

**PUESTA AL DÍA DE LAS NUEVAS ESPECIES
DESCRITAS POR LUCAS MALLADA EN EL EOCENO
DE LA CUENCA SURPIRENAICA DE HUESCA**

Guillermo GÓMEZ-GARCÍA¹ |
Silvio DOMÍNGUEZ PASCUAL² | Gemma SURINYACH PIELLA³

RESUMEN.— Se revisan las especies fósiles descritas en el Eoceno de la cuenca surpirenaica de Huesca por Lucas Mallada en 1878. Se pone al día la sistemática taxonómica de estas especies y se ilustra con nuevos ejemplares topotípicos de las localidades tipo siempre que ha sido posible, debido a la desaparición o a la falta de acceso a los ejemplares tipo de la Colección Mallada del IGME.

ABSTRACT.— Revision of the new fossil species from the Eocene of the Huesca South Pyrenean Basin described by Lucas Mallada in 1878. Their taxonomic systematics are updated and the species are illustrated, as far as possible, with new topotypical material from type localities, as the types from the IGME Mallada Collection are missing or cannot be accessed.

KEYWORDS.— Eocene fossils. Lucas Mallada (1878). New topotypical material. South Pyrenean Basin (Huesca, Spain).

Recepción del original: 31-12-2020

¹ Divulgador independiente. dromilites@gmail.com

² piedras.silvio@gmail.com

³ gsuriny64@hotmail.com

INTRODUCCIÓN

La cuenca surpirenaica de Huesca presenta una abundante y bien conservada diversidad de especies fósiles de invertebrados eocenos. Lucas Mallada edita en 1878 *Descripción física y geológica de la provincia de Huesca*, con amplias referencias paleontológicas y la descripción de once nuevas especies del Eoceno; las ilustraciones son publicadas en tres posteriores tomos del *Boletín Geológico y Minero* del IGME (1879, 1883 y 1884), lo que ha redundado en su desconocimiento. Así lo entienden Eduardo Alastrué, Antonio Almela y José M.^a Ríos, que en 1957 incluyen en el *Mapa geológico de Huesca 1 : 200 000* la recopilación conjunta de las descripciones y de las ilustraciones de Mallada por considerar que habían tenido poca difusión.

Los ejemplares tipo depositados en el Instituto Geológico y Minero de España (IGME) están perdidos o no están disponibles. Los estudios posteriores apenas han incidido en estas especies: salvo excepciones, se basan no en el estudio directo de los tipos sino en materiales de las localidades tipo; otros exponen sinonimias cuestionables que se discuten en el artículo. Se aborda la puesta al día de descripciones y de ilustraciones y se revisa su atribución taxonómica según estudios recientes. Se incide especialmente en la variabilidad intraespecífica de *Cyathoseris castroi* (Mallada, 1878), que es objeto de un más detallado estudio macromorfológico sin incidir en un análisis en profundidad de las estructuras internas de la especie.

MATERIAL Y MÉTODOS

No se han podido consultar los ejemplares tipo de las especies de Mallada, que fueron depositados en el Museo del Instituto Geológico y Minero en Madrid, la mayor parte o la totalidad de los cuales se encuentran desaparecidos posiblemente por expolios desde la Guerra Civil. Luis Solé Sabarís es el último que menciona haberlos consultado en 1936 al respecto de su estudio *Fauna coralina del Eoceno catalán* (SOLÉ, 1942).

En ausencia de los ejemplares tipo, y siempre que ha sido posible, se ha recurrido a ejemplares topotípicos de las localidades tipo para ilustrar las nuevas especies de Mallada, así como a la bibliografía, a los contenidos y al material gráfico de otros autores que han estudiado estas especies. En la identificación se han seguido las publicaciones paleontológicas y geológicas

sobre la cuenca de Jaca, las cuencas eocenas pirenaicas y las del entorno del canal de la Mancha, los Alpes y la península itálica.

Para la sistemática se ha seguido la propuesta por los autores de la bibliografía de cada caso y la de bases de datos de paleontología y biología como Fossilworks y WoRMS – World Register of Marine Species.

CONTEXTO GEOLÓGICO

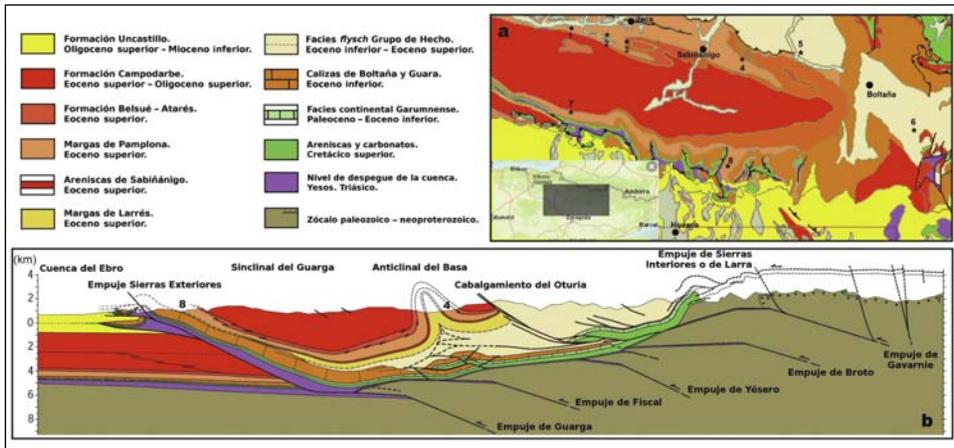
La cuenca eocena oscense forma parte de la depresión surpirenaica, que ha recibido abundantes sedimentos contemporáneos a la orogenia pirenaica desde el Cretácico superior al Oligoceno (véase el mapa geológico y la sección surpirenaica norte-sur). Los sedimentos han rellenado la cuenca con un espesor kilométrico y están originados en los propios desmantelamiento y erosión de la cordillera.

Las Sierras Interiores y Exteriores suponen los límites norte y sur de la cuenca, desplazados y amontonados sobre materiales plásticos del Triásico superpuestos al zócalo paleozoico. En los flancos norte y sur de la cuenca afloran los sedimentos litorales, que por la regresión del mar hacia el oeste, son más antiguos al este (Luteciense) y más modernos al oeste (Priaboniense).

Los afloramientos del norte y del sur de la cuenca no se corresponden en el mismo meridiano con la misma cronología. Por el transporte y la deformación de la cuenca y por el deslizamiento de mantos, en un mismo meridiano son más antiguos los afloramientos del sur y más modernos los del norte. La cuenca, de orientación general este-oeste, se encuentra dividida por el anticlinal de Boltaña, de orientación norte-sur, que genera las subcuencas de Pamplona-Jaca y de Graus-Tremp.

El flanco norte está afectado por la elevación de la cordillera, que genera facies *flysch* y aparatos deltaicos, así como por episodios transgresivos y regresivos del nivel del mar; el flanco sur lo está por los plegamientos asociados al transporte de la cuenca y a las deformaciones por el deslizamiento de mantos. Estas afectaciones complican la interpretación local de las secuencias geológicas y de las sucesiones de faunas asociadas.

La estratigrafía eocena de la cuenca sigue una secuencia general de depósitos margosos de aguas profundas en su parte inferior, seguidos de alternancias



a) Mapa geológico de la cuenca (modificado del visor cartográfico del IGME): 1, Santa Cilia de Jaca; 2, Atarés; 3, Bernués; 4, Yebra; 5, Fiscal; 6, Mediano; 7, Yeste; 8, Guara. **b)** Sección surpirenaica norte-sur (modificado de LABAUME y TEIXELL, 2018): 8, Guara; 4, Yebra.

de areniscas, margas y calizas de origen litoral y cubiertos de lutitas, areniscas y conglomerados de origen continental, que en su mayor parte son oligocenos.

Las faunas asociadas siguen en general una sucesión: margas inferiores azoicas cubiertas de margas con foraminíferos y pequeños invertebrados, alternancias de margas y areniscas con predominio de moluscos, alternancias de margas areniscas y calizas con faunas mixtas de moluscos, equinodermos y corales, y para finalizar la serie marina, predominio de nuevas faunas de moluscos.

La mayoría de las especies tratadas en este artículo proceden de la alternancia de margas y areniscas litorales del Bartonense y del Luteciense.

PRECEDENTES PALEONTOLÓGICOS

En su *Descripción física y geológica de la provincia de Huesca*, Mallada aporta una relación de 222 especies del Eoceno, incluidas las descripciones de las once primeras nuevas especies del Eoceno oscense. Solo cuatro de ellas —*Ellipsocoenia bauzai*, *Cyathoseris castroi*, *Argyrotheca vidali* y *Ostrea rouaulti*— han sido objeto de nuevos estudios paleontológicos. Algunas

referencias a estas especies figuran en relaciones de yacimientos de los mapas geológicos 1 : 50 000 y 1 : 200 000 de la región.

SISTEMÁTICA

Filo **Foraminifera** D'Orbigny, 1826
 Orden **Rotaliida** Delage y Hérouard, 1896
 Familia **Asterocyclinidae** Brönnimann, 1951
 Género **Asterocyclina** Gümbel, 1870

El caparazón es asteroide, con cuatro o cinco radios. En el *juvenarium* microséfico, los ciclos toman forma asteroide justo después de la espiral inicial. El embrión megaloséfico es de semiiso a nefrolepidino. Las cámaras ecuatoriales son siempre de cuatro estolones; solo tienen septos radiales y estolones radiales, que poseen forma hexagonal. La capa ecuatorial se espesa fuertemente en los radios y allí se divide en más capas (LESS, 1987). Especie tipo: *Calcarina stellata* (D'Archiac, 1846), con ilustración y descripción de NEUMANN (1958), en LESS (1987).

