratigráfica de los ejemplares de la sección de Murtinheira. Una estruc-

tura similar se puede observar en las secciones seriadas de *Goniothyris poleyniensis* ALMÉRAS, 1971, una especie con una morfología externa y talla totalmente diferentes de los ejemplares estudiados y que difícilmente podrían encuadrarse bajo esa denominación, aparte de que, como ya se ha comentado, esta especie no parece ser propia del género en el que fue encuadrada por su autor.

Por último, no es posible tampoco situar estos braquiópodos en ninguna de las especies de los géneros que poseen estructura interna similar, *Placothyris* del Jurásico Superior o *Gibbithyris* del Cretácico superior, todas diferentes y muy distantes en el tiempo.

Se hace pues necesario crear una nueva especie que acoja los ejemplares del Bajociense inferior de la región del Cabo Mondego que se debe incluir en un nuevo género fundado en base a los caracteres de la misma por no existir ninguno que con distribución razonablemente próxima pueda hacerlo. El nombre de la nueva especie hace referencia a su hábitat en una rampa abierta a un océano que será el Atlántico.

Distribución: Todos los ejemplares encontrados hasta el momento proceden de la Zona Laeviuscula del Bajociense inferior de la sección de Murtinheira en la región del Cabo Mondego.

Familia Tchegemithyridae TCHORSZHEVSKY, 1972

Subfamilia Lissajousithyridinae COOPER, 1983

Género *Stroudithyris* BUCKMAN, 1918

Especie tipo: *Terebratula pisolithica* BUCKMAN, 1886

Diagnosis (de ALMÉRAS & MOULAN, 1982, p. 186): “Terebratúlidos de talla media a grande, contorno subpentagonal más o menos alargado. Valvas moderadamente convexas, unidas formando un ángulo menor de 90°. Comisuras laterales oblicuas inflexionadas anteriormente hacia la valva dorsal. Comisura frontal sulciplegada sin estado uniplegado inicial. Relieve de la valva peduncular variable. Nates fuerte, corto, erecto, con aristas laterales cortas y redondeadas. Foramen circular grande, epitírido a permesotírido.

Sin espesamientos de la concha en el nates. Sinfitio corto. Proceso cardinal bajo y multidentado. Sin cavidad umbonal. Placas cardinales subhorizontales, mal diferenciadas de los rebordes internos de las fosetas, en forma de bastón, después de U pero con las bases cruales poco elevadas. Dientes cardinales en forma de lengüeta, insertados estrechamente en fosetas profundas; plano de articulación, denticulos y cavidades accesorias presentes. Altura de los procesos cruales: 0.15 a 0.26 del espesor de la concha. Banda transversal más o menos convexa ventralmente, alta y normalmente estrecha. Sin euseptoidio ni impresiones musculares en la cara interna de la concha. Longitud del braquidio siempre inferior a la mitad de la valva dorsal”.

Diagnosis (from ALMÉRAS & MOULAN, 1982, p. 186): “Medium to large terebratulid, subpentagonal more or less lengthened. Valves moderately convex, united forming an angle smaller than 90°. Lateral commissures oblique curved previously toward the dorsal valve. Anterior commissure sulciplecate without state initial uniplicate. Relief of the ventral valve variable. Beak strong, short, erect, with beak ridges short and rounded. Foramen rounded, large, epithyridid to permesothyridid. Without thickenings of the shell in the umbo. Symphitium short. Cardinal process low and jagged. Without umbonal cavity. Hinge plates subhorizontal, not well differentiated of the inner socket ridges, in cane form, after U-shaped but with the bases not very high. Cardinal teeth distally extended, inserted closely in deep socket; articulation plan, denticles and accessory cavities present. Height of the crural process: 0.15 to 0.26 of the thickness of the shell. Traverse band more or less ventrally convex, high and usually narrow. Without euseptoidium neither muscular impressions in the internal face of the shell. Longitude of the brachidium always inferior to the half of the dorsal valve”.

Discusión: El género *Stroudithyris* BUCKMAN, 1918, es un género similar a *Ptyctothyris* BUCKMAN, 1918 que ha sido citado hasta el momento en Inglaterra y Francia para el Aaleniense superior-Bathonense superior, siendo su morfología interna y externa efectivamente parecidas. Las características diferenciales de

Stroudithyris son su suave sulcificación, su menor globosidad y su foramen más pequeño. De acuerdo con las secciones de *Ptyctothyris* publicadas por ALMÉRAS & MOULAN (1988), dada la variabilidad que aparece en la estructura interna de los miembros del género *Stroudithyris*, no resulta aconsejable realizar una diferenciación en base a los caracteres internos ya que la proximidad es grande.

El género *Monsardithyris*, ALMÉRAS, 1971, incluye también terebratúlidos de características similares pero es distinguible por el modelo del plegamiento frontal de la concha que en el caso de *Monsardithyris* consiste en una planoplicación y en el de *Stroudithyris* en una poco profunda sulcificación. Por otra parte, *Monsardithyris* suele presentar especies con la valva dorsal más globosa que las que suelen aparecer en *Stroudithyris*, donde la globosidad suele afectar a la parte posterior de la concha, donde se concentra la mayor parte del volumen del organismo.

Stroudithyris stephanoides ALMÉRAS &
MOULAN, 1982
(Figs. 59-60)

- 1947 *Terebratula submaxilata* DAVIDSON – CHOFFAT, p. 21, lám. 6, figs. 6-12.
 1982 *Stroudithyris stephanoides* nov. sp. – ALMÉRAS & MOULAN, p. 210, lám. 15, figs. 4-6, lám. 16, figs. 1-11, lám. 17, figs. 1-8
 1984 *Stroudithyris stephanoides* ALMÉRAS & MOULAN – GARCÍA JORAL & GOY, p. 57, fig. 2.
 1986 *Stroudithyris stephanoides* ALMÉRAS & MOULAN – GARCÍA JORAL, p. 179, lám. 5, figs. 10-11, lám. 5, figs. 1-8, lám. 7, figs. 1-4.
 1990 *Stroudithyris stephanoides* ALMÉRAS & MOULAN – GARCÍA JORAL *et al.*, p. 1, fig. 6.
 1996 *Stroudithyris stephanoides* ALMÉRAS & MOULAN – ALMÉRAS *et al.*, p. 164, lám. 4, figs. 1-13.
 2000a *Stroudithyris stephanoides* ALMÉRAS & MOULAN – ALMÉRAS & FAURÉ, pp. 92-93, lám. 9, fig. 18.

Se han estudiado 7 ejemplares procedentes en su totalidad de la sección de Póvoa, en la región de Tomar. De ellos, los dos ejemplares figurados en la descripción de esta especie, así como el seccionado para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujadas, constituyen la serie tipo y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC.

Los 3 ejemplares de la serie tipo se relacionan en el Anexo I.

Tipo: Ejemplar figurado por ALMÉRAS & MOULAN (1982, lám. 16, fig. 3) procedente de la zona Insigne del Toarciense superior de Cuers (Var, Francia).

Diagnosis (de ALMÉRAS & MOULAN, 1982, p. 211): “Talla media a grande. Contorno subpentagonal alargado, con ángulos más o menos marcados. Ángulo agudo de unión de las valvas, de convexidad media. Comisura frontal bastante precoz y fuertemente sulciplegada. Dos surcos marcados en la valva ventral encuadran una quilla que no llega de todas maneras hasta el nates. Nates fuerte, corto, incurvado en ángulo recto. Gran foramen circular, epitírido a permesotírido. Caracteres internos de *Stroudithyris*”.

Diagnosis (from ALMÉRAS & MOULAN, 1982, p. 211): Medium to long, subpentagonal lengthened, with angles more or less marked. Acute angle of union of the valves, medium convexity. Anterior commissure precocious and strongly sulciplecate. Two distinct surcus in the ventral valve frame a keel that disappear before the umbo. Beak strong, short, incurved in 90° angle. Foramen circular, great, epithyridid to permesothyridid. Internal characters of Stroudithyris”.

Morfología externa: Los ejemplares encontrados en la sección de Póvoa presentan tamaño grande cuya longitud oscila entre 24,7 y 32,5 mm, de contorno subpentagonal que es más alargado en los ejemplares mayores; moderadamente globoso a globoso, con valores del cociente espesor-longitud entre 0,58 y 0,75. Concha equibiconvexa. Las comisuras laterales están curvadas siendo la mayor inflexión en la parte anterior. La comisura frontal está netamente sulciplegada reflejando pliegues en la valva dorsal y un surco central que se extienden por la parte anterior, sin notarse ya al alcanzar la mitad de la concha; en la valva ventral el sulciplegamiento se traduce en la aparición de una quilla poco notoria entre dos surcos que afectan a la parte anterior de la concha.

El nates es voluminoso, fuerte, incurvado hasta ponerse prácticamente en contacto con la valva dorsal, existen aristas redondeadas, que desaparecen como tales cerca del foramen. El

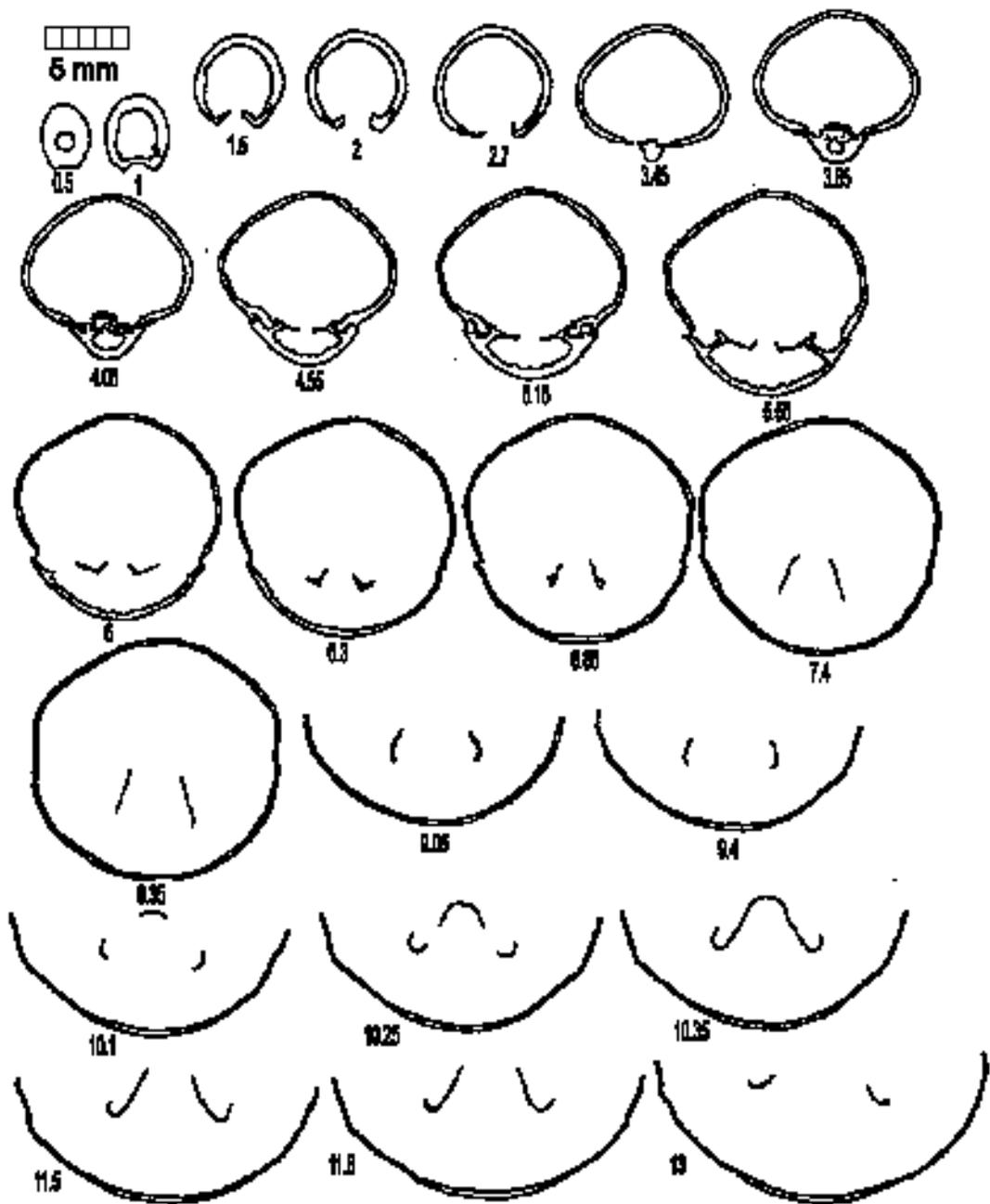


Figura 59.- *Stroudithyris stephanoides* ALMÉRAS & MOULAN, 1982. Secciones seriadas del ejemplar PO.596.2, procedente del Toarciense superior de la sección de Póvoa.

Figure 59.- *Stroudithyris stephanoides* ALMÉRAS & MOULAN, 1982. Transverse serial sections of specimen PO.596.2, from the upper Toarcian of the Póvoa section.

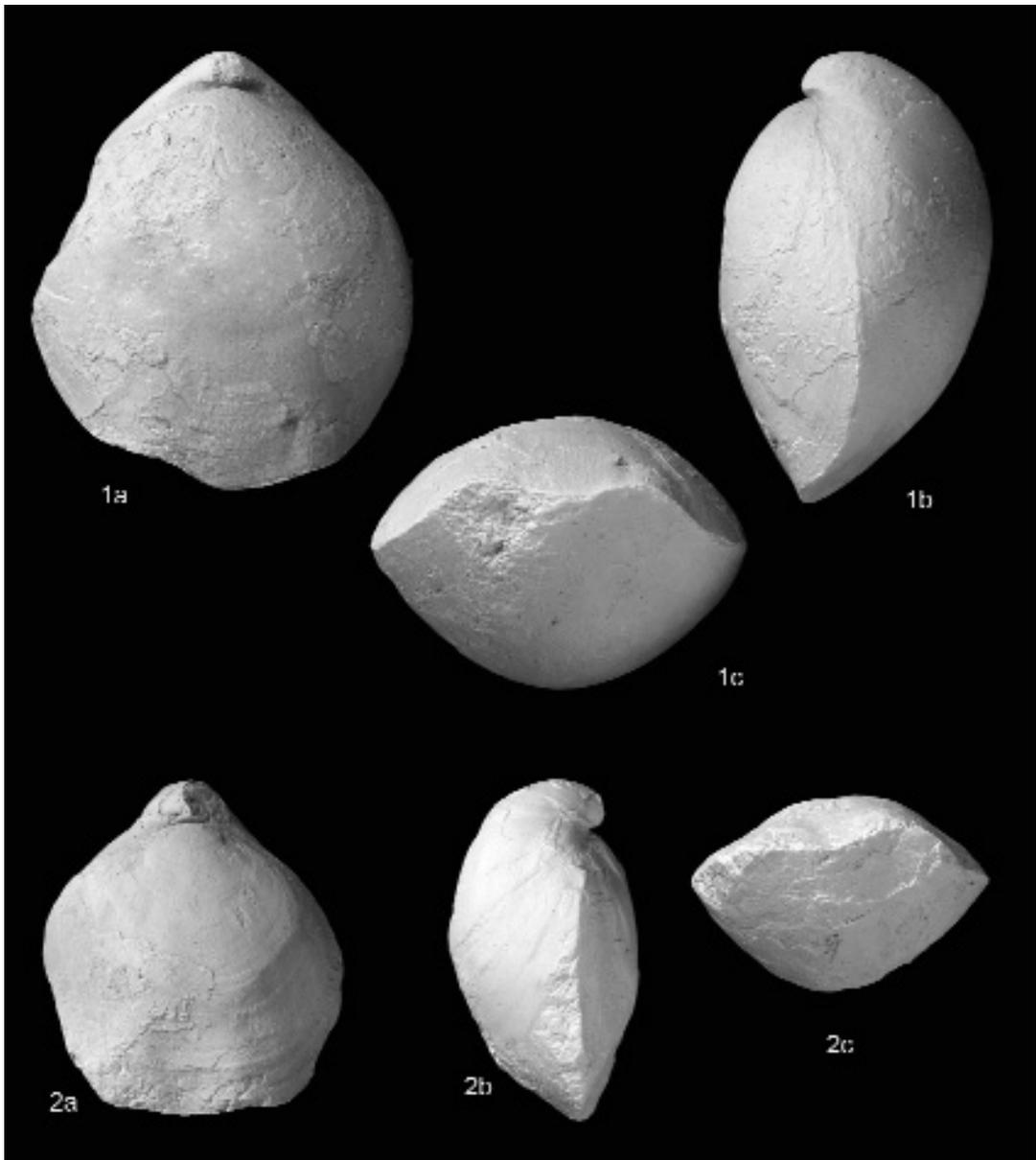


Figura 60.– *Stroudithyris stephanoides* ALMÉRAS & MOULAN, 1982. 1): Ejemplar PO.593.1, del Toarciense superior de la sección de Póvoa. 2): Ejemplar PO.593.3, de la misma procedencia que el anterior. (X2).

Figure 60.– *Stroudithyris stephanoides* ALMÉRAS & MOULAN, 1982. 1): Specimen PO.593.1, from the upper Toarcian of the Póvoa Section. 2): Specimen PO.593.3, from the same levels as the previous one. (X2).

foramen es grande, permesotírido; el sinfitio, muy estrecho, no es apreciable.

Morfología interna: Collar peduncular presente, proceso cardinal poco elevado, surcado primero, convexo hacia el lado ventral luego,

multidentado; la cavidad umbonal está presente si bien es reducida. Los dientes se insertan en fosetas, cuya base está inclinada, retenidos por rebordes interno y externo, estando el interno claramente más desarrollado. Denticulos y fosetas

accesorias presentes.

Las placas cardinales son al principio horizontales con respecto al plano de articulación de la concha, inclinándose luego dorsalmente, formando con las bases crurales una estructura angulada con sección en forma de L abierta; los procesos crurales están inclinados divergiendo dorsalmente.

El braquidio es relativamente ancho y moderadamente largo, con las puntas acanaladas. La banda transversal es arqueada en sección.

Variabilidad: El lote se muestra bastante homogéneo, las diferencias más apreciables entre los ejemplares se expresan en las tallas y la morfología general, manteniéndose el modelo de plegamiento bastante uniforme.

El margen de tallas entre 24,7 y 32,5 mm es bastante significativo, mostrando los ejemplares pequeños morfología adulta. Con respecto al contorno general, las formas encontradas varían de contorno subpentagonal poco elongado antero-posteriormente al contorno longitudinalmente ovalado. En la figura 60 se muestran dos ejemplares que recogen esta variación.

Ambiente sedimentario: La especie parece ser relativamente selectiva en cuanto a los requerimientos ambientes, apareciendo solo en sedimentos depositados en ambientes muy someros, relativamente energéticos, bien oxigenados e iluminados. Ha fosilizado en calizas claras, fuertemente bioclásticas ricas en corales solitarios, grandes moluscos y equinodermos.

Discusión: *S. stephanoides* es una especie ampliamente estudiada que, a juzgar por las descripciones y figuraciones publicadas de la misma, muestra una morfología interna y externa sumamente variable. A pesar de ello es distinguible de especies próximas del mismo género, fundamentalmente *S. infraoolithica*, más antigua en el registro sedimentario y con un plegamiento más suave, menor espesor relativo y menor curvatura del umbo y *S. pisolithica*, una especie aalenense con una relación longitud-anchura más baja y también con un umbo menos incurvado que no se aproxima a la valva dorsal tanto como en *S. stephanoides*.

La especie se ha encontrado desde el siglo XIX en las diversas secciones estudiadas en la

región de Tomar y ejemplares de la zona fueron ya figurados por CHOFFAT (1947) entonces con el nombre de *Terebratula submaxillata* DAVIDSON y desde entonces se ha venido contrastando la presencia de la especie en el Toarciense superior de la zona (ALMÉRAS & MOULAN, 1982; ALMÉRAS, 1996)

No ofrece dudas pues la atribución a esta especie, del lote de ejemplares recogido ahora en el Toarciense superior de la sección de Póvoa, y cuyo estudio se incluye en este trabajo con el objeto de completar la visión global de la cuenca y su diversidad biológica que tiene implicaciones paleoecológicas y paleogeográficas. Las implicaciones paleoecológicas permiten relacionar las diferentes especies con sus ambientes y su distribución, en función de ellos por distintos sectores de la cuenca, en el caso de *Stroudithyris stephanoides* se trata de una especie distribuida exclusivamente por los ambientes más someros, relativamente energéticos de las zonas más proximales de la cuenca. Las implicaciones paleogeográficas permiten contrastar la distribución de las especies de la cuenca con las de las cuencas próximas y en el caso de *Stroudithyris stephanoides* se trata de la última especie de amplia distribución geográfica que se ha encontrado en la Cuenca Lusitánica, cuyos ambientes someros presentan la fauna típica de la denominada Bioprovincia Española.

Distribución: La especie está presente en el Toarciense superior y base del Aalenense de las cuencas mediterráneas de Francia, Pirineos catalanes, Cordillera Ibérica, Argelia y en los sedimentos de ambientes someros de la Cuenca Lusitánica que afloran en la región de Tomar, donde se ha reconocido en las Zonas Speciosum, Meneghinii y en la base de la Zona Aalenensis.

Stroudithyris hoffati sp. nov.
(Figs. 61-64, Tabla 13)

1947 *Terebratula infra-oolithica* DESLONGCHAMPS – CHOFFAT, p. 21, lám. VI, figs. 16-18.

Se han estudiado 159 ejemplares de la especie que han aparecido en su totalidad en el Bajociense inferior de la región del Cabo Mondego, en las secciones de Monte Redondo y

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 25)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
29	7,9	15,4	20,8	21,5	7,2	15,1	15,5	13,6	3,75	9,3	6,3	1,20	0,91	1,06	0,07	0,67	0,50	0,57	0,002

Tabla 13.– Dimensiones e índices de los ejemplares estudiados de *Stroudithyris choffati* sp. nov.. Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 13.– Dimensions and indices in the studied specimens of *Stroudithyris choffati* sp. nov. (A=width, L=length and E=thickness). Abbreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

Murtinheira. De ellos, los ejemplares figurados en la descripción de esta especie, los medidos para la realización de la tabla de medidas, así como los seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen la serie tipo y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC. Los 25 ejemplares de la serie tipo se relacionan en el Anexo I.

Tipos: Se designa como holotipo de la especie, el ejemplar siglado M.401.1 procedente de la sección de Murtinheira que ha aparecido en materiales del Bajociense inferior (Zona Laeviuscula), fotografiado en la figura 64.3. Se designa además como paratipo el ejemplar siglado M.391.1, de la misma Zona y sección, cuyo molde en escayola aparece fotografiado en la figura 63.2 y dibujado en la figura 61; este ejemplar fue seccionado, representándose las secciones en la figura 63.

Diagnosis: Conchas de tamaño medio, de contorno redondeado a subpentagonal, moderadamente globosa, más en la parte posterior de la valva peduncular, comisura lateral curvada, comisura frontal muy elevada, suave y ampliamente sulciplegada. Umbo fuerte con aristas redondeadas muy cortas, foramen redondeado de tamaño medio, de permesotirido a epitirido, Sinfitio muy estrecho. Collar peduncular claro, placas deltoidales unidas; proceso cardinal bajo, multidentado, con dos lóbulos separados por una depresión central en la parte posterior, sin cavidad umbonal; placas cardinales de superficie plana, ligeramente inclinadas hacia la valva dorsal; dientes aplanados, foseta de base subhorizontal con los rebordes internos bien desarrollados extendiéndose sobre los dientes; cavidad denticular, denticulos y fosetas accesorias presentes; braquidio largo, con las puntas ampliamente acana-

ladas, divergentes, procesos cruales moderadamente altos, banda transversal extensa, poco elevada y ampliamente curvada.

Diagnosis: Medium, rounded to subpentagonal, moderately globose, more in the later part of the peduncular valve, lateral commissure curved, anterior commissure very high, weakly sulciplecate. Beak strong with rounded beak ridges, rounded medium foramen, permesothyriddid to epithyriddid, symphytium very narrow. Peduncular collar distinct, deltidial plates conjunct; cardinal process low, jagged, with two lobes separated by a central depression in the posterior part, without umbonal cavity; hinge plates with flat surface, slightly dorsally inclined; smoothed teeth, socket with subhorizontal base, with the inner socket ridges well developed extending over the teeth; denticular cavity, denticles and accessory socket present; brachidium long, with tips broadly grooved, divergent, crural processes moderately high, traverse band exten-



Figura 61.– *Stroudithyris choffati* sp. nov. Dibujo realizado a partir del ejemplar M.391.1, procedente de la Zona Laeviuscula de la sección de Murtinheira. Sus dimensiones son: 19,5 mm de anchura, 21 mm de longitud y 12,5 mm de espesor.

Figure 61.– *Stroudithyris choffati* sp. nov. Drawing of specimen M.391.1 from the Laeviuscula Zone of the Murtinheira Section. Its dimensions are: 19.5 mm in width, 21 mm in length and 12.5 mm in thickness.

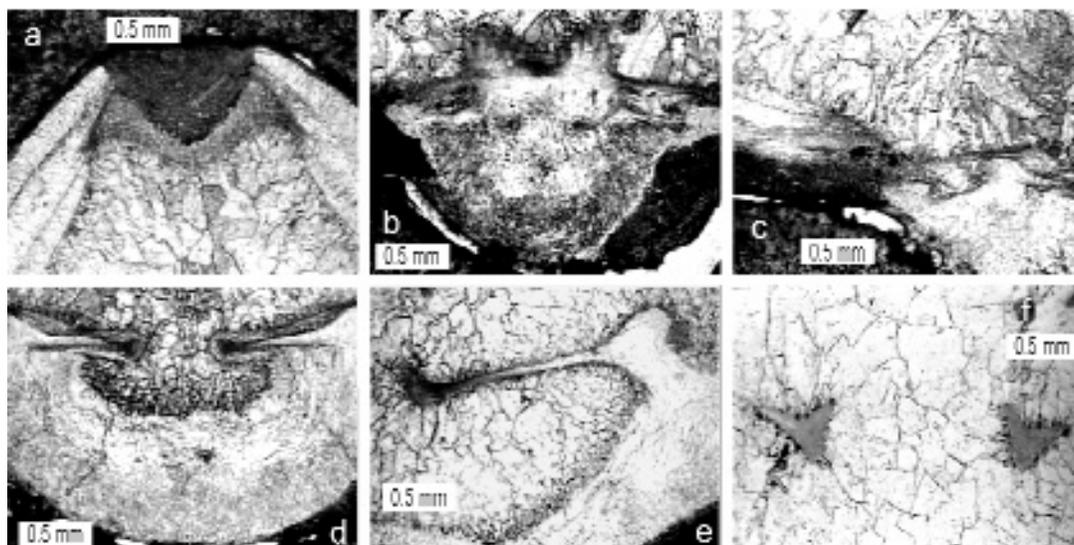


Figura 62.— *Stroudithyris choffati* sp. nov. Microfotografías de secciones del ejemplar M.391.1, de la Zona Laeviuscula de la sección de Murtinheira. a): vista a nivel del nates mostrando el collar peduncular a 1,5 mm del extremo de la concha. b): El umbo dorsal con el proceso cardinal inicialmente surcado y dentado a 2,85 mm del ápice. c): Articulación a 2,95 mm. d): Placas cardinales a 3,25 mm, se puede apreciar el engrosamiento de la valva que afecta también a las placas cardinales. e): Una de las placas cardinales y la base crural correspondiente a 3,95 mm del ápice. f): Procesos crurales a 4,3 mm del umbo.

Figure 62.— *Stroudithyris choffati* sp. nov. Microphotographs of transverse serial sections of specimen M.391.1, from the Laeviuscula Zone of the Murtinheira Section. a): Ventral umbo at 1.5 mm from the apex, showing pedicle collar. b): Dorsal umbo at 2.85 mm, showing cardinal process. c): Hinge area at 2.95 mm from the apex. d): Shell overgrowth affecting the hinge plates at 3.25 mm. e): Hinge plate and crural base at 3.95 mm from the apex. f): crural processes at 4.3 mm from the apex.

sive, not very high, broadly curved.

Morfología externa: Conchas de talla media, con numerosas líneas de crecimiento, el margen de tallas es muy amplio de entre 7,2 y 21,5 mm en medidas de longitud; esta amplia variabilidad dimensional hace que, al hallar la varianza de las medidas de los ejemplares del lote, aparezcan valores muy altos, de 20,8 para la anchura cuyo valor medio es de 15,4. Biconvexas con la valva peduncular bastante más globosa que la dorsal, si bien la globosidad es baja como prueban el valor medio del cociente entre espesor y longitud inferior a 0,6. El contorno es de redondeado a subpentagonal, predominado en los ejemplares de menor talla el contorno redondeado, con valores del cociente entre longitud y anchura próximos a 1 o ligeramente inferiores y, en los ejemplares de mayor talla, el contorno subpentagonal o longitudinalmente elongado, con valores del cociente entre longitud y anchura de 1 o superiores, siendo esta la morfología más característica de los individuos adultos.

La comisura frontal está amplia y suavemente sulciplegada y muy elevada en individuos adultos, la comisura lateral está curvada, inflexionando en la parte anterior de la concha y elevándose dorsalmente hasta la posición sumamente elevada de la comisura frontal. La elevación de la comisura frontal es una buena característica diagnóstica específica ya que esta obtusificación no está tan marcada en otras especies del género.

Umbo corto, masivo, incurvado con foramen de tamaño medio permesotírido, atrito que oculta casi totalmente el sinfitio. Las aristas laterales están en general poco marcadas y apenas se aprecian en los ejemplares de menor talla.

Morfología interna: Collar peduncular claro y bien desarrollado, placas deltoidales unidas, sinfitio muy estrecho pero que en general se puede apreciar en los ejemplares bien conservados. Se aprecia engrosamiento de las valvas en la zona del umbo por recrecimiento de la concha en el interior.

El proceso cardinal es bajo, forma dos lóbulos

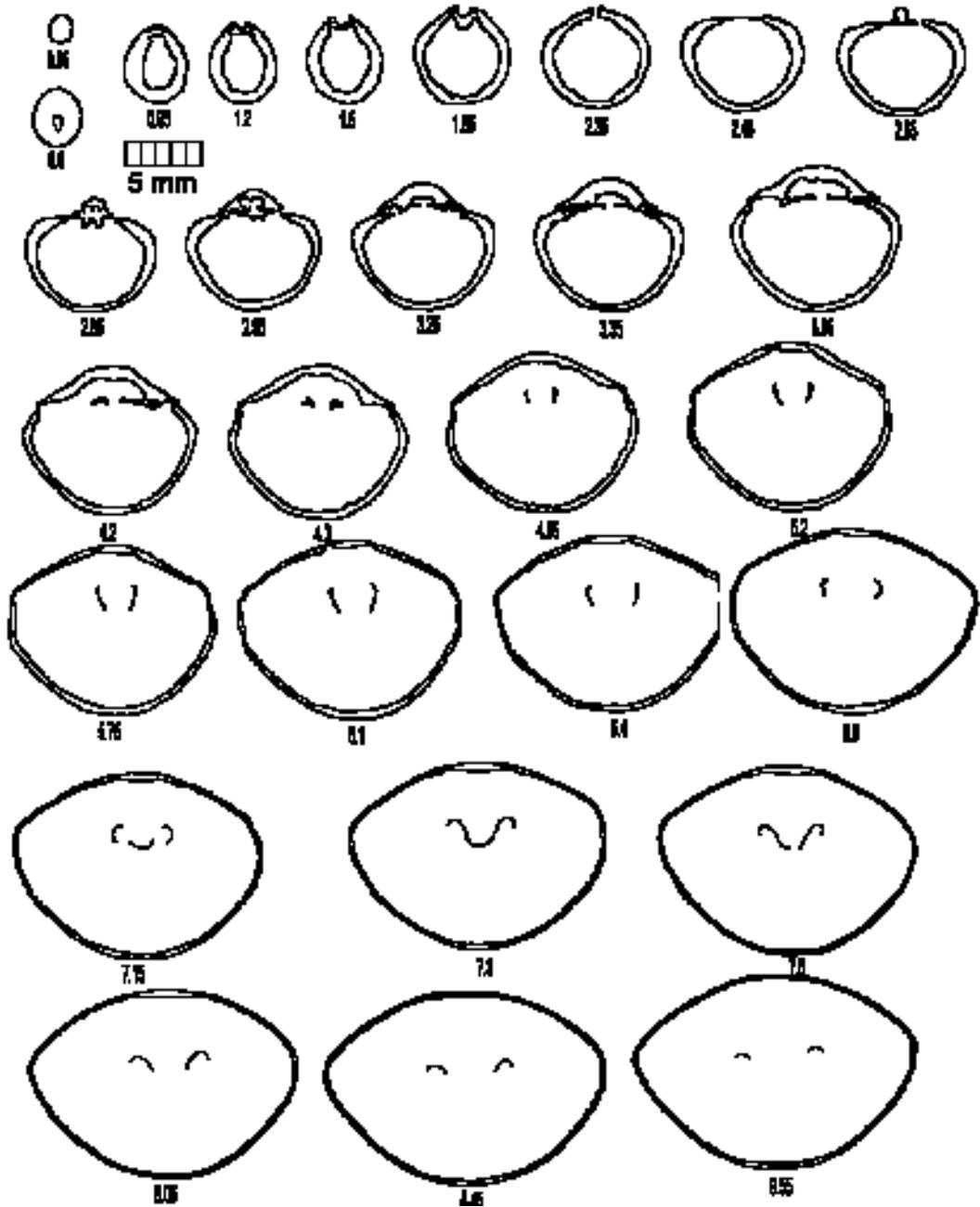


Figura 63.– *Stroudithyris choffati* sp. nov. Secciones seriadas del paratipo M.391.1, de la Zona Laeviuscula de la Sección de Murтинheira.

Figure 63.– *Stroudithyris choffati* sp. nov. Transverse serial sections of paratype M.391.1, from the Laeviuscula Zone of the Murтинheira Section.

muy elevados separados por una depresión central en la parte posterior atenuándose esta topografía en la anterior. La concha está engrosada en la zona del umbo y no aparece cavidad umbonal. Las placas cardinales son planas o ligeramente cóncavas, estando ligeramente inclinadas hacia la valva dorsal. Los dientes aplanados dorsoventralmente se insertan en una foseta cuya base es subhorizontal con los rebordes internos bien desarrollados extendiéndose sobre los dientes; están presentes la cavidad denticular, los dentículos y las fosetas accesorias.

El braquidio es largo, alcanzando el 43% de la longitud de la concha en el ejemplar seccionado, con las puntas ampliamente acanaladas, divergentes, que alcanzan en su parte más distal aproximadamente la tercera parte de la anchura máxima del organismo. Los procesos crurales son moderadamente altos y la banda transversal extensa, poco elevada y ampliamente curvada.

Variabilidad: La variabilidad de la especie, en el lote de ejemplares estudiados, que procede en su integridad de los sedimentos de la Zona Laeviuscula del Cabo Mondego, es grande a nivel dimensional existiendo una amplia variedad de tallas, tal y como se puede comprobar en la Tab. 12, donde podemos observar los elevados valores de la varianza sobre todo en las medidas de longitud y anchura. Se debe tener en cuenta que se trata de una muestra donde se entremezclan individuos en diferentes estados de crecimiento y individuos adultos, con múltiples líneas de crecimiento de diferentes tallas, es decir existe una variabilidad real en la muestra. Por otra parte, al fosilizar los ejemplares predominantemente en niveles margosos, que han sufrido una fuerte compactación, muchos ejemplares de gran talla se encuentran deformados no pudiendo tomarse sus medidas aumentando este factor la proporción de ejemplares pequeños, que sufren menos la deformación, medidos.

La variabilidad en formas observada, recoge la trayectoria ontogénica que aparece siempre en *Stroudithyris*, con individuos juveniles de contorno redondeado, aplanados, y con la comisura frontal débilmente plegada, hacia individuos más globosos, sulciplegados y de contorno subpentagonal. Dentro de los individuos adultos, la varia-

bilidad abarca desde las formas alargadas longitudinalmente como la que presenta el holotipo de la especie, a formas más subpentagonales-redondeadas como la que se aprecia en el paratipo.

Por lo demás, otras características como la curvatura del el umbo, el tamaño y posición del foramen, el modelo de plegamiento de las comisuras laterales y frontal o la aparición tardía de la sulcificación son bastante constantes en ejemplares adultos estudiados. La variabilidad en los caracteres internos no ha podido ser estudiada porque solamente se ha seccionado un ejemplar pero cabe esperar el grado de variabilidad relativamente elevado que es frecuente en terebratúlidos.

Discusión: Los únicos ejemplares de *Stroudithyris choffati* sp. nov. citados hasta el momento, de los que se tenga certeza de que pertenecen a la especie, son los figurados por CHOFFAT (1947, p. 21, lám. 6, figs. 16-18) como *Terebratula infra-oolithica* DESLONGCHAMPS; estos ejemplares fueron recogidos en la Zona Sauzei de la Sección de Monte Redondo, donde también se han recogido ahora algunos ejemplares. En la revisión del género *Stroudithyris* que realizan ALMÉRAS & MOULAN (1982), incluyen en este género de BUCKMAN *Stroudithyris infraoolithica*. Evidentemente CHOFFAT había encontrado afinidades morfológicas entre sus ejemplares del Bajociense inferior y las características externas de *Stroudithyris infraoolithica*, una especie que también presenta una sulcificación suave, globosidad moderada y foramen de tamaño medio. Pero el desfase temporal de los ejemplares del Cabo Mondego con *Stroudithyris infraoolithica* es demasiado grande, aparte de las diferencias morfológicas que se pueden encontrar, al realizar un estudio comparativo; ya GARCÍA JORAL (1986), al revisar esta especie y describir ejemplares de la Cordillera Ibérica, saca de *Stroudithyris infraoolithica* los ejemplares de CHOFFAT.

Estos ejemplares deben sin embargo incluirse, por sus caracteres morfológicos, en el género *Stroudithyris* pero no en la especie del Toarciense superior, no habiéndose descrito hasta el momento una especie del género con las características de *S. choffati* que incluya o se aproxime en su

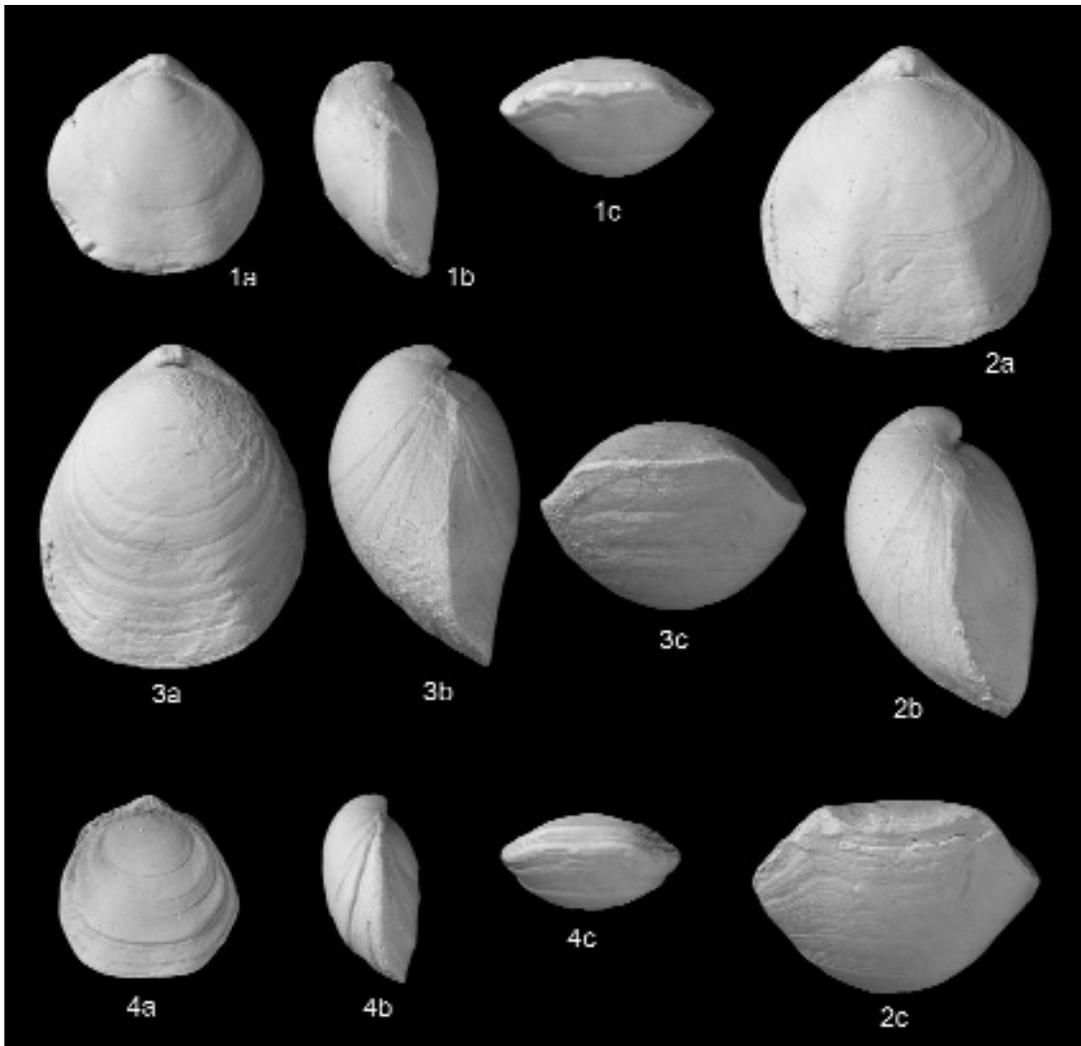


Figura 64.— *Stroudithyris choffati* sp. nov. 1): Ejemplar M. 387.1, procedente de la Zona Discites de la sección de Murtinheira. 2): Molde de escayola del ejemplar M.391.1, de la Zona Laeviuscula de la sección de Murtinheira, paratipo de la especie. 3): Ejemplar M.401.1, de la Zona Laeviuscula de la sección de Murtinheira, holotipo de la especie. 4): Ejemplar M.404.7, de la Zona Laeviuscula de la sección de Murtinheira, que muestra rasgos juveniles. (X2).

Figure 64.— *Stroudithyris choffati* sp. nov. 1): Specimen M. 387.1, from the Discites Zone of the Murtinheira Section. 2): Plaster cast of paratype M.391.1, from the Laeviuscula Zone of the Murtinheira Section. 3): Specimen M.401.1, holotype of the species, from the Laeviuscula Zone of the Murtinheira Section. 4): Specimen M.404.7, with juvenile features, from the Laeviuscula Zone of the Murtinheira Section. (X2).

distribución al Bajociense inferior. La más próxima por distribución estratigráfica y morfología es *Stroudithyris pisolithica*, cuya distribución en Inglaterra, Francia, Austria, y el Norte de África alcanza el Aalenense medio. Pero *Stroudithyris pisolithica* no es un taxón que pueda acoger el material del Bajociense inferior portugués ya que

es una especie caracterizada por una sulcificación muy marcada, que origina un surco claro en la valva dorsal y una quilla también evidente, flanqueada por dos surcos, en la peduncular; posee además un umbo voluminoso con un foramen bastante mayor del que suele aparecer en *S. choffati*.

Existen géneros afines en morfología que podrían acoger a esta especie; entre ellos está el género *Ptyctothyris* BUCKMAN, 1918 pero se trata de un género caracterizado por una fuerte y profunda sulcificación con pliegues agudos y que se acompaña de dos crestas separadas por un profundo surco en la valva dorsal y por una quilla peduncular individualizada por dos surcos laterales. En *S. choffati* esta sulcificación es muy suave como en las demás especies del género *Stroudithyris*. Por otra parte, el género *Lophrothyris* BUCKMAN, 1918 tampoco parece indicado para los ejemplares objeto de estudio ya que el género incluye según la descripción original conchas uniplegadas que pueden ser raramente sulciplegadas pero no, como en el material estudiado, constante y claramente sulciplegadas. En el género *Monsardithyris* ALMÉRAS, 1971, se han incluido algunas especies que guardan cierto parecido con los ejemplares de Portugal y concretamente *M. cortonensis* (BUCKMAN, 1882) y *M. luobensis* ALMÉRAS & MOULAN, 1988, presentan distribución coincidente; de todos modos las especies del género *Monsardithyris* presentan comisura frontal planoplegada y un umbo fuerte y grande con un foramen también grande que no aparece en el material estudiado.

No existiendo ninguna especie en la que se puedan encuadrar los ejemplares encontrados en el Bajociense inferior de la región del Cabo Mondego, se crea la nueva especie *Stroudithyris choffati*, cuyo nombre está dedicado a Paul Choffat, el padre de la paleontología en Portugal, uno de los grandes investigadores de la historia de la Paleontología y, por otra parte, la primera persona que recogió y estudió ejemplares de la especie en la cuenca.

Ambiente sedimentario: La especie aparece asociada a sedimentos depositados en un ambiente de lóbulo de recepción de materiales procedentes de movimientos en masa en la pendiente distal de la rampa carbonatada; asociada a sedimentos depositados en aguas relativamente profundas, con abundante materia orgánica carbonosa microparticulada, en niveles fuertemente bioturbados por pistas de gusanos sedimentívoros, siendo frecuente en niveles con condensaciones de fauna.

Distribución: La especie ha sido encontrada hasta el momento en el Bajociense inferior, en las Zonas Discites, Laeviuscula y Sauzei de la región del Cabo Mondego en la Cuenca Lusitánica.

Subfamilia Loprothyridinae COOPER, 1983

Género *Lophrothyris* BUCKMAN, 1918

Especie tipo: *Lophrothyris lophus* BUCKMAN, 1918

Diagnosis (de ALMÉRAS, 1971, p. 357): “Talla pequeña a media. Morfología biconvexa, a veces esferoidal. Aspecto anterior trilobado. Nates corto, incurvado, con o sin aristas laterales. Sinfitio poco o nada expuesto. Foramen circular, casi atrito a elíptico labiado, permesotírido a epítírido. Comisuras laterales desviadas ventralmente, después extraordinariamente recurvadas hacia la valva dorsal. Comisura frontal uniplegada-redondeada muy elevada (obtusificación) con sulcificación ulterior raras veces sobre el pliegue frontal. Impresiones musculares largas, estrechas y divergentes. Collar peduncular. Proceso cardinal elevado anteriormente. Sin cavidad umbonal posterior. Placas cardinales en forma de V, bien separadas de los rebordes internos de las fosetas y de las bases crurales. Fosetas profundas. Dentículos y plano de articulación presentes. Banda transversal ojival, engrosada. Longitud del braquidio = 0,5, sin euseptoidio”.

Diagnosis (from ALMÉRAS, 1971, p. 357): “Small to medium. Biconvex morphology, sometimes spherical. Anteriorly trilobate. Beak short, incurved, with or without beak ridges. symphitium not very exposed or no exposed. Foramen rounded to elliptic rimmed, permesothyridid to epithyridid. Lateral commissures deviated ventrally, later extraordinarily recurved toward the dorsal valve. Anterior commissure uniplcate-rounded very high (obtusification) with ulterior sulcification rarely on the anterior fold. Muscle scars long, narrow and divergent. Peduncular collar. Cardinal process high anteriorly. Without umbonal cavity. Hinge plates V-shaped, separated from the inner socket ridges and of the crural bases. Socket deep. Denticles and plan of articulation present. Traverse band ovoid, augmented.

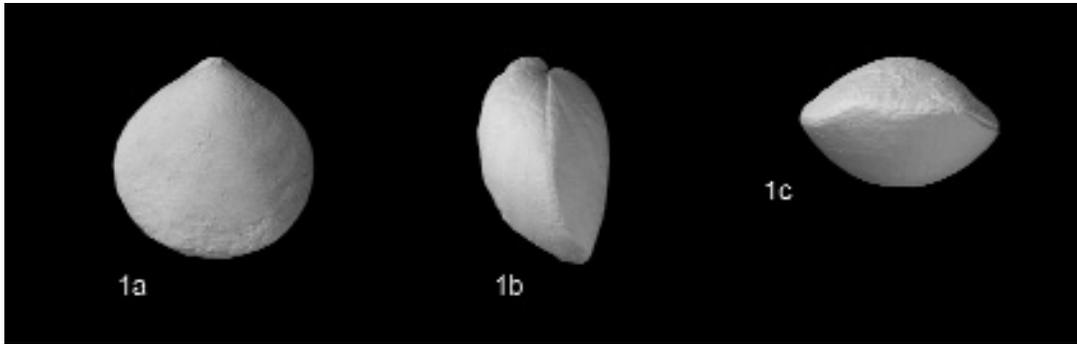


Figura 65.– *Lophrothyris withingtonensis* (BUCKMAN, 1901). Ejemplar ZA.176.1, procedente del primer nivel de la Zona Concavum de la sección de Zambujal de Alcaria. (X2).

Figure 65.– *Lophrothyris withingtonensis* (BUCKMAN, 1901). Specimen ZA.176.1, from the Concavum Zone of the Zambujal de Alcaria Section. (X2)

Longitude of the brachidium = 0.5, without *euseptoidium*".

Discusión: Las características de la especie tipo, fundamentalmente los aspectos más destacados de la morfología externa, han marcado las diagnosis que para las especies del género se han establecido. Se incluyen en este género especies en las que la característica central es la presencia de una comisura anterior con un pliegue amplio, elevado no surcado o muy suavemente sulciplegado. Con este argumento, es muy posible que algunos de los ejemplares o incluso algunas de las especies incluidos en el género, más en aquellos casos en que se estudian lotes con un reducido número de ejemplares, estén alejadas filogenéticamente. Su amplia distribución en el espacio y el tiempo apoyarían esta hipótesis.

Distribución: En el género se han incluido diversas formas que abarcan desde el Aalenense hasta el Calloviense, piso en el que MAKRIDIN (1964) cita el género. La extensión geográfica abarca diversas zonas de Europa occidental y Europa oriental, Asia hasta la India y Birmania y el Norte de África.

Lophrothyris withingtonensis (BUCKMAN, 1901)
(Fig. 65)

1901 *Terebratula withingtonensis* sp. nov. – BUCKMAN, p. 246. lám. 12, figs. 8-12.

1939 *Terebratula (Lophrothyris) withingtonensis* BUCKMAN – ROCHE, p. 282, lám. 11, fig. 4.

1986 *Lophrothyris? withingtonensis* (BUCKMAN) – GARCÍA

JORAL, p. 237-245, figs. 75-77, lám. 11, figs. 8-15, lám. 16, fig. 5.

1988 *Lophrothyris withingtonensis* (BUCKMAN) – ALMÉRAS & MOULAN, p. 90, lám. 6, fig. 3.

2005 *Lophrothyris withingtonensis* (BUCKMAN) – GARCÍA JORAL, lám. 1, figs. 8-9.

Se han recogido solamente 2 ejemplares (uno incompleto) de la especie, los dos de la sección de Zambujal de Alcaria. El ejemplar figurado en la descripción de esta especie, siglado ZA.176.1, se encuentra depositado en el DCT da FCTUC.

Tipo: El holotipo de la especie es el ejemplar figurado por BUCKMAN (1901, p. 246. lám. 12, fig. 8-12) que procede del Aalenense (Zona Murchisonae) de Withington (Inglaterra)

Diagnosis (de GARCÍA JORAL, 1986, p. 238): "Conchas de pequeña talla, biconvexas, de contorno pentagonal redondeado, tan anchas como largas. Comisura frontal uniplegada a ligeramente sulciplegada. Nates corto, suberecto, con foramen circular, submesotírido y aristas laterales poco marcadas. Placas cardinales oblicuas, poco o nada distinguibles de los rebordes internos de las fosetas, con las bases crurales fijadas en su parte dorsal. Braquidio ancho y divergente, con procesos crurales inclinados, banda transversal ancha y puntas largas".

Diagnosis (from GARCÍA JORAL, 1986, p. 238): "Small, biconvex, pentagonal rounded in outline, as wide as long. Anterior commissure uniplicate to slightly sulciplecate. Beak short, suberect, foramen rounded, submesothyridid, not very

marked beak ridges. Hinge plates oblique, not very distinct of the inner socket ridges or not distinct, crural bases fixed in their dorsal part. Brachidium wide and divergent, crural process inclined, transverse band wide and long tips".

Morfología externa: El único ejemplar completo encontrado, presenta unas medidas de 13,5 mm de anchura, 13,7 mm de longitud y 8,8 mm de espesor. El contorno es redondeado, ligeramente subpentagonal con la anchura máxima aproximadamente en la mitad de longitud de la concha. La relación espesor-longitud es de 0,64 que se corresponde con la que suelen presentar los braquiópodos moderadamente globosos.

Las comisuras laterales están ampliamente plegadas si bien la máxima inflexión es en la parte anterior; la comisura frontal presenta sulcificación con un pliegue elevado con un suave y amplio surco dorsal que afecta escasamente a la parte anterior de la concha. El nates es pequeño e incurvado, recurvándose hasta casi ponerse en contacto con el umbo; las aristas no se pueden apreciar dada la proximidad del nates con la valva dorsal pero en todo caso son muy cortas y redondeadas. El foramen es pequeño, permesotirido.

Al existir solamente dos ejemplares, uno de ellos incompleto, no se ha podido estudiar la morfología interna.

Discusión: El ejemplar estudiado y descrito, difícilmente podría encajar en ninguno de los taxones establecidos que abarcan o están próximos en distribución al hallazgo, excepto dentro del género *Lophrothyris*, un género por otra parte muy amplio que acoge especies de una gran variabilidad. La especie más próxima, en cuanto a la morfología externa, al ejemplar que se estudia es sin duda *L. withingtonensis* (BUCKMAN, 1901), una especie que ha aparecido en el Aalenense medio de Inglaterra, el Oeste de Francia y Cordillera Ibérica lo que la aproxima a este ejemplar procedente del primer nivel de la Zona Concavum de la sección de Zambujal de Alcaria.

Las figuraciones conocidas de *L. withingtonensis* muestran una amplia diversidad de formas externas e internas. En lo que se refiere a la morfología externa, BUCKMAN (1901) figura ejemplares

con comisuras frontales diferentes y el ejemplar tipo posee caracteres que no se observan en el ejemplar estudiado como un nates suberecto y un foramen grande. GARCÍA JORAL (1986), figura 8 ejemplares que incluyen, dentro del margen de variabilidad que muestran, formas muy parecidas a la ahora encontrada. En otra figuración, ALMÉRAS & MOULAN (1988) figuran un ejemplar grande, claramente sulciplegado, con un nates de tamaño medio con aristas claras.

Se han atribuido pues a esta especie, desde su creación por Buckman, ejemplares con una gran diversidad de formas que es posible que no constituyan unidad. El ejemplar aquí descrito, encaja perfectamente en la forma y en las medidas con el lote de ejemplares que GARCÍA JORAL (1986) atribuyó con dudas a esta especie, realizando un estudio profundo de caracterización. Se ha decidido incluir este ejemplar en la especie, lógicamente en el sentido en que ha sido consolidada por GARCÍA JORAL (1986, 2005).

Ambiente sedimentario: La especie aparece asociada a los bancos calizos más o menos bioclásticos de la Sección de Zambujal de Alcaria, lo que revela que la especie se instalaba en fondos poco profundos pero lejos de la influencia de las olas, bien oxigenados e iluminados, en los que habitaban moluscos, fundamentalmente bivalvos del grupo de los pectínidos.

Distribución: La especie ha sido encontrada en el Aalenense medio, en las Zonas Murchisonae y Bradfordensis de las cuencas del Suroeste de Inglaterra, del Este de Francia y la Cordillera Ibérica y en la base de la Zona Concavum del Aalenense superior de la Cuenca Lusitánica.

Subfamilia Loboidothyridinae MAKRIDIN, 1964

Género *Loboidothyris* BUCKMAN, 1918

Especie tipo: *Loboidothyris latovalis* BUCKMAN, 1918

Diagnosis (de ALMÉRAS & MOULAN, 1988, p. 78): "Talla de tamaño medio a grande. Contorno redondeado, subpentagonal o longitudinalmente ovalado. Conchas de subequivalvas débilmente

convexas a inequivalvas con una valva peduncular fuertemente globosa. Las comisuras laterales describen una amplia concavidad dorsal que se aproxima a la valva pequeña en la proximidad de la zona frontal. Sulcificación, unificación o incluso episinuación normalmente tardías. Umbo masivo, erecto a incurvado. Gran foramen circular, labiado, flanqueado por dos aristas más o menos largas y agudas o ausentes. Collar peduncular. Sinfitio ancho. Proceso cardinal bajo y lobulado, sin cavidad umbonal posterior. Las placas cardinales forman una estructura en U con las bases crurales elevadas y los rebordes internos de las foseas bien diferenciados. Presencia de un euseptodium. Longitud del braquidio 0,35 a 0,42 cm”.

