

Nota sobre *Terebratulinae* del Terciario de Europa y su relación con los representantes neógenos del sureste español

Diego A. García Ramos*†

* Asociación Cultural Paleontológica Murciana

† C/ Marín Sutullena s/n 30800 Lorca (Murcia)

E-mail: Lacazella@msn.com

García Ramos D.A. 2006.- Nota sobre *Terebratulinae* del Terciario de Europa y su relación con los representantes neógenos del sureste español. *Boletín de la Asociación Cultural Paleontológica Murciana*. 5, pp. 23-83, 8 pls.

ABSTRACT

A note on Tertiary *Terebratulinae* from Europe and their relation to the Neogene representatives from south-eastern Spain- This work deals with large tertiary terebratulas and other smaller taxa attributable to the subfamily *Terebratulinae* from Europe. The aim is to discuss from a historical point of view the various taxa, in order to pose the taxonomical and nomenclatural problems related to these. This is to make a better understanding of this fossil group possible, which would facilitate further investigation on taxonomy, paleobiogeography, and on palaeoecological and stratigraphical significance of the species.

We have referred to three faunal provinces of *Terebratulinae* in this note. Namely, the Occidental Province, in northern Europe, which is represented by species of *Pliothyryna* alone. The Oriental or Danubian Province, which situates at the area formerly occupied by the Central Paratethys. This province of *Terebratulinae* is composed of “*Terebratula*” s.l., *Terebratula* and *Pliothyryna*. To finish, we have referred to the Mediterranean Province, which includes the genera *Terebratula* and *Maltaia*. The faunal changes due to the Messinian Salinity Crisis are also discussed.

The taxonomical relationship among the three faunas are analysed. We propose an oriental origin of the taxa from the Mediterranean Province, taking into account certain morphological characters that link taxa from one and another province. We have also posed the hypothesis that *Leymerithyris* might be the ancestor of the taxa *Pliothyryna* and “*Terebratula*” *hoernesii* (Suess), both of which bear inner hinge plates.

The concepts on taxa composing each province are analysed without providing detailed taxonomic descriptions, leaving for future notes the taxonomical/ biometrical study. Some of the most important conclusions relating to taxa from the Mediterranean Province are the following: 1- *Terebratula sinuosa* is an objective synonym of *Terebratula terebratula* at the nomenclatural level, but we propose the junior synonym *Terebratula maugerii* to refer to a strongly plicated taxon of Miocene age, which is not conspecific with *Terebratula terebratula* from the Pliocene record of Andria, in our opinion. 2- *Terebratula ampulla*, in addition to older interpretations, is mainly considered as an uniplicate taxon, rarely secondarily sulcinate, which might be conspecific with the taxon from the Pliocene record of Andria. Hence both taxa must be investigated under this point of view. 3- We have found evidences that lead us to consider that the taxon named *Terebratula sinuosa* var. *pseudoscillae* Sacco 1902 is a valid species, which is common in strata of Miocene age. 4- The study of qualitative variation in samples of *Terebratula terebratula* from the Pliocene record of the Níjar Basin, in comparison with variation in samples from the Pliocene record of the environs of Águilas and Santa Pola, makes no more tenable including *T. calabra* in synonymy with *T. terebratula*, since nearly the whole sample of *T. calabra* is composed of sulcinate specimens. We have found no signs that the differences in variation be ecophenotypically controlled, but likely genotypically.

To finish, the taxon *Maltaia pajaudi* sp. nov. from the Lower Pliocene record of south-eastern Spain is proposed. The new species is described after study of various samples build up of numerous specimens. It displays a wide geographical distribution within the Neogene basins of the eastern part of the Betic Cordilleras. *Maltaia pajaudi* sp. nov. can mainly be distinguished from related taxa such as *Maltaia maltensis* Coop. and *Maltaia costae* (Seg.) in that many of the specimens in each sample of the new taxon bear a ventral sulcus, rather than a ventral plica or a smooth antero-ventral area; such a qualitative pattern being observed not to depend upon facies influence.

INTRODUCCIÓN

El estudio de las grandes terebrátulas neógenas ha captado la atención de los naturalistas desde hace siglos. Sin embargo, en la actualidad, todavía persiste la incertidumbre en torno a diversas cuestiones referentes a su taxonomía, su nomenclatura, su variabilidad, etc.

El hecho de que la mayoría de especies se erigieran en los siglos XVIII y XIX, implica que las definiciones originales de las distintas especies son insuficientes desde el punto de vista de la Sistemática actual. A este problema se añade la dificultad de revisar los diferentes taxones, dada la pérdida de la mayoría de los tipos que servían como referencia.

En un trabajo reciente, Lee & Brunton (1998) han erigido un neotipo de la especie tipo del género *Terebratula*, lo que permite evaluar las afinidades taxonómicas entre las numerosas especies definidas, y solucionar los problemas nomenclaturales existentes.

La presente nota no pretende ofrecer un estudio taxonómico detallado de las especies en cuestión, sino proponer una primera aproximación general que permita ubicar los representantes de *Terebratulinae* que se encuentran en los afloramientos neógenos del sureste español, dentro del contexto de las provincias faunísticas de Terciario europeo.

Breve reseña histórica sobre la evolución del conocimiento sobre grandes terebrátulas terciarias de Europa, de 1616 a 1944.

A continuación se presentan las principales obras y autores que configuran la historia del conocimiento de este grupo fósil. No se pretende exponer una lista exhaustiva, sino ofrecer un marco histórico que oriente al lector en las discusiones de los principales taxones. Por ello es que se han omitido algunas referencias menores que, sin embargo, se encuentran referenciadas en las monografías consultadas para la realización de esta nota. También se han omitido los importantes trabajos modernos realizados en la segunda mitad del siglo XX y principios del siglo XXI.

El conocimiento de este grupo de braquiópodos se inicia con la monografía del naturalista italiano Fabio Colonna, "*Purpura*", publicada en 1616, en la que figura y describe ejemplares de *Terebratula*, bajo las denominaciones pre-linneanas de *Concha Anomia*. A partir de la obra de Colonna, se publican nuevas monografías que hacen referencia a los ejemplares de *Terebratula* figurados en "*Purpura*"; por ejemplo, Major (1675) y Lister (1678) reproducen la figura del autor italiano.

En 1670 se publica la famosa obra de otro naturalista italiano, Agostino Scilla, titulada: "*La vana speculazione disingannata dal senso*", incluyendo figuras de grandes terebrátulas sicilianas en una de las láminas.

La primera vez que se hizo uso del nombre de *Terebratula* fue en 1699, en una obra del naturalista inglés Lhwyd, sin alusión a los ejemplares de Colonna, sino a ejemplares mal preservados de terebratúlidos ingleses. Más tarde, Klein (1753) reproduce de nuevo la figura que apareciera en "*Purpura*".

El siguiente gran paso se debe a Karl von Linneo o Linnaeus (1758), en cuyo volumen de “*Systema naturae*”, incluye de forma válida, en nomenclatura binómica, la especie *Anomia terebratula*. De ésta, ofrece una breve descripción, y hace nuevamente referencia a la figura de Colonna (1616) y de Klein (1753).

En 1789, Bruguière publica la “*Encyclopédie Méthodique*”, en la que incluye una figura de un ejemplar biplegado, que sería posteriormente referido por Brocchi (1814), como uno de los tipos de *Terebratula sinuosa*.

En 1803, el famoso antropólogo alemán Johann Friedrich Blumenbach publica una obra titulada “*Specimen Archaeologiae Telluris Terrarumque Inprimis Hannoveranarum*”, en la que figura y describe la clásica especie *Terebratulites grandis*.

En 1813, el naturalista alemán Baron von Schlotheim describe *Terebratulites giganteus* en su obra “*Beiträge zur Naturgeschichte der Versteinerungen...*”.

Unos años más tarde, en 1814, otro gran naturalista italiano, Giovanbattista Brocchi, publica la clásica obra “*Conchologia fossile subappennina*”, en la que define las especies *Anomia ampulla* (incluyendo una figura) y *Anomia sinuosa* (sin figura). Brocchi (1814) se refirió a la misma figura de Colonna que señalara Linnaeus (1758) como tipo de *Anomia terebratula*, como ejemplo de *Anomia sinuosa*. Esto implica la invalidez del nombre de “*sinuosa*”.

En 1817, el célebre ingeniero William Smith, describe brevemente la especie *Terebratula spondylodes*, en su famosa obra “*The stratigraphical system of organized fossils*”.

En 1819, Valenciennes in Lamarck, en el famoso tratado “*Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*”, define muy superficialmente la especie *Terebratula pedemontana*, sin incluir figuraciones.

En 1825, Desnoyers describe la especie *Terebratula perforata*, atribuyendo la autoría a DeFrance, quien nunca describió dicha especie aparentemente. Este autor no ofrece figuras de tal terebrátula, pero se refiere a una figura publicada por S. Dale, en 1730: “*The Natural History of the Sea Coast and Country about Harwich...*”. p.294, pl.XI, fig.9.



Fig.1- Lámina XVI en la que se figuran dos ejemplares de *Terebratula*; extraída de la obra de Agostino Scilla (1670)- “*La vana speculazione disingannata dal senso*”.

En 1827, el naturalista inglés James de Carle Sowerby describe la clásica especie *Terebratula variabilis* en el contexto de su gran obra “*The Mineral Conchology of Great Britain*”.

En 1835, el profesor alemán Heinrich Georg Bronn, agrupa en sinonimia de *Terebratula grandis* los diferentes nombres específicos aplicados a grandes terebrátulas terciarias conocidos en aquella época, y ofrece algunas figuras de “*Terebratula*”, una de las cuales representa el interior de una valva dorsal, en su obra “*Lethaea Geognostica*”.

En 1836, se publica “*Enumeratio molluscorum utriusque Siciliae*”, obra en la que Philippi incluye las especies *Terebratula ampulla* y *Terebratula grandis* en su lista de braquiópodos.

En 1837, otro paleontólogo inglés, Edward Charlesworth, describe y figura la especie *Terebratula maxima*.

En 1843, el paleontólogo belga P. H. Nyst, publica “*Description des Coquilles et de Polypiers fósiles des Terraines Tertiaires de la Belgique*”, donde incluye la descripción de *Terebratula sowerbyana*, justificando esta denominación como sustituta de *variabilis*, nombre empleado por Schlotheim en 1813 para definir un rinconélido del Lias.

En 1844, Philippi publica otra edición complementaria a su obra de 1836.

En 1847, el paleontólogo italiano G. Michelotti publica “*Déscription des fossiles des terrains miocènes de l'Italie septentrionale*” en la que incluye una descripción de *Terebratula ampulla*.

En 1850, el magnífico paleontólogo especialista en braquiópodos, Thomas Davidson, publica “*Notes on a Examination of Lamarck’s species of fossil Terebratulæ*”, despejando algunos interrogantes en torno a *Terebratula pedemontana* Valenciennes in Lamarck 1819, y figurando el ejemplar tipo.

En 1851, el italiano O. G. Costa publica “*Fauna del Regno di Napoli*”, describiendo y figurando *Terebratula grandis*.

En 1852, Davidson publica “*A Monograph of British Tertiary Brachiopoda*”, donde agrupa las diferentes especies del Plioceno inglés en sinonimia de *Terebratula grandis*.

En 1862, el paleontólogo francés Eudes-Deslongchamps figura un excelente braquidio de una especie miocena francesa, que dicho autor identifica como *Terebratula grandis*, en su obra “*Études critiques sur des Brachiopodes nouveaux on peu connus*”.

En 1864, Davidson publica “*Description of the Brachiopoda of the Maltese Islands*”, describiendo y figurando *Terebratula sinuosa*.

En 1865, el célebre paleontólogo italiano Giuseppe Seguenza, publica “*Paleontologia malacologica dei terreni terziarii del distretto di Messina, Classe Brachiopodi*”, en la que describe y figura *Terebratula ampulla*, *Terebratula grandis*, *Terebratula pedemontana* y *Terebratula sinuosa*.

En 1866, el profesor E. Suess, describe brevemente la famosa especie *Terebratula hoernesii*, sin presentar figuras, en su nota “*Untersuchungen über den Character der österreichischen Tertiärablagerungen*”.

En 1867, el paleontólogo alemán Von Könen publica “*Beitrag zur Kenntnis der Mollusken-Fauna des norddeutschen Tertiärgebirges*”, que constituye una importante nota en la que aporta nuevos datos sobre la auténtica *Terebratula grandis*, figurando dos ejemplares que muestran el braquidio.

En 1869, el paleontólogo P. Fischer define la especie *Terebratula manticula* del Mioceno francés, contando con un solo ejemplar.

En 1870, Davidson publica una de las obras clave en el entendimiento de este grupo, en la que revisa y reúne los datos conocidos hasta la fecha, discutiendo las especies más relevantes. Se trata de la monografía titulada “*On Italian Tertiary Brachiopoda*”. Este autor

hace referencia a especies de *Terebratula* procedentes de Córdoba y de Barcelona, en dicha monografía.

En 1871, Seguenza publica la siguiente obra clave relativa a terebrátulas neógenas, recopilando numerosos datos, describiendo, discutiendo y figurando las principales especies. Se titula: “*Studii paleontologici sui brachiopodi terziarii dell'Italia meridionale*”. Esta obra proporciona un avance significativo en el conocimiento del grupo, al contener las definiciones de *Terebratula calabra*, de *Terebratula costae* y de *Terebratula scillae*.

En 1874, Davidson publica “*On the Tertiary Brachiopoda of Belgium*”, en la que figura y discute la *Terebratula grandis*.

Ese mismo año, 1874, el paleontólogo inglés S. Wood publica “*Supplement to the Crag Mollusca, comprising Testacea from the Upper Tertiaries of the East of England*”, en la que se describen y figuran *Terebratula nobilissima* y *Terebratula grandis*.

En 1886, se publica la famosa obra dirigida por Ferdinand Fouqué, “*Mission d'Andalousie*”. En 1889, M. Bertrand & W. Kilian, como parte del mismo proyecto, cita las especies *Terebratula sinuosa*, *Terebratula sinuosa* var. *pedemontana* y *Terebratula ampulla* de diferentes localidades de la Cuenca Neógena de Granada.

En 1889, el paleontólogo Julius Dreger publica “*Die tertiären Brachiopoden des Wiener Beckens*”, nota de gran relevancia en la que redefine y figura la especie *Terebratula hoernesii*, y erige *Terebratula styriaca* y *Terebratula macrescens*.

En 1893, E. Vincent, en “*Contribuion à la paléontologie des terrains tertiaires de la Belgique: Brachiopodes*”, ofrece excelentes datos sobre *Terebratula variabilis* y *Terebratula grandis*.

En 1896, los paleontólogos Dautzenberg y Dollfuss dedican una nota breve a la especie *Terebratula perforata*, facilitando valiosas aclaraciones concernientes a esta denominación. Se titula “*Du nom a adopter pour la grande Térébratule du Pliocène Inférieur d'Anvers*”.

En 1900, el italiano B. Nelli, publica una nota titulada “*Fossili Miocenici dell'Appennino Aquilano*”, en la que describe y figura la especie *Terebratula sinuosa*.

En 1902, el paleontólogo Federico Sacco publica una de las obras clásicas más importantes sobre braquiópodos terciarios: “*I Brachiopodi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria*”. En ella se figuran varias especies del género *Terebratula*, una variedad de las cuales nosotros consideramos una especie válida en esta nota, la *Terebratula pseudoscillae* Sacco 1902.

En 1907, el paleontólogo inglés S.S. Buckman, publica “*Brachiopod Nomenclature: The Genotype of Terebratula*”, en la que redefine el genotipo de la especie *Terebratula terebratula* (Linnaeus 1758), figurando un ejemplar biplegado procedente de los depósitos pleistocenos de Monte Mario (Roma), considerando que es co-específico con el ejemplar figurado por Colonna (1616). Este neotipo es inválido porque no procede de la localidad tipo.

En 1908, S.S. Buckman dedica una nota breve a las especies del Plioceno de Inglaterra, pero no lleva a cabo avances significativos al no redefinir las especies ni al elegir lectotipos de alguna de ellas. Esta nota se titula “*Brachiopod Nomenclature: The Terebratulae of the Crag*”.

En 1913, el paleontólogo italiano R. Fabiani publica una excelente monografía sobre braquiópodos paleógenos del área de Venecia, en la que figura y describe la *Terebratula hoernesii*. Se titula “*I Brachiopodi del Terziario veneto*”.

En 1915, el paleontólogo húngaro S. Majer, publica “*Die Sedimentären Bildungen des Nördlichen Teiles vom Börzsönyer Gebirge*”, obra en que define la especie *Terebratula kemenczeiensis*.

En 1916, el paleontólogo catalán Faura Y Sans, M. publica una brevisima nota “*Contribución a la fauna Braquiopódica Astiense de Vilacolum, Provincia de Gerona*” en la que cita la existencia de *Terebratula* en Vilacolum.

En ese mismo año, 1916, el inglés J.W. Jackson publica “*Brachiopod Morphology: Notes and Comments on Dr. J.Allan Thomson's Papers*”. Aquí el autor se limita a describir el cardinalia de las especies del Plioceno inglés, comparando sus características con las de otros géneros conocidos en aquella época.

También en 1916, el inglés R.B. Newton publica “*On the Conchological features of the Lenham Sandstones of Kent, and their stratigraphical importance*”, nota que contiene figuras y descripción de *Terebratula perforata*.

En 1921, el paleontólogo Wilhelm Friedberg publica una nota en polaco titulada “*Les brachiopodes Miocènes de la Podolie Occidentale*”. En ella describe y figura excelentes ejemplos de *Terebratula cf. grandis*, incluyendo un braquidio.

Ese mismo año, 1921, el paleontólogo inglés A. Bell publica “*Notes on the Later Tertiary Invertebrata*”, nota en la que define la especie *Terebratula harmeri*, haciendo referencia a una de las figuras de Wood (1874).

En 1922, E. Vincent explica las razones por las que debería usarse la denominación *Terebratula perforata*, para referirse a *Terebratula variabilis* Sowerby 1829, en una nota titulada “*Quelques remarques sur des Brachiopodes tertiaires de la Belgique et description d'une espèce nouvelle d'Argyrotheca*”.

En 1923, el italiano G. Maugeri Patané publica una monografía excelente sobre braquiópodos pleistocenos de Sicilia, en la que figura un buen ejemplo de *Terebratula scillae*. La monografía se titula “*Brachiopodi post Pliocenici delle marne a briozoi dei dintorni di Augusta (Sicilia)*”.

En 1924, W. Friedberg publica “*Études sur le Miocène de la Pologne*”, en la que describe una terebrátula de gran tamaño, bajo el nombre de *Terebratula maxima* (non Charlesworth), cuyos caracteres internos son desconocidos.

En 1927, el excelente especialista en braquiópodos, Allan Thomson, publica una monografía clásica “*Brachiopod Morphology and Genera (Recent and Tertiary)*”, en la que incluye la especie *Terebratula terebratula* (Linnaeus), siguiendo el ejemplar de referencia de Buckman (1907), procedente de Monte Mario (Roma).

También en 1927, Friedberg publica una nota titulada “*Excursion dans les Faluns de la Touraine*”, en la que describe una especie del oeste de Francia bajo el nombre de *Terebratula perforata*.

En 1933, el paleontólogo Alfredo Boni publica una nota titulada, “*Fossili miocenici del Monte Vallassa*”, en la que erige la especie *Terebratula maugerii*. Esta nota es importante porque la especie en cuestión encaja con el taxón que Brocchi (1814) probablemente tenía en mente cuando definió la *Anomia sinuosa*. Para nosotros existen pocas dudas de que el ejemplar figurado por Colonna (1616, fig. 4), que Brocchi (1814) utiliza como referencia a *Anomia sinuosa*, es co-específico con *Terebratula maugerii*.

En 1934, el mismo autor, A. Boni, publica una monografía importante, “*Studi statistici sulle popolazioni fossili; Chlamys scabrella Lam. e Terebratula sinuosa Brocchi*”, en la que se estudia en detalle el concepto que el autor italiano tiene de *Terebratula sinuosa*. Para nosotros, en tal monografía se figuran tres especies de terebratúlidos: *Terebratula maugerii* = *Terebratula sinuosa*, *Terebratula pseudoscillae* y *Gryphus miocaenicus*.

En 1938, la investigadora inglesa Hellen Muir-Wood publica un estudio clásico de gran importancia para el entendimiento de las especies del Plioceno inglés. Además, erige la especie *Terebratula orfordensis*. Tal estudio se titula “*Notes on British Eocene and Pliocene Terebratulas*”.

En 1944, la investigadora húngara Ilona Meznerics publica una magnífica monografía “*Die Brachiopoden des Ungarischen Tertiärs*”, en la que describe y figura especies como *Terebratula hoernesi*, *Terebratula macrescens*, *Terebratula styriaca*, *Terebratula kemenczeiensis*, etc.

DISCUSIÓN SOBRE LAS PROVINCIAS FAUNÍSTICAS DE *TEREBRATULINAE* EN EUROPA

La composición taxonómica de las asociaciones y su distribución paleobiogeográfica muestran unas características propias distintivas que permiten definir provincias faunísticas de *Terebratulinae*. Esta diferenciación se explica por la existencia de barreras físicas que separaban las cuencas cenozoicas a las que pertenecen dichas asociaciones. Puede hablarse de una Provincia Occidental, constituida por la costa oriental de Gran Bretaña (Crag de Norfolk, Suffolk, Essex, etc.), el norte de Bélgica (zona de Antwerp), sur de Holanda, zona de Osnabrück en Alemania, y norte y oeste de Francia. Sólo se ha reconocido el género *Pliothyryna* Roy 1980, en la asociación. La especie más antigua, definida en el área de Osnabrück, es la *Pliothyryna grandis* (Blumenbach 1803), del Oligoceno.

En la zona de Bélgica, se sabe de la existencia del género *Pliothyryna* en el Mioceno. La especie típica del registro Plioceno de la zona de Antwerp es la *Pliothyryna sowerbyana* (Nyst 1843).

En el Crag inglés, a falta de una revisión taxonómica de las diferentes especies definidas en esta zona, parece existir una mayor diversidad de especies de *Pliothyryna*, tal vez explicable por episodios de especiación simpátrica.

Por otro lado, se puede definir una Provincia Oriental o Provincia Danubiana, integrada por las cuencas neógenas del este de Polonia, Eslovaquia, Hungría, Rumanía, Austria, Ucrania, etc. Estas cuencas fueron ocupadas, durante el Cenozoico, por el antiguo Paratethys. Su asociación de *Terebratulinae* parece componerse de, al menos, tres géneros. Uno de ellos es *Pliothyryna*, cuya existencia ha sido demostrada por Friedberg (1921). Este autor describe ejemplares de la zona de la Podolia occidental, de edad Mioceno, que identifica como *Terebratula* cf. *grandis*, los cuales, a juzgar por las características del braquidio figurado, pertenecen sin lugar a dudas al género *Pliothyryna*.

Otro de ellos es *Terebratula* Mueller 1776, representado, a nuestro juicio, por las especies *Terebratula styriaca* Dreger 1889, *Terebratula macrescens* Dreger 1889 y *Terebratula kemenczeiensis* Majer 1915. Kudrin (1958, 1961) identifica la *Terebratula grandis* Blum. y erige otra nueva especie, *Terebratula makridini* Kudrin 1958. A falta de una revisión taxonómica adecuada de estas especies, nosotros pensamos que los taxones de edad Tortoniense de la Podolia (Ucrania) estudiados por Kudrin (1958, 1961) y Guridov (1961), encajan en la especie *Terebratula macrescens* Dreger 1889. La otra especie, *Terebratula styriaca* Dreg., parece tener una distribución más restringida. Esta especie existió, seguramente, en las cuencas de Austria, de Hungría y de Polonia, donde es perfectamente conocida. El otro género queda representado por la otra especie propia de la asociación: la "*Terebratula*" *hoernesii* (Suess *in lit.* 1866) Dreger 1889. A juzgar por la descripción de Suess (1866), quien indica un desarrollo peculiar del cardinalia y un fuerte plegamiento en las valvas, todo parece indicar que Dreger (1889) identificó correctamente la especie. Considerando el fuerte desarrollo de placas cardinales internas en esta especie, y la orientación oblicua de las lamelas de crecimiento en las mismas (exactamente igual que en *Pliothyryna*), su inclusión en el género *Terebratula* Mueller 1776 resultaría forzada, aunque las poblaciones de todas las especies de *Terebratula* estudiadas por nosotros contienen ejemplares con desarrollo de placas cardinales internas o estructuras relictas relacionadas, que varía desde nulo a incipiente, hasta bien definido. Estas estructuras en *Terebratula* recuerdan a las placas cardinales internas fasciculadas propias de, por ejemplo, *Boubethyris* y *Leymerithyris*.

Por último, cabe hablar de una Provincia Mediterránea, que comprende los afloramientos del norte de África, el sur, sureste y este de España, el sureste de Francia, toda Italia, Grecia, etc., y que quedaría representada por los géneros *Terebratula* Mueller *Maltaia*

Cooper. La Crisis de Salinidad del Messiniense constituye un episodio muy significativo en cuanto a la composición taxonómica de las asociaciones de la Provincia Mediterránea, implicando un antes y un después en sus características. Dos especies dominantes se conocen desde el Mioceno Inferior: la *Terebratula maugerii* Boni 1933 = *Terebratula sinuosa* Brocchi 1814 y la *Terebratula pseudoscillae* 1902 =? *Terebratula manticula* Fischer 1869, que muestran una estabilidad morfológica considerable hasta una nueva radiación simpátrica que probablemente acaece durante el Tortoniense. Esta radiación se manifiesta en la aparición de formas bien explicables por heterocronías de crecimiento, como *Terebratula terebratula* (Linnaeus 1758) sensu Lee et al. (2001) =? *Terebratula ampulla* (Brocchi 1814), *Terebratula calabra* Seguenza 1871 = *Terebratula terebratula* sensu Pajaud (1976, 1977), *Maltaia costae* (Seguenza 1871) y *Maltaia maltensis* Cooper 1983. La Crisis de Salinidad del Mediterráneo provoca la extinción de la mayoría de los taxones dominantes durante el Mioceno. Sin embargo, algunos de estos taxones consiguen sobrevivir en áreas de refugio como las que existieron en las cuencas marginales del sureste español. En las Cuencas Neógenas de Granada y de Guadix existen poblaciones de taxones que muestran características de transición entre *T. pseudoscillae* Sacc. y *T. calabra* Seg.. En el registro pre-evaporítico Messiniense de la Cuenca de Sorbas (Almería), ver Videt & Néraudeau (2002), existen poblaciones de *Terebratula calabra* Seg., cuya variabilidad morfológica coincide en gran medida con la de las poblaciones del Plioceno Inferior de Águilas (Murcia) y de Santa Pola (Alicante). Este puede considerarse un buen ejemplo de la supervivencia de *Terebratulinae* en refugios ecológicos. Por otro lado, la presión ecológica tan fuerte que supone la Crisis de Salinidad y posteriormente la re-inundación pliocena, desencadena la proliferación de formas minoritarias del Mioceno Superior y la aparición de otras totalmente nuevas en el Plioceno Inferior, que de nuevo reflejan procesos de heterocronías de crecimiento. En este sentido, las especies *Terebratula terebratula* (Linnaeus) sensu Lee et al. (2001) = ? *Terebratula ampulla* (Brocchi 1814) y *Maltaia pajaudi* sp. nov., constituyen buenos ejemplos. Probablemente, durante el Plioceno se desarrolla otra especie de características muy afines a la especie *Terebratula ampulla* (Brocc.), a saber, la *Terebratula scillae* Seg.. En los yacimientos pliocenos de la zona de Asti (Italia), existen grandes terebrátulas uniplegadas que pueden alcanzar los 8 cm de longitud. Nosotros optamos por referirnos a dicho taxón como *Terebratula* aff. *scillae*. La auténtica *Terebratula scillae* Seg. debió verse desplazada por alguna razón hacia el sur ya en el Plioceno, de forma que llegó a ser muy abundante durante el Pleistoceno en Italia meridional. Posteriormente, el progresivo cambio climático que daba paso a un periodo glacial, traería consigo las extinciones de las especies biplegadas (*T. calabra*, *M. pajaudi*) primero (ambiente sublitoral), y de las especies uniplegadas (*T. terebratula*, *T. scillae*) después (ambiente circalitoral). La extinción de *Terebratula ampulla* =? *T. terebratula* sensu Lee et al., tuvo lugar durante el Pleistoceno, véase Borghi (2001). Esta opinión se ve reforzada por la existencia de *Terebratula ampulla* en los depósitos del Pleistoceno de Monte Mario (Roma) y en los de la isla de Milos y del Peloponeso (Grecia), ver Malz & Jellinek (1984).

AFINIDAD ENTRE TAXONES DE DIFERENTES PROVINCIAS

Los diferentes taxones reconocidos en las tres provincias muestran algunos caracteres morfológicos atávicos controlados genéticamente, que permiten reconocer afinidad filogenética entre éstos. En el caso en cuestión, planteamos que la existencia de placas cardinales internas de variable desarrollo en diferentes especies de *Terebratula* pertenecientes a la Provincia Mediterránea y a la Provincia Danubiana, sugieren la existencia de un ancestro paleógeno que los relaciona con el género *Pliothyryna* (con placas cardinales internas bien desarrolladas) de la Provincia Occidental. Distintos autores niegan la existencia de placas cardinales internas en el género *Terebratula* Mueller, como por ejemplo, Cooper

(1983). Sin embargo, un muestreo suficientemente significativo de ejemplares de diferentes especies de *Terebratula*, así como una revisión detallada de la literatura, permite reconocer la existencia de estas estructuras en bastantes ejemplares de una población determinada. En este sentido, nosotros coincidimos con la opinión de W. Barczyk & P. Barczyk (1977), y P. Barczyk & W. Barczyk (1990), quienes demuestran la existencia de placas cardinales internas incipientes en *T. styriaca* Dreg. En este sentido, una de las afinidades más significativas que vale la pena comentar aquí es la existente entre la especie "*Terebratula*" *hoernesii* (Suess) y la especie *Terebratula maugeri* Boni = *T. sinuosa* (Brocc.). Estas dos especies son homeomorfos casi exactos, y muestran una similitud de caracteres internos considerable. En el trabajo de Dreger (1889), se proporcionan figuras del interior de algunas valvas dorsales que muestran el cardinalia, portando placas cardinales internas fuertemente desarrolladas. En nuestras investigaciones, hemos podido comprobar la existencia de placas cardinales internas en ejemplares tortonienses de *Terebratula maugeri* procedentes de la Cuenca del Bajo Segura, de la Cuenca de Murcia y del Campo de Cartagena, ver figs.41-42, lám. VIII. Otra prueba de ello es el ejemplar mioceno descrito y figurado por Cooper (1983), procedente de Argelia, al que se refirió (pág. 244) como "Tertiary Genus and Species Undetermined", y el cual muestra un braquidio cuyo cardinalia lleva placas cardinales internas. Nosotros lo atribuimos a *Terebratula maugeri* Boni 1933. La única diferencia importante que puede señalarse entre estas dos especies, es el mayor grado de desarrollo de las placas cardinales internas de *hoernesii*.