Asterocyclina stellata stellata (D'Archiac, 1846) (fig. 1)

1846 *Calcarina stellata* D'Archiac

1850 *Asterocyclina stellaris* (Brünner in Rütimeyer)

1878 *Orbitolites substellata* Mallada

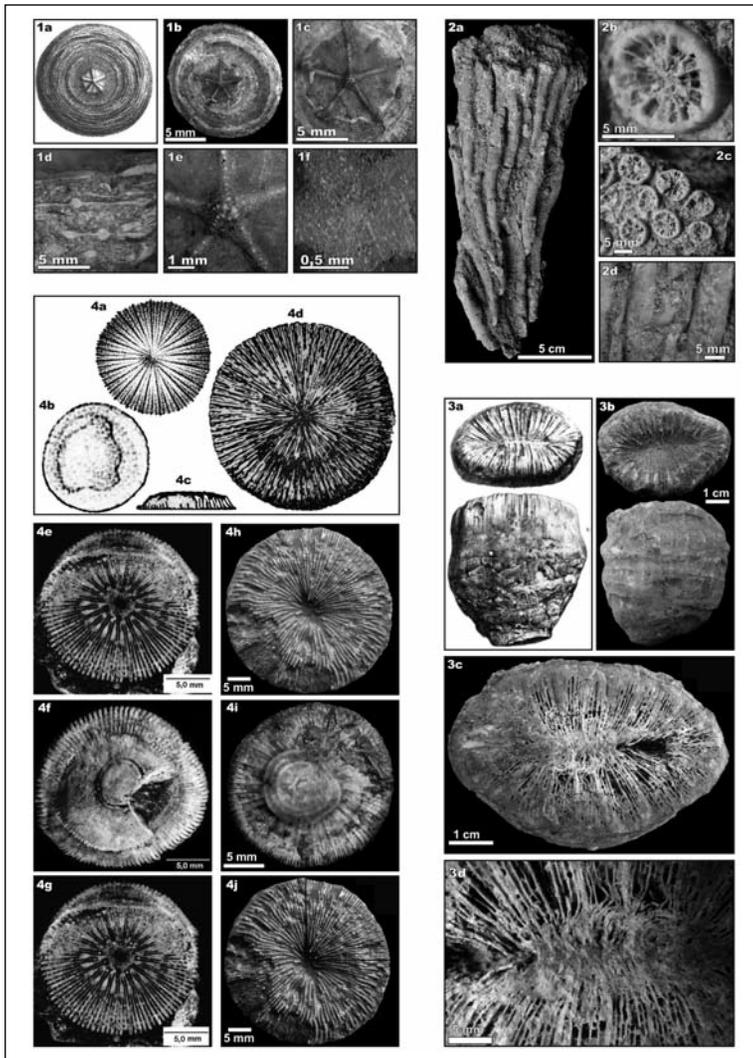
1929 *Asterodiscus stellaris* (Brünner in Rütimeyer, 1850) (GÓMEZ-LLUECA, *partim*)

1958 *Asterodiscus stellatus* (D'Archiac) (NEUMANN, *partim*)

1987 *Asterocyclina stellata* / *Asterocyclina stellata stellata* (D'Archiac, 1846) (LESS)

2013 *Asterocyclina stellata stellata* (D'Archiac, 1846) (ISMAIL-LATTRACHE y cols.)

MALLADA (1878: 400 y 1884: lám. 21) distingue su especie de *Orbitolites stellata* (D'Archiac, 1846) “por su botón central mucho más pequeño”. El género, como el filo, presenta un dimorfismo entonces desconocido. En foraminíferos, especialmente bentónicos, la reproducción sexual produce



Lám. 1. Fig. 1, *Asterocyclina stellata stellata* (D'Archiac, 1846): a, en MALLADA (1884); b y c, ejemplar de localidad tipo y detalle (SCL2 – 134); d, sección transversal de grupo (SCL2 – 136); e, detalle del centro (SCL2 – 136); f, cámaras embrionarias en pulido del núcleo (SCL2 – 129). Fig. 2, *Cladocora prolifera* (D'Achiardi, 1866): a, colonia; b, superficie del poliperito; c, superficie de la colonia; d, reproducción lateral (ATA8 – 231).

Fig. 3, *Leptomussa variabilis* (D'Achiardi, 1867): a, en MALLADA (1879); b, ejemplar localidad tipo (ATA1 – 641); c y d, sección transversal y detalle de los septos (SCL1 – 083).

Fig. 4, *Cycloseris lenticularis* (D'Archiac, 1847): a-c, en D'ARCHIAC (1846); d, en MELÉNDEZ (1983); e-g, en CAIRNS (2001) y REIG (1988); h-j, ejemplares de Mediano (MED3 – 606) (MED3 – 607).

generaciones denominadas formas B o microesféricas, que presentan el aparato embrionario más pequeño, mientras que la sexual produce formas A o megaloesféricas, en donde el aparato embrionario es mucho más grueso debido a diferencias en el ritmo de crecimiento ontogénico (SCHAUB, 1981; HOTTINGER, 2006). En poblaciones bentónicas, la proporción de formas B es considerablemente más pequeña. Las formas B suelen ser ejemplares de mayor tamaño que las A. El estudio de los foraminíferos se basaba en tiempos de Mallada casi exclusivamente en los caracteres morfológicos externos, que por sí solos no son válidos para diferenciar especies. Para las variedades o subespecies es necesario utilizar datos biométricos (OZCAN y cols., 2006; ISMAIL-LATTRACHE y cols., 2013).

Se ha tendido a identificar la forma B de *Asterocyclina stellata* como otra especie diferente, *Asterocyclina stellaris* Brünner o *Asterocyclina substellata* Mallada. GÓMEZ-LLUECA (1929) describe la presencia de ambas como especies diferentes en Santa Cilia de Jaca, localidad de los tipos de Mallada.

LESS (1987) designa como lectotipo de la morfología externa de *Asterocyclina stellata stellata* la ilustración de D'ARCHIAC (1846), pl. 7, fig. 1, y como tipo de la sección ecuatorial de las formas A, la ilustración de NEUMANN (1958), pl. 30, figs. 4-5. La localidad tipo es Biarritz, "Rocher de La Gourepe".

Actualmente, en estudios evolutivos filogenéticos sobre ortofragmínidos —término sin valor taxonómico que agrupa las familias *Asterocyclinadae* y *Discocyclinidae* (FERRÁNDEZ I CAÑADELL, 1999)— basados en LESS (1987), se utiliza el término "linaje *Asterocyclina stellata*", que presenta tres etapas evolutivas según características de morfología interna (cuatro en posteriores trabajos):

***Asterocyclina stellata adourensis* Less, 1987**

Asterocyclina stellata stellata (D'Archiac, 1846). Formas asteroidales de tamaño pequeño (de 2 a 4 milímetros), infladas o aplanadas, en su mayoría con cinco radios, con o sin interradios y con roseta tipo "mart-hae". No hay diferencia de tamaño entre las formas A y B. Embrión forma A de tipo semiisolepidino a nefrolepidino.

Asterocyclina stellata stellaris (Brünner in Rüttimeyer, 1850). No hay diferencia de tamaño entre las formas A y B. Las B a menudo presentan cuatro radios.

Los ejemplares de Santa Cilia de Jaca presentan al pulido (fig. 1f) un embrión de tipo semiisolepidino (una primera cámara esférica, la protoconcha, semicubierta hasta su ecuador por una segunda cámara semiesférica, la deuterconcha), como corresponde a *Asterocyclina stellata stellata*.

Subclase **Zoantharia** De Blainville, 1830

Orden **Scleractinia** Bourne, 1900

Suborden **Faviina** Waughan y Wells, 1943

Género **Cladocora** Ehrenberg, 1834

Colonias de ramificación variable en haces; reproducción intracalicular y extracalicular; costoseptos compactos; pueden tener pali; pseudocolumnilla formada por los extremos septales, de esponjosa a papilosa.

Cladocora prolifera (D'Achiardi, 1866) (fig. 2)

1866 *Blastotrochus proliferus* D'Achiardi

1878 *Cladocora submanipulata* Mallada

1993 *Cladocora prolifera* (D'Achiardi) (ÁLVAREZ-PÉREZ)

Cladocora submanipulata puede considerarse una forma de *Cladocora prolifera* (D'Achiardi, 1866), especie habitual del valle de Atarés, donde sitúa MALLADA (1878: 399) su nueva especie. Las "20 a 24 costillas granuladas y bien marcadas, entre las cuales se extienden otras tantas poco perceptibles" e igual "número de tabiques" que describe Mallada se corresponden con los dos ciclos completos (6 + 6) y dos incompletos (12 + 24) de *Cladocora prolifera*. La especie de Atarés coincide en su diagnóstico con *Cladocora prolifera* (D'Achiardi) (lám. 1), descrita por Álvarez-Pérez (1993) en ejemplares de Barcelona.

Familia **Mussidae** Ortmann, 1890

Género **Leptomussa** D'Achiardi, 1867

Solitario, fijo, ceratoide, septotecado. Septos compactos y con indentaciones. Columnilla ausente. El género *Montlivaultia* no superó el límite Cretácico – Terciario (K-T).