Diagnosis (from ALMÉRAS & MOULAN, 1988, p. 78): Medium to large. Rounded, subpentagonal or lengthwise oval. Biconvex to ventribiconvex with strongly globose ventral valve. The lateral commissures describe a wide dorsal concavity that approaches to the small valve in the vicinity of the frontal area. Sulcification, unification or even episinuation usually late. Beak massive, erect to incurved. Foramen large, rounded, rimmed, flanked by two beak ridges more or less long and acute or absent. Peduncular collar. Sinfitium wide. Cardinal process low and lobed, without umbonal posterior cavity. The hinge plates form a U-shaped structure with the crural bases high and the inner socket ridges very differentiated. Euseptodium present. Length of the brachidium 0.35 to 0.42 cm”.

Discusión: Este género incluye especies de gran talla del Aalenense al Bajociense inferior caracterizadas, en su morfología externa, por un gran desarrollo de la valva ventral, un nates fuerte y voluminoso, incurvado y con aristas laterales claras y sulcificación tardía. Las especies que se han incluido son muy variables entre las que es posible que exista algún caso de sinonimia.

Su posición sistemática es controvertida habiendo sido utilizado como género tipo de una nueva Superfamilia Loboidothyridoidea (MAKRIDIN, 1964); en este trabajo se sigue el criterio de COOPER (1983) que incluye al género en la Subfamilia Loboidothyridinae Familia Tchegemithyridae.

Distribución: El género se conoce en el Aalenense y el Bajociense inferior de Inglaterra, Francia, España y, según se confirma ahora, Portugal.

Loboidothyris perovalis (SOWERBY, 1825)
(Fig. 66)

1825 *Terebratula perovalis* – SOWERBY, p. 51, lám. 436, figs. 2-3.

pars 1851 *Terebratula perovalis* SOWERBY – DAVIDSON, p. 51, lám. 10, fig. 1-2, *non* figs. 3-6.

1947 *Terebratula* *cf.* *perovalis* SOWERBY – CHOFFAT, p. 21, lám. 7, fig. 1.

1983 *Loboidothyris perovalis* (SOWERBY) – COOPER, p. 101, lám. 36, figs. 22-28, lám. 70, figs. 17-18.

1988 *Loboidothyris perovalis* (SOWERBY) – ALMÉRAS & MOULAN, pp. 80-88, lám. 5, figs. 1-7, lám. 6, figs. 1-2.

Se han estudiado 3 ejemplares, procedentes de la sección de Murtinheira. El ejemplar figurado en la descripción de esta especie se encuentra depositado en el DCT da FCTUC.

Tipo: El lectotipo de la especie es el ejemplar figurado por J. C. SOWERBY en 1825, lám. 436, fig. 3, procedente del Inferior Oolite de Dundry (Inglaterra). Este ejemplar aparece dibujado en DAVIDSON, (1851, lám. 10, fig. 1).

Diagnosis: Conchas de tamaño medio a grande en individuos adultos, de contorno longitudinalmente ovalado, situándose la anchura máxima en la parte anterior de la concha, biconvexa, con sulciplegamiento de anchura media. Umbo fuerte, erecto a incurvado, foramen grande permesotírido. “Con collar peduncular, proceso cardinal corto, denticulado, sin cavidad umbonal apreciable, placas cardinales inclinadas dorsalmente, largas, estrechas, formando una sección en forma de V con las bases crurales largas; foseas oblicuas con reborde interno bien desarrollado; procesos crurales subverticales, banda transversal de la crura arqueada” (Caracteres internos a partir del ejemplar seccionado figurado en ALMÉRAS & MOULAN, 1988, fig. 39).

Diagnosis: Medium to large size in mature individuals, lengthwise oval, being located the maximum width in the anterior part of the shell, biconvex, of half width sulcification. Beak strong, erect to incurved, foramen large permesothyridid. “Peduncular collar present, cardinal

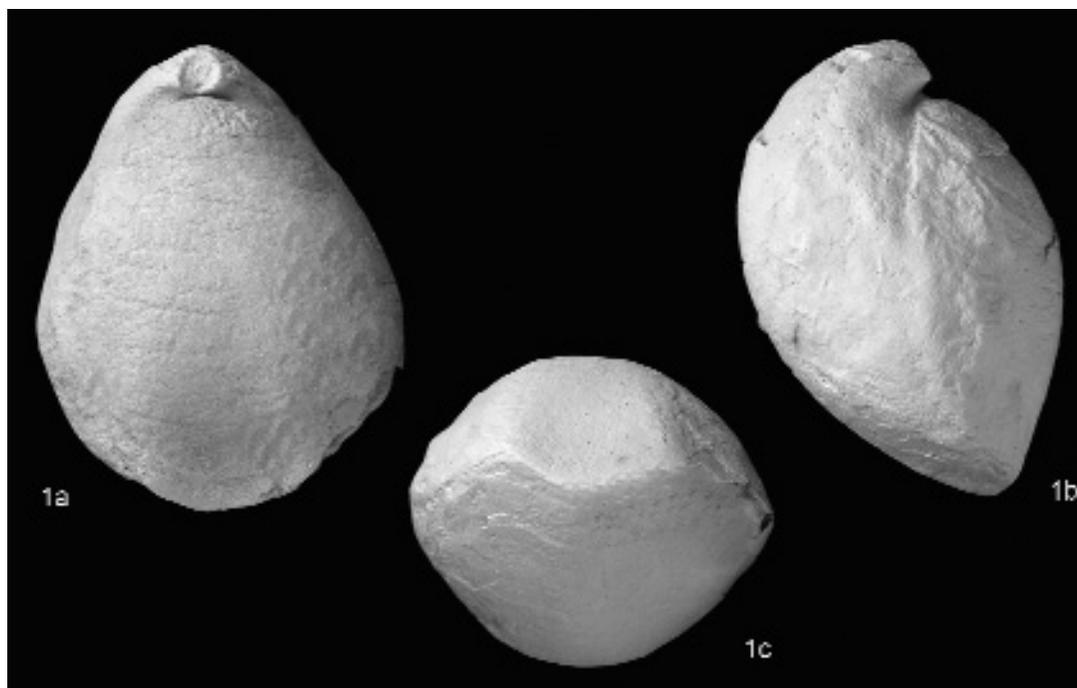


Figura 66.— *Loboidothyris perovalis* (SOWERBY, 1825), ejemplar M.518.1 de la Zona Laeviuscula de la sección de Murtinheira. (X2).

Figure 66.— *Loboidothyris perovalis* (SOWERBY, 1825), specimen M.518.1 from the Laeviuscula Zone of the Murtinheira Section. (X2).

process short, with denticles, without appreciable umbonal cavity, hinge plates dorsally inclined, long, narrow, V-shaped in section with the crural bases long; socket oblique with very developed inner socket ridge; crural process subvertical, transverse band of the crura arched” (Internal characters from the specimen figured in ALMÉRAS & MOULAN, 1988, fig. 39).

Morfología externa: Se han recogido tres ejemplares atribuibles a la especie, dos de ellos en mal estado de conservación, con lo que solamente se ha podido medir y estudiar detalladamente uno de ellos. Este ejemplar muestra parámetros biométricos que encajan en los márgenes que obtienen ALMÉRAS & MOULAN (1988) para los ejemplares utilizados en su estudio acerca de la especie. Los valores de longitud, anchura y espesor son respectivamente 33,4 mm, 26,2 mm y 22 mm (en este ejemplar, excepcionalmente, se han tomado las medidas siguiendo los criterios utilizados por ALMÉRAS & MOULAN (*op. cit.*) que proporcionan la longitud máxima y el espesor

mínimo para poder realizar comparaciones con los valores que proporciona ese autor). Se trata por lo tanto de un ejemplar de longitud media y un tanto globoso lo que arroja valores del cociente espesor-longitud elevados pero dentro de los márgenes que obtienen ALMÉRAS & MOULAN (*op. cit.*).

Los caracteres más destacables de la morfología del ejemplar, aparte de los biométricos, son su contorno longitudinalmente ovalado, con la anchura máxima de la concha en la parte anterior de la misma, su comisura lateral fuertemente recurvada y su comisura frontal claramente sulcificada siguiendo los patrones descriptivos de la especie.

El umbo es fuerte, erecto, con aristas cortas, de contorno redondeado, recurvadas; el foramen permesotírido, labiado.

Discusión: *L. perovalis* es una especie muy variable en talla, y en aspectos de la morfología externa. ALMÉRAS & MOULAN (1988), realizan un completo estudio de la misma a partir de material

del Bajociense inferior de Francia y de Inglaterra analizando esta variabilidad y destacando aquellos aspectos de la morfología, fundamentalmente de la externa que permiten diagnosticarla.

La especie está citada (con dudas) en la Cuenca Lusitánica por Choffat, que la encuentra en la localidad de Quiaios, situada también en la región del Cabo Mondego y en niveles también del Bajociense inferior.

De acuerdo con los parámetros dimensionales que obtienen ALMÉRAS & MOULAN (1988) sobre la base del lote de ejemplares medidos, el ejemplar de la Cuenca lusitánica presenta una globosidad relativamente elevada, superior a la que presenta el lectotipo de la especie figurado por DAVIDSON (1851) y la que presenta el ejemplar figurado por CHOFFAT (1947). A pesar de todo, la globosidad del único ejemplar bien conservado entra dentro de los márgenes de variabilidad de *L. perovalis*, además, el resto de las características externas se ajustan bien a las de la especie de Sowerby; por ello se ha decidido incluirla en *L. perovalis*.

Existen géneros y especies afines y contemporáneos con los que podría haber una posible confusión; en este sentido se descarta su inclusión en el género próximo *Monsardithyris* ya que posee un contorno menos ovalado y sobre todo, sus comisuras laterales son subrectilíneas o ligeramente curvilíneas y su comisura anterior con sulcificación muy poco profunda; en el ejemplar estudiado, las comisuras laterales están fuertemente curvadas y la frontal está claramente sulcificada.

Loboidothyris incluye *Loboidothyris latovalis* BUCKMAN, la especie tipo del género y relativamente parecida, pero una característica diagnóstica de *L. latovalis* es su escasa globosidad, inferior a la de *L. perovalis*, con lo que, si el ejemplar medido es muy globoso dentro de *L. perovalis* difícilmente se podría encuadrar en una especie más aplanada. Otra especie próxima sería *L. hypocistis* (ALMÉRAS & MOULAN, 1985) una especie que presenta una sulcificación muy suave y un contorno subcircular frente a la sulcificación marcada y el contorno oval de *L. perovalis*. Más lejos queda todavía *L. subingens* ROLLIER (1918), caracterizada por su aplanamiento.

miento.

Ambiente sedimentario: La especie aparece asociada a materiales distales, profundos, depositados en la zona correspondiente a un lóbulo, receptor periódico de materiales movilizados en masa a favor de la pendiente, por lo que podría haber sido movilizada desde niveles más someros.

Distribución: La especie ha sido citada, hasta el momento en el Bajociense inferior (Zona Sowerby, Subzona Discites) del Sur de Inglaterra; en el límite superior del Aalenense y el Bajociense inferior de Normandía, Sarthe, Mâconnais, Gard y Var en Francia y con este hallazgo se puede confirmar su presencia en la Cuenca Lusitánica de Portugal, presencia que ya había sido apuntada con dudas por Choffat.

Género *Sphaeroidothyris* BUCKMAN, 1918.

Especie tipo: *Sphaeroidothyris globisphaeroidalis* BUCKMAN, 1918

Diagnosis (de MUIR-WOOD, 1936, p. 73): “Concha planoconvexa en estado neánico, que se hace biconvexa esferoidal a esferoidal uniplegada incipientemente sulciplegada. Pliegue y seno medios ausentes. Nates redondeado, incurvado y frecuentemente en contacto con la valva braquial; foramen pequeño, circular a elíptico sublabiado; epitirido, aristas del nates no apreciables. Sinfitio estrecho, no expuesto. Collar peduncular a menudo apoyado en un pequeño septo. Proceso cardinal comprimido medio-lateralmente, surcado posteriormente, trilobado anteriormente, separado de la pared de la valva por una cavidad umbonal profunda. Placas cardinales cóncavas ventralmente, inclinadas en un ángulo de cerca de 40° con la horizontal, bien distinguibles de los rebordes internos de las fosetas y de las bases crurales. Bases crurales ligeramente curvadas centralmente. Braquidio mayor que la mitad de la longitud de la valva branquial. Impresiones de los aductores dorsales posteriormente filiformes, paralelas, anteriormente espatuladas”.

Diagnosis (from MUIR-WOOD, 1936, p. 73): “Planconvex shell in first states that becomes biconvex spherical to spherical uniplicate inci-

piently sulcificate. Median fold and sinus absent. Beak rounded, incurved and frequently in contact with the brachial valve; foramen small, rounded to elliptic subrimmed; epithyridid, beak ridges non appreciable. Symphytium narrow, not exposed. Peduncular collar often supported in a small septum. Cardinal process tight half-laterally, furrowed posteriorly, trilobated anteriorly, separated from the wall of the valve for a deep umbonal cavity. Hinge plates ventrally concave, inclined in an angle of about 40° with the horizontal one, distinct of the inner socket ridges and of the crural bases. Crural bases slightly curved centrally. Brachidium bigger than half of the length of the brachial valve. Muscle scars on of the dorsal adductors filiform, parallel, anteriorly spatulate”.

Discusión: El género *Sphaeroidothyris* fue descrito por BUCKMAN en 1918 para acoger a una serie de especies de terebratulídeos caracterizados por tener un foramen epitírido, morfología general esferoidal, esferoidal uniplicada o esferoidal sulciplegada con impresiones musculares espatuladas y próximas, apuntando como carácter distintivo la proximidad del umbo peduncular y el umbo dorsal impidiendo el desarrollo de un sinfitio que, de hecho, es prácticamente inexistente en las especies estudiadas.

El género *Sphaeroidothyris* evidencia una vez más los problemas surgidos a la hora de establecer taxones dentro de los terebratulídeos que son consecuencia de la persistencia de los rasgos morfológicos uniformes y de la gran variabilidad intraespecífica e intragrupal. Parece evidente, dada la amplitud y diversidad del género, la necesidad de subdividirlo buscando los linajes evolutivos que con seguridad contiene.

En la Cuenca Lusitánica han aparecido tres especies con morfologías diferentes siendo las tres muy globosas pero con distintos aspectos, dos responden a la morfología subesferoidal clásica, *S. vari* (ROLLIER, 1918) y *S. henriquesae* sp. nov., con ángulos en las comisuras laterales y frontal muy elevados, la otra, *S. uretae* GARCÍA JORAL, 2005, responde a una morfología muy globosa, que presentan varias especies incluidas en el género, con un ángulo de unión entre las valvas menor de 90°.

Se sigue utilizando en este trabajo el género *Sphaeroidothyris* en el sentido amplio en que se ha venido empleando hasta ahora y como han apuntado otros autores (ALMÉRAS, 1971; COOPER, 1983; GARCÍA JORAL, 1986, 2005; ALMÉRAS & MOULAN, 1988). Se plantea la necesidad de realizar un análisis en profundidad de las formas incluidas, imposible en este trabajo, para separar las líneas filéticas con rango genérico que sin duda incluye.

Distribución: Se han incluido en el género *Sphaeroidothyris* especies que se extienden desde el Toarciense al Calloviense medio, distribuidas por Europa occidental y Norte de África.

Sphaeroidothyris vari (ROLLIER, 1918)
(Fig. 67)

- 1874 *Terebratula sphaeroidalis* (SOWERBY) – DUMORTIER, p. 213, lám. 46, figs. 14-15.
1918 *Terebratula vari* sp. nov. – ROLLIER, p. 198.
1988 *Sphaeroidothyris vari* (ROLLIER, 1918) – ALMÉRAS & MOULAN, lám. 3, fig. 4.
1991 *Sphaeroidothyris vari* (ROLLIER, 1918) – ELMI *et al.*, p. 121, lám. 2, figs. 1-3.
1996 *Sphaeroidothyris vari* (ROLLIER, 1918) – ALMÉRAS *et al.*, p. 84, lám. 5, fig. 4.
1997 *Sphaeroidothyris vari* (ROLLIER, 1918) – ALMÉRAS *et al.*, p. 175, lám. 29, fig. 13.
1988 *Sphaeroidothyris vari* (ROLLIER, 1918) – ALMÉRAS & ELMI, p. 67, lám. 2, fig. 4.
1998 *Sphaeroidothyris vari* (ROLLIER, 1918) – ALMÉRAS & ELMI, p. 157, lám. 22, fig. 19.
2000a *Sphaeroidothyris vari* (ROLLIER, 1918) – ALMÉRAS & FAURÉ, pp. 88-89, text. figs. 21-22, figs. 25-26, lám. 9, figs. 5-10.

Se han estudiado 6 ejemplares procedentes de las secciones de Prado, Penas do Castelo y Póvoa. Se ha constatado la presencia de la especie, en las tres secciones, por debajo de los niveles estudiados del Toarciense superior. El ejemplar figurado en la descripción se encuentra depositado en el DCT da FCTUC.

Tipo: ROLLIER (1918) designó como holotipo el ejemplar procedente de la Zona Bifrons de Puget-Cuers (Var, Francia) que había figurado DUMORTIER en 1874 (lám. 46, fig. 14-15) con el nombre de *Terebratula sphaeroidalis* (*non* SOWERBY) que se conserva en la colección del Museo Guimet de Lyon. Este ejemplar ha sido

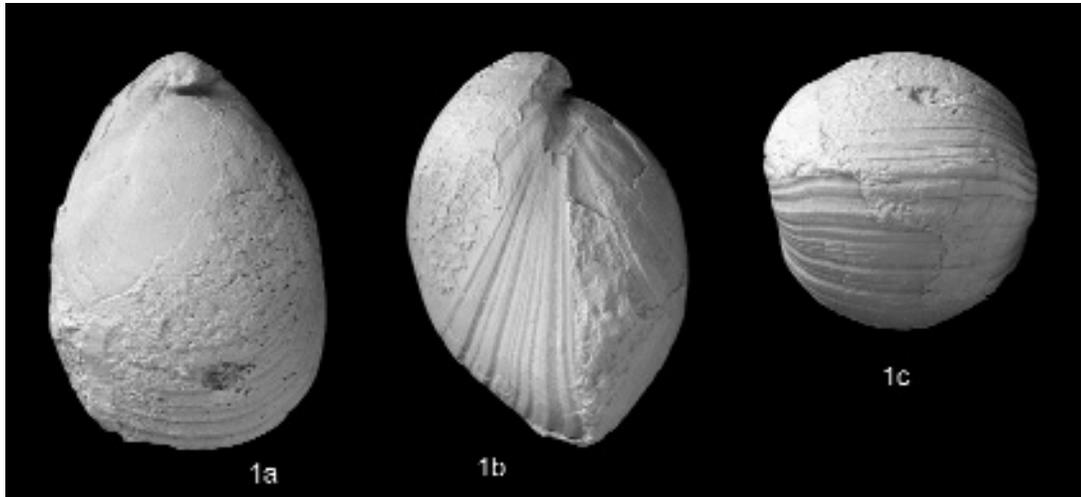


Figura 67.— *Sphaeroidothyris vari* (ROLLIER, 1918). Ejemplar PR.260.1, procedente de la Zona Bonarellii de la sección de Prado. (X2).

Figure 67.— *Sphaeroidothyris vari* (ROLLIER, 1918). Specimen PR.260.1, from the Bonarellii Zone of the Prado Section. (X2).

figurado posteriormente por ALMÉRAS & MOULAN (1982), ALMÉRAS (1996) y por ALMÉRAS & ELMI (1998).

Diagnosis: Conchas muy globosas, ovaladas longitudinalmente, comisuras laterales ligeramente arqueadas, cóncavamente hacia la valva dorsal, comisura frontal planiplegada. Nates voluminoso suberecto a incurvado con costillas cortas redondeadas, foramen grande permesotírido. Internamente (ALMÉRAS & FAURÉ, 2000a): “Posee articulación con denticulos y cavidades accesorias; braquidio de 0,40 a 0,47 de la longitud de la valva dorsal; las bases crurales, las placas cardinales y los rebordes internos de las foseas forman una estructura en U bien marcada”.

Diagnosis: *Very globose, lengthwise oval, lateral commissure slightly arched, concavely toward the dorsal valve, anterior commissure planiplicate. Beak voluminous suberect to incurved with short rounded beak ridges, foramen large permesothyridid. Internally (ALMÉRAS & FAURÉ, 2000a): “It possesses articulation with denticles and accessory cavities; brachidium from 0.40 to 0.47 of the length of the dorsal valve; crural bases, hinge plates and the inner socket ridges form a V-shaped structure very marked”.*

Morfología externa: Terebratúlido de contor-

no redondeado que en adultos aparece parcialmente truncado en su parte anterior como consecuencia de presentar una comisura frontal ampliamente planiplegada, muy globoso con estrías de crecimiento muy marcadas, la comisura lateral ligeramente arqueada dorsalmente cóncava y comisura frontal amplia y ligeramente planiplegada. Umbo suberecto a incurvado en los ejemplares encontrados en Portugal, con aristas poco apreciables y foramen permesotírido a epitírido.

Discusión: *S. vari* es una especie común y muy bien caracterizada del Toarciense medio y del límite inferior del Toarciense superior, abundante en los dominios asociados al Tethys en este período. Su determinación no ofrece dudas sobre la base de su tamaño grande, su elevada globosidad, la presencia de estrías de crecimiento muy marcadas, el umbo grueso y suberecto que puede llegar a ser incurvado en los ejemplares más globosos y el gran foramen que la convierten en una especie inconfundible.

Sobradamente conocida en el Toarciense portugués, se ha incluido en este trabajo por su interés paleoecológico y paleobiogeográfico, en la medida que es una especie de transición, entre los ambientes de plataforma carbonatada somera con la fauna típica de la Bioprovincia Española,

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 35)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
18	8,7	12,1	2,82	16,3	10,6	12,8	2,95	10,1	5,9	8,3	1,2	1,2	0,9	1,06	0,006	0,72	0,6	0,67	0,001

Tabla 14.– Dimensiones e índices de los ejemplares estudiados de *Sphaeroidothyris uretae* GARCÍA JORAL, 2005. Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 14.– Dimensions and indices in the studied specimens of *Sphaeroidothyris uretae* GARCÍA JORAL, 2005. (A=width, L=length and E=thickness). Abbreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

representados en la cuenca en la zona de Tomar, y los ambientes menos profundos de la rampa carbonatada, que afloran en la región de Porto de Mós, en los que todavía está presente, no apareciendo a mayores profundidades.

Ambiente sedimentario: *S. vari* ha aparecido, tanto en los niveles calcáreos, bioclásticos, bien oxigenados, formados en condiciones de relativa agitación en aguas someras, aflorantes en la región de Tomar, como en los niveles próximos de la rampa hemipelágica en la sección de Penas do Castelo. Esta especie, dada su amplia valencia ecológica, permite relacionar la fauna típica de la Bioprovincia Española de braquiópodos, de amplia distribución, con la fauna más endémica asociada a los ambientes de rampa hemipelágica de la Cuenca Lusitánica.

Distribución: La especie está presente en el Toarciense medio y el límite inferior del Toarciense superior en los dominios de la Bioprovincia Española de braquiópodos, habiendo sido encontrada en Francia, España, Portugal y Norte de África.

Sphaeroidothyris uretae GARCÍA JORAL, 2005
(Figs. 68-71, Tabla 14)

1947 *Terebratula* cf. *ovulum* QUENSTEDT – CHOFFAT, p. 21, lám. 6, fig. 13-15.

1986 *Sphaeroidothyris uretae* sp. nov. – GARCÍA JORAL, pp. 247-254, lám. 12, figs. 1-7, lám. 16, fig. 4 (*nomen nudum*).

2005 *Sphaeroidothyris uretae* sp. nov. – GARCÍA JORAL, pp. 163-174, figs. 1-6, lám. I, figs. 1-5.

Se han estudiado 94 ejemplares procedentes en su totalidad de la sección de Murtinheira. De ellos, los ejemplares figurados en la descripción de esta especie, los medidos para la realización

de la tabla de medidas, así como los seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen la serie tipo y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC. Los 35 ejemplares de la serie tipo se relacionan en el Anexo I.

Tipos: GARCÍA JORAL (2005) ha designado como holotipo de la especie el ejemplar siglado MA.112.2 procedente de la Zona Concavum (Subzona Concavum) de la Sección de Muro de Aguas de la Cordillera Ibérica y como paratipos dos ejemplares seccionados MA.108.1 y TR.17.10, de la misma edad y procedentes de las secciones de Muro de Aguas y Torrecilla de Cameros respectivamente.

Diagnosis (de GARCÍA JORAL, 2005): “Conchas de pequeña talla, globosas, con ambos umbos gibosos, tan anchas como largas, de contorno normalmente piriforme; nates fuerte, erecto a incurvado, con foramen muy pequeño, circular, sin aristas laterales apreciables, en contacto con el umbo dorsal; comisura lateral recta a ligeramente uniplegada o sulciplegada. Engrosamiento ligero de las paredes del umbo ventral. Placas cardinales rectas e inclinadas dorsalmente, apenas distinguibles de los rebordes internos de las fasetas; bases cruales bajas, en posición dorsal; braquidio largo y estrecho, con los procesos cruales y la banda transversal bajos y las puntas en forma de V, de longitud intermedia”.

Diagnosis (from GARCÍA JORAL, 2005): “Small, globose, with both umbos humped, as wide as long, usually pyriform in outline; beak strong, erected to incurved, foramen very small, rounded, without beak ridges appreciable, in contact with the dorsal umbo; lateral commissure straight to slightly uniplicate or sulciplecate.

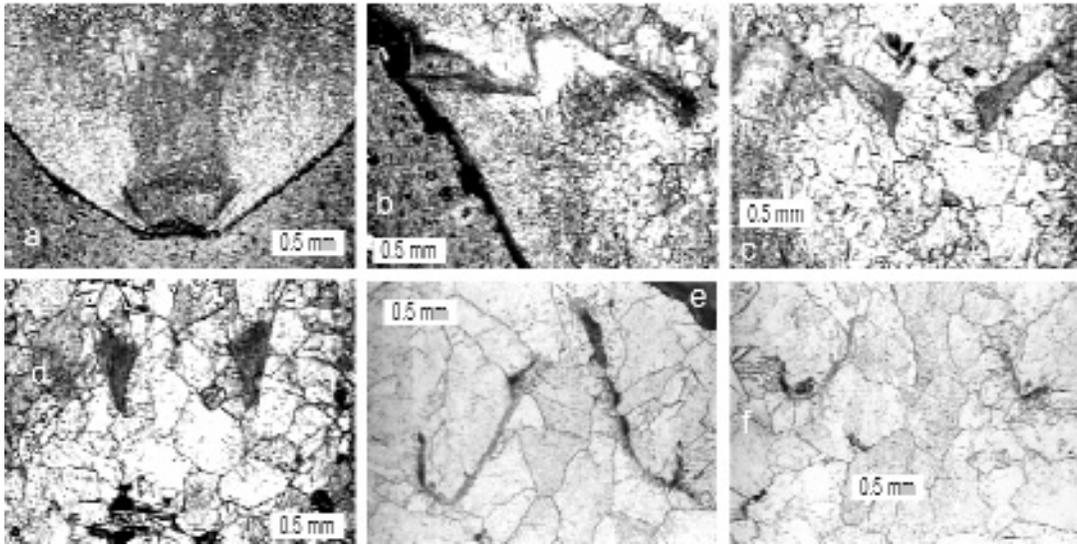


Figura 68.— *Sphaeroidothyris uretae* GARCÍA JORAL, 2005. Microfotografías realizadas a partir de las secciones seriadas de *Sphaeroidothyris uretae* GARCÍA JORAL, 2005, del ejemplar M.302.5 procedente de la Zona Concavum de la sección de Murtinheira. a. Sección del nates a 0,75 mm del extremo de la concha mostrando el collar peduncular. b. A 1,55 mm del extremo, las placas cardinales forman unidad con los rebordes internos de la foseta, las bases crurales son inapreciables. c. Las bases crurales individualizadas a 1,8 mm se conserva parte de las placas cardinales d, e y f. Diferentes secciones de los procesos crurales las cruras y las puntas terminales del braquidio a 2, 4,2 y 4,45 mm del extremo respectivamente.

Figure 68.— Microscopic views of transverse serial sections in *Sphaeroidothyris uretae* GARCÍA JORAL, 2005, of the specimen M.302.5 from Concavum Zone in the Murtinheira section. a. Dorsal umbo, 0.75 mm. from the edge, showing peduncular collar. b. Toot, dental sockets and crural base, 1.55 mm. from the edge. c. Crural bases 1.8 mm. from ventral umbo. d, e and f. Serial section of the loop, 2., 4.2 and 4.45 mm. from ventral umbo.

Walls of the ventral umbo slightly augmented. Rectilinear hinge plates dorsally inclined, hardly distinct of the inner socket ridges; crural bases low, in dorsal position; brachidium long and narrow, with crural process and transverse bands low and V-shaped tips, of medium length”.

Morfología externa: Terebratúlido de talla pequeña, la longitud oscila en una horquilla de entre 10,6 y 16,3 mm con una media de 12,8 mm, de contorno subredondeado con longitud y anchura muy similares, a veces ligeramente piri-forme; globoso, con un valor medio de la relación espesor-anchura de 0,67; giboso, la mayor parte del volumen del braquiópodo está concentrado en la zona del umbo. La comisura lateral está arqueada, cóncavamente hacia la valva dorsal concentrándose la inflexión en la parte anterior de la misma. La comisura frontal presenta un aspecto muy variable, desde ligeramente uniple-gada hasta claramente sulciplegada, estando esta variación relacionada con la talla, de tal modo



Figura 69.— *Sphaeroidothyris uretae* GARCÍA JORAL, 2005. Dibujo del ejemplar M.280.1, procedente de la Zona Concavum de Murtinheira, de medidas: 11,2 mm de anchura, 11,4 mm de longitud y 8 mm de espesor.

Figure 69.— *Sphaeroidothyris uretae* GARCÍA JORAL, 2005. Drawing of specimen M.280.1, from the Concavum Zone of the Murtinheira Section. Its dimensions are: 11.2 mm in width, 11.4 mm in length and 8 mm in thickness.

que, cuanto mayor es la talla, más intenso es el plegamiento de la comisura frontal; en la comisura frontal, el ángulo de unión entre las valvas es siempre agudo.

El nates es fuerte, voluminoso y ligeramente incurvado haciendo que se ponga casi en contac-

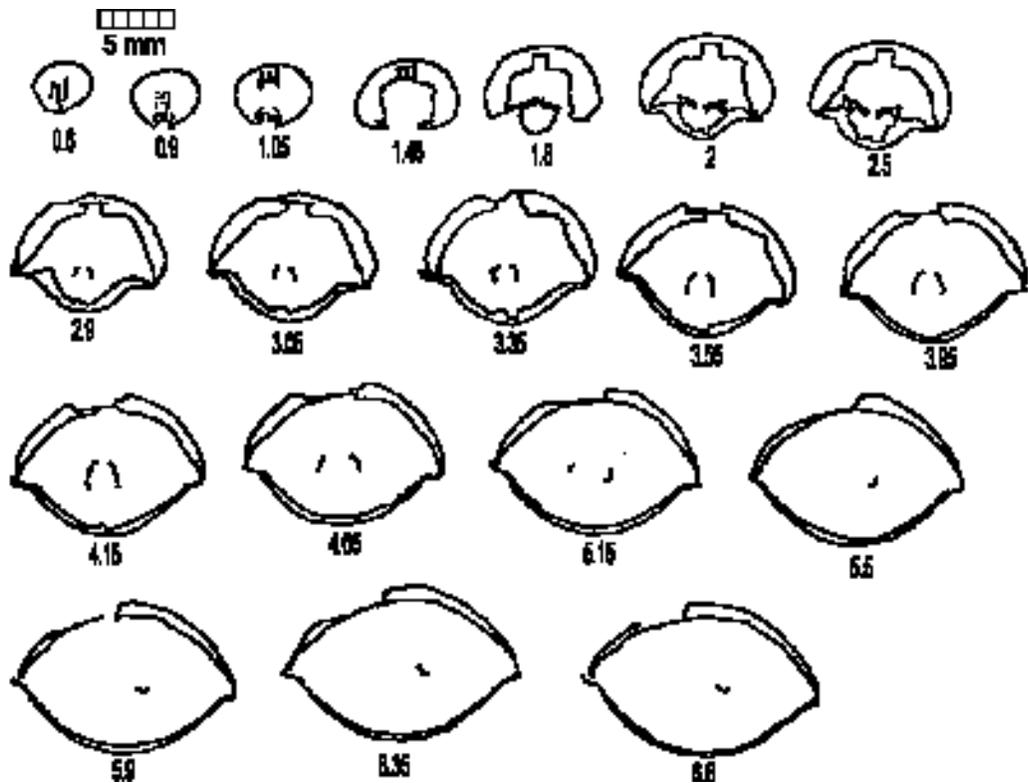


Figura 70.— *Sphaeroidothyris uretae* GARCÍA JORAL, 2005. Secciones seriadas del ejemplar M.281.7, procedente de la Zona Concavum de la sección de Murtinheira.

Figure 70.— *Sphaeroidothyris uretae* GARCÍA JORAL, 2005. Transverse serial sections of specimen M.281.7, from the Concavum Zone of the Murtinheira Section.

to con la valva dorsal con aristas prácticamente inapreciables por la proximidad con el umbo; el foramen es muy pequeño, de contorno redondeado, forzosamente permesotírido a epitírido.

Morfología interna: Los ejemplares de esta especie procedentes de la sección de Murtinheira seccionados presentan una característica diferencial básica con respecto a los descritos por GARCÍA JORAL (2005), procedentes de la Cordillera Ibérica, que es el fuerte engrosamiento de las paredes de ambas valvas en la zona del umbo debido a la formación de capas secundarias sucesivas de carbonato sobre la concha original, que llegan a ocluir o rellenar una buena parte de la cavidad umbonal. Esta característica ha sido observada en otras especies del género de la misma sección estratigráfica y con seguridad ha de estar controlada por las condiciones ambienta-

les ligadas a ambientes profundos, con sedimentación turbidítica y superficie del fondo inconsistente, ya que el resto de los caracteres son coincidentes.

En los ejemplares de la especie seccionados no siempre se aprecia collar peduncular debido a los fuertes engrosamientos de la concha, solo en aquellos ejemplares en que los engrosamientos son menos voluminosos el collar se aprecia claramente.

El proceso cardinal está poco elevado, bilobado, sus dimensiones son reducidas, siendo una estructura difícil de apreciar; en los ejemplares de la Cuenca Lusitánica seccionados la cavidad umbonal está rellena por recrecimientos de la concha. Dientes de inserción lateral, ensanchados distalmente, retenidos fundamentalmente por los rebordes internos de las fosetas, estando los

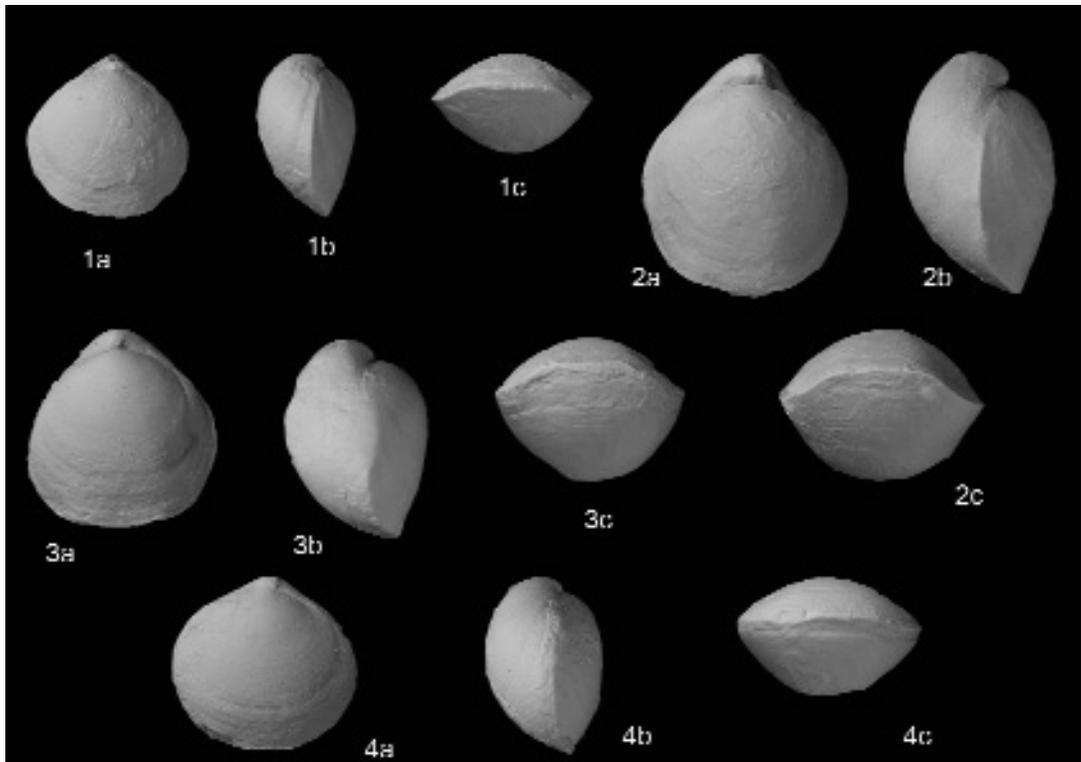


Figura 71.— *Sphaeroidothyris uretae* GARCÍA JORAL, 2005. Ejemplares mostrando distintas morfologías de la especie. 1. Ejemplar M.241.9. 2. Ejemplar M.231.1. 3. Ejemplar M.274.1. 4. Ejemplar M.287.1. Ejemplares 1 y 2 del la Zona Bradfordiensis, 3 y 4 de la Zona Concavum. (X2)

Figure 71.— *Sphaeroidothyris uretae* GARCÍA JORAL, 2005. 1. Specimen M.241.9. 2. Specimen M.231.1. 3. Specimen M.274.1. 4. Specimen M.287.1. Specimen 1 and 2 from Bradfordiensis Zone, 3 and 4 from Concavum Zone. (X2)

externos apenas desarrollados; se observan denticulos. Los rebordes internos de las fosetas y las placas cardinales forman un plano continuo inclinado dorsalmente; las bases crurales apenas destacan en esta estructura constituyendo la parte final interna de este plano, extendiéndose ligeramente hacia el interior de la valva dorsal. El braquidio es largo, estrecho, con banda transversal ancha, baja y arqueada; las puntas terminan en forma de V.

Variabilidad: La variabilidad, en la muestra de ejemplares de Murtinheira, es relativamente amplia y afecta a diversos caracteres externos, siendo los internos bastante estables. En la morfología general, las variaciones encontradas se refieren fundamentalmente al contorno de las conchas; en este sentido existen formas que pueden llegar a ser bastante diferentes; en síntesis y aparte de algunos ejemplares anómalos, los con-

tornos se inscriben en una horquilla con dos morfologías extremas que serían, por una parte, un contorno redondeado o incluso ligeramente ovalado transversalmente con la máxima anchura situada aproximadamente a la mitad de su longitud total, por otro lado estaría otra morfología con contorno piriforme, más larga que ancha y con la anchura máxima en el tramo anterior de la concha.

A nivel métrico también existen variaciones importantes que se puede apreciar comprobando el amplio margen de valores de la anchura, entre 8,7 y 18 mm, con una varianza de 2,8, indicativa de la dispersión entre estos valores extremos.

Destacar por último, la variabilidad que aparece en un carácter de indudable valor diagnóstico como es el plegamiento de la comisura frontal, en este sentido y excluyendo los ejemplares juveniles, se pueden apreciar en adultos formas de

plegamiento variadas, estas formas van desde las muy suavemente uniplegadas, hasta las que presentan pliegues elevados, existiendo frecuentes ejemplares en los que aparece una suave y clara sulcificación. Asociada a esta variabilidad se suelen dar también variaciones en la globosidad de la concha, de tal forma que son los ejemplares más globosos los que presentan un plegamiento más acusado; la variación en globosidad implica también un aumento en la diferencia entre el volumen relativo de las valvas, siendo los ejemplares más globosos claramente ventribiconvexos.

Discusión: El taxón que ahora se describe ya fue hallado por CHOFFAT (1947) en la zona y figurado en su "*Faune Jurassique*" con el nombre de *Terebratula* cf. *ovulum* QUENSTEDT y necesitaba ser incluido en un taxón actualizado. Choffat utiliza en su trabajo esta denominación para ejemplares aalenenses recogidos en la misma zona que los estudiados en este trabajo, que ahora se incluyen en esta especie y para ejemplares liásicos que no pueden atribuirse a la misma; los ejemplares liásicos figurados en la lámina IV, no deben incluirse en *S. uretae* por estar demasiado distantes en el tiempo y poseer rasgos morfológicos diferenciados aunque si debe pertenecer a esta especie un ejemplar citado en el texto descriptivo (p. 16), perteneciente al Aalenense de Brenha; los ejemplares figurados por Choffat incluidos en la sinonimia, fueron recogidos en la región del Cabo Mondego y en Cantanhede, en niveles aalenenses, y poseen morfología coincidente con los ejemplares de la especie aquí estudiados.

No existe para el Aalenense, ninguna denominación que pueda acoger estas pequeñas formas globosas, que no sea la especie descrita por GARCÍA JORAL (2005) con la que coincide plenamente en distribución estratigráfica, caracteres morfológicos internos y externos y en medidas. Estando la especie presente en una cuenca próxima no caben pues dudas en la atribución.

Se ha apuntado (ALMÉRAS & FAURÉ, 2000a) la posible pertenencia de *S. uretae* al género *Conarothyris* COOPER (1983), concretamente, los autores citados han apuntado la posibilidad de que, los ejemplares que figura GARCÍA JORAL

(1986, 2005) en la descripción de la especie, constituyan formas juveniles de ejemplares del género *Conarothyris*. La distancia entre *S. uretae* y cualquiera de los ejemplares conocidos de las distintas especies del género *Conarothyris*, a pesar de un cierto parecido en lo que se refiere al aspecto general, es demasiado grande; los tamaños, la curvatura de las comisuras, el volumen del nates, el tamaño relativo del foramen, el plegamiento de la concha y caracteres internos como la morfología de las bases cruales y de las placas cardinales impiden la inclusión en este género. Por otra parte es evidente que los ejemplares estudiados constituyen formas adultas, siendo su talla un carácter específico.

No se puede dejar de apuntar, como ya hace el autor de la descripción original de esta especie, la escasa consistencia filogenética del género en que está incluida; una especie prácticamente coetánea aquí descrita, *Sphaeroidothyris henriquesae* sp. nov. aunque presenta ya caracteres bastante distintos, posee ciertas afinidades con *S. uretae* que van más allá de la de la simple globosidad y claramente diferentes de los de otras especies como *S. vari*, también presente en la cuenca. Si parece pues clara la relación entre estas dos especies que se distancian de otras incluidas en el género como *S. vari*.

Ambiente sedimentario: En la Cuenca Lusitánica, la especie aparece asociada a ambientes profundos muy distales, apareciendo en niveles margosos oscuros, bioturbados, ricos en materia orgánica microparticulada por lo que es de suponer que viviese sobre fondos fangosos blandos y débilmente oxigenados. Comparativamente con los ejemplares de la Cordillera Ibérica que vivieron en fondos más someros, los ejemplares de la sección de Murteira presentan fuertes engrosamientos de la concha en la zona del umbo; estas diferencias podrían tener que ver con la profundidad aunque es más lógico pensar que jugasen un papel, a la hora de proporcionarle al animal estabilidad en su posición sobre el sustrato.

Distribución: En la Cordillera Ibérica la especie abarca desde la Zona Bradfordensis del Aalenense medio hasta la Zona Discites del Bajociense inferior. En la Cuenca Lusitánica está

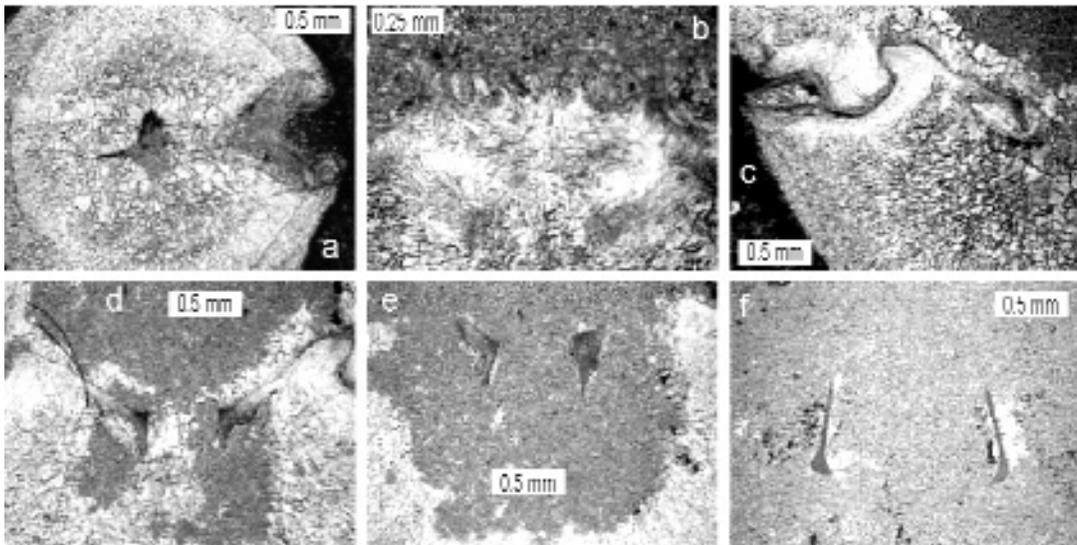


Figura 72.— *Sphaeroidothyris henriquesae* sp. nov. Microfotografías de secciones del paratipo M.253.8, de la Zona Discites de la sección de Murtinheira. a): Sección del nates a 0,7 mm del extremo donde se aprecia el collar peduncular. b): Aspecto del proceso cardinal dentado a 1,1 mm del ápice. c): Articulación mostrando el diente, el reborde interno de la foseta y la base crural a 1,45 mm. d): Placas cardinales y bases crurales que, típicamente se extienden hacia la valva dorsal, a 1,55 mm. e) y f): Aspecto que presentan los procesos crurales a 1,75 y 2,9 mm del ápice.

Figure 72.— *Sphaeroidothyris henriquesae* sp. nov. Microphotographs of transverse serial sections of paratype M.253.8, from the Discites Zone of the Murtinheira Section. a): Ventral umbonal cavity at 0.7 mm from the apex, showing pedicle collar. b): Cardinal process at 1.1 mm. c): Hinge area at 1.45 mm from the apex, showing the tooth, the inner socket ridges and the crural bases. d): Hinge plates and crural bases dorsally sloping at 1.55 mm from the apex. e) and f): Crural processes at 1.75 and 2.9 mm from the apex.

presente en la Zona Bradfordensis y la Concavum, no habiendo sido encontrada hasta el momento fuera de las cuencas de la Península Ibérica.

Sphaeroidothyris henriquesae sp. nov.
(Figs. 72-75, Tabla 15)

Se han estudiado un total de 37 ejemplares que proceden en su totalidad de la sección de Murtinheira, en el Cabo Mondego. De ellos, los ejemplares figurados en la descripción de esta especie, los medidos para la realización de la tabla de medidas, así como los seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen la serie tipo y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC. Los 11 ejemplares de la serie tipo se relacionan en el Anexo I.

Tipo: Se designa como holotipo de la especie

el ejemplar M.303.1 de la Subzona Limitatum de la Zona Concavum de la sección de Murtinheira que aparece en la figura 75.3, asimismo se designa como paratipo el ejemplar seccionado M.253.8 de la Subzona Gigantea de la Zona Bradfordensis de la misma localidad cuyas secciones se representan en la figura 74 y cuyo molde de escayola aparece fotografiado en la figura 75.2.

Diagnosis: Conchas pequeñas, de contorno redondeado a subpentagonal, subsféricas; comisuras laterales arqueadas cóncavas hacia la valva dorsal, comisura frontal ampliamente uniplegada. Nates incurvado, sinfitio no apreciable, foramen muy pequeño. Collar peduncular presente; proceso cardinal claro, bajo, multidentado; cavidad umbonal no apreciada; placas crurales inclinadas, estrechas, con las bases crurales que presentan desarrollo hacia la valva dorsal, procesos crurales planos, subverticales; braquidio estrecho, con banda transversal muy corta.

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 11)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
12,8	8,3	9,94	1,8	12,9	7,8	10,3	3,3	10,3	7,4	8,4	1,6	1,13	0,8	0,97	0,01	0,95	0,8	0,88	0,003

Tabla 15.– Dimensiones e índices de los ejemplares estudiados de *Sphaeroidothyris henriquesae* sp. nov. Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 15.– Dimensions and indices in the studied specimens of *Sphaeroidothyris henriquesae* sp. nov. (A=width, L=length and E=thickness). Abreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

Diagnosis: Small, rounded to subpentagonal, subspherical; lateral commissures arched dorsally concave, anterior commissure widely uniplicated. Beak incurved, sinfitio inappreciable, foramen very small. Peduncular collar present; Cardinal process distinct, low, jagged; umbonal cavity not appreciated; hinge plates inclined, narrow, with crural bases that show up development toward the dorsal valve, crural process flat, subvertical; brachidium narrow, transverse band short.

Morfología externa: Terebratúlido de tamaño pequeño, con talla variable que nunca alcanza los 13 mm de longitud; el contorno es redondeado con tendencia a subpentagonal en algunos ejemplares, con igual longitud que anchura y la anchura máxima aproximadamente en la mitad de la longitud de la concha; biconvexa, subesferoidal pero que con una relación media espesor-longitud de 0,88; la comisura lateral arqueada, cóncava hacia la valva dorsal y la frontal ampliamente uniplegada, con un pliegue poco elevado. La unión entre las valvas forma un ángulo muy elevado, superior a los 90° en la comisura frontal y próximo a los 180° en las comisuras laterales.

El umbo es pequeño, destacando poco del contorno de la concha, proporcionalmente más masivo con la talla, incurvado dejando un sinfitio apenas visible en el que no se aprecian las placas deltoidales, estrechándose hacia el foramen que es diminuto.

Morfología interna: Al igual que en otras especies de terebratúlidos presentes en la sección de Murtinheira, en la zona del umbo de los ejemplares seccionados, se aprecia un fuerte engrosamiento por recrecimiento secundario de la concha en el interior de las valvas, que únicamente está ausente en las zonas de inserción de los mús-



Figura 73.– *Sphaeroidothyris henriquesae* sp. nov. Dibujo realizado a partir del ejemplar M.322.1, procedente de la Zona Concavum de la sección de Murtinheira, de medidas: 10,5 mm de anchura, 10,4 mm de longitud y 8,65 mm de espesor.

Figure 73.– *Sphaeroidothyris henriquesae* sp. nov. Drawing of specimen M.322.1, from the Concavum Zone of the Murtinheira Section. Its dimensions are: 10.5 mm in width, 10.4 mm in length and 8.65 mm in thickness.

culos y que es, probablemente, consecuencia de las condiciones ambientales en las que vive el organismo ya que, al menos una de las especies que aparecen en Murtinheira y que está presente en otros ambientes, *S. uretae*, solo presenta engrosamientos en los ejemplares de Murtinheira.

El collar peduncular está presente, apreciándose con más claridad en uno de los ejemplares seccionados. Se aprecia un proceso cardinal bajo, multidentado, de superficie irregular de surcada a abombada, muy corto. La cavidad umbonal está rellena por los recrecimientos de la concha. Los dientes de insertan desde una posición lateral y están retenidos por los rebordes internos y externos de las fosetas, estando los internos más desarrollados. Las placas cardinales, muy estrechas, están dorsalmente inclinadas; las bases crurales están ligeramente expandidas hacia el lado dorsal. Los procesos crurales son planos, ligeramente convergentes hacia la valva ventral; el braquidio es estrecho con una banda transversal muy poco extensa que solo se ha podido apreciar en un

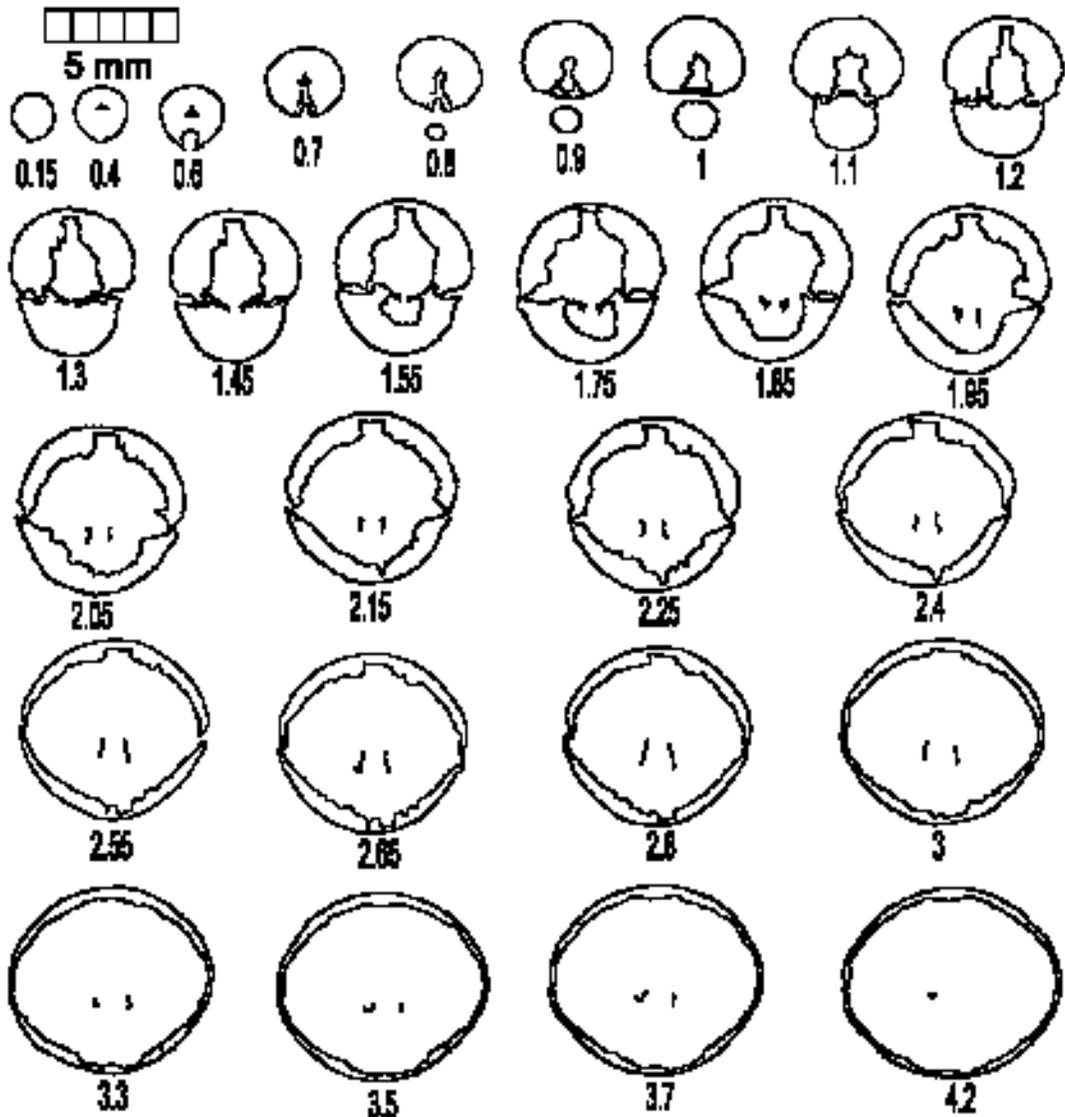


Figura 74.— *Sphaeroidothyris henriquesae* sp. nov. Secciones seriadas del ejemplar M.253.8, procedente de la Zona Bradfordensis de la sección de Murтинheira, paratipo de la especie.

Figure 74.— *Sphaeroidothyris henriquesae* sp. nov. Transverse serial sections of paratype M.253.8, from the Bradfordensis Zone of the Murтинheira Section.

ejemplar en el que su anchura es de aproximadamente 0,2 mm las puntas del braquidio son acanaladas, en forma de U.

