

UN NUEVO THECIDELLININAE (BRACHIOPODA) MONOSEPTAL DEL SANTONIENSE DE LA SERRA DEL MONTSEC (SURPIRINEO CENTRAL, NE ESPAÑA)

Juan MUÑOZ

Generalitat de Catalunya, Dept. Cultura; Servei de Museus. 08002 Barcelona.

ABSTRACT

The study of Santonian Thecideidina (Brachiopoda) from the Serra del Montsec, reveals the presence of some Thecidellininae morphologically similar to lower Cretaceous and Eocene species. These specimens are assigned to *Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp. This simple monoseptal thecidellinid is distinguished by rounded interbrachial lobes, a posterior cavity under the interbrachium, a pustulose limbo in the dorsal valve and a little area of attachment, externally, and hemispondilium, internally, in the ventral valve. The new species allows testing, with increased precision, both Smirnova's (1969) and Baker's (1990, 1991) phylogenetic models. The presence of simple monoseptal forms in the Santonian (*Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp.) and Campanian-Maastrichtian (*Bosquetella* sp. Muñoz, 1990), suggests a common lineage for these forms from Lower Jurassic to Tertiary.

Keywords: Brachiopoda, Thecidellininae, morphology, phylogeny, Santonian, Serra del Montsec, South Central Pyrenees, NE Spain.

RESUMEN

El estudio de los Thecideidina (Brachiopoda) del Santoniense de la Serra del Montsec, ha revelado la presencia de unos ejemplares de Thecidellininae similares a algunas especies del Cretácico Inferior y del Eoceno. Estos nuevos especímenes se han atribuido a *Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp, tecidellínido monoseptal simple caracterizado por una valva dorsal con dos lóbulos interbraquiales subcirculares, una gran cavidad posterior bajo el interbraquio, un limbo granuloso y una valva ventral que presenta, externamente, una pequeña zona de fijación e internamente hemispondilio. La nueva especie descrita aporta los datos necesarios para valorar, con mayor precisión, los modelos de Smirnova (1969) y Baker (1990 y 1991). La presencia de formas monoseptales simples en el Santoniense (*Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp.) y en el Campaniense-Maastrichtiense (*Bosquetella* sp. Muñoz, 1990), permite justificar la existencia de una línea filética común para las formas monoseptales simples que se extendería desde el Jurásico Inferior al Terciario.

Palabras clave: Brachiopoda, Thecidellininae, morfología, filogenia, Santoniense, Serra del Montsec, Surpirineo Central, NE España.

INTRODUCCIÓN

La revisión de las muestras de sedimento blando, de edades Santoniense-Maastrichtiense, procedentes de conocidos yacimientos surpirenaicos, está proporcionando una interesante representación de microbraquiópodos, entre los que se encuentran los Thecideidina (Muñoz, 1990). Los braquiópodos, en estos yacimientos, siempre se encuentran asociados con rudistas, en biotopos similares al citado en el Santoniense de Provenza por Pajaud y Philip (1969).

El material estudiado procede de la Serra del Montsec y concretamente del rellano superior del Montsec d'Ager (zona surpirenaica central catalana), cerca de la casa denominada La Pedroneta (Fig. 1).

El nivel sobre el que se encuentra La Pedroneta, bien localizado geográficamente y estratigráficamente y conocido por su abundancia, diversidad y excelente conservación de la fauna fósil que contiene, está constituido por margas y margocalcareas nodulosas, con alternancia de calcarenitas, que muestran foraminíferos, escleracti-

nidos coloniales y solitarios, gasterópodos, lamelibránquios, equinoideos, decápodos y macrobraquiópodos fósiles de ambiente nerítico somero (Caus *et al.*, 1981). Se sitúa en el tramo 19 de la serie estratigráfica de Clot d'Olsi-Alçamora (barranco de St. Llorenç-Alçamora, atravesando el Montsec d'Ager de norte a sur) descrita por Pons (1977), en la unidad 5 de la localidad 1 de Clot d'Olsi (corte del Montsec) descrita por Caus *et al.* (1981) y en el nivel G (Sa 2) de la serie estratigráfica simplificada de Clot d'Olsi-Alçamora descrita por Pascual, Pons y Vicens (1989).

Los estudios bioestratigráficos desarrollados sobre la fauna de rudistas por Pons (1977) y Pascual, Pons y Vicens (1989), que datan el nivel con una edad Santoniense, han sido utilizados como base para localizar estratigráficamente el yacimiento de Thecideidina.

Las margas santonienses que forman el nivel de La Pedroneta están incluidas, según Simó (1986), en la parte inferior de la secuencia Vallcarga, entre la secuencia Sant Corneli en su base y la secuencia Areny en su límite superior.

ESTUDIO DEL MATERIAL

El primer indicio de la existencia de Thecideidina se obtuvo al observar pequeñas valvas fijas sobre la concha externa de la valva dorsal de Hippuritidae y Radiolitidae y sobre esqueletos de *Stromatoaxinella* procedentes de diversas campañas de campo realizadas por los paleontólogos de la Universitat Autònoma de Barcelona en la Serra del Montsec.

El exclusivo conocimiento de valvas y conchas fijas hizo necesario el estudio del sedimento blando mediante el método de lavado y tamizado. Se extrajeron diversas fracciones, encontrándose en la situada entre 2-5 milímetros una gran abundancia de valvas y conchas sueltas de Thecideidina entre las que se reconoció una especie con el aparato ascendente abierto, determinada como *Praelacazella wetherelli* (Morris, 1851), y otra con el aparato ascendente cerrado y monoseptal simple, atribuida a *Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp.

Se recogieron cinco kilogramos, aproximadamente, de sedimento margoso que fue tamizado según el procedimiento habitual. Los ejemplares obtenidos se introdujeron en una cubeta de ultrasonidos durante un período inferior los quince minutos para evitar su deterioro. Aquellos que después de este proceso presentaban un mejor estado de conservación se dibujaron mediante una cámara clara y se estudiaron gracias a una lupa binocular y un microscopio electrónico de barrido. Ciertas conchas y valvas dorsales se seleccionaron para realizar secciones seriadas mediante el método de desgaste. Las secciones seriadas fueron dibujadas a escala mediante cámara clara. Sobre la parte externa de la concha (Fig. 2A-B) se han considerado tres medidas: longitud total (LT), anchura total (AT) y grosor total (ET) y sobre la parte interna de la valva dorsal (Fig. 2C-D) se han tomado diez: longitud (L), longitud entre el borde anterior de la cresta limbal y el borde posterior del área cardinal (LA), longitud del septo (LE), anchura (A), anchura del área cardinal (AA), espesor (E), ángulo

entre la apófisis cardinal y el vértice exterior del borde cardinal externo (α_1), ángulo entre la apófisis cardinal y el lóbulo interbraquial (α_2), ángulo umbonal (ϵ) y ángulo entre el vértice septal y el vértice del lóbulo interbraquial (δ). Todos los datos lineales se han expresado en milímetros. La gráfica de dispersión relaciona los parámetros longitud y anchura de la valva dorsal y se ha realizado mediante el método de contaje de puntos para determinar la existencia de núcleos de máxima concentración.

