

# Terebratúlidos (braquiópodos) del Devónico de la Cordillera Cantábrica (N de España)

## *Terebratulid brachiopods of the Devonian of the Cantabrian Mountains (N of Spain)*

J. L. GARCÍA-ALCALDE

Área de Paleontología, Departamento de Geología, Universidad de Oviedo, c/ Jesús Arias de Velasco s/n. 33005 Oviedo, España  
E-mail: jalcalde@geol.uniovi.es

---

**Resumen extenso:** Se estudia la fauna de terebratúlidos (Suborden Terebratulidina) del Devónico de la Cordillera Cantábrica (provincias de Asturias, León y Palencia, norte de España), y se aportan datos sobre su origen y evolución, paleobiogeografía, paleoecología, sistemática y distribución. Para ello, se manejan más de cuatro mil ejemplares registrados, pertenecientes a diecisiete géneros, dos nuevos: *Monsenella* n. g. y *Perniella* n. g., y otros cinco: *Paracrothyris*, *Enantiosphen*, *Micidus*, *Globithyris* y *Cryptonella*, reconocidos por primera vez en España, y treinta y cuatro especies, once nuevas: *Xana asturiana* n. sp., *Perniella perniana* n. sp., *P. vicorum* n. sp., *Micidus hispanicus* n. sp., *M. arbizui* n. sp., *Devonix truyolsi* n. sp., *Globithyris* ? *sanchezposadai* n. sp., *Monsenella inornatoides* n. sp., *M. boucoti* n. sp., *M. ? bediae* n. sp. y *Cryptonella chaconae* n. sp. Otras ocho especies: *Stringocephalus* spp., *Parastringocephalus* sp. 1, *Paracrothyris* sp., *Enantiosphen* cf. *beyrichi* (Holzapfel, 1895), *Meganteris* cf. *archiaci*, *Meganteris* cf. *ovata* Maurer, 1879, *Neopaulinella* cf. *guerangeri* y *Devonix* cf. *virgo*, podrían ser, asimismo, nuevas, pero la escasez de material u otras consideraciones aconsejan tratarlas, por el momento, en nomenclatura abierta. La sistemática del grupo se establece a partir de la observación del material original, de secciones seriadas, moldes internos artificiales obtenidos al temple, y extensa figuración. Cuando fue posible, se reconstruyeron los campos musculares (*M. archiaci*, *M. cf. ovata*, *Perniella perniana* n. sp., *P. vicorum* n. sp., *Monsenella inornatoides* n. sp., *M. boucoti* n. sp., *M. ? bediae* n. sp.) y el braquiidio (*Xana bubo*, *Perniella perniana* n. sp., *P. vicorum* n. sp., *Neopaulinella guerangeri*, *Devonix truyolsi* n. sp.). Nuevas colecciones de *Xana bubo*, *X. tricostata*, *Maisotia truyolsi* y *M. drotae*, aconsejaron enmendar las diagnósicas, tanto de las especies como de los géneros respectivos. Las características generales del material disponible de *Enantiosphen* cf. *beyrichi* y de los Enantiosphenidae, en general, parecen más propias de los terebratúlidos, donde se sitúan en ésta monografía, que de los pentaméridos, con los que suelen clasificarse. Se precisa la situación del estrato y localidad típicos, el desarrollo ontogenético, la presencia de órganos esqueléticos particulares, o se aportan nuevas imágenes de taxones, previamente conocidos en la región estudiada, que adolecían de la falta de toda o parte de dicha información, como *Meganteris archiaci*, *M. cf. ovata*, *Xana bubo*, *X. tricostata*, *Devonix virgo*, *Cimicinella schulzi* y *C. loxogonia*. La diversidad genérica de los terebratúlidos en la Cordillera Cantábrica, es similar a la del resto del mundo, en torno al 7% del total de géneros de braquiópodos articulados conocidos. La diversidad en el área estudiada fue relativamente grande en el Lochkoviense (*Mutationella*, *Perniella*, *Monsenella* y *Xana*), alcanzó un máximo en el Emsiense (*Xana*, *Neopaulinella*, *Meganteris*, *Micidus*, *Devonix*, *Maisotia*, *Cimicinella*), y después de un período de virtual desaparición, en el Eifeliense, volvió a crecer apreciablemente en el Givetiense (*Stringocephalus*, *Parastringocephalus*, *Paracrothyris*, *Enantiosphen*, *Ense*, *Cryptonella*), desvaneciéndose luego, quizás en relación con el Evento geobiológico Tagánico. Los dos períodos de máxima diversidad, el Emsiense superior y el Givetiense medio, coincidieron con la situación tropical de la península Ibérica, con máximo desarrollo de los sistemas arrecifales. La tolerancia

ecológica de los terebratulidos cantábricos fue muy variada y osciló entre 1) la muy amplia de *Mutationella*, *Perniella* y *Globithyris*, propias de las Asociaciones Bentónicas BA1 y BA2 y presentes en variadas comunidades y substratos, en medios de energía alta a moderada, 2) la algo menor de *Maisotia*, *Cryptonella* y los Adreninae, propios de ambientes inter-arrecifales bastante agitados, y de los estringocefálicos (incluyendo *Enantiosphen*), típicos de medios carbonatados y aguas turbulentas, en medios arrecifales, en la Asociación Bentónica BA3, y 3) la moderada de *Meganteris*, *Xana*, *Neopaulinella* y *Monsenella*, habitando quizás medios más profundos y tranquilos que los anteriores, en diferentes comunidades de las Asociaciones Bentónicas BA3, nivel inferior, a BA5. La Cordillera Cantábrica fue un centro de diversificación evolutiva importante para los terebratulidos, con aparición de nuevos géneros, como *Perniella*, *Xana*, *Devonix* y *Monsenella*. La fauna terebratulida de la región se parece mucho a la de Podolia, en el paleocontinente Baltica, con la que comparte hasta diez géneros: *Mutationella*, *Xana*, *Neopaulinella*, *Globithyris*, *Meganteris*, *Stringocephalus*, *Ense*, *Maisotia*?, *Micidus* y *Cimicinella*. Mientras que muestra escasas relaciones con los dominios paleogeográficos Apalachense (Américas Orientales) (*Mutationella*?, *Globithyris*, *Perniella*?, *Cryptonella*) y Malvino-Africano (?*Mutationella*, ?*Globithyris*, ?*Podolella*). La Zona Centroibérica, en España, comparte afinidades, en cuanto a la fauna terebratulida, con la Cordillera Cantábrica y con el Dominio de las Américas Orientales. *Perniella* n. g. del Lochkoviense, ocupa una posición próxima al origen de los mutationelinos, con fuertes relaciones con el género *Podolella* Kozłowski, pero con tendencia clara al desarrollo de placas crurales; dicho género podría ser, a su vez, el origen de formas como *Lievinella* Boucot, cuya posición sistemática es, más bien, mutationelina que ripidotiridina. El desarrollo ontogenético de *Xana* García-Alcalde, indica su origen a partir de alguna forma de *Mutationella*, próxima a *M. comtei* García-Alcalde; la evolución del género condujo a una gran proliferación de formas tanto en Gondwana como en Baltica y fue el tronco del que se desgajó, a su vez, el género *Neopaulinella* Özdikmen, en algún momento del Lochkoviense superior o del Praguense. *Monsenella* n. g. muestra un conjunto de características muy notable, que lo sitúan en una posición intermedia entre los criptonelinos y los meganteridinos; su relación con *Cryptonella* Hall, es evidente y podría ser el origen directo de dicho género y de toda la estirpe criptonelina. Más lejano parece su parentesco con *Meganteris*, por la especializada apófisis cardinal de éste género, pero la forma general de la concha, la ecología y algunas de las tendencias evolutivas que se manifiestan en *Monsenella* (reforzamiento de la parte posterior de la concha y formación de una plataforma cardinal casi sésil, incipientes placas crurales y tubo peduncular, por ejemplo) podrían representar estadios de aproximación al linaje meganterino, donde se desarrollan al máximo dichas características. Los adreninos (Subfamilia Adreninae) parecen haber migrado desde el extremo oriental de Gondwana hacia Europa occidental y meridional, pero además de nuevas formas de estirpes ya conocidas (*Micidus hispanicus* n. sp., *M. arbizui* n. sp.), produjeron en la Cordillera Cantábrica un brote original con las especies de *Devonix* (*D. virgo*, *D. cf. virgo* y *D. truyolsi*). Finalmente, se aportan dos detallados esquemas originales, representando la geología de sendas áreas palentinas: el anticlinorio de Polentinos y el sinclinal de Cortes, en el valle alto del río Arauz, asiento de importantes comunidades de terebratulidos devónicos.

**Palabras clave:** Terebratulidina, Devónico, Cordillera Cantábrica, Sistemática, Evolución, Paleobiogeografía, Paleoecología.

**Extended abstract:** The terebratulids (Suborder Terebratulidina) of the Devonian of the Cantabrian Mountains (provinces of Asturias, León, and Palencia, North Spain), are studied. Data on their origin and evolution, paleobiogeography, paleoecology, systematics, and distribution are given. More than four thousands of recorded specimens were used in the work. They belong to seventeen genera, two new: *Monsenella* n. g. and *Perniella* n. g. Other five genera: *Paracrothyris*, *Enantiosphen*, *Micidus*, *Globithyris* and *Cryptonella*, are cited for the first time in Spain. Thirty four species, eleven of which are new: *Xana asturiana* n. sp, *Perniella perniana* n. sp, *P. vicorum* n. sp, *Micidus hispanicus* n. sp, *M. arbizui* n. sp, *Devonix truyolsi* n. sp, *Globithyris? sanchezposadai* n. sp, *Monsenella inornatoides* n. sp, *M. boucoti* n. sp, *M.? bediae* n. sp, and *Cryptonella chaconae* n. sp, were also recognized. At less other eight species: *Stringocephalus* spp, *Parastringocephalus* sp 1, *Paracrothyris* sp, *Enantiosphen* cf. *beyrichi* (Holzapfel, 1895) *Meganteris* cf. *archiaci* *Meganteris* cf. *ovata* Maurer, 1879, *Neopaulinella* cf. *guerangeri*, and *Devonix* cf. *virgo*, would also be new but paucity of material and other considerations, make advisable handle them either in open nomenclature. Systematics has been achieved from direct observation of the material, serial sections, artificial internal moulds get by heating techniques, and extensive figuration. When possible, muscle fields (*M. archiaci*, *M. cf. ovata*, *Perniella perniana* n. sp, *P. vicorum* n. sp, *Monsenella inornatoides* n. sp, *M. boucoti*

n. sp., *M. ? bediae* n. sp) and brachiidia (*Xana bubo*, *Perniella perniana* n. sp., *P. vicorum* n. sp., *Neopaulinella guerangeri*, *Devonix truyolsi* n. sp) were reproduced. New collections of *Xana bubo*, *X. tricostata*, *Maisotia truyolsi*, and *M. drotae* compel us to specific and generic diagnostic emendations. The general characters of specimens at hand of *Enantiosphen* cf. *beyrichi* and the Enantiosphenidae in general seem closer to the terebratulids, where they are placed in this monograph, than to the gypidulids with who they are usually classified. The locus and stratum typicum, ontogenetic development, occurrence of special morphological traits, or new photographic figuration, of taxa previously known in the studied region, but lacking either entirely or partially of that information, as *Meganteris archiaci*, *M. cf. ovata*, *Xana bubo*, *X. tricostata*, *Devonix virgo*, *Cimicinella schulzi*, and *C. loxogonia*, are provided. The generic diversity of terebratulids in the Cantabrian Mountains is close to that of everywhere, ca. 7% of all articulate brachiopods occurring there. The diversity was relatively great in the Lochkovian (*Mutationella*, *Perniella*, *Monsenella*, *Xana*), then reached a maximum during the Emsian (*Xana*, *Neopaulinella*, *Meganteris*, *Micidus*, *Devonix*, *Maisotia*, *Cimicinella*), and after a period of virtual disappearance along the Eifelian, raised again significantly in the Givetian (*Stringocephalus*, *Parastrogocephalus*, *Paracrothyris*, *Enantiosphen*, *Ense*, *Cryptonella*), to fade off later, perhaps in relation to the widespread geobiologic Taghanic Event. The phases with the highest diversity, in the upper Emsian and in the middle Givetian, coincided with the tropical setting of the studied region, with maximum development of reefal systems. The ecological tolerance of Cantabrian terebratulids was rather large, and varied between, 1) the very large tolerance of *Mutationella*, *Perniella*, or *Globithyris* that occur in Benthic Associations BA1 and BA2, and in different communities and substrates, in environments of moderate to high energy, 2) The small tolerance of *Maisotia*, *Cryptonella* and the Adreninae, typical of inter-reefal, rather rough water environments, and of the stringocephalids (including *Enantiosphen*), typical of carbonate, rough water environments, in reefal settings of the Benthic Association BA3, and 3) the moderate tolerance of *Meganteris*, *Xana*, *Neopaulinella*, and *Monsenella*, that occur from the lower deep level of Benthic Associations BA3 to BA5, in more deeper and quieter environments than the precedent forms. The Cantabrian Zone was a significant evolutionary centre for terebratulids, with several new genera, as *Perniella*, *Xana*, *Devonix*, and *Monsenella*, having been discovered for the first time there. The terebratulid fauna of the region is close to that of Podolia, in the Baltica paleocontinent, with who shares up to ten genera: *Mutationella*, *Xana*, *Neopaulinella*, *?Globithyris*, *Meganteris*, *Stringocephalus*, *Ense*, *Maisotia*, *Micidus*, and *Cimicinella*. On the contrary, it shows scarce connections with either the Appalachian (Eastern Americas) (*?Mutationella*, *Globithyris*, *Perniella?*, *Cryptonella*) and the Malvinokaffric (*?Mutationella*, *?Globithyris*, *?Podolella*) paleogeographic Domains. The Spanish Central Iberian Zone, shares paleobiogeographical affinities, concerning terebratulids, with both the Cantabrian Zone and the Appalachian Domain. The Lochkovian *Perniella* n. g. is close to the mutationellid origin, related to the genus *Podolella* Kozłowski, but it shows a clear trend to crural plate development. *Perniella* would be itself the origin of forms as *Lievinella* Boucot, whose systematic relationships are rather mutationellid than rhipidothyridid. The ontogenetic development of *Xana* García-Alcalde, points to their origin close to *Mutationella*, perhaps from a species as *M. comtei* García-Alcalde. The evolution of *Xana* carried out a great specific proliferation as much in Gondwana as in Baltica, and it was the trunk where *Neopaulinella* Özdikmen spread out, along the upper Lochkovian or Pragian. *Monsenella* n. g. has a quite remarkable number of characters that places it somewhere between the cryptonellids and the meganterids. Their relation with *Cryptonella* Hall seems evident, and this genus could sprout out directly from *Monsenella*. *Meganteris* with their very specialized cardinal process, lacking in *Monsenella*, could be more distant. But the general shell morphology, ecology, and particular evolutionary trends (i.e. callose strengthening of the posterior part of shell, development of a quasi-sessile cardinal plate, incipient crural plates, and pedicle tube) could represent approaching steps to the meganteridine lineage where those traits were achieved on maximum. The adrenine (Subfamily Adreninae), seem to have migrate from the eastern end of Gondwana to Western and Southern Europe. In the Cantabrian Mountains besides new forms of known lineages (*Micidus hispanicus* n. sp., *M. arbizui* n. sp.) they originate an original branch with the *Devonix* species (*D. virgo*, *D. cf. virgo*, and *D. truyolsi*). Finally detailed geological sketches, from two Palentian areas where relevant Devonian terebratulid communities occur: the Polentinos Anticlinorium and the Cortes Syncline, in the Arauz High Valley, are given.

**Keywords:** Terebratulidina, Devonian, Cantabrian Mountains, Systematics, Evolution, Paleobiogeography, Paleocology.

Se suele afirmar que los primeros terebratulidos aparecieron hacia la base del Devónico (Lochkoviense) (Boucot & Wilson, 1994, García-Alcalde *in* Brice *et al.*, 2000, Lee & MacKinnon, 2006), pero hay algunos indicios de que el origen del grupo pudo ser más antiguo. Jin & Chatterton (1996) describieron un nuevo género, *Microbilobata* (especie-tipo *M. avalanchensis*), en la parte alta del Wenloquiense, en el NO de Canadá, comprendiendo formas de muy pequeño tamaño con braquidio aparentemente centroneliforme y posible endopuntuación y Modzalevskaya (en Kisselev *et al.*, 1996), citó la presencia de un único ejemplar de *Brachyzyga absoleta* n. sp. en el Ludloviense superior (Ludfordiense) de la República de Tadzikistán (Asia Central) (ver también Modzalevskaya, 2007). Boucot (2007), planteó la posibilidad de que *Microbilobata* fuese un representante terminal de los atripáceos del Ordovícico con un braquidio que sería básicamente un yugo sin espiralio acompañante, pero la cuestión permanece abierta.

Aparte de estos hallazgos aislados, los terebratulidos revelan con fuerza su presencia en el Devónico, desde la misma base del Lochkoviense (Modzalevskaya, 2007), principalmente a través de formas muy simples, como *Mutationella* Kozłowski, 1929, *Podolella* Kozłowski, 1929, *Perniella* n. g. y *Brachyzyga* Kozłowski, 1929, apareciendo, con frecuencia, en asociaciones lumaquéllicas, donde los terebratulidos son los elementos dominantes (Kozłowski, 1929).

En la Cordillera Cantábrica y, de hecho, en la Península Ibérica, los primeros representantes conocidos del grupo (García-Alcalde, 2011a), son formas de *Mutationella* (*M. fresnoensis* n. sp), relativamente grandes y con placas crurales incipientes, que aparecen en la parte alta de la Formación Furada, en Asturias, en niveles donde los trilobites presentes (*Acastella* gr.  *tiro*, *A. heberti*, *A. cabruñanae* Arbizu, nom. nud), parecen indicar una edad Lochkoviense Inferior terminal (Fig. 1).

Aunque los estringocefaloideos llegan a alcanzar el Frasnense (*Septothyris boucoti* Mergl & Massa, 1992, Libia), en la Península Ibérica el orden tiene sus últimos representantes conocidos en el Givetienense medio (*Parastringocephalus* cf. *dorsalis*, *Parastringocephalus* sp. 1, *Stringocephalus* spp, *Paracrothyris* sp, *Enantiosphen* cf. *beyrichi*, *Ense andrea* Struve, 1992; ver García-Alcalde, 2010 a, b) (Fig. 1).

En la Cordillera Cantábrica y, a nuestro conocimiento, en toda la Península Ibérica, los últimos terebra-

tulidos devónicos pertenecerían al Orden Cryptone-loidea (*Cryptonella chaconae* n. sp), y alcanzarían el techo del Givetienense Medio (Fig. 1).

En el Devónico del Dominio Malvino-Africano, los terebratulidos fueron un grupo dominante (Isaacson, 1977) en el contexto de biocenosis, en general, muy diferentes que las de la Península Ibérica, con sólo algunos posibles elementos comunes (?*Mutationella*, ?*Globithyris* Cloud, 1942, ?*Podolella*). Sin embargo, en el Dominio del Viejo Mundo y del paleocontinente Gondwana, en general, los terebratulidos son escasos comparativamente aunque en la Península Ibérica aparecieron varios géneros nuevos que acreditan que fue un centro de diversificación importante, como *Perniella* n. g., *Xana* García-Alcalde, 1972, *Devonix* García-Alcalde, 1999, *Monsenella* n. g. e *Iberiella* Pardo Alonso, 1997 nom. nud. La fauna terebratulida de la Cordillera Cantábrica presenta similitudes sobre todo con la del área de Podolia, en el paleocontinente Baltica, con muchos géneros comunes: *Mutationella*, *Globithyris*, *Xana*, *Neopaulinella* Özdikmen, 2008, *Meganteris* Suess, 1855, *Stringocephalus* DeFrance, 1827, *Ense* Struve, 1992, *Maisotia* García-Alcalde, 2010 c, *Micidus* Chatterton, 1973 y *Cimicinella* Schmidt, 1946. La de la Zona Centroibérica tiene afinidades mixtas con la Cantábrica, con el Dominio de las Américas Orientales (?*Etyrthyris* Cloud, 1942, *Iberiella* nom. nud., muy próximo a *Globithyris*, *Meganterella* Boucot, 1959 y *Cryptonella* Hall, 1861) y con Baltica (*Meganteris*, *Xana* y *Neopaulinella*) (Pardo Alonso, 1997, inédito).

La diversidad general de los terebratulidos en el Devónico aunque pequeña (alrededor del 7% del total de géneros de braquiópodos articulados conocido) es similar a la del grupo en la actualidad y no muy diferente que la que presenta en la Cordillera Cantábrica, donde de un total de 261 géneros, 17 pertenecen al orden (Fig. 1). La diversidad en la Cordillera Cantábrica fue relativamente grande en el Lochkoviense, con cuatro géneros (*Monsenella* n. g, *Mutationella*, *Perniella* n. g. y *Xana*), creció hasta alcanzar un máximo en el Emsiense, donde se conocen hasta siete géneros: *Cimicinella*, *Devonix*, *Maisotia*, *Meganteris*, *Micidus*, *Neopaulinella* y *Xana*; desaparecieron virtualmente en el Eifeliense, recuperaron importancia en el Givetienense, con seis géneros: *Cryptonella*, *Enantiosphen* Whidborne, 1893, *Ense*, *Parastringocephalus* Struve, 1965, *Stringocephalus* y *Para-*



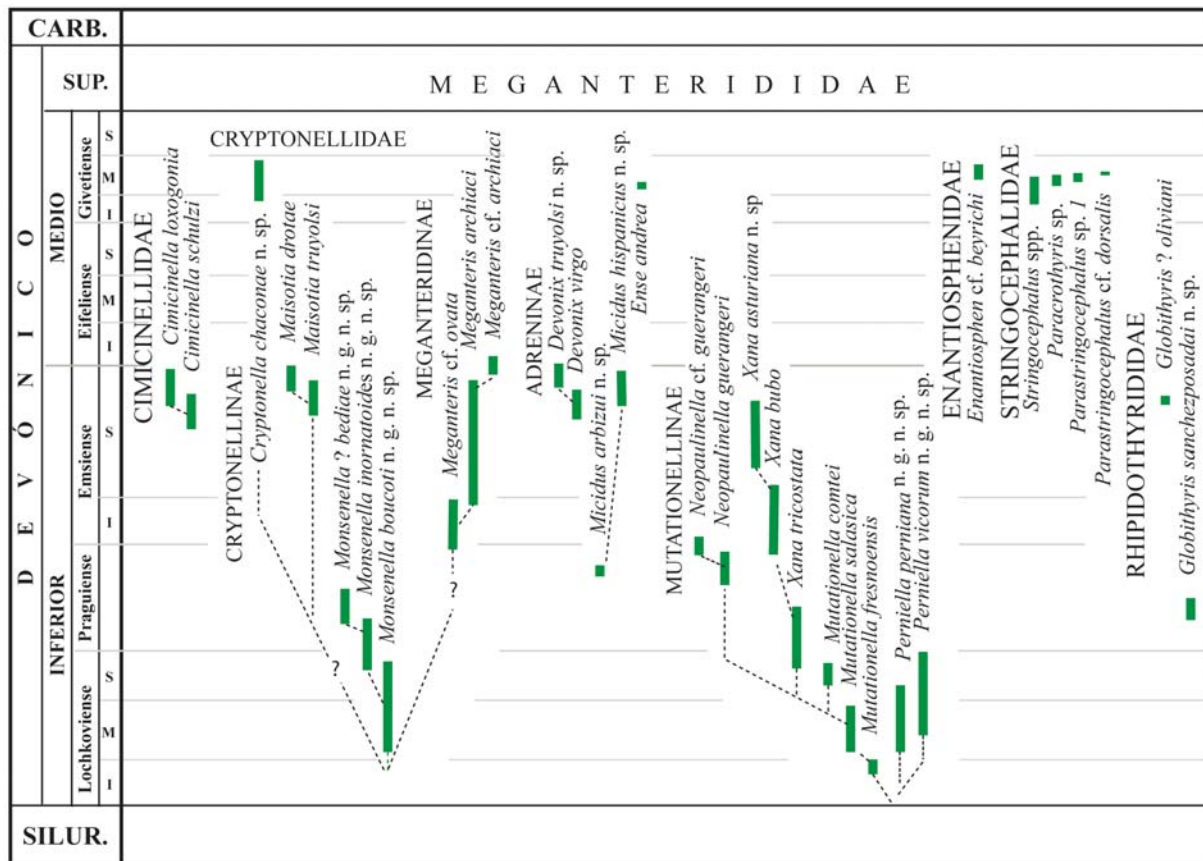


Figura 1. Distribución estratigráfica de los braquiópodos terebratúlidos del Devónico de la Cordillera Cantábrica (N de España).

*crothyris* Wu (en Wang et al, 1974) para caer luego drásticamente en el Frasnense y Fameniense, donde no se conoce, con seguridad, ningún representante del grupo (Fig. 1). Habitualmente, cada género se encuentra acantonado en un solo piso geológico o dos como máximo, con la excepción de *Xana*, con especies del Lochkoviense al Emsiense superior y *Meganteris*, con especies del Praguense superior al Eifeliense inferior (Fig. 1).

Es notable la abundancia de terebratúlidos cerca del límite Emsiense/Eifeliense (Fig. 1), lo que merece un comentario particular. La mayor parte de los límites cronoestratigráficos devónicos se asocian, igual que en otros períodos, con eventos geobiológicos más o menos marcados. Una notable excepción la constituye el límite Devónico Inferior/Devónico Medio (Emsiense/Eifeliense) donde, de acuerdo con la jerga estratigráfica habitual, “no pasó nada”. De hecho, el límite formal lo define la simple aparición de una subespecie de conodontos, *Polygnathus costatus partitus*, en la línea evolutiva de *Polygnathus costatus pa-*

*tulus* a *P. costatus costatus* (Ziegler & Klapper, 1985), y ni en el estratotipo, en la Wetteldorf Richtschnitt, cerca de Schönecken-Wetteldorf, en Alemania, ni en el paraestratotipo de la cantera Prastav, en Bohemia, se asocia con cambios sedimentológicos marcados. De manera que la ventaja de que la subespecie índice tenga una distribución geográfica amplia, se atenúa por la dificultad de reconocer y cartografiar el límite sobre el terreno.

En cualquier caso, cuando se analiza en detalle el período transicional entre el Emsiense y el Eifeliense, en áreas como la Cordillera Cantábrica, se aprecia que fue una época fascinante, llena de transformaciones asociadas a una intensa actividad tectónica y cambio climático. Ambos fenómenos están relacionados con la paleogeografía de la época. La actividad tectónica está detrás de la rápida deriva de los continentes tropicales de la época hacia condiciones pangeicas, y comprende repetidos ciclos transgresivo-regresivos asociados, que afectaron a todos los ambientes marinos pero, particularmente, al

Cronoestratigr.		CORDILLERA CANTÁBRICA					
		ASTURIAS		LEÓN		PALENCIA	
DEVÓNICO SUP.	Fameniense	S	C/B	V	B/LE	V	Vidrieros
		M	Ermita	?	Ermita	?	
	I	?		Fueyo			
DEVÓNICO MED.	Frasniense		Piñeres		Crémenes		Sup.
					Nocedo		Cardaño
DEVÓNICO MED.	Givetiense		Candás		Valdoré		Inf.
					Portilla		La Pedrosa
DEVÓNICO MED.	Eifeliense		Naranco		Huergas		Man
							La Loma
DEVÓNICO INFERIOR	Emsiense	S	Moniello		Santa Lucía		Polentinos
							Lezna
		I	Aguión	4	Coladilla		Abadía
	Praguense		La Ladrona	3	Valporquero		Vañes
			Bañugues	2	La Pedrosa		Requej.
	Lochkov	S	Nieva	1	Felmin		E
		M			Nieva		D
	I	Furada		San Pedro		B	
						A	
						Carazo	

**Figura 2.** Cuadro de las unidades estratigráficas del Devónico de la Cordillera Cantábrica, edades y correlaciones. *A a E*: unidades estratigráficas (miembros informales) de la Formación Lebanza; *1-4*: unidades (formaciones informales) del Grupo La Vid. Abreviaturas: *B/LE*: Baleas, Las Ermitas; **Cronoestratigr.**: Cronoestratigrafía. *C/B*: Candamo, Baleas; *V*: Vegamián; *S, M, I*: Superior, Medio, e Inferior. *Sup., Inf.*: Superior, Inferior. **Lochkov**: Lochkoviense

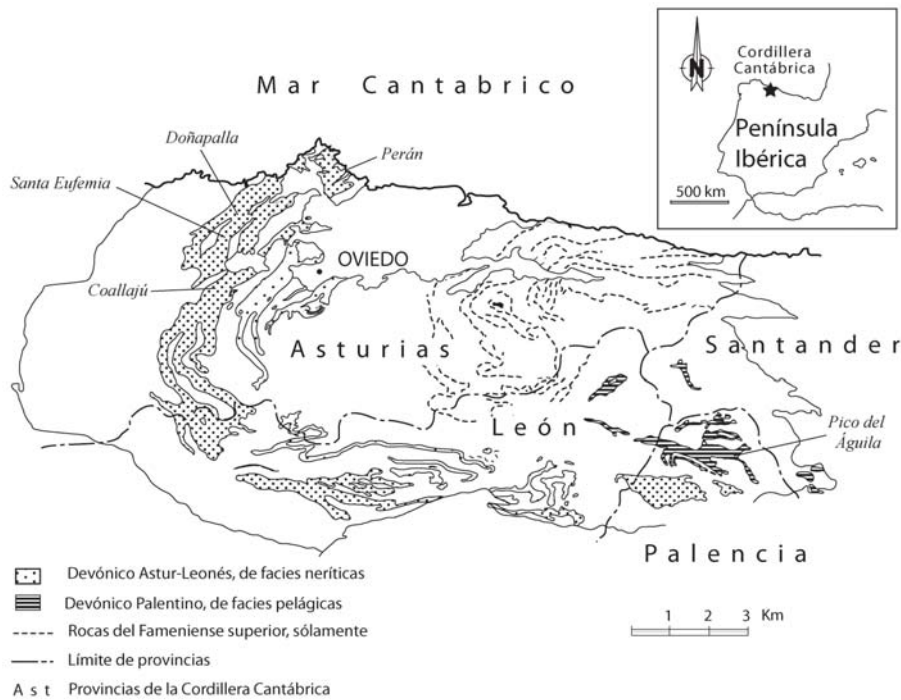
delicado ecosistema arrecifal. El cambio climático en la franja tropical, donde se encontraba la región en aquella época, se manifestó en violentos y repetidos episodios, de escalas diferentes, de tormentas, huracanes y tifones, que alteraron una y otra vez el medio marino. El sensible ecosistema arrecifal, en particular, experimentó diversas fases de contracción y expansión, que se evidencian con claridad en la estructura de la sucesión de biotopos en la parte alta de las formaciones Moniello y Santa Lucía (en Asturias y León, respectivamente) (Fig. 2), en los Intervalos Faunísticos 16 y 17 (García-Alcalde, 1996), pertenecientes a una plataforma carbonatada somera abierta en el Dominio Astur-Leonés.

La conjunción de los agentes señalados se aprecia en la cambiante sedimentología, la alternancia de cons-

trucciones arrecifales, principalmente biostromales, pero también otras con aportes siliciclásticos relativamente abundantes, depositados a profundidad inasequible para muchas colonias coralinas (Wallace, 1972, Coe, 1974, Méndez-Bedia, 1976). Estas condiciones, que se reflejan incluso en el espectro de susceptibilidad magnética (Ellwood *et al.*, 2006: Fig. 10), provocaron tensiones evolutivas singulares a escala regional resueltas, por una parte, en la proliferación de nuevas formas, evidente en corales y braquiópodos, pero extendida a casi todos los grupos paleontológicos y, por otra, en flujos faunísticos hacia y desde regiones que habían permanecido aisladas durante gran parte del Devónico Inferior: la parte meridional del paleocontinente Baltica, por ejemplo, y aprovechando seguramente un régimen propicio de corrientes, con regiones gondwánicas tan alejadas de Iberia, como Australia y China Meridional. Ambos hechos, así como la virtual desaparición de la fauna coralina y fuerte declive de la Fauna OCA (Struve, 1982a: 406) de braquiópodos en el propio límite Devónico Inferior/Devónico Medio (Soto & Schröder, 2005), permiten caracterizar y correlacionar bastante bien dicha transición cronoestratigráfica a escalas regional y supra-regional, ya que no con la propia forma-guía (*Polygnathus costatus partitus*), desconocida en el Dominio Astur-Leonés, sí mediante numerosos elementos caracterizantes.

Ejemplos de la dinámica paleobiológica se encuentran en la gran diversidad de corales y braquiópodos en el período inmediatamente anterior al límite discutido y en la estrecha semejanza, genérica y específica, de las faunas de Bélgica y Alemania (Baltica) con las de la Cordillera Cantábrica (Gondwana), puesta de manifiesto, en el caso de los braquiópodos, por García-Alcalde (2001 a, b, y éste trabajo), así como en la presencia de varios géneros comunes entre Australia y China Meridional (Este de Gondwana) y la Cordillera Cantábrica, entre las que merece la pena destacar al terebratúlido Adreninae *Micidus* (ver más abajo) y a los tetracoralarios *Embolophyllum* y *Chalcidophyllum* (F. Soto, *com. pers.*).

La eliminación local de las construcciones arrecifales, principalmente de tipo *bindstone* y *bafflestone* por las tormentas más intensas y los cambios rápidos de profundidad en el período terminal del Emsiense, dio paso a una etapa con sedimentación fangolítica y escasos niveles de calizas *mudstone-wackestone* bioclásticas y *grainstone* esqueléticas (Fernández-Martínez



**Figura 3.** Situación de los principales yacimientos con estrigocéfaloceos en la Cordillera Cantábrica

*et al.*, 2006) donde subsistieron escasos corales, principalmente solitarios, y braquiópodos oportunistas, que proliferaron abundantemente respecto a otros elementos, evidenciando el carácter alterado de los medios correspondientes. Ejemplos notables son los niveles lumaquélidos de braquiópodos Nucinulidae (*Nucinulus orbignyanus*, *Cuninulus leonensis*), otros rinconélidos, como *Eoglossinotoechia* (*E. puertoana*) e *Iberirhynchia* (*I. santaluciensis*), tan característicos del techo del Miembro III de la Formación Santa Lucía en la región leonesa; así como la presencia de *Glossinulus* (*G. kayseri*), en los niveles equivalentes de la Formación Moniello, en Asturias (Fig. 2), o la dominancia en dichas facies, para el conjunto de la región astur-leonesa, de corales del subgénero *Mesophyllum* (*Cistiphyllodes*) (F. Soto, *com. pers.*).

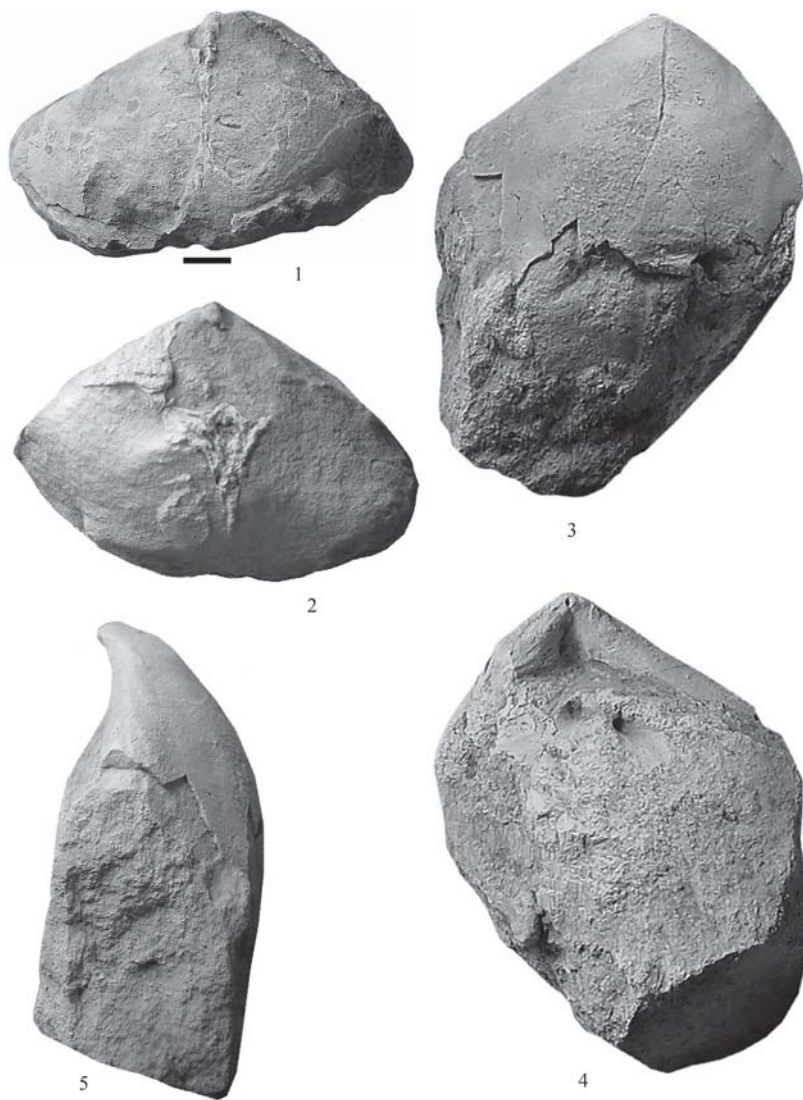
Formas de braquiópodos aparecidas en la parte terminal del Emsiense, que permiten buenas comparaciones paleobiogeográficas, son: *Iberirhynchia santaluciensis* Drot & Westbroek, 1966, *Nucinulus orbignyanus* (Verneuil, en Prado & Verneuil, 1850), *Cuninulus leonensis* Sartenaer, 2005, *Eoglossinotoechia puertoana* García-Alcalde, 2008 c, *Glossinulus kayseri* Barrois, 1882, *Argovejia talenti* García-Alcalde, 2010 d, *Anoplothea lapparenti* (Barrois, 1882), *Pachyplax gyralea* Álvarez & Brunton, 1990, *Hexar-*

*hytis santaluciensis* Álvarez, 1990, *H. prolata* Álvarez, 1990, *H. minor* Álvarez, 1990, *Plicathyris alejensis* (Comte, 1938b), *Pradoia lehmani* García-Alcalde, 1971, *Meristella esbelta* García-Alcalde, 2011 b, *Alatiformia moniellensis* García-Alcalde, 2005, *Ivanothyris havličeki* García-Alcalde, 2001 a, *Cabedania obesa* (Oehlert & Oehlert, 1897), *Euryspirifer bicollianae* Krans, nom. nud, *Moniellocyrtina orthoclina* García-Alcalde, 2001 a y, entre los terebratúlidos: *Cimicinella loxogonia* Béclard, 1891, *Devonix truyolsi* n. sp., *Maisotia drotae* García-Alcalde, 2010 c, *Meganteris* cf. *archiaci* (Verneuil, en Prado y Verneuil, 1850) y *Micidus hispanicus* n. sp. (Fig. 1).

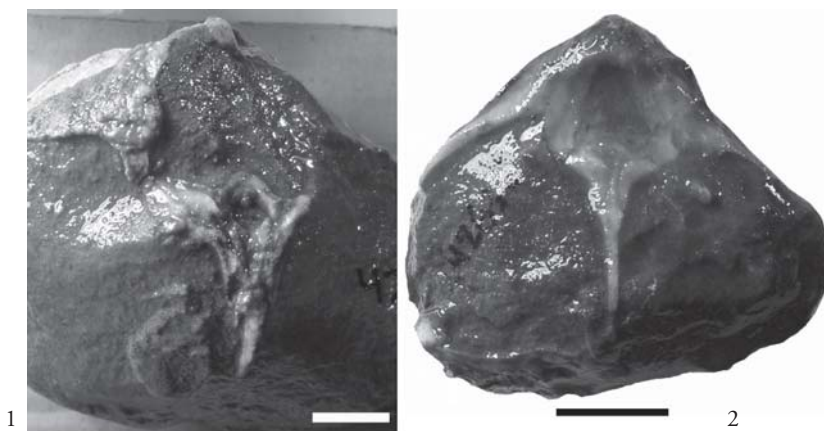
La tolerancia ecológica de los terebratúlidos cantábricos fue muy variada y osciló entre:

1) La muy amplia de las formas lochkovienses de *Mutationella* y *Perniella* n. g., o de la Praguiense, ?*Globithyris* (*G. ? sanchezposadai* n. sp.), que aparecen, con frecuencia, en comunidades casi mono-específicas, tanto en medios areniscosos y pizarrosos someros de la parte alta de las Formaciones casi equivalentes Furada, San Pedro y Carazo (parte alta de la Asociación Bentónica B.A.1, Comunidad de Homalonótidos y B.A.2, Comunidades de *Mutationella* II Tentaculítidos y *Platyorthis-Proschiophoria* (Boucot, 1975), como en





**Figura 4.** *Stringocephalus* spp. 1-2: Vistas ventral y dorsal del ejemplar DPO 42588, de la caliza de Candás, al oeste de Perán. Obsérvense los septos medios ventral y dorsal y las placas cardinales y la base de la apófisis cardinal, en la valva dorsal. 3-5: DPO 42586, Valva ventral incompleta procedente de la caliza de Candás, al sur de Doñapalla (Pravia), vistas externa, interna (viéndose el foramen y el henidido) y lateral. Barra de escala: 10 mm.



**Figura 5.** 1: *Stringocephalus* sp. DPO 42588. Detalle de vista dorsal, mostrando las estructuras cardinales, septo medio dorsal y uno de los dientes cardinales. 2: *Parastringocephalus* sp. 1 DPO 42638. Vista dorsal mostrando las estructuras cardinales, septo medio dorsal y depresión media deltidial. Conchas bañadas en aceite para resaltar las características internas. Barras de escala: 10 mm



- otros con carbonatos abundantes (Fms. Nieva y Felmín y Fm. Lebanza) (Fig. 2), incluyendo dolomías y bastante arena, de escasa profundidad y mucha turbidez (BA.2, Comunidades de Tentaculítidos y *Platyorthis-Proschizophoria*, Boucot, 1975).
- 2) La algo menor de *Maisotia*, *Cryptonella* y los Adreninae, propias de ambientes inter-arrecifales bastante agitados (Fms. Santa Lucía y Portilla, en el área asturleonés, y parte superior de la Fm. Lebanza, en la palentina) y los estringocefalinos (incluyendo *Paracrothyris* y *Enantiosphen*), típicos de medios carbonatados de aguas turbulentas, muy puros, de tipo arrecifal (formaciones Candás y Portilla, en el área asturleonés, y Cardaño, en la palentina) (B.A.3, de Boucot, 1975, ligados con frecuencia, en el área asturleonés, a comunidades coralinas de corales faceloides y ramosos y de estromatoporoides lamelares, ver Wallace, 1972, Coe, 1974, Méndez-Bedia, 1976).
  - 3) La moderada de *Meganteris*, *Xana*, *Neopaulinella* y *Monsenella* n. g., propias de medios de profundidad algo mayor que las anteriores (entre la parte profunda de B.A.3 y B.A.5, y comunidades de *Euryspirifer* y de *Anathyris-Pradoia*, Boucot, 1975; aunque ver Boucot, 1984 para otra asignación ecológica de la asociación), relacionadas con los Complejos Renano (*Meganteris* y *Neopaulinella*) y Bohémico (*Neopaulinella* y *Monsenella*) de Comunidades, respectivamente en las áreas asturleonés y palentina. *Globithyris oliviani* pudo pertenecer al mismo tipo de Asociaciones, pero el desconocimiento del nivel preciso en que fue definida la especie, impide asegurarlo.

El rango de tamaños es también muy extenso en la Cordillera Cantábrica, con especies micromórficas, como las de *Micidus*, *Devonix* o algunas de *Mutatoinella*, y otras de gran tamaño (hasta 10 cm de longitud o más) como las de *Meganteris* y *Stringocephalus*. Las principales tendencias evolutivas y enlaces filogenéticos de los terebratulidos cantábricos entre sí (Fig. 1) y con los de otras regiones del mundo se discuten en el apartado sistemático.

Suborden TEREBRATULIDINA Waagen, 1883

**Comentario:** Los terebratulidos hallados hasta hoy en el Devónico de la Cordillera Cantábrica (Fig. 1)

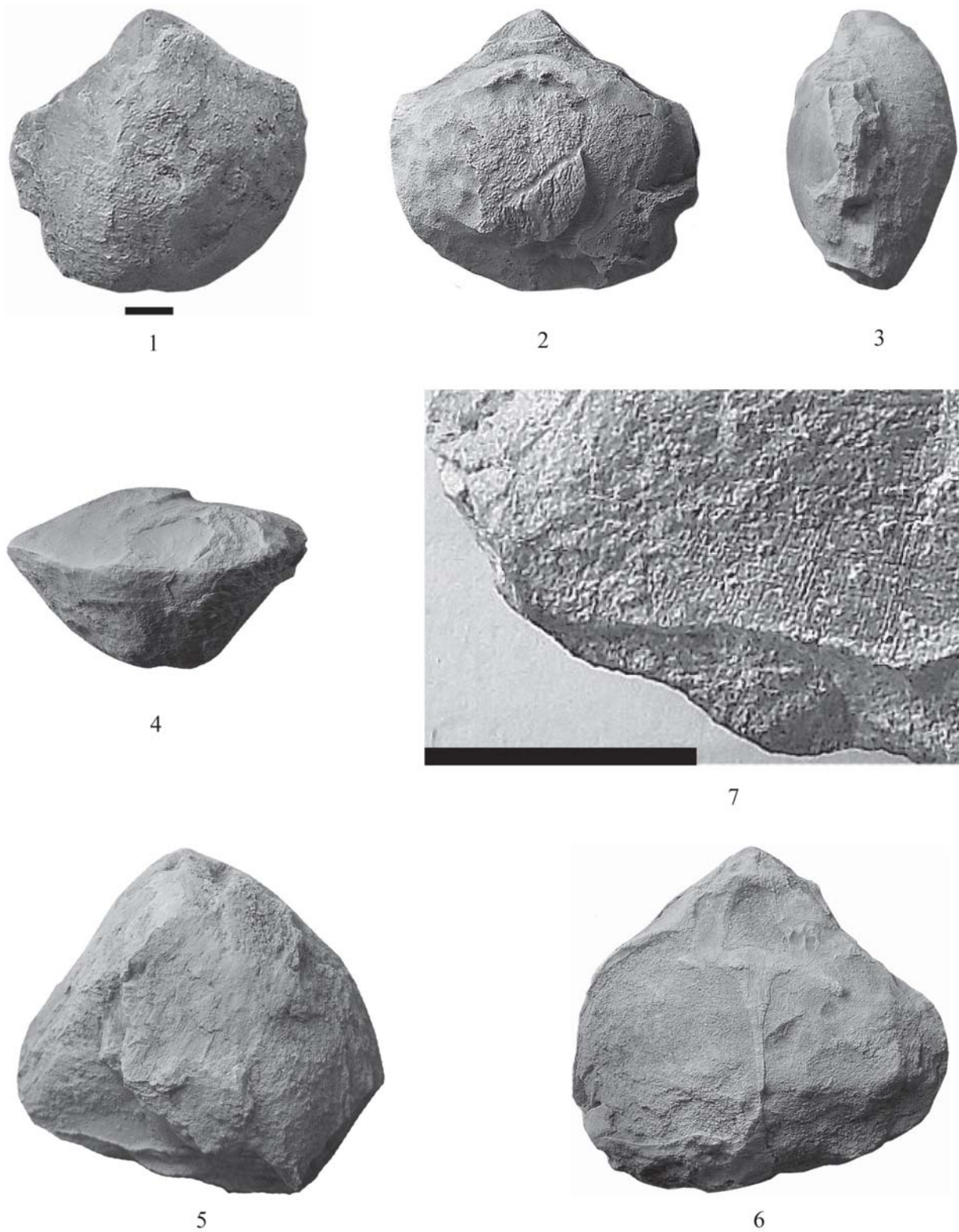
pertenecen todos al Suborden Terebratulidina y a las Superfamilias Stringocephaloidea y Cryptonelloidea. En el presente trabajo se adopta el criterio seguido por García-Alcalde (2000, en Brice *et al.*) y García-Alcalde (2003b), y se incorporan en la primera de las superfamilias los extraños Enantiosphenidae Torley, 1934: *Enantiosphen* Whidborne, 1893 y *Enantiosphenella* Johnson, 1974, cuya naturaleza pentamérida o terebratulida se ha discutido a lo largo de más de un siglo. En la última versión del *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Carlson *et al.* (2002) zanjaron el asunto incluyendo la familia entre los Pentamerida Gypiduloidea. Esta decisión se basa, sin duda, en la estructura groseramente fibrosa y aparente carácter impuntado de la concha de los taxones enantiosfénidos así como en la presencia de espondilio en *Enantiosphen*. Pero hay otros importantes rasgos, que Johnson (1974) discutió en extenso, principalmente la presencia de braquidio acintado, la estructura cirtomatodonta de dientes y cavidades dentarias, la organización interna de *Enantiosphenella*, con placas dentales libres, no unidas a un septo medio, y presencia de placas cruales individualizadas, la morfología externa de la concha, con márgenes laterales y, a veces, también el anterior geniculados y la presencia de foramen peduncular y deltido, que sugieren, con fuerza, la naturaleza terebratulida estringocefaloidea de las formas discutidas, que es la alternativa que se ha escogido en este trabajo.

Superfamilia **Stringocephaloidea** King, 1850

Familia **Stringocephalidae** King, 1850

Subfamilia **Stringocephalinae** King, 1850

**Comentario:** La amplia dispersión geográfica y precisa distribución estratigráfica han hecho de los estringocefalidos apetecibles presas científicas en labores de correlación y datación. El gran tamaño de la concha, carente, en general, de elementos ornamentales, y la aparente sencillez de sus caracteres principales condujeron, además, a la ilusión de que podían ser fácilmente identificables, convirtiéndolos en herramientas de trabajo ideales. Nada más lejos de la realidad. Desde hace tiempo (Cloud, 1942, Boucot *et al.*, 1966, Johnson, 1974, Struve, 1992, Boucot & Wilson, 1994, Sun & Boucot, 1999), se ha venido advirtiendo de los peligros del mito estringocefalino, que excusa, con frecuencia, el estudio detenido de los ejemplares y la



**Figura 6.** *Parastringocephalus* sp. 1. 1-4: DPO 42637, vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. 5-7: DPO 42638, vistas ventral, dorsal (mostrando el septo medio) y ampliación de la parte anterior derecha de la valva ventral, mostrando la fina microornamentación radial. Barras de escala: 10 mm. La barra grande corresponde sólo a la Fig. 7.

precisa valoración de los rasgos genéricos, a causa de la acusada convergencia morfológica que presentan taxones pertenecientes, en realidad, a grupos estructurales diferentes. El autor no fue inmune a esta peligrosa tendencia y utilizó a lo largo del tiempo el nombre genérico *Stringocephalus* para denominar taxones superficialmente similares a dicho género pero pertenecientes a más de un tronco de estriangocefalinos. En el presente trabajo se ajusta el problema distinguiéndose, entre el escaso y mal conservado material disponible de Stringocephalinae, al menos tres formas diferentes: una completamente lisa, con septos medios en ambas valvas, que se asigna a *Stringocephalus*; otra con septos en ambas valvas pero con fina ornamentación radial costulada, que se incluye en *Parastringocephalus*; y la tercera con largas placas crurales pero de la que se desconocen valvas ventrales, que se identifica con *Paracrothyris* (Fig. 1).

Género *Stringocephalus* DeFrance, in De Blainville,  
1827  
*Stringocephalus* spp.  
Figs. 1-5

- v.1979 *Stringocephalus*; García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*, 1979), p. 10, fig. 9
- v.1990 *Stringocephalus burtini*; García-Alcalde (en Truyols *et al.*), Fig. 1.
- v.1995a *Stringocephalus burtini*; García-Alcalde, p. 55, Fig. 4.4f.
- v.1995 b *Stringocephalus burtini*; García-Alcalde, Fig. 6.
- v.1996 *Stringocephalus* cf. *burtini*; García-Alcalde, Fig. 3.
- v.2002 *Stringocephalus burtini*; García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*), Fig. 6.7.

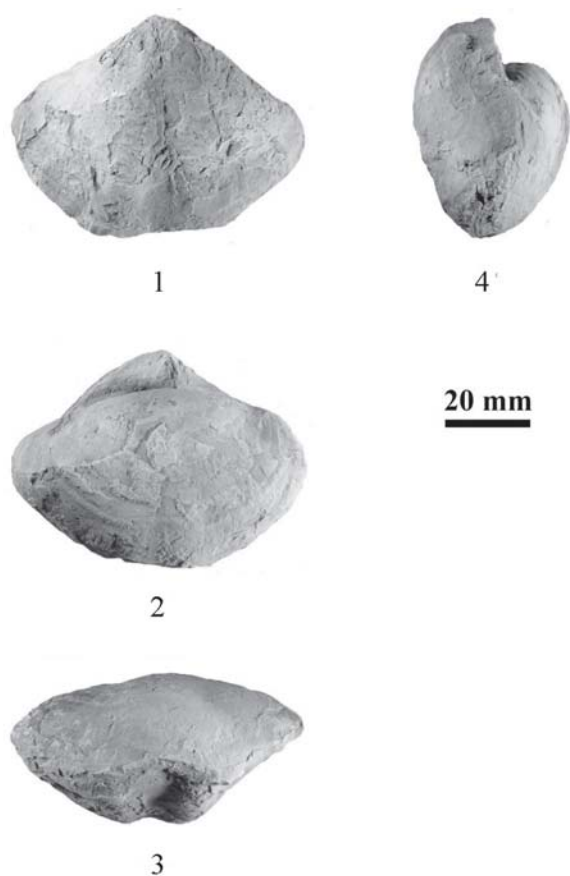
**Material y yacimientos:** Cinco ejemplares, en general, mal conservados. Dos valvas ventrales, deformadas e incompletas, DPO 42585-42586 (Fig. 4.3-4) procedentes del S de Doñapalla (Pravia), corte de la conducción de aguas del río Narcea a Avilés, parte baja de la Formación Candás (Figs. 2-3), yacimientos C-45 y C-46, Givetiense, probablemente medio. Una concha completa, muy aplastada, DPO 42587, procedente de Santa Eufemia, camino vecinal de la colegiata de Cornellana a La Planadera (Salas, Asturias), Formación Candás (Figs. 2-3), capas con *Davidsonia verneuili*, probablemente Givetiense medio.

Dos ejemplares, DPO 42588-42589 (Figs. 4.1-2, 5.1), procedentes del corte costero en la bahía de El Cuerno, al O de Perán (Luanco, Asturias), de la Fm. Candás (Figs. 2-3), Miembro B, nivel Ca-57, biozona de conodontos *Polygnathus varcus media*, Givetiense Medio.

**Notas descriptivas:** Los ejemplares disponibles son de tamaño grande, en particular los de Perán, uno de los cuales, DPO 42588, alcanza una longitud de 57 mm por 84,6 de anchura y 51 mm. de grosor. Dicho espécimen parece más grueso que largo (Fig. 4.1-2), pero la intensa deformación y desgaste que presenta no permite asegurarlo. La erosión superficial de la concha permite apreciar un fuerte septo medio ventral que alcanza casi el frente de la valva (Fig. 4.1). En la otra valva, los extremos de las placas cardinales se doblan hacia el fondo resolviéndose en cruras largas, muy próximos entre ellos y a un septo medio dorsal que alcanza la mitad de la longitud; en este ejemplar, sólo se aprecia la base de la apófisis cardinal (Figs. 4.2, 5.1). El ejemplar del sur de Doñapalla (Pravia), DPO 42586, tiene una longitud mínima de 66,3 mm y una anchura de 51 mm; se trata de una valva ventral, moderadamente convexa, con septo medio que alcanza aproximadamente la mitad de la longitud o algo menos; la interárea, ortoclina, está bien desarrollada y presenta en su parte media un hendidio cóncavo, bastante estrecho, en cuyo ápice se abre un foramen hipotírido, menudo, longitudinalmente ovalado. El umbo es algo asimétrico y termina en un gancho moderadamente curvado, subrecto, con ángulo apical de unos 100° (Fig. 4.3-5).

**Discusión:** La existencia de estriangocefalidos en la Cordillera Cantábrica ha sido repetidamente citada. Delepine (1932) fue el primero en advertirla en Asturias, indicando que al este de la bahía de El Cuerno había, en una cantera de calizas grises, *Stringocephalus burtini* Defr. tan abundante y de talla grande como en las calizas givetienses clásicas de las Ardenas. La localidad citada correspondería a los niveles 12 y 13 de la caliza de Candás (Barrois, 1882: 481) y es, probablemente, la misma que se anota más arriba, donde encontramos tanto *Stringocephalus* sp. como *Parastringocephalus* sp. 1. En cualquier caso, en dicho corte los estriangocefalinos aparecen, en relativa abundancia, entre los niveles marcados Ca-43 y Ca-59, pertenecientes según García-López





**Figura 7.** *Parastringocephalus* cf. *dorsalis* (d'Archiac & Verneuil, 1842) (kop. García-Alcalde, 2010, Fig. 18). 1-4: DPO 126538, vistas ventral, dorsal, anterior y lateral.

& Sáenz-López (2002c: Fig. 9) a la Biozona de conodontos *Polygnathus varcus* media, del Givetense Medio. Radig (1962: 259, 261, Figtext. 11) y Bereskin (1978) señalaron también *Stringocephalus* en los mismos afloramientos. Comte (1938a), por su parte, citó *Stringocephalus burtini* en León en una nota breve, pero, más tarde, en su tesis doctoral (Comte, 1959: 182), indicó que la presencia de la especie en aquella región era muy dudosa. Llopis-Lladó (1958: 18) mencionó la presencia de *Stringocephalus burtini* en Asturias y, más tarde (Llopis-Lladó & Valdés-Leal, 1961), anunció el hallazgo de nuevos yacimientos con abundantes ejemplares de la especie, entre Luanco y Andromero, en la costa, y entre Salas y Cornellana, en el centro de Asturias. Estos últimos datos, sin embargo, no pueden tomarse en cuenta, ya que los ejemplares de la colección Llopis-Lladó, que el autor pudo examinar en diferentes oportu-

nidades, etiquetados como *Stringocephalus*, de puño y letra de dicho investigador son, en realidad, pentaméridos globosos, lisos e impuntuados. Este error fue bastante frecuente en el pasado, como señalaron, entre otros, Cloud (1942: 107), refiriéndose a Barrande (1879) y a Phillips (1841) y Struve (1982a: 416) refiriéndose a E. Kayser, de quién dijo que "... had mistaken the (almost invariably fragmentary) large, smooth pentamerids of the genus *Devonogypa* for *Stringocephalus* remains". Curiosamente, sólo un ejemplar, muy bien conservado, de los revisados por el autor (figurado en García-Alcalde, 1995 b: Figs. 4.2, 4.4f) pertenecía con certeza al género *Stringocephalus* (posiblemente un juvenil de *S. burtini*).

Todas las citas anteriores carecen de respaldo gráfico y, salvo las de Delepine (1932) y Llopis-Lladó & Valdés-Leal (1961), sugerían la presencia escasa y de material mal conservado de estingocefálicos en la Cordillera Cantábrica. Esta fue, también, en general, la experiencia del autor quién, a lo largo de muchos años de búsquedas y levantamientos estratigráficos en la región astur-leonesa, no llegó a encontrar ninguno en León y sólo pudo observar al oeste de Perán, en la costa asturiana (Fig. 3), ejemplares relativamente abundantes, aunque mal conservados, y recuperar un número muy limitado de ellos (ver arriba). En estas condiciones, dada la comprobada confusión de Llopis-Lladó, resulta muy dudosa la procedencia del excelente ejemplar figurado por García-Alcalde (1995b), supuestamente hallado en Perán, el cual, con mayor probabilidad, procedería de algún yacimiento nordeuropeo y se le habría asignado, de manera errónea, una etiqueta que no le correspondía.

El material disponible en este estudio podría pertenecer a más de una especie de *Stringocephalus*, pero su estado de conservación no permite la comparación con ninguna de las formas conocidas del género.

Género *Parastringocephalus* Struve, 1965

*Parastringocephalus* sp. 1

Figs. 1-3, 5-6

**Material y yacimientos:** Tres ejemplares, más o menos conservados, procedentes del corte costero, en la bahía de El Cuerno, al oeste de Perán (Luanco, Asturias), de la Fm. Candás (Figs. 2-3), Mb. B, Biozona de conodontos *Polygnathus varcus* media, Givetien-



se Medio. Dos de ellos, DPO 42637-42638 (Figs. 5.2, 6.1-7), son conchas completas, algo desgastadas donde se pueden apreciar los septos medios de ambas valvas, y en el segundo, en particular, la típica micro-ornamentación costulada. El tercer ejemplar, DPO 42639, es un fragmento de valva ventral, muy mal conservado.

**Descripción:** Concha de tamaño medio, fuertemente ventribiconvexa, más ancha que larga (DPO 42637, L=43,5, a=46,4, g=26,5; DPO 42638, L=40,5, a=46, g=23,3), contorno subelíptico, espiriferoide, puntas cardinales redondeadas, charnela más corta que la máxima anchura, que se sitúa hacia la mitad de la longitud de la concha; máximo grosor hacia la mitad de la longitud. Valva ventral con una estrecha depresión media; valva dorsal con una ancha y baja elevación media, algo deprimida medianamente (Fig. 6.4). El ejemplar DPO 42638 muestra un área en la parte anterior del flanco izquierdo, con micro-ornamentación excepcionalmente bien conservada, consistente en finas estrías radiales que delimitan cóstulas estrechas, numerosas, bajas y redondeadas, bifurcantes y trifurcantes, cortadas por líneas de crecimiento, apretadas y onduladas (Fig. 6.7). Gancho ventral suberecto a erecto, algo asimétrico; ángulo apical obtuso, en torno a 100°. Interárea ventral alta y bastante extensa, cóncava, bien definida por aristas umbonales subangulosas, débilmente apsaclina a ortoclina, dividida por una ancha área deltirial deprimida, cubierta por un deltidio o un henidio (Figs. 5.2, 6.6). Interárea dorsal oculta, mal conservada en los ejemplares estudiados, con gancho introduciéndose en la cavidad deltirial, bajo la cobertura deltirial. La intensa abrasión de la concha permite apreciar la presencia de septos medios, bien desarrollados, en ambas valvas, en particular el dorsal, que alcanza más allá de la mitad de la longitud (Figs. 5.2, 6.6). Braquidio, campos musculares y otros caracteres no visibles en el material disponible.

**Discusión:** La forma descrita pertenece claramente al género *Parastringocephalus* por la diferenciación de la parte media de la concha, micro-ornamentación finamente microcostulada y presencia de septos medios internos en ambas valvas. *Parastringocephalus* sp. 1 difiere de la especie-tipo, *P. dorsalis* (d'Archiac & Verneuil, 1842), y de *P. cf. dorsalis*, del dominio palentino (ver más abajo), en el tama-

ño menor, perfil lateral más acusadamente ventribiconvexo y bisurcación mucho menos desarrollada. *P. dewalense* Brice & Mistiaen, 1980, *P. parasulcatus* (Crickmay, 1968) y *P. gumoensis* (Yang, 1983), tienen también mucho más desarrollada la depresión media ventral.

*Parastringocephalus* cf. *dorsalis* (d'Archiac & de Verneuil, 1842)

Figs. 1-3, 7 (*kop.* García-Alcalde, 2010a, Fig. 18)

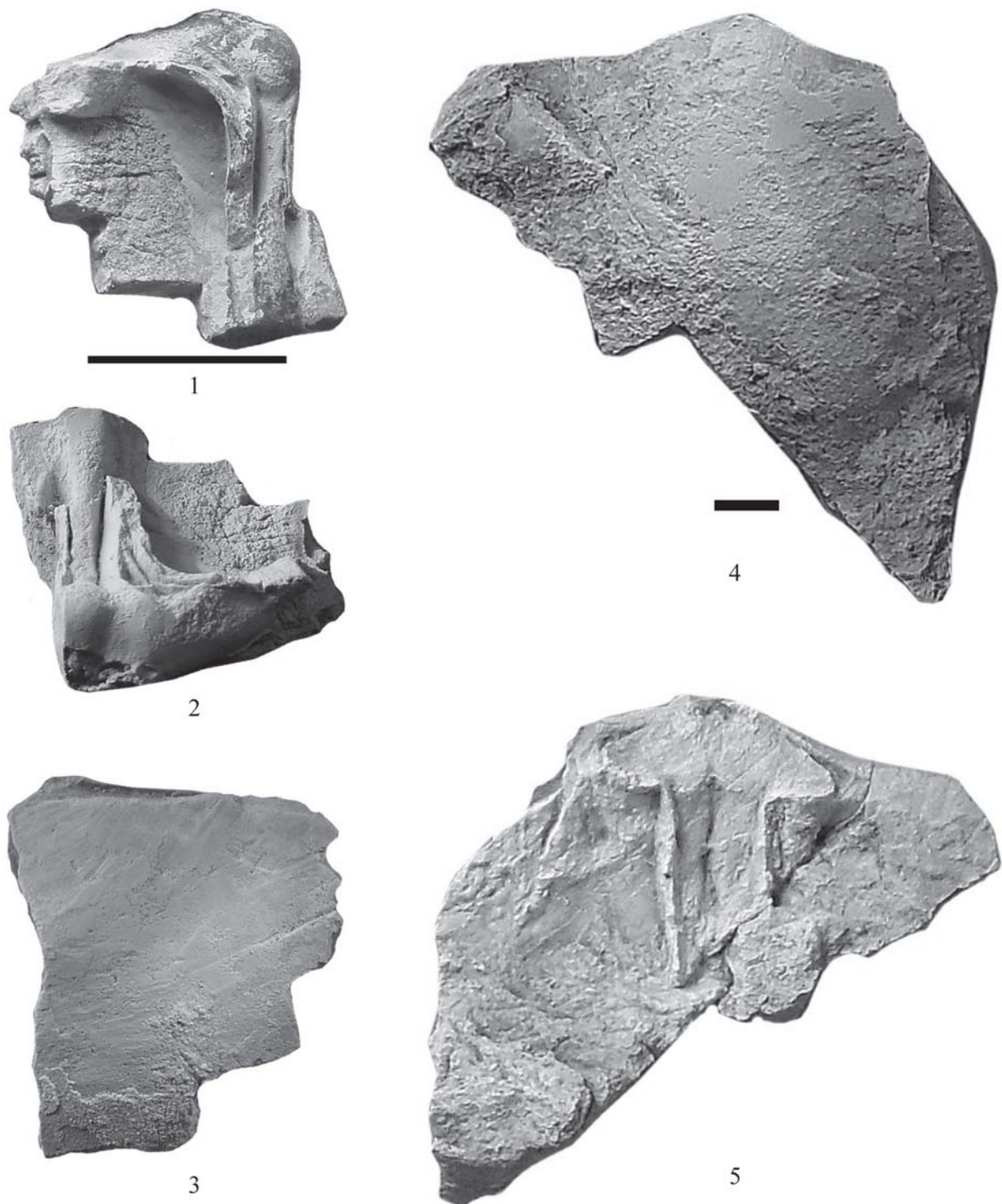
v.2003b *Hemistringocephalus* n. sp; García-Alcalde, p. 81.

v.2010a *Parastringocephalus* cf. *dorsalis*; García-Alcalde, p. 132, Figs. 2, 6.

v.2010b *Parastringocephalus* cf. *dorsalis* (D'Archiac & de Verneuil, 1842); García-Alcalde, p. 61, Figs. 3, 18.

**Material y yacimientos:** Un único ejemplar DPO 126538, de la base de las calizas de Cardaño (Fig. 2) en el Dominio Palentino, ventana tectónica del río Man (Monderrío), ladera occidental del río, 190 m al E del Pico del Águila, S de la abadía de Lebanza, yacimiento  $\alpha$ -358 (Figs. 3, 52).

**Descripción:** Concha densamente endopuntuada, de tamaño medio para el género (L=54 mm, a=72,5 mm, g=38 mm), ventribiconvexa, más ancha que larga, de contorno espiriferoide, subpentagonal con puntas cardinales redondeadas. Charnela algo más estrecha que la máxima anchura. Máxima anchura situada algo por delante de la mitad de la longitud. Máxima altura hacia la mitad de la longitud. Valva ventral con una depresión media bien marcada, originándose en el umbo, relativamente estrecha, de fondo aplanado, limitada por rebordes redondeados (Fig. 7.1, 3). Valva dorsal con un pliegue longitudinal poco desarrollado, deprimido (Fig. 7.2-3). Gancho ventral erecto, asimétrico. Ángulo apical obtuso. Flancos umbonales marcados. Interárea ventral alta, cóncava, ortoclina, estriada transversalmente, bien delimitada; deltirio ancho con trazas de un deltidio apical perforado por un foramen circular pequeño. Interárea dorsal poco visible. Gancho dorsal muy curvado, oculto en la cavidad deltirial. Comisura anterior parasurcada. La superficie de la concha en el ejemplar disponible sufrió una intensa abrasión,



**Figura 8.** *Paracrothyris* sp. 1-3: Fragmento de valva dorsal DPO 42580, vista normal del interior de la valva, vista posterior y vista exterior. 4-5: Fragmento de valva dorsal DPO 42581, vistas del exterior y del interior. Obsérvense las largas placas cruales adosadas a la elevación media y la base de la cavidad dentaria formando una robusta elevación media, que refuerza el borde de la plataforma cardinal. Barras de escala: 10 mm., la grande para las Figs. 1-3 y la pequeña, para las 4-5.

pero en algunas partes, relativamente mejor conservadas, parece existir una fina micro-ornamentación estriada, que determina la presencia de numerosas y finas cóstulas radiales, atravesadas por líneas de crecimiento apretadas y ondulosas. La erosión de la concha revela la existencia de septos medios fuertes en ambas valvas.

**Discusión:** En una nota breve publicada en el libro de resúmenes de las XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, García-Alcalde (2003b) determinó la forma descrita como *Hemistringocephalus* n. sp. por un error terminológico que le llevó a hacer consideraciones, que no deben tenerse en cuenta en adelante, sobre la anómala distribución paleogeográfica del género referido, propio del Givetense de Tian Shan (Kazakstán). La especie tipo de *Parastrogocephalus*, *P. dorsalis* (d'Archiac & de Verneuil, 1842) es muy próxima a la forma palentina en proporciones, contorno y diferenciación media de la concha. Dicha especie se citó en el Givetense medio (en el sentido actual, es decir, por debajo de la zona de conodontos *Hermannii*), de Alemania, Francia, China Meridional y, con dudas, en el valle del Dra, en el SO de Marruecos (Torley 1934, Struve 1982a, b, 1992, Brice & Loones, 2002 y Ebbighausen *et al.*, 2007).

Subfamilia **Geranocephalinae** Johnson, 1975

Género *Paracrothyris* Wu (en Wang, Yu & Wu, 1974)

*Paracrothyris* sp.

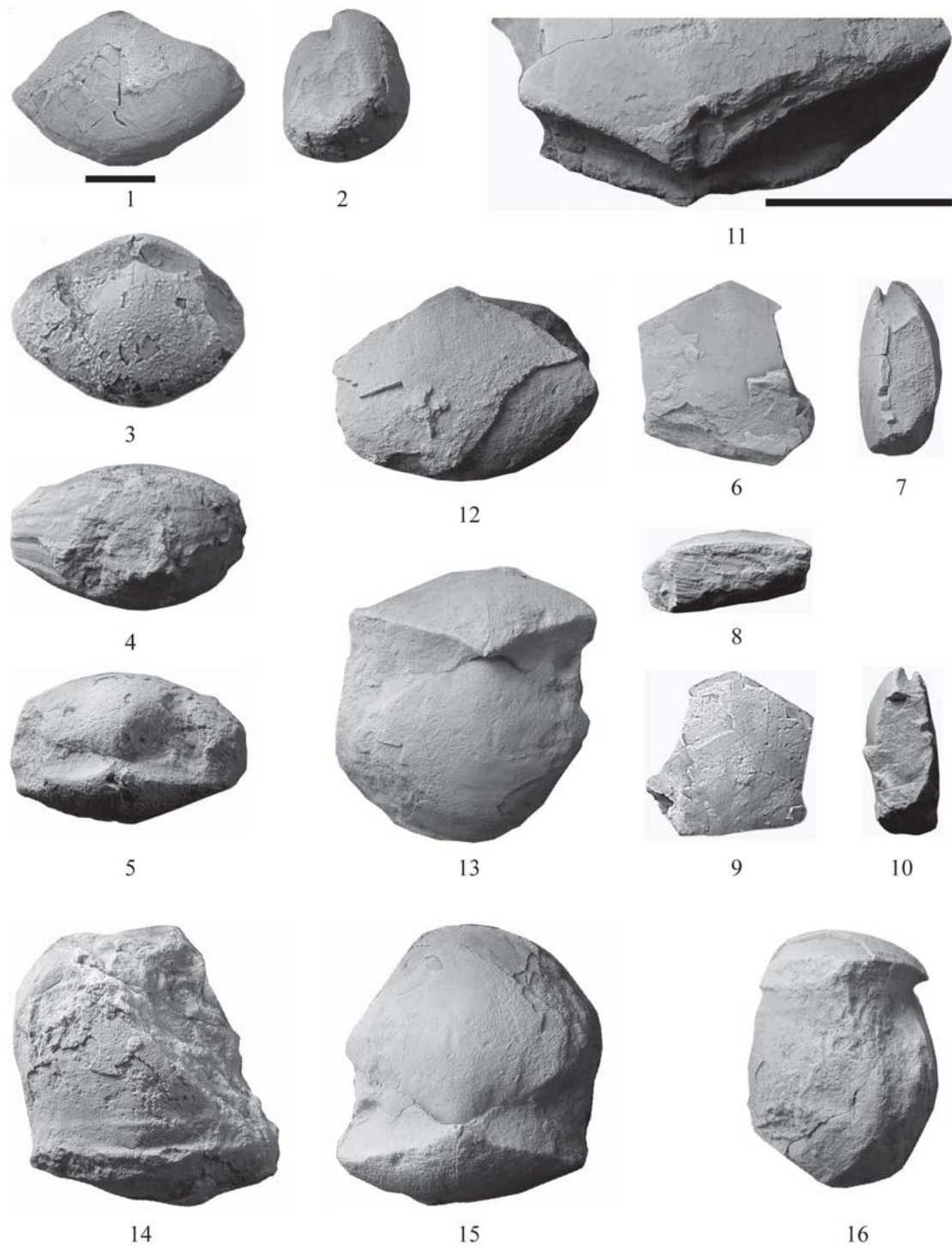
Figs. 1-3, 8

**Material y yacimientos:** Dos valvas dorsales fragmentarias, DPO 42580-42581 (Fig. 8.1-5), del sur de Doñapalla (Pravia), corte de la conducción de aguas del río Narcea a Avilés, Fm. Candás (Fig. 2), parte baja, yacimientos C-43 y C-46, Givetense, probablemente medio.

**Notas descriptivas:** El material disponible comprende el ejemplar DPO 42580 (Fig. 8.1-3), un pequeño fragmento de la mitad izquierda de una valva dorsal de 13,2 mm de longitud y 14,4 mm de anchura aparente, y el ejemplar DPO 42581 (Fig. 8.4-5), otro fragmento de la mitad posterior de una valva dorsal, de 56 mm de longitud y 55 de anchura aparente. Ambas valvas tienen las paredes gruesas

y son débilmente convexas, con superficie externa lisa (Fig. 8.3-4). La región posterior de la valva está muy engrosada por material conchífero secundario. Interárea dorsal anaclina y bastante baja. Cavidades dentales muy divergentes, estrechas y redondeadas en sección transversal, situadas posterolateralmente respecto a las placas cardinales (Fig. 8.1-2, 5); su extremo anterior se apoya, en el ejemplar DPO 42580, en elevaciones curvadas, que se dirigen lateralmente y cuya cara convexa mira hacia la parte media de la valva (Fig. 8.1-2). La apófisis cardinal no se conserva entera en ninguno de los dos ejemplares, pero su base parece bífida (Fig. 8.5). Las placas cardinales externas son discretas y sésiles, casi paralelas al plano comisural y están cubiertas por un espeso depósito de concha secundaria que, en el ejemplar DPO 42580, forma un abultamiento evidente, sobre el que se situaría la apófisis cardinal (Fig. 8.1-2). Fundido por material callotestario con las placas cardinales, existe un engrosamiento medio de la concha, ancho y de techo redondeado, cuyo extremo anterior no se ve en el material disponible y que, en el ejemplar DPO 42581, está recorrido por un estrecho canal medio, bastante profundo (Fig. 8.1-2, 5). Las placas cardinales se apoyan en sendas placas crurales, subparalelas, muy largas, estrechas y de techo redondeado, en contacto con la elevación media, que limitan lateralmente lo que parece ser el área de implantación de los aductores (Fig. 8.1-2, 5). Braquidio y otros caracteres, desconocidos.

**Discusión:** El género *Paracrothyris* Wu (en Wang *et al.*, 1974), con especie-tipo *P. distorta* Wu (en Wang *et al.*, 1974), del Givetense, es un taxón de la Familia Stringocephalidae descrito, por primera vez, en China Meridional y, más tarde, en Nevada (USA) (*Paracrothyris* sp, Givetense, Johnson, 1975, identificado previamente como *Geranocephalus* sp, en Boucot *et al.*, 1966). Recientemente, Schemm-Gregory & Jansen (2008), lo hallaron también (*Paracrothyris* n. sp. A) en el Givetense del Sáhara occidental, en la cuenca de Tindouf, al SE del asentamiento militar de Smara. El material asturiano que incluimos en el género, se parece al africano e, igual que éste, consta sólo de valvas dorsales fragmentarias, cuyas características, empero, son suficientes para acreditar la identificación. Uno de los ejemplares estudiados, el DPO 42581 (Fig. 8.4-5), es más grande, incluso en



**Figura 9.** *Enantiosphen cf. beyrichi* (Holzapfel, 1895). 1-5: DPO 125528, vistas ventral, lateral, dorsal, anterior y posterior (mostrando trazas del espondilio en el ápice dañado de la valva ventral). Obsérvese la acusada geniculación de los márgenes de la concha. 6-10: Concha con los flancos rotos, DPO 42582, vistas ventral, lateral izquierda, anterior (mostrando fuerte geniculación), dorsal y lateral derecha. 11: Vista posteroventral ampliada del ejemplar anterior, dejando ver el espondilio en el ápice dañado de la valva ventral. 12-16: Ejemplar algo dañado, DPO 42583, vistas ventral, dorsal (mostrando trazas del espondilio en el ápice dañado de la valva ventral), anterior, posterior (mostrando trazas del espondilio en el ápice de la valva ventral) y lateral (valva ventral, arriba). Obsérvese la acusada geniculación e introversión de los márgenes de la concha. Barras de escala: 10 mm. La barra grande corresponde exclusivamente a la Fig. 11.



su estado fragmentario, que la especie-tipo, la forma de Nevada y la mayoría de especies chinas descritas subsiguientemente por Yang *et al.* (1977): *Paracrothyris orbicularis*, *P. acuminata*, *P. pyramidata* y *P. magna*. Los dos especímenes estudiados en el presente trabajo muestran placas crurales muy largas y casi paralelas, difiriendo así del ejemplar de Nevada, que las tiene más cortas y débilmente convergentes hacia la elevación media dorsal, aunque este carácter puede ser muy variable, como muestran los ejemplares africanos figurados por Schemm-Gregory & Jansen (2008: Fig. 3). La fuerte hendidura longitudinal de la elevación media que presenta el ejemplar DPO 42581 (Fig. 8.5), no se encuentra, a nuestro conocimiento, en ninguna de las otras especies del género. La expansión del rango paleogeográfico de *Paracrothyris* fortalece la idea de creciente intercambio, durante el Givetense, entre regiones ampliamente separadas, a lo largo del paso mesogeográfico del Paleotetis (Schemm-Gregory & Jansen, 2008: 172).

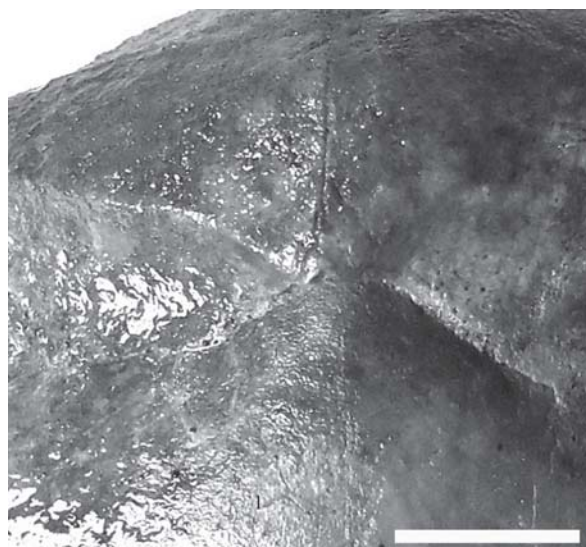
#### Familia **Enantiosphenidae** Torley, 1934

**Comentario:** Como ya se anticipó más arriba, la posición sistemática de los Enantiosphenidae fue muy discutida. Muchos autores, incluyendo Carlson *et al.* (2002, *Treatise on Invertebrate Paleontology*) asignaron la familia a los pentaméridos gipiduloideos. Aquí, sin embargo, se acepta el criterio de Johnson (1974), expresado ya, de hecho, en García-Alcalde (2000, en Brice *et al.*) y García-Alcalde (2003b) de considerarla entre los terebratúlidos estringocefaloideos, particularmente por la presencia de braquidio acintado, foramen peduncular y deltidio, bordes laterales y, a veces, también el anterior, biselados ("introvertidos", a la manera de los terebratúlidos Eurythyridinae), estructura cirtomatodonta de dientes y cavidades dentarias y organización interna de *Enantiosphenella*, con placas dentales libres, no unidas a un septo medio y placas crurales asimismo individualizadas.

Género *Enantiosphen* Whidborne, 1893  
*Enantiosphen cf. beyrichi* (Holzapfel, 1895)  
 Figs. 1-3, 9-10

v.1990 *Enantiosphen* aff. *vicaryi*; García-Alcalde (en Truyols *et al.*), Fig. 1.

v.1995 a *Enantiosphen* aff. *vicaryi*; García-Alcalde, Fig. 6.



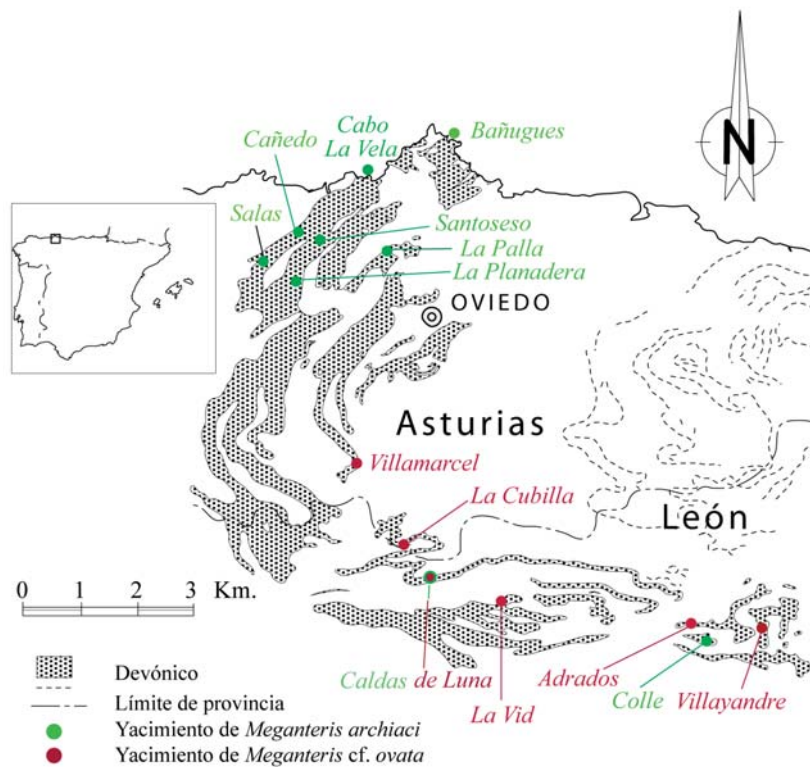
**Figura 10.** *Enantiosphen cf. beyrichi* (Holzapfel, 1895). Detalle de la región apical de la concha del ejemplar DPO 42637 (valva ventral, arriba) mostrando la presencia de septos en ambas valvas, el de la ventral soportando un pequeño espondilio. Concha bañada en aceite para resaltar las características internas. Barra de escala: 10 mm.

v.1996 *Enantiosphen* aff. *vicaryi*; García-Alcalde, Fig. 3.

v.2003 b *Enantiosphen* ? sp, García-Alcalde, p. 82.

**Material y yacimientos:** Tres ejemplares en variable estado de conservación, procedentes de la mitad inferior de la Fm. Candás (Fig. 2), Givetense, probablemente medio. Un ejemplar bivalvo fragmentario, DPO 42582 (Fig. 9.6-10), del sur de Doñapalla, corte de la conducción de aguas del río Narcea a Avilés, yacimiento C-43. Otro ejemplar bivalvo fragmentario y algo deformado, DPO 42583 (Fig. 9.12-16), procedente de la localidad de Coallajú (sur de Grado), del yacimiento C-86. Un tercer ejemplar bivalvo, algo dañado, DPO 125528 (Fig. 9.1-5), procedente de Perán (Candás, Asturias) del corte al oeste de la ría de Perán, nivel 72/73, Biozona de conodontos *Polygnathus varcus* media.

**Descripción:** Concha de tamaño pequeño (DPO 126528, L=22,3, a=29,8, g= 18,2) a grande (DPO 42583, L=52,3, a=45,4, g=35,7 -medida dudosa, debido a la deformación-), aparentemente impuntuada, probablemente transversa, de contorno subbromboidal, débilmente ventribiconvexa, no muy alta, aunque la deformación del ejemplar DPO



**Figura 11.** Yacimientos principales de las especies de *Meganteris* (en cursiva) en la Cordillera Cantábrica.

42583 puede dar la impresión contraria (Fig. 9.12-16). Superficie de ambas valvas lisa y suavemente convexa, salvo los márgenes laterales y anterior que están fuertemente geniculados y, más o menos, introvertidos, con la comisura anterior rectimarginada (Fig. 9.4-5, 13-16). Líneas de crecimiento borrosas en la superficie principal de las valvas, pero muy marcadas, apretadas y onduladas, en las regiones geniculadas. Charnela más corta que la máxima anchura, que se situaría hacia la mitad de la longitud. Interárea ventral apsaclina a ortoclina, bien desarrollada, cóncava y bastante alta, delimitada por flancos umbonales agudos, con una abertura deltidial media relativamente estrecha, cubierta en el ejemplar DPO 126528 por un deltidio convexo (Fig. 8.3) y, aparentemente cóncava, similar a la de los estringocefálicos, en el DPO 42583 (Fig. 8.13). Foramen peduncular hipotírido, circular y pequeño, bien visible en el ejemplar DPO 42583, abriéndose, en apariencia, en el extremo de un fino tubo peduncular (Fig. 9.13, 15). Gancho ventral débilmente curvado a erecto, ángulo apical obtuso,  $125^\circ$  a  $129^\circ$  en los ejemplares disponibles. El ápice de la valva ventral de los tres ejemplares está algo dañado o erosionado y permi-

te constatar la existencia de un pequeño espondilio, apoyado en un septo medio, muy largo, que llega a alcanzar casi el margen anterior de la valva (Figs. 9.13, 15; 10.1). Las valvas dorsales sólo muestran al exterior débiles indicaciones de la presencia de crucialio soportado por un septo medio que podría extenderse hasta muy cerca del margen anterior (Figs. 9.3, 5, 15; 10.1).

**Discusión:** La geniculación extendida a todo el margen de la concha permite separar nuestros ejemplares de la mayoría de especies asignadas a *Enantiosphen*, donde dicho carácter suele afectar sólo a los márgenes posterolaterales. *Enantiosphen vicaryi* (Davidson, 1882) y *E. beyrichi* presentan geniculación a lo largo de todo el margen de la concha, pero la primera especie es una forma asimétrica, más larga que ancha o tan larga como ancha, mientras que nuestros ejemplares son transversos y todos parecen simétricos. Comparamos nuestro material con la segunda especie citada, aunque la morfología de los septos medios parece algo diferente, con el septo medio dorsal más largo que el ventral en *E. beyrichi*, y de similar longitud en nuestros ejemplares.