Variabilidad: La especie presenta un cierto grado de variabilidad en alguna de sus características, siendo sin embargo en general bastante homogénea en la mayoría. El elemento de variabilidad más importante es el de las medidas, fun-

damentalmente la longitud con un amplio rango de tallas, de entre 7,8 y 12,9 mm en el lote, que contrasta con la gran homogeneidad en las formas, donde apenas existen diferencias, siendo la globosidad bastante homogénea dentro de un margen razonable y teniendo en cuenta que existen individuos que, al formar la unión entre las valvas un ángulo de prácticamente 180°, después

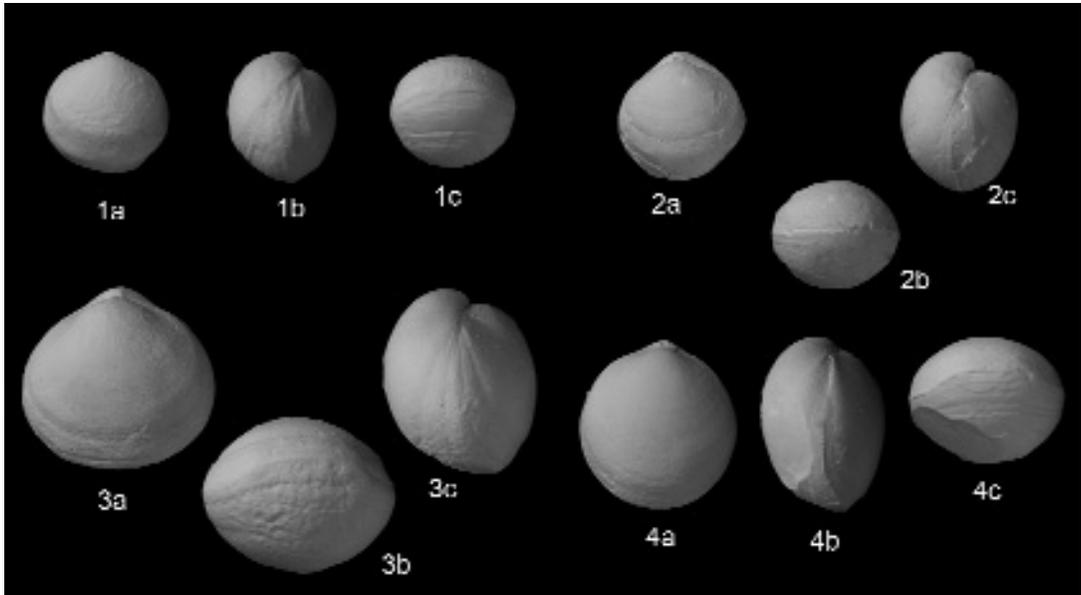


Figura 75.— *Sphaeroidothyris henriquesae* sp. nov. 1. Ejemplar M.253.1. 2. Molde de escayola del ejemplar siglado M.253.8, paratipo de la especie cuyas secciones seriadas se representan en la figura 73. 3. Ejemplar M.303.1, holotipo de la especie. 4. Ejemplar M.311.1. 1 y 2 de la Subzona Gigantea de la Zona Bradfordensis, 3 y 4 de la Subzona Limitatum de la Zona Concavum; todos de la sección de Murtinheira. (X2).

Figure 75.— *Sphaeroidothyris henriquesae* sp. nov. 1. Specimen M.253.1. 2. Cast of the specimen M.253.8, paratype. 3. Holotype, specimen M.303.1. 4. Specimen M.311.1. 1 and 2 from Gigantea Subzone, Bradfordensis Zone, 3 and 4 from the Limitatum Subzone, Concavum Zone; all from Murtinheira section. (X2).

de la etapa juvenil, dejan de crecer en longitud, creciendo casi solamente en espesor, lo que hace que algunos ejemplares posean relaciones espesor-longitud superiores a 1. En el contorno existen también pocas desviaciones de la morfología subpentagonal que afectan exclusivamente a la relación longitud-anchura que es relativamente variable.

Se puede decir, de acuerdo con el lote de ejemplares estudiados, que *Sphaeroidothyris henriquesae* sp. nov. es una especie con una cierta variabilidad dimensional pero bastante constante en los que se refiere a las formas, es decir, los contornos, los pliegues y la morfología del umbo, lo que facilita su diagnóstico y su descripción.

En cuanto a su morfología interna, la especie se muestra bastante constante en sus caracteres, fundamentalmente en lo que se refiere a la arquitectura del braquidio, estrecho, con banda transversal muy estrecha.

Discusión: El aspecto general de las conchas

estudiadas evoca a la especie tipo del género *Sphaeroidothyris globisphaeroidalis* BUCKMAN, o a la especie *S. sphaeroidalis* SOWERBY. Sin embargo, existen grandes diferencias en tamaño, en detalles morfológicos clave, como la forma del nates y el tamaño del foramen y en la estructura interna. En efecto, los ejemplares del Aalenense superior y la base del Bajociense se asimilan a los *Sphaeroidothyris* subesféricos en el aspecto global de la concha pero un análisis detallado de la morfología marca la gran distancia con estas especies que además son posteriores en el registro. Las diferencias morfológicas fundamentales con las “globulinas” clásicas, consisten en que los ejemplares del material estudiado tienen una talla muy inferior, el nates está proporcionalmente mucho menos desarrollado y el foramen es mucho más pequeño estando prácticamente en contacto con la valva dorsal. No encaja pues este material en ninguna de las especies subesféricas conocidas si bien parece claro que debe ser incluida en el mismo género, el único

que acoge hasta ahora este tipo de formas.

El hecho de aparecer junto a otra especie del género, *S. uretae*, podría hacer pensar que se trata de una variedad morfológica de la misma que lleva la globosidad hasta el extremo. Pero los ejemplares de *S. uretae* son claramente distinguibles por no ser subsféricos, poseer un ángulo de unión entre las valvas en la comisura frontal agudo, tener un nates más voluminoso y que destaca más en la forma general de las conchas, un foramen mayor y una línea de plegamiento frontal diferente. En la morfología interna también existen diferencias, no tan notables, como el hecho de que las bases cruales en *S. uretae* sean prácticamente indistinguibles. En definitiva, este material de la sección de Murtinheira no se puede incluir tampoco en esta especie, con la que existen elementos comunes en lo que se refiere a la morfología interna como la inclinación de las placas cardinales o las bases cruales muy reducidas que deben expresar proximidad evolutiva.

Se crea entonces para este material la nueva especie cuyo nombre está dedicado a la Doctora María Helena Henriques del Departamento de Ciências da Terra de la Universidade de Coimbra, que estudió la bioestratigrafía de la sección de Murtinheira que se utiliza de referencia en este trabajo y del que es codirectora.

Ambiente sedimentario: La especie aparece en los mismos ambientes que *S. uretae*, es decir en ambientes profundos muy distales, apareciendo en niveles margosos oscuros, bioturbados, ricos en materia orgánica microparticulada y poco consolidados, presentando, al igual que el resto de los terebratúlidos de la sección engrosamientos en la concha en la zona del umbo.

Distribución: La especie ha sido encontrada hasta ahora solamente en la Zona Bradfordensis del Aalenense medio, en la Zona Concavum del Aalenense superior y en la Zona Discites del Bajociense inferior de la sección de Murtinheira.

Suborden Terebratellidina MUIR-WOOD, 1955

Superfamilia Zeilleracea ALLAN, 1940

Familia Zeilleriidae ALLAN, 1940

Género *Neozeilleria* gen. nov.

Especie tipo: *Terebratula (Waldheimia) sharpei* CHOFFAT, 1947

Diagnosis: Zeilléridos pequeños o diminutos con contorno redondeado a subpentagonal, generalmente más anchos que largos; nates de subrecto a ligeramente incurvado, con aristas redondeadas, más engrosadas junto al foramen; foramen pequeño, mesotírido a permesotírido; comisuras laterales rectas o ligeramente curvadas, la frontal recta o ligeramente plegada o surcada; el ángulo frontal en perfil es siempre agudo. Proceso cardinal inapreciable; láminas dentales cortas, con callosidades, curvadas cerca del foramen; los rebordes internos de la foseta y las placas cardinales, unidos al septo, forman un surco cardinal; braquidio con morfología de zeillérido, espinoso al menos en su parte anterior.

Diagnosis: *Small or minute Zeilleriidae, rounded to subpentagonal, generally wider than long; beak suberect to weakly incurved, with beak ridges rounded, more augmented next to the foramen; foramen small, mesothyridid to permesothyridid; lateral commissure straight to slightly curved, the anterior one straight or slightly uniplicated or sulcated; the anterior angle is always acute in section. Cardinal process inappreciable; dental plates short, with callosities, curved near the foramen; the inner socket ridges and the hinge plates, conjunct with the septum, form a cardinal furrow; brachidium with zeilleriid morphology, prickly at least in their anterior part.*

Descripción: Los braquiópodos que se incluyen en este género tienen un tamaño pequeño, siendo *N. lycetti* la especie conocida en la que se presentan las mayores tallas que rondan los 2 cm de longitud; esta es una característica fundamental a la hora de separar *Neozeilleria* gen. nov. de *Zeilleria* BAYLE y de *Cincta* QUENSTEDT, que presentan tallas grandes, en general mucho mayores que las de las especies de este género.

Las conchas de *Neozeilleria* poseen un contorno subcircular en juveniles y siempre se aprecia una tendencia a adquirir un contorno subpentagonal en los ejemplares más adultos; esto es debido al mayor crecimiento que proporcionalmente presenta la parte anterior de la concha en fases adultas, característica está extendida no

solo entre los zeilléridos. Este contorno subpentagonal de los adultos implica que el margen anterior está suavemente curvado, nunca recto ni escotado o estrangulado como ocurre en muchos ejemplares de diversas especies de los géneros *Zeilleria* y *Cincta* (por ejemplo ejemplares de *Z. vicinalis*, *Z. rehmanni*, *Z. waterhoussi*, *Z. mariae meridiana*, *Z. cuadrifida* o *C. cor*). La anchura máxima suele ocupar una posición posterior sobre la longitud total de la concha.

La globosidad es variable, no solo entre las especies del género, sino que se ha podido comprobar que también existe una gran variabilidad intraespecífica, en lo que se refiere a esta característica; de todos modos, en las cuatro especies estudiadas que incluyen tanto ejemplares aplanados como algunos muy globosos, los promedios del cociente entre el espesor y la longitud toman valores entre 0,6 y 0,65.

Las comisuras entre las valvas tienden a ser rectas y de hecho lo son en juveniles, incluso con tallas próximas a la talla adulta y en muchos adultos; también es frecuente que aparezca algún tipo de curvatura aunque siempre muy suave. En este sentido son posibles tanto las comisuras frontales surcadas como las plegadas, siendo esta una característica de cada especie. El plegamiento de la comisura va acompañado por un muy suave plegamiento de la superficie de las valvas pero en ningún caso son estos pliegues opuestos como ocurre en algunas especies del género *Zeilleria*.

La morfología del nates es relativamente constante en el género; en general es pequeño, supone en torno a la décima parte de la longitud total de los organismos; el grado de curvatura del mismo oscila entre subrecto en las especies menos globosas hasta incurvado en las especies más globosas. El foramen, pequeño, es normalmente mesotírido, si bien en ejemplares de mayor talla dentro de cada especie puede ser permesotírido; está flanqueado por placas deltoidales pequeñas, triangulares que se juntan anteriormente sin soldarse. El umbo posee aristas muy evidentes a ambos lados del foramen, donde es frecuente que se formen unas pequeñas protuberancias en su comienzo; estas aristas tienen un contorno redondeado y no son largas, atenuándose relativamente cerca del foramen. Las aristas,

delimitan un área poco extensa que se hace inapreciable en ejemplares grandes en los que el umbo se recurva cerrando este espacio.

En el interior del umbo peduncular aparecen láminas dentales cortas que conforman pequeñas cavidades umbonales, a veces casi inexistentes, de forma variable según las especies. Los dientes son fuertes y se insertan en fosetas en las que el reborde externo es prácticamente inexistente, estando el interno muy desarrollado.

Las placas cardinales, unidas al reborde interno de las fosetas y al septo forman una estructura acanalada, el surco cardinal, que adquiere diferentes formas incluso en ejemplares de la misma especie, por lo que no se considera un carácter diagnóstico importante. Estas placas cardinales son cortas o muy cortas y delimitan cavidades umbonales dorsales muy pequeñas, inapreciables en algunas especies. La relación entre las placas cardinales y el septo medio es también variable, en algunos casos estas placas están unidas al septo, en otros el septo se individualiza muy cerca de su comienzo, siendo la unión entre éste y las placas cardinales mínima. El septo suele mantenerse como estructura individualizada por una longitud equivalente a la tercera parte de la de la valva dorsal.

La posición de las bases crurales y la morfología del braquidio son rasgos que varían en las diferentes especies y tienen valor a la hora de caracterizarlas. En lo que se refiere a la posición de las bases crurales, que se aprecian con claridad en el aparato articular, varía desde posiciones centrales próximas al septo, hasta posiciones más distanciadas prácticamente sobre los rebordes internos de las fosetas. El braquidio presenta una morfología común típica de los zeilléridos y en este género suele estar conformado por ramas ascendentes y descendentes laminares, donde las láminas son relativamente extensas. Todas las especies presentan espinas que pueden aparecer sobre las ramas ascendente o descendente del braquidio o solamente en posición terminal como ocurre en *N. anglica* donde estas espinas, muy cortas, son casi inapreciables.

Discusión: Este nuevo género abarca especies que hasta el momento se venían incluyendo dentro del género *Zeilleria* (*sensu* DELANCE, 1974).

El estudio de las formas posteriores a la extinción en masa del Toarciense inferior, que hasta ahora se tendía a incluir en el mismo, revela la existencia de una serie de características diferenciales con respecto a las morfologías anteriores a la misma; en la extinción, ampliamente documentada, desaparecen un gran número de organismos bentónicos y, según parece, el género *Zeilleria* como tal.

Se han atribuido a *Zeilleria* un determinado número de especies posteriores a la extinción, sobre la base de que se trataba de organismos con braquidio de tipo zeillérido y con comisuras poco plegadas, pero que ya no responden estrictamente a las características de las especies del género anteriores al Toarciense inferior que son las que, en definitiva, lo caracterizan. Un grupo uniforme de estas especies, algunas de las cuales han aparecido en el tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio de la Cuenca Lusitánica, pasan a incluirse en el nuevo género *Neozeilleria*, un nombre que hace referencia al hecho de que se trata de un género sin duda relacionado con *Zeilleria* y posterior a él, sin que se pueda asegurar que ambos están estrictamente en la misma línea evolutiva.

El género *Zeilleria* fue creado por BAYLE en 1878 pero la primera diagnosis es realizada por DOUVILLÉ en 1879 que destaca como características fundamentales del género, la oposición de los pliegues en las especies plegadas y las comisuras más o menos rectas, presencia de láminas dentales, placas cardinales y septo; indica también que poseen un umbo pequeño con una arista saliente que delimita un área clara; cita como especies del género *Z. quadrifida*, *Z. cornuta*, *Z. cor* y *Z. numismalis*, que había sido nominada por Quenstedt como *Cincta numismalis*. Con esta descripción, aunque algunos autores utilizaron la denominación genérica en sentido restrictivo, un gran número de especies fueron incluidas.

Diversos autores intentaron ordenar este material diverso, a destacar, entre las más recientes, la separación del género *Cincta* que realiza MUIR-WOOD (1965) en el "*Treatise of Invertebrate Palaeontology*". Por otra parte, cuando se revisan las especies posteriores al Toarciense, muchas de ellas pasan a incluirse en otros géneros como *Ornithella*, *Rugitella*,

Digonella, *Microthyridina* y *Obovothyris* (DELANCE, 1974)

DELANCE (1974), realiza una revisión del género *Zeilleria* y plantea una nueva diagnosis del mismo en la que un aspecto fundamental es la inclusión en él de las especies del género *Cincta* (*sensu* BUCKMAN) además del género *Keratothyris* y de algunas formas liásicas clasificadas por Buckman como *Ornithella*. En esta revisión, se divide el género en dos subgéneros: *Zeilleria* que integra las formas clásicas y *Cincta* donde se incluyen básicamente, las especies del hasta entonces considerado género independiente, *Cincta*. A pesar de que las especies "grandes" anteriores al evento extintivo permiten una diferenciación a este nivel, al intentar trasladar la separación a las especies "pequeñas" posteriores, esta diferenciación es difícil de mantener dándose el caso de que ejemplares de una especie, antes considerada del género *Cincta* como es *Neozeilleria anglica* y otra que se incluía en el género *Zeilleria* como es *N. sharpei* son en ocasiones difíciles de diferenciar, sobre todo, en sus características externas. Estamos entonces ante un grupo de Zeilleridae en el que es difícil establecer los grupos diferenciados en base a las diagnosis conocidas para los géneros o subgéneros *Zeilleria* y *Cincta* y que, sin embargo, presentan conjuntamente características propias que le dan cohesión suficiente como para establecer una unidad sistemática de evidente significado paleontológico y evolutivo.

Con posterioridad al trabajo de Delance, se ha incluido en el género *Zeilleria* como subgénero, *Pirotella* SUCIC-PROTIC, 1984, con morfologías también diferentes de la de la especie tipo; las especies que se atribuyen a este subgénero son pliembachienses, estando muy alejadas morfológica y cronológicamente de *Neozeilleria*.

Las especies del nuevo género *Neozeilleria*, presentan una gran uniformidad en su morfología, diferenciable de la del género *Zeilleria* considerado en el sentido de Delance, es decir, incluyendo los dos subgéneros *Cincta* y *Zeilleria*, tanto en su morfología externa como en la interna. En lo que se refiere a la externa destacan, en una diagnosis rápida, por su pequeño tamaño, inferior al de todos los representantes de

Zeilleria, su contorno subpentagonal, su ancha comisura frontal, su perfil discoidal que muestra siempre un ángulo agudo en la comisura anterior y su umbo y foramen pequeños. En la morfología interna, aunque se conserva la configuración general del braquidio, en *Neozeilleria* las bandas que lo conforman son más extensas; por otra parte, las placas cardinales están muy reducidas, con lo que las cavidades umbonales dorsales o no llegan a formarse o son muy pequeñas.

Existen varias especies descritas o figuradas que se deben incluir dentro del nuevo género; los caracteres externos y básicamente su tamaño y la morfología general de la concha permiten hacerlo. Entre ellas *Neozeilleria lycetti* (DAVIDSON, 1851), que es la primera especie conocida del nuevo género y se extiende por el Toarciense siendo conocida en Inglaterra hasta el Toarciense superior; a juzgar por la diversidad de formas de los ejemplares figurados en las publicaciones conocidas, es posible que en esta especie se hayan incluido ejemplares que podrían, razonablemente, pertenecer a más de una; la revisión de los ejemplares incluidos en *N. lycetti* podría arrojar más diversidad que la hasta ahora considerada al género en el Toarciense medio y en el superior.

DI STEFANO (1884), describe y figura *Zeilleria ippoliteae* DI STEFANO (p. 738-789, lám. 15, figs. 12-13) cuya morfología de zeillérico se expresa con claridad en el contorno redondeado, las comisuras muy levemente plegadas y el umbo subrecto con aristas. Además, la pequeña talla coincide con las que son comunes en las especies del género *Neozeilleria*, Di Stefano figura dos ejemplares de 20 y 13 mm de longitud, lo que entra en el rango de pequeñas tallas de las especies del género.

CHOFFAT ha encontrado en Portugal, aparte de *N. sharpei*, la especie Aalenense que se incluye en el nuevo género como especie tipo del mismo, otros ejemplares de pequeños zeilléricos. Estudia y figura (CHOFFAT, 1947, lám. 18, figs. 14-15), de entre ellos, los ejemplares identificados como *Zeilleria? hertzi* HAAS & BÖSE del Bajociense de Cesareda, que poseen los caracteres externos de *Neozeilleria* y deben incluirse en este nuevo género.

Neozeilleria truncatella (ROTHPLETZ, 1886)

es una especie con distribución alpina que ha aparecido en materiales de la base del Jurásico Medio y que muestra claramente los caracteres del género. *N. truncatella* expresa la expansión geográfica del género hacia las cuencas alpinas.

Por último, se incluyen las especies del tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio de la cuenca lusitánica; dos de ellas ya habían sido descritas, *Neozeilleria anglica* (OPPEL, 1858) y *Neozeilleria sharpei* (CHOFFAT, 1947); la primera fue incluida por Delance en el subgénero *Cincta* y la segunda la encuadró en el subgénero *Zeilleria*. Las otras dos especies pertenecen al Toarciense superior y se describen por primera vez, estando su distribución, por el momento, restringida a la Cuenca Lusitánica, se trata de *Neozeilleria duartei* sp. nov. y *Neozeilleria nuskae* sp. nov.

Existen por otra parte algunas especies que, a pesar de su edad, de poseer características del género y de haber sido incluidas en *Zeilleria*, no deben ser incluidas en el género *Neozeilleria*. Es el caso de *Zeilleria böhmi* (PARONA), de edad Bathoniense, de los "Strati a *Posidonia alpina*" de la región de Trentino, en Italia, que FERRARI (1962, lám. 10, fig. 9) describe y de la que figura un ejemplar; a pesar de que *Zeilleria böhmi* posee una pequeña talla (longitudes entre 9,3 y 20,8 mm) y la globosidad es similar a la de *Neozeilleria*, el ejemplar figurado muestra caracteres que no son propios del nuevo género, a destacar el fuerte plegamiento de las comisuras laterales y la elevada uniplicación, el voluminoso umbo, el contorno longitudinalmente elongado o la anchura máxima en una posición centrada; no se puede por lo tanto incluir esta especie en *Neozeilleria*.

Una especie que para DELANCE guarda relación con *N. lycetti* es la especie del Aalenense medio-Bajociense incluida en *Zeilleria* como *Z. leckenbyi* (WALKER in DAVIDSON, 1878). Sin conocer con detalle la morfología interna ni la variabilidad morfológica de esta especie, a juzgar por las figuraciones conocidas, su contorno con una zona frontal estrecha, su umbo proporcionalmente grande y su tamaño la alejan de los caracteres diagnósticos de este género por lo que no se incluye en el mismo.

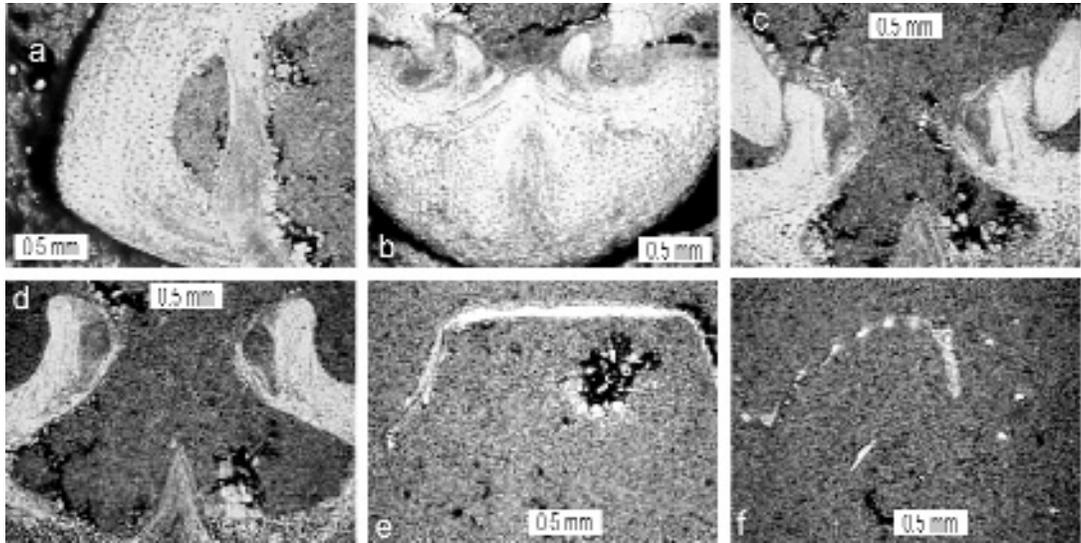


Figura 76.— *Neozeilleria duartei* sp. nov. Microfotografías realizadas a partir de secciones del paratipo SS.45.1, procedente de la Zona Speciosum de la sección de São Simão. a): Vista parcial del nates a 1,15 mm del extremo de la concha, mostrando las láminas dentales gruesas y ligeramente arqueadas. b): Zona de la articulación a 1,7 mm del extremo, en la que se aprecia el surco cardinal. c), d): Aspecto de la estructura formada por las placas cardinales y los rebordes internos de las foseetas en la que se aprecian las bases crurales a 2,15 y 2,3 mm del ápice respectivamente. e): Aspecto parcial de la banda transversal del braquidio a 4,2 mm. f): Aspecto espinoso de la parte anterior del braquidio a 7.8 mm del ápice (la microfotografía se ha girado 90° para mejor observación).

Figure 76.— *Neozeilleria duartei* sp. nov. Microphotographs of transverse serial sections of paratype SS.45.1, from the Speciosum Zone of the São Simão Section. a): Ventral umbonal cavity at 1.15 mm from the apex, showing the thick dental plates. b): Hinge at 1.7 mm, showing the hinge groove. c) and d): Structure formed by the hinge plates, the crural bases and the inner socket ridges, at 2.15 and 2.3 mm from the shell apex. e): Transverse band of the loop at 4.2 mm. f): Spines at the edge of the loop at 7.8 mm from the apex. (Microphotograph rotate 90° for a better observation).

Distribución: Las especies que se incluyen en el nuevo género *Neozeilleria* abarcan desde la radiación que sigue a la extinción del Toarciense inferior hasta el Bajociense superior, apareciendo tanto en las cuencas asociadas al Tethys como en las de Europa occidental, habiéndose encontrado en Inglaterra, Francia, Alemania, Austria, Italia, Sicilia y las cuencas periféricas de la Placa Ibérica: Cordillera Ibérica, Asturias y Cuenca Lusitánica.

Neozeilleria duartei sp. nov.
(Figs. 76-79, Tabla 16)

1974 *Zeilleria* (*Zeilleria*) *sharpei* (CHOFFAT) – DELANCE, p. 217, figs. 11-1, non p. 215, lám. 2, figs. 20-26

Se han estudiado un total de 27 ejemplares procedentes de las secciones de São Simão y Maria Pares. De ellos, los ejemplares figurados

en la descripción de esta especie, los medidos para la realización de la tabla de medidas, así como los seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen la serie tipo y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC. Los 18 ejemplares de la serie tipo se relacionan en el Anexo I.

Tipos: Se designa como holotipo el ejemplar procedente del Toarciense superior (Zona Speciosum) de la Sección de São Simão, siglado SS.45.40, que aparece fotografiado en la figura 79.3; asimismo, se designa como paratipo el ejemplar seccionado siglado SS.45.1, cuyas secciones aparecen dibujadas en la figura 78, también de la Zona Speciosum de São Simão; parte de estas secciones, micrografadas, aparecen en la figura 76 y el ejemplar aparece dibujado en la figura 77; el molde de escayola de este ejemplar aparece también fotografiado en la figura 79.1.

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 18)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
12,6	8	11,4	1,15	17	7,5	11,8	3,3	8,6	4,6	7,5	1,12	1,5	0,9	1	0,12	0,72	0,59	0,65	0,0016

Tabla 16.– Dimensiones e índices de los ejemplares estudiados de *Neozeilleria duartei* sp. nov.. Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 16.– Dimensions and indices in the studied specimens of *Neozeilleria duartei* sp. nov. (A=width, L=length and E=thickness). Abreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

Diagnosis: Pequeño, biconvexo, de contorno redondeado-subpentagonal; la comisura frontal describe un suave y ancho surco, estando la comisura lateral ligeramente curvada, cóncavamente hacia la parte peduncular; nates masivo, corto, incurvado, con aristas cortas, redondeadas que terminan junto a un foramen pequeño, permesotírido; las placas deltoidales son triangulares, largas y estrechas, que pueden llegar a unirse o no. Las láminas dentales son cortas y robustas, estando ligeramente arqueadas convexamente hacia el interior del umbo; las placas cardinales son masivas y forman una unidad con el reborde interno de la foseta dentaria que se individualiza pronto del septo, formando una estructura en la que se aprecian las bases crurales. Braquidio típico de zeillérido con las bandas anchas.

Diagnosis: Small, biconvex, rounded to sub-pentagonal; the anterior commissure describes a smooth and width sulcus, the lateral one also slightly curved, ventrally concave; beak massive, short, incurved, with short rounded beak ridges, foramen small, permesothyridid; deltoidal plates triangular; long and narrow, conjunct or disjunct. Dental plates short and robust, being slightly arched convexly toward the interior of the umbo; hinge plates massive and forming an unit with the inner socket ridges, that it is individualized soon of the septum, forming a structure in which the crural bases are distinguished. Brachidium typical of zeilleriid with wide bands.

Morfología externa: Conchas pequeñas, alcanzándose la longitud máxima de 17 mm en los ejemplares estudiados, con una longitud media de 11,8 mm. El contorno es subpentagonal con un margen anterior ancho, el cociente entre la longitud y la anchura presenta un valor medio de 1 si bien algunos ejemplares están alargados lon-



Figura 77.– *Neozeilleria duartei* sp. nov. Dibujo realizado a partir del paratipo SS.45.1, procedente de la Zona Speciosum de la sección de São Simão, de dimensiones: 11,5 mm de anchura, 11 mm de longitud y 7,4 mm de espesor.

Figure 77.– *Neozeilleria duartei* sp. nov. Drawing of paratype SS.45.1, from the Speciosum Zone of the São Simão Section. Its dimensions are: 11.5 mm in width, 11 mm in length and 7.4 mm in thickness.

gitudinalmente proporcionando valores elevados de este cociente que, dado el tamaño de la muestra, se eleva en su valor medio; la anchura máxima del animal está siempre claramente en la parte posterior de las valvas. Los ejemplares son moderadamente globosos, concentrándose la globosidad y por lo tanto la mayor parte del volumen de la concha en la parte más posterior del organismo. La superficie de la concha es lisa apreciándose líneas de crecimiento marcadas.

La comisura anterior está ampliamente surcada siendo este uno de los mejores y más claros caracteres diagnósticos de la especie; para describir esta surcación anterior la comisura lateral está muy suavemente curvada, convexamente hacia la valva dorsal.

El nates es fuerte, masivo, erecto o ligeramente incurvado, el foramen es pequeño. Las placas deltoidales son triangulares alargadas lateralmente pero estrechas antero-posteriormente y no suelen llegar a ponerse en contacto.

Morfología interna: Morfología interna de zeillérido; las láminas dentales son cortas y

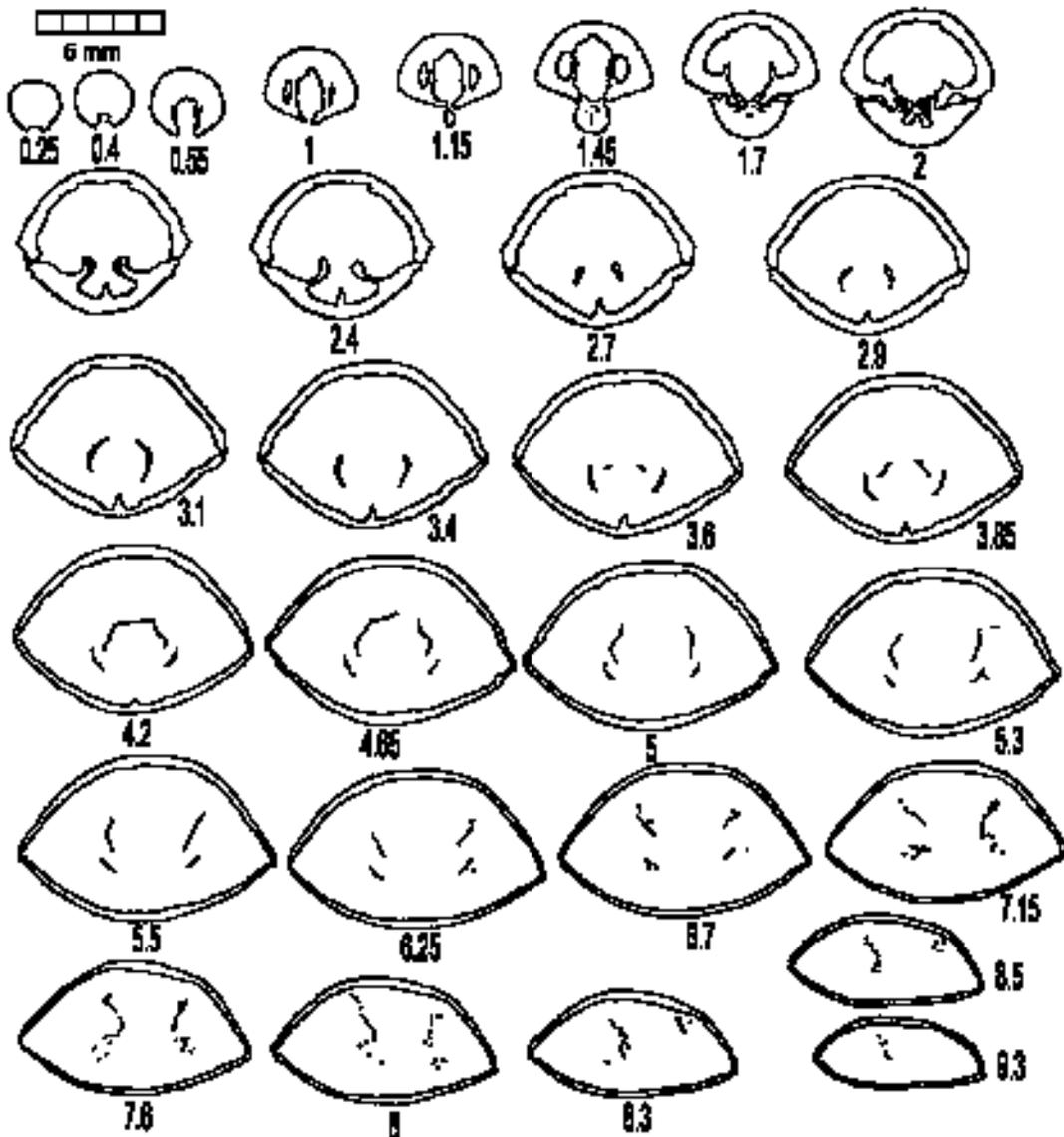


Figura 78.— *Neozeilleria duartei* sp. nov. Secciones seriadas del ejemplar SS.45.1, procedente de la Zona Speciosum de la sección de São Simão, paratipo de la especie.

Figure 78.— *Neozeilleria duartei* sp. nov. Transverse serial sections of paratype SS.45.1, from the Speciosum Zone of the São Simão Section.

robustas, estando ligeramente arqueadas convexamente hacia el interior del umbo, con callosidades voluminosas en la parte ventral; las cavidades laterales están muy reducidas. Los dientes son voluminosos y presentan contorno redondeado, estando retenidos por los rebordes internos de las fosetas bien desarrollados.

Las placas cardinales no llegan a individualizarse y forman una unidad masiva con el reborde interno de la foseta dentaria; las bases crurales forman parte de esta unidad que, en series de secciones transversales, pronto se separa del septo medio dorsal. No se llegan a desarrollar cavidades umbonales dorsales.

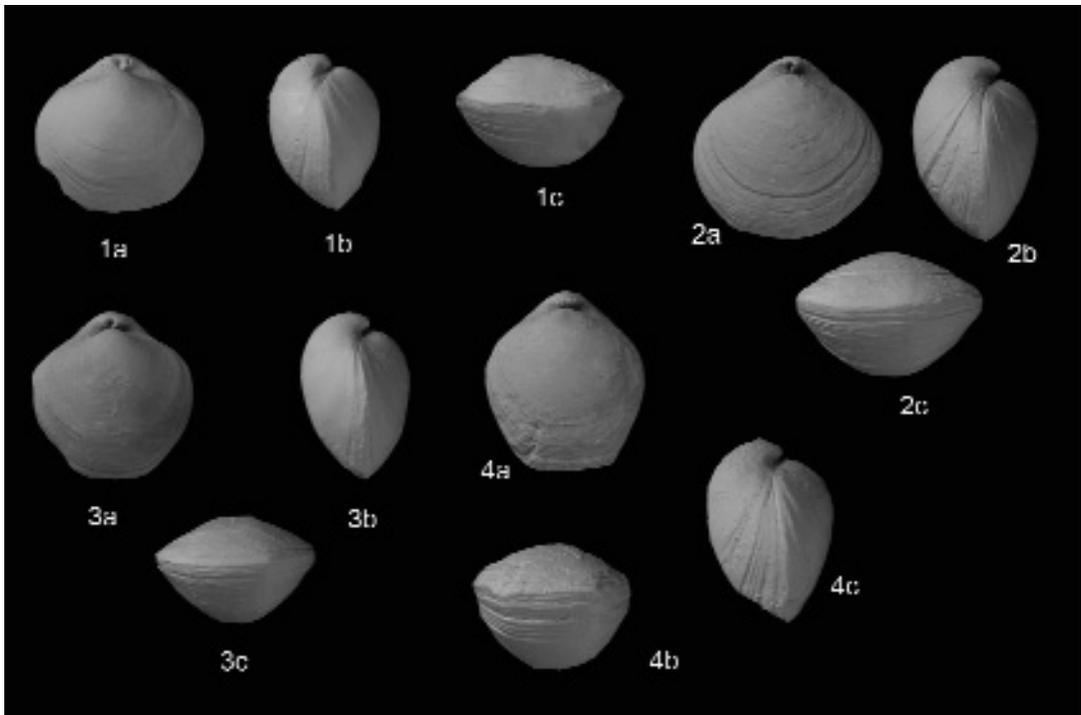


Figura 79.— *Neozeilleria duartei* sp. nov. 1): Molde de escayola del paratipo seccionado SS.45.1. 2): Ejemplar SS.45.64. 3): Ejemplar SS.45.40, holotipo de la especie. 4): Ejemplar Z.66.67, elongado antero-posteriormente. 1, 2 y 3 procedentes de la Zona Speciosum de la sección de São Simão; 4 de la Zona Speciosum de la sección de Maria Pares. (X2).

Figure 79.— *Neozeilleria duartei* sp. nov. 1). Plaster cast of paratype SS.45.1. 2): Specimen SS.45.64. 3): Specimen SS.45.40, holotype of the species. 4): Specimen Z.66.67, antero-posteriorly elongate. 1, 2 and 3 coming from the Speciosum Zone of the São Simão Section; 4 from the Speciosum Zone of the Maria Pares Section. (X2).

La arquitectura del braquidio es la típica de los zeilléridos, presentando como características propias de la especie, las bandas de los brazos descendentes y ascendentes anchas, en relación con la que suele aparecer en otras especies próximas del género, siendo además muy espinoso, apareciendo espinas en toda su longitud salvo en la zona más próxima a la articulación. Estas espinas son además largas y huecas.

Variabilidad: La especie está muy extendida geográficamente apareciendo numerosos ejemplares en varias zonas en donde afloran niveles margosos típicos en la Zona Speciosum de la cuenca; a pesar de que solo se ha estudiado biométricamente un pequeño lote de ejemplares de las secciones incluidas en este trabajo, estos son muy abundantes. Estas observaciones han permitido constatar que se trata de una especie variable pero que conserva siempre sus caracteres diag-

nósticos esenciales.

La variabilidad que se ha podido constatar afecta fundamentalmente a la talla; en este sentido, aparte de los muy escasos ejemplares juveniles, existen importantes variaciones en la talla de los ejemplares, tanto dentro de un nivel como, en ocasiones, comparando las tallas de niveles diferentes, lo que hace que, en los ejemplares del lote medido, tengamos en la longitud una horquilla con valores extremos de 7,5 y 17 mm, eso sí, con una varianza que nos hace pensar en una distribución normal de las tallas.

Esta diversidad de medidas, se expresa también en el contorno general de la concha, con valores para la relación longitud-anchura de entre 0,9 y 1,5 mm, lo que indica que dentro del contorno general subpentagonal existen ejemplares tanto alargados sobre el eje anteroposterior como sobre un eje transversal. En lo que se refiere a la

globosidad, los valores son más conservativos siendo todos los ejemplares moderadamente globosos.

Se trata por lo tanto *N. duartei* de una especie muy variable en tallas y contornos y no tanto en globosidad pero que mantiene constantes unas características que tienen por lo tanto gran valor diagnóstico como son el contorno subpentagonal de las valvas y la forma de los plegamientos de las comisuras.

En la morfología interna, según se ha podido comprobar por las secciones realizadas con tres ejemplares, los elementos de la zona articular se muestran muy constantes, por lo que se le atribuye un gran valor sistemático, así como al carácter multiespinoso del braquidio; sin embargo, tal y como ocurre en otras especies del género *Neozeilleria*, la arquitectura del braquidio es bastante variable.

Discusión: *N. duartei* es una especie que se ha confundido con *N. sharpei*, a juzgar por las citas que existen en la bibliografía, situándola en niveles y localidades en las que no aparece esta segunda especie. DELANCE (1974, fig. 11.1), en la descripción de *N. sharpei* figura las secciones de un ejemplar que en realidad pertenece a *N. duartei* procedente de la sección de Rabaçal donde *N. sharpei* no ha aparecido hasta el momento y donde *N. duartei* es sin embargo muy abundante. Ciertamente las dos especies son muy parecidas en su aspecto general y es necesaria una observación detallada para distinguirlas y apreciar los caracteres diferenciales que se acaban haciendo evidentes. En cuanto a los caracteres externos, la surcación amplia de la comisura frontal y la curvatura ventralmente cóncava de la dorsal, de *N. duartei* son caracteres diagnósticos básicos; en la morfología interna, la estructura que forman las placas cardinales y las bases crurales que en *N. duartei* forman una estructura masiva asociada a los rebordes internos de las foseas y en *N. sharpei* está asociada al septo medio, es uno de los caracteres diferenciadores más claros.

Los ejemplares encontrados de *N. duartei* son también distinguibles de otras especies próximas del género; de *N. nuskae* sp. nov., por la unificación de la comisura frontal que aparece en esta segunda, que además presenta una valva dorsal

muy aplanada y un contorno más redondeado en su parte anterior; de *N. anglica* (OPPEL) la separa el hecho de que esta segunda especie presenta una concha menos globosa y sobre todo menos gibosa, un contorno más redondeado, comisuras rectas y una estructura interna bastante distinta.

No existiendo pues un taxón donde incluir este material del Toarciense superior de la Cuenca Lusitánica, que forma una unidad claramente diferenciable de los demás próximos, se ha creado la nueva especie que aquí se describe y cuyo nombre se dedica al Doctor Luis Vitor Duarte, del Departamento de Ciencias da Terra de la Universidade de Coimbra que ha colaborado de forma decisiva en la realización de este trabajo y que ha proporcionado abundante material de esta y otras especies para su estudio.

Ambiente sedimentario: *Neozeilleria duartei* sp. nov., es una especie abundante en los escasos niveles en los que aparece, presentándose en estos casos concentraciones densas de ejemplares. Los niveles en los que se encuentra son siempre niveles calcáreos que intercalan las potentes series margosas de la zona Speciosum; estos niveles, ricos en bioclastos, corresponden a acúmulos de carbonato biogénico que se concentra después de desplazarse a favor de pendiente por una rampa; este carbonato proporciona un buen sustrato para la fijación de organismos sésiles y sobre el se instalan los individuos de la especie. Estos niveles son ricos en organismos, básicamente braquiópodos, pero también moluscos, crustáceos, etc. Y representan auténticos oasis de vida bentónica en las potentes series margosas.

La especie participa en comunidades con otros braquiópodos de similar talla, de los que suele ir acompañada, se trata de *Nannirhynchia cotteri* y de *Soaresirhynchia renzi*.

Distribución: La especie solo ha aparecido hasta el momento en la Zona Speciosum de la Cuenca Lusitánica.

Neozeilleria nuskae sp. nov.
(Figs. 80-83, Tabla 17)

Se han estudiado 35 ejemplares de la especie que han aparecido en las secciones de Brasfemes, Murtinheira, Maria Pares y Zambujal

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 23)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
11,1	7	9,1	1,4	10,7	6,4	8,8	2	7,4	4	5,7	0,99	1,14	0,87	0,98	0,005	0,81	0,47	0,65	0,005

Tabla 17.– Dimensiones e índices de los ejemplares estudiados de *Neozeilleria nuskae* sp. nov.. Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 17.– Dimensions and indices in the studied specimens of *Neozeilleria nuskae* sp. nov. (A=width, L=length and E=thickness). Abreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

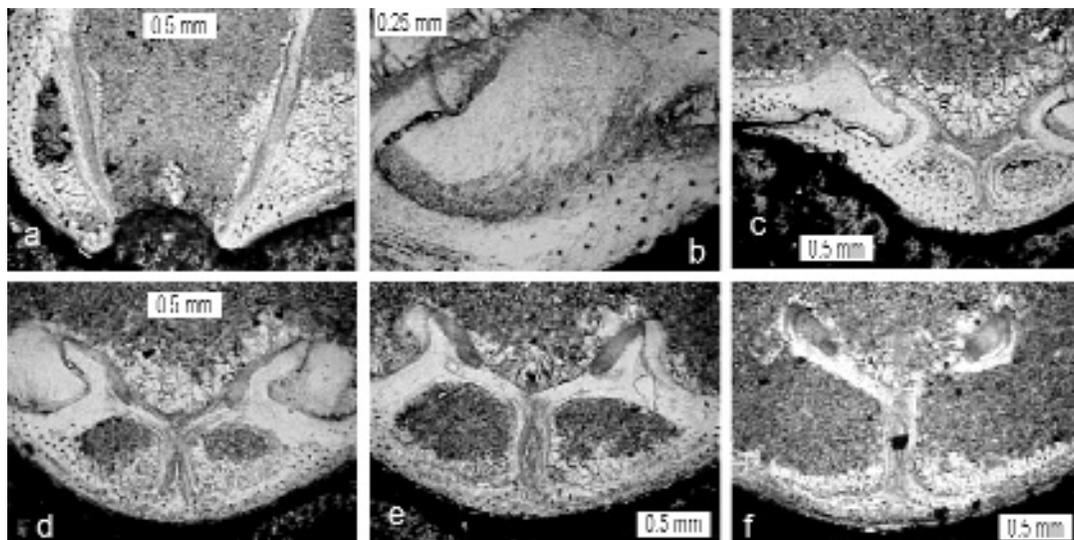


Figura 80.– *Neozeilleria nuskae* sp. nov. Microfotografías de secciones del ejemplar BF.515.1, paratipo de la especie, procedente de la Zona Aalensis de la sección de Brasfemes. a): Sección del nates en la que se aprecian las láminas dentales finas a 0,5 mm del ápice. b): Sección de un diente insertado en su foseta en el que se aprecia este prácticamente soldado a la base de la foseta, a 1,4 mm del ápice. c): Aspecto del surco cardinal a 1,4 mm. d), e) y f): Secciones sucesivas del umbo dorsal mostrando las placas cardinales, las cavidades umbonales, el septo y las bases crurales sobre los rebordes internos de las fosetas.

Figure 80.– *Neozeilleria nuskae* sp. nov. Microphotographs of transverse serial sections of paratype BF.515.1, from the Aalensis Zone of the Brasfemes Section. a): Ventral umbral cavity at 0.5 mm from the apex, showing the thin dental plates. b): Tooth soldered to the socket floor at 1.4 mm from the apex. c): Hinge groove at 1.4 mm. d), e) and f): serial cuts of the dorsal umbral cavity showing the hinge plates, the umbral chambers, the septum, and the crural bases over the inner socket ridges.

de Alcaria. De ellos, los ejemplares figurados en la descripción de esta especie, los medidos para la realización de la tabla de medidas, así como los seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen la serie tipo y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC. Los 22 ejemplares de la serie tipo se relacionan al final del trabajo

Tipo: Se designa como holotipo el ejemplar procedente del Toarciense superior (Zona Meneghinii) de la Sección de Brasfemes que

siglado BF.514.1, aparece fotografiado en la figura 83.1; asimismo, se designa paratipo de la especie al ejemplar seccionado, siglado BF.515.1, dibujado en la figura 81, cuyas secciones seriadas aparecen dibujadas en la figura 82, procedente también de la Zona Meneghinii de la Sección de Brasfemes.

Diagnosis: Concha pequeña, ventribiconvexa a planobiconvexa; el contorno es redondeado a subpentagonal. La comisura frontal describe típicamente una suave uniplicación, estando la comisura lateral curvada cóncavamente hacia la



Figura 81.— *Neozeilleria nuskae* sp. nov. Dibujos realizados a partir del ejemplar BF.515.1, paratipo de la especie, procedente de la Zona Aalensis de la sección de Brasfemes. El ejemplar mide 10,75 mm de anchura, 10 mm de longitud y 6,85 mm de espesor.

Figure 81.— *Neozeilleria nuskae* sp. nov. Drawing of paratype BF.515.1, from the Aalensis Zone of the Brasfemes Section. Its dimensions are: 10.75 mm in width, 10 mm in length and 6.85 mm in thickness.

parte dorsal de la concha; umbo masivo, corto, con aristas cortas pero agudas que terminan junto a un foramen pequeño formando dos resaltes. Láminas dentales finas, dientes voluminosos y largos; placas cardinales delgadas; bases crurales sobre el reborde interno de la foseta que permanecen unidas al septo con las placas cardinales hasta que se diferencian los procesos crurales. Braquidio tipo zeillériido, con láminas de superficie irregular, espinoso en su extremo.

Diagnosis: Small, ventribiconvex to planobiconvex; rounded to subpentagonal. The anterior commissure describes typically a smooth unipliación, lateral commissure curved dorsally concave; beak massive, short, with short but acute edges that finish, jutting, next to a small foramen. Dental plates thin, teeth voluminous and long; hinge plates thin; crural bases in the inner socket ridge conjunct with septum and the hinge plates until the crural process appear distinct. Brachidium typical of zeilleriid, with sheets of irregular surface, prickly in their end.

Morfología externa: Zeillériidos de pequeña talla, cuya longitud raramente rebasa el centímetro, de contorno lateralmente ovalado a subpentagonal, la mayoría de los ejemplares son más anchos que largos, lo que se refleja en el valor medio del cociente L/A por debajo de 1; la anchura máxima de la concha aparece en una posición posterior, en la zona próxima al umbo. La valva peduncular es claramente globosa y la dorsal aplanada, resultando la diferencia entre las dos valvas un carácter básico para identificar esta especie, en la que esta diferencia es máxima entre

las conocidas.

El umbo es masivo con formen mesotírido a permesotírido, con aristas marcadas pero cortas, placas deltoidales triangulares que se juntan pero no están soldadas.

La comisura frontal está claramente, aunque en algunos ejemplares muy suavemente, plegada; la comisura lateral forma en las proximidades del umbo un pliegue articular para luego formar un amplio seno cóncavo hacia la valva dorsal que permite establecer el amplio pliegue frontal. Este amplio pliegue proporciona a la valva dorsal una topografía muy característica con la parte posterior elevada a todo lo ancho de la concha para luego seguir elevada anteriormente solo en la zona central para formar el pliegue anterior dejando dos zonas deprimidas anteriormente a ambos lados de este pliegue.

Morfología interna: Láminas dentales delgadas, cortas, que se curvan, antes de terminar; con cavidades laterales umbonales relativamente grandes. Sin callosidades apicales.

Los dientes son voluminosos, largos, expandidos en su base estando las bases de las fosetas inclinadas hacia el exterior de la concha. El reborde interno de la foseta está muy desarrollado, es extenso y se recurva sobre el diente, reteniéndolo fuerte y estrechamente, el reborde externo es prácticamente inexistente. La articulación está pues constituida por dientes gruesos, fuertemente encajados y que en algunos casos parecen estar soldados a la superficie interna de la foseta, lo cual haría los movimientos entre las valvas imposibles y supondría que se tendría que mantener abierta una comisura para permitir los intercambios con el medio.

Las placas cardinales están bien desarrolladas y son estrechas. El septo y las placas cardinales delimitan unas cavidades umbonales de contorno trapezoidal.

Las bases crurales aparecen, extensas, sobre los rebordes internos de las fosetas y permanecen unidas al septo junto con las placas cardinales después de desaparecer los rebordes de las fosetas; las placas cardinales están inclinadas hacia el septo. Dentro del braquidio, las ramas descendentes son estrechas e inclinadas y las ascendentes anchas y verticales. Las terminaciones de las

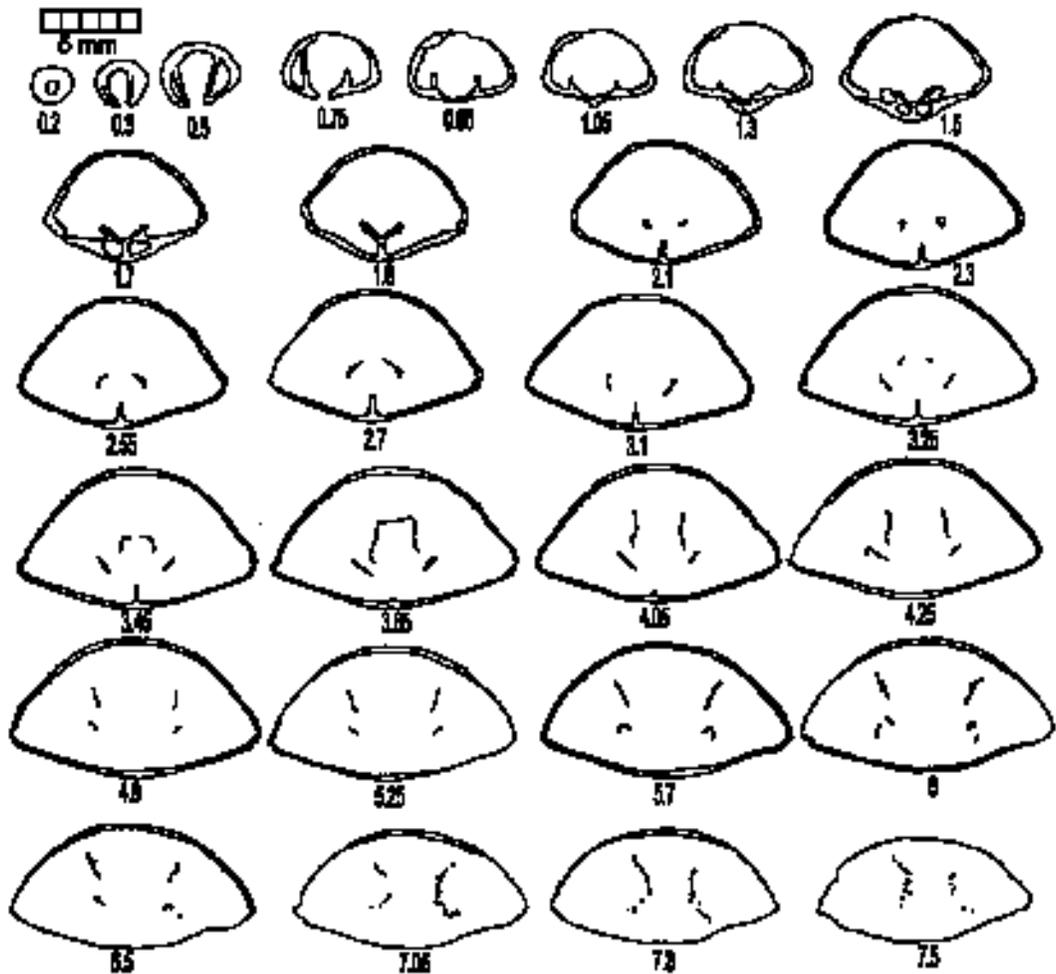


Figura 82.— *Neozeilleria nuskae* sp. nov. Secciones seriadas del ejemplar BF.515.1, paratipo de la especie, procedente de la Zona Aalensis de la sección de Brasfemes.

Figure 82.— *Neozeilleria nuskae* sp. nov. Transverse serial sections of paratype BF.515.1, from the Aalensis Zone of the Brasfemes Section.

ramas del braquidio, son espinosas como en la mayoría de las especies del género *Neozeilleria*; en *N. nuskae* las espinas aparecen cuando las ramas ascendente y descendente todavía no se han reunido; al microscopio, las espinas que surgen de la rama ascendente del braquidio son huecas; las ramas del braquidio presentan además una sección irregular lo que indica que, lejos de estar constituidas por láminas de superficie lisa como en otras especies del género, lo están por láminas con pliegues e irregularidades.

Variabilidad: La variabilidad en los ejemplares estudiados de *N. nuskae* sp. nov. entra dentro

del rango que suele presentar en los zeilléridos estudiados, siendo en general bastante estable en lo que se refiere a los rasgos diagnósticos más importantes. Como en las otras especies del género el tamaño es el principal rasgo de variabilidad y esta variabilidad parece de claro control ambiental ya que los ejemplares encontrados en la misma capa tienen habitualmente tamaños similares. Tal y como se puede comprobar en la tabla de medidas el margen para la longitud es de 6,4 a 10,7 mm con un reparto normal de las mismas a lo largo del intervalo.