Esta misma analogía puede establecerse entre las formas poco plegadas de *Terebratula macrescens* Dreg. y *Terebratula pseudoscillae* Sacc..

Estos claros ejemplos de afinidad, manifestada por la existencia de caracteres atávicos en estas especies que las relacionan filogenéticamente entre sí, nos llevan a proponer un origen oriental de los taxones miocenos de la Provincia Mediterránea. Todo ello podría explicarse considerando la existencia de corredores marinos que conectasen el Paratethys Central con la Cuenca Mediterránea, probablemente durante el Oligoceno. Considerando las reconstrucciones paleogeográficas de la Cuenca Mediterránea durante el Oligoceno, tales corredores debieron existir, tal vez, por la zona de los Alpes, en lo que hoy día es la Cuenca de Viena.

Por otro lado, la existencia en la Podolia occidental del género *Pliothyryna*, según puede comprobarse en el trabajo de Friedberg (1921), implica la interrelación en un momento dado, entre la fauna típica de la Provincia Occidental, y de la Provincia Danubiana.

NOTA SOBRE VARIABILIDAD MORFOLÓGICA EN *TEREBRATULINAE*

Las especies de *Terebratulinae* son muy próximas entre sí, y además, muy variables, de forma que la literatura refleja numerosos casos de confusión. Teniendo en cuenta los límites que el registro fósil impone a la hora de diferenciar las especies, inevitablemente hemos de aplicar el concepto de paleoespecie. Sin embargo, han de considerarse algunos aspectos que faciliten una mejor comprensión de la variabilidad de los taxones en cuestión, pretendiendo evitar una diferenciación excesiva (llegando a considerar morfotipos como especies diferentes) o todo lo contrario, agrupar diferentes especies bajo una única denominación. Estudios como los de Lüter (2001) basados en ADN, centrados en especies de *Terebratulina*, demuestran que existen especies co-genéricas cuyas características externas e internas son prácticamente iguales.

La variabilidad cuantitativa de las especies de *Terebratulinae* es muy alta, y se superpone considerablemente entre especies, de forma que la evaluación de la variabilidad cualitativa y de la ontogenia, así como la relación entre la morfología de los taxones y las condiciones paleoecológicas que se puedan inferir de las facies, parecen ser las herramientas

más efectivas a la hora de decidir la validez de estas especies. En este sentido, resulta muy llamativo el caso de *Terebratula maugerii* Boni. Su distribución paleoambiental varía desde sublitoral (infralitoral y circalitoral, en yacimientos del sureste español) a batial superior, véase Ruggiero (1994). Su distribución estratigráfica abarca desde el Mioceno Inferior (Burdigaliense? de Jumilla, Murcia) hasta el Messiniense de Córdoba y de Menorca, véase Llompart & Calzada (1982). Sin embargo, no parece existir un control estratigráfico o paleoecológico de su morfología externa según nuestras observaciones. De hecho, los distintos ejemplares muestran exactamente la misma variabilidad cualitativa (plegamiento muy fuerte desde estadios muy tempranos), independientemente del tiempo y del espacio. Tan sólo surgen formas pedogenéticas como *Maltaia costae*, a partir de *T. maugerii*, en el Tortoniense. Esto sugiere, sin que se pretenda generalizar, que pueden existir casos en los que el control genético de la morfología en una especie sea mucho más significativo que el control paleoecológico o estratigráfico. Tal vez, como consecuencia de la ausencia de barreras físicas o ecológicas que aislen las poblaciones, distorsionando el patrón genético de una especie dada. La radiación de *Terebratulinae* del Mioceno Superior se puede explicar teniendo en cuenta los episodios de inestabilidad que empiezan a generarse en el Tortoniense, y que alcanzan su máximo desarrollo en el Messiniense.

Por otro lado, asumiendo la existencia de un ancestro común de las especies de la Provincia Mediterránea y de la Provincia Danubiana, cabe considerar fenómenos de convergencia morfológica como se observa en los casos de *Terebratula styriaca* Dreg. y *Maltaia maltensis* Coop., sin que su morfología similar implique, evidentemente, su condición co-específica.

TEREBRATULINAE DE LA PROVINCIA OCCIDENTAL

Como se ha comentado anteriormente, actualmente sabemos que esta provincia está representada por un único género de *Terebratulinae*: el género *Pliothyryna* Roy 1980. Este género se distingue de *Terebratula* Mueller 1776, principalmente, en la posesión de placas cardinales internas bien desarrolladas. También se ha comentado, que la especie más antigua del género y la más prolífica en las listas paleontológicas es *Terebratulites grandis* = *Pliothyryna grandis* (Blumenbach 1803). Del buen conocimiento taxonómico de la especie alemana depende la adecuada evaluación de los nombres que se han utilizado en Inglaterra y en Bélgica, desde el punto de vista de la Sistemática actual. Por ello es que una revisión de la especie sea imperiosamente necesaria. Todas las especies del género muestran un fuerte parecido morfológico, por lo que muchos autores como Davidson (1852) o Seguenza (1871) han considerado los diversos nombres ingleses como sinónimos o meras variaciones de *T. grandis*.



Fig.2- *Terebratulites grandis* Blumenbach 1803 = *Pliothyryna grandis* (Blum.). Dibujo original de la especie extraído de la obra “*Specimen Archaeologiae Telluris Terrarumque Imprimis Hannoveranarum*”.

La figura original de Blumenbach (1803) representa, en vista dorsal, una terebrátula grande, de contorno ovalado, con numerosas y apretadas estrías de crecimiento. La sínfisis se encuentra oculta. El umbo queda truncado por un foramen de gran tamaño, marginado, probablemente erecto. Las áreas son redondeadas y mal definidas. Las estrías de crecimiento denotan un desarrollo ontogénico en el que individuo permanece rectimarginado hasta estadios de desarrollo tardíos. Sólo aparece una uniplicación trapezoidal, relativamente estrecha, en el cuarto anterior de la concha. Las leves ondulaciones de las últimas estrías sugieren que, tal vez, el ejemplar fuera levemente episurcado. La profundidad de las sombras laterales del ejemplar dibujado nos da un indicio del grado de convexidad del mismo.

Blumenbach (1803) señala que la especie fue recogida cerca de Osnabrück. Más tarde, Von Könen (1867) facilita nuevos y valiosos datos sobre la auténtica "*Terebratula*" *grandis*. Este último autor indica que sus ejemplares más grandes pueden alcanzar los 70 mm de longitud y los 55 mm de anchura. Indica también que existe en los sedimentos de Oligoceno Inferior de Lattorf, Helmstädt, en las cercanías de Bünde, o en el Oligoceno Superior de Astrup y Doberg, cerca de Bünde, por ejemplo. Von Könen (1867) contribuye meritoriamente dando a conocer el braquidio de la auténtica especie, para facilitar las comparaciones con formas afines o parecidas descritas en la literatura. Las figuras 1a, b y c de la Tafel XIV, muestran braquidios con placas cardinales internas bien desarrolladas, procesos crurales delgados y doblados internamente, de forma suave, hacia la parte anterior. La arcada es estrecha, relativamente alta y convexa, sin puente horizontal. Las puntas crurales, bien definidas, no adquieren un desarrollo exagerado, en relación a otras especies de *Terebratulinae*. Estas características demuestran su pertenencia a *Pliothyryna*.

En su magnífico estudio sobre el braquidio, Cooper (1983) aporta nuevos datos y observaciones sobre la especie alemana. En concreto, figura dos hipotipos del Oligoceno superior de Doberg y de Bünde. El hipotipo USNM 550907a muestra el braquidio, cuyas características concuerdan perfectamente con las de la especie tipo, *Pliothyryna sowerbyana* (Nyst), ante la similitud de las placas cardinales, procesos crurales, arcada, etc. Por otro lado, el hipotipo USNM 550906a, posee todas las características cualitativas que se han advertido en la figura original de Blumenbach (1803). Por ejemplo, el foramen de bordes fuertes, marginado, la sínfisis cóncava, casi oculta. Las áreas redondeadas, mal definidas. El pliegue dorsal trapezoidal en el cuarto anterior de la concha, etc. Sólo se diferencia del ejemplar de Blumenbach (1803) en su ápice suberecto y su contorno más elongado, con una relación A/L menor y la máxima anchura en posición más anterior. Las dos últimas diferencias son de tipo cuantitativo. Además, según la variabilidad de las especies de *Terebratulinae* estudiadas por nosotros, estas características constituyen un criterio de escasa utilidad discriminatoria.

En el Museo de Wiesbaden se encuentra un ejemplar de *Pliothyryna grandis* (Blum.), del Oligoceno Superior de las cercanías de Osnabrück, que nuevamente posee estas características.

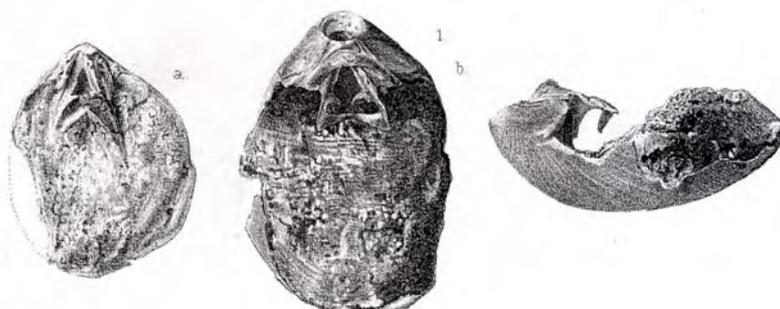


Fig.3- Ejemplares de la especie *Pliothyryna grandis* (Blum.) mostrando el braquidio. Pertenecen al Oligoceno superior de Astrup y de Bünde. Reproducción de las figuras originales de Von Könen (1867)- "*Beitrag zur Kenntnis der Mollusken-Fauna des norddeutschen Tertiärgebirges*".

Un aspecto interesante que cabe remarcar, es la evolución ontogénica que queda de manifiesto en los tres ejemplares considerados atendiendo a las estrías de crecimiento. El contorno de las estrías muestra que los ejemplares juveniles son anchos y circulares, de forma que la razón A/L tiene una evolución decreciente en el curso de la ontogénesis, y cuya intensidad en dicha evolución, varía de un individuo a otro cualesquiera que sean las causas. Los tres ejemplares muestran que existe un rango de variación cuantitativa en los adultos desde formas relativamente anchas, como el ejemplar figurado por Blumenbach (1803), hasta formas elongadas como el ejemplar figurado por Cooper (1983), pasando por ejemplares de transición, como aquél que se guarda en el Museo de Wiesbaden. Este hecho resta significado a las diferencias que encuentra Muir-Wood (1938) entre la especie alemana y las especies de Inglaterra. Muir-Wood (1938) lleva a cabo una labor valiosísima para el entendimiento de las especies del Plioceno inglés, pero no documenta con suficientes imágenes las sutiles diferencias, principalmente de tipo cuantitativo, que encuentra entre algunas de ellas.

La denominación más antigua que se ha aplicado a representantes de *Pliothyryna* del Crag inglés es *Terebratula spondylodes* Smith 1917. El ingeniero inglés aportó una descripción insuficiente que reproduce de forma completa Muir-Wood (1938). Además, indica que procede de las localidades de Foxhole, Newborn y Aldborough. El problema es que el autor no figuró ningún ejemplar y no se ha llevado a cabo ningún intento por redefinir la especie. Por ello es que la denominación *spondylodes* es un *nomem dubium*. Buckman (1908) sugiere que el nombre se habría de aplicar a una especie de gran tamaño y forma ovalada del Coralline Crag, pero no ofrece ninguna figura, ver Muir-Wood (1938). Vincent (1922), siguiendo la advertencia de Buckman (1908), opta por denominar a la especie del Plioceno belga bajo el nombre de *Terebratula spondylodes*, en sustitución del nombre que previamente había utilizado Dautzenberg & Dollfuss (1896), *Terebratula perforata*.

La especie *Terebratula perforata* Desnoyers 1825, fue adecuadamente discutida por Muir-Wood (1938), por lo que, con fines divulgativos, repetiremos algunas de sus observaciones y datos. Desnoyers (1825) atribuyó la autoría de la especie a DeFrance, quien nunca la describió. Desnoyers basó su descripción en la figura de Dale in Taylor (1730), pl.XI, fig.9, que representa una terebrátula de tamaño próximo a los 50 mm, de contorno circular, umbo prominente, poco convexa, con estrías de crecimiento bien marcadas, sin plegamiento de las valvas y con el foramen pequeño y circular. Muir-Wood (1938) indica que el material de Dale procede de Harwich, Essex, y señala que existen formas muy similares en el Red Crag de Felixstowe, cerca de Harwich. Según Muir-Wood (1938), las figuras de Newton (1916) de ejemplares procedentes de las Lenham Beds en Kent, poseen las características de los ejemplares de Felixstowe preservados en el British Museum.

Dautzenberg & Dollfuss (1896) señalan que Desnoyers (1825), aunque se basa en una figura de Dale (1730), aplica el nombre de *perforata* a un taxón del Plioceno de Cotentin, en Normandía, concretamente de Saint Georges de Bohon y Gourbesville. El mismo Desnoyers (1829) vuelve a identificar la especie en cuestión, en los depósitos neógenos de la Cuenca de París. Varios autores, entre los que se encuentra Deslongchamps (1862), indican la existencia de un taxón mioceno de la zona de Nantes, en Maine-et Loire, que unos han identificado como *T. grandis* y otros como *T. perforata*. Dautzenberg & Dollfuss (1896) opinan que las formas del Mioceno de la Cuenca de París examinadas en la Escuela de Minas, y que proceden de Chazé-Henry, de Noillant, de la Gresille cerca de Doué, etc. y la forma del Plioceno de Cotentin, son taxones diferentes, y que el taxón del Plioceno de Cotentin es equivalente a las formas del Crag inglés. Friedberg (1927) también figuró un ejemplar del Mioceno de Noellet, Maine-et-Loire. Nosotros hemos podido observar fotografías de dos valvas ventrales y de un ejemplar completo, procedentes de esta zona de Francia (desafortunadamente, no hemos podido obtener ningún dato sobre el cardinalia de este taxón, al no haber observado ninguna valva dorsal). Una valva ventral procede de Doué-la-Fontaine,

de edad Serravalliense. Ésta posee el foramen de pequeño tamaño en comparación con las especies del Plioceno inglés y belga. Además, está fuertemente labiado, y la sínfisis es corta y cóncava (estos caracteres recuerdan la fig.9 de pag. 172 en Muir-Wood, 1938, representando el umbo de *T. variabilis*). Las estrías de crecimiento denotan una variación ontogénica del contorno desde estadios subcirculares, a estadios subpentagonal redondeados o subromboidales. La otra, de edad miocena, procede de Maine-et-Loire, y posee contorno subcircular, casi oval. Sin embargo, llama la atención en esta valva, la existencia de un pliegue ventral poco destacado, en la zona anterior, que sugiere la existencia de la condición sulciplegada de cierto desarrollo, en el rango de variación cualitativa del taxón. El ejemplar completo, de edad Mioceno, pertenece a la Colección H. Stapf, procede de Doué-la-Fontaine, y se guarda en el Museo de Nierstein. Este ejemplar alcanza una longitud de 60 mm, posee su mitad anterior un contorno subcircular en vista dorsal, y la mitad posterior de la concha adquiere una forma relativamente triangular debido a la forma del umbo. La comisura frontal parece recta, aunque se aprecian dos surcos dorsales incipientes en posición lateral que definen una suave uniplicación. La valva dorsal lleva algunas estrías de crecimiento de contorno subcircular. La sínfisis es corta, cóncava y casi oculta. El foramen es algo marginado, no labiado, mesotirido, y el ápice es suberecto. El collar peduncular tiene una posición relativamente interna dentro del umbo.

La observación de los tres ejemplares nuevamente nos lleva a conceder una importancia relativa a las características del contorno en este grupo de especies, cualitativamente muy parecido, y cuantitativamente similar en su rango de variación.

Sin embargo, nosotros coincidimos con la opinión de Dautzenberg & Dollfuss (1896), a pesar de la falta de datos y el desconocimiento de la variabilidad de dicho taxón, de que esta especie miocena francesa podría ser diferente a las especies del Plioceno inglés y belga; y ha de ser revisada. En caso de confirmarse su diferenciación de otras especies del Neógeno inglés y belga, dicho taxón requeriría un nuevo nombre.

Tab. 1.-Caracteres generales de las especies del Plioceno inglés, basado en las diagnosis de Muir-Wood (1938).

Caracteres generales	<i>perforata</i>	<i>variabilis</i>	<i>maxima</i>	<i>harmeri</i>	<i>orfordensis</i>
Dimensiones (en mm)	L.55, A.45, E.28	L.50, A.35, E.27	L.100, A.75, E.52	L.30, A.19, E.15	L.70, A.50, E.37
Contorno	Oval-elongado a subcircular	Oval-elongado	Oval-elongado a subcircular	Elíptico-elongado	Oval-elongado
Comisura anterior	Incipientemente sulciplegada	Uniplegada a incipientemente sulciplegada	Uniplegada a incipientemente sulciplegada	Rectimarginada a incipientemente uniplegada	Sulciplegada
Umbo	Corto, erecto	Macizo, erecto a suberecto	Erecto a suberecto	Erecto	Erecto
Foramen	Circular, pequeño, marginado, mesotirido a permesotirido	Grande, marginado o labiado, permesotirido	Grande, marginado, permesotirido	Grande, permesotirido	Grande, marginado, mesotirido
Crestas Apicales	-----	Mal definidas (<i>obscure</i>)	Mal definidas (<i>obscure</i>)	Mal definidas (<i>obscure</i>)	Redondeadas

Otra denominación de uso común en la literatura es *Terebratula variabilis* J.C.Sowerby 1827. Sowerby se refiere a conchas circulares u ovaladas, convexas, con el umbo prominente, etc. Por otro lado, no indica ninguna localidad en concreto, por lo que algunos autores han supuesto que proceden del Coralline Crag. Buckman (1908) seleccionó como lectotipo la figura 2 de la lámina 576 del “*Mineral Conchology*” de J.C. Sowerby, pero este ejemplar se supone perdido. Muir-Wood (1938) describe detalladamente el concepto que tenía de la especie, pero al compararla con otras se refiere a diferencias sutiles que, actualmente, habrían de demostrarse comparando la variabilidad con una cantidad suficiente

de ejemplares de poblaciones de cada especie. Según la autora inglesa, la especie en cuestión es una terebrátula de unos 50 mm de longitud y 35 mm de anchura, de contorno oval-elongado, de umbo macizo, erecto a suberecto, con un foramen grande y marginado o labiado, permesotírido, y con la valva dorsal portando un pliegue dorsal que puede devenir levemente sulciplegado en la comisura anterior.

Por lo general, los paleontólogos belgas han identificado las grandes terebrátulas del Plioceno de la zona del norte de Bélgica como *Terebratula variabilis* Sow. Nyst (1843) expuso que tal denominación había sido empleada por Schlotheim (1813) para definir un rinconélido del Lias, *Terebratulites variabilis* Schl. = *Cirpa variabilis* (Schl.), y propone sustituir dicho nombre por *sowerbyana*. Vincent (1893) vuelve a utilizar el nombre propuesto por Sowerby, en una nota interesante en la que se refiere al taxón mioceno del Oeste de Francia, y compara las formas del Plioceno belga e inglés con ejemplares de *Terebratula grandis* Blum. procedentes de Bünde, señalando un aspecto importante, pero que nosotros no podemos evaluar aquí. A saber, el hecho de que los campos musculares de la valva dorsal en la especie alemana y en la de las especies del Crag tienen una distribución relativa diferente. Nosotros opinamos que este posible hecho se debería estudiar utilizando un número significativo de ejemplares. En caso de que tal característica fuese generalizable a nivel de poblaciones, podría constituir un criterio discriminatorio válido para la diferenciación a nivel específico de estos taxones.

Dautzenberg & Dollfuss (1896), tomando como punto de partida las conclusiones de Vincent (1893), de que *Terebratula grandis* Blum. es un taxón diferente al del Plioceno de Bélgica, adoptan la denominación de *perforata*. Estos autores explican que el nombre de *variabilis* no es válido por las razones esgrimidas por Nyst (1843), aunque indican que la corrección de Nyst (1843) es desafortunada porque el nombre de *sowerbyana* había sido empleado por DeFrance (1828) para definir una especie diferente. Por ello que utilizan el nombre de *perforata*. Roy (1980), que erige el género *Pliothyryna* usando como especie tipo la *Terebratula sowerbyana* Nyst, señala que el nombre es válido porque DeFrance (1828) utiliza (p.165) la denominación de *Terebratula? sowerbyi*.

Charlesworth (1837) introdujo otra especie del Crag en la literatura; la *Terebratula maxima*, conocida por ser la especie de terebrátulido más grande que se ha descrito, junto con *Tropeothyris immanis* (Smirnova 1975) [non Zeuschner 1857], del Titónico de Inwald, pudiendo ambas alcanzar los 100 mm de longitud.

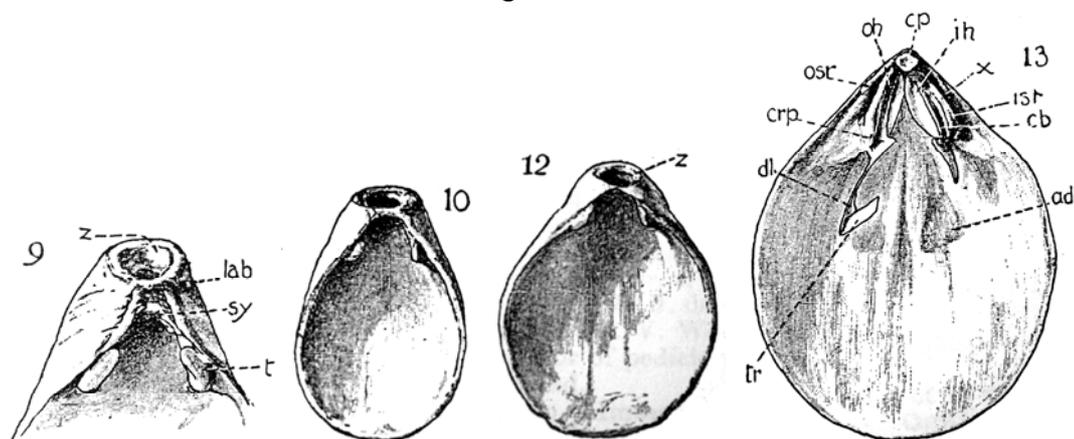


Fig.4-Reproducción de algunas figuras de la página 172, de la nota de Muir-Wood (1938)- "Notes on British Eocene and Pliocene Terebratulas". Fig.4.9.- *Terebratula variabilis* J.C. Sowerby. Red Crag. Waldringfield, Suffolk. B.M. [BB. 3180]. Fig.4.10.- *Terebratula variabilis* J.C. Sowerby. Red Crag. Waldringfield, Suffolk. S.V. Wood Coll. B.M. [BB. 3052]. Fig.4.12.-*Terebratula perforata* Desnoyers. Red Crag, Felixstowe, Suffolk. B.M. [BB.3478]. Fig.4.13.- *Terebratula variabilis* J.C. Sowerby. Red Crag. Waldringfield, Suffolk. B.M.[BB. 3180].

Charlesworth (1837) ofrece excelentes figuras del taxón, y considera que los ejemplares de *T. variabilis* figurados por Sowerby (1827) son individuos juveniles de la especie *maxima*. Señala también que los juveniles se diferencian de los adultos en el desarrollo de un pliegue dorsal de forma que la comisura frontal pasa de estadios rectimarginados a estadios uniplegados o levemente sulciplegados en el curso de la ontogénesis. La localidad de procedencia del material de Charlesworth es el Coralline Crag de Sudbourne, Suffolk.

Muir-Wood (1938) ofrece una diagnosis emendada indicando que se trata de un terebratúlido de unos 100 mm de longitud y 75 mm de anchura, de contorno oval-elongado o subcircular. Con umbo erecto a suberecto, con un gran foramen marginado, permesotírido, comisura frontal uniplegada a levemente sulciplegada, etc. Por otro lado, la paleontóloga inglesa explica que la variación de la especie se manifiesta en la existencia de formas más alargadas que el tipo, con el umbo más incurvado; escasos ejemplares tienen una sulcificación más acentuada. Otros ejemplares tienen un contorno más circular y el umbo menos macizo.

La especie *maxima* ha servido a Cooper (1983) como tipo de su género *Apletosia*, que algunos autores han aceptado, por ejemplo, Harper (2005). El mismo autor americano reconoce que dicho género es muy próximo a *Pliothyryna*. Se diferencian, según este autor, principalmente en que *Apletosia* tiene los procesos crurales más largos y una banda transversa menos puntiaguda, y el braquidio ocupa una extensión mayor de la valva dorsal.

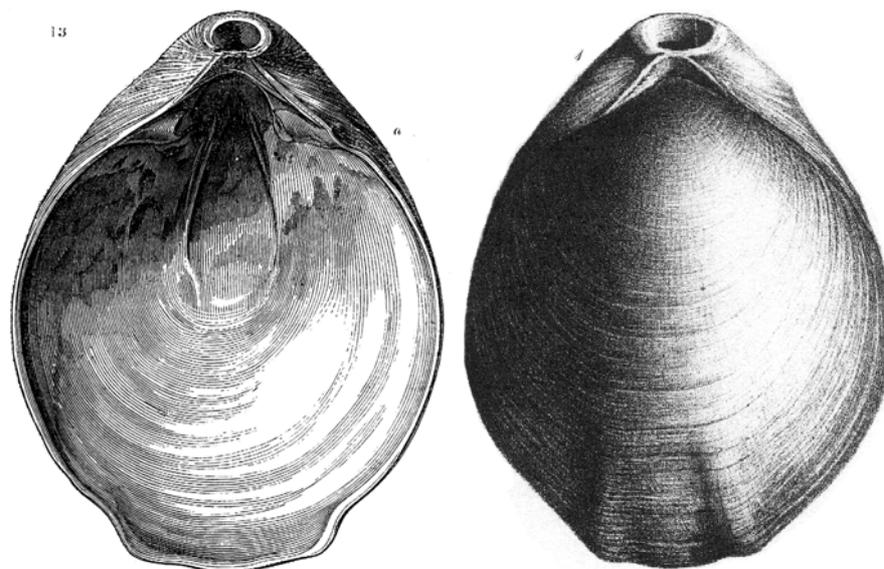


Fig.5- Izquierda: Lectotipo de *Pliothyryna maxima* (Charlesworth 1837); figura extraída de Charlesworth (1837)- “*Observations upon Voluta lamberti, with Description of a Gigantic Species of Terebratula from the Coralline Crag*”. Derecha: Reproducción de *Pliothyryna maxima* (Charlesworth 1837); figura extraída de Davidson (1852)- “*A Monograph of British Tertiary Brachiopoda*”.

Nosotros consideramos que estas diferencias deberían contrastarse estudiando un mayor número de braquidios. En nuestras investigaciones, hemos hallado que estos caracteres son ciertamente variables en todas las especies de *Terebratula* Mueller, encontrando braquidios cuyas puntas crurales y procesos crurales muestran desarrollos peramórficos que no difieren mucho del braquidio figurado por Cooper (1983), lám. 5, fig.11; cf. fig.30, lámina VIII aquí.

Lee (comun. pers.) incluye *Apletosia* en sinonimia de *Pliothyryna*; nosotros compartimos esta opinión.

Hemos podido consultar algunas imágenes de la especie, correspondientes a ejemplares del Museo de Historia Natural de Londres, pudiendo observar que el tamaño relativo del foramen es variable. El foramen es siempre marginado, frecuentemente subrecto, con collar peduncular en posición dorsal, y la sínfisis es visible y cóncava, no muy ancha. El contorno, desde un punto de vista cuantitativo, varía desde subcircular-oval a elíptico en dirección longitudinal, pero suelen predominar formas relativamente anchas. Las estrías de crecimiento denotan que los individuos juveniles son subcirculares y anchos, y van adquiriendo un contorno más oval de forma progresiva. La máxima anchura suele situarse cerca de la mitad de la longitud máxima, algo desplazada anteriormente.

Las otras dos especies asignadas al género *Pliothyryna* son *Terebratula harmeri* Bell 1921 y *Terebratula orfordensis* Muir-Wood 1938. La primera especie fue descrita por Bell (1921) haciendo referencia a figuras de Wood (1874). Más tarde, Muir-Wood (1938) enmienda la diagnosis de la especie, y señala como lectotipo el ejemplar de la fig.11c de la lámina VIII in Wood (1874), procedente del Red Crag de Waldrinfeld, Suffolk. Actualmente, este ejemplar se considera perdido.

Al parecer, la especie se diferencia de otros taxones relacionados, principalmente en sus dimensiones menores (longitud típica de 30 mm), y la forma más tubular de la valva ventral, aspecto que la diferencia de *T. variabilis*.

Cooper (1983) figura el hipotipo USNM 550908, que muestra el umbo ventral tubular, prominente. El foramen es marginado, algo labiado, y la sínfisis es bien visible. La valva dorsal muestra un contorno anterior subcircular.

Por otro lado, Muir-Wood (1938) erige la especie *Terebratula orfordensis*, cuya diferencia principal con otras especies del Plioceno inglés es la comisura frontal sulciplegada. Además, la investigadora inglesa apunta que las cuatro valvas dorsales examinadas por ella, muestran las placas cardinales internas fusionadas en estado adulto (véase Cooper, 1983, fig.8, lám. 3).