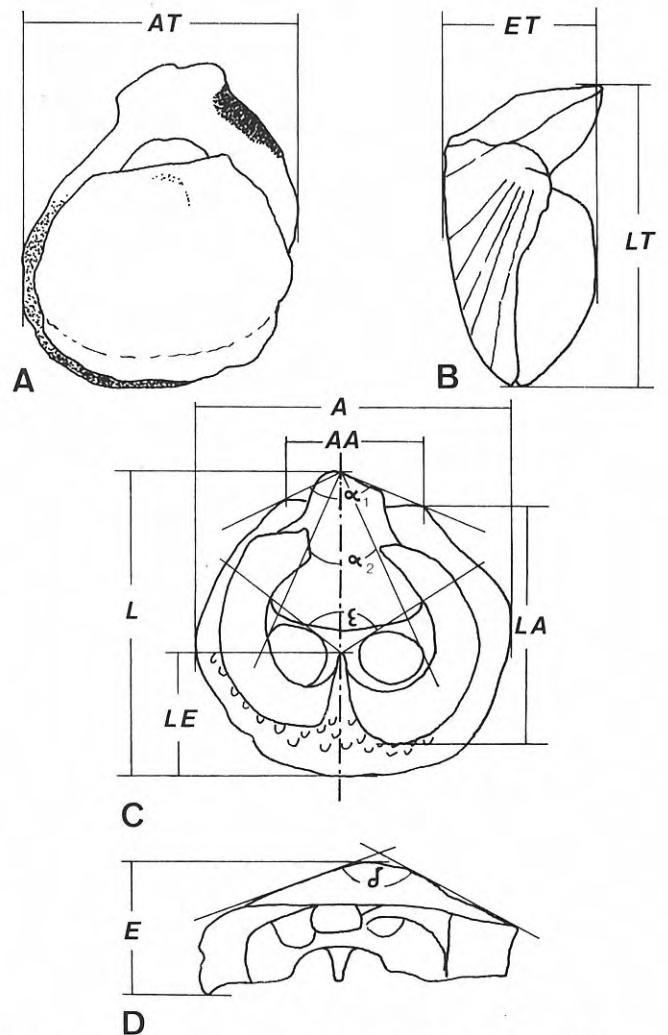


Figura 2. Dimensiones utilizadas para el estudio de la fauna. Sobre la parte externa de la concha se han tomado las medidas LT: altura máxima de la concha, AT: anchura máxima de la concha y ET: espesor total de la concha. Sobre la valva dorsal se han considerado L: longitud total de la valva dorsal, LA: borde anterior de la cresta limbal-borde posterior del área cardinal, LS: longitud del surco o LE: longitud de la elevación media, A: anchura total de la valva dorsal, AA: anchura del área cardinal, E: espesor total de la valva dorsal, α_1 : ángulo apófisis cardinal-vértice exterior del borde cardinal externo, α_2 : ángulo apófisis cardinal-lóbulo interbraquial, ϵ : ángulo umbonal, δ : ángulo entre el vértice septal y el vértice del lóbulo interbraquial.

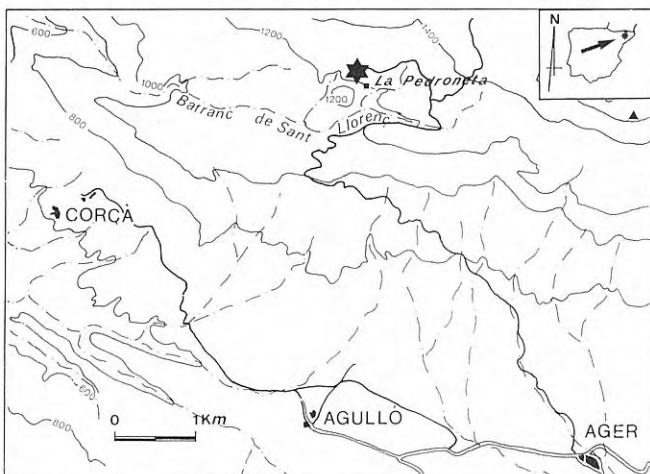


Figura 1. Localización geográfica del yacimiento de La Pedroneta, serie de Clot d'Olsi-Alçamora (Serra del Montsec).

DESCRIPCIÓN SISTEMÁTICA

Orden Incierto

Observaciones: La inclusión del suborden Thecideidina en uno u otro orden del phylum Brachiopoda es discutida, encontrándose en la literatura atribuciones muy diversas. Elliott (1965) incluyó el suborden dentro de un orden Incierto; Rudwick (1970) indicó la posible inclusión de Thecideidina en el orden Strophomenida; Pajaud (1970) erigió un nuevo orden Thecideida y Baker (1984) incluyó el suborden en el orden Spiriferida, después de comparar la microestructura de la concha del tecideido *Mimikonstantia* con la del espiríferido *Unispirifer*.

A falta de un estudio comparativo más exhaustivo que abarque otras especies de tecideas y de espiríferidos se ha optado por dejar el suborden Thecideidina en un orden Incierto. Para el resto de la sistemática se han seguido las recomendaciones de Baker (1990).

Suborden THECIDEIDINA Elliott, 1958
 Superfamilia THECIDEOIDEA Gray, 1840
 Familia Thecidellinidae Elliott, 1958
 Subfamilia Thecidellininae Elliott, 1948

Observaciones: Esta subfamilia fue definida originalmente por Elliott (1948) para las conchas con braquiesqueleto no deprimido y monoseptal simple. Pajaud (1970), modificó la diagnosis original, incluyendo en Thecidellininae solamente las especies monoseptales terciarias de *Thecidellina*. Baker (1990), retomó la diagnosis original de Elliott e incluyó además de *Thecidellina*, los géneros *Rioutlina* Pajaud y *Bifolium* Elliott.

Género *Mesoseptina* nov. gen.

Derivatio nominis: El nombre *Mesoseptina* está formado por el prefijo griego *mesos* (en el centro) y por el sustantivo latino *saeptum* (valla, separación) y hace referencia a la elevación media de la valva dorsal que forma el interbraquio.

Especie tipo: *Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp.

Diagnosis: Tecedellínido monoseptal simple, caracterizado por una valva dorsal con dos lóbulos interbraquiales subcirculares, una gran cavidad posterior bajo el interbraquio, un limbo granuloso y una valva ventral que presenta, externamente, una pequeña zona de fijación e internamente hemiespondilio.

Descripción: Conchas de pequeño tamaño, biconvexas, con la valva dorsal tendiendo a ser opercular, plana; pequeña superficie de fijación en la zona posterior de la valva ventral; interárea pequeña, alargada antero-posteriormente y sin deltidio definido. Comisura anterior recta; líneas de crecimiento presentes en la valva ventral. El interior de la valva ventral presenta hemiespondilio. En la valva dorsal se diferencian, internamente, una zona de articulación (cardinal) y una zona de soporte del lofóforo (braquial). La zona cardinal está formada por una gran apófisis cardinal trilobulada, una apófisis subtransversarial dirigida posteriormente, dos pequeñas foseas y dos superficies de fijación muscular laterales. El braquiesqueleto está constituido por el interbraquio (dos lóbulos interbraquiales subcirculares y una gran cavidad bajo los arcos

septales) y el peribraquio (transversario, septo medio delgado y único y limbo granuloso).

Observaciones: Las especies que presentan un aparato ascendente monoseptal simple son poco corrientes en los sedimentos del Cretácico, estando agrupadas hasta el momento en los géneros *Bosquetella* y *Bifolium*, ambos del Cretácico Inferior y *Eotheidellina*, del Cenomaniense superior. *Mesoseptina* nov. gen. se diferencia fácilmente de estos tres géneros al presentar unos lóbulos interbraquiales bien desarrollados (formados por unas láminas interbraquiales no granulosas) y una gran cavidad visceral (cubierta por una estructura esquelética interbraquial con dos crestas septales) y por no presentar estructuras esqueléticas perforadas para cubrir los lóbulos interbraquiales. Solamente se observa una estructura similar en ciertas especies terciarias incluidas en el género *Thecidellina*. El género *Bosquetella* se diferencia del nuevo género por presentar unos lóbulos interbraquiales granulosos y de mayor tamaño en estado adulto, dejando un menor espacio para el surco lofoforal. Existen, por el contrario, grandes similitudes en estadios juveniles, tal como se puede apreciar en el desarrollo ontogénico de *Bosquetella campichei* (de Loriol) figurado por Smirnova (1969) y Smirnova y Pajaud (1968). Las valvas dorsales que presentan aproximadamente $L=2,1$ mm. y $A=2$ mm. muestran una morfología similar a la de la nueva especie, si bien la existencia de una línea de tubérculos limitando el peribraquio no se han observado en *Mesoseptina* nov. gen. En relación a la valva ventral las diferencias son más notorias, no presenta un área cardinal tan extensa con la terminación anterior abultada y es de un tamaño considerablemente menor.