Asociada a la variabilidad de tallas surge una

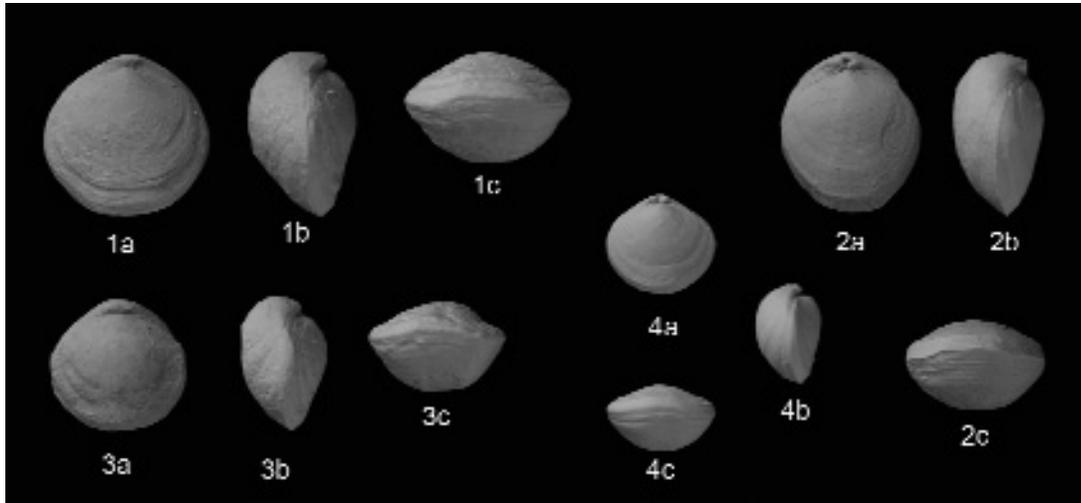


Figura 83.– *Neozeilleria nuskae* sp. nov. 1): Ejemplar BF.514.1, holotipo de la especie, procedente de la Zona Aalensis de la sección de Brasfemes. 2): Ejemplar BF.515.4, elongado antero-posteriormente, procedente de la Zona Aalensis de la sección de Brasfemes. 3): Ejemplar MP.30.4, procedente de la Zona Aalensis de la sección de Maria Pares. 4): Ejemplar M.14.1, procedente de la Zona Aalensis de la sección de Murtinheira. (X2)

Figure 83.– *Neozeilleria nuskae* sp. nov. 1): Holotype BF.514.1, from the Aalensis Zone of the Brasfemes Section. 2): Specimen BF.515.4, also from the Aalensis Zone of the Brasfemes Section. 3): Specimen MP.30.4, from the Aalensis Zone of the Maria Pares Section. 4): Specimen M.14.1, from the Aalensis Zone of the Murtinheira section. (X2).

variedad en las formas en lo que se refiere a la redondez y globosidad; en general los ejemplares, a medida que se hacen más largos, se hacen más redondeados y más globosos, desplazándose la zona de mayor anchura hacia la parte media de la concha.

Discusión: *N. nuskae*, una especie poco frecuente en los afloramientos donde aparece, se distribuye sin embargo prácticamente por toda la cuenca. Su escasez y pequeñas dimensiones pueden explicar el hecho de que hasta ahora no fuese descrita ni citada.

El material que se incluye en la nueva especie presenta caracteres que implican su inclusión en el género *Neozeilleria* gen. nov., tanto su morfología externa como la interna coinciden con los caracteres diagnósticos del género. Pero sus características específicas dificultan su inclusión en ninguna de las especies próximas conocidas. *N. duartei* presenta una surcación en su comisura anterior y curvatura de las comisuras laterales convexa hacia la valva dorsal que se opone al modelo de *N. nuskae*, además ambas especies son claramente diferentes en la conformación de su estructura interna.

Por otra parte, a pesar de los evidentes vínculos de proximidad evolutiva, las especies aalenienses tampoco pueden albergar el material que se describe. *N. sharpei*, que puede aparecer con la comisura frontal ligeramente plegada es una especie biconvexa, mientras que *N. nuskae* posee una valva dorsal aplanada que la hace casi planoconvexa, el contorno es también diferente, con la anchura máxima, relativamente más amplia, en la parte posterior de la concha en *N. nuskae*; también en la estructura interna son estas especies diferentes, de forma clara en la posición de las bases cruales, sobre los rebordes internos de las fosetas en *N. nuskae* y en el medio de las placas cardinales en *N. sharpei*.

Otra especie próxima, también aaleniense, es *N. anglica* que presenta ya diferencias demasiado evidentes como para poder agrupar los ejemplares objeto de estudio con los de esa especie que es más aplanada y con comisuras siempre rectas.

Se hace necesario crear una nueva especie para incluir este material a la que he dado el nombre familiar de mi hija, Ana Andrade Valenzuela, que me ha acompañado en muchas visitas a las secciones y ha participado en la elaboración de la

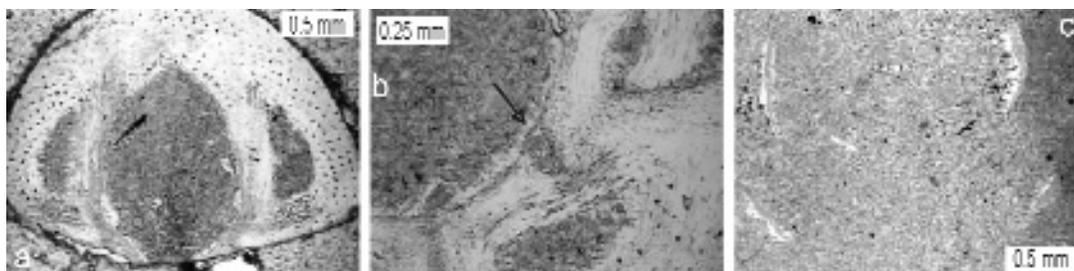


Figura 84.– *Neozeilleria anglica* (OPPEL, 1856). Microfotografías de secciones del ejemplar M.96.10, procedente de la Zona Opalinum (Subzona Comptum) de la sección de Murtinheira. a). Aspecto del umbo peduncular con las láminas dentales en sección a 0.8 mm del ápice de la concha. b): Aspecto de las placas cardinales a 1.5 mm, la flecha señala las bases crurales. c): Aspecto de las ramas descendentes y ascendentes del braquioidio a 4 mm del ápice.

Figure 84.– *Neozeilleria anglica* (OPPEL, 1856). Microphotographs of transverse serial sections of specimen M.96.10, from the Opalinum Zone (Comptum Subzone) of the Murtinheira Section. a): Ventral umbonal cavity at 0.8 mm from the apex, showing the dental plates. b): Crural bases on the hinge plate at 1.5 mm. c): View of the ascending and descending branches of the loop at 4 mm from the shell apex.

parte gráfica de este trabajo.

Ambiente sedimentario: Los ejemplares de *Neozeilleria nuskae* sp. nov. han aparecido en estratos en los que la fauna bentónica es muy escasa y está reducida, estando representada casi exclusivamente por moluscos pectínidos; la escasez de fauna, probablemente sea debida a las características físicas del sustrato, blando y que no permite la fijación que los organismos sin capacidad para desplazarse por si mismos necesitan. Se podría pensar que la capacidad para instalarse en estos medios se basa en la posibilidad de vivir semienterrados en los fondos blandos. Para ello el braquiópodo debería adoptar una posición invertida con la valva peduncular globosa enterrada dejando la comisura al nivel de la interfase agua-sedimento; esta es la posición de vida de algunos moluscos que viven en fondos blandos como ciertos pectínidos que pasan la mayor parte del tiempo con la valva más abombada enterrada en el fango y la comisura de la concha al nivel de la superficie del sedimento donde la concentración de partículas alimenticias es elevada; esta hipótesis vendría confirmada por el hecho de que muchos ejemplares aparecen fosilizados con la valva dorsal hacia el techo de la capa.

Esta especie presenta una amplia distribución apareciendo, aunque en pequeño número, en todas las regiones de la cuenca que representan los ambientes de distintas zonas de la rampa abierta al océano instalada en la cuenca durante el tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio.

Distribución: La especie ha aparecido en el Toarciense superior, en el techo de la Zona Meneghinii y en la Zona Aalensis de la Cuenca Lusitánica.

Neozeilleria anglica (OPPEL, 1856)
(Figs. 84-87, Tabla 18)

- 1855 *Terebratula?* perhaps a var. of *T. sphaeroidalis* Sow.-DAVIDSON, p. 20, lám. A, figs. 10-13.
1856 *Terebratula anglica* sp. nov. – OPPEL, p. 425, nº 216.
1877 *Waldheimia anglica* (OPPEL) – DAVIDSON, p. 79, lám. 4, figs. 1-3.
1878 *Waldheimia anglica* (OPPEL) – DAVIDSON, p. 186, lám. 23, figs. 23-26.
1884 *Waldheimia anglica* (OPPEL) – DAVIDSON, p. 270, lám. 20, fig. 15.
1974 *Zeilleria (Cincta) anglica* (OPPEL) – DELANCE, pp. 272-275, lám. 5, figs. 1-2.
1986 *Zeilleria (Cincta) anglica* (OPPEL) – GARCÍA JORAL, pp. 264-270, lám. 5, figs. 1-2 (inéd.).

Se han estudiado 98 ejemplares procedentes en su totalidad de la sección de Murtinheira. De ellos, los ejemplares figurados en la descripción de esta especie, los medidos para la realización de la tabla de medidas, así como los seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen la serie tipo y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC. Los ejemplares de la serie tipo se relacionan en el Anexo I.

Tipo: Según BUCKMAN (1896, p. 702), debe

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 51)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
11,4	6,7	8,8	1,47	11,5	4,7	8,2	2,3	7,3	2,5	5,2	1	1,67	0,87	1,04	0,015	0,75	0,52	0,6	0,0035

Tabla 18.– Dimensiones e índices de los ejemplares estudiados de *Neozeilleria anglica* (OPPEL, 1856). Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 18.– Dimensions and indices in the studied specimens of *Neozeilleria anglica* (OPPEL, 1856). (A=width, L=length and E=thickness). Abreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

considerarse lectotipo de la especie el representado en la lám. A, fig. 10 de DAVIDSON (1855), procedente del Aaleniense medio (Zona Murchisonae) de Dundry (Inglaterra) y cuyo original se conserva en las colecciones del museo de Historia Natural de Bristol.

Diagnosis (de DELANCE, 1974, p. 272): “Concha de talla media, biconvexa, equivalva, de gibosidad débil. Contorno variable de sublosángico a semicircular, redondeado, comisuras laterales rectas. Comisura frontal poco individualizada, rectimarginada a débilmente surcada. Nates corto, ancho, erecto a suberecto, provisto de un foramen pequeño. Área cardinal larga, muy estrecha. Estructura interna de tipo *Cincta*, láminas dentales geniculadas, placas cardinales estrechas, ligeramente inclinadas dorsalmente, surco cardinal ancho, medianamente profundo, callosidades apicales desarrolladas. Septo corto a medio. Braquidio largo, poco espinoso, de tipo zeillériido. Impresiones musculares de la valva branquial cuneiformes, estrechas, alargadas”.

Diagnosis (from DELANCE, 1974, p. 272): “Medium, biconvex, equivalve, humped low. Subpentagonal to subcircular, rounded, lateral commissure straight. Anterior commissure not very individualized, rectimarginate to weakly sulcate. Beak short, wide, erect to suberect, foramen small. Cardinal area long, very narrow. Internal structure *Cincta* type, dental plates geniculated, hinge plates narrow, slightly dorsally inclined, cardinal furrow wide, moderately deep, developed apical callosities. Septum short to medium. Brachidium long, not very prickly, typical of *zeillerioid*. Muscular scars of the brachial valve cuneiform, narrow, lengthened”.

Morfología externa: Conchas pequeñas, entre



Figura 85.– *Neozeilleria anglica* (OPPEL, 1856). Dibujo realizado a partir del ejemplar M.96.10, procedente de la Zona Opalinum (Subzona Comptum) de la sección de Murtinheira. Sus medidas son: 9,35 mm de anchura, 9,4 mm de longitud y 5,1 mm de espesor.

Figure 85.– *Neozeilleria anglica* (OPPEL, 1856). Drawing of specimen M.96.10, from the Opalinum Zone (Comptum Subzone) of the Murtinheira section. Its dimensions are: 9.35 mm in width, 9.4 mm in length and 5.1 mm in thickness.

las que son raros los ejemplares que rebasan los 10 mm, tal y como se puede comprobar en la tabla de medidas en la que se aprecia una amplia horquilla, tanto en longitudes como en anchuras; teniendo en cuenta que en la muestra se han incluido también los ejemplares juveniles, un ejemplar adulto encajaría dentro de un margen que se podría establecer entre los 8 y los 15 mm. El espesor es bajo y refleja el relativo aplanamiento de la concha en comparación con otras especies próximas de la cuenca.

El contorno de los ejemplares estudiados es subcircular con tendencia en algunos ejemplares a subpentagonal, fundamentalmente en los más adultos, siendo los juveniles prácticamente circulares; esto se puede apreciar en la tabla de medidas donde la media del cociente entre la anchura y la longitud está muy poco por encima de 1, esto es debido a que aunque son frecuentes los ejemplares más anchos que largos, también se encuentra la morfología elongada anteroposteriormente.

La globosidad de *Neozeilleria anglica* es

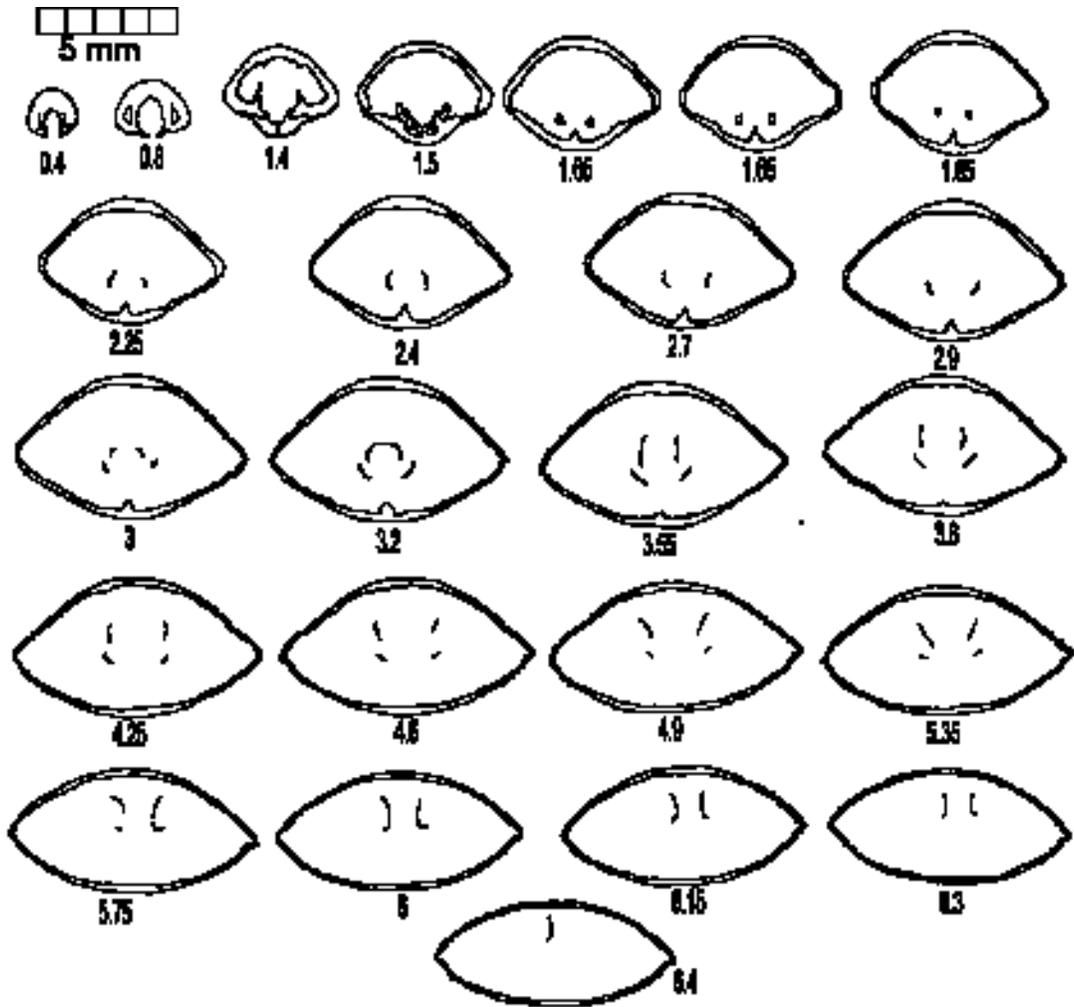


Figura 86.— *Neozeilleria anglica* (OPPEL, 1856). Secciones seriadas del ejemplar M.96.10, procedente de la Zona Opalinum (Subzona Comptum) de la sección de Murtinheira.

Figure 86.— *Neozeilleria anglica* (OPPEL, 1856). Transverse serial sections of specimen M.96.10, coming from the Opalinum Zone (Comptum Subzone) of the Murtinheira Section.

baja, sin duda la más baja de las especies de este género que aparecen en la cuenca, con un valor medio de 0,6, siendo este un carácter fundamental a la hora de separar esta especie de otras próximas atendiendo a sus caracteres morfológicos externos. Es una especie que además carece en absoluto de gibosidad, característica esta, básica a la hora de diferenciarla.

Morfología interna: Láminas dentales cortas, con callosidades en la parte ventral, cóncavas hacia la cavidad peduncular que originan una

cavidad umbonal reducida de contorno semicircular; placas deltoidales que se juntan sin soldarse.

Proceso cardinal inapreciable; las fosetas están dispuestas oblicuamente, los rebordes internos están muy desarrollados recubriendo dientes fuertes, los rebordes externos están muy reducidos. Los rebordes internos de las fosetas forman, con las placas cardinales, un surco cardinal con forma de U abierta. Las placas cardinales son cortas pero anchas y originan cavidades umbona-

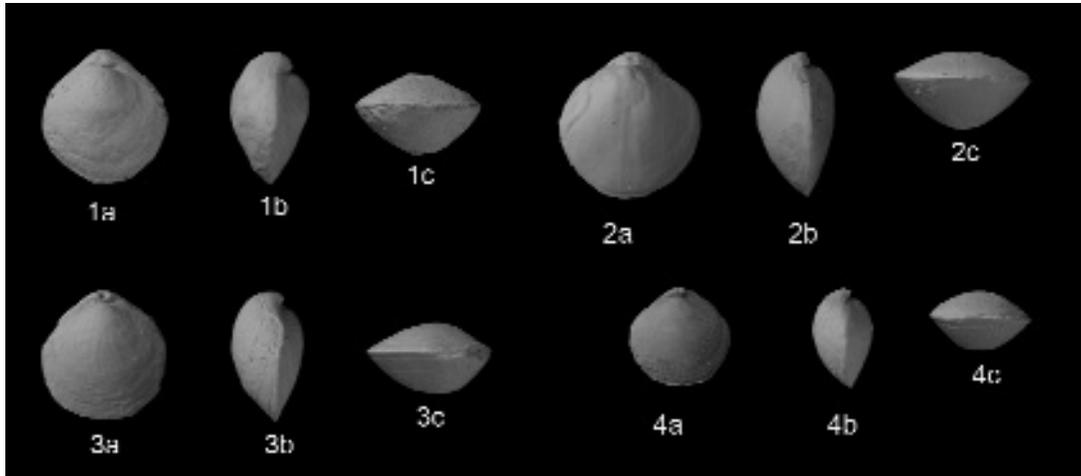


Figura 87.— *Neozeilleria anglica* (OPPEL, 1856). 1): Ejemplar M.107.4. 2): Ejemplar M.71.1. 3): Ejemplar M.111.65. 4): Ejemplar M.241.4. Todos los ejemplares proceden de la sección de Murtinheira; 1, 2 y 3 de la Zona Opalinum (Subzona Comptum), y 4 de la Zona Bradfordensis (Subzona Gigantea). (X2).

Figure 87.— *Neozeilleria anglica* (OPPEL, 1856). 1): Specimen M.107.4. 2): Specimen M.71.1. 3): Specimen M.111.65. 4): Specimen M.241.4. All specimens from the Murtinheira Section; 1, 2 and 3 from the Opalinum Zone (Comptum Subzone) and 4 from the Bradfordensis Zone (Gigantea Subzone). (X2)

les dorsales aplanadas, dada la escasa globosidad de la valva dorsal. En las placas cardinales, se pueden diferenciar las bases crurales que ocupan una posición intermedia en las placas pero más próxima a los rebordes internos de las fosetas. El septo es bajo, ancho y rebasa la tercera parte de la longitud total de la concha.

La crura es larga, de tipo zeillérido con las láminas de los brazos relativamente estrechas, la banda transversal aparece cuadrada en sección, la terminación de la crura es irregular con aspecto espinoso pero sin espinas diferenciadas huecas como las que aparecen en otras especies del género.

Variabilidad: La especie presenta una amplia distribución temporal en la región del Cabo Mondego, apareciendo desde la Subzona Comptum de la Zona Opalinum hasta la Subzona Limitatum de la Zona Concavum es decir, prácticamente a lo largo de casi todo el Aalenense, de todos modos no se han observado variaciones apreciables y direccionales en los caracteres morfológicos de las conchas; únicamente se comprueba en los ejemplares de los niveles más modernos, de la Zona Concavum, un aumento ligero en el espesor relativo de las conchas, un

probable indicio de un proceso de cambio evolutivo pero que afecta de una forma muy leve. Ocurre a lo largo de la sección donde aparece *N. anglica* que en algún nivel aparece alguna población diferenciada, pero lo es muy ligeramente y sin que esa diferencia se mantenga en el tiempo.

La diversidad morfológica, tal como se puede comprobar en la tabla de medidas de la especie, implica diferencias en talla o en contornos ya que si la globosidad es bastante estable el contorno de las conchas varía desde formas prácticamente redondeadas hasta las subpentagonales donde la anchura es bastante superior a la longitud.

Discusión: La especie es citada por primera vez por OPPEL (1856-1858) a partir de ejemplares obtenidos en las arenas grises de la Zona Opalinum del sur de Inglaterra que relata textualmente: “Los ejemplares que tengo, coinciden con los figurados por DAVIDSON en el *Apendix*, 1855, lám. A, figs. 10-13. DAVIDSON solo consiguió nombrarlos como *Terebrátula sphaeroidalis*. La identidad de ambos es diferenciable. Identifico esta forma, solo reconocida hasta ahora en Inglaterra como nueva. Poseo varios ejemplares de Gloucestershire y se pueden encontrar también en Dorset, es muy abundante en la zona

Opalinum de Inglaterra” Desde entonces, la denominación ha arraigado en la bibliografía dado que se trata de una especie fácilmente diferenciable por su aspecto externo poco globoso, su umbo suberecto aristado y sus comisuras entre las valvas rectas o casi rectas; por ello, y aunque Davidson figura algunos ejemplares con fuertes líneas de crecimiento muy juntas cerca de la comisura, esto es evidente que representa el producto de la variabilidad ambiental que es frecuente en muchos grupos de braquiópodos.

La especie fue incluida por MUIR-WOOD (1936) en el género *Cincta* por su relativo parecido, en el sentido de la morfología discoidal, con *C. numismalis*. Posteriormente, DELANCE (1974), la incluye en el subgénero *Cincta* dentro de *Zeilleria*, planteando sin embargo los problemas para relacionar evolutivamente la especie con *C. numismalis* dada la diferencia de edad y de tamaño, concluyendo que ambas especies deben proceder de líneas filéticas diferentes y lógicamente diferentes de las de las *Zeilleria* “clásicas”; también apunta la posibilidad de una relación evolutiva con *Neozeilleria lycetti*, más próxima en el tiempo y en sus características morfológicas.

Estas evidentes contradicciones que surgen con la inclusión de la especie en el género *Cincta* y que apuntan a la clara proximidad evolutiva con *N. lycetti* se resuelven ahora, incluyéndola en el género *Neozeilleria* junto con el resto de las especies próximas el tiempo y la morfología, que surgen de ese tronco evolutivo, independiente del de *Cincta*, que ha sobrevivido a la extinción del Toarciense inferior.

N. anglica posee una amplia distribución en el tiempo y en el espacio por lo que no es de extrañar que aparezcan diferencias morfológicas entre los distintos lotes estudiados y descritos, siendo razonable considerar las diferencias como producto de una variabilidad geográfico-temporal y, en algunos casos, ambiental.

En la sección en la que han sido encontrados todos los ejemplares de *Neozeilleria anglica* ésta aparece con frecuencia asociada a otra especie del género, *Neozeilleria sharpei*, con la que existe una relación evolutiva muy cercana y similitud de formas y tamaños pudiendo pensarse que ambas son en realidad variedades de una sola

especie. Sin embargo *N. anglica* y *N. sharpei* son dos especies claramente definidas y diferenciables y a pesar de que al ser encontradas juntas, en ocasiones en el mismo nivel, podrían aparecer dudas en la diferenciación, tras el análisis de ambas formas las diferencias se hacen evidentes, tanto, que hasta ahora se encuadraban en géneros diferentes. A pesar de estas diferencias, no se puede negar que se trata de especies muy próximas y, a la luz de los conocimientos actuales sobre la distribución estratigráfica de ambas, es lógico pensar que *N. sharpei* ha evolucionado a partir de alguna población de *N. anglica* cuyos hallazgos son anteriores en las cuencas en las que aparece.

Ambiente sedimentario: *Neozeilleria anglica* ha aparecido asociada a materiales depositados en los ambientes más distales de la cuenca constituidos por una alternancia rítmica de margas y calizas margosas; en la sección en donde ha aparecido existe abundante bioturbación producida por gusanos sedimentívoros y alta proporción de materia orgánica carbonosa microparticulada, lo que indica que se trata de superficies blandas, con bajos niveles de oxigenación por debajo de la interfase agua-sedimento pero con aportes de materia orgánica en la forma en que es aprovechable por braquiópodos. La especie presenta una amplia distribución vertical apareciendo en numerosos niveles tanto margosos como calcáreos.

Distribución: La especie parece tener una amplia distribución, habiendo sido encontrada en cuencas del Norte y Noroeste de Europa (Inglaterra, Poitou, Alemania), en España, en la Cordillera Ibérica y ahora en la Cuenca Lusitánica en Portugal; en esta cuenca, se ha encontrado solamente hasta el momento en la zona del Cabo Mondego

Neozeilleria sharpei (CHOFFAT, 1947)
(Figs. 88-91, Tabla 19)

1880 *Terebratula sharpei* sp. nov. – CHOFFAT, p. 24 (*nomen nudum*)

1947 *Terebratula (Waldheimia) sharpei* CHOFFAT – CHOFFAT, p. 30, lám. 16, figs. 16-18.

1974 *Zeilleria (Zeilleria) sharpei* (CHOFFAT) – DELANCE, p. 215, lám. 2, figs. 20-26, *non* p. 217, fig. 11.1.

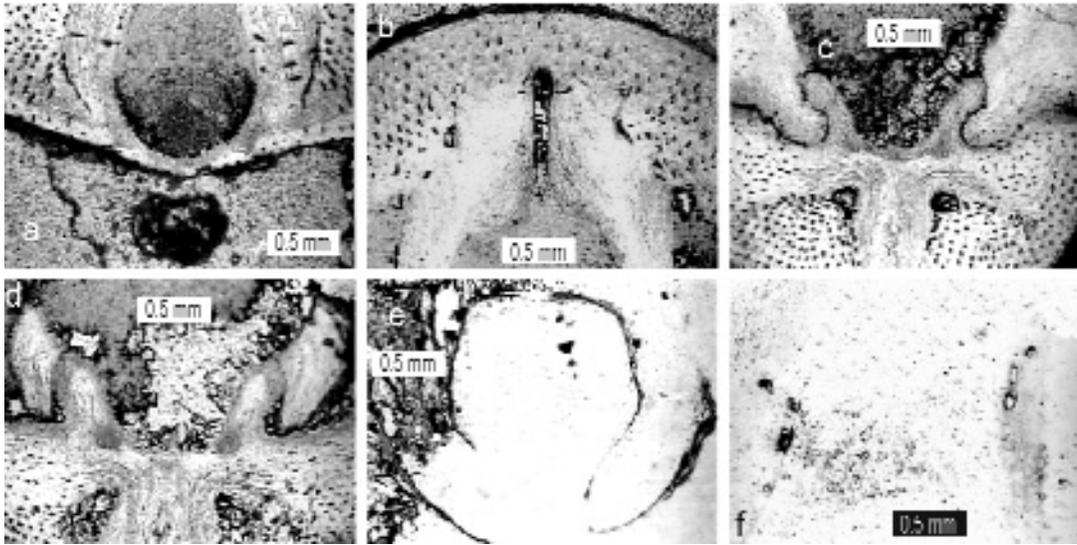


Figura 88.— *Neozeilleria sharpei* (CHOFFAT, 1947). Microfotografías del ejemplar M.103.1, procedente de la Zona Opalinum (Subzona Comptum) de la sección de Murtinheira. a): Aspecto del nates a 0.8 mm del ápice, con las placas deltidiales unidas. b): Callosidades apicales en el umbo ventral a 1.4 mm. c): Articulación a 1.3 mm, se aprecian los dientes poco voluminosos, el surco cardinal y las cavidades umbonales muy reducidas. d): Sección a 1.45 mm, en la que se pueden apreciar las placas cardinales muy reducidas, el septo grueso y la posición de las bases crurales. e): Sección del braquidio a 3.3 mm del ápice, donde se aprecia la extensa superficie de las láminas. f): Sección de las espinas terminales del braquidio a 6.8 mm del ápice.

Figure 88.— *Neozeilleria sharpei* (CHOFFAT, 1947). Microphotographs of transverse serial sections of specimen M.103.1, from the Opalinum Zone (Comptum Subzone) of the Murtinheira Section. a): Ventral umbonal cavity at 0.8 mm from the apex, showing the united deltidial plates. b): Umbonal callus at 1.4 mm. c): Hinge area at 1.3 mm, showing the thin teeth, the hinge groove and the reduced umbonal chambers. d): view at 1.45 mm from the apex, showing the reduced hinge plates, a thick septum and the crural bases. e): Cut of the loop at 3.3 mm from the apex. f): Spines at the edge of the loop at 6.8 mm from the shell apex.

2005 *Zeilleria sharpei* (CHOFFAT) – GARCÍA JORAL, lám. 1, fig. 10.

Se han estudiado 214 ejemplares de la especie procedentes en su totalidad de la sección de Murtinheira, en el Cabo Mondego. De ellos, los ejemplares figurados en la descripción de esta especie, los medidos para la realización de la tabla de medidas, así como los seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen la serie tipo y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC. Los 121 ejemplares de la serie tipo se relacionan en el Anexo I.

Tipo: Ejemplar figurado en la lámina 15, figura 17, de la “*Description de la faune jurassique du Portugal. Brachiopodes*” de CHOFFAT (1947) procedente del Aalenense medio de Quiaios (Portugal) que se conserva en el Museo Geológico de Lisboa.

Diagnosis: Concha pequeña, biconvexa, globosa, valva dorsal gibosa. Comisuras rectas o ligeramente surcadas o plegadas. Nates corto, masivo, erecto o incurvado con aristas cortas pero nítidas agudas junto al foramen. Foramen pequeño mesotírido a permesotírido. Placas deltidiales triangulares, unidas anteriormente; área cardinal reducida o inapreciable. Estructura interna tipo zeillérido con láminas dentales gruesas, cortas, ligeramente arqueadas que forman cavidades umbonales ventrales muy pequeñas; placas cardinales estrechas, masivas y de escasa extensión; septo medio fuerte, ancho, cuya longitud no sobrepasa la tercera parte de la concha; ramas del braquidio constituidas por bandas anchas, el extremo del braquidio es espinoso; impresiones de músculos aductores dorsales profundas, estrechas.

Diagnosis: *Small, biconvex, globose, dorsal valve humped. Commissures straight or slightly*

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 121)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
14,1	6,3	10,3	2,87	15,9	5,5	10,5	4	11	3	6,4	1,9	1,19	0,83	0,98	0,004	1,13	0,51	0,64	0,008

Tabla 19.– Dimensiones e índices de los ejemplares estudiados de *Neozeilleria sharpei* (CHOFFAT, 1947). Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 19.– Dimensions and indices in the studied specimens of *Neozeilleria sharpei* (CHOFFAT, 1947). (A=width, L=length and E=thickness). Abbreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

sulcate or uniplicate. Beak short, massive, erect or incurved with short but distinct beak ridges acute next to the foramen. Foramen small mesothyridid to permesothyridid. Deltidial plates triangular, conjunct anteriorly; cardinal area reduced or inappreciable. Internal structure typical of zeilleriid with dental plates thick, short, slightly arched; umbonal cavities very small; hinge plates narrow, massive and of scarce extension; septum strong, wide, whose length doesn't surpass the third part of the shell; loop constituted by wide bands, the end of the brachidium is prickly; dorsal adductor muscle scars deep, narrow.

Morfología externa: Concha redondeada, existiendo gran variabilidad, con ejemplares de tendencia al contorno subpentagonal, otros elongados lateralmente y otros de contorno casi circular. DELANCE (1974), en su descripción de esta especie, llega a establecer cuatro variedades morfológicas para clasificar los diferentes aspectos del contorno; en términos generales, se puede decir que la forma del contorno de la concha es la redondeada a subpentagonal, ligeramente más ancha que larga, con la anchura máxima más próxima al extremo posterior, existiendo algunos ejemplares en los que el contorno es prácticamente redondeado o en los que la longitud es mayor que la anchura; en cuanto al perfil es biconvexa, globosa, que concentra la mayor parte de su volumen en la parte posterior, con la valva dorsal muy gibosa; la unión entre las conchas en la comisura anterior es aguda; biconvexa con tendencia a poseer una valva ventral más globosa. Comisura lateral recta o ligeramente oblicua, comisura frontal rectimarginada o ligeramente uniplegada o surcada. Estrías de crecimiento marcadas.



Figura 89.– *Neozeilleria sharpei* (CHOFFAT, 1947). Dibujo realizado a partir del ejemplar M.103.7, procedente de la Zona Opalinum (Subzona Comptum) de la sección de Murtinheira. Sus medidas son: 10,5 mm de anchura, 10,5 mm de longitud y 7,1 mm de espesor.

Figure 89.– *Neozeilleria sharpei* (CHOFFAT, 1947). Drawing of specimen M.103.7, from the Opalinum Zone (Comptum Subzone) of the Murtinheira Section. Its dimensions are: 10.5 mm in width, 10.5 mm in length and 7.1 mm in thickness.

Nates voluminoso, masivo, erecto o ligeramente incurvado, con aristas muy notorias, redondeadas, que frecuentemente terminan en pequeñas protuberancias a ambos lados del foramen que es relativamente grande, mesotírido, permesotírido en los ejemplares de mayor talla. Las placas deltidiales, triangulares están unidas en la parte central pero nunca totalmente soldadas en los ejemplares en los que se han estudiado estas estructuras. El área deltidial está muy reducida o es inapreciable en muchos ejemplares por recurrirse el umbo hasta llegar a ponerse prácticamente en contacto con la valva dorsal.

La comisura frontal presenta tendencia a la uniplicación, generalizada en los ejemplares adultos, siempre muy tenue y amplia; en los ejemplares de mayor talla el pliegue se hace casi cuadrado, llegando a aparecer entre las conchas mayores algunos ejemplares ligeramente sulci-plegados; para describir este plegamiento, la comisura lateral debe adquirir una ligera curvatura, cóncava hacia la valva dorsal.

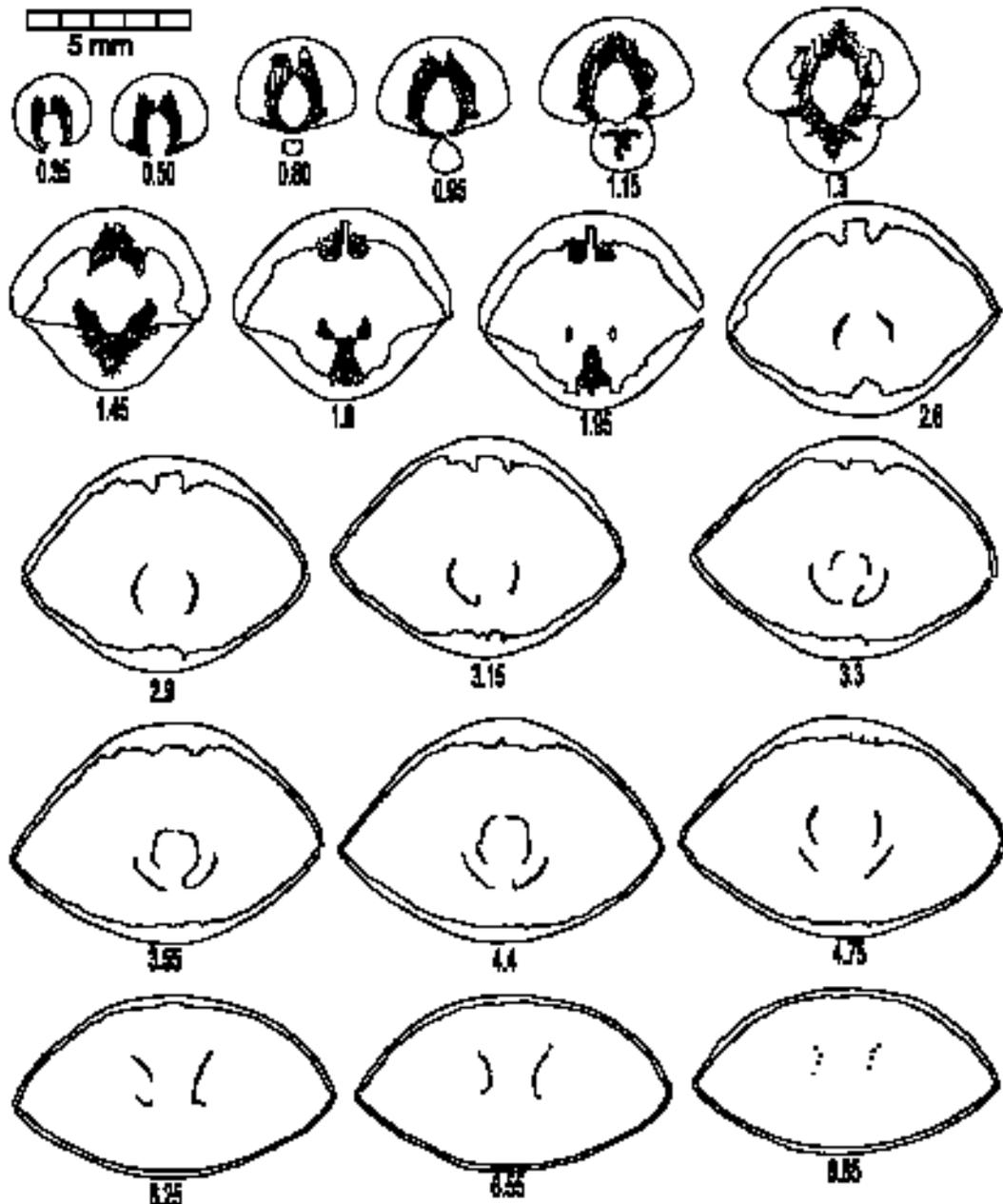


Figura 90.- *Neozeilleria sharpei* (CHOFFAT, 1947). Secciones seriadas del ejemplar siglado M.103.1, procedente de la Zona Opalinum (Subzona Comptum) de la Sección de Murtinheira.

Figure 90.- *Neozeilleria sharpei* (CHOFFAT, 1947). Transverse serial sections of specimen M.103.1, from the Opalinum Zone (Comptum Subzone) of the Murtinheira section.

Morfología interna: Las láminas dentales son gruesas, cortas y con callosidades voluminosas, curvadas cóncavamente hacia la cavidad umbo-

nal y delimitan cavidades umbonales laterales reducidas, de contorno semicircular.

El surco cardinal es amplio y profundo entre

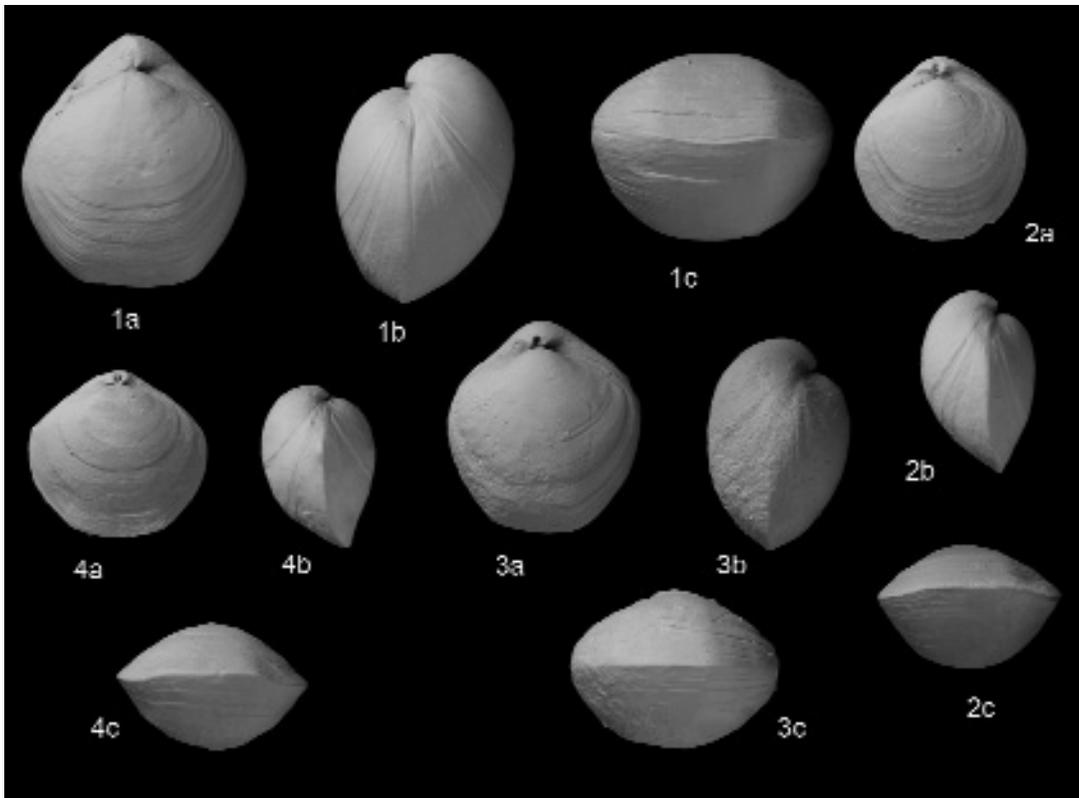


Figura 91.– *Neozeilleria sharpei* (CHOFFAT, 1947). 1), 2) y 3): Ejemplares siglados, respectivamente M.103.8, M.107.6 y M.116.1, procedentes de la Zona Opalinum (Subzona Comptum) de la sección de Murtinheira. 4): Ejemplar siglado M.203.1 procedente de la Zona Bradfordensis (Subzona Gigantea) de la sección de Murtinheira. (X2).

Figure 91.– *Neozeilleria sharpei* (CHOFFAT, 1947). 1), 2) and 3): Specimens labelled M.103.8, M.107.6 and M.116.1 respectively, from the Opalinum Zone (Comptum Subzone) of the Murtinheira Section. 4): Specimen M.203.1, from the Bradfordensis Zone (Gigantea Subzone) of the Murtinheira Section. (X2)

los rebordes internos de las fosetas dentales que se recurvan sobre los dientes, la morfología de la superficie de este surco es variable. Los dientes son redondeados, poco voluminosos y se insertan lateralmente, arqueándose; están retenidos únicamente por los rebordes internos de las fosetas, muy desarrollados, jugando los externos un papel de sujeción lateral.

El septo medio es muy ancho y forma una unidad masiva con las placas cardinales que son muy estrechas y muy gruesas y cortas y los rebordes internos de las fosetas; en esta estructura masiva se distinguen las bases crurales en las placas cardinales, próximas al septo, al que permanecen unidas después del fin las placas cardinales y antes de individualizarse como procesos crura-

les; el septo es alto si bien se extiende en una distancia inferior a la mitad de la longitud de la valva dorsal.

El braquidio tiene la morfología típica del de los zeilléridos, presentando algunos aspectos peculiares que tienen interés a la hora de caracterizar la morfología interna de las conchas de *N. sharpei*. La banda que forma el “lazo” es en esta especie muy ancha, lo que le da una gran superficie a la estructura. El braquidio es espinoso pero sobre todo en su parte terminal, donde se reúnen las ramas ascendentes y descendentes, dirigiéndose anteriormente las espinas.

Variabilidad: *Neozeilleria sharpei* es sin duda una especie muy variable en su morfología externa, en la que pocos caracteres permanecen cons-

CARÁCTER	<i>Neozeilleria sharpei</i>	<i>Neozeilleria anglica</i>	<i>Neozeilleria duartei</i>	<i>Neozeilleria nuskae</i>
SECCIÓN EN ANCHURA MÁXIMA	Ambas valvas globosas. Biconvexa	Ambas valvas poco globosas, menos la dorsal. Biconvexa	Valva peduncular muy globosa poco globosa la dorsal. Ventribiconvexa	Valva peduncular muy globosa, la dorsal aplanada. Planoconvexa
ANCHURA MÁXIMA	En la zona central de la concha	En la mitad posterior de la concha,	En la mitad posterior de la concha	En la mitad posterior de la concha
COMISURA FRONTAL	Recta o ligeramente surcada o plegada	Recta,	Amplia y suavemente surcada,	Suavemente plegada,
COMISURA LATERAL	Recta o cóncava hacia la valva dorsal	Recta	Convexa hacia la valva dorsal	Cóncava hacia la valva dorsal
BASES CRURALES	En la base del reborde interno de la foseta	Entre el reborde interno de la foseta y la placa cardinal	Parte interior del reborde interno de la foseta	Extendidas sobre el reborde interno de la foseta
CAVIDADES UMBONALES DORSALES	Muy reducidas, redondeadas	Reducidas, aplanadas	Ausentes	Amplias, trapezoidales
ESPINAS EN EL BRAQUIDIO	Algunas sobre las ramas ascendentes del braquidio y muchas en su terminación	Pocas, cortas, en la parte terminal	Abundantes, huecas, largas, sobre las ramas ascendentes y descendentes del braquidio y en su terminación,	Abundantes, huecas, largas, sobre las ramas ascendentes y descendentes del braquidio y en su terminación
DISTRIBUCIÓN ESTRATIGRÁFICA	Aaleniense inferior y medio	Aaleniense inferior, medio y superior	Zona Speciosum del Toarciense	Zona Aalensis y techo de la Zona Meneghinii (Toarciense)
AMBIENTES SEDIMENTARIOS	Alternancias margocalcáreas de rampa distal	Alternancias margocalcáreas de rampa distal	Niveles lenticulares calcáreos entre margas	Superficie de niveles calcáreos
ANCHURA MEDIA	10,3	8,8	11,4	9,1
LONGITUD MEDIA	10,5	8,2	11,8	8,8
ESPESOR MEDIO	6,4	5,2	7,5	5,7
REDONDEZ MEDIA, L/A	0,98	1,04	1	0,98
GLOBOSIDAD MEDIA, E/L	0,64	0,6	0,65	0,65

Tabla 20.– Esquema comparativo de algunos caracteres morfológicos y métricos de las cuatro especies del género *Neozeilleria* gen. nov. presentes en la Cuenca Lusitánica.

Table 20.– Comparative Chart of the main differentiative features of the four species of *Neozeilleria* gen. nov. recorded in the Lusitanian Basin.

tantes como la estructura del umbo, la pequeña talla, su globosidad y la gibosidad de su valva dorsal. Por lo demás, a nivel de talla, contorno

general y plegamiento de la comisura, los márgenes de variabilidad son amplios, tanto, que DELANCE (1974) en el análisis que realiza de la

especie llega a agrupar a los ejemplares en cuatro variedades diferentes, seleccionando morfologías extremas para el contorno de las conchas y las relaciones longitud-anchura. Efectivamente, los ejemplares pueden presentar múltiples variaciones en estos caracteres, su contorno puede variar entre el subpentagonal y el redondeado y la relación longitud-anchura que en los ejemplares estudiados presenta valores en un intervalo entre 0,83 y 1,19 implica que aparecen ejemplares claramente más anchos que largos y al contrario. También la globosidad es muy variable, estando relacionada con la talla pero, tal y como se puede apreciar en la tabla de medidas de los ejemplares de la especie, el bajo valor de la varianza observado indica que los resultados del cociente espesor-longitud están centrados entorno a un valor medio de 0,64. Una característica poco variable sin embargo y de gran valor diagnóstico es la gibosidad de la valva dorsal que rebasa la línea de la comisura hacia la parte posterior y que, salvo en juveniles, está presente en todos los ejemplares encontrados.

En la estructura interna, la variabilidad es más reducida y en los ejemplares seccionados, cabe destacar la encontrada en la morfología del contorno del surco cardinal, carácter al que se le había dado valor descriptivo y que, en los ejemplares seccionados, presenta formas muy diferentes, en casos con notorias irregularidades superficiales.

Discusión: *Neozeilleria sharpei* es una especie frecuente en el Aalenense de los sedimentos depositados en la zona más distal de la Cuenca Lusitánica, que ha sido encontrada en las secciones de Murtinheira, Brenha, Alhadas y Quiaios. La especie ha sido descubierta y estudiada por Choffat, que se la dedica al pionero de la investigación geológica en Portugal pero, tanto Choffat como otros autores posteriores, se han referido probablemente con esta denominación a lo que era o eran ejemplares de otras especies diferentes del género con similar morfología pero otra distribución geográfica y estratigráfica; el propio Choffat hablaba de la presencia de la misma en el Toarciense superior, donde seguramente la ha confundido con otra especie similar y próxima evolutivamente que además es muy frecuente en

algunas secciones del Toarciense, *N. duartei* sp. nov.

DELANCE (1974), que sitúa la especie en el Aalenense medio y superior de Portugal y Asturias, figura en las láminas de fotografías ejemplares de la zona donde ésta aparece, sin embargo, cuando en la p. 217 figura las secciones transversales de un ejemplar de Rabaçal, donde la especie no ha sido encontrada y donde sin embargo es muy abundante otra similar, *N. duartei* sp. nov., lo que se representa son las secciones transversales de un ejemplar de *N. duartei* sp. nov.; en efecto, la hendidura que se forma en el surco cardinal y que separa las bases crurales del septo es característica de esta otra especie mientras que en *N. sharpei* las bases crurales se separan de las placas cardinales permaneciendo unidas un tramo de su longitud al septo dorsal.

El material de esta especie que aparece figurado en la "*Faune Jurassique du Portugal*" (CHOFFAT, 1947) y que se conserva en el Museo Geológico de Lisboa, procede del Aalenense de la sección de Quiaios, próxima a la de Murtinheira y pertenece en su totalidad a la especie aquí descrita. Se puede concluir por lo tanto que esta región del Cabo Mondego es la única que ha proporcionado material de *N. sharpei*.

No se han podido estudiar los ejemplares de Asturias, respetándose la referencia que sitúa la especie en el Aalenense medio de esta comunidad.

Las diferencias con las otras especies de la cuenca *N. duartei*, *N. nuskae* y *N. anglica* ya han sido comentadas en las descripciones de esas especies y se han resumido en la Tabla 20.

Ambiente sedimentario: Esta especie se ha encontrado en ambientes restringidos, en Portugal ha aparecido solamente en sedimentos de depósitos profundos de ambientes distales de la cuenca, sometidos a movimientos de materiales a favor de pendiente, que en ocasiones generan concentraciones residuales con bioclastos groseros. También se trata de ambientes ricos en materia orgánica aunque pobres en oxígeno según indican las condiciones reductoras del medio reflejadas por la abundancia de concreciones de sulfuros.

Se han encontrado tanto ejemplares solitarios

como ejemplares próximos entre sí formando agrupaciones que en ocasiones son producto de la concentración residual, pero en otras presentan ejemplares enteros sin rupturas ni deformaciones que habrían vivido juntos formando agrupamientos poco densos.

Distribución: La especie ha sido encontrada hasta el momento en el Aalenense y el Bajociense inferior de las cuencas marginales de la Península Ibérica; incluyendo su distribución hasta el momento el Aalenense inferior y medio (desde la Subzona Comptum de la Zona Opalinum a la Subzona Gigantea de la Zona Bradfordensis) de la cuenca Lusitánica en el sector del Cabo Mondego; en la zona Murchisonae del Aalenense de Asturias en la sección de Santa Mera y, en la Cordillera Ibérica, en el Aalenense superior de Muro de Aguas y en el Bajociense inferior de la sección de Torrecilla en Cameros.

Superfamilia Laqueoidea THOMSON, 1927

Familia Laqueidae THOMSON, 1927

Subfamilia Terebrataliopsinae SMIRNOVA, 1990

Género *Lusitanina* gen. nov.

Especie tipo: *Lusitanina bituminis* sp. nov.

Diagnosis: Conchas adultas diminutas, de superficie lisa, biconvexas a ventribiconvexas, de contorno subpentagonal; comisuras laterales dorsalmente convexas, las frontales ligeramente surcadas; umbo suberecto con aristas fuertes, foramen mesotírido alargado con placas deltoidales triangulares separadas. Láminas dentales finas y cortas, convergentes hacia la valva dorsal. Sin proceso cardinal apreciable; placas cardinales inclinadas, formando un surco cardinal cóncavo, en las que se distinguen las bases crurales; septo medio dorsal fuerte, no rebasando la mitad de la longitud de la valva dorsal; braquidio campagiforme modificado, corto, formado por láminas extensas, sin banda transversal.

Diagnosis: Adult shells minute, of plain surface, biconvex to ventribiconvex, subpentagonal; lateral commissures dorsally convex, the anterior one slightly sulcate; beak suberect, beak ridges strong, foramen mesothyridid lengthened, delti-

dial plates triangular, disjunct. Dental plates thin and short, dorsally convergent. Without appreciable cardinal process; hinge plates inclined, forming a cardinal concave furrow, in those that are distinguished the crural bases; dorsal septum strong, not surpassing half of the length of the dorsal valve; brachidium campagiform modified, short, formed by extensive sheets, without transversal band.

Descripción: Este género está formado por conchas de pequeña talla, de contorno redondeado en juveniles a subpentagonal en adultos y de globosidad que crece con la talla, siendo en todo caso la mayoría de las conchas aplanada. El umbo es suberecto a erecto, corto y relativamente ancho, con aristas laterales redondeadas. Las placas deltoidales son triangulares, estrechas tanto anterior como posteriormente y están separadas dejando un foramen mesotírido alargado longitudinalmente. Las comisuras, rectas en ejemplares de menor talla son suavemente surcadas en los ejemplares adultos.

Interiormente se aprecian láminas dentales cortas y finas, inclinadas convergiendo hacia la parte dorsal de la concha, que forman cavidades umbonales reducidas de contorno triangular. No se aprecia proceso cardinal, las placas cardinales están fuertemente inclinadas formando, junto con los rebordes internos de las fosetas, un surco cardinal profundo. Los dientes son voluminosos y se insertan lateralmente en unas fosetas que carecen de rebordes externos y donde los rebordes internos se extienden recubriendo los dientes; a partir de estos rebordes internos se van a originar las bases crurales y los procesos crurales apenas arqueados. El septo medio, que no rebasa en longitud la mitad de la de la valva dorsal, es continuo y se va elevando reuniéndose con las ramas ascendentes del braquidio y, a un nivel más elevado se bifurca para constituir la parte del braquidio que corresponde a las ramas descendentes que son anchas y no se unen por medio de una banda transversal cerrando la estructura campagiforme. En general el conjunto del braquidio constituye una estructura alta pero estrecha que alcanza aproximadamente la mitad de la longitud de la valva dorsal.

Discusión: El género *Lusitanina*, que ahora se

crea, acoge a los miembros de la Subfamilia Terebrataliopsinae caracterizados por una peculiar morfología interna que no permite que se encuadren en ninguno de los hasta ahora existentes.

La inclusión del género en la Subfamilia Terebrataliopsinae resulta clara; de acuerdo con la clasificación de la Superfamilia Laqueoidea que figurará en la nueva edición del “*Treatise of Invertebrate Paleontology*” (LEE *et al.*, 2006), la única Subfamilia que admite organismos Jurásicos, con conchas lisas, surcados, con proceso cardinal indiferenciable es Terebrataliopsinae, por lo que no existen dudas respecto a su inclusión en la misma.

El género más próximo, con el que presentan mayor afinidad morfológica y estratigráfica, y con el que sin duda existe parentesco evolutivo, es *Hamptonina* ROLLIER, 1919, que sin embargo presenta características que no permiten incluir los ejemplares del nuevo género. En lo que se refiere a la morfología externa, el contorno general de la concha es diferente, *Hamptonina* presenta la anchura máxima en una posición más posterior, disminuyendo hacia la parte anterior que es muy estrecha, mientras que *Lusitanina* presenta una zona anterior más ancha, de contorno casi trapezoidal. Por otra parte, las comisuras de las conchas son diferentes en los dos géneros y mientras *Lusitanina*, siguiendo la característica general de la Subfamilia Terebrataliopsinae, presenta una comisura frontal surcada, *Hamptonina* suele presentarla plegada. En lo que se refiere al umbo, de acuerdo con los ejemplares originales de *H. buckmani* procedentes de Hampton Cliff, estos presentan un umbo que es voluminoso en relación con las dimensiones globales de la concha, con un foramen grande y unas placas deltidiales pequeñas pero anchas anteriormente; en este sentido en *Lusitanina* el umbo es proporcionalmente menor, al igual que el foramen, siendo las placas deltidiales pequeñas y estrechas anteriormente.

La morfología interna, a pesar de las evidentes similitudes en la conformación general del aparato braquial que permiten relacionarlos evolutivamente, es también claramente diferenciable en ambos géneros. En primer lugar no se ha apreciado en los ejemplares seccionados de

Lusitanina la presencia de proceso cardinal, ni siquiera pequeño, a pesar de realizarse secciones finas que incluyen el umbo dorsal, donde esta estructura se hubiese expresado, por lo que se puede afirmar razonablemente que tal estructura es inapreciable. En cuanto al braquidio, a juzgar por las figuraciones publicadas (DAVIDSON, 1884, ELLIOTT *in* MOORE, 1965) y por los ejemplares procedentes de Hampton Cliff, conservados en el NHM de Londres, a los que se les rompió la valva peduncular para estudiar el interior, las diferencias son también notorias; el braquidio de *Hamptonina* es muy voluminoso, ocupando más de las dos terceras partes de la longitud de la valva dorsal, los procesos crurales están claramente arqueados y son espinosos (ELLIOTT *in* MOORE, 1965, fig. 728, 1a), la estructura se bifurca anteriormente aproximadamente donde termina el septo medio, las ramas descendentes son estrechas y nacen en la zona donde las bases crurales se unen al septo y comienza la bifurcación anterior, por último estas ramas descendentes del braquidio están unidas por una banda transversal; todas estas características, evidentes en *Hamptonina* son claramente diferentes en *Lusitanina*, lo que impide el agrupamiento dentro del mismo género. Además, los hallazgos de *Hamptonina* son posteriores a los de *Lusitanina*, que por el momento solamente ha aparecido en la Zona Laeviuscula del Bajociense inferior.