Por último, cabe recordar que ciertos autores, principalmente Davidson (1852), han considerado que los distintos nombres aplicados a las formas del norte de Europa no son nada más que sinónimos, explicando que "...our crag specimens, which are, as Sowerby's name expresses, very variable in form, some being almost circular, others oval, and even considerably elongated, convex, or depressed, regularly rounded, or with a slight biplication in form. Mr.S. Wood having been able to trace specimens from less than a line in length to the largest dimensions, much confusion has arisen from the desire of some authors to combine, under one name, some strongly biplicated forms, such as *Ter. ampulla* of Brocchi, *T.bisinuata*, and *Pedemontana* of Lamarck, thus extending beyond reasonable limits the characters assignable to the type form."

Nosotros hemos podido estudiar algunos ejemplares completos, así como también valvas desarticuladas, de *Pliothyryna sowerbyana* (Nyst 1843) de edad Plioceno Inferior, y que pertenecen a la formación Arenas de Kattendijk, gracias a la amabilidad del Doctor J. Herman de Bruselas. De esta forma, es posible señalar superficialmente algunos aspectos sobre la variabilidad de este taxón. Por ejemplo, el diámetro relativo del foramen varía considerablemente (desde tamaños medianos a grandes); el grado de exposición de la sínfisis y su forma; el grado de labiación del foramen (que puede ser nulo hasta muy prominente); el contorno y su evolución ontogénica, etc. La comisura frontal varía, en porcentajes desconocidos, desde condiciones rectimarginadas, a uniplegadas o sulciplegadas, sin desarrollo de pliegues ventrales. También hemos podido observar que el grado de desarrollo de las placas cardinales internas es variable, existiendo, en una misma muestra, ejemplares con placas cardinales internas conjuntas y disjuntas, ver figs.11-13, lámina VII.

Por este motivo, nosotros consideramos que se deberían llevar a cabo estudios sobre la variabilidad de las especies atribuidas a *Pliothyryna*, utilizando para ello diversas muestras o "poblaciones". Ello facilitaría una comparación más detallada y precisa entre las distintas especies, con el objeto de obtener un mejor conocimiento taxonómico del género. En caso de

comprobarse una sinonimia entre las especies *T. perforata*, *T. variabilis*, y *T. sowerbyana* (muy parecidas entre sí), nosotros proponemos preservar el nombre de *sowerbyana*, pasando por alto el principio de prioridad cronológica, teniendo en cuenta que *sowerbyana* ha sido la denominación aplicada en la creación del género *Pliothyrina*.

TEREBRATULINAE DE LA PROVINCIA ORIENTAL O DANUBIANA

El conocimiento de *Terebratulinae* de esta zona comienza, fundamentalmente, con el trabajo de Dreger (1889). En él se estudian tres especies de “*Terebratula*” de la Cuenca de Viena, una de las cuales, *Terebratula hoernesii*, había sido descrita previamente por Suess (1866), pero no figurada. Uno de los aspectos más llamativos que destaca Suess (1866), es el “desarrollo peculiar de las placas cardinales”. Al observar el interior de las valvas dorsales figuradas por Dreger (1889), figs.2-4, de la lámina VI, se aprecia rápidamente la existencia de placas cardinales internas. Este hecho nos lleva a considerar que Dreger (1889) identificó correctamente el taxón que Suess (1866) tenía en mente.

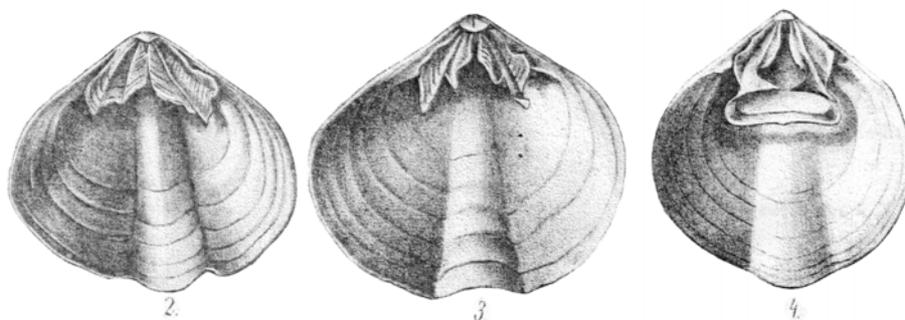


Fig.6- Reproducción de las figuras 2, 3 y 4 de la lámina VI, del trabajo de Dreger (1889)- “*Die tertiären Brachiopoden des Wiener Beckens*”. Representan valvas dorsales de la especie “*Terebratula hoernesii* (Suess *in litt.*) Dreger 1889, y resultan llamativas por mostrar un fuerte desarrollo de las placas cardinales internas.

La figura 4 de la lámina VI in Dreger (1889) representa una valva dorsal con el braquidio completo. Este braquidio es bastante ancho, y no tiene puntas cruales. Los procesos cruales se doblan internamente de forma que sus respectivas puntas quedan casi en contacto. Las placas cardinales externas son estrechas y profundas, y quedan separadas de las placas cardinales internas, bien definidas, por el margen ventral de las bases cruales. Este braquidio se parece mucho al figurado por Cooper (1983), lámina 55, figs.22-24., correspondiente a un taxón del Mioceno (Saheliense) de Argelia, que Cooper (1983) denominó “Tertiary Genus and Species Undetermined”. Estas figuras muestran que la valva ventral posee un pliegue ventral prominente, y el mismo Cooper (1983) indica en su descripción que el pliegue ventral parte de la zona posterior de la concha. Nosotros proponemos, de forma provisional, atribuir el taxón del Mioceno de Argelia a *Terebratula maugerii* Boni 1933, debido a su pertenencia a la Provincia Mediterránea, y considerando que *maugerii* ha evolucionado, muy probablemente, a partir de *hoernesii*. Ambas especies son muy parecidas, de difícil distinción considerando sólo sus caracteres externos, y destacan frente a otras especies de *Terebratulinae* por su fortísimo plegamiento de las valvas, desde estadios ontogénicos muy tempranos, todo ello plasmado en el desarrollo de un fuerte pliegue ventral que surge de la parte posterior de la valva ventral. La principal diferencia entre estos dos taxones estriba en el mayor desarrollo de placas cardinales internas de *hoernesii*. En este sentido, una cuestión de gran interés sería llevar a cabo un estudio detallado de los caracteres internos de esta especie, ya que, de darse el hecho de que todos los ejemplares tengan placas

cardinales internas, se habría de plantear su inclusión en un género nuevo, tal vez, ya que sus características externas se alejan considerablemente de todas las especies de *Pliothyryna*, taxón con el que, sin embargo, comparte las características del cardinalia. Cabe pues, considerar que ambas formas se encuentran relacionadas filogenéticamente por un taxón común.

Si tenemos en cuenta las referencias sobre los registros más antiguos de *hoernesi*, por ejemplo, Fabiani (1913) y Altichieri (1992), parece ser que la especie se remonta hasta el Oligoceno Inferior. Se ha citado del Oligoceno de Baviera (Alemania), de Vezzano (Italia), de Matra, Bukk y Gömör (Hungria), ver Meznerics (1944), etc. Debido a estos hechos, nosotros planteamos la posibilidad de que el ancestro paleógeno de “*Terebratula*” *hoernesi* y de *Pliothyryna grandis* sea un representante del género *Leymerithyris* Calzada et al 1988, que posee placas cardinales internas. En relación con esto, también proponemos, de forma tentativa y provisional, la inclusión de las especies *Terebratula bisinuata* Valenciennes in Lamarck 1819, *Terebratula bartonensis* Muir-Wood 1933 y *Terebratula hantonensis* Muir-Wood 1933, todas del Eoceno, en el género *Leymerithyris*, debido a la afinidad en los caracteres internos y externos. Muir-Wood (1933) ilustra el braquidio de “*Terebratula*” *hantonensis*, (fig.19.5 in Muir-Wood, 1933), que muestra un braquidio de puntas crurales bien destacadas de la arcada, alta y convexa. Los procesos crurales son delgados, puntiagudos, y curvados interna- y anteriormente; el extremo de los procesos crurales queda próximo a la arcada. Además, la figura incluye placas cardinales internas desviadas dorsalmente, aspecto que nosotros hemos observado en un ejemplar de *Terebratula maugerii* Boni del Tortoniense superior de la Alberca, Murcia (ver fig. 41, lám. VIII, aquí); y que entra dentro de la posible variabilidad de estos taxones. Vincent (1893) ilustra el braquidio de la auténtica “*Terebratula*” *bisinuata* Val. in Lmk., difiriendo éste del braquidio de *hantonensis* en un tamaño relativo menor del cardinalia, y en los procesos crurales menos puntiagudos. Sin embargo, las puntas crurales, la arcada (según la reconstrucción de Vincent, 1893) y las placas cardinales internas, sugieren su inclusión en *Leymerithyris*.

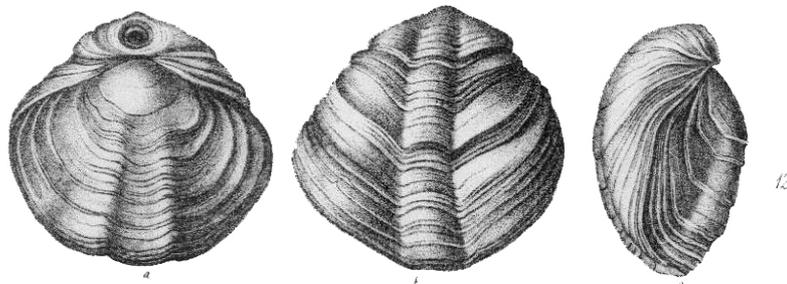


Fig.7- Reproducción de las figuras 12 a, b y c de la lámina VII, del trabajo de Dreger (1889)- “*Die tertiären Brachiopoden des Wiener Beckens*”. Obsérvese la trayectoria ontogénica que puede apreciarse en las estriás de crecimiento, y el fuerte plegamiento de las valvas, que caracteriza a esta especie: “*Terebratula*” *hoernesi* (Suess).

Meznerics (1944) figura algunos ejemplares, mal preservados, de “*Terebratula*” *hoernesi* (Suess) en la lámina VI, que a nuestro modo de ver, encajan con la especie en cuestión. Meznerics (1944) señala también que la especie muestra una gran variabilidad, especialmente en la forma general (formas más o menos anchas) y advierte que existen ejemplares de transición con la especie *T. macrescens*. A este respecto, nosotros opinamos que el ejemplar de las figuras 4 y 5 de la lámina III in Meznerics (1944) podría atribuirse a *hoernesi*. Por otro lado, los ejemplares representados por las figuras 1-3, 6, atribuidos a *T. macrescens*, sí que concuerdan con las características del taxón erigido por Dreger (1889). Bitner & Dulai (2004) han actualizado la colección de braquiópodos miocenos de Meznerics, ofreciendo una

descripción detallada de la procedencia de los ejemplares y sus localidades, y proporcionando buenas figuras de los taxones de *Terebratula* estudiados por Meznerics (1944). Sin embargo, Bitner & Dulai (2004) no han podido reevaluar satisfactoriamente estas especies, debido a la mala preservación de los ejemplares, en espera de estudiar nuevo y abundante material. Señalan que todas las especies de *Terebratula* estudiadas por Meznerics (1944) son muy parecidas entre sí, excepto *Terebratula kemenczeinsis* Majer 1915, que difiere de las demás en su tamaño pequeño a mediano, y muestra cierto parecido con *Maltaia maltensis* Cooper 1983, mostrando un fuerte plegamiento desde estadios ontogénicos tempranos. En este sentido, cabe destacar que el ejemplar de fig. 22-23, de la lámina I, procedente del Badeniense de Kemencz, y que refieren a esta especie, no posee este tipo de plegamiento, ya que la concha es prácticamente lisa, y sólo esboza una suave sulcificación en la comisura frontal.

Otra especie erigida por Dreger (1889) es *Terebratula macrescens*. Ésta no ha sido frecuentemente citada en la literatura. A juzgar por las figuras 7 y 8 de la lámina VII in Dreger (1889), la especie parece ser bastante variable cualitativamente, pudiendo existir ejemplares considerablemente plegados, dicho plegamiento surgiendo aproximadamente hacia la mitad de la concha, hasta ejemplares suavemente uniplegados. Dreger (1889) destaca la rareza del braquidio, tal cual puede apreciarse en la figura 10 de la lámina VII. Este braquidio tiene puntas crurales extraordinariamente desarrolladas y las láminas descendientes de los procesos crurales son más robustas que en los típicos ejemplares de *Terebratula* o de *Pliothyryna*. Además, los procesos crurales difieren llamativamente de los de *Terebratula*, en que tienen una base muy amplia en vista lateral, y no tienen la típica forma de aguja doblada internamente. La arcada parece alta, y fuertemente angular, a diferencia de las arcadas trapezoidales o suavemente convexas típicas de *Terebratula*. El extremo de los procesos crurales queda muy próximo a la arcada. En esta figura 10 de la lámina VII no se observan placas cardinales internas. La figura 9 de la misma lámina representa una valva dorsal de un ejemplar juvenil, que ha preservado el braquidio intacto. Si bien el cardinalia es muy similar, la distancia de los procesos crurales a la arcada o el desarrollo de puntas crurales, muy poco marcadas en este ejemplar, difieren considerablemente del braquidio de la figura 10. Nosotros explicamos estas diferencias teniendo en cuenta los diferentes estadios de desarrollo ontogénico y la variabilidad intraespecífica. Existen diversos estudios que demuestran la variabilidad intraespecífica del braquidio. Véase, por ejemplo, el estudio de Saccà (1985) sobre la variabilidad del braquidio de *Gryphus minor* (Philippi 1836). También puede apreciarse dicha variabilidad, en parte, en la lámina VIII de este trabajo, en ejemplares de distintas especies de *Terebratula*.

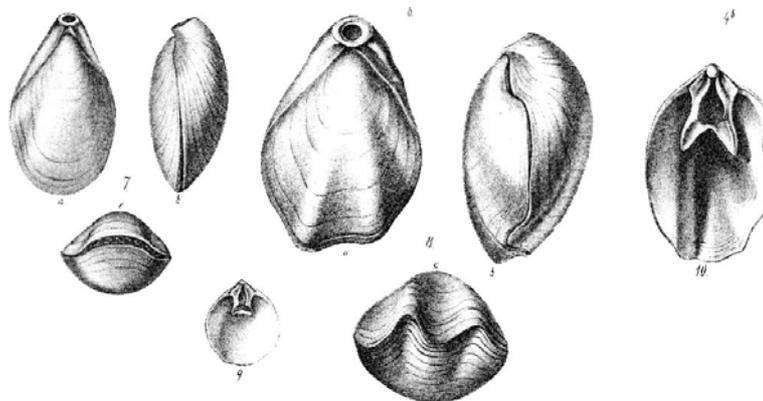


Fig.8- Reproducción de las figuras originales de *Terebratula macrescens* Dreg., de la lámina VII, extraídas de Dreger (1889)- "Die tertiären Brachiopoden des Wiener Beckens". El ejemplar biplegado del centro (fig.8), tiene unas dimensiones de 50 mm de longitud, 35 mm de anchura y 29 mm de grosor.

Los ejemplares de Transilvania figurados por Meznerics (1944), figs.1-3, 6 de la lámina III, a nuestro parecer, están correctamente atribuidos a *T. macrescens*, correspondiendo a morfotipos poco plegados. Los ejemplares estudiados por Kudrin (1958, 1961) y Guridov (1961), del registro Tortoniense de la Podolia, y que dichos autores atribuyen a *Terebratula grandis* Blum., encajan perfectamente en las características de *Terebratula macrescens* Dreg., ya que muestran un contorno oval-elongado, y un plegamiento de la valvas que surge a partir de la mitad de la concha, o en la zona anterior. Compárese, por ejemplo, la fig. 5 y 6 de la lámina I in Kudrin (1961) con el ejemplar figurado por Dreger (1889), fig.8, lámina VII. Los ejemplares de la lámina II in Kudrin (1961), identificados como *Terebratula makridini* Kudrin 1958, parecen juveniles del taxón de la lámina I del mismo trabajo. Las figuras de la página 152 in Guridov (1961) representan ejemplares mal preservados que no nos permiten realizar una discusión detallada.

Otra especie definida en el trabajo de Dreger (1889), que ha sido citada más frecuentemente en la literatura, es la *Terebratula styriaca* Dreg. Este autor la describe como una forma de contorno pentagonal, oblongo, de base estrecha, de vértices redondeados. El umbo lo describe como macizo, truncado por un foramen bastante grande, que lleva su zona anterior labiada, de forma que oculta la sínfisis casi por completo. La comisura frontal está fuertemente plegada, y el autor hace hincapié en el desarrollo del pliegue ventral. Dice del braquidio que ocupa un tercio de la valva dorsal y que posee salientes crurales largos y convergentes, bastante amplios en la base. Éstos se encuentran próximos a la arcada. Además, Dreger (1889) compara su taxón con *Terebratula pedemontana* Lmk. sensu Seguenza (1865)=? *Maltaia maltensis* Coop., con la auténtica *Terebratula pedemontana* figurada por Davidson (1850, 1870) y con *Terebratula sinuosa*.

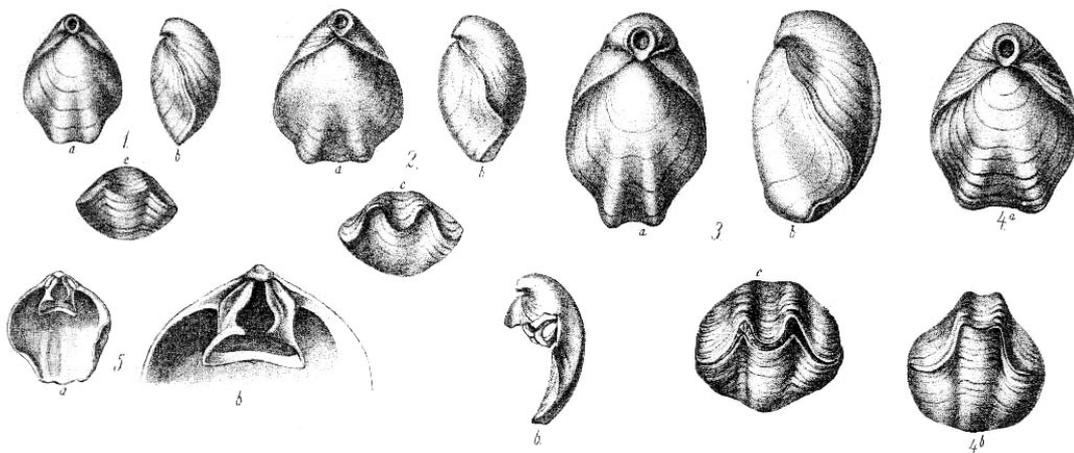


Fig.9.- Reproducción de las figuras originales de *Terebratula styriaca* Dreg., de la lámina VII, extraídas de Dreger (1889)-“*Die tertiären Brachiopoden des Wiener Beckens*”.

Los ejemplares de esta especie menores de tres centímetros ya muestran un plegamiento bien definido y marcado, como puede observarse en las figuras 1 y 2 de la lámina VII in Dreger (1889). El ejemplar de la figura 3 de la misma lámina posee unas dimensiones, según Dreger (1889) de: 34 mm Long., 24 mm Anch., y 22 mm., de grosor.

Los ejemplares del Mioceno Medio de Polonia, estudiados por W.Barczyk & P.Barczyk (1977) y por P.Barczyk & W.Barczyk (1990), de la Cuenca de Korytnica y de Pińczów y Świniary; representan formas más anchas y menos convexas, aunque dichas características

entran perfectamente en la variabilidad cuantitativa de la especie. Sí que parecen diferenciarse en un plegamiento algo menos acusado que el de los ejemplares figurados por Dreger (1889), pero este matiz se habría de corroborar estudiando la variabilidad en un mayor número de ejemplares de ambas muestras. Los autores polacos, como otros muchos anteriormente, comparan *T. styriaca* con *Terebratula sinuosa*. El problema que nosotros encontramos es que, históricamente, ha existido una gran confusión en torno al taxón de Brocchi (1814), de manera que varias formas biplegadas del registro Neógeno de la zona mediterránea se han denominado bajo este nombre.

Otro dato interesante que dan a conocer los autores polacos W. y P. Barczyk (1977,1990), y Bitner & Pisera (2000) es la presencia de placas cardinales internas rudimentarias en *T. styriaca*, al igual que ocurre en todas las especies de *Terebratula* y *Maltaia* que hemos estudiado nosotros.

Nosotros planteamos que la similitud en la morfología externa de *T. styriaca* y de *M. maltensis* se debe a un fenómeno de convergencia morfológica, probablemente heterócrona, debido a la adaptación a condiciones ambientales similares.

Además de los taxones de Dreger (1889), cabe recordar la existencia en la Provincia Oriental, del género *Pliothyryna*, habiéndose citado del Mioceno (Tortonense) de la región de la Podolia Occidental, en una nota de Friedberg (1921). Este autor figura excelentes ejemplares identificados como *Terebratula* cf. *grandis* Blum., que muestran un contorno ovalado a subpentagonal redondeado, considerablemente convexos, de ápices salientes (*produced*), con forámenes fuertemente marginados y labiados, crestas apicales redondeadas pero discernibles, mesotíridas, con las sínfisis ocultas y uniplegados, a partir del tercio anterior de la concha. Una vez más, estos ejemplares de *Pliothyryna* muestran marcadas estrías de crecimiento que indican contornos subcirculares en los primeros estadios de desarrollo. La figura 6 de la lámina I in Friedberg (1921) representa el interior de una valva dorsal, con un braquidio completo. Éste muestra placas cardinales internas bien diferenciadas, lo que confirma su pertenencia a *Pliothyryna* junto con el resto de caracteres, y tiene placas cardinales externas incipientes. Los procesos crurales son menos puntiagudos de lo normal en el género, pero incurvados. La arcada tiene un corto puente horizontal, confiriéndole una forma trapezoidal, y las puntas crurales destacan un poco. Friedberg (1921) cita entre otras localidades: Lwów y Karaczynów, por ejemplo.

P. Barczyk & W. Barczyk (1990) describen algunos ejemplares que identifican como *Pliothyryna grandis* Blum. Estos autores indican que el estudio de los caracteres internos resultó insatisfactorio debido al mal estado de preservación de los ejemplares. Sin embargo, afirman que ninguno de los cardinalias estudiados por ellos mostraba placas cardinales internas. Nosotros planteamos que estos ejemplares tal vez puedan incluirse en *Terebratula macrescens* Dreg., atendiendo a la variabilidad de la especie puesta de manifiesto en las figuras de la lámina VII in Dreger (1889).

Otros taxones de la Provincia Oriental

En 1915, Majer describe una especie de pequeño tamaño, la *Terebratula kemenczeiensis* Maj., procedente de los montes Börzsöny (Hungría). Meznerics (1944) cita esta especie de una formación de capas tufáceo-calcáreas y arenosas de Kemencz, y de Márkháza, de edad Mioceno. La especie se describe como deprimida (en perfil lateral), con umbo estrecho y recurvado, de contorno subpentagonal, con el foramen no labiado y con la sínfisis pequeña. La valva ventral posee un pliegue delgado en posición central que surge del umbo, concretamente del tercio posterior de la concha, el cual se corresponde con dos pliegues dorsales que se desarrollan a partir de la mitad de la valva dorsal. La especie muestra numerosas estrías de crecimiento. Meznerics (1944) advierte que esta especie es muy parecida a *T. styriaca*, pero afirma también que ambas se pueden diferenciar bien atendiendo al carácter deprimido de las conchas de *kemenczeiensis*.

Meznerics (1944) sólo figura algunos ejemplares en vista dorsal, de los cuales el ejemplar de la figura 11 de la lámina IV parece el mismo figurado por Bitner & Dulai (2004), figs.1-3, de la lámina II, que los últimos autores atribuyen a *Terebratula styriaca*. Por otro lado, el ejemplar de Kemencz representado por las figuras 21-23, de la lámina I in Bitner & Dulai (2004), no encaja con la descripción de Meznerics (1944), ya que se trata de un ejemplar liso, e incipientemente sulciplegado.

Además de las especies anteriores, Friedberg (1924) erigió otra especie de características peculiares, contando con un solo ejemplar que se encuentra perdido. Se trata de *Terebratula maxima* Friedberg [non Charlesworth], que consiste en una terebrátula de contorno circular que alcanza los 70 mm de longitud, y posee el umbo incurvado. El ejemplar es extraordinariamente ancho, mostrando un ángulo apical de 140°, y tiene la comisura frontal rectimarginada. P.Warczyk & W.Barczyk (1990) estudian unos cuantos ejemplares que denominan *Terebratula* cf. *maxima* Friedberg 1924 del registro Mioceno de las Holy Cross Mountains, y consideran que sus características justifican su inclusión en el género *Terebratula* Mueller. Nosotros consideramos que ante la escasez de material no se puede llevar a cabo una evaluación adecuada de la validez de esta especie. Tal vez se trate de morfotipos anchos, que existen en cualquier población de *Terebratula*, correspondientes a *T. macrescens*, algunos de cuyos ejemplares son rectimarginados o uniplegados.

Para terminar la discusión sobre los taxones de la Provincia Oriental, cabe comentar que nosotros coincidimos con la opinión de Bitner & Dulai (2004), de que es necesario llevar a cabo un re-evaluación de estos taxones, ya que la información de que se dispone es aún insuficiente. Algunas de las cuestiones de mayor interés en la investigación de este grupo, sería estudiar contando con un número adecuado de ejemplares los caracteres internos de "*Terebratula*" *hoernesi* (Suess) y de *Terebratula macrescens* Dreg.. Este estudio permitiría elucidar la variabilidad de las estructuras internas, teniendo en cuenta las peculiaridades que se observan en las figuras originales de Dreger (1889), como son la presencia de placas cardinales internas en *T. hoernesi* (posiblemente se deba incluir esta especie en un género nuevo) y la forma peculiar de los salientes y puntas crurales en *T. macrescens*. Además, han de investigarse las especies *T. kemenczeiensis*, *T. cf. maxima* Friedberg, y se ha de confirmar con nuevo material la presencia de *Pliothyryna* en esta provincia, lo que implica la interconexión de ambos grupos en un momento dado, debido a la existencia de corredores marinos.

TEREBRATULINAE DE LA PROVINCIA MEDITERRÁNEA

La historia nomenclatural de los taxones del Neógeno mediterráneo es tanto o más compleja que la de los taxones de la Provincia Occidental. Para ofrecer nuestra discusión sobre las especies que integran esta provincia, hemos estimado oportuno comentar detalladamente las especies erigidas por Brocchi (1814), ya que las distintas interpretaciones que recoge la literatura han generado una gran confusión.

Además, nosotros consideramos que se han planteado algunos problemas de tipo nomenclatural y taxonómico tras la creación de un neotipo de *Terebratula terebratula* (Linnaeus 1758) en 1998 por Lee & Brunton, teniendo en cuenta los resultados y conclusiones sobre las especies válidas de *Terebratula* reconocidas en el trabajo de Lee et al. (2001). Veamos algunos aspectos que analizaremos en profundidad a continuación.

La compleja historia nomenclatural del género *Terebratula* y su especie tipo ha sido recientemente explicada y resumida detalladamente en un trabajo de Lee & Brunton (1998), al que nos remitimos para mayores detalles. Antes de este trabajo no se había establecido de forma válida, según las directrices del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, la especie tipo del género *Terebratula*; lo que constituía un problema al faltar la referencia oficial a nivel específico, genérico, familiar y superfamiliar.

Históricamente, la mayoría de autores han considerado que la especie tipo del género *Terebratula* Mueller es *Anomia terebratula* Linnaeus 1758, ya que Müller (1776) sugirió la posibilidad de sinonimia entre una de las tres especies originales que atribuyó al género y la especie erigida por Linneo (1758); véase discusión en Lee & Brunton (1998). Lamarck (1799) nombra la especie *terebratula* como tipo del género. Linneo (1758), al erigir la especie *Anomia terebratula*, no proporcionó figura alguna, sino que hizo referencia a un ejemplar de terebrátula que se haya figurado en una obra de Colonna (1616). Un problema importante es que el ejemplar tipo se haya perdido. Buckman (1907) fijó un ejemplar del Pleistoceno de Monte Mario como referencia de la especie, pero ésta no cumple las recomendaciones del Código porque el ejemplar no procede de la localidad tipo. Por este motivo, Lee & Brunton (1998) han redescubierto la localidad descrita por Colonna (1616) en su obra, próxima a la villa de Andria (Italia), en la que afloran calcarenitas blancas de la Formación Gravina.

Los detalles concernientes a las figuras de Colonna (1616), que han constituido una importante fuente de confusión, se hayan perfectamente discutidos en el meritorio trabajo de Lee et al (2001), al que nos remitimos.

Colonna (1616) figuró dos terebrátulas en la lámina de la página 22 de "*Purpura*", que indica con notación Arábica. La terebrátula figurada en la parte superior izquierda de la lámina, se indica con el símbolo "4", y queda descrita en el texto de la página 24 bajo la denominación de *Concha Anomia IV. margine undosa*, y corresponde al tipo elegido por Linneo (1758) de *Anomia terebratula*. Por otro lado, la terebrátula representada en la parte superior derecha de la lámina, se indica con el símbolo "I", y se describe en el texto de la página 23 como *Concha rarior Anomia vertice rostrato*. A continuación expresamos un detalle importante, a saber, nosotros consideramos que los taxones representados por Colonna (1616), "4" y "I" de la página 22, son dos especies diferentes, y de diferente edad.

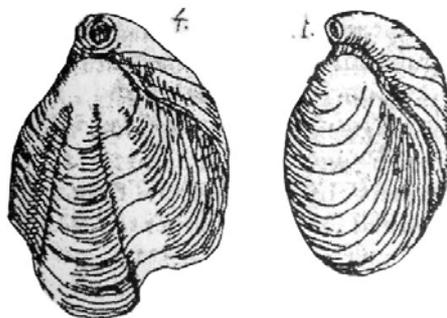


Fig.10.- Reproducción de las figuras originales de la página 22, extraídas de la obra de Colonna (1616)- "*de Purpura*". La figura de la izquierda "4", *Concha Anomia IV. margine undosa*, representa el tipo de *Anomia terebratula* seleccionado por Linnaeus (1758), en "*Systema Naturae*". La concha de la derecha "I", "*Concha anomia vertice rostrato*", pertenece a un ejemplar que seguramente procede de Andria (Italia), y por lo tanto, es co-específico con el neotipo de *T. terebratula*.