Leptomussa variabilis D'Achiardi, 1867 (fig. 3)

1869 *Leptomussa variabilis* D'Achiardi (REUSS)

1878 *Montlivaultia egozcuei* Mallada

1900 *Leptomussa variabilis* D'Achiardi (OPPENHEIM)

1973 *Leptomussa variabilis* D'Achiardi (BARTA-CALMUS)

1993 *Leptomussa variabilis* D'Achiardi (ÁLVAREZ-PÉREZ)

MALLADA (1878: 398-399 y 1879: lám. 20) describe *Montlivaultia egozcuei* como nueva especie según ejemplares de Bernués, Atarés y Santa Cilia de Jaca. Esta especie no ha sido incluida en ningún estudio posterior. *Leptomussa variabilis* se cita en los yacimientos tipo de Mallada en la cuenca de Jaca, donde la forma *Montlivaultia egozcuei* es habitual (ÁLVAREZ-PÉREZ y cols., 2001).

Leptomussa variabilis adopta multitud de formas: desde la cilindroide gruesa con el borde calicinal redondeado de *Montlivaultia egozcuei* a otras cilindroides o conoides en diferentes proporciones de altura y grosor, con la superficie calicinal de cóncava a convexa, de elíptica a bilobulada. Localmente las mismas formas se repiten aparentando ser una forma de población, pero también lo hacen las variedades de formas en una misma localidad sin que puedan ser atribuidas a especies distintas, ya que todas se ajustan a los rasgos específicos de *Leptomussa variabilis*.

Mallada identificó ejemplares de la zona también como *Montlivaultia*: *Montlivaultia grumi* (Catullo, 1852) y *Montlivaultia bilobata* (Michelin, 1846). La monoforme *Montlivaultia grumi* se ha reasignado a *Pattalophyllia grumi* por su columnilla trabecular. En *Montlivaultia bilobata* se ha visto que se atribuían a esta especie ejemplares de otras diferentes que generan una similar forma bilobada. Ejemplares atribuidos inicialmente a *Montlivaultia bilobata* han sido reasignados a *Pattalophyllia* (con columnilla y pseudopali), a *Placosmiliopsis* (con columnilla laminar), a *Petrophylliella* (con columnilla débil) y a *Leptomussa*, en su especie *Leptomussa variabilis*, como una de sus formas, bilobulada. Las cuatro especies bilobadas mencionadas están presentes en los yacimientos tipo o en sus inmediaciones.

La ausencia de columnilla, la fisonomía de septos gruesos y festoneados y la disposición septal en cinco series de orden diez parecen confirmar la identidad de *Montlivaultia egozcuei* y *Leptomussa variabilis*.

Suborden **Fungiina** Verril, 1865
 Familia **Fungiidae** Dana, 1846
 Género **Cycloseris** Milne-Edwards & Haime, 1849

MALLADA (1878: 398) inscribe su especie en el género *Cycloseris* por la ausencia de epiteca, rasgo que no es actualmente aceptado como relevante en la diferenciación taxonómica, y asume la semejanza de esta con *Cyclolites lenticularis* (D'Archiac, 1847).

La presencia de abundantes sinaptículos compuestos en los ejemplares de La Puebla de Fantova estudiados por Stephen D. Cairns, la abundancia de sinaptículos en la descripción de Milne-Edwards para los ejemplares de Biarritz, así como la ausencia de pénulas en todos ellos, apuntan a su adscripción a la familia *Fungiidae* y al género *Cycloseris*.

Cycloseris lenticularis (D'Archiac, 1847) (fig. 4)

1860 *Cyclolites lenticularis* (D'Archiac) (MILNE-EDWARDS)

1878 *Cycloseris sublenticularis* Mallada

1983 *Cycloseris sublenticularis* (Mallada) (MELÉNDEZ)

1988 *Patelopsammia gurraei* Reig

2001 *Patelopsammia gurraei* (?) (Reig) (CAIRNS)

La ausencia de epiteca permite a MALLADA (1878: 398) diferenciar su especie de *Cyclolites lenticularis* (D'Archiac, 1847), del Eoceno de Biarritz. D'ARCHIAC (1848) y MILNE-EDWARDS (1861) describen en *Cyclolites lenticularis* una tenue epiteca. Entre los rasgos específicos estos autores inciden además en la existencia de seis series de septos (6S1, 6S2, 12S3, 24S4, 48S5, 96S6), mientras que MALLADA (1878: 398) describe en *Cyclolites sublenticularis* cinco series (96 tabiques alternativamente más o menos marcados, dentellados y granulosos). En este tipo de materiales resulta difícil asegurar recuentos superficiales de septos, si no se realizan sobre pulidos o en lámina delgada, y resulta complicado ver la totalidad de las series.

La indicación por MALLADA (1878: 398) de la localidad tipo es poco concreta (sierra de Guara); del contexto se deduce que en el entorno de Nocito, de edad Luteciense. MELÉNDEZ (1983) ilustra la especie (fig. 4d) y le da también una edad Luteciense.

Existen ejemplares identificables, como la especie de D'Archiac en el Luteciense de Mediano (fig. 4, h-j), que se corresponden con ejemplares de La Puebla de Fantova estudiados por REIG (1988), como *Patelopsammia gurraei*, en el Luteciense. CAIRNS (2001) estudia ejemplares topotípicos de Reig (fig. 4, e-g) cuestionando su diagnóstico y su atribución genérica y familiar; en sus pulidos se aprecian seis series de septos, con los de las últimas series más cortos y soldados lateralmente, como en la descripción de MILNE-EDWARDS (1960) para *Cyclolites lenticularis*. CAIRNS (2001) menciona su posible atribución a *Fungiidae*.

Algunos rasgos específicos de *Cyclolites sublenticularis*, como la cara superior de los septos perlada, o el área de fijación excéntrica se dan también en *Cyclolites lenticularis*, y en los ejemplares de Mediano y La Puebla de Fantova.

La descripción de MALLADA (1878: 398) de su nov. sp. *Cycloseris sublenticularis* inclina a pensar que dicha especie sea una forma local de *Cycloseris lenticularis*. La ausencia de ejemplares tipo y de otros ejemplares topotípicos de la localidad tipo, mal concretada por Mallada, impide aseverar este extremo con seguridad. Sería absolutamente necesario trabajar de manera adecuada los materiales tipo de Mallada, que no están disponibles.

ÁLVAREZ-PÉREZ y cols. (2001) citan *Protocycloseris vinassai* (Oppenheim, 1900) en varios yacimientos de la cuenca de Jaca. La descripción de Oppenheim es muy similar a la de *Cyclolites lenticularis*, excepto en la proporción diámetro–grosor, notablemente más gruesa en *Protocycloseris vinassai*.

Superfamilia **Agariciicae** Gray, 1847

Familia **Agariciidae** Gray, 1847

Los miembros de la familia *Agariciidae* son solitarios y coloniales, hermatípicos; la formación de colonia se produce principalmente por gemación intratentacular. Muro sinapticulothecal, de sólido a ausente; septos raramente porosos, con márgenes granulosos, directamente confluentes entre poliperitos; columnilla trabecular o ausente.

La familia presenta una gran plasticidad en sus géneros y en las formas específicas, lo que ha conducido a la proliferación de las descripciones de

especies. La descripción de géneros y especies de esta familia se basa a menudo en rasgos macromorfológicos, lo que entra en conflicto con su carácter polimórfico.

ALLOITEAU (1952: 662) da un ejemplo de este polimorfismo respecto al género *Mycetoseris* (Reis, 1889), respecto al que manifiesta que “es un género polimorfo; pasa por formas *Trochoseris* en el estado joven, después por *Cyathoseris* y finalmente por la forma adulta de *Mycetoseris*”.

El género *Cyathoseris* es a veces descrito como un *Trochoseris* (género solitario) con gemación circumoral, seguida de gemación marginal (WELLS, 1956; ALLOITEAU, 1952 y 1957).

Otros géneros próximos están insuficientemente definidos; por ejemplo, si *Leptoseris* se diferencia por extenderse en lámina fina, por tener septos superficiales o progresar en series a partir de uno o dos cálices progenitores, estos caracteres también se presentan en *Cyathoseris* o en *Podabacia*.

ALLOITEAU (1957: 395) da otro ejemplo de alta variabilidad en *Cyathoseris*: “*Trochoseris distorta* Michelin sp. y *Cyathoseris infundibuliformis* De Blainville sp., que se encuentran siempre asociados en los yacimientos bartonienses de la cuenca de París, pertenecen a una sola e idéntica especie. Con la ayuda de materiales recogidos en un mismo yacimiento, hemos establecido series que contienen todos los intermediarios entre los estadios *trochoide* y *cyathoide*”.

Género **Cyathoseris** Milne-Edwards & Haime, 1849

Colonia *thamnasteroide* extendida en lámina cóncava a plana, sin murallas entre cálices individuales, con septos confluyentes con los de los cálices adyacentes. Un pólipo es precursor de la colonia, en torno a él se disponen circumoralmente series concéntricas de sucesivas generaciones; posterior generación marginal. Ciclo septal irregular. Septos compactos. Caras laterales de los setos con numerosas espinas finas. Sinaptículos presentes, abundantes. Columnilla laminar, poco definida en ocasiones. Gemación extracalicular. Especie tipo: *Cyathoseris infundibuliformis* De Blainville, 1830 (fig. 6).

MALLADA (1878: 399-400 y 1879: lám. 25) describe *Cyathoseris castroi* y *Cyathoseris cortazari* (figs. 7, 15, y 8, 16) de acuerdo el primero con tipos de Atarés y el segundo con tipos de Mediano, pero ambos con ejemplares

tipo de las dos localidades; la primera de edad Bartonense superior – Priabonense inferior y la segunda Luteciense. Mallada aporta tanto rasgos comunes como diferenciales entre las dos especies.

FELIX (1909) identifica en ejemplares de Barcelona dos formas asimilables a *Cyathoseris castroi* y *Cyathoseris cortazari* como *Leptoseris patula*, que es una especie del Mioceno.