El aspecto del braquidio, también recuerda al del género *Eodallina* ELLIOT, 1959, incluido en la misma subfamilia; pero en este caso se trata de un género con el que no solo existen diferencias morfológicas, como la presencia de banda transversal en el braquidio de *Eodallina* o la conformación de las láminas de las ramas descendentes del mismo, sino que, además, su distribución estratigráfica es demasiado diferente al tratarse de un género del Triásico superior.

Otro género próximo, con el que *Lusitanina* podría guardar relación, es el género bathoniense *Vandobiella* POZHARISKAJA, 1966, las diferencias sin embargo son evidentes ya en la morfología externa, siendo algunos caracteres diagnósticos del género como la valva dorsal aplanada, las aristas del umbo agudas o el foramen grande presentes en *Vandobiella*, claramente diferenciado-

ras.

No se deben dejar de citar los vínculos del nuevo género con *Zitellina* ROLLIER, 1919; en la descripción de la morfología interna y externa de ejemplares atribuidos a *Z.?* *benecke*i (PARONA in PARONA & CANAVARI, 1880) procedentes del Bathoniense de los Montes Mecsek de Hungría (VÖRÖS, 1995) aparecen ejemplares con parecido claro en morfología externa e interna, si bien también con marcadas diferencias como, entre otras, el hecho de que el “capuchón” típico del braquidio campagiforme se cierra totalmente, algo que no ocurre en los ejemplares de *Lusitanina* seccionados.

En definitiva, *Lusitanina* gen. nov. es un género que forma parte de un tronco evolutivo del que participan organismos más antiguos como los incluidos en *Eodallina* del Triásico superior y otros más modernos como *Hamptonina*, *Zitellina* o *Vandobiella*; un grupo todavía poco conocido en lo que se refiere a sus representantes triásicos y jurásicos, seguramente debido a la escasa talla, lo que dificulta su hallazgo y su posterior estudio, y a la adaptación de sus representantes a condiciones ambientales restrictivas, lo que los hace poco habituales en el registro fósil. Aunque la distancia evolutiva con los géneros más próximos es grande el parentesco es claro y la divergencia de la línea evolutiva se ha producido, a nivel de la morfología interna, en que la bifurcación que en *Hamptonina* se produce en dirección ventral-anterior en *Lusitanina* lo hace en dirección ventral-posterior, lo que se podría considerar como un arcaísmo dentro del proceso de evolución de la conformación de esta estructura.

Distribución: La distribución de este género se restringe, hasta el momento, a la Zona Laeviuscula del Bajociense inferior de la Cuenca Lusitánica.

Lusitanina bituminis sp. nov.
(Figs. 92-97, Tabla 21)

Se han estudiado 52 ejemplares de la especie, procedentes en su totalidad de la sección de Murtinheira, en el cabo Mondego. De ellos, los ejemplares figurados en la descripción de esta



Figura 92.— *Lusitanina bituminis* sp. nov. Aspecto del umbo dibujado a partir del ejemplar M.439.7, holotipo de la especie, procedente de la Zona Laeviuscula del Bajociense inferior de la sección de Murtinheira.

Figure 92.— *Lusitanina bituminis* sp. nov. Drawing showing a detail of the dorsal umbo of specimen M.439.7, holotype of the species, coming from the Laeviuscula Zone of the lower Bajocian of the Murtinheira Section.

especie, los medidos para la realización de la tabla de medidas, así como los seccionados para la obtención de réplicas en acetato de celulosa de las secciones seriadas que aparecen en dibujos o fotografías, constituyen la serie tipo y se encuentran depositados en el DCT da FCTUC. Los 19 ejemplares de la serie tipo se relacionan en el Anexo I.

Tipos: Se designa como holotipo de la especie el ejemplar M.439.7 de la zona Laeviuscula del Bajociense inferior de la sección de Murtinheira, en la región del Cabo Mondego, que representa un individuo adulto cuyo estado de conservación es relativamente bueno, aparece fotografiado en la figura 97.1. Como paratipo se designa el ejemplar seccionado para el estudio de los caracteres internos siglado M.406.10, que aparece dibujado en la figura 94 y sus secciones representadas en la figura 96, procede de la misma Zona y de la misma sección que el holotipo, la única sección hasta el momento que ha proporcionado ejemplares de la especie.

Diagnosis: Concha diminuta, de superficie lisa, contorno redondeado a subpentagonal en los individuos de mayor talla; biconvexo; comisura lateral recta y frontal recta o ligeramente surcada, nates pequeño, suberecto a erecto, con aristas redondeadas, foramen mesotírido, alargado, placas deltoidales estrechas, separadas. Láminas dentales finas y cortas, convergentes hacia la valva dorsal; sin proceso cardinal; placas cardinales cortas, unidas formando un surco cardinal con perfil en forma de V primero, luego en forma de U; dientes gruesos, masivos que se insertan en

DIMENSIONES (en mm) E ÍNDICES (nº total de ejemplares medidos: 19)																			
Ancho (A)				Largo (L)				Espesor (E)				Redondez (L/A)				Globosidad (E/L)			
max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var	max	min	med	var
6,4	3,25	4,8	0,63	6,3	3	4,87	0,85	3,5	1,4	2,34	0,32	1,1	0,9	1	0,23	0,56	0,44	0,5	0,14

Tabla 21.– Dimensiones e índices de los ejemplares estudiados de *Lusitanina bituminis* sp. nov.. Abreviaciones, max: máximo, min: mínimo, med: media, var: varianza.

Table 21.– Dimensions and indices in the studied specimens of *Lusitanina bituminis* sp. nov. (A=width, L=length and E=thickness). Abreviations, max: maximum, min: minimum, med: average, var: variance.

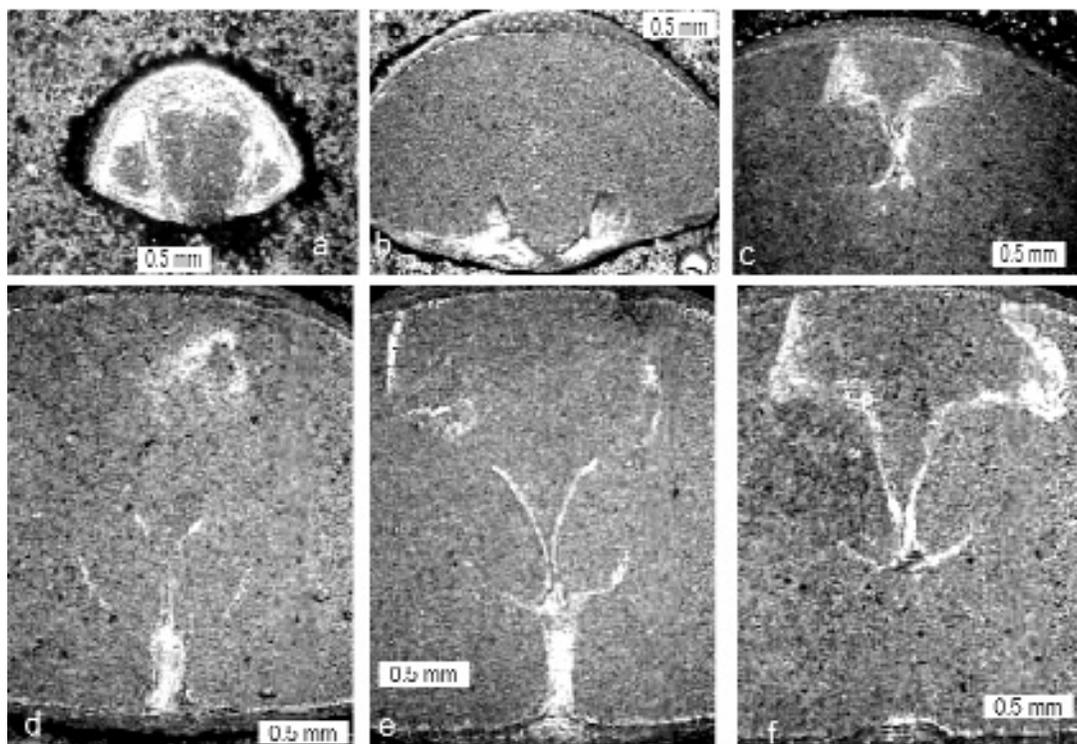


Figura 93.– *Lusitanina bituminis* sp. nov. Microfotografías del paratipo M.406.10, procedente de la Zona Laeviuscula del Bajociense inferior de la sección de Murtinheira. a): El nates a 0,25 mm del ápice de la concha, se observan las finas láminas dentales. b): Aspecto del surco cardinal a 0,9 mm del ápice. c): Parte terminal del braquidio próxima a la valva peduncular a 2,85 mm del ápice. d), e) y f): Secciones del braquidio a 1,75, 2,05 y 2,75 mm del ápice respectivamente.

Figure 93.– *Lusitanina bituminis* sp. nov. Microphotographs of transverse serial sections of paratype M.406.10, from the Laeviuscula Zone of the lower Bajocian of the Murtinheira Section. a): Ventral umbo at 0.25 mm from the apex, showing the thin dental plates. b): Hinge area at 1.4 mm from the apex. c): View of the loop at 2.85 mm from the apex, close to the ventral valve. d): e) and f). Cuts of loop at 1.75, 2.05 and 2.75 mm from the apex.

fosetas con un extenso reborde interno; septo largo, no superando la mitad de la longitud de la valva dorsal, sobre el que se apoya un braquidio de tipo campagiforme muy modificado.

Diagnosis: Minute, of plain surface, rounded to subpentagonal in the longer specimens; biconvex; lateral commissure straight, the anterior one

straight or slightly sulcate, beak small, suberect to erect, with beak ridges rounded, foramen mesothyridid, lengthened, deltidial plates narrow, disjunct. Dental plates thin and short, dorsally convergent; without cardinal process; hinge plates short, united forming a cardinal furrow with first V-shaped section, U-shaped



Figura 94.— *Lusitanina bituminis* sp. nov. Dibujo realizado a partir del paratipo M.406.10, procedente de la Zona Laeviuscula del Bajociense inferior de la sección de Murtinheira. Sus medidas son: 5,15 mm de anchura, 5,7 mm de longitud y 2,9 mm de espesor.

Figure 94.— *Lusitanina bituminis* sp. nov. Drawing of paratype M.406.10, from the Laeviuscula Zone of the lower Bajocian of Murtinheira Section. Its dimensions are: 5.15 mm in width, 5.7 mm in length and 2.9 mm in thickness.

then; teeth thick, massiv, sockets with extensive inner socket ridges; septum long, not surpassing half of the length of the dorsal valve, that support a brachidium campagiform very modified.

Morfología externa: Braquiópodos diminutos, midiendo el mayor de los ejemplares encontrados 6,4 mm de ancho y siendo la media de la anchura y de la longitud inferior a los 5 mm; el contorno es redondeado a subpentagonal en los de mayor talla.

La concha es biconvexa, con la valva dorsal más aplanada que la peduncular, en general poco globosa si bien los ejemplares de mayor talla presentan una mayor globosidad, sobre todo de la valva peduncular. Los valores del cociente entre espesor y longitud, con un valor medio de 0,5 son propios de organismos aplanados.

La superficie de la concha es lisa, finamente punteada, apreciándose las líneas de crecimiento; las comisuras laterales y frontal son rectas en los ejemplares de menor talla, pero en los ejemplares mayores aparece una suave surcación anterior, que hace que las comisuras laterales describan una ligera curvatura convexa hacia la valva dorsal.

El nates es suberecto en la mayoría de los ejemplares, erecto en los ejemplares mayores, con aristas laterales de contorno redondeado que se extienden, en longitud, más allá del comienzo de la valva dorsal. Las placas deltoidales son triangulares, estrechas. El foramen es mesotírido, alargado longitudinalmente debido a que las pla-

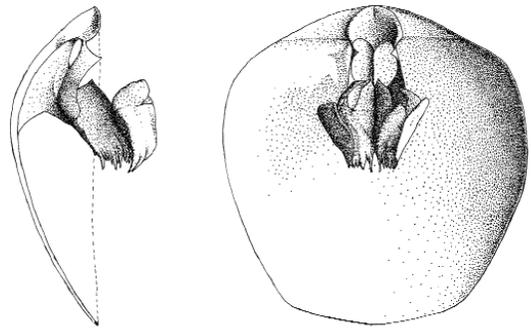


Figura 95.— *Lusitanina bituminis* sp. nov. Reconstrucción del braquidio del paratipo M.406.10, procedente de la Zona Laeviuscula del Bajociense inferior de Murtinheira, de medidas, 5,15 mm de anchura y 5,7 mm de longitud.

Figure 95.— *Lusitanina bituminis* sp. nov. Reconstruction of the loop of paratype M.406.10, from the Laeviuscula Zone of the lower Bajocian of Murtinheira Section. Its dimensions are: 5.15 mm in width and 5.7 mm in length.

cas deltoidales no se reúnen anteriormente.

Morfología interna: La valva peduncular presenta láminas dentales muy finas y cortas, desapareciendo antes de que termine el foramen. Estas láminas convergen claramente hacia el foramen y forman unas pequeñas cavidades umbonales de sección triangular.

Para el estudio de los caracteres internos, se han seccionado dos ejemplares, manteniendo una distancia entre secciones de 0,1 mm y, a pesar de que se ha cortado el umbo de la valva dorsal por puntos diferentes no ha aparecido ninguna estructura que pudiese asimilarse al proceso cardinal; se puede asegurar luego, después de haber estudiado la zona articular detalladamente, que *L. bituminis* carece de tal estructura diferenciada. Sí aparecen tempranamente las palcas cardinales, muy cortas, unidas a los rebordes internos de las fosetas que se extienden, subhorizontalmente, recubriendo los dientes que también están en una posición próxima al umbo dorsal. Los dientes son fuertes, de pequeña anchura en la parte posterior y voluminosos en la anterior. El conjunto constituido por los rebordes internos de la foseta y las placas cardinales se inclina hacia el septo formando un surco cardinal profundo; a partir de los rebordes internos de las fosetas se diferencian las bases cruales. Aparece también un septalio muy bajo que permite que se formen unas cavidades

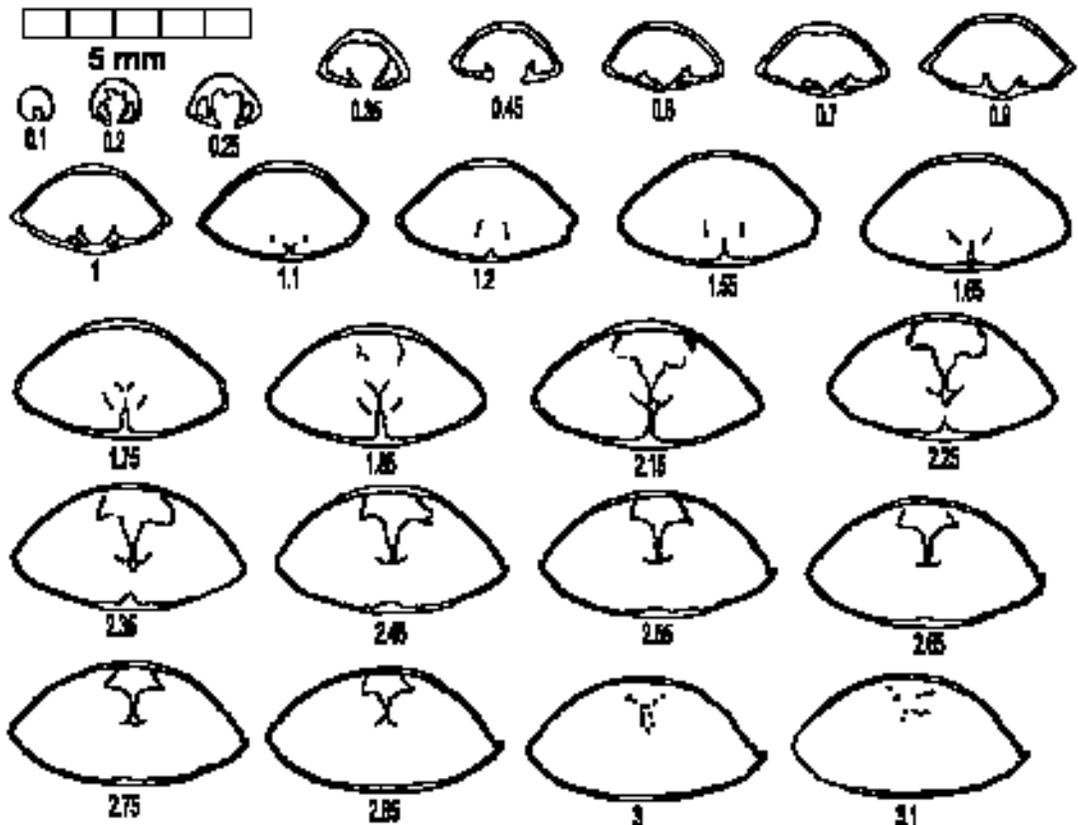


Figura 96.— *Lusitanina bituminis* sp. nov. Secciones seriadas del ejemplar M.406.10, paratipo de la especie, procedente de la Zona Laeviuscula del Bajociense inferior de la sección de Murтинheira.

Figure 96.— *Lusitanina bituminis* sp. nov. Transverse serial sections of Paratype M.406.10, from the Laeviuscula Zone of the lower Bajocian of Murтинheira Section.

umbonales dorsales muy reducidas.

En el braquidio se pueden distinguir varias partes. El septo medio se va a extender, sin rebasarla, hasta aproximadamente la mitad de la longitud de la valva dorsal y va a soportar, por una parte, las ramas descendentes del braquidio, que se le unen lateralmente; por otra parte, en la parte superior, se produce una bifurcación orientada dorso-posteriormente que origina lo que correspondería a las ramas ascendentes del braquidio. Estas ramas ascendentes no están unidas posteriormente por una banda transversal y están constituidas por láminas extensas de superficie irregular y que se elevan poniéndose en contacto con la valva peduncular. La estructura se estrecha anteriormente siendo la terminación espinosa.

Variabilidad: La variabilidad que se ha obser-

vado en la especie en lo que se refiere a la morfología externa es básicamente debida al desarrollo, siendo en general la morfología de adultos bastante homogénea. Se observan en el desarrollo los cambios típicos de varios grupos de braquiópodos en el sentido de que las formas juveniles son más aplanadas, de contorno redondeado, umbo suberecto con bajo ángulo de curvatura y comisuras laterales enteramente rectas; de esta morfología juvenil se va pasando a las formas adultas que ganan globosidad, su contorno se hace subpentagonal, el umbo adquiere un mayor ángulo de curvatura pudiendo llegar a ser erecto y las comisuras van adquiriendo la surcación anterior y la curvatura lateral dorsalmente cóncava típicas de la especie.

En lo que se refiere a la morfología interna, la

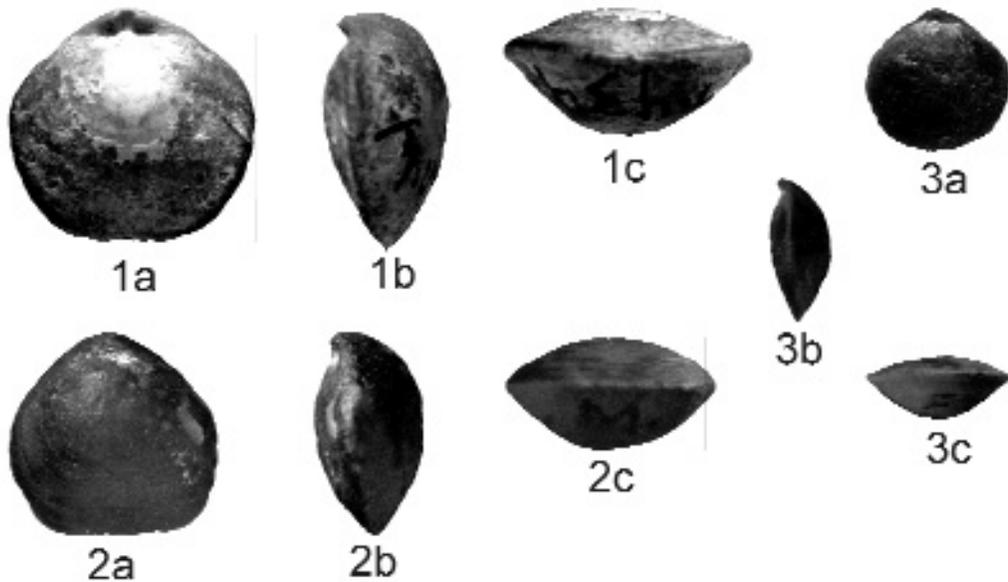


Figura 97.— *Lusitanina bituminis* sp. nov. 1): Ejemplar M.439.7, holotipo de la especie. 2): Ejemplar M.402.1. 3): Ejemplar M.407.5. Todos procedentes de la Zona Laeviuscula del Bajociense inferior de la sección de Murtinheira. (X5)

Figure 97.— *Lusitanina bituminis* sp. nov. 1): Specimen M.439.7, holotype of the species. 2): Specimen M.402.1. 3): Specimen M.407.5. All specimens coming from the Laeviuscula Zone of the lower Bajocian of Murtinheira Section. (X5)

variabilidad que se puede deducir a partir de los dos ejemplares seccionados se refiere a variaciones en la conformación de las partes laminares del aparato braquial que son irregulares aunque dentro de un patrón arquitectónico común; las láminas pueden adquirir pliegues, inclinarse o doblarse de forma diferente. Es de suponer que, al tratarse de una estructura de morfología y crecimiento complejos, los factores ambientales influyan en la conformación definitiva de la misma.

Discusión: No se conocen referencias anteriores a esta especie a pesar de que los materiales de la zona donde ha aparecido fueron estudiados con anterioridad por Paul Choffat en el siglo XIX y por René Mouterde desde mediados del XX. Con seguridad su pequeño tamaño y lo restringido de su distribución la hicieron pasar desapercibida.

Estudiada la morfología de los ejemplares encontrados, no se ha podido atribuir a ninguna de las especies descritas conocidas, ni siquiera a ninguno de los géneros conocidos, tal y como se discute en la descripción del nuevo género *Lusitanina* que se crea para incluir esta especie.

El registro fósil parece ser en el Jurásico extremadamente pobre en representantes de la Superfamilia Laqueoidea, un grupo cuya compleja morfología interna revela un largo proceso evolutivo y cuyo éxito adaptativo se hace evidente desde el Cretácico; su talla, las posibilidades de fosilización y los nichos ecológicos restrictivos probablemente expliquen la falta de hallazgos de taxones próximos evolutivamente a *L. bituminis*.

El nombre específico hace referencia al aspecto bituminoso de las margas ricas en materia orgánica donde han aparecido la mayoría de los ejemplares.

Ambiente sedimentario: La especie se ha encontrado en niveles margosos negros y finamente laminados y, en menor medida, en los niveles calcáreos con los que alternan, caracterizados todos ellos por su riqueza en materia orgánica y consiguientemente por las condiciones reductoras del medio, en estos niveles, es frecuente la bioturbación con lo que existe oxígeno al menos en condiciones mínimas para permitir la pervivencia de alguna fauna bentónica. Esta rela-

ción entre los organismos y las características del sustrato permiten deducir razonablemente algunos elementos del nicho ecológico de *L. bituminis* como son la abundancia de materia orgánica microparticulada, las condiciones reductoras del medio y su escasa consistencia.

Distribución: La especie ha sido encontrada, hasta el momento en la Sección de Murtinheira en la región del Cabo Mondego, en la Zona Laeviuscula del Bajociense inferior.

REGISTRO PALEONTOLÓGICO

El material para la realización de este estudio de la braquiofauna del tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio se ha recogido en diversas zonas de la cuenca con el objeto de adquirir una visión de la distribución de los taxones en los distintos ambientes presentes en el registro sedimentario. Con ese planteamiento se ha realizado un muestreo exhaustivo en secciones estudiadas anteriormente y en las que existe un buen control bioestratigráfico que permita situar la fauna de braquiópodos en un esquema lo más preciso posible. Las regiones están elegidas en base al criterio de búsqueda de diversidad y se han estudiado desde zonas de ambientes sedimentarios someros como Tomar hasta zonas con ambientes profundos y distales como la del Cabo Mondego.

En lo que se refiere a la elección de las secciones, dentro de cada zona se han tomado aquellas que son más representativas, normalmente secciones "clásicas" en la bibliografía geológica y paleontológica del Jurásico Inferior y Medio portugués; en algún caso se han completado estas secciones con algún pequeño perfil menos conocido para mejorar la visión de la fauna de cada región.

A continuación se describen brevemente las características de las regiones estudiadas y de los perfiles elegidos.

REGIÓN DEL CABO MONDEGO

La serie mesozoica aflorante en el Cabo Mondego viene siendo objeto de estudio a nivel geológico y paleontológico desde principios del

siglo XIX debido a que la calidad de los afloramientos es verdaderamente excepcional. En efecto, en los acantilados del Cabo, así como en diversos puntos de los alrededores de la población de Quiaios y en la Serra da Boa Viagem, se puede estudiar la serie continua de sedimentos que abarca desde el Lias hasta el Cretácico.

Corresponde a CHOFFAT (1880) el primer trabajo destacable en que se describen los materiales y la fauna del Cabo del Lias y Dogger, abriendo así un camino que los autores posteriores van a recorrer mejorando el conocimiento en aspectos geológicos y paleontológicos. Autores como PERROT (1955, 1957) o MOUTERDE (1967) que publica varios trabajos en los que describen diversos perfiles en el cabo. El Bajociense del Cabo Mondego, es estudiado por RUGET-PERROT (1961) y más recientemente, desde un punto de vista sedimentológico, por M. P. WATKINSON (1989) que profundiza en los ambientes deposicionales del Aalenense superior y del Bajociense. Por último, HENRIQUES (1992) estudia detalladamente la fauna de ammonites y publica un esquema bioestratigráfico preciso del Aalenense y las zonas limitantes del Toarciense y Bajociense del Cabo en base a los perfiles de Murtinheira y Serra da Boa Viagem; el primero de ellos se utiliza como corte de referencia en este trabajo, siguiendo su esquema bioestratigráfico. Una prueba clara del interés paleontológico y geológico en general de las secciones del Cabo es el hecho de que, en la sección de Murtinheira, se haya ratificado en 1996 el GSSP para el límite Aalenense-Bajociense en base a, fundamentalmente, los cambios en las asociaciones de ammonites y nanoplancton calcáreo (PAVIA & ENAY, 1997).

Las secciones en cuyos afloramientos se puede estudiar el tramo comprendido desde el Toarciense superior hasta el Bajociense inferior están constituidas, a grandes rasgos, por una alternancia, relativamente monótona en apariencia, de margas y calizas margosas depositadas en una rampa que se ve sometida a variaciones tanto en las condiciones de aporte de sedimentos como en las características del medio receptor en lo que se refiere a topografía y distancia de la línea de costa. Esta serie en la que se produce un incre-

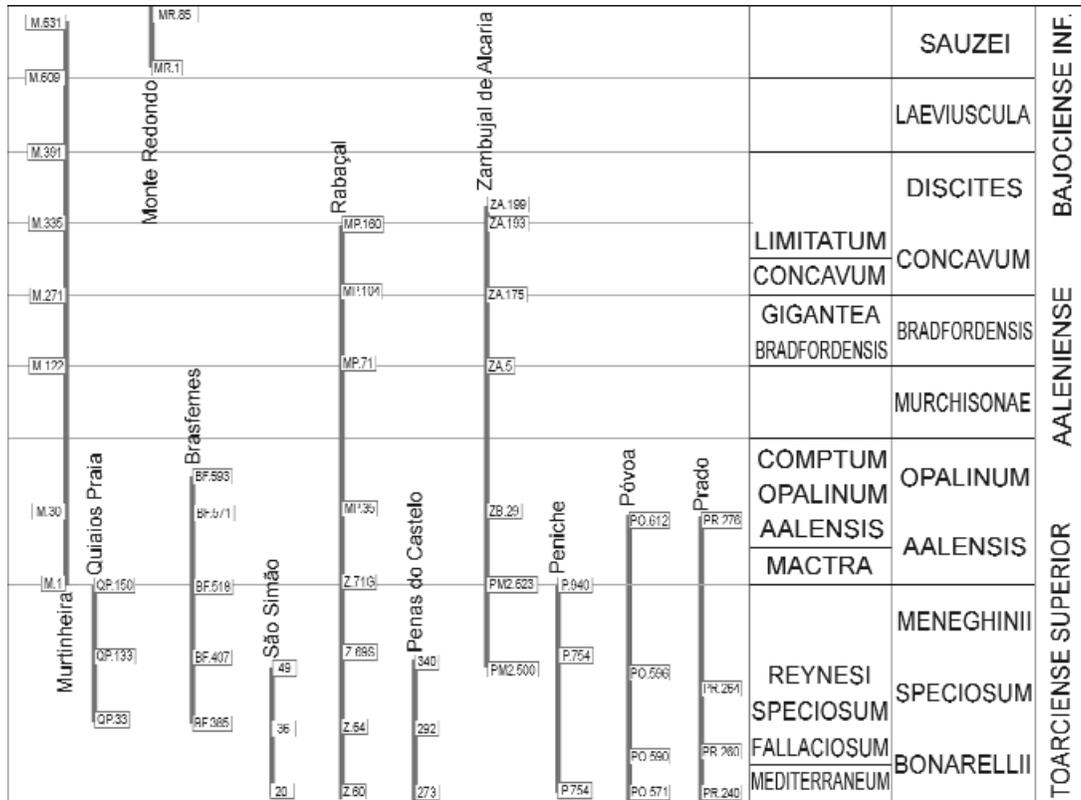


Figura 98.– Esquema comparativo mostrando la extensión y la correlación de las columnas estudiadas en relación con la biostratigrafía reconocida en la cuenca.
 Figure 98.– Comparative Chart showing the extension and the correlation of the studied sections relative to the biostratigraphic framework of the basin.

mento global de la proporción en carbonato desde la base hacia el techo comienza a depositarse en la parte más distal de un sistema progradante que, a medida que evoluciona, cambia hacia ambientes característicos de un sistema con flujos masivos gravitacionales de materiales a favor de la pendiente, apareciendo en primer lugar sedimentos típicos de la periferia de los sistemas lobulares pasando a sistemas de lóbulos propiamente dichos en el Bajociense inferior. La progradación continuará aun hasta el Calloviense.

Los sedimentos del Toarciense superior constituyen una serie de materiales de origen hemipelágico de predominio margoso donde se producen variaciones cíclicas, graduales y poco amplias del contenido en arcilla; depositada en la parte más distal de la rampa homoclinal de baja pendiente,

donde apenas existe fauna bentónica, solo en el límite entre las Zonas Speciosum y Meneghini nos encontramos con un episodio de proliferación de un bentos importante, con predominio de braquiópodos en la oritocenosis; esta fauna, que está presente con variaciones en cuanto a la composición en todos los ambientes de rampa o plataforma de la cuenca, está caracterizada aquí por la presencia casi en exclusiva de *Nannirhynchia cotteri*. En la Zona Aalensis, después de un largo intervalo estéril (de unos 30 m de margas en la sección da Murtinheira), aparecen nuevos ejemplares de braquiópodos muy escasos y acompañados por moluscos pectínidos también escasos y de pequeña talla; entre los braquiópodos de esta zona se ha podido identificar *Neozeilleria nuskae*, una especie también presente en otras localidades que exponen la rampa del Toarciense supe-

rior. En términos generales, a nivel faunístico, aunque son muy abundantes los moldes de ammonites, los braquiópodos y en general la fauna bentónica es muy escasa, sobre todo en los niveles más margosos. Es probable que la ausencia de un sustrato mínimamente consolidado sea el principal factor limitante de la fauna en estos medios, apareciendo los braquiópodos en niveles con un mayor contenido en carbonatos y con bioclastos transportados a favor de pendiente desde partes más elevadas de la rampa. Por otra parte, la existencia de alimento queda reflejada en la presencia de micropartículas de materia orgánica carbonosa en el sedimento; en lo que se refiere a la disponibilidad de oxígeno, controlada por los procesos de oxidación de materia orgánica, este debía estar presente en el fondo en cantidad similar a la de otros niveles con fauna.

El Aalenense, es más calcáreo que el Toarciense superior y su contenido en carbonato se incrementa desde la base hacia el techo. Las zonas Opalinum y Bradfordensis constituyen un sistema bastante regular de alternancia de materiales calcáreos y margosos. Este tramo se puede considerar depositado en un ambiente de rampa homoclinal en la que se ha producido un aumento en la pendiente, con una variación cíclica de los aportes de minerales arcillosos y con movilizaciones gravitacionales periódicas cada vez más frecuentes hacia una zona distal de recepción de materiales deslizados como se constata por la existencia de niveles lenticulares y sobre todo por la frecuente presencia de acumulaciones de bioclastos transportados desde partes más altas de la rampa. A pesar de que las condiciones para el desarrollo del bentos son ahora más favorables y de hecho se pueden encontrar restos relativamente abundantes de moluscos y equinodermos, los braquiópodos, aunque presentes, son escasos y fragmentarios sin que haya sido posible determinar ninguno de los encontrados en la Subzona Opalinum y en los primeros metros de la Subzona Comptum. Esta subzona, se va poco a poco enriqueciendo en fauna de braquiópodos, llegando a identificarse, en el límite con la Zona Bradfordensis, 6 especies diferentes, elementos casi únicos si exceptuamos raros ejemplares de moluscos en la orictocenosis bentónica.

Dentro de la Zona Opalinum se puede localizar la discontinuidad que separa las dos megasecuencias estratigráficas designadas como E y F. El nivel M.71 presenta una superficie endurecida con encostramientos ferruginosos y condensación de fauna a la que sigue tras una fina lámina arcillosa, un nivel con estratificación cruzada planar, el único en la sección; se produciría un período de no deposición que marca el fin de una serie transgresiva y se reinicia la sedimentación con el inicio una fase regresiva (SOARES *et al.*, 1993).

La Zona Bradfordensis, de gran regularidad, sigue presentando ocasionales síntomas de deslizamientos a favor de pendiente que se expresan en finas concentraciones de bioclastos en las que predominan los braquiópodos; en estos casos es frecuente encontrarlos rellenos parcialmente o apenas rellenos de sedimento como consecuencia de la rapidez del enterramiento; la bioturbación por gusanos sedimentívoros es bastante intensa, apareciendo abundantes pistas de *Chondrites* y, en menor cantidad, de *Zoophycos*. La fauna de braquiópodos en esta zona es abundante pero de escasa diversidad dadas las limitantes condiciones del medio.

En la Zona Concavum se producen algunos cambios en la sedimentación que van a continuar en las Zonas Discites y Laeviuscula y que se van a reflejar también en cambios en la fauna. Predomina ahora el término calcáreo y la superficie de los estratos se hace más irregular, la zona se va viendo afectada por la proximidad de lóbulos de resedimentación de materiales movilizados dentro de flujos en masa apareciendo elementos turbidíticos típicos de facies distales de lóbulos (WATKINSON, 1989). Se encuentran superficies endurecidas con condensación de fauna y también algunos niveles con elevado contenido en materia orgánica que en algunos casos adquieren un aspecto bituminoso; la bioturbación es abundante. La progradación, que en estos momentos marca la evolución de las series sedimentarias que afloran en la zona, hace que el sistema de lóbulos avance y que en la Zona Sauzei aparezcan paquetes de niveles de turbiditas alternando con potentes estratos margosos característicos de los lóbulos de sistemas con flujos masivos de

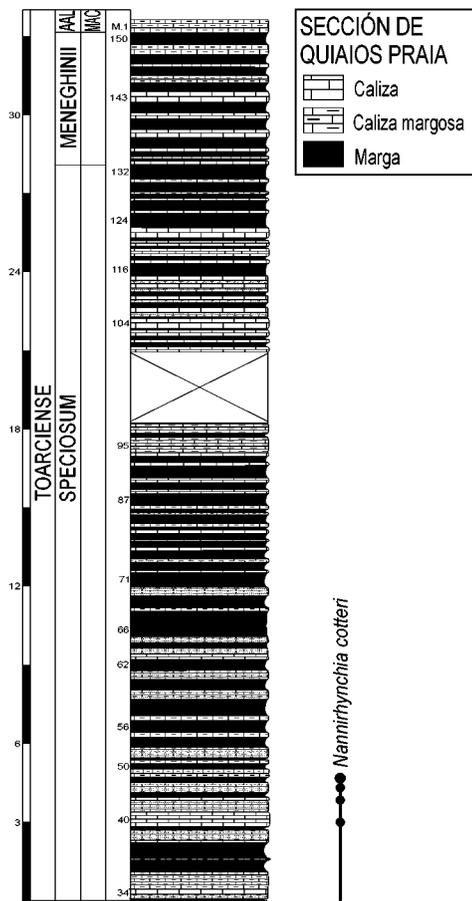


Figura 99.– Columna estratigráfica de la sección de Quiaios Praia, mostrando la distribución de los braquiópodos.
 Figure 99.– Stratigraphic log of the Quiaios Praia Section, showing brachiopod distribution.

materiales a favor de pendiente.

En toda la serie, a pesar de existir niveles con caracteres diferenciales, aparecen ciertos elementos que se repiten a lo largo de la misma como son las frecuentes excavaciones de gusanos sedimentívoros de tipo *Chondrites* que a menudo aparecen rellenas total o parcialmente de piritita oxidada actualmente a limonita. La presencia de este mineral está también bastante extendida y no solo rellena tubos de *Chondrites*, sino que también rellena total o parcialmente ammonites y braquiópodos o aparece formando concreciones de diverso tamaño; esta abundancia indica que las condiciones reductoras provocadas por el

déficit de oxígeno bajo la interfase agua-sedimento se mantienen a lo largo del período estudiado.

Esta zona, que está propuesta como Monumento Natural (figura de protección de ámbito nacional), fue clasificada en 2002 como “*Imóvel de Interés Municipal*” (figura de rango municipal). Estas actuaciones permitirán salvaguardar en valioso patrimonio científico del Cabo Mondego.

Sección de Quiaios Praia (Fig. 99)

En la Playa de Quiaios y en continuidad hacia el Norte con el corte estudiado por M.H. Henriques se pueden seguir las zonas Speciosum y Meneghinii del Toarciense superior; ocasionalmente, dependiendo de la dinámica de los depósitos de arena de la playa, también aflora la Zona Bonarelii.

La sedimentación, fundamentalmente margosa, correspondería a una zona distal dentro de la rampa homoclinal del Toarciense superior del área. Va a ser en los niveles más calcáreos dentro de la tónica general margosa, en los que se puede apreciar la agitación asociada a los movimientos de pendiente, donde aparezca fauna de braquiópodos que en esta sección está restringida a la especie *Nannirhynchia cotteri*. En otros puntos del entorno, *N. cotteri* aparece asociada a otras especies típicas de la zona Speciosum como *Neozeilleria duartei* o *Soaresirhynchia renzi* que parecen estar ausentes en esta sección.

Sección de Murtinheira (Fig. 100)

La Sección de Murtinheira se puede seguir a lo largo de los afloramientos que comienzan en la Playa de Quiaios al Norte y continúan hacia los acantilados del Cabo Mondego en el Sur. Estudiada desde antiguo, interesa destacar los trabajos más recientes que consolidan una bioestratigrafía detallada del mismo, FERNÁNDEZ-LÓPEZ *et al.* (1988) publican un esbozo de esquema zonal para el Bajociense inferior y HENRIQUES (1992) la utiliza como sección de referencia por su abundancia en fauna de ammonites en su estudio sobre la bioestratigrafía de la cuenca para el Aalenense; en este trabajo se utiliza la base bioestratigráfica establecida por esta autora. En

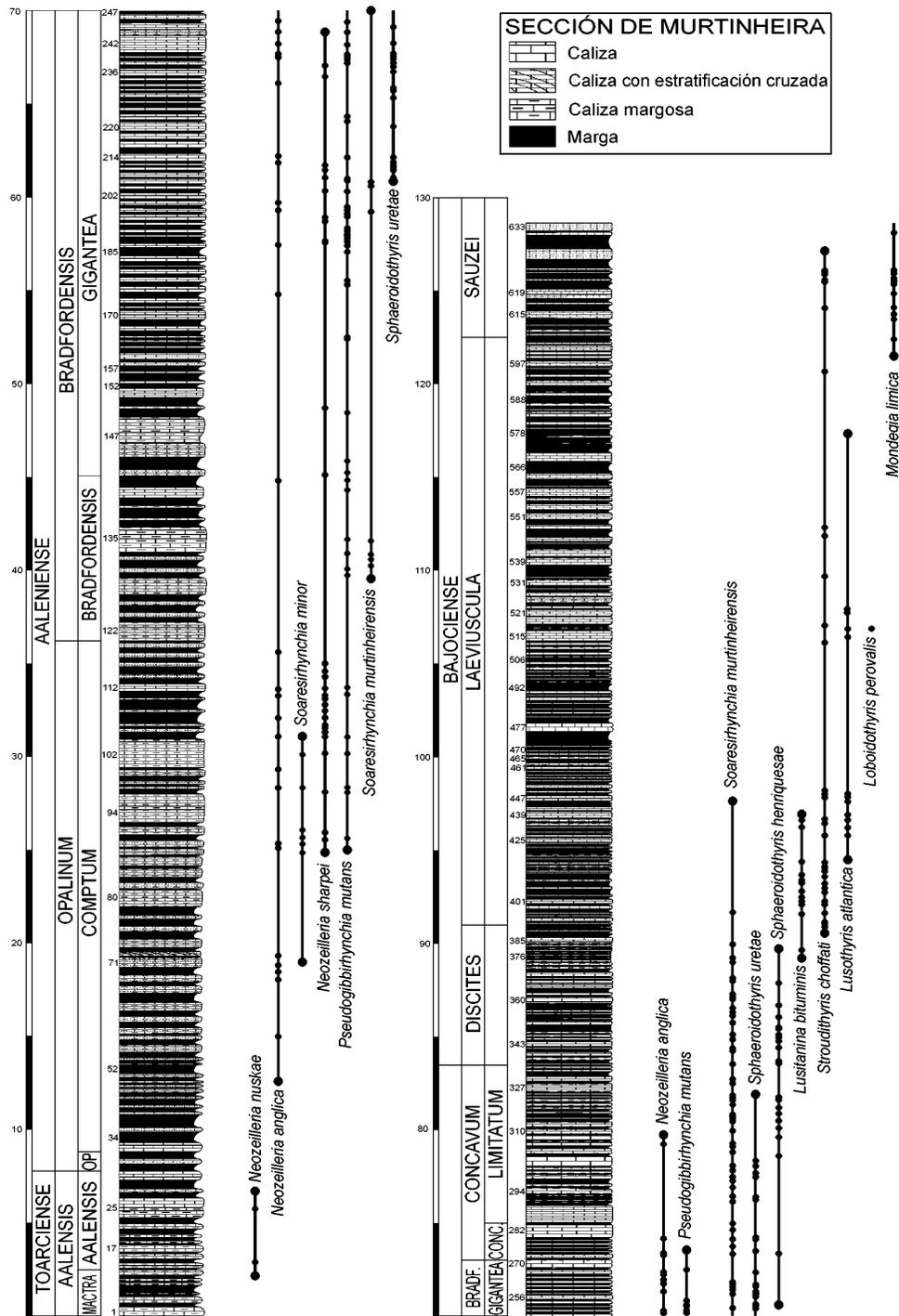


Figura 100.- Columna estratigráfica de la sección de Murtinheira, mostrando la distribución de los braquiópodos. La biozonación en Zonas y Subzonas ha sido tomada de HENRIQUES (1992).

Figure 100.- Stratigraphic log of the Murtinheira Section, showing brachiopod distribution. Zones and Subzones of the biozonation after HENRIQUES (1992).

1996 se ratifica por la IUSS el GSSP para la base del Bajociense en la base del nivel AB11 de esta sección, de acuerdo con la numeración que había establecido anteriormente MOUTERDE *et al.*, (1972). En este trabajo se utiliza el siglado publicado por HENRIQUES (1995) de acuerdo con el cual el GSSP del Bajociense estaría en la base del nivel M.335. La sección es rica en braquiópodos que aparecen, abundantemente, sobre todo a partir de la Subzona Comptum de la Zona Opalinum.

Sección de Monte Redondo (Fig. 101)

Esta sección se encuentra a la entrada de la población de Murtinheira, en el camino que atraviesa las antiguas canteras de la fábrica de cal, justo sobre la primera casa de la población a la que se ha llamado “Casa dos Cogumelos”

Habiendo sido estudiada por CHOFFAT (1880) y, posteriormente, por RUGET-PERROT (1961), es posible reconocer los límites de la Zona Sauzei del Bajociense inferior, siendo los materiales equivalentes a los que afloran en el acantilado del Cabo Mondego, pudiendo observarse también sedimentos de lóbulos turbidíticos.

En esta sección son abundantes dos especies de Braquiópodos, por una parte el rinconélido *Mondegia limica* y por otra el terebratúlido *Stroudithyris choffati* que aparecen con mayor abundancia en los períodos que corresponden a los momentos de mayor tranquilidad en el sustrato, en los niveles margosos; la extensión de ambas especies rebasa el techo de la Zona Sauzei.

REGIÓN DE COIMBRA

En los alrededores de la ciudad de Coimbra se pueden estudiar, donde lo permite la cubierta vegetal, una gran diversidad de materiales mesozoicos. En lo que se refiere al intervalo de tiempo que abarca este trabajo no existen extensos afloramientos, pero si se han estudiado perfiles que tienen el interés de permitir el acceso materiales depositados en ambientes relativamente más proximales en términos de rampa carbonatada, que los que se pueden observar en la zona del Cabo Mondego, dada la proximidad de la zona al borde de la cuenca; los referidos en este trabajo se hallan situados a escasos kilómetros al norte de

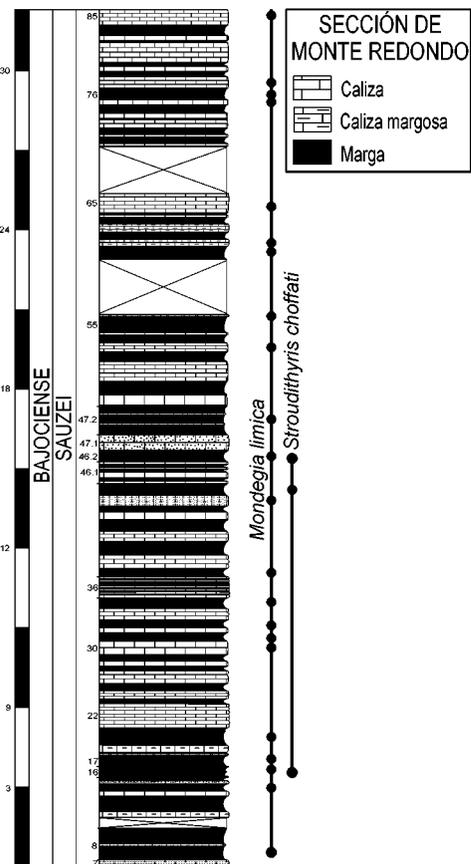


Figura 101.— Columna estratigráfica de la sección de Monte Redondo, mostrando la distribución de los braquiópodos.

Figure 101.— Stratigraphic log of the Monte Redondo Section, showing brachiopod distribution.

la ciudad.

En la zona, estudiada anteriormente por diversos autores, aflora ampliamente el tránsito entre la Formación de São Gião y la Formación de Póvoa da Lomba *sensu* DUARTE & SOARES, 2002; en ella se han establecido perfiles que permiten seguir el Toarciense superior y el Aalenense.

En términos generales, la naturaleza y organización de los sedimentos refleja características similares a las de otros puntos de este sector al norte de cuenca. En el Toarciense superior, en las zonas Bonarellii y Speciosum sedimentan margas arcillosas, que en toda la cuenca marcan la base de la unidad ST4 (*in* DUARTE *et al.*, 2001), típicas

de la zona más distal de una rampa con baja pendiente en un sistema transgresivo, esta sedimentación fundamentalmente margosa se ve interrumpida ocasionalmente por delgados niveles de depósitos más calcáreos, de limitada continuidad lateral, cuya génesis está sin duda ligada a movimientos de materiales a favor de pendiente; estas concentraciones de materiales más calcáreos procedentes de zonas menos profundas aportan a los fondos una gran cantidad de restos de macroorganismos (moluscos, equinodermos, ammonites, crustáceos...) que constituyen un sustrato más consistente sobre el que se pueden fijar los numerosos braquiópodos que aprovechan estas condiciones para instalarse; aparece así una fauna de oportunistas constituida por las especies *Nannirhynchia cotteri*, *Soaresirhynchia renzi* y *Neozeilleria duartei*. Salvo algunos ejemplares excepcionales, la fauna de braquiópodos en este tramo aparece asociada a estas intercalaciones calcáreas en un dominio predominantemente margoso; también se encuentran pequeñas concentraciones de braquiópodos asociadas a grandes conchas de ammonites o de moluscos bivalvos. En la Zona Meneghinii la sedimentación se hace más calcárea coincidiendo aproximadamente con un cambio en el sistema deposicional que marca el inicio de la Formación Póvoa da Lomba (= MST 4B in DUARTE *et al.*, 2001). Este cambio vendrá determinado por el paso a un régimen regresivo que se mantendrá a lo largo de toda la unidad y que se traducirá en un incremento en el término calcáreo de los sedimentos depositados, brusco en principio, que se mantendrá posteriormente a lo largo del Aalenense aflorante.

En esta Formación, que abarca el techo del Toarciense y parte del Aalenense, la serie está constituida por una alternancia de niveles calcáreos claros de espesor en términos generales creciente, con margas grisáceas. Estos materiales se depositaron en fondos de escasa pendiente, en cualquier caso insuficiente para favorecer movimientos en masa a favor del desnivel. Son muy abundantes las huellas de actividad orgánica de diverso tipo, quizás las más frecuentes sean los *Zoophycos*, que aparecen en la mayoría de los niveles calcáreos; también son muy frecuentes los niveles con una gran densidad de tubos finos

de gusanos sedimentívoros de tipo *Chondrites*, típicamente con relleno verdoso; menos abundantes pero también presentes en algunos niveles son las galerías excavadas por crustáceos (*Thalassinoides*) que aparecen en disposición horizontal, ramificados, por debajo de niveles calcáreos. Esta icnofauna, nos informa de un fondo tranquilo a nivel energético, de pendiente muy baja, con niveles de oxigenación moderados o altos y en el que la velocidad de sedimentación alterna entre períodos en los que es baja y otros en los que es muy baja (GARCÍA-RAMOS *et al.*, 1992)

En lo que se refiere a la macrofauna fósil presente, en la Formación Póvoa da Lomba de la región de Brasfemes, son muy abundantes los representantes del necton, fundamentalmente los ammonites y belemnites, pero escasos los organismos bentónicos, siendo los más frecuentes los moluscos del grupo de los pectínidos. En cuanto a los braquiópodos, son escasos tanto en cantidad como en diversidad; dado que es de suponer que la oxigenación de los fondos fuese buena probablemente la razón de su escasez sea la dificultad para asentarse en fondos poco consistentes o la escasez de alimento que fuese apto para ser consumido por estos organismos. En esta zona solo han aparecido algunos ejemplares de *Neozeilleria nuskae*, una especie con amplia distribución en la cuenca y que parece estar adaptada a fondos con diversas condiciones ambientales pero tranquilos y poco consolidados y un ejemplar de *Pamirrhynchia? jorali*, una especie más escasa pero presente en otras regiones de la cuenca.

Sección de Brasfemes (Fig. 102)

La sección de Brasfemes se encuentra a unos 7 kilómetros al Norte de la ciudad de Coimbra y a ella se accede desde la carretera que une las poblaciones de Vilela y Brasfemes. Expone materiales de las Zonas Speciosum, Meneghinii y Aalensis y de la Zona Opalinum de la base del Aalenense. La calidad de la exposición es buena si bien el elevado grado de edafización de algunos niveles margosos dificulta su observación. Esta sección ha sido estudiada con detalle desde el punto de vista bioestratigráfico (HENRIQUES, 1992) y estratigráfico (DUARTE, 1995a).

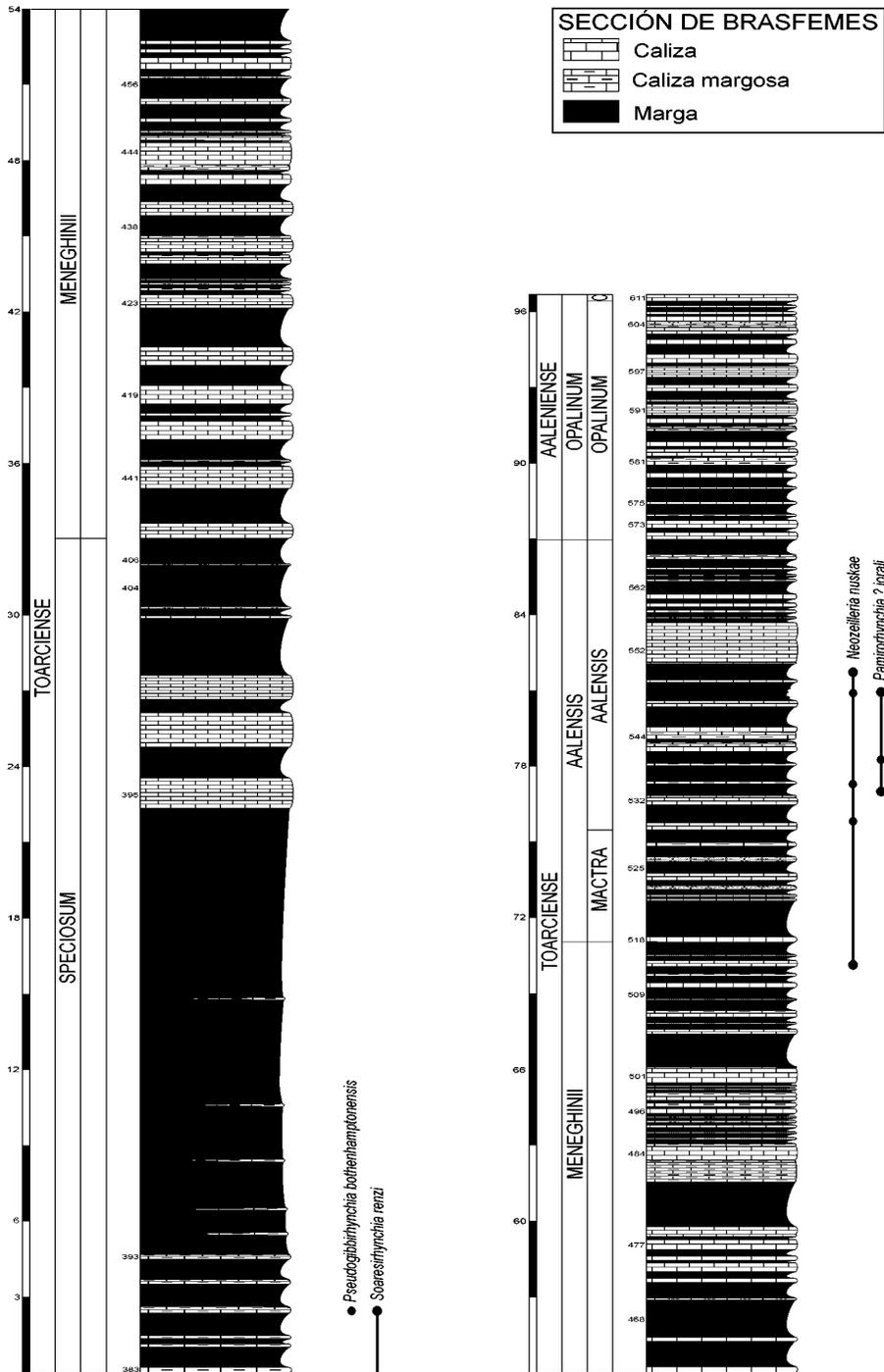


Figura 102.- Columna estratigráfica de la sección de Brasfemes, mostrando la distribución de los braquiópodos. La biozonación en Zonas y Subzonas modificada de HENRIQUES (1992) y DUARTE (1995a).
 Figure 102.- Stratigraphic log of the Brasfemes Section, showing brachiopod distribution. Zones and Subzones of the biozonation modified after HENRIQUES (1992) and DUARTE (1995a).

En Brasfemes se aprecia el cambio de facies que caracteriza el paso de la Formación de São Gião a la Formación Póvoa da Lomba; por una parte, en la base se pueden observar los potentes niveles margosos que caracterizan el techo de la Formación São Gião que dan paso, de forma brusca, a los primeros niveles calcáreos de la Formación Póvoa da Lomba en la que se mantienen elevados niveles de carbonato.