La figura de la izquierda "4", de la página 22 in Colonna (1616), representa una terebrátula en vista dorsal caracterizada, de forma llamativa, por un plegamiento muy fuerte que surge del umbo dorsal, de forma que se generan dos pliegues dorsales prominentes separados por un surco medio profundo. Nosotros consideramos que este ejemplar es el mismo taxón que hemos figurado en la lámina IV (figs. 1-5) en este trabajo, y en la lámina VII, figs.3-4. Este taxón es típico del Mioceno de la Provincia Mediterránea. Colonna (1616) no indica la localidad de procedencia de este ejemplar, sólo se sabe que se encontraba depositado en el Museo de Ferrante Imperato en Nápoles. La figura "I" de la página 22 in Colonna (1616) representa una terebrátula de valvas convexas pero lisas, sin plegamiento. Nosotros consideramos que esta especie se corresponde con el taxón que hemos figurado en

la lámina I de este trabajo (figs.1-5), típico del Plioceno de la Provincia Mediterránea, aunque es probable su existencia en el Mioceno. Este ejemplar “I” de la página 22 in Colonna (1616), ciertamente procede de Andria, a juzgar por la descripción que de tal figura proporciona Colonna (1616).

En consecuencia, nosotros planteamos que la localidad de procedencia del ejemplar indicado por el símbolo “4” de la página 22 in Colonna (1616), es desconocida. Además, los fósiles descritos por Colonna (1616) en las páginas 23 y 24, proceden de distintas localidades de Italia (uno de ellos procede de Nettuno, 50 km al sur de Roma). Lee et al (2001) asumen que el ejemplar “4” procede de Andria y es co-específico con el ejemplar “I”, por la siguientes razones:

1. Se asume que Colonna (1616) consideraba que ambos fósiles eran lo mismo.
2. Colonna (1616) explica que el ejemplar “4” estaba relleno de un sedimento suelto de color blanco. Por lo que Lee et al (2001) sugieren la posibilidad de que, por este motivo, el ejemplar proceda de las calcarenitas blancas de edad Plioceno que afloran cerca de Andria (Italia).
3. Lee et al (2001) consideran que la prominencia del plegamiento del ejemplar “4” puede deberse a una exageración del artista que dibujó la figura, y asumen que dicho ejemplar probablemente se encontrase deformado.
4. Lee et al (2001) explican que, los ejemplares de las distintas muestras de *Terebratula* procedentes de Andria y de otros yacimientos de Italia muestran un alto grado de variación en el plegamiento de las valvas, existiendo ejemplares rectimarginados, uniplegados y sulciplegados en una misma población. Sin embargo, señalan que no han muestreado ningún ejemplar de plegamiento tan fuerte como el del ejemplar “4” en las calcarenitas de Andria.

Sin embargo, a pesar de estos motivos, tal y como apuntan Lee et al (2001): “*Si, de hecho, la procedencia del espécimen seleccionado por Linneo como tipo de *Anomia terebratula* es desconocida y el ejemplar se encuentra perdido, entonces la base para la especie, y consecuentemente para el género, la familia y la superfamilia, resultaría incierta.*”

Sin embargo, como Lee & Brunton (1998) han nominado un neotipo de la localidad de Colonna cerca de Andria, la localidad neotipo se convierte en la localidad tipo, independientemente de la localidad de procedencia del braquiópodo original de Colonna (Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, Artículo 75f).”

Por la razón anterior, el ejemplar de la figura “4” deja de ser la referencia clásica para la especie *Terebratula terebratula* (Linnaeus 1758).

Pero además, Lee et al (2001) ponen de manifiesto un dato muy importante; que la denominación específica de *Anomia sinuosa* Brocchi es un sinónimo objetivo de *Anomia terebratula* Linnaeus, porque Brocchi (1814) no figuró ningún ejemplar, sino que, al igual que Linneo, se refirió a la misma figura de Colonna (1616), independientemente de que Brocchi (1814) también se refiriera a una figura de la Encyclopédie Méthodique de Bruguière (1789), lám.139, fig.3, también reproducida por Davidson (1870). En este caso se ha de cumplir el principio de prioridad cronológica. Este razonamiento es evidente, pero nosotros sólo discrepamos con Lee et al (2001) en considerar que el taxón de Brocchi (1814) no es un sinónimo taxonómico del neotipo de *Terebratula terebratula* (Linn.). Por lo tanto, se ha de aplicar un sinónimo junior de *sinuosa* para referirnos a este taxón. Un posible candidato es *Terebratula pedemontana* Valenciennes in Lamarck 1819, pero la descripción de esta especie es muy superficial, y el autor no proporcionó figura. Sólo se conocen las ilustraciones incompletas (se observa el tipo en vista dorsal) dadas por Davidson (1850,

fig.34, pl.XIV; 1870, fig.5, pl.XVIII). El tipo se supone guardado en el Museo de Jardín des Plantes, de París. Nosotros desconocemos si este ejemplar continúa depositado en dicha institución. Davidson (1870) indica que el tipo procede del Mioceno Superior de la Toscana. Sin embargo, este mismo autor, en su trabajo de (1850), habiendo figurado el mismo ejemplar, señala que existe un espécimen de esta especie en el citado museo, que fue recogido por el Sig. Bonelli en los depósitos terciarios próximos a Turín. Sacco (1902) señala que el tipo procede del registro Mioceno turinés.

A partir de la pobre figuración de la especie *pedemontana*, nosotros no podemos afirmar que tal ejemplar sea co-específico con el taxón de Brocchi (1814), ya que en el tipo de *Terebratula pedemontana*, el plegamiento surge hacia la mitad de la concha, a diferencia de todos ejemplares españoles estudiados atribuibles al taxón de Brocchi (1814), ver figs.1-5, lám. IV aquí, y del taxón perfectamente ilustrado por Marasti (1973), del Tortoniense del Torrente Stirone (Región de Emilia, Italia), que nosotros consideramos la auténtica *A. sinuosa* sensu Brocchi (1814).

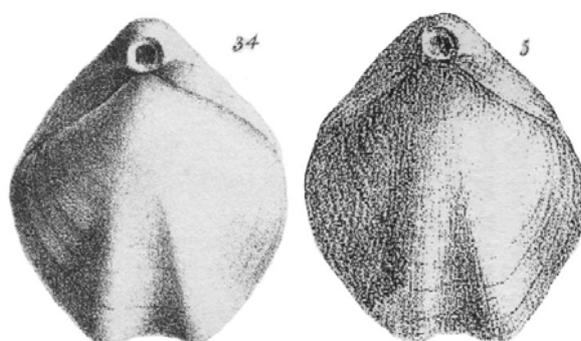


Fig.11.- Reproducción de las figuras originales de *Terebratula pedemontana* Lmk., extraídas de Davidson (1850)-“*Notes on a Examination of Lamarck’s species of fossil Terebratulae*” y Davidson (1870)-“*On Italian Tertiary Brachiopoda*”. En este ejemplar, tipo de la especie, el plegamiento surge a partir de la mitad de la valva dorsal, por lo que su condición de sinónimo de *Anomia sinuosa* es aún incierta.

Nosotros proponemos como denominación provisional, en sustitución de *sinuosa*, el nombre de *Terebratula maugeri* Boni 1933, porque este autor describe y figura adecuadamente el taxón, que encaja en las características de la especie de Brocchi (1814), como trataremos de demostrar a continuación.

Discusión sobre *Anomia sinuosa* Brocchi 1814

Brocchi (1814) describió la especie como sigue: “La valva superiore ha una grossa piegatura longitudinale accompagnata a destra e a sinistra da un largo solco, e la inferiore ne ha due della stessa grossezza. Si osserva in questa conchiglia che le coste salienti di una valva corrispondono ai sochi concavi dell’altra opposta. Il margine inferiore è sinuoso con questa norma, che all’estremità delle due piegature della valva superiore v’ha un seno rientrante, ed a quella del solco intermedio un lobo saliente...”

Desafortunadamente, Brocchi (1814) no cita una localidad de procedencia concreta para la especie. Se limita a comentar que se trata de un “*Fossile nel Piacentino*”. El territorio Piacentino se caracteriza, principalmente, por la existencia de formaciones de edad Plioceno (Arenas de Asti, Arcillas de Lugagnano, etc.), mientras que el taxón figurado por Colonna (1816), “4” de la página 22, es un taxón abundante en el Mioceno Medio y Superior de toda Italia, y no se conoce del Plioceno. En este sentido, Sacco (1902) afirma: “*mentre l’esemplare originale è indicato come proveniente dal Piacentino, finora non ne abbia trovato traccia nel Pliocene piemontese*”. Sin embargo, el Sig. Enrico Borghi de la Società

Reggiana di Scienze Naturali, cuya estimable ayuda agradecemos, me informa (comun. pers.) de la existencia de ejemplares fuertemente biplegados correspondientes a la colección histórica de Doderlein, depositada en el Museo de Scienze della Terra del Instituto de Modena. Estos ejemplares proceden de la formación Arenas de Asti de edad Plioceno Inferior y medio. El Sig. E. Borghi nos ha facilitado fotografías de dos ejemplares de *Terebratula* (similares a los de Asti) de San Valentino, a pocos kilómetros de Reggio Emilia, uno de los cuales, de 48 mm de longitud, muestra un fuerte desarrollo de pliegues en la valva dorsal, y un pliegue relativamente marcado en la valva ventral, de forma que la comisura frontal manifiesta una fuerte sulcificación. El plegamiento de este ejemplar surge aproximadamente hacia la mitad de la valva dorsal, y el pliegue ventral se restringe a la zona anterior tan sólo. El otro ejemplar, de 34 mm de longitud, sólo muestra una leve sulcificación en la comisura frontal, sin plegamiento acusado de las valvas. Este taxón del Plioceno de Asti y de San Valentino, se asemeja algo a *Maltaia maltensis* Coop., pero la escasez de material impide discutir su variabilidad, y en consecuencia, no permite llevar a cabo una determinación adecuada.

El hecho de que Brocchi (1814) se refiera a un “*largo solco*”, nos da un indicio de la longitud del grueso pliegue ventral longitudinal, que sugiere que el taxón que Brocchi (1814) tenía en mente se ajusta al taxón estudiado por Marasti (1973), a partir de una numerosa muestra del registro Tortoniense de una sección del Torrente Stirone (Región de Emilia), que se encuentra formada por ejemplares similares a los figurados en la lámina IV, aquí; caracterizados por un plegamiento muy fuerte que surge de los umbos. De hecho, todos los ejemplares figurados por Marasti (1973, lám.26, figs.7, 8; lám.27, figs.1-5; lám. 28, figs.1-5) muestran un pliegue ventral de extraordinario desarrollo, que abarca toda la valva. La figura 3 a-c de la lámina VII, correspondiente al mismo taxón, procede de Stirone. Especímenes similares se conocen del registro Tortoniense de Scipione Ponte (Parma), véase Borghi (2001). El Sig. Borghi me ha permitido cordialmente, observar fotografías de algunos ejemplares del registro Tortoniense de Scipione, los cuales muestran todas las características propias de los ejemplares de Torrente Stirone, así como de los ejemplares que existen en el sureste español.

La aparente ambigüedad de la descripción de Brocchi (1814), que no indica qué proporción de las valvas está afectada por el plegamiento, ha facilitado la confusión de los autores, que han atribuido distintos taxones biplegados a la especie. Además, Brocchi (1814) se refiere a las figuras de dos ejemplares: uno de ellos el ejemplar “4” de Colonna (1616), cuyo plegamiento surge del umbo dorsal, y otro, un ejemplar figurado por Bruguière (1789) en la *Encyclopédie Méthodique*, lám.139, fig.3, cuyo fuerte plegamiento surge de la mitad de la valva dorsal, y posee un marcado contorno subpentagonal, que le confiere cierto parecido con *Maltaia maltensis*. Sacco (1902) figura ejemplares similares al ejemplar de la *Encyclopédie* (cf. figs.4-5, lám. III in Sacco, 1902), que muestran un pliegue ventral que surge del tercio posterior de la concha.

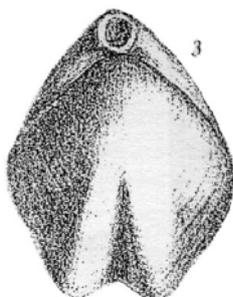


Fig.12.- Reproducción de la figura de Davidson (1870)- “*On Italian Tertiary Brachiopoda*”, basada en el ejemplar figurado por Bruguière (1789) en la “*Encyclopédie Méthodique*”, que Brocchi (1814) utilizó como una de las referencias de *Terebratula sinuosa*.

Debido a esta falta de precisión en la definición de *sinuosa*, propia de aquella época, Seguenza (1865, 1871) desarrolló otro concepto de la especie, al encontrar dificultades para determinar qué taxón biplegado se correspondía con la auténtica especie de Brocchi (1814). De hecho, los ejemplares de las figs.2-3, de lám. IV in Seguenza (1865) se asemejan a *Terebratula calabra* Seg. Como se puede observar en estas figuras, el plegamiento se restringe a la mitad anterior de la concha, y muestran un pliegue ventral corto (figs.2-3, lám. IV). Además, estos ejemplares tienen un contorno oval, mientras que el contorno del taxón estudiado por Marasti (1973) es subpentagonal. Seguenza (1871) figura ejemplares similares a los de su monografía anterior, figs.2-6, lám. VI in Seguenza (1871). El ejemplar de la fig.5 (ampliamente oval) tiene un pliegue ventral que comienza a mitad de la concha. Nosotros sólo hemos encontrado escasos morfotipos similares en muestras del registro Tortoniense y Messiniense de las Cuencas de Guadix (Granada) y de Sorbas (Almería), correspondientes a la especie *T.calabra* Seg, y en el registro Tortoniense de Caravaca y Ceutí (Murcia), correspondientes a *T. pseudoscillae* Sacc. Las muestras de la misma especie procedentes de yacimientos de edad Plioceno “casi” no contienen este morfotipo.

Seguenza (1871) encontró diferencias internas y externas entre algunas especies de *Terebratula*, según los conceptos de aquella época, que no se corresponden con los campos de variación reales de los taxones, lo que incrementó la confusión. De esta forma, creó la especie *Terebratula calabra* Seguenza 1871, desarrollando un concepto de la especie más restringido que el que nosotros hemos observado en las muestras neógenas del sureste español, ya que, de hecho, algunos de los ejemplares que identificó como *T. sinuosa*, entran en el campo de variación de *calabra*. Seguenza (1871) se dio cuenta de que sus ejemplares de *Terebratula sinuosa* eran distintos a unos pequeños ejemplares biplegados del Mioceno de Cessaniti, lo que le indujo a crear la especie *Terebratula costae* Seguenza 1871. Gaetani & Saccà (1983) niegan la validez de esta especie, asegurando que se trata de juveniles de *sinuosa*. Por el contrario, los ejemplares juveniles de *Terebratula maugerii* = *sinuosa* estudiados por nosotros muestran un plegamiento más temprano en su trayectoria ontogénica.

Además de las contribuciones de Seguenza (1871), cabe destacar los valiosos datos aportados por Davidson (1864,1870). En su nota de 1864, la atribución de grandes formas biplegadas del registro Mioceno de Malta a *T. sinuosa* pone de manifiesto, una vez más, la dificultad en identificar la auténtica especie de Brocchi (1814). De hecho, este autor figura grandes ejemplares en vista dorsal, que muestran contorno oval, y cuyo plegamiento parte de la mitad de la concha o se restringe a la parte anterior. Nosotros hemos encontrado ejemplares similares en el registro Messiniense de la Cuenca de Sorbas. Algunos de los ejemplares de la muestra del yacimiento almeriense muestran cierto desarrollo del pliegue ventral, que sugieren su relación con el morfotipo plegado de *pseudoscillae*, y ambos recuerdan las características de *T. maugerii*, de la que probablemente han evolucionado. Sin embargo, la variabilidad cualitativa y ontogénica de esta muestra dificulta su separación de los taxones del Plioceno de Águilas y de Cañada Gallego (Murcia), y de Santa Pola (Alicante), los cuales encajan exactamente con la especie del Plioceno de Calabria (Italia). Nosotros consideramos que estas diferencias en la variabilidad cualitativa de ambas muestras tienen significado estratigráfico, existiendo en las poblaciones miocenas de *T. calabra*, escasos ejemplares con pliegue ventral relativamente desarrollado. Cooper (1983) figura un ejemplar grande del Mioceno de Malta, que asigna a *T. sinuosa*; fig.17, pl. 4 in Cooper (1983), similar a los ejemplares de Davidson (1864). A primera vista, se observa que su morfología es más próxima a la del taxón del Plioceno de Calabria, que a la del taxón del Mioceno de Emilia.

Otro de los taxones atribuidos por Davidson (1864) a *T. sinuosa* se corresponde con ejemplares de pequeño o mediano tamaño, con plegamiento en la mitad de la concha, y de fuerte sulcificación en la comisura anterior. Cooper (1983) destaca que estos ejemplares no pertenecen al taxón biplegado de gran tamaño que existe en Malta. De esta forma, erige el

género y especie *Maltaia maltensis* Coop., habiendo encontrado pequeñas diferencias con el braquidio de *Terebratula* Mueller.

En su monografía sobre braquiópodos terciarios de Italia, Davidson (1870) agrupa todas la formas biplegadas del Neógeno italiano bajo el nombre de *T. sinuosa*, como él mismo indica, incluyendo ejemplares pequeños de Italia y de Malta, y ejemplares de grandes dimensiones. Además, señala que pudo observar algunos ejemplares procedentes de Córdoba y otros de Argelia que encajan perfectamente en las características de la especie italiana. Nosotros hemos podido observar y estudiar algunos ejemplares del registro Messiniense del Barrio del Naranjo (Córdoba) y del Tortoniense? de la Sierra del Brillante (Córdoba), ver fig.4 de la lám.IV, que muestran plenamente las características del taxón tortoniense de Torrente Stirone. Además, en un artículo de opinión de Varo (1997), publicado en el nº 31 de ACMIPA, se muestran imágenes de un bloque de calcarenita con una tafocenosis de *Terebratula* (p.27, nº31 de ACMIPA). La especie que constituye dicha tafocenosis es co-específica, sin lugar a dudas, con la especie del Mioceno Superior de la región de Emilia (Italia), ya que los ejemplares muestran el fortísimo plegamiento que surge de los umbos. Davidson (1870) figura un ejemplar fuertemente plegado del Mioceno Medio de Baldissero. La figura 4a de la lámina XVIII in Davidson (1870), representa la vista frontal de dicho ejemplar, mostrando la comisura frontal una marcada sulcificación, y la existencia de un grueso pliegue ventral. Iñesta (1997) figura un ejemplar similar del Mioceno Superior de Monforte del Cid (Alicante) y figura las secciones seriadas de un ejemplar. El plegamiento de este morfotipo no resulta tan marcado como el de la forma tipo predominante, pero sus características generales permiten su atribución a la especie que se estudia, ya que siguen mostrando el pliegue ventral que surge de la parte posterior de la concha. Estos ejemplares que han suavizado el desarrollo de su plegamiento, tal vez representen poblaciones que han quedado aisladas debido a factores ecológicos, proliferando determinados morfotipos selectivamente.

Otros autores han interpretado correctamente la especie *T. sinuosa*, como por ejemplo, Sacco (1902). Este autor figuró algunos ejemplares que se ajustan perfectamente a la especie (figs. 4, 5, 8 y 15, lám. III in Sacco, 1902), y destaca que es muy abundante en Monte Vallassa, localidad tipo de *Terebratula maugerii* Boni 1933. Apunta también, que la *T. pedemontana* es una variedad de *T. sinuosa* que consiste en ejemplares dilatados transversalmente, es decir, más anchos que la forma tipo. En cuanto a este último aspecto, nosotros opinamos que la especie *T. pedemontana* Lmk ha de investigarse, ya que no se conocen ciertos caracteres morfológicos, como el plegamiento de la valva ventral, ni sus caracteres internos, ni su variabilidad intraespecífica. La descripción imprecisa de la especie, y la incertidumbre en cuanto a la localidad tipo, no hacen de *T. pedemontana* Lmk una denominación adecuada para sustituir a *T. sinuosa*, a la hora de referirnos al taxón fuertemente plegado del Mioceno de la Región de Emilia, toda vez que la denominación *sinuosa* es inválida por ser un sinónimo objetivo de *T. terebratula* (Linn.).

En 1933, Boni define una nueva especie (contando con un solo ejemplar) procedente del registro Mioceno de Monte Vallassa, localidad que había sido citada anteriormente por Mariani (1886) y por Sacco (1902). En Monte Vallassa existen fósiles de varias especies de terebratúlidos. Una de ellas, que nosotros consideramos una especie válida, *Terebratula pseudoscillae* Sacco 1902, se caracteriza por el desarrollo de una uniplicación trapezoidal bien definida desde estadios ontogénicos tempranos en la mayoría de la muestra, aspecto que la diferencia de otras especies parecidas, como *T. ampulla* o *T. scillae*. Algunos ejemplares poseen la comisura frontal sulciplegada, y muestran pliegues que surgen de la mitad de la concha (ver, por ejemplo, fig. 5 de la lám. III, aquí). Es probable que Boni (1933) interpretara los ejemplares sulciplegados de *T. pseudoscillae* Sacc. como *T. sinuosa*, ya que dicho autor afirma de la última especie: “quanto alla commessura frontale da forme a margine non sinuato si passa attraverso numerosissimi termini intermedi a forme fortemente sinuate.”. De

esta forma, Boni (1933), percatándose del fuerte plegamiento del taxón co-específico con el de Emilia, como se comprueba en sus observaciones: “Ad una tale commessura frontale corrispondono sulla valva ventrale due profonde solcature che si iniziano all’apice e si continuano sino al margine anteriore che sembra molto spostato in avanti; questi due solchi delimitano una specie di grossa costa molto rotondeggiante e sono alla lor volta limitati dalle porzioni laterali della valva che, molto alte, assumono l’aspetto di altre due coste subacute le quali non si spingono però sino all’apice.”; tuvo que crear la especie *Terebratula maugerii* Boni.

Al año siguiente, Boni (1934) publica un trabajo importante en el que estudia numerosos terebratúlidos (unos mil individuos) del registro de edad Mioceno Medio de Monte Vallassa, y aplica el método estadístico a las muestras, llegando a la conclusión de que *T. sinuosa* es una gran especie subdividida en pequeñas especies o variedades, una de las cuales es *T. sinuosa maugerii*. Nosotros, tras observar los ejemplares figurados en las láminas de ese trabajo, opinamos que en Monte Vallassa existen fósiles de tres especies: *Gryphus miocaenicus* (Mich.), *Terebratula pseudoscillae* Sacc., y *Terebratula maugerii* Boni.

Es posible que Boni (1934), llegase a la conclusión de que toda la muestra pertenecía a una gran especie, teniendo en cuenta que el campo de variación cuantitativa se superpone frecuentemente en este tipo de taxones.



Fig.13.- Reproducción de las fotografías del holotipo de *Terebratula maugerii* Boni 1933, de la lámina IX. Han sido extraídas de Boni (1933)- “*Fossili miocenici del Monte Vallassa*”. El holotipo mide 39 mm de longitud, 32,5 mm de anchura y 27 mm de grosor; procede del registro Mioceno Medio (Serravalliense) de Monte Vallassa (Italia).

Sirna (1967) recopila numerosos datos sobre *T. sinuosa*, y discute el trabajo de Boni (1934), concluyendo que las variedades de Boni (1934) son simples morfotipos, y que no tiene sentido mantener su uso. Nosotros, como hemos comentado arriba, opinamos que la inclusión de algunos de estos taxones en *T. sinuosa* es excesiva, y no se corresponde con la variabilidad de las muestras que hemos estudiado. El hecho de haber encontrado estos taxones con las mismas características cualitativas en yacimientos distintos, relativamente alejados entre sí, y con facies diferente, nos lleva a suponer que estos taxones son especies válidas y que no se trata de ecofenotipos, o de morfotipos de una especie con un espectro morfológico-cualitativo muy variable.

En cuanto a los ejemplares figurados por Sirna (1967), del registro Mioceno Medio de la Maiella y del Lago de Scanno, en el Apenino Central, opinamos que se aproxima mucho a la especie *Maltaia costae* (Seguenza 1871), ya que el plegamiento no surge de los umbos, sino en una posición relativa al umbo algo más anterior, y los ejemplares tienen una longitud en torno a los 3-4 cm, mientras que las muestras de *T. maugerii*, sobre todo en el norte de Italia, alcanzan unas dimensiones en torno a los 5-6 cm de longitud. Borghi (2001) publica un diagrama de dispersión de los parámetros Longitud y Anchura de una muestra de 107 ejemplares de *Terebratula sinuosa* = *T. maugerii* del registro Tortoniense de Scipione Ponte, que permite observar que el grueso de la muestra se concentra en torno a los 40-48 mm de

longitud. Por otro lado, las secciones seriadas ilustradas por Sirna (1967) muestran que la arcada es convexa, y no trapezoidal como en *Terebratula*.

Respecto de la distribución en España de este taxón, se conocen las citas de Calzada (1978), que figura un ejemplar muy típico, procedente del registro Tortoniense del Cabo de las Huertas (Alicante). Añade que existe en Canteras, cerca de Cartagena (Murcia). También de Llompарт & Calzada (1982), que figuran ejemplares del registro Messiniense de la isla de Menorca. Iñesta (1997) dedica una nota a este taxón del registro Tortoniense de Monforte del Cid (Alicante). Kilian in Fouqué (1886), lo citan del registro Mioceno de Talara, cerca de Beznar, en la Cuenca de Granada, pero no figuran los ejemplares.

Nosotros hemos identificado el taxón en yacimientos de edad Tortoniense inferior? de El Ferriol y de Albaterra (Alicante), del registro Tortoniense superior de La Alberca, Corvera y alrededores (Murcia), de la Venta del Lirio en Cartagena (Murcia), del registro Tortoniense inferior del Cerro de Matalhuva en Lorca (Murcia), del registro Tortoniense de la Cuenca de Níjar (ejemplar encontrado por el Dr. Jesús Caracuel de la Universidad de Alicante), del registro Mioceno Inferior (Burdigaliense?) de Jumilla, Murcia (ejemplar de la Colección Sebastián Martínez, fig.4, lám. VII). También se conoce la existencia de este taxón en el registro Mioceno de la zona de Córdoba.

Como conclusión y recapitulación de este subapartado, consideramos que *Terebratula sinuosa* (Brocchi 1814) es un sinónimo de *Terebratula terebratula* (Linnaeus 1758) al nivel nomenclatural por las razones expuestas por Lee et al (2001), pero el neotipo de *Terebratula terebratula* (Linn.) del Plioceno de Andria no es un sinónimo taxonómico de *T. sinuosa* sensu Brocchi (1814). Por ello proponemos referirnos al taxón fuertemente plegado del Mioceno de la Provincia Mediterránea, muy bien figurado por Marasti (1973), como *Terebratula maugerii* Boni 1933, ya que consideramos que esta denominación es el sinónimo junior de *T. sinuosa* más adecuado.

Discusión sobre *Anomia ampulla* Brocchi 1814

La especie *Terebratula ampulla* (Brocchi 1814) ha sido ampliamente interpretada al igual que la especie que se ha discutido anteriormente, de forma que se ha generado, también en este caso, una gran confusión.

Nosotros hemos intentado realizar una interpretación adecuada de la especie tomando como punto de partida las pistas ofrecidas por Brocchi (1814) referentes a las localidades que cita. El autor italiano señala que la especie es típica del territorio Piacentino, de San Geminiano y de Lajatico en la Toscana. También indica que existe en la zona de la Calabria, tal vez interpretando las figuras de Scilla (1670), pero esta cita debe de ser errónea ya que la especie típica de esa zona es la *Terebratula scillae* Seg. Brocchi (1814) afirma que la especie puede encontrarse en las colinas de Castell'Arquato, cerca de Piacenza, en una marga grisácea (Arcillas de Lugagnano).

En una nota reciente, Borghi (2001) estudia varias muestras de *Terebratula ampulla* (Brocc.) procedentes del entorno de Castell'Arquato (Rio Stramonte, Torrente Arda, Badagnano, etc.) y figura un ejemplar que encaja perfectamente con las características cualitativas del tipo de la especie, figs.2, 6-7; lám. III. Fig. 1; lám. IV in Borghi (2001), y un braquidio de otro ejemplar (fig. 3; lám. III in Borghi, 2001).

El Sig. Borghi de la Società Reggiana di Scienze Naturali nos ha facilitado con gran amabilidad fotografías de varios ejemplares del taxón en cuestión, que proceden del registro Plioceno Superior del Río Stirone, cerca de Salsomaggiore, en la Región de Emilia (Italia). Se trata de ejemplares grandes, biconvexos, con contorno oval, más largos que anchos, con un pliegue trapezoidal o en cofre de superficie dorsal plana y flancos laterales suaves, que surge aproximadamente hacia la mitad de la valva dorsal, algo desplazada anteriormente. Este pliegue dibuja una uniplicación trapezoidal más o menos ancha y profunda, o una débil

sulcificación, en la comisura frontal. La comisura lateral se arquea levemente y se desvía ventralmente unos 20 grados. El ápice es bastante saliente (*produced*) y el foramen marginado, variablemente labiado, de forma que la sínfisis queda parcialmente oculta. La concha se ornamenta de finas estrías de crecimiento, y éstas revelan estadios juveniles que muestran un contorno subcircular de anchura relativa próxima a 1, lo que demuestra un variación decreciente de este parámetro en el curso de la ontogénesis.