Edward Phillips OPPENHEIM (1914) identifica ejemplares de Barcelona enviados por Felix como *Cyathoseris raristella* (Oppenheim, 1901) (fig. 12).

OPPENHEIM (1921) describe *Cyathoseris pachypetala* (fig. 11) a partir de ejemplares de Barcelona mandados igualmente por Felix.

SOLÉ (1942) identifica en el Eoceno catalán *Cyathoseris castroi*, *Cyathoseris pachypetala* y *Cyathoseris raristella*.

ÁLVAREZ-PÉREZ (1993) describe una sola especie de *Cyathoseris* en la cuenca de Igualada, *Cyathoseris castroi*, y la sinonimiza con un amplio número de referencias que incluyen *Cyathoseris raristella* y *Cyathoseris pachypetala*. Menciona únicamente *Cyathoseris castroi* en la cuenca de Jaca, en el entorno de uno de los yacimientos tipo de Mallada (ÁLVAREZ-PÉREZ y cols., 2001).

A partir de ejemplares significativos de Atarés y Mediano se ha intentado determinar si existe una clara separación entre ambas especies o, en caso contrario, intentar argumentar la existencia de formas intermedias entre las dos formas tipo descritas y figuradas por Mallada.

Se ha encontrado cierta abundancia de formas, algunas atribuibles a las descritas e ilustradas por Mallada y otras bien diferentes, sin resultar en una clara gradación de formas intermedias entre ambas.

Se ha localizado otra forma de *Cyathoseris* con caracteres comunes a *castroi* y *cortazari*, pero también con características diferenciales, sin ser intermediaria entre ambas (figs. 9 y 17). Esta variación consistente será referida como *Cyathoseris castroi* nov. subsp. *malladae*.

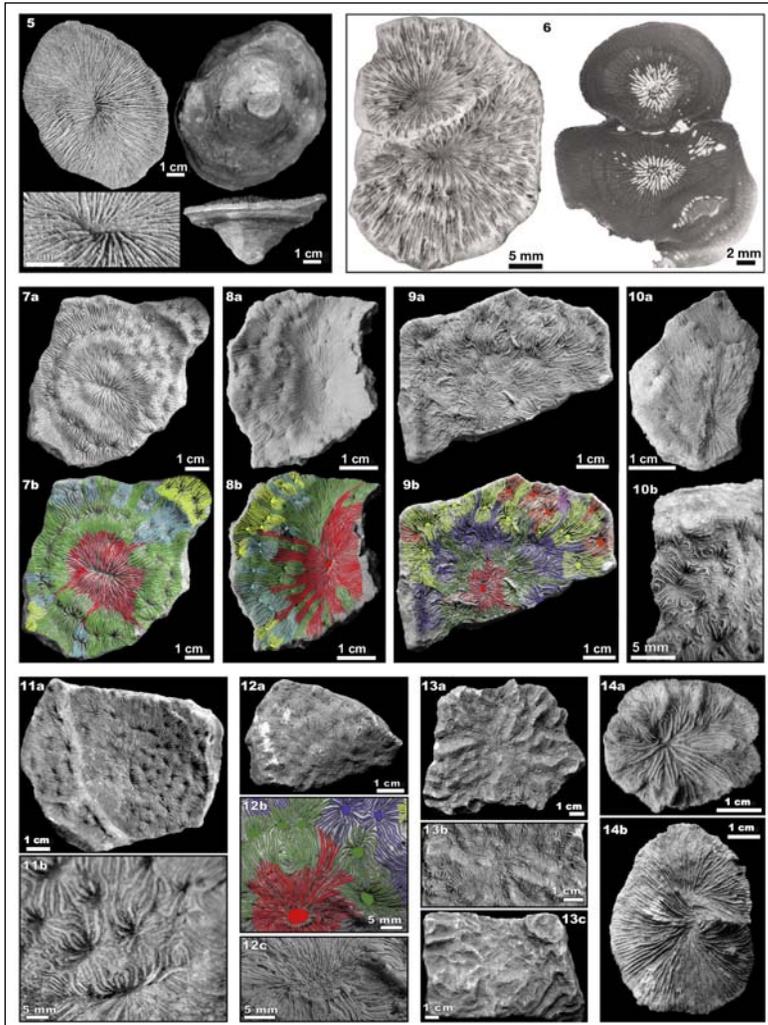
También se han encontrado en los yacimientos tipo ejemplares significativos afines a otras especies del género *Cyathoseris* y ejemplares de géneros afines de la familia *Agariciidae*, cuyos fragmentos presentan similitud con *Cyathoseris*: *Pavona*, *Agaricia*, *Leptoseris*, *Dimorphophyllia* y *Trochoseris*.

Cyathoseris castroi, *Cyathoseris cortazari* y *Cyathoseris* nov. subsp. *malladae* comparten el rasgo macromorfológico de prevalencia en la disposición radial de sus septos. Estos se orientan desde el cáliz central hacia el perímetro de la colonia. Los septos que conectan los diversos cálices lo hacen siempre entre los contiguos de diferentes series de cálices, no entre los de la misma serie, sin interrumpir así la disposición radial colonial. Son las formas más afines a un *Trochoseris* en el que se insertan series de pólipos secundarios. La coincidencia de rasgos comunes entre estas tres formas parece apuntar a una variabilidad intraespecífica.

Ejemplares de las formas *castroi*, *cortazari* y nov. subsp. *malladae* ocasionalmente presentan excepciones notables de los rasgos típicos: ejemplares geminados con dos cálices progenitores, ejemplares con septos no confluyentes entre los cálices vecinos y otros en los que los septos confluyentes de una misma serie concéntrica interrumpen la disposición septal general radial de la colonia desde el centro a la periferia.

Estos tres rasgos excepcionales son características comunes de la forma afín a *Podabacia crispa* (Reuss, 1864) (fig. 10), que presenta casi siempre dos cálices progenitores frecuentemente no centrales sino periféricos (fig. 10a); abundantes septos no conectados, en solitario o en grupos de septos, que llegan a formar bucles (fig. 10b); disposición radial centro – periferia en las primeras series, que pierde al extenderse en amplias láminas, llegando a componer un enrejado irregular de centros calicinales (fig. 10b).

Entre las formas *castroi*, *cortazari* y *malladae* y la forma *crispa* se sitúan otras con diferentes grados de radialidad y de confluencia septal: las afines a *Cyathoseris pachypetala* (fig. 11) presentan una ruptura de la disposición radial, que ya es irregular desde el polípero progenitor y que además presenta (lám. 3) fosas calicinales elípticas y profundas; las afines a *Cyathoseris raristella* (fig. 12) presentan conexión septal, tanto interserial como intraserial, y septos no conectados que llegan a constituir bucles (fig. 12b), además de notables columnillas trabeculares circulares a elípticas (fig. 12c). Por su parte, *Cyathoseris valmondoisiaca* (fig. 13) posee un único cáliz progenitor, en las primeras series concéntricas genera montículos entre cálices secundarios para seguidamente formar collines radiales que separan series de cálices; en sus series radiales los septos son confluyentes, tanto en valles como en collines (fig. 13b), y en las colonias más extensas presenta



Lám. 2. Fig. 5, *Trochoseris* sp., afín a la f. *Cyathoseris* subsp. *cortazari* (BER11 – 332). Fig. 6, *Cyathoseris infundibuliformis* (tipo del género en LÖSER, 2016). Fig. 7, *Cyathoseris castroi* (Mallada, 1878) en sentido estricto (MED3 – 601). Fig. 8, *Cyathoseris castroi* forma *cortazari* (Mallada, 1878) (MED1 – 603). Fig. 9, *Cyathoseris castroi* nov. subsp. *malladae* (ATA1 – 604). Fig. 10, *Podabacia* (*Cyathoseris* [?]) *crispa* (Reuss, 1864): a, colonia con centro geminado (ATA1 – 602); b, con proliferación de septos en bucle (ATA1 – 612). Fig. 11, *Cyathoseris pachypetala* (Oppenheim, 1921) (ATA1 – 628). Fig. 12, *Cyathoseris raristella* (Oppenheim, 1901) (ATA1 – 629). Fig. 13, *Cyathoseris valmondoisiaca* (Michelin, 1845): a y b, colonia y su cáliz progenitor (ATA1 – 630); c, periferia de colonia extensa (ATA1 – 631). Fig. 14, *Dimorphophyllia oxylopha* (Reuss, 1864): a, con series radiales (BIN3 – 403); b, con cáliz geminado (BIN3 – 404).

collines y valles transversales a la dirección radial del progenitor (fig. 13c). Las formas atribuidas al género *Dimorphophyllia* (fig. 14) presentan también uno o dos cálices centrales y un posterior desarrollo radial de series separadas por collines.

Una última serie de políperos solitarios, como en la progresión expuesta por James Alloiteau de *Trochoseris* a *Cyathoseris*, presenta una disposición *Trochoseris* de la forma *cortazari* (fig. 5). Son grandes políperos, con un solo individuo, pero mayores que ejemplares *cortazari* con varias series. Tienen en su superficie calicinal todas las características de la forma *cortazari* a excepción de las series reproductivas, lo cual se puede interpretar tanto como etapas juveniles de las formas *Cyathoseris* como una simple forma *Trochoseris* que no llega a reproducirse en colonia.