La Zona Speciosum es por lo tanto fuertemente margosa, estando constituida por margas grises con intercalaciones discontinuas con mayor contenido de carbonato. En estas intercalaciones calcáreas de materiales transportados aparecen la mayoría de los braquiópodos encontrados en la sección; probablemente estos organismos o al menos una buena parte de ellos aprovecha la presencia de componentes mecánicamente consistentes en el sustrato para instalarse; el estado de las conchas sin alteraciones debidas al transporte y la presencia de braquiópodos en las proximidades de elementos aislados corroborarían esta hipótesis. Los organismos encontrados son habituales en otras zonas próximas de la rampa, habiéndose identificado *Soaresirhynchia renzi*, muy abundante, *Neozeilleria duartei* y *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis*.

Los materiales superiores, de la Formación Póvoa da Lomba están representados por una sucesión margocalcárea muy bioturbada, destacando la presencia de *Chondrites* verdes, *Zoophycos* y *Thalassinoides*; las condiciones que son favorables para estos organismos, no lo son para los braquiópodos con los que muy raramente suelen encontrarse; estos son por lo tanto muy escasos y suelen aparecer en finos niveles margocalcáreos que culminan capas calizas gruesas. Se han identificado en la Zona Aalensis, *Neozeilleria nuskae* y *Pamirorhynchia? jorali*.

A nivel de seguimiento de los estratos, en este trabajo se ha elegido la numeración de las capas que publica DUARTE en 1995, ampliándose hasta el límite de la sección en el punto más alto de la Sierra donde está situado el vértice geodésico de Brasfemes. En cuanto a la sigla elegida se ha preferido usar las letras BF para evitar posibles confusiones con las de otras localidades.

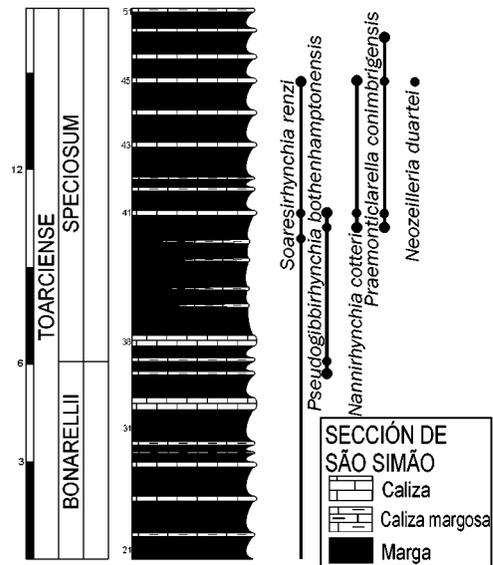


Figura 103.— Columna estratigráfica de la sección de São Simão, mostrando la distribución de los braquiópodos. La biozonación en Zonas y Subzonas ha sido tomada de DUARTE (1995a).

Figure 103.— Stratigraphic log of the São Simão Section, showing brachiopod distribution. Zones and Subzones of the biozonation after DUARTE (1995a).

Sección de São Simão (Fig. 103)

La sección de São Simão se sitúa en las inmediaciones de la población de Pedrulha, pocos kilómetros al Norte de la ciudad de Coimbra; ha sido estudiado con detalle por DUARTE (1995a), de quién se ha tomado la siglatura de las capas extendiéndola unos metros en su parte superior.

La sección expone parcialmente la Formación de São Gião, concretamente las Zonas Bonarellii y Speciosum y está constituida por una serie especialmente margosa en la que se intercalan láminas calcáreas muy variables lateralmente que posiblemente correspondan con concentraciones residuales producto de deslizamientos a favor de la pendiente de la rampa. Es en estas concentraciones donde aparecen la mayoría de los braquiópodos, registrándose algunas concentraciones densas en torno a grandes ammonites que debieron servir de sustrato de fijación del pedúnculo. La fauna es similar a la de otras secciones sincrónicas de la rampa y en ellas está presente la asociación característica de los niveles calcáreos de

la Formación constituida por las especies *Nannirhynchia cotteri*, *Soaresirhynchia renzi* y *Neozeilleria duartei*; excepcionalmente en esta sección, dentro de la zona Speciosum aparece la especie *Praemonticlarella conimbragensis*.

REGIÓN DE RABAÇAL

La región de Rabaçal, situada al Sur de la ciudad de Coimbra, es rica en afloramientos de materiales mesozoicos que aparecen además bien expuestos en las zonas menos vegetadas de la Sierra, proporcionando un interesante sustrato para el estudio del Toarciense, Aaleniese y aún del Bajociense.

Aunque las primeras referencias a esta región son antiguas, se deben destacar los trabajos bioestratigráficos de PERROT (1955), PERROT *et al.* (1957) y, más recientemente los de HENRIQUES (1992) que realiza un estudio detallado de la distribución de la fauna de ammonites del Aaleniese de la zona; DUARTE (1995a) estudia desde el punto de vista sedimentológico el Toarciense superior y el Aaleniese inferior y DUARTE & SOARES (2002) revisan y definen las unidades litoestratigráficas del Jurásico Inferior con referencias específicas a la región.

Se han estudiado aquí materiales que están encuadrados en dos unidades descritas para la zona. Se trata de la parte alta de la Formación de São Gião y de la Formación Póvoa da Lomba, habiéndose establecido el límite entre ambas en el límite entre las Zonas Speciosum y Meneghinii.

En el primer tramo, que constituye el techo de la Formación de São Gião abarcará a su vez, dentro de esta formación, la parte alta del Miembro "Margas e calcários margosos com bioconstruções de espongiários" en la que se engloba la Zona Bonarellii y el Miembro "Margas e margas calcárias com braquiópodos" englobando desde la base de la Zona Speciosum hasta el final de la Formación (DUARTE & SOARES, 2002). La Zona Bonarellii está representada por una alternancia de margas y calizas margosos en la que aparece *Soaresirhynchia renzi*. La Zona Speciosum está constituida por una potente serie margosa en la que se intercala algún nivel calcáreo bioclástico,

originado por movimientos a favor de la pendiente en la rampa, que proporciona sustrato para una rica fauna de braquiópodos en la que aparecen, aparte de *Soaresirhynchia renzi*, *Nannirhynchia cotteri* y *Neozeilleria duartei*.

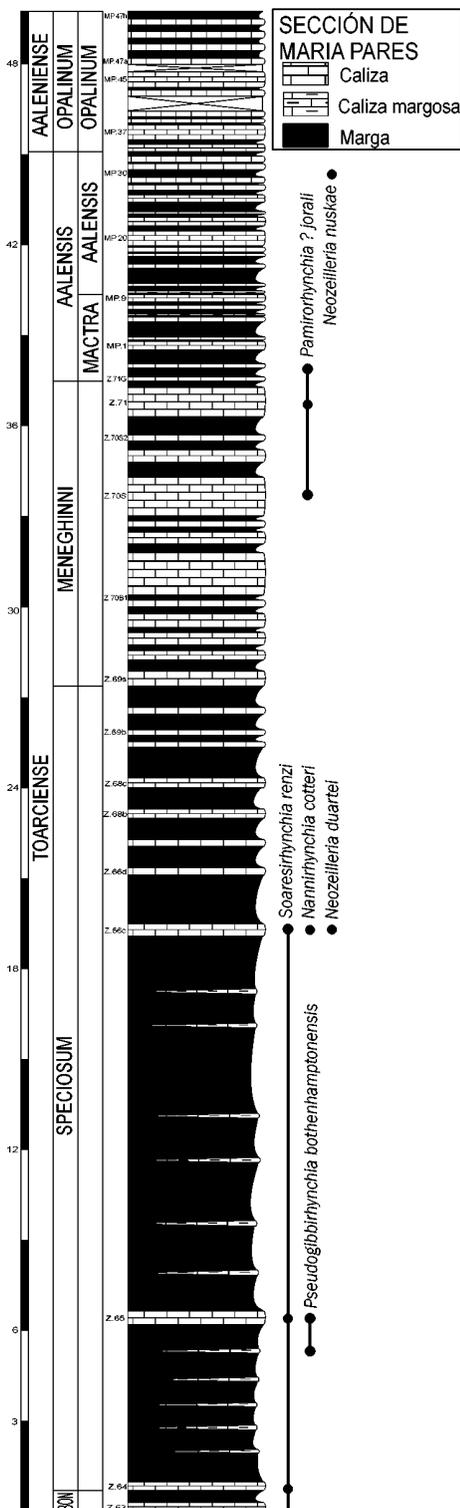
El paso a la Formación de Póvoa da Lomba está caracterizado por un brusco cambio en la naturaleza del sedimento que se vuelve fuertemente calcáreo, aparece una alternancia de margas y margocalizas caracterizadas, en el primer tramo, en las Zonas Meneghinii y Aalensis, por la presencia de bioconstrucciones de espongiarios y de pistas de *Zoophycos* pero con escasos braquiópodos. El resto de la Formación, constituida por margas grisáceas y calizas micríticas de colores claros alternantes, es rica en restos de ammonites, con frecuencia piritosos, y ha proporcionado, en lo que se refiere a la fauna bentónica, restos de moluscos pero no braquiópodos.

Sección de Maria Pares (Fig. 104)

El perfil está situado a 8 Km al sur de la localidad de Condeixa-a-Nova, en la pista que accede a la localidad de Serra de Janeanes y se puede observar a ambos lados de la carretera. En él se pueden seguir los sedimentos depositados en el Toarciense y en el Aaleniese si bien no se alcanza el techo de este último piso. El afloramiento expone muy bien los materiales toarcienses, en el talud a ambos lados de la carretera y en las zonas próximas; el Aaleniese está también en buena exposición en general, si bien algunos niveles margosos están edafizados.

Maria Pares es la sección de referencia en la región para el Toarciense y el Aaleniese y como tal ha sido estudiada por diversos autores tal y como se indica en la descripción de la región; en este estudio se utiliza como base estratigráfica los trabajos publicados por HENRIQUES (1992) sobre la bioestratigrafía del Aaleniese y por DUARTE (1995a)

El Toarciense superior, bien representado, ha permitido recoger los únicos braquiópodos de la sección, siendo muy abundante desde la Zona Speciosum a la Zona Meneghinii *Soaresirhynchia renzi* que aparece concentrada en los niveles más calcáreos; en un nivel calcáreo con bioclastos situado entre las margas de la



Zona Speciosum y provocado sin duda por desplazamientos de materiales a favor de la rampa, *S. renzi* aparece acompañada de *Nannifurcata cotteri* y *Neozeilleria duartei*, que se instalan aprovechando la existencia de sustrato más consistente, tal y como sucede en otros puntos de la cuenca en similares condiciones. En las zonas Meneghini y Aalensis los braquiópodos son muy escasos apareciendo escasos ejemplares de *Pamirorhynchia? jorali* y *Neozeilleria nuskae*. En lo que se refiere al Aalenense, hasta el momento no ha proporcionado fauna.

REGIÓN DE PORTO DE MÓS

En la región de Porto de Mós, que se encuadra dentro del denominado Macizo Calcáreo Estremeño, en la zona central de la cuenca, existen una serie de afloramientos mesozoicos que vienen siendo estudiados desde antiguo. Al sur de la población de Porto de Mós en un escarpe calcáreo conocido como la Costa de Alvados afloran los materiales del tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio.

Los trabajos publicados sobre esta zona son numerosos, desde los bioestratigráficos (CHOFFAT, 1880; MOUTERDE & RUGET, 1967; PERROT, 1955; RUGET-PERROT, 1961; HENRIQUES, 2000a) a los estratigráficos (DUARTE, 1995a; AZERÊDO, 1998) o, más recientemente, en un trabajo global sobre la cuenca en el Jurásico Inferior y Medio (AZERÊDO *et al.*, 2004). En lo que se refiere a su fauna de braquiópodos, esta es citada por CHOFFAT (1880, 1947) y también por ALMÉRAS (1994) que nombra especies del Toarciense del Barranco de Zambujal, constatan-



Figura 104.- Columna estratigráfica de la sección de Maria Pares, mostrando la distribución de los braquiópodos. Representada a partir de los datos de DUARTE (1995a) para los niveles de las Zonas Bonarellii, Speciosum y Meneghini (siglas Z.63 a Z.71G) y de los de HENRIQUES (1992) para los de la Zona Aalensis y Opalinum (siglas MP.1 a MP.47h).

Figure 104.- Stratigraphic log of the Maria Pares section, showing brachiopod distribution. Drawn after the data from DUARTE (1995a) for the levels of the Bonarellii, Speciosum and Meneghini Zones (labels Z.63 to Z.71G) and after HENRIQUES (1992) for those of the Aalensis and Opalinum Zones (labels MP.1 to MP.47h).

do la abundancia de *Soaresirhynchia renzi* en el Toarciense superior y la presencia de otras especies cuya sistemática se revisa en este trabajo.

En los afloramientos situados al sur de Porto de Mós, se pueden seguir los materiales del Toarciense superior, del Aaleniense y del Bajociense inferior, si bien estos últimos son estériles a nivel de braquiópodos. Estos sedimentos se encuadran en dos formaciones de rango local. Los materiales del Toarciense superior y la base del Aaleniense se incluyen en la Formación “Calcários Margosos e Margas da Fórnea” o “Formación de Fórnea” y dentro de ella en los miembros superiores, es decir, el techo del Miembro Fórnea 6 abarcará las Zonas Bonarellii y Speciosum y El Miembro Fórnea 7, las Zonas Meneghinii y Aalensis del Toarciense superior y la Subzona Opalinum de la Zona Opalinum del Aaleniense que representa el techo de la formación. Los materiales, depositados en régimen de rampa homoclinal, siguen la tónica de otros puntos de la cuenca si bien la Zona Speciosum no es aquí tan margosa y está constituida por una alternancia margocalcárea similar a la que constituye la Zona Meneghinii (DUARTE in MANUPPELLA, 2000); los sedimentos son ricos en fauna de braquiópodos con abundancia de *Soaresirhynchia renzi* y presencia de *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis*, *Praemonticlarella conimbrigensis* y *Sphaeroidothyris vari*. También aparece una especie que se ha encontrado solamente en esta región que es *Choffatirhynchia alcariensis*.

A la Formación “Calcários Margosos e Margas da Fórnea” sigue la Formación “Margas e Calcários Margosos de Zambujal” o “Formación de Barranco do Zambujal”; esta formación se extiende por el Aaleniense y el Bajociense inferior y abarca una secuencia de materiales margocalcáreos depositados en una rampa abierta al mar, en régimen regresivo. En la base de la Formación se sitúan una serie de niveles predominantemente margosos que marcan la diferencia con los niveles anteriores fuertemente calcáreos; este cambio brusco en la sedimentación permite observar en esta zona la discordancia entre las secuencias E₂ y F designada como

Discordancia D6 (SOARES *et al.*, 1993). A estos niveles margosos sigue una serie alternante margocalcárea, con contenido creciente en carbonato y pobre en fauna bentónica a lo largo del Aaleniense y el Bajociense inferior. Esta formación es muy pobre en fauna bentónica aunque aparecen esporádicamente algunos moluscos y escasísimos ejemplares identificables de braquiópodos; éstos han permitido constatar la presencia en la región de taxones que aparecen en otros puntos de la cuenca.

Sección de Zambujal De Alcaria (Fig. 105)

La sección de Zambujal de Alcaria está situada a unos 5 Km al sur de Porto de Mós, muy próxima a la Localidad del mismo nombre y se accede a ella por un sendero que conduce a una formación erosiva llamada Fórnea; está situado a unos 2 kilómetros de la carretera que conduce de Porto de Mós a Mira d’Aire. La sección fue estudiada por diversos autores desde que lo hiciera CHOFFAT (1880); a destacar, por su interés para este trabajo, las publicaciones sobre esta sección de HENRIQUES (2000a) de la que se toma la distribución bioestratigráfica, las siglas (ZB, ZA) y la numeración de los niveles para la Zona Aalensis del Toarciense superior y para el Aaleniense; también la publicación de DUARTE (1995a) de la que se toma el siglado (PM2) y la numeración de los niveles para la Zona Meneghinii.

Los materiales incluyen una serie alternante margocalcárea con contenido creciente en carbonato que es rica en braquiópodos en la base siendo muy escasos más allá de la Zona Meneghinii; en la base de esta zona la fauna es abundante pero prácticamente monoespecífica formada por una serie de niveles con abundantes *Soaresirhynchia renzi*, solamente en la parte alta de la Zona aparece un ejemplar aislado de *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis*.

En el resto de la sección, aparecen ejemplares sueltos de *Neozeillera nuskae* en la Zona Aalensis; en el Aaleniense han aparecido ejemplares de *Soaresirhynchia murtinheirensis*, y los únicos hallazgos en la cuenca de *Lophrothyris withingtonensis*.

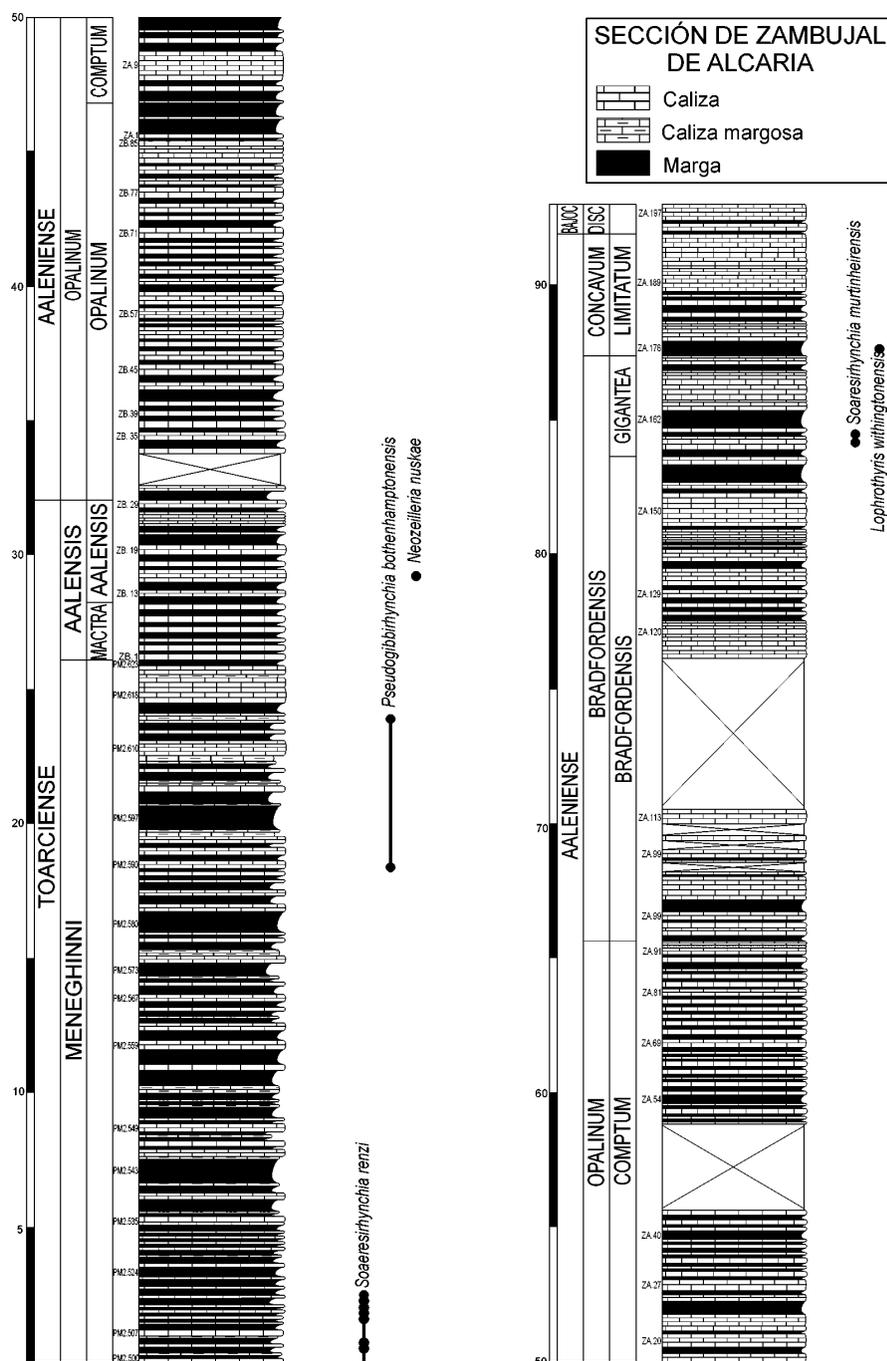


Figura 105.– Columna estratigráfica de la sección de Zambujal de Alcaria, mostrando la distribución de los braquiópodos. Representada a partir de los datos de DUARTE (1995a) para los niveles de la Zona Meneghini (siglas PM2.500 a PM2.623) y de los de HENRIQUES (2000a) para los de la Zona Aalensis y el Aaleniano (siglas ZB.1 a ZB.85 y ZA.1 a ZA.197).
 Figure 105.– Stratigraphic log of the Zambujal de Alcaria Section, showing brachiopod distribution. Drawn after the data from DUARTE (1995a) for the levels of the Meneghini Zone (labels PM2.500 to PM2.623) and after HENRIQUES (2000a) for those of the Aalensis Zone and the Aalenian (labels ZB.1 to ZB.85 and ZA.1 to ZA.197).

Sección de Penas Do Castelo (Fig. 106)

En la misma zona donde se encuentra el perfil de Zambujal de Alcaria y a escasos 200 metros del mismo, en la ribera izquierda del Río Lena, se encuentra la sección de Penas do Castelo que resulta ideal a la hora de estudiar con detalle los materiales del Toarciense superior, sobre todo los de las Zonas Bonarellii y Speciosum. La sección fue publicada por DUARTE (1995a) y de esta publicación se han tomado las siglas (PC) y la numeración de los estratos.

Las Zonas Bonarellii y Speciosum, que forman el techo del Miembro Fórnea 6 de la Formación “Calcários Margosos e Margas da Fórnea”, están constituidas por una serie alternante margocalcárea con abundante fauna bentónica rica en braquiópodos.

La fauna de braquiópodos ha proporcionado ejemplares de especies que aparecen en otros puntos de la cuenca como *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis*, *Praemonticlarella conimbrigensis* y *Sphaeroidothyris vari* pero también una especie reconocida por el momento únicamente en esta región, *Choffatirhynchia alcarienensis*.

REGIÓN DE TOMAR

Los materiales Toarcienses de la región de Tomar presentan características litológicas y paleontológicas diferenciadas con respecto al resto de la cuenca, siendo la zona de afloramiento más próxima al borde de la cuenca; éstos presentan características propias de los sedimentos depositados en una plataforma somera abierta al océano. También la fauna de braquiópodos es diferente a la del resto de la cuenca; en condiciones de poca profundidad, en un medio energético, bien oxigenado y muy productivo se ha desarrollado una fauna diferente a la que poblaba ambientes más distales. Ya CHOFFAT (1880) hablaba para el Toarciense inferior y medio de “*faciès epagnol à brachiopodes*” por las similitudes de la misma con la de la Cordillera Ibérica o de las Catalánides; en el Toarciense superior también se encuentran especies comunes con estas regiones del Tethys occidental. Con respecto al Aalenense, no se han hecho hasta el momento



Figura 106.— Columna estratigráfica de la sección de Penas do Castelo, mostrando la distribución de los braquiópodos. La biozonación en Zonas y Subzonas ha sido tomada de DUARTE (1995a).

Figure 106.— Stratigraphic log of the Penas do Castelo Section, showing brachiopod distribution. Zones and Subzones of the biozonation after DUARTE (1995a).

hallazgos de ammonoideos que permitan seguir con un mínimo control estratigráfico el piso en la zona.

La braquiofauna del Toarciense superior de la región de Tomar ha sido investigada recientemente por ALMÉRAS *et al.* (1996) que estudian los braquiópodos del Toarciense en base a los ejemplares de la colección de R. Mouterde y a los recolectados por los autores en la zona; describen los taxones y presentan una distribución estratigráfica de los mismos. A pesar de la existencia de esa publicación se ha querido incluir ahora, en el presente estudio y en la perspectiva de la visión global de la cuenca, una reseña de la fauna de braquiópodos de la región; para ello se visitaron y estudiaron las dos secciones que figuran aquí descritas.

En breve reseña bibliográfica de los antecedentes en la descripción de los materiales y las faunas del Toarciense de la región se deben destacar los trabajos de CHOFFAT (1908), MOUTERDE (1967), MOUTERDE *et al.* (1971) y, recientemente los de DUARTE (1995a) y DUARTE & SOARES (2002). En lo que se refiere al estudio de los braquiópodos de la región, el trabajo más destacable

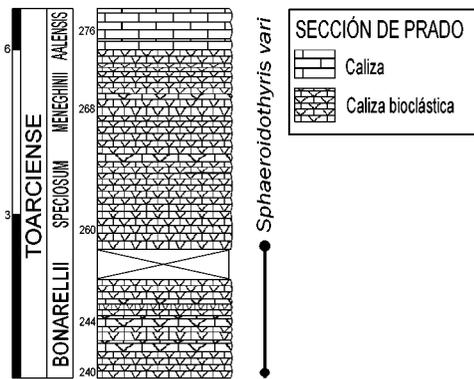


Figura 107.— Columna estratigráfica de la sección de Prado, mostrando la distribución de los braquiópodos. La biozonación en Zonas y Subzonas ha sido tomada de DUARTE (1995a).
 Figure 107.— Stratigraphic log of the Prado Section, showing brachiopod distribution. Zones and Subzones of the biozonation after DUARTE (1995a).

es el ya citado de ALMÉRAS *et al.* (1996).

Los materiales que conforman el Toarciense superior y quizás el Aaleniense inferior que afloran en la región de Tomar se encuadran en la parte superior de la Formación “do Prado” (*sensu* DUARTE & SOARES, 2002) y se trata de calizas bioclásticas en grandes bancadas interrumpidas por niveles margocalcáreos también bioclásticos de expresión milimétrica con restos de una gran variedad de fauna de moluscos, equinodermos, crinoideos, gasterópodos y corales solitarios, apareciendo en los niveles margocalcáreos algunos Hammatoceratídeos. En lo referente a la fauna de Braquiópodos esta es muy escasa pero se han encontrado algunos ejemplares de *Stroudithyris stephanoides* y *Sphaeroidothyris vari*.

Sección de Prado (Fig. 107)

Este perfil está situado en el lugar de Prado, a unos 5 Km de Tomar por la carretera que conduce a Póvoa; en el escarpe a la derecha de la carretera siguiendo la dirección de Póvoa, pasando el puente sobre el Río Nabão se pueden seguir los materiales que constituyen la Formación “do Prado”, en la parte más alta se sitúan los correspondientes al Toarciense superior. La sección fue descrita por MOUTERDE *et al.* (1971) y más recientemente por DUARTE (1995a) que la analiza

desde diversos puntos de vista, incluyendo referencias a su fauna; de este trabajo se toma la numeración de los niveles.

En la sección es difícil establecer con exactitud los límites entre zonas dada la escasez de ammonites que impide establecer límites precisos; no obstante ha sido posible, en base a trabajos realizados en zonas próximas que permiten establecer correlaciones, establecer la edad global del tramo y, en base a algunos hallazgos faunísticos, una cierta separación entre las zonas pero sin límites precisos; siguiendo este criterio en la columna estratigráfica no se han representado los límites entre zonas.

Los materiales aflorantes son calizas bioclásticas groseras en grandes bancadas. En lo que se refiere a la fauna de braquiópodos es relativamente abundante; sin embargo el tipo de roca no permite obtener con facilidad ejemplares enteros que permitan la determinación segura; se ha identificado con seguridad solamente *Sphaeroidothyris vari*.

Sección de Póvoa (Fig. 108)

Esta sección se encuentra a la entrada de la Población de Póvoa en el escarpe efectuado para la construcción de la carretera y en el que afloran materiales similares a los que se pueden ver en la sección de Prado de la que es un excelente perfil alternativo.

Este perfil fue estudiado por DUARTE (1995a) y se toma la numeración de las capas de su trabajo, sin embargo para evitar confusiones se han elegido las siglas PO para designar la localidad.

Las características de los materiales aflorantes así como la fauna fósil de esta sección son muy parecidas a las que se pueden observar en Prado, las únicas especies identificadas han sido *Stroudithyris stephanoides* y *Sphaeroidothyris vari*.

REGIÓN DE PENICHE

La secuencia que aflora en el Cabo Carvoeiro muestra una serie de sedimentos depositados en el Jurásico Inferior y seguramente en parte del Jurásico Medio ya que, si bien la ausencia de fauna identificable de ammonites en el techo de

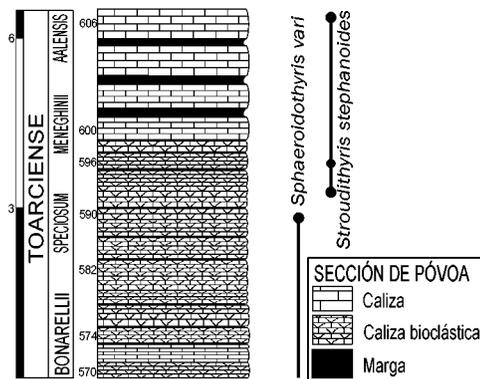


Figura 108.— Columna estratigráfica de la sección de Póvoa, mostrando la distribución de los braquiópodos. La biozonación en Zonas y Subzonas ha sido tomada de DUARTE (1995a).
 Figure 108.— Stratigraphic log of the Póvoa Section, showing brachiopod distribution. Zones and Subzones of the biozonation after DUARTE (1995a).

la serie impide determinar el límite entre el Toarciense superior y el Aaleniense, el espesor de los materiales en la parte alta hace pensar en que éstos se depositaron, por lo menos parcialmente en el Aaleniense e incluso es posible que en el Bajociense. Las particulares condiciones geológicas que reinan durante el Toarciense superior y durante por lo menos parte del Aaleniense, determinan una sedimentación fuertemente detrítica y oolítica, asociada a la proximidad de los relieves marcados hoy por los archipiélagos de Faralhoes y Berlengas al Oeste.

La peculiaridad de la serie ha despertado el interés de los investigadores por el afloramiento; la sección ha sido estudiada por diversos autores desde antiguo, destacando CHOFFAT, (1880), MOUTERDE (1955), pasando por WRIGHT & WILSON (1982, 1984) y otros hasta que DUARTE (1995a) realiza un estudio estratigráfico minucioso desde la perspectiva de una visión global de la cuenca y al que vuelve a referirse en otros trabajos (DUARTE & SOARES, 2001, 2002).

Desde el punto de vista del estudio de los braquiópodos, ya Paul Choffat realizó recolectas en la zona en el siglo XIX que refirió sobre todo en su “*Faune Jurassique du Portugal*” (CHOFFAT, 1947), identificando algunas especies de la sección. Entre los trabajos modernos sobre la fauna de braquiópodos de la zona del Cabo Mondego

que incluyen datos de braquiópodos del Toarciense superior, deben destacarse los de Y. Alméras sobre el género *Soaresirhynchia* (ALMÉRAS, 1994) que cita la especie *Soaresirhynchia renzi*, de la que encuentra un único ejemplar con morfología globosa; en el que publican sobre el género *Nannirhynchia* en el Toarciense portugués (ALMÉRAS *et al.*, 1995) describen, entre otras, la especie *N. delgadoi*, que había sido nominada por Choffat y que, siendo abundante en el Toarciense superior de Peniche, constituye hasta el momento un endemismo de la Cuenca Lusitánica.

En el intervalo estudiado en este trabajo, que se incluye dentro de la Formación “do Cabo Carvoeiro”, abarca concretamente el techo del Miembro Carvoeiro 4 y el Miembro Carvoeiro 5 de esa unidad (DUARTE & SOARES, 2002), se producen variaciones verticales importantes en la sedimentación que estarían controladas tanto por las variaciones eustáticas como por la elevación tectónica del bloque de las Berlengas (AZEREDO *et al.*, 2004) que se ha iniciado en el Toarciense inferior y que va a proporcionar aportes detríticos de dimensiones cada vez mayores. Partiendo de una fase de profundización que culmina en la Zona Bonarellii, donde se detectan los materiales más profundos, se va a iniciar un régimen regresivo que se mantiene hasta el Aaleniense.

La Zona Bonarellii está representada por una alternancia margocalcárea donde las capas calcáreas, bastante finas, están constituidas por caliza oolítica, muy bioturbada y con huellas de corriente, con pellets y bioclastos diversos entre los que destacan los restos de equinodermos, moluscos, cnidarios y braquiópodos; la tendencia general es al aumento de espesor de las capas calcáreas hacia el techo así como a la incorporación de una porción cada vez mayor de componentes detríticos siliciclásticos de tamaño progresivamente creciente; esta tendencia se consolida en la Zona Speciosum donde también está presente la bioturbación y las huellas de corriente. A partir de la Zona Meneghinii los niveles margosos van desapareciendo, generalizándose los niveles calcáreos con variación lateral y estructuras características de un sistema turbidítico con acumulación de materiales bioclásticos y detríticos típica de un

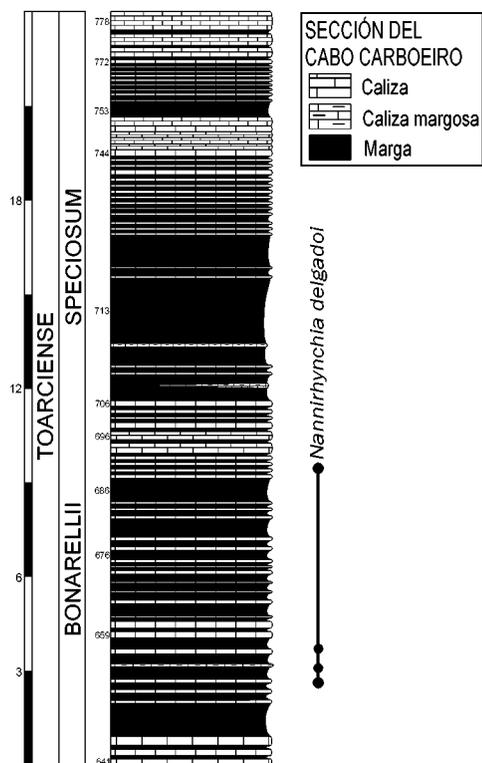


Figura 109.— Columna estratigráfica de la sección del Cabo Carvoeiro, mostrando la distribución de los braquiópodos. La biozonación en Zonas y Subzonas ha sido tomada de DUARTE (1995a).

Figure 109.— Stratigraphic log of the Cabo Carvoeiro Section, showing brachiopod distribution. Zones and Subzones of the biozonation after DUARTE (1995a).

sistema con conos de deyección asociados a la erosión subsuperficial del *Horst* de las Berlengas.

No se aportan aquí nuevos hallazgos sobre la fauna de braquiópodos, no habiendo aparecido *S. renzi* en las recolectas realizadas. A pesar de ello y para completar la visión de la fauna de los braquiópodos de la cuenca se ha incluido por su peculiaridad la sección del Cabo Carvoeiro y la descripción de la única especie encontrada.

Sección del Cabo Carvoeiro (Fig. 109)

En este trabajo se estudia una parte de los afloramientos que se pueden observar en la costa Norte de la Península de Peniche, en las proximidades del lugar denominado Cerro do Cão, que corresponden al intervalo comprendido entre la

base de la Zona Bonarellii y las calizas oolíticas de edad probable del techo del Toarciense. Los niveles son accesibles a través del borde del acantilado y por una escalinata que desciende hasta la playa de cantos en la base del mismo.

La sección es la única estudiada en la que aparece la especie *Nannirhynchia delgadoi* cuya presencia esté muy posiblemente ligada a las características específicas del medio sedimentario de esta localidad.

BIOESTRATIGRAFÍA

El interés de los braquiópodos como organismos auxiliares en bioestratigrafía es indudable; este grupo de organismos es muy abundante en el Mesozoico en general y sin ser el Jurásico uno de los períodos de mayor éxito del grupo también son abundantes en el tramo estudiado.

El hecho de que se trate de organismos bentónicos es uno de los obstáculos a la hora de realizar correlaciones, ya que como consecuencia de ello las distribuciones de algunas especies están muy restringidas geográficamente. De todos modos, los desplazamientos pasivos de las fases larvianas de vida planctónica arrastrados por las corrientes parece ser una eficaz estrategia de dispersión en algunos casos, evidenciando comunicación entre las cuencas y corrientes propicias. En este sentido, en la Cuenca Lusitánica se dan los dos extremos posibles y en el Toarciense superior existen faunas con grandes áreas de dispersión con especies como *Stroudithyris stephanoides* y otras exclusivas de Portugal. El interés de los braquiópodos como instrumento bioestratigráfico está en su utilidad a la hora de datar los materiales de la cuenca, sobre todo en aquellos casos en los que los ammonites están ausentes, pudiendo ser elementos fácilmente identificables y que permitan una gran precisión; en este sentido, en la Cuenca Lusitánica, la distribución bioestratigráfica y la zonación que se propone en este trabajo deberían ser útiles para localizar en el registro los materiales en los que aparezcan las asociaciones descritas.

Otro problema que plantea la utilización de los braquiópodos en bioestratigrafía, derivado de

su condición de organismos bentónicos es su dependencia de las condiciones ambientales. Esta característica de los organismos bentónicos limita, por una parte, su capacidad de dispersión que solo es posible a través de fondos que posean condiciones tolerables para cada especie; por otra, se limita también su aparición en el registro fósil, ya que aparecerán normalmente solo en los materiales depositados en las condiciones en las que vive cada especie. El registro fósil demuestra que muchas especies de braquiópodos eran excelentes generalistas, con amplios márgenes de tolerancia para algunas condiciones, como lo demuestra el hecho de que aparezcan en materiales depositados en ambientes diferentes; otras especies poseen unas exigencias más o menos estrictas.

En este trabajo y dada su utilidad como herramientas bioestratigráficas, se ha estudiado la distribución de las distintas asociaciones braquiópodos en la Cuenca Lusitánica para el tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio y se ha elaborado una propuesta de zonación bioestratigráfica para la cuenca basada en este estudio.

SÍNTESIS BIOESTRATIGRÁFICA

La distribución vertical de la fauna en la cuenca, que se representa esquemáticamente en la figura 110, permite realizar un análisis destacando las pautas de la evolución de los taxones a lo largo del intervalo. No se han podido diferenciar subzonas debajo de la zona Aalensis del Toarciense superior; de todos modos en la figura se representan las distribuciones escalonadas de acuerdo con las distribuciones relativas reconocidas de las distintas especies.

Es necesario primero aclarar que en la cuenca coexisten, en el Toarciense superior, dos faunas adaptadas a condiciones ambientales distintas que conviene separar. La primera de ellas está constituida por las últimas especies de lo que CHOFFAT (1880) llamó "*Lias a facies espagnol*" y que en este trabajo se refiere como Bioprovincia Española de Braquiópodos (GARCÍA JORAL & GOY, 1984, 2000); esta fauna está asociada a los paleoambientes más someros que afloran en la región de Tomar y está caracterizada por una

especie que está presente en todo el área de extensión de esta Bioprovincia con la que por lo tanto se pueden establecer correlaciones, *Stroudithyris stephanoides* ALMÉRAS & MOULAN. Por otra parte existe una fauna constituida por especies exclusivas, o con áreas de distribución restringidas, que se extiende por la rampa hemipelágica que ocupaba la mayor parte de la cuenca y que aparece en la mayoría de los afloramientos. Alguna de las especies que constituyen esta fauna que poblaría los ambientes de profundidad media o profundos, abiertos a un Océano Atlántico incipiente, están presentes también en la Cuenca Vasco-Cantábrica como *Soareirhynchia renzi* (CHOFFAT in ALMÉRAS) o en el Sur de Inglaterra como *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis* (WALKER) lo que permite establecer vínculos con estas cuencas próximas. Existe una especie que vincula la fauna de los ambientes someros y la de los de rampa que es *Sphaeroidothyris vari* (ROLLIER), muy extendida en el Toarciense medio y que en la cuenca se encuentra todavía en la base del Toarciense superior, tanto en las regiones de la Bioprovincia Española de Braquiópodos como en las de fauna atlántica más profunda; la presencia de *S. vari* en la sección de Porto de Mós abre la posibilidad de correlacionar los dos dominios faunísticos.

En el tránsito entre el Toarciense superior y el Aaleniense se produce una importante renovación de la fauna de la cuenca que se caracteriza por la desaparición de las especies que venían poblando la rampa y la aparición, en el techo de la Zona Opalinum, de elementos diferentes. En la Zona Aalensis del Toarciense superior solamente sobrevive una especie del grupo que hasta entonces ocupaba los ambientes de la rampa, *Pamirorhynchia? jorali* sp. nov. y aparece, en el techo de la Zona Meneghinii, una nueva especie del género *Neozeilleria* gen. nov., que se va a extender por todas las regiones de la cuenca y va a marcar el fin de la fauna Toarciense, *N. nuskae* sp. nov. La desaparición de *N. nuskae* marca el comienzo de un intervalo con ausencia de fósiles de braquiópodos que abarca la Subzona Opalinum y una parte de la Subzona Comptum de la Zona Opalinum. Esta ausencia de braquiópodo-

dos coincide con una discontinuidad que ha sido registrada en toda la cuenca y que delimita dos megasecuencias sedimentarias; esta discontinuidad designada como DT5 (DUARTE, 1995b, 1997b) está constatada por diversos eventos, tanto sedimentológicos, con una nítida variación de litofacies en su estilo de organización secuencial que se puede apreciar en el sector oriental de la cuenca (DUARTE, 1995b), como biológicos; estos cambios biológicos determinan la desaparición de las facies con espongiarios frecuentes en el Toarciense superior (DUARTE, 1997b; DUARTE *et al.*, 2001) y una importante condensación que afecta a la Subzona Opalinum, que presenta escasa expresión métrica, en las regiones occidentales (HENRIQUES, 1992; DUARTE & HENRIQUES, 2001). En la sección de Murtinheira, la única con fósiles aalenenses abundantes, se ha observado en la Subzona Comptum un nivel bioclástico con estratificación cruzada que supone un cambio en el estilo sedimentario, rompiendo la monotonía margocalcárea.

Con posterioridad a este intervalo sin braquiópodos se produce la aparición de nuevos taxones, muchos exclusivos de la cuenca. La primera especie que se registra, *Neozeilleria anglica* (OPPEL), es sin embargo una especie cosmopolita que ha sido registrada en numerosas cuencas, tanto del Noroeste de Europa como de algunas zonas del Tethys como la Cordillera Ibérica e incluso en Austria. *N. anglica* es una especie que presenta una amplia distribución estratigráfica, llegando hasta el Aalenense superior, pero posee sin duda un gran interés bioestratigráfico ya que permite correlacionar faunas de braquiópodos de cuencas muy alejadas. El género *Soaresirhynchia* está representado por dos especies que se suceden en el tránsito entre la Zona Opalinum y la Zona Bradfordensis (la Zona Murchisonae está ausente en la cuenca), pudiendo ser útil esta sustitución de *S. minor* sp. nov. por *S. murtinheirensis* sp. nov. para contribuir a caracterizar el límite entre las zonas de ammonites.

Existen también durante el Aalenense otras especies que permiten relacionar la fauna de la Cuenca Lusitánica con otras alejadas, como es el caso de *Pseudogibbirhynchia mutans* (ROTHPLETZ) presente en el Aalenense de los

Alpes de Vils, y con cuencas próximas, como *Sphaeroidothyris uretae* GARCÍA JORAL, que aparece en la Cordillera Ibérica o *Lophrothyris withingtonensis* (BUCKMAN) de Inglaterra, Este de Francia y la Cordillera Ibérica.

El Bajociense inferior supone una nueva renovación de la fauna de braquiópodos con el desarrollo de especies de acusado provincialismo que pueblan un sistema de depósitos distales procedentes de movimientos masivos de materiales a favor de pendiente; en estos ambientes solo se ha registrado una especie de distribución amplia, *Loboidothyris perovalis* (SOWERBY), presente también en Francia y en Inglaterra. Entre las especies del Bajociense inferior exclusivas de la cuenca se pueden citar *Lusothyris atlantica* gen. nov. sp. nov. que aparece en la Zona Laeviuscula y *Mondegia limica* gen. nov. sp. nov. cuya distribución comienza en la base de la Zona Sauzei.

PROPUESTA DE ZONACIÓN

El estudio de la distribución de las faunas de braquiópodos, permite caracterizar una serie de zonas de interés bioestratigráfico. Este interés está limitado por la escasa distribución horizontal que presentan las distintas especies de braquiópodos a partir del Aalenense pero que sin embargo permiten, allí donde están presentes, establecer un buen control paralelo a la bioestratigrafía de ammonites, y una razonable correlación con las faunas de otras cuencas.

Zonas propuestas

El Toarciense superior se muestra, tal como se ha descrito, como el tramo con la fauna más rica y extendida de braquiópodos y resulta fácil separar sus asociaciones. La especie más característica y extendida del Toarciense superior en la cuenca es *Soaresirhynchia renzi* (CHOFFAT *in* ALMÉRAS *et al.*, 1995), abundante en prácticamente todas las regiones desde la base de la Zona Bonarellii y un buen índice bioestratigráfico para definir una zona que, como la propia distribución de la especie, abarca hasta la parte alta de la Zona Meneghinii y cuya base coincide bien con la base del Toarciense superior. En la región de Peniche, donde *Soaresirhynchia renzi* está ausente o por lo

menos es muy escasa, la especie que aparece abundantemente en esta zona es *Nannirhynchia delgadoi* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*, 1995), que aunque con una distribución más restringida en el tiempo podría representar a grandes rasgos el equivalente lateral en esta región. Dentro de esta Zona de Braquiópodos, la Zona Renzi, se pueden separar dos asociaciones que definen dos subzonas; en el tramo inferior se puede definir una subzona en la que *S. renzi* está acompañada por *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis* (WALKER) que presenta una distribución relativamente amplia, y por especies de distribución más local como *Choffatirhynchia alcariensis* sp. nov., abundante en la región de Porto de Mós; esta subzona es la Subzona Renzi. La segunda subzona viene delimitada por las primeras apariciones de *Neozeilleria duartei* sp. nov., un zeillérido muy extendido en la cuenca, abundante y fácilmente identificable, cuya aparición es simultánea en las distintas regiones; *N. duartei* aparece casi siempre asociado a *S. renzi* y *Nannirhynchia cotteri* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*, 1995), por lo que la presencia de esta asociación tan frecuente en toda la cuenca es un buen indicador del comienzo de esta Subzona Duartei.

La Zona Renzi que aquí se propone tiene entidad en los sedimentos depositados en la rampa pero no en la región con sedimentos someros con fauna de la Bioprovincia Española de Braquiópodos de Tomar, en la que no aparece ninguna de las especies relacionadas y donde la especie presente más fácilmente localizable e identificable en el Toarciense superior es *S. stephanoides*.

A lo largo de la Zona Aalensis del Toarciense superior y del Aaleniense existen tres géneros que muestran sucesiones de especies que les proporcionan gran interés bioestratigráfico, se trata de los géneros *Neozeilleria*, *Soaresirhynchia* y *Sphaeroidothyris*, que presentan una distribución que se extiende a lo largo de este intervalo; la especie *Neozeilleria anglica* (OPPEL) presenta dentro del mismo una distribución que abarca todo el tramo central y es además una especie con una amplia distribución geográfica que permite establecer correlaciones con otras cuencas europeas si bien la distribución no es coincidente en

todas. Se propone luego una Zona Anglica de braquiópodos con el nombre de la especie más extendida geográficamente y que es abundante en los ambientes distales de la cuenca, y se divide en tres subzonas. El primer tramo de la Zona Anglica corresponde a la Subzona Nuskae y su base y límite con la Zona Renzi está marcado por la aparición de *Neozeilleria nuskae* sp. nov. cuyas primeras apariciones se producen muy poco antes del límite superior de la Zona Meneghini de ammonites; esta especie aparece en asociaciones monoespecíficas y solo en la sección de Brasfemes se ha encontrado acompañada de *Pamirorhynchia? jorali* sp. nov.; el interés de *N. nuskae* como índice bioestratigráfico radica en la amplia distribución que presenta en la cuenca, en lo restringido de su extensión temporal y en su fácil identificación, se trata sin embargo de una especie que no ha aparecido hasta el momento fuera de la Cuenca Lusitánica y que no permite establecer correlaciones. En la parte superior de la Subzona Nuskae no ha aparecido fauna de braquiópodos en ninguna de las secciones de la cuenca.

El segundo tramo dentro de la Zona Anglica es el que se inicia con la aparición de *N. anglica*, tal y como se ha comentado, una especie índice de gran valor a la hora de establecer relaciones con faunas de otras cuencas. La aparición de esta especie se produce en el techo de la Subzona Opalinum y en esta primera etapa está acompañada por *Soaresirhynchia minor* sp. nov. que aparece casi a continuación y que es una especie interesante por su limitada distribución contribuyendo a señalar la base de la Subzona Anglica, el tramo central de la Zona Anglica. En la Subzona Anglica nos encontramos también otras especies como *S. murtinheirensis*, o *Pseudogibbirhynchia mutans* (ROTHPLETZ) una especie de distribución geográfica amplia que permite correlaciones con cuencas alejadas.

Para el tramo superior de la Zona Anglica que abarcaría desde la parte alta de la Zona Bradfordensis de ammonites hasta la parte baja de la Zona Discites, ya en el Bajociense inferior, el índice elegido es la especie *Sphaeroidothyris uretae* GARCÍA JORAL; la aparición de esta especie marca luego la base de la Subzona Uretae a la que

caracteriza; *S. uretae* es una especie abundante en la región del Cabo Mondego, la única en la que ha sido encontrada hasta el momento en la cuenca y la única en la que existe una fauna de braquiópodos abundante y diversa; *S. uretae* es una especie que está presente en la Cordillera Ibérica con una distribución similar si bien allí alcanza la Zona Discites. En la Subzona Uretae encontramos, aparte de la especie índice, a *N. anglica*, todavía presente en la Zona Concavum, *Sphaeroidothyris henriquesae* sp. nov. y *S. murtinheirensis*. En la sección de Zambujal de Alcaria, la única especie que aparece en este tramo es *Lophrothyris withingtonensis* (BUCKMAN).

La tercera zona que se propone comenzaría en la parte inferior de la Zona Discites de ammonites y abarcaría hasta el fin de la Zona Sauzei. Para marcar el límite inferior de esta zona de braquiópodos la especie que parece más apropiada en un tramo con escasa diversidad de fauna es *Lusitanina bituminis* gen. nov. sp. nov., especie exclusiva de la cuenca como la casi totalidad de las que aparecen en el Bajociense inferior. De todos modos la especie con más amplia extensión vertical en el intervalo es *Stroudithyris choffati* sp. nov. que además es muy abundante, por lo que parece lógico denominar a la zona como Zona Choffati, con límite inferior en la primera ocurrencia de *L. bituminis*, que da nombre a la primera subzona, la Subzona Bituminis con extensión desde la base de la zona hasta el límite entre las zonas de ammonites *Laeviuscula* y *Sauzei* y que se caracteriza por la presencia de *L. bituminis*, *S. choffati*, *S. murtinheirensis* y *Lusothyris atlantica*. La segunda subzona dentro de la Zona viene limitada en su base por la aparición de la especie *Mondegia limica*, una especie hasta el momento exclusiva de la cuenca, muy abundante en la región del Cabo Mondego, la única que ha proporcionado hasta el momento fauna; así la última subzona será la Subzona Limica, presente de momento en el Noroeste de la cuenca, y caracterizada por la presencia de la especie índice, *M. limica* y por la especie que caracteriza a la zona *S. choffati*.

Correlación con otras zonas de braquiópodos

La zonación que ahora se propone para la Cuenca Lusitánica se puede correlacionar, tal como muestra el gráfico de la figura 111, con las zonaciones propuestas para cuencas próximas. Para la Cordillera Ibérica se ha realizado una zonación (GOY *et al.*, 1984; GARCÍA JORAL, 1986; GARCÍA JORAL *et al.*, 1990) que incluye la Zona Infraoolithica para el Toarciense superior, la Zona Cynocephala, para el techo del Toarciense superior y la primera mitad del Aalenense y la Zona Sharpei para la segunda mitad del Aalenense y la base del Bajociense. Existen especies comunes en ambas cuencas que podrían permitir una cierta correlación con esta zonación. En el Toarciense superior, en la Cordillera Ibérica aparece una especie común con los ambientes someros de Tomar con los que forma parte de la Bioprovincia Española (GARCÍA JORAL & GOY, 1984, 2000) que es *S. stephanoides*, mientras que el resto de la fauna, más oceánica, es diferente pero correlacionable. En el Aalenense aparecen también algunas especies comunes aunque con distribuciones no coincidentes como *N. anglica* o *S. uretae* o incluso diferentes como en el caso de *N. sharpei* con distribución más antigua en la Cuenca Lusitánica.

En Francia también se ha establecido una zonación que incluye el tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio (ALMÉRAS *et al.*, 1990; ALMÉRAS & FAURÉ, 2000b) que diferencian los dominios del Tethys y del Noroeste de Europa con faunas distintas. Las coincidencias de especies comunes con la cuenca portuguesa se establecen, al igual que en la Cordillera Ibérica, para el Toarciense superior por medio de *S. stephanoides*, una especie de gran dispersión presente en Tomar. En el resto de la cuenca no existe ninguna especie común; durante el Aalenense, la única especie que coincide es *L. withingtonensis* y en el Bajociense inferior, *L. perovalis* que delimita una subzona en el techo del mismo. Las zonas y subzonas de los dos dominios aparecen representadas en el esquema de la figura 111.

MANCENIDO (1990) realiza un estudio de zonas en el Jurásico Inferior de Argentina y propone una zonación basada en comunidades de braquiópodos de aquella región geográfica y lo

PISO	AMMONITES		BRAQUIÓPODOS														
	ZONAS DEFINIDAS PARA LA CUENCA LUSITÁNICA		CUENCA LUSITÁNICA		CORDILLERA IBÉRICA		FRANCIA DOMINIO TETHYS NORTE		FRANCIA DOMINIO NO. EUROPA								
	ZONA	SUBZONA	ZONA	SUBZONA	ZONA	SUBZONA	ZONA	SUBZONA	ZONA	SUBZONA							
BAJOCIENSE INF.	SAUZEI	HEBRIDICA	CHOFFATI	LIMICA			Monsardithyris cortonensis	Monsardithyris phillipsiana	Monsardithyris cortonensis	Cymatorhynchia pallas							
		PATELLA						M. cortonensis & C. gingensis			Monsardithyris cortonensis						
	LAEVIUSCULA			BITUMINIS													
	DISCITES																
AALENIENSE	CONCAVUM	LIMITATUM	ANGLICA	URETAE	SHARPEI	CYNOCEPHALA	EUEDESI	Conarothyris opima	Conarothyris opima	Loboidothyris perovalis							
		CONCAVUM						C. opima & R. subangulata		Loboidothyris perovalis							
	BRADFORDENSIS	GIGANTEA															
		BRADFORDENSIS															
	MURCHISONAE			ANGLICA													
	OPALINUM	COMPTUM															
		OPALINUM															
TOARCIENSE SUP.	AALENSIS	AALENSIS	RENZI	NUSKAE	INFRAOOLITHICA	CYNOCEPHALA	GOYI	Stroudithyris infraoolithica & Stroudithyris stephanoides	Homeorhynchia cynocephala & Neozelleria lycetti								
		MACTRA															
	MENEHINII																
	SPECIOSUM	REYNESI									DUARTEI						
		SPECIOSUM															
	BONARELLII	FALLACIOSUM									RENZI						
MEDITERRANEUM																	

Figura 111.- Propuesta de zonación con braquiópodos para el tránsito Jurásico Inferior – Jurásico Medio de la Cuenca Lusitánica, mostrando la correspondencia con las zonaciones propuestas para la Cordillera Ibérica (GOY *et al.*, 1984; GARCÍA JORAL, 1986; GARCÍA JORAL *et al.*, 1990) y para Francia (ALMÉRAS *et al.*, 1990; ALMÉRAS & FAURÉ, 2000b).

Figure 111.- Proposed brachiopod biozonation for the Lower Jurassic – Middle Jurassic Transition of the Lusitanian Basin, and its correlation with the proposals for the Iberian Range (GOY *et al.*, 1984; GARCÍA JORAL, 1986; GARCÍA JORAL *et al.*, 1990) and for the French basins (ALMÉRAS *et al.*, 1990; ALMÉRAS & FAURÉ, 2000b).

correlaciona con otras zonaciones realizadas en Europa; por el hecho de limitarse solo al Jurásico Inferior y no incluir el tránsito al Jurásico Medio, no se ha considerado en este capítulo.

EL ESTRATOTIPO AALENIENSE-BAJOCIENSE

El GSSP (*Global Boundary Stratotype*

Section and Point) para el límite Aalenense-Bajociense caracterizado por la primera aparición del género *Hyperlioceras* que define la base de la Zona Discites, se ha establecido en la sección del Cabo Mondego (PAVIA & ENAY, 1997). En este límite se han realizado estudios que han permitido caracterizar diversos aspectos de la geología (paleomagnetismo) y de la paleontología (nano-

plancton calcáreo).