Las otras localidades citadas por Brocchi (1814) son San Geminiano y Lajatico, ambas de la región de la Toscana italiana. Nosotros hemos figurado (fig. 5, lám. VII aquí) un ejemplar del Plioceno Superior de la zona de Poggibonsi, próxima a la localidad de San Geminiano, cuyas características cualitativas son similares a las del ejemplar tipo de la especie. El ejemplar de Poggibonsi sólo se diferencia en el tipo de Brocchi (1814) en poseer un tamaño menor, una razón de anchura mayor, y el foramen menos labiado. El pliegue dorsal que surge hacia la mitad de la concha se deprime algo por el eje de la concha sin llegar a formar un auténtico surco medio dorsal, como en *T. calabra* o en *T. maugerii*, de forma que tiene una superficie dorsal relativamente plana. En la comisura frontal se esboza, probablemente al igual que en el ejemplar tipo, una débil sulcificación. La valva ventral posee un seno o extensión lingüiforme, plana, limitada por dos surcos débiles que se corresponden con los flancos del pliegue dorsal. Insistimos, por lo tanto, en que el taxón en cuestión es una forma principalmente uniplegada, sólo débilmente sulciplegada en algunos ejemplares de una hipotética muestra, existiendo sólo raros ejemplares con una sulcificación bien definida en la comisura frontal.



Fig.14.- Reproducción de la figura original del holotipo de *Anomia ampulla* Brocchi 1814 (fig.5, tav.X, in Brocchi, 1814). El holotipo muestra un pliegue dorsal trapezoidal o en cofre, que surge de la mitad de la concha. La superficie dorsal del pliegue se encuentra levemente deprimida, destacándose así los flancos laterales, de forma que parecen dos pliegues dorsales.

La falta de suficientes figuras de la especie en el trabajo de Brocchi (1814) y la ambigüedad de la vista dorsal del único ejemplar figurado ha llevado a los autores de los siglos XIX y XX a considerar distintos conceptos sobre esta especie; unos consideran que se trata de una forma biplegada, incluso sugiriendo que es la misma especie que *T. sinuosa*, y otros han considerado que se trata de una forma uniplegada, a veces con plegamiento tardío y poco desarrollado. Nosotros, por las razones que hemos expuesto más arriba, nos incluimos dentro del segundo grupo.

Además, Brocchi (1814) ofrece una descripción ambigua, que facilita cierta variedad de interpretaciones: “*Testa inflata, valva inferiore basim versus obscure buplicata, altera rotundata, laevi, apice prominente pertuso*”; luego comenta que: “*Questa conchiglia... non*

può essere l' anomia terebratula di Linneo, che, secondo la definizione di questo autore, ha tre piegature in una valva e due soltanto nell'altra. In quella che descriviano non ve ne ha che due nella valva inferiore, ma così poco apparenti... La valva superiore poi è affatto liscia; nondimeno in alcuni esemplari si scorgono due solchi longitudinali così leggieri che è d'uopo per ravvisarli esporre la conchiglia sotto un favorevole riflesso di luce". Nosotros opinamos que los dos pliegues "poco aparentes" a los que se refiere Brocchi (1814) no son más que los flancos suaves que limitan lateralmente el pliegue en cofre dorsal.

La confusión se incrementa si tenemos en cuenta que Brocchi (1814) describe una variedad biplegada de *Anomia ampulla* Brocc.: "Idem. Var. *plicis eminentioribus, margine infero sinuoso*. Fossile nelle Crete Sanesi".

En el registro Plioceno del norte de Italia existen ejemplares de *Terebratula* relativamente plegados, y afines a *T. ampulla*, que deben ser estudiados en el contexto de las poblaciones, y no como ejemplares aislados. Por ejemplo, el taxón identificado por Sacco (1902) como *Terebratula ampulla* var. *plicata* entra en un campo de variación cualitativa común a los taxones que en este trabajo hemos identificado como *Terebratula terebratula* (Linn.), en su nueva acepción, y como *Terebratula calabra* Seguenza 1871. La muestra del Plioceno Inferior de la Cuenca de Nijar cuyos ejemplares hemos atribuido a *Terebratula terebratula* (Linn.), debido a su similitud con los ejemplares del Plioceno de Andria figurados por Lee et al (2001), puede contener un 2-3% de individuos que desarrollan un plegamiento similar al de *Terebratula calabra* Seg., por ejemplo, ver fig. 5, de la lámina I. De la misma manera, en una muestra de *T. calabra* puede haber un porcentaje análogo al anterior de ejemplares que tienen un plegamiento similar al del otro taxón, por ejemplo, ver fig.4, de la lámina II. Nosotros opinamos que se trata de dos taxones diferentes porque ambas poblaciones pertenecen a yacimientos cuya facies es similar, tanto litológica como taxonómicamente. Además, los yacimientos en que hemos identificado *T. calabra* se caracterizan por facies litológicas distintas que sugieren diferentes condiciones de energía, y estas distintas condiciones no se han reflejado en la variabilidad cualitativa de las muestras.

El taxón identificado por Sacco (1902) como *Terebratula ampulla* var. *plicatolata* posee, según la fig.26, lám. II in Sacco (1902), las características cualitativas de *Terebratula calabra* Segu., por lo que se debería llevar a cabo un estudio de estos taxones del norte de Italia que permitiesen caracterizar su afinidad, bien tratándose de la auténtica *T. calabra*, o bien tratándose de poblaciones aisladas de *T. ampulla* o ejemplares escasos de una población típica que han desarrollado este tipo de plegamiento según diversas causas. Ruggiero (1983) figura un ejemplar del registro Plioceno de Montafia (Piamonte), identificado como *T. ampulla*, que es similar a numerosos ejemplares idénticos de *T. calabra*. Por este motivo, no resultaría extraño que existiese la especie *T. calabra* Seg., en el registro Plioceno del norte de Italia.

Nosotros planteamos que los ejemplares del Plioceno de Andria, a juzgar por las figuras de Lee et al (2001), podrían ser co-específicos con *Terebratula ampulla* (Brocc.) del registro Plioceno de la Toscana y de la Emilia Romagna, ya que es difícil encontrar diferencias en los caracteres generales, tanto cualitativos como cuantitativos, y ontogénicos; que no reflejen las diferencias propias de distintas poblaciones. Lee et al (2001) no comparan el taxón de Andria con *Terebratula ampulla* (Brocc.) ni con ningún otro. Se limitan a considerar que las especies *Terebratula calabra* Seg. y *Terebratula costae* Seg. son sinónimos de *T. terebratula*, sin ofrecer una discusión justificativa (tal vez como consecuencia del planteamiento de Lee et al., 2001, que hemos explicado anteriormente en el punto 4 de nuestra discusión sobre el neotipo de *T. terebratula*). Esto nos extraña aún más al observar que reconocen los taxones *Terebratula ampulla* (Brocc.) y *Terebratula scillae* Seg. como especies válidas, sin discutir su afinidad con el taxón de Andria, y sin redefinir estas especies, habida cuenta de que *ampulla* probablemente es un sinónimo taxonómico, y de que *T. scillae* tiene una morfología más próxima al taxón de Andria que los taxones *T. calabra* Seg. y *M. costae* (Seg.),

considerados sinónimos del taxón de Andria por estos autores. Por estos motivos, nosotros consideramos que, en caso de existir una sinonimia taxonómica entre *Terebratula ampulla* del registro Plioceno de norte de Italia y *Terebratula terebratula* del registro Plioceno de Andria, se debería abandonar la denominación de *ampulla*, para evitar confusiones nomenclaturales y taxonómicas.

Seguenza (1865, 1871) puede considerarse uno de los autores cuyo concepto de *Terebratula ampulla* se corresponde con el de un taxón principalmente unplegado, según se puede apreciar en las láminas de sus trabajos. Seguenza (1871) describe los ejemplares que asigna a *T. ampulla* como "...con due pieghe leggiere ravvicinate che si estendono sulla piccola valva, divenendo sempre meno distinte...", de forma que la interpretación que hace Seguenza (1871), en concreto del tipo de plegamiento de *ampulla*, es similar al de Brocchi (1814). Seguenza (1871) señala también que "...rispondono sulla grande valva due solchi apenna accenati", refiriéndose, seguramente, a los surcos que limitan lateralmente la extensión lingüiforme de la valva ventral, que se corresponde con el pliegue en cofre de la valva dorsal.

En su monografía de 1865, Seguenza ilustró grandes ejemplares unplegados (= *T. scillae*) bajo el nombre de *T. ampulla*. Éstos parecen proceder del registro Mioceno de Gravitelli. Sin embargo, Gaetani & Saccà (1983) indican que en esta localidad afloran formaciones de edad Pleistoceno, de forma que el taxón que existe en ellos es, probablemente, *T. scillae*.

Seguenza (1871) figuró ejemplares que encajan con el taxón que nosotros consideramos como *Terebratula ampulla* (Brocc.), ver figs.1-4, lám. V in Seguenza (1871). Estos ejemplares son grandes, con el ápice suberecto a erecto, de forma oval, con un plegamiento consistente en un suave pliegue en cofre restringido a la parte anterior, y con una sulcificación poco definida en la comisura frontal. El ejemplar de la fig. 3 de la lámina V in Seguenza (1871) posee pliegues dorsales definidos en la parte anterior, de forma que se asemeja a *T. calabra* según este aspecto, pero, como hemos comentado anteriormente, puede tratarse de uno de los escasos ejemplares biplegados que cabe esperar en pequeños porcentajes, en una muestra de *T. ampulla*.

Otros autores, como Ruggiero (1983), figuran típicos ejemplares sulciplegados de *Terebratula calabra*, bajo el nombre de *T. ampulla*, ver fig.4, lám I in Ruggiero (1983), que representa un ejemplar del registro Plioceno de Montafia, cf. fig. 1, lám.II aquí. Posteriormente, la misma autora figura un ejemplar similar identificado como *Terebratula calabra*, ver fig.3, lam. I in Ruggiero (1994). Gaetani & Saccà (1983) consideran que *T. ampulla* es un posible ancestro de *T. scillae*. Nosotros proponemos una posibilidad alternativa, que tanto *T. ampulla* como *T. scillae*, e incluso *T. calabra*, hayan evolucionado a partir de *T. pseudoscillae* Sacc., diferenciándose ésta última de ambas en el desarrollo del pliegue dorsal trapezoidal en estadios juveniles, de forma que los ejemplares gerónticos tienen una morfología más exagerada que aquéllos de *ampulla* y *scillae*.

El taxón unplegado que Seguenza (1871) interpretó como *T. ampulla* existe también en el registro Plioceno de Douera y Draria (Argelia), según puede apreciarse en el trabajo de Bitner & Moissette (2003). Además, estos autores figuran y describen un pequeño taxón biplegado bajo el nombre de *Terebratula* sp. La morfología de este pequeño taxón de Had Mramer (Marruecos) es similar a la de *Terebratula calabra*, sólo distinguiéndose por el tamaño mucho menor de *Terebratula* sp., que no llega a los 2 cm de longitud. Si se encontrara este taxón en distintas localidades sin variación significativa de sus características, habría pocas dudas a la hora de considerar que se trata de una especie nueva. Bitner & Moissette (2003) reconocen que el taxón que han identificado como *T. terebratula* tienen un menor desarrollo de plegamiento sobre las valvas, en comparación con *Terebratula* sp. Por esto nos extraña que estos autores, al igual que Lee et al (2001), consideren que *T. calabra* es un sinónimo del taxón de Andria, cuando las poblaciones del registro Plioceno de, por

ejemplo, Santa Pola y Águilas, que fueron estudiadas por Pajaud (1976, 1977), se caracterizan, muy mayoritariamente, por la presencia de ejemplares biplegados. Pajaud (1976, 1977) identificó los ejemplares de estos yacimientos españoles, como *T. terebratula*, siguiendo, probablemente, el concepto de Thomson (1927), quien a su vez, tuvo como referencia el ejemplar fijado por Buckman (1907), del registro Pleistoceno de Monte Mario (Italia). Nosotros consideramos, de forma análoga a Gaetani & Saccà (1983), que dicho ejemplar, muy parecido a *T. calabra* por su tipo de plegamiento, entra en los límites de variación cualitativa de *T. ampulla*, como hemos comentado anteriormente. Gaetani & Saccà (1983), sin embargo, opinan que este taxón debe de ser *T. scillae* ya que se encuentra en depósitos de edad Pleistoceno. Pero Borghi (2001) y, anteriormente Malz & Jellinek (1984), demuestran la existencia de *Terebratula ampulla* en el Pleistoceno. Además, los ejemplares figurados por Cooper (1983), procedentes de Monte Mario, figs.8-16, lám. 4 in Cooper (1983), muestran todas las características de la especie del registro Plioceno y Pleistoceno del norte de Italia, así como de la especie de Andria, como también opinan Lee et al (2001):

“*These specimens (from Monte Mario), which are certainly conspecific (with those of Andria), vary from small rectimarginate (juvenile) (named T.grandis) specimens (labelled T.depressa) to large rectimarginate individuals (named T.grandis), to examples with moderate sulcification (labelled T.ampulla or T. terebratula).*” Por cierto que, esta descripción de la variación de la muestra de Monte Mario depositada en el Museo de Historia Natural de Londres, que hacen Lee et al (2001), es aplicable a la especie *T. ampulla*; y no hacen mención a ejemplares consideradamente plegados, por lo que no se entiende bien por qué consideran que *T. calabra* es un sinónimo del taxón de Andria.

En España, la especie tal vez exista en el registro Plioceno de la zona de Barcelona, según las afirmaciones de Davidson (1870), que cita *T. grandis*. Se conoce su existencia en el registro Plioceno Inferior de la Cuenca de Níjar y del Campo de Dalías, según Méndez Cecilia (1971), que cita *Terebratula perforata*. Iñesta (1999) figura un ejemplar rectmarginado de la Cuenca de Níjar que atribuye a *T. ampulla*. Por último, García Ramos (2004) describe e ilustra algunos ejemplares del área de Retamar, Almería, (gracias a la ayuda de Don Antonio Ortiz y su esposa, quienes me dieron a conocer el yacimiento), que también asigna a *T. ampulla*. En el registro Plioceno de la Cuenca del Algarve (sur de Portugal), también existe la especie.

Para terminar nuestra discusión sobre *Anomia ampulla* Brocchi 1814 =? *Terebratula terebratula* del registro Plioceno de Andria, hemos de destacar que la afinidad entre estos taxones ha de ser investigada, para comprobar si se trata de sinónimos. Por otro lado, nuestras investigaciones nos han llevado a considerar que la especie *Terebratula ampulla* (Brocchi) es un taxón principalmente unplegado, aunque pueden existir raros ejemplares en una muestra que hayan desarrollado cierto grado de plegamiento. Los taxones biplegados afines a *ampulla* que Sacco (1902) ha descrito como variedades *plicata* y *plicatolata*, deben asimismo ser estudiadas.

Otros taxones de la Provincia Mediterránea

Los registros del Mioceno Inferior a Superior del sector occidental de la Provincia Mediterránea contienen dos especies principales de *Terebratulinae*: *Terebratula maugerii* Boni 1933 y *Terebratula pseudoscillae* Sacco 1902, de Italia (Monte Vallassa, p.ej.), y del sureste español. En el Mioceno Medio empiezan a aparecer formas de transición, como por ejemplo, *T. sinuosa* sensu Sirna (1967) = *Maltaia* aff. *costae* de la zona del Lago de Scanno y de la Maiella. En el registro Helveciense (Serravalliense) de Colli Torinesi existe la *T. tauiolata* Sacc. =? *Terebratula ampulla* mf. sp.. En el Mioceno Superior existen ya formas muy afines a *Terebratula calabra* Seg., algunos ejemplares manifiestan caracteres atávicos que sugieren morfologías propias de *T. pseudoscillae* y de *T. maugerii*, en el sureste español y en Malta.

También existen en el Mioceno Superior especies como *Maltaia costae* y *Maltaia maltensis*, en Italia meridional, en el sureste español y en Malta, tal vez en Argelia. En el registro Plioceno del norte de Italia, zona de Asti, existen formas que anuncian la *Terebratula scillae*, ver fig.1, lám. VII. En el Plioceno mediterráneo abunda la *Terebratula terebratula* (Linn.), y la *Terebratula calabra* Seg. En el registro Plioceno de Marruecos se ha descrito la *Terebratula* sp., Bitner & Moissette (2003), de la que se requieren nuevos datos. En el registro Plioceno del sureste español es frecuente la *Maltaia pajaudi* sp. nov. y la *T. calabra*. En el Pleistoceno sólo sabe de la existencia de *T. scillae* Seg. y de *Terebratula terebratula*, ver Borghi (2001).

La especie *Terebratula pseudoscillae* Sacco 1902, fue descrita originalmente como una variedad de *T. sinuosa*. Sin embargo, la variabilidad cualitativa que se observa en este taxón permiten su distinción de *T. maugerii* Boni, porque ésta última tiene las valvas siempre fuertemente plegadas, por lo que nosotros la consideramos una especie válida. Sacco (1902) diagnostica el taxón de la siguiente forma: “*Plicae longitudinales suboblitae. Valva dorsalis minime vel non biplicata, medio ventroso-elata; valva ventralis minime vel non plicato-sulcata*”. El holotipo, figurado por Sacco (1902), fig. 16, lám. III; procede del Serravalliense de Varzi (Italia). Sacco (1902) cita la especie del Río Semola e indica que es abundantísima en el registro Mioceno Medio de Monte Vallassa, según la referencia de Mariani (1886). Sacco (1902) también señala que existen numerosas formas de transición hasta *T. sinuosa*. Esta observación es explicable por los ejemplares biplegados típicos de esta especie, y por el suave pliegue ventral relicto que muestran algunos ejemplares (lo que recuerda su afinidad con *T. maugerii*, o bien con un posible ancestro común, como pueden ser representantes oligocenos de *T. hoernesii*). Sacco (1902) explica que la morfología de este taxón recuerda a la *T. scillae*.

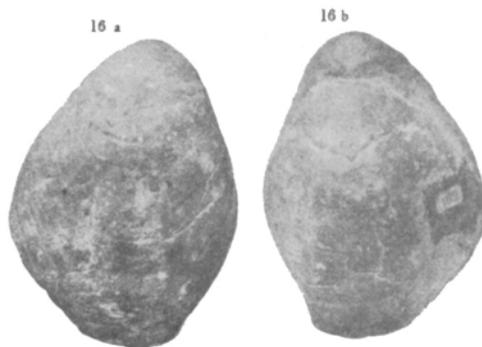


Fig. 15.- Reproducción de las figuras 16 a-b, de la lámina III in Sacco (1902), que representan el holotipo de *Terebratula sinuosa* var. *pseudoscillae* Sacco 1902. Extraídas de la obra original, Sacco (1902)- “*I Brachiopodi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria*”. Véase la trayectoria ontogénica del ejemplar, con el desarrollo de un pliegue dorsal, en cofre, prominente. La valva ventral (figura de la izquierda) presenta un “fantasma” de pliegue ventral que parte del tercio posterior de la concha.

Boni (1934) figura numerosos ejemplares que muestran perfectamente la variación de la especie. En España, Calzada (1978) es el primer autor en figurar este taxón, procedente de los olistostromas del Tortoniense de Ceutí, cerca de la localidad de Archena (Murcia), que primeramente lo atribuye a *T. grandis* sensu Deslongchamps 1862, del Mioceno del Oeste de Francia, y más tarde a *Terebratula ampulla*, tras considerar la inclusión de la especie alemana en el género *Pliothyryna*, ver Calzada (1984).

Don Ginés Marcos, sin cuya ayuda no hubiera podido realizarse esta nota, me ha dado conocer un yacimiento de edad Mioceno Superior próximo a la ciudad de Caravaca, en el Barranco de Cavila, donde existe este taxón, y muestra la misma variabilidad cualitativa que la muestra del registro Tortoniense de Ceutí; ver figs. 1-4, lám. III.

La especie puede distinguirse de formas afines como *Terebratula terebratula* de Andria, y de *Terebratula scillae*, en que existe un mayor porcentaje de ejemplares biplegados en una muestra de población hipotética, posee un desarrollo de pliegue dorsal trapezoidal o en cofre desde estadios juveniles (ver p.ej., fig. 6, lám. III), de forma que dicho pliegue es profundo y los flancos muy marcados. A veces, al igual que en *T. ampulla*, la superficie dorsal del pliegue se deprime levemente de forma que se esboza una débil sulcificación en la comisura frontal, ver fig. 4 de lám. III. Cuando esta depresión se acentúa mucho, el ejemplar desarrolla pliegues dorsales en la valva menor, ver. fig.5, lám.III. La valva ventral presenta a veces un “fantasma” de pliegue ventral que surge cerca del umbo, lo que nos sugiere la afinidad de este taxón con *T. maugerii* Boni, ver figs. 1, 6 y 7 de la lám. III.

Otra especie de gran importancia es *Terebratula calabra* Seguenza 1871. Esta especie perfectamente conocida se definió con ejemplares procedentes de Nasiti y de Terreti, cerca de Reggio Calabria, localidades donde afloran depósitos de edad Plioceno. Gaetani & Saccà (1983) vuelven a estudiar la especie, contando con material del registro Plioceno de Terreti, y figuran un diagrama de dispersión e histogramas de frecuencia relativos a parámetros dimensionales de la concha. Nosotros opinamos que algunas formas plegadas del norte de Italia (zona de Asti), tal cuales pueden observarse en los trabajos de Sacco (1902) y de Ruggiero (1983), podrían pertenecer a la especie (ver fig.4, lám I in Ruggiero, 1983; cf. fig.1, lám. II, aquí).

La especie se conoce también del registro Plioceno del sur y sureste de España, según queda demostrado en los trabajos de Pajaud (1976, 1977), que estudia los yacimientos de Santa Pola (Alicante), Águilas (Murcia) y Terreros (Almería) y de Bitner & Martinell (2001), que la citan del registro Plioceno de Estepona (Málaga). Todos estos autores identifican la especie como *Terebratula terebratula* (Linn.). García Ramos (2004) estudia una muestra numerosa del registro Plioceno Inferior de Águilas, figurando algunos braquidios, y la identifica como *Terebratula terebratula* (Linn.). Mi cita en el 2004 de *Terebratula ampulla* procedente de Águilas es errónea ya que, en realidad, dichos ejemplares son juveniles de *Terebratula calabra* Seg., que han alcanzado una longitud de 3-4 cm en estado rectimarginado, mientras que cerca del 95 % de los adultos de las muestras de la zona de Águilas, poseen la comisura frontal sulciplegada.

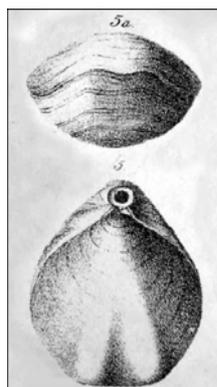


Fig. 16.- Figura que representa el holotipo de *Terebratula calabra* Seguenza 1871 del registro Plioceno de Terreti (Calabria), en vista dorsal y frontal. Modificado de Seguenza (1871)- “*Studii paleontologici sui brachiopodi terziarii dell’Italia meridionale*”. Como muestra la figura de arriba, la valva ventral suele ser lisa, sin pliegues, mientras que la valva dorsal muestra dos pliegues redondeados restringidos a la zona anterior de la concha.

Este taxón es afín a *Terebratula terebratula* (Linn.) de Andria, pero nosotros negamos su sinonimia con tal especie, considerando el espectro de variación cualitativa que hemos podido estudiar en ejemplares de Águilas, Cañada Gallego (Murcia) y Santa Pola (Alicante). De forma resumida, la principal diferencia estriba en que la gran mayoría de los ejemplares

de una muestra de *T. calabra*, tienen dos pliegues dorsales restringidos a la parte anterior de la concha, mientras que los ejemplares de *T. terebratula* de Andria, suelen ser rectimarginados o uniplegados. De *T. maugerii* se puede distinguir fácilmente por la diferencia en la intensidad del plegamiento sobre las valvas. Además, la valva ventral de *T. calabra* no suele presentar plegamiento de ningún tipo. La especie en cuestión es similar a *T. ampulla* var. *plicatolata*, sin descartar que se trate de sinónimos.

En 1983, Cooper erige el género *Maltaia*, con especie tipo *Maltaia maltensis* Coop., procedente del registro Mioceno de Malta. Este autor señala que dicho género se distingue de *Terebratula* en poseer la arcada del lazo menos desarrollada, sin el puente horizontal típico de las arcadas trapezoidales de *Terebratula*, ver fig. 15b de la lámina VIII., y en su menor tamaño y mayor grado de plegamiento. Cooper (1983) dispone tan sólo de seis ejemplares de este taxón, por lo que su variabilidad es desconocida. A juzgar por las figuras de la lámina 6 in Cooper (1983), la especie se caracteriza por su tamaño mediano, su contorno subpentagonal, su plegamiento restringido a la zona anterior de la concha, con o sin pliegue ventral que puede surgir del tercio posterior de la valva mayor, y por el umbo saliente, erecto, y el foramen marginado y labiado. Este taxón debe de ser el ancestro de *Maltaia pajaudi* sp.nov., que se distingue por su surco ventral característico.

Cooper (1983) compara *Maltaia maltensis* Coop. con *Terebratula costae* Seguenza 1871. Los ejemplares figurados por Seguenza (1871) representan formas deprimidas en perfil lateral, tienen contorno subpentagonal redondeado, y poseen pliegue ventral que surge de la mitad de la valva mayor. La comisura frontal es sulciplegada. El foramen de esta especie es pequeño, algo marginado, y oculta parcialmente la sínfisis. El umbo es erecto.

Nosotros opinamos que esta especie se puede incluir en el género *Maltaia*, porque el braquidio figurado por Seguenza (1871), fig. 10, lám. V, tiene las características propias del género *Maltaia*, como las puntas crurales cortas y la arcada baja y convexa. Compárese el braquidio de fig. 10 in Segu. (1871), con los de *Maltaia pajaudi* sp. nov.; figs. 1-10, lám. VIII aquí, y con los de las especies de *Terebratula*. Se puede observar que, *Terebratula*, por lo general, posee un mayor desarrollo de estas estructuras, es decir, puntas crurales más largas y la arcada más alta, y de forma trapezoidal. La especie se distingue de *Terebratula maugerii* por presentar un plegamiento más tardío, y menos desarrollado. Gaetani & Saccà (1983) muestrean nuevos ejemplares de la localidad tipo cerca de Monteleone (actual Vibo Valentia), e indican que su muestra se compone de juveniles de *T. sinuosa*, los ejemplares adultos habiendo sido destruidos o separados del conjunto debido a procesos tafonómicos. Nosotros hemos identificado una muestra numerosa de ejemplares del registro Tortoniense de Corvera, como *Maltaia* aff. *costae*, que poseen un plegamiento más marcado que los ejemplares tipo y un contorno más marcadamente pentagonal, ver figs. 1-5, lám. V, los cuales tienen un tamaño similar a los ejemplares de Cessaniti. En el yacimiento no se aprecian rasgos que indiquen segregación brusca de ejemplares según su tamaño. La mayoría de los shell-beds de *Terebratula* estudiados por nosotros se explican por la acción de tormentas, por lo que los fondos bioclásticos típicos de la mayoría de los yacimientos estudiados por nosotros, podrían interpretarse como tempestitas proximales. Este tipo de transporte no parece haber segregado, sin embargo, los ejemplares juveniles del conjunto de la población, al menos no totalmente, ya que los histogramas de frecuencia relativos a la Longitud de los ejemplares de la muestra, tienen forma de campana. Los fondos blandos de limos, facies característica de muchos de los yacimientos estudiados, constituyen un medio propicio para ocasionar alta mortalidad de juveniles, lo que resultaría en histogramas decrecientes hacia la derecha. Según este razonamiento, sí que podemos llegar a la conclusión de que parte de los ejemplares juveniles (los más diminutos) se han segregado del conjunto de conchas de mayor tamaño, pero no hemos observado shell-beds que impliquen segregaciones tan bruscas como la que sugieren Gaetani & Saccà (1983). Estos motivos, junto con la consideración del espectro de variación cualitativa de *Maltaia* aff. *costae*, y su

trayectoria ontogénica, nos inclina a pensar que *T. costae* Seguenza 1871 es una especie válida.

La especie *Maltaia pajaudi* sp. nov. del registro Plioceno del sureste español, se describe y discute posteriormente.

Otra especie de gran importancia en la Provincia Mediterránea es la *Terebratula scillae* Seguenza 1871. Seguenza (1871) erigió esta especie cuando dispuso de auténticos ejemplares de *Terebratula ampulla* procedentes de la Toscana. Los ejemplares de Sicilia que en 1865 había atribuido a la especie de Brocchi (1814), presentaban particularidades que permitían su distinción como una especie nueva.

Borghi (2001), lleva a cabo una comparación entre la auténtica *Terebratula ampulla* de los yacimientos cercanos a Castell'Arquato y a Salsomaggiore, y una muestra de 51 ejemplares pleistocenos de *T. scillae* de la Isla de Favignana (Sicilia), y llega a las siguientes conclusiones:

- El umbo es más constantemente erecto en *T. ampulla*.
- El diámetro relativo del foramen en *T. ampulla* es inferior al de *T. scillae*.
- La comisura anterior de *T. scillae* es siempre uniplegada.
- La máxima anchura suele situarse a mitad de la concha en *T. scillae*, mientras que en *T. ampulla*, la máxima anchura está desplazada anteriormente.
- También apunta que existen diferencias en las dimensiones medias de las muestras, pero constituyen un aspecto poco significativo. (Nosotros compartimos esta opinión).

La especie ha sido estudiada, además, por Maugeri-Patanè (1923), que figura un ejemplar típico; por Gaetani & Saccà (1983), que figuran varios ejemplares del registro Pleistoceno Inferior de Terreti-Tombarello. Ruggiero (1985, 1986, 1994, 2002) estudia y figura la especie en distintas ocasiones, contando con ejemplares de la zona de Apulia.

En el registro Plioceno de la zona de Asti, existen grandes ejemplares, de hasta 8 cm de longitud, que tienen una morfología similar a la de *T. scillae*. En concreto, poseen el pliegue dorsal muy bien definido, y tienen el foramen grande. Hemos figurado un ejemplar del registro Pleistoceno Inferior de Lecce (Apulia), fig. 1, lám. VII.