El género *Eotheidellina* Baker —que incluye tecidellínidos endoperforados, con interárea plana y bien definida y truncadura de fijación redondeada a triangular en la valva ventral— difiere del nuevo género por el interbraquio, cubierto por una estructura esquelética perforada, que muestra su valva dorsal. El nuevo género no presenta las cavidades interbraquiales cubiertas por ningún tipo de estructura. El parentesco entre ambos géneros viene determinado por la existencia de un septo medio único y estrecho y por la ornamentación granulosa del limbo marginal. La distribución estratigráfica de *Eotheidellina* Baker, se restringe al Cenomaniense superior, por contra *Mesoseptina* nov. gen. se extiende desde el Santoniense hasta el Maastrichtiense inferior.

Baker (1991, text-fig. 7) relacionó en la misma línea filética los géneros monoseptales simples *Moorellina*, *Rioutlina*, *Bifolium*, *Eotheidellina* y *Thecidellina*, segregando de ésta al género *Bosquetella*.

Composición: Se incluyen en el nuevo género las especies *Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp. y *Bosquetella* sp. Muñoz, 1990.

Distribución: Hasta el momento se ha reconocido en el Santoniense de la Serra del Montsec y en el Campaniense superior-Maastrichtiense inferior de la serie de Sant Julià de Cerdanyola, Berga.

Mesoseptina minima nov. gen. nov. sp.

Fig. 3; Lám. I, figs. 1-6; Lám. II, figs. 1-4

Derivatio nominis: El sustantivo *minima* proviene del latín *minimum*, y hace referencia al pequeño tamaño que presenta esta especie, en relación al resto de especies monoseptales cretácicas que presentan aparato ascendente tipo monoseptal simple.

Holotipo: Se propone como holotipo la valva dorsal depositada en el Departament de Geologia de la Universitat Autònoma de Barcelona y siglada con el número JV-73: 23616. Se proponen como paratipos la valva dorsal número JV-73: 23705 y la concha número JV-73: 23622; ejemplares ambos depositados en el Dept. de Geologia (Paleontologia) de la Universitat Autònoma de Barcelona. Tanto el holotipo como paratipos proceden de el nivel de La Pedroneta, situado en el tramo 19 de la serie estratigráfica de Clot d'Olsi-Alçamora (barranco de St. Lloreç-Alçamora, atravesando el Montsec d'Ager de norte a sur) descrita por Pons (1977). Igualmente, en el nivel G (Sa 2) de la serie estratigráfica de Clot d'Olsi-Alçamora descrita por Pascual, Pons y Vicens (1989). Ambos trabajos citan el nivel de edad Santoniense.

Diagnosis: Igual a la del género.

Material: Se han estudiado ochenta y ocho ejemplares procedentes de la Serra del Montsec: yacimiento de La Pedroneta, serie de Clot d'Olsi-Alçamora (JV-73: 23426-23430, 23559-23633, 23704-23709 y 23795-23796 y JV-308: 23821-23825). Cuatro corresponden a conchas completas y ochenta y cuatro a valvas dorsales libres.

El estado de conservación de los ejemplares es bueno, y en algunos casos excelente, permitiendo tomar medidas de treinta y dos valvas dorsales y tres conchas (Tabla 1).

Descripción: Concha de pequeño tamaño y de contornos redondeados (Fig. 3); la valva ventral presenta una convexidad más grande que la dorsal, que puede ser plana en ciertos ejemplares. El área cardinal, situada posteriormente entre el borde cardinal externo y el contorno posterior de la valva ventral, es una superficie plana y alargada posteriormente que no presenta marcas del pseudodeltidio. La valva dorsal, a modo de opérculo, presenta un contorno subcircular roto solamente en su margen posterior y donde se sitúa el borde cardinal externo y la apófisis cardinal. Usualmente presenta un umbo redondeado, bien delimitado y de poca elevación que está situado en la zona posterior de la valva. En la zona posterior de la valva ventral y bajo el área cardinal se observa la superficie de fijación, pequeña marca de contorno variable que representa el lugar en el que el animal se fijaba, por cementación, a un substrato duro. Si bien son frecuentes las líneas de crecimiento en la zona anterior de la valva ventral, llegando a las cinco en el ejemplar JV-73: 23614, las pocas líneas de crecimiento observadas en la parte externa de la

valva dorsal, dos como máximo, no han permitido relacionar las pautas de crecimiento de una valva en relación a la otra.

En la gráfica de dispersión (Fig. 4), que relaciona la longitud con la anchura de la valva dorsal, se observan tres núcleos de máxima concentración ($L=1,24-1,26$ y $A=1,28-1,33$, $L=1,34-1,42$ y $A=1,32-1,49$ y entre $L=1,48-1,5$ y $A=1,56-1,61$) que representan las dimensiones más comunes de *Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp. para la muestra considerada (treinta y dos ejemplares). Si bien la norma general es la existencia de un solo núcleo de concentración, la presencia de

Valva dorsal

* Holotipo

Nº Ej.	L	LA	LE	A	AA	E	$\alpha 1$	$\alpha 2$	ϵ	δ
23322	1,88	1,40	1,10	2,19	1,20	0,52	137	83	---	---
23323	1,65	1,40	1,00	2,09	1,10	---	142	76	---	---
23426	1,96	1,20	0,80	2,06	0,90	0,90	132	63	148	113
23427	1,47	1,10	0,70	1,68	1,00	---	112	68	---	148
23428	1,53	1,10	0,60	1,61	0,90	0,69	125	60	127	---
23429	1,34	1,00	0,60	1,44	0,70	0,53	109	60	---	161
23559	1,23	1,00	0,60	1,40	0,70	---	124	64	---	132
23561	1,36	1,10	0,50	1,46	0,80	0,51	123	73	128	115
23563	1,60	1,30	0,70	1,81	0,80	0,60	106	75	140	133
23568	1,73	1,00	0,50	1,75	1,00	0,65	109	---	140	---
23569	1,52	1,00	0,60	1,84	0,80	0,60	96	68	140	115
23570	1,24	0,80	---	1,30	0,60	0,39	111	---	---	---
23571	1,36	0,80	0,70	1,34	0,70	0,38	126	62	156	129
23572	1,30	0,80	0,70	1,25	0,50	0,46	114	66	140	155
23574	1,45	1,20	0,70	1,50	0,80	0,50	138	56	142	---
23575	1,59	1,30	0,80	1,89	0,60	0,61	129	62	105	---
23588	1,73	---	---	1,74	---	---	---	---	---	---
23578	1,46	1,10	0,50	1,59	0,80	0,55	121	68	130	124
23579	1,48	1,30	0,70	1,84	0,90	0,47	140	66	---	145
23598	1,32	0,90	0,60	1,50	0,80	0,56	131	70	141	122
23599	1,39	1,00	0,60	1,62	0,80	0,50	136	69	136	121
23600	1,27	0,80	0,60	1,23	0,60	0,52	114	59	---	128
23601	1,71	1,20	0,70	1,73	0,80	0,59	121	57	137	107
23612	1,81	1,40	1,00	1,81	0,90	0,71	126	56	127	120
23613	1,92	1,40	1,26	2,31	0,90	1,78	154	80	60	119
23615	1,53	1,50	0,80	1,63	0,80	0,67	126	52	129	---
23616*	1,46	1,20	0,60	1,37	0,70	0,53	128	51	129	167
23617	1,54	1,10	0,80	1,38	0,80	0,40	86	54	---	---
23618	1,37	---	---	1,47	---	---	---	---	---	---
23619	1,40	---	---	1,40	---	---	---	---	---	---
23634	1,24	---	---	1,38	---	---	---	---	---	---
23658	1,97	---	---	2,12	---	---	---	---	---	---

Concha

	LT	AT	ET
23430	1,92	1,62	1,11
23614	2,09	1,88	1,36
23622	1,56	1,26	0,90

Tabla 1. *Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp. Valores obtenidos a partir de la medición de treinta y dos valvas dorsales y tres conchas. En la medición de las valvas dorsales se han considerado los parámetros: (L) longitud entre el borde anterior de la cresta limbica y el borde posterior del área cardinal (LA), longitud del septo (LE), anchura de la valva (A), anchura del área cardinal (AA), espesor (E), ángulo entre la apófisis cardinal y el vértice exterior del borde cardinal externo ($\alpha 1$), ángulo entre la apófisis cardinal y el lóbulo interbraquial ($\alpha 2$), ángulo umbonal (ϵ) y ángulo entre el vértice septal y el vértice del lóbulo interbraquial (δ). En la medición de las conchas se han considerando: longitud total (LT), anchura total (AT) y grosor total (ET). Todos los datos lineales se han expresado en milímetros.