En este trabajo se ha prestado especial atención a este límite y a la fauna que aparece en los niveles anteriores e inmediatamente posteriores. La fauna de braquiópodos presente en el límite es abundante, tal y como se puede comprobar en la columna estratigráfica de la sección, existiendo dos especies que rebasan este límite; se trata de *Soaerirhynchia murtinheirensis* sp. nov. y de *Sphaeroidothyris henriquesae* sp. nov. En los niveles anteriores han desaparecido dos especies *Neozeilleria anglica* y *Sphaeroidothyris uretae* y con posterioridad al límite, aun dentro de la Zona Discites, la renovación va a continuar con la desaparición de *S. henriquesae* y la entrada de *Lusitanina bituminis* sp. nov. y un nuevo terebratulido que va a sustituir a las especies desaparecidas, *Stroudithyris choffati* sp. nov.

Coincide por lo tanto el estratotipo con una renovación, en el sentido amplio del término, de la fauna, en la que paulatinamente las especies presentes en el Aaleniense superior se van sustituyendo por otras nuevas; la única especie que persiste en el Bajociense de la sección es *S. murtinheirensis*, si bien con cambios en su morfología, ya que es ahora más globosa que en el Aaleniense medio. Solo dos especies están presentes en los niveles más próximos al nivel M.335, una de ellas, en el propio nivel, *S. murtinheirensis*, la otra en niveles muy cercanos *S. henriquesae*.

PALEOBIOGEOGRAFÍA

La braquiofauna presente en la Cuenca Lusitánica en el tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio sugiere interesantes implicaciones paleobiogeográficas que requieren de un breve análisis. Tal y como ya se ha comentado aisladamente en diversos apartados de este trabajo, en esta fauna existen elementos con áreas de distribución diversa, desde los exclusivos de la cuenca a los que presentan una distribución que alcanza puntos bastante alejados de la misma. La condición de bentónicos de los braquiópodos limita sus posibilidades de expansión, condicionándolas geográficamente y ambientalmente por

lo que sus áreas de distribución tienen, no solo sentido geográfico, sino también paleoambiental.

RELACIONES PALEOBIOGEOGRÁFICAS DE LOS BRAQUIÓPODOS DE LA CUENCA LUSITÁNICA

Dadas las implicaciones paleoambientales de las áreas de distribución de los braquiópodos, es fundamental a la hora de analizar las posibles relaciones que, de acuerdo con el área de distribución, se puedan determinar las condiciones del medio en el que se desarrollaron. En la Cuenca Lusitánica existen a lo largo del Toarciense, y concretamente a lo largo del Toarciense superior, tres áreas con condiciones en los ambientes sedimentarios diferenciadas que conviene separar.

Por un lado tenemos el ambiente de cono detrítico que aflora en la localidad de Peniche que ha resultado poco propicio para el desarrollo de los braquiópodos y que solamente ha proporcionado ejemplares de una especie, *Nannirhynchia delgadoi* que no ha aparecido hasta el momento en otras cuencas, ni siquiera próximas, en las que tampoco se conocen las condiciones que se expresan en esta región de la cuenca.

Se deben separar, en segundo lugar, los ambientes carbonatados someros de las regiones con asociaciones propias de la Bioprovincia Española de Braquiópodos en el sentido de GARCÍA JORAL & GOY (1984, 2004a), que muestran elementos de amplia distribución geográfica como *Stroudithyris stephanoides*, o *Sphaeroidothyris vari* y que parecen tener comunicación con ambientes también someros de cuencas próximas con las que presentan elementos comunes. En efecto, estas especies están presentes en la Cordillera Ibérica, en los Pirineos, en el Sur y Sureste de Francia y en el Norte de África, evidenciando la gran extensión de las condiciones de plataforma somera en el Tethys occidental. La Bioprovincia Española como tal pierde entidad en el Aaleniense en toda su área de distribución; en Portugal, no se presentan condiciones someras similares con fósiles de braquiópodos con posterioridad al Toarciense mostrando en general su fauna a partir de ese momento un grado de asilamiento creciente en el que irrumpen algunas especies de faunas tanto noreuropeas

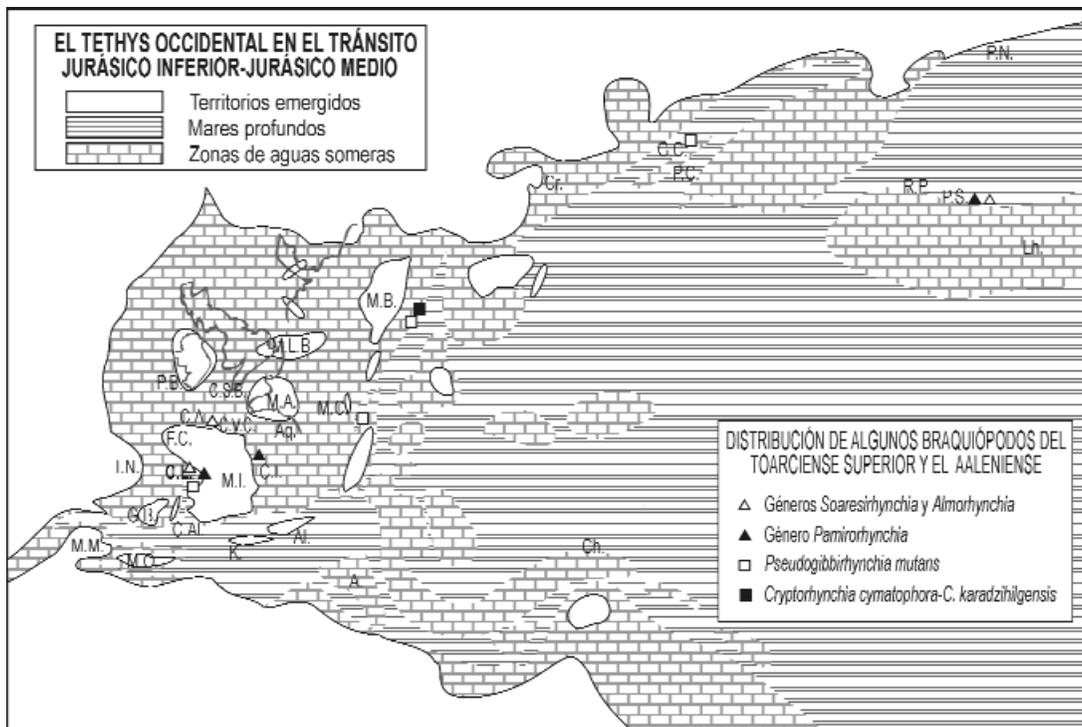


Figura 112.- Paleomapa del Tethys en el tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio (modificado de BASSOULET *et al.*, 1993) mostrando la distribución de algunos taxones seleccionados en las costas del Norte del Tethys. Territorios emergidos: Al) Alborán; F.C) Flemish Cap; G.B) Grandes Bancos; K) Kabilia; M.A) Macizo Armoricano; M.B) Macizo de Bohemia; M.C) Macizo Central francés; M.I) Macizo Ibérico; M.L.B) Macizo Londres-Brabante; M.M) Meseta marroquí; M.O) Meseta de Orán; T.N) Terranova. Dominios sumergidos: A) Apulia; Aq) Aquitania; C.A) Cuenca mesozoica asturiana; C.Al) Cuenca del Algarve; C.I) Cordillera Ibérica; C.S.B) Cuencas del Mar Celta; C.V.C) Cuenca Vasco-cantábrica; Ch) Chipre; Cr) Crimea; G.C) Gran Cáucaso; Kt) Ketama; Lh) Lhasa; P.C) Pequeño Cáucaso; P.N) Pamir Norte; P.S) Pamir Sur; Po.B) Cuenca de Porcupine; R.P) Rushan Pushar.

Figure 112.- Paleomap of the Tethys in the Lower Jurassic - Middle Jurassic Transition (modified after BASSOULET *et al.*, 1993) showing the distribution of some selected taxa along the North coast of Tethys. Emerged territories: Al) Alborán; F.C) Flemish Cap; G.B) Grand Banks; K) Kabilia; M.A) Armorican Massif; M.B) Bohemia Massif; M.C) French Central Massif; M.I) Iberian Massif; M.L.B) London-Brabant Massif; M.M) Moroccan Platform; M.O) Oran Platform; T.N) Newfoundland. Marine domains: A) Apulia; Aq) Aquitaine; C.A) Asturian Basin; C.Al) Algarve Basin; C.I) Iberian Basin; C.S.B) Celtic Sea Basins; C.V.C) Vasque-cantabric Basin; Ch) Chipre; Cr) Crimea; G.C) Grand Caucasus; Kt) Ketama; Lh) Lhasa; P.C) Lower Caucasus; P.N) North Pamir; P.S) South Pamir; Po.B) Porcupine Basin; R.P) Rushan Pushar.

como mediterráneas.

Existen además en la cuenca condiciones de rampa homoclinal abierta al océano que ya no son propicias para las especies de la Fauna Española dando paso a comunidades de braquiópodos con características diferentes y que presentan áreas de distribución también diferentes. Las especies que aparecen en la rampa del Toarciense superior son, en su mayoría, endémicas de la cuenca. A pesar de la evidencia de este endemismo, que puede ser solo aparente por ausencia de

afloramientos de materiales con condiciones ambientales equiparables, existen argumentos para relacionar algunos taxones que aparecen en la cuenca con otros presentes en cuencas próximas o incluso muy alejadas de las costas del Norte del Tethys donde existe una sedimentación relativamente profunda. También aparecen en las zonas menos profundas de la rampa algunas especies que están presentes en cuencas próximas, incluso alguna de la Bioprovincia Española de Braquiópodos como *S. vari*, presente en el sec-

tor más interior de la rampa aflorante en la región de Porto de Mós. En esta región también está presente *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis* (WALKER), una especie presente en Inglaterra, lo que indica que existe algún tipo de comunicación faunística, entre ambientes poco o moderadamente profundos. Otra especie, en este caso una oportunista con gran capacidad de adaptación, *Soaresirhynchia renzi* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*, 1995) se ha encontrado también en las cuencas próximas de Asturias y en la Cuenca Vasco-Cantábrica (GARCÍA JORAL & GOY, 2004b) en materiales de características próximas a los de Portugal, revelando comunicación relativa por el Norte a través de las cuencas distensivas nortatlánticas y en ambientes de relativa profundidad.

El resto de la fauna, un total de 6 especies presentes en el Toarciense superior en la rampa portuguesa, no han aparecido hasta ahora fuera de la Cuenca Lusitánica, lo que revela un marcado aislamiento además de unas condiciones ambientales peculiares. Ese aislamiento de las especies, contrasta sin embargo con la amplia distribución de los géneros a los que pertenecen, que se extienden hasta regiones alejadas de Asia y que presentan especies próximas en el tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio.

En el Aalenense parecen mantenerse las condiciones de aislamiento. Después del intervalo sin braquiópodos que comienza con la desaparición de una especie propia de la cuenca, *Neozeilleria nuskae* sp. nov., comienza una recolonización de la rampa con una especie que por su variabilidad y distribución demuestra claramente tener la plasticidad de los oportunistas, *Neozeilleria anglica* (OPPEL); después comienzan a aparecer otras especies que presentan orígenes geográficos diversos y especies propias de la cuenca. Entre las especies exclusivas de las condiciones de la cuenca están las del género *Soaresirhynchia*, *S. minor* sp. nov. y *S. murtinheirensis* sp. nov., *N. sharpei* (CHOFFAT), una forma próxima a *N. anglica* y *Sphaeroidothyris henriquesae* sp. nov. Con ellas conviven especies de origen próximo como *Sphaeroidothyris uretae* GARCÍA JORAL presente en la Cordillera Ibérica o con una distribución más amplia como *Pseudogibbirhynchia mutans* (ROTHPLETZ), una

especie descrita en base a material de los Alpes de Vils (Austria). Parece existir en el Aalenense una relación entre la fauna de la Cuenca Lusitánica, la de la Cordillera Ibérica y la de los Alpes Calcáreos Septentrionales que abunda en la ya constatada entre la Cordillera Ibérica y los propios Alpes Calcáreos Septentrionales (GARCÍA JORAL, 1986) y que sugiere la existencia de un cierto grado de comunicación entre estas cuencas.

El Bajociense inferior es un período en el que se acentúa el aislamiento de la cuenca con presencia casi exclusiva de elementos autóctonos, no solo a nivel de especie, sino que también aparecen nuevos géneros hasta ahora solo identificados en la rampa portuguesa. En efecto, aparte de la pervivencia del género *Soaresirhynchia* del que todavía permanece *S. murtinheirensis*, en la cuenca aparecen otras especies exclusivas como el terebratélido *Lusitanina bituminis* gen. nov. sp. nov., *Stroudithyris choffati* sp. nov., la especie del nuevo género *Lusothyris*, *L. Atlantica* sp. nov. y el nuevo género *Mondegia* con la especie *M. limica* sp. nov.

Un aspecto que se debe destacar en el tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio es el de las relaciones evolutivas entre taxones encontrados en la Cuenca Lusitánica y en otras regiones europeas y asiáticas. Esta relación está constatada por la presencia de géneros y especies comunes o próximos en un corredor que se extendería por las costas Septentrionales del Tethys. Por una parte, el género *Pamirorhynchia* solo ha sido encontrado hasta el momento en el Toarciense superior de Portugal, en la Cordillera Ibérica y el Aalenense superior-Bajociense superior del Pamir. Además, existe un vínculo evolutivo claro entre un género extendido por Europa, *Soaresirhynchia*, que tiene una gran expresión en el tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio de Portugal, donde existe un mayor número de especies, que se mantiene hasta el Aalenense superior y, probablemente, hasta el Bajociense y el género del Toarciense-Aalenense inferior de Pamir *Almorhynchia*, estando estos dos géneros evolutivamente relacionados siendo incluso posible que sean sinónimos (SAVAGE *et al.*, 2002, p. 1202).

Existen también otros elementos que pueden

apoyar estas conexiones paleobiogeográficas a través de los ambientes medianamente profundos del Tethys Septentrional, durante el Toarciense superior-Aalenense; así por ejemplo, *P. mutans* se ha descrito en la Cuenca Lusitánica en este trabajo, en los Alpes Calcáreos Septentrionales (ROTHPLETZ, 1886), en el Cáucaso noroccidental (KAMYSCHAN & BABANOVA, 1973) y en otras cuencas como en el sur de Francia (ALMÉRAS & ELMÍ, 1998). Por otra parte *Cryptorhynchia cymatophora* (ROTHPLETZ, *op. cit.*), de los Alpes Calcáreos Septentrionales, está claramente relacionada, incluso probablemente sea sinónimo, con *C. karadzihilgensis* OVCHARENKO, 1983 del Pamir.

Es posible que en el futuro, con más elementos de comparación, se pueda confirmar la conexión que indica esta existencia de faunas con elementos próximos evolutivamente, y se conozcan las características y la naturaleza de la misma. Por ahora, en el paleomapa de la figura 112, se esquematiza la distribución conocida de algunos de estos taxones por las costas del Norte del Tethys mostrando como al margen del aislamiento que pueda generar la endemización de las faunas en las cuencas, se mantiene abierto un pasillo con zonas profundas que permite la dispersión de los taxones.

PALEOECOLOGÍA

Resulta evidente que los organismos bentónicos, y más aquellos que viven fijados al sustrato, se adaptarán específicamente a las características del mismo, ocupando áreas que responden a unos requerimientos precisos más o menos estrictos. En el caso de los braquiópodos se aprecia una dependencia variable en especies del Mesozoico, muchas de ellas no parecen tener requerimientos excesivamente estrictos en cuanto a las condiciones ambientales ya que con frecuencia aparecen en materiales muy diferentes formados en ambientes sedimentarios diversos, se trata de organismos generalistas que suelen presentar una gran área de distribución ya que su capacidad de adaptación les permite colonizar medios muy diferentes y por lo tanto extenderse con facilidad,

estos organismos tienen el interés de permitirnos relacionar las faunas de ambientes distintos; por el contrario, otros organismos, estenoicos en su tolerancia de factores del medio, exigentes en sus requerimientos, van a presentar áreas de distribución limitadas por unas características más específicas, estas especies permiten caracterizar asociaciones agrupadas por las condiciones paleoambientales.

Un aspecto interesante de algunos braquiópodos es su capacidad de adaptación a condiciones desfavorables; estas condiciones, que caracterizan algunas regiones de la cuenca, que se refieren a fondos con problemas de oxigenación, de escasa consistencia y reductores, en los que solamente se encuentran pistas de gusanos sedimentívoros, son soportadas por determinadas especies de braquiópodos que son capaces de instalarse para aprovechar la materia orgánica que llega a estos fondos, siendo prácticamente el único tipo de organismos de estos ambientes que aparece en el registro fósil.

DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL DE LAS ASOCIACIONES DE BRAQUIÓPODOS

En la cuenca, tal y como se viene comentando en este trabajo, existen tres ambientes sedimentarios claramente diferenciados, en los que se dan condiciones ambientales diferentes durante el tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio. Resulta interesante caracterizar la fauna que durante este intervalo ocupa cada uno de los diferentes ambientes, lo que nos permite disponer también de una herramienta de control horizontal basada en la presencia de las asociaciones de braquiópodos presentes.

Es necesario previamente hacer algunas aclaraciones. En primer lugar, es necesario ser consciente de que esta zonación presenta limitaciones que son consecuencia de que se realiza en una escala tanto temporal como espacial muy amplia y está basada en el estudio de algunos puntos en este espacio en los que la zonación se ajusta pero podrían aparecer en el futuro áreas en las que no se presentan las faunas esperadas, presumiblemente en puntos de transición entre los ambientes más proximales y los distales, donde pueden

existir una variedad de condiciones en la que se desarrollen asociaciones diferentes. La distribución se considera en un transecto teórico desde los ambientes más proximales a los más distales pero es necesario tener presente que pueden existir variaciones laterales en las que aparezcan condiciones diferentes con otras composiciones faunísticas. La amplia escala temporal que abarcan estas asociaciones implica que las especies que se relacionan para cada ambiente presentan diferentes distribuciones verticales que no son siempre coincidentes, con lo que pueden no aparecer todas en un punto donde se considere un intervalo sedimentario limitado. Por último indicar que en el Aalenense y en el Bajociense inferior solamente en los ambientes más distales de la rampa, en la región del Cabo Mondego, aparece una fauna de braquiópodos significativa, de tal modo que solamente tendría sentido caracterizar las agrupaciones de este dominio que se pueden ver detalladas en las columnas de Murtinheira y de Monte Redondo; parece que en estos pisos solo los fondos reductores y mal oxigenados pero ricos en materia orgánica microparticulada han proporcionado las condiciones para el desarrollo de una fauna rica en braquiópodos capaces de aprovechar el recurso alimenticio que llega al fondo de modo continuado.

Teniendo en cuenta las limitaciones lógicas, en la cuenca ya se ha referido, en las zonas más proximales representadas por los materiales aflorantes en la región de Tomar la presencia de la fauna de la *Bioprovincia Española de braquiópodos* (Fig. 113). Esta fauna fue estudiada en detalle por ALMÉRAS *et al.* (1996, 1997) quienes describen los materiales y relacionan cuatro especies de braquiópodos del Toarciense superior con los ambientes de la región. En las recolectas de material que se llevaron a cabo para la realización del presente trabajo en las secciones de Prado y de Póvoa, al Norte de la ciudad de Tomar, han aparecido solamente dos especies identificables. Una de ellas está presente en la parte inferior del Toarciense superior, *Sphaeroidothyris vari* y la otra en todo el Toarciense superior, *Stroudithyris stephanoides*. Podemos entonces caracterizar los ambientes más someros de la Cuenca en la Zona Bonarellii con la presencia de estas dos especies,

mientras que las zonas superiores de Speciosum a Aalensis la única especie que está presente y es abundante en todo el tramo es *S. stephanoides*.

La transición entre las zonas proximales y la rampa propiamente dicha que parece aflorar en puntos próximos a las secciones estudiadas no ha podido ser datada con precisión hasta el momento, pero pudiera presentar elementos faunísticos diferentes tanto a los ambientes proximales como a los más distales que afloran a continuación.

Dentro ya de estas condiciones de rampa homoclinal progradante de gradiente medio, donde la sedimentación se produce fuera de la influencia del oleaje y con la llegada de variables aportes de arcillas que van a suponer la presencia de niveles margosos de diversa expresión, pero en áreas todavía próximas a la rampa carbonatada proximal, nos encontramos con que la fauna cambia de un modo brusco. Estos ambientes menos distales de la rampa portuguesa están representados por los afloramientos de la parte alta de la Formación “Calcários Margosos e Margas da Fórnea” que afloran en la región de Porto de Mós. En la Zona Bonarellii, está presente todavía una especie de transición que aparece también en los ambientes proximales de Tomar y que parece poseer una gran capacidad de adaptación, se trata de *S. vari* que es abundante en esta Zona, junto a *S. vari* encontramos en la Zona Bonarellii, una especie que es exclusiva de estos ambientes, apareciendo solamente en esta región, *Choffatirhynchia alcariensis*, junto con otras especies de más amplia distribución geográfica y estratigráfica como son *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis*, *Pamirorhynchia? jorali* y *Soaresirhynchia renzi*. En la Zona Speciosum, las especies presentes lo están también en áreas más distales de la cuenca y algunas estaban ya presentes en la Zona Bonarellii, son *P. bothenhamptonensis*, *S. renzi* y *Praemonticlairella conimbriensis*, aquí la diferencia con los ambientes más distales se puede establecer por la ausencia de especies presentes en estos, fundamentalmente en base a la ausencia de *Nannirhynchia cotteri* y *Neozeilleria duartei* que típicamente aparecen en ambientes más distales. En la Zona Meneghinii, la fauna es más escasa y las únicas especies que aparecen son *P. bothenhamptonensis* y *S. renzi*.

Después de la desaparición de la mayoría de las especies de braquiópodos en el techo de la Zona Meneghinii, la única especie que aparece en la Zona Aalensis es *Neozeilleria nuskae*, no siendo posible aquí establecer diferencias entre distintos sectores por ser la única especie presente que lo está además, salvo en los ambientes carbonatados proximales, en toda la rampa.

A medida que nos desplazamos hacia áreas más distales y que va aumentando la profundidad y se va haciendo más importante la expresión margosa en los sedimentos aparecen cambios en la composición de la fauna, pudiendo establecerse una zona media con fuerte presencia margosa pero relativamente bien oxigenada que estaría representada por los materiales aflorantes en las regiones de Rabaçal y Coimbra, en las que aflora la parte más alta de la Formación de São Gião. En estas regiones la fauna de la Zona Bonarellii está representada por dos especies que ya estaban presentes en el sector más proximal, *S. renzi* y *P. bothenhamptonensis*, pudiendo caracterizarse este sector por la ausencia de especies exclusivas de la región de Porto de Mós fundamentalmente *S. vari* y *C. alcariensis*. En la Zona Speciosum, la fauna es abundante y característica, con especies de amplia distribución que aparecen de nuevo, *S. renzi*, *P. conimbrigenis*, *P. jorali* y *P. bothenhamptonensis*, y especies nuevas en esta parte de la rampa, *N. cotteri* y *N. duartei*, la primera de ellas se va a extender hasta las áreas más distales pero *N. duartei* va a caracterizar este sector intermedio en la Zona Speciosum. En la Zona Meneghinii la fauna es muy escasa en toda la cuenca habiéndose localizado solo algunos ejemplares aislados de *P. jorali* y, en el techo de la zona, de *N. nuskae*; la rareza de ejemplares y su irregular distribución no permiten, razonablemente, considerar de interés a la hora de caracterizar los ambientes de este sector en la Zona Meneghinii esta asociación. De nuevo en la Zona Aalensis se produce como en toda la cuenca la desaparición de todas las especies de braquiópodos para dejar paso a *N. nuskae*, muy abundante en esta zona media de la cuenca.

En la parte más externa de la cuenca se sitúan los ambientes más distales que corresponden a una serie fuertemente margosa de amplio espesor

y que aflora en el Cabo Mondego en forma de la parte alta de la Formación de São Gião que aquí es especialmente margosa. Los ambientes con los que se corresponde la deposición de esta serie margosa serán fondos muy fangosos, blandos, y en los que la presencia de materia orgánica en pequeñas partículas carbonosas nos hace pensar en fondos mal oxigenados y sin oxígeno por debajo de la interfase agua-sedimento. En esta zona con sedimentación margosa en fondos profundos y mal oxigenados la fauna de Braquiópodos se vuelve más escasa siendo, en la Zona Bonarellii, *S. renzi* la única especie presente y mucho menos abundante que en el resto de la cuenca, se caracterizan estos ambientes también por la ausencia de fauna acompañante de esta especie generalista en la Zona Bonarellii. En la Zona Speciosum, *S. renzi* escasea todavía más, llegando a estar ausente en la sección más distal de la cuenca, la de Quiaios Praia; la única especie que está siempre presente, asociada a láminas calcáreas que se intercalan en la serie margosa es *N. cotteri*; la asociación que caracteriza entonces la Zona Speciosum es una asociación monoespecífica de *N. cotteri* con escasa presencia de *S. renzi* y con ausencia de *N. duartei*, una especie que la acompaña en el resto de la rampa. La Zona Meneghinii en el sector del Cabo Mondego no ha proporcionado fósiles y, por último, la Zona Aalensis, al igual que en el resto de los ambientes de la rampa presenta una única especie que aparece después de la desaparición del resto de la fauna Toarciense y que representa la fauna de la Zona, *N. nuskae*, una especie generalista que va a dar paso al intervalo sin braquiópodos tras el cual reaparece una fauna de braquiópodos en el techo de la Zona Opalinum.

Unas condiciones ambientales diferentes reinan en el Toarciense superior y en el Aaleniense en la región de Peniche, donde aflora la Formación del Cabo Carvoeiro; aquí la Zona Bonarellii, que es relativamente margosa con niveles oolíticos con huellas de paleocorrientes y bioturbados, es la única que presenta fósiles de braquiópodos en una asociación monoespecífica de *Nannirhynchia delgadoi* una especie característica de estos ambientes. Las otras zonas del Toarciense superior y el Aaleniense que dado el

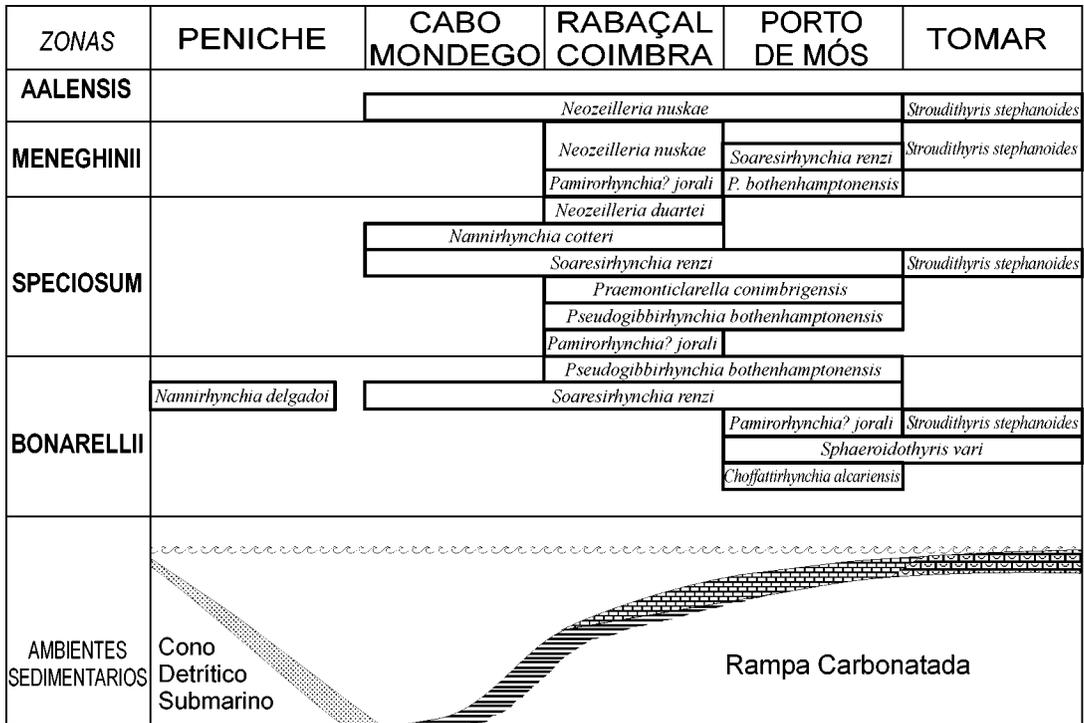


Figura 113.- Esquema paleoambiental representando la distribución de las asociaciones de braquiópodos en regiones representativas de diferentes ambientes de la Cuenca Lusitánica: a distintas profundidades en la Rampa Carbonatada, y en el Cono Detrítico Submarino de Peniche.

Figure 113.- Palaeoenvironmental scheme showing the distribution of brachiopod assemblages along different environmental representative regions in the Lusitanian Basin: at different deeps in the Carbonate Ramp, and in the Detritic Submarine Cone of Peniche.

espesor de la serie ha de estar presente (DUARTE, 1995a; DUARTE & SOARES, 2002; AZERÊDO *et al.*, 2004) sin que existan elementos faunísticos que permitan separar con precisión las zonas de ammonites. También en lo que se refiere a los braquiópodos la sección es estéril, estando constituida por niveles calcáreos detríticos, oolíticos con abundantes componentes siliciclásticos con capas progresivamente mas gruesas en las que son muy abundantes los crinoideos desarticulados, los moluscos y los restos de equinodermos (DUARTE & SOARES, *op. cit.*)

En síntesis, en la Cuenca Lusitánica se pueden distinguir tres áreas con paleoambientes diferenciados caracterizados por litologías, y estructuras diferentes, pero caracterizables, al menos en el Toarciense superior, por asociaciones de braquiópodos diferentes. Estas tres áreas se corresponden con una rampa carbonatada proximal;

una rampa homoclinal de gradiente variable, en régimen progradante y con entrada variable de componentes arcillosos; en esta rampa se pueden caracterizar tres subambientes con faunas diferentes que se corresponden con las partes más proximal, intermedia y más distal dentro de la misma. El tercer paleoambiente, imposible de caracterizar por ausencia de fósiles más allá de la Zona Bonarellii es el cono detrítico submarino asociado a la erosión del Horst de las Berlangas que aflora en la región de Peniche. En el Aalenense y en el Bajociense inferior solo la zona más distal de la rampa ha proporcionado abundantes fósiles por lo que no es posible caracterizar zonas con faunas distintas.

EVOLUCIÓN

En el tramo temporal que abarca este estudio, se pueden observar sustituciones en secuencia de especies que representan eventos dentro de las series evolutivas que sigue cada grupo. No se trata, por supuesto, de series continuas donde una especie se modifica para originar, en régimen de continuidad, la siguiente sino que, dado que el acceso que se tiene al registro fósil en las cuencas estudiadas proporciona solo una visión parcial muy limitada del proceso evolutivo, lo que evidentemente se encuentra son algunas formas aisladas dentro de las líneas evolutivas generales; es evidente sin embargo que es en base al análisis de estas formas y a la búsqueda de relaciones filogenéticas entre los taxones como se consigue la aproximación al proceso evolutivo real; parece interesante pues destacar las relaciones evolutivas que existen entre los braquiópodos presentes en la cuenca, con la dificultad que esto entraña en un grupo donde el homomorfismo resultante de la evolución convergente e iterativa es frecuente en las morfologías externas y donde las internas evolucionan muy lentamente y su evolución responde a factores de selección casi siempre desconocidos.

La evolución de los braquiópodos en el Toarciense de la Cuenca, tal y como ocurre en otras cuencas que han sido estudiadas, viene marcada por la extinción masiva que se produce en el Toarciense inferior y cuya consecuencia es la renovación de faunas bentónicas con la desaparición de numerosos taxones y la radiación evolutiva posterior con la aparición de nuevos grupos faunísticos.

Estudiada por diversos autores, este cambio faunístico se ha puesto de manifiesto allí donde se analiza la evolución de la fauna bentónica en el tránsito entre la Zona Semicelatum y la Zona Serpentinus. Esta extinción se detecta en los diversos grupos de organismos bentónicos sometidos a estudio, desde organismos microscópicos como los foraminíferos hasta miembros de la macrofauna como los moluscos o los braquiópodos. En lo que se refiere a los cambios que se operan en la fauna de braquiópodos el registro de la extinción es amplio. En la cordillera Ibérica

GOY *et al.* (1997) estudian detalladamente los cambios en las faunas del tránsito Pliensbachiense-Toarciense, detectando la desaparición de numerosos taxones de braquiópodos, así la desaparición de *Liospiriferina falloti* (CORROY) y *Liospiriferina undulata* (SEGUENZA) implica la desaparición de los Spiriferínidos del registro fósil, extinguiéndose también, entre otros, los últimos representantes del género *Zeilleria* entendido de acuerdo con su concepción original; después de la extinción y tras un período sin fauna aparece *Soaresirhynchia bouchardi* (DAVIDSON), la primera conocida de este género; posteriormente aparecen en la Cordillera Ibérica otras especies que también pertenecen a géneros nuevos como *Pseudogibbirhynchia*, *Choffatirhynchia*, o *Telothyris* (GARCÍA JORAL & GOY, 2000, 2004a). VÖRÖS (2002) analiza la radiación adaptativa de la familia Koninckinidae durante el Jurásico Inferior y su brusca desaparición en Europa en el Toarciense inferior lo que implica la extinción del orden Athiridida. También en la Cuenca Lusitánica se puede apreciar el proceso de extinción, ALMÉRAS *et al.* (1996, 1997) que estudian la fauna del Toarciense del sector de Tomar constatan la desaparición de los Spiriferínidos y otros organismos en la base de la Zona Serpentinus y la posterior aparición de *Soaresirhynchia bouchardi*; este cambio se puede apreciar en otros puntos de la cuenca como en Peniche. Otros autores han constatado la desaparición de especies en esta extinción en el Suroeste de la Península Ibérica (GAHR, 2001) o en el Cáucaso (RUBAN, 2004), con la desaparición de 2 especies del género *Cincta* y 13 del género *Zeilleria*.

La evolución de la fauna portuguesa de braquiópodos va quedar marcada pues, tal y como ocurre en otras cuencas, por la desaparición de taxones del Toarciense inferior y la reaparición, evolución y, según las posibilidades, dispersión de la nueva fauna.

La primera especie que se extiende por las cuencas europeas después de la extinción es *S. bouchardi*, una generalista muy variable y con gran capacidad de adaptación y la primera especie conocida del género. Como especie pionera inicia un linaje genérico que va a pervivir en la

Cuenca Lusitánica, por lo menos hasta el Bajociense inferior, hasta donde alcanza el intervalo de distribución de la última especie conocida *S. murtinheirensis* sp. nov. En este tronco evolutivo se conocen varias especies que aparecen secuencialmente al tiempo que se va produciendo una reducción del área de dispersión geográfica del género. Así después de las especies del Toarciense inferior presentes en las cuencas europeas y del Norte de África, *S. bouchardi*, *S. rustica* (DUBAR) y *S. flamandi* (DUBAR), reaparece el género, ya en el Toarciense superior, con la especie *S. renzi* (CHOFFAT in ALMÉRAS *et al.*, 1995), cuya área de distribución es ya muy restringida, habiendo aparecido solamente en la Cuenca Lusitánica y en las cuencas Asturiana y Vasco-Cantábrica, con lo que el género queda acantonado en las plataformas marginales del Macizo Ibérico. La evolución del linaje va a originar aun dos nuevas especies que presentan ya rasgos de especialización y que se han adaptado a las condiciones que imperan en la rampa portuguesa presentando dentro de la misma una cierta selectividad hacia las condiciones ambientales; tras la crisis faunística que afecta a la cuenca en la Zona Opalinum reaparece el género con *S. minor* sp. nov. una especie de pequeña talla, carácter que parece ser eficaz en fondos margosos poco consistentes. *S. minor* es sustituida en la Zona Bradfordensis por *S. murtinheirensis* sp. nov., una especie de talla algo mayor que presenta una gran distribución espacial si bien se produce una tendencia progresiva al aumento de la talla en el Aalenense superior y el Bajociense inferior; no se conoce ninguna especie que sustituya a *S. murtinheirensis* con posterioridad siendo posible que el género que ya estaba restringido a los ambientes distales de la cuenca se extinga.

Al hablar del tronco evolutivo que representa el género *Soaresirhynchia* en el tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio no se puede olvidar un género próximo, *Almorhynchia* OVCHARENKO, 1983, del que incluso se ha apuntado la posibilidad de que sea sinónimo (MANCENIDO & OWEN in SAVAGE *et al.*, 2002), parece razonable suponer que *Almorhynchia*, un género presente en el Toarciense y el Aalenense inferior del Sureste de Pamir forma parte del mismo tronco evolutivo

que *Soaresirhynchia* que, tal como se explicó en el capítulo dedicado a la Paleogeografía, se extiende a lo largo del Toarciense por las costas del Tethys Septentrional originando especies en las que está impreso el vínculo evolutivo en forma de caracteres de morfología externa como las conchas con una extensa parte posterior lisa o interna ya que poseen aparatos crurales con características similares.

Entre los géneros que se diversifican después la extinción, el género *Pseudogibbirhynchia* AGER, 1962 va a jugar un papel importante en la cuenca. Este género que participa en la recuperación de la fauna de braquiópodos y durante el Toarciense se extiende por las cuencas someras y más profundas del Tethys occidental tanto al Norte como por el Sur, va a alcanzar también las cuencas del Cáucaso donde parece extenderse hasta el Bajociense inferior (KAMYSCHAN & BABANOVA, 1973). En este caso, las especies del género presentan distribución amplia y en la Cuenca Lusitánica se van sucediendo las especies que forman parte del tronco evolutivo del género, comenzando por las que se instalan en el Toarciense inferior, *P. moorei* DAVIDSON, en el Toarciense inferior y medio, *P. jurensis* (QUENSTEDT) y en el Toarciense superior *P. bothenhamptonensis* (WALKER). De nuevo vuelve a aparecer el género en el Aalenense, después de la crisis de la Zona Opalinum, con una especie ahora de amplia distribución, que está presente en las costas del Tethys Septentrional, *P. mutans* (ROTHPLETZ) desapareciendo con esta especie el género de la cuenca. Las variaciones que se producen en la secuencia de especies del género, no parecen tener una direccionalidad concreta y afectan al tamaño, número de costillas, tamaño relativo del umbo o contorno general.

A pesar de la distancia que los separa, conviene reseñar las similitudes entre el género *Pseudogibbirhynchia* y el género *Pamirorhynchia* OVCHARENKO; en efecto, a pesar de tratarse de géneros diferenciables en morfología externa e interna resulta de interés resaltar algunos aspectos de indudable calado evolutivo que los aproximan. Por una parte la diferencia entre las cruras de ambos son modificaciones no muy diferentes de un mismo modelo hamiforme;

en morfología externa existen diferencias evidentes de globosidad y tamaño relativo del umbo, sin embargo el modelo de costulación, con un número medio de costillas redondeadas, enteras y con bifurcaciones e intercalaciones son muy similares. Cabe entonces plantear la posibilidad de que *Pamirorhynchia* y *Pseudogibbirhynchia*, sean dos géneros que forman parte de un único gran tronco evolutivo que presenta distribución asociada a la dispersión por las cuencas del Tethys Septentrional, tal como se discute en el capítulo de Paleobiogeografía.

Otro género superviviente a la extinción, que tiene continuidad evolutiva en la cuenca, es el género *Nannirhynchia* BUCKMAN. También en este caso existe una especie generalista fundadora en el Toarciense inferior, *N. pygmoea* (MORRIS), que está presente en las regiones de Peniche y Rabaçal en Portugal y en las cuencas de Inglaterra, Francia y Norte de África (ALMÉRAS *et al.*, 1995), repitiendo el esquema de las especies fundadoras del Toarciense inferior de los géneros *Soaresirhynchia* y *Pseudogibbirhynchia*. La evolución del género va a originar especies que aparecen en el Toarciense superior, concretamente, *N. delgadoi* (CHOFFAT *in* ALMÉRAS *et al.*, 1995) en la Zona Bonarellii de la región de Peniche, probablemente resultado de evolución adaptativa a las características restrictivas de los niveles ricos en materia orgánica carbonosa en los que aparece y *N. cotteri* (CHOFFAT *in* ALMÉRAS *et al.*, 1995), que aparece en la Zona Speciosum de la cuenca, y en la que su morfología muestra el resultado de un proceso de evolución convergente con formas muy parecidas a las que presentan algunas variedades de *S. renzi* con las que con frecuencia convive, probablemente en competencia por el mismo nicho ecológico. Con *N. cotteri* el género se extingue en la cuenca, no consiguiendo rebasar la crisis faunística de la Zona Opalinum del Aalenense inferior.

El nuevo género descrito en este trabajo, *Neozeilleria* gen. nov., sigue unas pautas evolutivas, similares en cierto modo, a las que presentan los géneros anteriores, con ciertas diferencias. No existen citas en la cuenca de la especie que representa la primera aparición del género después de

la extinción de la base del Toarciense y que se podría considerar la fundadora; en efecto no se han encontrado citas que confirmen la presencia en la cuenca de *N. lycetti* (DAVIDSON), una especie muy variable que presenta un área de distribución muy amplia como ocurre con otras fundadoras y que podría también haber jugado ese papel en la Cuenca Lusitánica; a pesar de no haber noticias de que haya sido encontrada en la cuenca si es abundante en el Toarciense medio y superior de cuencas próximas. La primera especie del género de la que se tiene noticias en la Cuenca Lusitánica es *N. duartei* sp. nov. que aparece en la Zona Speciosum del Toarciense superior. El género, que presenta una distribución geográfica amplia, va a evolucionar de modo distinto en distintas áreas, apareciendo especies diferentes contemporáneas en áreas geográficas distintas como *N. truncatella* (ROTHPLETZ) o *N. ippolitae* (DI STEFANO) en los Alpes Calcáreos Septentrionales y en Sicilia y la Basilicata. En la Cuenca Lusitánica el linaje del género continúa en la Zona Aalensis con la aparición de *N. nuskae* sp. nov., una especie puente entre la fauna del Toarciense superior y la que aparece después de la crisis de la Zona Opalinum que implica una completa renovación de la fauna. En lo referente a esta nueva fauna del Aalenense, el género *Neozeilleria* va a estar representado en la primera especie que aparece después de la crisis, *N. anglica* (OPPEL), una especie colonizadora, variable y con amplia distribución. Muy poco tiempo después aparece *N. sharpei* (CHOFFAT) una especie con un ámbito de distribución más reducido y que solo aparece abundantemente en la Cuenca Lusitánica y más escasamente en las cuencas vecinas de Asturias (DELANCE, 1974) y la Cordillera Ibérica (GARCÍA JORAL, 1986, 2005). Ambas especies coexisten durante algún tiempo y la última en extinguirse en la cuenca es *N. anglica*, en el Aalenense superior, no volviendo a aparecer el género, por lo menos en el Bajociense inferior estudiado. En los cambios morfológicos que presentan las especies tampoco se aprecian cambios con una determinada dirección en el tiempo; en lo que se refiere a las diferencias en estructuras estables conservativas, analizando la posición de las bases crurales con

respecto a las placas cardinales y el septo en las cuatro especies, se aprecian diferencias importantes en las del Toarciense superior que probablemente procedan de líneas diferentes y desde luego no están en secuencia; las especies aalenenses si están relacionadas poseyendo ambas bases crurales más o menos centradas en las placas cardinales.

Con respecto a los otros géneros estudiados, es más difícil encontrar relaciones evolutivas entre las especies de los mismos. En el género *Sphaeroidothyris* BUCKMAN, existe un desfase entre la morfología del Toarciense superior *S. vari* (ROLLIER) y las formas del Aalenense superior *S. uretae* GARCÍA JORAL y *S. henriquesae* sp. nov. que si presentan aspectos que las relacionan. *Choffatirhynchia* GARCÍA JORAL & GOY, es un género de la Bioprovincia Española posterior a la extinción Toarciense en el que la especie portuguesa *C. alcariensis* sp. nov. representa probablemente una ramificación del tronco evolutivo en la Cuenca Lusitánica. Por último, los nuevos géneros *Lusitanina*, *Lusothyris* y *Mondegia* del Toarciense superior, presentan afinidades evolutivas más lejanas que se han comentado en sus descripciones y que probablemente tengan que ver con la entrada de nuevos linajes en la cuenca.

CONCLUSIONES

CONCLUSIONES SISTEMÁTICAS

1ª. Se han estudiado diversas secciones en varias regiones de la cuenca lusitánica con diferentes condiciones ambientales en un intervalo que abarca el Toarciense superior, el Aalenense y el Bajociense inferior, en el material recogido se han identificado un total de 24 especies de braquiópodos pertenecientes a 14 géneros, las siguientes:

Orden Rhynchonellida KUHN, 1949
Superfamilia Pugnacoidea RZHONSNITSKAIA, 1956
Familia Basiliolidae COOPER, 1959
Subfamilia Basiliolinae COOPER, 1959
Género *Soaresirhynchia* ALMÉRAS, 1994

Soaresirhynchia renzi (CHOFFAT in ALMÉRAS, 1994)
Soaresirhynchia minor sp. nov.
Soaresirhynchia murtinheirensis sp. nov.
Subfamilia Pamirorhynchinae OVCHARENKO, 1959
Género *Pamirorhynchia* OVCHARENKO, 1983
Pamirorhynchia? jorali sp. nov.
Género *Pseudogibbirhynchia* AGER, 1962
Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis (WALKER 1892)
Pseudogibbirhynchia mutans (ROTHPLETZ, 1886)
Subfamilia Lacunosellinae SMIRNOVA, 1963
Género *Mondegia* gen. nov.
Mondegia limica sp. nov.
Superfamilia Rhynchonelloidea D'ORBIGNY, 1847
Familia Rhynchonellidae D'ORBIGNY, 1847
Subfamilia Rhynchonellinae D'ORBIGNY, 1847
Género *Choffatirhynchia* GARCÍA JORAL & GOY, 2004
Choffatirhynchia alcariensis sp. nov.
Superfamilia Norelloidea AGER, 1959
Familia Norellidae AGER, 1959
Subfamilia Praemonticlarellinae MANCENIDO & OWEN, 2002
Género *Praemonticlarella* GARCÍA JORAL, 1993
Praemonticlarella conimbrigensis sp. nov.
Subfamilia Laevirhynchiinae DAGYS, 1974
Género *Nannirhynchia* BUCKMAN, 1917
Nannirhynchia delgadoi (CHOFFAT in ALMÉRAS et al., 1995)
Nannirhynchia cotteri (CHOFFAT in ALMÉRAS et al., 1995)
Orden Terebratulida WAAGEN, 1883
Familia Gibbithyridae MUIR-WOOD, 1965
Subfamilia Psebajithyridinae TCHORSZHEVSKY, 1974
Género *Lusothyris* gen. nov.
Lusothyris atlantica sp. nov.
Familia Tchegemithyridae TCHORSZHEVSKY, 1972
Subfamilia Lissajousithyridinae COOPER, 1983
Género *Stroudithyris* BUCKMAN, 1917
Stroudithyris stephanoides ALMÉRAS & MOULAN, 1982
Stroudithyris choffati sp. nov.

Subfamilia Lophrothyridinae COOPER, 1983

Género *Lophrothyris* BUCKMAN, 1917

Lophrothyris withingtonensis (BUCKMAN, 1901)

Subfamilia Loboidothyridinae MAKRIDIN, 1964

Género *Loboidothyris* BUCKMAN, 1917

Loboidothyris perovalis (SOWERBY, 1825)

Género *Sphaeroidothyris* BUCKMAN, 1917

Sphaeroidothyris vari (ROLLIER, 1918)

Sphaeroidothyris uretae GARCÍA JORAL, 1986

Sphaeroidothyris henriquesae sp. nov.

Suborden Terebratellidina MUIR-WOOD, 1955

Superfamilia Zeilleracea ALLAN, 1940

Familia Zeilleriidae ALLAN, 1940

Género *Neozeilleria* gen. nov.

Neozeilleria duartei sp. nov.

Neozeilleria nuskae sp. nov.

Neozeilleria anglica (OPPEL, 1856)

Neozeilleria sharpei (CHOFFAT, 1947)

Superfamilia Laqueoidea THOMSON, 1927

Familia Laqueidae THOMSON, 1927

Subfamilia Terebrataliopsinae SMIRNOVA, 1990

Género *Lusitanina* gen. nov.

Lusitanina bituminis sp. nov.

NOTA DEL AUTOR:

Con posterioridad a la entrada en imprenta de este trabajo ha sido publicado el volumen H5 del "Treatise of the Invertebrate Paleontology" en la que se revisa la sistemática del Orden Terebratulida (LEE *et al.*, 2006). Según esta revisión, los taxones descritos en el presente estudio quedarían encuadrados sistemáticamente de la manera que sigue:

Orden Terebratulida WAAGEN, 1883

Suborden Terebratulidina WAAGEN, 1883

Superfamilia Loboidothyridoidea MAKRIDIN, 1964

Familia Loboidothyrididae MAKRIDIN, 1964

Subfamilia Loboidothyridinae MAKRIDIN, 1964

Género *Loboidothyris* BUCKMAN, 1917

Loboidothyris perovalis (SOWERBY, 1825)

Género *Sphaeroidothyris* BUCKMAN, 1917

Sphaeroidothyris vari (ROLLIER, 1918)

Sphaeroidothyris uretae GARCÍA JORAL, 1986

Sphaeroidothyris henriquesae sp. nov.

Familia Lissajousithyrididae COOPER, 1983

Subfamilia Lissajousithyridinae COOPER, 1983

Género *Stroudithyris* BUCKMAN, 1917

Stroudithyris stephanoides ALMÉRAS & MOULAN, 1982

Stroudithyris choffati sp. nov.

Familia Lophrothyrididae MAKRIDIN, 1964

Subfamilia Lophrothyridinae COOPER, 1983

Género *Lophrothyris* BUCKMAN, 1917

Lophrothyris withingtonensis (BUCKMAN, 1901)

Familia Muirwoodellidae TCHORSZHEVSKY, 1974

Subfamilia incierta

Género *Lusothyris* gen. nov.

Lusothyris atlantica sp. nov.

Suborden Terebratellidina MUIR-WOOD, 1955

Superfamilia Zeillerioidea ALLAN, 1940

Familia Zeilleriidae ALLAN, 1940

Subfamilia Zeilleriinae ALLAN, 1940

Género *Neozeilleria* gen. nov.

Neozeilleria duartei sp. nov.

Neozeilleria nuskae sp. nov.

Neozeilleria anglica (OPPEL, 1856)

Neozeilleria sharpei (CHOFFAT, 1947)

Superfamilia Laqueoidea THOMSON, 1927

Familia Laqueidae THOMSON, 1927

Subfamilia Terebrataliopsinae SMIRNOVA, 1990

Género *Lusitanina* gen. nov.

Lusitanina bituminis sp. nov.

2ª. Dentro de estas especies, 11 son nuevas y se describen formalmente por primera vez: *Soaresirhynchia minor*, *Soaresirhynchia murtinheirensis*, *Pamirorhynchia? jorali*, *Mondegia limica*, *Choffatirhynchia alcariensis*, *Praemonticlarella conimbrigensis*, *Lusothyris atlántica*, *Stroudithyris choffati*, *Sphaeroidothyris henriquesae*, *Neozeilleria duartei*, *Neozeilleria nuskae* y *Lusitanina bituminis*.

3ª. Se definen formalmente 4 nuevos géneros *Neozeilleria*, *Lusitanina*, *Lusothyris* y *Mondegia*.

4ª. Se confirma la presencia en la cuenca de las especies *S. stephanoides*, *S. vari*, *P. bothenhamptonensis*, *N. cotteri*, *N. sharpei* y *L. perovalis*.

5ª. Se reconoce por primera vez en la cuenca la presencia de *P. mutans*, *S. uretae*, *L. withingtonensis* y *N. anglica*.

6ª. Se incluyen en el género *Neozeilleria* las especies *N. sharpei* que se había encuadrado en el subgénero *Zeilleria* del género *Zeilleria* y *N. anglica* que se encuadraba en el subgénero *Cincta* del género *Zeilleria*.

7ª. Se describe el nuevo género *Lusitanina* que se incluye en la Subfamilia *Terebrataliopsinae*.

8ª. El análisis de la morfología interna permite incluir el nuevo género *Lusothyris* en la Subfamilia *Psebajithyridae*.

CONCLUSIONES BIOESTRATIGRÁFICAS

9ª. Se precisa la distribución estratigráfica de las especies reconocidas en la Cuenca Lusitánica:

Soaresirhynchia renzi, desde la Base de la Zona Bonarellii hasta la Zona Meneghinii.

Soaresirhynchia minor, en la Subzona Comptum de la Zona Opalinum.

Soaresirhynchia murtinheirensis, desde la Subzona Bradfordensis de la Zona Bradfordensis hasta la Zona Laeviuscula.

Pamirorhynchia? jorali, desde el techo de la Zona Bonarellii hasta la Subzona Aalensis de la Zona Aalensis.

Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis, desde la base de la Zona Bonarellii hasta la Zona Meneghinii.

Pseudogibbirhynchia mutans, desde el techo de la Subzona Comptum de la Subzona Opalinum hasta el techo de la Subzona Gigantea de la Zona Bradfordensis.

Mondegia limica, en la Zona Sauzei del Bajociense inferior habiéndose constatado su presencia en la Zona Humphriesanum.

Choffatirhynchia alcariensis, En la base de la Zona Bonarellii, estando también presente en el techo de la Zona Gradata.

Praemonticlarella conimbrigensis, en el techo de la Subzona Speciosum y en la Subzona Reynesi de la Zona Speciosum.

Nannirhynchia delgadoi, en la Zona Bonarellii.

Nannirhynchia cotteri, en la Subzona Speciosum y en la base de la Subzona Reynesi de la Zona Speciosum.

Lusothyris atlántica, en la Zona Laeviuscula del Bajociense inferior.

Stroudithyris stephanoides, desde la Zona Bonarellii a la base de la Zona Aalensis.

Stroudithyris choffati, Desde la Zona Discites a la Zona Sauzei.

Lophrothyris withingtonensis, en la Subzona Limitatum de la Zona Concavum.

Loboidothyris perovalis, en la Zona Laeviuscula del Bajociense inferior.

Sphaeroidothyris vari, presente en el Toarciense medio se ha encontrado, dentro del tramo estudiado, en la zona

Bonarellii del Toarciense superior.

Sphaeroidothyris uretae, desde la Subzona Gigantea de la Zona Bradfordensis hasta la Subzona Limitatum de la Zona Concavum.

Sphaeroidothyris henriquesae, desde la Subzona Gigantea de la Zona Bradfordensis hasta la Zona Discites.

Neozeilleria duartei, en la parte alta de la Zona Speciosum.

Neozeilleria nuskae, en el Techo de la Zona Meneghinii y en la zona Aalensis.

Neozeilleria anglica, desde la Subzona Comptum de la Zona Opalinum hasta la Subzona Limitatum de la Zona Concavum.

Neozeilleria sharpei, desde la Subzona Comptum de la Zona Opalinum hasta la Subzona Gigantea de la Zona Bradfordensis.

Lusitanina bituminis, en la Zona Discites y en la parte baja de la Zona Laeviuscula.

10ª. La distribución estratigráfica de las especies en la cuenca ha permitido definir tres zonas y siete subzonas de braquiópodos para el intervalo estudiado:

Zona Renzi, abarca desde la base de la zona Bonarellii hasta la parte alta de la Zona Meneghinii, se divide en dos subzonas,

Subzona Renzi, desde la base de la zona Bonarellii hasta la parte alta de la Subzona Speciosum de la Zona Speciosum.

Subzona Duartei, desde la parte alta de la Subzona Speciosum de la Zona Speciosum hasta la parte alta de la Zona Meneghinii.

Zona Anglica, abarca desde la parte alta de la Zona Meneghinii hasta la parte baja de la Zona Discites y se divide en tres subzonas,

Subzona Nuskae, desde la parte alta de la Zona Meneghinii hasta la parte baja de la Subzona Opalinum de la Zona Opalinum.

Subzona Anglica, desde la parte baja de la Subzona Opalinum de la

Zona Opalinum hasta la parte alta de la Subzona Gigantea de la Zona Bradfordensis.

Subzona Uretae, desde la parte alta de la Subzona Gigantea de la Zona Bradfordensis hasta la parte baja de la Zona Discites.

Zona Choffati, abarca desde la parte baja de la Zona Discites hasta la base de la Zona Humphriesanum y se divide en dos subzonas,

Subzona Bituminis, desde la parte baja de la Zona Discites hasta la base de la Zona Sauzei.

Subzona Limica, que coincide en extensión con la Zona Sauzei.

11^a. Se extiende la distribución estratigráfica del género *Soaresirhynchia* hasta el Bajociense inferior.

CONCLUSIONES PALEOBIOGEOGRÁFICAS

12^a. La distribución geográfica de los géneros *Pamirorhynchia?*, *Soaresirhynchia*, *Almorhynchia* y la de las especies *Pseudogibbirhynchia mutans*, *Cryptorhynchia cymatophora* y *Cryptorhynchia karadzihilgensis* permite proponer que la difusión de especies y géneros en el tránsito Jurásico Inferior-Jurásico Medio se realizó a través de las costas del Tethys Septentrional.