Cyathoseris castroi (Mallada, 1878) (figs. 7 y 15)

1878 *Dimorphastrea castroi* Mallada

1901 *Cyathoseris dinarica* Oppenheim

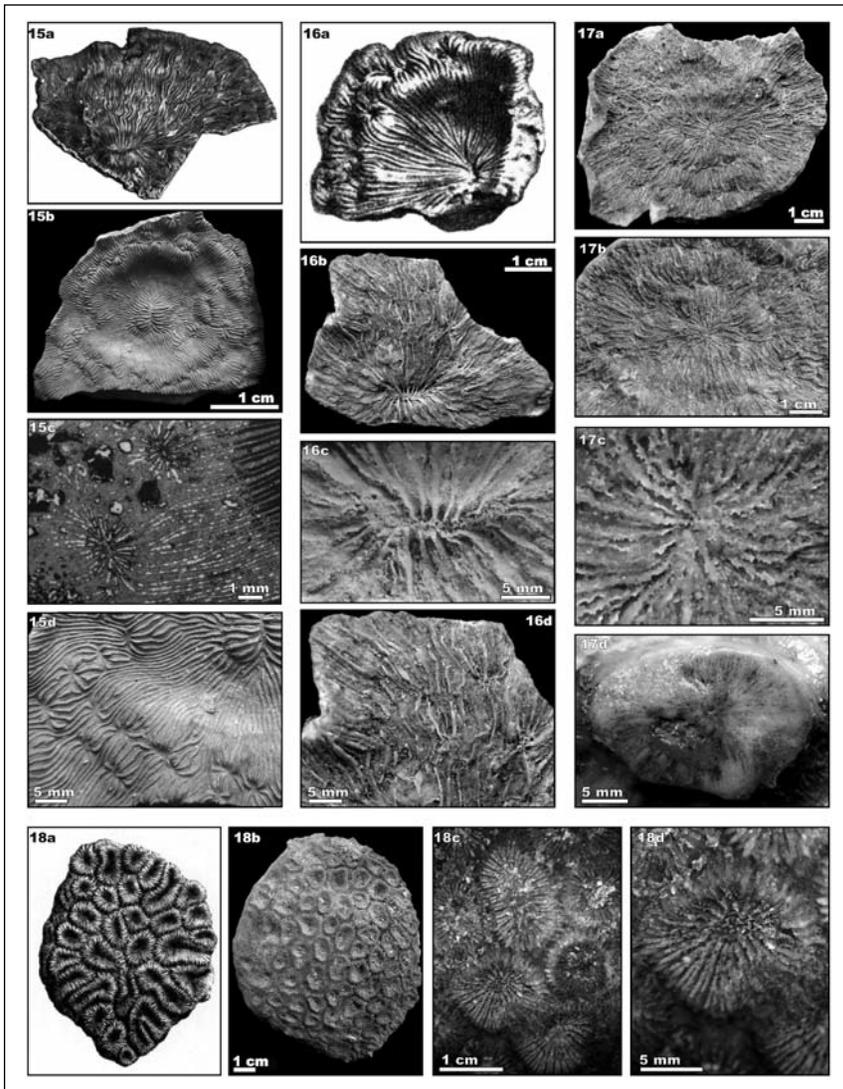
1909 *Leptoseris patula* (Michelotti) (FELIX)

1942 *Cyathoseris castroi* (Mallada) (SOLÉ SABARÍS)

1993 *Cyathoseris castroi* (Mallada) (ÁLVAREZ-PÉREZ)

La observación actual de los caracteres macromorfológicos de los especímenes de las localidades tipo y su entorno permite diferenciar tres formas bien definidas, sin que se hayan detectado formas intermedias entre ellas y sin que se pueda determinar una diferenciación específica completa a falta de un estudio detallado de las microestructuras de dichos especímenes (véase el apartado “Género *Cyathoseris* Milne-Edwards & Haime, 1849”), por lo que se proponen como variedades intraespecíficas de *Cyathoseris castroi*, descrita anteriormente, las subespecies *Cyathoseris castroi* subsp. *castroi*, *Cyathoseris castroi* subsp. *cortazari* y *Cyathoseris castroi malladae* nov. subsp.

En cuanto a los especímenes atribuibles a *Cyathoseris castroi* en su forma estricta *Cyathoseris castroi castroi*, presentan una columnilla laminar profunda, observable en lámina delgada (fig. 15c), y una fosa calicinal alargada que genera en su aparato septal una simetría bilateral y cuyo entorno tiende a estar sobreelevado en forma de cráter (fig. 15b).



Lám. 3. Fig. 15, *Cyathoseris castroi* (Mallada, 1878): a, en MALLADA (1879); b, ejemplar de Mediano (MED1 – 608); c, sección pulida con columnillas (MED1 – 22); d, detalle de los cáliz (MED1 – 608). Fig. 16, *Cyathoseris castroi* subsp. *cortazari* (Mallada, 1878): a, en MALLADA (1879); b-d, ejemplar de Atarés (ATA1 – 606); c, columnilla de cáliz progenitor; d) detalle de series. Fig. 17, *Cyathoseris castroi* nov. subsp. *malladae*: a-b, ejemplar de Atarés (SCL3 – 603); c, detalle del centro calicinal del progenitor; d, disposición septal en su base. Fig. 18, *Ellipsocoenia bauzai* (Mallada, 1878): a, en MALLADA (1879); b, ejemplar de Atarés (STCR8 – 703); c, detalle de superficie calicinal; d, detalle del cáliz.

Prevalecen los septos que irradian del pólipo central al perímetro de la colonia; los septos del cáliz progenitor pueden traspasar las series y alcanzar el perímetro (fig. 7b); los cálices de la misma serie solo tienen conexión septal entre sí excepcionalmente; los septos de los cálices secundarios adoptan enseguida la disposición radial, se angulan y engruesan en la inmediación de la fosa calicinal. Los espacios interseptales son aproximadamente tan anchos como los septos, que tienen poca elevación.

Cyathoseris castroi* subsp. *cortazari Mallada, 1878 (figs. 8 y 16)

1878 *Dimorphastraea castroi* Mallada

1909 *Leptoseris patula* (Michelotti) (FELIX)

En cuanto a los especímenes atribuibles a *Cyathoseris castroi* subsp. *cortazari*, son sus caracteres destacables los siguientes: presentan una columnilla laminar (entre compacta y trabecular esponjosa), observable en superficie o profunda, que puede tener escasos milímetros lineales o alargarse en centímetros a una distancia mayor que la intercalicinal (fig. 16c). Tienen una fosa calicinal alargada que genera en su aparato septal una simetría bilateral; el entorno de la fosa calicinal tiende a hundirse progresivamente hacia su centro en forma de embudo. Prevalecen los septos que irradian del centro al perímetro de la colonia; los septos del cáliz progenitor pueden traspasar las series y alcanzar el perímetro (fig. 8); los cálices de la misma serie no tienen conexión septal entre sí; los septos de los cálices secundarios adoptan enseguida la disposición radial, con engrosamiento junto a la fosa calicinal pero sin angulación. Las formas de Mediano (fig. 8) y de Atarés (fig. 16) difieren: en las primeras los espacios interseptales son de menor anchura que el grosor de los septos y la columnilla está oculta; en las de Atarés los espacios interseptales son mayores que el grosor de los septos y la columnilla resulta visible.

Cyathoseris castroi* nov. subsp. *malladae (figs. 9 y 17)

Colonia tannasteroide, con superficie poliperla plana a cóncava, con base pedunculada a embudiforme, con ondulaciones concéntricas, lóbulos radiales y numerosas costillas radiales subiguales; cáliz central ligera a moderadamente mayor que los secundarios, rodeado de series concéntricas próximas entre sí y con sus individuos próximos; distribución regularmente

concéntrica de las series; fosa calicinal generalmente deprimida; columnilla ausente o rudimentaria; septos en simetría radial, orientados del centro a la periferia de la colonia, con alternancia de grosores en la disposición de sus ciclos; caras laterales de los septos, dentadas.

En cuanto a los especímenes atribuibles a *Cyathoseris castroi malladae* nov. subsp., en contraposición con las subespecies *castroi castroi* y *castroi cortazari*, son sus caracteres destacables los siguientes: tienen columnilla ausente o rudimentaria en un centro calicinal circular con simetría radial en sus septos, que pueden unirse en el centro y llegan a formar vórtice (fig. 17c). Prevalece la dirección septal del centro de la colonia a la periferia; los septos del cáliz central se conectan casi exclusivamente con los de la primera serie; los septos de cada una de ellas se conectan casi exclusivamente con los contiguos de las series anterior y posterior. Las series son densas, con los poliperitos muy próximos; la densidad de sus septos interrumpe la continuidad de los del progenitor, que no alcanzan el perímetro ni sobrepasan las primeras series (fig. 9). Los septos son poco elevados y los espacios interseptales resultan tan amplios como aquellos.

Proponemos para esta subespecie el nombre del ilustre paleontólogo, estando próximo el centenario de su fallecimiento.

Este estudio de la morfología externa de la especie *Cyathoseris castroi* en la cuenca surpirenaica al respecto de las dos especies de MALLADA (1878: 399-400) pretende ilustrar el hecho de que adscribir una variabilidad tan extensa de formas a la misma especie puede aportar una solución en términos taxonómicos al debate, aunque no completamente. Un estudio microestructural permitiría confirmarlas como subespecies o determinar si alguna de estas formas reúne las condiciones para elevarse a especie.

Superfamilia **Latomeandrioidae** Alloiteau, 1952

Familia **Latomeandriidae** Alloiteau, 1952

Género **Ellipsocoenia** D'Orbigny, 1850

Colonias plocoides, masivas, foliáceas o incrustantes, formadas por series con uno a tres centros calicinales; endoteca y exoteca vesiculares; columnilla trabecular y esponjosa.