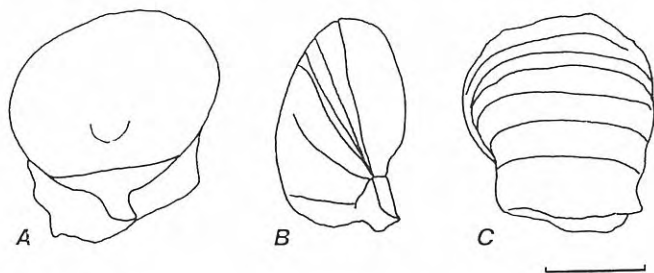


Figura 3. *Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp. Dibujo (a cámara clara) del ejemplar JV-73: 23614. A: vista dorsal; B: vista lateral; C: vista anterior de la valva ventral. La barra equivale a 1 mm.

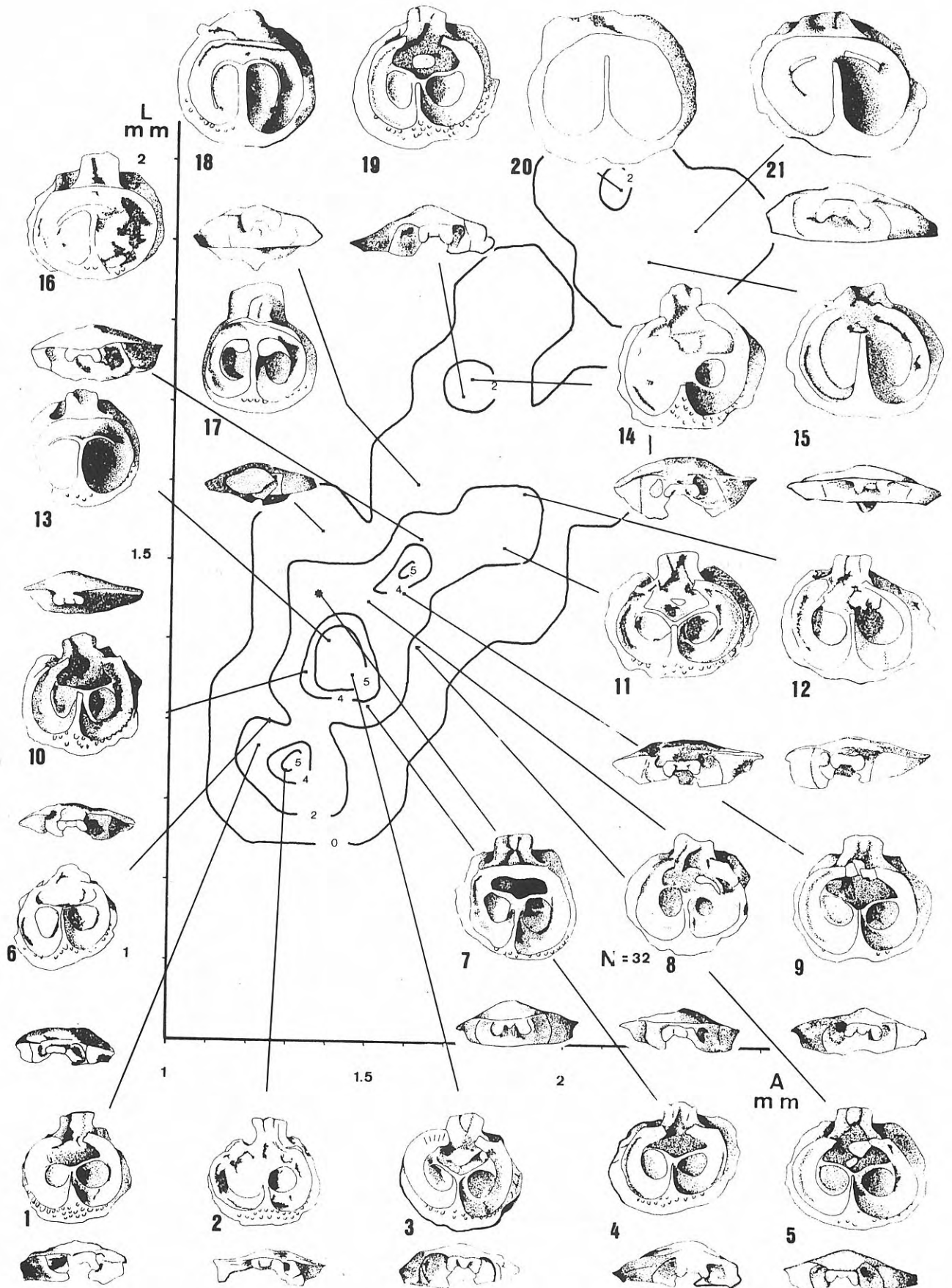


Figura 4. Gráfica de dispersión en relación a las dimensiones longitud y anchura de la valva dorsal de los treinta y dos ejemplares medidos (*Holotipo). Se han dibujado mediante cámara clara los ejemplares que mejor representan cada uno de los núcleos de máxima concentración 1: 23600, 2: 23570, 3: 23561, 4: 23598, 5: 23599, 6: 23572, 7: 23616, 8: 23574, 9: 23578, 10: 23571, 11: 23569, 12: 23575, 13: 23618, 14: 23658, 15: 23322, 16: 23615, 17: 23617, 18: 23619, 19: 23601, 20: 23634 y 21: 23613.

tres, en este caso, puede significar diferentes estadios ontogénicos, juvenil el inferior y adulto el central, correspondiendo a individuos seniles los que se sitúan en la parte superior del gráfico. Se revisó la parte externa de la valva dorsal en busca de las líneas de crecimiento que permitieran la realización de un análisis pormenorizado de las pautas de crecimiento y comparar los resultados de la gráfica de dispersión. Las pocas o inexistentes líneas de crecimiento observadas en la parte externa de la valva dorsal, dos líneas como máximo, no aportan suficiente información.

Conocedores de la posible mala conservación de las estructuras internas que se observan directamente en las valvas libres, se realizaron secciones seriadas de conchas completas. El interior de la valva ventral se conoce gracias a la realización de secciones seriadas de conchas completas (Fig. 5). En

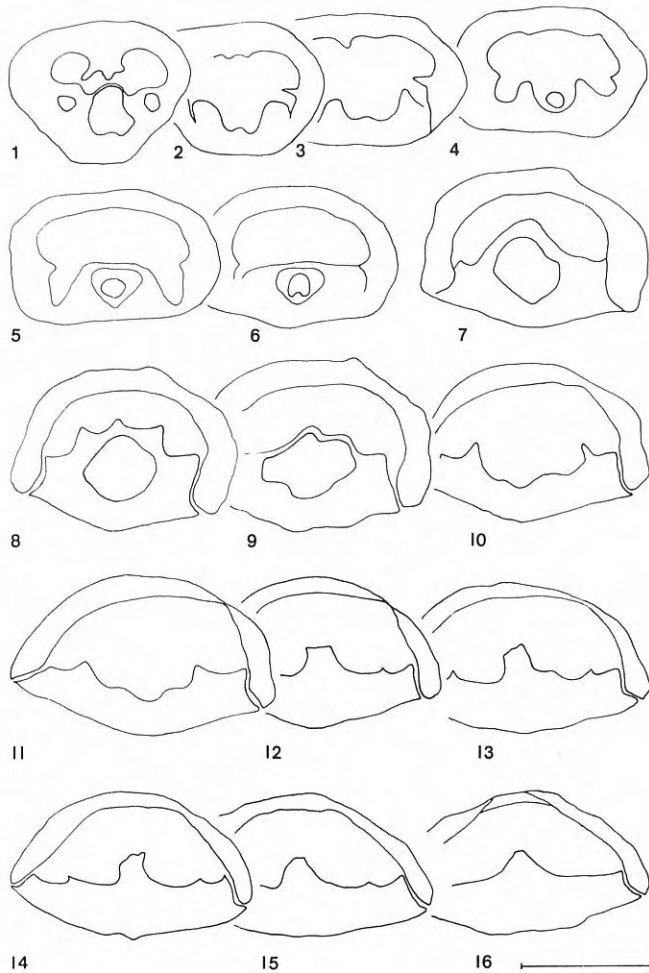


Figura 5. *Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp. Dibujo (a cámara clara) de dieciséis secciones seriadas del ejemplar JV-73: 23614, del Santiense de La Pedroneta, serie de Clot d'Olsi-Alcamora (Serra del Montsec). Los números indican el orden de los cortes, de la parte posterior a la anterior. La barra equivale a 1 mm.