13^a. Se comprueba la existencia en la cuenca de dos áreas con especies de diferentes orígenes paleobiogeográficos; una, presente solo en el Toarciense superior, con fauna de la Bioprovincia Española de Braquiópodos (GARCÍA JORAL & GOY, 1984) y otra, con fauna endémica e influencias de faunas procedentes de las Costas del Tethys Septentrional y de cuencas próximas.

CONCLUSIONES PALEOAMBIENTALES

14^a. Se ha comprobado la existencia en la cuenca de tres sectores paleoambientales con faunas de braquiópodos diferenciadas:

Un sector proximal con condiciones de rampa

carbonatada.

Un sector de rampa margocalcárea en el que se pueden distinguir faunísticamente a su vez una zona más proximal una zona intermedia y una parte más distal.

Un sector de cono detrítico submarino asociado a la erosión del Horst de las Berlingas.

CONCLUSIONES EVOLUTIVAS

15^a. Se constata la existencia de una crisis evolutiva en la cuenca en torno a la Subzona Opalinum de la Zona Opalinum, desapareciendo todas las especies anteriores y reapareciendo la mayoría de los géneros después con especies nuevas

16^a. A partir del análisis de la fauna de los distintos géneros presentes en la cuenca se pueden seguir los siguientes linajes evolutivos a lo largo del intervalo de tiempo estudiado:

El género *Soaresirhynchia* evoluciona en el intervalo originándose cuatro especies a lo largo del mismo.

El género *Pseudogibbirhynchia* evoluciona, estando presentes dos especies del tronco evolutivo del género en el intervalo en la cuenca.

El género *Nannirhynchia* no rebasa en la cuenca la crisis faunística de la Zona Opalinum.

El género *Neozeilleria* presenta en la cuenca cuatro especies que forman parte de su linaje evolutivo.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar aquí mi agradecimiento a todas las personas que directa o indirectamente permitieron que este trabajo fuese posible, fundamentalmente a mis directores, los Drs. Maria Helena Henriques y Fernando García Joral que con actitud totalmente abierta me ofrecieron su apoyo y su hogar desde el primer momento. Aparte de la colaboración de mis directores fue fundamental el apoyo científico del Dr. Luis Vitor Duarte del Departamento de Ciencias da

Terra de la Universidade de Coimbra. Este agradecimiento se hace extensivo a los miembros del Departamento de Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid que, de una forma u otra, participaron con sus comentarios y sus aportaciones, importantes todos y presentes en este trabajo; muy especialmente a la Dra. Paloma Sevilla.

También mi agradecimiento a Jose Brandão, conservador del Museo Geológico de Lisboa que puso a mi disposición las colecciones de braquiópodos de P. Choffat para su estudio.

A Paula Serrano, de la Biblioteca del Instituto Geológico y Minero de Portugal por su ayuda en la búsqueda de referencias bibliográficas.

A Daphne E. Lee por sus comentarios en relación con algunos de los taxones encontrados y su valiosa información.

A Sarah Long, conservadora del Natural History Museum de Londres que, ante la imposibilidad de visitar las colecciones del NHM, fotografió aquellos ejemplares que solicitó; estas fotografías han resultado esenciales para el estudio de algunos taxones.

A los Drs. Jean-Henri Delance y Peter Baker por sus opiniones acerca de los zeilléridos de la cuenca.

Al Dr. Miguel Manceñido por sus sabios comentarios y consejos que constituyeron una valiosa aportación al estudio sistemático.

A mi familia que me ha entendido, acompañado, apoyado y ayudado en estos años de Paleontología y especialmente a mi hija Ana que, además, ha participado de forma valiosamente activa en la elaboración de la Tesis Doctoral.

Esta Tesis Doctoral ha sido parcialmente financiada mediante los proyectos del Ministerio de Educación BTE2001-1924 y BTE2004-02694 (MEC-CSIC).

BIBLIOGRAFÍA

- AGER, D.V. 1962. A Monograph of the British Liassic Rhynchonellidae. Part III. *Palaeontological Society, Monograph*, **116**: 85-136.
- AGER, D.V., CHILDS, A. & PEARSON, D.A.B. 1972. The evolution of Mesozoic Rhynchonellida. *Geobios*, **5**: 157-233.
- ALMÉRAS, Y. 1971. Les Terebratulidae du Dogger dans le Mâconnais, le Mont d'Or lyonnais et le Jura méridional. Etude systématique et biostratigraphique. Rapports avec la paléoécologie. *Documents du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, **39**: 1-690.
- 1994. Le genre *Soaresirhynchia* nov. (BRACHIOPODA, RHYNCHONELLACEA, WELLELERIDAE) dans le Toarcien du sous-bassin nord-lusitanien (Portugal). *Documents des Laboratoires de Géologie, Lyon*, **130**: 1-136.
- 1996. The genus *Pseudogibbirhynchia* (BRACHIOPODA, RHYNCHONELLACEA) from the Toarcian of Portugal. In: *Brachiopods*. COOPER, P. & JIN J. Eds. pp. 7-12. *Proceedings of the Third International Brachiopod Congress*. A.A. Balkema, Rotterdam.
- ALMÉRAS, Y. & ELMI, S. 1987. Evolution des peuplements de Brachiopodes en fonction de l'environnement dans le Lias ardéchois. *Cahiers du Institute Catholique de Lyon (Sciences)*, **1**: 21-56.
- 1988. L'origine sud-tethysienne des genres *Dictyothyris* DOUVILLE et *Tegulithyris* BUCKMAN, brachiopodes *Terebratulacea* jurassiques a plisament inverse. *Revue de Paléobiologie*, **7**: 63-85.
- 1998. Les brachiopodes jurassiques moyens de la bordure vivaro-cévenole (Bassin du Sud-Est, France) *Strata*, **29**, 1-145.
- ALMÉRAS, Y. & FAURÉ, P. 2000a. Les brachiopodes liasiques des Pyrénées. Paléontologie, Biostratigraphie, Paléobiogéographie et Paléoenvironnements. *Strata (série 2)*, **36**: 1-395.
- 2000b. Les changements fauniques chez les brachiopodes au passage Toarcien-Aalenien en domaine Nord-Tethysien occidental. *Strata (série 1)*, **10**: 36-38.
- ALMÉRAS, Y. & MOULAN, G. 1982. Les terebratulidés liasiques de Provence. Paléontologie, biostratigraphie, paléoécologie, phylogénie. *Documents du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences. de Lyon*, **86**: 1-365.
- 1985. Un nouveau *Loboidothyris* (Terebratulidae, Brachiopoda) dans l'Aalénien inférieur de Provence (France). *Geobios*, **18**: 533-539.
- 1988. Les Terebratulidés du Dogger provençal. Paléontologie, Biostratigraphie, Phylogénie, Paleocologie. *Documents des Laboratoires de Géologie, Lyon*, **101**: 1-278.
- ALMÉRAS, Y. & PEYBERNÉS, B. 1979. Les brachiopodes du Dogger des Pyrénées Navarre-Languedociennes. *Documents du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, **76**: 23-133.
- ALMÉRAS, Y., BOULLIER, A. & LAURIN, B. 1990. Les zones de brachiopodes du Jurassique en France. *Annales scientifiques de l'Université de Franche-Comté, Besançon, Geologie*, **4**: 3-30.
- ALMÉRAS, Y., MOUTERDE, R., ELMI, S. & ROCHA, R. 1995. Le genre *Nannirhynchia* (BRACHIOPODA, RHYNCHONELLACEA, NORELLIDAE) dans le Toarcien portugais. *Palaeontographica Abteilung A*, **237**: 1-38.
- ALMÉRAS, Y., MOUTERDE, R., BENEST, M., ELMI, S. & BASSOULLET, J.-P. 1996. Les brachiopodes toarciens de la rampe carbonatée de Tomar (Portugal). *Documents des Laboratoires de Géologie, Lyon*, **138**: 125-191.
- ALMÉRAS, Y., MOUTERDE, R., BENEST, M. & BASSOULLET, J.-

- P. 1997. Biodiversité et stratégie A: l'exemple des brachiopodes toarciens de la rampe carbonatée de Tomar (Portugal). *Geobios*, Mémoire Special **21**: 125-191.
- ARCELIN, F. & ROCHE, P. 1936. Les Brachiopodes bajociens du Monsard. *Travaux du Laboratoire de Géologie, Lyon*, **25**: 1-107.
- AZEREDO, A.C., DUARTE, L.V., HENRIQUES, M.H. & MANUPPELLA, G. 2003. Da dinâmica continental no Triásico aos mares no Jurássico Inferior e Médio. *Cuadernos Geológicos de Portugal*. 43 pp. Instituto Geológico e Mineiro. Lisboa.
- BABANOVA, L.I. 1965. Novyi rod terebratulidnykh brachiopod iz sredney iury Gornogo Kryma. *Paleontologicheskii Zhurnal*, **1965**(4): 94-97.
- BAKER, P. G. 1971. A new micromorphic rhynchonellid brachiopod from the Middle Jurassic of England. *Palaeontology*, **14**: 696-703.
- BASSOULLET, J. P., ELMI, S., POISSON, A., RICOU, L. E., CECCA, F., BELLIÓN, Y., GIRAUD, R. & BAUDIN, F. 1993. Middle Toarcian (184-182 Ma.). In: *Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps*. DECOURT, J., RICOU, L.E. & VRIELYNCK, B. Eds. Beicip-Franlab, Rueil-Malmaison.
- BAYLE, C.E. 1878. Fossiles principaux des terrains de la France. *Explication de la Carte Géologique de la France*, **4**: 1-158.
- BENECKE, E.W. 1905. Die Versteinerungen der Eisenerzformation von Deutsch-Lothringen und Luxemburg. *Abhandlungen zur geologischen Spezialkarte von Elsass-Lothringen*, N.f. **6**: 1-598.
- BOULLIER, A. 1976. Les Térébratulidés de l'Oxfordien du Jura et de la bordure sud du Bassin de Paris. *Annales des Sciences de l'Université de Besançon, Géologie, Séries 3*, **27**: 1-457.
- BÖSE, E. 1897. Die mittelliasische Brachiopodenfauna der östlichen Nordalpen. Nebst einem Auhange ueber die fauna des unteren Dogger in Bayerischen Inntahle. *Palaeontographica* **44**: 145-235.
- BUCKMAN, S. S. 1883. The Brachiopoda from the Inferior Oolite of Dorset and a portion of Somerset. *Proceedings of the Dorset Natural History and Antiquarian Field Club*, **4**: 1-52.
- 1886. Some new species of Brachiopoda from the Inferior Oolite of the Cotteswolds. *Proceedings of the Cotteswold Naturalists' Field Club*, **9**: 38-43.
- 1895. The Bajocian of the Mid-Cotteswolds. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **51**: 388-462.
- 1901. Homeomorphy among jurassic Brachiopoda. *Proceedings of the Cotteswold Naturalists' Field Club*, **13**: 231-290.
- 1910. On certain Jurassic (Inferior Oolite) species of Ammonites and Brachiopods. *Journal of the Geological Society of London*, **66**: 90-108.
- 1918. The brachiopoda of the Namyau Beds, Northern Shan States, Burma. *Memoir of the Geological Survey of India, Paleontologica Indica*, New Series, **3** (2): 1-299.
- CASAS, A., CORTÉS, A. L., LIESA, C., SORIA, A.R., TERRINA, P., KULLBERG, J.C. & DA ROCHA, R. 1998. Estudio comparado de la evolución e inversión de distintas cuencas mesozoicas de la Placa Ibérica. *Geogaceta*, **24**: 67-70.
- CHARLES, R.P. 1948. *Le Lias de la Basse Provence Occidentale. Etude paléontologique et paléobiologique*. 207 pp. Thèse Doctoral de l'Université Aix-Marseille. Marseille.
- 1950. Les Brachiopodes jurassiques de Basse Provence Occidentale. Etages méso et suprajurassiques. *Mémoires de la Société d'Etudes Paléontologiques et Paléoethnographiques de Provence*, **3**: 1-36.
- CHILDS, A. 1969. Upper Jurassic rhynchonellid brachiopods from northwestern Europe. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)*, Supplement **6**: 1-119.
- CHOFFAT, P. 1880. Étude stratigraphique et paléontologique des terrains jurassiques du Portugal. Première livraison: Le Lias et le Dogger au nord du Tage. *Section des travaux géologiques du Portugal*. 72 pp. Serviço Geologico de Portugal. Lisboa.
- 1883-1887. Recherches sur les terrains secondaires au Sud du Sado. *Comunicações da Comissão do Serviço Geológico de Portugal*, **Tom I**: 222-312.
- 1904. L'Infralias et le Sinémurien au Portugal.- *Comunicações da Comissão do Serviço Geológico de Portugal*. **Tom V**: 49-114.
- 1907. Supplément a la description de l'Infralias et du Sinémurien en Portugal. *Comunicações da Comissão do Serviço Geológico de Portugal*. **Tom VI**: 123-143.
- 1908. Contribution à la connaissance du Lias et du Dogger da la région de Thomar. *Comunicações do Serviço Geologico de Portugal*, **Tom VII**: 141-162.
- 1947. *Description de la faune jurassique du Portugal. Brachiopodes*. (obra póstuma) 46 pp. Serviço Geologico de Portugal. Lisboa.
- COOPER, G.A. 1959. Genera of Tertiary and Recent rhynchonelloid brachiopods. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **139**(5): 1-90.
- 1983. The Terebratulacea (Brachiopoda), Triassic to Recent: A study of the Brachidia (Loops). *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, **50**: 445 pp.
- DAVIDSON, T. 1851-1852. A monograph of the British Fossil Brachiopoda. Vol. 1, part 3. The Oolitic and Liassic Brachiopoda. *Palaeontographical Society, Monographs*, **4**: 1-64 (1851); **6**: 65-100 (1852).
- 1855. A monograph of the British Fossil Brachiopoda. Vol. 1, part 3. The Oolitic and Liassic Brachiopoda. Appendix and supplementary additions to the Appendix. *Palaeontographical Society, Monographs*, **9**: 1-30.
- 1876-1878. A monograph of the British Fossil Brachiopoda. Vol. 4, part 2. Supplement to the British Jurassic and Triassic Brachiopoda. *Palaeontographical Society, Monographs*, **30**: 73-144 (1876); **32**: 145-242 (1878).
- 1884. A monograph of the British Fossil Brachiopoda. Vol. 5, part 3. Appendix to the Supplements and General Summary. *Palaeontographical Society, Monographs*, **38**: 243-399.
- DAVIDSON, T. & MORRIS, J. 1847. Description of some species of Brachiopoda. *Annals and Magazine of Natural History (1)* **20**: 250-257.
- DE GREGORIO, A. 1886. Monographie des fossiles de S. Vigilio du sous-horizon Grappin De Greg. (= zone à

- Harpoceras purchisonae SOW., Harpoceras bifrons BRUG.). *Annales de Géologie et de Paléontologie de Palerme*, **5** : 1-34.
- DE LA BOULLERIE, B. 1920. Guide Paléontologique pour les terrains de la Sarthe. Brachiopodes jurassiques. *Bulletin de la Société de l'Agriculture, Science, et Arts, Sarthe* (2) **39**: 49-136.
- DELANCE, J.H. 1974. Zeilleridés du Lias d'Europe Occidentale. *Mémoires Géologiques de l'Université de Dijon*, **2**: 1-406.
- DERCOURT, J., ZONENSHAIN, L.P., RICOU, L-E., KAZMIN, V. G., LE PICHON, X., KNIPPER, A. L., GRANDJACQUET, C., SBORSHCHICOV, I.M., BOULIN, J., SOROKHTIN, O., GEISSANT, J., LEPVRIER, C., BIJU-DUVAL, B., SIBUET, J-C., SAVOSTIN, L.A., WESTPHAL, M. & LAUER, J-P. 1985. Presentation de 9 cartes paléogéographiques au 1/20.000.000 s'étendant de l'Atlantique au Pamir pour la période du Lias à l'Actuel. *Bulletin de la Société Géologique de France, (Série 8)*, **96**: 637-652.
- DERCOURT, J., FOURCADE, E., CECCA, F., AZÉMA, J., ENAY, R., BASSOULLET, J-P. & COTTEREAU, N. 1991. Paleoenvironment of the Jurassic System in the western and central Tethys (Toarcian, Callovian, Kimmeridgian, Tithonian): an overview. *Geobios, Mémoire Special* **17**: 625-644.
- DESLONGCHAMPS, E.E. 1862. Etudes critiques sur des Brachiopodes nouveaux ou peu connus. Art. 1: Espèces du Lias. *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie*, **3**(7): 248-274.
- 1862-1885. *Paléontologie Française. Terrains jurassiques, 6: Brachiopodes*. 448 Págs. Masson, Paris.
- DI STEFANO, G. 1884. Über die Brachiopoden des Unterooolites von Monte San Giuliano bei Trapani (Sicilien). *Jahrbuch der kaiserlich - königlichen geologischen Reichsanstalt* **34** (4): 729-743.
- DOUVILLE, M.H. 1879. Note sur quelques genres de Brachiopodes (Terebratulidae et Waldheimiidae). *Bulletin de la Société Géologique de France, (Série 3)*, **8**: 251-277.
- DROT, J. 1952. Espèces nouvelles de *Rhynchonellidae* du Lias. *Bulletin de la Société Géologique de France, (Série 6)*, **2**: 57-65.
- DUARTE, L. V. 1991. Os margo-calcários do Toarciano na região de Rabaçal-Condeixa: Caracterização sedimentológica e evolução secuencial. *Memórias e Notícias, Publicações do Museu Laboratorio de Mineralogia e Geologia da Universidade de Coimbra*, **112**: 15-36.
- 1995a. *O Toarciano da Bacia Lusitaniãna. Estratigrafia e Evolução Sedimentogenética*. 349 Págs. Tese de doutoramento (no publicada), Universidade de Coimbra.
- 1995b. La sédimentation cyclique marne-calcaire dans le Toarcien du Bassin Lusitanien (Portugal central) *Geobios, Mémoire Special* **17**: 663-669.
- 1997a. Clay minerals and geochemical evolution in the Toarcian-Lower Aalenian of the Lusitanian Basin (Portugal) *In: Comunicaciones IV Congreso de Jurásico de España*. MELÉNDEZ, G. & PÉREZ-URRESTI, I. Eds. pp. 65-66. Alcañiz.
- 1997b. The marly-limestone deposition in the Toarcian-Lower Aalenian of the Lusitanian Basin (Portugal). Facies analysis and sedimentary evolution. *In: Comunicaciones IV Congreso de Jurásico de España*. MELÉNDEZ, G. & PÉREZ-URRESTI, I. Eds. pp. 67-68. Alcañiz.
- 2004. Variação de fácies, litostratigrafia e interpretação sequencial do Liásico médio e superior ao longo da transversal Tomar-Peniche (Portugal). *Ciencias da Terra (UNL)*, Lisboa, n° esp. **V**: A53-A56.
- DUARTE, L.V. & HENRIQUES, M.H. 2001. Les événements bio-sédimentaires du passage Lias/Dogger au Portugal. Importance pour la connaissance géodynamique du secteur Nord Atlantique. *Livre des Résumés du 16ème Colloque des Bassins Sédimentaires Marocains*: 28-29.
- DUARTE, L. V. & SOARES, A. F. 2002. Litostratigrafia das séries margo-calcárias do Jurássico inferior da Bacia lusitânica (Portugal). *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro*, **89**: 135-184.
- DUARTE, L.V., KRAUTTER, M. & SOARES, A.F. 2001. Facies à espongiaires dans le Lias terminal du Bassin lusitanien (Portugal): Contexte sédimentologique et paléogéographique. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **172** (5): 637-646.
- DUARTE, L.V. (Coord.), WRIGHT, V.P.; FERNÁNDEZ LÓPEZ, S.; ELMI, S.; KRAUTTER, M.; AZERÉDO, A.; HENRIQUES, M.H.; RODRÍGUEZ, R. & PERILLI, N. 2004. Early Jurassic evolution in the Lusitanian Basin (Portugal): facies, sequence stratigraphy and cyclicity *In: Carboniferous and Jurassic Carbonate Platforms of Iberia*. 23ro IAS Meeting of Sedimentology, Coimbra, 2004, Field Trip Guidebook Volume 1. DUARTE, L. V. & HENRIQUES, M. H. Eds. pp. 49-71. IAS. Coimbra.
- DUBAR, G. 1931. Brachiopodes liasiques de Catalogne et des régions voisines. *Bulletin de l'Institutio Catalana d'Historia Naturale*, **31**: 103-180.
- DUMORTIER, E. 1874. *Etudes paléontologiques sur les dépôts jurassiques du Bassin du Rhône. 4ème partie: Lias supérieur*. F. Sabih Ed., Paris: 335 pp.
- ELLIOT, G.F. 1959. Six new genera of Mesozoic Brachiopoda. *Geological Magazine*, **96** (2): 146-148.
- ELMI, S., GABILLY, J., MOUTERDE, R. & RULLEAU, L. 1991. Toarcien. *3rd International Symposium on Jurassic Stratigraphy*, Poitiers, résumés, vol. 1: 127.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S., HENRIQUES, M.H., MOUTERDE, R., ROCHA, R. & SADKI, D. 1988. Le Bajocien inférieur du Cap Mondego (Portugal). Essai de biozonation. *2nd International Symposium on Jurassic Stratigraphy*: 301-313.
- FERRARI, A., 1962. Brachiopodi giurassici dei dintorni di Rovereto (Trentino) *Giornali di Geologia*, (2) **29**: 91-160.
- FERRARI, A. & MANARA, C. 1972. Brachiopodi del Dogger inferiore di Monte Peller-Trentino. *Giornali di Geologia*, (2) **38**: 253-384.
- FRENEIX, S., DROT, J. & DELATTRE, M. 1956. Faune de l'Aalenien de Mamers (Sarthe). Pt. I: Lamelibranches, Brachiopodes, Belemnites. *Annales du Centre d'Études et Documentation Paléontologiques*, **16**: 1-48.
- GAHR, M. 2001. The lower Toarcian (Lower Jurassic) extinction event in SW-Europe: palaeoecological data. - *In: Los fósiles y la paleogeografía*. MELÉNDEZ, G., HERRERA, Z.,

- DELVENE, G. & AZANZA, B. Eds. *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza (SEPAZ)* 5.1: 323-325.
- GARCÍA JORAL, F. 1986. Los braquiópodos del Aalenense de la Cordillera Ibérica. 325 pp. Tesis doctoral inédita, Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- 1993a. *Praemonticlarella distercica* nov. gen. nov. sp. (Brachiopoda, Rhynchonellida) del Toarciense superior y el Aalenense inferior de la Cordillera Ibérica (NE de España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geología)*, 88: 73-78.
- 1993b. The Aalenian Rhynchonellids from the Northern Calcareous Alps in the Rothpletz collection. In *Mesozoic Brachiopods of Alpine Europe*. PALFY, J. & VÖRÖS, A. Eds. pp. 39-40. Hungarian Geological Society. Budapest.
- 2005. *Sphaeroidothyris uretae* sp. nov. (Brachiopoda, Terebratulida) del Aalenense Superior (Jurásico) del Sector Septentrional de la Cordillera Ibérica (España). *Coloquios de Paleontología*, 55: 163-174.
- GARCÍA JORAL, F. & GOY, A. 1984. Características de la fauna de braquiópodos del Toarciense superior en el sector central de la Cordillera Ibérica (Noreste de España). *Estudios Geológicos*, 40: 55-59.
- 2000. Stratigraphic Distribution of Toarcian Brachiopods from the Iberian Range (Spain) and its Relation to Depositional Sequences. *GeoResearch Forum*, 6: 381-386.
- 2004a. Caracterización de *Choffatirhynchia* nov. gen. (Brachiopoda, Rhynchonellida) en el Toarciense (Jurásico) de la Cordillera Ibérica (España) *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geología)*, 99: 237-250.
- 2004b. Los Braquiópodos del Toarciense (Jurásico Inferior) en Asturias: Distribución Estratigráfica, Eventos Críticos y Paleobiogeografía. In: *Resúmenes de comunicaciones y excursiones del Simposio Homenaje a D. Daniel Jiménez de Cisneros y Hervás*. GARCÍA DEL CURA, M.A.; TENT-MANCLÚS, J.E.; LANCIS, C. & BAEZA CARRATALÁ, J.F., Eds. pp. 134-137. Universidad de Alicante. Alicante.
- GARCÍA JORAL, F., GOY, A. & URETA, S. 1990. Las sucesiones de braquiópodos en el tránsito Lias-Dogger en la Cordillera Ibérica. *Cuadernos de Geología Ibérica*, 14: 55-65.
- GARCÍA RAMOS, J.C., VALENZUELA, M. & SUAREZ DE CENTI, C. 1992. Sedimentología de las huellas de actividad orgánica. In *Sedimentología*, Colección Nuevas Tendencias, Volumen II: pp. 261-343. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid.
- GEMMELLARO, G. G. 1874. Sopra alcune faune giuresi e liasiche di Sicilia. Studi paleontologici. III: Supra i fossili della zona con Terebratula aspasia, Menegh. della provincia di Palermo e di Trapani. *Giornale di Scienze Naturali ed Economiche di Palermo*, 10: 53-112.
- 1886. Sugli strati con Leptaena nel Lias superiore di Sicilia. *Reale Comitato Geologico d'Italia Bollettino*, 17 (5-6): 156-170.
- GOY, A., COMAS-RENGIFO, M.J. & GARCÍA JORAL, F. 1984. The Liassic brachiopods of the Iberian Range (Spain): Stratigraphic Distribution and Biozonation. In: *International Symposium on Jurassic Stratigraphy. Symposium Volumen. I*. MICHELSEN, O. & ZEISS, A. Eds. pp. 227-250. Geological Survey of Denmark. Copenhagen.
- GOY, A., COMAS-RENGIFO, M.J., ARIAS, C., GARCÍA JORAL, F., GÓMEZ, J.J., HERRERO, C., MARTÍNEZ, G. & RODRIGO, A. 1997. El tránsito Pliensbachiense-Toarciense en el sector central de la Rama Aragonesa de la Cordillera Ibérica (España). *Cahiers de l'Université Catholique de Lyon (Série Sciences)*, 10: 159-179.
- GRECO, B. 1899. Fauna della zona con *Lioceras opalinum* REIN. sp. di Rossano in Calabria. *Palaeontographia Italica*, 4: 93-139.
- 1900. Fossili oolitici del Monte Foraporta presso Lagonegro in Basilicata. *Palaeontographia Italica*, 5: 105-123.
- HALLAM, A. 1978. Eustatic cycles in the Jurassic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 23: 1-32.
- HAAS, H.J. 1881. Monographie der Rhynchonellen der Juraformation von Elsass-Lothringen. Inaugural Dissertation. *Abhandlungen zur geologischen Spezialkarte von Elsass-Lothringen*, 2: 1-84.
- HAAS, H.J. & PETRI, C. 1882. Die Brachiopoden der Juraformation von Elsass-Lothringen. *Abhandlungen zur geologischen Spezialkarte von Elsass-Lothringen* 2 (2): 1-320.
- HAQ, B.V., HARDENBOL, J., VAIL, P.R. 1988. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and eustatic cycles. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publications* 42: 71-108.
- HENRIQUES, M.H. 1992. Biostratigrafía e Paleontología (Ammonoidea) do Aaleniano em Portugal. (Sector Septentrional da Bacia Lusitaniana). 320 pp. Tese de doutoramento (inédita). Universidade de Coimbra. Coimbra.
- 1995. Les faunes d'ammonites de l'aalenien portugais: composition et implications paléobiogéographiques. *Geobios, Mémoire Spécial* 17: 229-235.
- 2000a. Aalenian of the Zambujal de Alcaria Section (Central Lusitanian Basin; Portugal). *GeoResearch Forum* 6: 85-94.
- 2000b. Biostratigraphie (Ammonoidea) du passage Lias-Dogger dans le Bassin Lusitanien: la coupe de S. Gião (Portugal). *Strata*, (Série 1) 10: 31-35.
- HISCOTT, R.N., WILSON, R.C.L., GRADSTEIN, F.M., PUJALTE, V., GARCÍA-MONDEJAR, J., BOURDEAU, R.R. & WISHART, H.A. 1990. Comparative stratigraphy and subsidence history of Mesozoic Rift Basins of North Atlantic. *The American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, 47, nº 1: 60-76.
- KAESLER, R.L. Ed. 1997-2002. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H (Brachiopoda). Revised*. Vols. 1-4 The Geological Society of America & The University of Kansas Paleontological Institute. Boulder & Lawrence.
- KAMYSCHAN, V.P. & BABANOVA, L.I. 1973. *Srednejurskie i pozdnejurskie brachiopodii Szvero-zapadnogo Kavkazai i gornoro Kriima* (Los braquiópodos del Jurásico Medio y Superior del Cáucaso noroccidental y de las montañas de Crimea), 175 pp. Gosudarstvennom Universitete. Jarkov.

- LAMARCK, A., DE 1819. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. 6 (1), 343 pp. Paris.
- LANQUINE, A. 1929. Le Lias et le Jurassique des Chaînes Provençales. Recherches stratigraphiques et paléontologiques. Part I: Le Lias et le Jurassique inférieur. *Bulletin de la Carte Géologique de France*, **32** (173): 1-385.
- LEE, D.E., MACKINNON, D.I., SMIRNOVA, T.N., BAKER, P.G., JIM YU-GAN & SUN DONG-LI 2006. Order Terebratulida. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H, Brachiopoda, revised, vol. 5*. KAESLER, R.L. Ed. pp. 1965-2253. Geological Society of America & University of Kansas Press. Lawrence.
- LEPSIUS, R. 1878. *Das Westliche Süd-Tyrol*. 75 pp. W. Hertz. Berlin.
- LISSAJOUS, M. 1912. Jurassique mâconnais: Fossiles caractéristiques. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de Mâcon*, **3**: 1-208.
- MAKRIDIN, V.P. 1964. *Brakhiopody Iurskikh Otlozhenii Russkoi Platformy I Nekotorukh Priezhashchikh k nei Oblasti*. (Braquiópodos jurásicos de la Plataforma rusa y algunas regiones próximas). 395 pp. Ministerstvo Vysshego I Srednego Spetsialnogo Obrazovania USSR. Moscú
- MANCENIDO, M.O. 1990. The succession of Early Jurassic brachiopod faunas from Argentina: Correlations and affinities. In: *Brachiopods through time*. MACKINNON, D.I., LEE, D.E. & CAMPBELL, J.D. Eds. pp. 397-404. A.A. Balkema. Rotterdam.
- MANUPPELLA, G. (Coord.) 2000. *Noticia explicativa da Folha 27-A Vila Nova de Ourém*. 155 pp. Publicações do Instituto Geológico e Mineiro. Lisboa.
- MARTELLI, A. 1906. Brachiopodi del Dogger Montenegriano. *Bollettino della Società geologica italiana*, **25** (2): 281-319.
- MOISEEV, A.S. 1935. O Iurskikh brakhiopodakh, sobrannikh Tadzhijsko-Pamirskoi ekspeditsiei 1933 g. *Trudy Tadzhijsko-Pamirskaja Ekspeditsiia*, **22**: 128-130.
- 1937. O neskolk'kikh triasovikh i iurskikh brakhiopodakh Pamira. *Materialy TsNIGRI, Paleontologii i Stratigrafia*, **3**: 5-14.
- MOORE, R.C. Ed. 1965. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H (Brachiopoda)*. 925 Págs. University of Kansas Press. Lawrence.
- MOUTERDE, R. 1955. Le Lias de Peniche. *Comunicações do Serviço Geológico de Portugal*, **36**: 87-115.
- MOUTERDE, R. 1967. Le Lias du Portugal. Vue d'ensemble et division en zones. *Comunicações do Serviço Geológico de Portugal*, **52**: 229-236.
- MOUTERDE, R. & RUGET, C. 1967. Le Lias des environs de Porto de Moz (SW du Plateau de Fátima). Étude du Barranco de Zambujal de Alcaria. *Comunicações do Serviço Geológico de Portugal*, **51**: 253-281.
- MOUTERDE, R., ROCHA, R. & RUGET, C. 1971. Le Lias moyen et supérieur de la région de Tomar. *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal*, **55**: 55-86.
- MOUTERDE, R., RUGET, C. & CALOO, B. 1972. Les limites d'étages. Examen du problème de la limite Aalénien-Bajocien. *Colloque sur les Méthodes et Tendances en Stratigraphie, Orsay. Mémoires BRGM*, **77**: 59-68.
- MUIR-WOOD, H.M. 1936. A Monograph of the Brachiopoda of the British Great Oolite series. Part I. The Brachiopoda of the Fuller's Earth. *Palaeontographical Society, Monograph* **89** (404): 1-144.
- 1939. Two new species of Brachiopoda from the Inferior Oolite, Lincolnshire Limestone. *Proceedings of the Geologists' Association* **50** (4): 476-486.
- 1952. Some Jurassic Brachiopoda from the Lincolnshire Limestone and Upper Estuarine Series of Rutland and Lincolnshire. *Proceedings of the Geologists' Association* **63** (2): 113-142.
- 1965. Mesozoic and Cenozoic Terebratulidina. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology Part H (Brachiopoda)*. MOORE, R.C. Ed. pp. 672-816. Kansas University Press, Lawrence.
- OPPEL, A. 1856-1858. Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschland. *Naturwissenschaftliche Jahreshefte Württemberg* **7**: 121-558(1856); **8**: 141-396 (1857); **9**: 129-291 (1858).
- 1963. Ubre das Vorkommen von jurassischen Posidonomyen-Gesteinen in den Alpen. *Zeitschrift deutsche Geologischen Gesells*, **15**: 188-217.
- OVCHARENKO, V.N. 1983. *Iurskie Brakhiopody Pamira*. (Braquiópodos jurásicos del Pamir). 196 pp. Akademia Nauk Tadzhijskoi SSR, Institut Geologii. Dushanbe.
- PARONA, C.F. & CANAVARI, E.M. 1880. Brachiopodi oolitici di alcune località dell'Italia Settentrionale. *Atti della Società toscana di scienze naturali*, **5** (2): 330-350.
- PAVIA, G. & ENAY, R. 1997. Definition of the Aalenian-Bajocian Stage boundary. *Episodes*, **20** (1): 16-22.
- PEARSON, D.A.B. 1977. Rhaetian brachiopods of Europe. *Neue Denkschriften des Naturhistorischen Museums in Wien*, **1**: 1-85.
- PERROT, Ch. 1955. Études sur l'Alénien inférieur au Nord du Tage. *Comunicações do Serviço Geológico de Portugal*, **36**: 159-151.
- 1957. Ammonites nouvelles de l'Alénien inférieur portugais. *Comunicações do Serviço Geológico de Portugal*, **38**: 381-386.
- PERROT, Ch. & MOUTERDE, R. 1957. Etudes sur l'Aalénien supérieur au Nord du Tage. *Comunicações do Serviço Geológico de Portugal*, **38**: 349-371.
- PINHEIRO, L.M., WILSON, R.C.L., PENA DOS REIS, R., WHITMARSH, R.B. & RIBEIRO, A. 1996. The western Iberia margin: a geophysical and geological overview. *Proceedings of ocean Drilling Program. Scientific Results*, **149**: 3-23.
- PROSSER, C.D. 1993. The brachiopod *Stolmorhynchia stolidota* from the Bajocian of Dorset, England. *Palaeontology*, **36** (1): 195-200.
- QUENSTEDT, F.A. 1858. *Der Jura*. Laupp édit., Tübingen. 842 pp.
- REY, J. 1999. Lower Cretaceous Depositional Sequences in the Chascáis Area. *European Paleontological Association Workshop. Field trip A*. 57 pp. Lisboa.
- RIBEIRO, A. (Coord.); SILVA, J.B., CABRAL, J., DIAS, R., FONSECA, P., KULLBERG, M.C., TERRINA, P. & KULLBERG, J.C. 1996. Tectonics of the Lusitanian Basin. *C. E. C. Project milupobas*, Contract nº JOU2-ct94-0348 (unpublished report), 126 pp. Lisboa.
- RIBEIRO KULLBERG, J.C. 2000. *Evolução tectónica mesozoica*

- da *Bacia Lusitânica*. Tesis. Universidade Nova de Lisboa. Lisboa. **121 pp.**
- RICHARDSON, L. & UPTON, C. 1913. Some Inferior-Oolite Brachiopoda. *Proceedings of the Cotteswold Naturalists' Field Club*, **18** (1): 47-58.
- ROCHE, P. 1939. Aalenien et Bajocien du Mâconnais et de quelques régions voisines. *Travaux du Laboratoire de Géologie, Lyon*, **35**: 1-355.
- ROLLIER, L. 1916-1919. Synopsis des Spirobranches (Brachiopodes) Jurassiques Celto-Souabes. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, **41-44**: 1-422.
- ROTHPLETZ, A. 1886. Geologisch-Paleontologische Monographie der Vilser Alpen mit besonderer Berücksichtigung der Brachiopoden Systematic. *Palaeontographica*, **33**: 1-188.
- ROUSSELLE, L. 1963. Polymorphisme phénotypique et spéciation chez *Stolmorhynchia bouchardi* (Davidson) s.l. (Brachiopode, Rhynchonellacea) du Toarcien, en Europe et au Maghreb. *Compte Rendus sommaire de la Société géologique de France*, **2**: 75-78.
- 1965. Rhynchonellidae, Terebratulidae et Zeilleriidae du Dogger marroccain (Moyen-Atlas Septentrional, Hauts-Plateaux, Haut-Atlas) *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **187**: 1-168.
- 1970. Rhynchonelles subcynocéphales à crura préfalcières du Toarcien du Maroc (Haut Atlas). *Bulletin de la Société Géologique de France (Série 9)*, **12** (3): 579-583.
- 1974. Le genre *Stolmorhynchia* (Rhynchonellacea) dans le Lias supérieur du Haut Atlas Central et Oriental (Maroc). *Notes du Service géologique du Maroc*, **36** (264): 141-151.
- RUBAN, D.A. 2004. Diversity dynamics of Early-Middle Jurassic brachiopods of Caucasus, and the Pliensbachian-Toarcian mass extinction. *Acta Palaeontologica Polonica*, **49** (2): 275-282.
- RUGET-PERROT, C. 1961. Études stratigraphiques sur le Dogger et le Malm Inferieur du Portugal au Nord du Tage. 197 pp. *Serviços Geológicos de Portugal*, Memoria nº 7 (nova serie). Lisboa.
- SAVAGE, N.M., MANCENÍDO, M.O., OWEN, E.F., CARLSON, S.J., GRANT, R.E., DAGYS, A.S. & SUN, D.L. 2002. Rhynchonellida. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H, Brachiopoda (revised)* Vol. 4. R.L. KAESLER Ed. pp. 1027-1376. The Geological Society of America & The University of Kansas Paleontological Institute. Boulder & Lawrence.
- SCHLOTHEIM, E.F. 1813. *Beiträge zur Naturgeschichte der Versteinerungen in geosnostischer Hinsicht*. Taschenbuch für die gesammte Mineralogie mit Hinsicht auf die neuesten Entdeckungen, **7**: 3-134.
- SHARPE, D. 1850. On the secondary district of Portugal with the Lias of the north of the Tagus. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **4** (1): 135-200.
- SMITH, A., GRADSTEIN, F.M. & OGG, J. G. 2004. *Geologic time scale 2004*. 384 pp. Cambridge University Press. Cambridge
- SOARES, A.F. & DUARTE, L.V. 1997. Tectonic and esutatic signatures in the Lower and Middle Jurassic of the Lusitanian Basin. In: *Comunicaciones IV Congreso de Jurásico de España*. MELÉNDEZ, G. & PÉREZ-URRESTI, I. Eds. pp. 111-114. Alcañiz.
- SOARES, A.F., ROCHA, R.B., ELMI, S., HENRIQUES, M.H., MOUTERDE, R., ALMÉRAS, Y., RUGET, C., MARQUES, J., DUARTE, L., CARAPITO, M.C. & KULLBERG, J.C. 1993. Le sous-bassin nord-lusitanien (Portugal) du Trias au Jurassique moyen : histoire d'un "rift avorté" *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, **317**, Série II: 1659-1666.
- SOWERBY, J. 1812-1822. *The Mineral Conchology of Great Britain*. Vol. 1-4 (pars), 782 pp. SOWERBY, J. Ed. London.
- SOWERBY, J. DE C. 1823-1845. *The Mineral Conchology of Great Britain*. Vol. 4 (pars)-7, 492 pp. SOWERBY, J. Ed. London.
- SUCIC-PROTIC, Z. 1984. Mesozoic Brachiopoda of Yugoslavia (part III). *Paleontologia Jugoslavica*, **32**: 1-60.
- TADDEI RUGGIERO, E. 1986. I Brachiopodi Aaleniani di Monte Zari (Sardegna sudoccidentale) *Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli*, **75**: 293-319.
- TCHORSZHEVSKY, E.S. 1974. Novye dannye o vnutrennem stroenii rakovin I sistematike iurskikh terebratulidnykh brachiopod iz nadsemeistv Terebratuloidea Gray, 1840 i Loboidothyridoidea Makridin, 1964. *Vestnik Khardovskogo Universiteta, Seriya Geologicheskaya*, **108**(5): 42-58.
- TCHOUMATCHENKO, P.V. 1987. Nouveaux taxa de brachiopodes du Jurassique de l'Ouarsensis Occidentale (Algérie du Nord). *Geologica Balcanica*, **17** (1): 47-62.
- UPTON, C. 1899. Some Cotteswold Brachiopoda *Proceedings of the Cotteswold Naturalists' Field Club*, **13** (2): 121-132.
- 1905. Some Cotteswold Brachiopoda *Proceedings of the Cotteswold Naturalists' Field Club*, **15** (2): 82-92.
- VACEK, M. 1886. Über die Fauna der Oolithe von Cap S. Vigilio verbunden mit einer studie über die Obere Lias Grenze. *Abhandlungen der kaiserlich - königlichen geologischen Reichsanstalt*, **12** (3): 57-212.
- VÖRÖS, A. 1995. Bathonian brachiopods of the Mecsek Mts (Hungary) *Annales Universitatis scientiarum budapestinensis de Rolando Eotvos nominatae. Sectio geologica*, **30**: 181-208, 272-238.
- 2002. Victims of the Early Toarcian anoxic event: the radiation and extinction of Jurassic Koninckinidae (Brachiopoda). *Lethaia*, **35**: 345-357.
- WALKER, J.F. 1892. On Liassic sections near Bridgport, Dorsetshire. *Geological Magazine*, **3** (9): 437-443.
- WALTER, B. & ALMÉRAS, Y. 1977. Bryozoaires et Brachiopodes des Calcaires bajociens à Bryozoaires du Gard (France): paléontologie et paléoécologie. *Geobios*, **10**: 907-955.
- WATKINSON, M.P. 1989. *Triassic to Middle Jurassic sequences from the Lusitanian Basin Portugal, and their equivalents in other North Atlantic margin basins*. Tesis. Milton Keynes. 390 pp.
- WESTPHAL, K. 1970. Die terebratulidae (Brachiopoda) des tieferen Weissjura der Schwäbischen Alb. *Jahresberichte und Mitteilungen des oberrheinischen geologischen Vereins*, **52**: 33-70.
- WILSON, R.C. 1988. Mesozoic development of the Lusitanian Basin, Portugal. *Revista de la Sociedad Geológica de*

- España, **1** (3-4): 393-407.
- WISNIEWSKA, M. 1932. Les Rhynchonellidés du Jurassique supérieur de Pologne. *Paleontologia Polonica*, **2** (1): 1-71.
- WISNIEWSKA-ZELICHOWSKA, M. 1978. Srodkowo-jurajskie ramienionogi z rzędu Rhynchonellida na obszarze Czystochowsko-Wielunskim i Zawierciańsko-Olkuskim. *Biuletyn Instytutu Geologicznego*, **10** (304): 65-156.
- WRIGHT, V.P. & WILSON, R.C.L. 1982. *The Toarcien-Aalenian at Peniche, Portugal. A field guide with detailed sedimentological logs*. Department of Earth Sciences, The Open University, London, pp. 1-16.
- 1984. A carbonate submarine-fan sequence from the Jurassic of Portugal. *Journal of Sedimentary Petrology*, **54** (2): 394-412.
- ZIETEN, C.H. 1830. *Die Versteinerungen Württembergs*. 102 pp. Verlag & lithographie der expedition des Werkes unsere zeit. Stuttgart.
- ZITTEL, K.A. 1880. Geologische Beobachtungen aus den Central-Apenningen. *Geognostisch-Paläontologische Beiträge*, **2** (2): 91-177.

Manuscrito recibido el día 20 de diciembre de 2005

Manuscrito aceptado el día 4 de octubre de 2006

ANEXO I. SERIES TIPO

Todos estos ejemplares se guardan en la colección depositada en el "Departamento de Ciências da Terra da Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra (DCT da FCTUC)". A continuación se enumeran el conjunto de los ejemplares medidos e incluidos en las descripciones de los taxones. En el caso de las especies nuevas, estos, constituyen las series tipo.

Se relacionan las siglas de cada uno de los ejemplares que permiten reconocer el nivel y la sección en la que fue recogido cada uno de ellos. Las siglas están constituidas por tres elementos separados por puntos, el primero hace referencia a la sección estratigráfica en el que se recoge; el segundo es el número del nivel en el que apareció el ejemplar, de acuerdo con la numeración que se utiliza en las columnas estratigráficas; y el tercero, indica el número del ejemplar de acuerdo con el orden en el que se fueron registrando.

Las siglas de las secciones descritas son las siguientes: En la región del Cabo Mondego, **M**, Murtinheira; **MR**, Monte Redondo; **QP**, Quiaios Praia. En la región de Coimbra, **BF**, Brasfemes; **SS**, São Simão. En Rabaçal, **Z**, sección de Maria Pares, para niveles del Toarciense superior hasta el comienzo de la Zona Aalensis, recogiendo la numeración y siglado de DUARTE (1995a) que estudió esta parte de la sección; **MP**, la misma sección, pero las siglas utilizadas para los niveles de la Zona Aalensis del Toarciense superior y del Aalenense, recogiendo la numeración y siglado de HENRIQUES (1992). En la región de Porto de Mós, para la sección de Zambujal de Alcaria, se utilizan tres siglas respetando las utilizadas por los

autores que estudiaron diferentes tramos de la sección; para la Zona Meneghinii se utilizan las siglas usadas por DUARTE (1995a), **PM2**; para la Zona Aalensis y el Aalenense se utilizan las siglas propuestas por HENRIQUES (2000a), **ZB** para el tramo inferior y **ZA** para el superior; **PC** son las siglas usadas para la sección de Penas do Castelo. En la región de Tomar, **PR** son las siglas de la sección de Prado y **PO** las de la de Póvoa. Por último, en la región de Peniche se utiliza la sigla **P** para la sección del Cabo Carvoeiro. En la descripción de *Soaresirhynchia renzi* se ha utilizado material procedente de la colección de L.V. Duarte que lo recoge en secciones no descritas en este trabajo; todo este material procede de las zonas Bonarellii y Speciosum del Toarciense superior.

Soaresirhynchia renzi, 275 ejemplares: BF.389.2, 5, 13; PC.284.2, 3, 4, 5, 7; PC.285.1, 2, 3, 10; PC.286.1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 23, 24; PC.287.1, 2, 3, 4, 5, 6; PC.291.1; PC.293.1; PC.314.1; PC.320.1; PM2.503.1; PM2.504.1, 2, 3, 4; PM2.505.1, 2, 3, 4, 5; PM2.511.1, 2; PM2.513.1, 2, 3, 4; PM2.514.1, 2, 3, 4, 5, 6, 7; PM2.515.1, 2; PM2.516.1; PM2.517.1, 2, 3, 4, 5, 6; SS.40.1, 2, 3, 4, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 26; SS.41.1, 2, 4; SS.42.1, 2; SS.45.1, 2, 5, 6, 7, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 21, 22, 23, 25, 31, 32, 33, 34, 37, 38, 39, 41, 42, 43, 44, 45, 58, 59, 60; Z.65.2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 21, 22, 26, 28, 43, 44, 46, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 66, 67, 68, 71, 73, 74, 75, 76; Z.66.1, 7, 9, 10, 17, 18, 19, 20, 21, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 71, 73.

Dentro de este material se incluye ejemplares de la colección de L. V. Duarte; en este caso se reseñan solamente las siglas de la localidad y el número de ejemplar, ya que a veces se desconoce el nivel seguro de procedencia. Todos pertenecen a las Zonas Bonarellii y Speciosum del Toarciense superior. Los ejemplares de la colección de L. V. Duarte se encuentran depositados en el DCT da FCTUC y son los siguientes: B.1, 2, 3; BM.1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 33, 34, 35; CF.1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 27, 28, 29, 31, 34, 38, 39, 40, 41; RCU.1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 25, 27, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 38, 39, 41; la sigla B se refiere a la sección de Brenha, BM a la sección de Boca da Mata, CF a la sección establecida en el Campo de Futebol de Souselas y RCU a la sección de Roça Cu.

Serie tipo de *Soaresirhynchia minor*, 41 ejemplares: M.88.1, 3; M.90.10, 13; M.91.2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 16, 17, 18, 20, 25, 26; M.92.4, 6; M.96.4, 8, 9, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 24; M.102.4; M.103.5, 30; ZA.159.3.

Serie tipo de *Soaresirhynchia murtinheirensis*, 36 ejemplares: M.130.1, 2; M.132.1, 2, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17; M.133.3; M.134.2; M.135.1, 2; M.198.2; M.205.1; M.251.1; M.257.8, 9; M.260.1; M.261.1; M.262.3, 7, 10; M.263.4; M.264.1; M.273.3; M.277.1; ZA.157.1.

Serie tipo de *Pamirorhynchia? jorali*, 7 ejemplares: Z.71.1, 2, 3, 4; Z.72.1; BF.537.1; PC.288.1.

Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis, 15 ejemplares:

- BF.389.1; PC.272.1, 2; PC.312.1; PC.314.3; PM2.590.1; PM2.615.1; SS.36.1; SS.40.2, 27; SS.41.9, 10, 11; Z.64.1.2.
- Pseudogibbirhynchia mutans*, 226 ejemplares: M.88.2; M.91.23; M.95.5,6,7, 8, 9; M.96.1, 5, 6, 18; M.102.1, 2, 8, 9; M.103.12; M.111.1, 2, 3, 23, 24, 25, 26, 28, 29, 31, 33, 34, 35, 36, 66; M.112.7; M.131.1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 15, 17; M.134.1; M.135.3, 4, 5; M.141.1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10; M.142.1, 2, 4, 5, 6, 7, 8; M.143.1, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 15, 20, 21, 23, 24, 26; M.144.1, 2; M.148.1; M.165.1; M.185.1, 2, 3, 4, 5, 6; M.186.1, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 25, 26, 28, 30, 33; M.187.3, 4, 5; M.188.4, 5, 6; M.189.1, 2, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12; M.190.1; M.191.1, 2, 3, 4, 5, 6, 7; M.192.1, 2, 3, 5, 6, 7, 8; M.193.1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 12, 14; M.196.1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 29, 47, 48, 53, 54; M.197.9, 10, 11; M.198.1; M.199.1, 3, 5; M.203.2; M.206.4, 5; M.207.1; M.214.1, 2; M.221.1; M.222.1; M.239.1, 2, 3; M.240.3, 4, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 14; M.241.1, 2, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28; 46, 49, 50; M.242.4, 5; M.245.3; M.249.1; M.255.1; M.267.2; M.275.1.
- Serie tipo de *Mondegia limica*, 36 ejemplares: MR.8.11; MR.16.1, 2, 8, 9, 10, 11, 13; MR.17.9, 10; MR.31.1; MR.44.1; MR.46.1; MR.47.1, 2; MR.52.5; MR.65.1; MR.77.1, 2, 3; M.608.1; M.615.1, 2, 8, 11, 12; M.616.1; M.617.3; M.618.1; M.622.4; M.623.1, 2, 3, 4, 5; M.626.6.
- Serie tipo de *Choffatirhynchia alcariensis*, 16 ejemplares: PC.213.1; PC.220.1; PC.229.1; PC.255.1; PC.277.1, 2; PC.278.1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 10, 11, 12.
- Serie tipo de *Praemonticlarella conimbrigensis*, 6 ejemplares: SS.40.23; SS.41.6; SS.48.1, 2, 3; PC.320.2.
- Nannirhynchia delgadoi*, 14 ejemplares: P.652.1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12; P.654.1; P.691.1.
- Nannirhynchia cotteri*, 51 ejemplares: QP.36.1; QP.40.1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10; QP.42.1, 2, 3, 5, 6, 8; QP.43.1, 2, 3, 4; QP.44.1, 2; QP.45.1; SS.40.17, 18, 19, 20, 21; SS.41.8; SS.45.28, 29, 49, 50; Z.66.3, 4, 5, 15, 16, 32, 33, 34, 35, 51, 52, 53, 54, 60, 61, 62, 63, 64.
- Serie tipo de *Lusothyris atlantica*, 12 ejemplares: M.427.5; M.439.1, 2, 3; M.446.1; M.447.1; M.515.1; M.517.1; M.521.1, 2; M.522.1; M.537.1.
- Stroudithyris stephanoides*, 3 ejemplares: PO.593.1, 3; PO.596.2.
- Serie tipo de *Stroudithyris choffati*, 25 ejemplares: M.387.1, 15, 16, 21; M.390.1; M.391.1, 2; M.392.1; M.401.1; M.404.7; M.405.1; M.411.1, 2; M.412.1, 2, 4; M.413.1; M.427.3; M.436.3; M.437.1; M.448.1; M.449.1; M.546.2; M.622.1; M.626.1.
- Lophrothyris withingtonensis*, un ejemplar: ZA.176.1.
- Loboidothyris perovalis*, un ejemplar: M.518.1.
- Sphaeroidothyris vari*, un ejemplar: PR.260.1.
- Sphaeroidothyris uretae*, 35 ejemplares: M.103.17; M.206.1; M.220.1; M.230.1; M.231.1; M.241.8, 9, 10, 11; M.242.1; M.245.1; M.251.3; M.252.1; M.256.1, 2; M.257.3, 4, 5; M.261.6; M.268.1; M.274.1; M.280.1; M.281.2, 6, 7, 10; M.287.1, 3, 7; M.291.1; M.298.1; M.300.1; M.302.3, 4, 5.
- Serie tipo de *Sphaeroidothyris henriquesae*, 11 ejemplares: M.253.1, 2, 8; M.274.2; M.303.1; M.310.1; M.311.1, 2; M.322.1; M.335.1; M.341.2.
- Serie tipo de *Neozeilleria duartei*, 18 ejemplares: SS.45.1, 2, 3, 4, 36, 40, 51, 52, 63, 64; Z.66.12, 13, 14, 36, 56, 57, 67, 68.
- Serie tipo de *Neozeilleria nuskae*, 23 ejemplares: M.10.1; M.14.1; M.25.1; ZB.15.1; MP.30.1, 2, 3, 4, 5; BF.514.1; BF.515.1, 3, 4; BF.522.1, 2, 3; BF.534.2; BF.548.1, 3, 4, 5, 6; BF.551.1.
- Neozeilleria anglica*, 51 ejemplares: M.49.1; M.69.2; M.70.2, 7; M.71.1, 2, 7; M.90.1; M.91.1, 15; M.96.2, 10; M.101.1; M.103.4, 9, 13; M.107.4, 9, 10; M.111.65; M.112.3; M.142.10; M.175.2; M.186.35; M.197.4; M.199.2; M.213.1, 2; M.233.1; M.240.1, 2; M.241.4, 5, 6, 17; M.242.2, 3; M.243.3, 6, 8; M.257.1, 2; M.263.1; M.267.1; M.268.2, 3; M.272.1; M.273.1; M.281.1; M.308.1; M.309.1.
- Neozeilleria sharpei*, 121 ejemplares: M.50.1, 2; M.88.4; M.90.3, 12; M.91.13, 19, 22; M.95.1, 2; M.102.3, 5, 6, 7; M.103.1, 2, 6, 7, 8, 10, 14, 15, 18, 20, 22, 23; M.104.1; M.105.1, 2; M.106.1; M.107.1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 12, 13, 14, 16, 18, 19; M.108.1, 2, 3, 17, 18, 19; M.109.1, 2, 3; M.110.1, 2, 3, 4, 5, 8; M.111.4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 21, 22, 40, 42, 43, 44, 48, 50, 51, 52, 56, 57, 58, 61, 62, 63, 74, 75, 78, 84; M.112.1, 2, 5; M.114.1, 2; M.115.2, 3, 4; M.116.1; M.149.4; M.188.1, 2, 3, 9; M.196.35, 36, 37, 38, 58; M.197.3; M.203.1; M.207.3; M.209.1, 3; M.243.1, 2, 4, 5, 7.
- Serie tipo de *Lusitanina bituminis*, 19 ejemplares: M.402.1, 2, 3, 4, 5; M.404.2, 3, 4; M.406.9, 10, 11; M.407.1, 2, 3, 4, 5; M.408.2; M.434.1; M.439.7.