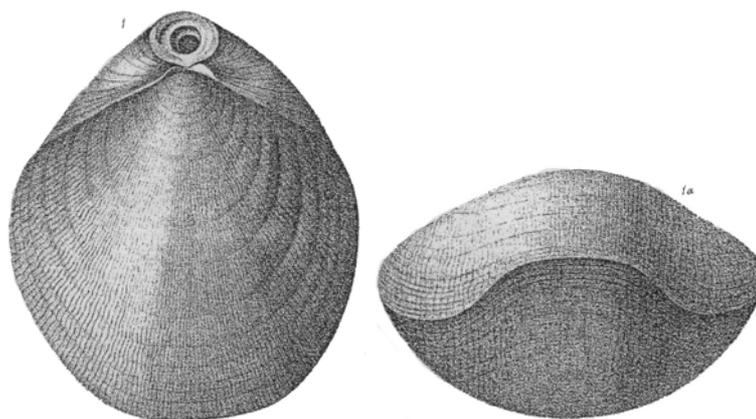


Fig.17.- Reproducción de las figuras originales de *Terebratula scillae* Seguenza 1871, extraída de Seguenza (1871)- “*Studii paleontologici sui brachiopodi terziarii dell'Italia meridionale*”.

Existen otros taxones que se han de revisar, ya que es probable que se trate de sinónimos de *Terebratula terebratula* (Linn.) de Andria, como por ejemplo; *Terebratula tauiolata* Sacco 1902, caracterizada por su contorno subcircular y sus valvas apenas plegadas. Tiene una razón de anchura superior a *T. ampulla*. Tal vez se trate de morfotipos anchos propios de una población de *T. ampulla*. Nosotros hemos figurado un ejemplar ancho

de *Terebratula terebratula* (Linn.), del registro Plioceno de las Lomas de Juan Cortés (Almería), fig. 3, lám. I, que demuestra la existencia de estos morfotipos, ya que en realidad, se trata de variabilidad cuantitativa. También hemos figurado un ejemplar, fig.2, pl.VII, del Mioceno de Colli Torinesi (localidad tipo), cuyas características nos inclinan a pensar que se trata de *T. ampulla*.

Además, se habrían de revisar la *Terebratula regnolii* Menegh., del registro Plioceno de Parlascio, probablemente un sinónimo de *T. ampulla*. También *Terebratula philippi* Seguenza 1871, probablemente se trate de juveniles de *T. calabra*, por su forma, tamaño, y por la localidad de la que proceden, registro Plioceno de Terreti (Calabria).

Por último, cabe citar la *Terebratula siracusana* Seguenza 1871, del registro Plioceno de Siracusa y de Castoreale. Se caracteriza por su tamaño en torno a los 5-6 cm de longitud, el pequeño diámetro relativo del foramen y sus valvas no plegadas. Ruggiero (1994) pone de manifiesto que se encuentra asociada a *T. calabra*, a la que excede en número de ejemplares, en una muestra del Capo S. Andrea. Esto nos hace suponer que el pequeño diámetro del foramen de este taxón no se debe al tipo de sustrato, por lo que la especie podría ser válida.

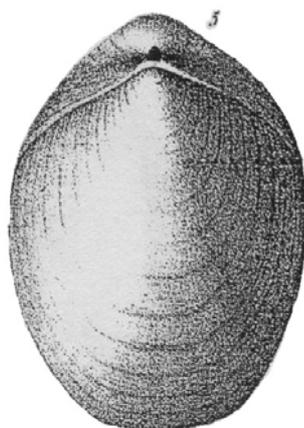


Fig.18.- Reproducción de la figura de un ejemplar de *Terebratula siracusana* Seguenza 1871, extraída de Seguenza (1871)- “*Studii paleontologici sui brachiopodi terziarii dell'Italia meridionale*”.

SISTEMÁTICA

Orden **TEREBRATULIDA** Moore, 1952
 Superfamilia **TEREBRATULOIDEA** Schuchert, 1913
 Familia **TEREBRATULIDAE** Gray, 1840
 Subfamilia **TEREBRATULINAE** Gray, 1840
 Género **MALTAIA** Cooper, 1983
 Especie tipo *Maltaia maltensis* Cooper 1983

Maltaia pajaudi sp. nov.

Fig.19.1a-g (text); figs.1-13, lám. VI; figs.1-10, lám. VIII.

- Cf. 1865 *Terebratula pedemontana* Lamk- Seguenza; tav. IV, fig.5.
 1988 *Terebratula sinuosa* (BROCCHI)- Gómez Alba; lám 71, fig.9.
 2004 *Terebratula sinuosa* (Brocchi)- García Ramos; figs.2, 3 (text);
 figs.1-8, lám IV; figs.5-7,11, 13, lám. VI.

Holotipo.- El ejemplar de la figura 19.1a-g. Sus siglas de registro son: BOL-003. El holotipo tiene las siguientes dimensiones: Long= 22,66 mm; Anch= 20,69 mm; Grosor= 13,23 mm. La longitud de la valva dorsal es de 18,97 mm. La longitud del braquidio es de 7,11 mm. El holotipo se guarda en el museo de la Asociación Cultural Paleontológica Murciana.

Razón del nombre.- Dedicada al Dr. Daniel Pajaud (1934-2003), entusiasta especialista en braquiópodos que estudió las asociaciones del Plioceno Inferior de la zona de Aguilas y de Santa Pola.

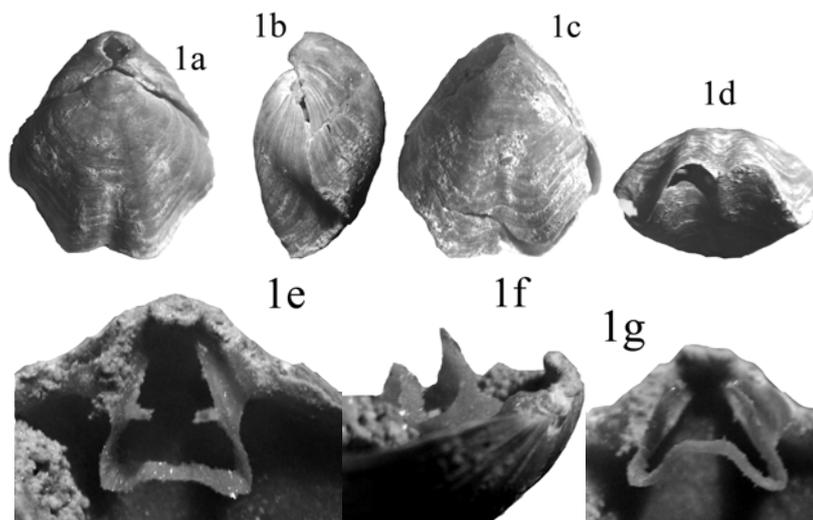


Fig.19.1a-g.-Holotipo de *Maltaia pajaudi* sp.nov. procedente del registro Plioceno de Bolnuevo (Murcia).

Localidad, estrato tipo, ambiente tipo.- El holotipo procede de una formación de limos, arenas, y areniscas amarillentas de edad Plioceno que aflora en la zona de Bolnuevo (Murcia). En concreto, el holotipo procede de Bolnuevo 1 (37° 33' 51,89" N; 1° 18' 45,54" O). Otro yacimiento muy cercano es Bolnuevo 2 (37° 33' 46,72" N; 1° 19' 34,11" O). Existen otras localidades del Plioceno Inferior (en Cabo Cope y Cañada Brusca existen en la Zona de *Globorotalia punctulata* (Desh.)) muy importantes donde se ha recolectado gran parte del material estudiado, como Cabo Cope (Murcia); Cabo Cope 1, de coordenadas 37° 27' 0,1.09" N; 1° 29' 19,08" O; Cabo Cope 2 de coordenadas 37° 26' 42,44" N; 1° 29' 27,09" O; Cañada Brusca (Murcia) y Santa Pola (Alicante). La especie existe también en el registro Plioceno de Antas (Almería), ver Gómez Alba (1988), lám. 71, fig.9; y del Campo de Dalías (Almería). El ambiente tipo es sublitoral-circalitoral, propio de plataforma interna-media.

Diagnosis.- *Maltaia* de pequeño o mediano tamaño (longitud media aproximada de 24 mm). Contorno marcadamente subpentagonal a subromboidal. Comisura frontal normalmente sulciplegada, a veces episurcada, fuertemente uniplegada en escasos ejemplares aberrantes. Surcos dorsales medio y laterales poco o muy marcados. Sulcus ventral de variable desarrollo frecuente, pliegue ventral raro y poco desarrollado en la parte anterior. Salientes crurales poco incurvados. Arcada baja, normalmente convexa y redondeada, aunque puede ser suavemente trapezoidal. Puntas crurales considerablemente menos desarrolladas que en *Terebratula* o en *Pliothyryna*. "Maltaia of small to medium size (average size about 24 mm in length). Outline strongly subpentagonal to subrhomboidal. Anterior commissure sulciplecate to episulcate, randomly conspicuously uniplecate. Dorsal median and lateral sulci poorly to markedly defined. Ventral sulcus of variable development is frequent, ventral plica poorly developed at anterior is rare. Crural processes not much incurved inwards. Transverse band low, usually convex with rounded arc, it may be gently trapezoidal in some specimens. Terminal points of the loop considerably less developed than in either *Terebratula* or *Pliothyryna*".

Descripción.-Caracteres externos: la especie que se describe resulta llamativa por su tamaño considerablemente menor que el de la mayoría de taxones de *Terebratulinae*. El contorno es marcadamente subpentagonal (con vértices muy bien definidos) en la mayoría de los ejemplares de una muestra, aunque existen sutiles gradaciones a contornos ovales, suavizándose los vértices del contorno, subromboidales en ejemplares muy anchos y subtriangulares cuando la máxima anchura se sitúa cerca del margen anterior. La variabilidad cuantitativa es muy grande; por ejemplo, las conchas son biconvexas: normalmente ventribiconvexas o planoconvexas, raras veces dorsibiconvexas. La razón de anchura varía de 0,663 a 1,007, siendo el valor medio de 0,867. La razón de espesor tiene un valor medio de 0,523. La máxima anchura se encuentra algo desplazada anteriormente respecto de la mitad de la longitud de la concha, en la mayoría de los ejemplares. El umbo es algo macizo, y queda truncado por un foramen marginado, variablemente saliente (*produced*), no labiado (los fuertes márgenes del foramen se adelgazan en la zona anterior del foramen, donde empieza la sínfisis). Existe un collar peduncular corto en posición externa. El ápice es subrecto en la gran mayoría de los ejemplares de las distintas muestras. La sínfisis es parcialmente visible, a veces completamente oculta, y es muy cóncava, ancha en la base y corta. Las aristas umbonales están mal definidas en la gran mayoría de los ejemplares, siendo redondeadas, y permesotíridas a mesotíridas. Las áreas están, por lo tanto, mal diferenciadas.

La comisura lateral es recta en la parte posterior, se desvía unos 13-20° ventralmente, y puede mostrar un inflexión variablemente acusada hacia el $\frac{1}{4}$ anterior de la concha, según el ejemplar sea más o menos episurcado. La comisura frontal es normalmente sulciplegada, aunque los ejemplares con fuerte desarrollo de senos laterales en la valva dorsal devienen episurcados. El plegamiento de las valvas no se manifiesta a la misma distancia del umbo. Veamos, los ejemplares juveniles, a diferencia de otras especies de *Terebratula* o *Pliothyryna*, que muestran el umbo regularmente convexo, desarrollan zonas planas o suavemente cóncavas en los flancos laterales del umbo. Tal vez, este carácter sea una manifestación de atavismo que sugiere el fuerte pliegue ventral de taxones más antiguos como *costae* o *maugerii*. Por lo tanto, la valva ventral muestra un relieve muy peculiar y propio, casi exclusivo de este taxón, desde estadios juveniles. La valva dorsal, por el contrario, permanece lisa más tiempo, de forma que el plegamiento surge hacia mitad de la concha, o en la zona anterior de la concha. Los pliegues son poco divergentes y variablemente convexos. La valva ventral muestra tres tipos de relieve: un relieve plano y liso en la zona antero-ventral (ver figs. 6b, 9b, 10b y 11b de la lámina VIII); un relieve plegado consistente en un seno o surco ventral, a veces muy acusado, e incluso a veces acompañado de dos surcos laterales correspondientes a los pliegues laterales definidos por el surco central, en los casos más extremos (ver figs. 1b, 2b, 3b, 4b, 5b y 8b, de la lámina VIII); y por último (el menos frecuente de los tres), en el interior del un seno amplio puede esbozarse un pliegue ventral corto, delgado y restringido a la zona anterior de la concha. El último patrón parece obedecer a fenómenos de atavismo (ver fig. 7b de la lámina VIII). Caracteres internos: hemos estudiado más de una decena de braquidios de esta especie, correspondientes a ejemplares procedentes de Cabo Cope (Murcia), algunos de Bolnuevo (Murcia) incluyendo el holotipo, un braquidio incompleto de Cañada Brusca (Murcia), y un braquidio de Balerma (Almería). Comparando éstos con los de varias especies de *Terebratula*, rápidamente se observa que los elementos del braquidio en *Maltaia pajaudi* sp.nov. poseen un menor grado de desarrollo, probablemente debido a un proceso de pedogénesis que ha diferenciado considerablemente las especies de *Maltaia* de las especies de *Terebratula*. Esto se manifiesta, por ejemplo, en los procesos cruales algo más cortos y menos incurvados de *M. pajaudi*, una arcada más baja y menos desarrollada (predomina la forma ondulada sobre la forma trapezoidal), y la inexistencia o escaso desarrollo de las puntas cruales. Las bases cruales también muestran un menor grado de callosidades. Sin embargo, algunos ejemplares pueden desarrollar estructuras accesorias como placas

cardinales internas incipientes (ver fig. 9, lámina VIII), véase también el braquidio de *Maltaia costae*, fig. 10, lám. V in Seguenza (1871), que como se ha comentado repetidamente, puede explicarse como un carácter atávico que sugiere su evolución a partir de taxones con esta estructura. Las placas cardinales externas son estrechas, variablemente profundas y ventralmente cóncavas.

Material.- Numerosos ejemplares procedentes del registro Plioceno Inferior de Cabo Cope (Murcia), aproximadamente una treintena de ejemplares del Plioceno de Bolnuevo (Murcia), unos quince ejemplares del Plioceno Inferior de Cañada Brusca (Murcia), varios ejemplares del Plioceno Inferior de Santa Pola (Alicante) y escasos ejemplares del Plioceno de Balerna, La Mojonera, y El Alquían (Almería).

Tab.2- Estadística básica de una muestra de *Maltaia pajaudi* sp.nov. de Cabo Cope (Murcia).

	Longitud	Anchura	Espesor	A/L	E/L
N	85	85	85	74	74
Min	7,1	6,5	3,2	0,663	0,434
Max	33,2	25,9	21,4	1,007	0,644
Media	23,44	20,14	12,24	0,867	0,523
Var.Pobl.	20,67	13,99	8,58	0,00341	0,00201
Var. Mue.	20,43	13,82	8,48	0,00337	0,00198
Mediana	24,1	21	12,5	0,869	0,518
Desv. Stand.	4,55	3,74	2,93	0,058	0,045

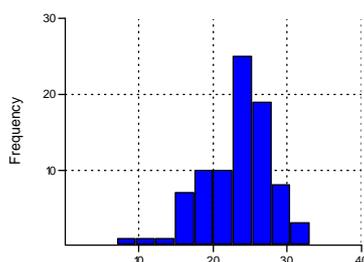


Fig.20 .-Histograma de frecuencia relativo a la Longitud, de una muestra de *Maltaia pajaudi* sp. nov., del registro Plioceno Inferior de Cabo Cope (Murcia). N = 85.

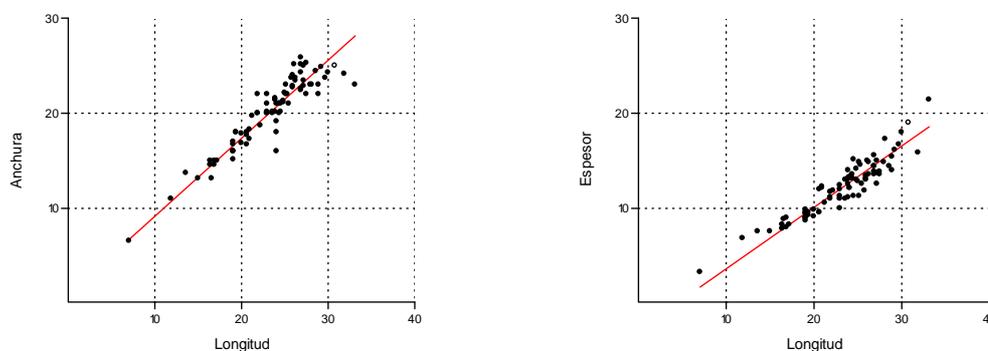


Fig.21.-Diagramas de dispersión de los parámetros Anchura y Espesor frente a Longitud de una muestra de *Maltaia pajaudi* sp.nov. procedente de Cabo Cope (Murcia). Diagrama A/L: $A = 0,82263 + 0,8511L$; $r = 0,92887$. Diagrama E/L: $E = 0,64439 - 2,8667L$; $r = 0,93024$.

Discusión.- En mi trabajo del 2004, consideré que la especie en cuestión tenía rango taxonómico de morfotipo de *Terebratula sinuosa* = *Terebratula maugerii*, teniendo en cuenta que existen formas relacionadas (*Maltaia costae* y *Maltaia maltensis*) que manifiestan los estadios de transición hacia la especie del Plioceno del sureste español. A medida que ha aumentado el material fósil a nuestra disposición, y teniendo en cuenta los criterios sistemáticos que se aceptan en la actualidad, la agrupación de todos estos taxones bajo un único nombre resultaría artificial. También aceptamos la validez del género *Maltaia* Cooper, atendiendo a las patentes diferencias de desarrollo del braquidio en ambos géneros, que se han comentado en la descripción. Nosotros interpretamos el género *Maltaia* como un descendiente pedogenético de *Terebratula maugerii*, ya que las especies de *Maltaia*, de pequeño tamaño, reproducen la morfología juvenil de *Terebratula maugerii*. En concreto, la especie *Maltaia costae* es de difícil distinción de los juveniles de *T. maugerii*. Sin embargo, los juveniles de *T. maugerii* desarrollan antes en la ontogénesis el pliegue ventral tan típico de las dos especies. Por otro lado, ambos taxones se diferencian a nivel poblacional, ya que los numerosos ejemplares de *Maltaia* aff. *costae* procedentes de Corvera (Murcia) que hemos podido estudiar, no llegan a los tres centímetros de longitud, mientras que en las distintas muestras de *T. maugerii* existen ejemplares que pueden alcanzar los 6 cm de longitud.

El carácter morfológico más llamativo de la nueva especie es la existencia de un surco ventral que se manifiesta, aproximadamente, en el 50% de la muestra en Cabo Cope, frente al casi 100 % de la muestra en Bolnuevo, ver García Ramos (2004). El hecho de que la especie se haya encontrado en Santa Pola (Alicante), Cañada Brusca (Murcia) y en distintos yacimientos de la provincia de Almería, y mantenga este carácter, pese a la variedad de facies observadas en estos yacimientos (limos-arcillosos a calcarenitas), que sugieren un distribución paleoambiental que varía de infralitoral a circalitoral, nos lleva a considerar que su morfología está controlada, como en otros taxones de la subfamilia, principalmente por la genética, siendo menos sensible a las condiciones paleoambientales.

Afinidades.- *Maltaia pajaudi* sp. nov. se distingue fácilmente de *Maltaia costae* (Seguenza 1871), en que la valva ventral de la nueva especie es normalmente lisa o lleva un seno ventral, mientras que la especie del Mioceno se caracteriza siempre por desarrollar un pliegue ventral que parte de la mitad de la concha. De *Maltaia maltensis* Cooper 1983, cuya variabilidad es insuficientemente conocida, la nueva especie puede diferenciarse por su tamaño menor, por su seno ventral, por el nulo desarrollo de pliegue ventral, a diferencia del que se observa en el ejemplar figurado por Cooper (1983), figs.19-20, lám. 6. y por los caracteres apicales, ya que la nueva especie tiene un ápice suberecto y marginado; y *M. maltensis* tiene el umbo erecto, saliente, marginado y, en ocasiones, labiado. *Maltaia maltensis* constituye un taxón de morfología intermedia entre *Maltaia costae* y *Maltaia pajaudi* sp.nov. La nueva especie se parece considerablemente a *Terebratula pedemontana* Lmk sensu Seguenza 1865 en la existencia de surco ventral, pero ésta última tiene el contorno menos pentagonal. De *Terebratula styriaca* Dreger 1889, se diferencia en el tamaño menor, en no presentar pliegue ventral y en el ápice menos erecto y el foramen no labiado. De *Terebratula kemenczeiensis* Majer 1915, según el concepto de Meznerics (1944), se diferencia en el nulo desarrollo de pliegue ventral. De *Terebratula* sp. (Bitner & Moissette, 2003), se diferencia por su mayor tamaño, en su contorno subpentagonal frente a oval y sin ángulos; en su seno ventral, y en el menor grado de globosidad de la concha.

CONCLUSIONES

- Se consideran tres provincias faunísticas según su composición taxonómica de *Terebratulinae*. La Provincia Occidental, la Provincia Oriental y la Provincia Mediterránea.
- La Provincia Occidental está representada sólo por el género *Pliothyrina*, que tiene una compleja historia nomenclatural. Se considera que los distintos taxones han de revisarse. Por ejemplo, el taxón del Mioceno del Oeste de Francia. En caso de sinonimia de las especies *P. variabilis*, *P. perforata* y *P. sowerbyana*, se propone preservar el nombre de *P. sowerbyana* pasando por alto el principio de prioridad cronológica de las denominaciones, ya que *sowerbyana* es la denominación del generotipo.
- La Provincia Oriental se compone de tres géneros: “*Terebratula*”s.l., *Terebratula* y *Pliothyrina*.
- La Provincia Mediterránea se compone de dos géneros: *Terebratula* y *Maltaia*.
- Algunos ejemplares de muestras de un taxón dado, manifiestan caracteres atávicos que permiten relacionar dicho taxón con los de otras provincias.
- Se ha observado que la Crisis de Salinidad del Messiniense supone las extinciones de *T. maugerii* y de *T. pseudoscillae*, las cuales dominan durante el Mioceno Medio y superior.
- Se propone un origen oriental de los taxones de la Provincia Mediterránea, debido a la patente afinidad que muestran taxones como *T. maugerii* y “*Terebratula*”*hoernesii*.
- Se considera necesaria la investigación de “*Terebratula*” *hoernesii*, ya que este taxón posee placas cardinales internas, y su inclusión en *Pliothyrina* o en *Terebratula* resultaría forzada.
- Se expone la hipótesis de que *Leymerithyris* del Eoceno, puede ser el ancestro de *Pliothyrina* y de “*Terebratula*” *hoernesii*, ya que los tres se hayan relacionados por la presencia de placas cardinales internas, y por otras características del braquidio.
- Se acepta la opinión de Lee et al (2001) de que *T. sinuosa* es un sinónimo objetivo de *Terebratula terebratula*. Sin embargo, se propone el sinónimo junior *T. maugerii* para referirnos a un taxón fuertemente plegado del Mioceno de la Provincia Mediterránea, que consideramos no es co-específico con *T. terebratula* de Andria.
- Se considera que *T. ampulla* es un taxón principalmente uniplegado, y podría ser un sinónimo de *T. terebratula* de Andria, en tal caso se debería abandonar el primer nombre.
- Se considera que *Terebratula calabra* Seguenza no es un sinónimo de *Terebratula terebratula*, ya que ambas se diferencian en el patrón de variación cualitativo y ontogénico. Estas diferencias no parecen deberse a condicionantes paleoambientales.
- Se considera que *Terebratula pseudoscillae* Sacco 1902 es una especie válida, diferenciándose de taxones afines en su trayectoria ontogénica.
- Se propone la nueva especie *Maltaia pajaudi* del registro Plioceno del sureste español. Se diferencia de *Maltaia maltensis* y de *Maltaia costae*, en que bastantes ejemplares de la nueva especie poseen un surco ventral. Este carácter no parece surgir de forma aislada en una muestra, ya que todas las muestras de diferentes facies que hemos estudiado contienen este morfotipo.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo hubiera sido imposible de llevar a cabo sin la ayuda de los miembros de la Asociación Cultural Paleontológica Murciana. Ginés Marcos ha suministrado abundante material de ciertas especies, y me ha dado a conocer yacimientos de gran importancia. Asimismo, querría agradecer a Paco Bernal toda la asistencia que me ha procurado en esta investigación, y el haber puesto a mi disposición importante material de estudio. Antonio Ortiz y “Flo”, me han dado a conocer el yacimiento de *Terebratula terebratula* cercano a Retamar (Almería). Sebastián Martínez me ha permitido estudiar y fotografiar sus ejemplares del registro Neógeno de la zona de Jumilla. Fulgencio Porras ha suministrado algunos ejemplares de *Maltaia* y de *Terebratula*. Alfredo Castilla me ha facilitado algunas muestras de *T.maugerii* de la Venta del Lirio. Con Simeón Peiró, apasionado de los braquiópodos, he compartido numerosas jornadas de campo, habiendo muestreado ejemplares de *Terebratula calabra* y *Maltaia pajaudi* en Santa Pola, y en el registro Neógeno cercano al Pantano de Elche. Con mi compañero de carrera Andrés G. Agulló, he compartido varias jornadas de campo en Santa Pola, y en el Cabo de las Huertas. Con mi madre, Juana Ramos, he realizado diversas excursiones a Bolnuevo, Cabo Cope y Águilas, en las que se ha muestreado gran parte del material de estudio.

Desearía agradecer al Dr. Jacques Herman del Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique su amabilidad, y toda la valiosa ayuda prestada con la bibliografía. Ha constituido una valiosa fuente de conocimiento y estímulo que quiero aquí reconocer. Me ha facilitado varios ejemplares de *Pliothyridina sowerbyana* que resultan imprescindibles para entender la Sistemática de *Terebratulinae*. También quisiera mostrar mi más sincero agradecimiento a los Doctores Alfréd Dulai del Hungarian Museum of Natural History, de Budapest, y Maria Aleksandra Bitner del Instytut Paleobiologii de Varsovia, por el envío de separatas y de rara bibliografía. También agradezco al Dr. Sebastián Calzada del Museo del Seminario de Barcelona, el envío de una separata de su magnífico trabajo sobre *Leymerithyris*. No quisiera olvidarme de la amabilidad de la Dr. Daphne Lee de Dunedin, que ha respondido a algunas de mis cuestiones sobre *Terebratula* y me envió una separata de su nota en colaboración sobre el género. Deseo agradecer elocuentemente a Enrico Borghi, de la Società Reggiana de Scienze Naturali, la inestimable información y fotografías de braquiópodos facilitadas, así como su generosidad al dedicar parte de su tiempo a nuestras discusiones sobre braquiópodos neógenos del norte de Italia. Sin su ayuda, mi resultados sobre *Terebratula ampulla* resultarían incompletos. Deseo expresar mi gratitud a Antonio García de Alcaraz, que me acogió durante mi estancia en Granada, para consultar bibliografía. No puedo olvidar mi agradecimiento a los miembros del Departamento de Ciencias de la Tierra y Medio Ambiente de la Universidad de Alicante, áreas de Paleontología y Estratigrafía, por su constante ayuda en numerosos aspectos. El Ingeniero Geólogo Hugo Corbí, leyó un borrador. Sus sabias sugerencias me han permitido mejorar este trabajo. Quiero agradecer al Dr. Jesús Caracuel y al Profesor Alfonso Yébenes, de dicho departamento, la resolución de diferentes dudas que se me han planteado. El Dr. Jesús Soria, también del Departamento de Ciencias de la Tierra y del Medio Ambiente de la Universidad de Alicante, me dio a conocer un yacimiento de edad Tortoniense superior en la Cuenca Guadix, en el que existe el taxón *Terebratula calabra*, que resulta muy importante en los resultados de esta investigación.