la cavidad subareal se ha reconocido la presencia del hemiespondilio, ancho y de poca elevación, formado por dos ramas laterales y un miofragma medio. Mientras que las ramas laterales son largas y delgadas, el miofragma medio es más grueso y corto. En la cavidad lofoforal no se ha observado ninguna estructura esquelética ni ornamental. En la parte interna de la valva dorsal (Fig. 6A) se encuentran las estructuras esqueléticas de articulación y las que forman el braquiesqueleto. Las estructuras esqueléticas que constituyen el cinesqueleto están situadas en el margen posterior de la valva, entre el borde de articulación externo (situado en la cara externa de la valva) y el borde cardinal interno (situado en la cara interna de la valva y que corresponde al margen posterior del transversario). La principal responsable en la articulación es la apófisis cardinal (Fig. 6A), situada centralmente en la zona posterior de la valva, lugar de inserción de los músculos aductores medios (posteriormente) y diductores (anteriormente). Tiene forma de lámina, plana en su cara externa y trilobada en la interna. De los tres lóbulos que se observan, los dos externos son más gruesos que el central y presentan una textura especial en forma de rugosidades acanaladas. La continuación de estos dos lóbulos laterales hacia la parte anterior da lugar a la formación de las fosetas, cavidades a ambos lados de la apófisis cardinal, subcirculares, que se encargan de recibir los dientes de la valva ventral y actuar, así, de soporte en la articulación. A ambos lados de las fosetas se observan dos superficies planas, en forma de coma, que corresponden a las plataformas musculares laterales, lugar de inserción de los músculos aductores laterales. Una estructura especial de *Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp. es la apófisis bajotransversarial, saliente de forma triangular, situada sobre la apófisis cardinal en una posición anterior y suspendida del transversario. Esta apófisis actúa como superficie de fijación de los músculos aductores medios. Entre los lóbulos laterales de la apófisis cardinal y la apófisis bajotransversarial queda un espacio que comunica el interior de la cavidad visceral del animal con la cavidad subareal.

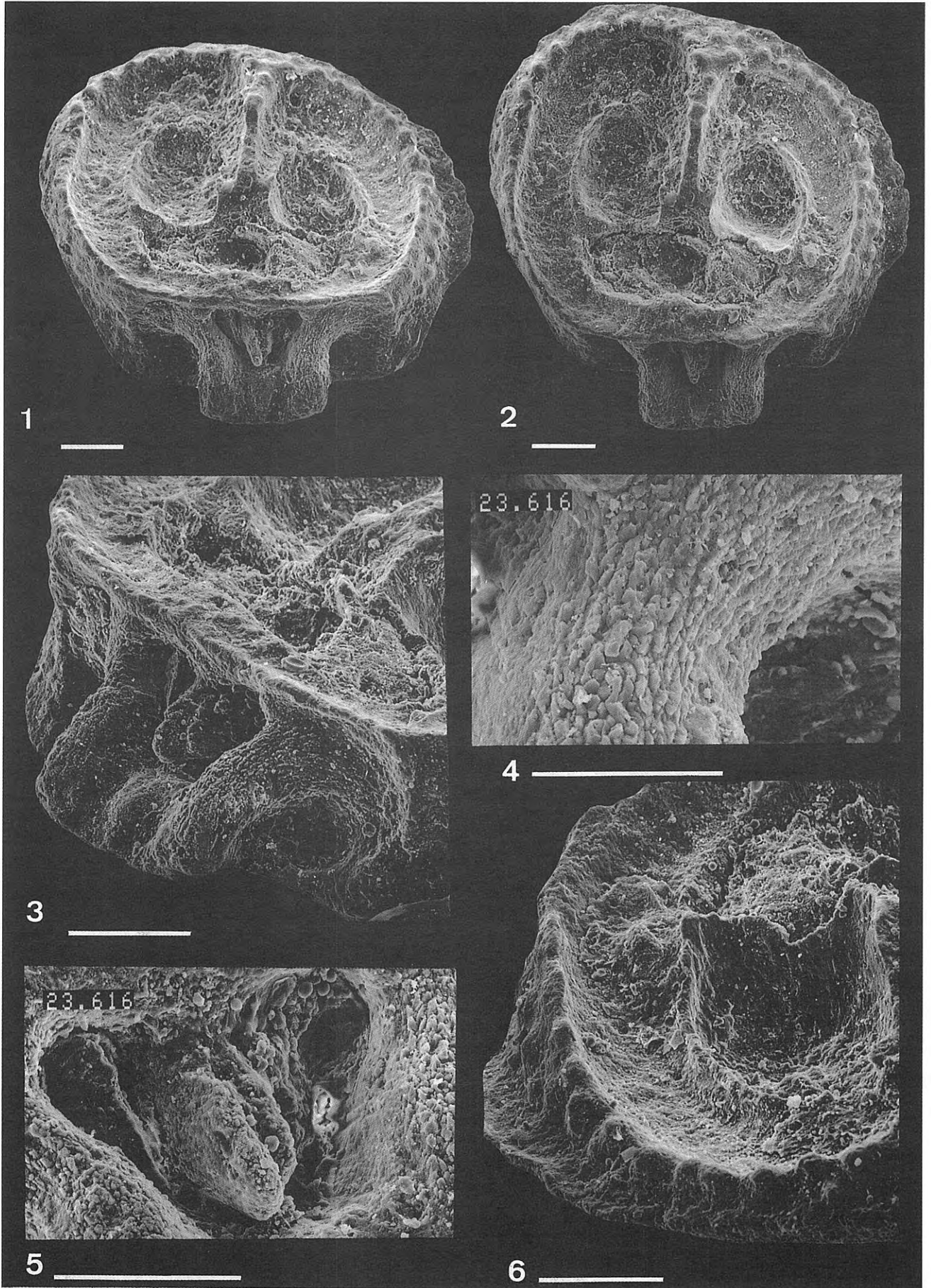
El braquiesqueleto (Fig. 6B) se divide en interbraquio y peribraquio, según la situación de la estructura en relación con el lofóforo. El interbraquio corresponde a las estructuras situadas internamente en relación con el lofóforo y está formado por dos lóbulos subcirculares cóncavos, a ambos lados del septo medio, y formados por una lámina interbraquial que es difícil de diferenciar de la base de la valva. Una estructura esquelética poco conocida aparece en *Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp.; se trata de dos crestas que, a partir de la terminación posterior del septo medio, se extienden paralelas a los lóbulos interbraquiales hasta que llegan a la base de la valva y desaparecen (Fig. 5). Es bajo esta estructura que se sitúa la cavidad visceral. El peribraquio está formado por una serie de estructuras que dibujan externamente la forma del lofóforo y le dan soporte. Del margen posterior al anterior encontramos el transversario, el retículo, la cresta limbal, y el septo medio. El transversario es ancho, presenta granulaciones de pequeñas dimensiones dispuestas de forma irregular. La situación del transversario en relación a las crestas septales es muy importante, ya que al encontrarse ambas estructuras a diferente altura (el transversario está por debajo), se observa la presencia de una abertura que, posiblemente cubierta por el retículo, comunica la cavidad visceral con la cavidad lofoforal. La situación de esta abertura se relaciona directamente

Lámina I

1-6 *Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp. Holotipo. Ejemplar JV-73: 23616. Santiense, secuencia Vallcarga, de La Pedroneta (Serra del Montsec). 1: vista oblicua del interior de la valva dorsal; 2: vista zenital del interior de la valva dorsal; 3: vista lateral oblicua de la zona poste-

rior de la valva dorsal, detalle de las estructuras posteriores de articulación; 4: detalle de una de las ramas laterales de la apófisis cardinal; 5: detalle de la morfología de la apófisis subtransversarial; 6: morfología de una de las ramas peribraquiales y lóbulo interbraquial.