REIG (1990) crea el género *Faviomorpha* con la única especie *Faviomorpha bauzai* (Mallada, 1878). ÁLVAREZ-PÉREZ (1993) discute la identidad de este género con *Ellipsocoenia* (D'Orbigny, 1850), en cuya descripción solo faltaría añadir la presencia de holoteca para dar cabida a la especie de MALLADA (1878: 399 y 1884: lám. 23).

Ellipsocoenia bauzai (Mallada, 1878) (fig. 18)

1878 *Favia bauzai* Mallada

1942 *Favia bauzai* Mallada (SOLÉ SABARÍS)

1990 *Faviomorpha bauzai* (Mallada) (REIG)

1993 *Ellipsocoenia bauzai* (Mallada) (ÁLVAREZ-PÉREZ)

Especie bien diferenciada, aceptada e identificada en las cuencas surpirenaicas occidental y oriental. ÁLVAREZ-PÉREZ (1993) describe la especie en Igualada con cuatro a cinco ciclos y una “pequeña columnilla laminar que es prolongación de uno de los septos principales”, lo que difiere notablemente de la descripción específica. SOLÉ (1942) describe en ejemplares de Castellolí cuatro ciclos en los cálices más pequeños y un quinto en los mayores, además de una columnilla “papilar y bastante hundida”.

Los ejemplares de los yacimientos tipo cuentan en sus cálices simples, no seriados, con cuatro ciclos de septos completos y columnilla papilar poco visible en superficie.

Filo **Echinodermata** Klein, 1754

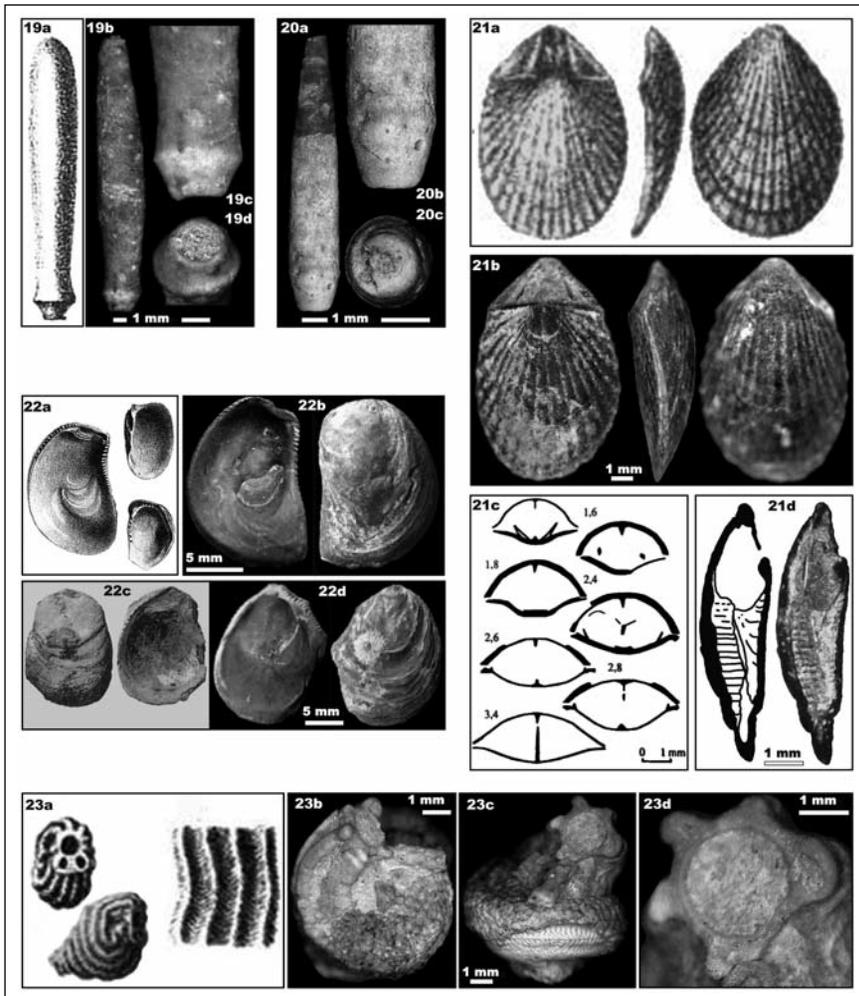
Clase **Echinoidea** Leske, 1778

Orden **Cidaroida** Claus, 1880

Familia **Cidaridae** Gray, 1825

Género **Cidaris** Leske, 1778

Areolas generalmente profundas, bien separadas; tubérculos primarios adoralmente no crenulados, aboralmente no crenulados o, de forma excepcional, subcrenulados. Espículas primarias con hileras longitudinales de gránulos regulares más o menos diferenciadas, a veces formando crestas; primarias orales aplanadas, lisas, ligeramente aserradas; pedicelarias



Lám. 4. Fig. 19, *Cidaris sublaevis* (Mallada, 1878): a, en D'ARCHIAC (1846); b-d, ejemplar de Yebra con detalle de su collar y faceta articular estriados (YEB9 – 034). Fig. 20, *Cidaris* af. *donayrei* (Mallada, 1878), ejemplar de Fiscal (FIS2 – 0129); b-c, detalle de su collar y faceta articular lisos. Fig. 21, *Argyrotheca michelotina* (Davidson, 1850): a, en MALLADA (1883); b, ejemplar de Yeste (YES3 – 064); c, secciones transversales seriadas en CALZADA y URQUIOLA (1994); d, ejemplar de Santa Cilia de Jaca, sección transversal con tabique medial (SCL4 – 188). Fig. 22, *Ostrea rouaulti* (Mallada, 1878): a, en ROUAULT (1850) y MALLADA (1883); b-d, ejemplar de Yebra, valvas derecha e izquierda (SOB14 – 316; SOB14 – 322); c, en COSSMANN y O'GORMAN (1923). Fig. 23, *Serpula* (*Sclerostyla* [?]) *submacrocephala* (Mallada, 1878): a, en MALLADA (1879); b-c, ejemplar de Bernués (BER 16 – 035); d, detalle de la abertura.

abombadas, grandes y pequeñas, terminadas en punta; pedicelarias tridentadas, presentes.

Cidaris donayrei Mallada, 1878 (figs. 19 y 20)

MALLADA (1878: 398) refiere sin ilustrarlas, radiolas diversas según su posición en el caparazón y ninguna placa del esqueleto endodérmico. El yacimiento de Mediano se halla actualmente en su mayor extensión cubierto por el pantano del mismo nombre, de modo que los ejemplares tipo no están disponibles y no ha sido posible disponer de otros ejemplares de la localidad tipo. En la cuenca se han identificado radiolas de hasta una veintena de especies sin que ninguna de ellas pueda ser atribuida a *Cidaris donayrei*, ni tampoco ninguna de las especies consultadas en la bibliografía al uso.

Diferencia MALLADA (1878: 398) *Cidaris donayrei* de la especie más próxima, *Cidaris sublaevis* (D'Archiac, 1847), del Eoceno de Biarritz, por la superficie rugosa y la ausencia de anillo y collarete en su especie. *Cidaris sublaevis* también está presente en otras localidades de la cuenca oscense, donde se han encontrado sus radiolas (fig. 19, b-d).

Una única radiola aislada (fig. 20) se aproxima a la forma tipo: ovoide-elipsoide-cilindroide, con ausencia de anillo y collarete; con la diferencia de que en esta radiola el extremo articular es el más grueso, mientras que en *Cidaris donayrei* es el más delgado, por lo que no puede aportarse más a la revisión de esta especie.

Filo **Brachiopoda** Cuvier, 1805
 Orden **Terebratulida** Waagen, 1883
 Familia **Megathyrididae** Dall, 1870
 Género **Argyrotheca** Dall, 1900

Valvas biconvexas, lisas o más comúnmente multiplegadas, con punteado bastante tosco; pico corto, subtruncado; foramen grande; placas deltoidales pequeñas; collar pedicular bien desarrollado, sostenido por el tabique mediano. Proceso cardinal que forma un saliente subrectangular alargado de forma transversal que se proyecta ligeramente detrás del margen posterior, apuntalado por el tabique mediano; crura muy separada, corta; bucle relativamente largo, formado por dos ramas descendentes que

convergen anteriormente para unirse al extremo del tabique mediano; lóbulo grande, esquizolofa.

Argyrotheca michelotina (Davidson, 1850) (fig. 21)

1878 *Terebratella vidali* Mallada

1994 *Argyrotheca vidali* (Mallada) (CALZADA y URQUIOLA)

2000 *Argyrotheca vidali* (Mallada) (BITNER y DULAI)

2008 *Argyrotheca michelottina* (Davidson) (BITNER)

2016 *Argyrotheca michelottina* (Davidson) (BITNER y cols.)

MALLADA (1878: 398 y 1879: lám. 2) describe y figura este diminuto braquiópodo de Santa Cilia de Jaca y Yeste, presente en toda la cuenca surpirenaica.

CALZADA y URQUIOLA (1994) lo sitúan en el género *Argyrotheca*, lo revisan en profundidad y estudian secciones transversales (fig. 21c) con ejemplares de Yeste, una de las localidades tipo.

BITNER (2000) estudia *Argyrotheca* similares del Eoceno inferior (Maas-trichtiense) de Campo, atribuyéndolas a *Argyrotheca vidali*.

BITNER y cols. (2016) estudian ejemplares de *Argyrotheca* del Eoceno medio (Bartoniense) de la cuenca de Pamplona, atribuyéndolas a *Argyrotheca michelottina* (Davidson, 1870) y enmendando a BITNER (2000) al dar también por *Argyrotheca michelottina* la especie maas-trichtiense de Campo.