Familia **Meganterididae** Schuchert & Levene,  
1929

Subfamilia **Meganteridinae** Schuchert & Levene,  
1929

Género *Meganteris* Suess, 1855

**Especie-tipo:** *Terebratula archiaci* Verneuil, en Prado y Verneuil, 1850, pp. 175-176.

**Comentarios:** *Meganteris* es un género inconfundible, con un conjunto de caracteres muy evidente, tales como el tamaño generalmente grande de la concha, el fuerte engrosamiento posterior de la misma, el contorno subelíptico a subcircular, la ausencia de ornamentación, exceptuando las líneas de crecimiento y una carena media ventral poco desarrollada presente en varias de sus especies, foramen menudo, mesotírido a submesotírido, limitado basalmente por un deltidio robusto con un tubo peduncular adosado a su cara interna, dientes cardinales grandes, cirtomatodontos, no soportados por placas dentales o con placas obsoletas a obsolescentes, campo muscular extenso y angioglifo bien marcado en el interior de la valva. La plataforma cardinal es masiva, prácticamente sésil con placas crurales definidas en los juveniles pero habitualmente embebidas en material conchífero en los adultos; la apófisis cardinal, igualmente masiva, cubre prácticamente la totalidad de la plataforma cardinal y desarrolla sendos lóbulos apicales tubulares, cilíndricos a prismáticos como soporte de los diductores; el campo muscular dorsal, por delante de la plataforma cardinal, es también extenso, encerrado entre elevaciones laterales bien desarrolladas y con un miofragma bastante fuerte; y el interior de la valva está asimismo surcado por huellas evidentes del angioglifo. La correcta identificación de algunos de dichos caracteres ha sufrido, de manera acusada, los avatares del estado de conservación del material, con frecuencia moldes internos más o menos deformados. Así, el tubo peduncular, no fue claramente puesto en evidencia, a nuestro conocimiento, hasta el presente trabajo y Cloud (1942: 112) parece confundirlo en *M. suessi* Drevermann, 1902 con un “*pedicle callist*”, mientras Mergl (1988: 104) lo describe en *M. svobodai* (Havlíček, 1956) como “...*a, minute slit laterally bounded by minute ridges*”. Los lóbulos tubulares de la apófisis cardinal, por su parte, siempre bien desarrollados a lo largo de la ontogenia, son descritos por el propio Cloud (1942: 109), como “...*small V-shaped ridges*...” y por Mergl (1988: 104)

como “...*wanting or very minute... crescent-like outgrowths*”. El engrosamiento de la parte posterior de la concha facilita una clara definición del polo proximal de los campos musculares, claramente excavados en el macizo callotestario. Sin embargo, el polo distal no llega a marcarse mucho, haciendo dudar al creador del género, Suess (1855) y hasta al propio Cloud (1942: 112) de la existencia del par anterior de aductores dorsales. Esta duda, de hecho, se prolongó hasta hace relativamente poco tiempo, en la monografía de Kusters (1988: 80, figtext 44), cuya representación esquemática evidencia sólo un par posterior de aductores, estriado oblicuamente y confunde lo que sería la frontera entre dicho par y el par anterior con troncos vasculares. El engrosamiento posterior de la concha, en conjunción con el aparentemente débil desarrollo del pedúnculo en las especies del género, tiende a mostrar que el centro de gravedad de la concha se situaría en la región umbonal, asegurando la estabilidad de la concha mediante el enterramiento de dicha región en el substrato, con la comisura lateral perpendicular o poco inclinada respecto al mismo, a la manera indicada por Mergl (1988: 103). La fuerte musculatura permitiría los movimientos de apertura de las valvas contra la presión del sedimento.

El origen del género es un problema importante, aún no resuelto por completo. Más abajo sugerimos que puede estar relacionado con la rama ancestral de criptoneloideos cantábricos, representada por el nuevo género *Monsenella*, del Lochkoviense al Praguense, origen también de *Cryptonella* y de los criptoneloideos en general.

*Meganteris archiaci* (Verneuil, en Prado & Verneuil, 1850)

Figs. 1-2, 11-15, 16.4-16.14, 17-20, Tab. 1

\*1850 *Terebratula Archiaci*, n. sp.; Verneuil, en Prado y Verneuil, p. 40, pl. 2, figs. 2a-d.

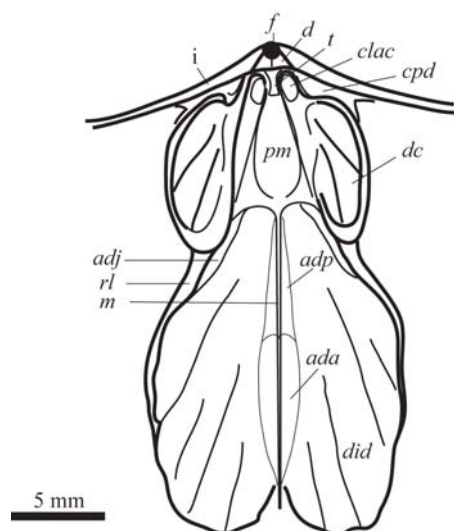
. 1882 *Meganteris Archiaci*, Vern.; Barrois, p. 273.

**non** 1971 *Meganteris archiaci* (De Verneuil, 1850); Jahnke, p. 47, fig. 20.

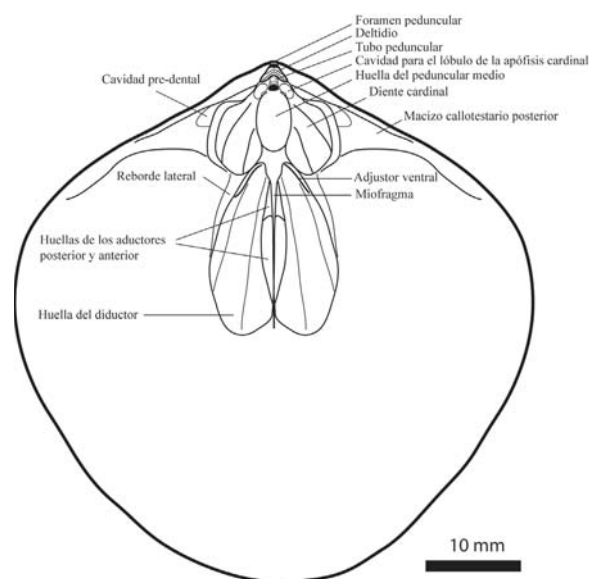
**non** 1988 *Meganteris archiaci* (De Verneuil, 1850); Kusters, p. 75, Pl. 7, figs. 1-8.

**pars v.** 1990 *Meganteris archiaci*; García-Alcalde (en Truyols *et al*), Fig. 1.

**v.** 1994 *Meganteris archiaci*; García-Alcalde & Truyols-Massoni, Fig. 2.



**Figura 12.** *Meganteris archiaci* (Verneuil, en Prado & Verneuil, 1850). Morfología interior ventral. Dibujo en cámara clara del ejemplar DPO 42411, de la localidad tipo de la especie, en Colle (Sabero, León), yac. C-19, Fm. Valporquero, Emsiense superior. *ada, adp*: huellas de los músculos aductores anterior y posterior. *adj*: huella músculo ajustador ventral. *clac*: cavidad para ajustar el lóbulo de la apófisis cardinal *cpd*: cavidad pre-dental. *d*: deltidio. *dc*: diente cardinal. *did*: huella músculo diductor. *f*: foramen. *i*: interárea. *m*: miofragma. *pm*: huella del músculo peduncular medio. *rl*: reborde lateral. *t*: tubo peduncular.

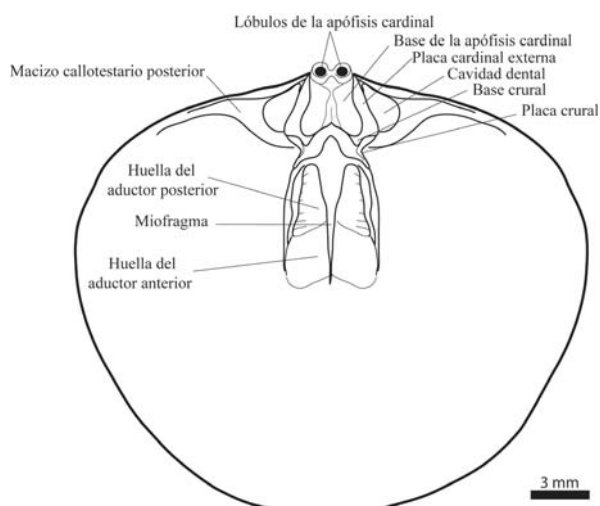


**Figura 13.** *Meganteris archiaci* (Verneuil, en Prado & Verneuil, 1850). Reconstrucción idealizada del interior de la valva ventral, inspirada en el ejemplar DPO 42525, del O de Cabo La Vela (Asturias).

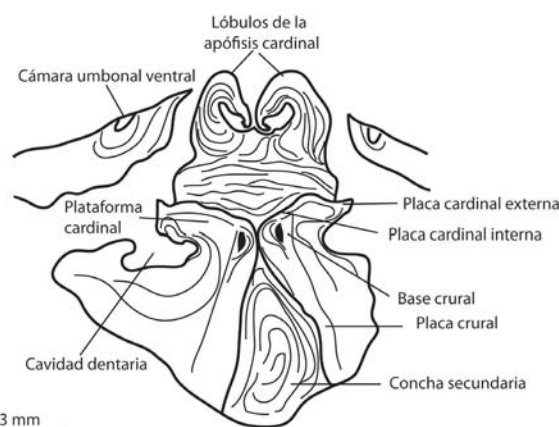
**Tabla 1.** Medidas en mm de algunos ejemplares de *Meganteris archiaci* (Verneuil, en Prado & Verneuil, 1850) L, a, g: Longitud, anchura y grosor. Entreparéntesis: medida aproximada en ejemplares algo dañados.

DPO	L	a	g	a/L	g/L	Procedencia
42443	34,4	(36,9)	—	(1,07)	—	Colle (localidad tipo de la especie)
42444	(25)	(27,3)	9,5	(1,09)	(0,38)	Idem.
42450	60,1	(58)	21,6	(0,96)	0,36	Caldas de Luna (León)
42480	51,2	53,2	22	1,04	0,43	Pravia (Asturias)
42486	31,6	(27,8)	11,5	(0,88)	0,36	La Palla (Asturias)
42489	23,6	23,7	7,5	1,01	0,32	Idem.
42505	11,3	11,3	4,3	1	0,38	Idem.
42507	11,2	9,7	5,2	0,87	0,46	Idem.
42509	6,5	6	—	0,93	—	Idem.
42522	7,6	35	10,3	0,93	0,27	Idem.
42523	70,3	4,9	—	0,92	—	Cabo La Vela (Asturias)
42543	68,7	66,8	—	0,97	—	Idem.
42554	28,7	(26,3)	12,6	(0,92)	0,44	Idem.
42555	26,5	25,8	—	0,97	—	Idem.
42556	25,2	24,3	—	0,97	—	Idem.
42557	24,3	22,1	7,9	0,91	0,32	Idem.
42560	51,1	54,5	—	1,06	—	Idem.
42561	(19,6)	19	—	(0,97)	—	Idem.
42562	27,9	26,5	—	0,96	—	Idem.
<b>MEDIAS</b>	<b>33,4</b>	<b>32,6</b>	<b>11,2</b>	<b>0,97</b>	<b>0,37</b>	





**Figura 14.** *Meganteris archiaci* (Verneuil, en Prado & Verneuil, 1850). Reconstrucción idealizada del interior de la valva dorsal, inspirada en ejemplares DPO 42475 (Salas, Asturias), 42536 y 42563 (O Cabo La Vela, Asturias).



**Figura 15.** *Meganteris archiaci* (Verneuil, en Prado & Verneuil, 1850). Sección perpendicular al plano de simetría y al de comisura de un ejemplar procedente de la localidad tipo de la especie (Colle), Grupo La Vid, Formación Valporquero (parte alta), yacimiento C-19, Emsiense superior, mostrando la estructura de la plataforma cardinal y apófisis cardinal.

v.1994 *Meganteris archiaci*; Truyols-Massoni & García-Alcalde, Fig. 2.

pars v.1996 *Meganteris archiaci*; García-Alcalde, Fig. 2 (material de los intervalos 9-13, *coet. excl.*

v.1997 *Meganteris archiaci*; García-Alcalde, p. 243.

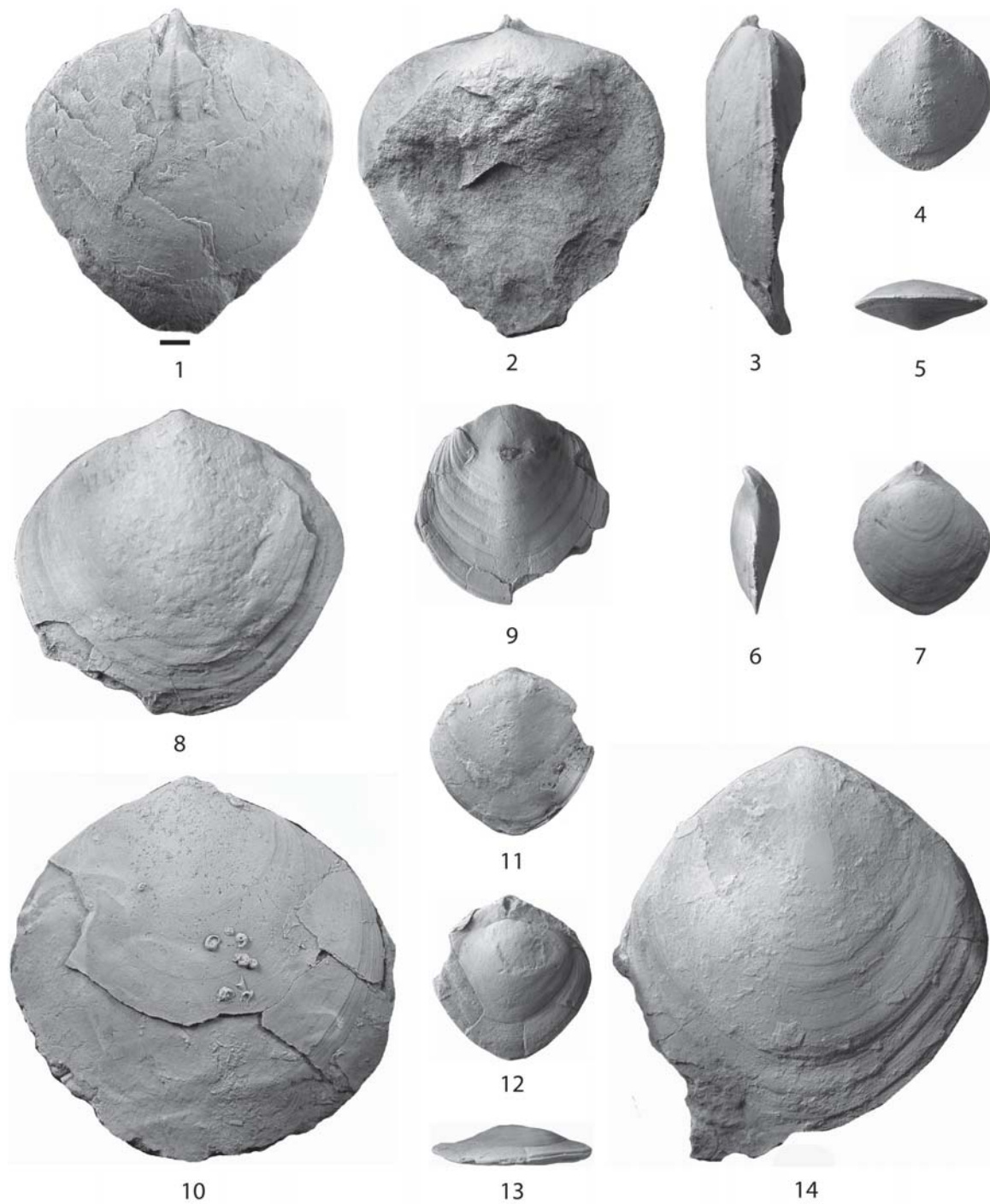
v.2001a *Meganteris archiaci*; García-Alcalde, Fig. 2.

v.2001b *Meganteris archiaci* (sp. inq.); García-Alcalde, Fig. 1.

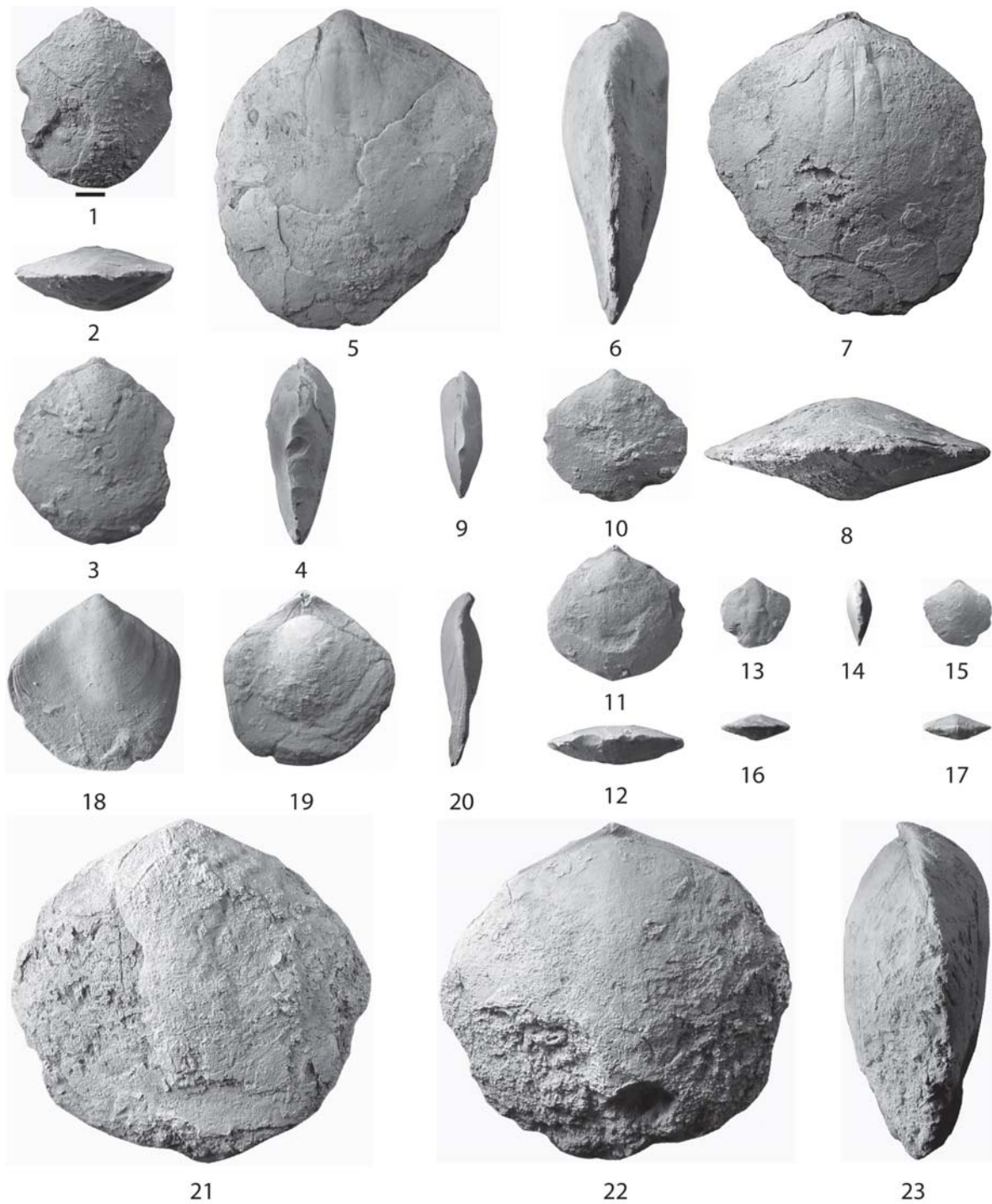
**Material y yacimientos:** Ciento cincuenta y ocho ejemplares, DPO 42410-42566, 42578 (Figs. 12-20), en diferentes estados de conservación, habitualmente con la parte anterior de la concha aplastada. Treinta y nueve ejemplares DPO 42410-42448 (Figs. 18.1, 7, 19.1, 5-6, 8-10, 20.3), de la localidad-tipo, en Colle (Sabero, León), de diferentes niveles del Grupo La Vid, entre la parte superior de la Formación Valporquero y la Formación Coladilla (Figs. 2, 11), del Emsiense superior. Veintidós ejemplares, DPO 42449-42470 (Figs. 17.5-8, 18.5, 19.2-3), de Caldas de Luna (León), de diferentes niveles del Grupo La Vid, parte alta de la Formación Valporquero, Emsiense superior. Cinco ejemplares, DPO 42471-42475, de la entrada del pueblo de Salas (Asturias), Grupo Rañeces, Formación Aguión (Figs. 2, 11), yacimiento A-25, Emsiense superior. Cuatro ejemplares, DPO 42476-42479 de la carretera entre Santoseso y San Román de Candamo (Pravia, Asturias), del Grupo Rañeces, Formación

Aguión, yacimiento C-120, Emsiense superior. Un ejemplar, DPO 42480 (Fig. 17.21-23), de la carretera de Pravia a Cañedo (Pravia, Asturias), del Grupo Rañeces, base de la Formación Aguión, yacimiento C-123, Emsiense superior. Cinco ejemplares, DPO 42481-42485, del corte costero al E de la playa de Bañugues (Luanco, Asturias), del Grupo Rañeces, Formación La Ladrona (Figs. 2, 11), yacimiento A-66, Emsiense superior. Treinta y siete ejemplares, DPO 42486-42522 (Figs. 17.1-4, 9-17, 18.2, 19.4, 20.4), del yacimiento de "La Palla", sendero al N del cerro de Monteagudo (Ferroñes, Avilés, Asturias), al SO de la llamada "casa del Cura", Grupo Rañeces, Formación Aguión, yacimiento I-33, Emsiense superior. Cuarenta y cuatro ejemplares, DPO 42523-42566 (Figs. 16.4-14, 17.18-20, 18.3-4, 6, 8-9, 19.7, 20.1-2, 5-9), de diferentes niveles al O del Cabo La Vela (Arnao, Avilés, Asturias), Grupo Rañeces, Formación La Ladrona, del yacimiento C-52, Emsiense superior. Un ejemplar, DPO 42578 del N de La Planadera (S de Cornellana, Asturias) de la base de la Formación Moniello (Figs. 2, 11), yacimiento I-117, Emsiense superior.

**Diagnosis:** Concha lisa, grande, algo más larga que ancha, de contorno ovalado a subcircular, ventribiconvexa, perfil lenticular, baja (promedio de  $g/L < 0,4$ ), comisura anterior rectimarginada; carena media ventral redondeada, frecuente en los individuos

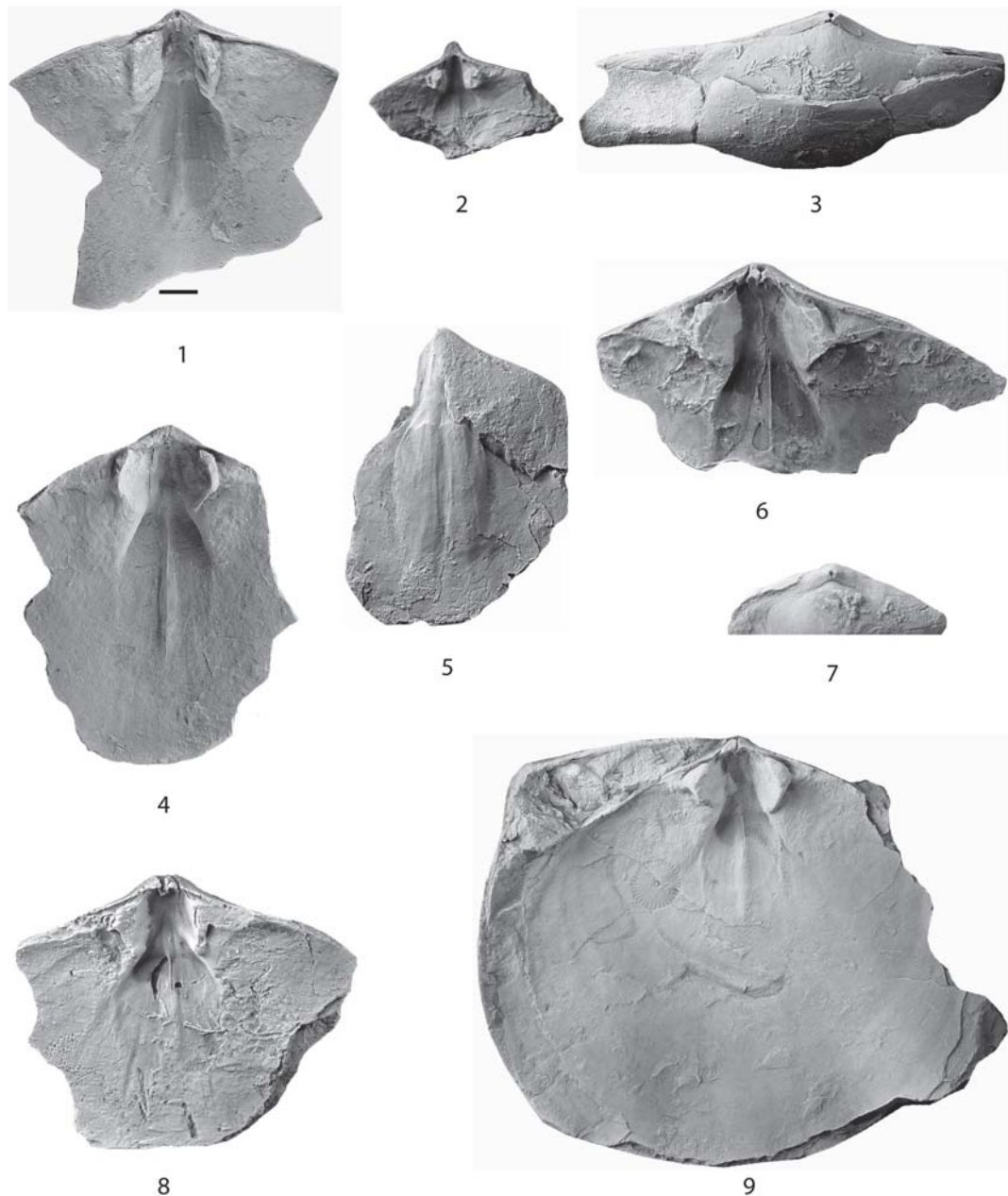


**Figura 16.** 1-3. *Meganteris cf. archiaci* (Verneuil, 1850). DPO 42567: Vistas, ventral, dorsal y lateral de un ejemplar con la valva ventral desconchada mostrando el molde interno del campo muscular, y la valva dorsal aplastada. Estación de Ciñera (Pola de Gordón, León), 30-40 m por debajo del techo de la Fm. Santa Lucía, Yac. I-11, Eifeliense inferior. 4-14. *Meganteris archiaci* (Verneuil, en Prado & Verneuil, 1850). De diferentes localidades de Asturias y León, todas del Emsiense superior. 4-7. DPO 42557: Vistas ventral, anterior, lateral y dorsal de un ejemplar juvenil con la típica carena ventral y foramen mesotírido. O de Cabo La Vela (Arnao, Avilés, Asturias), Grupo Rañeces, Fm. La Ladrona, Yac. C-52, nivel VEL-42/43. 8. DPO 42560: Vista ventral. Idem., nivel VEL-50a 52. 9. DPO 42561: Vista ventral de un ejemplar con la típica carena ventral y fuertes líneas de crecimiento. Idem. 10. DPO 42543: Vista ventral de un ejemplar con epizoids (serpúlidos y otros). Idem. Nivel VEL-42/43. 11-13. DPO 42562: Vistas ventral, dorsal y anterior de un ejemplar algo aplastado con la típica carena ventral y foramen submesotírido. Idem. Nivel VEL-50a 52. 14. DPO 42523 a: Vista ventral de un ejemplar de gran tamaño, con la típica carena media. Idem. Nivel VEL-42/43. Barra de escala: 5 mm



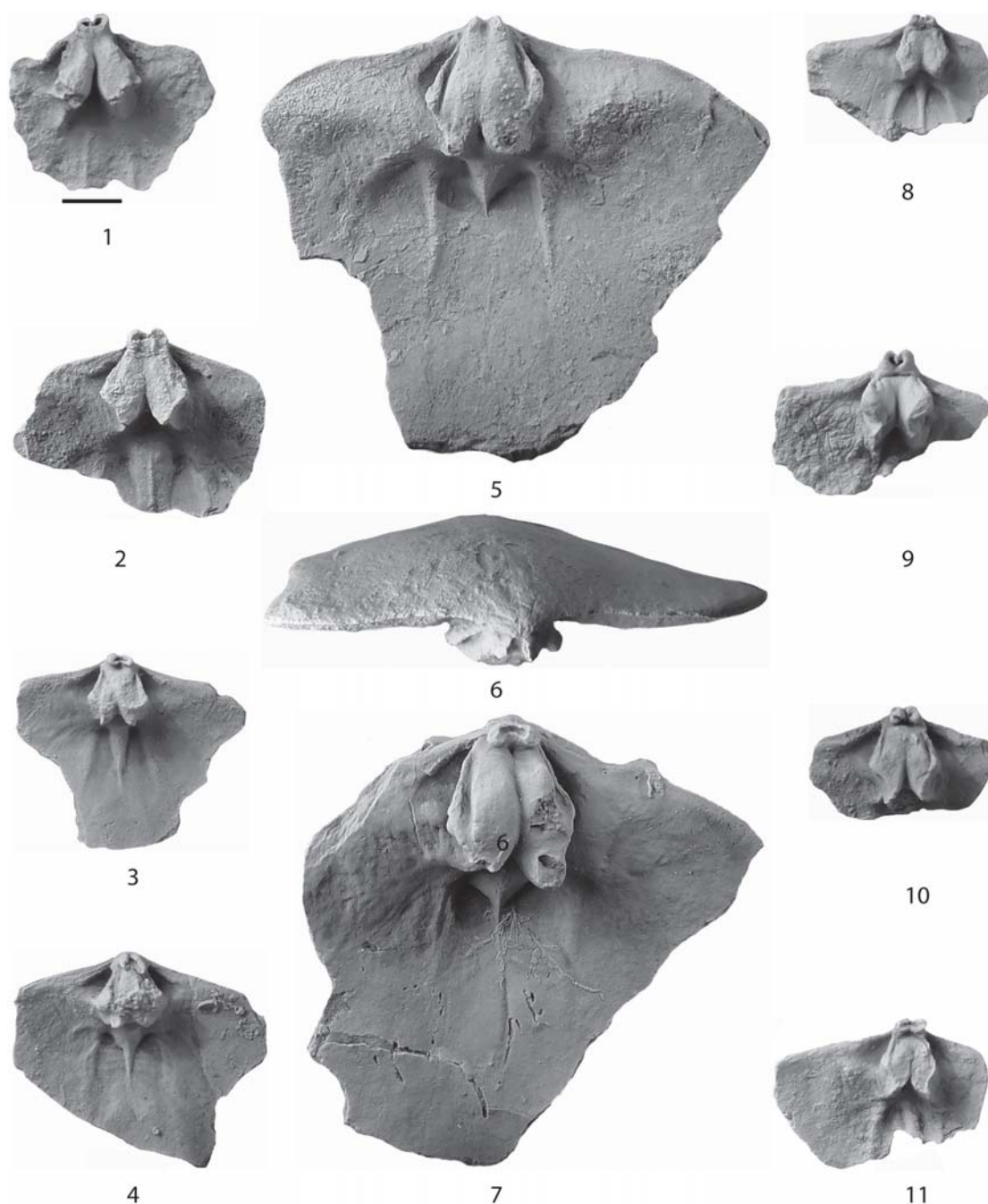
**Figura 17.** *Meganteris archiaci* (Verneuil, en Prado & Verneuil, 1850) de diferentes localidades de Asturias y León, todas del Emsiense superior. 1-4. DPO 42486: Vistas ventral, anterior, dorsal y lateral. Cerro de Monteagudo (Ferroñes, Avilés, Asturias), Grupo Rañeces, Fm. Aguión, yac. I-33. 5-8. DPO 42450: Vistas ventral, lateral, dorsal y anterior, de un ejemplar desconchado, mostrando moldes de los campos musculares ventral y dorsal. Caldas de Luna (León), Grupo La Vid, Fm. Valporquero, nivel M-CAL-5. 9-12. DPO 42489: Vistas lateral, ventral, dorsal y anterior de un ejemplar juvenil. Cerro de Monteagudo (Ferroñes, Avilés, Asturias), Grupo Rañeces, Fm. Aguión, yac. I-33. 13-17. DPO 42505: Vistas ventral, lateral, dorsal, anterior y posterior de un ejemplar juvenil. Idem. 18-20. DPO 42555: Vistas ventral, dorsal y lateral de un ejemplar algo aplastado. O de Cabo La Vela (Arnao, Avilés, Asturias), Grupo Rañeces, Fm. La Ladrona, Yac. C-52, nivel VEL-42/43. 21-23. DPO 42480: Vistas ventral, dorsal y lateral. Carretera de Pravia-Cañedo (Asturias), Grupo Rañeces, base de la Fm. Aguión, Yac. C-123. Barra de escala: 5 mm.



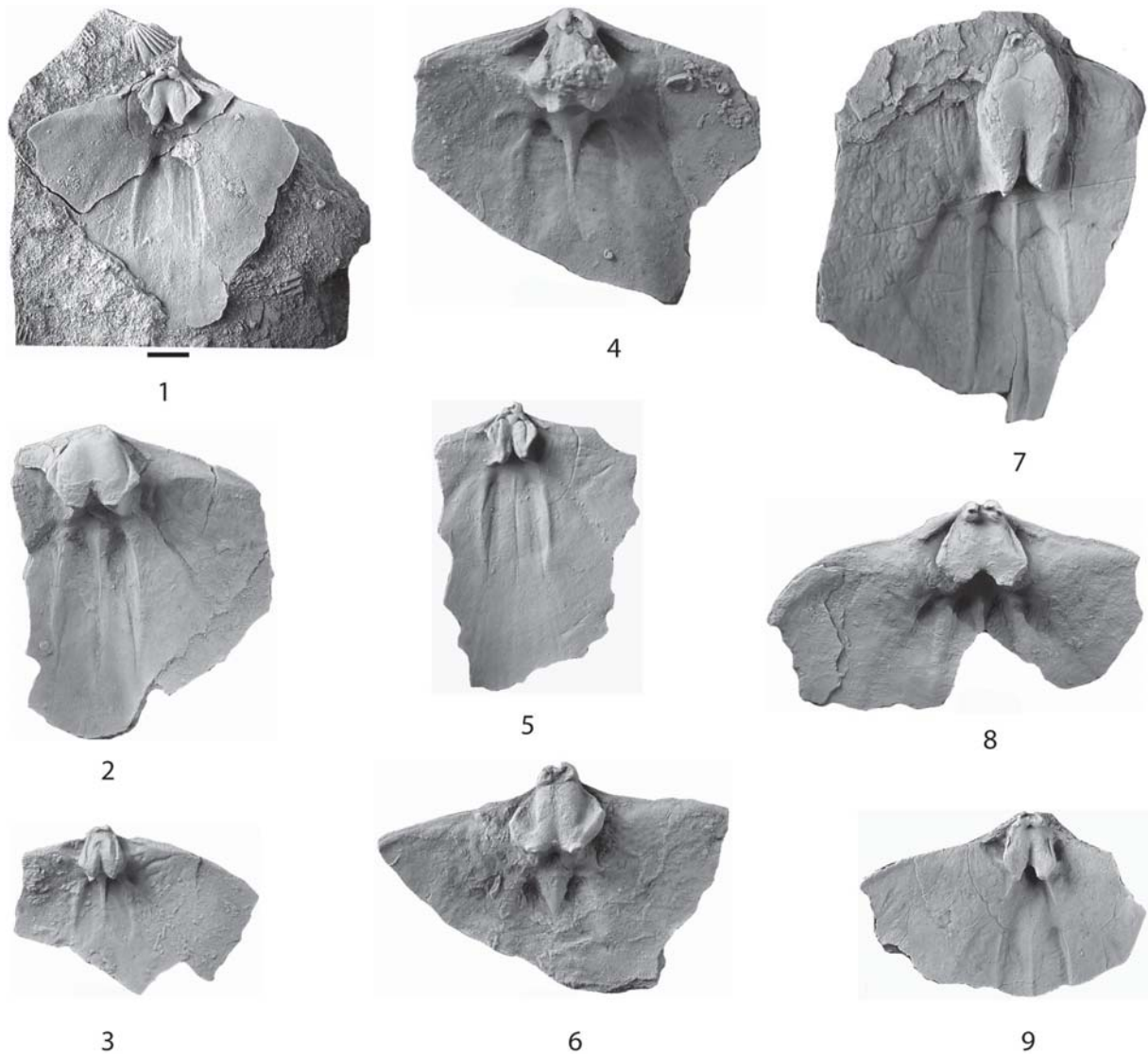


**Figura 18.** *Meganteris archiaci* (Verneuil, en Prado & Verneuil, 1850) de diferentes localidades de Asturias y León, todas del Emsiense superior. 1. DPO 42411: Interior ventral, mostrando el campo muscular y el tubo peduncular. Colle (Sabero, León), Grupo La Vid, techo de la Fm. Valporquero, yacimiento C-19, nivel 21. 2. DPO 42518: Interior ventral, mostrando el deltidio y el campo muscular. Cerro de Monteagudo (Ferroñes, Avilés, Asturias), Grupo Rañeces, Fm. Aguión, yac. I-33. 3. DPO 42546: Vista dorsal de un ejemplar muy deformado, colonizado por diferentes epizoos, mostrando las estructuras apicales ventrales, foramen submesotírido y deltidio. O de Cabo La Vela (Arnao, Asturias), Grupo Rañeces, Fm. La Ladrona, yac. C-52, Nivel VEL-42/43. 4. DPO 42525: Interior ventral, mostrando el campo muscular, muy bien definido. Idem. 5. DPO 42451: Molde interno ventral parcial, obtenido al temple, mostrando el campo muscular muy bien definido. Caldas de Luna (León), Grupo La Vid, Fm. Valporquero, nivel M-CAL-5. 6. DPO 42528: Interior de valva ventral fragmentario, mostrando parte del campo muscular, orificio de entrada del tubo peduncular, foramen submesotírido y deltidio. O de Cabo La Vela (Arnao, Asturias), Grupo Rañeces, Fm. La Ladrona, yacimiento C-52, nivel VEL 42/43. 7. DPO 42446: Vista dorsal de un ejemplar completo mostrando las estructuras apicales ventrales, foramen mesotírido y deltidio. Colle (León), Grupo La Vid, Fm. Correcillas. 8. DPO 42526. Interior de valva ventral fragmentario, colonizado post-mortem por diferentes tipos de organismos, mostrando campo muscular y tubo peduncular dañado. O de Cabo La Vela (Arnao, Asturias), Grupo Rañeces, Fm. La Ladrona, yac. C-52, nivel VEL-42/43. 9. DPO 42523b. Interior de valva ventral, mostrando campo muscular, tubo peduncular, foramen mesotírido y deltidio. Idem. Barra de escala: 5 mm.





**Figura 19.** *Meganteris archiaci* (Verneuil, en Prado & Verneuil, 1850). Valvas dorsales fragmentarias. Diversas procedencias de Asturias y León, todas del Emsiense superior. 1. DPO 42410: Lóbulos apicales de la apófisis cardinal y placas crurales bien desarrolladas. Entre Correcillas y Rodillazo (provincia de León), Grupo La Vid, Fm. Correcillas, yac. F-148. 2. DPO 42464: Idem. Caldas de Luna (León), Grupo La Vid, Fm. Valporquero, yac. M-CAL-5. 3. DPO 42475: Idem. y campo muscular de los aductores bien visible. Salas (Asturias), Grupo Rañeces, Fm. Aguión, yac. A-25. 4. DPO 42515: Plataforma cardinal y campo muscular de los aductores con las características trazas transversales. Cerro de Monteagudo (Ferroñes, Avilés, Asturias), Grupo Rañeces, Fm. Aguión. 5-6. DPO 42422. Vistas dorsal y posterior. Lóbulos apicales de la apófisis cardinal y campo muscular de los aductores bien desarrollados. Colle (Sabero, León), Grupo La Vid, parte alta de la Fm. Correcillas. 7. DPO 42563. Campo muscular de los aductores, bien expresado, colonizado *post-mortem* por briozoos. Huellas de otros organismos perforantes en diferentes partes de la concha. O del Cabo de La Vela (Arnao, Avilés, Asturias), Grupo Rañeces, Fm. La Ladróna, yac. C-52, nivel VEL-42/43. 8. DPO 42436: Lóbulos apicales de la apófisis cardinal y placas crurales bien desarrollados. Colle (León), Grupo La Vid, parte alta de la Fm. Correcillas. 9. DPO 42434: Idem. 10. DPO 42435: Idem. 11. DPO 42433: Idem. Barra de escala: 5 mm.



**Figura 20.** *Meganteris archiaci* (Verneuil, en Prado & Verneuil, 1850). Valvas dorsales fragmentarias de diversas procedencias de Asturias y León, todas del Emsiense superior. 1. DPO 42565: Ejemplar con las estructuras internas muy bien conservadas, en especial la plataforma cardinal y el largo campo muscular de los aductores. Cabo La Vela (Arnao, Avilés, Asturias), Grupo Rañeces, Fm. La Ladrona, nivel VEL-52/53. 2. DPO 42538: Lóbulos apicales de la apófisis cardinal destruidos, pero placas crurales y campo muscular de los aductores bien expresados. Idem., nivel VEL-42/43. 3. DPO 42417: Ejemplar con las estructuras internas muy bien conservadas, en especial, la plataforma cardinal y el campo muscular de los aductores. Colle (Sabero, León), Grupo La Vid, Fm. Correcillas, entre niveles 25-32. 4. DPO 42515: Idem. Cerro de Monteagudo (Ferroñes, Avilés, Asturias), Grupo Rañeces, Fm. Aguión, Yac. I-33. 5. DPO 42536: Idem. aunque con uno de los lóbulos apicales de la apófisis cardinal roto. O Cabo La Vela (Arnao, Asturias), Grupo Rañeces, Fm. La Ladrona, nivel VEL-42/43. 6. DPO 42539: Plataforma cardinal y lóbulos de la apófisis cardinales bien conservados. Idem. 7. DPO 42529: Campo muscular de los aductores muy alargado, incompleto. Idem. 8. DPO 42534: Plataforma cardinal con lóbulos apicales de la apófisis cardinal bien conservados. Idem. 9. DPO 42566: Ejemplar algo dañado, con buenas placas crurales y campo de los aductores con las características trazas transversales. Idem., nivel VEL-52/53. Barra de escala: 5 mm.

juveniles pero que tiende a desaparecer en los adultos; margen cardinal astrófico, submegatírido; gancho ventral inclinado. Foramen menudo, submesotírido, limitado por un deltidio convexo en cuya cara interna existe un tubo peduncular que comunica la apertura con el interior de la valva ventral. En el interior de la concha, la parte posterior está muy engrosada por concha secundaria, especialmente la de la valva dorsal. Placas dentales inexistentes o casi; dientes muy grandes, inclinados hacia la línea media de la cámara umbonal; campo muscular ventral cordiforme y alargado, dividido por un fino miofragma medio; huellas de los aductores, lanceoladas, muy estrechas y largas, flanqueadas por huellas mucho más grandes, débilmente flabeladas, de los diductores, en cuyos márgenes posterolaterales se desarrollan huellas estrechas de ajustores ventrales; campo muscular dorsal trapezoidal y extenso, limitado por largas elevaciones laterales redondeadas, con dos pares de huellas aductoras, separadas por un miofragma bien desarrollado; huellas del par posterior surcadas, en ocasiones, por finas elevaciones transversales; plataforma cardinal alta, sésil, imperforada, casi completamente cubierta por una apófisis callotestaria, masiva, doble, hendida en su parte anterior y rematada proximalmente por sendos lóbulos cónicos, tubulares, para el asentamiento de los músculos diductores; placas crurales bien desarrolladas, embebidas con frecuencia, en los ejemplares adultos, en concha secundaria.

**Diagnosis:** *Shell large, smooth except for growth lines, ventribiconvex, with elliptical to sub-circular outline, longer than wide, low (thickness/length < 0,4), lenticular profile. Anterior commissure rectimarginate. Posterior of both valves, especially the dorsal one, greatly thickened by secondary shell. Rounded median ventral carina that disappears sometimes in adults. Cardinal margin astrophic, submegathyrid; inclined ventral beak. Circular, minute, submesothyrid foramen limited by a convex, thickened deltidium; interior side of deltidium fixed to a cylindrical, pedicle tube that connects the pedicle opening with the ventral umbonal chamber. Obsolescent to obsolete dental plates; cardinal teeth very large, inclined to the mid-part of the umbonal chamber bottom. Relatively long, cordiform, ventral muscle field, longer than wide, bisected by a fine myophragm; adductor scars lanceolate, long and very narrow, flanked by larger, slightly flabellate diductor scars; very narrow ventral pedicle muscle scars, posterolateral to diductors.*

*Long, trapezoidal, dorsal muscle field, with two pair of adductor scars, bisected by a strong myophragm; anterior adductor scars shorter and less impressed than posterior; dorsal adductor field limited laterally by long, narrow, rounded ridges; posterior dorsal muscle scars crossed sometimes by transversal, fine rugae; cardinal plate high, large, very thickened, imperforate, sessile, nearly surmounted by a thick cardinal process, except for two narrow lateral selves at the external cardinal plates; the cardinal process is splitted in two parts by a strong anterior inlet of the cardinal plate and either by a median longitudinal sulcus or by a flattened triangular area, with two, small but well-developed, conic, tubular structures, for diductor muscle attachment on the posterior part of its upper surface. Crural plates well-developed usually lost in adults into secondary shell substance.*

**Descripción:** Concha de gran tamaño (hasta 70,3 mm de longitud), endopuntuada (endopuntos numerosos, dispuestos al trespelillo), astrófica, submegatírida, de contorno ovalado a subcircular, generalmente algo más larga que ancha (promedio  $a/L=0,97$ , para 19 medidas) (Tab. 1), con la máxima anchura hacia la mitad anterior, biconvexa a débilmente ventribiconvexa, baja (promedio  $g/L=0,37$  para 10 medidas) (Tab. 1), con máximo grosor en la mitad posterior y una débil carena media recorriendo la valva ventral, evidente en los ejemplares juveniles y ausente, a veces, en los adultos (Fig.16. 4, 9). Bordes cortantes y rectos. Comisura anterior rectimarginada (Fig.17.2, 8). Superficie de la concha lisa, salvo por la presencia de líneas de crecimiento, bastante fuertes, irregularmente espaciadas, más abundantes y marcadas en la mitad anterior de la concha. Gancho ventral pequeño, inclinado, parcialmente truncado por un foramen circular, menudo, submesotírido, limitado basalmente por un deltidio convexo, corto y robusto. Gancho dorsal oculto bajo el deltidio. Área cardinal baja y extensa, limitada por rebordes umbonales subangulosos. Región posterior de ambas valvas fuertemente engrosada por material conchífero, en especial la de la valva dorsal (Figs. 18.6, 19.5). En el interior de la valva ventral, el fondo de la cámara umbonal destaca entre grandes dientes cardinales cirtomatodontos, masivos y subtrapezoidales, anclados al fondo de la valva, sin placas dentales o con placas recesivas; las caras internas de los dientes son cóncavas, recorridas por

anchos surcos diagonales y se abren hacia delante, inclinadas hacia el fondo de la valva, flanqueando la parte proximal del campo muscular (Figs. 12-13, 18); los dientes están separados del área cardinal por sendas depresiones pre-dentales que alojan los rebordes externos de las cavidades dentales de la otra valva, formando una articulación complementaria. En la región apical de la valva existe un corto tubo conchífero que recorre la cara interna del deltidio, comunicando la abertura peduncular con el interior de la cámara umbonal (Figs. 12-13, 18.1, 6 8); el extremo distal de dicho tubo está flanqueado por depresiones ovales, alargadas, que alojaban los lóbulos apicales de la apófisis cardinal de la otra valva; sendas aristas longitudinales, discurren entre los ajustores y el tubo peduncular, dirigidas hacia la base de los dientes, definiendo una extensa depresión en el centro de la cámara umbonal que correspondería a la huella de un músculo peduncular medio o al propio bulbo peduncular (Figs. 12-13). El campo muscular principal (Figs. 12-13, 18) nace en el margen anterior de la cámara umbonal, fuertemente excavado en la porción engrosada de la valva y mucho menos hacia delante, y es de contorno cordiforme, alargado, ocupando algo menos de la mitad de la longitud de la valva y algo más de la cuarta parte de su anchura, dividido por un fino miofragma que nace en el talud umbonal; huellas de los aductores lanceoladas y muy estrechas, sobresaliendo un poco del resto del campo, divididas a veces en pares posterior y anterior por débiles rebordes arqueados situados por detrás de la mitad de su longitud; el miofragma es casi imperceptible en su porción distal, pero puede prolongarse un tanto delante de la huella de los aductores; huellas de los diductores, subtrapezoidales y algo flabeladas, mucho más extensas que las de los aductores, flanqueándolas lateralmente y prolongándose algo por delante de ellas; huellas ajustoras ventrales, estrechas, situadas en los márgenes posterolaterales de los diductores (Figs. 12-13). Valva dorsal con plataforma cardinal masiva, ancha, alta e imperforada, con placas internas inclinadas hacia la parte media de la valva, en contacto en la mitad posterior de la plataforma pero separadas hacia delante formando un entrante anguloso y angosto bajo la propia plataforma (Figs. 15, 19-20); las placas internas se apoyan sobre robustas placas crurales que se extienden por delante de la plataforma, curvándose en torno al margen poste-

rior del campo muscular de los aductores, prolongándose en estrechas elevaciones redondeadas que limitan lateralmente el campo (Figs. 14-15, 19-20); placas crurales generalmente embebidas en material conchífero en los ejemplares de más edad, pero libres y relativamente largas en los juveniles. Las bases crurales se resuelven hacia delante en cruras de sección semicircular (Figs. 14-15, 19-20). Placas cardinales externas surcadas longitudinalmente en su tercio distal. Sobre la plataforma cardinal, entre los surcos de las placas externas y cubriendo completamente las internas, se apoya un grueso macizo conchífero abombado, dividido en dos mitades por el entrante anterior de la plataforma, por un surco longitudinal, más o menos profundo y, a veces, por un área aplanada triangular; en el extremo posterior del surco o del área triangular, se destacan sendos lóbulos cilíndricos, tubulares, alargados, bastante altos, casi cerrados sobre sí mismos, salvo por la presencia de finas hendiduras en sus caras internas (Figs. 14-15, 19-20); la abertura distal de esta estructura binocular se dirige anteroventralmente y su cavidad interna, de fondo estriado, albergaría y soportaría los músculos diductores; en las conchas cerradas, los lóbulos encajan en las depresiones apicales ovaladas de la cámara umbonal ventral y encierran, a su vez, el tubo peduncular de dicha valva. El propio macizo callotestario sobre el que se apoya la apófisis doble y, en particular, los surcos de las placas externas, debieron, a su vez, servir de base de músculos ajustores dorsales. A ambos lados de la plataforma cardinal, sobre el macizo engrosado de la parte posterior de la valva, se abren cavidades dentales, triangulares, de fondo aplanado, relativamente someras, más profundas en los ápices posteriores a ambos lados de los lóbulos de la apófisis cardinal y bajo los rebordes de las placas cardinales externas (Figs. 14-15, 19-20); los rebordes externos de las cavidades dentales se proyectan también algo sobre ellas (Fig. 15) y se articulan en las depresiones pre-dentales de la otra valva, pero en las valvas disociadas se encuentran generalmente rotos, como es habitual en las estructuras cirtomatodontas. En el fondo de la hendidura anterior de la plataforma cardinal nace una estructura subtriangular en relieve de la que se destaca un miofragma, bastante fuerte, que biseca el campo muscular de los aductores; dicho miofragma, junto con las elevaciones laterales que flanquean el campo muscular, definen una estruc-



tura en forma de tridente (“*fourche à trois dents*”, de Verneuil, en Prado y Verneuil, 1850: 40), muy clara en los moldes internos (Figs. 14, 19-20); el campo muscular es trapezoidal en conjunto, más largo que ancho, ocupando un tercio o más de la longitud y entre 1/6 y 1/5 de la anchura de la valva; las huellas del par posterior de aductores están fuertemente excavadas en el fondo de la valva y son más largas, a veces bastante más, que las del par anterior, las cuales sólo se aprecian bien en ejemplares adultos; ambos pares de huellas están separados por finas elevaciones dirigidas anterolateralmente a partir del miofragma; las huellas del par posterior presentan, a veces, rugosidades transversales relacionadas con el angioglifo, mientras que las anteriores son lisas (Figs. 14, 19-20). Huellas de troncos vasculares, débiles y mal definidas.

Braquidio y otros caracteres internos desconocidos.

**Discusión:** *M. svobodai* (Havlíček, 1956), tiene placas dentales, fuerte carena media ventral, pequeña hendidura (*slit*) en el extremo posterior de la cavidad umbonal, limitada lateralmente por finas elevaciones que continúan hasta la abertura peduncular y lóbulos apicales de la apófisis cardinal prismáticos, mientras que *M. archiaci* carece de placas dentales, la carena media ventral es débil e, incluso, tiende a difuminarse en los ejemplares adultos, el tubo peduncular es completo y desemboca en el foramen y los lóbulos apicales son cilíndricos y muy desarrollados.

El material descrito por Jahnke (1971), en la Erbslochgrauwacke (Emsiense inferior), del Kellerwald (Alemania), como *Meganteris archiaci* presenta plataforma cardinal mucho menos prominente, con placas cardinales externas más transversas y, en particular, los lóbulos apicales de la apófisis cardinal son menos desarrollados y de morfología diferente, apareciendo como una perforación única más o menos profunda en el extremo proximal de la plataforma. Dicho autor, subrayó (*op.cit.*: 48), la necesidad de revisar los megantéridos del Macizo Esquistoso Renano y otras partes del mundo, para poder establecer fiablemente la composición específica de *Meganteris*, opinión a la que nos adherimos. Kusters (1988), describió *Meganteris archiaci*, del Siegeniense medio de Haberscheid (Macizo Esquistoso Renano, Alemania), con campo muscular de los aductores posteriores dorsales estriado

transversalmente. Dichas estrías son mucho más fuertes que lo habitual en el material cantábrico de la especie, los lóbulos de la apófisis cardinal apenas están expresados y las conchas son generalmente transversas. La descripción, los dibujos y las fotos aportadas son de muy baja calidad y corresponden claramente a una forma del género *Meganteris* pero no a *M. archiaci*. *Meganteris drevermanni* Dahmer, 1934 es transversa, presenta placas dentales y plataforma cardinal sin apófisis cardinal ni lóbulos apicales claramente definidos, por lo que podría no pertenecer al género *Meganteris*, como ya sugirió Cloud (1942). Por su parte, *M. henni* Dahmer, 1934, también con placas dentales, fuertes estrías transversales sobre las huellas de los aductores dorsales posteriores y un robusto miofragma, no muestra tampoco la plataforma cubierta por una apófisis cardinal masiva ni los lóbulos apicales, típicos de *Meganteris*, por lo que su filiación genérica continúa abierta. *M. suessi*, de acuerdo con la descripción original (Drevermann, 1902) y la de Cloud (1942), se parece bastante a *M. archiaci*, pero carece de carena ventral. Las diferencias con *Meganteris* cf. *ovata* Maurer, 1879, de la Cordillera Cantábrica, se señalan luego. Los ejemplares de *Meganteris*, de la parte alta de la Formación Santa Lucía y baja de las Formaciones Huergas, en León, y Naranco, en Asturias, del Emsiense superior terminal al Eifeliense inferior son asignados habitualmente, a *M. archiaci*. Como se comenta luego, dichas formas suelen alcanzar un tamaño excepcional y carecer de la carena ventral propia de los tipos de la especie, por cuya razón se mencionan aquí como *Meganteris* cf. *archiaci*, en tanto no se disponga de material en buen estado de conservación.

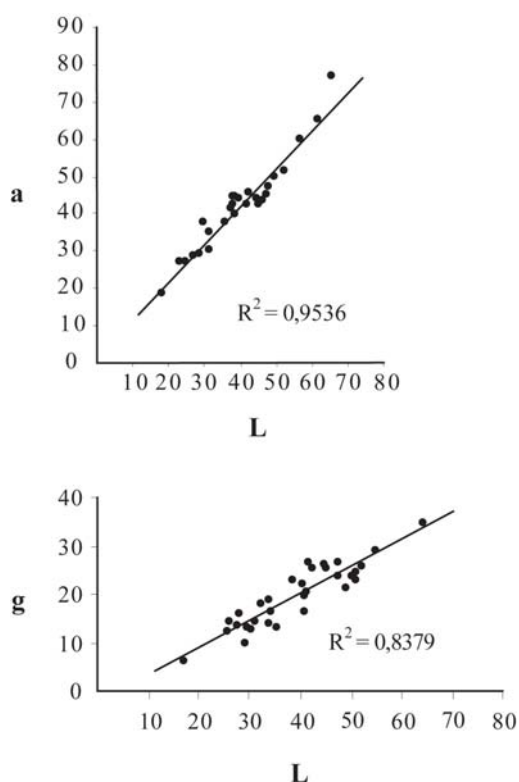
*Meganteris* cf. *archiaci* (Verneuil, en Prado & Verneuil, 1850)  
Fig. 16.1-3

**pars** 1938 b *Meganteris archiaci* Verneuil; Comte, p. 60.

**pars** 1959 *Meganteris archiaci*; Comte, Tab. II.

**pars** v.1990 *Meganteris archiaci*; García-Alcalde (en Truyols *et al.*), Fig. 1.

**pars** v.1996 *Meganteris archiaci*; García-Alcalde, p. 60 (exclusivamente material del intervalo faunístico 16, *coet. excl.*).



**Figura 21.** Diagramas de dispersión Longitud/anchura (L/a) y Longitud/Grosor (L/g) de *Meganteris cf. ovata* Maurer, 1879.

**Material:** Doce ejemplares, DPO 42567-42577, 42579, de diferentes localidades de Asturias y León, de la parte alta de la Formación Santa Lucía y parte inferior de la Fm. Naranco.

**Comentarios:** Los ejemplares de mayor tamaño de *Meganteris* en la Cordillera Cantábrica, que superan incluso los 10 cms de longitud, proceden de la parte alta de la Fm. Santa Lucía, en León y de la mitad inferior de las Fms. Naranco y Huergas, en Asturias y León, del final del Emsiense superior y comienzos del Eifeliense. Los autores que mencionaron estas poblaciones más recientes de *Meganteris* las incluyeron en *M. archiaci* (Barrois, 1882, Comte, 1938b, 1959, García-Alcalde, 1990, 1996), aunque el autor de la especie (Verneuil, en Prado & Verneuil, 1850) no aludió nunca a dichas localidades en su trabajo. El material de que disponemos, muy mal conservado, no permite una comparación adecuada con los ejemplares típicos de Colle y localidades correlativas, por lo parece más adecuado, por el momento, acercarlo a *Meganteris archiaci*, mediante el símbolo no

nomenclatorial “cf.” Como antes dijimos, *M. cf. archiaci* se distingue de las otras especies de *Meganteris* de la Cordillera Cantábrica en su enorme tamaño y, en particular, se separa de *M. archiaci* en la ausencia de carena media ventral clara.

*Meganteris cf. ovata* Maurer, 1879  
Figs. 1-2, 11, 21-27, Tab. 2

.1959 *Meganteris* sp; Comte, pp. 158, 170, 246.  
**pars v.** 1996 *Meganteris archiaci*; García-Alcalde, Fig. 2 (material de los intervalos 7-8, *coet. excl.*).

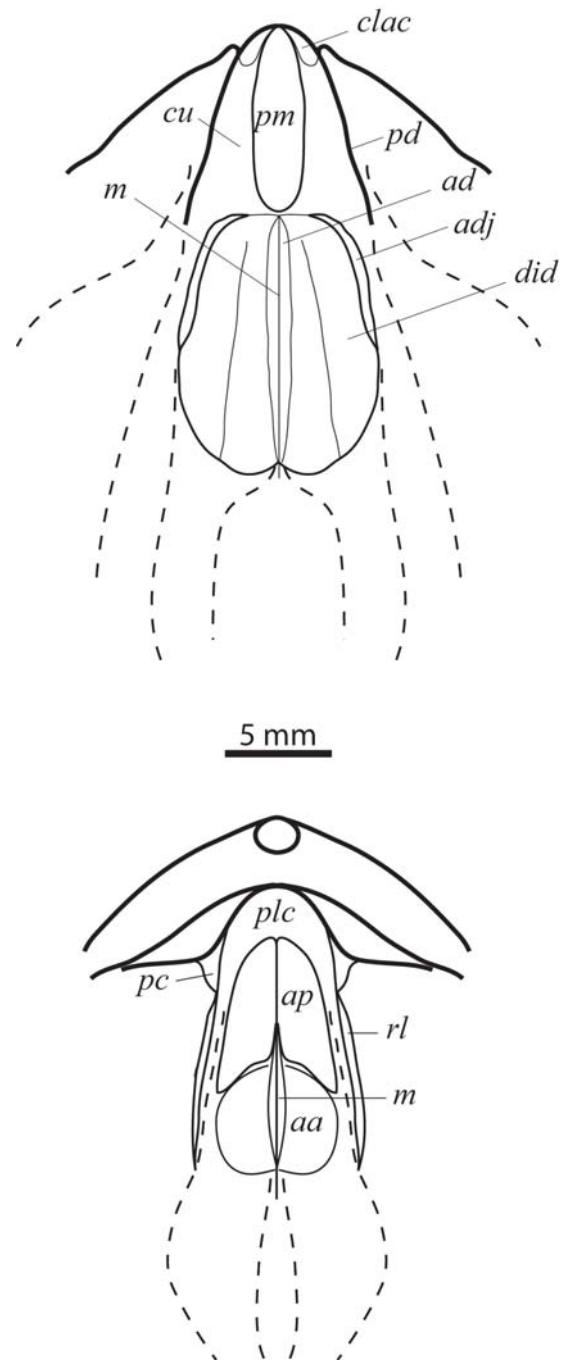
**Material y yacimientos:** Ciento tres ejemplares, DPO 42307-42409, en diferentes estados de conservación, habitualmente con la parte anterior de la concha aplastada. Trece ejemplares, DPO 42307-42319 (Figs. 25.1-4, 11-14, 26.5-7) de Adrados (Boñar, León), Grupo La Vid, parte superior de la Formación Felmin (Fig. 2, 11), yacimiento I-63, Emsiense inferior. Tres ejemplares, DPO 42320-42322 (el 42322, seccionado, Figs. 23-24) (Fig. 26.1-4), de la carretera al Puerto de La Cubilla (límite de las provincias de Asturias y León), diferentes niveles de la mitad inferior del Grupo La Vid, Praguense superior o Emsiense inferior (Figs. 2-11). Cinco ejemplares, DPO 42323-42327, del camino de Villamarcel a Fresnedo (Quirós, Asturias), Grupo Rañeces, nivel GA-192, Emsiense inferior. Treinta y ocho ejemplares, DPO 42328-42349 y DPO 42386-42401 (Figs. 25.6-7, 15-22, 27.3, 5, 8-9) de Caldas de Luna (León), Grupo La Vid, niveles M-CAL-1 a M-CAL-3/4, de la Formación La Pedrosa (Figs. 2, 11), Emsiense inferior-base del Emsiense superior. Dos ejemplares, DPO 42350, 42385 (Fig. 27.7) de Villayandre (Crémenes, León), Grupo La Vid, mitad superior de la Formación La Pedrosa, base del Emsiense superior. Cuarenta y dos ejemplares, DPO 42351-42384 y DPO 42402-42409 (Figs. 25. 5, 8-10, 26. 8-10, 27. 1-2, 4, 6) de la carretera de La Vid a Vegacervera (Pola de Gordón, León), niveles LV- 21 a 32/33 del Grupo La Vid, Formación La Pedrosa, Emsiense inferior-base del Emsiense superior.

**Diagnosis:** *Meganteris* de concha transversa, no carenada, con la máxima anchura en la mitad posterior de la longitud, bastante gruesa (g/L=0,49); gancho ventral poco saliente, suberecto a erecto, foramen

mesotírido. Pequeñas placas dentales en la valva ventral, tubo peduncular bien desarrollado. Placas crurales generalmente bien definidas hacia delante, en la valva dorsal.

**Diagnosis:** *Meganteris* with transverse, non carinate shell, greatest width posterior to midlength, thick ( $g/L=0,49$ ); small, suberect to erect ventral beak, mesothyrid foramen. Small dental plates in the ventral valve, well-developed pedicle tube. Usually anteriorly well-defined crural plates, in the dorsal valve.

**Descripción:** Concha de gran tamaño (máxima longitud cercana a 70 mm; promedio: 40,3 mm para 35 medidas) (Figs. 25-26, Tab. 2), endopuntuada (endopuntos menudos y numerosos, cuyo número aumenta hacia la comisura anterior y dispuestos al tresbolillo, entre 100 y más de 200 puntos/mm<sup>2</sup>, medidos en dos sectores a lo largo del eje medio en el ejemplar DPO 42366), astrófica, submegatírida, de contorno subcircular, más ancha que larga (promedio  $a/L=1,04$ , para 34 medidas) (Tab. 2), con la máxima anchura algo por detrás de la mitad de la longitud, biconvexa a débilmente ventribiconvexa, bastante gruesa (promedio  $g/L=0,49$ , para 32 medidas) (Fig. 21, Tab. 2), con el máximo grosor en la mitad posterior de la longitud, sin carenas. Bordes cortantes y rectos. Comisura anterior rectimarginada. Superficie de la concha lisa, salvo por la presencia de líneas de crecimiento, débiles y numerosas, frecuentemente erosionadas en el material disponible. Gancho ventral pequeño, poco prominente, suberecto a erecto, parcialmente truncado por un foramen circular, menudo, mesotírido, limitado basalmente por un deltidio convexo, corto y grueso. Gancho dorsal oculto bajo el deltidio. Área cardinal baja y extensa, limitada por rebordes umbonales subangulosos. Región posterior de ambas valvas fuertemente engrosada por material conchífero, en especial la de la valva dorsal (Fig. 27). Dientes cardinales cirtomatodontos, masivos y subtrapezoidales, soportados por cortas placas dentales, separados del área cardinal por depresiones pre-dentales que alojan los rebordes externos de las cavidades dentales de la otra valva, formando una articulación complementaria (Fig. 23). En la región apical de la valva ventral se desarrolla un tubo conchífero (tubo peduncular) relativamente largo, encajado entre los lóbulos de la apófisis cardinal de la valva dorsal, que se adosa a



**Figura 22.** Esquema de los campos musculares de *Meganteris* cf. *ovata* Maurer, 1879. Inspirado en el ejemplar DPO 42366 (molde interno, preparado al temple), de La Vid (León), Emsiense inferior. Arriba: campo muscular ventral; Abajo: Campo muscular dorsal. *aa*: campo del aductor anterior; *ad*: aductor ventral; *adj*: adjustor ventral; *ap*: campo del aductor posterior; *clac*: cavidad lateral para alojar el lóbulo de la apófisis cardinal; *cu*: cámara umbonal; *did*: diductor; *m*: miofragma; *pc*: placa crural; *pd*: placa dental; *plc*: plataforma cardinal; *pm*: tubo peduncular medio; *rl*: reborde lateral. Trazos discontinuos: huellas de vasos del angioglifo.

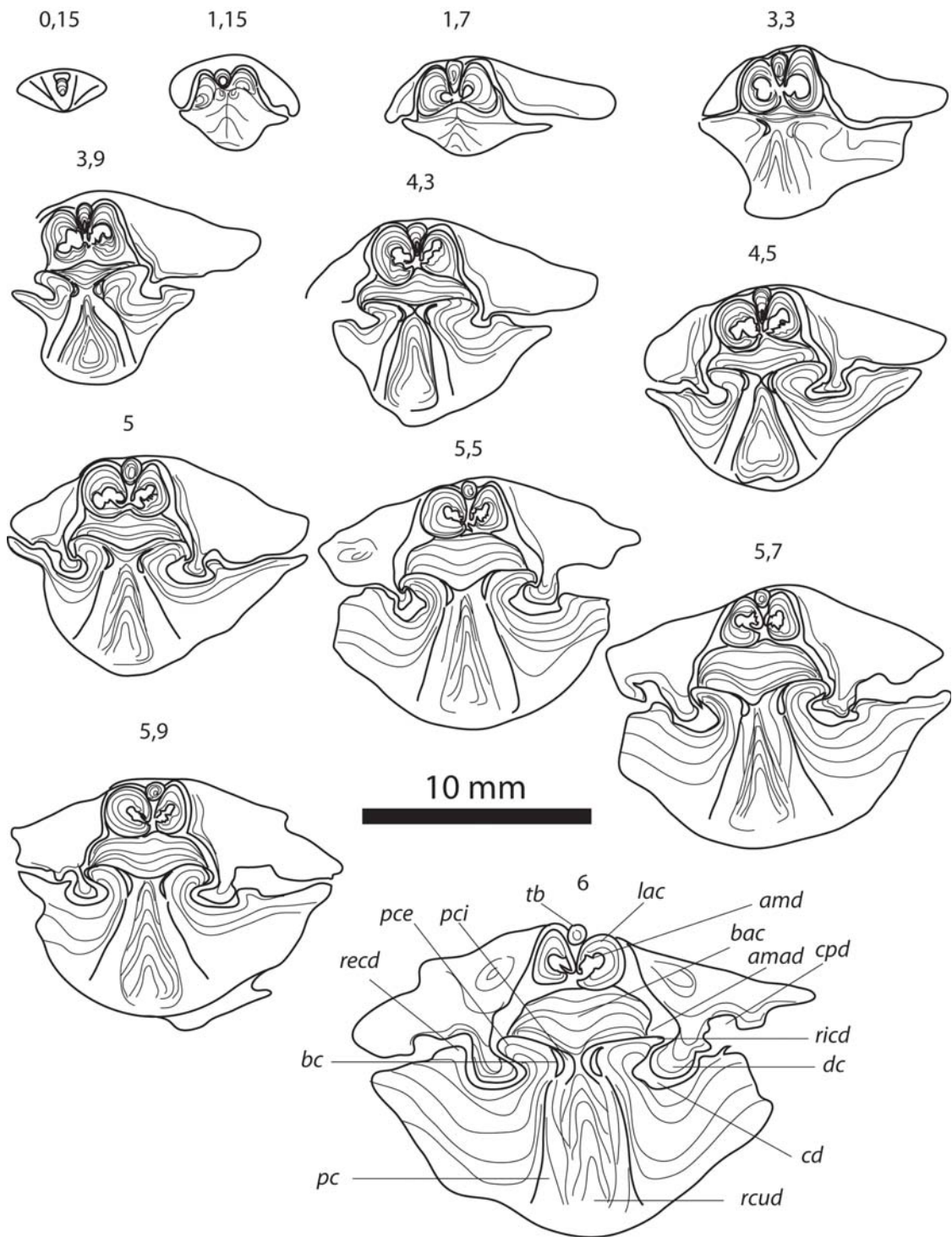
la cara interna del deltidio y comunica la abertura peduncular con el interior de la cámara umbonal ventral (Figs. 23-24). La cámara umbonal es amplia y presenta débiles depresiones posterolaterales para encajar los lóbulos de la apófisis cardinal y una

extensa depresión media para el peduncular medio (Fig. 22). Campo muscular principal subtrapezoidal, más largo que ancho, alcanzando la mitad de la longitud; el campo se inicia en el margen anterior de la cámara umbonal, está bien definido en la porción

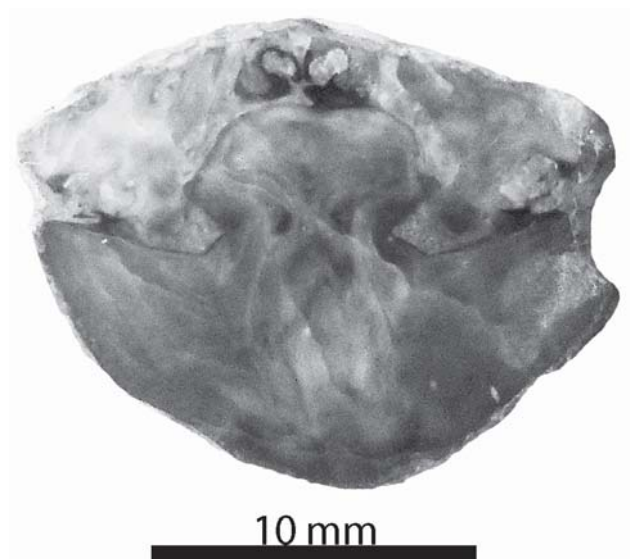
**Tabla 2.** Medidas en mm de algunos ejemplares de *Meganteris* cf. *ovata* Maurer, 1879. L, a, g: Longitud, anchura y grosor. Entreparéntesis: medida aproximada en ejemplares algo dañados

DPO	L	a	g	a/L	g/L	Procedencia
42307	34,2	37,6	16,3	1,10	0,48	Adrados
42308	34,1	32,9	13,8	0,96	0,40	Adrados
42309	31,2	31,9	14,1	1,02	0,45	Adrados
42310	26,2	29,6	14,3	1,13	0,54	Adrados
42311	27,6	29,8	13,6	1,08	0,49	Adrados
42312	29,6	31,4	13,2	1,06	0,44	Adrados
42313	28	—	15,9	—	0,57	Adrados
42320	55	54	28,8	0,98	0,52	La Cubilla
42321	68,3	79,5	—	1,16	—	La Cubilla
42323	59,5	(62,6)	—	(1,05)	—	Villamarcel
42324	(40,9)	47,3	16,5	(1,16)	(0,40)	Villamarcel
42330	50,2	47,6	23,8	0,95	0,47	Caldas de Luna
42337	47,8	44,8	23,8	0,94	0,50	La Vid
42350	51	50	23	0,98	0,45	Villayandre
42352	64,5	67,7	34,6	1,05	0,54	La Vid
42354	49	46	21,4	0,94	0,44	La Vid
42355	52,2	(52,5)	25,9	(1)	0,50	La Vid
42356	45,3	48,1	25,2	1,06	0,56	La Vid
42357	41,6	46,9	26,7	1,13	0,64	La Vid
42358	42,7	46,6	25,2	1,09	0,59	La Vid
42360	44,9	(45)	26,1	(1)	0,58	La Vid
42361	40,5	44,2	22,2	1,09	0,55	La Vid
42362	41,1	(45)	19,4	(1,09)	0,47	La Vid
42363	38,6	40,4	22,8	1,05	0,59	La Vid
42364	41,4	(42,3)	20,5	(1,02)	0,49	La Vid
42367	32,3	(40)	17,9	(1,24)	0,55	La Vid
42369	35,5	(37,7)	13	(1,06)	0,37	La Vid
42370	30,5	32,5	12,7	1,06	0,42	La Vid
42372	29,4	30,2	10	1,03	0,34	La Vid
42373	47,6	46,7	26,4	0,98	0,55	La Vid
42376	21	(21)	—	1	—	La Vid
42388	51,1	(56)	24,6	(1,09)	0,48	Caldas de Luna
42391	34,1	31,2	18,7	0,91	0,55	Caldas de Luna
42392	25,7	(27,5)	12,1	(1,07)	0,47	Caldas de Luna
42400	17,2	17,1	6,1	0,99	0,35	Caldas de Luna
<b>MEDIAS</b>	<b>40,3</b>	<b>42,5</b>	<b>19,6</b>	<b>1,04</b>	<b>0,49</b>	





**Figura 23.** *Meganteris cf. ovata*, Maurer, 1879. DPO 42322, La Cubilla. Secciones seriadas en el plano perpendicular al de simetría y al comisural a partir del extremo posterior de la valva ventral, a través del cuerpo principal de la plataforma cardinal. Distancias en mm al ápice de la valva ventral. **amad:** asentamiento músculos ajustadores dorsales; **amd:** asentamiento músculo diductor; **bac:** base de la apófisis cardinal; **bc:** base crural; **cd:** cavidad dental; **cpd:** cavidad pre-dental; **dc:** diente cardinal; **lac:** lóbulo tubular de la apófisis cardinal; **pc:** placa crural; **pce:** placa cardinal externa; **pci:** placa cardinal interna; **rcud:** relleno de la cavidad umbonal dorsal; **recd:** reborde externo de la cavidad dental; **ricd:** reborde interno de la cavidad dental (=extremo de la placa cardinal externa); **tb:** tubo peduncular.

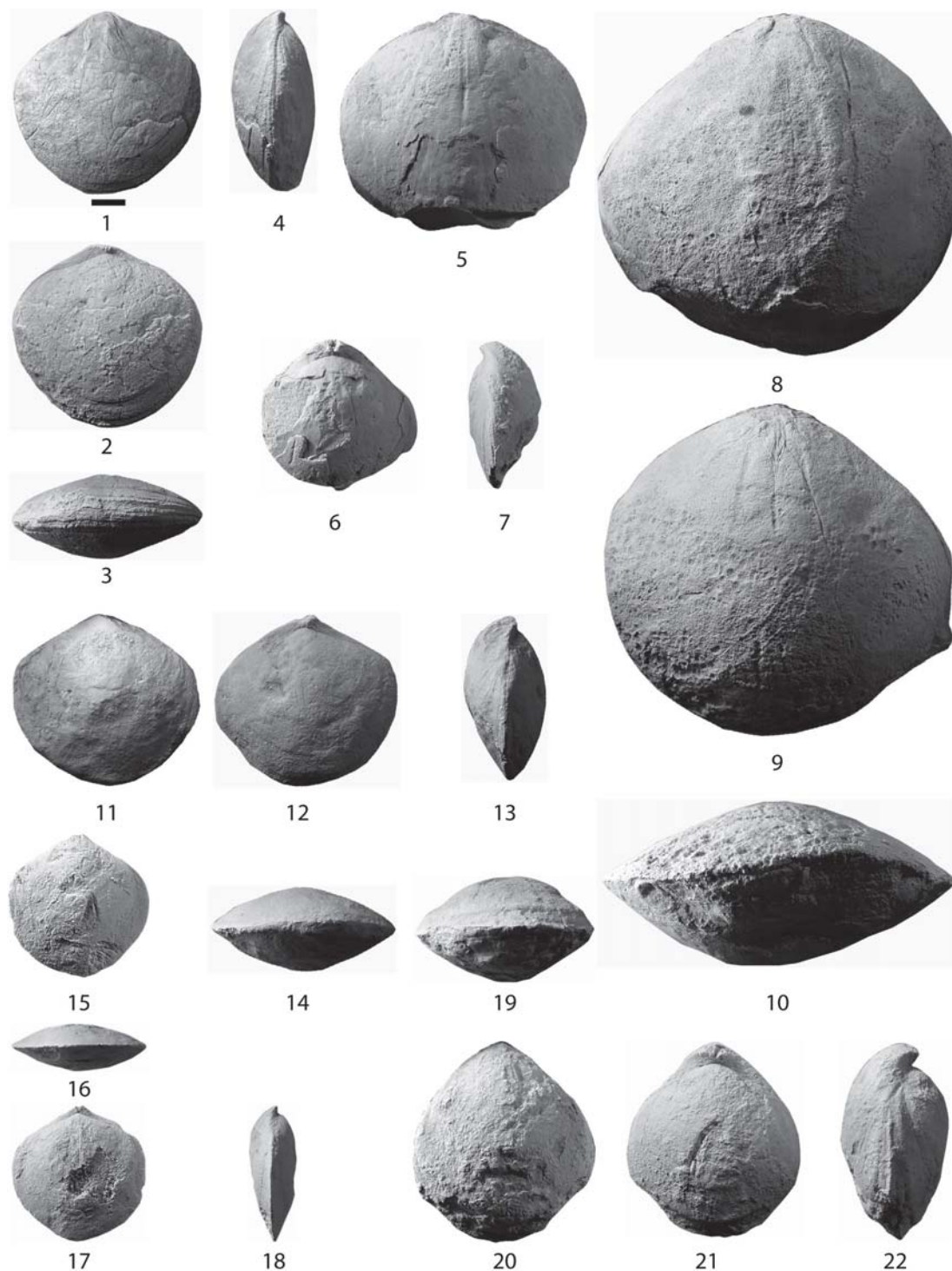


**Figura 24.** Foto de la sección de *Meganteris* cf. *ovata* Maurer, 1879, DPO 42322, a 6 mm del ápice de la valva ventral (ver Fig. 23), mostrando la compleja estructura de la concha a la altura de la articulación de las valvas.

engrosada de la valva y mucho menos hacia delante, bisecado por un miofragma muy débil; campo de los aductores ligeramente en relieve, largo, estrecho, lanceolado, limitado lateralmente por las huellas de los diductores, reniformes y mucho más extensas; los márgenes posterolaterales del campo de los diductores están ocupados por débiles depresiones sigmoidales y estrechas de los ajustores ventrales; el campo principal está limitado por elevaciones laterales poco desarrolladas (Figs. 22, 27). Superficie interna de la valva surcada por numerosas huellas de vasos circulatorios, entre las que destacan los medios, los dentales y los del gonoglifo. Valva dorsal con plataforma cardinal totalmente similar a la de *Meganteris archiaci*, con placas crurales que se evidencian hacia delante incluso en los ejemplares adultos (Figs. 23, 27). Los lóbulos de la apófisis cardinal, están muy bien desarrolladas y son tubulares a prismáticos (Figs. 23-24, 27). Cavidades dentales similares a las de *Meganteris archiaci*, con rebordes internos y externos algo volados sobre la cavidad dental en los ejemplares articulados, aunque los correspondientes voladizos se rompen siempre al disociarse las valvas (Figs. 23-24). En el fondo de la hendidura anterior de la plataforma cardinal, nace una estructura subtriangular en relieve de la que se destaca un miofragma dorsal bien definido y anguloso. Campo muscular dorsal, subtriangular, más largo que ancho, alcanzando la mitad de la longitud, con dos pares de huellas aductorales, el posterior más largo que al anterior, sepa-

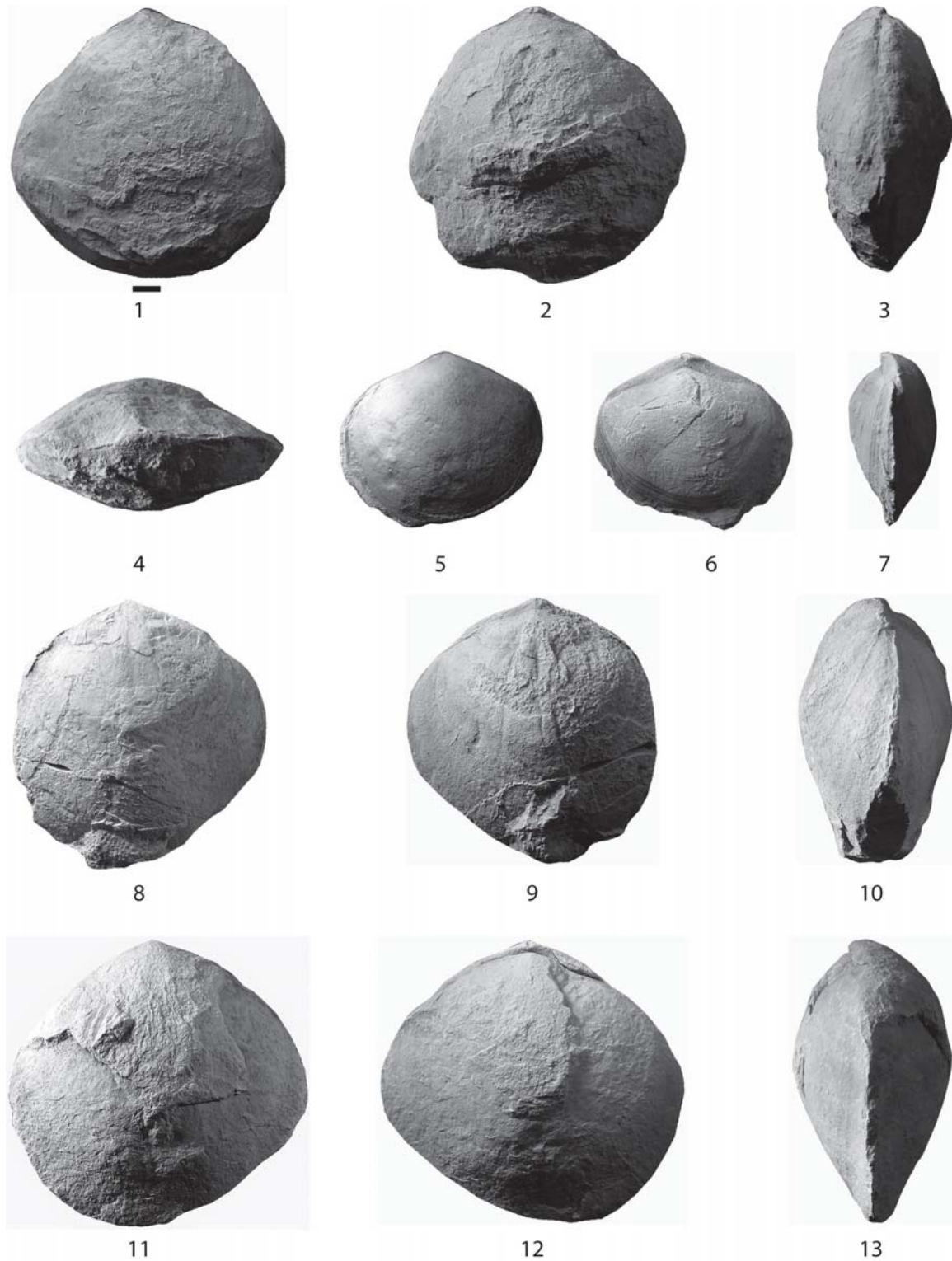
rados por débiles elevaciones curvadas anterolateralmente; el campo está limitado lateralmente por elevaciones redondeadas y largas que forman, junto con el miofragma, la conocida estructura en forma de tridente, al que se han referido repetidamente los autores que se ocuparon del género *Meganteris* (Figs. 22, 27). Entre las elevaciones laterales y el campo muscular surgen hacia delante robustos troncos vasculares y también lo hacen en la región anteromedial del campo.

**Discusión:** *Meganteris* cf. *ovata*, comprende las poblaciones cantábricas más antiguas de *Meganteris*, del Praguense superior a la base del Emsiense superior. Los autores que se ocuparon del estudio de la Cordillera Cantábrica, incluido el presente autor, asignaron dichas poblaciones a *Meganteris archiaci*, debido a las evidentes semejanzas externas e internas. Sin embargo, la especie de Verneuil es mucho más delgada, discoide, generalmente algo alargada, de contorno subelíptico a subpentagonal, con la máxima anchura por delante de la mitad de la longitud; tiene la valva ventral provista de carena media, más o menos marcada, y gancho ventral menos curvado, inclinado a subrecto, con foramen submesotírido. La amplia variabilidad de la mayor parte de dichos caracteres en las especies conocidas de *Meganteris* nos hace mantener una marca de incertidumbre respecto a la entidad específica del material que se discute, en tanto no se revisen muchas de ellas, en particular, *M. ovata* Maurer, 1879.