La barra equivale a 0,2 mm.



con la situación de la boca. La cresta limbal es fuertemente granulosa en el margen anterior, lisa hacia el posterior; representa el límite externo del lofóforo. Entre la cresta limbal y el lóbulo interbraquial se encuentra el surco lofoforal. A partir de la cresta limbal y hacia el exterior de la valva, el esqueleto adquiere una fuerte pendiente: es el limbo, encargado de ajustar la valva dorsal a la ventral.

Discusión: La revisión de la especie aptiense *Bifolium faringdonensi* (Davidson) por parte de Baker y Laurie (1978) puso de manifiesto grandes diferencias con *Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp., entre las que se pueden hacer constar unos lóbulos interbraquiales formados por una serie de granulaciones, la inexistencia o poco desarrollo de la apófisis subtransversarial y la falta de la estructura esquelética que cubre la depresión visceral. Su tamaño se sitúa dentro de los márgenes de variabilidad de la nueva especie, aunque muy alejada de los núcleos de máxima concentración. La especie *Bifolium mica* Smirnova, 1969 presenta un septo medio más estrecho.

La valva dorsal de la especie descrita es similar a la de *Eothecidellina imperfecta* (Nekvasilova), figurada por

Baker (1991: lám. 1, figs. 3-6), si bien presenta unas láminas interbraquiales mucho más granulosas y de mayor grosor.

La morfología general del interior de la valva dorsal de *Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp., es similar a ciertas especies de *Thecidellina* terciarias. Especies como *Thecidellina alabamensis* Cooper, 1988, presentan similares estructuras articulares, peribraquiales, así como una cavidad visceral protegida por una estructura interbraquial con crestas septales (Lám. II, fig. 6). La diferencia fundamental radica en que las especies de *Thecidellina* presentan los lóbulos interbraquiales protegidos por una estructura esquelética, en forma de saco muy granuloso, que los cubre. Para descubrir esta estructura en *Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp. se han realizado secciones seriadas, en previsión de que esta estructura fuese muy débil y no se hubiese conservado en las valvas libres. Estas secciones seriadas no han mostrado ninguna estructura esquelética cubriendo los lóbulos interbraquiales.

Distribución: Esta especie se ha reconocido en el

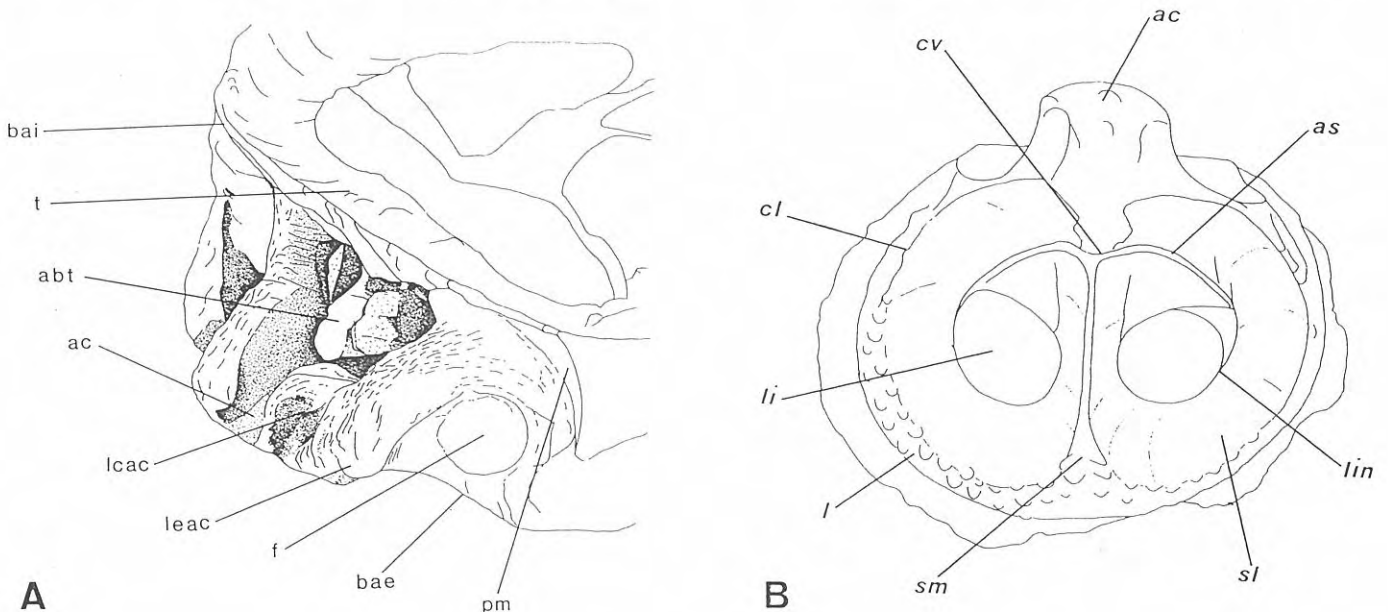
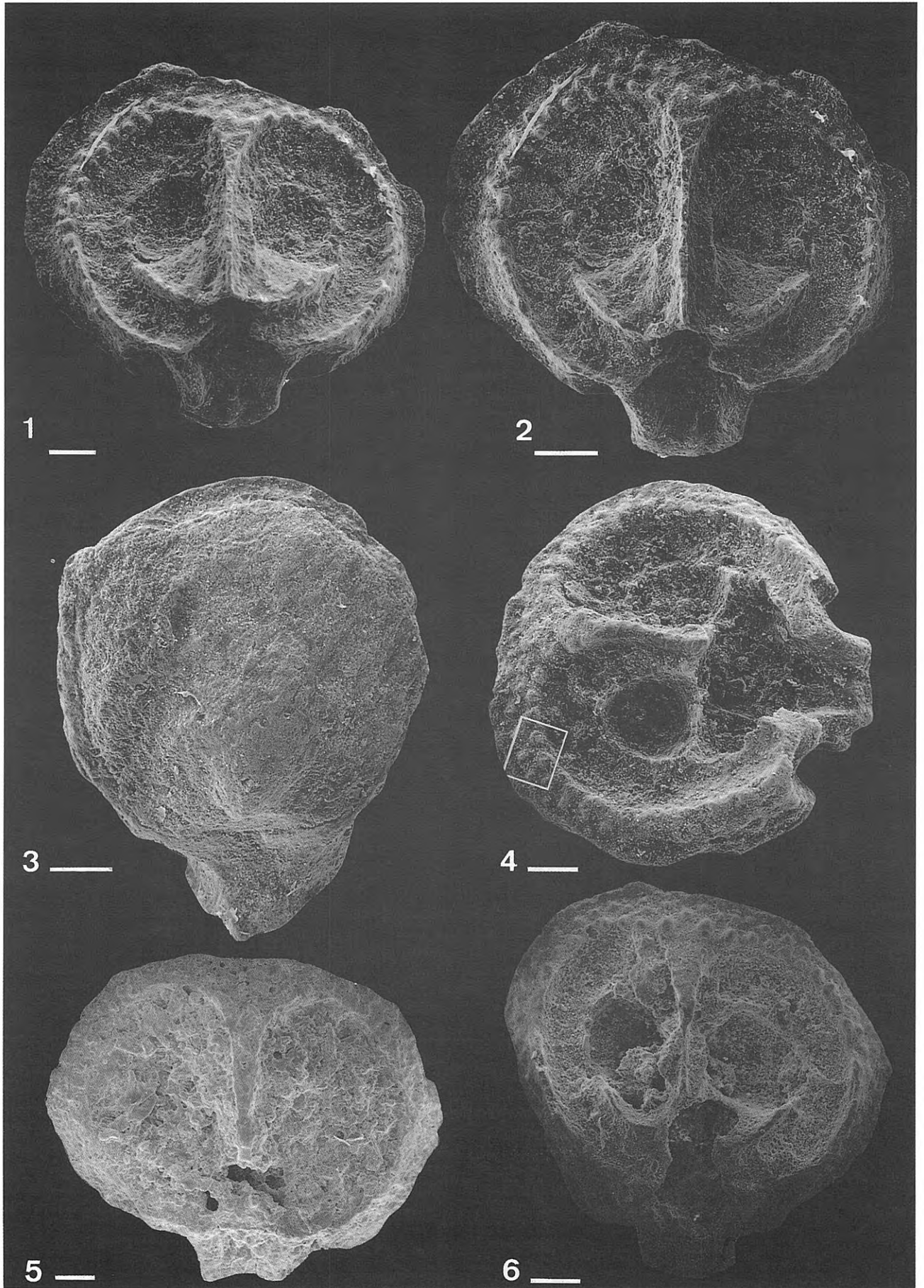