Ni BITNER en 2000 ni BITNER y cols. en 2016 aportan datos internos de los ejemplares de *Argyrotheca* estudiados en Campo o en la cuenca de Pamplona, ni se han publicado estudios del interior de *Argyrotheca michelottina*.

El interior de la valva dorsal de los ejemplares de la cuenca oscense presenta en su centro un proceso cardinal en forma de engrosamiento longitudinal, que es apuntado hacia la inserción peduncular y ensanchado y aplanado hacia la comisura. Sobre este engrosamiento se eleva un fino septo medial, subtrapezoidal, alto y largo en su base. La valva ventral presenta en su interior un septo medial subtriangular más alto en el centro, donde parece hacer contacto con el septo dorsal, y más bajo en los extremos desde el umbo, y sin alcanzar la comisura (fig. 21d).

Filo **Mollusca** Linnaeus, 1758
 Clase **Bivalvia** Linnaeus, 1758
 Orden **Ostreida** Férussac, 1822
 Familia **Gryphaeidae** Vialov, 1936
 Género **Liostrea** Douvillé, 1904

Las dos valvas son lamelosas. Especie tipo *Ostrea (Liostrea) sublame-llosa* Dunker (1846).

Ostrea (Liostrea) rouaulti Mallada, 1878 (fig. 22).

1850 *Ostrea* sp. Rouault

1878 *Ostrea rouaulti* Mallada

1923 *Ostrea rouaulti* Cossmann

1931 *Ostrea (Liostrea)* cf. *rouaulti* Mallada (COX)

1937 *Ostrea (Liostrea)* cf. *rouaulti* Mallada (VOKES)

1969 *Ostrea (Liostrea) rouaulti* Mallada (IQBAL)

ROUALT (1850) presenta las dos valvas de una *Ostrea* de los alrededores de Pau que no llega a describir ni a nombrar específicamente. MALLADA (1878: 397 y 1883: lám. 11) encuentra ejemplares de esta especie en Yebra, Fiscal y Benavente: los dos primeros, municipios con afloramientos del Luteciense superior al Bartonense inferior, y el tercero, del Luteciense superior. Por su parte, Cossmann (COSSMANN y O'GORMAN, 1923) la redescubre en Pau y la reescribe con el mismo nombre específico que Mallada (*rouaulti*), aunque sin conocer su referencia. Cossmann no refiere la estratigrafía de sus especímenes, que por el contexto de su estudio, debe de ser Cuisiense a Luteciense.

En el municipio de Yebra aparece en los estratos inferiores de las Areniscas de Sabiñánigo, con una estratigrafía de Luteciense superior a Bartonense inferior, sin que haya sido encontrada en el resto de la cuenca de Jaca. Las valvas aparecen desconectadas, son desiguales y asimétricas, en típica forma ostreiforme: valva inferior más cóncava y valva superior más aplanada y operculiforme. Todo ello coincidente con las descripciones e ilustraciones de Rouault, Mallada y Cossmann.

Filo **Annelida** Lamarck, 1809
 Orden **Sabellida** Fauchald, 1977
 Familia **Serpulidae** Rafinesque, 1815
 Género **Sclerostyla** Morch, 1863

Tubo curvo, ahusado, con cinco a siete costillas externas longitudinales; pared del tubo compuesta de capas con bordes apuntando hacia afuera y formando líneas concéntricas finas en la superficie externa del mismo; opérculo calcáreo y tallo con dos muescas incisivas que se ramifican repetidamente sobre el cono para formar una red de retículas incisivas. Género discutido como sinónimo subjetivo de *Pyrgopolon* (De Montfort, 1808).

Serpula (Sclerostyla [?]) submacrocephala Mallada, 1878 (fig. 23)

1878 *Serpula submacrocephala* Mallada

MALLADA (1878: 397 y 1879: lám. 2) describe esta pequeña especie sedentaria muy rara en la cuenca, reencontrada únicamente en la localidad tipo. Dos ejemplares, arrollados sobre sí mismos, adheridos a otro objeto en su fase juvenil y erguidos libres en fase adulta. Cinco costillas robustas exteriores, y dos de ellas con una perforación en su extremo, la distinguen específicamente (fig. 23d). Entre las costillas tiene series orgánicas de finos pliegues y surcos transversales (fig. 23c) y, ocasionalmente, en el centro intercostal, un surco longitudinal. La abertura en la terminación de dos de las costillas contiguas es asiento y cierre del opérculo (no se ha encontrado), que en *Sclerostyla* es claviforme y que en esta especie debe tener dos dientes adicionales contrapuestos a las dos oquedades de la abertura del tubo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLOITEAU, J. (1952). Madréporaires post-paléozoïques. En J. Piveteau, *Traité de Paléontologie*, t. 1: 539-584, figs. 1-130, pls. I-X. Masson. París.
- ALLOITEAU, J. (1957). *Contribution à la systématique des madréporaires fossiles*. Centre National de la Recherche Scientifique. París. 462 pp.
- ÁLVAREZ-PÉREZ, G. (1993). *Cnidaria fòssils de la Conca d'Igualada*. Tesis doctoral dirigida por Miquel de Renzi de la Fuente. Universitat de Barcelona UB, Departament de Geologia Dinàmica, Geofísica i Paleontologia.
- ÁLVAREZ-PÉREZ, G., A. ALTUNA, P. BUSQUETS y V. ETAYO GARRALDA (2001). Identificación de las especies coralinas eocenas de la formación Belsué – Atarés (cuenca de Jaca,

- Pirineos). En G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene y B. Azanza (eds.), *Los fósiles y la Paleogeografía. XVII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, Albarra-cín (18-20 de octubre de 2001): 31-37. Ayuntamiento de Albarra-cín. Albarra-cín. Disponible en <<https://cutt.ly/9RlvLtV>>.
- BARTA-CALMUS, S. (1973). *Révision de collections de madréporaires provenant du Nummulitique du Sud-Est de la France, de l'Italie et de la Yougoslavie septentrionale*. Thèse-Mémoire, Université de Paris-VI. 694 pp.
- BITNER, M. A. (2000). Lower Eocene (Middle Ilerdian) brachiopods from the Campo region, Central Pyrenees, north-eastern Spain. *Revista Española de Paleontología*, 15 (2): 117-128 <<https://cutt.ly/lRlvMpn>>.
- BITNER, M. A., y A. DULAI (2008). Eocene micromorphic brachiopods from north-western Hungary. *Geologica Carpathica*, 59 (1): 31-43 <<https://cutt.ly/dRlv64e>>.
- BITNER, M. A., H. ASTIBIA y A. PAYROS (2016). Middle Eocene (Bartonian) brachiopods from the Pamplona Basin, Navarre, South-Western Pyrenees. *Batalleria*, 23: 1-7 <<https://cutt.ly/7Rlbt10>>.
- BRÜNNER, Ms., en C. RÜTIMEYER (1850). Über das schweizerische Nummulitenterrain, mit besonderer Berücksichtigung des Gebirges zwischen dem Thunersee und der Emme. *Neue Denkschriften der allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften*, 11 (2): 1-120 <<https://www.biodiversitylibrary.org/page/10325614>>.
- CAIRNS, S. D. (2001). A generic revision and phylogenetic analysis of the *Dendrophylliidae* (Cnidaria: Scleractinia). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 615: 1-75, 14 pls. <<https://cutt.ly/xRlbgdc>>.
- CALZADA, S., y M. M. URQUIOLA (1994). Sobre las *Argyrotheca* (Brachiopoda) del Eoceno surpirenaico. *Batalleria*, 4: 17-25 <<https://cutt.ly/ERlbzi3>>.
- COSSMANN, M., y G. O'GORMAN (1923). *Gisement cuisien de Gan (Basses Pyrénées)*. Tortellier. Pau. 188 pp., 3 pls. <<http://www.babordnum.fr/items/show/515>>.
- COX, L. R. (1931). A Contribution to the Molluscan Fauna of the Laki and Basal Khirthar Groups of the Indian Eocene. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 57 (2): 25-92, 4 pls. <<https://doi.org/10.1017/S0080456800016628>>.
- DAVIDSON, T. (1870). On Italian Tertiary Brachiopoda. *Geological Magazine*, 7 (75): 399-408 <<https://zenodo.org/record/2207563/files/article.pdf>>.
- D'ACHIARDI, A. (1866). *Corallari fossili del terreno nummulitico delle Alpi Venete: parte prima*. Memorie della Società italiana di Scienze naturali, tomo II, n.º 4. Milán. Parte 1.ª con 5 tablas, p. 54 en 4.º.
- D'ACHIARDI, A. (1867). *Corallari fossili del terreno nummulitico delle Alpi Venete: Catalogo e Brevi note*. Pisa. P. 18 en 4.º.
- D'ARCHIAC, E.-J.-A. Desmier, vizconde (1846). Description des fossiles recueillis par M. Thorent, dans les couches à Nummulines des environs de Bayonne. *Mém. Soc. Géol. France*, 2^{ème} série, tome II, 1^{ère} partie, mémoire n.º 4: 189-218, pl. 1-5. P. Bertrand. París. Disponible en <<https://www.biodiversitylibrary.org/page/42373631>>.