REFERENCIAS

- Aguirre J. 1998. El Plioceno del SE de la Península Ibérica (Provincia de Almería). Síntesis Estratigráfica, Sedimentaria, Bioestratigráfica y Paleogeográfica. *Rev. Soc. Geol. España*. 11 (3-4), pp.297-315.
- Altichieri, L.1992. Aggiornamento sulla fauna dei brachiopodi delle Venezie. Istituto Geologico e Mineralogico della Università di Padova, *Memorie*, 44:211-227, 2 Pls.
- Barczyk, W. & Popiel-Barczyk, E. 1977. Brachiopods from the Korytnica Basin (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Poland). *Acta Geologica Polonica (Warsaw)*, 27(2):157-168, 2 Pls.
- Bell, A.1921. Notes on the Later Tertiary Invertebrata. *Yorkshire Philosophical Society, Annual Report*, 1921:1-21.
- Bertrand M., W. Kilian. 1889. Études sur les terrains secondaires et tertiaires dans les provinces de Grenade et de Malaga, in : Académie des sciences de Paris (Ed.), «Mission d'Andalousie » : études relatives au tremblement de terre du 25 décembre 1884 et à la constitution géologique du sol ébranlé par les secousses, *Mém. Acad. Sci. Paris* 30 (2) (1889) 377–579.
- Bitner M. A. & A. Dulai, 2004. Revision of Miocene brachiopods of the Hungarian Natural History Museum, with special regard to the Meznerics collection. *Fragmenta Palaeontologica Hungarica*, 22, 69-18. 4 pls.
- Bitner M. A. & J. Martinell, 2001. Pliocene brachiopods from the Estepona area (Málaga, South Spain). *Rev. Esp. Paleont.*, 16 (2), 177-186.
- Bitner M. A. & Moissette P., 2003. Pliocene brachiopods from north-western Africa. *Geodiversitas*, 25 (3), 463-479.
- Bitner M. A. & A. Pisera, 2000. Brachiopod fauna from the Middle Miocene deposits of Niechobrz, south-eastern Poland. *Tertiary Research*, 20 (1-4), 7-15.
- Blumenbach, F. 1803. *Specimen Archaeologiae Telluris Terrarumque Imprimis Hannoveranarum. Goettingae*, pp.1-28, 3 pls.
- Boni, A.1933. Fossili miocenici del Monte Vallassa. *Societa Geologica Italiana, Bollettino (Rome)*, 52(1):73-156, Pl.9.
- Boni, A. 1934. Studi statistici sulle popolazioni fossili; *Chlamys scabrella* Lam. e *Terebratula sinuosa* Brocchi. *Revista Italiana di Paleontologia (Pavia)*, 40(1):1-275 (Suplement), Pls.1-14.
- Borghi E. 2001. Osservazioni sui Brachiopodi neogenici e pleistocenici dell'Emilia. *Parva Naturalia*, pp. 45-81, 7 Pl.
- Brocchi, G.B.1814. *Conchiologia fossile subapennina; con osservazioni geologiche sugli apennini e sul suolo adiacente. 2 Vols. 71 Pages, 15 Pls. Milan.*
- Bronn, H.G. 1835. *Lethaea Geognostica, oder Abbildungen und Beschreibungen der fuer die Gebirgs- Formationen Bezeichnendsten Versteinerungen. 2 Vols.- 1346 pages, 47 Pls.*
- Bruguière, J.G. 1789. *Encyclopédie Méthodique. Histoire Naturelle des Vers* 1. 1-344. Panckoucke: Paris.
- Buckman, S.S. 1907. Brachiopod Nomenclature: The Genotype of *Terebratula*. *Annals and Magazine of Natural History (London)*, Ser.7,19:525-531, Pl.12.
- Buckman, S.S. 1908. Brachiopod Nomenclature: The *Terebratulae* of the Crag. *Annals and Magazine of Natural History (London)*, Ser.8,1:444-447.
- Calzada Badía, S. 1978. Braquiópodos Tortonenses de Murcia. *Estudios Geológicos*. 34 (3-6):351- 358. 1pl.
- Calzada Badia, S.1984. Notas sobre Braquiopodos Miocénicos. *Trabajos del Museo Geológico del Seminario Conciliar de Barcelona*, 214:14.
- Calzada Badia, S.; Seguíer, J. & Tambareau, Y.1988. *Leymerithyris* n. gen. *montolearensis* (Leymerie, 1846), Brachiopode de L'Ilerdien Circum-Pyreneen. Implications chronostratigraphiques et paleoecologiques. *Societe d'Etudes Scientifiques de l'Aude, Bulletin*, 88:37-43, 1 Pl.
- Charlesworth, E. 1837. Observations upon *Voluta lamberti*, with Description of a Gigantic Species of *Terebratula* from the Coralline Crag. *Magazine of Natural History and Journal of Zoology, Botany, Mineralogy, Geology and Meteorology*, Ser.2, 1:90-97.

Colonna, F. 1675. *Opusculum De Purpura, Romae Primum An. 1616 Editum Et Nunc Iterum Lucidatum Opere Ac Studio Johannis Danielis Majoris, Cujus Novissime Accesserunt Annotationes Quaedam: Doctrinae De Testaceis Et Dictionarium Ostraeologicum*. Kiel.

Collectif (Académie des sciences de Paris), «Mission d'Andalousie» : études relatives au tremblement de terre du 25 décembre 1884 et à la constitution géologique du sol ébranlé par les secousses, *Mém. Acad. Sci. Paris* 30 (2) (1889), 772 p., 42 pl.

Cooper, G.A. 1983. *The Terebratulacea (Brachiopoda), Triassic to Recent: A Study of the Brachidia (Loops)*. Smithsonian Contributions to Paleobiology (Washington, DC), 50:1-445, 77 Pls.

Costa O. G. 1852. *Faune del Regno di Napoli. Animali molli. Classe V. Brachiopodi*. 60.p., 9 pl. napoli.

Dale, S. 1730. *The Natural History of the Sea Coast and Country about Harwich... Appendix to Taylor, S., The History and Antiquities of Harwich and Dovercourt in the county of Essex*. London. 2nd ed., 1732.

Dautzenberg, P. & Dollfus, G.F. 1896. *Du nom a adopter pour la grande Térébratule du Pliocène inférieur d'Anvers*. Bull. Séanc. Soc. R. Malacolog. Belgique, 31,págs. XVII-XIX.

Desnoyers, J. 1825. *Mémoire sur la craie et sur les terrains tertiaires du Cotentin*. *Mém. Soc. Hist. nat. Paris*. pp. 176- 248.

Desnoyers, J. 1829. *Observations sur un ensemble de depots marins plus récents que les terrains tertiaires du bassin de la Seine....* *Ann. Sci.nat. Paris*. XVI. P.443.

Davidson, T. 1850. *Notes on an Examination of Lamarck's Species of Fossil Terebratulae*. *Annals and Magazine of Natural History (London)*,Ser.2, 5:433-449, 3 Pls.

Davidson, T.1852. *A Monograph of the British Fossil Brachiopoda (Vol.1, Part 1: The Tertiary Brachiopoda)*. Palaeontographical Society (London), Monograph, 6:1-23, Pls. 1-2.

Davidson, T.1864. *On the Brachiopoda of the Maltese Islands*. In: L. Adams, *Outline of the Geology of the Maltese Islands*. *Annals and Magazine of Natural History (London)*, Ser.3, 14:5-11, Pl.1.

Davidson, T.1870. *On Italian Tertiary Brachiopoda*. *Geological Magazine(Cambridge)*, Dec.1, 7(8):359-370; 7(9):399-407, 460-466, Pls.17-21.

Davidson, T. 1874. *On the Tertiary Brachiopoda of Belgium*. *Geol. Mag., N.S., Dec. II, v. I*, pp.150-159.

Deslongchamps, E.E.1862. *Etudes critiques sur des brachiopodes nouveaux ou peu connus*. *Societe Linneenne de Normandie, Bulletin (Caen)*, Ser.3,7:248-297, 8 Pls. (1861-62).

Dreger, J. 1889. *Die tertiären Brachiopoden des Wiener Beckens. Beiträge zur Palaeontologie und Geologie Oesterreich-Ungarns und des Orients (Wien)*, 7(2):179-192, Pls. 5-7.

Fabiani, R.1913. *I Brachiopodi terziari del Veneto*. *Istituto Geologico e Mineralogico della Universita di Padova, Memorie*, 2:1-42.

Fischer, P.1869. *Description des nouveaux Brachiopodes du terrain tertiaire moyen du Sud-Ouest de la France; Terebratulina calathiscus, Thecidea testudinaria, Argiope decollata, A. neapolitana, Crania hoeningshausi, Terebratula manticula*. *Journal de Conchyliologie (Paris)*, Ser.3, 9:79- 82.

Friedberg, W.1921. *Les brachiopodes miocenes de la Podolie Occidentale*.*Prace Naukowe Uniwesytetu Poznanskiego*, 2:1-20, 3 Pls.

Friedberg, W. 1924. *Etudes sur le Miocene de la Pologne*. *Kosmos Bulletin de la Societe Polonaise des Naturalistes*, 49(3):555-567, 1 Pl.

Friedberg, W.1927. *Excursion dans les Fauns de Touraine*. *Kosmos Bulletin de la Societe Polonaise des Naturalistes*, 51(1-4):327-341, 1Pl.

Gaetani, M. & Saccà, D.1983. *Brachiopodi neogenici e pleistocenici della provincia di Messina e della Calabria meridionale*. *Geologica Romana (Rome)*, 22:1-43.

García Ramos, D. 2004. *Braquiópodos pliocenos de Águilas*. *Boletín de la Asociación Cultural Paleontológica Murciana*: 3, pp. 18-39, 7 Pls.

Gómez-Alba, JAS (1988). *Guía de Campo de los Fósiles de España y de Europa*. Ediciones Omega. p. 925.

- Guridov, A.I. 1961. Brachiopody iz srednemiotsenovykh otlozhenii Solotvinskoi vpadiny Zakarpatia. (Brachiopods from the Middle Miocene Deposits of the Solotvina Depression of the Transcarpathians.). *Paleontologicheskii Sbornik (L'vov)*, 1:151-156.
- Harper E.M. 2005. Evidence of predation damage in Pliocene *Apletosia maxima* (Brachiopoda). *Palaeontology*, vol. 48, part 1, pp. 197-208.
- Iñesta M., 1997. Presencia de *Terebratula sinuosa* (Brocchi) en el Mioceno superior de Monforte del Cid (Alicante). *Noveldiana*, 2, 11-18. 1 pl.
- Iñesta M., 1999. Catálogo de braquiópodos mesozóicos y cenozóicos depositados en la Sección de Paleontología del Museo Histórico Municipal de Novelda (Alicante). *Noveldiana*, 4, 5-65.
- Jackson, J.W. 1916. Brachiopod Morphology: Notes and Comments on Dr. J.Allan Thomson's Papers. *Geological Magazine (Cambridge)*, Dec.6,3(619):21-26.
- Könen, A.Von 1867. Beitrag zur Kenntniss der Mollusken-Fauna des Norddeutschen Tertiärgebirges. *Palaeontographica (Stuttgart)*, 16:145-157, Pls. 14-16.
- Kudrin, L.N. 1958. O paleoekologicheskikh issledovaniikh otlozhenii nizhnego gorizonta nizhnego tortona iugo-zapadnoi okrainy Russkoi platformy. *Geol. sbornik. L'vovsk geol. ob-va*, 4.
- Kudrin, L.N. 1961. Miotsenovye terebratulidy iugo-zapadnoi okrainy Russkoi platformy. (Miocene Terebratulids of the SW Outlying District of the Russian Platform.). *Paleontologicheskii Sbornik (L'vov)*, 1:51-61, 3 Pls.
- Lamarck, J.P.B.A.de M.de 1799. Prodrome d'une nouvelle classification des coquilles. *Societe d'Histoire Naturelle de Paris, Memoires*, 1799:63-91.
- Lamarck, J.P.B.A.de M.de 1819. Histoire naturelle des Animaux sans vertebres. Part 1. Brachiopodes, Vol. 6. 735 pages. Paris.
- Lancis C., Yébenes A., Flores J.A. & Tent-Manclús J.E. 2004. Precisiones bioestratigráficas y sedimentológicas sobre el Plioceno del norte de la Sierra de Santa Pola (Alicante). *Geo-Temas (Simposio homenaje a D. Daniel Jiménez de Cisneros y Hervás)*. Vol.7, pp. 143-147.
- Lee D. E. & C. H. C. Brunton, 1998. Case 3094. *Terebratula* Müller, 1776 (Brachiopoda): proposed designation of *Anomia terebratula* Linnaeus, 1758 as the type species. *Bull. Zool. Nomencl.*, 55 (4), 220-223.
- Lee D. E., Brunton C. H. C., Taddei Ruggiero E., Caldara M. & Simone O. 2001. The Cenozoic brachiopod *Terebratula*: Its type species, neotype, and other included species. *Bulletin of the Natural History Museum, Geology Series 57*: 83-93.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae, sive Regna tria Naturae systematicae proposita per Classes, Ordines, Genera et Species*, 10th ed., Vol.1. 284 pages. Holmiae.
- Llompart, C. & Calzada Badia, S. 1982. Braquiópodos Messinienses de la Isla de Menorca. *Real Sociedad Espanola de Historia Natural, Seccion Geologica, Boletín (Madrid)*, 80: 185-206, 2 Pls.
- Lüter, C. 2001. Are *Terebratulina retusa* and *T. septentrionalis* (Brachiopoda) two different species? An old problem revisited using mitochondrial DNA sequence data. *Zoology* 104 (Suppl. IV): 72.
- Majer, S. 1915. Die Sedimentären Bildungen des Nördlichen Teiles vom Börzsönyer Gebirge. *Földtani Közlöny (Budapest)*, 45:69-94, 1Pl.
- Malz, H. & Jellinek, T. 1984. Marine Plio-/Pleistozän-Ostracoden von SE-Lakonien (Peloponnes, Griechenland). *Senckenbergiana biol.* 65, (1/2); pp. 113-167. Frankfurt.
- Marasti, R. 1973. La fauna tortoniana del T. Stirone (Limite Parmense-Piacentino). *Societa Paleontologica Italiana, Bollettino (Modena)*, 12(1):76-120, 9 Pls.
- Mariani, E. 1886. Descrizione dei terreni miocenici fra la Scrivia e la Staffora. *Societa Geologica Italiana, Bollettino (Rome)*, 5:277-315.
- Maugeri Patanè, G. 1923. Brachiopodi post Pliocenici delle marne a briozoi dei dintorni di Augusta (Sicilia). *Palaeontographia Italica*, 29-30:89-127, 2 Pls.
- Méndez Cecilia, M.A. 1971. Nota sobre el Plioceno de la Costa de Almería. *Acta Geológica Hispánica*. V.6, pp. 147-148.

Meznerics, I.1944. Die Brachiopoden des Ungarischen Tertiärs. Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici (Budapest), 36:10-60, Pls.2-6.

Montenat, Ch. 1973. Les formations néogènes et quaternaires du Levant espagnol. Provinces de Alicante et de Murcie. (Thèse), 3 t., 1170 pages.

Michelotti, G.1847. Description des fossiles des terrains miocènes de l'Italie septentrionale. Natuurkundige Verhandelingen van de Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen, Ser.2, 3:408 Pages, 17 Pls.

Muir-Wood, H.M. 1933. The Brachiopod Species *Terebratula bisinuata*, Valenciennes in Lamarck, and *Terebratula bartonensis* and *Terebratula hantonensis* Spp. N. Geologists' Association, Proceedings (London), 44(2):168-173.

Muir-Wood, H.M. 1938. Notes on British Eocene and Pliocene *Terebratulas*. Annals and Magazine of Natural History (London), Ser.11, 2 (8):154-181.

Nelli, B.1900. Fossili miocenici dell'Appennino aquilano. Società Geologica Italiana, Bollettino (Rome), 19:381-418, 1 Pl.

Newton, R. B. 1916. On the Conchological features of the Lenham Sandstones of Kent, and their stratigraphical importance. J. Conch. London, XV, no. 2, pp.56-89,97-118, 137-149, pls.I-IV.

Nyst, H. 1843. Description des coquilles et des polyptères fossiles des terrains tertiaires de la Belgique, 2 vol. (Texte, Planches). Bruxelles.

Pajaud, D.1976. Les brachiopodes du pliocène I de la Sierra de Santa Pola (sud d'Alicante, Espagne): *Terebratula terebratula* (Linne,1758) et *Phapsirhynchia sanctapaulensis* nov. gen., nov. sp. Société géologique du Nord, Annales (Lille), 96(2):99-106, 1 Pl

Pajaud, D.1977. Les brachiopodes du Pliocène I de la région d'Aguilas (Sud d'Almeria, Espagne). Annales de Paleontologie, Invertébrés (Paris), 63(1):59-75.

Philippi, R.A.1836. Enumeratio Molluscorum Siciliae, cum viventium tum in tellure tertiaria fossilium quae in itinere suo observavit, Vol. 1. 267 pages, 12 Pls.

Philippi, R.A. 1844. Fauna Molluscorum Viventium et in Tellure Tertia via Fossilium Regni Utriusque Siciliae. 303 pages, Pls. 13-28.

Popiel-Barczyk, E. & Barczyk, W. 1990. Middle Miocene (Badenian) Brachiopods from the Southern Slopes of the Holy Cross Mountains, Central Poland. Acta Geologica Polonica (Warsaw), 40(3-4):159-181, 7 Pls.

Roy, A. Van 1980. Pliothyridina, genre *Terebratulide* (Brachiopode) nouveau du Néogène. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bulletin (Sciences de la Terre) (Brussels), 52(3):1-9, 2 Pls.

Ruggiero, E.T. 1983. Struttura del guscio dei generi *Gryphus* e *Terebratula* (*Terebratulida*, Brachiopoda). Società dei Naturalisti in Napoli, Bollettino, 90:177- 201, 8 Pls.

Ruggiero, E.T.1985. Paleoeologia e biostratigrafia delle calcareniti a brachiopodi di Castro (Lecce). Società dei Naturalisti in Napoli, Bollettino, 92:347- 413, 11 Pls.

Ruggiero, E.T. 1986. Croissance allométrique de *Terebratula scillae* Seguenze. In: P.R. Racheboeuf & C. Emig, Eds., Les Brachiopodes Fossiles et Actuels. Biostratigraphie du Paléozoïque (Lyon), 4:381-387, 1 Pl.

Ruggiero, E.T.1994. Neogene Salento brachio-pod palaeocommunities. Società Paleontologica Italiana, Bollettino (Modena), 33(2):197-213, 3Pls.

Ruggiero E. T. & Annunziata G., 2002. Bioerosion on a *Terebratula scillae* population from the Lower Pleistocene of Lecce area (southern Italy). Acta Geologica Hispanica, 37 (1), 43-51.

Saccà, D.1985. Variabilità del Brachidio de *Gryphus minor* (Philippi) *Terebratulida*, Brachiopoda. Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia (Milan), 91(3):409-424, 2 Pls.

Sacco, F. 1902. I Brachiopodi dei terreni terziari del Piemonte e della Liguria. Carlo Clausen. 50 pages, 6 Pls. Turin.

Schlotheim, E.F.Von 1813. Beiträge zur Naturgeschichte der Versteinerungen in geognostischer Hinsicht. Leonhard's Taschenbuch für die gesammte Mineralogie, 7(1):3- 134, 4 Pls.; Denkschriften der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu München, 6:13-39, 8 Pls.

Scilla, A.1670. La vana speculazione disingannata dal senso. Napoli, Andrea Colichia. 8vo., 168 pp., 28pls.

Seguenza, G. 1865. Paleontologia malacologica dei terreni terziarii del distretto di Messina, Classe Brachiopodi. Memorie della Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano, 1(4): 88 Pages, 8 Pls.

Seguenza, G. 1871. Studii paleontologici sui brachiopodi terziarii dell'Italia meridionale. Societa Malacologica Italiana, Bollettino (Pisa), 4:74 Pages, 6 Pls.

Smith W. 1817. The stratigraphical system of organized fossils with reference to the specimens of the original geological collection in the British Museum.... E. Williams Ed., p. 12-13.

Sima G. 1967. Brachiopodi miocenici dei dintorni di Scanno e della Maiella. Boll. Soc. Pal. It., 5 (1966). Pp. 184-196, 1 pl. Modena.

Soria J.M., Fernández J., García F. & Viseras C. 2003. Correlative lowstand deltaic and shelf systems in the Guadix Basin (Late Miocene, Betic Cordillera, Spain): The stratigraphic record of forced and normal regressions. Journal of Sedimentary Research. Vol.73, No. 6, p.912-925.

Sowerby, J.de C. 1827. The Mineral Conchology of Great Britain. VI. P.148. pl. 576.

Suess, E. 1866. Untersuchungen über den Character der österreichischen Tertiärlagerungen. Kaiserliche Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Sitzungsberichte (Wien), Abt.1, 54:87-149, 218-259.

Thomson, J.A. 1927. Brachiopod Morphology and Genera (Recent and Tertiary). New Zealand Board of Science and Art, Manual (Wellington), 7:1-338, 2 Pls.

Varo, A. 1997. Testigos de piedra (La provincia de Córdoba atesora gran variedad de fósiles). ACMIPA nº 31. pp. 27-28.

Videt B. & Néraudeau D. 2002. Distribution paléoenvironnementale des huîtres dans le Messinien du bassin de Sorbas (Andalousie, SE Espagne). Annales de Paléontologie. 88, pp. 147-166

Vincent, E. 1893. Contribution à la paléontologie des terrains tertiaires de la Belgique. Brachiopodes. Ann. Soc. Roy. Malac. Belg., t. XXVIII, année 1893, Mém., pp.38-64.

Vincent, E. 1922. Quelques remarques sur des Brachiopodes tertiaires de la Belgique et description d'une espèce nouvelle d'Argyrotheca. Ann. Soc. Roy. Zool. Bel., LIII, année 1922, pag. 49-53.

Wood S. 1874. Supplement to the Crag Mollusca, comprising Testacea from the Upper Tertiaries of the East of England. III pt.II. Bivalves. (Palaeon. Soc.) vol. for 1873. Brachiopoda, pp. 166-173, pls., VIII.XI.

EXPLICACIÓN DE LAS LÁMINAS

Lámina I

Figs.1-5.- *Terebratula terebratula* (Linnaeus 1758). Plioceno Inferior (Zancleense). Lomas de Juan Cortés. (Almería). Dimensiones en mm:

Fig.1, L=57,55; A=44,94; G= 31,68.

Fig.3, L=55,08; A=50,48; G= 27,47.

Fig.4, L=56,23; A=43,08; G=28,90.

Fig.5, L=55,28; A=42,54; G= 29,13.

Lámina II

Figs.1-7.- *Terebratula calabra* Seguenza 1871. Dimensiones en mm:

Fig.1.- Cañada Brusca (Murcia), Plioceno Inferior; L=47,65; A=41,67; G=26,27.

Fig.2.- Cañada Brusca (Murcia), Plioceno Inferior; L=40,13; A=32,44; G=22,70.

Fig.3.- Cañada Brusca (Murcia), Plioceno Inferior; L=50,62; A=43,41; G=21,92.

Fig.4.- Cañada Brusca (Murcia), Plioceno Inferior; L=44,95; A=38,09; G=25,33.

Fig.5.- Santa Pola (Alicante), Plioceno Inferior; L=51,01; A=47,85; G=30,75.

Fig.6.- Santa Pola (Alicante), Plioceno Inferior; L=39,43; A=34,82; G=20,70.

Fig.7.- Cañada Blanca (Murcia), Plioceno Inferior; L=45,39; A=37,24; G=27,83.

Lámina III

Figs.1-7.- *Terebratula pseudoscillae* Sacco 1902. Dimensiones en mm:

Fig.1.- Ginés Marcos Colecc. Barranco de Cavila (Murcia), Tortoniense; L=58,93; A=44,83; G=26,48.

Fig.2.- Ginés Marcos Colecc. Barranco de Cavila (Murcia), Tortoniense; L=53,41; A=43,72; G=28,71.

Fig.3.- Ginés Marcos Colecc. Barranco de Cavila (Murcia), Tortoniense; L=61,32; A=46,27; G=31,95.

Fig.4.- Barranco de Cavila (Murcia), Tortoniense; L=50,34; A=41,58; G=29,10.

Fig.5.- Bernal Barba Colecc. Ceutí (Murcia), Tortoniense; L=59,09; A=42,66; G=39,36.

Fig.6.- Ceutí (Murcia), Tortoniense; L=54,22; G=25,95.

Fig.7.- Ceutí (Murcia), Tortoniense; L=49,34; A=36,95; G=26,29.

Lámina IV

Figs.1-5.- *Terebratula maugerii* Boni 1933. Dimensiones en mm:

Fig.1.- Los Brianes, Corvera (Murcia). Tortoniense superior; L=43,54; A=33,97; G=27,89.

Fig.2.- Bernal Barba Colecc. La Alberca (Murcia). Tortoniense superior; L=38,49; A=31,05; G=24,74.

Fig.3.- Los Brianes, Corvera (Murcia). Tortoniense superior; L=37,58; A=33,33; G=28,64.

Fig.4.- Sierra del Brillante (Córdoba), Tortoniense; L=41,08; A=35,18; G=21,09.

Fig.5.- Venta del Lirio (Murcia), Tortoniense; L=36,57; A=29,89; G=19,75.

Lámina V

Figs.1-5.- *Maltaia* aff. *costae* (Seguenza 1871). Tortoniense superior. Corvera, Murcia.

Dimensiones en mm:

Fig.1, L=28,39; A=23,04; G=14,45.

Fig.2, L=28,77; A=24,67; G=14,68.

Fig.3, L=25,74; A=22,16; G=12,76.

Fig.4, L=26,09; A=22,32; G=13,09.

Fig.5, L=26,22; A=24,13; G=13,39.

Lámina VI

Figs.1-13.- *Maltaia pajaudi* sp.nov. Paratipos. Dimensiones en mm:

Fig.1.-BO-004; Bolnuevo 2 (Murcia), Plioceno; L=17,87; A=15,59; G=9,08.

Fig.2.-BO-005. Bolnuevo 2 (Murcia), Plioceno; L=15,75; A=15,25; G= 7,40.

Fig.3.-BO-006. Bolnuevo 2 (Murcia), Plioceno; L=18,47; A=18,11; G=8,63.

Fig.4.-CB-001. Cañada Brusca (Murcia), Plioceno Inferior; L=16,93; A= 15; G=8,89.

Fig.5.-CB-002. Cañada Brusca (Murcia), Plioceno Inferior; L= 20,64; A=17,49; G=12,34.

Fig.6.-CB-003. Cañada Brusca (Murcia), Plioceno Inferior; L=22,85; A=19; G=11,51.

Fig.7.-CP2-020. Cabo Cope 2 (Murcia), Plioceno Inferior; L= 24,02; A=21,50; G=12,63.

Fig.8.-CP2-018. Cabo Cope 2 (Murcia), Plioceno Inferior, L=26,90; A= 22,52; G=15,25.

Fig.9.-CP2-035. Cabo Cope 2 (Murcia), Plioceno Inferior, L=24,78; A=21,27; G=13,32.

Fig.10.-CP1-019. Cabo Cope 1 (Murcia), Plioceno Inferior, L=24,60; A=21,22; G=15,49.

Fig.11.-CP2-014. Cabo Cope 2 (Murcia), Plioceno Inferior, L=22,12; A=18,64; G=11,58.

Fig.12.-BO-007. Bolnuevo 2 (Murcia), Plioceno, L=15,72; A=13,68; G=7,64.

Fig.13.-PO-001. Santa Pola (Alicante), Plioceno, L=25,79; G=14,29.

Lámina VII

Fig.1.- *Terebratula scillae* Seguenza 1871. Pleistoceno Inferior. Lecce, Apulia (Italia).

Dimensiones en mm:

L=65,60; A= 55,44; G= 39,41.

Fig.2.- *Terebratula tauroolata* Sacco 1902. Mioceno Superior. Colli Torinesi, Turín (Italia).

L= 42,23; A= 40,96; G= 22,13.

Fig.3.- *Terebratula maugerii* Boni 1933. Tortoniense. Torrente Stirone. Emilia Romagna. (Italia). L= 51,18; A= 41,82.

Fig.4.- *Terebratula maugerii* Boni 1933. Sebastián Martínez Colecc. Mioceno Inferior Jumilla, Murcia. L= 52,58. A= 41,72.

Fig.5.- *Terebratula ampulla* (Brocchi 1814). Plioceno Superior. Poggibonsi, cerca de San Geminiano, Toscana (Italia). L= 50, 38; A=45, 29; G= 23,95.

Fig.6.- *Pliothyryna sowerbyana* (Nyst 1843). Plioceno. Arenas de Kattendijk. Doel, Antwerp. (Bélgica).L= 52,85; A=41,02. G=29,12.

Fig.7.- *Terebratula calabra* Seguenza 1871. Messiniense. La Mela, Sorbas (Almería). L=46,49; A=39,69.

Fig.8. *Terebratula calabra* Seguenza 1871. Tortoniense. Río Alicún. Guadix (Granada). L=44,65; A=36,11;G=22,85.

Fig.9.- Cardinalia de *Maltaia* aff. *costae* (Seguenza 1871), mostrando placas cardinales internas incipientes. Tortoniense superior. Los Brianes, Corvera (Murcia). Lc= 7,50 mm.

Fig.10.- Cardinalia de *Terebratula calabra* Seguenza 1871, mostrando placas cardinales internas incipientes. Plioceno Inferior. Cañada Brusca, Águilas (Murcia). Lc= 8 mm.

Figs.11-13. Cardinalia de tres valvas dorsales de la especie *Pliothyryna sowerbyana* (Nyst 1843), con diferente desarrollo de placas cardinales internas. Plioceno. Arenas de Kattendijk. Antwerp (Bélgica).L (11)= 6,73 mm; L(12)= 16,28 mm; L(13)= 6,46 mm.

Lámina VIII

Figs.1-10. *Maltaia pajaudi* sp.nov.

Fig.1.- Balerna (Almería), Plioceno Inferior. Aprox. x 1

Fig.2.- Cabo Cope (Murcia), Plioceno Inferior. Aprox. x 1.

Figs.3,6,7,9,10.- Cabo Cope (Murcia), Plioceno Inferior. Aprox. x 2.

Figs. 4-5.- Bolnuevo 2 (Murcia), Plioceno. Aprox. x 2.

Figs.11-29.-*Terebratula calabra* Seguenza 1871. Cañada Brusca y Cocon (Murcia), Plioceno Inferior. Aprox. x 1,5. Figs.11-12.- Juveniles.

Figs.30-38.- *Terebratula terebratula* (Linnaeus 1758). Lomas de Juan Cortés (Almería). Plioceno Inferior. Aprox. x 1,5.

Figs.39-40.-*Terebratula maugerii* Boni 1933.

Fig.39.- Los Brianes, Corvera (Murcia), Tortoniense superior. Aprox. x 1,5. Los procesos crurales se rompieron al excavar el braquidio. Eran recurvados, largos, casi tocaban la arcada.

Fig.40.- La Alberca (Murcia), Tortoniense superior. Aprox. 1,5. Con los procesos crurales de este ejemplar ocurrió lo mismo que con el anterior.

Fig.30.- Detalle del cardinalia del braquidio de la fig.30 a. Este ejemplar posee placas cardinales internas incipientes.

Fig.41. Ejemplar de La Alberca (Murcia) con placas cardinales internas bien desarrolladas, e inclinadas dorsalmente. Aprox. x 2

Fig.42.- Ejemplar reelaborado, probablemente tenga una edad real Tortoniense inferior, de El Ferriol (Alicante), con placas cardinales internas bien desarrolladas. Aprox. x 2.