Figura 6. *Mesoseptina minima* nov. gen., nov. sp. A: morfología de la zona de articulación. B: morfología del interior de la valva dorsal. Ejemplar JV-73: 23616, Holotipo del Santoniense de La Pedroneta, serie de Clot d'Olsi-Alçamora, Serra del Montsec. **bai:** borde de articulación interno; **t:** transversario; **abt:** apófisis subtransversarial; **ac:** apófisis cardinal; **lcac:** lóbulo lateral de la apófisis cardinal; **leac:** lóbulo externo de la apófisis cardinal; **f:** foseta; **bae:** borde de articulación externo; **pm:** plataforma muscular lateral; **cv:** cavidad visceral; **cl:** cresta limbal; **li:** lóbulo interbraquial; **l:** limbo; **sm:** septo medio; **sl:** surco lofoforal; **lin:** lámina interbraquial; **as:** arista septal.

Lámina II

1-4 *Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp. 1-2: Paratipo Ejemplar JV-73: 23705. Santoniense, secuencia Vallcarga, de La Pedroneta (Serra del Montsec). 1: vista oblicua del interior de la valva dorsal. La ausencia de transversario permite observar la cavidad subtransversarial; 2: vista zenital del interior de la valva dorsal. Marcadas aristas interbraquiales. 3: Paratipo. Ejemplar JV-73:23622. Santoniense, secuencia Vallcarga, de La Pedroneta (Serra del Montsec). Vista externa de la concha, línea de articulación externa corta y recta, ausencia de pseudodeltidio bien desarrollado. 4: Ejemplar JV-73: 23707. Santonien-

se, secuencia Vallcarga, de La Pedroneta (Serra del Montsec). Vista oblicua del interior de la valva dorsal, falta el transversario y las aristas interbraquiales posteriores. 5 *Bosquetella* sp. Muñoz, 1990. Ejemplar JV-269: 23322. Campaniense superior-Maastrichtiense inferior de la serie de Sant Julià de Cerdanyola (Berga). Interior de la valva dorsal, mostrando un septo medio único y prominente. 6 *Thecidellina alabamensis* Cooper. Ejemplar 23911. Paleoceno de Clayton Fm. Henry County, Alabama (USA). Vista del interior de la valva dorsal, se observan las aristas y lóbulos interbraquiales. La barra equivale a 0,2 mm.



yacimiento de La Pedroneta, situado en el tramo 19 de la serie estratigráfica de Clot d'Olsi-Alçamora (Pons, 1977) y en el nivel G (Sa 2) de la serie estratigráfica simplificada del mismo nombre y descrita por Pascual, Pons y Vicens (1989). En ambas series dicho nivel es de edad Santoniense.

CONSIDERACIONES FILOGENÉTICAS Y CONCLUSIONES

Los diferentes modelos de relaciones filéticas que se han establecido para las formas de tecideas con el aparato monoseptal cerrado y simple, han ido variando en el tiempo a partir de los datos con los que se contaba en cada momento (Fig. 7). La mayor parte de ellos se basan eminentemente en criterios estratigráficos más que en valoraciones morfológicas o estructurales.

Backhaus (1959) no reconoció las formas monoseptales simples como especies diferentes, las consideró formas juveniles de especies poliseptales. Este autor siguió un esquema en el que solamente diferencia las formas con aparato ascendente abierto de las formas con aparato ascendente cerrado. El planteamiento de una evolución directa de las formas monoseptales simples jurásicas y neocomienses hacia las formas poliseptales del Cretácico Superior, impide la existencia de especies monoseptales durante esta época.

Smirnova y Pajaud (1968) relacionaron los géneros

monoseptales simples *Moorellina* y *Rioutlina* (de edad jurásica) con *Rioutlina* —posteriormente *Bosquetella*— (de edad neocretácica) y éstos con el género poliseptal *Thecidiopsis* (de edad Dano-Montiense). La línea filética concluye con el género monoseptal simple *Thecidellina* (de edad terciaria). Este modelo emparenta las especies monoseptales simples del Jurásico y del Cretácico Inferior con las especies poliseptales complejas del Cretácico Superior y éstas, a su vez, con las especies monoseptales simples del terciario. Este fenómeno se explica utilizando procesos de neotenia.

Smirnova (1969), estableció dos líneas filéticas. La primera formada por los géneros monoseptales simples: *Elliottina* (de edad jurásica), *Bifolium* (de edad neocomiense), dejando en su esquema un amplio espacio en blanco para significar la falta de material, y *Thecidellina* (de edad terciaria). La otra línea filética relaciona el género monoseptal simple *Moorellina* (de edad jurásica) con *Bosquetella* (de edad neocomiense).

Pajaud (1970), propuso un esquema en el que las formas poliseptales no aparecen a partir de la evolución de *Bifolium*, sino que lo hacen como una línea independiente que se segrega ya a partir de formas jurásicas. Los géneros *Bosquetella* y *Bifolium*, a diferencia del modelo de Smirnova (1969) no superan el neocomiense. Mantuvo, de todas formas, la relación entre las formas poliseptales del Cretácico Superior y las monoseptales terciarias.

Baker (1990 y 1991) propuso una relación filogenética entre los géneros *Rioutlina*, *Bifolium*, *Eothecidellina*