- D'ARCHIAC, E.-J.-A. Desmier, vizconde (1848). Description des fossiles du groupe nummulitique recueillis par M. S.-P. Pratt et M. J. Delbos aux environs de Bayonne et de Dax. *Mém. Soc. Géol. France*, 2^{me} série, tome III, 1^{ère} partie, mémoire n.º 6: 397-456. P. Bertrand. París. Disponible en <<https://www.biodiversitylibrary.org/item/133847>>.
- DUNCAN, P. M. (1866-1872). *A monograph of the British fossil corals. 2nd series, Being a supplement to the Monograph of the British fossil corals by Milne-Edwards and Jules Haime*. Palaeontological Society by J. E. Adlard (Monographs of the Palaeontological Society, n.º 82). Londres.
- FELIX, J. P. (1909). *Über eine untertertiäre Korallenfauna aus der Gegend von Barcelona*. Theodor Fischer, 1846-1933 (Palaeontographica, bd. 56). Cassel. Disponible en <https://www.zobodat.at/pdf/Palaeontographica_56_0113-0136.pdf>.
- FERRÀNDEZ I CAÑADELL, C. (1999). *Morfoestructura i paleobiologia dels ortofragminíds de la mesogea (Discocylinidae i Orbitoclypeidae, Foraminifera)*. Institut d'Estudis Catalans. Barcelona. Con glosario de términos.
- Fossilworks <<http://fossilworks.org/>>.
- GÓMEZ-LLUECA, F. (1929). *Los numulítidos de España*. Junta para Ampliación de Estudios e Investigaciones Científicas (Memorias / Comisión de Investigaciones Paleontológicas y Prehistóricas, 36). Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid. 476 pp. Disponible en <<http://simurg.bibliotecas.csic.es/viewer/image/CSIC000062587/0/>>.
- HOTTINGER, L. (2006). Illustrated glossary of terms used in foraminiferal research. *Carnets de Géologie / Notebooks on Geology*. Memoir 2006/02 (CG2006_M02). Brest. Disponible en <<http://paleopolis.rediris.es/cg/06/M02/index.html>>.
- INSTITUTO GEOLÓGICO Y MINERO DE ESPAÑA (IGME). Visor cartográfico. Disponible en <<http://info.igme.es/visorweb/>>.
- IQBAL, M. W. A. (1969). Mega-fauna from the Ghazij Formation (Lower Eocene) Quetta Shahrig area, West Pakistan. *Palaeontologia Pakistanica*, 5: 1-41, 5 pls.
- ISMAIL-LATTRACHE, K. B., E. ÖZCAN, K. BOUKHALFA, P. SARASWATI, M. SOUSSI y L. JOVANE (2013). Early Bartonian orthophragminids (Foraminiferida) from Reineche Limestone, north African platform, Tunisia: Taxonomy and paleobiogeographic implications. *Geodinamica Acta*, 26 (1-2): 94-121 <<https://cutt.ly/dR1bMT8>>.
- KITAHARA, M. V., J. STOLARSKI, S. D. CAIRNS, F. BENZONI, J. L. STAKE y D. J. MILLER (2012). The first modern solitary Agariciidae (Anthozoa, Scleractinia) revealed by molecular and microstructural analysis. *Invertebrate Systematics*, 26: 303-315 <<https://cutt.ly/AR1b8R1>>.
- LABAUME, P., y A. TEIXELL (2018). 3D structure of subsurface thrusts in the eastern Jaca Basin, southern Pyrenees. *Geologica Acta*, 16 (4): 477-498 <<https://cutt.ly/Hatxj4V>>.
- LESS, G. (1987). *Paleontology and stratigraphy of the European Orthophragminae*: 49-513. Institutum Geologicum Hungaricum (Geologica Hungarica – Series Palaeontologica, 51). Budapest.
- LÖSER, H. (2016). *Systematic part. – Catalogue of Cretaceous Corals*, 4. Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, II, 3/6. CPress Verlag. Dresde.

- MALLADA, L. (1878). *Descripción física y geológica de la provincia de Huesca. Memorias de la Comisión del Mapa Geológico de España*, [VI]. Imprenta y Fundición de Manuel Tello. Madrid. 439 pp., 2 láms. pleg. Edición facsímil, con prólogo de José M.^a Ríos, Huesca, IEA (Rememoranzas, 4), 1990. Disponible en <<https://cutt.ly/cRInoYV>>.
- MALLADA, L. (1879). *Sinopsis de las especies fósiles que se han encontrado en España*. En *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España*, 6. Sistema terciario inferior, grupo numulítico: pls. 2, 20 y 25. Madrid. Disponible en <<https://cutt.ly/iRInmKP>>.
- MALLADA, L. (1883). *Sinopsis de las especies fósiles que se han encontrado en España*. En *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España*, 10. Sistema numulítico: pls. 11 y 12. Madrid. Disponible en <<http://doc.igme.es/BoletinGeoPDF/boletin%2010.pdf>>.
- MALLADA, L. (1884). *Sinopsis de las especies fósiles que se han encontrado en España*. En *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España*, 11. Sistema numulítico: pls. 21 y 23. Disponible en <<http://doc.igme.es/BoletinGeoPDF/boletin%2011.pdf>>.
- MELÉNDEZ, B. (1983). *Paleontología estratigráfica*, 1. Paraninfo. Madrid. 160 pp.
- MILNE-EDWARDS, H., y HAIME (1849). Recherches sur les Polypiers, 4^{ème} mémoire. Monographie des Astréides (2), Astréens (1-3). *Annales de Sciences naturelles*, 11 (3): 233-312 <<https://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/4647#/summary>>.
- MILNE-EDWARDS, H., y HAIME (1850-1854). *A monograph of the British fossil corals*. Palaeontographical Society. Londres. Disponible en <<https://cutt.ly/TRInPDp>>.
- MILNE-EDWARDS, H., y HAIME (1857-1860). *Histoire naturelle des Coralliaires ou Polyypes proprement dits*, 3 vols. Librairie encyclopédique de Roret. París. 326 pp., 633 pp. y 560 pp. Disponible en <<https://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/11574>>.
- NEUMANN, M. (1958). Révision des Orbitoididés du Crétacé et de l'Éocène en Aquitaine Occidentale. *Mémoires de la Société géologique de France*, 37(83): 1-174.
- OPPENHEIM, P. (1900). *Die Priabonaschichten und ihre Fauna*: 1-348. E. Schweizerbart'sche (Palaeontographica, 47). Stuttgart. Disponible en <<https://cutt.ly/aRInZSj>>.
- OPPENHEIM, P. (1901). *Über einege alttertiäre faunen der österreichisch-ungarischen Monarchie*. Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients: Mitteilungen des Geologischen und Paläontologischen Institutes der Universität Wien. Disponible en <https://www.zobodat.at/pdf/BPalOeU_013_0145-0277.pdf>.
- OPPENHEIM, P. (1921). Paläontologische Miscellaneen, III. 1. Über Hydractinien aus den mitteleocänen Tuffen von San Giovanni Ilarione in Venetien. 2. Über die Erscheinen mesozoischer Typen in der Korallenfauna des mediterranen Alttertiärs. 3. Über eine neue *Cyathoseris* (*C. pachypetala* n. sp.) aus dem Eocän von Barcelona. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, 72: 145-160, Tabla IV. Disponible en <<https://archive.org/details/zeitschriftderde7219deut>>.
- OPPENHEIM, P. (1914). Fauna und Alter des Konglomerats von Zdaunek bei Kremsier. *Jahrbuch der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt*, 63: 695-710 <<https://cutt.ly/PTrsCBh>>.

- OZCAN E., G. LESS, M. BALDI-BEKE, K. KOLLANYI y B. KERTESZ (2006). Biometric analysis of middle and upper Eocene Discocyclinidae and Orbitoclypeidae (Foraminifera) from Turkey and updated orthophragmine zonation in the Western Tethys. *Micropaleontology*, 52 (6): 485-520.
- REIG ORIOL, J. M. (1988). *Tres nuevos géneros y varias especies de madreporarios eocénicos del nordeste de España*. Edición del autor. Barcelona.
- REIG ORIOL, J. M. (1990). *Madreporarios eocénicos de Castellolí y sierra de Malvals*. Edición del autor. Barcelona.
- REUSS, A. E. (1869). Die fossilen Anthozoen und Bryozoen der Schichtengruppe von Crossara. Palaeontologische Studien über die altern Tertiärschichten der Alpen. 1. Theil. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, 28: 129-184, pls. 1-16 <<https://cutt.ly/qRnqUXe>>.
- REUSS, A. E. (1873). Die fossilen Anthozoen der Schichtengruppe von San Giovanni Illarione und von Ronca. Palaeontologische Studien über die altern Tertiärschichten der Alpen. 3. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, 33: 1-60, pls. 37-56.
- ROUAULT, A. (1850). *Description des fossiles du terrain éocène des environs de Pau*: 457-502. P. Bertrand (Mémoires de la Société Géologique de France, 2^{ème} série, t. 3^{ème}). Paris. Disponible en <<https://cutt.ly/xRnq1Jg>>.
- SCHAUB, H. (1981). *Nummulites et assilines de la Théthys paléogène: taxinomie, phylogènese et biostratigraphie*. Éditions Birkhäuser (Mémoires suisses de paléontologie, vol. 104). Bâle.
- SOLÉ SABARÍS, L. (1942). *Fauna coralina del Eoceno catalán*: 259-440. Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona, 26/9. Barcelona.
- VAUGHAN, T. W., y J. W. WELLS (1943). *Revision of the suborders, families and genera of the Scleractinia*. The Geological Society of America (Special papers, 44). Nueva York. 363 pp., 51 pls.
- VOKES, H. E. (1937). Eocene mollusca from the Subathu Group (Lutetian) Simla Hills State, India. *American Museum Novitates*, 964: 1-13. <<https://cutt.ly/aTrseUR>>
- WELLS, J. W. (1956). Scleractinia. En R. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, part F. Coelenterata*: 328-444. The Geological Society of America. Nueva York.