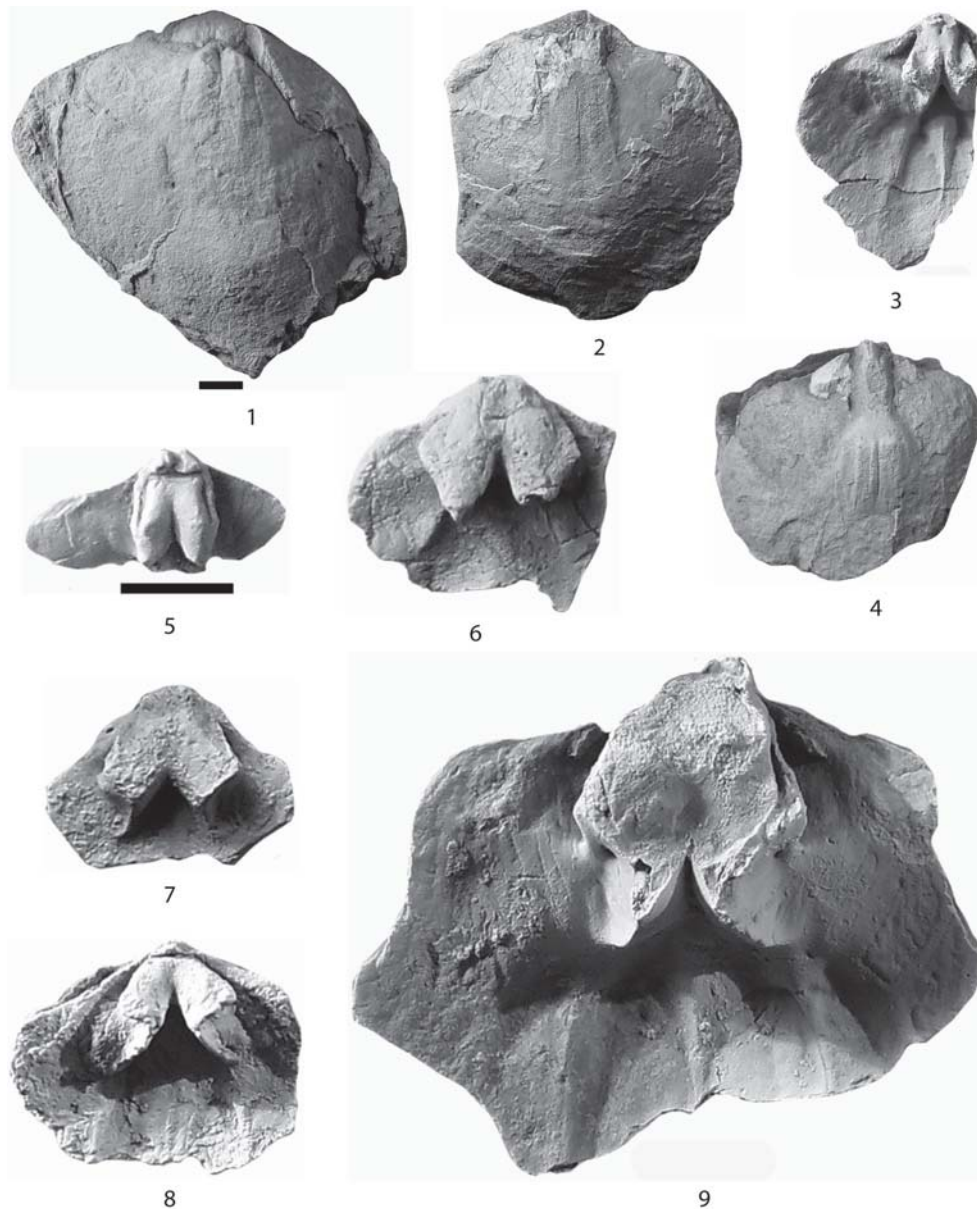
**Figura 25.** *Meganteris cf. ovata* Maurer, 1879. 1-4. DPO 42309: Vistas ventral, dorsal, anterior y lateral. Adrados (Boñar, León), Grupo La Vid, parte baja de la Fm. La Pedrosa, yac. I-63, Emsiense inferior. 5. DPO 42361: Molde interno ventral, mostrando campo muscular. Carretera de La Vid a Vegacervera, Grupo La Vid, Fm. La Pedrosa, nivel LV-21 a 24. Emsiense inferior. 6-7. DPO 42392: Vistas dorsal y lateral. Caldas de Luna (León), Grupo La Vid, Fm. La Pedrosa, nivel M-CAL 3 y 3/4. Base del Emsiense superior. 8-10. DPO 42352: Vistas ventral, dorsal y anterior de un ejemplar desconchado, mostrando campos musculares desgastados. Carretera de La Vid a Vegacervera, Grupo La Vid, Fm. La Pedrosa, nivel LV-21 a 24. Emsiense inferior. 11-14. DPO 42311: Vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. Adrados (Boñar, León), Grupo La Vid, parte baja de la Fm. La Pedrosa, yac. I-63, Emsiense inferior. 15-18. DPO 42400: Vistas ventral, anterior, dorsal y lateral. Caldas de Luna (León), Grupo La Vid, Fm. La Pedrosa, nivel M-CAL 3 y 3/4. Base del Emsiense superior. 19-22. DPO 42391: Vistas anterior, ventral, dorsal y lateral. Idem. Barra de escala: 5 mm.





**Figura 26.** *Meganteris* cf. *ovata* Maurer, 1879. 1-4. DPO 42320: Vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. Puerto de La Cubilla (límite de las provincias de Asturias y León), Grupo Rañeces, nivel GA-175, Praguense superior o Emsiense inferior. 5-7. DPO 42307: Vistas ventral, dorsal y lateral. Adrados (Boñar, León), Grupo La Vid, parte baja de la Fm. La Pedrosa, yac. I-63, Emsiense inferior. 8-10. DPO 42373: Vistas ventral, dorsal y lateral de un ejemplar desconchado, mostrando parcialmente los campos musculares. Carretera de La Vid a Vegacervera, Grupo La Vid, Fm. La Pedrosa, nivel M-LV 25, Emsiense inferior. 11-13. DPO 42356: Vistas ventral, dorsal y lateral. Idem., nivel M-LV 21 a 24, Emsiense inferior. Barra de escala: 5 mm.





**Figura 27.** *Meganteris* cf. *ovata* Maurer, 1879. 1. DPO 42381: Vista ventral de un ejemplar desconchado al temple mostrando parcialmente el campo muscular. Carretera de La Vid a Vegacervera (Pola de Gordón, León), Grupo La Vid, Fm. La Pedrosa, nivel LV-26. Emsiense inferior. 2. DPO 42369: Vista ventral de un ejemplar desconchado al temple mostrando parcialmente el campo muscular. Idem., nivel LV 21 a 24. Emsiense inferior. 3. DPO 42394: Valva dorsal fragmentaria mostrando la plataforma cardinal, con los lóbulos apicales de la apófisis cardinal dañados y parte del campo muscular de los aductores. Caldas de Luna (León), Grupo La Vid, Fm. La Pedrosa, nivel M-CAL-3 a 3/4. Base del Emsiense superior. 4. DPO 42382: Molde interno ventral parcial, obtenido al temple, mostrando el campo muscular. Carretera de La Vid a Vegacervera (Pola de Gordón, León), Grupo La Vid, Fm. La Pedrosa, nivel LV-26. Emsiense Inferior. 5. DPO 42341: Fragmento de valva dorsal mostrando la plataforma cardinal. Caldas de Luna (León), Grupo La Vid, Fm. La Pedrosa, nivel M-CAL-1. Praguense superior? o Emsiense inferior. 6. DPO 42405: Fragmento de valva dorsal con los lóbulos apicales de la apófisis cardinal rotos. Carretera de La Vid a Vegacervera (Pola de Gordón, León), Grupo La Vid, Fm. La Pedrosa, nivel LV-29 A-C. Base del Emsiense superior. 7. DPO 42385: Fragmento de valva dorsal con los lóbulos apicales de la apófisis cardinal rotos. Villayandre (Crémenes, León), Arroyo de El Vallecillo, Grupo La Vid, Fm. La Pedrosa, nivel VI-45/46. Parte baja del Emsiense superior. 8. DPO 42401: Fragmento de valva dorsal con los lóbulos apicales de la apófisis cardinal dañados, mostrando placas crurales bien desarrolladas. Caldas de Luna (León), Grupo La Vid, Fm. La Pedrosa, nivel M-CAL-3 a 3/4. Base del Emsiense superior. 9. DPO 42393: Valva dorsal fragmentaria mostrando la plataforma cardinal con los lóbulos apicales de la apófisis cardinal rotos y placas crurales bien desarrolladas. Idem. Barras de escala: 10 mm, la pequeña para las figuras 1-4, y la grande para las figuras 5-9.

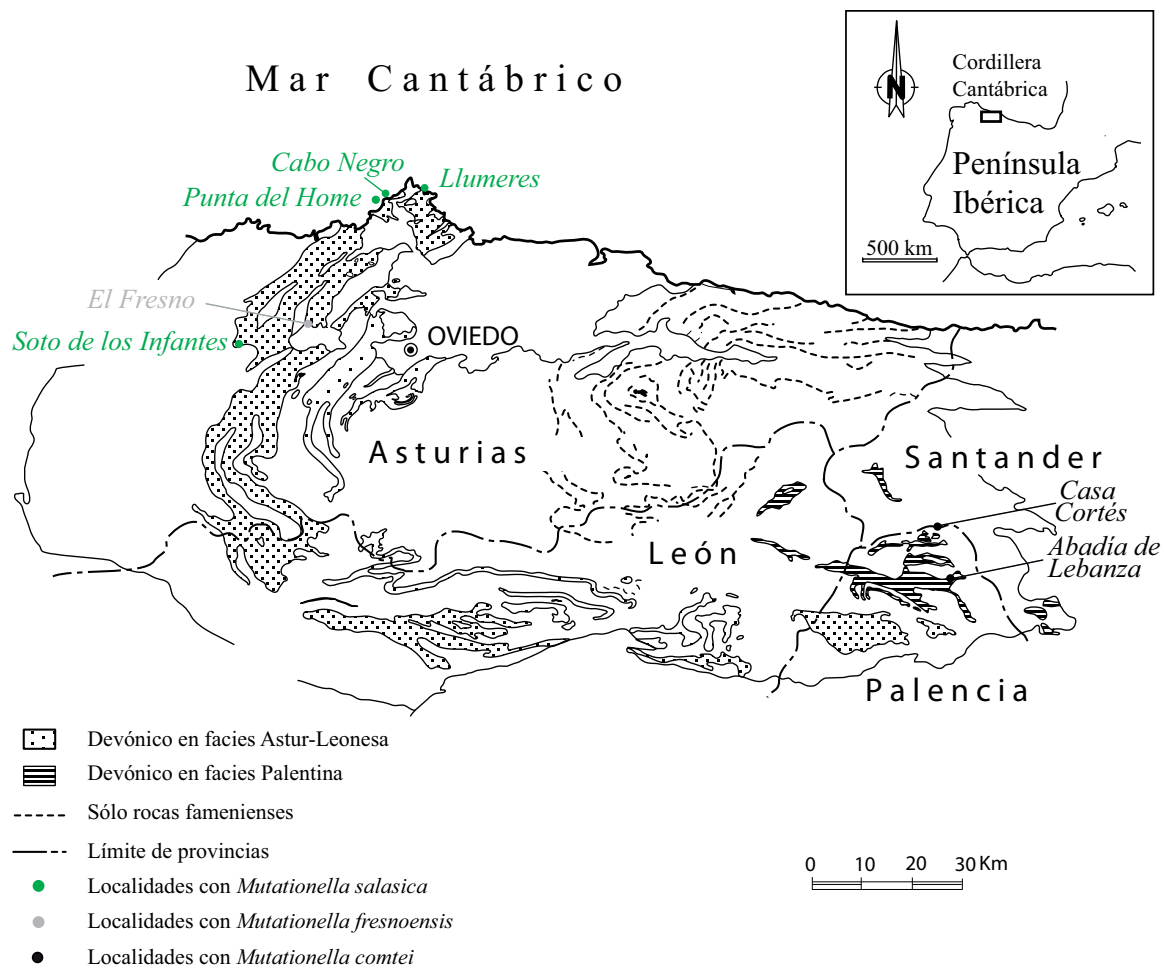


Figura 28. Localidades con especies de *Mutationella* en La Cordillera Cantábrica.

**Subfamilia** Mutationellinae Cloud, 1942

Género *Mutationella* Kozłowski, 1929

*Mutationella salasica* García-Alcalde, 2011a

Figs. 1-2, 28, 29.1-4, Tab. 3

v.1990a *Mutationella barroisi*; García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*), Fig. 2.

v.1990 *Mutationella barroisi*; García-Alcalde (en Truyols *et al.*), Fig. 1.

v.1995b *Mutationella barroisi*; García-Alcalde, Fig. 6.

v.1996 *Mutationella barroisi*; García-Alcalde, Fig. 2.

v\*2011a *Mutationella salasica* n. sp; García-Alcalde, p. 38, Figs. 1, 7, 14-20.

**Material y yacimientos, localidad y estrato típicos, descripción y discusión:** Ver García-Alcalde, 2011a, p.38.

**Diagnosis:** *Mutationella* de pequeño tamaño, prácticamente equidimensional, ventribiconvexa, muy baja, de contorno subtriangular a ovalado, ornada por costillas radiales, rectas, simples y numerosas (en torno a 33) comenzando en el mismo ápice de las valvas; placas deltoidales discretas; placas dentales bastante largas y curvadas; campos musculares poco marcados; endopuntuación irregular, algo más densa en los espacios intercostales que en las costillas.

**Diagnosis:** *Small-sized Mutationella, nearly equidimensional, ventribiconvex, very low, subtriangular to ovate outline, ornate by ca. 33 fine, rounded, right, radial, simple ribs beginning at the valve apexes; deltoidal plates discrete; dental plates relatively long, curved; faint muscle fields; endopunctae irregularly distributed, less dense on the ribs than on the interspaces.*

**Tabla 3.** Medidas en mm de algunos ejemplares de *Mutationella salasica* García-Alcalde, 2011a. L, a, g: Longitud, anchura y grosor.  $\alpha$ : ángulo apical (en grados); Nc: número de costillas.

DPO	L	a	g	a/L	g/L	$\alpha$	Nc
Holotipo 127970	8,06	8,03	4,24	0,99	0,53	95	40
Paratipo 127971	7,82	7,66	4,48	0,98	0,57	—	32
Paratipo 127972	7,97	8,12	4,21	1,02	0,53	94	35
Paratipo 127973	7,03	7,11	3,80	1,01	0,54	—	38
Paratipo 127974	6,57	6,89	2,80	1,05	0,43	96	31
Paratipo 127975	6,70	7,03	3,54	1,05	0,53	—	35
Paratipo 127976	6	5,64	2,80	0,94	0,47	86	26
Paratipo 127977	6	5,65	3,33	0,94	0,55	—	31
Paratipo 127978	5,64	5,56	2,60	0,98	0,46	77	30
Paratipo 127979	5,58	5,59	2,60	1	0,46	90	27
Paratipo 127980	5,12	4,72	2,37	0,92	0,46	—	33
Paratipo 127981	4,16	3,90	1,83	0,94	0,44	—	28
Paratipo 127982	4,07	4,42	1,80	1,08	0,44	89	30
Paratipo 127983	4,10	4,40	2	1,07	0,49	—	26
Paratipo 127984	4,80	4	2,20	0,83	0,46	82	29
Paratipo 127985	3,70	3,60	1,80	0,97	0,49	—	26
Paratipo 127986	3,48	3,70	2,20	1,06	0,63	88	30
Paratipo 127987	3,54	3,43	1,96	0,97	0,55	97	32
Paratipo 127988	2,66	2,55	1,26	0,96	0,47	97	31
128035	8,70	9,10	4,70	1,04	0,54	—	38
128034	7,80	7,70	3,70	0,99	0,47	—	40
128037	6,20	7,20	3,10	1,16	0,50	—	33
<b>MEDIAS</b>	<b>5,7</b>	<b>5,7</b>	<b>2,9</b>	<b>1</b>	<b>0,5</b>	<b>90°</b>	<b>33</b>

*Mutationella comtei* García-Alcalde, 2011a

Fig. 1-2, 28, 29.7-10, Tab. 4

v.1988 *Mutationella barroisi*; García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*), Fig. 3.

v.1990a *Mutationella barroisi*; García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*), Fig. 1.

?2002a *Mutationella barroisi* (Asselberghs 1930); García-López *et al.*, Fig. 3

v.2008a *Mutationella* sp; García-Alcalde, p. 28.

v\*2011a *Mutationella comtei* n. sp; García-Alcalde, p. 29, Figs. 1-6.

**Material y yacimientos, localidad y estrato típicos, descripción y discusión:** Ver García-Alcalde, 2011a, p. 29.

**Diagnosis:** *Mutationella* de pequeño tamaño, algo más larga que ancha, ventribiconvexa, muy baja,

de contorno ovalado, ornada por costillas radiales rectas, simples y relativamente numerosas (en torno a 20); placas deltidiales discretas; placas dentales cortas, curvadas; valvas tendiendo a desarrollar una depresión anteromedial, casi imperceptible; comisura anterior rectimarginada y crenulada; endopuntación irregular, algo más densa en los espacios intercostales que en las costillas. Caracteres internos desconocidos.

**Diagnosis:** *Mutationella* of small size, a little longer than wide, markedly ventribiconvex, very low, ovate outline, ornate by ca. 20 fine, rounded, right, radial, simple ribs; deltidial plates discrete; dental plates short, curved; valves developing very faint anteromedian depressions; anterior commissure rectimarginate; endopunctae irregularly distributed, less dense on the ribs than on the interspaces.

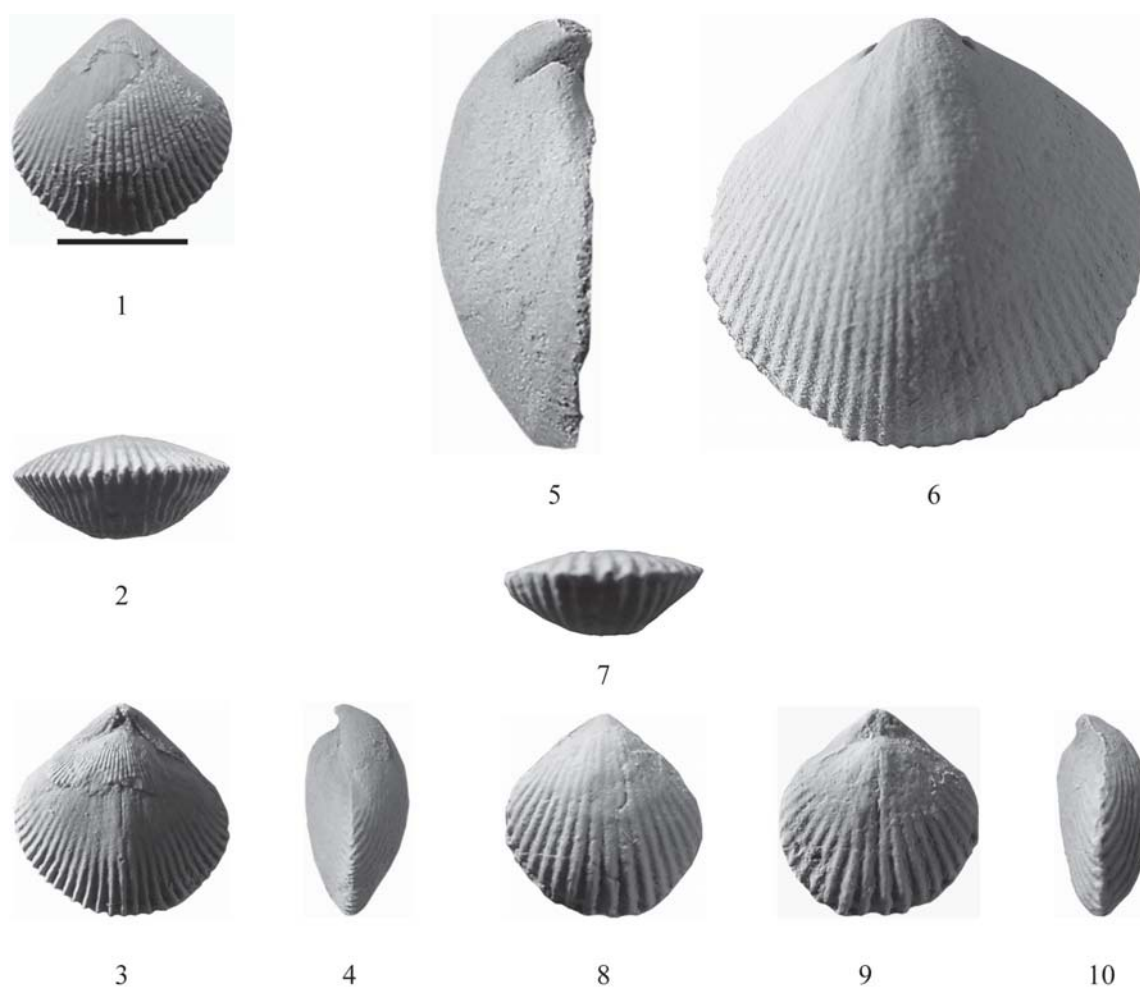
**Tabla 4.** Medidas en mm de algunos ejemplares de *Mutationella comtei* García-Alcalde, 2011a. L, a, g: Longitud, anchura y grosor.  $\alpha$  ángulo apical (en grados); Nc: número de costillas.

DPO	L	a	g	a/L	g/L	$\alpha$	Nc
Holotipo 128198	7,5	7,2	3,3	0,95	0,43	100	20-22
Paratipo 128199	8	7,6	—	0,95	—	—	23-24
Paratipo 128201	6,2	5,7	2,5	0,93	0,41	87	24-25
Paratipo 128202	5,5	5	2,6	0,92	0,47	102	19-20
Paratipo 128203	—	—	—	—	—	—	21
128204	8	8,4	3,7	1,04	0,46	—	20-21
128205	8,3	8,2	3,1	0,99	0,37	—	17-18
128208	9	9	—	1	—	—	17-18
128209	—	—	—	—	—	—	19-20
<b>MEDIAS</b>	<b>7,5</b>	<b>7,3</b>	<b>3</b>	<b>0,97</b>	<b>0,43</b>	<b>96°</b>	<b>20-21</b>

**Tabla 5.** Medidas en mm. de algunos ejemplares de *Mutationella fresnoensis* García-Alcalde, 2011 a. L, a: Longitud y anchura.  $\alpha$ : ángulo apical (en grados); Nc: número de costillas.

DPO	L	a	a/L	$\alpha$	Nc
Holotipo 128155	15,1	15,2	1,01	120	53
Paratipo 128124	17,9	15,6	0,87	100	56
Paratipo 128125	16,3	18,6	1,14	—	56
Paratipo 128126 <sup>a</sup>	16	16,5	1,03	—	62
Paratipo 128127	11,1	13	1,17	—	52
Paratipo 128129	16,2	15,6	0,96	122	52
Paratipo 128131	16,1	15,9	0,99	115	62
Paratipo 128134	16,9	16,3	0,96	—	56
Paratipo 128135	14,8	13,4	0,90	—	—
Paratipo 128136	12,5	12,6	1,01	—	46
Paratipo 128137	14	12,1	0,86	—	56
Paratipo 128139	16,3	14,3	0,88	108	48
Paratipo 128141	17,6	19,1	1,08	124	55
Paratipo 128145 <sup>a</sup>	11,4	13,9	1,22	—	45
Paratipo 128148	13	12,3	0,95	—	53
Paratipo 128152	16,1	16,5	1,02	—	60
Paratipo 128154	17,5	14,8	0,80	120	54
Paratipo 128156	18	15,7	0,87	—	56
Paratipo 128164	12,7	11	0,87	—	44
Paratipo 128167	16,3	16,4	1,01	123	53
Paratipo 128170	18,4	18,6	1,02	—	52
Paratipo 128171	16	17,6	1,10	118	50
Paratipo 128176	14,2	15,2	1,07	118	56
Paratipo 128191	12	12,1	1,01	—	—
<b>MEDIAS</b>	<b>15,3</b>	<b>15,1</b>	<b>0,96</b>	<b>117°</b>	<b>53</b>





**Figura 29.** 1-4: *Mutationella salasica* García-Alcalde, 2011, Holotipo DPO 127970, vistas ventral, anterior, dorsal y lateral. 5-6: *Mutationella fresnoensis* García-Alcalde, 2011, Holotipo DPO 128155, vistas lateral y ventral de un molde interno ventral. 7-10: *Mutationella comtei* García-Alcalde, 2011, Holotipo DPO 128198, vistas anterior, ventral, dorsal y lateral. Barra de escala: 5 mm.

*Mutationella fresnoensis* García-Alcalde, 2011a  
Figs. 1-2, 28, 29.5-6, Tab. 5

v\*2011a *Mutationella fresnoensis* n. sp; García-Alcalde, p. 33, Figs. 1, 7-13.

**Material y yacimientos, localidad y estrato típicos, descripción y discusión:** Ver García-Alcalde, 2011a, p.33.

**Diagnosis:** *Mutationella* de tamaño grande, de contorno subcircular, equidimensional, ventribiconvexa, ornada por costillas numerosas (entre 44 y 64) generalmente simples, rara vez con intercalaciones, que se reflejan en el interior de la concha, salvo en la

región umbonal. Campos musculares poco marcados, el dorsal con un fino miofragma que nace en el borde de la plataforma cardinal y separa las huellas aductorales. Placas cardinales discretas, sin banda conectiva media, generalmente libres pero, en ocasiones, soportadas por placas crurales incipientes.

**Diagnosis:** *Mutationella* great sized, sub-circular in outline, equidimensional, ventri-biconvex, ornamented by numerous (44 to 66), very fine, radial ribs, usually simple, but sometimes with intercalary elements. Interior crenulated by the ribs except in the umbonal region. Faint muscle fields, the dorsal one bisected by a very fine myophragm. Cardinal plates discrete, usually free but sometimes supported by incipient, short crural plates.

Género *Xana* García-Alcalde, 1972

**Diagnosis** (enmendada): Conchas endopuntuadas (regularmente, al tresbolillo), pequeñas, de contorno romboidal, más anchas que largas, con valva dorsal fuertemente surcada. Superficie de ambas valvas cubierta de costillas simples; región media diferenciada con costillas de tamaño diferente a las de los flancos, normalmente 2-3, más gruesas, en la valva ventral y 1-2, más delgadas, en la dorsal, en el fondo del surco medio. Lamelas de crecimiento fuertes, imbricantes. Foramen mesotírido bastante grande, placas deltidiales conjuntas. Dientes fuertes, denticulados. Placas dentales gruesas, cortas, subparalelas. Plataforma cardinal perforada apicalmente, apoyada, a veces, en placas crurales cortas; placas cardinales internas formando un conectivo en forma de tejado, alto y agudo. Braquidio básicamente centroneliforme, con ramas descendentes espinosas unidas a una lámina vertical que suele bifurcarse anteroventralmente en dos cortas bandas recurvadas.

**Diagnosis (emended):** *Shell small, transversely rhomboidal, ventribiconvex, strongly sulcate, evenly endopunctate. Surface of both valves covered by simple ribs; median shell region differentiated; usually 2-3 median ribs in the ventral valve, higher and thicker than the others, and 1-2, thinner median ribs in the dorsal sulcus. Growth lamellae strong, imbricate. Relatively large, mesothyrid foramen, limited by a complete deltidium. Strong, denticulate cardinal teeth. Short, thick, sub-parallel dental plates. Usually free, foraminant cardinal plate, sometimes supported by short, incipient crural plates; internal cardinal plates united forming a tectiform, high, sharp connectivum. Loop basically centronelliform, with distally spinose descendent branches united to a vertical plate usually divided antero-ventrally in two short curved bands.*

**Discusión:** La diagnosis enmendada de *Xana* incluye la presencia ocasional de cortas placas crurales, embebidas en la concha secundaria que rellena las cavidades bajo la plataforma cardinal y la existencia de espinas desarrolladas en la parte distal de las ramas descendentes del braquidio, puestas de manifiesto en secciones seriadas de la especie-tipo, *X. bubo* y en *X. asturiana* n. sp.

Boucot & Wilson (1994: 1014) y Schemm-Gregory (2011), afirmaron que García-Alcalde (1972) había

incluido *Neopaulinella guerangeri* en *Xana*. La aserción se debe a una mala traducción del texto castellano. García-Alcalde (1972: 7) asignó tentativamente a dicho género sólo a *Centronella bergeroni* Oehlert, 1885, una especie menos surcada que *Xana bubo*, con braquidio centroneliforme provisto de ramas descendentes unidas a una lámina vertical, y aludió a la comparación que Oehlert (1885: 25) hacía (*non* García-Alcalde) entre los braquidios de *C. bergeroni* y *C. guerangeri*. Resulta curioso que esta imputación de Boucot y Wilson y Schemm-Gregory (*ops. cits.*) hace marcadamente contradictoria la asignación de los mismos autores, así como de Boucot & Racheboeuf (1987a), de *Centronella bergeroni* Oehlert y *Trigeria sarthacensis* Renaud, 1942 al género *Neopaulinella*, puesto que dichas especies están claramente surcadas.

*Xana* se diferencia fácilmente de *Neopaulinella* en la neta surcación de la valva dorsal, en el menor tamaño y número de costillas y en la presencia regular de líneas de crecimiento imbricantes. *Mutationella* tiene concha habitualmente indiferenciada, carente de surcación pronunciada, mayor número de costillas y campos musculares mucho menos desarrollados.

**Especies asignadas:** Además de la especie-tipo, *Xana bubo* García-Alcalde, 1972, del Praguense superior al techo del Emsiense inferior, pertenecen al género, *Xana tricostata* García-Alcalde, 1992, del Lochkoviense superior al Praguense inferior, *Xana asturiana* n. sp. del Emsiense superior, las formas francesas *Centronella bergeroni* Oehlert, 1885 y *Trigeria sarthacensis* Renaud, 1942 (probablemente sinónima de la anterior, como sugirieron Boucot & Racheboeuf, 1987a: 100), la del N de Mauritania, "*Trigeria*" sp. e. g. *guerangeri* Sougy, 1964, así como las alemanas *Trigeria* (?) *oehlerti* Drevermann, 1904 y *Rensselaeria carinatella* Fuchs, 1907.

### Origen y evolución de *Xana*

La concha neánica de *Xana* es algo más larga que ancha a equidimensional, ventribiconvexa y poco o nada diferenciada en su parte media (Fig. 36.8-15) y, en particular, la de la especie más antigua conocida, *X. tricostata* García-Alcalde, 1992, es muy redondeada (Fig. 40.12-15, 28-31). Estas características, junto con las internas: placas dentales desarrolladas, plataforma cardinal completa, perforada posterior-

mente y braquidio centroneliforme, de morfología variada, coinciden con las de mutationelinos primitivos, como el propio género *Mutationella*, donde se encuentra, muy probablemente, el origen de *Xana* (García-Alcalde, 2011a), quizás a partir de una forma próxima a *M. comtei* n. sp, con similar número de costillas y un principio de diferenciación media. La presencia ocasional de pequeñas placas crurales, advertida, al menos, en *Xana bubo* y en *X. asturiana* n. sp. (Figs. 32, 43), es un fenómeno que se registra ya en *Mutationella*, como pusieron en evidencia Boucot *et al.* (1963), con *M. parlinensis* y García-Alcalde (2011a) con *M. fresnoensis*.

La forma ancestral de *Xana* sería *X. tricostata* García-Alcalde, 1992, con 21-23 costillas y fórmula costal media 2/3 (77% de los ejemplares) y 3/4 (excepcionalmente 1/2 y 4/5), del Lochkoviense superior-Praguense inferior de toda la Cordillera Cantábrica, de la que derivaría, *X. bubo* García-Alcalde, 1972, con 12-14 costillas y fórmula costal media 1/2 (excepcionalmente 2/3 y 3/4), acantonada en la región leonesa, en el intervalo Praguense superior-base del Emsiense superior, de la cuál procedería, a su vez, *Xana asturiana* n. sp., con 16-18 costillas y fórmula costal media similar a la de *X. bubo*, en el Emsiense superior.

La transgresión del Siegeniense Medio, invocada por Carls & Valenzuela-Ríos (1998) y Schemm-Gregory (2008, 2011), facilitaría la dispersión en el dominio Reno-Herciniano de formas derivadas de *Xana tricostata*, como *X. bergeroni* (Oehlert, 1885) y *X. sarthacensis* (Renaud, 1942), en Francia, estrechamente emparentadas con *Xana bubo*, y *X. oehlerti* (Drevermann, 1904) y *Xana carinatella* (Fuchs, 1907), en Alemania, estrechamente emparentadas con *X. asturiana* n. sp.

Por otro lado, aunque la concha neánica de las especies de *Xana* carece de la surcación típica de los adultos, suele mostrar, cerca de la transición a la fase efébrica, un principio de diferenciación media, representada por dos costillas ventrales algo más desarrolladas que las otras con el espacio intermedio débilmente más ancho (Fig. 36.8-15). Este es, de hecho, el tipo de diferenciación que presentan las conchas adultas de *Neopaulinella* Özdikmen, 2008 (Boucot & Racheboeuf, 1987a). Y si a eso añadimos la gran semejanza general de las estructuras internas de *Xana* y *Neopaulinella* y la distribución geográfica y temporal de las especies primiti-

vas de ambos géneros, resulta plausible interpretar *Neopaulinella* como un sucesor directo de *Xana*, lo que concuerda con las observaciones de Boucot & Wilson (1994) y de Schemm-Gregory (2011), respecto al origen de dicho género a partir de alguna forma pequeña de mutationelinos. La transgresión del Siegeniense Medio, mencionada más arriba, permitiría la amplia distribución de las especies de *Neopaulinella* por el norte del paleocontinente Gondwana (Península Ibérica, Francia, N de África, Turquía, República Checa) y hacia Baltica, (Bélgica, Alemania, Inglaterra?).

*Xana bubo* García-Alcalde, 1972

Figs. 1-2, 30-36, Tab. 6

- v\*1972 *Xana bubo* García-Alcalde, n. sp; García-Alcalde, p. 7, Pl. 1, figs. 1-2.
- v.1995 a 66 *Xana bubo*; García-Alcalde, Fig. 6.
- v.1996 *Xana bubo*; García -Alcalde, Fig. 2
- v.1997 *Xana bubo*; García-Alcalde, p. 241.
- ? 1999 *Xana* cf. *bubo*; Pardo Alonso, p. 263, Fig. 2.
- v.2001b *Xana bubo*; García-Alcalde, Fig. 1.

**Material:** Trescientos treinta y un ejemplares incluidos:

- a) Ciento veintitrés pertenecientes al material original de la especie, relacionado en García-Alcalde (1972: 7)
- b) Ciento cincuenta y cinco, DPO 41482-41483, 128261-128413, (Tab. 6), del yacimiento I-103, en el antiguo camino de Colle a Vozmediano, base de la Formación La Pedrosa (Fig. 2), calizas bioclásticas con finos lechos pizarrosos intercalados, niveles 5 a 9, del Intervalo Faunístico 8, Biozona de *Pillettina collensis*, Emsiense Inferior, que representan los estadios previos al evento UZE (Evento Zlichoviense Superior).
- c) Cuarenta y un ejemplares topotípicos, DPO 41484-41524, de varios yacimientos de la Fm. La Pedrosa, en Adrados (León), Emsiense inferior.
- d) Ocho, DPO 41525-41532, de varios yacimientos del corte de la carretera La Vid a Vegacervera, de la Formación Pedrosa, Emsiense inferior.
- e) Cuatro, DPO 41533-41536, de la carretera de Barrios de Luna al Este del viaducto de Aralla, al borde del pantano del río Luna, nivel indeterminado.

**Tabla 6.** Medidas en mm de algunos ejemplares de *Xana bubo* García-Alcalde, 1972 (población de Colle). L, a, g: Longitud, anchura y grosor.  $\alpha$ : ángulo apical (en grados); Nc: número de costillas.

DPO	L	a	g	a/L	g/L	$\alpha$	Nc
128261	10	11,4	6	1,14	0,6		13
128262	9,8	11	6,2	1,12	0,63	105	15
128264	9,2	10,3	4,4	1,12	0,48	88	13
128266	8,7	10,3	5	1,18	0,57	108	13
128267	9	10,2	4,3	1,13	0,48	103	13
128270	9,2	9,5	4,3	1,03	0,47	94	13
128271	8,3	10,1	4,6	1,22	0,55	83	15
128272	8,6	8,8	5,3	1,02	0,62	75	13
128274	9,1	8,7	3,8	0,96	0,42	95	11
128275	8,9	9,4	4,6	1,06	0,52	98	16
128276	8,4	9,3	4,9	1,11	0,58	—	15
128277	8,5	9,4	3,6	1,1	0,42	94	15
128278	8,2	9,4	5	1,15	0,61	—	11
128279	8,6	9,7	5,1	1,13	0,59	—	15
128280	9,1	10	4,4	1,1	0,48	118	17
128282	8,4	8,9	4	1,06	0,48	79	15
128283	8,3	9	4,1	1,08	0,49	—	15
128284	8	8,9	3,9	1,11	0,49	—	17
128285	8,1	8,7	4,9	1,07	0,6	—	13
128286	7,4	9	4,5	1,22	0,61	—	13
128288	8,3	8,8	3,9	1,06	0,47	95	17
128289	8,5	8,7	3,8	1,02	0,45	94	13
128290	8	8,4	4,1	1,05	0,51	—	15
128291	7,7	8,5	3,8	1,1	0,49	82	15
128292	7,3	8,8	3,6	1,2	0,49	99	15
128293	7,5	8	4,6	1,07	0,61	106	15
128294	8	8,4	3	1,05	0,37	91	13
128295	7,4	7,8	4	1,05	0,54	101	17
128296	7,2	8,1	4,4	1,12	0,61	88	17
128297	6,9	7,9	3,3	1,14	0,48	—	15
128299	7,4	7,1	3,3	0,96	0,44	88	15
128300	6,3	6,4	3	1,01	0,48	95	15
128301	6,3	6	2,7	0,95	0,43	—	17
128302	6	5,6	2,8	0,93	0,47	—	15
128303	5,4	4,8	2,2	0,89	0,41	87	15
128304	4,8	4,9	2,8	1,02	0,58	—	17
128305	4,9	4,4	1,9	0,9	0,39	96	15
128306	4	4,5	2,3	1,12	0,57	—	15
128307	4,3	4,3	1,6	1	0,37	97	15
128308	4,2	3,6	1,7	0,86	0,4	73	15
128309	3,7	3,7	1,8	1	0,49	85	13
128310	3,7	3,2	1,7	0,86	0,46	83	13
128404	8,7	10,4	5,4	1,19	0,62	—	14
128405	10,7	13,3	6,3	1,24	0,59	108	17
128406	10	11,7	5,1	1,17	0,51	107	16
128408	11	12,4	5,9	1,13	0,54	101	19
128409	8,8	12,3	5,8	1,4	0,66	—	15
128410	8,2	8,5	4	1,04	0,49	93	14
128411	8,4	9,2	3,7	1,09	0,44	103	15
128413	7,6	7,7	3,8	1,01	0,5	—	—
<b>MEDIAS</b>	<b>7,7</b>	<b>8,4</b>	<b>4</b>	<b>1,07</b>	<b>0,51</b>	<b>95º</b>	<b>15</b>





Figura 30. Situación de los yacimientos con especies de *Xana* en la Cordillera Cantábrica.

**Nuevas observaciones:** Las conchas adultas de *X. bubo* muestran con mucha frecuencia 3-4 fuertes discontinuidades en el crecimiento (lamelas de crecimiento imbricantes) (Fig. 36.1), la primera de las cuales marca la frontera entre los estadios neánico y efébio. Dicha frontera se encuentra entre 1,4 y 3 mm (promedio: 2 mm, para 29 medidas) del ápice de la valva ventral en las conchas adultas. La región neánica de las conchas adultas y las conchas de menos de 4 mm de longitud están casi indiferenciadas, salvo por la presencia de un par de costillas medias en la valva ventral, ligeramente más robustas que las otras, y corresponden a individuos ventribiconvexos, algo más largos que anchos a equidimensionales, longitudinalmente ovalados, con gancho ventral prominente, inclinado a débilmente subrecto y ángulo apical agudo (Fig. 36.8-15). En el inicio de la fase efébio, las dos costillas medias ventrales descuelan sobre las otras mientras la costilla media dorsal es más débil y ocupa el fondo de una depresión que

se va ensanchando y profundizando hacia delante, conformando una comisura anterior claramente surcada y crenulada (Fig. 36.1-4). La fase efébio determina un cambio progresivo en la forma de la concha, que se hace cada vez más romboidal y transversa, mientras el gancho ventral se vuelve subrecto a erecto con el ángulo apical creciente, haciéndose marcadamente obtuso en las conchas de mayor edad. En raras ocasiones (3 ejemplares sobre un total de 60 observados), otra de las fuertes lamelas de crecimiento, señala una etapa del crecimiento donde se incorpora un par adicional de costillas, tanto en la elevación media ventral como en la depresión media dorsal, convirtiendo la fórmula costal media en 3/4, un posible carácter senil (Fig. 35.6-8).

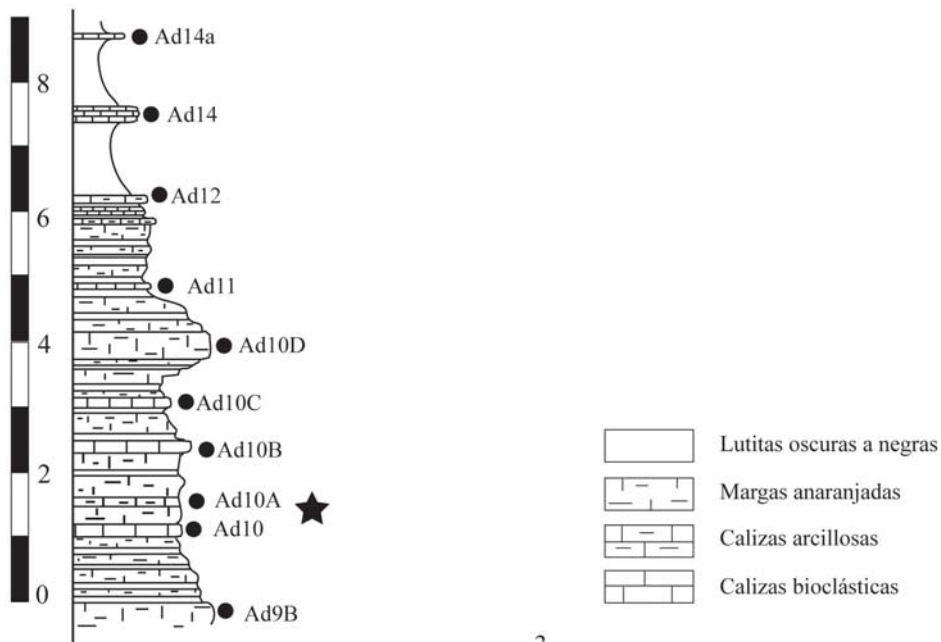
Los caracteres morfológicos externos principales (Fig. 35) de la población de Colle son los siguientes: concha pequeña (máxima longitud: 11 mm), ventribiconvexa y claramente surcada, densamente endopuntuada (de manera regular, al tresbolillo) con endopuntos más



1



2

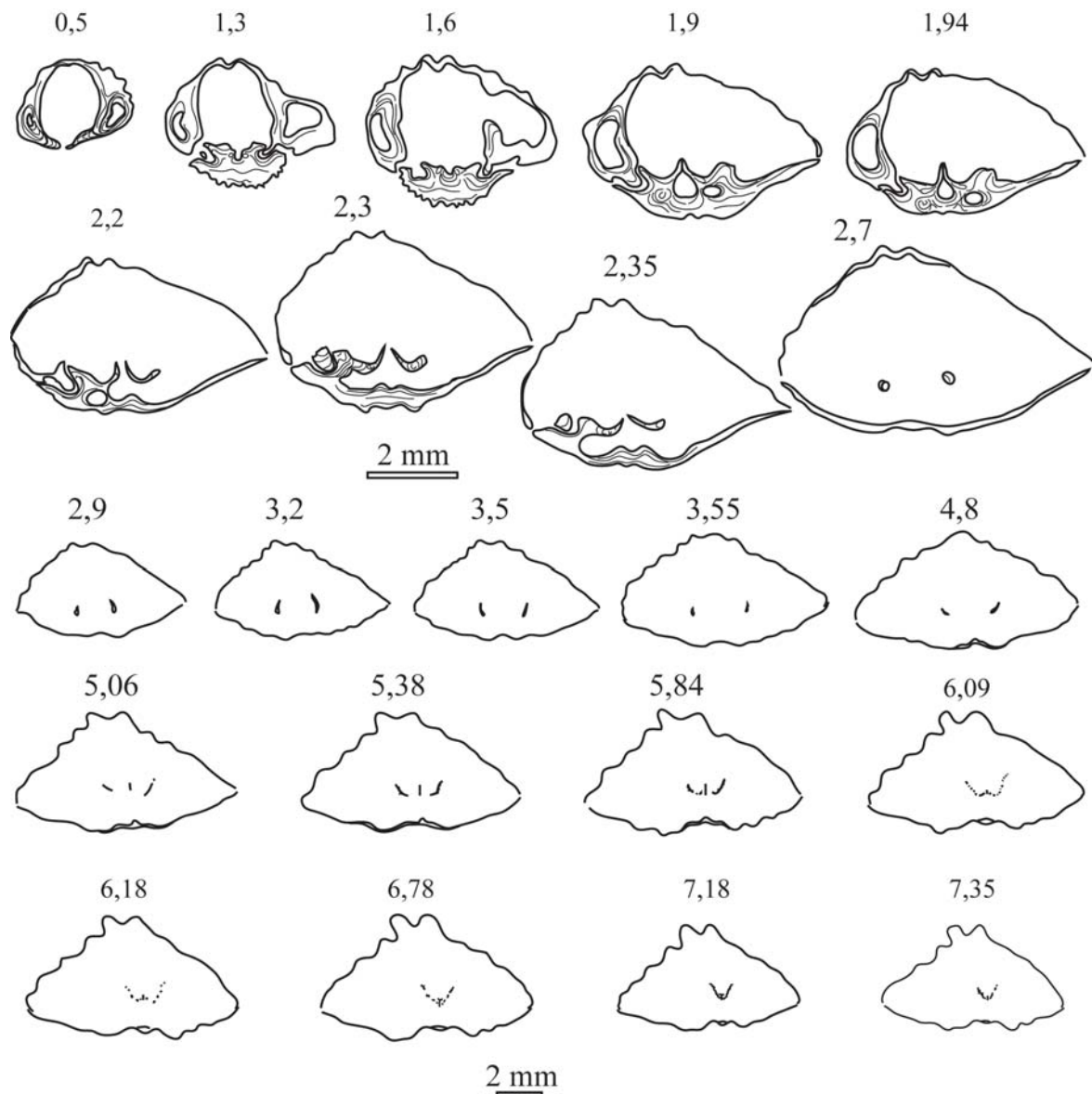


3

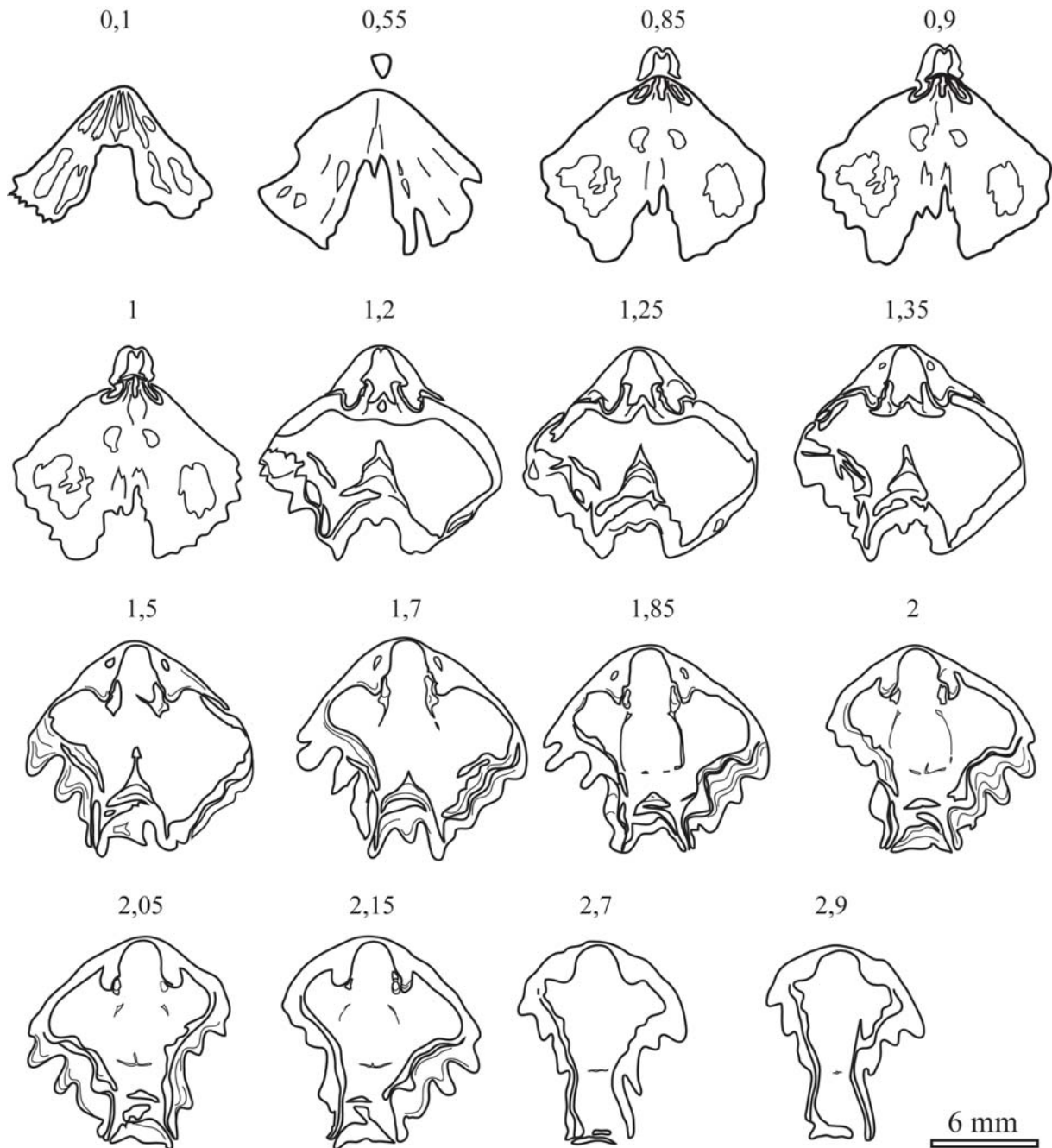
**Figura 31.** Localidad y estratotipo de *Xana bubo* García-Alcalde, 1972, unos 600 m al ENE de la torre de la iglesia del pueblo de Adrados (Boñar, provincia de León). **1:** Geología general de la región (foto tomada desde el lugar denominado “El Canto” mirando hacia el Este. *B, F, SP, F, LP, V, C, SL, H:* Formaciones Barrios, Formigoso, San Pedro, Felmín, La Pedrosa, Valporquero, Coladilla, Santa Lucía y Huergas (Ver Fig. 2). **2:** Estratotipo (estrella negra, en la parte alta de la Formación La Pedrosa, nivel AD10A), cerca del depósito de aguas del pueblo de Adrados. **3:** Columna estratigráfica parcial de la Formación La Pedrosa, con la situación del estratotipo (estrella negra).

numerosos sobre las costillas que en los espacios intercostales, algo transversa en los ejemplares adultos (promedio  $a/L$ : 1,07 para 51 medidas) y baja (promedio  $g/L$ : 0,51 para 52 medidas), con la máxima anchura situada hacia la mitad de la longitud y el máximo grosor algo por detrás de la mitad de la longitud. Gancho suberecto a erecto y ángulo apical obtuso en los ejemplares adultos (promedio:  $95^\circ$  para 34 medidas). Fo-

ramen circular, mesotírido limitado basalmente por un deltidio completo y convexo, débilmente labiado. Concha completamente costada, con costillas rectas, agudas, separadas por espacios semejantes, y parte media diferenciada, con un pliegue medio en la valva ventral constituido por dos costillas más fuertes y altas que las otras o, excepcionalmente, 3 o 4 elementos descollantes, y una depresión media dorsal, en cuyo

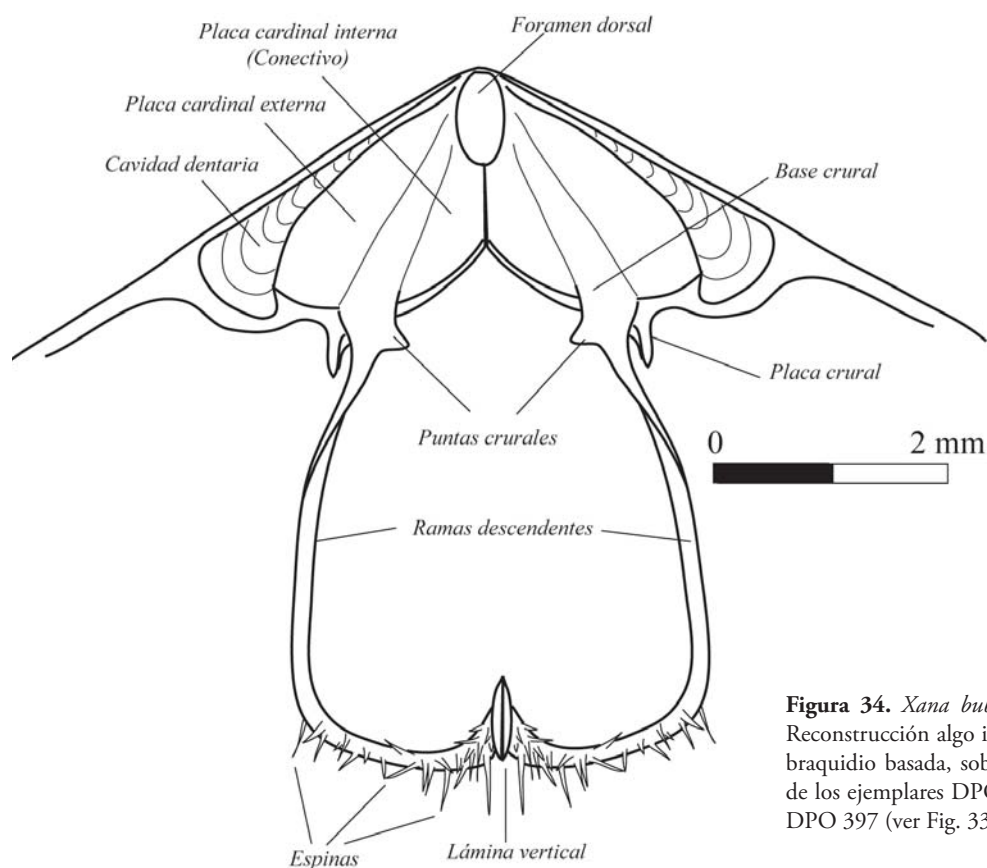


**Figura 32.** *Xana bubo* García-Alcalde, 1972, DPO 128315. Secciones seriadas en planos paralelos, perpendiculares al de simetría y al comisural. Distancias medidas al ápice de la valva ventral. Obsérvese en las secciones 1,9 a 2,2 la existencia de pequeñas placas crurales, y en las 5,06 a 7,35, la presencia de espinas en el extremo anterior de las ramas descendentes del braquidio.



**Figura 33.** *Xana bubo* García-Alcalde, 1972, DPO 397. Secciones seriadas en planos paralelos al de comisura, en sentido dorsoventral. Distancias medidas al ápice de la valva dorsal. Obsérvense en las secciones 1,35 a 1,85 las minúsculas proporciones de las cámaras umbonales ventrales laterales, en las secciones 0,85 a 1,35, los poderosos dientes cardinales denticulados, en las 1,2 a 1,35 el conectivo medio de la plataforma cardinal y en las 1,7 a 2,9 la morfología del braquidio centroneliforme subtrapezoidal.



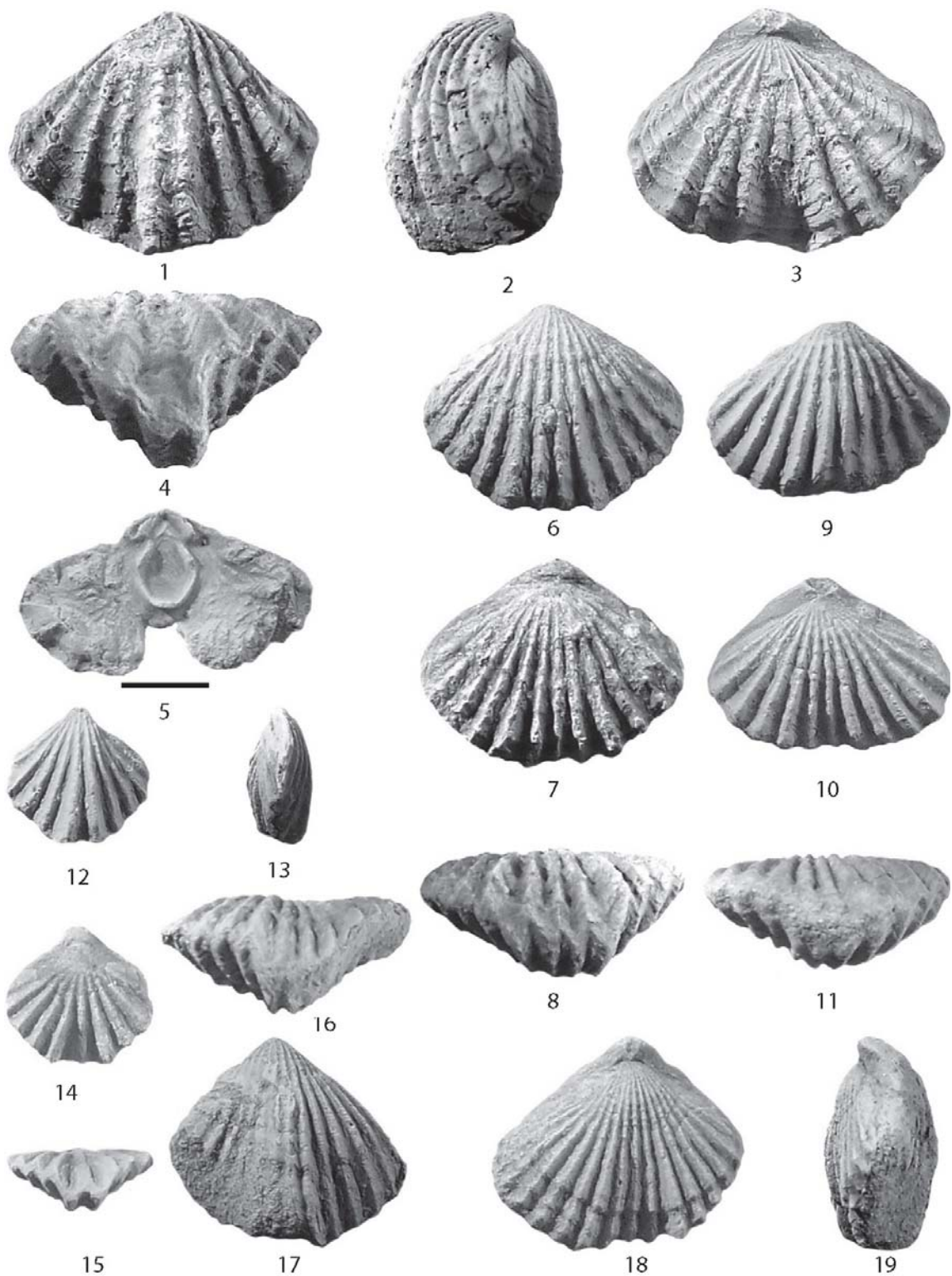


**Figura 34.** *Xana bubo* García-Alcalde, 1972. Reconstrucción algo idealizada del cardinalio y braquidio basada, sobre todo, en las secciones de los ejemplares DPO 128315 (ver Fig. 32) y DPO 397 (ver Fig. 33).

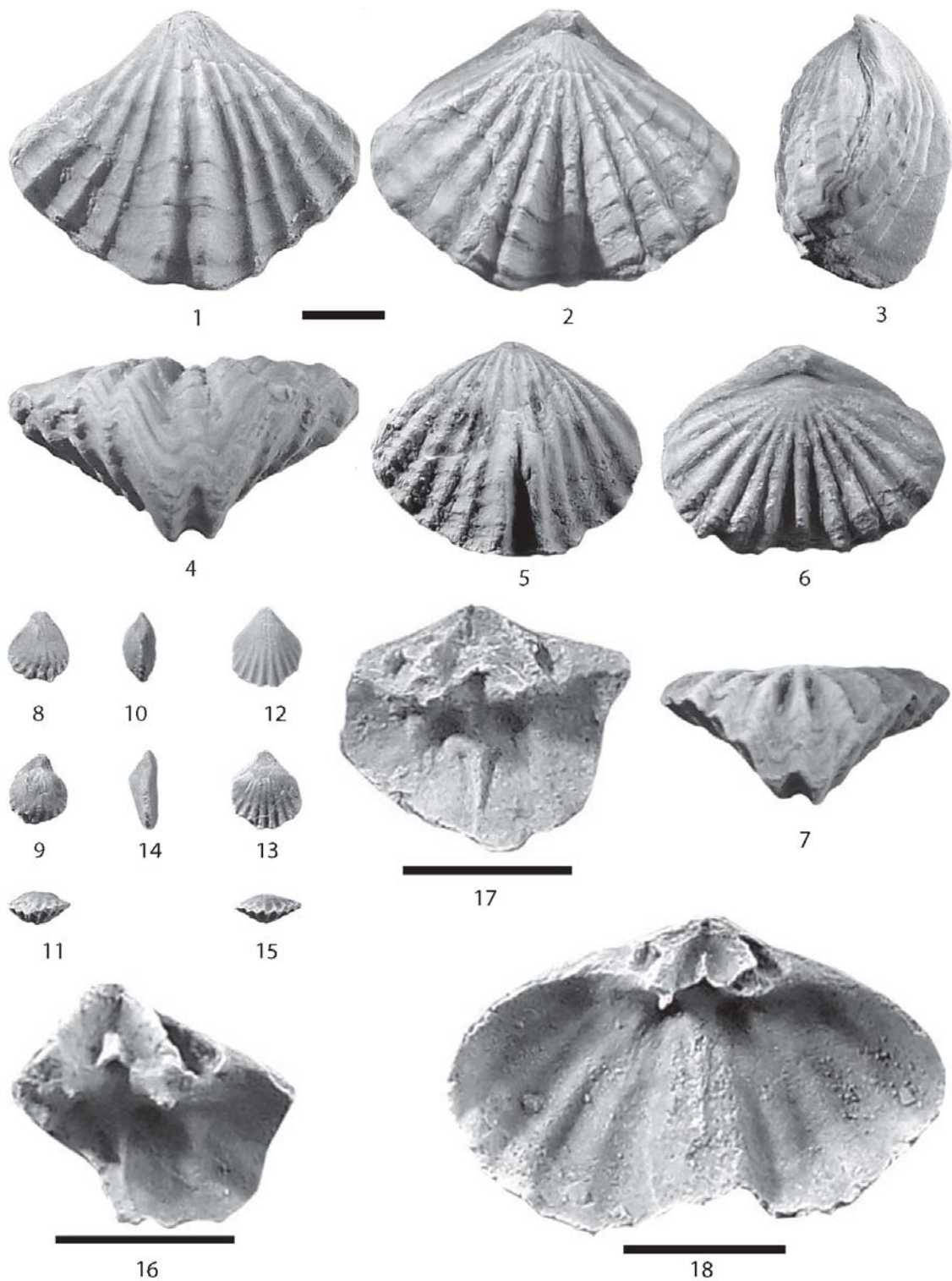
fondo se encuentra una costilla, algo más débil que las otras, o, excepcionalmente 2 o 3 elementos radiales algo menos fuertes que los demás; estos elementos están cortados por 3-4 fuertes lamelas concéntricas de crecimiento imbricantes y numerosas líneas de crecimiento finas entre ellas. Placas deltoidales bien desarrolladas, débilmente labiadas (Figs. 35.18, 36.2). Placas dentales cortas, gruesas y subparalelas, con las caras internas algo cóncavas, soportando dientes macizos, denticulados, de sección triangular, cuyas bases internas están excavadas para alojar los rebordes internos de las cavidades glenoideas, formando una articulación complementaria (Figs. 32-33). Plataforma cardinal maciza, perforada posteriormente, soportada, en ocasiones, por placas crurales muy cortas (Fig. 32), embebidas proximalmente en concha secundaria; placas cardinales externas inclinadas dorsalmente hacia el plano de simetría, con bordes laterales que se prolongan en crestas glenoideas internas, limitando, junto a las externas, más débiles, cavidades dentales cónicas, largas, anchas y profundas, denticuladas; placas cardinales internas dirigidas ventromedianamente, unidas

en el plano de simetría formando un conectivo, alto y agudo, que cubre la cavidad apical (Figs. 32-34, 35.5, 36.16-18); bases crurales indicadas débilmente en la superficie de la plataforma cardinal. El braquidio es de morfología variable, básicamente centroneliforme, con débiles puntas crurales y ramas descendentes que se unen anteriormente a una corta lámina vertical, hacia la mitad de la longitud de la valva; pero el aspecto del bucle varía de ovalado a subtrapezoidal, la lámina vertical puede ser simple o bifurcarse anteroventralmente en cortas bandas recurvadas, y la parte distal de las ramas descendentes, sobre todo cerca de la lámina vertical, puede ser muy espinosa (ver García-Alcalde, 1972: Figs. 1, 2A, 4-5, y Figs. 32-34, 35.5 en éste trabajo). Campo muscular fuertemente impreso, dividido frente a la plataforma cardinal por un corto y grueso septo medio (Fig. 36.16-17).

**Discusión:** Pardo-Alonso (1999), citó *Xana cf. bubo*, junto con otro terebratúlido inesperado, *Etymothyris* ? sp., en Herrera del Duque, Zona Centroibérica, en capas del Emsiense superior. *Xana cf. bubo* es co-



**Figura 35.** *Xana bubo* García-Alcalde, 1972. 1-4: Holotipo DPO 284. Vistas ventral, lateral, dorsal y anterior. 5: Paratipo DPO 385. Interior dorsal preparado para mostrar la plataforma cardinal y el braquidio centroneliforme. 6-8: DPO 128405. Vistas ventral, dorsal y anterior de un ejemplar con fórmula costal media anómala, 3/4. 9-11: DPO 128409. Vistas ventral, lateral, dorsal y anterior de un ejemplar con fórmula costal media anómala, 2/3. 12-15: DPO 41531. Vistas ventral, dorsal, anterior y lateral. 16-19: DPO 128408. Vistas anterior, ventral, dorsal y lateral de un ejemplar con fórmula costal media anómala, 3/4. Barra de escala: 5 mm.



**Figura 36.** *Xana bubo* García-Alcalde, 1972. 1-4: DPO 41484. Vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. 5-7: DPO 41485. Vistas ventral, dorsal y anterior. 8-11: DPO 128310. Vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. Ejemplar neánico alargado, sin diferenciación media. 12-15: DPO 128308. Vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. Idem. 16: DPO 41494. Interior dorsal fragmentario, mostrando la plataforma cardinal con conectivo medio agudo, cavidades dentarias y parte del campo muscular dividido por un septo medio. 17: DPO 41501. Idem. 18: DPO 41536. Idem. Barras de escala: 5 mm. La barra pequeña corresponde a las Figs. 1-15 y las otras a las figuras correspondientes.



nocida sólo por uno o dos ejemplares en estado de moldes, cuya morfología parece coincidir con la del género, pero que sólo con dudas pueden asignarse a su especie-tipo.

*Xana bubo* es una especie que parece haberse asentado sólo en la región leonesa de la Cordillera Cantábrica, con poblaciones generalmente numerosas, de las que las occidentales, entre ellas la típica, de la localidad de Agrados, son las que alcanzan mayor tamaño, mientras que las orientales, como la de Colle, al este de la anterior y del mismo nivel estratigráfico, tienen un tamaño medio menor. En la población de Colle, el número total de costillas (13-15: 73% para 58 medidas) y la fórmula media (1/2: 86% para 60 medidas) son notablemente constantes. El número de costillas de *X. bubo* es menor que el de las demás especies cantábricas asignadas al género, una evidente característica diferencial. *X. bergeroni* (Oehlert, 1885) y *X. sarthacensis* (Renaud, 1942), se parecen mucho a la forma discutida, pero están mucho menos surcadas y las costillas medias de ambas valvas, tienen un desarrollo similar que las laterales.

La variabilidad del bucle braquial de la especie, es similar a la que se registra en el género *Mutationella* Kozłowski, 1929 y, en particular, el bucle mostrado por el ejemplar DPO 397 (seccionado, Fig. 33), es muy parecido al tipo G, representado en Kozłowski (1929, Fig. 94), lo que constituye otra analogía más entre ambos géneros, sobre las señaladas por García-Alcalde (1972: 5).

*Xana tricostata* García-Alcalde, 1992  
Figs. 1-2, 30, 37-40, Tab. 7

.1882 *Rhynchospira* Guerangeri, Vern; Barrois, p. 264, pl. 10, fig. 10a-c.

v.1990a *Xana* n.sp. A; García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*), Fig. 2.

v\*1992 *Xana tricostata* n. sp; García-Alcalde, p. 75, pl. 1, figs. 38-43.

v.1995a *Xana tricostata*; García-Alcalde, Fig. 6.

v.1996 *Xana tricostata*; García-Alcalde, Fig. 2.

v.2008a *Xana tricostata*; García-Alcalde, p. 28, Fig. 7.9-12.

**Material:** Ciento dieciséis ejemplares en diferentes estados de conservación. Holotipo DPO 26475

(Fig. 40.1-4), treinta y cinco Paratipos 26476-26477, 28068-28100 (Fig. 40.5-8, 12-23, 28-31) y cincuenta y un topotipos DPO 41713-41720, DPO 128211-128224, 128231-128247, 128252-128253 del estrato y localidad típicos. Siete ejemplares DPO 128225-128230 y 128248, de la misma localidad pero de niveles algo más bajos, del Lochkoviense superior. Veintiún ejemplares, DPO 28102-28115, 30826-30829 y 128249-128251 de varias áreas de Palencia, de la Fm. Lebanza (Figs. 2, 30), de capas del Lochkoviense superior al Praguense inferior. Un ejemplar, DPO 28101 de Barrios de Luna, Grupo La Vid (Figs. 2, 30), M-SDS 25/26, del Lochkoviense superior.

**Localidad y estrato-tipo:** Pequeño entrante en la costa del borde oriental de la Punta del Escoyo, al N de la Punta de La Llada (extremo occidental de la ensenada de Santa María del Mar, Castrillón, Avilés, Asturias) (Figs. 30, 37.1). Yacimiento BAH-106 (=F-253) (Coordenadas GoogleEarth 43°34'40"N, 5°59'52.73"O), equivalente a nivel SMM-60/61 (Figs. 37.2, 38). Calizas arcillosas oscuras, con finas pasadas lutíticas negras de la parte alta de la Formación Nieva (Figs. 2, 38), Lochkoviense terminal.

**Diagnosis** (enmendada): *Xana* ventribiconvexa, surcada, de pequeño tamaño. Concha completamente costada con costillas simples y fuertes que aparecen en los ápices de la valva; tres (raramente, cuatro y, excepcionalmente, dos) costillas medias sobresalientes y algo más desarrolladas que las otras, en la valva ventral, y dos (raramente, tres y, excepcionalmente, una) deprimidas, en la dorsal, un poco más débiles que las otras; 9 a 12 costillas en cada flanco. Placas dentales finas y largas. Plataforma cardinal perforada, sin placas crurales. Miofragmas débiles. Braquidio centroneliforme provisto de espinas en la parte distal de las ramas descendentes.

**Diagnosis** (emended): *Xana* small-sized, ventribiconvex, sulcate. Shell entirely costate with costae simple and strong, starting at the apexes of valves; ventral valve with three (sometimes, four, exceptionally, two) median costae, higher and stronger than the other; dorsal valve with two (sometimes, three, and exceptionally, one) costae, lower and weaker than the other; 9-12 costae in each flank. Dental plates thin and long. Cardinal plate perforate, with no crural plates. Faint myofragms in



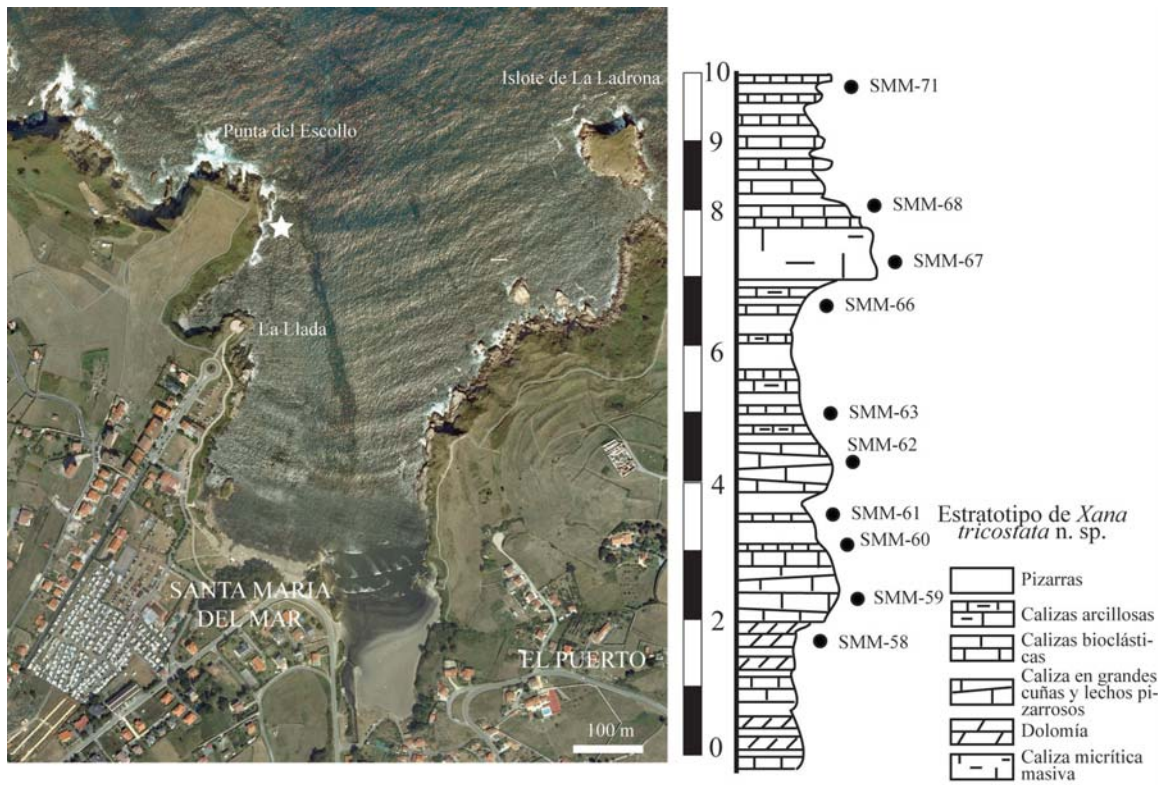
*both valves. Loop centronelliform provided by spines in the distal part of the descendent branches.*

**Descripción** (completa la descripción original de García-Alcalde, 1992, basándose en material nuevo de la especie):

Conchas pequeñas (longitud máxima: 9,3 mm; promedio para 44 medidas: 6,6 mm.) y bajas (promedio g/L, para 37 medidas: 0,52) (Tab. 7), astrocónicas, densa y regularmente (al tresbolillo) endopuntuadas, generalmente más anchas que largas (a/L entre 0,87 y 1,29; promedio para 42 medidas:

**Tabla 7.** Medidas en mm de algunos ejemplares de *Xana tricostrata* García-Alcalde, 1992. L, a, g: Longitud, anchura y grosor.  $\alpha$ : ángulo apical (en grados); Nc: número de costillas.

DPO	L	a	g	a/L	g/L	$\alpha$	Nc
Holotipo 26475	7,2	7,6	3,6	1,05	0,5	103	19
Paratipo 26476	7,6	8,3	4,9	1,09	0,64	—	23
Paratipo 26477	6,2	6,8	3,1	1,1	0,5	—	21
Paratipo 28087	9,3	9,7	4,8	1,04	0,52	—	19
Paratipo 28096	7,2	6,6	3,6	0,92	0,5	—	20
Paratipo 28078	4,5	4,5	2,8	1	0,62	102	24
Paratipo 28068	6,5	6,1	2,8	0,94	0,43	—	22
Paratipo 28069	6,3	6,4	3,1	1,01	0,49	104	23
Paratipo 28070	4,7	4,6	2,1	0,98	0,45	—	21
Paratipo 28072	7,3	8	4,5	1,09	0,62	—	13
Paratipo 28073	8	7,4	3,9	0,92	0,49	—	20
Paratipo 28076	7,1	7,1	3,2	1	0,45	—	24
30826	9,1	9,3	3,7	1,02	0,41	78	14
30827	8,2	8,9	4,6	1,08	0,56	98	20
30828	5,8	6,2	2,9	1,07	0,5	88	17
30829	4,2	4,4	2,1	1,05	0,5	86	17
128212	8,6	9,6	5	1,12	0,58	—	21
128214	7,5	7,2	3,2	0,96	0,43	—	20
128215	8,7	9	4,1	1,03	0,47	—	18
128216	7,5	8,1	3,7	1,08	0,49	94	23
128217	9,2	9,3	4,8	1,01	0,77	—	22
128221	5,9	5,6	2,4	0,95	0,41	89	24
128222	5,2	5,5	2,8	1,06	0,54	—	24
128224	4,8	4,7	2,4	0,98	0,5	—	23
128225	7,4	9,2	3,8	1,24	0,51	103	22
128232	7,7	8,5	3,5	1,1	0,45	—	26
128234	6,3	7,9	3,8	1,25	0,6	—	21
128238	7,5	7,9	4,1	1,05	0,55	—	21
128240	5,8	7,4	3,9	1,27	0,67	—	27
128241	6,1	6,6	2,9	1,08	0,47	100	25
128242	5,7	6,3	3,1	1,1	0,54	—	23
128243	5,6	6	3	1,07	0,53	102	22
128244	4,7	5,9	2,5	1,25	0,53	—	23
128245	4,9	4,7	2,7	0,96	0,55	100	24
128247	3,7	3,4	2,3	0,92	0,62	—	23
<b>MEDIAS</b>	<b>6,6</b>	<b>7</b>	<b>3,4</b>	<b>1,05</b>	<b>0,52</b>	<b>97°</b>	<b>21</b>



37.1

38



37.2

**Figura 37.** Localidad típica de *Xana tricosata* García-Alcalde, 1992, en la Punta del Escollo (Santa María del Mar, Castrillón, Avilés, Asturias). **1:** Vista aérea de la bahía de Santa María del Mar; estrella blanca: situación del estrato típico. Fotografía tomada de la colección de ortofotos a escala 1:5000 editada por el Centro de Cartografía del Principado de Asturias (2008). **2:** Fotografía, mirando al Sur, hacia la playa de Santa María del Mar, del corte-tipo de *X. tricosata*, con los estratos equivalentes del estratotipo, SMM-60 y 61.

**Figura 38.** Sección estratigráfica, con los niveles equivalentes del estratotipo de *X. tricosata*, SMM-60 y 61.

1,05) (Tab. 7), de contorno romboidal con aristas redondeadas y máxima anchura situada hacia la mitad de la longitud. Perfil lateral ventribiconvexo, con la valva ventral dos veces más alta que la dorsal y con el máximo grosor situado por detrás de la mitad de la longitud. Valva ventral regularmente convexa, gancho prominente, suberecto, truncado por un menudo foramen circular mesotírido, limitado basalmente por placas deltoidales conjuntas (Fig. 40.22, 25, 33, 42), ángulo apical obtuso (promedio para 13 medidas:  $97^\circ$ ) (Tab. 7), aristas umbonales redondeadas, definiendo vagamente la interárea ventral. Valva dorsal menos convexa que la ventral y con la parte media deprimida en los ejemplares adultos, comisura anterior surcada y crenulada; comisuras laterales rectas, crenuladas en la región anterolateral. Ornamentación constituida por costillas simples, rectas, que nacen en los ápices de las valvas y ganan importancia hacia delante, angulosas, con espacios intercostales similares pero algo más anchos, en número de 13 a 27 (promedio para 56 medidas; 21) (Tab. 7), cortadas por 1 a 3 fuertes lamelas de crecimiento y numerosas líneas de crecimiento finas y apretadas. La parte media de la concha adulta está diferenciada, con 3 (77%) o 4 (19,7%) (Fig. 40.11), excepcionalmente 2 (Fig. 30.35-38) o 5, costillas en la parte media de la valva ventral, más altas y fuertes que el resto y 9 a 11 costillas en cada flanco, de las que las posterolaterales son, con frecuencia, casi imperceptibles, particularmente en ejemplares desconchados. Correspondientemente, en medio de la valva dorsal aparecen 2 a 3 costillas (y muy rara vez, 1 o 4), algo más débiles que las que flanquean el seno.

**Interior ventral** (Secciones seriadas, Fig. 39, y conchas desgastadas). Dientes fuertes, soportados por placas dentales altas, finas, de bases divergentes, situadas al nivel del segundo o tercer par de costillas laterales, bastante largas, alcanzando hasta  $1/4$  de la longitud de la valva. Las bases de los dientes están excavadas para ajustar los rebordes internos de las cavidades dentales de la otra valva (Fig. 39). Cavidades apicales laterales bastante amplias. Campo muscular ventral poco marcado, constituido por un par de huellas aductorales, que parecen estar diferenciadas en regiones anterior y posterior, situadas en el fondo de la cavidad deltrial, rodeadas completamente por huellas alargadas y ovaladas de los diductores, que

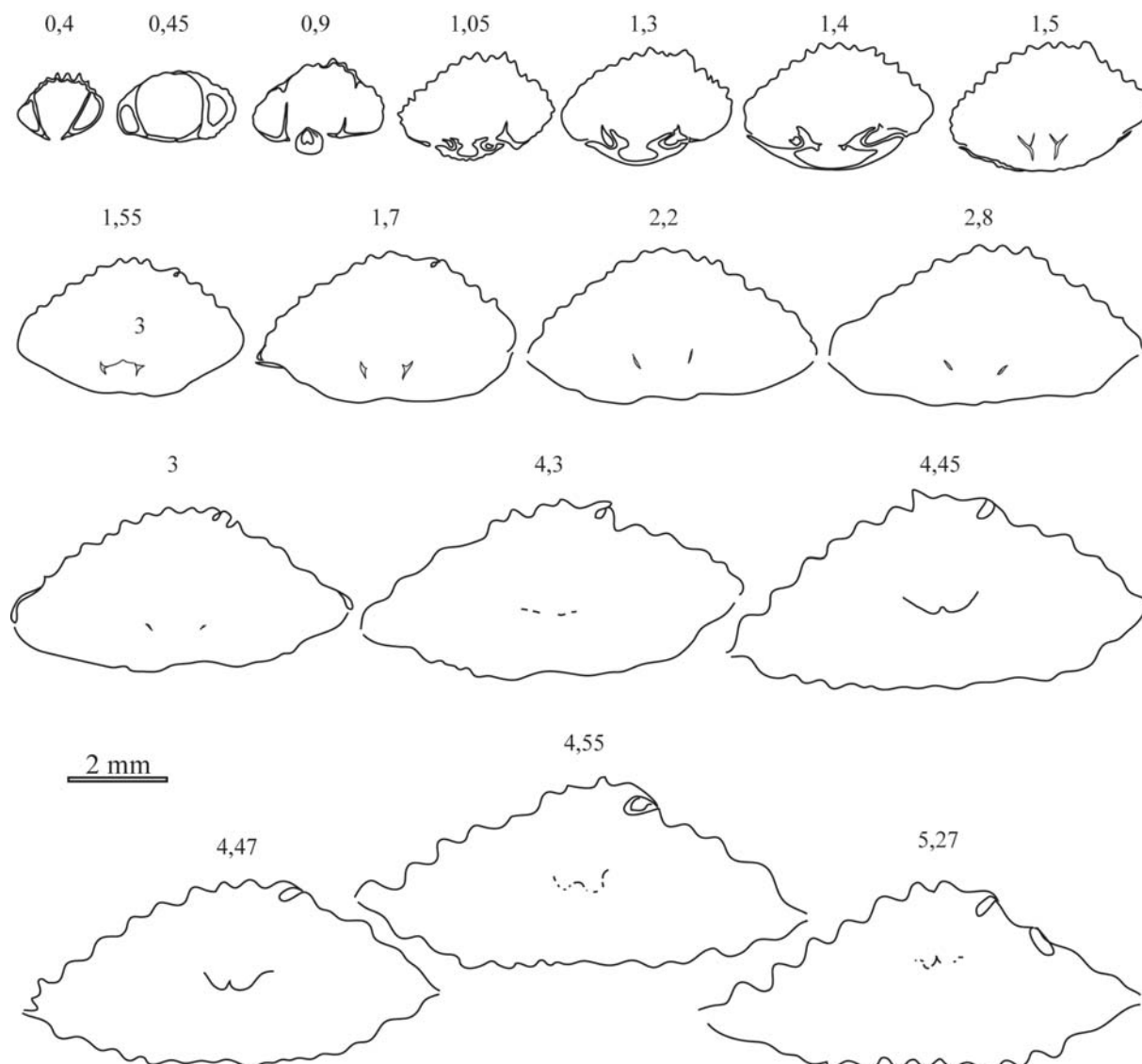
se extienden por delante de la cavidad deltrial (Fig. 40.17). Miofragma muy fino, prácticamente inapreciable.

**Interior dorsal** (Secciones seriadas, Fig. 39, y conchas desgastadas). Plataforma cardinal perforada, extensa, en apariencia no soportada por placas crurales, con las placas cardinales internas unidas anteriormente por una estructura muy fina en forma de techo agudo. Cavidades dentales cónicas y profundas. Campo muscular dorsal poco marcado, bisecado por un fino miofragma que alcanza hasta la mitad de la longitud de la concha, con el par anterior de huellas aductorales redondeadas, limitadas posterolateralmente por las huellas triangulares del par posterior (Fig. 40.18). Braquidio centroneliforme, bastante largo, alcanzando  $3/4$  de la longitud de la valva, con pequeñas puntas crurales agudas y extremos distales de las ramas descendentes espinosos y unidos en la parte media formando una arista aguda (*echmidium*).

**Desarrollo ontogenético:** La concha neánica es casi biconvexa y está completamente costada, pero tiene menos costillas que la adulta (hasta un 40% menos), no se halla diferenciada en su parte media o, como mucho, las dos costillas medias de la valva ventral son algo más fuertes que el resto y están algo más separadas, y el contorno es mucho más redondeado que el del adulto (Fig. 40.28-31). En esta fase, la concha puede llegar a confundirse con la de un mutacionelino primitivo, como *Mutationella*. El comienzo de la fase efébrica se produce entre  $L=2,1-2,7$  mm. Esta fase viene marcada, con frecuencia, por una fuerte discontinuidad: una lamela de crecimiento muy marcada, a partir de la cual, las tres o cuatro costillas medias ventrales tienden a desarrollarse más y a elevarse sobre las otras, mientras que en la valva dorsal, aparece una depresión media ocupada por dos o tres costillas menos importantes que las que la limitan (fórmulas costales medias  $2/3$  y  $3/4$ ) (Fig. 40.12-15). Excepcionalmente, la parte media de la valva ventral presenta dos costillas prominentes y el seno dorsal sólo una (un único ejemplar de 61 observados) (Fig. 40.35-38). En el curso del crecimiento, la elevación media ventral y la depresión media dorsal ganan importancia y se ensanchan hacia delante, la comisura anterior es cada vez más surcada

y el perfil lateral se hace claramente ventribiconvexo. Por término medio, la valva ventral es dos veces más alta que la dorsal, pero puede llegar a ser casi cuatro veces más alta. Excepcionalmente (un sólo caso observado, entre 61), una nueva discontinuidad del crecimiento señala un estadio efébrico avanzado, donde se suma un nuevo par de costillas a la elevación media de la valva ventral y a la depresión dorsal, con fórmula costal media 4/5.