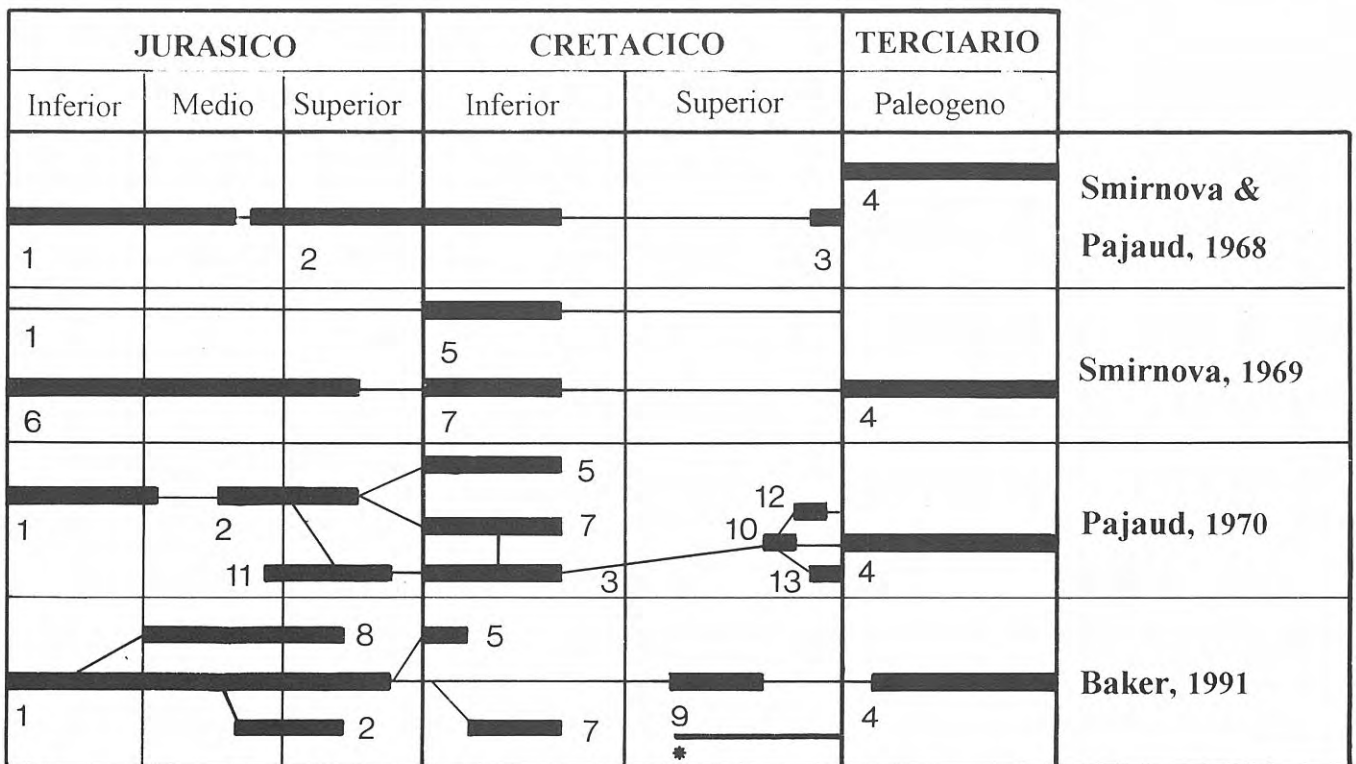


Figura 7. Esquema de síntesis de diferentes reconstrucciones filogenéticas establecidas para los géneros con aparato ascendente cerrado y monoseptal simple. Géneros monoseptales: 1: *Moorellina*; 2: *Rioutlina*; 4: *Thecidellina*; 5: *Bosquetella*; 6: *Elliottina*; 7: *Bifolium*; 8: *Enallothecidea*; 9: *Eothecidellina*. Géneros poliseptales que alguna vez se han asociado a la línea evolutiva de los géneros monoseptales: 3: *Thecidiopsis*; 10: *Backhausina*; 11: *Konstantia*; 12: *Parathecidea* y 13: *Thecidea*. *: *Mesoseptina* nov. gen.

y *Thecidellina*, modelo similar al ya enunciado por Smirnova (1969).

El descubrimiento de *Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp. confirma que las conchas monoseptales simples del Cretácico superior no tienen por qué ser conchas juveniles de especies poliseptales complejas. Es posible que el ejemplar de *Thecidiopsis (Parathecidea) schlutheri* (Lundgren, 1885 in Backhaus, 1959: lám. 6, fig. 3), citado como forma juvenil, pertenezca al nuevo género.

La nueva especie descrita aporta los datos necesarios para valorar, con mayor precisión, los modelos de Smirnova (1969) y Baker (1990 y 1991). La presencia de formas monoseptales simples en el Santoniense (*Mesoseptina minima* nov. gen. nov. sp.) y en el Campaniense-Maastrichtiense (*Bosquetella* sp. Muñoz, 1990), permite justificar la existencia de una línea filética común para las formas monoseptales simples que se extendería desde el Jurásico inferior al Terciario. No creemos necesario, por tanto, recurrir a la neotenia para emparentar las formas monoseptales jurásicas con las terciarias.

AGRADECIMIENTOS

El Dr. Vicens me ha facilitado los datos necesarios para la situación estratigráfica del yacimiento, ha colaborado en la recolección de las muestras y se ha interesado en la localización de nuevas conchas de thecidea fijas sobre la concha de rudistas. El Dr. Cooper tuvo la amabilidad de enviarme ejemplares de *Thecidellina alabamensis* Cooper, para comparar. El Dr. Pons ha tenido la paciencia de leer críticamente este manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Backhaus, E. 1959. Monographie der cretacischen Thecideidae (Brach.). *Mitteilungen aus dem Geologischen Staatsinstitut in Hamburg*, **28**, 5-90.
- Baker, P. G. 1984. New evidence of a spiriferide ancestor for the Thecideidina (Brachiopoda). *Palaeontology*, **27**, 857-866.
- Baker, P. G. 1990. The classification, origin and phylogeny of Thecideidina Brachiopods. *Palaeontology*, **33**, 175-191.
- Baker, P. G. 1991. Morfology and shell microstructure of Cretaceous Thecideidina Brachiopods and their bearing Thecideidina phylogeny. *Palaeontology*, **34**, 815-836.
- Baker, P. G. and Laurie, K. 1978. Revision of Aptian Thecideidina brachiopods of the Faringdon Sponge Gravels. *Palaeontology*, **21**, 550-570.
- Caus, E., Cornellà, A., Gallemí, J., Gili, E., Martínez, R. y Pons, J. M. 1981. Field Guide: Excursions to Coniacian-Maastrichtian of South Central Pyrenees. *Publicacions de Geologia, Universitat Autònoma de Barcelona*, **13**, 70 págs.
- Cooper, G. A. 1988. Some Tertiary Brachiopods of the East Coast of the United States. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, **64**, 45 págs.
- Elliott, G. F. 1948. Palingenesis in Thecidea (Brachiopoda). *Annals and Magazine of Natural History*, **12**, 1-30.
- Elliott, G. F. 1965. Thecideidina. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H* (Ed. Moore, R. C.). The University of Kansas Press & The Geological Society of America, Lawrence, 2, H857-H862.
- Morris, J. 1851. Paleontological notes. *Annals and Magazine of Natural History*, **2(8)**, 85-90.
- Muñoz, J. 1989. Thecideidina (Brachiopoda) del Santoniense de la Sierra del Montsec (Sudpirineo de Lleida). In: *V. Jornadas de Paleontología Resúmenes de Comunicaciones*. Institució Valenciana d'Estudis i Investigació y Servei de Publicacions de la Universitat de Valencia, 111.
- Muñoz, J. 1990. Microbraquiópodos del Campaniense-Maastrichtiense de los alrededores de Berga (Prepirineo, provincia de Barcelona). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geología)*, **85**, 55-81.
- Pajaud, D. 1970. Monographie des Thecidéés (Brachiopodes). *Mémoires de la Société Géologique de France*, **112**, 1-349.
- Pajaud, D. et Philip, J. 1969. Un biotope commun aux Rudistes et aux Thécidéés dans le Santonien de Provence. *Compte Rendu Sommaire de la Société Géologique de France*, 35-36.
- Pascual, O., Pons, J. M. and Vicens, E. 1989. Rudist horizons in the Montsec (South Central Pyrenees). In: *Cretaceous of the Western Tethys* (Ed. Wiedmann, J.). Proceedings 3rd International Cretaceous Symposium, Tubingen 1987, Stuttgart, 215-230.
- Pons, J. M. 1977. Estudio estratigráfico y paleontológico de los yacimientos de rudístidos del Cretácico superior del Prepirineo de la provincia de Lérida. *Publicaciones de Geología de la Universidad Autónoma de Barcelona*, **3**, 105 págs.
- Rudwick, M. J. S. 1970. *Living and fossil Brachiopods*. Hutchinson University Library, London, 199 págs.
- Simó, A. 1986. Carbonate platform depositional sequences. Upper Cretaceous, south-central Pyrenees (Spain). In: *The geological Evolution of the Pyrenees* (Banda, E. & Wickham, S. M., eds.). *Tectonophysics*, **129**, 205-231.
- Smirnova, T. N. 1969. Ontogeny and phylogeny of Early Cretaceous brachiopods of the suborder Thecideidina. *Paleontologicheskii Zhurnal*, **1**, 74-89 [en ruso].
- Smirnova, T. N. et Pajaud, D. 1968. Contribution à la connaissance des thecidéés (brachiopodes) du Crétacé d'Europe. *Bulletin de la Société Géologique de France* (7), **10**, 138-147.

Manuscrito recibido: 29 de noviembre, 1993
Manuscrito aceptado: 18 de abril, 1994