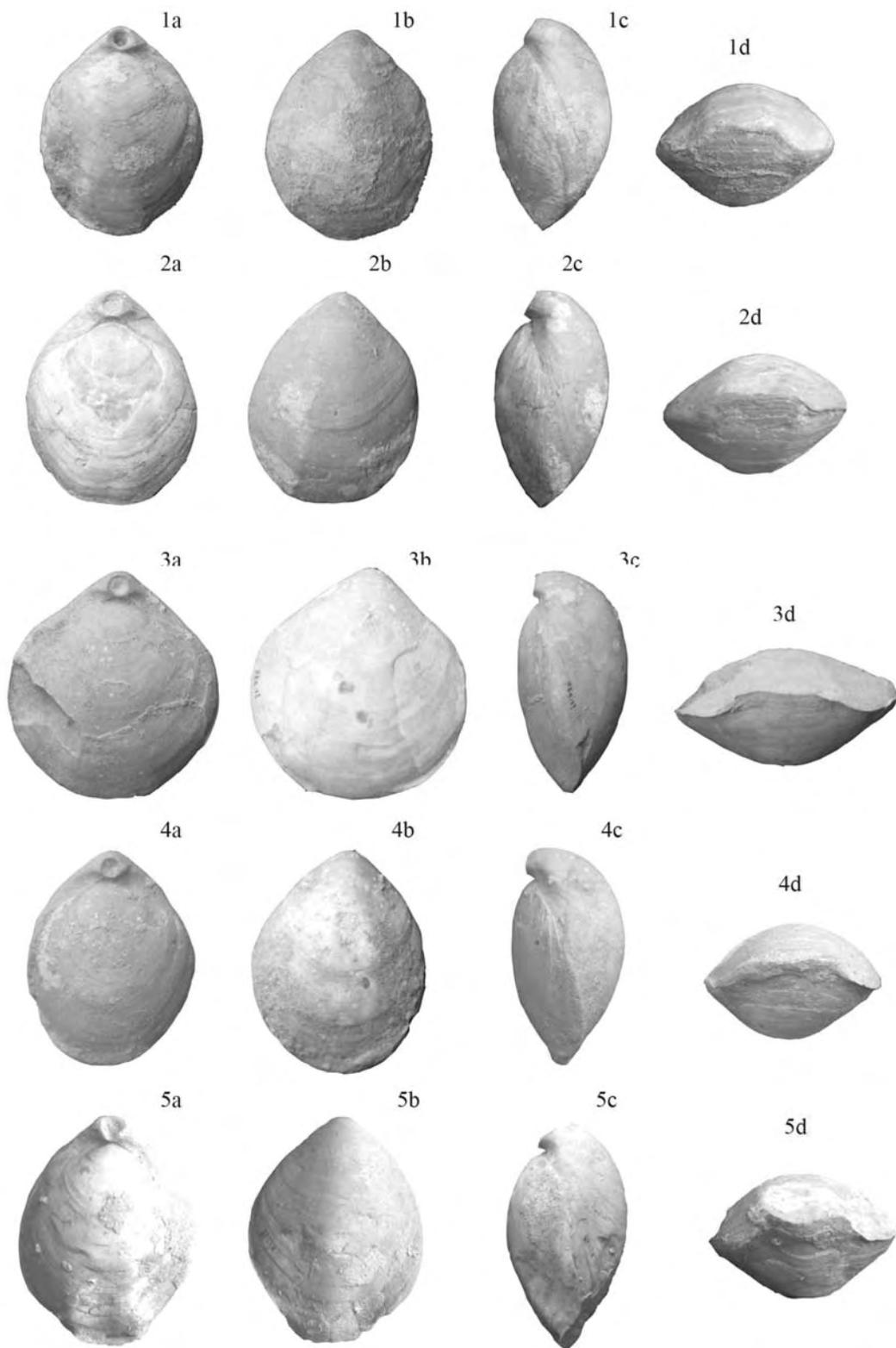
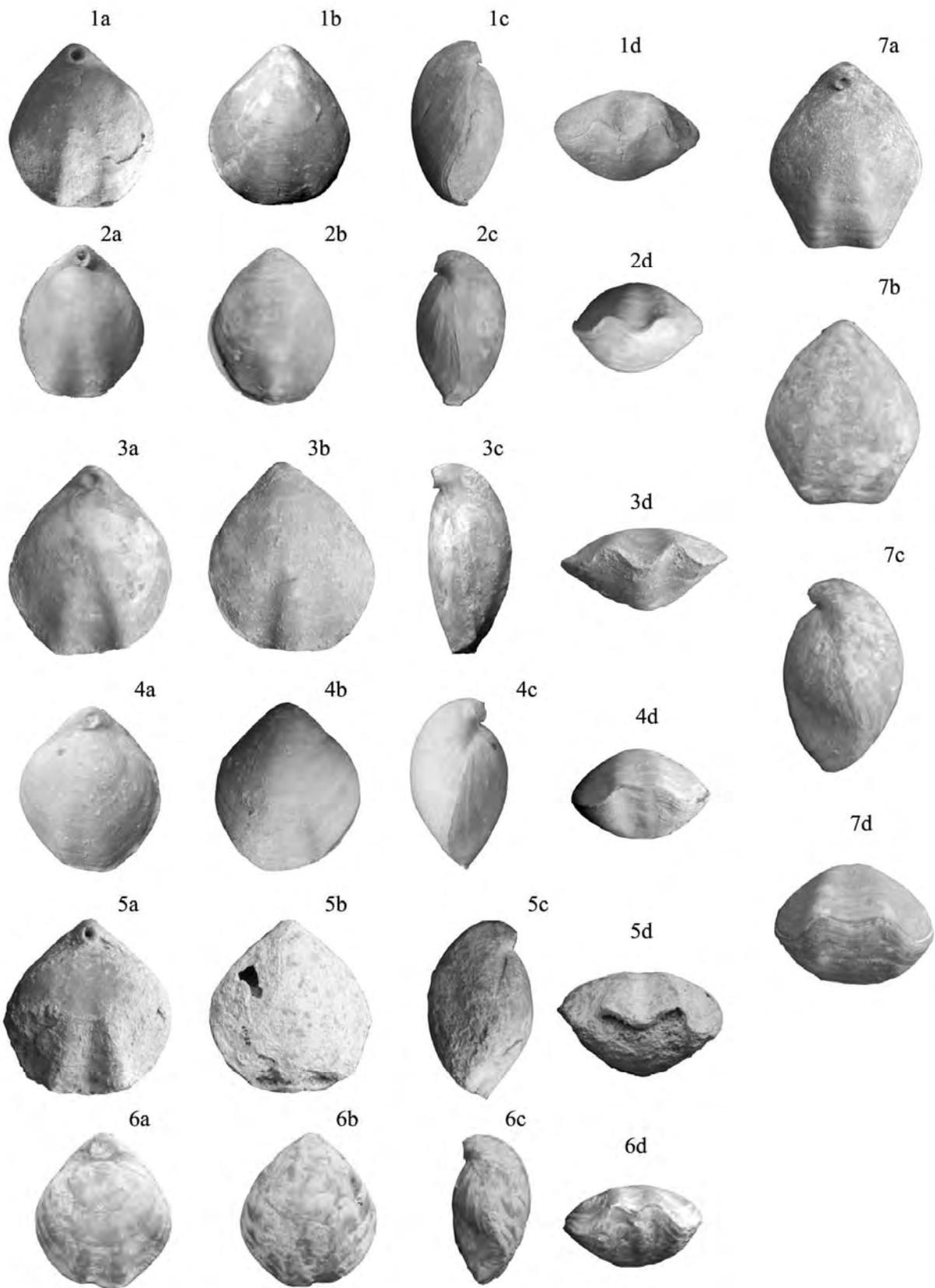
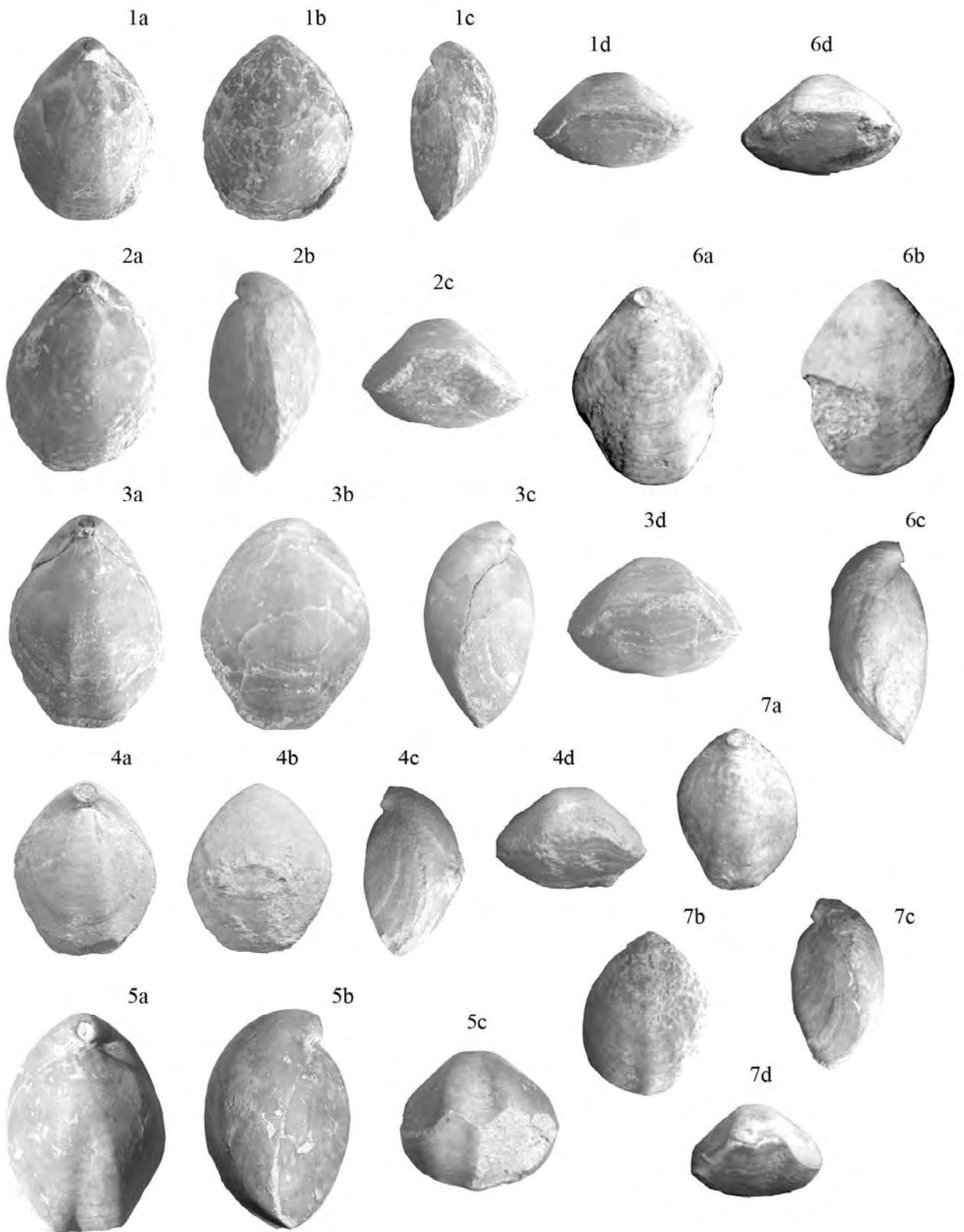


Lámina I





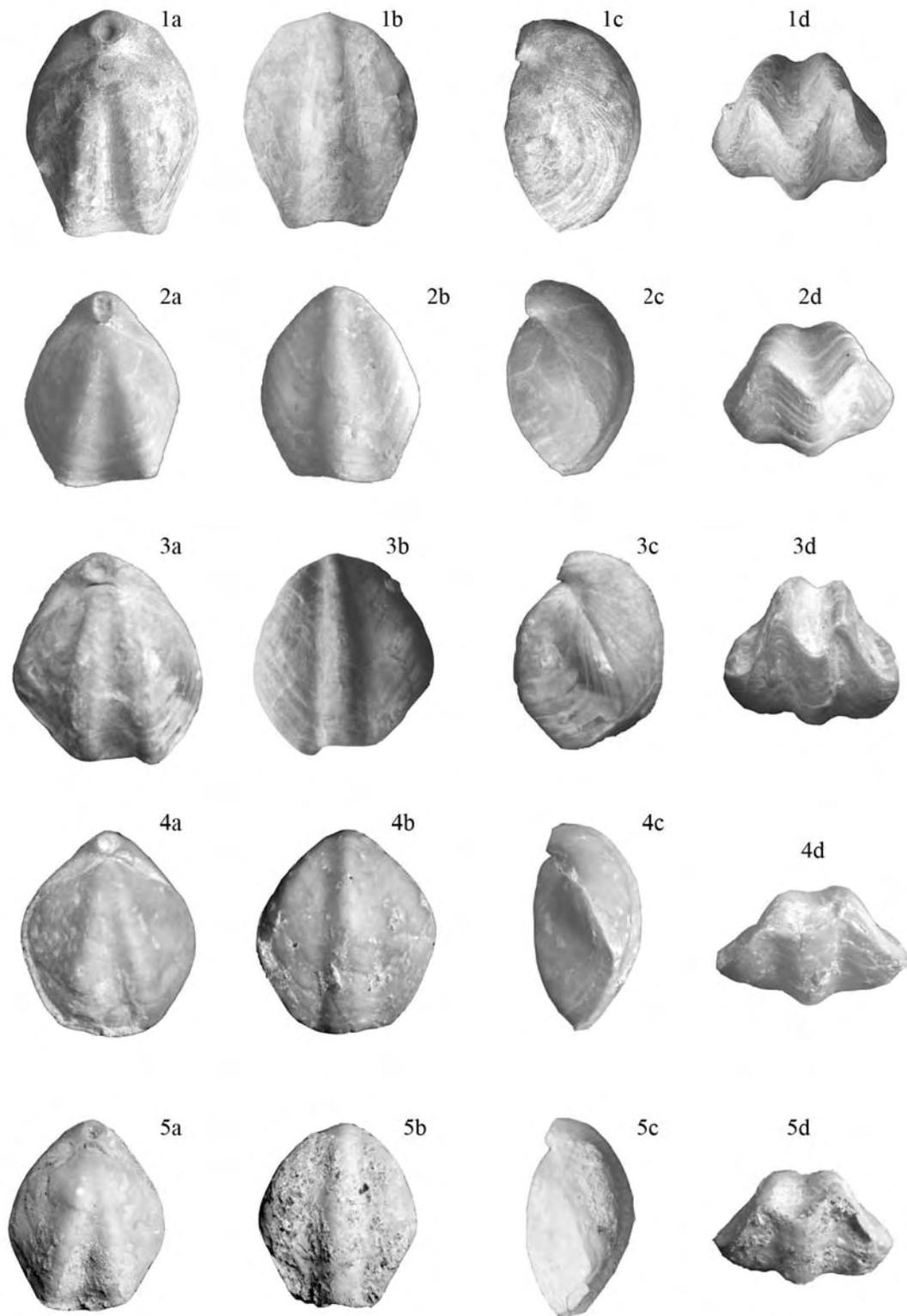


Lámina IV

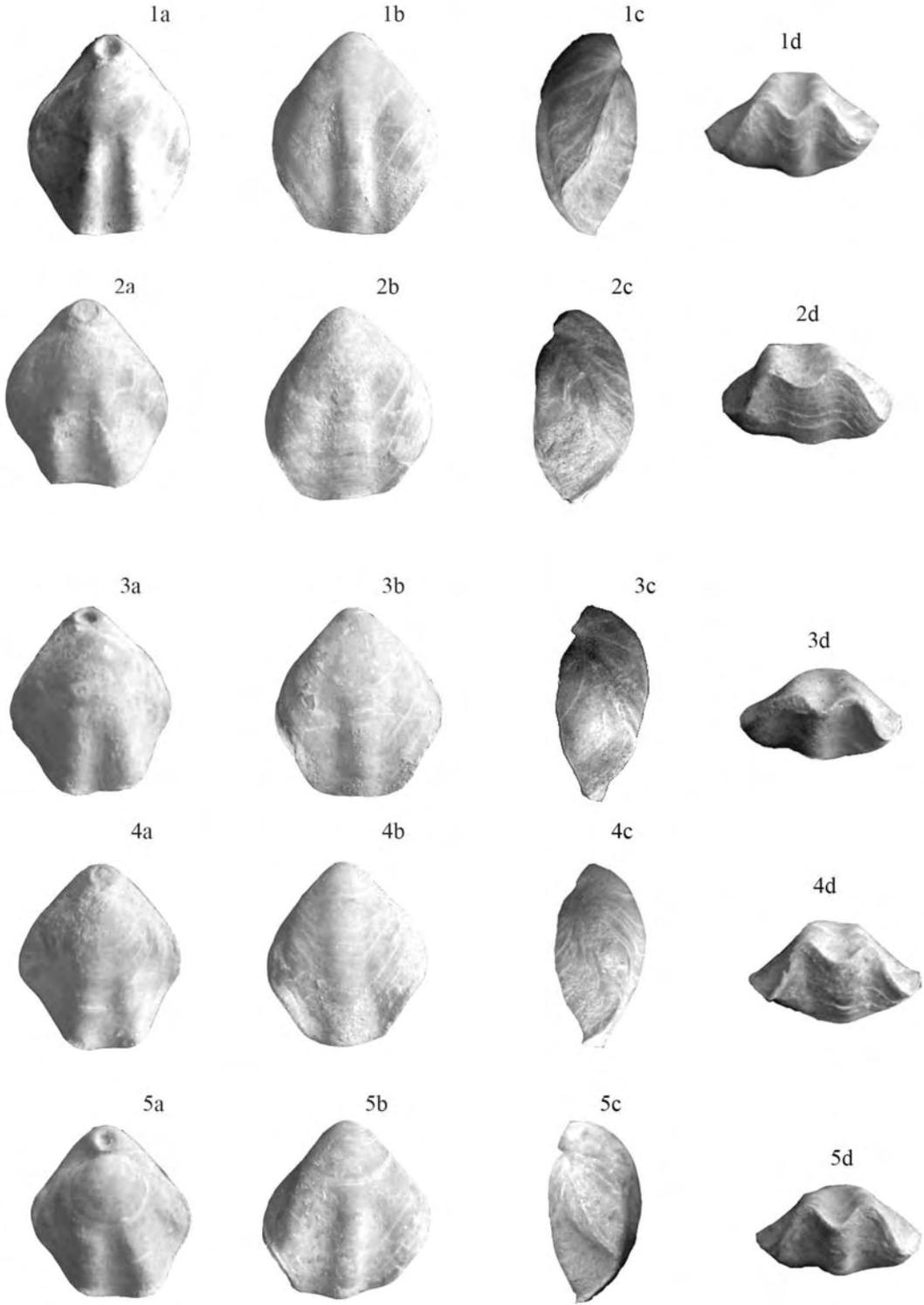
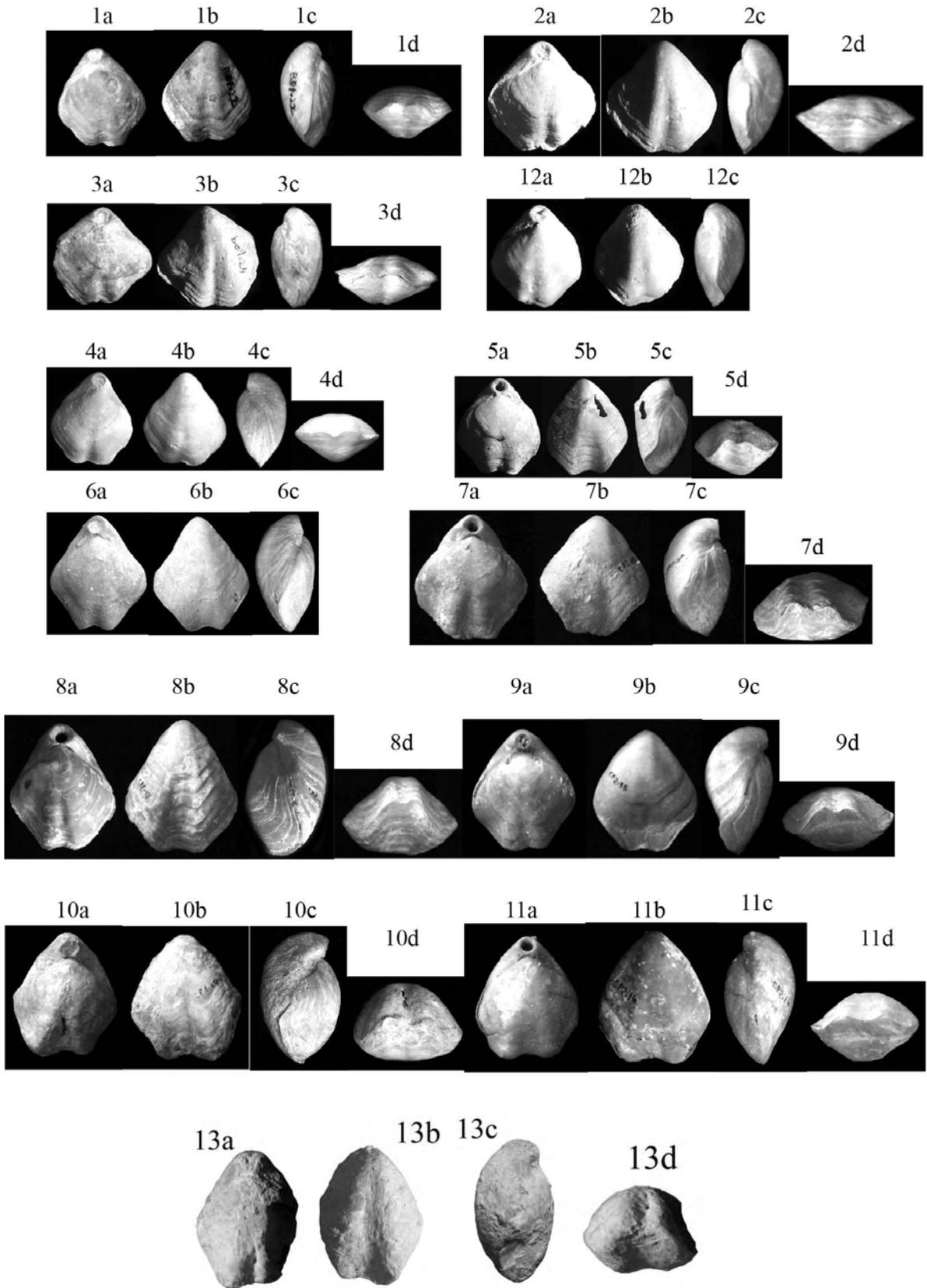
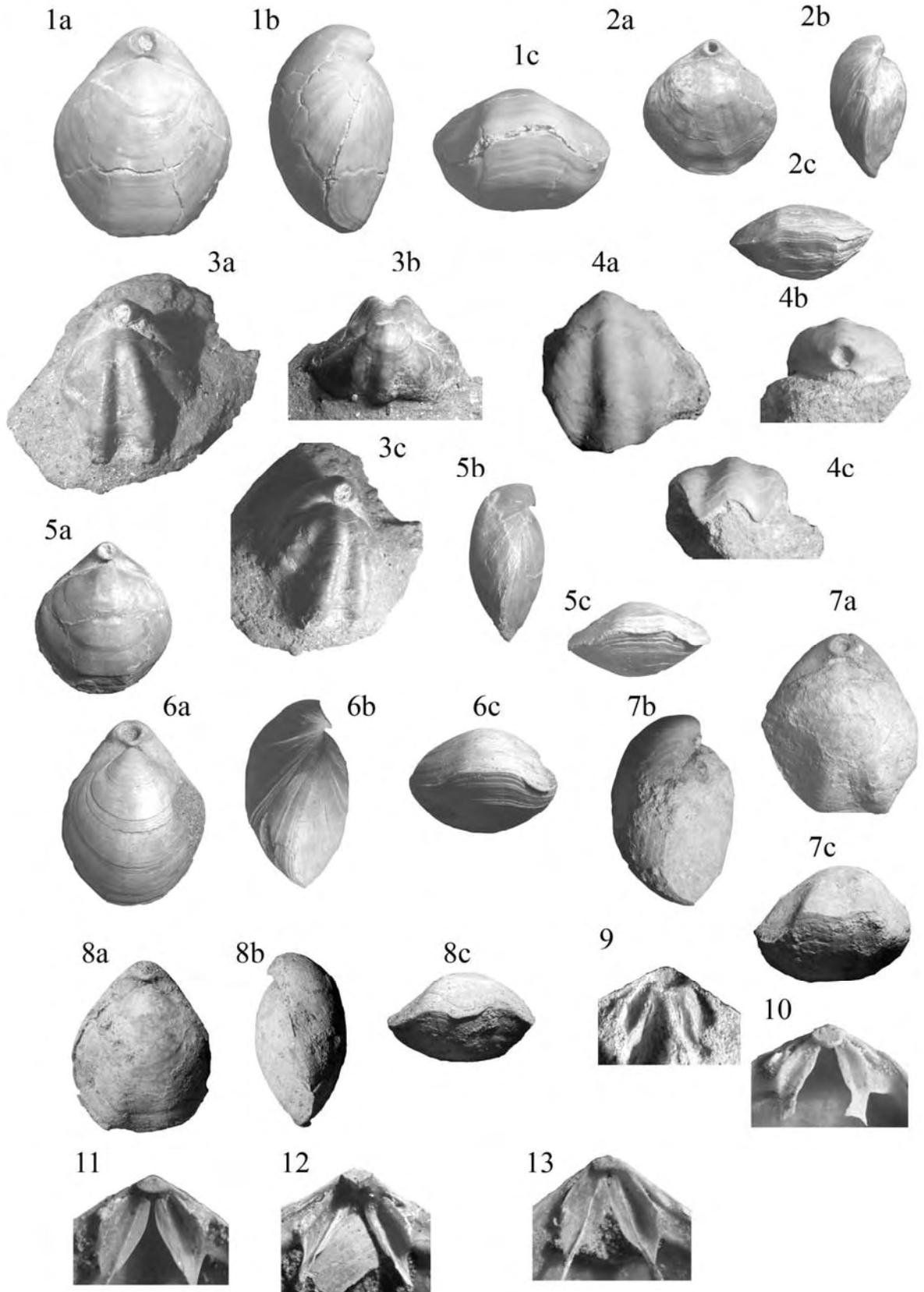
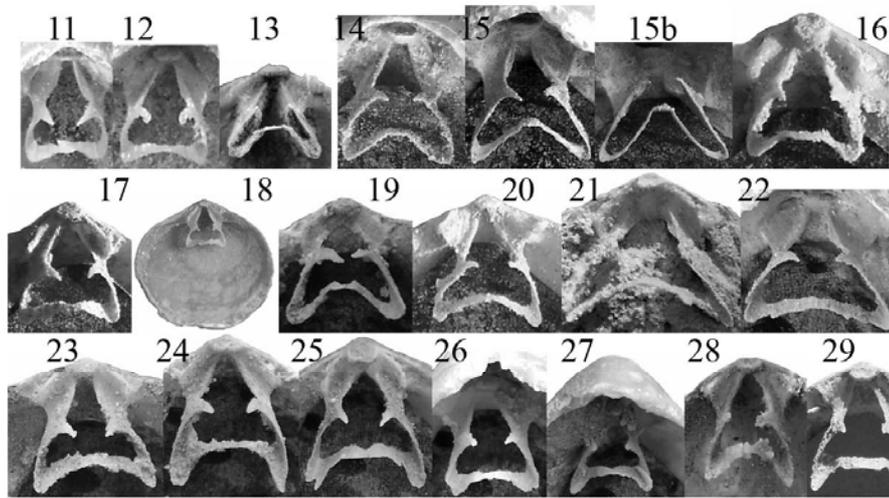
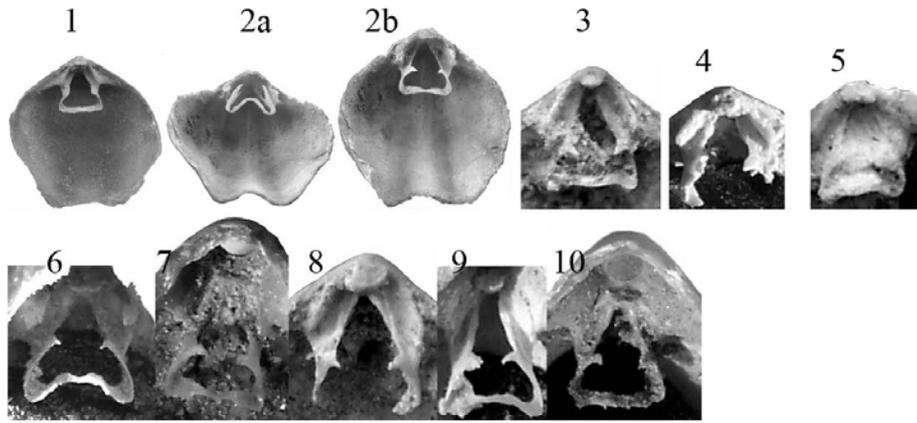


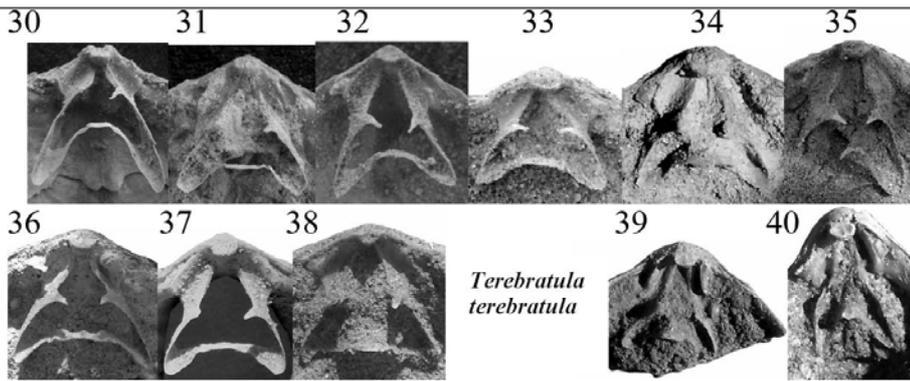
Lámina V







Terebratula calabra



Terebratula terebratula

Terebratula maugerii

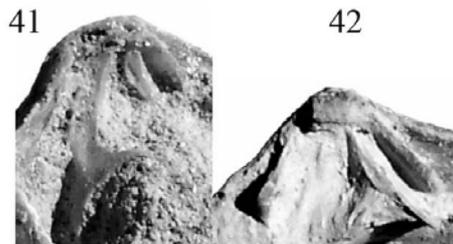
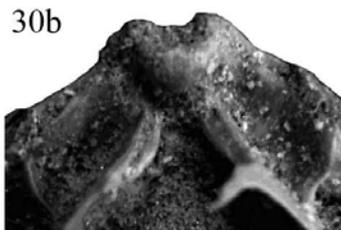


Lámina VIII