**Discusión:** *X. tricostata* difiere de *X. bubo* y *X. bergeroni* en la mayor diferenciación de la parte media de la concha, en general con 3-4 costillas medias ventrales más fuertes que el resto, y 2-3 dorsales más débiles y mayor número de costillas en total, unas 21 por término medio, frente a 12 a 14 en las otras especies. La forma descrita y figurada por Barrois (1882: 264, pl. 10, fig. 10 a-c), como *Rhynchospira Guerangeri*, Vern. sp., de



**Figura 39.** *Xana tricostata* García-Alcalde, 1992. DPO 128214, corte numerado de la Punta de El Escollo, Santa María del Mar, BAH-106, nivel SMM-60/61, Lochkoviense superior o Praguense inferior. Secciones seriadas en planos paralelos, perpendiculares al de simetría y al de comisura. Distancias medidas al ápice de la valva ventral. Obsérvense las espinas del extremo distal de las ramas descendentes del braquidio, en las secciones 4,55 y 5,27.



la caliza de Nieva, del Faro de San Juan de Nieva (Avilés), pertenece muy probablemente a nuestra especie, como sugirió García-Alcalde (1992: 76). Las dudas expresadas por el autor en aquellas fechas, se debían al desconocimiento de la variabilidad real de la especie. Las diferencias con *X. asturiana* n. sp. se señalan luego.

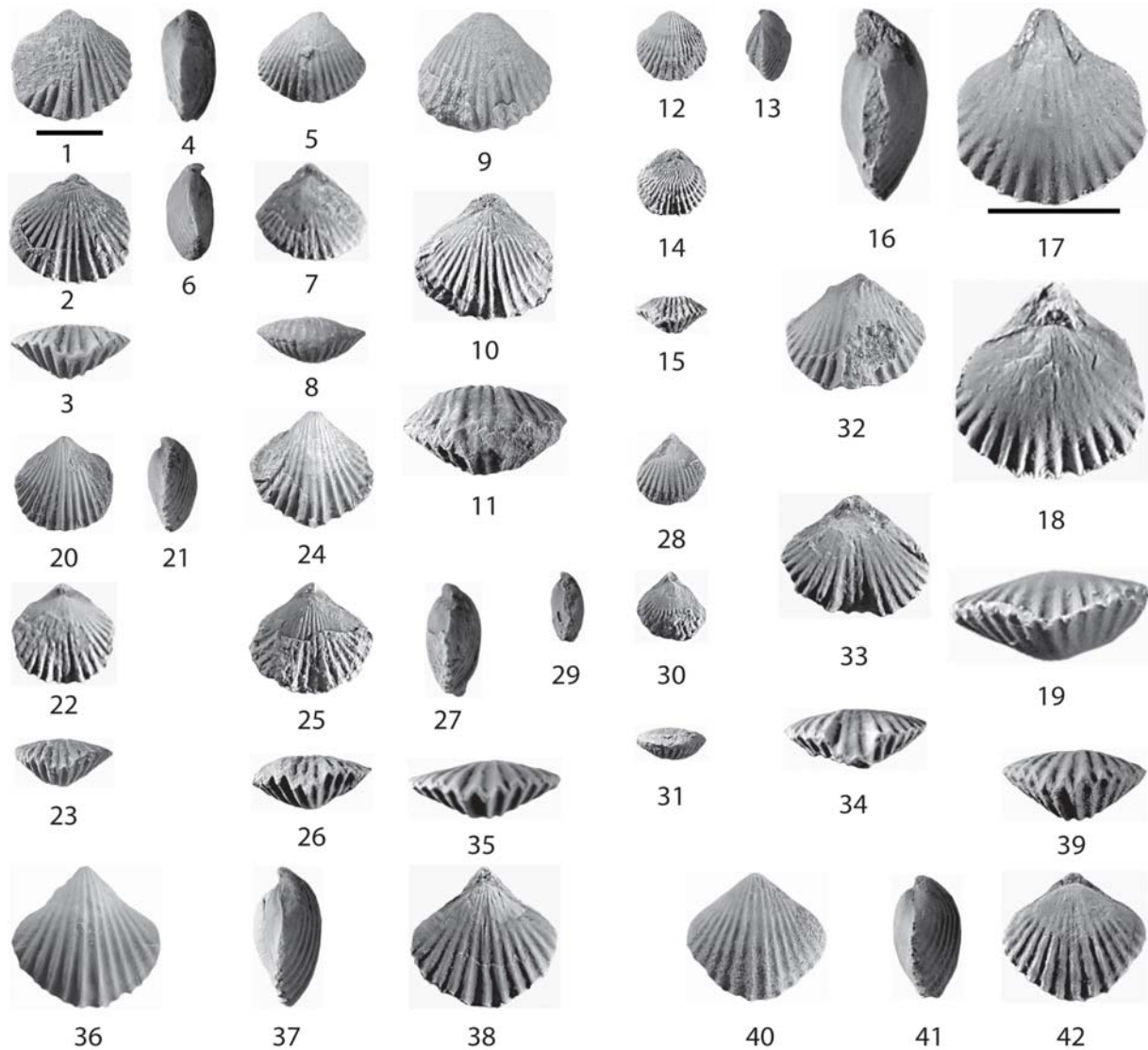
*Xana asturiana* n. sp.

Figs. 1-2, 30, 41-44

v.1992 *Xana* cf. *bubo*; García-Alcalde, p. 75.

v.1994 *Xana* cf. *bubo*; García-Alcalde & Truyóls-Massoni, Fig. 2.

v.1994 *Xana* cf. *bubo*; Truyóls-Massoni & García-Alcalde, Fig. 2.



**Figura 40.** *Xana tricostata* García-Alcalde 1-4: Holotipo DPO 26475, vistas ventral, dorsal, anterior y lateral. 5-8: Paratipo DPO 26477, vistas ventral, lateral, dorsal y anterior. 9-11: Paratipo DPO 26476, vistas ventral, dorsal y anterior. 12-15: Paratipo DPO 28078, vistas ventral, lateral, dorsal y anterior. 16-19: Paratipo DPO 28068, donde se observan los campos musculares ventral y dorsal, muy poco marcados, vistas lateral, ventral, dorsal y anterior. 20-23: Paratipo DPO 28069, vistas ventral, lateral, dorsal y anterior. 24-27: DPO 128216, vistas ventral, dorsal, anterior y lateral. 28-31: Paratipo DPO 28070, vistas ventral, lateral, dorsal y anterior. 32-34: DPO 128225, vistas ventral, dorsal y anterior. 35-38: DPO 30826, vistas anterior, ventral, lateral y dorsal de un ejemplar con fórmula costal media anómala, 2/1. 39-42: DPO 30827, vistas anterior, ventral, lateral y dorsal. Barras de escala: 5 mm. La más grande corresponde sólo a las Figs. 16-19.

**Derivatio nominis:** De la región de procedencia, Asturias, en el norte de España.

**Material y yacimientos:** Cuarenta y ocho ejemplares, generalmente en mal estado. Holotipo DPO 26453 (Fig. 44.1-3) y tres paratipos DPO 26454 (Fig. 44.13-15) y 26452a y b, procedentes del estrato y localidad típicos (Figs. 41-42). Otros veinticinco ejemplares, DPO 41537-41551, 128254 (seccionado, Fig. 43), y 128255-128263, generalmente en mal estado de conservación, muy aplastados, de la misma localidad y formación, niveles VEL-14/14a (Emsiense inferior) y VEL-23, VEL-50a y VEL-50-52, del Emsiense superior. Siete ejemplares en mal estado, DPO 41552-41558, de las calizas de la Fm. Nieva (Fig. 2), niveles A-6=A-19 (base del Emsiense superior) al E de la playa de Bañugues (Luanco, Asturias) (Figs. 2, 30). Diez ejemplares en regular estado, DPO 41559-41568 (Fig. 44.4-6, 10-12), de Caldas de Luna (León) (Fig. 2), de diferentes niveles del Grupo La Vid (Figs. 2, 30), Emsiense Superior. Dos ejemplares DPO 41569-41570 (Fig. 44.16-19), en mal estado, de la Carretera de Villamarcel a Fresnedo (Quirós, Asturias) (Figs. 2, 30), del Grupo Rañeces, Emsiense superior.

**Localidad y estrato típicos:** Sector costero, base del Cabo La Vela (Arnao, Castrillón, Avilés), en su flanco occidental, coordenadas 43°34'46.18"N, 5°59'1°.43"O (Figs. 2, 30, 41). Alternancia de calizas bioclásticas oscuras y lutitas carbonatadas negras de la parte superior de la Formación La Ladróna, en su estrato-típico (Fig. 42), unos 15 m por debajo de la Formación Aguión (Fig. 2), nivel VEL-51a, lumaquela de braquiópodos, briozoos, crinoideos y corales, Intervalo Faunístico 10 (García-Alcalde, 1996), Biozona de conodontos *Polygnathus laticostatus* (García-López *et al.*, 2002b), Emsiense superior.

**Diagnosis:** *Xana* ventribiconvexa, de pequeño tamaño, débilmente surcada. Concha completamente costada, con costillas simples y angulosas que aparecen en los ápices de la valva; dos a cuatro costillas medias sobresalientes y más desarrolladas que las otras, en la valva ventral y una a tres algo más débiles que las otras, en el fondo de la depresión media dorsal; 8 a 9 costillas en cada flanco. Placas dentales fuertes. Plataforma cardinal casi sésil, con placas

internas unidas formando un conectivo agudo en forma de techo. Placas crurales pequeñas. Braquidio centroneliforme transformado, similar el de *Xana bubo*, con ramas descendentes unidas a una pequeña placa vertical que se bifurca ventralmente en cortas ramas curvas.

**Diagnosis:** *Ventribiconvex* *Xana*, small-sized, faintly sulcate. Shell costate with simple, angular ribs starting at the valve apices; two to four median ventral ribs stronger and overhanging the lateral ribs; one to three median dorsal ribs fainter than the others; 8-9 lateral ribs on each flank. Dental plates robust. Cardinal plate massive, almost sessile with minute crural plates; internal plates united to form a sharp, tectiform connectivum. Loop centronelliform transformed, as that of *Xana bubo*, with descendent branches united to a small vertical plate, ventrally bifurcated in short curved lateral branches.

**Descripción:** Concha astrófica, regularmente endopuntuada (al tresbolillo), de pequeño tamaño (Lmax: 10,7 mm), contorno romboidal, ligeramente más ancha que larga (promedio a/L: 1,09), con la máxima anchura hacia la mitad de la longitud. Perfil lateral ventribiconvexo; comisura anterior surcada y crenulada, comisuras laterales rectas. Ornamentación constituida por costillas simples, rectas, agudas, que parten de los ápices de las valvas, en número de 16 a 20 (promedio para 13 medidas: 17; excepcionalmente 22-24), de las que uno o dos pares posterolaterales suelen ser casi inapreciables, separadas por espacios intercostales similares y cortadas por lamelas de crecimiento, 2 a 4 de las cuales son imbricantes y distanciadas, mucho más fuertes que el resto. Valva ventral regularmente convexa; gancho prominente, inclinado, ángulo apical pequeño (entre 70 y 97°; promedio para 5 medidas: 87°), aristas umbonales muy redondeadas, delimitando de manera vaga la interárea ventral, foramen mesotírido limitado basalmente por placas deltidiales conjuntas, débilmente labiadas (Figs. 43-44). A 2-3 mm del ápice de la concha, una fuerte lamela de crecimiento marca el límite entre las fases neánica y efébrica de los ejemplares, donde la parte media de ambas valvas se diferencia de los flancos, con desarrollo más acusado, tanto en anchura como en altura, de dos a cuatro costillas medias ventrales, y aparición de una depresión



Fig. 41

**Figura 41.** Localidad típica de *Xana asturiana* n. sp. en el Cabo La Vela (Arnao, Castrillón, Asturias). Estrella blanca: situación del estrato típico. Fotografía tomada de la colección de ortofotos a escala 1:5000 editada por el Centro de Cartografía del Principado de Asturias (2008).

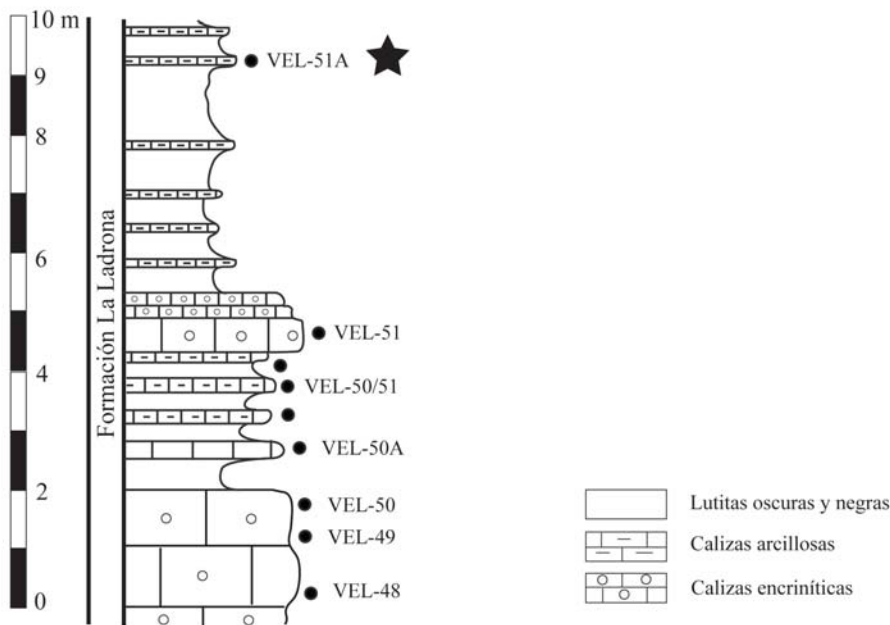


Fig. 42

**Figura 42.** Estratotipo de *Xana asturiana* n. sp. (estrella negra) en el corte numerado de la Formación La Ladróna (ver Fig. 2), nivel VEL-51a, Intervalo Faunístico 10 (García-Alcalde, 1996), Biozona de conodontos *Polygnathus laticostatus* (García-López *et al.*, 2002c), Emsiense superior.

media en la valva dorsal, ocupada por una o dos costillas algo más débiles que las de los flancos; la depresión media dorsal se acentúa algo hacia delante, sin ser nunca, no obstante, demasiado marcada y culmina en la presencia de una comisura anterior débilmente surcada.

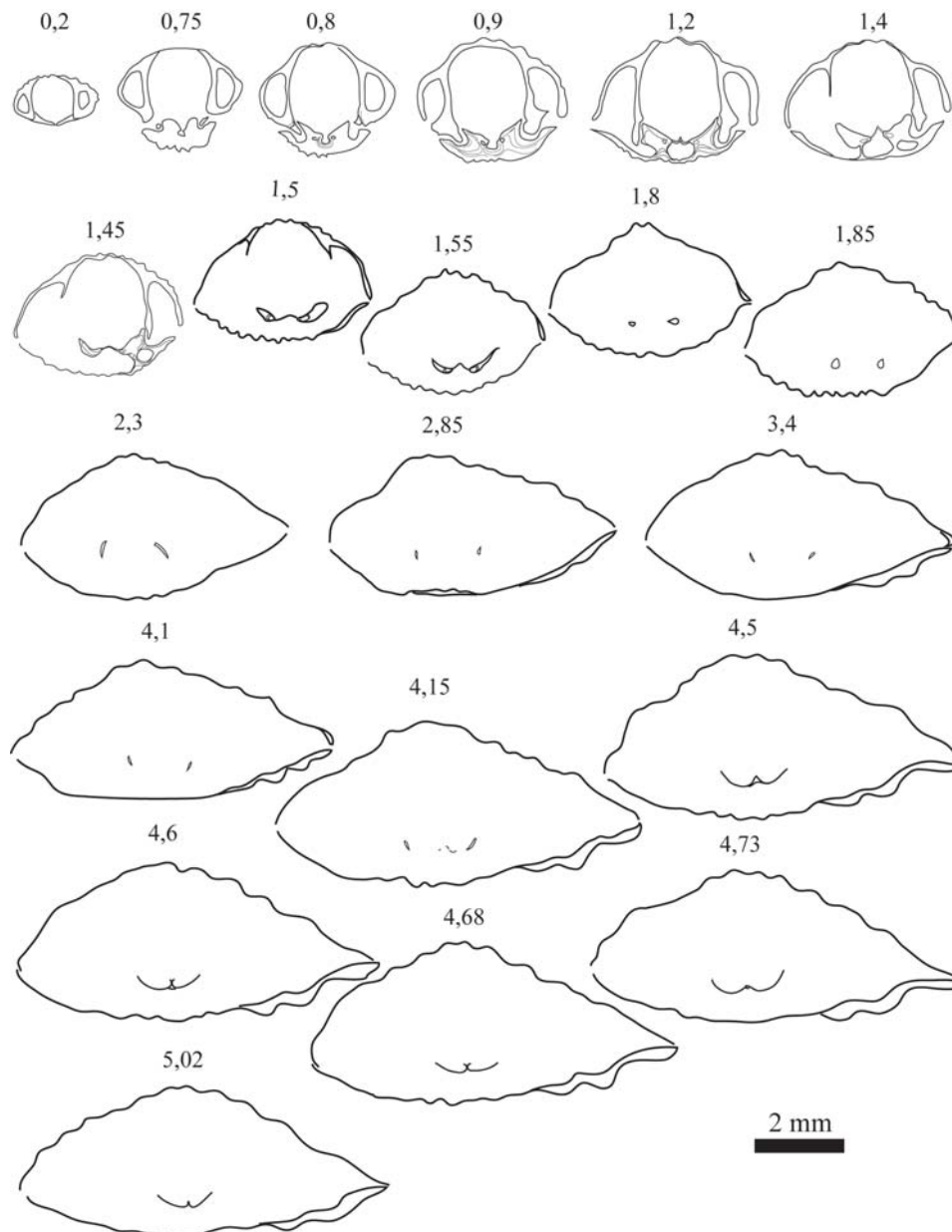
Placas dentales bien desarrolladas, altas y paralelas, soportando dientes cardinales masivos, con bases excavadas para recibir los extremos distales de la pla-

taforma cardinal, formando una articulación complementaria (Fig. 43). Plataforma cardinal casi sésil, engrosada por el desarrollo de rellenos callotestarios espesos, con placas internas muy finas y unidas formando un conectivo agudo, en forma de tejado (Fig. 43). Pequeñas placas crurales que no sobrepasan hacia delante el límite de la plataforma cardinal (Fig. 43). Braquidio centroneliforme bastante largo, alcanzando  $3/4$  o más de la longitud de la concha, con

ramas descendentes unidas a una pequeña lámina vertical, que se bifurca ventralmente en cortas ramas laterales curvas (Fig. 43). Otros caracteres internos, como campos musculares, etc., desconocidos.

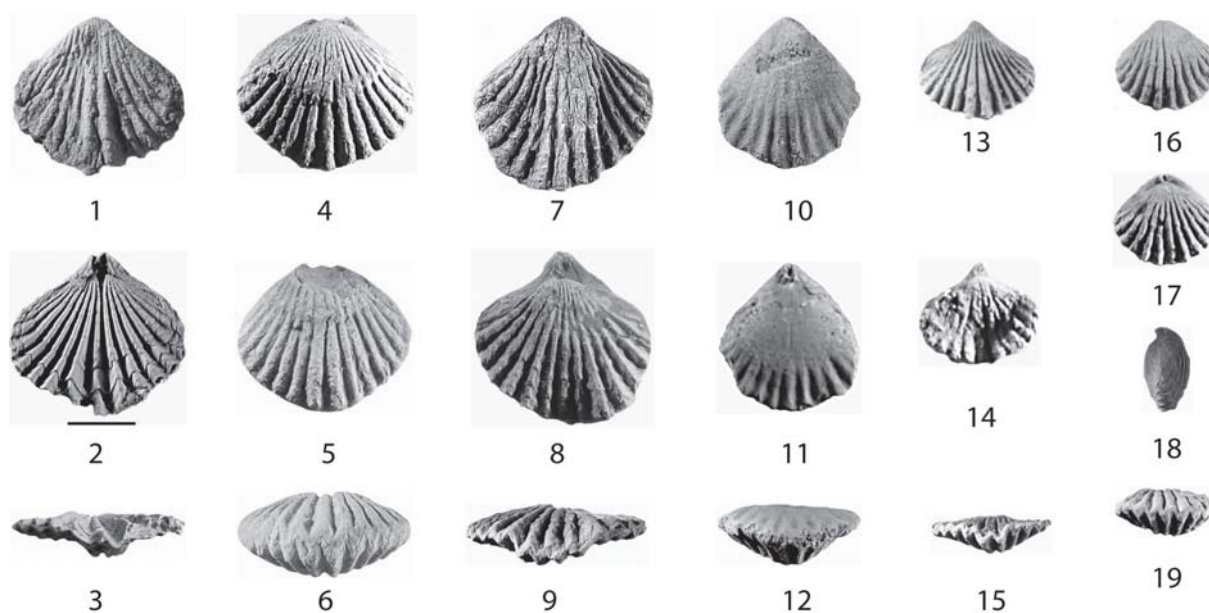
**Discusión:** Los ejemplares citados en García-Alcalde (1992, p. 75) como *Xana* cf. *bubo* pertenecen, en

realidad, a nuestra nueva especie. La observación de que dicha forma presentaba menos costillas laterales que *X. bubo*, es errónea, por basarse en el escaso número de ejemplares, principalmente juveniles, de los que se disponía en aquel entonces. La realidad es que *Xana asturiana* n. sp. se diferencia de la especie tipo del género, *X. bubo*, así como de *X. bergeroni*,



**Figura 43.** *Xana asturiana* n. sp. DPO 128254. Secciones seriadas en planos paralelos, perpendiculares al de simetría y al comisural. Distancias en mm medidas al ápice de la valva ventral. Obsérvese la presencia de pequeñas placas crurales en las secciones 1,4 y 1,45 y la de lámina vertical bifurcante en las 4,6 y 4,68.





**Figura 44.** *Xana asturiana* n.sp. 1-3: Holotipo DPO 26453, vistas ventral, dorsal y anterior. 4-6: DPO 41561, vistas dorsal, ventral y anterior. 7-9: DPO 41540, vistas ventral, dorsal y anterior, ejemplar con fórmula costal media anómala 3/4. 10-12: DPO 41562, ejemplar desconchado, vistas ventral, dorsal y anterior. 13-15: Paratipo DPO 26454, vistas ventral, dorsal y anterior. 16-19: DPO 41570, vistas ventral, dorsal, lateral y anterior de un ejemplar con fórmula costal media anómala 2/3. Barra de escala: 5 mm.

en el número algo mayor de costillas, en general, 16 a 20, frente a las 12 a 14 de *X. bubo* y *X. bergeroni* y también en el menor tamaño, surcación más débil y ángulo apical más agudo. *X. tricostata* está más diferenciada en su parte media y tiene mayor número de costillas. *X. oehlerti* (Drevermann, 1904) se parece mucho a nuestra especie en la surcación poco pronunciada de la valva dorsal, pero tiene más elementos radiales (22 a 24) y la costilla media dorsal está más desarrollada que las laterales. El único ejemplar (una valva ventral) figurado por Brice (1981, Pl. 26, fig. 21) como *Mutationella oehlerti* (Drevermann, 1904), del Emsiense superior del corte de La Lezais (Francia), tiene un número parecido de costillas, pero la escasez de ilustraciones y falta de descripción impide una comparación más precisa. Lo mismo ocurre con la forma figurada por Sougy (1964, pl. 33, fig. 13), como "*Trigeria*" sp. e. g. *guerangeri* (De Verneuil), del Siegeniense superior o Emsiense inferior del N de Mauritania.

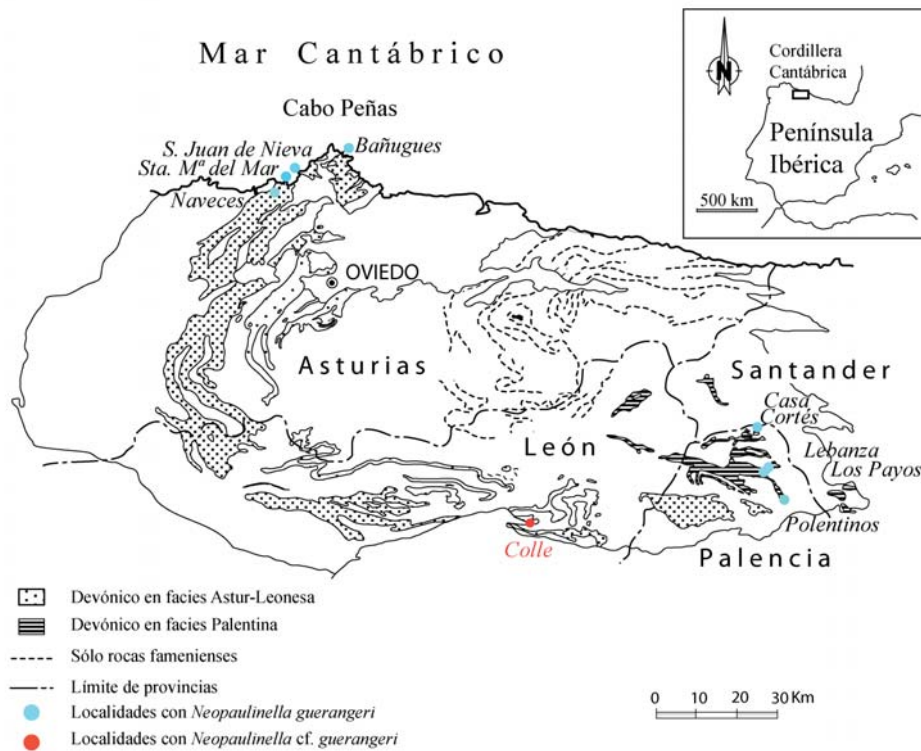
Género *Neopaulinella* Özdikmen, 2008 (pro *Paulinella* Boucot & Racheboeuf, 1987, non *Paulinella* Lauterborn, 1895, protozoo rizópodo)

**Comentarios:** Boucot & Racheboeuf (1987) propusieron el nuevo género de terebratuloideos mutacionelinos *Paulinella*, para agrupar especies previamente asignadas al género *Trigeria* Bayle, 1878, con *P. guerangeri* (Verneuil, 1851), como especie tipo, y *P. gaudryi* (Oehlert, 1877) completando la dotación específica. Özdikmen (2008), mostró que el nombre *Paulinella* ya había sido empleado por Lauterborn (1895) para un protozoo sarcodino rizópodo, y propuso el nuevo nombre *Neopaulinella* para substituir al aplicado a los braquiópodos. La dotación de *Neopaulinella* se ha visto incrementada recientemente por la adición de *Neopaulinella noguerasensis* Schemm-Gregory, 2011, del Praguense inferior de la Cordillera Ibérica (España).

*Neopaulinella guerangeri* (Verneuil, 1851)  
Figs. 1-2, 45-49, Tab. 8

non 1882 *Rhynchospira guerangeri*, Vern. sp; Barrois, p. 164, fig. 10 a-c (coet. excl.) (= *Xana tricostata* García-Alcalde, 1992).

.1965 *Mutationella guerangeri* (de Verneuil, 1850); Binnekamp, p. 31, pl. 5, figs. 5-6; Pl. 6, fig. 4b; Text-figs. 17, 18.



**Figura 45.** Principales localidades con *Neopaulinella guerangeri* (Verneuil, 1851) y *N. cf. guerangeri* en la Cordillera Cantábrica.

.1987a *P. guerangeri*; Boucot & Racheboeuf, 1987, p. 701.

v.1988 *Mutationella guerangeri*; García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*), Fig. 3.

v.1990a *Paulinella guerangeri*; García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*), Fig. 2.

v.1990b *Mutationella guerangeri*; García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*), Fig. 1.

v.1990 *Paulinella guerangeri*; García-Alcalde (en Truyols *et al.*), Fig. 1.

v.1996 *Paulinella guerangeri*; García-Alcalde, Fig. 2.

.2002a *Paulinella guerangeri* (De Verneuil, 1850); García-López *et al.*, Fig. 3.

**Material:** Cuatrocientos quince ejemplares, en variable estado de conservación, generalmente algo desconchados. Sesenta ejemplares de diversos niveles de la parte superior de la Fm. Lebanza, Mb. E (Praguiense) del corte tipo de la formación al OSO del pueblo de Lebanza; DPO 30669-30675 (Fig. 48.25-28) y 31322-31324, del nivel M-LEB-47, DPO 30676-30677 del nivel M-LEB-48/49, DPO 30678-30679, del nivel M-LEB-49, DPO 25172, 30680-30696

(Fig. 48.15-17, 22-24), del nivel M-LEB-51/52 (=α-251/252), DPO 30699-30724, del nivel M-LEB-53 (=α-253), DPO 31333, del nivel M-LEB-I-54, DPO 31334-31346, del nivel M-LEB-I-54/55, DPO 30725-30726, del nivel M-LEB-II-56/57. Ciento ochenta y tres ejemplares generalmente en buen estado, DPO 30487-30668 (Fig. 48.1-11), 31316 (Seccionado, Fig. 46) del camino de carros próximo a la carretera de Lebanza a la abadía de Lebanza, unos 600 m al OSO de Lebanza, yacimiento F-141 = A-107, equivalente al nivel M-LEB-53 del corte tipo de la Formación, Fm. Lebanza, Mb. E, Praguiense. Tres ejemplares, DPO 41616-41618, de la misma localidad y nivel stratigráfico anterior, yac. α-176. Dos ejemplares, DPO 41619-41620, del lugar conocido por Los Payos, camino de la abadía de Lebanza a Polentinos, cierre de la finca de la abadía, al S de la misma, yac. α-151 (=B95-39), Fm. Lebanza, Mb. E, Praguiense. Catorce ejemplares, DPO 30781 (Fig. 48.33-36), 30791 (Fig. 48.14), 41621-41632 (Fig. 48.12-13), del N del pantano de Vañes (Palencia), al final de la pista que baja desde Polentinos, Fm. Lebanza, Mb. E, yac. α-107. Veinte ejemplares, DPO

**Tabla 8.** Medidas en mm de algunos ejemplares de *Neopaulinella guerangeri* (Verneuil, 1851). L, a, g: Longitud, anchura y grosor.  $\alpha$ : ángulo apical (en grados); Nc: número de costillas.

DPO	L	a	g	a/L	g/L	$\alpha$	Nc	Procedencia
41634	16,5	15,6	9,5	0,94	0,56	103	(52)	Alto Arauz (Palencia)
41621	14,8	14,5	—	0,98	—	96	30	N Pantano Vañes (Palencia)
41635	14,5	15,2	7,7	1,05	0,53	110	—	Id. Alto Arauz (Palencia)
41638	14,3	13,6	7,4	0,95	0,52	—	—	Id.
30505	14	14,4	6,3	1,03	0,45	115	26	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
41571	13,8	16,5	6,8	1,2	0,49	113	30	Id.
41637	13,8	14,1	6,2	1,02	0,45	110	52	Alto Arauz (Palencia)
41640	13,8	14,5	6,8	1,05	0,49	—	—	Id.
30504	13,7	14,1	7,5	1,03	0,55	99	—	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
41639	13,7	14,1	7,3	1,03	0,53	109	—	Alto Arauz (Palencia)
41630	13,7	13,1	6,7	0,96	0,49	108	32	N Pantano Vañes (Palencia)
30507	13,6	13,6	6,5	1	0,48	104	32	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
25172	13,5	14,2	6,6	1,05	0,49	118	28	Id.
41633	13,5	15	6,9	1,11	0,51	105	(48)	Alto Arauz (Palencia)
41636	13,5	15,5	7,3	1,15	0,54	—	48	Id.
41572	13,4	13,5	6,9	1,01	0,51	106	30	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30506	13,3	13,7	5,8	1,03	0,44	103	32	Id.
41596	13,2	13,7	6,1	1,04	0,46	114	24	Id.
30487	13	13,4	6,7	1,03	0,51	102	32	Id.
30488	13	12,7	5,9	0,98	0,45	94	30	Id.
41631	12,8	12,8	6,2	1	0,48	105	40	N Pantano Vañes (Palencia).
41622	12,8	13,4	6,1	1,05	0,48	97	34	Id.
30490	12,2	11,7	5,3	0,96	0,43	92	26	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
41641	12,2	12,2	—	1	—	—	48	Alto Arauz (Palencia)
30489	12,1	12	5,8	0,99	0,48	91	36	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30669	12	12,6	6	1,05	0,50	—	30	Id.
30700	11,8	10,6	5,9	0,90	0,50	88	—	Id.
31336	11,8	11,5	5,3	0,97	0,45	105	26	Id.
41617	11,7	12	6,4	1,02	0,55	—	—	Id.
30509	11,7	11,5	4,9	0,98	0,42	112	26	Id.
30501	11,6	11,6	6,3	1	0,54	94	40	Id.
30510	11,6	11	5	0,95	0,43	96	28	Id.
30670	11,6	11,7	5,2	1,01	0,45	100	—	Id.
41672	11,6	12,9	5,9	1,11	0,51	—	32	Oeste de Bañugues (Asturias)
30491	11,5	11,4	5,9	0,99	0,51	88	—	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30703	11,4	9,4	5,2	0,82	0,46	91	28	Id.
31335	11,3	12,5	6,3	1,11	0,56	98	24	Id.
41598	11,2	10,8	6,4	0,96	0,57	100	—	Id.
41673	11,2	10,1	5,9	0,90	0,53	—	24	Oeste de Bañugues (Asturias)
30702	11,1	11	5,6	0,99	0,50	97	—	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30671	11,1	10,5	4,5	0,95	0,40	89	38	Id.
30512	11	11,3	5,5	1,03	0,50	99	28	Id.
30513	11	11,4	6	1,04	0,54	—	28	Id.
41625	11	10,1	5	0,92	0,45	89	32	N Pantano de Vañes (Palencia)
30666	10,9	10,4	5,6	0,95	0,51	96	27	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
31337	10,9	11	5,3	1,01	0,49	108	26	Id.
41671	10,9	11,7	6,4	1,07	0,59	92	28	Santa María del Mar (Asturias)

Tabla 8. Continúa →

DPO	L	a	g	a/L	g/L	$\alpha$	Nc	Procedencia
30514	10,8	11	5	1,02	0,46	86	28	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30678	10,8	9,9	4,8	0,92	0,44	—	—	Id.
30492	10,8	10,1	4,9	0,93	0,45	88	32	Id.
31503	10,7	9,3	4,7	0,87	0,44	86	30	Id.
30511	10,7	11,7	5,7	1,08	0,53	107	22	Id.
41574	10,7	10,3	5,2	0,96	0,48	87	28	Id.
30705	10,6	10	5,8	0,94	0,55	79	28	Id.
30493	10,6	10,1	6,2	0,95	0,58	93	30	Id.
30704	10,5	10	5,2	0,95	0,49	89	32	Id.
31338	10,5	10,8	5	1,03	0,48	—	24	Id.
30682	10,5	9,9	4,8	0,94	0,46	92	22	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30494	10,5	9,7	5,1	0,92	0,48	84	30	Id.
41600	10,4	10,5	5,3	1,01	0,51	104	(24)	Id.
30515	10,4	10,8	4,9	1,04	0,47	97	—	Id.
30726	10,4	9,9	4,7	0,95	0,45	86	34	Id.
41642	10,4	10,3	5	0,99	0,48	98	38	Alto Arauz (Palencia)
30680	10,3	10,9	5	1,06	0,48	102	30	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30681	10,3	10,9	5	1,06	0,48	102	30	Id.
30516	10,3	10,9	4,8	1,06	0,47	104	26	Id.
30774	10,3	10	5,6	0,97	0,54	89	32	Alto Arauz (Palencia)
30773	10,2	9,6	5,4	0,94	0,53	104	40	Id.
30683	10,1	9,6	4,9	0,95	0,48	97	—	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30519	10,1	9,5	5,2	0,94	0,51	90	—	Id.
41576	10,1	10	5,5	0,99	0,54	97	36	Id.
30772	10,1	9,6	4,9	0,95	0,48	92	34	Alto Arauz (Palencia)
30517	10	9,8	4,7	0,98	0,47	103	—	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30518	10	9,6	5,4	0,96	0,54	93	—	Id.
30521	10	9,5	5,2	0,95	0,52	99	—	Id.
30520	9,9	9,7	5,4	0,98	0,54	—	30	Id.
30679	9,9	8,8	5	0,89	0,50	90	30	Id.
30773	9,9	9,6	5,6	0,97	0,56	99	—	Alto Arauz (Palencia)
30684	9,8	10	4,2	1,02	0,43	84	24	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30523	9,8	9,6	4,4	0,98	0,45	98	38	Id.
30527	9,8	8,8	5,1	0,90	0,52	89	—	Id.
41599	9,7	10,4	4,8	1,07	0,49	108	24	Id.
30522	9,7	10	4,4	1,03	0,45	96	24	Id.
41674	9,7	7,9	4,7	0,81	0,48	87	—	O Bañugues (Asturias)
30706	9,6	9,6	5,3	1	0,55	90	30	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
41643	9,6	9,1	5,3	0,95	0,55	—	40	Alto Arauz (Palencia)
30524	9,5	9,7	4,4	1,02	0,46	77	28	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30775	9,5	9,6	5,5	1,01	0,58	94	36	Alto Arauz (Palencia)
30776	9,5	8,4	4,9	0,88	0,52	—	32	Id.
41632	9,5	9	5	0,95	0,53	104	30	N Pantano de Vañes (Palencia)
30525	9,4	9,6	4,4	1,02	0,47	107	28	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
41575	9,4	10,1	4,7	1,07	0,50	—	44	Id.
41579	9,4	9,4	4,2	1	0,45	101	32	Id.
41577	9,3	9,2	5	0,99	0,54	—	36	Id.
41626	9,3	9	4,9	0,97	0,53	87	26	N Pantano Vañes (Palencia)

Tabla 8. Continúa →



DPO	L	a	g	a/L	g/L	$\alpha$	Nc	Procedencia
30502	9,2	9,4	3,9	1,02	0,42	103	22	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30707	9,2	9	4,8	0,98	0,52	—	24	Id.
30528	9,2	9,1	4	0,99	0,43	—	26	Id.
41578	9,2	8,9	4,5	0,97	0,49	88	36	Id.
30495	9,2	9,9	4,1	1,08	0,45	105	26	Id.
41644	9,2	8,8	4,7	0,96	0,51	98	38	Alto Arauz (Palencia).
30667	9,1	9,1	4,5	1	0,49	108	24	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30496	9,1	8,3	3,8	0,91	0,42	88	30	Id.
41645	9,1	8,8	4,6	0,97	0,50	99	38	Alto Arauz (Palencia)
30723	9	8,7	4,8	0,97	0,53	95	28	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30672	9	8,5	4	0,94	0,49	78	—	Id.
41646	9	7,8	4,8	0,87	0,53	—	—	Alto Arauz (Palencia)
30777	9	8,7	4,4	0,97	0,49	95	26	Id.
30778	9	8,8	4,4	0,98	0,49	93	—	Id.
30668	8,9	8,7	4,3	0,98	0,48	97	32	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30497	8,9	8,6	4,1	0,97	0,46	97	28	Id.
30529	8,8	9,2	4,9	1,04	0,56	98	24	Id.
30779	8,8	8,4	4,2	0,95	0,48	100	36	Alto Arauz (Palencia)
30781	8,8	8,1	4,9	0,92	0,56	93	22	N Pantano Vañes (Palencia)
30685	8,7	8,8	3,9	1,01	0,45	—	—	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
41602	8,6	8	4,2	0,93	0,49	94	24	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30780	8,6	7,7	4,2	0,89	0,49	102	28	Alto Arauz (Palencia)
30530	8,5	8,4	4,6	0,99	0,54	99	—	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30533	8,5	7,8	4,6	0,92	0,54	84	28	Id.
30686	8,4	8,5	3,8	1,01	0,45	93	—	Id.
30535	8,4	8	3,5	0,95	0,42	—	22	Id.
30536	8,4	7,8	3,8	0,93	0,45	109	20	Id.
30709	8,3	8	4,6	0,96	0,55	82	28	Id.
30531	8,2	8,3	4	1,01	0,49	108	24	Id.
30532	8,2	8,3	4,4	1,01	0,54	—	26	Id.
41601	8,1	8,6	4	1,06	0,49	100	22	Id.
30534	8,1	8,6	4,2	1,06	0,52	105	—	Id.
30539	8,1	7	3,7	0,86	0,46	96	22	Id.
30781	7,9	7,5	3,9	0,95	0,49	—	—	Alto Arauz (Palencia)
31504	7,8	7,4	3,6	0,95	0,46	102	28	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30537	7,8	7,5	4,3	0,96	0,55	—	—	Id.
30675	7,7	7,2	3,3	0,93	0,43	98	30	Id.
30710	7,6	7,8	4,1	1,03	0,54	92	24	Id.
30711	7,6	6,8	3,6	0,89	0,47	86	22	Id.
30538	7,6	6,5	3,2	0,85	0,42	86	—	Id.
30724	7,4	6,9	3,4	0,93	0,46	95	28	Id.
41603	7,4	7,3	3,3	0,99	0,44	95	24	Id.
41580	7,4	6,9	3,4	0,93	0,46	78	30	Id.
30782	7,4	7	3,5	0,94	0,47	92	38	Alto Arauz (Palencia)
41620	7,3	7	3,5	0,96	0,48	106	—	Los Payos (S Abadía Lebanza)
30541	7,2	7,3	3	1,01	0,42	96	36	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30540	7,1	7,3	3,3	1,03	0,46	99	20	Id.
30687	6,8	6,9	3,1	1,01	0,46	—	32	Id.

Tabla 8. Continúa →

DPO	L	a	g	a/L	g/L	$\alpha$	Nc	Procedencia
41581	6,8	6,4	3,5	0,94	0,51	93	—	Id.
30688	6,6	6,8	3,1	1,03	0,47	—	24	Id.
30783	6,6	6,3	3,6	0,95	0,54	—	—	Alto Arauz (Palencia)
41604	6,5	6,2	2,8	0,95	0,43	88	24	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia).
30498	6,5	6,3	2,6	0,97	0,40	90	26	Id.
41628	6,5	6,1	2,9	0,94	0,45	98	22	N Pantano Vañes (Palencia)
30542	6,4	6,2	3,8	0,97	0,59	88	20	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30543	6,3	5,9	2,5	0,94	0,40	92	26	Id.
30545	6,2	5,6	2,6	0,90	0,42	97	—	Id.
30784	6,1	5,8	2,8	0,95	0,46	—	—	Alto Arauz (Palencia)
30544	5,9	6	2,5	1,02	0,42	—	24	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
41629	5,8	5,3	3,2	0,91	0,55	79	20	N Pantano Vañes (Palencia).
41605	5,3	5,5	2	1,04	0,38	103	20	El Riotero (OSO Lebanza, Palencia)
30695	4,9	4,7	2,4	0,96	0,49	94	22	Id.
30546	4,9	5,2	2,1	1,06	0,43	84	22	Id.
30499	4,9	4,8	2,3	0,98	0,47	—	28	Id.
30547	4,8	4,5	2,3	0,94	0,48	83	18	Id.
41606	4,3	4,2	2	0,98	0,46	—	22	Id.
<b>MEDIAS</b>	<b>9,8</b>	<b>9,7</b>	<b>4,8</b>	<b>0,98</b>	<b>0,40</b>	<b>96°</b>	<b>28</b>	

41596-41615 (cogidos sueltos), de El Riotero, al OSO de Lebanza, Fm. Lebanza, Mb. E, base del tramo B94-76, Praguense. Veinticinco ejemplares, en variable estado de conservación, DPO 41571-41595, de la misma localidad anterior, nivel B94-80 (=LEB 80), Praguense. Ochenta y cuatro ejemplares, DPO 30727-30773 (Fig. 48.37-40), 41633-41669 (Figs. 48.18-21, 29-32, 49), del corte del curso alto del río Arauz, margen izquierda del río, flanco S del sinclinal de Cortes, misma formación y nivel anteriores, yac. M-AR-51/52, Praguense.

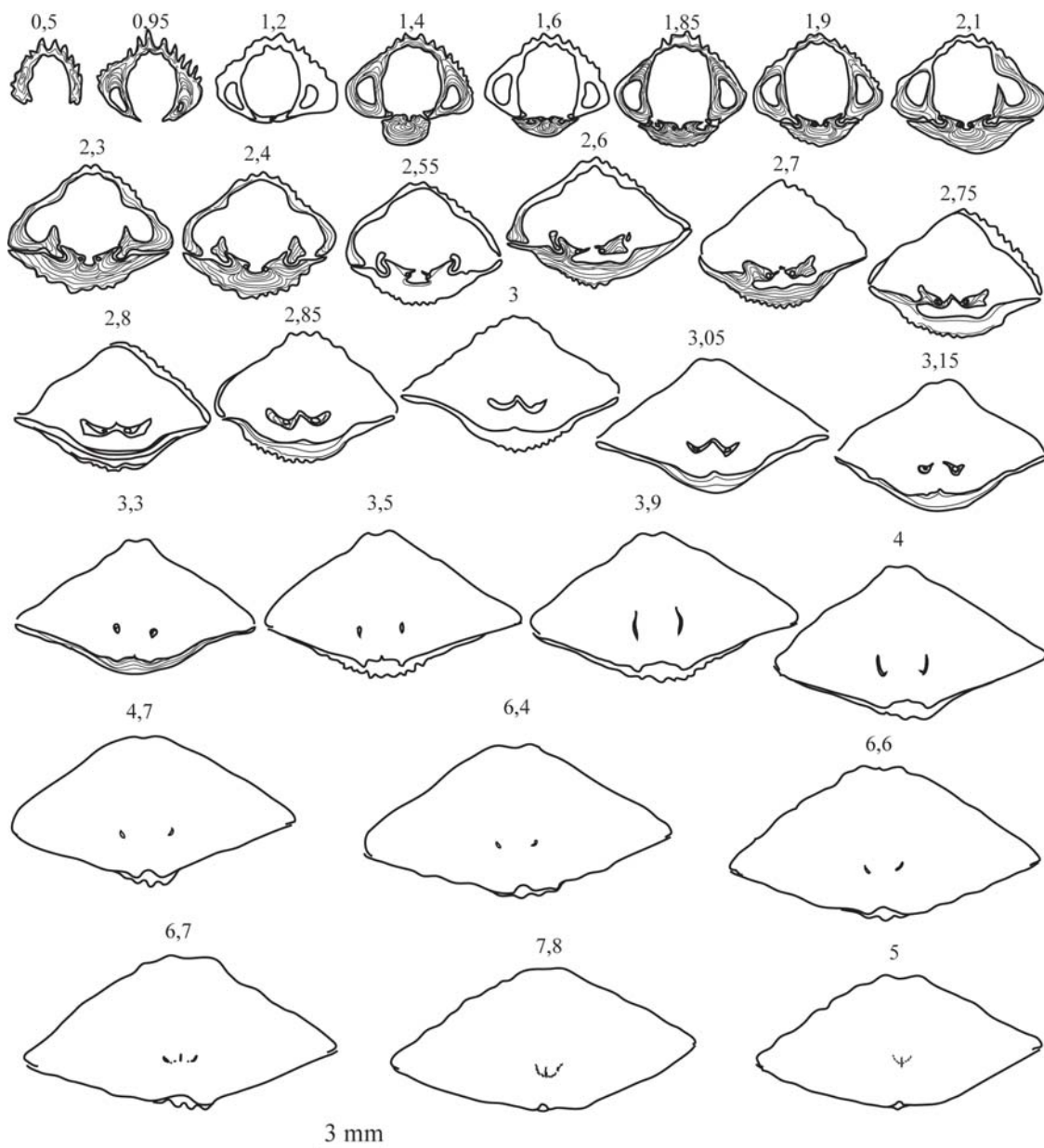
Tres ejemplares, DPO 41690-41692, de la carretera al aeropuerto de Asturias, cerca de Naveces, Fm. Nieva, Praguense. Dieciocho ejemplares, DPO 41672-41689, del corte de la costa asturiana, al O de la ensenada de Bañugues, entre las puntas Sabugo y Segareo, Fm. Nieva, yac. A-87, Praguense. Dos ejemplares, DPO 41670-41671, urbanización al O de la playa de Santa María del Mar, Fm. Nieva, yac. A-78, Praguense. Un ejemplar, DPO 41693, del N de la playuela de El Arañón, en la parte oriental de la ría de Avilés, Fm. Nieva, yac. A-80 (=A-184), Praguense.

**Descripción:** Concha pequeña para el género (L entre 4,3 y 16,5; promedio L: 9,8 para 160 medidas) (Tab. 8), de contorno subromboidal, ventribiconvexa y relativamente baja (g/L: 0,4. para 158 medidas)

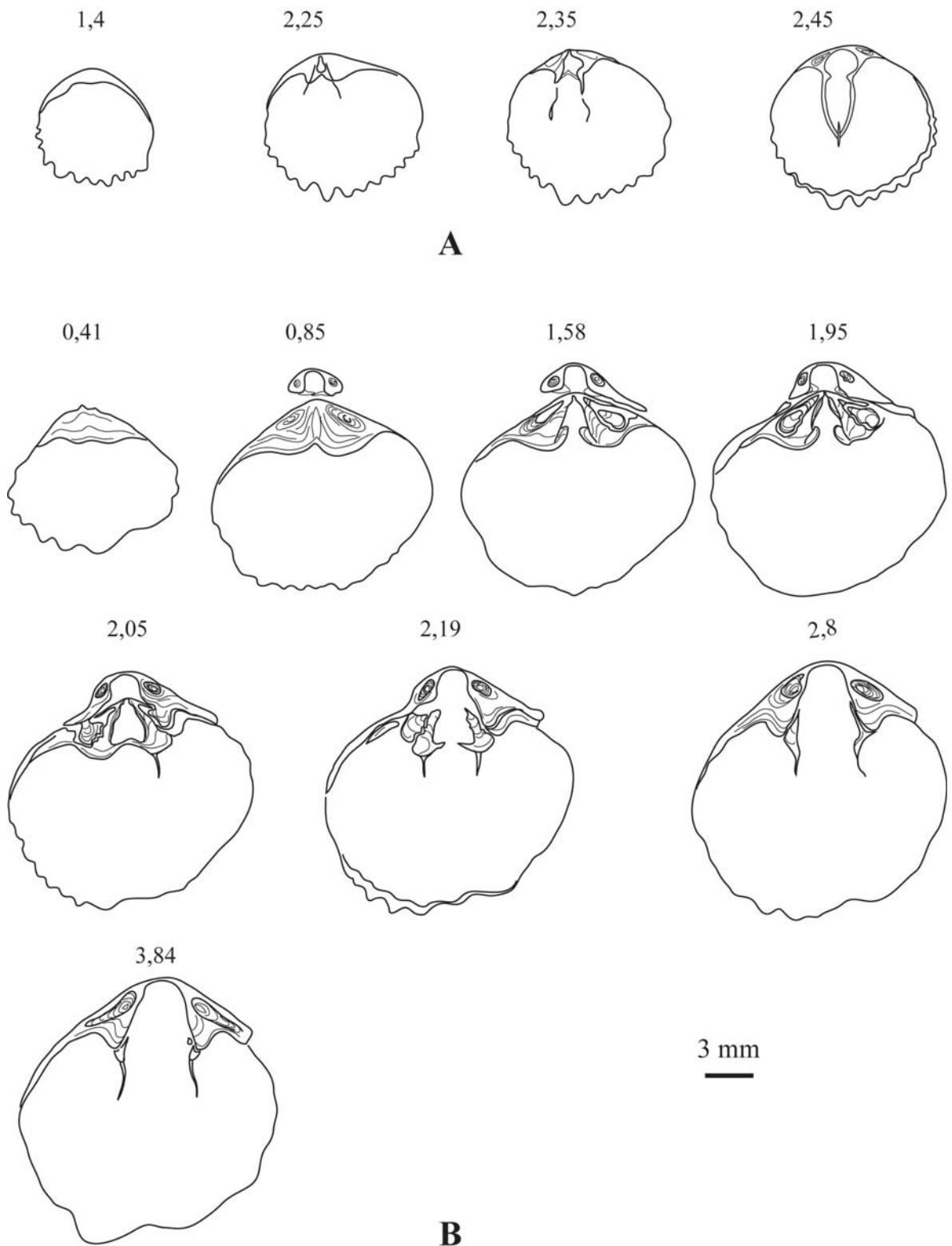
(Tab. 8), algo más larga que ancha, casi equidimensional (promedio a/L: 0,98 para 160 medidas) (Tab. 8), con máxima anchura y grosor hacia la mitad de la longitud, completamente costada, con costillas simples, subangulosas, finas y rectas, salvo cerca de los márgenes laterales donde se curvan algo posterolateralmente, que nacen en los ápices de las valvas, separadas por interespacios de perfil y anchura similar o algo más estrechos, en número de 22 a 52 (promedio: 28, para 124 medidas) (Tab. 8), las 4 a 5 de los extremos laterales, tan finas y apretadas que casi son imperceptibles, cortadas por líneas de crecimiento numerosas y apretadas, dos o tres de las cuales suelen ser más fuertes que el resto. Comisuras cortantes, rectas y crenuladas, la anterior rectimarginada a débilmente surcada. Sin pliegue ni seno pero con un principio de diferenciación media, consistente en que, en la valva ventral, las dos (o, más raramente, tres) costillas medias son algo más fuertes y descollantes que las otras y los interespacios entre ellas, más anchos y profundos, mientras que en la dorsal, la costilla media (y, más raramente, dos), es más fuerte y descollante que las otras. Excepcionalmente, las dos costillas medias ventrales son algo más bajas y débiles que el siguiente par (3 a 5 casos observados). Margen anterior redondeado, márgenes laterales redondeados a subangulosos. Valva ventral débilmente carenada, regularmente con-

vexa en secciones longitudinal y transversal. Gancho bien desarrollado, inclinado a subrecto, con aristas umbonales subangulosas y rectas y ángulo apical de 77°-117° (promedio: 96, para 129 medidas) (Tab. 8); foramen ventral circular y menudo, submesotírido, limitado basalmente por un deltidio convexo y robusto. Las aristas umbonales definen una interárea ventral más corta que la máxima anchura (aproxima-

damente la mitad), cóncava, débilmente anaclina a ortoclina. Valva dorsal bastante menos convexa que la ventral, a veces casi aplanada. Interior de ambas valvas reflejando la ornamentación radial externa, salvo en las regiones umbonales. Placas dentales relativamente cortas y fuertes, con bases curvadas divergiendo algo hacia delante y proyectándose casi verticales del fondo de la valva, delimitando cavidades umbonales laterales

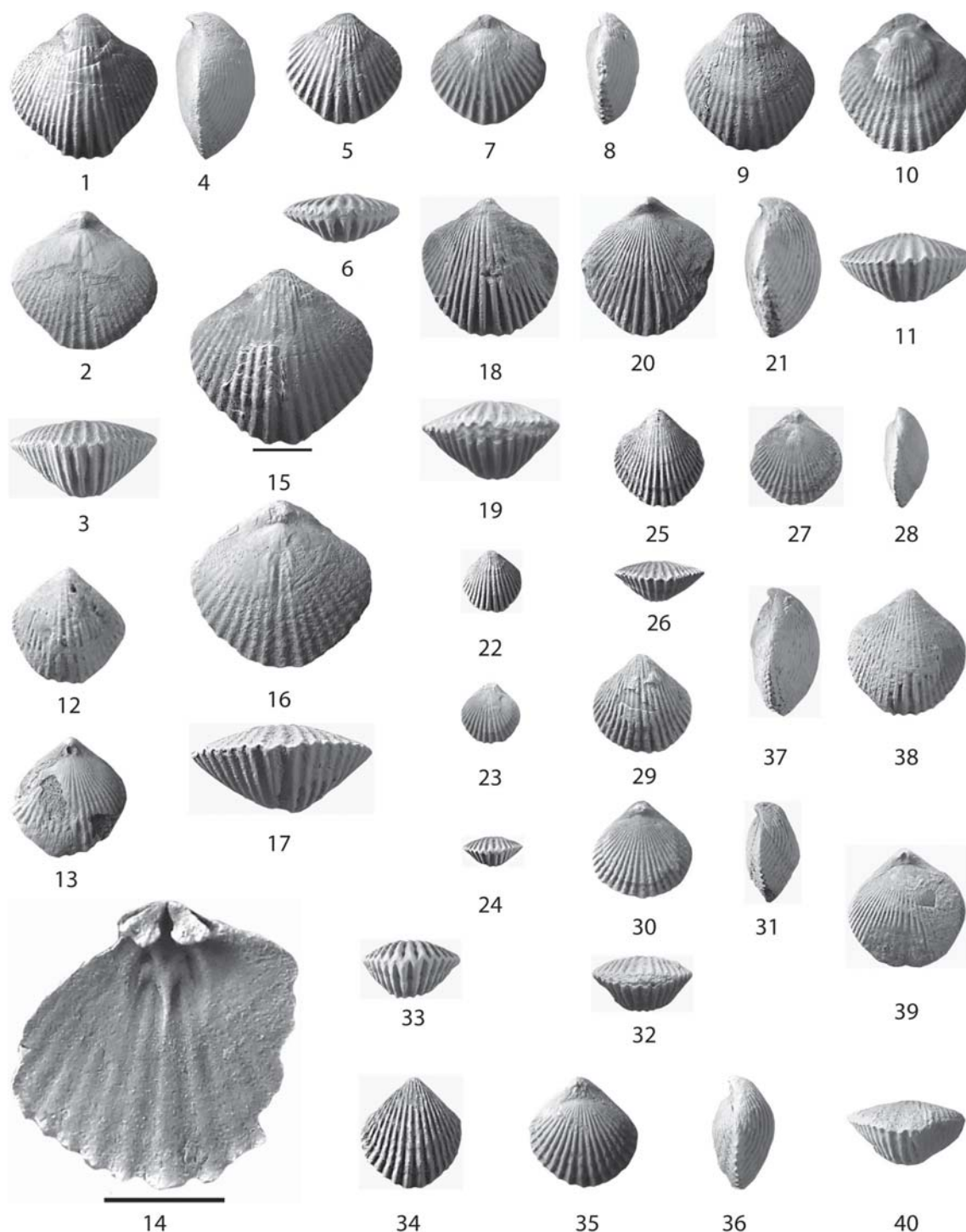


**Figura 46.** *Neopaulinella guerangeri* (Verneuil, 1851), DPO 31316, OSO del pueblo de Lebanza, Fm. Lebanza, Miembro E, yacimiento F-141, Praguense. Secciones seriadas en planos paralelos, perpendiculares al de simetría y al comisural. Distancias medidas al ápice de la valva ventral.



**Figura 47.** Secciones seriadas de especies de *Neopaulinella*, en planos paralelos al de comisura en sentido dorsoventral. Distancias medidas al plano tangente a la valva dorsal, paralelo al de comisura. **A:** *Neopaulinella guerangeri* (Verneuil, 1850), DPO 41617, del OSO de Lebanza (Palencia), Fm. Lebanza, Mb. E, Praguense, con braquidio centroneliforme bastante largo. **B:** *N. cf. guerangeri* (Verneuil, 1850), DPO 41697, de Colle (León), Fm. Felmín, Praguense terminal o Emsiense inferior, conservando sólo los crura.





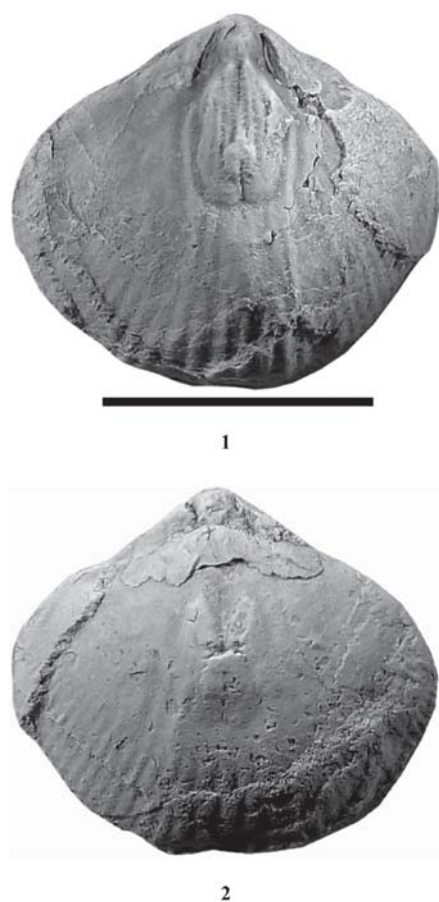
**Figura 48.** *Neopaulinella guerangeri* (Verneuil, 1851). 1-4. DPO 30501. Vistas ventral, dorsal, anterior y lateral. 5-8. DPO 30502. Vistas ventral, anterior, dorsal y lateral. 9-11. DPO 30666. Vistas ventral, dorsal y anterior. 12-13. DPO 41632. Vistas ventral y dorsal, mostrando foramen hipotírido. 14. DPO 30791. Interior de valva dorsal mostrando el conectivo roto. Obsérvense las fuertes elevaciones diagonales que separan las huellas aductorales anteriores y posteriores en el campo muscular. 15-17. DPO 30680. Vistas ventral, dorsal y anterior de un ejemplar de gran tamaño. 18-21. DPO 41668. Vistas ventral, anterior, dorsal y lateral. 22-24. DPO 30695. Vistas ventral, dorsal y anterior de un ejemplar juvenil. 25-28. DPO 30675. Vistas ventral, anterior, dorsal y lateral. 29-32. DPO 41669. Vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. 33-36. DPO 30781. Vistas anterior, ventral, dorsal y lateral. 37-40. DPO 30773. Vistas lateral, ventral, dorsal y anterior, mostrando la comisura frontal débilmente surcada. Barras de escala: 5 mm. La escala grande corresponde sólo a la Fig. 48.14.

libres o, más frecuentemente, en los ejemplares adultos, obliteradas por concha secundaria (Fig. 47B); las placas dentales soportan dientes cardinales, denticulados, bastante fuertes, con las bases excavadas para alojar los extremos superiores de la plataforma cardinal. Campo muscular (Fig. 49.1) bien impreso, longitudinalmente ovalado, alcanzando casi 1/2 de la longitud y 1/4 de la anchura de la concha, dividido por un miofragma muy fino, casi imperceptible en algunas partes; huellas de los aductores, largas y estrechas, lanceoladas, divididas por sendos rebordes, dirigidos anterolateralmente, en dos pares, el anterior más corto y hundido en el fondo de la valva que el posterior; las huellas de los aductores están envueltas por completo por las de los diductores, que son reniformes y débilmente flabeladas, y ocupan un nivel más profundo que el de éstos en el fondo de la valva; en las esquinas posterolaterales del campo muscular principal existen pequeñas huellas, limitadas lateralmente por los extremos distales de las placas dentales, que podrían representar el asentamiento de músculos ajustores ventrales; angioglifo pinnado, con huellas de vasos medios bien marcadas cerca del campo muscular, y huellas de vasos genitales y miarios, más oscuras; hacia la periferia de la valva, las huellas se debilitan mucho y tienden a desaparecer (Fig. 49.1). Valva dorsal con plataforma cardinal extensa, foraminada y libre en los ejemplares juveniles, tendiendo a hacerse sésil con la edad, por la presencia de espesos rellenos de concha secundaria; placas cardinales externas aplanadas, algo inclinadas dorso-medianamente; placas internas, finas y estrechas, ocupando sólo el extremo anterior de la plataforma cardinal, dirigidas ventro-medianamente formando una estructura conectiva, tectiforme, aguda, que se prolonga incluso algo por delante del margen anterior de la plataforma (Figs. 46-47); cavidades dentarias denticuladas (Fig. 47B) abriéndose ampliamente a los lados de la plataforma. Bases crurales, de sección redondeada, proyectándose por delante de la plataforma cardinal en cruras con puntas crurales bien desarrolladas, próximas al borde de la plataforma; braquidio (Fig. 47A) situado en el plano de la comisura, con ramas descendentes, estrechas y cóncavas que describen curvas regulares que convergen, más allá de la mitad de la longitud de la valva, con las caras laterales de una lámina vertical media que se proyecta débilmente en dirección ventral; los extremos distales de las ramas descendentes, cerca de la lámina vertical, son espinosos, al menos en algunos individuos (Fig.

46). Campo muscular dorsal (Fig. 49) excavado en el fondo de la valva, más largo que ancho, ocupando 1/2 de la longitud y alrededor de 1/5 de la anchura de la concha, limitado lateralmente por rebordes curvos, redondeados y dividido por un miofragma muy desarrollado, redondeado, ancho y alto proximalmente, que adelgaza y pierde altura hacia delante, haciéndose subanguloso (Fig. 48.14, 49.2); huellas del par anterior, semielípticas, más pequeñas y débiles que las del par posterior, subtriangulares, que las limitan posterolateralmente, ambas separadas por sendas elevaciones, curvas, dirigidas anterolateralmente, más o menos fuertes según la edad de los individuos. Huellas del angioglifo mucho menos marcadas que en la otra valva.

**Desarrollo ontogenético:** Los individuos más jóvenes poseen contorno más redondeado que los adultos, que son claramente romboidales, con aristas laterales subangulosas, tienen, en general, menos costillas y peor diferenciadas y el gancho ventral es inclinado, haciéndose subrecto con la edad. Existen otras tendencias, menos marcadas, como el crecimiento del ángulo apical, el aumento de grosor (g/L) y la variación de la comisura anterior con la edad de rectimarginada a débilmente surcada.

**Discusión:** Como ya se indicó antes, la afirmación de Boucot & Wilson (1994) y Schemm-Gregory (2011), de que García-Alcalde (1972) había incluido *Neopaulinella guerangeri* en el género *Xana*, es inexacta y resulta de una mala interpretación lingüística del último de los trabajos citados. En todo caso, como ya se comentó más arriba, la estructura interna de ambos géneros, *Xana* y *Neopaulinella* es muy similar y aunque las formas adultas de aquél género están fuertemente surcadas, las juveniles sólo presentan un principio de diferenciación media semejante al de las especies primitivas de *Neopaulinella*, como *N. guerangeri*, por lo que se sugiere aquí la derivación filogenética de *Neopaulinella* a partir de *Xana*, y, más concretamente, la de *N. guerangeri* de *Xana tricostata* o una forma próxima en algún momento del Lochkovense superior o del Praguense inferior (Fig. 1). Esta idea choca, de alguna forma, con la hipótesis de Schemm-Gregory (2011) de que su especie, *N. noguerasensis*, del Praguense inferior de la Cordillera Ibérica es la más antigua del género y el origen de formas más gráciles, como *N. guerangeri*.



**Figura 49.** *Neopaulinella guerangeri* (Verneuil, 1850). DPO 41633, molde interno natural, mostrando campos musculares, angioglifo y otras características internas. 1: Valva ventral. 2: Valva dorsal. Barra de escala: 10 mm.

*geri*, que habrían migrado hacia la Cordillera Cantábrica y hacia el Macizo Armoricano. De hecho, las características generales de *N. noguerasensis*, en especial su gran tamaño, la tendencia a adoptar forma subcircular, el desarrollo exagerado de todos sus órganos y campos musculares muy excavados, entre otros, parecen rasgos evolutivos derivados más que conservativos, que se manifiestan en el propio linaje de *N. guerangeri*, con un descendiente en la parte más alta del Praguense o en la más baja del Emsiense de la Cordillera Cantábrica, *N. cf. guerangeri*, con parecidas tendencias de desarrollo que *N. noguerasensis*: aumento de tamaño, órganos más robustos, espesamiento generalizado del interior de la concha y fuerte excavación de los campos musculares (ver luego). *N. cf. guerangeri* podría ser, por ello, el antecesor de *N. noguerasensis*, o surgir del mismo tronco,

pero existe el problema de las edades respectivas, ya que la especie ibérica ha sido interpretada como una forma del Siegeniense más bajo.

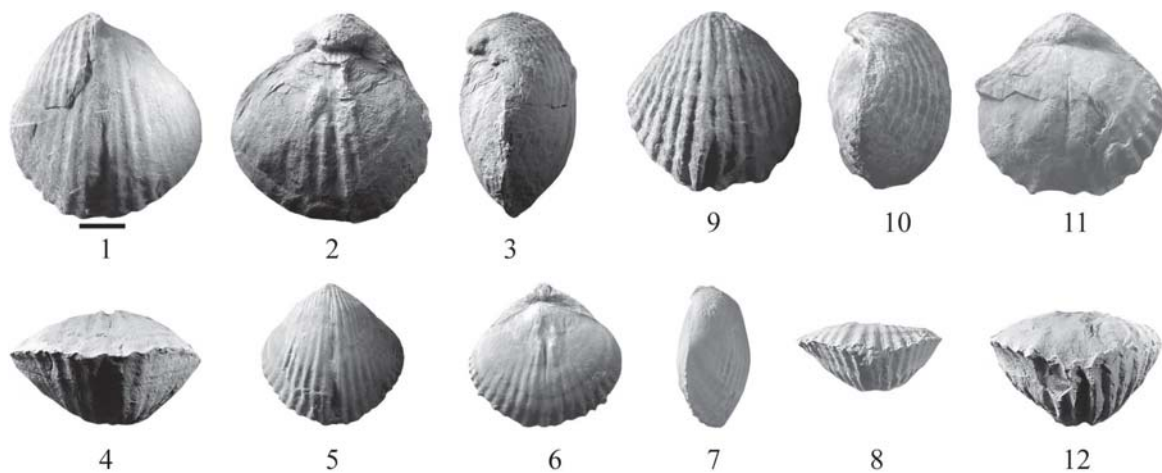
*N. guerangeri* difiere, principalmente, de *N. noguerasensis*, como ya se avanzó antes, en el menor tamaño y ángulo apical, contorno subromboidal, concha y órganos esqueléticos más delicados y menor excavación de los campos musculares. Diferencias como el carácter rectimarginado de la comisura anterior, señalado por Schemm-Gregory (2011) como importante, son de escasa consideración, teniendo en cuenta que muchos ejemplares cantábricos y franceses de *N. guerangeri*, también la tienen así. En particular, el ejemplar representado por Bayle (1878), de Viré (Francia), la tiene claramente rectimarginada.

*Neopaulinella cf. guerangeri* (Verneuil, 1851)

Figs. 1-2, 45, 47B, 50

**Material:** Dieciséis ejemplares, DPO 41694-41709, generalmente deformados, rotos y desconchados, del N de Colle (Saber, León), Fm. Felmín (techo), entre niveles 4 y 5, Praguense superior a Emsiense inferior.

**Notas descriptivas:** Las características generales del exterior de la concha de *Neopaulinella cf. guerangeri* (contorno y proporciones, perfil lateral y número de costillas), coinciden con los de la especie francesa, pero el tamaño es algo mayor (longitud máxima: casi 20 mm), al menos que el de *N. guerangeri* de la Cordillera Cantábrica, las conchas más gruesas (promedio g/L: 0,69, para seis medidas, frente a 0,49 en *N. guerangeri*), el ángulo apical más obtuso (promedio  $\alpha$ : 113°, para seis medidas; frente a 96°, de *N. guerangeri*). El número de costillas es similar (entre 21 y 30, promedio para 10 medidas: 26-27) pero son algo más groseras y con tendencia a la bifurcación en algunos ejemplares. Las estructuras internas son más masivas, con tendencia a obliterarse las distintas cavidades umbonales en ambas valvas y los campos musculares fuertemente impresos, con el dorsal, en particular, mostrando la fuerte separación de los pares de huellas aductorales anterior y posterior, tan característica en *N. noguerasensis*. Las diferencias señaladas se inscriben dentro del rango de variabilidad del material original de la especie de Viré-en-Champagne, en Francia, de manera que, por el momento,



**Figura 50.** *Neopaulinella* cf. *guerangeri* (Verneuil, 1851). 1-4: DPO 41694, Colle, techo de la Fm. Felmin, Praguense superior o Emsiense inferior, vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. 5-8: DPO 41696, Idem., vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. 9-12: DPO 41695, Idem., vistas ventral, lateral, dorsal y anterior. Barra de escala: 5 mm.

no parece adecuado separar el material de la región leonesa como una forma diferente de *N. guerangeri*. La marca de incertidumbre responde a la desviación morfológica frente a las abundantes colecciones palentinas de la especie.

#### Género *Perniella* n. g.

**Origen del nombre:** De La Pernía, el municipio de la provincia de Palencia donde se encontró la especie tipo del nuevo género.

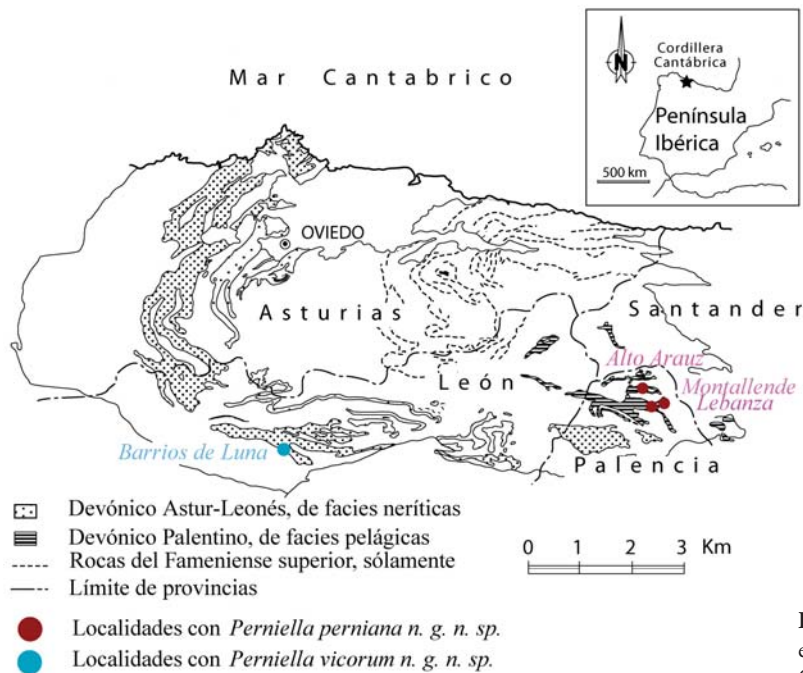
**Especie-tipo:** *Perniella perniiana* n. sp. Lochkoviense medio-Lochkoviense superior de la zona Palentina (N de España).

**Diagnosis:** Mutationellinae ventribiconvexos, de tamaño pequeño a medio, más largos que anchos, lisos en los estadios juveniles, costulados periféricamente en los adultos, rectimarginados y crenulados, con etapas de desarrollo efébio marcadas por la presencia de dos o tres fuertes lamelas a partir de las cuales suele variar acusadamente la dirección de crecimiento hasta llegar a formar las valvas un ángulo obtuso en la comisura, gancho suberecto a recurvado, foramen mesotírido limitado basalmente por placas deltidiales conjuntas; placas dentales cortas, campo muscular ventral fuertemente

impreso en los adultos, miofragma ventral débil; plataforma cardinal perforada, parcialmente soportada por pequeñas placas crurales, salvo en los ejemplares neánicos, donde sólo aparecen sendas protuberancias (*bulges*, *sensu* Boucot & Wilson, 1994: 1004) en el fondo de la valva, campo muscular dorsal débil, miofragma bien desarrollado, braquidio centroneliforme, acuminado, con ramas descendentes unidas a una placa vertical muy larga que se prolonga por delante de dichas ramas. Angioglifos pinados con troncos vasculares medios bien marcados.

**Diagnosis:** *Small to medium-sized, ventribiconvex Mutationellinae, longer than wide, unornamented youngs, peripherally costulate adults, rectimarginate and crenulate; ephobic growth stages characterized by the development of two or three strong lamellae from which the growth vector varies abruptly as that the valves form at the commissure an obtuse angle, beak suberect to incurved, foramen mesothyrid limited basally by conjunct deltidial plates; dental plates short, ventral muscle field deeply impressed in adult specimens, weak ventral myophragm; perforate cardinal plate partially supported by small crural plates except in neanic specimens where they are represented by rounded "bulges" (sensu Boucot & Wilson, 1994: 1004) that rise on the valve floor, dorsal muscle field weakly impressed, myophragm well developed, brachidium centronelli-*





**Figura 51.** Mapa de localidades de las especies de *Perniella* en la Cordillera Cantábrica.

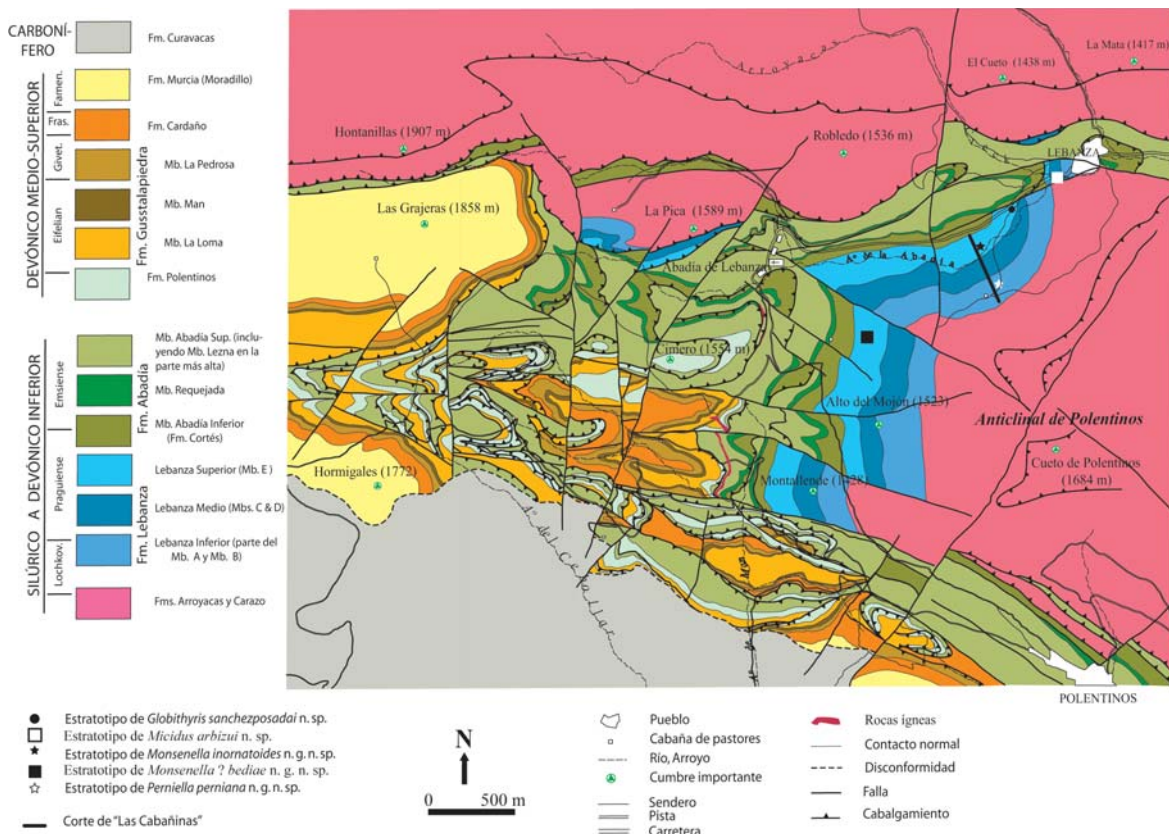
*form with descending lamellae united to a very long vertical plate. Pinnate angloglyph with well developed vascula media.*

**Discusión:** La mayoría de centronélidos y, en particular, los representantes de la Subfamilia Rensselariinae tuvieron su origen y desarrollo general en Norteamérica, en el Dominio paleobiogeográfico de las Américas orientales. La unidad del grupo la daría la presencia de placas crurales largas y discretas en los ejemplares adultos, cortas o ausentes en los juveniles, el braquidio centroneliforme y la ornamentación costulada frecuentemente incompleta, desarrollada por delante de las regiones umbonales de la concha. Kozłowski (1929) señaló que su nuevo género *Podolella* (con especie-tipo *P. rensse-laeroides* Kozłowski, 1929) no se distinguía casi del género *Rensselaeria* Hall, 1859, sobre todo, de sus representantes primitivos de pequeña talla, como *R. mutabilis* Hall, 1857 (especie-tipo de *Nanothyris* Cloud, 1942). Las diferencias internas: carencia de placas crurales y posesión de placas dentales más finas y cortas en *Podolella*, no obstante, garantizaría, según su autor, la separación de los taxones indicados. Binnekamp (1965), asignó a la especie de *Podolia* material español de la caliza de Lebanza, en Palencia (N de España), asignación que confirmó el

propio Kozłowski (*com. pers.* en Binnekamp, 1965: 35). Pero dicha forma, como luego se discute, posee placas crurales bien desarrolladas en los ejemplares efébicos, lo que la alejaría de la de *Podolia*. En la provincia de León, en niveles equivalentes a los del material palentino, o algo más jóvenes, existe otra especie próxima a la anterior, aunque más desarrollada, dotada también de placas crurales, incluso en los estadios juveniles.

En este trabajo optamos por agrupar en un nuevo género, *Perniella*, las formas españolas referidas, aun reconociendo que son muy similares a otras del Dominio paleobiogeográfico de las Américas Orientales, como el renselerino *Nanothyris* Cloud, 1942, del Lochkoviense y Praguense, o el mutacionelino *Prorensse-laeria* Raymond, 1923, del Lochkoviense y al mismo *Podolella*. *Nanothyris* se diferencia de *Perniella* n. g. en el mayor desarrollo de las placas crurales y dentales y en el campo muscular ventral mucho menos marcado. Por su parte, *Prorensse-laeria* tiene placas cardinales discretas, contorno subcircular, perfil lateral discoide y gancho subrecto. *Perniella* diferiría de *Podolella*, no sólo en la posesión de placas crurales bien desarrolladas, sino también en el mayor tamaño, conchas más alargadas, gancho frecuentemente muy recurvado y mayor número de cóstulas radiales.

Conviene no perder de vista, en todo caso:

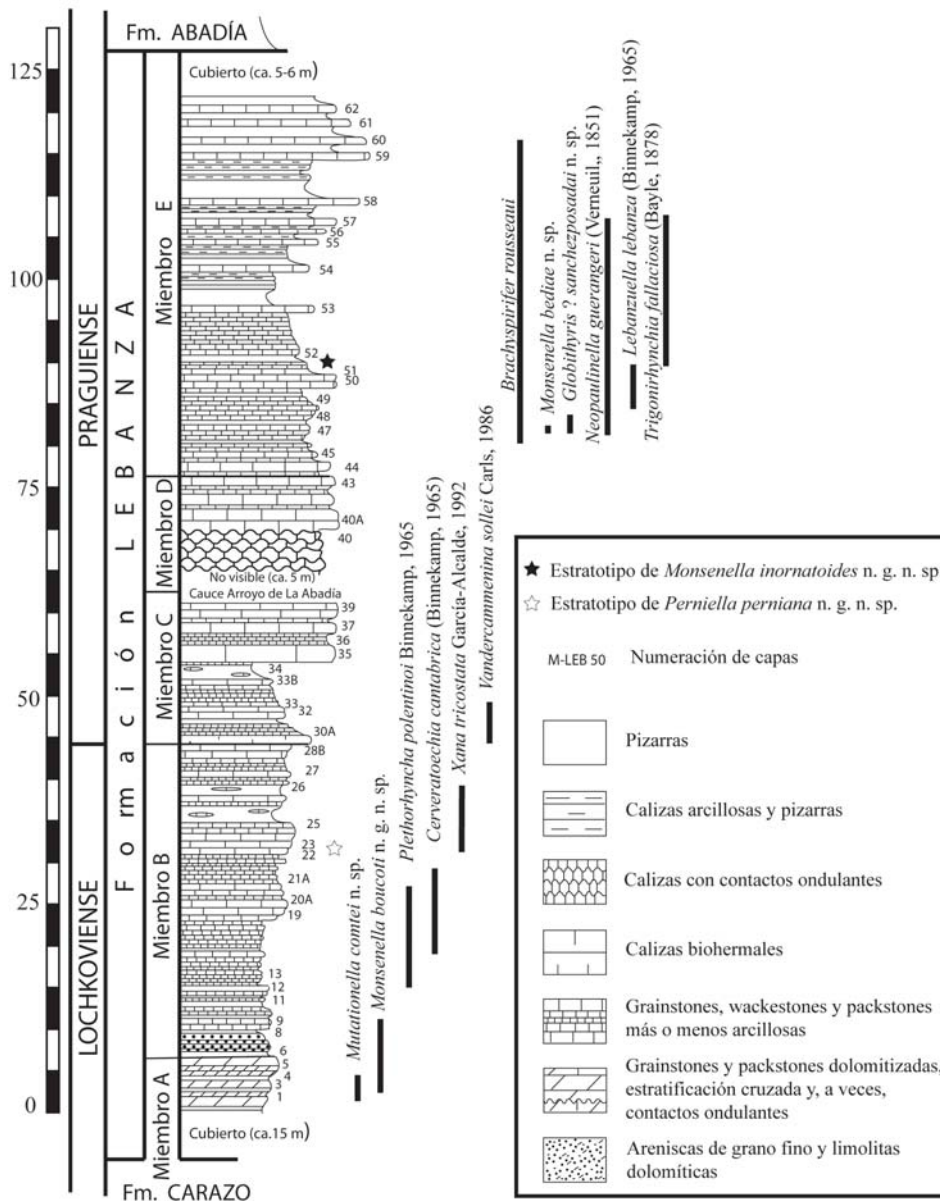


**Figura 52.** Esquema geológico de la zona del anticlinal de Polentinos (norte de Cervera del Pisuega, provincia de Palencia) mostrando la situación de los estratotipos de los terebratúlidos palentinos: *Perniella perniana* n. g. n. sp, *Micidus arbizui* n. sp, *Globithyris ? sanchezposadai* n. sp, *Monsenella inornatoides* n. g. n. sp. y *M.? bediae* n. g. n. sp (Esquema del autor).

- 1.- Que el ejemplar de *Podolella renselaeroides* seccionado por Kozłowski (1929, Fig. 12), muestra en los cortes F, G y H, protuberancias en el fondo de la valva, como las de los ejemplares neánicos de las especies de *Perniella* y, quizás también de los estadios podolelliformes de *Nanothyris*, que Boucot & Wilson (1994, p. 1004) denominaron "bulges" e interpretaron como el comienzo del desarrollo de las placas cruales en las formas que los presentaban.
- 2.- Boucot (1960, pl. 18, figs. 11, 13) mostró la existencia de pequeñas placas cruales en formas identificadas como *Podolella* sp. del Gedinense de las Pizarras de Muno, en Bélgica y sugirió que *Podolella* podría haber desarrollado dicho carácter independiente y contemporáneamente de las especies de *Nanothyris*.
- 3.- El molde interno dorsal de *Podolella renselaeroides*, figurado por Nikiforova *et al.* (1985, pl. 16,

fig. 1a) y reproducido en Modzalevskaia (2007) parece mostrar también "bulges" en la porción apical de la valva.

Los aspectos subrayados parecen indicar que *Podolella* se encontraría muy cerca de *Perniella*, representando la etapa inicial del desarrollo de las placas cruales, lo que unido a la existencia de fases podolelliformes en el crecimiento de formas como *Nanothyris* y *Prorensselaeria* (Boucot & Wilson, 1994), en el Dominio de las Américas Orientales, y en nuestro propio género, *Perniella*, del Dominio nord-Gonwánico, harían del género de *Podolia* un antecesor ideal para las estirpes centronélidas y mutationélidas de ambos dominios, provistas de pequeñas placas cruales. La posibilidad de que *Perniella* haya derivado directamente de *Podolella* se refuerza por el hecho de que ambos poseen braquidio centroneliforme con lámina vertical muy



**Figura 53.** Corte estratigráfico de “Las Cabañinas”, ca. 700 m al SO del pueblo de Lebanza (Cervera de Pisuegra, Palencia). Situación de los estratotipos de *Monsenella inornatoides* n. g. n. sp. (estrella negra) y *Perniella perniana* n. g. n. sp. (estrella blanca) y distribución estratigráfica de varias especies acompañantes de interés.

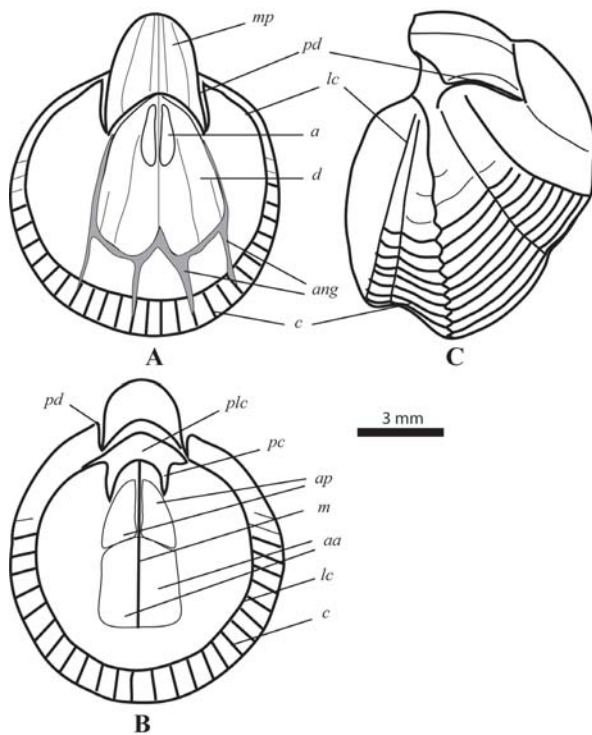
larga, (tipo A de *Podolella renselaeroides*, figurado por Kozłowski, 1929, Fig. 91) y porque las zonas medias de ambas valvas muestran un debilitamiento de la ornamentación costulada (ver el neotipo de *P. renselaeroides* y los demás especímenes de la especie figurados por Nikiforova *et al*, 1985 y Fig. 59.16, 19, del presente trabajo).

La presencia ocasional de placas cruales es un rasgo existente también en ciertas especies de *Mutationella* (*M. parlinensis* Boucot *et al.*, 1963; *cf.* Boucot & Wilson, 1994; *M. fresnoensis* García-Alcalde, 2011a) y fue invocado para sugerir la ancestralidad de dicho

género respecto al conjunto de los mutationelinos (Boucot & Wilson, 1994: Fig. 6; García-Alcalde, 2011a).

Un problema para establecer la filogenia de los géneros podolelliformes es que, a nuestro conocimiento, *Podolella* no se conoce, con certidumbre, en el Silúrico Superior-Devónico Inferior del Dominio de las Américas Orientales. Harper (1973) y Brice *et al.* (1997) citaron, respectivamente, *Podolella* ? sp. y *Podolella* aff. *renselaeoides* en el Lochkoviense de Nueva Escocia (Canadá), en un área que, aunque geográficamente es apalachense, se caracteriza por





**Figura 54.** *Perniella perniana* n. g. n. sp. A-C: dibujos en cámara clara de las vistas ventral, dorsal y lateral del molde interno DPO 128551, procedente del este de Montallende (S de la abadía de Lebanza, Palencia). *a*: huella del aductor ventral. *aa*: huellas del par anterior de aductores dorsales. *ap*: huellas del par posterior de aductores dorsales. *ang*: huellas de los troncos principales del angioglifo. *c*: cóstula. *d*: huella del diductor ventral. *lc*: fuerte lamela de crecimiento, límite de las fases neánica y efébrica de crecimiento. *m*: miofragma dorsal. *mp*: huellas de la musculatura peduncular. *pc*: placa crural. *pd*: placa dental. *plc*: molde algo dañado de la plataforma cardinal.

una fauna europea típica del Dominio del Viejo Mundo (Dominio Renano). Boucot (1960: 191), por su parte, evocó la presencia de *Podolella* en la Formación Manlius de Nueva York pero, teniendo en cuenta los comentarios del mismo autor (Boucot, *op. cit.*: 129-132), no resulta claro si el material de Nueva York es *Podolella*, *Nanothyris* o, incluso *Perniella* o una forma próxima. *Podolella* fue citado, en todo caso, en Bolivia, en el Dominio Malvino-Africano (Isaacson, 1977), un área paleogeográfica muy relacionada con la Apalachense (Américas orientales). Pero los especímenes están mal conservados y es difícil decidir sobre su naturaleza.

*Lievinella* Boucot, 1975 es un género del Dominio paleogeográfico del Viejo Mundo, comparable con

*Perniella* por la posesión de placas crurales, cóstulas radiales periféricas y fuertes discontinuidades en el crecimiento. La costulación prominente de *Lievinella*, la presencia de surcos medios en ambas valvas, las placas dentales casi inapreciables y las placas cardinales discretas, son caracteres que lo separan de nuestro género. *Lievinella* fue incluido en *Rhenorenselaerinae* basándose prácticamente sólo en su campo muscular ventral muy excavado. Pero dicho género carece del típico septo medio dorsal de los representantes de la Familia Ripidothyrididae, por lo que su situación sistemática sería mejor entre los Mutationellinae, al lado de otros como *Prorensselaeria* y *Perniella*, con campos musculares ventrales también fuertemente excavados en los adultos. La tendencia a la diferenciación media en *Perniella*, con zonas donde la costulación se debilita o, incluso, falta, pudo conducir a formas como *Lievinella*, donde los surcos medios de las valvas contienen también elementos radiales poco marcados.

**Especies asignadas:** Además de la especie-tipo, incluimos en el nuevo género a *P. vicorum* n. sp., de las calizas y dolomías de la Fm. Felmin (Fig. 2), de Barrios de Luna (provincia de León), del Lochkoviense superior y quizás del Praguense más bajo.

*Perniella perniana* n. sp.  
Figs. 1-2, 51-59, Tab. 9

.1965 *Podolella renselaeroides* Kozłowski, 1929; Binnekamp, p. 34, Pl. 7, figs. 1-4; Text-fig 19.

v.1988 *Podolella renselaeroides*; García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*), Fig. 3.

v.1990a *Podolella* ? aff. *rensselaeroides*; García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*), Fig. 2.

v.1990b *Podolella renselaeroides*; García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*), Fig. 1.

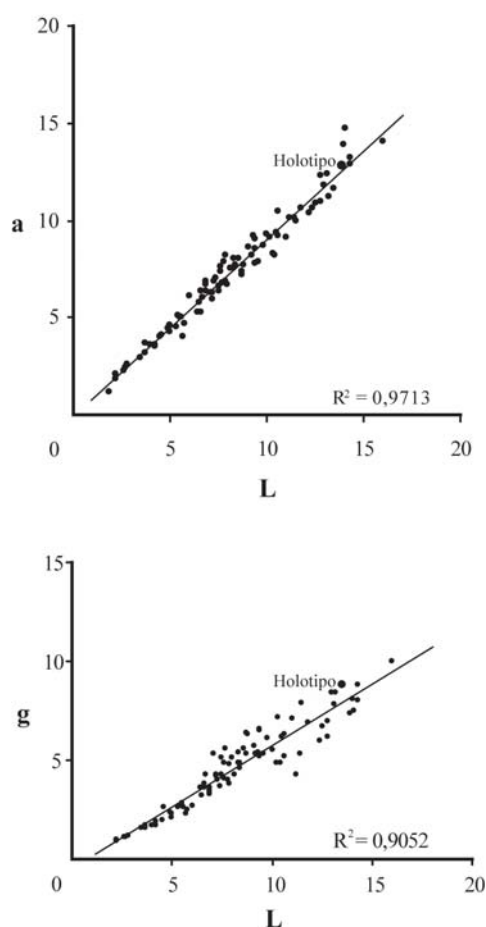
v.1990 *Podolella renselaeroides*; García-Alcalde (en Truyols *et al.*), Fig. 1.

v.1995a *Podolella* cf. *rensselaeroides*; García-Alcalde, Fig. 6.

.2002a *Podolella renselaeroides* Kozłowski 1929; García-López *et al.*, Fig. 3.

**Derivatio nominis:** De La Pernía, el municipio de la provincia de Palencia al que pertenecen la locali-





**Figura 55.** *Perniella perniana* n. g. n. sp. Diagramas de dispersión longitud/anchura (arriba) y longitud/grosor (debajo).

dad tipo y la mayor parte de las demás localidades de la nueva especie.

**Material:** Miles de ejemplares, la mayoría juveniles o efébicos tempranos, acumulados en lumaquelas, que aparecen en toda la región palentina, en cuerpos discontinuos de varios centenares de metros de extensión, donde la especie comprende más del 99% de los fósiles presentes. Holotipo DPO 31303 (Fig. 59.1-4) y noventa y tres paratipos, DPO 31305 (Fig. 59.13-16), 31309 (Fig. 59.28-31), 31311, 31712 (Fig. 59.5-8), 128414-128503 (Fig. 59. 9-12, 17-27, 32-35, 37-38), en muy buen estado, del estrato y localidad típicos. Otros cuarenta y siete ejemplares de la misma localidad y nivel estratigráfico pero en mal estado de conservación, DPO 128504-128550 (Fig. 59.36, 39) (los ejem-

plares 128505, 128517, seccionados, Figs. 56-57) y 128615 (seccionado, Fig. 58). La población fósil de El Riotero viene de la misma formación y nivel estratigráfico aproximado que la típica, en una banda al NE de ésta, al borde del antiguo camino de Lebanza a la abadía de Lebanza (Figs. 54-55) y consta de cuatrocientos ochenta y cinco ejemplares registrados, DPO 40422-40906. La última muestra comprende numerosos fragmentos de la lumaquela donde se hallaron los ejemplares, con centenares de individuos que aún pueden extraerse. La población fósil de El Cuchillón, proviene de la ladera meridional del monte del mismo nombre, al E de la abadía de Lebanza (Figs. 54-55), de la misma formación y nivel estratigráfico aproximado que la típica, con ciento diecisiete ejemplares registrados, DPO 40907-41023; otros doce ejemplares en buen estado, DPO 128551-128562 (el ejemplar 128553 seccionado, Fig. 57), del este de Montallende, al S de la abadía de Lebanza (Figs. 2, 51-52), mismo nivel estratigráfico que los anteriores; cincuenta y dos ejemplares, DPO 128563-128614 del curso alto del río Arauz (N de Palencia), margen izquierda del río (Figs. 51, 90), Fm. Lebanza, Miembro B sup. (Fig. 2), niveles M-AR-25 a 27, Lochkoviense medio.

**Localidad y estrato tipo:** Unos 700 m al OSO del pueblo de Lebanza (Municipio de La Pernía, Palencia). Pequeño valle dirigido SSE-NNO. Corte llamado de “Las Cabañinas” M-LEB-I, Coordenadas 42°57'44”N, 4°32'O (Figs. 51-52). Calizas bioclásticas lumaquéllicas de la Fm. Lebanza, Miembro B, nivel 22/23, Intervalo faunístico 4, Lochkoviense medio (Figs. 2, 53).

**Diagnosis:** *Perniella* de pequeño tamaño, algo más larga que ancha (promedio a/L: 0,89), relativamente alta (promedio g/L: 0,54), de contorno suboval, ornamentación de cóstulas simples (promedio: 31) restringidas al margen anterior de la concha en los adultos; ejemplares neánicos lisos. Gancho suberecto a erecto. Ángulo apical en torno a 90°. Foramen mesotírido limitado basalmente por placas deltidiales conjuntas. Placas dentales finas y cortas. Plataforma cardinal perforada, soportada por pequeñas placas cruales, salvo en los ejemplares neánicos, donde sólo se desarrollan protuberancias redondeadas en el fondo de la valva.

**Tabla 9.** Medidas en mm de algunos ejemplares de *Perniella perniana* n. g. n. sp. (población del SO de Lebanza, corte M-LEB-I, "Las Cabañinas", Fig 52). L, a, g: Longitud, anchura y grosor.  $\alpha$ : ángulo apical (en grados); Nc: número de cóstulas.

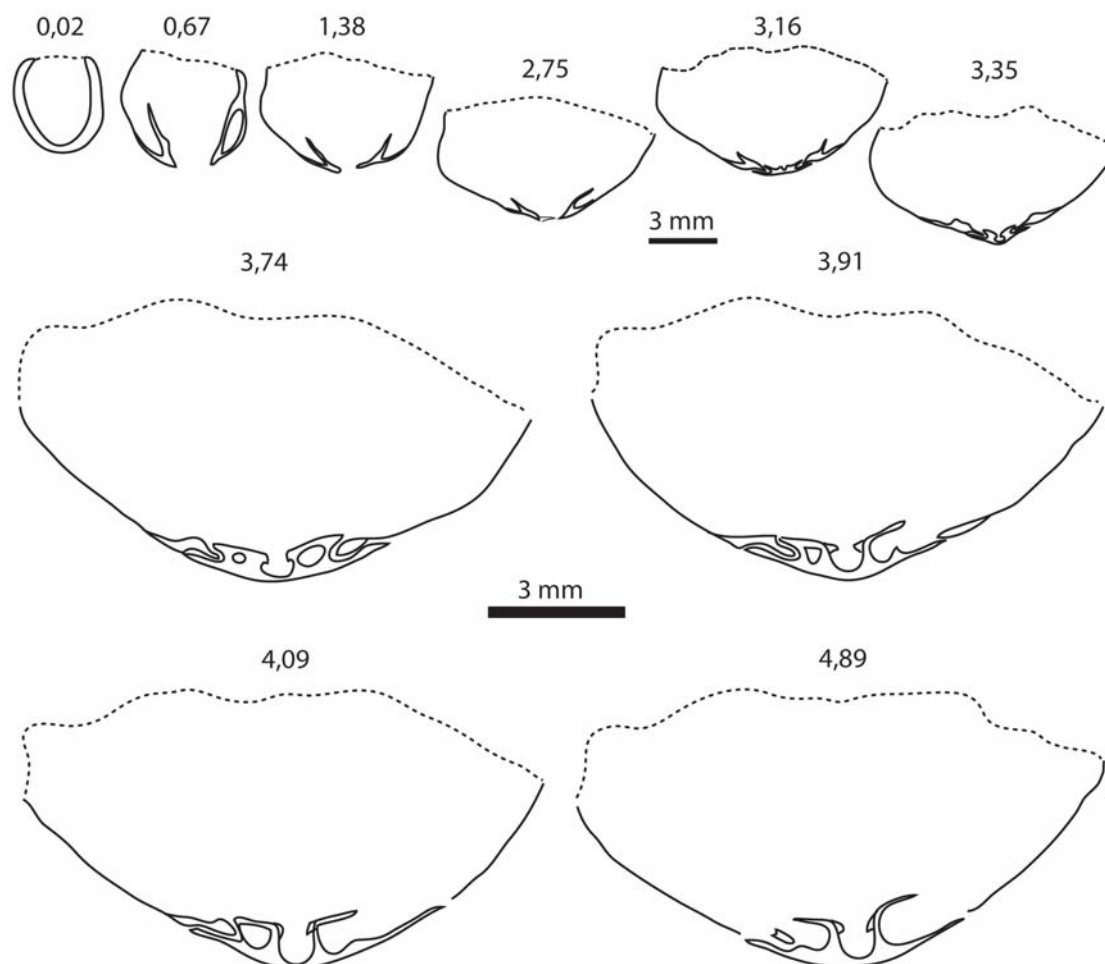
DPO	L	a	g	a/L	g/L	$\alpha$	Nc
Paratipo 31311	16	14,1	10	0,88	0,62	—	—
Paratipo 128417	14,3	13,2	8	0,92	0,56	—	—
Paratipo 128414	14,3	12,9	8,8	0,9	0,61	—	—
Paratipo 128415	14,1	14,7	7,5	1,04	0,53	112	35
Paratipo 128416	14	13,9	8,1	0,99	0,58	—	—
Paratipo 128418	13,9	12,8	7,4	0,92	0,53	99	54
Holotipo 31303	13,5	11,6	8,8	0,86	0,65	104	37
Paratipo 31712	13,2	11,2	8,4	0,85	0,64	87	42
Paratipo 128419	13,1	12,4	7,8	0,95	0,59	—	—
Paratipo 128420	13	11,8	8,4	0,91	0,65	99	38
Paratipo 128421	12,8	12,3	6,2	0,96	0,48	99	42
Paratipo 128503	12,8	11	7	0,86	0,55	—	—
Paratipo 128422	12,5	10,9	6,7	0,87	0,54	103	30
Paratipo 128423	12,4	10,6	6	0,85	0,48	—	—
Paratipo 128425	12,2	10,4	7	0,85	0,57	—	—
Paratipo 128424	12,2	10,1	6	0,83	0,49	—	—
Paratipo 128426	11,9	10,6	5,1	0,89	0,43	82	—
Paratipo 31305	11,8	9,9	6,9	0,84	0,58	98	31
Paratipo 128428	11,5	10	7,9	0,87	0,69	—	—
Paratipo 128427	11,4	10,1	5,3	0,88	0,46	—	—
Paratipo 128430	11,2	10,1	4,3	0,9	0,38	—	—
Paratipo 128431	11	9,1	7,1	0,83	0,64	97	32
Paratipo 128429	10,6	10,5	6,3	0,99	0,59	95	36
Paratipo 128433	10,6	9,2	5,2	0,87	0,49	—	—
Paratipo 128432	10,5	9,4	6,2	0,89	0,59	108	37
Paratipo 128436	10,4	8,2	4,9	0,79	0,47	89	36
Paratipo 31309	10,3	8,3	7,2	0,81	0,7	93	28
Paratipo 128434	10,2	9,1	4,9	0,89	0,48	—	—
Paratipo 128435	10	9,3	5,5	0,93	0,55	—	—
Paratipo 128437	9,8	8,7	6,1	0,89	0,62	—	—
Paratipo 128442	9,6	7,9	5,3	0,82	0,55	86	26
Paratipo 128440	9,4	9	6,5	0,96	0,69	104	32
Paratipo 128438	9,4	8,5	5,2	0,9	0,55	78	32
Paratipo 128441	9,4	7,8	6,6	0,83	0,7	—	—
Paratipo 128439	9,3	9,2	5,4	0,99	0,58	—	—
Paratipo 128445	9,2	8,2	5,3	0,89	0,58	—	—
Paratipo 128446	9,1	8,6	5,7	0,94	0,63	—	—
Paratipo 128443	8,8	7,7	6,3	0,87	0,71	82	30
Paratipo 128450	8,7	7,4	5,3	0,85	0,61	90	22
Paratipo 128444	8,7	7,2	6,4	0,83	0,74	—	26

Tabla 9. Continua ▶

DPO	L	a	g	a/L	g/L	$\alpha$	Nc
Paratipo 128447	8,6	8	5,6	0,93	0,65	—	—
Paratipo 128449	8,4	7,7	4,8	0,92	0,57	93	30
Paratipo 128451	8,4	7,6	4,9	0,9	0,58	79	27
Paratipo 128455	8,4	7,6	4,6	0,9	0,55	96	27
Paratipo 128448	8,3	8	4,9	0,96	0,59	—	—
Paratipo 128453	8,3	7,5	5,4	0,9	0,65	—	—
Paratipo 128454	8,1	7,5	4,3	0,92	0,53	86	20
Paratipo 128461	8	6,7	5,1	0,84	0,64	76	—
Paratipo 128457	7,9	8,2	3,8	1,04	0,48	—	—
Paratipo 128452	7,9	6,9	4,8	0,87	0,61	—	—
Paratipo 128456	7,8	7,9	4	1,01	0,51	—	—
Paratipo 128460	7,7	6,8	5,6	0,88	0,73	—	—
Paratipo 128458	7,6	7,6	4,1	1	0,54	107	31
Paratipo 128462	7,6	7,4	4,9	0,97	0,64	—	—
Paratipo 128459	7,5	6,6	5,1	0,88	0,68	—	22
Paratipo 128466	7,5	6,4	4,3	0,85	0,57	71	0
Paratipo 128463	7,4	7	3,7	0,94	0,5	—	—
Paratipo 128464	7,3	6,9	4	0,94	0,55	—	—
Paratipo 128465	7,2	6,3	4,3	0,87	0,6	—	—
Paratipo 128468	7,2	5,9	4,2	0,82	0,58	93	0
Paratipo 128467	7,1	6,3	5,3	0,89	0,75	88	26
Paratipo 128470	6,9	6,9	3,5	1	0,51	90	0
Paratipo 128472	6,9	6,9	3,6	1	0,52	—	—
Paratipo 128469	6,9	6,7	3,4	0,97	0,49	—	—
Paratipo 128473	6,9	6,4	3,3	0,93	0,48	—	—
Paratipo 128475	6,7	6	4,3	0,89	0,64	91	19
Paratipo 128471	6,6	6,4	3,8	0,97	0,57	—	26
Paratipo 128474	6,6	5,3	3,6	0,8	0,54	95	—
Paratipo 128476	6,5	5,8	3,2	0,89	0,49	99	—
Paratipo 128478	6,4	5,3	3,6	0,83	0,56	86	—
Paratipo 128477	6	6,1	2,7	1,02	0,45	106	—
Paratipo 128483	5,8	4,7	2,5	0,81	0,43	102	0
Paratipo 128485	5,7	4	2,3	0,7	0,4	91	0
Paratipo 128479	5,6	5	2,6	0,89	0,46	—	—
Paratipo 128480	5,5	5	2,8	0,91	0,51	—	—
Paratipo 128481	5,4	5,1	2,7	0,94	0,5	104	—
Paratipo 128482	5,3	4,5	2,6	0,85	0,49	87	0
Paratipo 128488	5	4,6	2,3	0,92	0,46	87	0
Paratipo 128484	5	4,3	2,1	0,86	0,42	—	—
Paratipo 128486	4,9	4,4	2,4	0,9	0,49	93	0
Paratipo 128489	4,6	4,1	2,6	0,89	0,56	—	—
Paratipo 128487	4,5	4	2	0,89	0,44	73	0
Paratipo 128490	4,2	3,6	1,7	0,86	0,4	95	0

Tabla 9. Continua ▶

DPO	L	a	g	a/L	g/L	$\alpha$	Nc
Paratipo 128492	4,2	3,5	1,9	0,83	0,45	—	0
Paratipo 128493	4	3,6	1,7	0,9	0,42	—	0
Paratipo 128491	3,7	3,7	1,7	1	0,46	97	0
Paratipo 128494	3,7	3,2	1,6	0,86	0,43	—	0
Paratipo 128495	3,5	2,9	1,6	0,83	0,46	75	0
Paratipo 128496	2,8	2,6	1,2	0,93	0,43	95	0
Paratipo 128497	2,7	2,4	1,1	0,89	0,41	98	0
Paratipo 128498	2,6	2,3	1,1	0,88	0,42	—	0
Paratipo 128500	2,2	2,1	0,9	0,95	0,41	90	0
Paratipo 128499	2,2	1,8	1	0,82	0,45	—	0
Paratipo 128501	2,2	1,8	1	0,82	0,45	64	0
Paratipo 128502	1,9	1,2	—	0,63	—	—	0
<b>MEDIAS</b>	<b>8,3</b>	<b>7,4</b>	<b>4,7</b>	<b>0,89</b>	<b>0,54</b>	<b>90°</b>	<b>31</b>



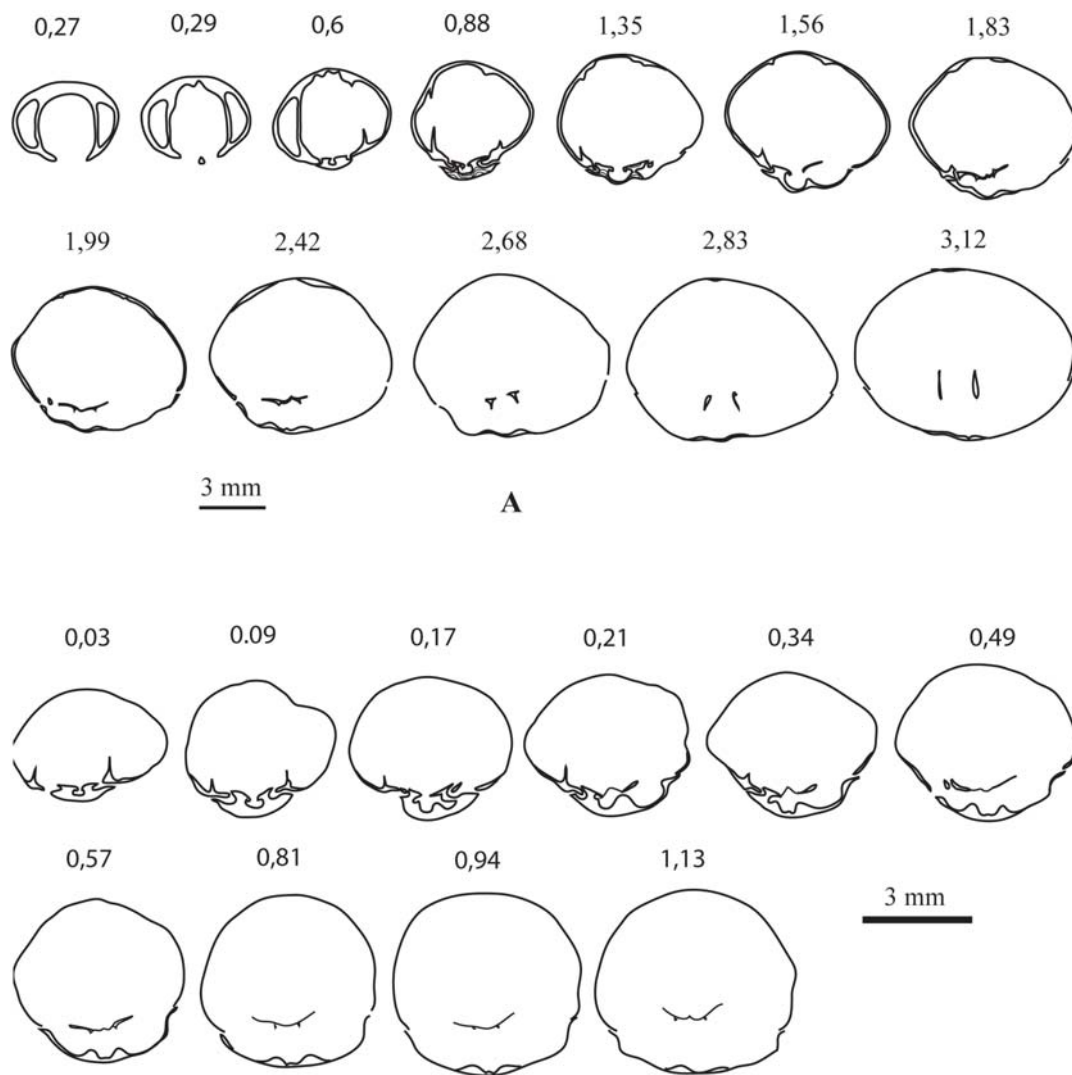
**Figura 56.** *Perniella perniiana* n. g. n. sp. DPO 128505. Secciones seriadas en planos paralelos, perpendiculares al de simetría y al de comisura. Distancias en mm medidas al ápice de la valva ventral. Obsérvese el desarrollo de las placas crurales en las secciones 3,74 a 4,89.



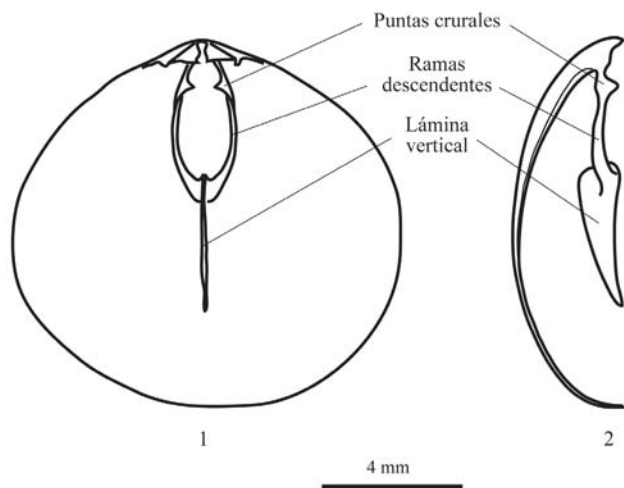
**Diagnosis:** Small-sized *Perniella*, with length slightly greater than width (average  $a/L$ : 0,89), relatively high (average  $g/L$ : 0,54), subovate in outline. Ornamentation consisting in about 31 simple costulae restricted to the anterior margin of shell in adults; neanic shell unornamented. Beak suberect to erect, apical angle ca.  $92^\circ$ , foramen mesothyrid limited basally by conjunct deltidial plates. Dental plates fine and short. Cardinal plate posteriorly perforate, supported by small crural plates excepting in neanic specimens that develop only

faint rounded "bulges" (sensu Boucot & Wilson, 1994: 1004) that rise on the valve floor.

**Descripción:** Concha astrófica de pequeño tamaño (hasta 16 mm de longitud; promedio L: 8,3, para 93 medidas) (Tab. 9), con charnela relativamente extensa, algo más corta que la máxima anchura, un poco más larga que ancha (promedio  $a/L$  para 93 medidas: 0,89) (Fig. 55, Tab. 9) ventribiconvexa, de contorno subpentagonal a suboval, con la máxima anchura hacia



**Figura 57. A:** *Perniella perniiana* n. g. n. sp. DPO 128517. Secciones seriadas en planos paralelos, perpendiculares al de simetría y al de comisura. Distancias en mm medidas al ápice de la valva ventral. Obsérvense los *bulges* dorsales. **B:** *Perniella perniiana* n. g. n. sp. DPO 128553. Secciones seriadas en planos paralelos, perpendiculares al de simetría y al de comisura. Obsérvense la delicada placa cardinal media y las placas crurales incipientes (y *bulges* dorsales). Distancias en mm medidas al ápice de la valva ventral.

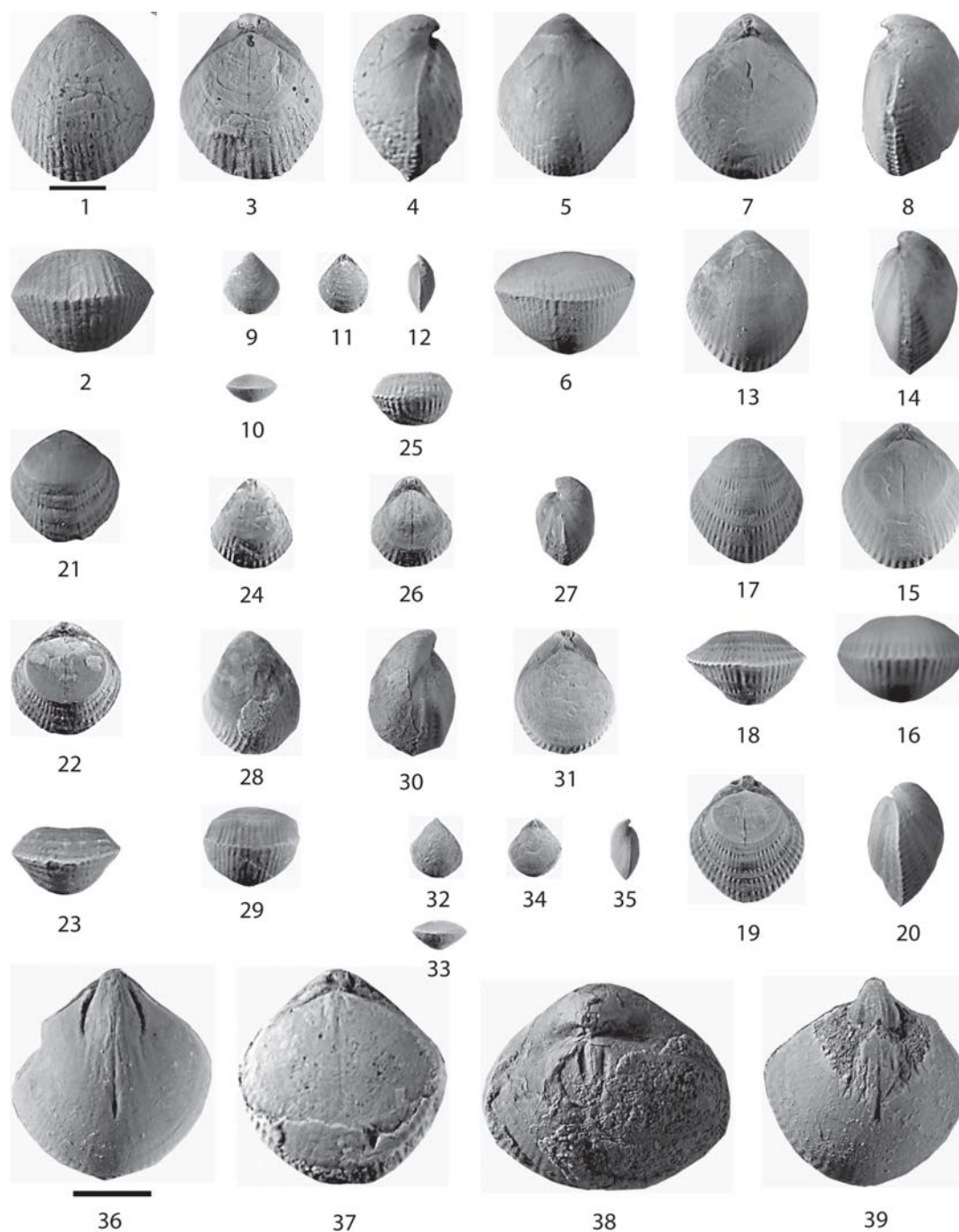


**Figura 58.** *Perniella perniana* n. g. n. sp. DPO 128615, del corte tipo de la Fm. Lebanza, Mb. B, nivel M-LEB-15/16. Reconstrucción del braquidio del ejemplar (a partir de secciones seriadas, algo idealizado). 1-2: Vistas ventral y lateral.

la mitad de la longitud y la máxima altura en la mitad posterior de la concha, con charnela relativamente extensa. Concha lisa en los estadios tempranos de desarrollo y con cóstulas radiales, bajas y subangulosas, generalmente simples, en número de 20 a 54 (promedio: 31, para 56 observaciones) (Tab. 9), desarrolladas cerca del margen anterior, en los estadios efébricos; espacios intercostulares similares a las cóstulas en anchura y altura. La concha no presenta seno ni pliegue dorsal diferenciados, pero en algunos adultos la costulación tiende a amortiguarse, incluso a desaparecer en la parte anteromedial de ambas valvas (Fig. 59.17-19, 21-23, 25). Las diferentes fases de crecimiento suelen marcarse por la presencia de lamelas concéntricas, fuertes y distantes, entre las cuales aparecen otras mucho más finas y numerosas (Fig. 59.17-23). La costulación se desarrolla, en ocasiones, de manera irregular, discontinua, en los espacios interlamelares e, incluso, se manifiesta algo antes en la valva ventral que en la dorsal (Fig. 59.21-22, por ejemplo). Con frecuencia, la dirección de crecimiento cambia de manera acusada al nivel de las lamelas más fuertes, de manera que las valvas se encuentran en la comisura, sobre todo en los ejemplares maduros, en ángulo obtuso muy abierto, a veces cercano a  $180^\circ$  (Figs. 54C, 59.30). Comisura anterior rectimarginada, crenulada en los ejemplares efébricos. Valva ventral regular y suave a muy fuertemente convexa. Gancho bien desarrollado, inclinado a subrecto en los juveniles, y subrecto a recurvado en los adultos, perforado por un foramen circular menudo, mesotirido, limitado por un deltidio basalmente conjunto; ángulo apical abierto, de  $65$  a  $112^\circ$  (promedio para 46 medidas:  $92^\circ$ ) (Tab. 9), aristas umbonales bastante

fuertes limitando una interárea cóncava, relativamente extensa. Valva dorsal con la máxima convexidad en la región umbonal; gancho dorsal oculto en la cavidad deltoidal ventral.

**Caracteres internos** (apreciados mediante secciones seriadas y preparación al temple de algunos ejemplares) (Figs. 54, 56-58). Placas dentales cóncavas, finas y cortas, que alcanzan apenas la zona de articulación de las valvas, flanqueando el área muscular peduncular; dientes finos y largos no denticulados. Campo muscular ventral débilmente impreso, salvo en los ejemplares adultos, extendiéndose más allá de la mitad de la longitud de la valva, con huellas del par medio de aductores, longitudinalmente ovaladas a reniformes, limitadas lateral y anteriormente por las de los diductores, subtriangulares y débilmente flabeladas; por detrás del campo principal se extiende, a veces ocupando un nivel superior, el campo muscular peduncular con huellas alargadas escasamente diferenciadas (Fig. 54A, 59.36). Un menudo miofragma biseca el área muscular en toda su extensión, mucho menos desarrollado proximal que distalmente (Fig. 59.36). Angioglifo pinnado, con vasos medios y miarios visibles en los ejemplares adultos (Fig. 54A). Plataforma cardinal normalmente completa y perforada por un amplio foramen dorsal en su extremo posterior, limitada por cavidades dentales no denticuladas; los bordes laterales de las placas cardinales externas encajan en sendas cavidades en la base de los dientes, formando una articulación complementaria; las placas cardinales externas están unidas por delante de la zona de articulación por una fina



**Figura 59.** *Perniella perniiana* n. g. n. sp. 1-4: Holotipo DPO 31303, vistas ventral, anterior, dorsal y lateral. 5-8: DPO 31712, vistas ventral, anterior, dorsal y lateral. 9-12: Paratipo DPO 128482, vistas ventral, anterior, dorsal y lateral. Ejemplar efébrico temprano. 13-16: Paratipo DPO 31305, vistas ventral, lateral, dorsal y anterior. 17-20: Paratipo DPO 128432, vistas ventral, anterior, dorsal y lateral. 21-23: Paratipo DPO 128440, vistas ventral, dorsal y anterior. Obsérvese el brusco cambio del vector de crecimiento en la lamela donde aparece la ornamentación radial. 24-27: Paratipo DPO 128468, vistas ventral, anterior, dorsal y lateral. 28-31: Paratipo DPO 31309, vistas ventral, anterior, lateral y dorsal. Obsérvese los bruscos cambios del vector de crecimiento. 32-35: Paratipo DPO 128485, vistas ventral, anterior, dorsal y lateral de un ejemplar efébrico temprano. 36: DPO 128515, molde interno ventral, mostrando las placas dentales y el campo muscular. 37: Paratipo DPO 128419, valva dorsal desconchada mostrando el débil campo muscular. 38: Paratipo DPO 128415, vista posterodorsal, que muestra el desarrollo de las placas cruales. 39: DPO 128514, molde interno ventral mostrando el campo muscular peduncular y el campo principal, algo dañado. Barras de escala: 5 mm, la mayor correspondiente sólo a las Figs. 36 a 39.

banda transversa, con una arista media bastante marcada, que se prolonga hasta el margen de la plataforma cardinal o incluso un poco más allá, entre los crura (Fig. 57). Los individuos juveniles y algunos efébicos tempranos muestran abultamientos, más o menos desarrollados en el fondo de la valva, que no llegan a tocar la plataforma, pero en los mayoría de los efébicos, dichas placas, aunque cortas, soportan directamente la plataforma cardinal en parte de su extensión (Figs. 56, 58-59). En los moldes internos y en los ejemplares desconchados al temple, las placas crurales se prolongan, subparalelas, hasta el límite posterior del campo muscular (Fig. 54B). Campo muscular dorsal siempre muy débilmente impreso, largo y estrecho, alcanzando 2/3 de la longitud de la valva, bisecado por un miofragma un poco más fuerte que el ventral, con huellas del par anterior de aductores alargadas, separadas del par posterior por débiles elevaciones diagonales (Figs. 54B, 59.3, 15, 19, 22, 37, 38); angioglifo imperceptible. Braquidio centroneliforme, constituido por un par de ramas descendentes finas, con puntas crurales bien desarrolladas, que se unen hacia la mitad de la longitud de la valva, a una lámina vertical, muy larga, que llega a alcanzar los 2/3 de la longitud de la valva (Fig. 56).

**Desarrollo ontogenético:** Las conchas neánicas son alargadas, de contorno subpentagonal, débilmente ventribiconvexas y bajas (g/L inferior a 0,5), con gancho estirado posteriormente, inclinado a subrecto al final de la fase, ángulo apical inferior a 100° (Tab. 9), comisura rectimarginada y cortante, y sin elementos radiales. Hacia L=5-6 mm, se produce la transición a la fase efébica, con aparición de elementos radiales simples, en número de 20-30, por delante de una lamela de crecimiento más marcada que las otras, cerca del margen de la concha y la comisura se hace crenulada. Durante el desarrollo posterior, la concha gana en altura (g/L hasta 0,7 o más) y se vuelve marcadamente ventribiconvexa, casi equidimensional, con contorno suboval. Las cóstulas, subangulosas a angulosas, ocupan cada vez más espacio en la concha, pero suelen mantenerse próximas al margen de la misma; su número crece hasta un máximo en torno a 40 (excepcionalmente, más de 50, observado en un solo ejemplar) y alguno de los elementos puede llegar a bifurcarse; hay, asimismo, una tendencia a la aparición en el área anteromedial de ambas valvas de una franja estrecha donde las

cóstulas se debilitan y, en ocasiones, desaparecen. El gancho se dobla cada vez más, volviéndose erecto, incluso incurvado y el ángulo apical crece, alcanzando valores cercanos a 110° (Tab. 9). Algunas conchas muestran un marcado cambio en la orientación del crecimiento en el nivel de aparición de las cóstulas, e incluso a partir de una o dos lamelas consecutivas, muy fuertes, por delante de dicho nivel, de manera que, además de ganar la concha altura (igualándose el grosor casi a la anchura), las valvas se encuentran en la comisura formando un ángulo obtuso cercano a 180° (Figs. 54C, 59.30).

En el interior de la concha, los individuos juveniles poseen campos musculares poco marcados y placas crurales incipientes, reducidas habitualmente a abultamientos del fondo de la valva, por debajo de la plataforma cardinal. Los individuos efébicos, en cambio, tienen campos musculares bien impresos, en especial el ventral y, frecuentemente, las placas crurales soportan directamente la plataforma cardinal en parte de su extensión (Fig. 56).

**Discusión:** Binnekamp (1965) identificó la forma que acabamos de describir como *Podolella rensseleoides* Kozłowski, 1929, sobre la base de secciones seriadas paralelas al plano de comisura, al menos de un ejemplar, donde puso de relieve la existencia de un braquidio centroneliforme y de placas cardinales unidas por una banda transversal delgada. Dicha asignación, como ya se dijo antes, la confirmó el propio Kozłowski (*com. pers.*, en Binnekamp 1965: 35). Sin embargo, el estudio de centenares de ejemplares, en todas las fases de crecimiento, procedentes de los mismos yacimientos trabajados por Binnekamp, revela la existencia constante de placas crurales incipientes en los juveniles, soportando la plataforma cardinal en los adultos, a la manera típica en *Nanothyris mutabilis* (Hall, 1857), por lo que el material de Binnekamp se reinterpreta aquí como perteneciente a otro género, *Perniella* n. g. y a la especie-tipo del mismo, *P. perniana* n. g. n. sp.

*Perniella perniana* difiere de *Podolella rensseleoides* en el contorno, alargamiento, gancho más recurvado, mayor tamaño y número de cóstulas radiales, campo muscular ventral más excavado y presencia de pequeñas placas crurales en los adultos.

Las diferencias entre *P. perniana* y la otra especie incluida en el género, *P. vicorum* n. g. n. sp. se indican luego.



*Perniella vicorum* n. sp.  
Figs. 1-2, 51, 60-66, Tab. 10

#### Derivatio nominis:

Del latín, *Vicus*, *i*: Barrio, plural, *Vicorum*, de los Barrios, aludiendo al pueblo más próximo a la localidad típica, Los Barrios de Luna, en la provincia de León (N de España).

**Material:** Centenares de ejemplares, la mayoría como valvas aisladas en mal estado de conservación. Holotipo DPO 128861 (Fig. 65.1-5) y noventa y siete paratipos DPO 128651 (Fig. 65.22-24), 128835-128860 (128839, 128859 y 128860), figurados, Fig. 65.25-28 y Fig. 66.1-4, 12-16; DPO 128835 y DPO 128849, seccionados, Fig. 64) y 128862-128932 de la localidad típica (figurados 128878, 128898, 128904, 128916, 128919, 128925 y 128916, Fig. 65.6-10, 11-14, 19, 29-33 y 15-18; 128864 y 128867, Fig. 66.7-10, 17-21; seccionados DPO 128672 y 128677, Fig. 62). Ciento cincuenta y siete topotipos, del propio estrato típico, DPO 128678-128834, en mal estado (figurados 128668b, Fig. 65.20-21 y 128689, Fig. 66.11). Cincuenta y siete ejemplares DPO 128652-128667, 128933-128974 (figurado 128651, Fig. 65.22-24), generalmente en mal estado, de la localidad típica pero de niveles por debajo y por encima del típico, del Lochkoviense medio al Praguense basal.

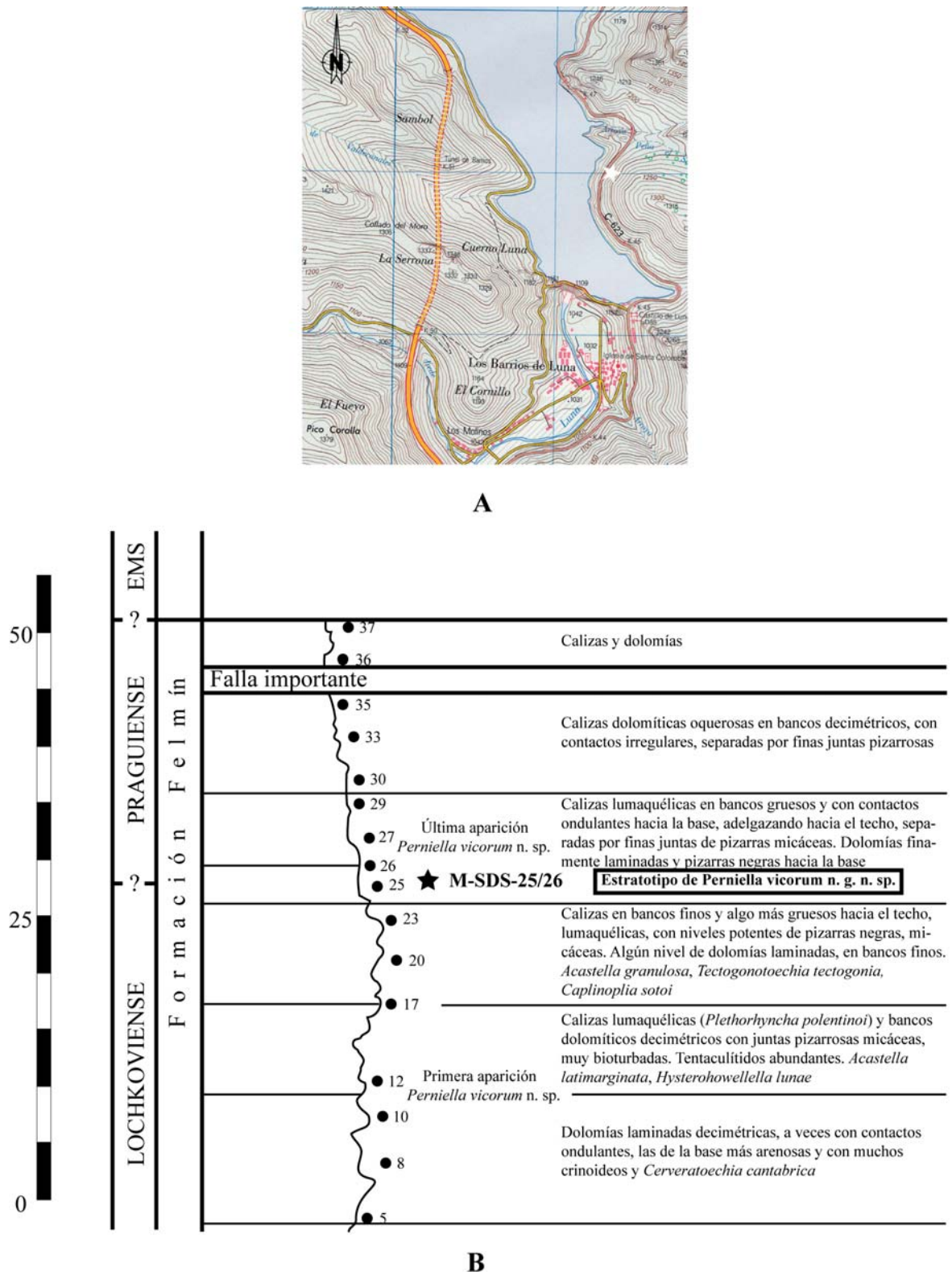
**Localidad y estrato tipo:** Carretera comarcal C-623 León-Villablino, cerca del km 46,5, 1,2 km al norte de Los Barrios de Luna, talud oriental de la carretera (Figs. 51, 60A). Calizas arenosas lumaquéllicas en bancos bastante gruesos y planos de estratificación irregulares y bioturbados (Fig. 60B). Grupo La Vid, Formación Felmin (Figs. 2, 60B), Yacimiento I-82, nivel M-SDS-25/26, Intervalo Faunístico 5, Lochkoviense terminal o Praguense basal.

**Diagnosis:** *Perniella* de tamaño medio (promedio L: 13,8), más larga que ancha (promedio a/L: 0,84), alta (promedio g/L: 0,65), de contorno subpentagonal, con ornamentación de cóstulas simples numerosas (promedio: 43), que ocupan buena parte de la concha en los adultos; conchas neánicas lisas. Gancho erecto a recurvado. Ángulo apical en torno a 100°. Foramen mesotírido limitado basalmente por placas deltidiales conjuntas. Placas dentales finas y

relativamente largas. Plataforma cardinal perforada, soportada por placas crurales incluso en los estadios neánicos tardíos, reducidas a protuberancias en el fondo de la valva en los neánicos tempranos.

**Diagnosis:** *Medium-sized* *Perniella* (average L: 13,8), length greater than width (average a/L: 0,84), high (average g/L: 0,65), sub-pentagonal in outline. Ornamentation consisting of about 43 simple costulae developed along a good part of the shell in adults; neanic shell unornamented. Beak erect to incurved, apical angle about 100°, foramen mesothyrid limited basally by conjunct deltidial plates. Dental plates fine and relatively long. Cardinal plate posteriorly perforate, supported by small crural plates in adults and in late neanic specimens and only with rounded "bulges" (sensu Boucot & Wilson, 1994: 1004) that rise on the valve floor in early neanic.

**Descripción:** Concha astrófica, charnela extensa, tamaño medio (hasta 20 mm de longitud; promedio de L para 58 medidas: 13,8) (Tab. 10), contorno subpentagonal, más larga que ancha (promedio a/L para 58 medidas: 0,84) (Tab. 10), máxima anchura hacia la mitad de la longitud o algo más, ventribiconvexa, bastante alta (promedio g/L para 58 medidas: 0,65) (Tab. 10), máxima altura hacia la mitad de la longitud o algo más. Concha lisa en los estadios tempranos de desarrollo pero provista de cóstulas radiales abundantes (hasta cerca de 60 elementos, promedio: 43, para 27 medidas) (Tab. 10), subangulosas, simples, desarrolladas en los ejemplares efébricos tempranos cerca del margen anterior y desde la mitad de la longitud en los adultos (Fig. 66.3); espacios intercostulares similares. Tendencia a desarrollar, en los individuos adultos, débiles pliegues medios, anchos y muy aplanados, en ambas valvas, donde las cóstulas adelgazan y se atenúan (Fig. 66.10). Las cóstulas nacen en una lamela de crecimiento muy marcada a 6-14 mm del ápice ventral y su número aumenta en los márgenes laterales de la concha a medida que la concha ensancha con el crecimiento. Por delante del origen de las cóstulas, pueden desarrollarse otras 2-3 lamelas de crecimiento muy fuertes, con espacios intermedios ocupados por lamelas mucho más finas y regulares (Fig. 65.3); con frecuencia, a la altura de las lamelas más marcadas, el vector de crecimiento cambia bruscamente, llegando a encontrarse las valvas en



**Figura 60.** *Perniella vicorum* n. g. n. sp. **A:** Localidad tipo (estrella blanca) en la hoja 102-IV del Mapa Topográfico Nacional de España E. 1:25.000, carretera comarcal C-623, León-Villablino, cerca del km 46,5, 1,2 km al norte de Los Barrios de Luna, talud oriental de la carretera. Grupo La Vid, Formación Felmín (Fig. 2), yacimiento I-82, nivel M-SDS-25/26, Intervalo Faunístico 5, probablemente Praguense basal. Lado de la cuadrícula: 1 km. **B:** Estratotipo (estrella negra).

**Tabla 10.** Medidas en mm de algunos ejemplares de *Perniella vicorum* n. g. n. sp. L, a, g: Longitud, anchura y grosor.  $\alpha$ : ángulo apical (en grados); Nc: número de cóstulas.

DPO	L	a	g	a/L	g/L	$\alpha$	Nc
Paratipo 31230	19,9	14,8	13,1	0,74	0,66	88	48
Paratipo 128837	19,7	14,3	12,8	0,73	0,65	93	44
Paratipo 128838	19,1	14,3	10,9	0,75	0,57	—	—
Paratipo 128915	18,4	13,4	11,1	0,73	0,6	—	—
Paratipo 128841	18,2	14	11,7	0,77	0,64	—	—
Paratipo 128842	17,9	14,5	11,8	0,81	0,66	110	—
Paratipo 128839	17,8	15,5	10,9	0,87	0,61	110	58
Paratipo 128845	17,7	14,8	11,4	0,84	0,64	115	—
Paratipo 128843	17,6	14,7	10,8	0,83	0,61	96	—
Paratipo 128852	17,5	14,5	9,4	0,83	0,54	104	—
Paratipo 128856	17,5	12,9	12,1	0,74	0,69	—	—
Paratipo 128847	17,4	16,2	10,3	0,93	0,59	98	—
Paratipo 128854	17,3	13,9	10,2	0,8	0,59	—	—
Paratipo 128857	17,1	14,3	9	9,84	0,53	—	—
Paratipo 128916	17	14,4	11,9	0,85	0,7	—	—
Paratipo 128849	16,8	14,7	10,2	0,87	0,61	103	—
Paratipo 128846	16,7	14	12,3	0,84	0,74	—	—
Paratipo 128920	16,5	12,6	11,7	0,76	0,71	—	41
Paratipo 128863	16,2	14	11	0,86	0,68	—	46
Paratipo 128868	16	12,2	9,2	0,76	0,57	83	48
Paratipo 128859	16	11,9	11,6	0,74	0,72	99	38
Paratipo 128864	15,8	13,1	10,3	0,83	0,65	109	42
Paratipo 128860	15,8	12,5	10,2	0,79	0,64	99	47
Paratipo 128862	15,7	13,3	11,5	0,85	0,73	—	—
Paratipo 128921	15,5	11,7	11,3	0,75	0,73	—	—
Paratipo 128865	15,3	12	11,1	0,78	0,72	99	50
Paratipo 128925	15,2	10,9	7,2	0,72	0,47	—	—
Paratipo 128867	15,1	13,7	8,6	0,91	0,57	—	—
Holotipo 128861	15,1	12,8	10,9	0,85	0,72	107	53
Paratipo 128924	14,1	11,7	10,4	0,83	0,74	—	52
Paratipo 128923	14	13,3	9,9	0,95	0,71	—	46
Paratipo 128872	13,4	11,9	11	0,89	0,82	—	41
Paratipo 128875	13	11,5	10	0,88	0,77	92	—
Paratipo 128877	12,5	10	7,3	0,8	0,58	—	—
Paratipo 128876	12,2	10,5	7,5	0,86	0,61	—	36
Paratipo 128881	12,1	10,7	7,9	0,88	0,65	—	53
Paratipo 128878	12,1	10	7,3	0,83	0,6	—	34
Paratipo 128884	11,7	10,2	6,5	0,87	0,55	—	—
Paratipo 128885	11,5	10,9	6,6	0,95	0,57	—	—
Paratipo 128886	11,2	9,6	8,1	0,86	0,72	97	33

Tabla 10. Continua ▶

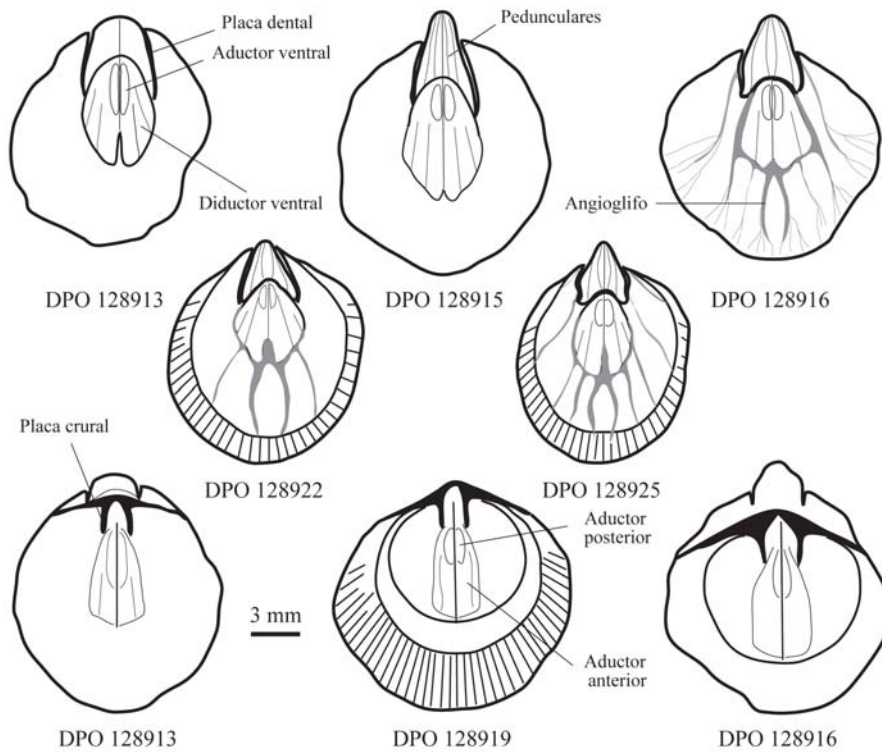
DPO	L	a	g	a/L	g/L	$\alpha$	Nc
Paratipo 128887	11,1	9,4	8,5	0,85	0,76	114	42
Paratipo 128882	11,1	9,2	7,8	0,83	0,7	106	31
Paratipo 128928	10,8	10	6,9	0,92	0,64	—	7
Paratipo 128889	10,7	8,8	6,1	0,82	0,57	—	—
Paratipo 128891	10,5	8,4	6,6	0,8	0,63	—	—
Paratipo 128888	10,4	9,5	7,9	0,91	0,76	—	—
Paratipo 128894	10,2	9	5,8	0,88	0,57	—	—
Paratipo 128930	10	9,3	5,2	0,93	0,52	—	0
Paratipo 128895	9,4	8,1	7,2	0,86	0,76	100	36
Paratipo 128897	8,9	8,2	5,9	0,92	0,66	95	—
Paratipo 128898	8,6	7	6,1	0,81	0,71	93	28
Paratipo 128900	8,1	7	6,3	0,86	0,78	109	—
Paratipo 128899	8	7,5	6,3	0,94	0,79	—	32
Paratipo 128932	8,3	6,5	5,8	0,78	0,7	—	—
Paratipo 128901	7,8	7,1	5,1	0,91	0,65	116	30
Paratipo 128651	7,7	6,9	6	0,89	0,78	—	28
Paratipo 128904	7,3	7,2	3,5	0,99	0,48	97	—
<b>MEDIAS</b>	<b>13,8</b>	<b>11,5</b>	<b>9</b>	<b>0,84</b>	<b>0,65</b>	<b>101°</b>	<b>43</b>

la comisura en ángulo obtuso, a veces, cercano a 180° (Figs. 65.3, 8, 66.3, 19). Las discontinuidades del crecimiento suelen marcarse más en la valva dorsal, que tiende a aplanarse por detrás de la discontinuidad más brusca (Fig. 65.2-3, 9). Comisura anterior rectimarginada, crenulada en los ejemplares efébicos. Valva ventral fuertemente convexa. Gancho ventral doblándose acusadamente hacia la comisura, subrecto a recurvado, perforado por un foramen circular menudo, mesotírido, limitado por un deltidio basalmente conjunto; ángulo apical abierto, de 90 a 115° (promedio para 25 medidas: 101°) (Tab. 10), aristas umbonales bastante fuertes limitando una interárea cóncava, bastante extensa. Valva dorsal con la máxima convexidad en la región umbonal, con frecuencia aplanada hasta cerca del comienzo de la ornamentación costulada, donde el vector de crecimiento suele variar de forma drástica hasta formar el margen de la valva, un codo de casi 90° con el resto de la superficie. Gancho dorsal oculto en la cavidad deltidial ventral.

**Caracteres internos** (apreciados mediante secciones seriadas y preparación al temple de algunos ejemplares) (Figs. 61, 63-64). Concha engrosada posteriormente volviéndose mucho más fina desde

el nivel de aparición de los elementos radiales hacia delante. Placas dentales cóncavas, finas y relativamente largas, que alcanzan la zona de articulación de las valvas, y flanquean los márgenes posteriores del campo muscular principal, soportando dientes bastante fuertes, no denticulados (Figs. 61, 65.21, 66.5); el campo muscular peduncular, con huellas alargadas poco diferenciadas, se sitúa en la cavidad deltidial, por encima del campo principal (Figs. 1, 65.20, 30). El campo principal, fuertemente impreso, en particular en los ejemplares efébicos, es subromboidal a romboidal, estrecho y largo, alcanzando más allá de la mitad de la longitud de la valva, con huellas de los aductores relativamente pequeñas, ovaladas a reniformes, alargadas y poco marcadas, rodeadas por huellas flabeladas de los diductores (Fig. 61). Un miofragma, en ocasiones fuertemente desarrollado en la cavidad umbonal (Fig. 64), biseca el campo muscular perdiendo rápidamente altura hacia delante (Fig. 65.19). Angioglifio pinnado (*pinnate*) con huellas de los vasos medios y miarios siempre bien marcados y, en ocasiones, también los dentarios (Figs. 61, 65.20, 30). Plataforma cardinal completa, perforada apicalmente por un amplio foramen dorsal, limitada por cavidades dentales no denticuladas; las placas car-

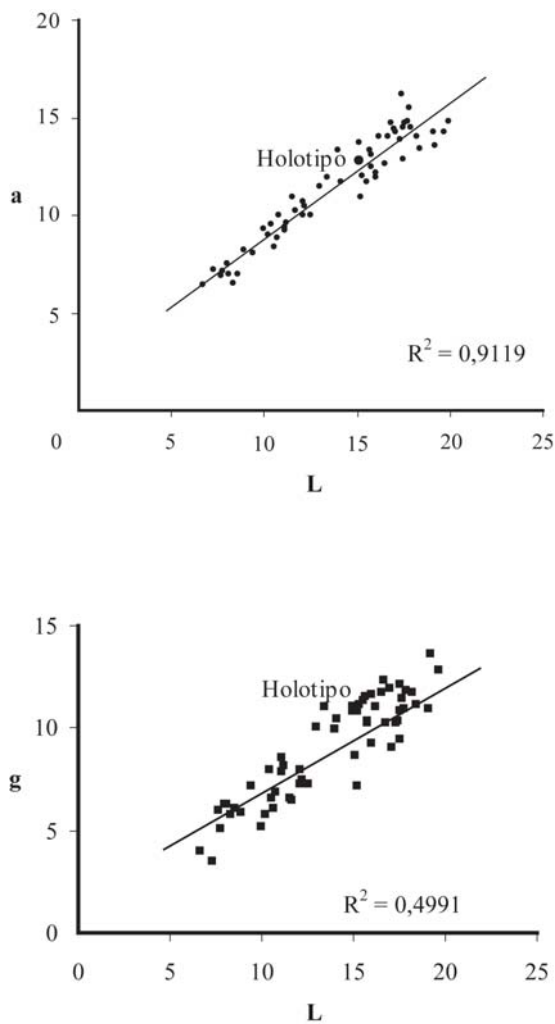




**Figura 61.** *Perniella vicorum* n. g. n. sp. Dibujos en cámara clara de moldes internos ventrales (los cinco superiores) y dorsales (los tres inferiores), mostrando campos musculares y estructuras internas.

dinales externas están débilmente inclinadas hacia el fondo de la valva y sus extremos laterales encajan en sendas cavidades en la base de los dientes, formando una articulación complementaria (Fig. 63); las placas cardinales internas se dirigen ventralmente uniéndose para formar una arista media en forma de tejado que se prolonga más allá del borde de la plataforma, entre los crura (Figs. 63-64); la plataforma cardinal se apoya en los individuos efébicos e, incluso, en los neánicos tardíos, sobre placas crurales que se extienden más allá de la plataforma, hasta el borde posterior del campo muscular, formando crestas convexas y subparalelas (Figs. 61, 63-64, 65.7, 10, 19, 66.6). El campo muscular dorsal se extiende por delante de las placas crurales, y es largo y estrecho, abarcando  $2/3$  de la longitud y  $1/4$  a  $1/5$  de la anchura de la concha, de contorno subrectangular, bisecado por un miofragma fino que alcanza el extremo anterior del campo (Figs. 61, 66.5). Braquidio centroneliforme, constituido por un par de ramas descendentes con puntas crurales bien desarrolladas, que se unen hacia la mitad de la longitud de la valva a una lámina vertical muy larga, que puede llegar a alcanzar casi el margen anterior (Figs. 62, 66.11).

**Desarrollo ontogenético:** El crecimiento de *P. vicorum* n. sp. es muy similar al de *P. perniana* n. sp. con fases neánicas caracterizadas por conchas delgadas, débilmente ventribiconexas, desprovistas de elementos ornamentales, mientras que las adultas (a partir de  $L=6-13$  mm) ganan grosor, se vuelven fuertemente ventribiconexas y están radialmente ornamentadas por un número creciente de cóstulas (25 a 60). El gancho, siempre muy curvado, tiende a doblarse de manera acusada sobre la interárea en los adultos. Las cóstulas nacen en una lamela de crecimiento más fuerte que las otras, a partir de la cual suele variar bruscamente el vector de crecimiento formando un codo más o menos acusado; en el curso del desarrollo, el vector puede cambiar otras dos o tres veces, en fuertes lamelas de crecimiento, hasta encontrarse las valvas en la comisura, en los ejemplares adultos, en ángulo próximo a  $180^\circ$ . El contorno de la concha es suboval en los juveniles y en los efébicos tempranos para hacerse luego subpentagonal, al tiempo que la parte media de las valvas suele desarrollar con la edad sendas elevaciones, anchas y aplanadas, casi imperceptibles, donde la ornamentación es más débil que en los flancos. La mitad posterior de la



**Figura 62.** *Perniella vicorum* n. g. n. sp. Diagramas de dispersión longitud/anchura y longitud/grosor.

concha, tiende a engrosar mucho con la edad, con el campo muscular ventral principal fuertemente excavado en su fondo, ocupando un nivel cada vez más bajo respecto al área peduncular. Las placas cruales soportan la plataforma cardinal en toda su extensión desde los estadios neánicos tardíos y sus bases se prolongan por delante de la plataforma hasta la parte posterior del campo muscular.

**Discusión:** *P. vicorum* n. sp. se separa de *P. perniana* n. sp. en el contorno, mayor alargamiento, tamaño y convexidad, en el gancho ventral más recurvado, en la tendencia a la formación de débiles pliegues aplanados en la parte media de ambas valvas y en el mejor desarrollo de las placas cruales, presentes incluso desde los estadios neánicos tardíos.

Subfamilia **Adreninae** Boucot, en Boucot & Wilson, 1994

**Diagnosis:** Conchas pequeñas, normalmente ventribiconvexas, lisas a fuertemente costadas, foramen ventral casi siempre labiado, comisura anterior unisurcada, braquidio acintado, centroneliforme.

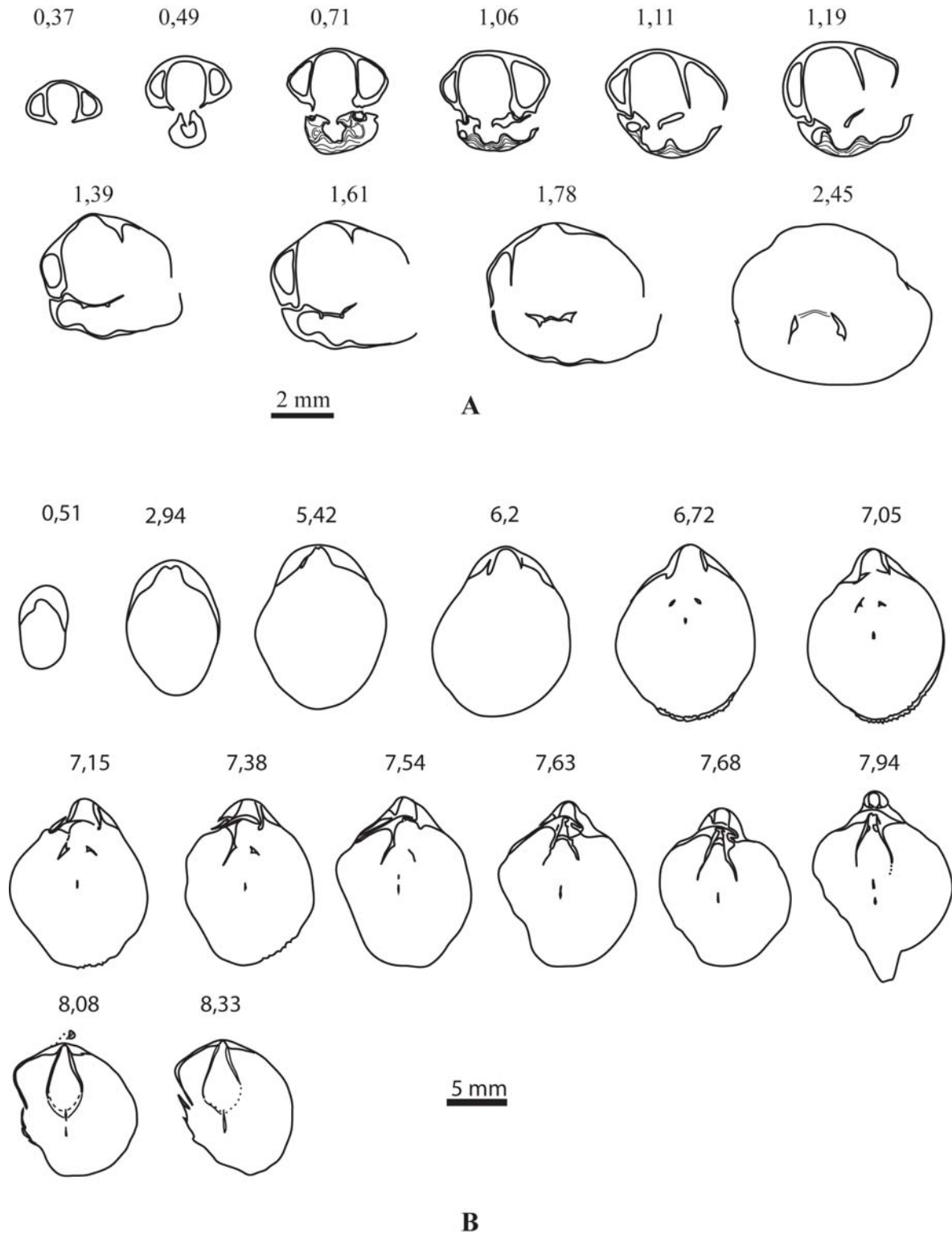
**Diagnosis:** *Small, commonly ventribiconvex, smooth to strongly costate, usually labiate ventral foramen, unisulcate anterior commissure, loop centronelliform.*

**Discusión:** Chatterton (1973) describió en las calizas con “*Receptaculites*” y en las calizas Warroo de la Formación Taemas, en Nueva Gales del Sur (Australia), supuestamente del Emsiense Superior o del Eifeliense Inferior, pequeños terebratúlidos pertenecientes a tres nuevos géneros que asignó a las subfamilias Rhipidothyridinae (*Adrenia*, *Cydimia*) y Mutationellinae (*Micidus*). En China, se descubrieron más tarde, en rocas del Emsiense, nuevos taxones afines a los anteriores: *Barbarothyris* Wang & Rong, 1986 y *Lingshanella* Xu & Yao, 1986. Talent *et al.* (2001), re-dataron dichas formas como del Emsiense Inferior, las australianas pertenecientes a las biozonas de conodontos *Polygnathus perbonus-P. inversus* y las chinas a las de *Polygnathus debiscens-P. perbonus*.

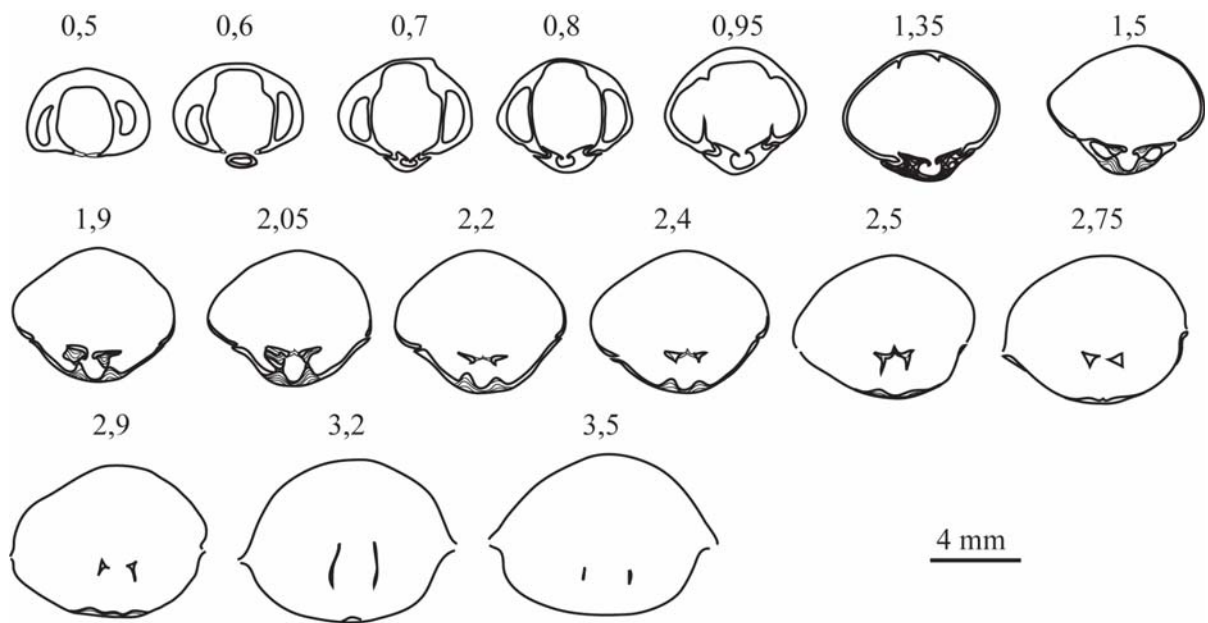
Basándose en la ausencia del septalio típico de los rhipidotiridinos, comisura frecuentemente unisurcada y pequeño tamaño, Boucot (en Boucot & Wilson, 1994: 1018) propuso la nueva Subfamilia Adreninae, dentro de los Meganterididae para comprender todas las formas referidas anteriormente, además del género *Sturtella* Savage, 1971, del Lochkoviense de Nueva Gales del Sur (Australia).

García-Alcalde (1999) incluyó, en principio, su nuevo género *Devonix*, del Emsiense superior de la Cordillera Cantábrica (N de España), entre los Mutationellinae, por la extrema variación del braquidio y estructuras cardinales, pero se trata también de una forma de pequeño tamaño, con deltidio algo labiado y concha claramente diferenciada en su parte media, por lo que se traslada aquí a la Subfamilia Adreninae.

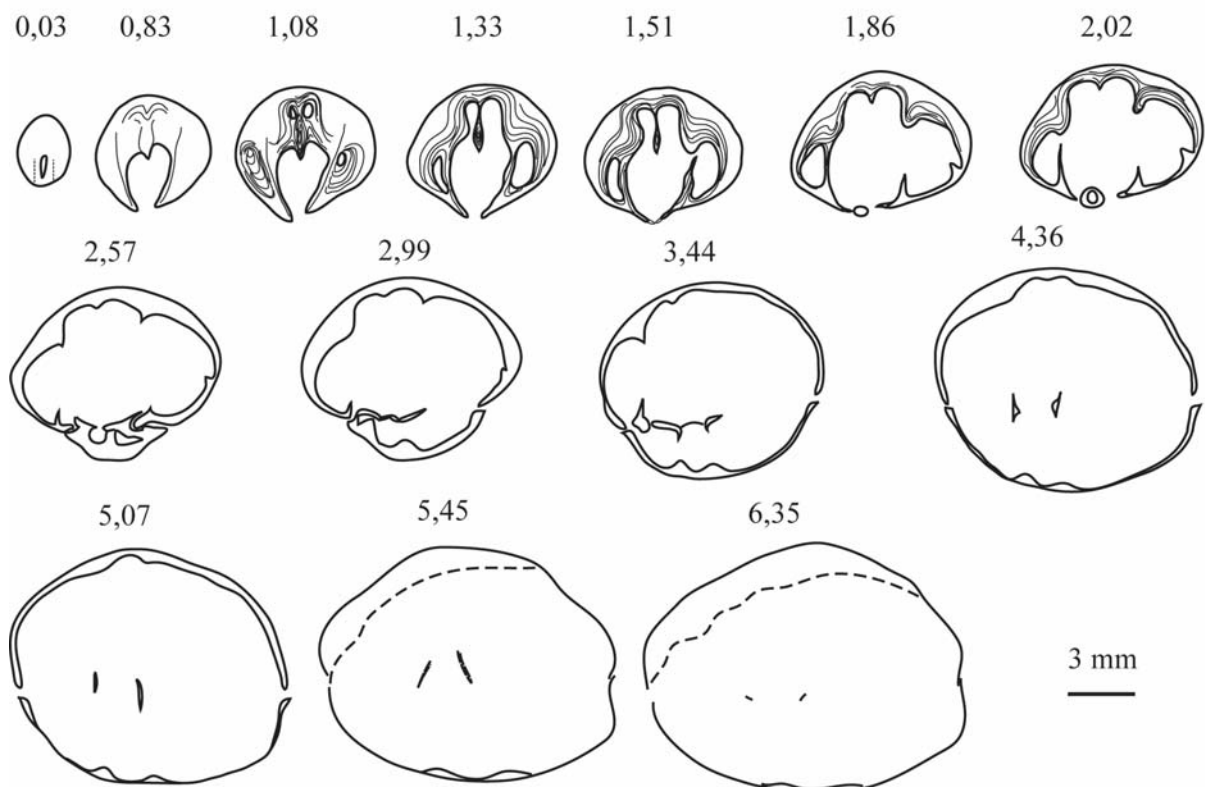
Struve (1992) añadió su nuevo género *Ense* a la Subfamilia Mutationellinae. Pero, García-Alcalde (2010b) basándose en el parecido con el género *Cydimia*, reasignó *Ense* a los Adreninae. Cualquiera-



**Figura 63. A:** *Perniella vicorum* n. g. n. sp. DPO 128672. Secciones seriadas en planos paralelos, perpendiculares al de simetría y al de comisura de un ejemplar juvenil. Obsérvense las placas crurales bien desarrolladas. Distancias en mm medidas al ápice de la valva ventral. **B:** *Perniella vicorum* n. g. n. sp. DPO 128677. Secciones seriadas en planos paralelos al de comisura en sentido ventro-dorsal. Distancias en mm medidas a la tangente a la valva ventral. Obsérvense la presencia de un braquidio centroneliforme, desarrollado en el plano de comisura, con la lámina vertical bastante larga.



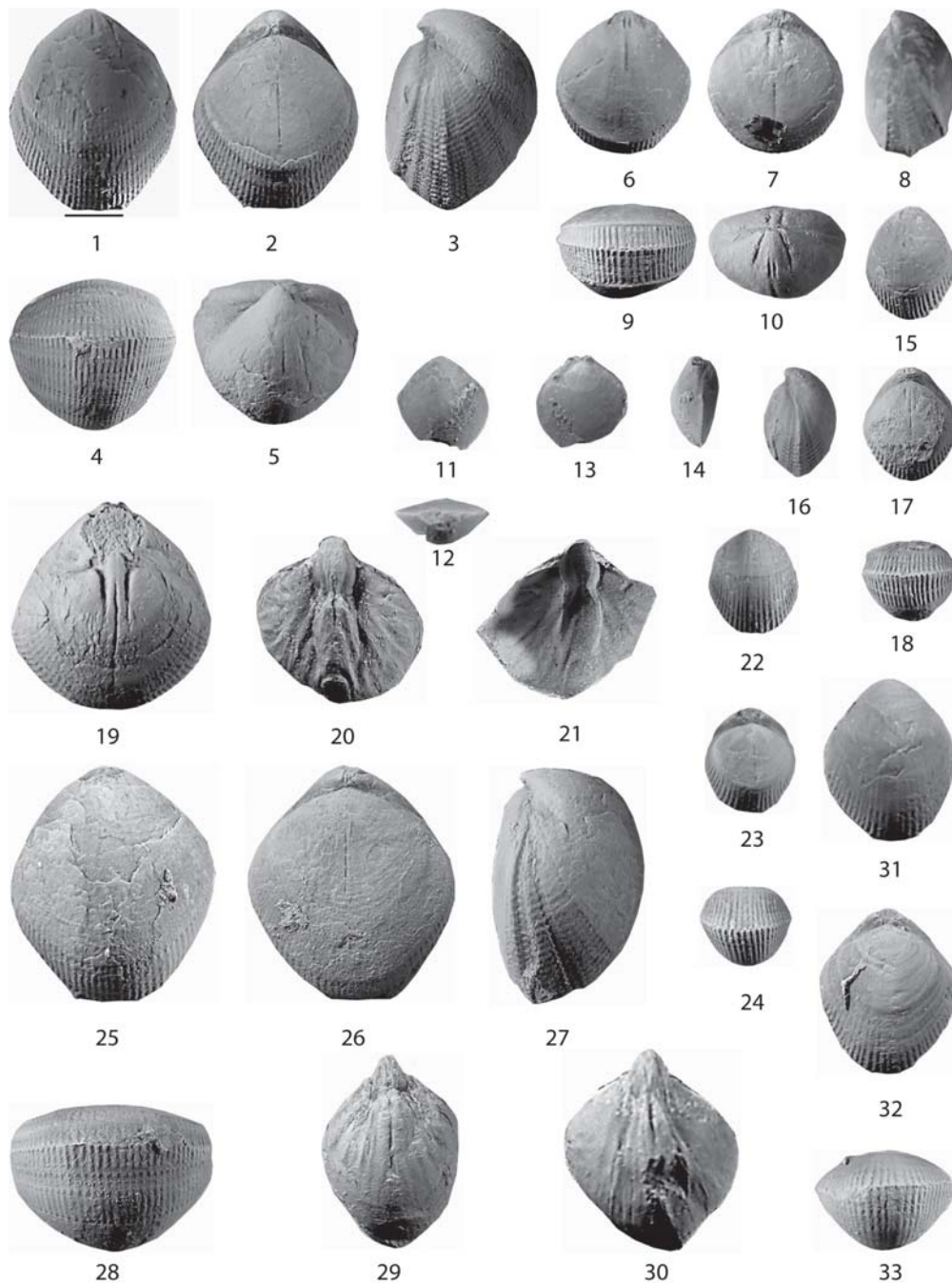
A



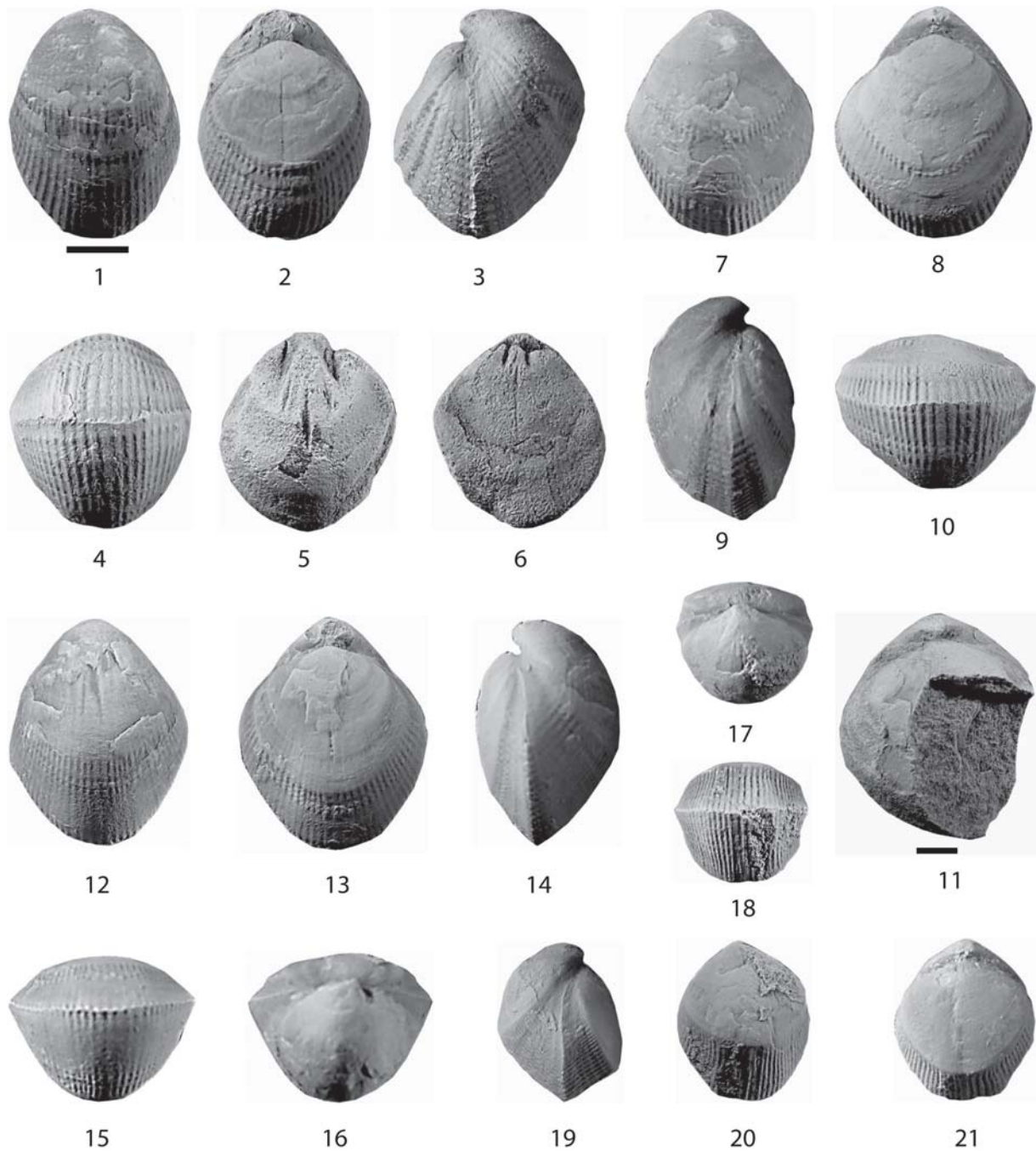
B

**Figura 64. A:** *Perniella vicorum* n. g. n. sp. DPO 128835. Secciones seriadas en planos paralelos, perpendiculares al de simetría y al de comisura. Distancias en mm medidas al ápice de la valva ventral. Obsérvense las placas crurales. **B:** *Perniella vicorum* n. g. n. sp. DPO 128849. Secciones seriadas en planos paralelos, perpendiculares al de simetría y al de comisura, de un ejemplar provisto de miofragma ventral hipertrófico. Distancias en mm medidas al ápice de la valva ventral.





**Figura 65.** *Perniella vicorum* n. g. n. sp. 1-5: Holotipo DPO 128861, vistas ventral, dorsal, lateral, anterior y posterior. 6-10: Paratipo DPO 128926, vistas ventral, dorsal, lateral, anterior y posterior de un ejemplar desconchado mostrando las trazas de las placas dentales y curales y con fuertes cambios en la dirección del vector de crecimiento. 11-14: Paratipo DPO 128904, vistas ventral, anterior, dorsal y lateral de un ejemplar neánico algo roto. 15-18: Paratipo DPO 128898, vistas ventral, lateral, dorsal y anterior de un ejemplar efébrico temprano, algo desconchado. 19: DPO 128919, vista oblicua posterodorsal de una valva dorsal desconchada, mostrando el fuerte desarrollo de las placas crurales y del miofragma. 20-21: DPO 128668b, molde interno ventral mostrando el campo muscular y el angioglifo, y látex parcial del mismo. 22-24: Paratipo DPO 128651, vistas ventral, dorsal y anterior de un ejemplar efébrico temprano con fuerte cambio de dirección del vector de crecimiento en la transición de las etapas neánica y efébrica. 25-28: Paratipo DPO 128839, vistas ventral, dorsal, lateral y anterior de un ejemplar algo desconchado. 29: DPO 128925, molde interno ventral mostrando el campo muscular y el angioglifo. 30: Paratipo DPO 128916, molde interno ventral algo dañado, mostrando el campo muscular y parte del angioglifo. 31-33: Paratipo DPO 128878, vistas ventral, dorsal y anterior. Barra de escala: 5 mm.



**Figura 66.** *Perniella vicorum* n. g. n. sp. 1-4: Paratipo DPO 128859, vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. Obsérvese el debilitamiento de la ornamentación radial en la parte media de la concha. 5-6: Paratipo DPO 128913, molde interno algo aplastado, en vistas ventral, mostrando la traza de las placas dentales, el campo muscular y el miofragma, y dorsal, con la traza de las placas crurales y miofragma. 7-10: Paratipo DPO 128864, vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. Obsérvese la tendencia al debilitamiento de la ornamentación radial en la parte media de la concha. 11: DPO 128689, ejemplar con la valva dorsal rota, mostrando una de las ramas descendentes y la lámina vertical del braquidio centroneliforme. 12-16: Paratipo DPO 128860, vistas ventral, dorsal, lateral, anterior y posterior. 17-21: Paratipo DPO 128867, vistas posterior, anterior, lateral, ventral y dorsal. Obsérvese el fuerte cambio de dirección del vector de crecimiento a la altura de la transición entre las fases neánica y efébrica. Barras de escala: 5 mm. La barra pequeña corresponde sólo a la Fig. 11.

ra que sea la filiación subfamiliar de *Ense*, Mutationellinae o Adreninae, el origen y evolución del género, propio de la parte alta del Devónico Medio (Givetiense) es enigmático, teniendo en cuenta que ninguno de los demás taxones de aquellas subfamilias supera el Devónico Inferior (Emsiense).

La morfología externa de los Adreninae, completamente costados, con escasos elementos radiales y concha con la región media bien diferenciada, con pliegue ventral y surco medio dorsal, los aproxima a mutationelinos como *Xana*. Sin embargo, el foramen claramente labiado de muchos Adreninae no se encuentra en estas formas. Además, la estructura interna dorsal es mucho más variable, incluso intra-genéricamente, con desarrollo, en ocasiones, de una menuda estructura septalial con placas cardinales internas unidas a un corto septo medio (algunas formas de *Adrenia*, *Cydimia* y *Sturtella*) substituida en los mismos géneros y otros de la subfamilia por una plataforma cardinal con placas cardinales discretas (*Micidus*) o unidas formando una estructura foraminada (*Barbarothyris*, *Devonix*), o no (*Lingshanella*). El braquidio centroneliforme de los Adreninae suele ser muy sencillo, frente al de *Xana*, cuya lámina vertical anterior es bifurcante, pero a este respecto conviene no olvidar que adreninos como *Devonix* muestran una clara tendencia a modificar acusadamente la región anterior del braquidio (ver luego). La distribución paleogeográfica de la familia es desigual. La mayoría de géneros se conocen sólo en el extremo nordoriental del antiguo paleocontinente Gondwana (Australia y China Meridional, Guangxi) (Boucot & Wilson, 1994). *Devonix* pertenece, en cambio, al extremo nordoccidental del mismo dominio. Pero *Micidus* experimentó una dispersión mucho más amplia que abarcaría todo el margen septentrional de los paleocontinentes Gondwana (Cordillera Cantábrica, N España con las nuevas especies *Micidus hispanicus* y *M. arbizui*, que se describen luego, Argelia, N de África, con *Micidus* sp. Brice, en Boumendjel *et al.*, 1997, y Australia, Chatterton, 1973) y Siberia (Salair y Gornyi Altai; Gratsianova, 1967, Talent *et al.*, 2001), además del litosferoclasto Alexander, en Alaska meridional (Soja, 1988), probablemente un fragmento uraliano derivante.

Los Adreninae cantábricos aparecen desde el Praguense (*Micidus arbizui* n. sp) al Givetiense (*Ense andrea*). Las facies australianas con Adreninae, del

Emsiense, se parecen, curiosamente, mucho a las cantábricas de la parte final de la misma edad, comprendiendo sobre todo calizas muy fosilíferas, bien estratificadas, a veces arcillosas, con muchos corales coloniales, formando, con frecuencia, intervalos biostromales, y en ambos casos son sucedidas por un intervalo encrinítico de diversidad fosilífera mucho menor, las "Calizas de Crinoideos", en Australia, y el Miembro encrinítico superior (Miembro IV) de las Formaciones Moniello y Santa Lucía, en la región cantábrica. La edad de las capas españolas, sin embargo, sería Emsiense terminal o Eifeliense Inferior (*Icriodus retrodepressus* a *Polygnathus costatus costatus*, en términos de biozonas de conodontos).

El potencial flujo faunístico a lo largo del margen septentrional de Gondwana, durante el Emsiense, viene avalado no sólo por la presencia de los Adreninae (*D. virgo* García-Alcalde, 1999, *Devonix truyolsi* n. sp, *Micidus hispanicus* n. sp, *Micidus arbizui* n. sp, *Ense andrea* Struve) en la Cordillera Cantábrica, sino también por la presencia de formas de corales hasta hoy sólo conocidas en China y Australia (ver más arriba) y por la de espiriféridos propugnada por Schemm-Gregory (2010a, b). Por otro lado, la gran similitud de *M. hispanicus* n. sp, *M. arbizui* n. sp. y *Micidus* sp. Brice, en Boumendjel *et al.*, 1997, con la especie-tipo del género, *M. shankyddi* Chatterton, 1973, podría ser un argumento a favor de la edad Emsiense superior, al menos, señalada por Chatterton (1973) para las Calizas con "Receptaculites" y Warroo, de la Fm. Taemas, en Australia.

#### Género *Micidus* Chatterton, 1973

**Especie-tipo:** *M. shankyddi* Chatterton, 1973, Emsiense.

**Diagnosis:** Conchas muy pequeñas, longitudinalmente ovaladas, ventribiconvexas, con umbos lisos y periferia lisa o plegada. Débil surco medio dorsal, ocupado por una costilla redondeada y pliegue medio ventral formado por dos costillas redondeadas, más importantes que las demás. Margen anterior crenulado y débilmente biplegado en las formas adultas, suavemente unisurcado en las juveniles. Placas dentales cortas, placas cardinales discretas. Braquidio centroneliforme.



**Diagnosis:** Shell very small, longer than wide, ventribiconvex, umbos smooth, margin of shell smooth or plicate. Faint median dorsal sulcus occupied by a rounded rib, median ventral fold formed by two incomplete rounded costae stronger than the lateral. Anterior commissure crenulated, weakly biplicate. Dental plates short, cardinal plate discrete, brachidium centronelliform.

**Edad y especies asignadas:** Praguense-Eifeliense basal? *M. breviplicatus* (Gratsianova, 1967), *M. excavatus* (Gratsianova, 1967), *Micidus* ? spp. A Lenz & Johnson, 1985 y *M.* ? spp. B (Lenz & Johnson, 1985) y *M. arbizui* n. sp, del Praguense, *M. shandkyddi* Chatterton, 1973, *M.* ? *glaber* Chatterton, 1973 y *M. stellae* Soja, 1988, del Emsiense, *Micidus* sp. Brice, en Boumendjel *et al.*, 1997, del Emsiense superior o más joven, *M. hispanicus* n. sp, del Emsiense más alto o del Eifeliense basal.

*Micidus hispanicus* n. sp.  
Figs. 1-2, 67-70

v.2001a *Micidus* cf. *shandkyddi*; García-Alcalde, Fig. 2.  
v.2008b *Micidus hispanicus* nom. nud; García-Alcalde, p. 237.

**Derivatio nominis:** Hispánico, procedente de España.

**Material:** Más de ochenta ejemplares en variable estado de conservación. Holotipo DPO 38972 (Fig. 70.4-7) y 6 paratipos DPO 38971, 38973-38977 (Fig. 70.1-3, 10-12, 17-20), silicificados, pero muy bien conservados, procedentes del estrato y localidad típicos (Figs. 67-68). Veintiocho ejemplares silicificados, muy desgastados y bastante dañados DPO 38978-38988 del borde oriental de la playa de Arnao, Castrillón, yac. C-129 parte alta de la Fm. Moniello (Emsiense terminal) (Figs. 2, 67, 70.8-9); de estos ejemplares el DPO 38988 (Fig. 70.21) es un "cluster" natural, con unos 18 individuos, puesto de relieve por la acción erosiva de las olas y de la lluvia y el ejemplar DPO 38987 ha sido desgastado para obtener secciones seriadas (Fig. 69). Un ejemplar algo dañado, DPO 38989 de la Fm. Moniello, parte media, en la ensenada de Moniello (Figs. 2, 67), nivel M830-832, del Emsiense Superior. Dos ejemplares DPO 42218-42219, del comienzo de la recta de

Salas (Asturias), Grupo Rañeces, Fm. Aguión (Figs. 2, 67), yac. A-25, Emsiense superior. Cuatro ejemplares, DPO 42220-4223, del Campo de la Palla, Ferroñes (Avilés, Asturias), del Grupo Rañeces, parte superior (Fm. Aguión) (Figs. 2, 67), yacimiento I-33, Emsiense superior. Treinta y siete ejemplares en regular a mal estado, DPO 42224-42223, procedentes de una pequeña cantera abandonada en la carretera de Pravia a Cañedo, próximo al km 1, Grupo Rañeces, Fm. Aguión (Figs. 2, 67), yacimiento C-38, Emsiense superior.

**Estrato y localidad tipo:** Parte alta de la Formación Moniello (Fig. 2), Emsiense terminal o Eifeliense más bajo, Parque municipal (hoy, urbanizado), en el margen oriental de la calle de La Libertad de Piedras Blancas (Castrillón, Asturias) (Figs. 67-68). Intervalo Faunístico 16 o 17, de García-Alcalde (1996).

**Diagnosis:** Concha pequeña, ventribiconvexa, contorno oval alargado, máximos anchura y grosor hacia la mitad de la longitud. Región umbonal bréfica, lisa; región neánica, con 5 a 11 costillas subredondeadas. Seno dorsal y pliegue medio ventral débilmente desarrollados, el primero con una fuerte costilla media en el fondo y el segundo compuesto por dos costillas. Comisura frontal biplepada. Foramen submesotírido a hipotírido, con placas deltidiales separadas. Sin septo en ninguna de las valvas.

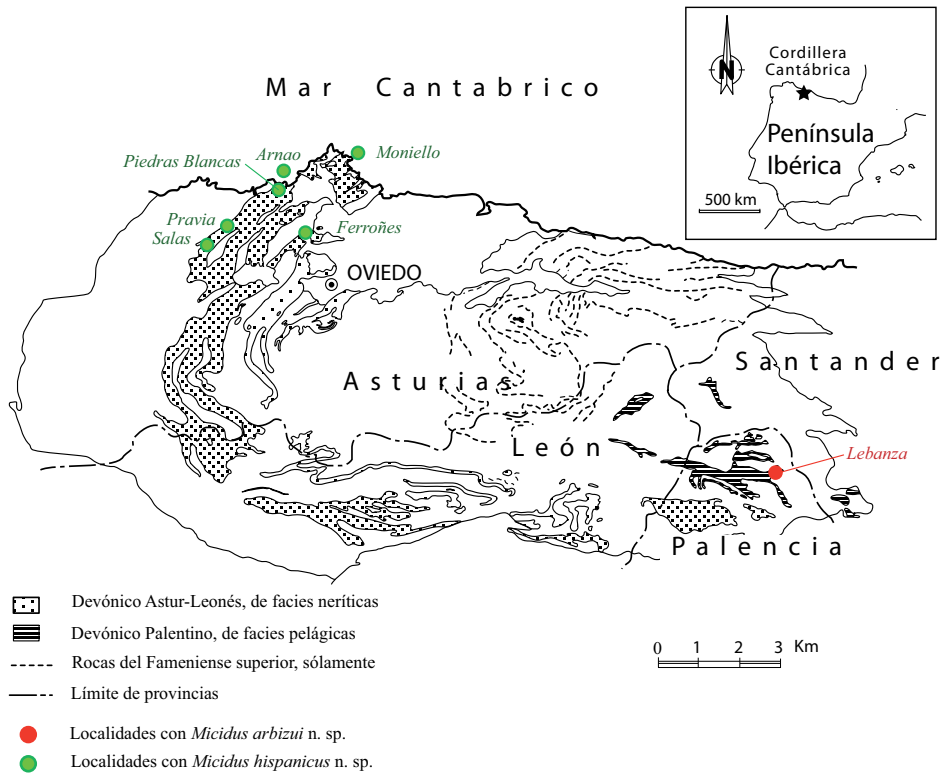
**Diagnosis:** Shell small, ventribiconvex, longitudinally ovate in outline, greatest width and thickness at the mid-length. Brephic umbonal region smooth, neanic region with 5 to 11 sub-rounded costae. Dorsal sulcus and ventral fold faintly developed. Strong median dorsal rib on the bottom of dorsal sulcus. Ventral fold composed by two strong ribs. Anterior commissure biplicate. Submesothyrid to hypothyrid ventral foramen with separated deltidial plates. No septa in the shell interior.

**Descripción:** Concha pequeña (4 a 7 mm de longitud), de contorno ovalado, alargada (a/L entre 0,75 y 0,95), con la máxima anchura (3 a 5 mm, promedio: 4,3 mm) hacia la mitad de la longitud, débilmente ventribiconvexa, con el máximo grosor (2 a 4 mm., promedio: 2,9 mm) hacia la parte media de la concha, relativamente baja (g/L entre 0,45 y 0,60, promedio: 0,5). Región umbonal bré-

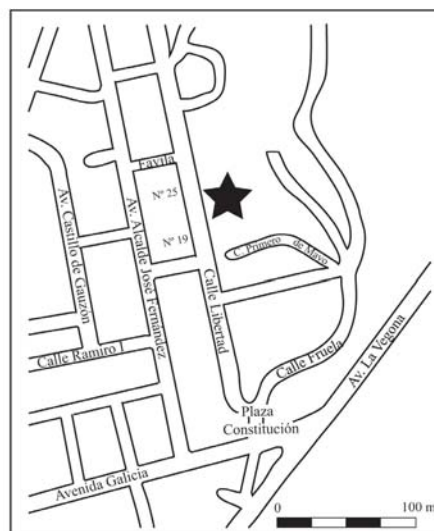


fica, lisa, ornada por débiles líneas de crecimiento. Concha neánica extendiéndose a partir de 1/3 a 1/2 de la longitud, cubierta de elementos radiales subredondeados, simples, anchos y bastante altos, en número de 5 a 11, separados por intervalos similares, algo más estrechos. Lamelas de crecimiento distantes, a veces bastante fuertes, irregularmente

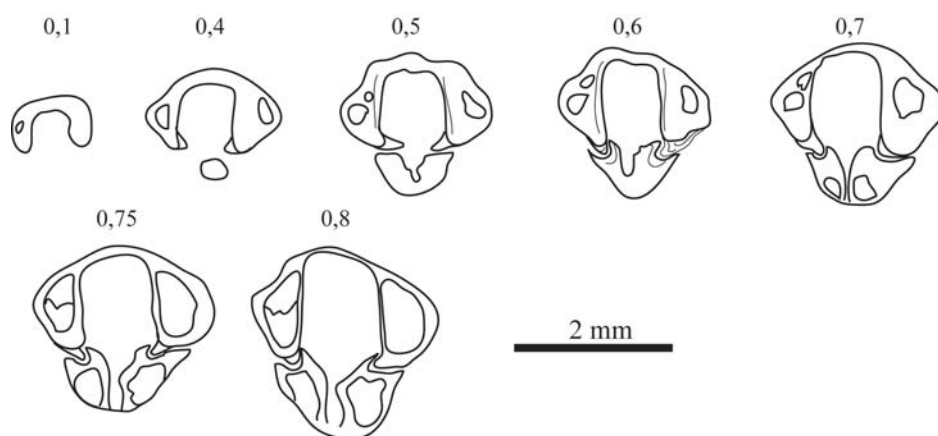
distribuidas. Parte media de la concha débilmente diferenciada; dos costillas en la parte media de la valva ventral, algo más largas y fuertes y en un plano superior al par colindante, separadas por un intervalo más estrecho que ellas; valva dorsal con un seno medio, en cuyo fondo hay una costilla de desarrollo similar que las colindantes, aunque



**Figura 67.** Situación de los yacimientos con especies de *Micidus* (*Micidus arbizui* n. sp. y *M. hispanicus* n. sp.), en la Cordillera Cantábrica.



**Figura 68.** *Micidus hispanicus* n. sp. Situación de la localidad y estratotipo en la villa de Piedras Blancas (Castrillón, Avilés). Izquierda: emplazamiento de la villa en el área del Cabo Peñas (Asturias). Derecha: estratotipo (estrella negra) en un área ajardinada del extremo nororiental de la villa, en posición intermedia frente a los números 19 a 25 de la Calle Libertad (antes Calle Dieciocho de Julio).



**Figura 69.** *Mucidus hispanicus* n. sp. DPO 38987, de la Fm. Moniello, yac. C-129, al este de la playa de baños de Arnao (Castriellón, Avilés). Secciones seriadas en planos paralelos, perpendiculares al de simetría y al comisural. Distancias medidas al ápice de la valva ventral. Obsérvense las largas placas crurales que alcanzan el fondo de la valva, en secciones 0,7 a 0,8.

algo más corta y situada en un plano inferior en la región frontal. Plegamiento alternante; comisura crenulada, débilmente biplejada (Fig. 70.3, 6, 16). Las costillas medias son rectas, mientras que las laterales tienden a curvarse hacia los márgenes laterales. Gancho ventral débilmente curvado; foramen circular, submesotírido a hipotírido, restringido lateralmente por placas deltoidales planas, de pequeño tamaño, que no llegan a unirse medianamente (Fig. 69). Angulo apical entre 70 y 105° (media en torno a 90°). Aristas umbonales marcadas, limitando regiones posterolaterales aplanadas, a veces algo cóncavas, tendiendo a formar áreas lunulares. Valvas suave y regularmente convexas en perfil longitudinal. En perfil transversal, presentan también una débil convexidad en la parte media pero tienden a recurvarse una hacia la otra de forma acusada anterior y lateralmente, formando un ángulo obtuso en la comisura, particularmente en los márgenes posterolaterales.

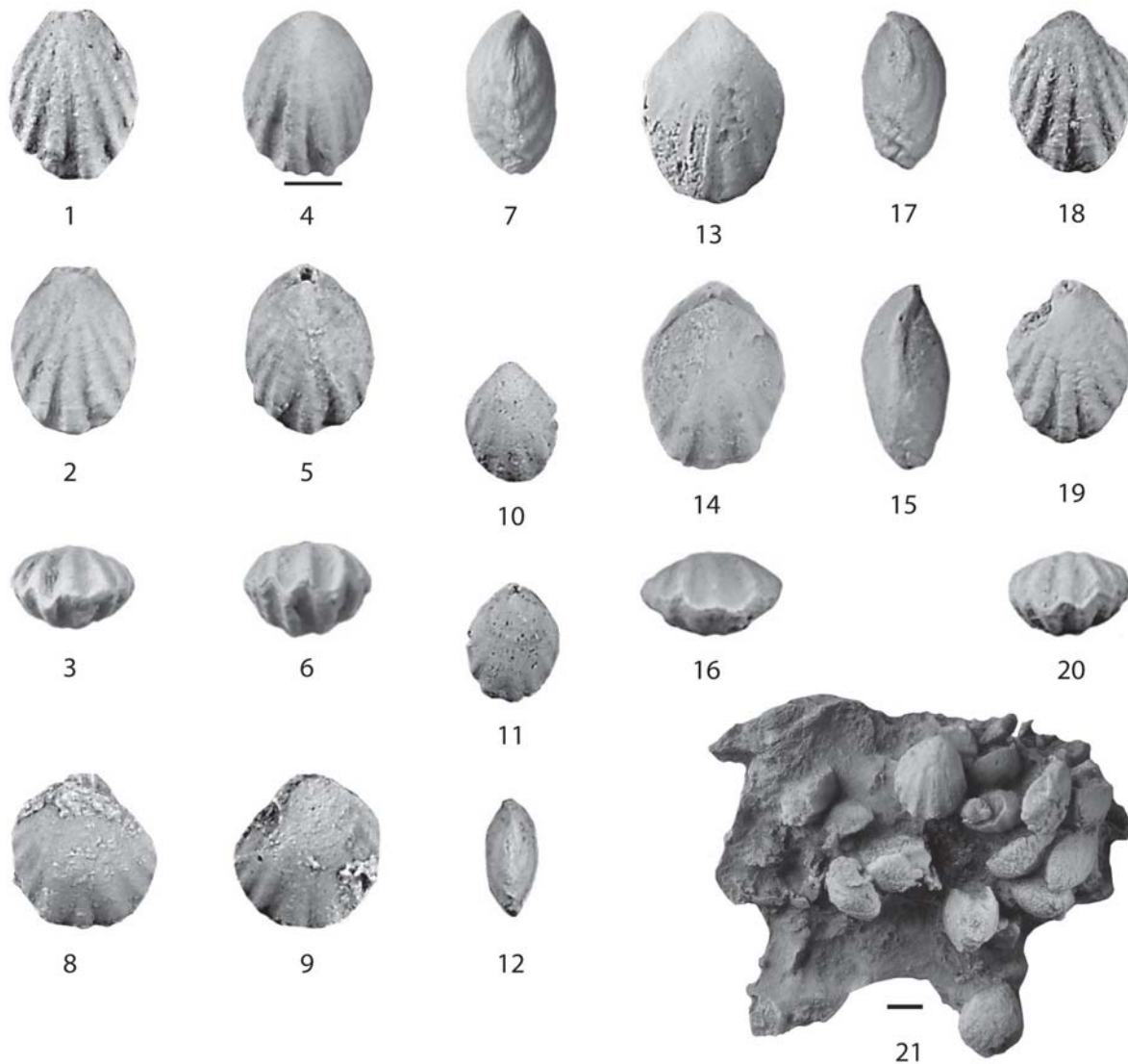
El material cantábrico está completamente silicificado, pero la endopuntuación, aunque borrosa, es aparente.

**Caracteres internos:** La fuerte silicificación del material disponible no permitió la observación precisa de los caracteres internos por medio de buenas secciones seriadas. Uno de los ejemplares seccionados (DPO 38987, Fig. 69) mostraba placas deltoidales basales disjuntas, placas dentales cortas y paralelas y plataforma cardinal discreta con placas crurales largas y paralelas, alcanzando el fondo de la valva, próximas pero sin llegar a unirse en un cruralio.

**Desarrollo ontogenético:** La concha bréfica alcanza una longitud de 2 a 3 mm en los ejemplares disponibles, es delgada, biconvexa a muy débilmente ventribiconvexa, de contorno subcircular y carece de elementos radiales, ornada sólo por débiles líneas de crecimiento. La fase neánica se inicia con la aparición de costillas, primero las de la parte media de ambas valvas y, algo más tarde, el resto, y suele iniciarse con una fase de crecimiento retardado que origina una gruesa lamela de crecimiento, formando un escalón en el perfil longitudinal. Dentro de las limitaciones de observación propias de una muestra tan pequeña, los ejemplares de mayor tamaño tienden, de nuevo, a adquirir contorno equidimensional al tiempo que el ángulo apical se hace más agudo.

La especie parece haber formado pequeños "cluster" en los intersticios de construcciones arrecifales (Fig. 70.21), dispuestas en biostromos relativamente extensos en la Formación Moniello, de la Cordillera Cantábrica.

**Discusión:** La nueva especie se parece mucho al tipo del género, *M. shandkyddi* Chatterton, 1973, en el contorno, perfil lateral, número de costillas y disposición de las mismas, pero difiere en el mayor tamaño y en la comisura anterior siempre débilmente biplejada. *M. ? glaber* Chatterton, 1973 es completamente lisa. *M. stellae* Soja, 1988, es de mayor tamaño, con muchas menos costillas, desarrolladas, exclusivamente, en el margen de la concha. Las formas de la Fm. Garra (New South Wales, Australia), del Praguense, asignadas con dudas al género por Lenz & Johnson, 1985: *Mucidus ? spp. A* y *Mucidus*



**Figura 70.** *Micidus hispanicus* n.sp. 1-3: Paratipo DPO 38973, vistas ventral, dorsal y anterior de un ejemplar con el umbo cortado, procedente del estratotipo de la especie, en el Parque Municipal de Piedras Blancas (Castrillón, Avilés, Asturias), Fm. Moniello parte más alta, Emsiense terminal o Eifeliense más bajo. 4-7: Holotipo DPO 38972, vistas ventral, dorsal, anterior y lateral, misma localidad y nivel anterior. 8-9: DPO 38978, vistas ventral y dorsal. parte oriental de la playa de Arnao, techo de la Fm. Moniello, Emsiense terminal. 10-12: Paratipo DPO 38976, vistas ventral, dorsal y lateral de un individuo juvenil del estratotipo. 13-16: DPO 42221, vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. Campo de La Palla (Ferroñes, Avilés), Grupo Rañeces, Fm. Aguión, yacimiento I-33, Emsiense superior. 17-20: Paratipo DPO 38974, vistas lateral, ventral, dorsal y anterior. Procedente del estratotipo de la especie. 21: DPO 38988, "cluster" con alrededor de dieciocho individuos de la especie, puesto de relieve por la acción erosiva de las olas y de la lluvia. Misma localidad y nivel que figs. 8-9. Barras de escala: Barra mayor: 2 mm. Barra menor: 3 mm (exclusiva de la Fig. 21).

? spp. *B.*, difieren en perfil, contorno y ornamentación: la primera es mucho más globosa, con costillas comenzando cerca de los ganchos y la segunda tiene la máxima anchura desarrollada bastante por detrás de la mitad de la longitud y carece de ornamentación radial o la evidencia sólo en el tercio anterior de la

concha, con muchas menos costillas. *M. breviplicata* (Gratsianova, 1967) y *M. excavata* (Gratsianova, 1967) del Praguense de Siberia, tienen similar tamaño y tipo de costación, pero tienen menos elementos que *M. hispanicus* los cuales, en *M. breviplicata*, comienzan muy cerca de los ganchos y en

*M. excavata* se desarrollan sólo cerca de la comisura. *Micidus* sp. Brice, en Boumendjel *et al.*, 1997, tiene similar perfil, tamaño, número y disposición de las costillas pero, a juzgar por su somera descripción, sería casi equidimensional e indiferenciada en la parte media. Las diferencias con *M. arbizui* n. sp. se indican a continuación.

*Micidus arbizui* n. sp.

Figs. 1-2, 52, 67, 71-72, Tab. 11

**Derivatio nominis:** Especie dedicada al profesor Miguel A. Arbizu, del Departamento de Geología de Oviedo, poliédrico investigador y excelente amigo.

**Material:** Ocho ejemplares calcificados, en variable estado de conservación. Holotipo DPO 42209 (Fig. 72.1-4), cinco paratipos DPO 42210-42213, 42217 (figurados 42217, 42211 y 42213, Fig. 72.5-15) y tres topotipos DPO 42214-42216 en mal estado, de la localidad y estrato típicos.

**Localidad y estrato tipo:** Cantera del pueblo de Lebanza, en el margen septentrional de la carretera, a la salida del pueblo en dirección a la abadía de Lebanza (Figs. 52, 67, 71 A), Fm. Lebanza, Mb. C parte alta (Figs. 2, 71B), tramo 4, nivel 36-36 A, Praguense.

**Diagnosis:** *Micidus* de pequeño tamaño, liso o débilmente costado, comisura frontal surcada a biplegada y costilla media dorsal mucho menos desarrollada que las otras.

**Diagnosis:** *Micidus small sized, smooth to faintly costate, anterior commissure sulcate to biplicate, dorsal median costa much less developed than the others.*

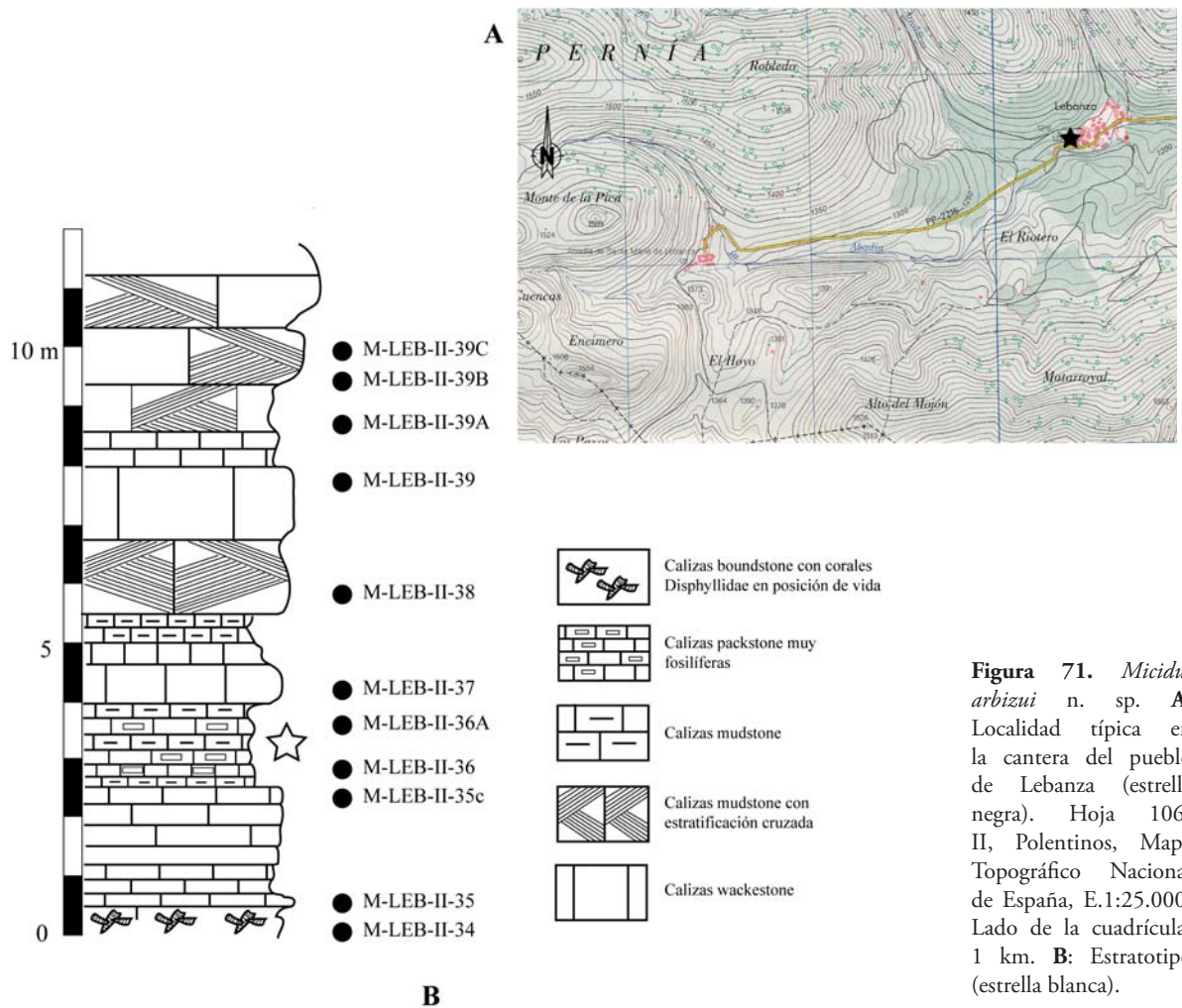
**Descripción:** Concha pequeña (2,6 a 4,8 mm de longitud; promedio para siete medidas: 3,9) (Tab. 11), de contorno subpentagonal a ovalado, más larga que ancha (a/L entre 0,74 y 0,99, promedio para siete medidas: 0,86) (Tab. 11), con la máxima anchura (2 a 4 mm, promedio para siete medidas: 3,4 mm) (Tab. 11) hacia la mitad de la longitud o algo por delante, desigualmente biconvexa a algo ventribiconvexa, máximo grosor (1,2 a 2,8 mm, promedio para

seis medidas: 2 mm) (Tab. 11) hacia la parte media de la concha, relativamente baja (g/L entre 0,43 y 0,63, promedio para seis medidas: 0,52) (Tab. 11). Región umbonal lisa; concha neánica extendiéndose a partir de 1/3 a 1/2 de la longitud, cubierta de elementos radiales subredondeados, simples, anchos y bastante altos, en número de 3 a 7, separados por intervalos similares, algo más estrechos. Parte media de la concha débilmente diferenciada; pliegue medio ventral constituido por dos fuertes costillas, separadas por una estrecha depresión en un plano superior al par colindante (Fig. 72.1-3); valva dorsal con seno medio, en cuyo fondo hay una costilla bastante menos desarrollada en altura y anchura que las colindantes, situada en un plano claramente inferior que ellas. Comisura crenulada, biplegada (Fig. 72.3); las costillas medias son rectas, mientras que las laterales tienden a curvarse algo hacia los márgenes laterales. Gancho ventral subrecto; foramen submesotírido a hipotírido, restringido lateralmente por placas deltidiales planas, muy estrechas y separadas. Angulo apical entre 70 y 105° (promedio para seis medidas: 88°) (Tab. 11). Aristas umbonales marcadas, limitando áreas lunulares posterolaterales aplanadas. Valvas suave y regularmente convexas, con comisuras cortantes a débilmente obtusas. Caracteres internos desconocidos.

Con las reservas que impone la escasez de material disponible, se aprecia que los individuos juveniles de la especie tienden a ser completamente lisos o con simples indentaciones en la comisura, y más alargados y bajos y con el ángulo apical menor que las formas adultas (Fig. 72).

**Discusión:** *M. arbizui* n. sp. es más pequeña que todas las especies asignadas al género, con la excepción de la especie-tipo, *M. shandkkydi* Chatterton, de similar tamaño. De *M. hispanicus* n. sp. se diferencia, además, en el menor número de elementos radiales, que aparecen más tarde en la ontogenia y en el desarrollo de la costilla media dorsal, bastante más corta, estrecha y baja que las del par limitante. De *M. shankkydi* se aleja en que es más gruesa y algo más corta, en el menor número de pliegues, 3 a 7 en la valva dorsal por 5 a 11 en aquella especie, en el menor desarrollo relativo de la costilla media dorsal y en el tipo de comisura anterior adulta, biplegada o surcada (débilmente surcada a rectimarginada en *M. shandkkydi*).





**Figura 71.** *Micidus arbizui* n. sp. **A:** Localidad típica en la cantera del pueblo de Lebanza (estrella negra). Hoja 106-II, Polentinos, Mapa Topográfico Nacional de España, E.1:25.000. Lado de la cuadrícula: 1 km. **B:** Estratotipo (estrella blanca).

Género *Devonix* García-Alcalde, 1999

**Especie-tipo:** *D. virgo* García-Alcalde, 1999, Emsien-se Superior, Cordillera Cantábrica (N de España).

**Diagnosis:** Concha pequeña, lenticular, equidimensional, totalmente costada y densamente endopuntuada. Parte media de la concha diferenciada, con débil tendencia al desarrollo de una oscura depresión media en cada valva, más acusada en la dorsal; una costilla en el fondo de la dorsal, más fuerte que las otras; dos costillas en el fondo de la ventral. Foramen hipotírido, placas deltidiales débilmente labiadas. Placas dentales cortas. Plataforma cardinal discreta o unida. Braquidio centroneliforme, más o menos largo, con láminas descendentes unidas anteriormente a una placa vertical que se extiende ventral y dorsalmente, alcanzando,

a veces, el fondo de la valva ventral cerca de la comisura.

**Diagnosis:** Shell small, lenticular, as long as wide, costate and densely endopunctate. Median shell region differentiated, with faint median sulci on both valves, stronger in the dorsal one. Dorsal sulcus with a rib stronger than the others. Two costae on the ventral sulcus. Foramen hypothyrid, deltidial plates slightly labiate. Dental plates short. Hinge plates discrete or medially fused. More or less long centroneliform loop, with descending branches joining anteriorly to a vertical plate extended ventral and dorsally, that reaches sometimes the ventral valve bottom, near the commissure.

**Discusión:** *Devonix* se parece a las formas australianas *Adrenia* y *Cydimia*, en el contorno, foramen hipotírido y placas deltidiales labiadas, ornamentación costada

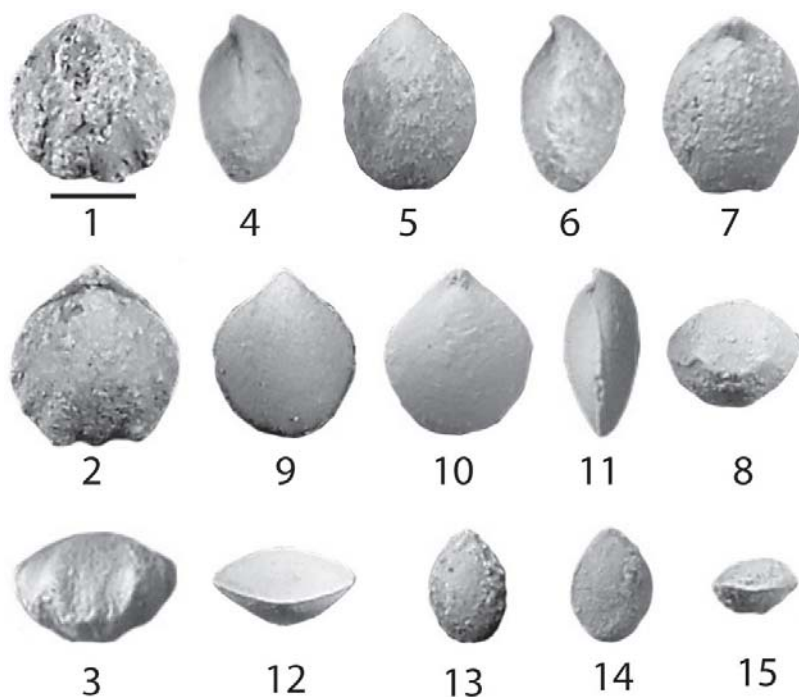
diferenciada en la parte media, placas dentales cortas y bucle braquial corto, acuminado o axial. Los géneros australianos presentan, sin embargo, en la valva dorsal cruralio y apófisis cardinal incipientes. Además el desarrollo labiado del deltidio, moderado en el género cantábrico, es hipertrófico en los géneros comparados. *Adrenia*, por su parte, tiene una costilla media en la valva ventral mientras *Cydimia*, que la tiene en la dorsal igual que *Devonix*, suele mostrar ornamentación radial atenuada o ausente en el umbo. Por último, las formas australianas no muestran la tendencia a la bisurcación típica de la comisura anterior de *Devonix*.

#### Especies asignadas y distribución estratigráfica:

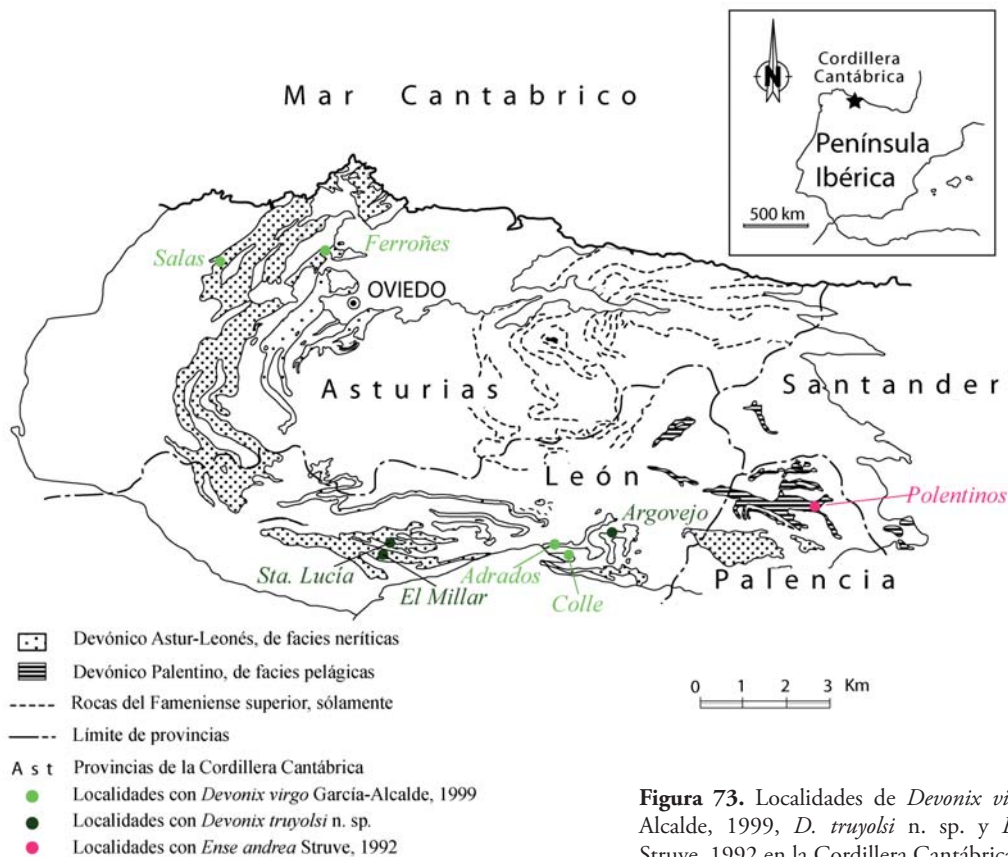
Hasta el presente, sólo se conocía la especie-tipo del género, *Devonix virgo*, bien documentada por su autor (García-Alcalde, 1999), del Grupo La Vid, Fm. Coladilla en la rama meridional de la Cordillera Cantábrica (León, N de España) y su equivalente estratigráfico en la rama asturiana, Grupo Rañeces, Fm. Aguión, de la parte media del Emsiense Superior (Biozonas de conodontos *Polygnathus laticostatus* a *P. serotinus*), Intervalo Faunístico 16 de García-Alcalde, 1996. Ahora se añade *Devonix truyolsi* n. sp, de la parte alta del Miembro III de la Fm. Santa Lucía, en la rama meri-

**Tabla 11.** Medidas en mm de algunos ejemplares de *Micidus arbizui* n. sp. L, a, g: Longitud, anchura y grosor.  $\alpha$ : ángulo apical (en grados).

DPO	L	a	g	a/L	g/L	$\alpha$
Holotipo 42209	4,08	3,87	2,58	0,95	0,63	80°
Paratipo 42210	4,81	3,94	2,2	0,82	0,46	85°
Paratipo 42217	4,64	3,43	2,77	0,74	0,6	94°
42214	4,35	4,18	-	0,96	-	-
Paratipo 42211	4	3,4	1,73	0,85	0,43	96°
Paratipo 42212	3,02	3	1,72	0,99	0,57	105°
Paratipo 42213	2,62	1,97	1,16	0,75	0,44	70°
MEDIAS	3,93	3,4	2,03	0,86	0,52	88°



**Figura 72.** *Micidus arbizui* n.sp. Todas del estrato y localidad típicos. 1-4: Holotipo DPO 42209, vistas ventral, dorsal, anterior y lateral. 5-8: Paratipo DPO 42217, vistas ventral, lateral, dorsal y anterior, mostrando el escaso desarrollo de la costilla media dorsal. 9-12: Paratipo DPO 42211, vistas ventral, dorsal, lateral y anterior de un ejemplar juvenil liso. 13-15: Paratipo DPO 42213, vistas ventral, dorsal y anterior de un ejemplar juvenil liso. Barra de escala: 2 mm.



**Figura 73.** Localidades de *Devonix virgo* García-Alcalde, 1999, *D. truyolsi* n. sp. y *Ense andrea* Struve, 1992 en la Cordillera Cantábrica.

dional de la Cordillera Cantábrica, en León, del Emsiense terminal o del Eifeliense más bajo (capas con *Icriodus retrodepressus*), Intervalo Faunístico 16 o 17 de García-Alcalde (1996).

*Devonix virgo* García-Alcalde, 1999

Figs. 1-2, 73, 76 (*kop.* García-Alcalde, 1999, figs. 5B-E, *Trabajos de Geología*, 21, p. 165) y 77.1-17

v.1999 *Devonix virgo* n. sp.; García-Alcalde, p. 163, Figs. 3-6, Tab. I

v.2001b *Devonix virgo*; García-Alcalde, Fig. 1.

v.2008b *Devonix virgo*; García-Alcalde, p. 237.

**Material:** Además del material original (García-Alcalde, 1999), incorporamos a la especie, sesenta y cinco ejemplares de pequeño tamaño, en variable estado de conservación, DPO 42152-42188 (figurados DPO 42153, 42156, 42158, 42161, 42163, en Fig. 77.1-17), procedentes de Campo de La Palla, en las proximidades del pueblo de Ferroñes (Avilés, Asturias)

(Fig. 73), del Grupo Rañeces, parte superior (Fm. Aguión) (Fig. 2), yacimiento I-33, Emsiense superior. Otro ejemplar DPO 42204, de la localidad tipo, en Colle, Fm. Coladilla (Figs. 2, 73), niveles 28-30, Emsiense superior. Otro ejemplar DPO 42205, de Salas (Asturias), parte alta del Grupo Rañeces (Figs. 2, 73), Yac. A-25, Emsiense superior. Tres ejemplares, DPO 42206-42208, de Agradados (León), parte alta del Grupo La Vid (Figs. 2, 73), yac. I-63, Emsiense superior.

*Devonix* cf. *virgo* García-Alcalde, 1999

Figs. 2, 77.18-20

**Comentario:** Comparamos con la especie nominal un conjunto de pequeños ejemplares, en regular estado de conservación, DPO 42189-42203 (figurado el DPO 42189, Fig. 77.18-20), procedentes de Les Areñes (Ferroñes, Avilés), de la parte más alta del Grupo Rañeces (techo de la Fm. Aguión) (Fig. 2), cuyo contorno bastante redondeado, parece intermedio entre el de *D. virgo* García-Alcalde, 1999 y el de *D. truyolsi* n. sp.

*Devonix truyolsi* n. sp.

Figs. 1-2, 73-75, 77.21-39, Tab. 12

v.2008b *Devonix truyolsi* nom. nud.; García-Alcalde, p. 237.

**Derivatio nominis:** Dedicada al profesor Jaime Truyols, recientemente fallecido, en reconocimiento de su espléndido magisterio paleontológico en la Universidad de Oviedo.

**Material:** Veintinueve ejemplares en variable estado de conservación. Holotipo DPO 38964 (Fig. 77.21-24), dos paratipos DPO 38965-38966 (figurado DPO 38965, Fig. 77.29-31) y otro ejemplar muy aplastado DPO 38967, procedentes del estrato y localidad típicos. Otros tres ejemplares, DPO 38968-38970 (figurado DPO 38968, Fig. 77.32-35), procedentes de la sección a lo largo del Arroyo del Puerto, ESE del pueblo de Santa Lucía (León, N de España), Fm. Santa Lucía, Miembro III (parte alta), nivel SL-55/56 (Emsiense terminal). Veintitrés ejemplares, en general aplastados, DPO 38941-38963 (figurados DPO 38941, 38943, Fig. 77.25-28, 36-39; seccionado el DPO 38942, Fig. 75), procedentes del yacimiento de El Millar, I-37, parte alta del Miembro III de la Fm. Santa Lucía (Emsiense terminal o Eifeliense inicial).

**Localidad y estrato típicos:** Pista a lo largo del Arroyo de La Trapa, unos 500 m al ESE del pueblo de Argovejo (Crémenes, provincia de León, N de España) (Figs. 73-74A), Calizas arcillosas decimétricas gris oscuro, con finas intercalaciones pizarrosas, pertenecientes a la parte superior del Miembro III de la Formación Santa Lucía, nivel M-AR-SL-5. Techo del Intervalo faunístico 16 (García-Alcalde, 1996) (Figs. 2, 74B). Capas con *Intermedites* gr. *intermedius*, *Iberirhynchia santaluciensis* y *Eoglossinotoechia puertoana*. Emsiense terminal o Eifeliense más bajo.

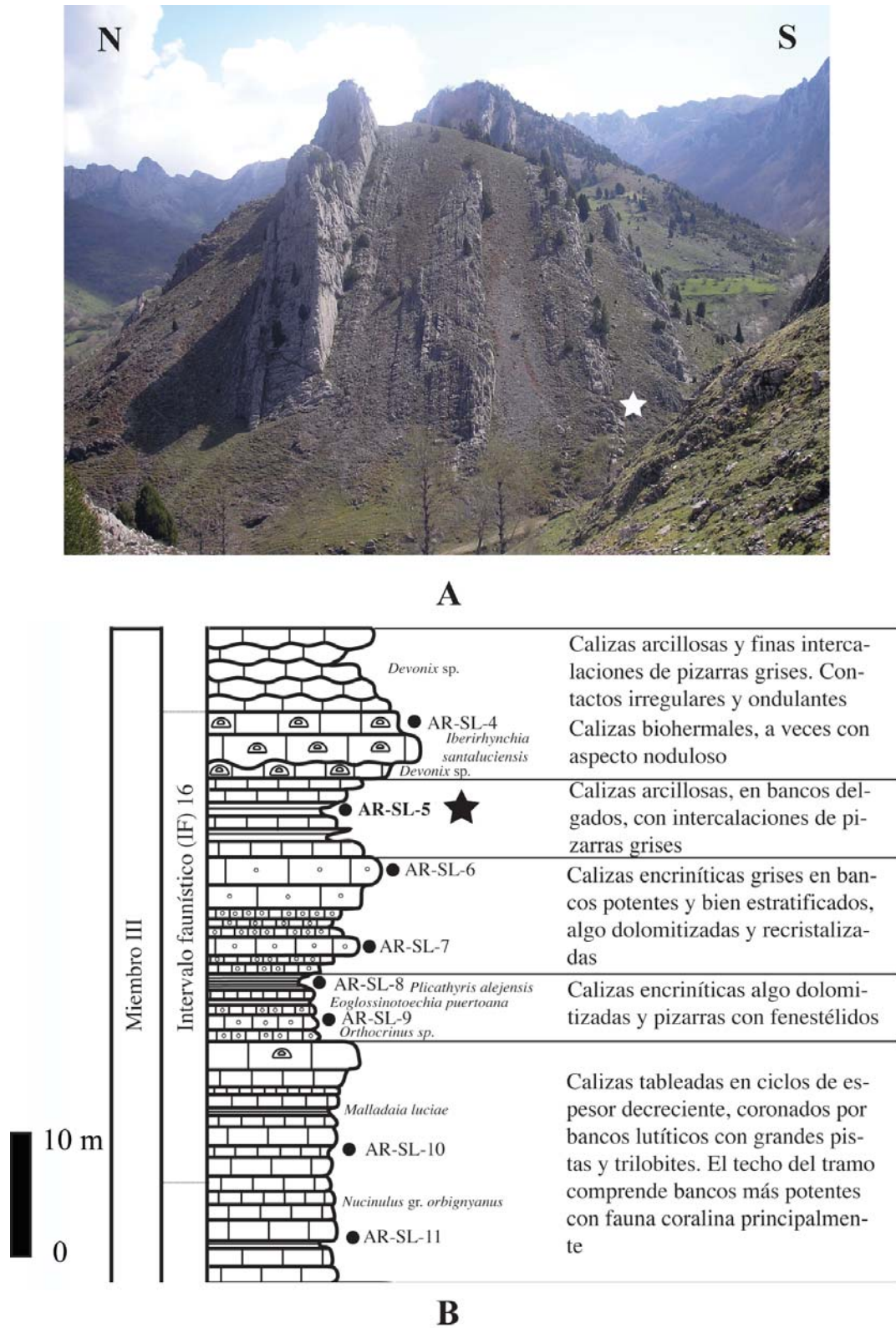
**Diagnosis:** Conchas pequeñas, prácticamente equidimensionales, de contorno subpentagonal a subcircular, delgadas, ventribiconvexas. Superficie de ambas valvas cubierta por costillas simples, rectas, subredondeadas, en número de 16 a 24 (promedio 20-21), que nacen en los ápices. Parte media de la concha diferenciada: dos costillas medias en la valva ventral, delimitando un espacio intercostal más an-

cho que ellas y el siguiente par de costillas ocupando en el frente un nivel algo más alto que el medio; costilla media en la valva dorsal, un poco más fuerte que el resto, pero situada hacia el frente a un nivel inferior que el par colindante. Comisura frontal crenulada, débilmente biplegada. Foramen hipotírido limitado basalmente por placas deltidiales labiadas.

**Diagnosis:** *Shell small, costate, mainly as long as wide, thin, outline sub-pentagonal to sub-circular, ventribiconvex. 16-24 (average: 20-21) sub-rounded, simple, right ribs, beginning at the valves apices. Mid region of shell differentiated; two median ventral ribs with an intercostal median area wider than the bounding ribs; next lateral ribs pair setting at the anterior margin at a higher level than the median pair. Median dorsal rib a bit stronger than the others, but in a lower level at the shell margin than the next rib pair. Anterior commissure crenulated, faintly antiplicate. Foramen hypothyrud, bounded basally by labiate deltidial plates.*

**Descripción:** Conchas de pequeño tamaño (3,9 a 4,9 mm. de longitud en los ejemplares medidos, promedio: 4,12 mm) (Tab. 12), equidimensionales a débilmente alargadas (promedio de a/L: 0,92) (Tab. 12), de contorno subpentagonal a subcircular, desigualmente biconvexas a ventribiconvexas y delgadas (promedio de g/L: 0,49) (Tab. 12). Superficie cubierta por costillas simples, prácticamente rectas (16 a 24, promedio: 18) (Tab. 12), que nacen en los ápices, donde son muy débiles y ganan altura y anchura hacia delante, haciéndose fuertes, subredondeadas, en la región anterior y en los flancos laterales; espacios intercostales de perfil similar pero algo más estrechos que las costillas; los tres o cuatro pares laterales de costillas son filiformes, mucho menos importantes que el resto. Parte central de la concha diferenciada: las dos costillas de la parte media de la valva ventral delimitan un espacio intercostal cóncavo más ancho que ellas, y en el frente, suelen situarse en un plano ligeramente inferior que el siguiente par de costillas; una costilla media en la valva dorsal, más fuerte que el resto, situada hacia el frente en un plano algo por debajo del par colindante de costillas (Fig. 77.22-24); comisura frontal cortante, crenulada, ligeramente biplegada. Máxima anchura y máximo grosor situados hacia la mitad de la longitud. Lamelas de crecimiento finas y distantes, irregularmente distribuidas.

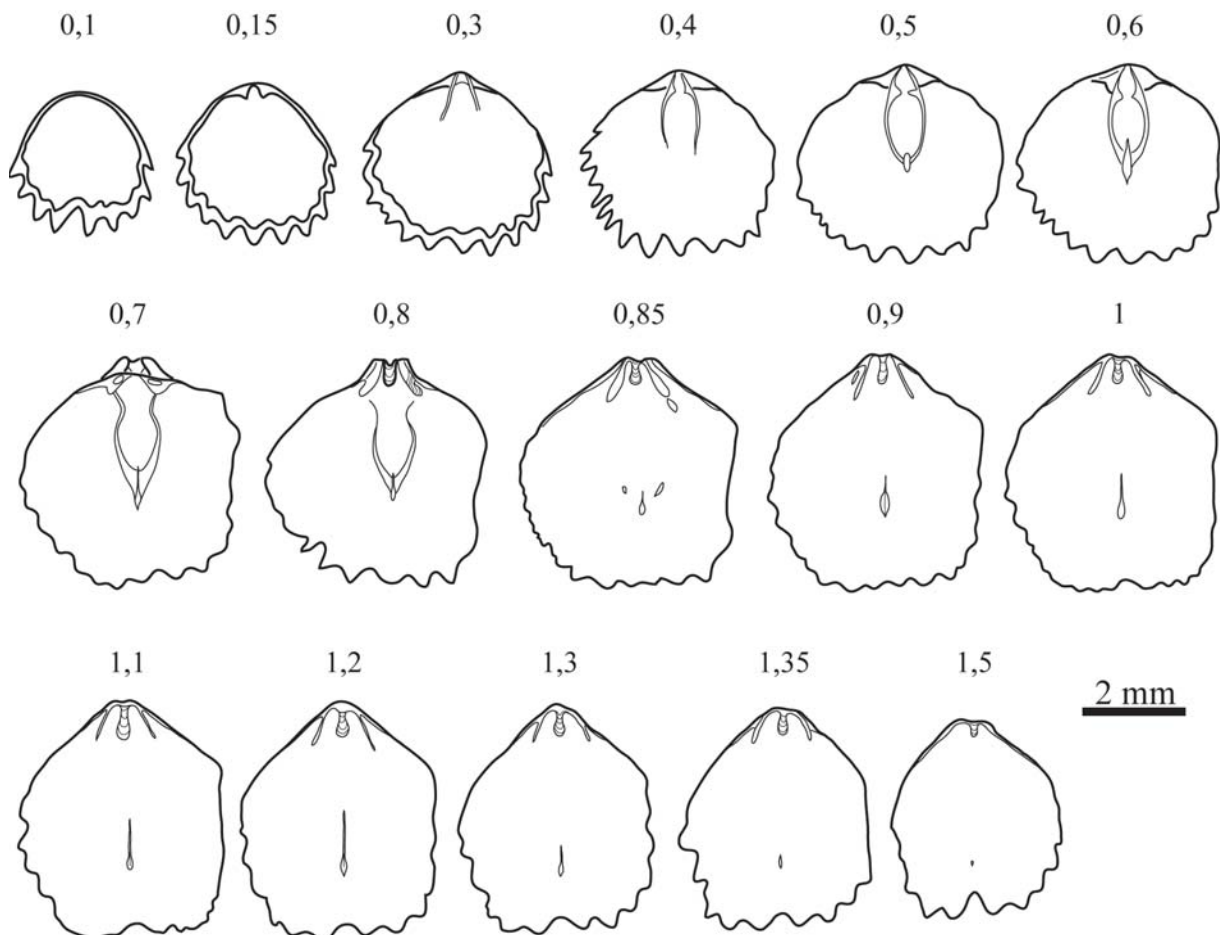




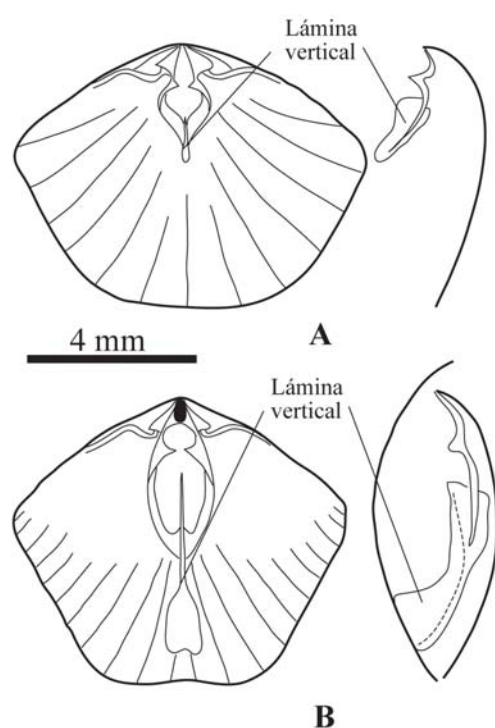
**Figura 74.** *Devonix truyolsi* n. sp. **A:** Localidad tipo, 500 m ESE de Argovejo (Crémenes, León), en el talud de la pista a lo largo del arroyo de La Trapa, ladera occidental de Peña Escricia. Estrella blanca: situación del estratotipo. **B:** Estratotipo (estrella negra) en el Miembro III de la Formación Santa Lucía, parte alta del Intervalo Faunístico 16, nivel M-AR-SL-5.

**Tabla 12.** Medidas en mm de algunos ejemplares de *Devonix truyolsi* n. sp. L, a, g: Longitud, anchura y grosor.  $\alpha$ : ángulo apical (en grados). Nc: número de costillas.

DPO	L	a	g	a/L	g/L	$\alpha$	Nc
Holotipo 38964	4,4	4,3	2,4	0,98	0,54	100	16
Paratipo 38965	4,3	4,2	2,3	0,98	0,53	102	16
Paratipo 38966	4,9	5	2,4	1,02	0,49	98	23
38968	3,9	3,7	1,9	0,95	0,49	99	22
38942	4,6	4,6	2	1	0,43	106	21
38941	4,1	3,6	1,9	0,88	0,46	90	21
38947	3	2,5	1,6	0,83	0,53	85	16
38946	3,5	3,1	1,6	0,88	0,46	92	16
38944	4	3,5	1,8	0,87	0,45	87	17
38945	4,2	3,6	1,7	0,86	0,4	93	17
38943	4,4	3,8	2,6	0,86	0,59	95	17
<b>MEDIAS</b>	<b>4,1</b>	<b>3,8</b>	<b>2</b>	<b>0,92</b>	<b>0,49</b>	<b>95°</b>	<b>18</b>



**Figura 75.** *Devonix truyolsi* n. sp. DPO 38942, de El Millar, S de Pola de Gordón, Fm. Santa Lucía, Miembro superior, yacimiento I-37, Emsiense superior terminal. Secciones seriadas en planos paralelos al de comisura en sentido dorso-ventral. Distancias medidas al plano tangente en la valva dorsal. Braquidio centroneliforme con lámina vertical bien desarrollada.



**Figura 76.** *Devonix virgo* García-Alcalde, 1999. Reconstrucción del braquidio en vistas ventrales (izquierda) y laterales (derecha), a partir de secciones seriadas de dos ejemplares, DPO 33674 (A) y DPO 33600 (B), ambos de la localidad y estrato típicos, Colle (Sabero, León), Grupo La Vid, Formación Coladilla, nivel 29, Emsiense superior. (Kop García-Alcalde, 1999, en *Trabajos de Geología*, 21, p. 165, Fig. 5).

Convexidad de las valvas suave y regular en perfil longitudinal; en perfil transversal es también suave, salvo en los flancos laterales donde las valvas tienden a doblarse algo más fuertemente una hacia la otra formando ángulo obtuso.

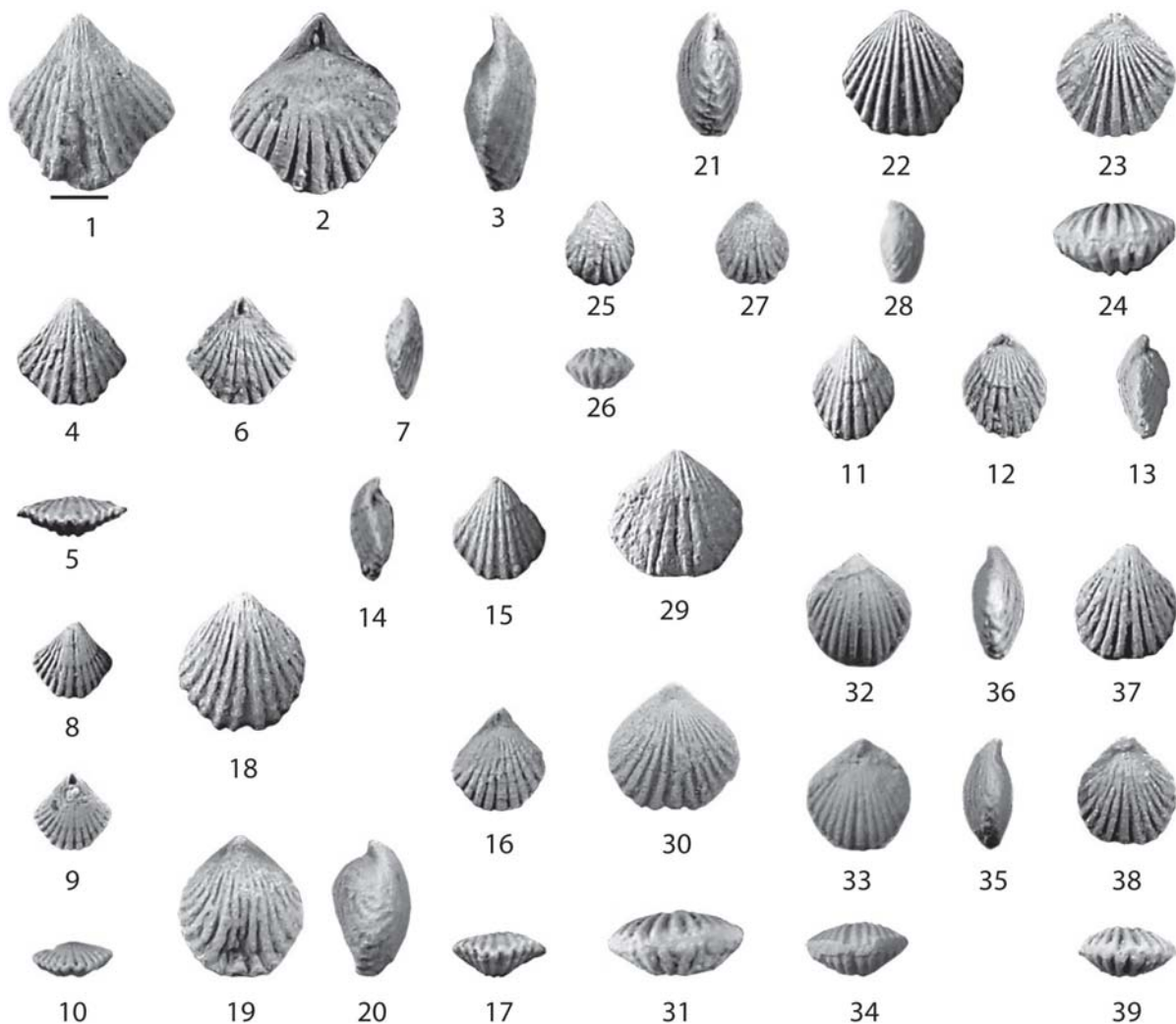
Gancho recto a débilmente inclinado; ángulo apical entre 90 y 106° en los ejemplares disponibles (promedio: 95°) (Tab. 12). Foramen hipotírido, limitado por placas deltoidales que tienden a unirse basalmente con fuertes rebordes en relieve, a modo de vaina deltoidal.

**Caracteres internos:** (apreciados en secciones seriadas paralelas al plano comisural) (Fig. 75). Placas dentales cortas, divergentes hacia delante, soportando dientes cardinales alargados y débiles. Corto miofragma, confinado a la cámara deltoidal. Plataforma cardinal con placas internas unidas. Bucle braquial axial (centroneliforme), largo, prolongándose más

allá de la mitad de la longitud, con láminas descendentes unidas anteriormente a una placa vertical con el extremo distal ligeramente engrosado, que se extiende antero-ventralmente hasta casi alcanzar el fondo de la valva ventral, cerca de la comisura; puntas crurales fuertes situadas inmediatamente delante de la plataforma cardinal. Otros caracteres desconocidos.

**Discusión:** La nueva especie se parece mucho a *Devonix virgo* García-Alcalde, 1999, de la que podría haber procedido, en la costación y diferenciación de la parte media de la concha, en las estructuras deltoidales y en el tipo de braquidio. Difiere, sin embargo, de ella, en el contorno mucho menos anguloso, casi redondeado, en el menor tamaño y en la tendencia más acusada a la buplicación de la comisura frontal.

Los niveles estratigráficos donde aparece *D. truyolsi* n. sp. en la parte más alta del Miembro III de la Fm. Santa Lucía, son calizas débilmente arcillosas, bien estratificadas, con finos niveles pizarrosos intercalados, donde son frecuentes los rugosos solitarios y coloniales y los tabulados. La fauna es muy abundante, comprendiendo, además de elementos de los grupos citados, crinoideos, trilobites, briozoos fenestélidos, pequeños bivalvos, rostroconchos, poliquetos y gran diversidad de braquiópodos. Entre los últimos, aparecen elementos tradicionalmente considerados en la Cordillera Cantábrica y en otras regiones como propios de la frontera Devónico Inferior-Devónico Medio, como *Intermedites* gr. *intermedius*, *Bultynckia boulei*, *Cabedania obesa*, *Meristella esbelta*, *Iberirhynchia santaluciensis*, *Schizophoria interstitialis* y otros. Por desgracia, los conodontos no son mucho más explícitos y la edad de los elementos hallados (*Icriodus retrodepressus*, *I. rectirostratus*, etc, García-López & Sanz-López, 2002), oscila igualmente en torno a la frontera Emsiense/Eifeliense. En todo caso, la asociación fosilífera (incluidas las especies propias de la Cordillera Cantábrica, como *Eoglossinotoechia puertoana* García-Alcalde, 2008c, *Maisotia drotae* García-Alcalde, 2010c y *Meristella esbelta* García-Alcalde, 2011b), aparece hacia el techo de la Biozona de *Plicathyris alejensis* (ver Álvarez, 1990) y constituye una referencia muy precisa en correlaciones a lo largo de la Cordillera Cantábrica, particularmente en su rama meridional, leonesa.



**Figura 77.** 1-17. *Devonix virgo* García-Alcalde, 1999. 1-3. DPO 42153, vistas ventral dorsal y lateral. Campo de La Paya, Ferroñes, Avilés, Grupo Rañeces, Fm. Aguión, Emsiense superior. 4-7. DPO 42156, vistas ventral, anterior, dorsal y lateral. Obsérvese el foramen labiado. Misma procedencia y edad anteriores. 8-10. DPO 42163, vistas ventral, dorsal y anterior. Idem. 11-13. DPO 42161, vistas ventral, dorsal y lateral de un ejemplar algo comprimido. Idem. 14-17. DPO 42158, vistas lateral, ventral, dorsal y anterior. Idem. 18-20. *Devonix cf. virgo* García-Alcalde, 1999. DPO 42189, vistas ventral, dorsal y lateral de un ejemplar deformado. Les Areñes (Avilés), parta más alta del Grupo Rañeces, Fm. Aguión, Emsiense superior. 21-39. *Devonix truyolsi* n. sp. 21-24. Holotipo DPO 38964, vistas lateral, ventral, dorsal y anterior, Arroyo de La Trapa, Argovejo, Crémenes, León, Fm. Santa Lucía, parta alta del Mb. III, Emsiense terminal o Eifeliense basal. 25-28. DPO 38943, vistas ventral, anterior, dorsal y lateral. El Millar (Pola de Gordón, León). Mismo nivel y edad anterior. 29-31. Paratipo DPO 38965, vistas ventral, dorsal y anterior. Mismo nivel y edad que el holotipo. 32-35. DPO 38968, vistas ventral, dorsal, anterior y lateral de un ejemplar algo desconchado. Arroyo de El Puerto, Santa Lucía, León, mismo nivel y edad anteriores. 36-39. DPO 38941, vistas lateral, ventral, dorsal y anterior. Mismo nivel y edad anteriores. Barra de escala: 2 mm.

#### Género *Ense* Struve, 1992

**Discusión:** Las especies del género se conocieron hasta el año 1992 bajo el término colectivo de “*Terebratula pumilio*” y suelen aparecer en dos horizontes lumaquéllicos consecutivos del Givetiense Medio (zonas de conodontos *Rhenanus/Varcus* a *Ansatus*), en

Alemania, Francia, Marruecos y Argelia (Lottmann, 1990 a, b; Aboussalam & Becker, 2011) mientras lo hacen en uno sólo, de edad equivalente, en el Dominio Palentino de la Cordillera Cantábrica, perteneciente a la parte baja de la Formación Cardaño. Más arriba, se discutió la naturaleza sistemática de *Ense*, incluido por Struve (1992) entre los Mutationellinae y



por García-Alcalde (2010 b) entre los Adreninae. De hecho, la propia naturaleza terebratúlida del género fue muy discutida en el pasado y hasta que Lottmann (1990 a, b) logró desvelar la presencia de un braquidio centroneliforme en una de las formas de “*pumilio*” de Marruecos, había pocos argumentos para clasificarlo a nivel ordinal. Struve (1990) consideró suficiente dicho dato, incluso aunque la transformación tafonómica de las poblaciones estudiadas impedía apreciar la estructura interna de la concha (endopuntos). Los endopuntos, sin embargo, aparecen densamente dispuestos en la población paleontina del género, estudiada por García-Alcalde (2010 a, b), que también poseen braquidio centroneliforme con placa media vertical, por lo que la naturaleza terebratúlida de *Ense* parece indiscutible. Como se comentó más arriba, la separación temporal de *Ense* (Givetiense Medio) de todos los géneros de Mutationellinae y Adreninae (que no superan el Emsiense), es un obstáculo para comprender e interpretar el origen y las afinidades paleobioestratigráficas del género. Una posible alternativa, el que *Ense* pudiese pertenecer al linaje de los Rhipidothyrididae, que comprende algunas formas del Devónico Medio, no parece plausible por la morfología de su concha, paucicostada y claramente diferenciada en su parte media con comisura anterior unisurcada muy diferente de la de todas las formas conocidas de dicha familia, en particular de las propias del Dominio paleobiogeográfico del Viejo Mundo: Globithyridinae y Rhenorenselaerinae, las cuales, en su mayor parte, tampoco superan el Devónico Inferior. *Ense* se parece mucho a los géneros adreninos *Micidus* Chatterton, 1973 y *Cydimia* Chatterton, 1973, en especial al último, con morfología externa e interna muy próximas. Dicho género se separa de *Ense* en el menor desarrollo de la costilla media dorsal y carácter labiado del deltidio.

*Ense andrea* Struve, 1992

Figs. 1-2, 73

\*1992 *Ense andrea* n. sp.; Struve, p. 613.

v.2010a *Ense andrea*; García-Alcalde, p. 132, Figs. 2, 7.

v.2010b *Ense andrea* Struve, 1992; García-Alcalde, p. 62, Figs. 2, 19-21.

**Discusión:** Struve (1990, 1992), propuso la separación de especies dentro del colectivo de formas “*pumilio*”, sobre la base de la presencia en las acumulaciones lumaquéticas de las diferentes áreas, de una proporción mayor o menor de formas lisas respecto a formas costadas. Este es un criterio muy discutible, porque no analiza en ningún caso la frecuencia de aparición, en las distintas muestras, de formas juveniles que en todas las especies pumiliformes son lisas. Frente a la imposibilidad de muestrear las áreas tipo de las tres especies definidas en el género, y de acceder a colecciones de individuos separados suficientes de las distintas poblaciones, que no parecen haberse hecho en ningún caso, incluimos nuestro material en la especie del encabezamiento, basándonos en la proporción similar de formas lisas a costadas apuntada por Struve (1992) para la especie, y su parecido con los tipos de *E. andrea*.

La especie fue descrita y figurada recientemente por García-Alcalde (2010b).

Subfamilia **Globithyridinae** Cloud, 1942

*Globithyris* Cloud, 1942

**Especie-tipo:** *Rensselaeria callida* Clarke, 1907, Emsiense, Maine, USA.

**Diagnosis:** Concha pequeña a grande, ventribiconvexa, globosa, casi tan larga como ancha, completamente cubierta de costillas finas y simples. Foramen ventral hipotírido. Campos musculares apenas a moderadamente impresos. Placas dentales libres. Plataforma cardinal soportada por placas crurales discretas, en los juveniles, y unidas y soportadas por un septo medio, formando un septalio, en los adultos.

**Diagnosis:** *Small to large, ventribiconvex, globose, as long as wide or so; entirely costate, ribs fine, simple. Ventral foramen hypothyrid. Muscle field barely to moderately impressed. Free dental plates. Cardinal plate supported by crural plates, discrete in juveniles, and medially fused, supported by median septum forming septalium, in adults.*

**Comentarios:** El género *Globithyris* Cloud, 1942, es una forma propia, principalmente, de la región Bohemo-Renana del Dominio del Viejo Mundo, incluyendo el Norte de África (Jux, 1981, Boucot, 1984, Boucot *et al.*, 1989, Mergl & Massa, 2004). Su presencia

en la región norteamericana de Maine a Gaspé, parece el resultado de mezcla entre unidades paleobiogeográficas (Boucot, 1984), que aportaría formas del Dominio del Viejo Mundo al de las Américas Orientales, a través del importante umbral de Meguma (Brice *et al.*, 1997). Isaacson (1974, 1977) citó inicialmente el género en Bolivia (Dominio Malvino-Africano), pero, más tarde, el mismo autor (Isaacson, 1993) re-clasificó el material boliviano como *Rhipidothyris ava* n. sp. Las referencias al género en Australia (McKellar, 1966, en Queensland, Flood, 1969, en Nueva Gales del Sur), aún requieren confirmación.

El origen de *Globithyris* debería hallarse en el Dominio del Viejo Mundo, en alguna forma que, al igual que los juveniles de *Globithyris*, tuviese placas crurales discretas. Es difícil en estos momentos señalar un antecesor plausible. El nuevo género de la Cordillera Cantábrica, *Perniella*, del Lochkoviense a la base del Praguense, descrito arriba, cuya relación posible con otros supuestos rhipidotíridos, como *Lievinella* Boucot, 1975, se mencionó antes, podría derivar del mismo linaje ancestral que *Globithyris*, aunque se diferencia fácilmente de este género por la costación desarrollada sólo en parte de la concha, el engrosamiento posterior que permite la excavación notable del campo muscular ventral, la ausencia de septo medio dorsal y el escaso desarrollo de las placas crurales.

*Globithyris* ? *oliviani* (Verneuil & Archiac, 1845)  
Figs. 1-2, 78-79 (*kop.* García-Alcalde & Álvarez, 1976, pl. 4, figs. 11-13, *Trabajos de Geología*, 8, p.41),

- v\*1845 *Terebratula Oliviani*, nov. sp.; Verneuil & d'Archiac, p. 470, pl. 14, fig. 11.
- 1853 *T.* conf. *T. Oliviana* Verneuil; Schnur, p. 184.
- 1882 *Retzia Oliviani*, Vern; Barrois, 264, 293.
- 1889 *Retzia* sp. aff. *Oliviani*; F. Sandberger, p. 49.
- 1903 *Retzia* ? sp. aff. *Oliviani* ?; Walther, p. 57, pl. 3, fig. 8a-c.
- 1910 ?*Retzia Oliviani*; Maillieux, p. 352.
- 1925 *Trigeria Oliviani*; Maillieux, p. 352.
- 1932 *Trigeria Oliviani* (De Verneuil et D'Archiac); Maillieux, p. 40.
- v.1938b *Trigeria oliviani* Verneuil et Archiac; Comte, p. 22, pl. 1, fig. 10.
- 1941 *Trigeria Oliviani* (De Verneuil et D'Archiac); Maillieux, p. 61.

1959 *Trigeria oliviani*, Verneuil et Archiac; Comte, p. 165, Tab. 2

1976 *Mutationella oliviani* (D'Archiac & De Verneuil, 1845); Solle, p. 195.

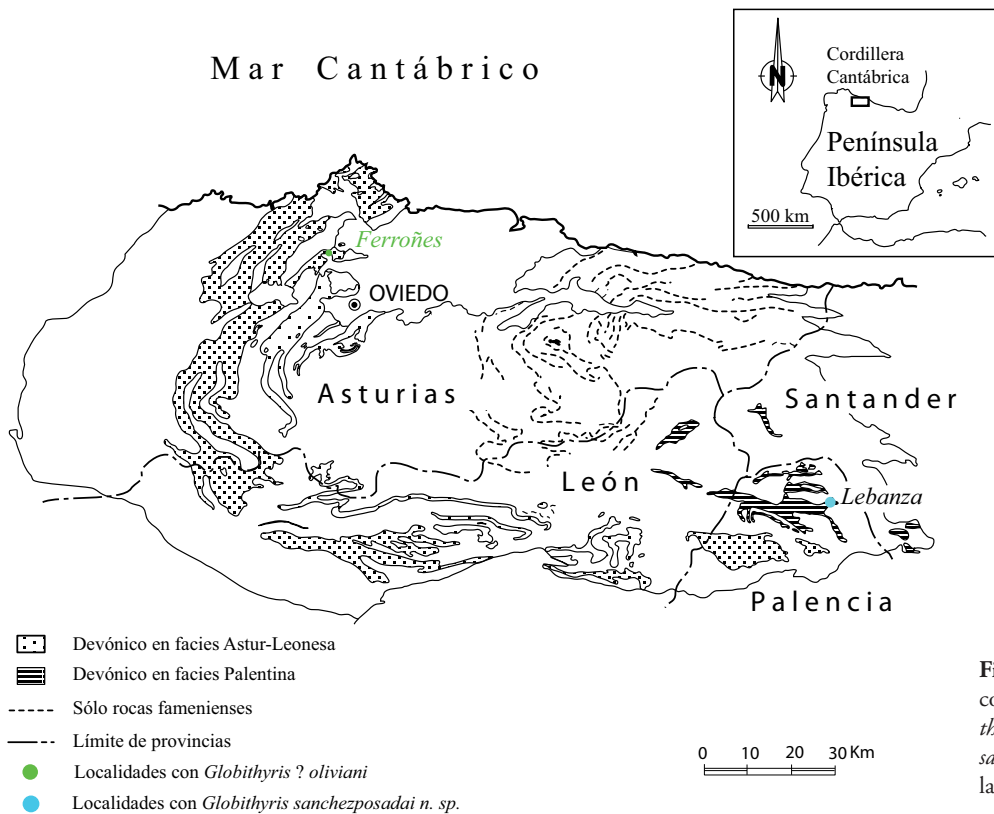
v.1976 *Rhenorenselaeria* (?) *oliviani* (Vern. & Arch.); García-Alcalde & Álvarez, p. 41, pl. 4, figs. 11-13.

1980 *Rhenorenselaeria* (?) *oliviani* (De Verneuil & D'Archiac 1845); Brice, p. 240, pl. 33, fig. 9, Fig-text. 59.

**Diagnosis:** Concha pequeña, longitudinalmente ovalada, ventribiconvexa, con la parte media indiferenciada, completamente cubierta de costillas simples, finas y redondeadas, en número de 80, que nacen en el ápice de las valvas. Gancho ventral erecto, foramen posiblemente hipotírido. Comisuras cortantes y crenuladas, la anterior rectimarginada. Placas dentales cortas. Campos musculares poco impresos, septo medio dorsal, fino y bastante largo.

**Diagnosis:** *Shell small, longer than wide, outline ovate, ventribiconvex, medially undifferentiated, covered by ca. 80 ribs simple, fine and rounded starting at the apexes of valves. Ventral beak erect, foramen possibly hypothyrid. Commissures sharp, crenulated, anterior commissure rectimarginate. Dental plates short. Muscle fields faintly impressed, dorsal median septum fine and rather long.*

**Comentario:** Verneuil & d'Archiac (1845) describieron y figuraron la especie, en apariencia con un único ejemplar procedente de las calizas arcillosas de Ferroñes (probablemente Grupo Rañeces, Fm. Aguión, Emsiense superior) (Fig. 2), a la que denominaron *Terebratula Oliviani*. El tipo del taxón lo fotografió, por primera vez, Comte (1938b, pl. 5, fig. 10) y lo asignó al género *Trigeria* Bayle. El presente autor lo examinó en las colecciones de la Faculté des Sciences de Orsay, en Francia, en el curso de una búsqueda general de los tipos españoles de la colección Verneuil, y lo fotografió de nuevo (García-Alcalde & Álvarez, 1976, pl. 4, fig. 11-13), incluyéndolo esta vez, con dudas, en el género *Rhenorenselaeria* Kegel, 1913. En el período intermedio entre la creación de la especie y los años 70 del pasado siglo, varios autores mencionaron su presencia (incluso abundante) en diferentes cuencas europeas, bajo distintas denominaciones gené-



**Figura 78.** Localidades con especies de *Globithyris* (*G. ? oliviani* y *G. ? sanchezposadai n. sp.*) en la Cordillera Cantábrica.

ricas (ver lista de sinonimias, arriba). Resulta curioso que un taxón basado en un solo ejemplar haya producido tan dilatada bibliografía. De hecho, en su área tipo, no se volvió a encontrar, a lo largo de más de 50 años, ningún otro ejemplar de la especie, y, aunque Comte (1938b: 22) afirmase que era “... assez commune dans les schistes de La Vid”, tampoco se tuvo la suerte de hallarla en el área leonesa, ni en la localidad citada por Comte (1959: 65) ni en ninguna otra.

La inclusión de la especie en el género *Rhenorensse-laeria* (García-Alcalde, en García-Alcalde & Álvarez, 1976) se basaba en la presencia de foramen hipotírido, endopuntos y un septo medio dorsal, fino y largo, apreciable por transparencia. Sin embargo, las especies de *Rhenorensse-laeria* suelen ser de mayor tamaño, más largas, con costillas menos numerosas y más groseras y, sobre todo, con campo muscular ventral fuertemente excavado en el fondo engrosado de la valva, caracteres que no se aprecian en el ejemplar cantábrico. Por dicha razón, se traslada aquí el taxón, con una marca de incertidumbre, al género *Globithyris* Cloud, 1942.

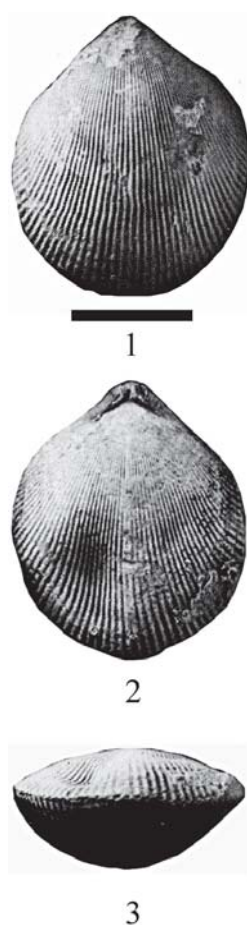
Las diferencias con *G. ? sanchezposadai n. sp.*, se señalan luego.

*Globithyris ? sanchezposadai n. sp.*

Figs. 1-2, 52-53, 78, 80

**Derivatio nominis:** Dedicada a mi amigo y gran compañero, Luis Carlos Sánchez de Posada, del Departamento de Geología de la Universidad de Oviedo, por sus esfuerzos permanentes en pos del desarrollo y reconocimiento de la Paleontología cantábrica.

**Material:** Diecisiete ejemplares en variable estado de conservación, conchas completas y valvas disociadas conservando parte de la concha original. Holotipo DPO 34097 (Fig. 80.1-4) y ocho paratipos, DPO 42640-42647 (Fig. 80.5-7, 16-19), procedentes del estrato y localidad tipo. Otros tres ejemplares, muy mal conservados, DPO 42648-42650, de la misma localidad y nivel. Tres ejemplares, DPO 42651-42653, de la localidad tipo,



**Figura 79.** Tipo de *Globithyris? oliviani* (Verneuil & Archiac, 1845), de las calizas arcillosas de Ferroñes (Emsiense superior), escaneado de García-Alcalde & Álvarez (1976, Lám. 4, figs.11-13, *Trabajos de Geología*, 8). Barra de escala: 10 mm.

pero de otros niveles. Un ejemplar, DPO 42654 (Fig. 80.8-11), del pico Lezna, ladera SE, del techo de la Fm. Lebanza (Fig. 2), Praguense. Otro ejemplar, DPO 42655 (Fig. 80.12-15), del lindero entre los municipios de La Pernía y Polentinos, al sur de la abadía de Lebanza (Palencia), de la Fm. Lebanza, Mb. E (Fig. 2), yacimiento a-151 (B95-39), del Praguense.

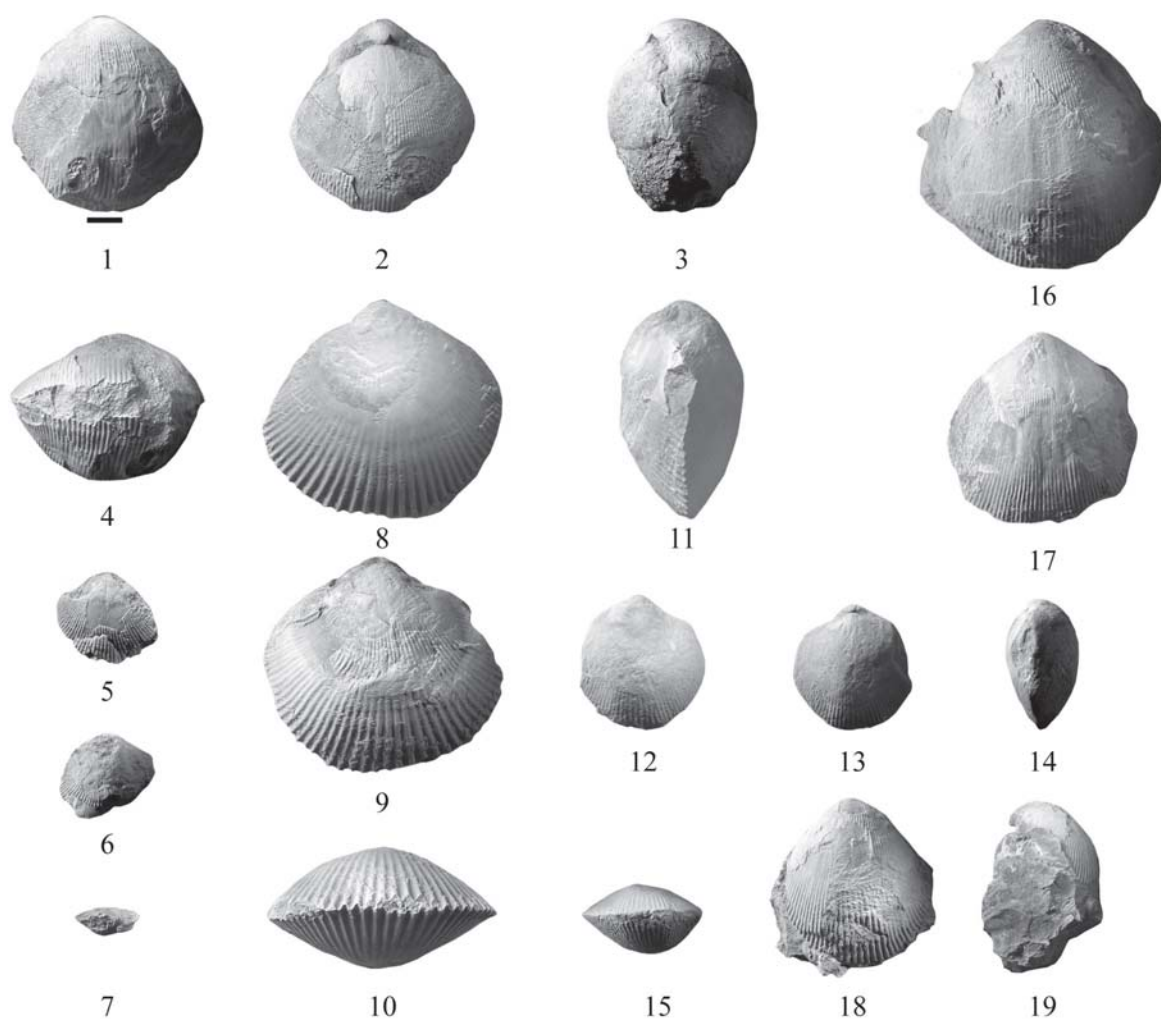
**Localidad y estrato típicos:** Talud occidental del antiguo camino de Lebanza a la abadía de Lebanza, OSO del pueblo de Lebanza (Cervera de Pisuerga, Palencia (Fig. 52), en el lugar conocido como El Riotero; calizas de la Fm. Lebanza, Miembro E, 7 m por debajo del nivel LEB-73 (B94-72/73) (Figs. 2, 53).

**Diagnosis:** Concha relativamente grande, subcircular a subpentagonal, equidimensional o casi, biconvexa, muy globosa (g/L alcanzando 0,76), completamente cubierta de costillas simples, finas y redondeadas en número de 70-80, que nacen en el ápice de las valvas. Gancho ventral erecto a fuertemente incurvado. Comisuras cortantes, la anterior rectimarginada. Campos musculares poco impresos, placas dentales cortas, septo medio dorsal, fino y largo.

*Diagnosis:* Shell relatively great, outline sub-circular to sub-pentagonal, as long as wide or so, biconvex, very globose (g/L reaching 0,76), covered by 70-80 fine, simple and rounded ribs starting at the apexes of valves. Ventral beak erect to strongly curved. Commissures sharp, anterior commissure rectimarginate. Muscle fields faintly impressed, dental plates short, dorsal median septum, fine and long.

**Descripción:** Concha relativamente grande (hasta 35 mm de longitud o más), globosa (g/L alcanzando 0,76 en el holotipo), desigual y fuertemente biconvexa, con la valva ventral algo más alta que la dorsal, contorno subcircular a subpentagonal, con bordes laterales y anterior regularmente redondeados, aproximadamente equidimensional (promedio a/L, para seis medidas: 1,01). Máxima anchura generalmente un poco por delante de la mitad de la longitud; máximo grosor, por detrás de la mitad de la longitud. Valvas regular y fuertemente convexas en sección longitudinal y transversal, con el umbo inflado. Foramen ventral posiblemente hipotírido, aunque se observa muy mal en los ejemplares disponibles; gancho ventral fuertemente recurvado en los adultos, solapando a veces el ápice de la valva dorsal, erecto en los juveniles; ángulo apical obtuso, entre 105 y 118° (promedio para seis medidas: 110°); aristas umbonales muy redondeadas, definiendo pobremente una interárea estrecha y baja, algo cóncava. Concha cubierta de costillas radiales, en número de 70 a 80 o más (promedio para 6 medidas: 73), naciendo en el ápice de las valvas, finas, simples, rectas aunque con tendencia a curvarse posterolateralmente cerca de las comisuras laterales, redondeadas, separadas por interespacios de anchura similar o un poco más estrechos y de perfil subanguloso. Elementos radiales cortados por numerosas y finas líneas concéntricas de cre-





**Figura 80.** *Globithyris ? sanchezposadai* n. sp. 1-4: Holotipo DPO 34097, vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. 5-7: Paratipo DPO 42644, ejemplar juvenil muy aplastado, vistas ventral, dorsal y anterior. 8-11: DPO 42654, SE Pico Lezna, parte alta de la Fm. Lebanza, vistas ventral, dorsal, anterior y lateral. 12-15: DPO 42655, Los Payos, sur de la abadía de Lebanza, Fm. Lebanza, Mb. E, vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. 16: Paratipo DPO 42641, valva ventral desconchada. 17: Paratipo DPO 42642, valva ventral desconchada. 18-19: Paratipo DPO 42640, valva ventral, en vistas ventral y lateral. Barra de escala: 5 mm.

cimiento. Comisuras cortantes, crenuladas por las costillas radiales; comisura anterior rectimarginada. Las conchas desgastadas muestran la presencia, en la valva ventral, de placas dentales finas, bien desarrolladas, abriéndose ligeramente hacia delante; campo muscular, muy poco impreso. En la valva dorsal, lo único que se aprecia, en conchas desgastadas, es la presencia de un septo medio, fino y muy largo, alcanzando  $2/3$  de la longitud de la concha. Las conchas juveniles, poseen menos costillas radiales, gancho ventral menos recurvado, erecto, ángulo apical superior y perfil lateral menos globoso que las conchas adultas.

Otros caracteres desconocidos.

**Discusión:** *G. ? sanchezposadai* n. sp. se parece bastante a la especie tipo del género, *G. callida* (Clarke, 1907), del Emsiense, del estado de Maine, USA, pero posee más costillas radiales (alrededor de 80 por 50 en la especie norteamericana), la interárea y foramen ventral están mucho menos definidos y el septo medio dorsal es bastante más largo y fino. *G. diania* (Clarke, 1907), también del Emsiense de Maine, se diferencia fácilmente en el número mucho menor de costillas (20-30), más agudas que las de nuestra especie, y en el septo medio dorsal mucho más corto.

*Globithyris orchas* (Havlíček, 1984), del Eifeliense del Sur de Libia (Havlíček & Röhlich, 1987), la cuenca de Tamesna (Argelia y Norte de Níger) y, quizás, de Arabia Saudita (Mergl & Massa, 2004), tiene tamaño y contorno similar, pero es menos globosa y con menor número de costillas radiales (50-55). *Globithyris ? oliviani*, tiene similar número de costillas que *G. ? sanchezposadai*, pero es más pequeña, menos globosa, con gancho ventral menos curvado y de contorno longitudinalmente ovalado.

#### Superfamilia **Cryptonelloidea** Thomson, 1926

##### Familia **Cryptonellidae** Thomson, 1926

##### Subfamilia **Cryptonellinae** Thomson, 1926

**Observaciones:** El origen de los Cryptonellinae y, en general, de todos los criptoneloideos se ha supuesto que se encontraba en *Cryptonella* Hall, 1861, un género descrito originalmente en Norteamérica, en el Dominio paleogeográfico de las Américas Orientales (Dominio Apalachense) conocido, sobre todo, por especies de las Américas, del Emsiense al Frasnense (Cloud, 1942, Jin & Lee, 2006). En Europa, sólo la especie *C. melonica* (Barrande, 1847), del Praguense, pertenecería claramente al género (Cloud, 1942, Mergl, 1985), mientras otras formas, como *Atrypa inornata* d'Orbigny, 1850, *Cryptonella rhenana minor* Dahmer, 1931 y *Dielasma rhenana* Drevermann, 1902 serían, según Cloud (1942), formas a investigar.

La presencia de *Cryptonella* ha sido reclamada en muchas otras partes del mundo desde el Lochkoviense al Carbonífero, pero las especies post-frasnenses, se reasignaron a géneros distintos, en particular a *Cranaena* y *Hamburgia*, mientras que las pre-emsienes, salvo *C. melonica* (Barrande, 1847), podrían pertenecer también a géneros nuevos, como *Monsenella* n. g. (ver luego) u otros aún por describir.

Las especies de *Cryptonella*, según Cloud (1942), y Jin & Lee (2006), se caracterizan notablemente por la posesión de braquidio criptoneliforme, plataforma cardinal libre y perforada, campos musculares bien impresos, foramen submesotírido y gancho recto a débilmente subrecto. Jin & Lee (*op.cit*) añaden que las placas dentales serían cortas a casi inapreciables, aunque Cloud estima que las tendrían bien desarrolladas.

En la Cordillera Cantábrica (N de España), los Cryptonellinae se conocían hasta ahora por un solo representante indudable, del Emsiense superior: *Maisotia* García-Alcalde, 2010c, aunque varias formas más antiguas, del Lochkoviense al Praguense inferior se identificaron habitualmente con *Cryptonella* Hall, 1861. Dichas formas se agrupan en el presente trabajo en el nuevo género *Monsenella*, que muestra pequeñas aunque consistentes diferencias con *Cryptonella*, como el foramen mesotírido en lugar de submesotírido, el perfil ventribiconvexo a dorsibiconvexo, débilmente carenado y algunos caracteres internos, como los débiles campos musculares y la presencia de una arista media sobre la plataforma cardinal.

Aparte de *Maisotia* García-Alcalde, 2010c, del Emsiense superior al Eifeliense basal, los criptoneloideos son desconocidas en el Emsiense y Eifeliense de la Cordillera Cantábrica, pero reaparecieron hacia la frontera Givetiense Inferior-Givetiense Medio, con una forma de pequeño tamaño, que se describe más tarde como *Cryptonella chaconae* n. sp.

#### *Monsenella* n. g.

**Especie-tipo:** *Monsenella inornatoides* n. sp. Praguense Inferior, Cordillera Cantábrica (España), Alemania, Francia.

**Origen del nombre:** Dedicado a Montserrat Truylols Massoni (Monse), por su perdurable amistad y cariño y constante colaboración científica a lo largo de más de treinta y cinco años.

**Diagnosis:** Criptonelino de tamaño medio a grande, concha lisa e indiferenciada, contorno variable, subcircular transverso a subpentagonal alargado, perfil lateral variable, ventribiconvexo a dorsibiconvexo, comisura anterior rectimarginada a débilmente arqueada en dirección dorsal; foramen ventral mesotírido, limitado por un deltidio conjunto robusto, a veces con un incipiente tubo o collar peduncular. Placas dentales bien desarrolladas, en ocasiones, muy largas. Dientes cardinales poderosos, denticulados en su cara interna. Plataforma cardinal maciza, perforada y habitualmente libre, pero en ocasiones con trazas de placas cruales; pequeña cresta media, aguda. Braquidio dudoso, probablemente criptoneliforme. Campos musculares débilmente impresos.

**Diagnosis:** *Medium to large cryptonelline, smooth, undifferentiated, outline variable, sub-circular transverse to sub-pentagonal elongated, lateral profile variable, ventribiconvex to dorsibiconvex, anterior commissure rectimarginate to weakly arched dorsally; ventral foramen mesothyrid, bounded by a complete, robust deltidium, sometimes with an incipient internal pedicle collar or tube. Dental plates well developed, sometimes very long. Cardinal teeth strong, with denticulate internal face. Cardinal plate solid, perforate and usually free but sometimes with traces of crural plates; small, sharp, median crest on cardinal plate. Loop badly known, probably teliform (cryptonelliform). Muscle fields weakly impressed.*

**Discusión:** El nuevo género se parece a *Cryptonella* Hall, 1861, del que difiere en la posesión de foramen mesotírido en lugar de submesotírido, presencia esporádica de un incipiente collar o tubo peduncular, adosado a la parte interna del deltidio, placas dentales y dientes cardinales bien desarrollados, campos musculares débilmente impresos y presencia de una pequeña arista aguda, en forma de techo, en la parte media de la plataforma cardinal. *Monsenella* n. g. parece encontrarse en la base de la evolución de los criptoneloideos, en el dominio paleogeográfico gondwánico. Alguna de sus formas, u otras relacionadas, migraría al dominio apalachense y originaría, a partir del Emsiense, la exitosa y profusa estirpe de *Cryptonella* extendida por ambas Américas y que constituyó el arranque de la ulterior evolución del grupo a lo largo del Carbonífero y Pérmico de todo el mundo. Pero, además, la concha enteramente lisa, tamaño bastante grande, perfil discoidal, contorno subcircular, aristas umbonales subangulosas y deltidio macizo, a veces con collar o tubo peduncular, reforzamiento interno de la porción umbonal de la concha, poderosos dientes cardinales provistos de dentículos en su cara interna, espesamiento de la plataforma cardinal, tendencia a la formación de placas crurales y característico campo muscular dorsal dividido proximalmente por una ancha elevación conchífera de la que se proyecta un miofragma muy bien desarrollado, acercan *Monsenella* al género *Meganteris*, aunque se separa con facilidad del mismo, por la posesión de placas dentales bien desarrolladas, plataforma cardinal perforada, carencia de apófisis cardinal y ausencia habitual de placas crurales. En cualquier caso, las semejanzas indicadas podrían se-

ñalar que el origen de *Meganteris*, y quizás de otras supuestas formas estringocefaloideas, podría hallarse en o cerca de *Monsenella*. El propio Cloud (1942: 127) seguía este camino argumental cuando buscaba el origen de *Cryptonella* a partir de *Meganteris*, aunque le desalentaban las grandes diferencias entre las estructuras cardinales de ambos. Este problema se atenúa con la existencia del nuevo género, que comparte los importantes caracteres que se acaban de señalar con *Cryptonella* y *Meganteris*. No hay que olvidar, además, que formas criptoneloideas, como *Booralia* Campbell, 1961, con su largo collar peduncular, y *Zhonpingia* Yang, 1983, con sus cortas placas crurales, preservan rasgos insinuados en *Monsenella* que, más tarde, se fijarán en *Meganteris*. *Cimicinoides* Anderson, Boucot & Johnson, 1969, del Eifeliense de Burma, *Zhonpingia* Yang, 1983, del Givetiense del sur de China y *Booralia* Campbell, 1961, del Carbonífero Superior de Australia, se parecen exteriormente a *Monsenella* n. g. El primero tiene el gancho ventral mucho más recurvado y el braquidio presenta una placa vertical anterior muy desarrollada. *Zhonpingia* posee placas crurales cortas y *Booralia* collar peduncular muy desarrollado, estructuras que sólo se insinúan en *Monsenella*.

Las especies cantábricas de *Monsenella*, parecen formar parte de una cadena evolutiva, con características relacionales bastante claras. *M. boucoti* n. sp., la especie más antigua, del Lochkoviense a la base del Praguense, es muy parecida a *M. inornatoides* n. sp., del Praguense inferior, pero las conchas son alargadas, más pequeñas y ligeras, las placas dentales más largas y las estructuras internas, en particular las cardinales y los campos musculares, más delicadas. Por último, las estructuras cardinales de *M. ? bediae* n. sp., de fines del Praguense inferior o Praguense medio, son aún más masivas que las de *M. inornatoides*, las placas dentales más robustas y los campos musculares algo mejor impresos. Las especies alemanas, *Cryptonella rhenana minor* Dahmer, 1931, de la parte alta del Siegeniense clásico alemán (Praguense) y *Dielasma rhenana*, de la parte baja del Emsiense podrían pertenecer también al nuevo género, pero son poco conocidas, a partir de moldes internos muy deformados, por lo que la asignación se hace con dudas.

**Especies constituyentes y edad:** Además de la especie-tipo, *M. inornatoides* n. sp., del Lochko-

viense superior al Praguense inferior, se encontrarían en el nuevo género, *M. boucoti* n. sp., del Lochkoviense Medio y, con dudas, *M. ? bediae* n. sp. y *M. ? minor* (Dahmer, 1931), del Praguense y *M. ? rhenana* (Drevermann, 1902), del Emsiense basal.

*Monsenella inornatoides* n. sp.  
Figs. 1-2, 52-53, 81-89, Tab. 13

1887 *Meganteris inornata* d'Orb. sp; Oehlert, p. 20 (*pars*), pl. II, figs. 1-5, 7?, 10? (*coet. excl.*)  
.1965 *Cryptonella ? inornata* (d'Orbigny, 1850); Binnekamp, p. 35, pl. 8, figs. 1-5.  
v.1972 *C. ? aff. inornata*; García-Alcalde (en Arbizu, 1972, Fig. 3).  
v.1990a *Cryptonella ? inornata*; García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*), Fig. 2.  
v.1996 "*Cryptonella*" *inornata*; García-Alcalde, Fig. 2.  
.2002a *Meganteris inornata* (D'Orbigny 1850); García-López *et al.*, Fig. 3.

**Derivatio nominis:** Alude a la confusión de ésta especie con *Atrypa inornata* d'Orbigny, 1850.

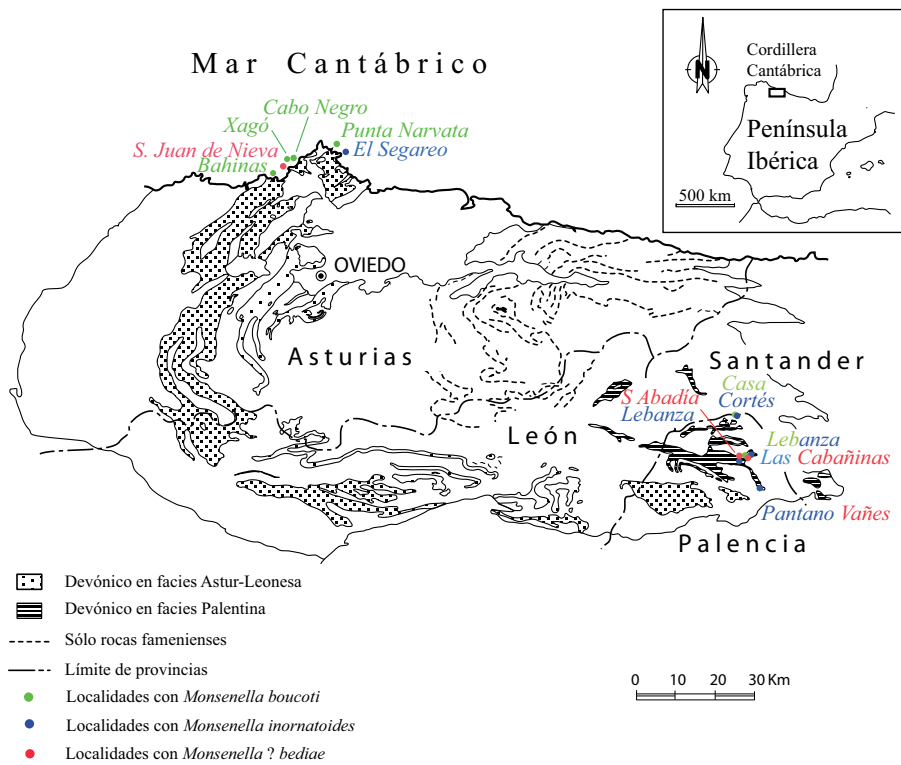
**Material:** Cuarenta y un ejemplares en regular estado de conservación, habitualmente muy desconchados. Holotipo DPO 31459 (Fig. 88.1-3) y seis Paratipos DPO 31452-31453, 31457-31458, 31460-31461 del estrato y localidad típicos. Ocho ejemplares de la misma localidad pero de otros niveles próximos. DPO 31455-31456 (Fig. 89.1-3), del nivel M-LEB-I-50 (Fig. 53), DPO 42291-42295, del nivel M-LEB-I-53 y DPO 31462, del nivel M-LEB-I-53/54. Seis ejemplares DPO 42297-42301 (Figs. 88. 8-9, 14-17, 89.4-9) y 42624 del corte de El Riotero, camino a unos 480 m OSO de Lebanza (Palencia) (Fig. 52), Fm. Lebanza, Mb. E, nivel equivalente al M-LEB-51/52, Praguense. Dos ejemplares DPO 31450-31451, del valle interior que existe en el cierre del anticlinal de Polentinos, en el pico de El Cuchillón, Fm. Lebanza, Mb. E, Praguense. Otros tres ejemplares, DPO 42625-42627 de la margen derecha del arroyo de La Abadía (O de Lebanza), 200 m al N del Pico El Cuchillón, Fm. Lebanza, Mb. E, Praguense. Un ejemplar, DPO 42302 (Figs. 83, 88), del borde N

del pantano de Vañes, al final de la pista que sale del pueblo de Polentinos (Palencia) (Figs. 52, 81), Fm. Lebanza, Mb. E (Fig. 2), Praguense. Un ejemplar, DPO 42303 (Fig. 88.18-21), del portillo de cierre de predio de la abadía de Lebanza, al Sur de la misma, por la pista superior, camino de Polentinos (Figs. 52, 81), Fm. Lebanza, Mb. E, nivel B.93-22, Praguense. Diez ejemplares, DPO 42628-42636 y DPO 41030, del corte del curso alto del río Arauz, flanco meridional del sinclinal de Cortes (Figs. 81, 90), de la Fm. Lebanza, Mb. B superior, nivel M-AR-28, Zona de conodontos de *Ozarkodina pandora* β, Lochkoviense terminal; otro ejemplar DPO 42304 (Fig. 88.4-7) de la misma localidad, cogida suelta posiblemente de la Fm. Lebanza, Mb. E, Praguense. Un ejemplar, DPO 42305 del corte costero de Asturias, entre las puntas de Sabugo y Segareo, al O de la ensenada de Bañugues, Fm. Nieva (Figs. 2, 81), yacimiento A-87, Praguense. Un ejemplar DPO 42306, del yacimiento A-88, del flanco occidental de la Punta de Sabugo, O de la ensenada de Bañugues, Fm. Nieva (Figs. 2, 81), Praguense.

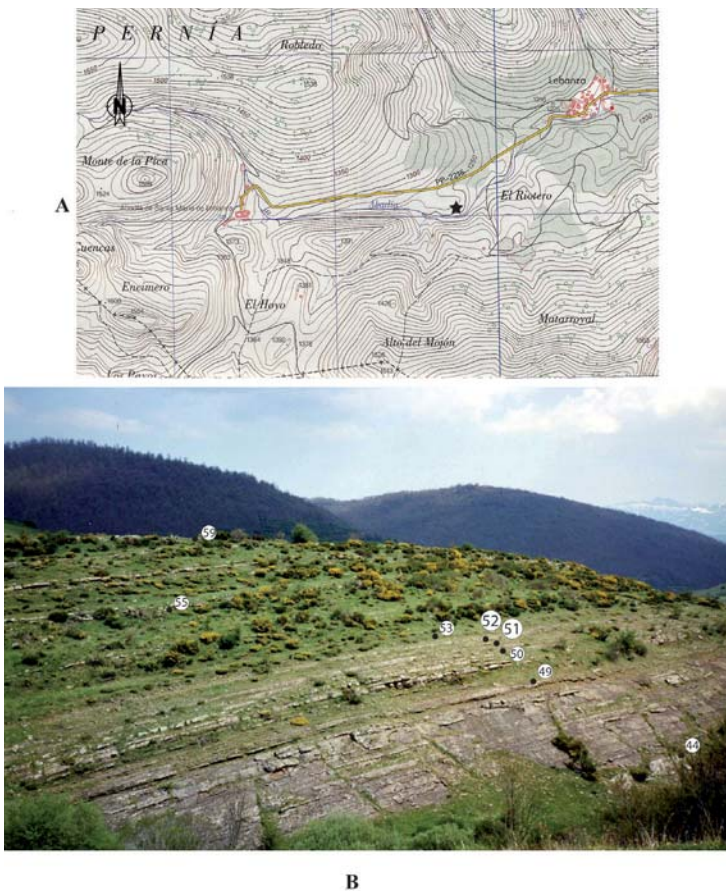
**Localidad y estrato típico:** Corte numerado típico de la Formación Lebanza, al OSO del pueblo de Lebanza (N Cervera de Pisuegra, Palencia) (llamado de "Las Cabañinas", por la presencia de una cabaña de pastores en la parte más baja del corte, Figs. 52, 81-82), sector situado al N y en la margen izquierda del arroyo de La Abadía (Fig. 82A), Fm. Lebanza, Miembro E, nivel M-LEB-51/52 (Figs. 2, 81, 82B), posiblemente Zona de conodontos *Icriodus simulator* (ver García-López *et al.*, 2002a, Fig. 3), Praguense Inferior.

**Diagnosis:** *Monsenella* de tamaño medio a grande, biconvexa a desigualmente biconvexa, relativamente baja (promedio g/L: 0,49) y de bordes cortantes, contorno muy variable, subcircular, subpentagonal o subromboidal, casi equidimensional (promedio a/L: 0,95), máximas anchura y altura algo por detrás de la mitad de la longitud, comisura anterior recimarginada; gancho ventral inclinado a subrecto, foramen mesotírido, deltidio corto pero robusto, a veces con un collar peduncular incipiente; campos musculares relativamente bien marcados, miofragma ventral imperceptible, miofragma dorsal fuerte; placas dentales robustas, relativamente largas; platafor-





**Figura 81.** Principales localidades de las especies de *Monsenella* n. g. (*M. inornatoides* n. sp, *M. boucoti* n. sp. y *M. ? bediae* n. sp) en la Cordillera Cantábrica.



**Figura 82. A:** Situación de la localidad tipo de *M. inornatoides* n. g. n. sp. (estrella negra), al SO del pueblo de Lebanza, en el corte de “Las Cabañinas”, Hoja 106-II, Polentinos, del Mapa Topográfico Nacional de España, E:1:25.000. **B:** Fotografía del sector septentrional del corte-tipo de la Fm. Lebanza (corte de “Las Cabañinas”), que corresponde al Miembro E de la formación, mirando 20°E. Al N de la loma pasa la carretera que va del pueblo de Lebanza a la abadía de Lebanza (Cervera de Pisuerga, Palencia), y al S, por la garganta que se insinúa en la fotografía, discurre el arroyo de Lebanza. Los números grandes enmarcan el estratotipo de *Monsenella inornatoides* n. g. n. sp. (M-LEB-51/52), los números pequeños son otros niveles de referencia. La inclinación de las capas es de alrededor de 25° N. La potencia entre las marcas de los niveles 51 y 52 es de 1 m y entre las de los niveles 49 y 53, de 10 m.

**Tabla 13.** Medidas en mm de algunos ejemplares de *Monsenella inornatoides* n. g. n. sp. L, a, g: Longitud, anchura y grosor. Cifras entreparéntesis: medidas aproximadas.

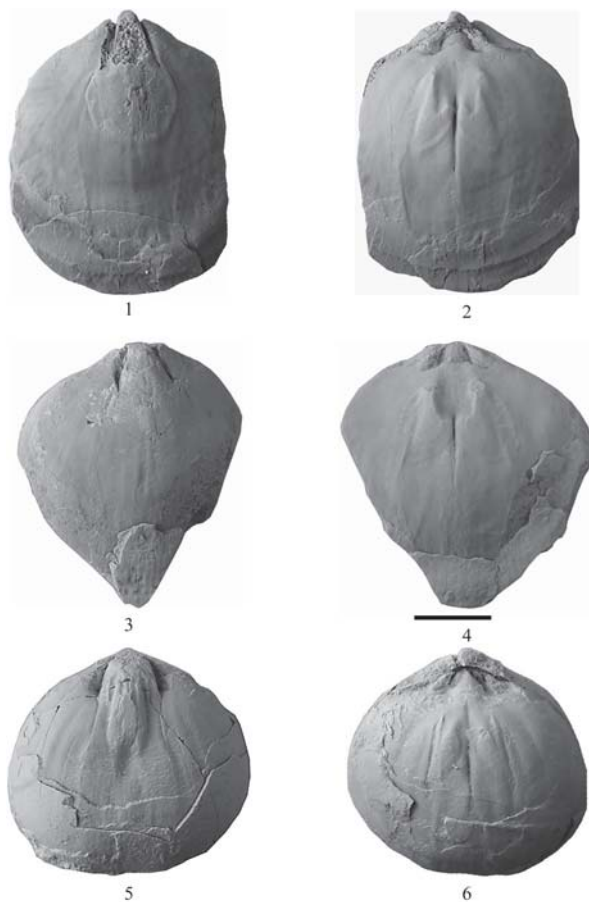
DPO	L	a	g	a/L	g/L
Holotipo DPO 31459	(25)	26,8	12,9	(1,1)	(0,52)
DPO 42303	20,7	(20,3)	9,9	(1)	0,48
DPO 42300	8,8	8,9	4,5	1	0,51
DPO 42299	15	14,5	7,4	1	0,49
DPO 31456	(28,2)	28,9	15,7	(1)	(0,56)
DPO 42302	25,5	26,6	15,9	1	0,62
DPO 42304	34,4	26	12,6	0,75	0,37
DPO 42297	34	—	14,5	—	0,43
DPO 42298	(35,8)	—	15,3	—	(0,43)
DPO 42291	22,2	19,2	11,6	0,86	0,52
Paratipo DPO 31452	(28,4)	28,3	13,1	(1)	(0,46)
Paratipo DPO 31457	(35,2)	28,8	16,5	(0,82)	(0,47)
DPO 42301	—	33,6	21,6	—	—
<b>MEDIAS</b>	<b>26,1</b>	<b>23,8</b>	<b>13,2</b>	<b>0,95</b>	<b>0,49</b>

ma cardinal engrosada, con cresta media aguda, bien desarrollada.

**Diagnosis:** *Medium to large* Monsenella, *nearly equidimensional* (average a/L: 0,95), *outline sub-pentagonal, sub-rhomboidal to sub-circular, biconvex to unequally biconvex, lateral profile discoid, shell rather low* (average g/L: 0,49); *greatest width and thickness posterior to mid-length; commissures sharp, straight, anterior commissure rectimarginate; inclined to suberect ventral beak, foramen mesothyrid limited basally by a short, strong deltidium, sometimes provided by an incipient pedicle tube or pedicle collar attached to its internal face; muscle fields relatively well-impressed, ventral myophragm obsolescent, dorsal myophragm sharp; dental plates strong, relatively long; cardinal plate solid, thickened, median crest sharp, well-developed.*

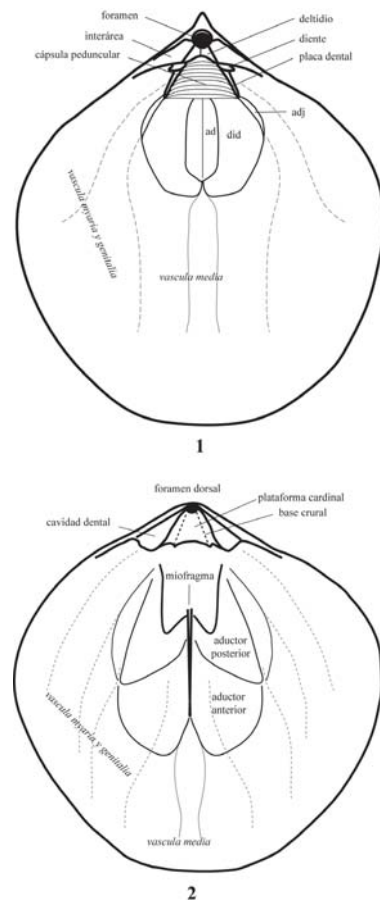
**Descripción:** Concha lisa, no diferenciada, endopuntuada, de tamaño grande (hasta cerca de 36 mm de longitud, los ejemplares mayores), biconvexa a desigualmente biconvexa, relativamente baja (promedio g/L: 0,49 para 12 medidas) (Tab. 13), de contorno muy variable, transverso a alargado, casi equidimensional (a/L, variando de 0,75 a 1,1; promedio 0,95 para 11 medidas) (Tab. 13), subcircular, subpentagonal o subromboidal (como las formas A, B y C de *Cryptonella* ? *inornata*, de Binnekamp, 1965, respec-

tivamente), con máxima anchura y máximo grosor situados por detrás de la mitad de la longitud. Superficie de la concha, generalmente muy exfoliada, pero con finas y numerosas líneas de crecimiento, cuando está bien conservada, de las cuales, tres o cuatro suelen ser más marcadas que el resto. Valvas de similar grosor o la dorsal algo más alta o algo más baja que la otra, ambas de convexidad regular en secciones longitudinal y transversal. Gancho ventral, inclinado a suberecto, truncado por un pequeño foramen circular mesotírido, limitado basalmente por un deltidio completo, corto pero muy robusto, en cuya cara interna se conservan, en ocasiones, trazas de lo que parece ser un tubo o un collar peduncular (Fig. 87), aristas umbonales subangulosas, margen cardinal terebratúlido. Gancho dorsal introduciéndose en la otra valva bajo el deltidio. Comisuras cortantes, la anterior rectimarginada. La concha está desigualmente engrosada en la parte posterior en relación con la anterior lo que favorecería una posición de equilibrio en el fondo, perpendicular al mismo, probablemente con parte de la región umbonal enterrada en el sedimento, de manera similar a las especies de *Meganteris*. Interior de la valva ventral (Figs. 83-89) provista de dientes cardinales robustos, soportados por placas dentales fuertes, altas, convergentes hacia su base, bastante largas, de bases rectas, divergentes o débilmente curvadas, por delante de las cuales se extiende el campo muscular



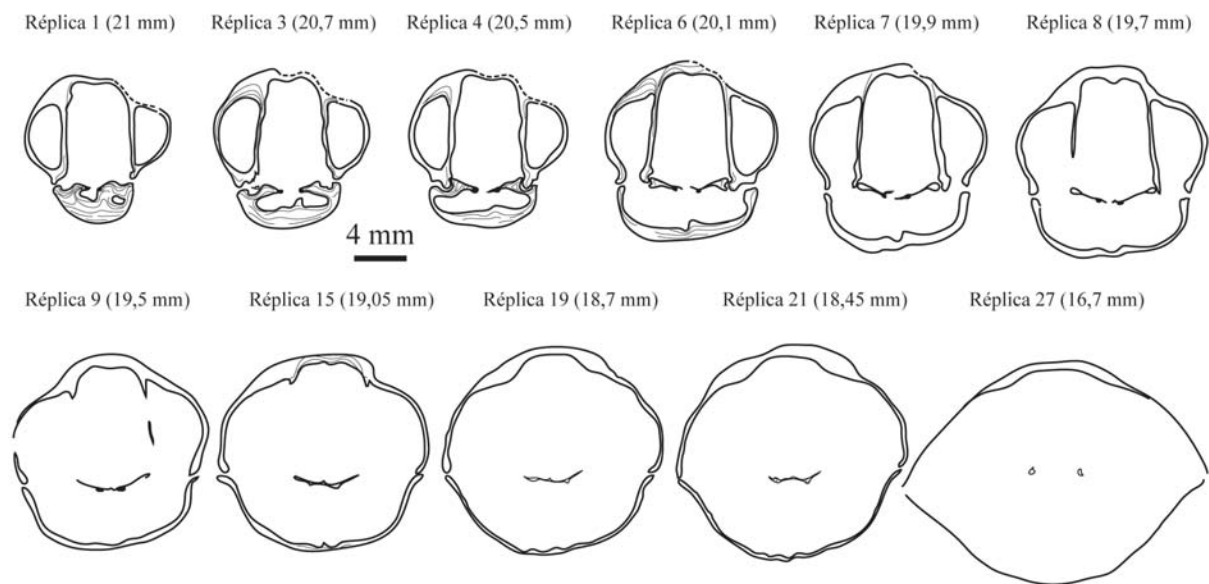
**Figura 83.** *Monsenella inornatoides* n. g. n. sp. Campos musculares de algunos ejemplares desconchados. 1-2: DPO 42297, moldes internos ventral y dorsal. 3-4: DPO 42298, moldes internos ventral y dorsal. 5-6: DPO 42302, moldes internos ventral y dorsal. Barra de escala: 10 mm.

principal, poco marcado, de contorno subromboidal y longitud aproximadamente  $1/3$  a  $1/2$  de la de la valva; huellas aductorales lisas, largas y bastante estrechas, separadas por un miofragma casi imperceptible, envueltas por las huellas de los diductores, más grandes, reniformes a subtrapezoidales; huellas de músculos ajustores, muy estrechas y alargadas, situadas en los márgenes posterolaterales del campo muscular principal (Figs. 83-84, 88-89). Angioglifo pinado, con troncos principales: *vascula media*, *myaria* y *genitalia*, relativamente bien marcados y profusamente ramificados cerca de los márgenes de la valva (Figs. 83.1, 84, 88.8). Interior de la valva dorsal (Figs. 83-89), con cavidades dentales, largas y profundas, limitadas por rebordes internos cuyos extremos distales encajan en



**Figura 84.** *Monsenella inornatoides* n. g. n. sp. Reconstrucción idealizada de los campos musculares ventral (1) y dorsal (2), basados principalmente en los ejemplares figurados en Fig. 83. Trazados finos continuos: límites de las huellas del mioglifo. En trazado aún más fino: troncos principales del angioglifo. *ad.*: músculos aductores; *adj.*: músculos ajustores; *did.*: músculos diductores. Aproximadamente,  $\times 1,2$ .

sendas depresiones de la base de los dientes cardinales, formando una articulación complementaria (Figs. 85-87). Plataforma cardinal libre, maciza, con tendencia a engrosar con material conchífero secundario, perforada posteriormente, placas internas unidas en forma de tejado; bases crurales extendiéndose hacia delante, dejando débiles resaltes en la plataforma cardinal. Por delante de la plataforma, se desarrolla, en la parte media del fondo de la valva, un relieve callotestario redondeado, en forma de corazón invertido (Figs. 83.2, 6, 84.2) del que arranca un miofragma, estrecho y agudo, muy desarrollado en su extremo proximal, entre las huellas del par posterior de aductores y menos hacia delante, entre las huellas del par anterior. Campo muscular extenso, alargado, alcanzando más



**Figura 85.** *Montsenella inornatoides* n. g. n. sp. Ejemplar RGM 360081. Secciones seriadas en planos paralelos, perpendiculares a los planos de simetría y comisural, dibujadas por el autor sobre acetate peels originales de J. Binnekamp (1965) de *Cryptonella ? inornata* (d'Orbigny, 1850), Caliza de Lebanza, Palencia, prestados al autor por cortesía del Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la Universidad de Leiden (Holanda). No consta la longitud inicial del ejemplar seccionado.

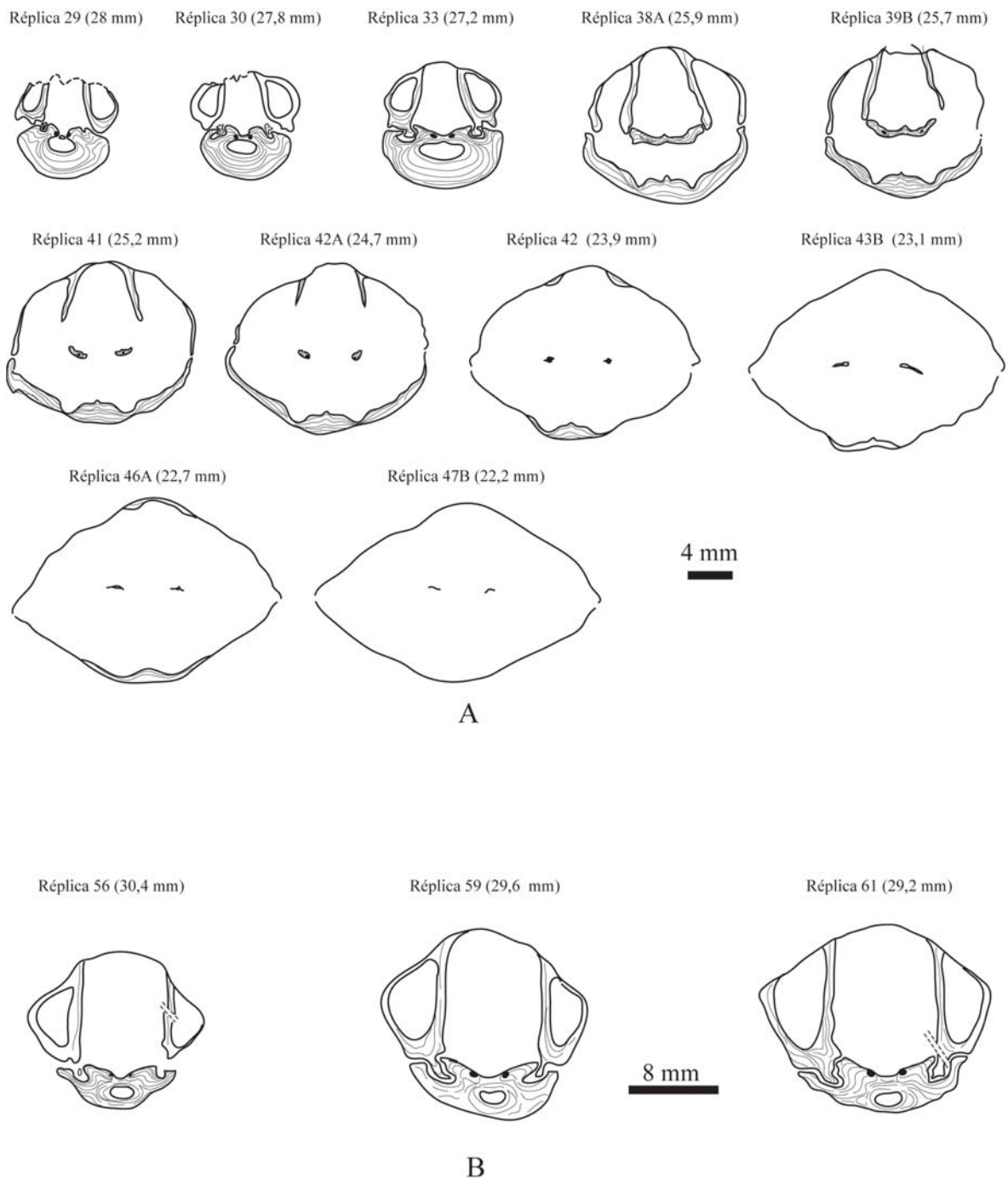
de la mitad de la longitud, de contorno cordiforme; huellas del par posterior de aductores, triangulares, relativamente bien impresas, limitadas lateralmente por finas elevaciones redondeadas; huellas del par anterior algo más cortas que las del posterior, subtrapezoidales y mal definidas, separadas de las otras por finas elevaciones curvas, diagonales, que se abren hacia delante desde la línea media de la valva en ángulo de unos 90° (Figs. 83-84, 88-89). Angioglifo pinnado, en disposición similar a la de la valva ventral (Fig. 84.2).

Ninguno de los ejemplares seccionados por el autor ni los preparados por Binnekamp (1965) pusieron en evidencia el tipo de braquidio.

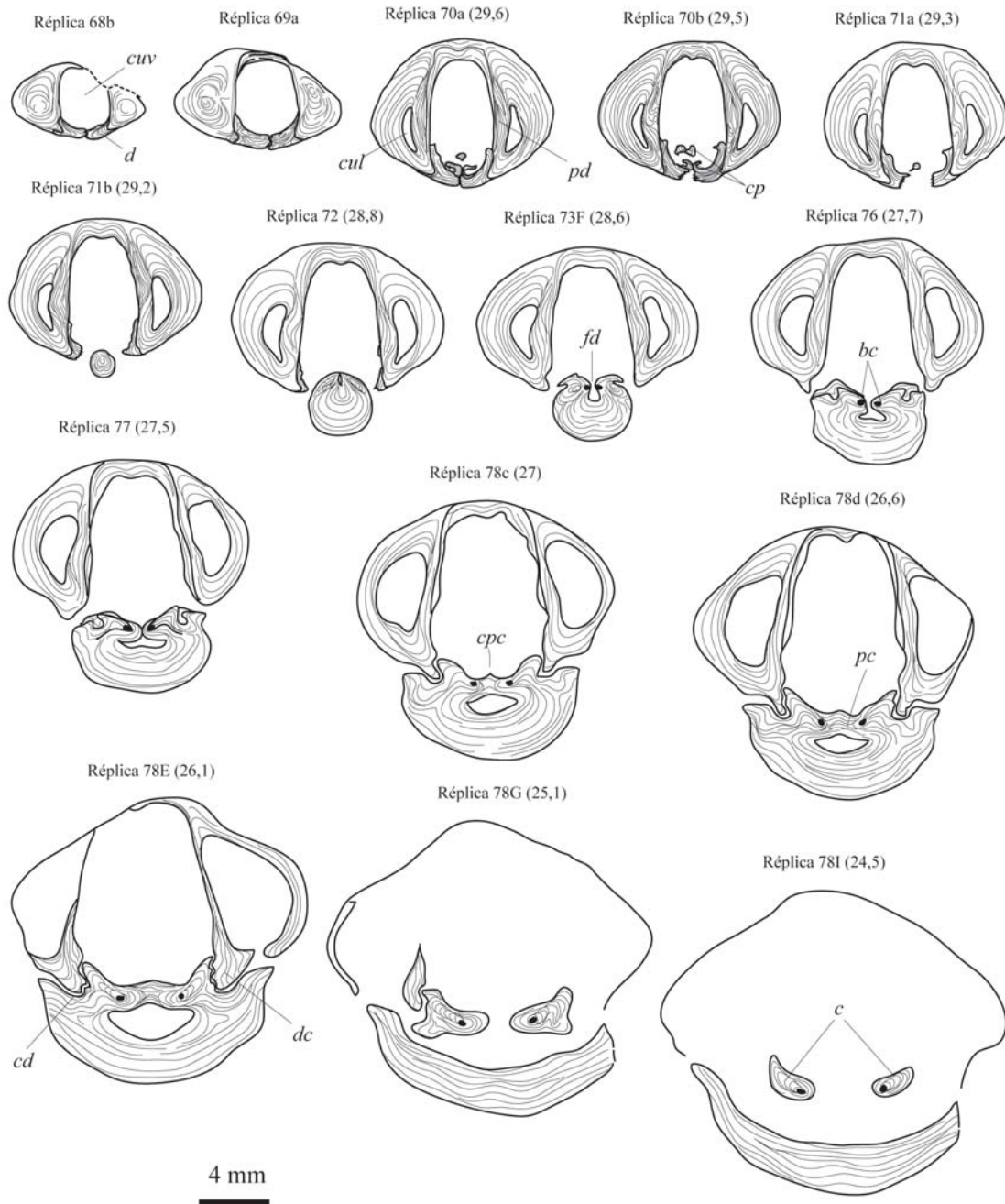
**Discusión:** La especie se conocía con el nombre de *Cryptonella ? inornata* (d'Orbigny, 1850), desde el trabajo de Binnekamp (1965) en el norte de Palencia, identificada con una forma supuestamente bien conocida del Macizo Armoricano, en Francia. De hecho, hay muy poca documentación fiable referente a esta especie y la mayoría de autores, incluido el propio Binnekamp (*op. cit.*) se refieren siempre al trabajo de Oehlert (1887, p. 20, Pl. II, figs. 1-10) como comprendiendo la descripción esencial y figuras clave del interior de la concha. Pero dicha información deja mucho que desear.

Oehlert agrupó, bajo la denominación *Meganteris inornata* d'Orb, ejemplares de diferentes localizaciones francesas, ninguna de las cuales parece la típica de la especie, en Nehou. La heterogénea colección agrupa, al menos, dos formas distintas: una con apófisis cardinal y placas crurales (Oehlert, *op. cit.*, p. 20 pars, Pl. II, figs. 6, 8, 9, ejemplares de Sablé y Joue-en-Charnie) y otra sin ellas (Oehlert, *op. cit.*, p. 20 pars, Pl. II, figs. 1-5, 7?, 10?, de La Baconnière y St. Jean-sur-Mayenne). El primer conjunto de formas pertenece, probablemente, al género *Meganteris*, como ya advirtieron otros autores, como Barrois (1889: 153), que lo aproximó a *Meganteris archiaci*. Cloud (1942: 129), por su parte, sugirió que *Atrypa inornata* d'Orbigny, 1850 podría pertenecer a *Cryptonella* basándose, sin duda, en las formas de Oehlert carentes de apófisis cardinal y placas crurales. Sin embargo, en tanto no se acometa la revisión formal del material original de *Atrypa inornata* d'Orbigny, es dudosa tanto su filiación genérica como cual de las variantes de Oehlert (1887), si alguna, puede identificarse con ella. Oehlert (*op. cit.*, p. 21, Pl. II, fig. 1) también interpretó de forma errónea, en nuestra opinión, la morfología particular del campo muscular dorsal del material francés, del que indicaba: "... impres-

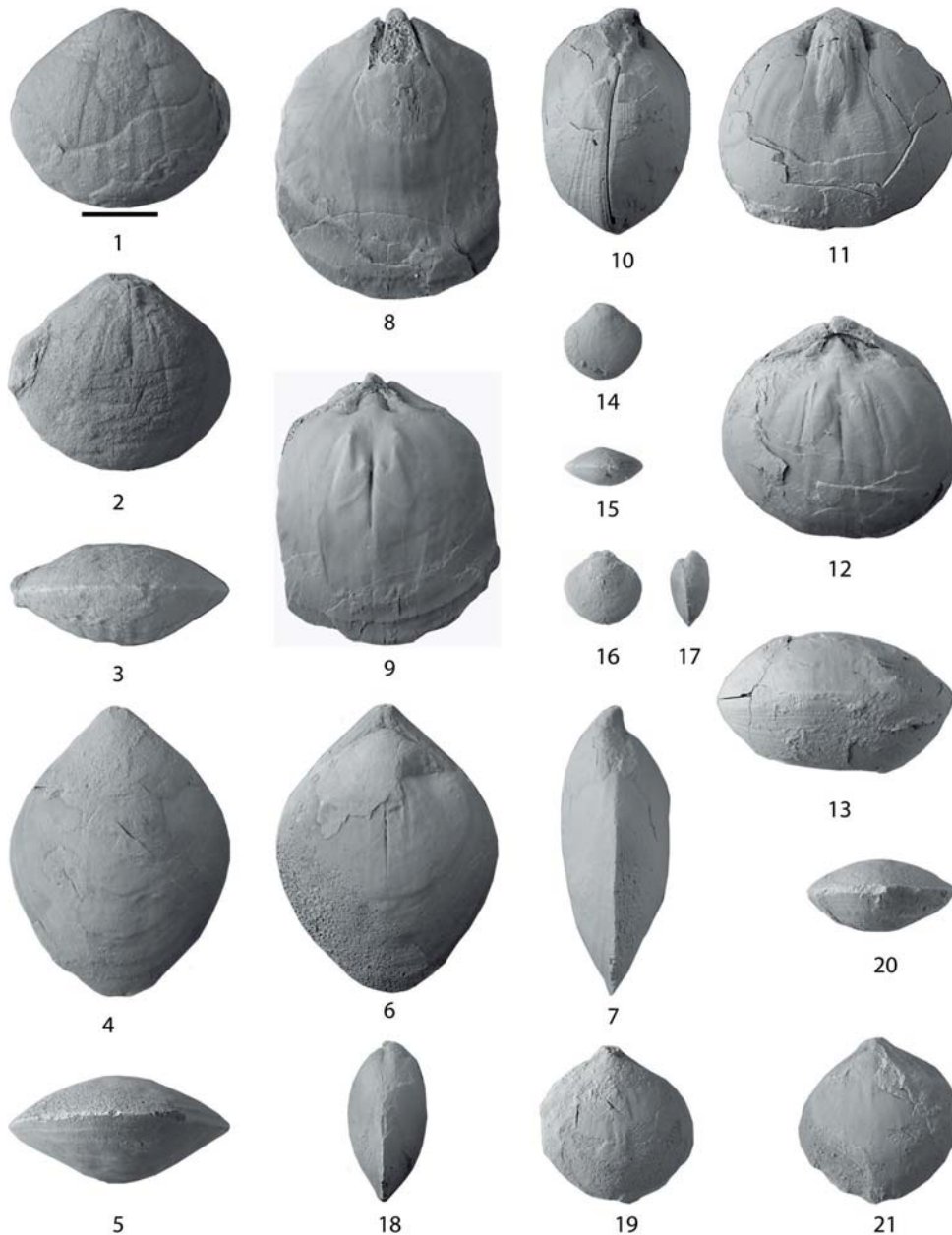




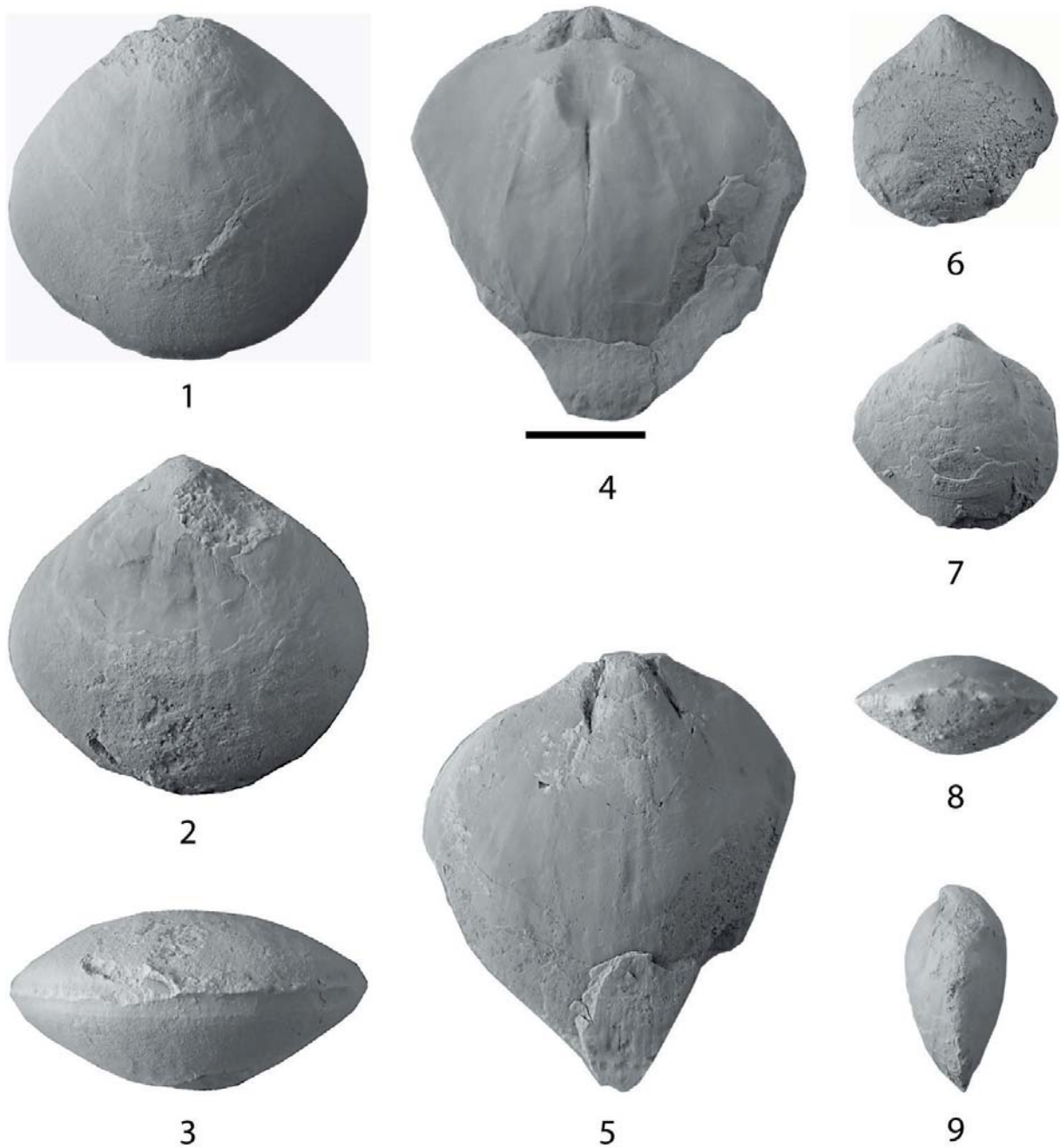
**Figura 86.** *Montsenella inornatoides* n. g. n. sp. Secciones seriadas en planos paralelos, perpendiculares a los planos de simetría y comisural, dibujados por el autor sobre *acetate peels* originales de J. Binnekamp (1965) de *Cryptonella ? inornata* (d'Orbigny, 1850), Caliza de Lebanza, Palencia, prestadas al autor por cortesía del Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la Universidad de Leiden (Holanda). No consta la longitud inicial de los ejemplares seccionados. **A:** Ejemplar RGM 360082. **B:** Ejemplar RGM 360084.



**Figura 87.** *Montsenella inornatoides* n. g. n. sp. Ejemplar RGM 360047. Secciones seriadas en planos paralelos, perpendiculares a los planos de simetría y comisural, dibujadas por el autor sobre *acetate peels* originales de J. Binnekamp (1965) de *Cryptonella ? inornata* (d'Orbigny, 1850), Caliza de Lebanza, Palencia, prestadas al autor por cortesía del Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la Universidad de Leiden (Holanda). No consta la longitud inicial del ejemplar seccionado ni la de algunas réplicas. Réplica 68B, figurada por Binnekamp (1965, Fig. 20). **bc:** bases crurales; **c:** crura; **cd:** cavidad dental; **cp:** restos de un posible collar peduncular; **cpc:** cresta de la plataforma cardinal; **cuv:** cámara umbonal ventral; **cul:** cámara umbonal lateral; **d:** deltidio; **dc:** diente cardinal; **fd:** foramen dorsal; **pc:** plataforma cardinal; **pd:** placa dental.



**Figura 88.** *Montsenella inornatoides* n. g. n. sp. Todos los ejemplares más o menos exfoliados. El ejemplar de la Fig. 4-7 es una típica forma C, de Binnekamp (1965). El de Fig. 14-17, de la forma B del mismo autor, y los otros formas intermedias entre A y B. 1-3: Holotipo DPO 31459, vistas ventral, dorsal y anterior de un ejemplar con el umbo ventral destruido. De la localidad y estratotipo, corte llamado de “Las Cabañinas”, al OSO de Lebanza, margen izquierda del arroyo de La Abadía, Fm. Lebanza, Mb. E, nivel M-LEB-51/52, Praguense inferior. 4-7: DPO 42304, vistas ventral, anterior, dorsal y lateral. Forma C de Binnekamp (1965). Obsérvese el miofragma dorsal en Fig. 6. Corte margen izquierda del arroyo Arauz (N Palencia), posiblemente Fm. Lebanza, Mb. E, Praguense. 8-9: DPO 42297, vistas ventral y dorsal de un ejemplar algo roto, tratado al temple para mostrar las estructuras internas. Obsérvese las placas dentales bien desarrolladas, la ausencia de placas crurales, los excelentes campos musculares y el angioglifo pinado. Corte de El Riotero, camino de carros 600 m OSO de Lebanza (Palencia), Fm. Lebanza, Mb. E, nivel equivalente al M-LEB-51/52, Praguense. 10-13: DPO 42302, vistas lateral, ventral, dorsal y anterior de un ejemplar tratado al temple para mostrar las estructuras internas, en especial el mioglifo y el angioglifo pinado. Borde N del pantano de Vañes, al final de la pista que sale del pueblo de Polentinos (Palencia), Fm. Lebanza, Mb. E, Praguense. 14-17: DPO 42300, vistas ventral, anterior, dorsal y lateral de un ejemplar juvenil. Forma B de Binnekamp (1965). Misma localidad y nivel que Figs. 8-9. 18-21: DPO 42303, vistas lateral, ventral, anterior y dorsal. Portillo de cierre del predio de la abadía de Lebanza, en la salida hacia Polentinos, por la pista superior, Fm. Lebanza, Mb. E, nivel B.93-22, Praguense. Barra de escala: 10 mm



**Figura 89.** *Monsenella inornatoides* n. g. n. sp. Todos los ejemplares más o menos desconchados. El ejemplar de la Fig. 1-3 es una forma A de Binnekamp (1965) y los otros formas intermedias entre A y B. 1-3: DPO 31456, vistas ventral, dorsal y anterior de un ejemplar con el umbo ventral dañado. De la localidad típica, Fm. Lebanza, Mb. E, nivel M-LEB-I-50, Praguense. 4-5: DPO 42298, vistas dorsal y ventral de un ejemplar tratado al temple para mostrar las estructuras internas. Obsérvense las placas dentales bien desarrolladas, la ausencia de placas crurales, los excelentes campos musculares y el angioglifo pinnado. Corte de El Riotero, camino de carros 600 m OSO de Lebanza (Palencia), Fm. Lebanza, Mb. E, Praguense. 6-9: DPO 42299, vistas ventral, dorsal, anterior y lateral de un ejemplar juvenil. Idem. Barra de escala: 10 mm



*sions musculaires composées de deux grandes empreintes allongées, triangulaires, divergentes en avant, et de deux empreintes beaucoup plus petites comprises entre las bases des deux premières*" (subrayado mío). Esta disposición difiere de la habitual de las huellas aductorales dorsales de los terebratúlidos y de otros grupos de braquiópodos articulados, que suelen formar dos series aproximadamente paralelas a ambos lados de la traza del plano de simetría, con frecuencia separadas por un miofragma o por un septo medio, como se ve con claridad, por ejemplo, en la especie cantábrica *Monsenella inornatoidea* n. g. n. sp (Figs. 83-84, 88-89).

En cualquier caso, uno de los ejemplares figurado en Oehlert (1887, pl. II, figs. 1-4), aunque de morfología externa similar a la de ciertos individuos paleontinos de *Monsenella inornatoidea* n. sp., muestra campos musculares de contorno diferente y mucho menos extensos, por lo que se rechaza su identificación específica con el material español, aunque habría que analizar, en su momento, su posible pertenencia al género *Monsenella*.

*Monsenella boucoti* n. sp.

Figs. 1-2, 52, 81, 90-96, Tab. 14

.1965 *Cryptonella* ? cf. *minor* Dahmer, 1931; Binnekamp, p. 38, pl. 7, figs. 5-6, Figtext. 22.

v.1988 *Cryptonella minor*; García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*), Fig. 3.

v.1990a *Cryptonella* ? *minor*; García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*), Fig. 2.

v.1990b *Cryptonella minor*; García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*), Fig. 1.

v.1996 "*Cryptonella*" *minor*; García-Alcalde, Fig. 2.

.2002a *Cryptonella* ? cf. *minor* Dahmer, 1931; García-López *et al.*, Fig. 3.

v.2008a "*Cryptonella minor*"; García-Alcalde, p. 28.

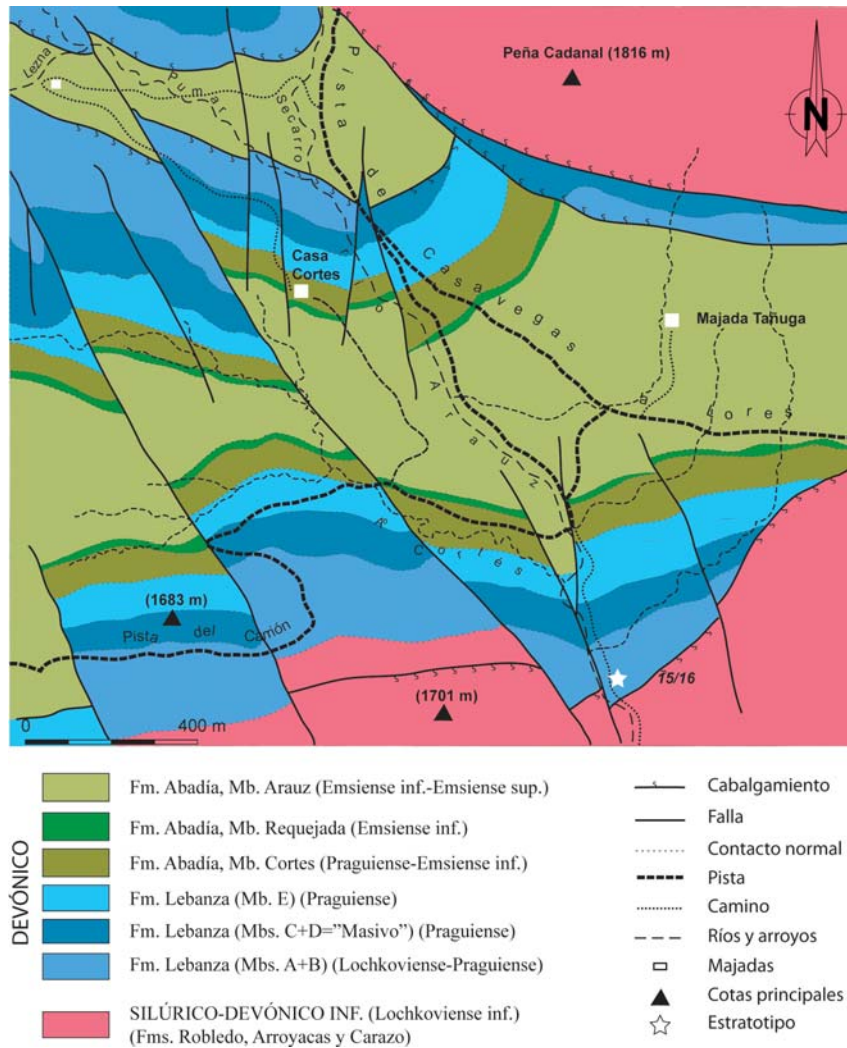
**Material:** Ciento treinta y un ejemplares en diferentes estados de conservación, generalmente algo desgastados y recristalizados. Holotipo DPO 30165 (Fig. 95.1-4) y catorce paratipos, DPO 30154-30156, 30158, 30163-30164, 30166-30173 (Fig. 95.5-8, 10-20), procedentes del estrato y localidad típicos; otros cuatro ejemplares, en peor estado, DPO 30157, 30159-30162, del mismo nivel y localidad. Setenta y cinco ejemplares del mismo corte

anterior, pero de otros niveles estratigráficos: DPO 30149-30151, Fm. Lebanza, Mb. A, nivel M-AR-3 (equivalente a nivel M-25 de García-López *et al.*, 2002a), Lochkoviense Medio, Zona de conodontos *Icriodus rectangularis lotzei*; DPO 30152-30153, misma formación, miembro y edad, nivel M-AR-9 (equivalente a nivel M-31/32 de García-López *et al.*, 2002a), Zona de conodontos *Icriodus angustoides alcoleae*; DPO 30175-30197, 30215-30223 (Figs. 95.9, 21-34, 96.1-3, 7-9) misma formación, miembro, edad y zona de conodontos, nivel M-AR-13 a 16 (equivalente a M-37-39 de García-López *et al.*, 2002a); DPO 42590-42599, misma formación, miembro, edad y zona de conodontos, yacimiento A-118; 42600-42619, misma formación, miembro, edad y zona de conodontos, nivel M-AR-17/18 (0,50 m bajo M-AR-18); 42620-42623, misma formación, miembro, edad y zona de conodontos, nivel M-AR-18/19; DPO 30174, misma formación, miembro, edad y zona de conodontos, nivel M-AR-20/21 (equivalente a M43 de García-López *et al.*, 2002); DPO 128031, misma formación, miembro, edad y zona de conodontos, nivel M-AR-21/22 (equivalente a M-45 de García-López *et al.*, 2002a). Nueve ejemplares, DPO 30090, 30125 (seccionado, Fig. 94A), 30142-30146, 30198 (seccionado, Fig. 94B) y 41031 de diferentes localidades del entorno de la abadía de Lebanza (Cervera de Pisuerga, La Pernía, Palencia), Formación Lebanza, Miembros A y B superior, Lochkoviense Inferior a Lochkoviense terminal. Veintiséis ejemplares de diferentes localidades costeras de Asturias. DPO 30224-30227, de la Punta Narvata (oeste de Bañugues, Fig. 81), Fm. Nieva, parte inferior, yacimiento A-86, Lochkoviense Medio (Fig. 2), DPO 41034-41035 de Bahinas (oeste de Santa María del Mar, Castrillón, Avilés), Fm. Nieva, parte inferior, yac. F-108, Lochkoviense Medio. DPO 30228-30246 de varios niveles consecutivos (C-20 a C-22) de la parte inferior de la Fm. Nieva, al este de la playa de Xagó (Avilés), Lochkoviense Medio. DPO 41032-41033, de un bloque suelto en Cabo Negro (Avilés), Fm. Nieva, Lochkoviense.

**Localidad y estrato típico:** Sección numerada en el talud oriental del sendero que enlaza el valle del río Arauz (también llamado Arruz y Pineda), cerca de la majada de Casa Cortes, con el valle del río Carrión, margen izquierda del río Arauz (Figs.

**Tabla 14.** Medidas en mm de algunos ejemplares de *Monsenella boucoti* n. g. n. sp. L, a, g: Longitud, anchura y grosor.  $\alpha$ : ángulo apical (en grados)

DPO	L	a	g	a/L	g/L	$\alpha$	Localidad
30090	16,4	12	8	0,73	0,49	68	Lebanza
30143	18,5	16	8,1	0,86	0,44	78	Id.
Paratipo 30155	20,3	15,6	8,9	0,77	0,44	84	Río Arauz
Paratipo 30156	18,3	15,5	8,3	0,85	0,45	96	Id.
Paratipo 30158	18,7	15,7	8,8	0,84	0,47	104	Id.
Paratipo 30160	17,9	13,8	8,5	0,77	0,47	85	Id.
Paratipo 30163	17,4	15,5	6,9	0,89	0,40	—	Id.
Holotipo 30165	17,7	13,3	9,2	0,75	0,52	82	Id.
Paratipo 30166	16,8	12,9	9,8	0,77	0,58	98	Id.
Paratipo 30167	16,9	12,7	7,8	0,75	0,46	84	Id.
Paratipo 30168	16,6	14	7,2	0,84	0,43	—	Id.
Paratipo 30169	16,7	12,7	7,6	0,76	0,45	88	Id.
Paratipo 30170	15,9	11,4	9,1	0,72	0,57	73	Id.
30174	18,1	12,8	8,4	0,71	0,46	—	Id.
30176	23,1	20,3	13,1	0,88	0,57	105	Id.
30177	21,1	18,6	10,7	0,88	0,51	—	Id.
30178	19,8	17,1	11,3	0,86	0,57	—	Id.
30180	19,7	16,8	9,3	0,85	0,47	107	Id.
30182	17,6	17	8,6	0,96	0,49	98	Id.
30183	18,1	15,7	11,1	0,87	0,61	98	Id.
30185	18,3	14,8	7,5	0,81	0,41	—	Id.
30187	17,2	13,1	7,2	0,76	0,42	83	Id.
30188	17,2	13,5	7,3	0,78	0,42	84	Id.
30191	17,1	14	7,9	0,82	0,46	—	Id.
30195	13,7	13,7	6,9	1	0,50	—	Id.
30215	17,8	15,7	8,6	0,88	0,48	108	Id.
30216	18,3	14,1	8,2	0,77	0,45	—	Id.
30218	15,3	13	6,8	0,85	0,44	92	Id.
30221	14,6	12,8	6,1	0,88	0,42	—	Id.
41030	10,3	8,9	4,1	0,86	0,40	60	Id.
41031	19,4	12,9	8,1	0,66	0,42	87	Lebanza
128031	20,7	18,8	9,4	0,91	0,45	102	Río Arauz
128032	13	13,3	7,2	1,02	0,55	107	Id.
<b>MEDIAS</b>	<b>17</b>	<b>14,5</b>	<b>8,4</b>	<b>0,83</b>	<b>0,47</b>	<b>90°</b>	



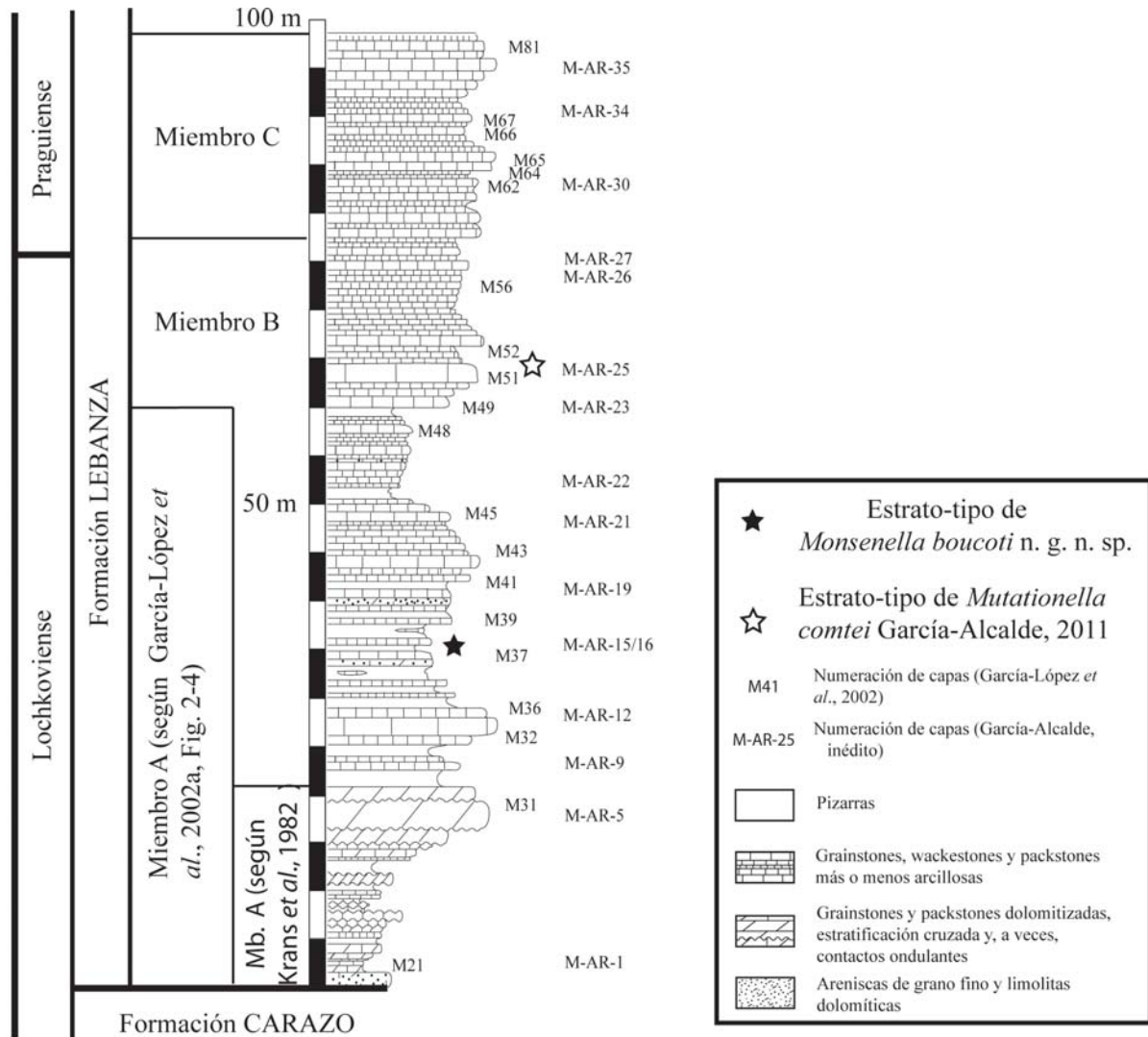
**Figura 90.** Mapa geológico (del autor, esquemático) del curso alto del río Arauz, con la situación del estratotipo (nivel 15/16) de *Monsenella boucoti* n. g. n. sp.

81, 90) (ver detalles del corte y de sus accesos en García-Alcalde, 2008a). Fm. Lebanza, Miembro B, tercio inferior (Mb. A, mitad superior, en García-Alcalde, 2008a), nivel M-AR-15/16 (equivalente al nivel M-37/38 de conodontos, parte media de la Zona de *Icriodus angustoides alcoleae*, de García-López *et al.*, 2002a) (Figs. 2, 91), Lochkoviense Medio.

**Diagnosis:** *Monsenella* de tamaño medio, alargada (promedio  $a/L$ : 0,83), biconvexa a débilmente dorsibiconvexa, de contorno ovalado subpentagonal, bastante baja (promedio  $g/L$ : 0,47); máximas anchura y altura algo por detrás de la mitad de la longitud. Carena media ventral débil y redondeada. Comisuras rectas y habitualmente cortantes, la anterior rectimarginada o algo arqueada en dirección dorsal. Gancho ventral subrec-

to, foramen mesotírido; deltidio corto y robusto. Placas dentales muy largas y delgadas; campos musculares débilmente impresos y relativamente largos, alcanzando a veces la mitad de la longitud; miofragma ventral imperceptible; miofragma dorsal, fino pero bien marcado. Plataforma cardinal maciza con una fina cresta media. Braquidio dudoso, criptoneliforme y corto.

**Diagnosis:** *Medium-sized* *Monsenella*, *length greater than width* (average  $a/L$ : 0,83), *biconvex to weakly dorsi-biconvex*, *oval to sub-pentagonal in outline*, *rather low* (average  $g/L$ : 0,47); *greatest width and thickness posterior to mid-length*; *subdued, rounded median ventral carina*. *Commissures straight, usually sharp, anterior commissure rectimarginate to weakly arched dorsally*. *Ventral beak suberect, mesothyrid foramen, deltidium short, strong*. *Dental plates thin and very*



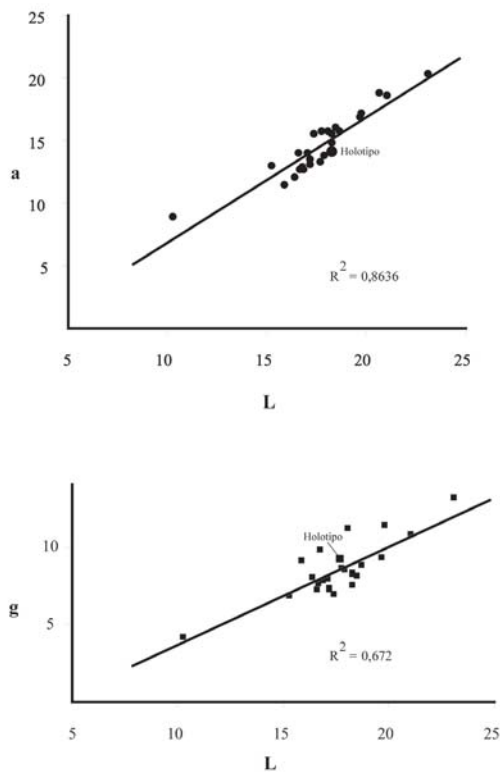
**Figura 91.** Columna estratigráfica de la Formación Lebanza, a lo largo de la margen izquierda del río Arauz (Arruz, o Pineda), al sur de la Majada de Cortes, con la situación de los estratotipos de *Monsenella boucoti* n. g. n. sp. y *Mutationella comtei* García-Alcalde, 2011a.

*long; muscle fields weakly impressed, relatively long, reaching sometimes mid-length; ventral myophragm obsolescent; dorsal myophragm thin but well-marked. Cardinal plate robust with a minute median crest. Loop doubtful, short, cryptonelliform.*

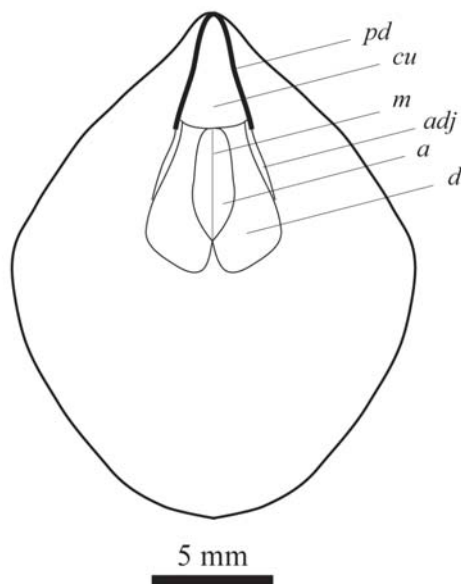
**Descripción:** Concha lisa, endopuntuada, de tamaño medio (hasta 23 mm de longitud, los ejemplares mayores, promedio de longitud: 17 mm. para 33 medidas) (Fig. 92, Tab. 14), biconvexa a débilmente dorsibiconvexa, bastante baja (promedio g/L: 0,47, para 33 medidas) (Fig. 92, Tab. 14), de contorno ovalado, subpentagonal, alargado (promedio a/L:

0,83 para 33 medidas) (Fig. 92, Tab. 14), con máximas anchura y grosor por detrás de la mitad de la longitud. Superficie de la concha generalmente muy exfoliada pero con líneas de crecimiento finas y numerosas en los ejemplares mejor conservados, más apretadas cerca de las comisuras; en ocasiones, una o dos de las líneas de crecimiento engrosan mucho y el vector de crecimiento de la concha cambia en ellas hasta encontrarse las valvas en ángulo obtuso en la comisura anterior. Comisuras rectas, usualmente cortantes; comisura anterior rectimarginada o algo arqueada en dirección dorsal. Valvas de convexidad regular en secciones longitudinal y transversal, con





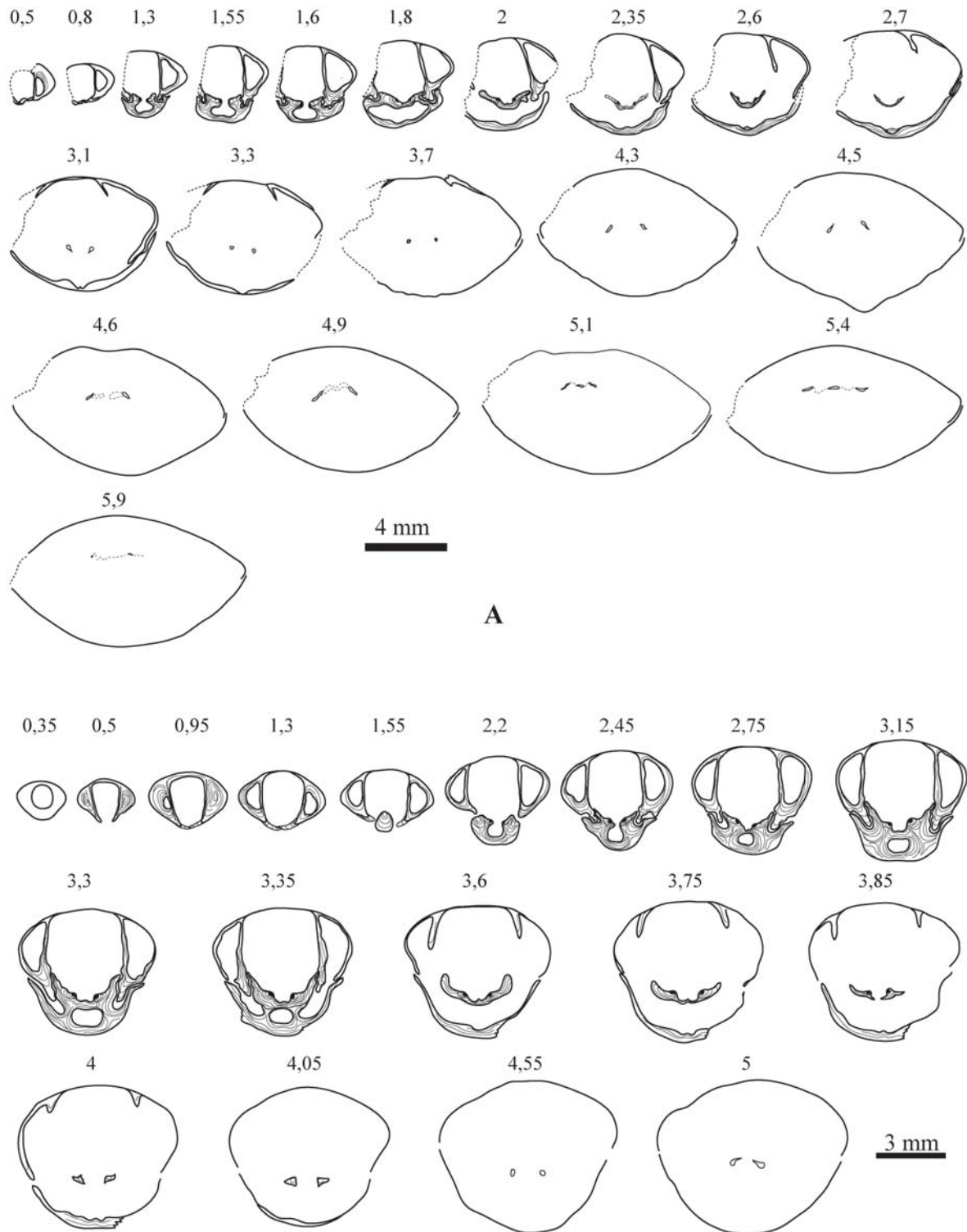
**Figura 92.** *Monsenella boucoti* n. g. n. sp. Diagramas de dispersión longitud/anchura y longitud/grosor.



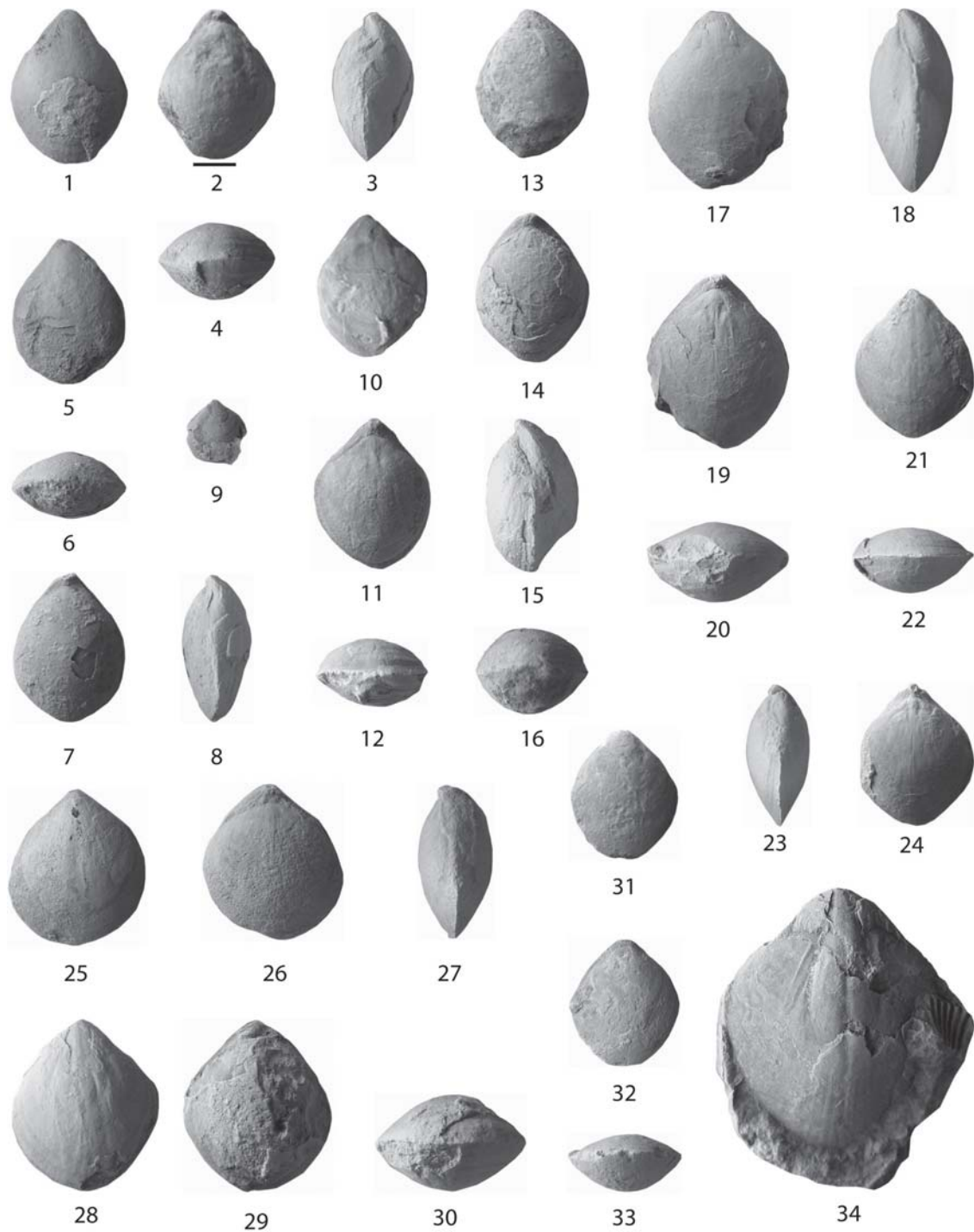
**Figura 93.** *Monsenella boucoti* n. g. n. sp. Dibujo (algo idealizado), basado en el ejemplar DPO 30181 (molde interno) del campo muscular ventral. *a*: huella del músculo aductor; *adj*: huella del músculo ajustador; *cu*: cámara umbonal; *d*: huella del músculo diductor; *m*: miofragma; *pd*: placa dental.

la ventral provista de una débil carena media, redondeada. Gancho ventral suberecto, truncado por un pequeño foramen circular, mesotírido, limitado por un deltidio completo, corto y robusto (Fig. 95.19); ángulo apical variando entre 60 y 108° (promedio: 90° para 23 medidas) (Tab. 14) margen cardinal terebratúlido, aristas umbonales subangulosas. Gancho dorsal introduciéndose en la otra valva bajo el deltidio. Región umbonal de la concha engrosada con material callotestario, de manera similar a la especie anterior. Interior de la valva ventral con dientes cardinales fuertes, débilmente denticulados en su cara interna (Fig. 94), soportados por placas dentales aplanadas, finas y muy largas, que convergen algo hacia el eje medio de la valva, mientras sus bases se abren hacia delante. Campo muscular débilmente impreso, estrecho y relativamente largo, ocupando 1/4-1/3 de la anchura y menos de 1/2 de la longitud de la concha, subromboidal, bisecado por un miofragma casi imperceptible, huellas de los aductores ovaladas y largas, flanqueadas por las de los diductores, reniformes, algo más extensas; huellas de ajustadores, estrechas, situadas posterolateralmente respecto a los diductores (Figs. 93, 95.34). Angioglifio débilmente marcado, pero con numerosas huellas vasculares surcando el interior de la valva. Interior de la valva dorsal con cavidades dentales profundas y largas, limitadas por rebordes internos dirigidos ventrolateralmente, cuyos extremos distales encajan en sendas depresiones de la base de los dientes cardinales, formando una articulación complementaria (Fig. 94). Campo muscular dorsal apenas perceptible, dividido por un miofragma estrecho, pero bien marcado. Angioglifio débil con numerosas huellas vasculares subradiales. Plataforma cardinal sólida, libre y perforada, con placas internas unidas en forma de pequeña arista aguda en medio de la plataforma, que tiende a desaparecer hacia delante. Bases crurales marcándose sobre la plataforma en el límite entre las placas externas e internas, de sección ovalada (Fig. 94); crura menudos; en secciones seriadas de un único ejemplar, muy recristalizado, parece desarrollarse hacia delante un braquidio criptoneliforme, con rama transversal en el plano de comisura, que se prolongaría, como mucho, hasta la mitad de la longitud (Fig. 94A).

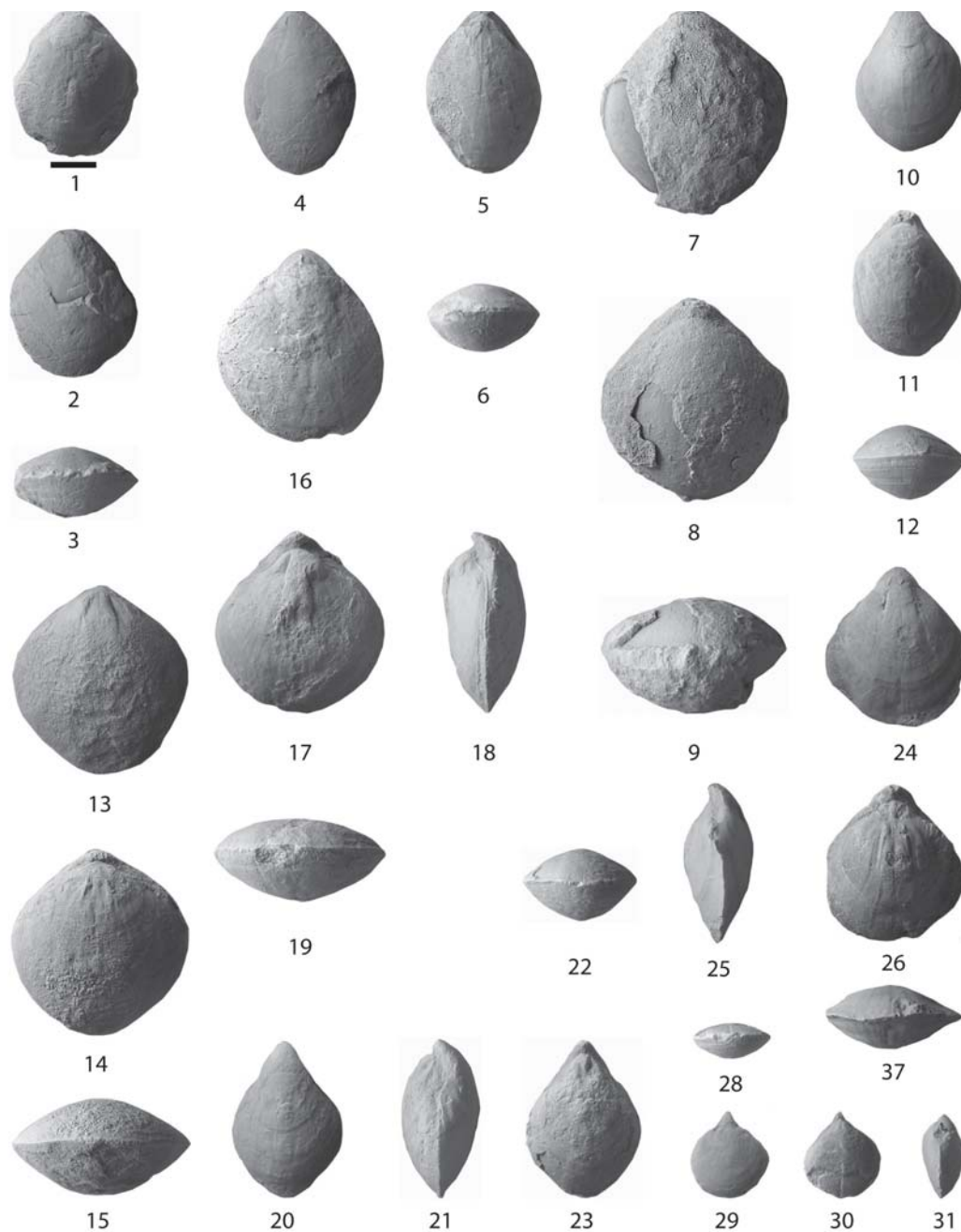
**Discusión:** *M. boucoti* n. sp., es más pequeña y de estructuras más delicadas que *M. inornatoides* n. sp.,



**Figura 94.** *Monsenella boucoti* n. g. n. sp. Secciones seriadas, en planos paralelos, perpendiculares al plano de simetría y al plano comisural. Distancias en mm medidas al ápice de la valva ventral. A: DPO 30125, de Lebanza (Palencia), Fm. Lebanza, nivel M-LEB-I-2, Lochkoviense. B: DPO 30198, de Lebanza (Palencia), Fm. Lebanza, nivel M-LEB-3, Lochkoviense.

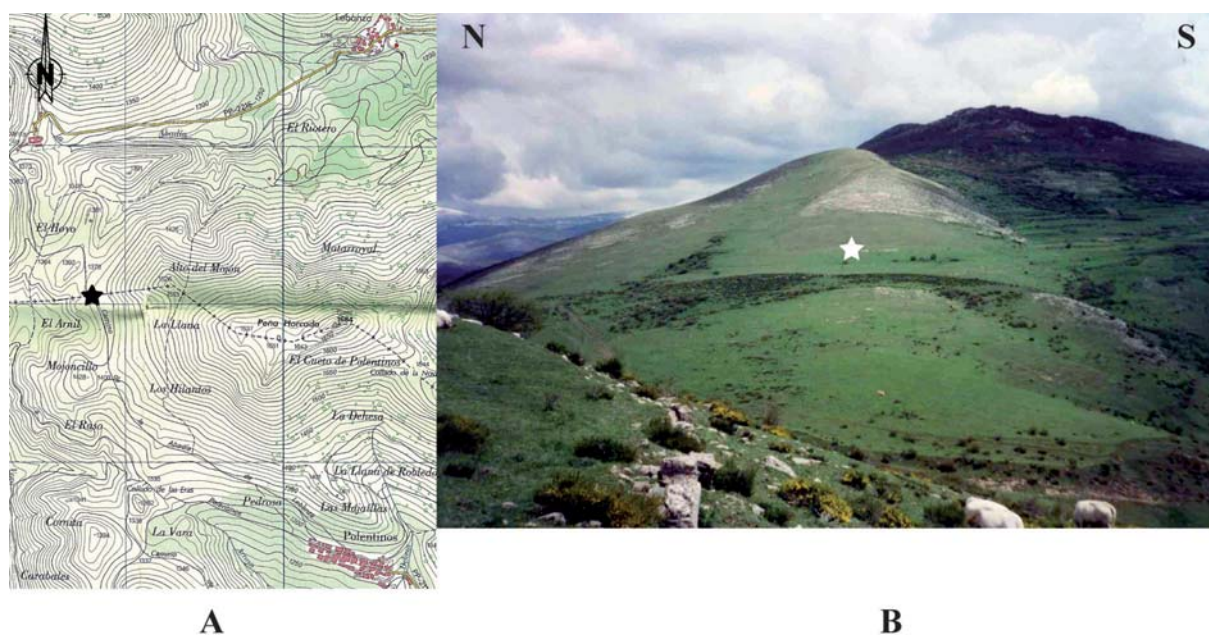


**Figura 95.** *Monsenella boucoti* n. g. n. sp. Todos los ejemplares algo desconchados y procedentes de la localidad y estratotipo de la especie, curso alto del río Arauz, Fm. Lebanza, Mb. B, nivel M-AR-15/16, zona *Icriodus angustoides alcoleae*, Lochkoviense medio. 1-4: Holotipo DPO 30165, vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. 5-8: Paratipo DPO 30167, vistas ventral, anterior, dorsal y lateral. 9: DPO 30223, vista ventral del ejemplar más pequeño hallado, algo dañado. 10-12: Paratipo DPO 30169, vistas ventral, dorsal y anterior. 13-16: Paratipo DPO 30166, vistas ventral, dorsal, lateral y anterior de un ejemplar algo aplastado. 17-20: Paratipo DPO 30155, vistas ventral, lateral, dorsal y anterior. 21-24: DPO 30188, vistas ventral, anterior, lateral y dorsal. 25-27: DPO 30215, vistas ventral, dorsal y lateral. 28-30: DPO 30178, vistas ventral, dorsal y anterior. 31-33: DPO 30218, vistas ventral, dorsal y anterior. 34: DPO 30175, vista ventral de un ejemplar muy desconchado mostrando el campo muscular. Barra de escala: 5 mm.



**Figura 96.** *Monsenella boucoti* n. g. n. sp. Todos los ejemplares algo desconchados. 1-3: Paratipo DPO 30216, vistas ventral, dorsal y anterior. De la localidad y estratotipo, curso alto del río Arauz (Palencia), Fm. Lebanza, Mb. B, nivel M-AR-15/16, zona *Icriodus angustoides alcoleae*, Lochkoviense medio. 4-6: DPO 41031, vistas ventral, dorsal y anterior. OSO del pueblo de Lebanza, Fm. Lebanza, parte alta del Mb. B, nivel M-LEB-27C/27D, Lochkoviense superior. 7-9: DPO 30176, vistas ventral, dorsal y anterior, de un ejemplar completamente colonizado por briozoos. Localidad y estratotipo. 10-12: DPO 30090, vistas ventral, dorsal, y anterior. OSO de Lebanza, Fm. Lebanza, Mb. A, nivel M-LEB-1, Lochkoviense inferior. 13-15: DPO 30153, vistas ventral, dorsal y anterior. Localidad tipo de la especie. Fm. Lebanza, base del Mb. B, nivel M-AR-9 (=M31-32 de conodontos), base de la zona de *Icriodus angustoides alcoleae*, Lochkoviense medio. 16-19: DPO 128031, vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. Igual que Figs. 4-6. 20-23: DPO 30174, vistas ventral, lateral, anterior y dorsal. Localidad tipo de la especie, Fm. Lebanza, Mb. B, nivel M-AR-20/21, zona de *Icriodus angustoides alcoleae*, Lochkoviense medio. 24-27: DPO 30143, vistas ventral, lateral, dorsal y anterior. E de la abadía de Lebanza, monte El Cuchillón, Fm. Lebanza, Mb. B, yacimiento b-7, Lochkoviense. 28-31: DPO 41030, vistas anterior, ventral, dorsal y lateral. OSO del pueblo de Lebanza, Fm. Lebanza, parte inicial del Mb. C, nivel M-AR-28, zona de conodontos *Ozarkodina pandora b*, Praguense basal. Barra de escala: 5 mm





**Figura 97.** Localidad tipo de *Monsenella ? bediae* n. g. n. sp. al OSO del pueblo de Lebanza (Cervera del Pisuerga, Palencia). **A:** Situación (estrella negra) en la Hoja 106-II, Polentinos del Mapa Topográfico Nacional de España E. 1:25.000; lado de la cuadrícula: 1 km. **B:** Fotografía de la localidad (estrella blanca), en la pista de la abadía de Lebanza a Polentinos, lindero entre los municipios de La Pernía y Polentinos, al pie del alto de El Mojón (1526 m).

de contorno uniformemente subpentagonal y concha más larga que ancha, con la valva ventral carenada y con placas dentales bastante más largas.

*Monsenella ? bediae* n. sp.  
Figs. 1-2, 52, 81, 97-101

**Derivatio nominis:** Dedicada a mi compañera y amiga Isabel Méndez-Bedia, profesora del Área de Paleontología, como homenaje a su ayuda y cariño a lo largo de más de cuarenta años de vida profesional.

**Material:** Treinta y dos ejemplares, en general en mal estado, desconchados y deformados. Holotipo DPO 127953 (Fig. 101.1-4) y 7 paratipos, y DPO 127954-127960 (Fig. 101.5-8, 12-13) procedentes del estrato y localidad tipo. Cinco ejemplares en muy mal estado, DPO 127961-127965 de la misma localidad. Siete ejemplares DPO 48024-48029 y 127952 (seccionado, Fig. 99), procedentes del corte de “Las Cabañinas”, al OSO del pueblo de Lebanza (La Pernía, Cervera de Pisuerga) (Fig. 52, 81), de la capa M-LEB-47, similar nivel estratigráfico que el estrato tipo. Un ejemplar DPO 127966 (secciona-

do, Fig. 100), del yacimiento A-108, en las canteras del margen meridional del pantano de Vañes, similar nivel estratigráfico que el estrato tipo (Figs. 52, 81). Once ejemplares, procedentes, seis de la carretera de Avilés a San Juan de Nieva, DPO 128118-128123 (Fig. 101.9-11), del yacimiento A-80, y cinco, DPO 39858-39862 del yacimiento A-81, de la Formación Nieva (parte superior) (Figs. 1, 81), Praguense.

**Localidad y estrato típicos:** Sur de la abadía de Lebanza, pista superior a Polentinos (N Cervera de Pisuerga, provincia de Palencia, N España). Portillo lindero entre los municipios de La Pernía y Polentinos), coordenadas SIGPAC, 42°57'14.08" N, 4°32'55.88" O (Figs. 52, 97). Nivel indeterminado de la parte alta de la Formación Lebanza, Miembro E (Fig. 2), probablemente inmediatamente por debajo de la biozona de *Neopaulinella guerangeri*. Final del Praguense inferior o Praguense medio.

**Diagnosis:** Concha pequeña, lisa, casi equidimensional (promedio a/L: 0,96), ventribiconvexa, relativamente gruesa (promedio g/L: 0,53) contorno redondeado, foramen grande mesotúrido, no engrosado, gancho suberecto a erecto, ángulo apical en torno a

**Tabla 15.** Medidas en mm de algunos ejemplares de *Monsenella? bediae* n. g. n. sp. L, a, g: Longitud, anchura y grosor.  $\alpha$ : ángulo apical (en grados).

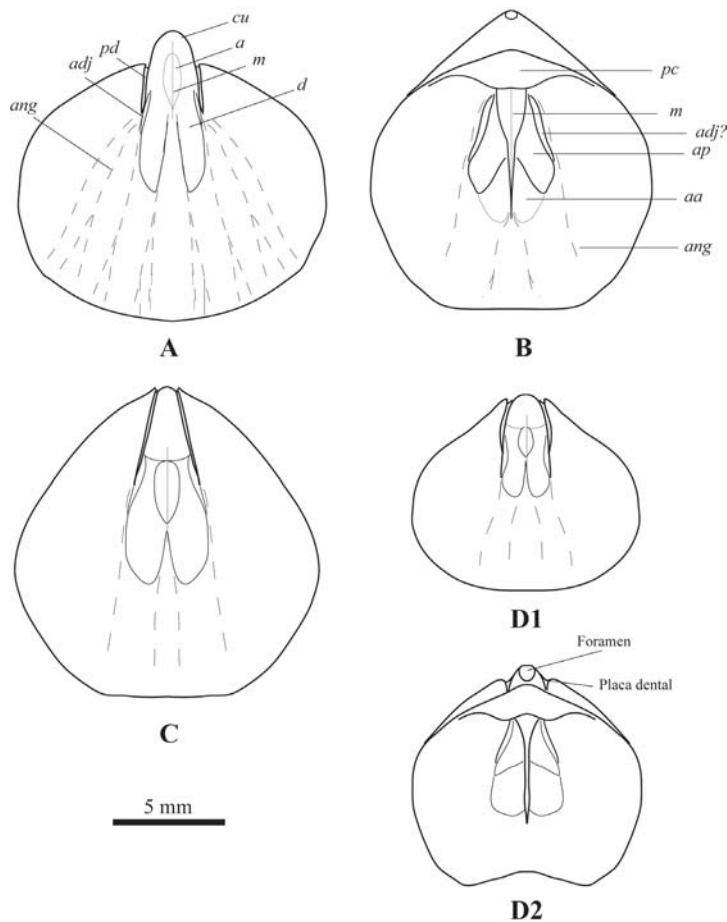
DPO	L	a	g	a/L	g/L	$\alpha$	Localidad
127952 (seccionado)	18,3	16,3	10,1	0,89	0,55	—	Lebanza
Holotipo 127953	15,9	14,5	8,7	0,91	0,55	102	Los Payos
Paratipo 127954	16,4	15,4	—	0,94	—	94	Id.
Paratipo 127955	13,4	13,9	7,6	1,04	0,57	106	Id.
Paratipo 127956	—	14,9	9	—	—	103	Id.
Paratipo 127957	—	10,5	—	—	—	94	Id.
Paratipo 127958	—	11,6	6,9	—	—	—	Id.
Paratipo 127959	7,6	7	4,2	0,92	0,55	93	Id.
Paratipo 127960	6,8	7,2	3,1	1,06	0,45	—	Id.
127966 (seccionado)	14,6	14	7,3	0,96	0,50	—	S Vañes
<b>MEDIAS</b>	<b>12,8</b>	<b>12,2</b>	<b>7,1</b>	<b>0,96</b>	<b>0,53</b>	<b>99°</b>	

100°, deltidio completo, a veces con un tubo peduncular, fino y corto en su cara interna. Placas dentales fuertes, bastante largas, cóncavas, campo muscular ventral situado parcialmente en la cámara umbonal, plataforma cardinal posteriormente engrosada, casi sésil, con placas internas unidas en forma de techo.

**Diagnosis:** *Shell small, unornamented, nearly equidimensional (average a/L: 0,96), ventribiconvex, relatively thick (average g/L: 0,53), rounded outline. Foramen great, mesothyrid, not thickened, beak suberect to erect, apical angle ca. 100°, complete deltidium sometimes with a small pedicle tube in its internal face. Dental plates strong, short, concaves; ventral muscle field partially placed into the umbonal chamber. Unsupported foraminate cardinal plate posteriorly thickened, nearly sessile, with inner cardinal plates fused anteriorly in a tectiform structure.*

**Descripción:** Concha lisa, no diferenciada, de pequeño tamaño (longitud máxima: 18,3 mm) (Tab. 15), ventribiconvexa, algo más larga que ancha a casi equidimensional (promedio a/L: 0,96, para siete medidas) (Tab. 15), ventribiconvexa, relativamente gruesa (promedio g/L: 0,53, para 7 medidas) (Tab. 15), contorno subpentagonal muy redondeado con la máxima anchura hacia la mitad de la longitud y el máximo grosor un poco por detrás. Margen cardinal astrófico, terebratuliforme, con interárea ventral reducida. Valvas de convexidad regular en vistas lateral y anterior, con bordes cortantes; comisura anterior rectimarginada, comisuras laterales rectas. Valva

ventral con el ápice perforado por un foramen circular, grande, mesotírido, con bordes no engrosados, limitado basalmente por placas deltidiales conjuntas, masivas, bajo las cuales se desarrolla, a veces, un tubo peduncular fino y corto (Fig. 99, sección 1,65). Gancho suberecto a erecto; umbo limitado por aristas umbonales fuertes. Gancho dorsal oculto bajo el deltidio. Ornamentación constituida por líneas de crecimiento muy finas. Endopuntos menudos y numerosos, regularmente distribuidos, al tresbolillo, en filas a lo largo de las líneas de crecimiento y paralelas a ellas. Placas dentales robustas, bastante largas, de bases casi paralelas y caras cóncavas. Dientes cardinales relativamente débiles, encajados en cavidades dentales angostas y profundas, no denticuladas. Campos musculares muy poco marcados; el ventral se sitúa parcialmente dentro de la cámara umbonal y alcanza casi la mitad de la longitud, con huellas de diductores alargadas que flanquean lateralmente a las huellas, lisas y estrechas, de los aductores (Fig. 98); huellas de ajustores muy estrechas, situadas en los márgenes posterolaterales del campo muscular principal; troncos vasculares subradiales poco marcados. El campo de los aductores dorsales se extiende delante de la plataforma cardinal y está constituido por dos pares de huellas, el anterior más extenso con impresiones subtrapezoidales, y el posterior, con impresiones subtriangulares; huellas alargadas y estrechas, sigmoidales (¿ajustores dorsales?) en los márgenes posterolaterales del campo principal (Fig. 98); miograma, iniciándose a partir de una elevación triangular redondeada bajo la plataforma cardinal,



**Figura 98.** *Monsenella ? bediae* n. g. n. sp. Dibujos (algo idealizados) en cámara clara de moldes internos. **A:** Paratipo DPO 127956, molde interno ventral. *a*: huella del músculo aductor; *adj*: huella del músculo ajustor; *ang* (trazos discontinuos): huellas de los troncos principales del angioglifo; *cu*: cámara umbonal; *d*: huella del músculo diductor; *m*: miofragma; *pd*: placa dental. **B:** Ejemplar DPO 128118, de San Juan de Nieva (Asturias), Fm. Nieva, yacimiento A-80, Praguense, molde interno dorsal. *aa*: huella del aductor anterior; *adj?*: posible huella de ajustor; *ang* (trazos discontinuos): huella de tronco vascular principal; *ap*: huella del aductor posterior; *m*: miofragma ensanchado posteriormente; *pc*: plataforma cardinal y sector posterior engrosado de la concha. **C:** DPO 41027, molde interno ventral (huellas de los órganos igual que en A). **D1 y D2:** Paratipo DPO 127957, moldes internos ventral y dorsal (huellas de los órganos internos igual que en A y B)

fino y bajo proximalmente, entre las huellas del par posterior, y bastante más alto y fuerte distalmente, entre las del par anterior, prolongándose a veces algo por delante (Fig. 101.10, 13). Plataforma cardinal dorsal libre, engrosada proximalmente, a veces casi sésil, perforada posteriormente y con placas cardinales internas unidas a la altura de la articulación en una arista en forma de techo relativamente agudo, dirigida ventralmente (Figs. 99-100); rebordes internos de las cavidades dentales bajos, encajados en la base de los dientes, formando una articulación complementaria (Figs. 99-100). Crura, con bases crurales bien marcadas sobre la plataforma cardinal, proyectándose hacia delante en el plano de comisura. Braquidio desconocido.

**Discusión:** Parte de los rasgos de la especie son típicos de *Monsenella* n. g. pero difiere de las otras formas del género, en el gancho bastante curvado, suberecto a erecto, en el tipo de campo muscular

ventral y en la plataforma cardinal muy espesa, casi sésil posteriormente, con placas externas bastante bajas. Dichos caracteres y el escaso material disponible, aconsejan dejar, por ahora, un punto de interrogación en la asignación genérica.

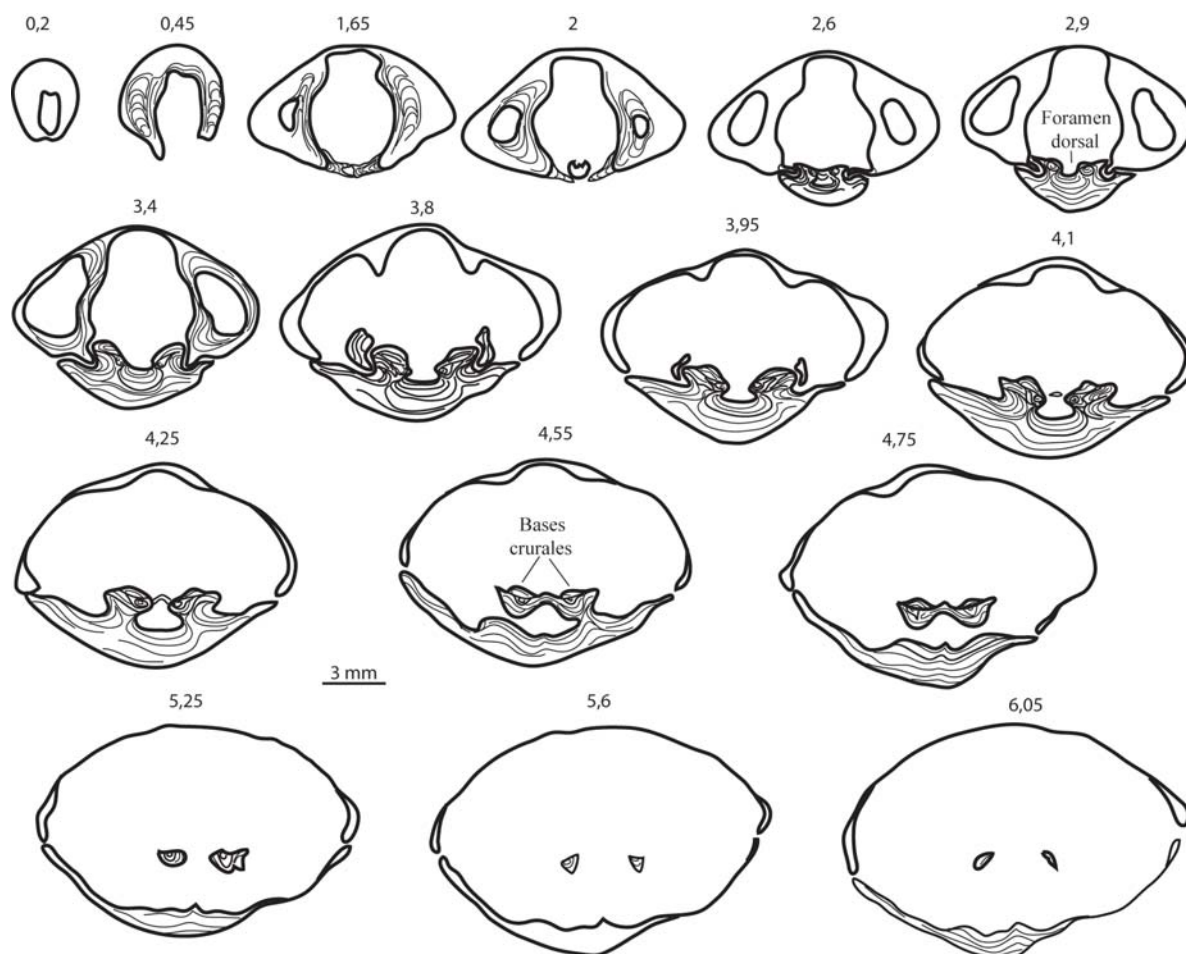
Los caracteres diagnósticos de la especie la separan de las demás formas criptoneloideas de la Cordillera Cantábrica.

Género *Maisotia* García-Alcalde, 2010c

**Diagnosis** (algo modificada de García-Alcalde, 2010c: 387):

Concha gruesa, lisa, biconvexa a ventribiconvexa, alargada y bilobulada debido a la invaginación del borde frontal; márgenes más o menos truncados, con valvas encontrándose en las comisuras en ángulo obtuso; gancho ventral recurvado, con un foramen circular limitado basalmente por un





**Figura 99.** *Monsenella? bediae* n. g. n. sp. DPO 127952. Secciones seriadas, en planos paralelos, perpendiculares al de simetría y al comisural. Distancias en mm medidas al ápice de la valva ventral.

deltidio completo. Placas dentales desarrolladas. Plataforma cardinal libre, perforada posteriormente; bucle braquial, relativamente corto, teloforme (criptoneliforme) con banda transversal, a veces espinosa.

**Diagnosis** (after García-Alcalde, 2010 c: 387, slightly modified):

*Shell thick, smooth, biconvex to ventribiconvex, longer than wide, outline bilobed due to emarginated anterior margin, margins of shell more or less truncated with valves meeting at the commissure in obtuse angle; strongly curved ventral beak with a circular foramen bounded basally by a complete deltidium. Well-developed dental plates. Free, foraminate, cardinal plate, relatively short, teloform (cryptonelliform) loop with a transversal band, sometimes spinose.*

*Maisotia truyolsi* (García-Alcalde, 1999)

Figs.1-2, 102, 103 B, B1 (*kop.* García-Alcalde, 1999, Fig. 9, *Trabajos de Geología*, **21**, p. 168) y 104.1-13

v\*1999 *Cryptonella truyolsi* n. sp.; García-Alcalde, p. 166, Figs. 7-10, Tab. II.

v.2001b *Cryptonella truyolsi*; García-Alcalde, Fig.1.

v.2003a *Cryptonella truyolsi* García-Alcalde, 1999; García-Alcalde, p. 187, Figs. 2-5.

v.2008b *Cryptonella truyolsi* García-Alcalde 1999; García-Alcalde, p. 238.

v.2010c *Maisotia truyolsi* (García-Alcalde, 1999); García-Alcalde, p. 388.

**Diagnosis** (algo modificada de García-Alcalde, 1999: 166):



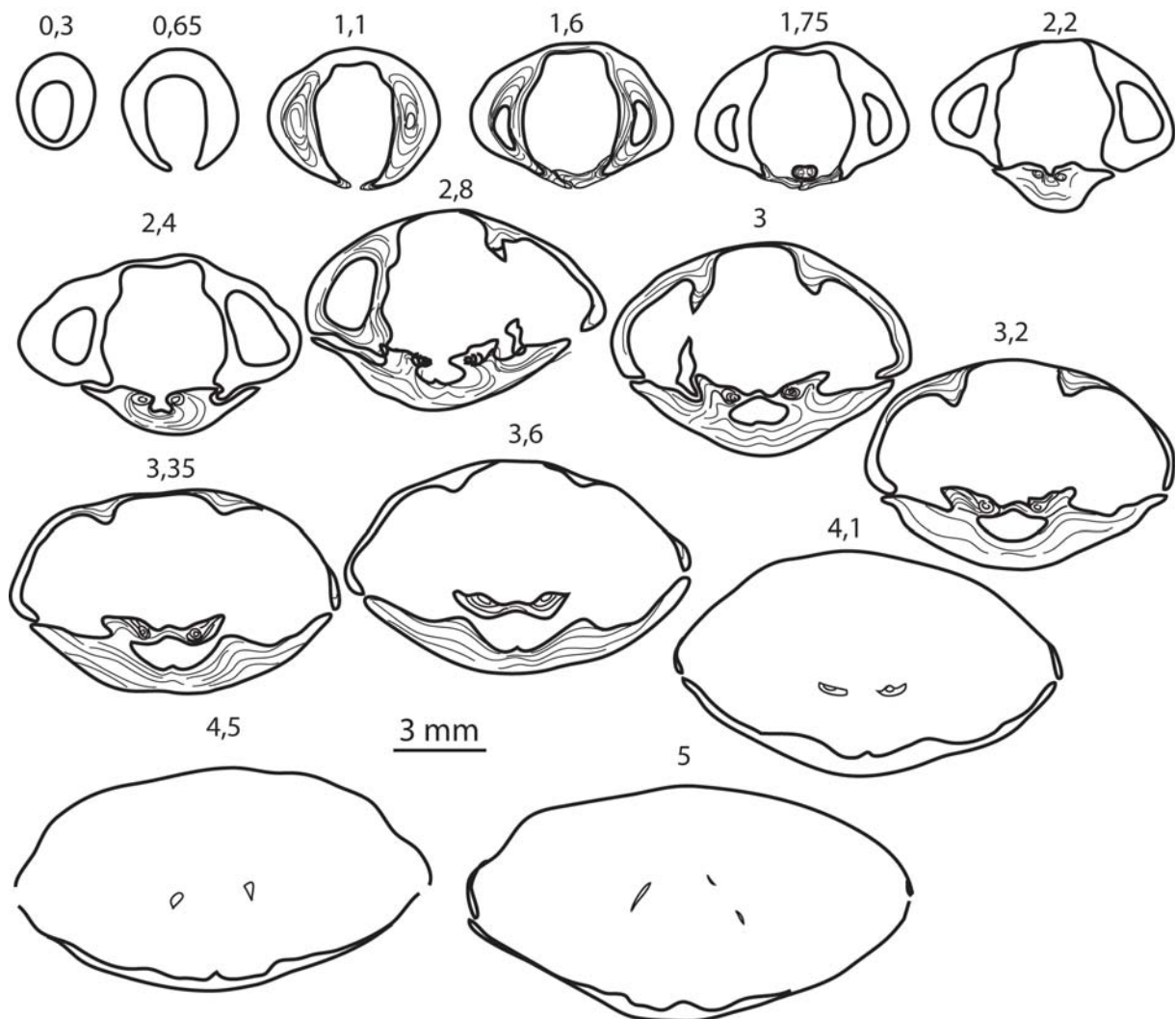
Concha pequeña, casi biconvexa, contorno subpentagonal, más larga que ancha, comisura anterior recta o débilmente invaginada, márgenes de las valvas a veces truncados, formando ángulos obtusos en las comisuras; gancho ventral erecto a muy recurvado, foramen mesotírido a submesotírido. Placas dentales finas y cortas. Braquidio criptoneliforme largo, con banda transversal estrecha y aplanada.

**Diagnosis** (after García-Alcalde, 1999: 166, slightly modified):

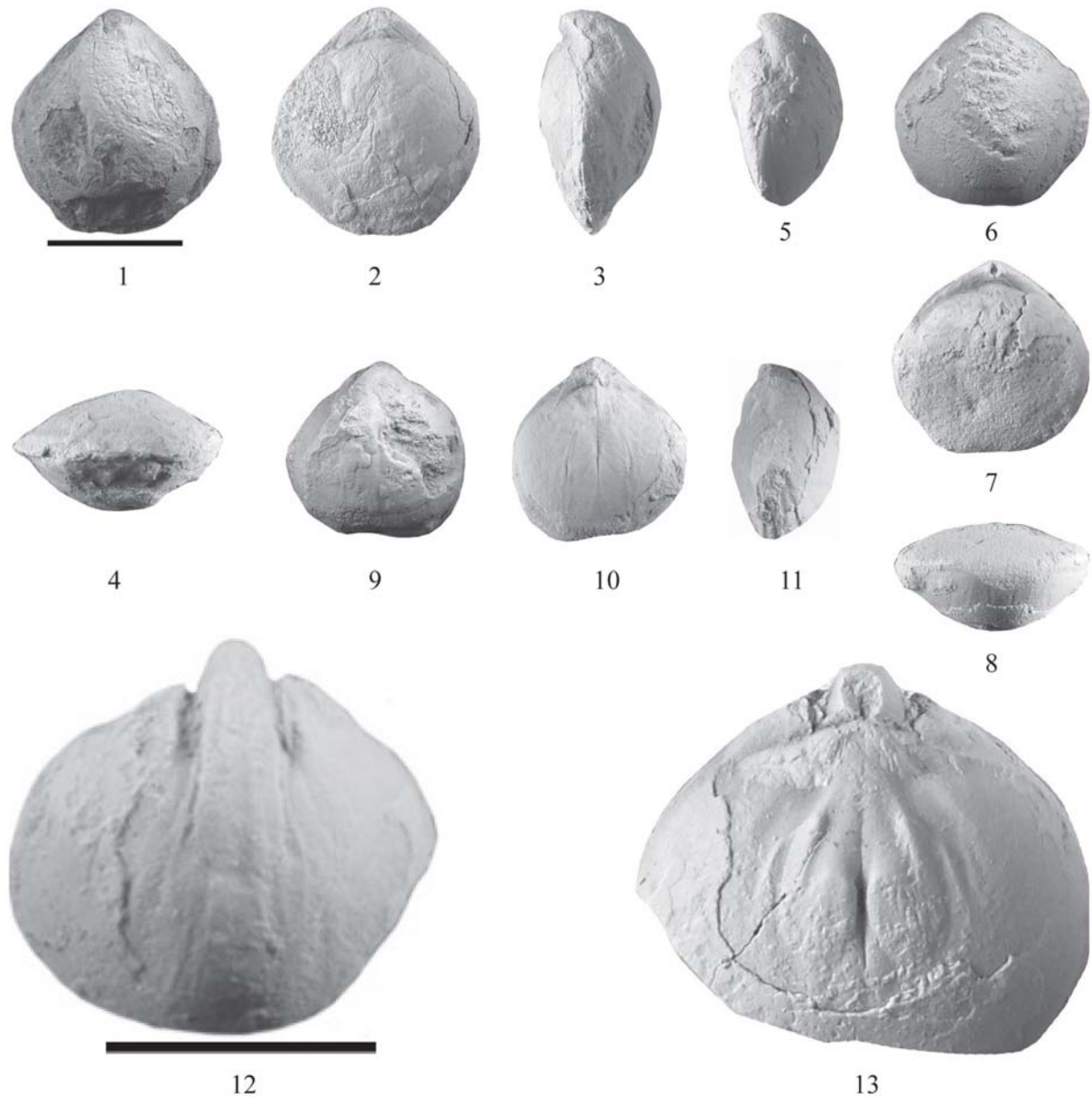
*Shell small, almost biconvex, sub-pentagonal in outline, longer than wide, anterior commissure straight or faintly emarginated, valve margins sometimes*

*truncated, forming obtuse angles at the commissures; ventral beak erect to strongly curved, ventral foramen mesothyrid to sub-mesothyrid. Short, fine dental plates. Long, cryptonelliform loop with a narrow, flattened transversal band.*

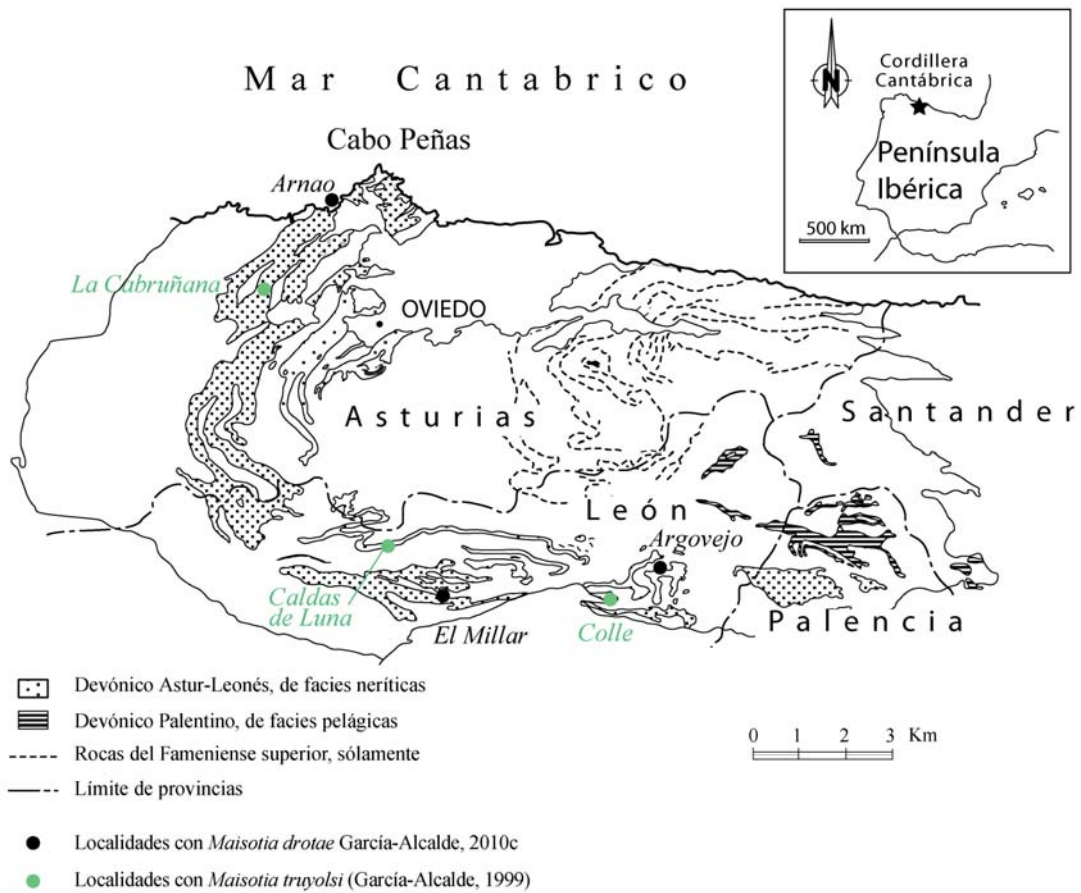
**Comentario:** La especie fue convenientemente descrita y figurada en García-Alcalde, 1999, p. 166, Figs. 7-10, Tab. II). Previamente considerada por el autor como propia del género *Cryptonella* Hall, 1861, fue trasladada por García-Alcalde (2010c: 398) al nuevo género *Maisotia*, basado en la tendencia a la invaginación anterior de la concha y desarrollo de márgenes truncados.



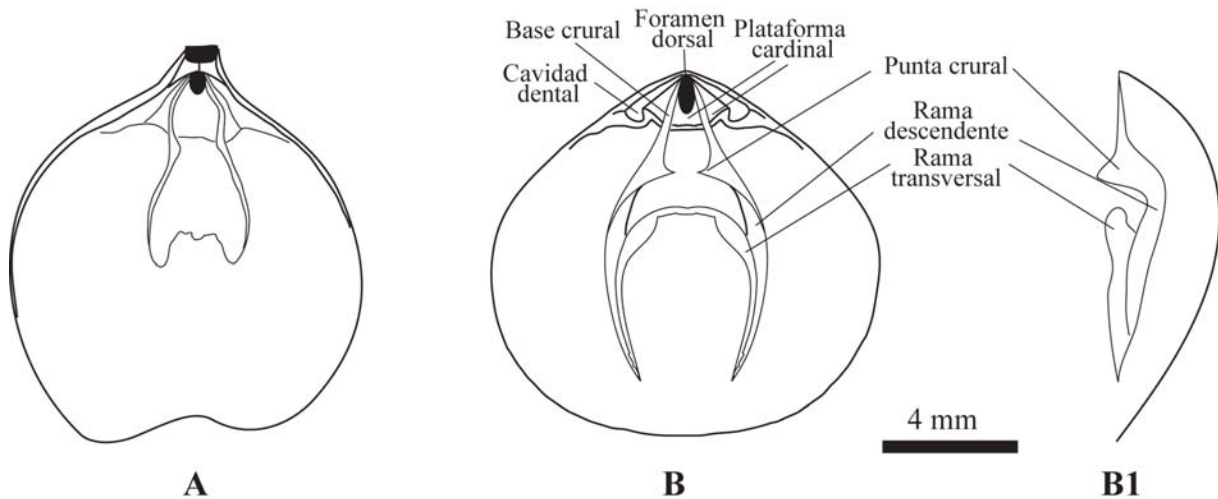
**Figura 100.** *Monsenella? bediae* n. g. n. sp. DPO 127966. Secciones seriadas en planos paralelos, perpendiculares al de simetría y al comisural. Distancias en mm medidas al ápice de la valva ventral



**Figura 101.** *Montsenella? bediae* n. g. n. sp. Figs. 1-4: Holotipo DPO 127953, vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. Corte de Los Payos, S abadía de Lebanza (Cervera de Pisuerga, Palencia), portilla de cierre del dominio de la abadía, en la pista superior que va hacia Polentinos, Fm. Lebanza, Mb. E, yacimiento  $\alpha$ -151, Praguense. Figs. 5-8: Paratipo DPO 127955, vistas lateral, ventral, dorsal y anterior de un ejemplar algo aplastado. Misma localidad y nivel estratigráfico anterior. Figs. 9-11: DPO 128118, vistas ventral, dorsal y lateral de un ejemplar deformado del corte en el talud oriental de la carretera de Avilés a San Juan de Nieva (Asturias), al lado de la playa de El Arañón, sucesión plegada de la Fm. Nieva, parte superior, Praguense. Figs. 12-13: Paratipo DPO 127956, vistas ventral y dorsal de un ejemplar desconchado y algo roto, mostrando la traza de las placas dentales en la ventral y los campos musculares de ambas valvas. Barras de escala: 10 mm. La escala mayor corresponde exclusivamente a las Figs. 12 y 13.



**Figura 102.** Yacimientos con especies de *Maisotia* (*Maisotia drotae* García-Alcalde, 2010 c y *M. truyolsi* (García-Alcalde, 1999)) en la Cordillera Cantábrica.

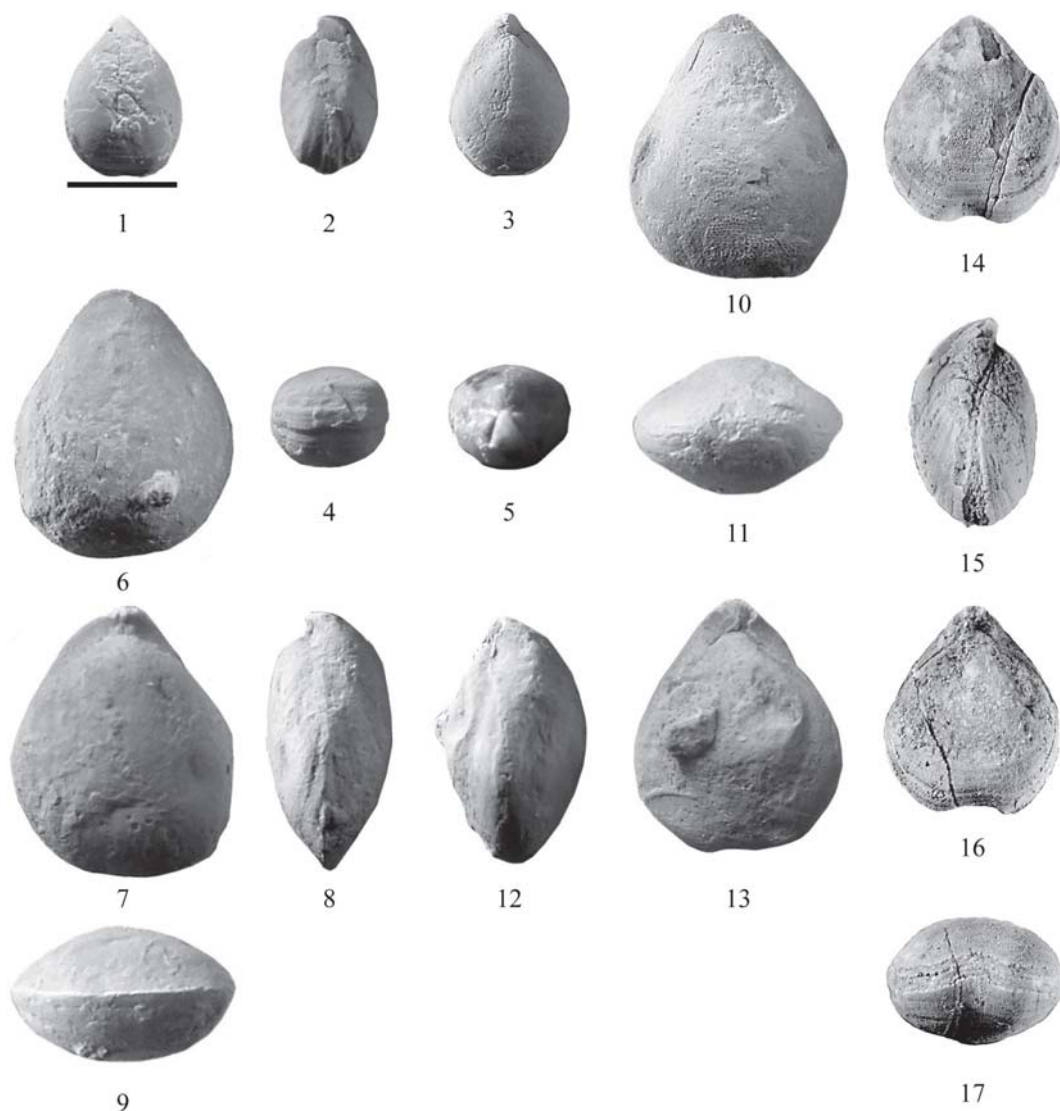


**Figura 103.** Reconstrucción de los braquidios de **A:** *Maisotia drotae* García-Alcalde, 2010 c, basado en la sección 1,8 del Paratipo DPO 39028, vista ventral (kop. García-Alcalde, 2010 c, Fig. 9, *Trabajos de Geología*, 30), y **B:** *Maisotia truyolsi* (García-Alcalde, 1999) basado en las secciones seriadas del ejemplar DPO 34052, vistas ventral y lateral (kop. García-Alcalde, 1999, Fig. 9, *Trabajos de Geología*, 21).

*Maisotia drotae* García-Alcalde, 2010c  
Figs. 1-2, 102, 103 A (*kop.* García-Alcalde 2010c,  
Fig. 9, *Trabajos de Geología*, **30**). y 104.14-17 (*kop.*  
García-Alcalde, 2010c, Fig. 7.1-4, *Trabajos de Geo-*  
*logía*, **30**)

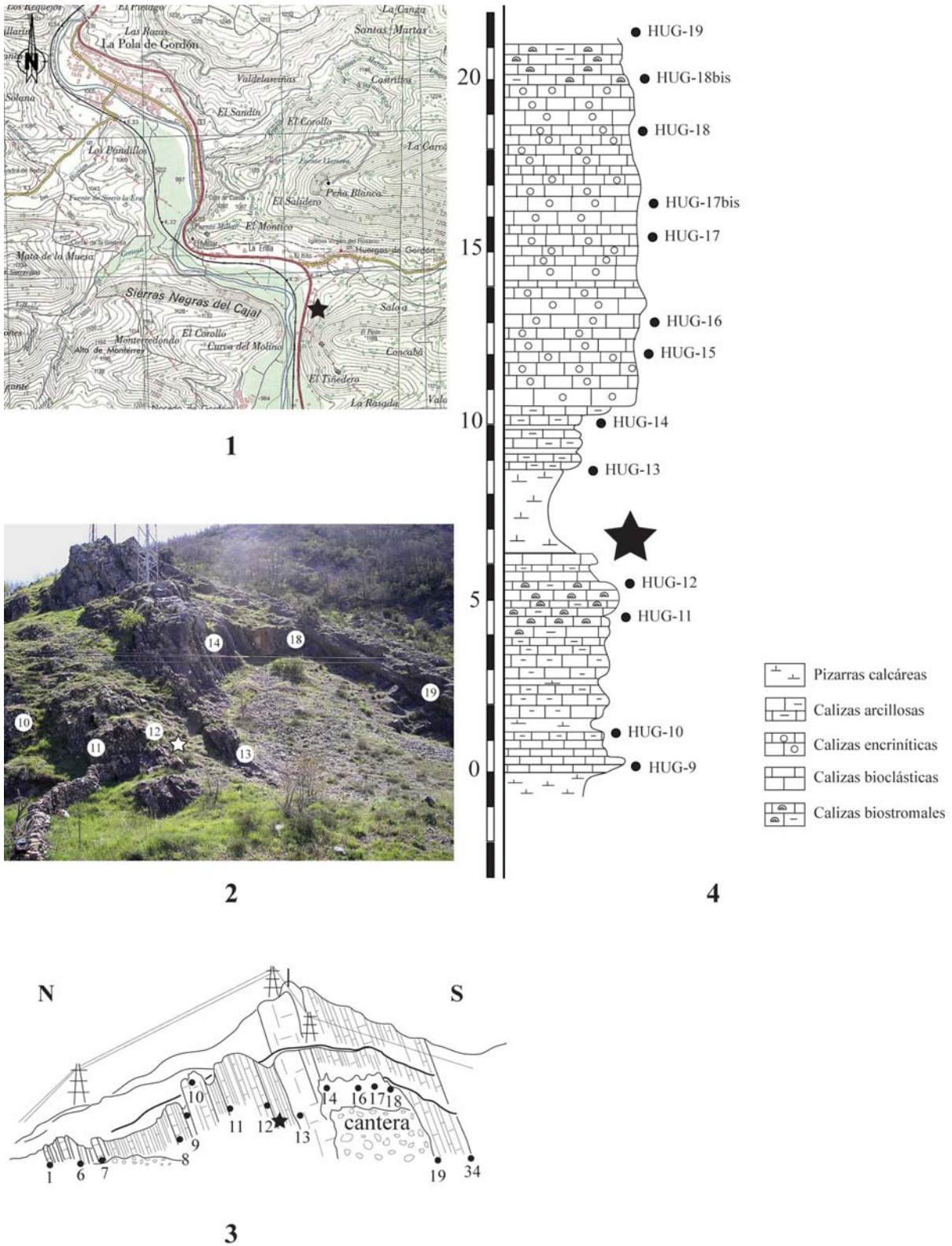
v.2008b *M. drotae* nom. nud.; García-Alcalde, p. 238.  
v\*2010c *Maisotia drotae* n. sp.; García-Alcalde, p.  
389, Figs. 5-10.

**Diagnosis** (algo modificada de García-Alcalde,  
2010c: 390): Concha pequeña, netamente bilobu-  
lada, ventribiconvexa, foramen ventral mesotírido  
a permesotírido, depresión media ventral estrecha,  
que nace por delante de la mitad de la longitud, co-  
misura anterior uniplegada con pliegue anguloso,  
márgenes de las valvas con frecuencia, acusadamente  
truncados, encontrándose en la comisura en ángu-  
los próximos a 180°. Placas dentales largas y fuertes.  
Braquidio criptoneliforme, relativamente corto, con  
banda transversal espinosa.

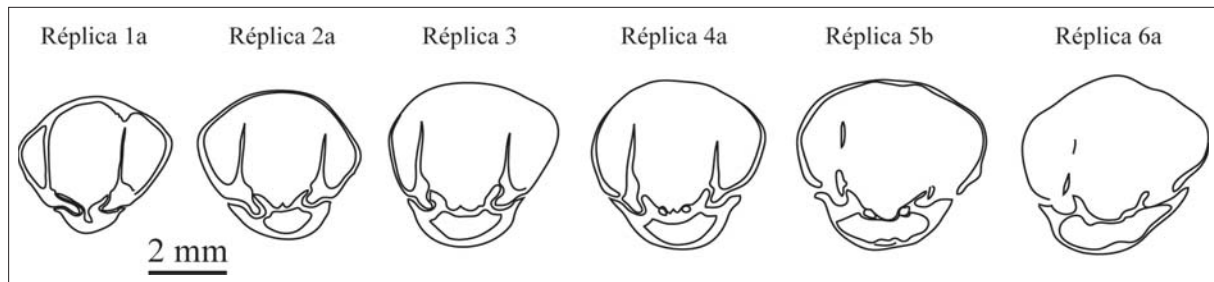


**Figura 104.** 1-13. *Maisotia truyolsi* (García-Alcalde, 1999). 1-5: Holotipo DPO 33974, vistas ventral, lateral, dorsal, anterior y posterior. 6-9: DPO 126508, Caldas de Luna (León), parte superior del Grupo La Vid, Formación Coladilla, nivel M-CAL-15, Emsiense superior, vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. 10-13: Idem. DPO 126507, vistas ventral, anterior, lateral y dorsal. 14-17: *M. drotae* García-Alcalde 2010 c (*Kop. Trabajos de Geología*, **30**, Fig. 7.1-4), vistas ventral, anterior, dorsal y lateral. Barra de escala: 5 mm.





**Figura 105.** 1-2: Localidad típica (estrellas negra y blanca, respectivamente) de *Cryptonella chaconae* n. sp. al sur de Hueras de Gordón (La Pola de Gordón, León). 3: Esquema de campo (del autor) de la localidad típica, en la sucesión estratigráfica medida en el borde de la carretera nacional Gijón-León. 4: Estratipo de la especie (estrella negra), en la Fm. Portilla, parte alta de la unidad A, nivel HUG-12/13, Biozona de conodontos *Polygnathus rhenanus*, base del Givetense medio.



**Figura 106.** *Cryptonella chaconae* n. sp. DPO 42279, de las calizas de Villabellaco (Palencia), localidad RW-574 de R. Wagner (1971). Secciones seriadas parciales en planos paralelos, perpendiculares al de simetría y al de comisura.

**Tabla 16.** Medidas en mm de algunos ejemplares de *Cryptonella chaconae* n. sp. L, a, g: Longitud, anchura y grosor.  $\alpha$ : ángulo apical (en grados).

DPO	L	a	g	a/L	g/L	$\alpha$	Localidad
Holotipo 42261	19,4	12,8	11	0,66	0,57	66	Huergas de Gordón
Paratipo 42262	11,1	7,6	6	0,68	0,54	62	Id.
Paratipo 42263	7,5	5,9	4	0,79	0,53	62	Id.
Paratipo 42265	6,6	4,5	3	0,68	0,45	—	Id.
42266	17,4	13,6	8,7	0,78	0,50	72	Id.
42269	12,3	7,6	6,8	0,62	0,55	—	Id.
42280	13,2	11,1	6,4	0,84	0,48	74	Villabellaco
42281	11,9	9,5	4,5	0,80	0,38	—	Id.
42282	-11,5	8,7	4,5	-0,76	-0,39	—	Id.
42286	—	6,6	3,5	—	—	—	Id.
42263	-11	9,4	5	-0,85	-0,45	—	Id.
42278	19,2	13	11,5	0,68	0,60	60	Perán
42271	13,8	11	7,2	0,80	0,52	—	Beifar
42275	-10,9	8	5,4	-0,73	-0,49	—	Espinedo
MEDIAS	12,7	9,2	6,2	0,74	0,50	66°	

**Diagnosis** (after García-Alcalde, 2010 c: 390, slightly modified): Shell small, strongly bilobed, ventribiconvex, ventral foramen mesothyrid to permesothyrid, narrow ventral median sinus starting ahead mid-length, uniplicate, anterior commissure with angular fold, margins of valves strongly truncated, meeting at the commissures in obtuse angles close to 180°. Thick, long dental plates. Relatively short, cryptonelliform loop, with a spinose transversal band.

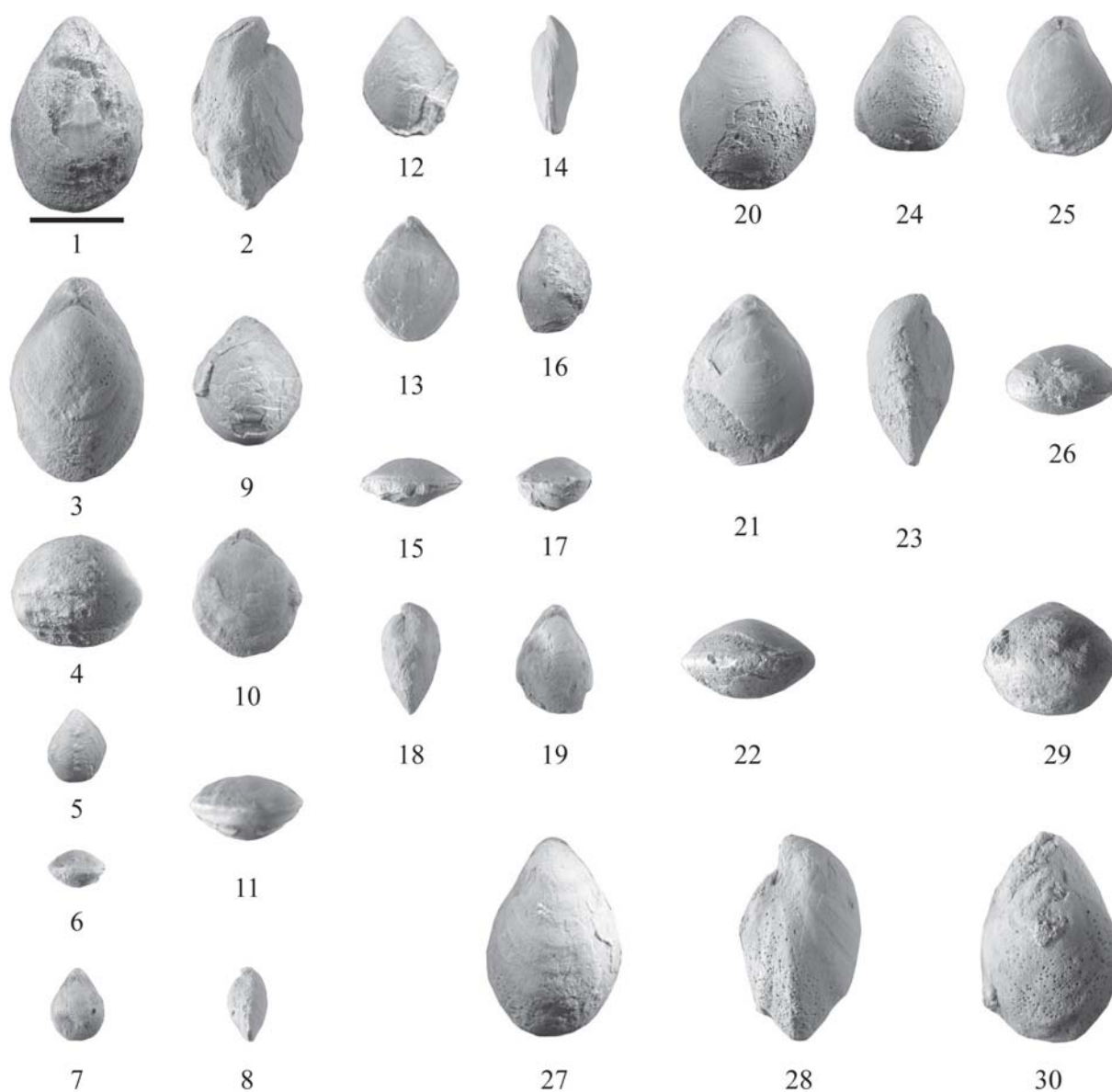
**Comentario:** La especie fue adecuadamente descrita y figurada en García-Alcalde (2010c, p. 389, Figs. 5-10).

Género *Cryptonella* Hall, 1861

*Cryptonella chaconae* n. sp.  
Figs.1-2, 105-107, Tab. 16

**Derivatio nominis:** Dedicada a mi querida compañera María Luisa Martínez Chacón, “Lis”, del Área de Paleontología de la Universidad de Oviedo, con quién compartí muchas buenas experiencias viajeras, bien adobadas por divertidas discusiones.

**Material:** Treinta ejemplares, DPO 42261-42283 conchas más o menos completas en diferentes estados de conservación. Holotipo DPO 42261 (Fig. 107.1-4) y cuatro Paratipos DPO 42262-42265



**Figura 107.** *Cryptonella chaconae* n. sp. 1-4: Holotipo DPO 42261, vistas ventral, lateral, dorsal y anterior. S Huergas de Gordón (Pola de Gordón, León), Fm. Portilla, Miembro A, nivel HUG-12/13, Biozona de conodontos *Polygnathus varcus* inferior (*P. rhenanus*), base del Givetiense medio. 5-8: Paratipo DPO 42263, vistas ventral, anterior, dorsal y lateral de un ejemplar juvenil. Idem. 9-11: DPO 42280, vistas ventral, dorsal y anterior. Villabellaco (Palencia), nivel RW-574 de Wagner (1971), calizas del Givetiense inferior. 12-15: DPO 42281, vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. Idem. 16-19: Paratipo DPO 42262, vistas ventral, anterior, lateral y dorsal. 20-23: DPO 42266, vistas ventral, dorsal, anterior y lateral. Misma localidad anterior, Fm. Portilla, Mb. B, nivel HUG 17-20, parte media del Givetiense medio. 24-26: DPO 42271, vistas ventral, dorsal y anterior. Norte de Beifar (Pravia, Asturias), conducción de aguas del río Narcea a Avilés, Fm. Candás, parte baja, nivel C-44, transición Givetiense inferior-Givetiense medio. 27-30: DPO 42278, vistas ventral, lateral, anterior y dorsal. Perán (Candás, Asturias), Fm. Candás, Mb. A, localidad indeterminada entre los niveles Ca10 y a27, parte baja del Givetiense medio. Barra de escala: 10 mm.

(Fig. 107.5-8, 16-19) procedentes del estrato y localidad típicos. Otros cinco ejemplares, DPO 42266-42270 (Fig. 107.20-23), procedentes de la misma localidad, pero de otros niveles de la formación, los tres primeros del Miembro B, nivel HUG-17/20, del Givetiense Medio y los dos últimos del Mb. A, nivel HUG 7/8, de la parte basal del Givetiense Medio. Cuatro ejemplares, DPO 42271-42274 (Fig. 107.24-26) del corte de la Formación Candás de la conducción de aguas del río Narcea a Avilés, los tres primeros próximos al pueblo de Beifar, de la parte baja de la formación, nivel C-82, del Givetiense Medio basal, y el último, próximo al pueblo de La Regata, de la parte baja de la formación, nivel C-42, del Givetiense Medio basal. Tres ejemplares, DPO 42275-42277, de la cantera abandonada del pueblo de Espinedo (Salas, Asturias), de la parte baja de la Fm. Candás, del Givetiense Medio. Un ejemplar, DPO 42278 (Fig. 107.27-30), del corte costero al norte del camping de Perán (Candás, Asturias), de la parte baja de la Fm. Candás, Mb. A, entre los niveles Ca10 y Ca27, del Givetiense Medio basal. Doce ejemplares DPO 42279-42290 (Fig. 107.9-15) de Villabellaco (Palencia), localidades de Wagner (1971) RW-574 (DPO 42279-42288) y RW-1016 (DPO 42289-42290).

**Localidad y estrato típico:** Huergas de Gordón (provincia de León), al S de La Pola de Gordón, Fm. Portilla, entre las unidades A y B, nivel HUG-12/13 (Fig. 105), Givetiense medio basal, Biozona de conodontos *Polygnathus varcus* inferior (*Rhenanus*) (ver García-López & Sanz-López, 2002b: 175, Fig. 5).

**Diagnosis:** Concha lisa, pequeña y alargada, de contorno elíptico a subpentagonal, ventribiconvexa a casi biconvexa; umbo inclinado a suberecto, foramen mesotírido. Placas dentales cortas. Placas cardinales internas formando una arista media.

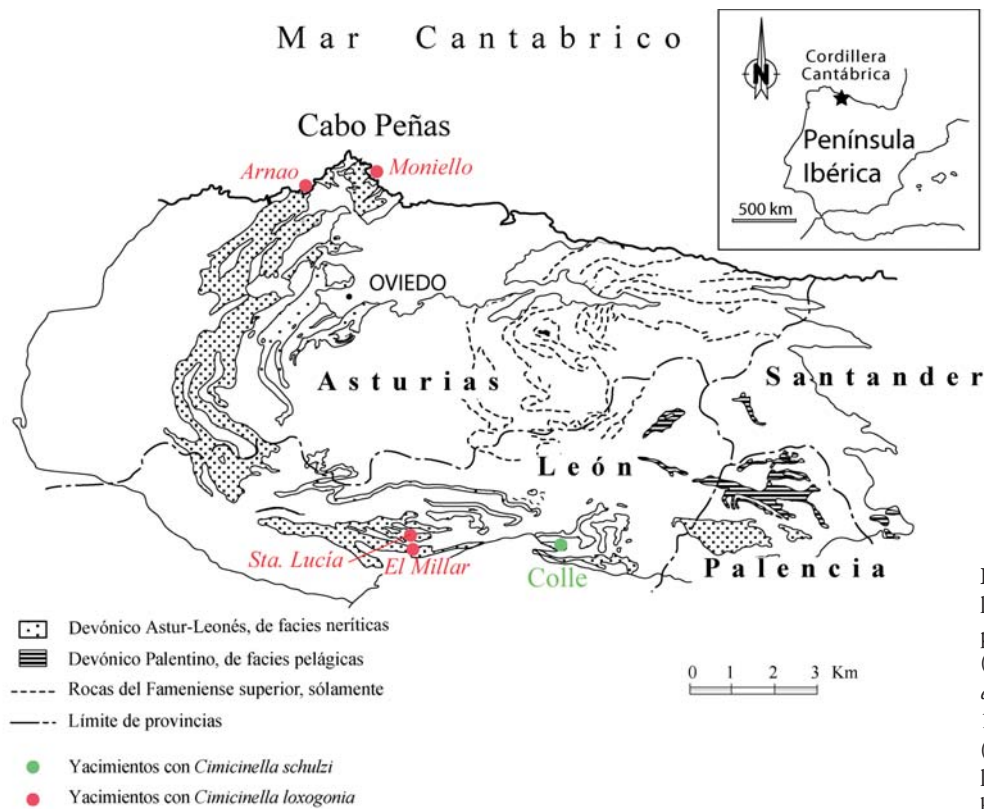
**Diagnosis:** *Shell smooth, unornamented, small, longer than width, outline elliptic to sub-pentagonal, ventribiconvex to nearly biconvex; umbo inclined to suberect, foramen mesothyrid. Dental plates short. Internal cardinal plates disposed as a median roofed, sharp structure.*

**Descripción:** Concha astrófica, terebratuliforme, densamente endopuntuada, con finos endopuntos

circulares dispuestos al tresbolillo, de pequeño tamaño (L de 6 a 20 mm; promedio: 12,7 para 13 medidas) (Tab. 16), más larga que ancha (promedio de a/L: 0,74 para 13 medidas) (Tab. 16), relativamente baja (promedio de g/L: 0,50 para 13 medidas) (Tab. 16), máximo grosor situado algo por detrás de la mitad de la longitud, contorno elíptico a subpentagonal, con la máxima anchura situada entre 1/2 y 1/3 de la longitud, comisura anterior rectimarginada a muy débilmente arqueada en dirección dorsal, comisuras laterales rectimarginadas, con bordes cortantes a sub-truncados. Gancho ventral inclinado a suberecto con ángulo apical de 60°-74° (promedio: 66°, para seis medidas) (Tab. 16) con foramen circular mesotírido, bastante grande, limitado basalmente por un deltidio robusto y prominente, con la sutura de las placas deltidiales deprimida en un débil surco longitudinal. Palintropo bastante alto, limitado por flancos umbonales bien desarrollados. Concha lisa con la superficie de ambas valvas cubierta por numerosas y finas líneas de crecimiento, dos o tres de las cuales marcan engrosamientos de la concha, más o menos fuertes, sobre todo en los individuos de más edad y hacia la parte anterior de la concha. Interior de la valva ventral con placas dentales rectas y cortas, bien desarrolladas, soportando dientes cardinales simples, bastante fuertes, con bases excavadas (Fig. 106). Interior de la valva dorsal con plataforma cardinal libre, relativamente delicada, perforada posteriormente, algo deprimida, con placas cardinales externas, bastante altas, dirigidas ventro-lateralmente y extremos articulados en las bases excavadas de los dientes cardinales y placas cardinales internas unidas medianamente formando una pequeña arista, miofragma dorsal desarrollado (Fig. 106).

**Discusión:** La especie-tipo del género, *C. rectirostra* (Hall, 1860), es más grande y alargada que la nuestra y el contorno acusadamente losángico. *C. chaco-nae* n. sp. se parece a *C. planirostra* (Hall, 1860), del Devónico Medio, pero su contorno es más elíptico y el perfil lateral biconvexo a ventribiconvexo. *C. reimanni* Cloud, 1942 es mucho más alargada. La especie europea *C. melonica* (Barrande, 1847), tiene foramen submesotírido, umbo casi erecto y las conchas suelen mostrar cóstulas radiales en su región antero-media.





**Figura 108.** Principales localidades de especies de *Cimicinella* (*C. schulzi* (Verneuil, en Prado & Verneuil, 1850) y *C. loxogonia* (Béclard, 1891)) en la Cordillera Cantábrica.

Familia **Cimicinellidae** Stehli, 1965  
 Género *Cimicinella* Schmidt, 1946

*Cimicinella schulzi* (Verneuil, en Prado & Verneuil, 1850)

Figs.1-2, 108, 109 (*kop.* García-Alcalde, 1999, Fig. 13 A, *Trabajos de Geología*, 21) y 110.1-4

\*1850 *Terebratula Schulzii*, n. sp.; Verneuil (en Prado & Verneuil), p. 37, pl. 1, fig. 7 a, b.

v.1938 *Triathyris schultzei* Verneuil; Comte, p. 46, Pl. 4, fig. 19, 19a, 19b.

v.1972 *C. schulzi*; García-Alcalde (en Arbizu, 1972), Fig. 3.

v.1990 *Cimicinella schulzi*; García-Alcalde (en Truysols *et al.*), Fig. 1.

v.1995a *Cimicinella schulzi*; García-Alcalde, Fig. 6.

v.1996 *Cimicinella schulzi*; García-Alcalde, Fig. 2.

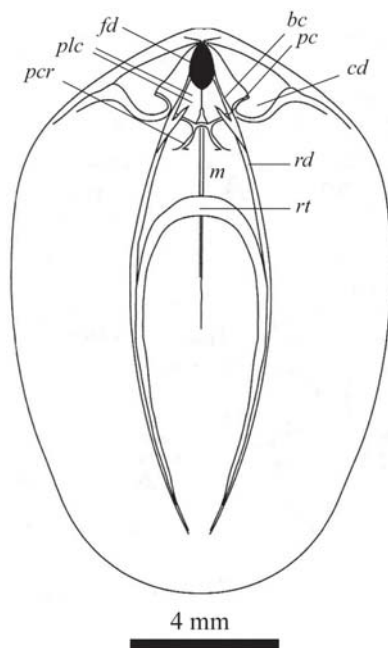
v.1999 *Cimicinella schulzi* (Verneuil, 1850); García-Alcalde, p. 170, Figs. 11-14, Tab. III.

v.2001b *Cimicinella schulzi*; García-Alcalde, Fig. 1.

**Lectotipo:** Elegido por García-Alcalde (1999: 170): ejemplar figurado en Comte (1938b, pl. 4,

fig. 19), como *Triathyris schultzei*, procedente de la localidad de Colle (Sabero, León), ladera septentrional de la colina donde se asienta la iglesia del pueblo, Grupo La Vid, Fm. Coladilla, nivel 28, Emsiense superior.

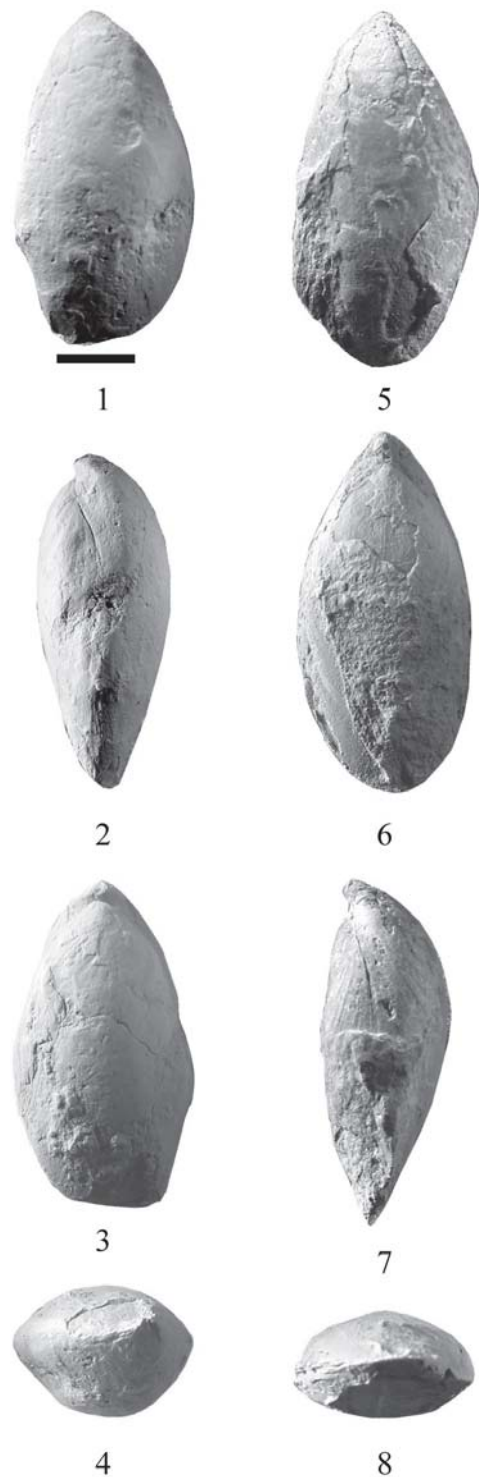
**Diagnosis:** Concha lisa, pequeña, muy alargada (a/L: alrededor de 0,68), contorno subpentagonal a subromboidal, biconvexa a débilmente dorsibiconvexa, lenticular (g/L: alrededor de 0,39), valva ventral débilmente carenada, gancho ventral recto o casi en los jóvenes, subrecto a fuertemente curvado en los efébicos, ángulo apical agudo (alrededor de 66°), máximas anchura y grosor hacia la mitad de la longitud, interárea ventral plana con aristas umbonales subangulosas, comisuras cortantes, la anterior, rectimarginada, foramen mesotírido a permesotírido, deltidio bien desarrollado; placas dentales finas y cortas, dientes cardinales simples y delicados; plataforma cardinal completa, foraminada, soportada por placas cruales unidas bajo la parte media de la plataforma cardinal en estructura “*doppeltrög*” (Schmidt, 1946), braquidio criptoneliforme, muy largo, con ramas descendentes casi fundidas en parte con



**Figura 109.** Reconstrucción del braquidio de *Cimicinnella schulzi* (Verneuil, 1850) en vista ventral. *Kop.* García-Alcalde (1999, Fig. 13 a), *Trabajos de Geología*, 21. *bc*: base crural; *cd*: cavidad dental; *fd*: foramen dorsal; *m*: miofragma; *pc*: punta crural; *pcr*: placa crural; *plc*: plataforma cardinal; *rd*: rama descendente del braquidio; *rt*: banda transversa del braquidio.

los extremos proximales de las ramas ascendentes; campos musculares débiles, miofragma dorsal, fino y largo.

**Diagnosis:** *Shell unornamented, small, length much greater than width (a/L: ca. 0,68), outline sub-pentagonal to sub-rhomboidal, biconvex to slightly dorsi-biconvex, lenticular (g/L: ca. 0,39), subdued median carina in the ventral valve, ventral beak almost straight in youngs, suberect to strongly curved in ephobics, sharp apical angle (ca. 66°), maximum width and thickness at the mid-length, ventral interarea flat, bounded by subangular beak ridges, commissures sharp, the anterior one rectimarginate, foramen mesothyrid to permesothyrid, deltidium well-developed; fine and short dental plates supporting simple and delicate cardinal teeth; foraminate cardinal plate, supported by strong crural plates united below the mid-line of the cardinal plate in a "doppeltrog" structure (Schmidt, 1946), loop cryptonelliform, very long, with descendent branches almost fused with the proximal ends of the ascending branch; faintly impressed muscle fields, fine and long dorsal myophragm.*



**Figura 110.** 1-4: *Cimicinnella schulzi* (Verneuil, en Prado & Verneuil, 1850), ejemplar topotípico, de Colle (Sabero, León), Grupo La Vid, Fm. Coladilla, Emsiense superior. vistas ventral, lateral, dorsal y anterior. 5-8: *Cimicinnella loxogonia* (Béclard, 1891), ensenada de Moniello (Luanco, Asturias), parte alta de la Fm. Moniello, nivel M932, Emsiense terminal, vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. Barra de escala: 5 mm.

**Comentarios:** El estudio del autor sobre los tipos de braquiópodos españoles de la Colección Verneuil permitió proponer como lectotipo de *Cimicinella schulzi* al ejemplar figurado por Comte (1938, pl. 4, fig. 19) (ver García-Alcalde, 1999), y sugerir la identidad de *Terebratula Bordini* Verneuil (en Prado & Verneuil, 1850, p. 36, pl. 1, fig. 8) con aquella especie (García-Alcalde & Álvarez, 1976: 43), de la que representaría una variación corta, siguiendo así la línea argumental de Comte (1938b: 46). Pero, la forma “*bordini*” se funda en un único ejemplar, mientras que la forma “*schulzi*” lo está en una extensísima colección, bien conocida y estudiada por muchos autores (ver García-Alcalde, 1999 y lista de sinonimias, arriba), por lo que, de momento, parece preferible conservar separadas ambas formas. Las diferencias con otras especies de *Cimicinella* pueden verse en García-Alcalde (1999).

*Cimicinella loxogonia* (Béclard, 1891)  
Figs.1-2, 108, 110.5-8

- \*1891 *Terebratula loxogonia*, n. sp.; Béclard, p. 98, pl. III, fig. 3-5.  
v.1965 “*Terebratula*” *loxogonia* Béclard 1891; Godefroid, p. 92, pl. 1, fig. 6..  
v.1990 *Cimicinella loxogonia*; García-Alcalde (en Truyols *et al.*), Fig. 1.  
v.1995a *Cimicinella loxogonia*; García-Alcalde, Fig. 6.  
v.1996 *Cimicinella loxogonia*; García-Alcalde, Fig. 2.  
v.1999 *Cimicinella loxogonia* (Béclard, 1891); García-Alcalde, Figs. 1, 15, 16, Tab. IV.

#### Agradecimientos

El presente trabajo es una contribución a los proyectos MI-NECO (Ministerio de Economía y Competitividad) CGL-2012/34475 “Procesos de formación de *mélanges* y otras unidades geológicas desorganizadas” y CGL 2011-24775/BTE “Eventos globales en el Devónico Inferior de España y su correlación mundial” y PICG-596 “Climate change and biodiversity patterns in the Mid- Palaeozoic (Early Devonian to Late Carboniferous)”. Agradezco calurosamente la minuciosa revisión del manuscrito, que lo ha mejorado en forma notoria.

- v.2001a *Cimicinella loxogonia*; García-Alcalde, Fig. 2.  
v.2006 *Cimicinella loxogonia*; García-Alcalde (en Ellwood *et al.*), Fig. 2.

**Lectotipo:** Elegido por García-Alcalde (1999: 173). Ejemplar figurado en Béclard (1891, pl. 3, fig. 5), reproducido en Godefroid (1965, pl. 1) y en García-Alcalde (1999, Fig. 16.1-4), depositado en las colecciones del Institut royal des Sciences naturelles, de Bélgica, con el número IRScNB a 1693, procedente de Lesterny (NO de Grupont, Bélgica), de la parte superior de la Fm. Saint Joseph o de la Fm. Eau Noire, del techo del Emsiense superior, zona de conodontos *Polygnathus patulus* (Bultynck *et al.*, 1982, fig. 1).

**Diagnosis:** *Cimicinella* muy alargada (a/L en torno a 0,57), biconvexa a ventribiconvexa, contorno sub-pentagonal a triangular redondeado, con máxima anchura hacia los 2/3 de la longitud, ángulo apical muy agudo (alrededor de 55°). Interior como el de *C. schulzi*.

**Diagnosis:** *Cimicinella very elongated* (a/L ca. 0,57), *biconvex, outline sub-pentagonal to sub-triangular, maximum width at 2/3 of length, very acute apical angle (ca. 55°). Interior as C. schulzi.*

**Discusión:** *C. loxogonia* se diferencia de *C. schulzi* en el mayor alargamiento de la concha, situación más avanzada de la máxima anchura y ángulo apical más agudo. Ver diferencias con otras especies de *Cimicinella* en García-Alcalde (1999).

#### Bibliografía

- Aboussalam, Z. S. & Becker, R. T. 2011. The global Taghanic Biocrisis (Givetian) in the eastern Anti-Atlas, Morocco. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **304**, 136-164.  
Álvarez, F. 1990. Devonian Athyrid brachiopods from the Cantabrian Zone (NW Spain). *Biostratigraphie du Paléozoïque*, **11**, 1-311.  
Álvarez, F. & Brunton, C. H. C. 1990. *Pachyplax* n. gen (Brachiopoda, Athyridacea) from the Lower Devonian of the Cantabrian Mountains, NW Spain. *Senckenbergiana lethaea*, **70** (1/3), 29-50.

- Anderson, M. M., Boucot, A. J. & Johnson, J. G. 1969. Eifelian brachiopods from Padaukpin, northern Shan states, Burma. *Bulletin British Museum (Natural History). Geology*, **18** (4), 107-163.
- Arbizu, M. 1972. El Devónico Inferior de la costa asturiana entre la Punta de Narvata y la ensenada de Moniello. *Breviora Geologica Asturica*, **16** (3), 33-39.
- Arbizu, M. 1982. Trilobites Homalonotinae del Devónico de la Cordillera Cantábrica (NO de España). *Trabajos de Geología*, Universidad de Oviedo, **12**, 243-250.
- Archiac d', V. & Verneuil, E. de 1842. On the fossils of the older deposits of the Rhenish Provinces. *Transactions of the Geological Society of London*, series 2, **6** (2), 303-410.
- Asselberghs, E. 1930. Description des faunes marines du Gedinnien de l'Ardenne. *Mémoires du Musée royal d'Histoire Naturelle de Belgique* **41**, 1-73.
- Barrande, J. 1847. Über die Brachiopoden der Silurischen Schichten von Böhmen. *Haidingers Naturwissenschaftliche Abhandlungen*, **1**, 357-475.
- Barrande, J. 1879. Système Silurien du centre de la Bohême. Ière Partie. Recherches paléontologiques, vol. 5. Classe des Mollusques, Ordre des Brachiopodes. C. W. Medau, Praha-Paris, 226 pp.
- Barrois, C. 1882. Recherches sur les terrains anciens des Asturies et de la Galice. *Mémoires de la Société Géologique du Nord*, **2** (1), 1-630.
- Barrois, C. 1889. Faune du calcaire d'Erbray (Loire inférieure). *Mémoires de la Société Géologique du Nord*, **3**, 1-348.
- Bayle, E. 1878. Fossiles principaux des terrains de la France. *Explication de la Carte Géologique de la France*, **48** (1), 158 pls.
- Béclard, F. 1891. Fossiles nouveaux du Dévonien Inférieur de la Belgique. *Bulletin de la Société belge de Géologie, Paléontologie et d'Hydrologie*, **5**, 96-102.
- Bereskin, S. R. 1978. Subdivisión estratigráfica de la caliza de Candás. Devónico del Noroeste de España. *Suplemento Ciencias Bol. IDEA*, **23**, 89-97.
- Binnekamp, J.G. 1965. Lower Devonian brachiopods and stratigraphy of North Palencia (Cantabrian Mountains, Spain). *Leidse Geologische Mededelingen*, **33**, 1-62.
- Blainville, H. M. D. de 1825-1827. Manuel de malacologie et de conchyliologie. F. G. Levrault, Paris-Strasbourg. 1825: VIII + 647 pp; 1827: 649-664.
- Boucot, A.J. 1959. Brachiopods of the Lower Devonian rocks at Highland Mills, New York. *Journal of Paleontology*, **33** (5), 727-769.
- Boucot, A. J. 1960. Lower Gedinnian brachiopods of Belgium. *Mémoires de l'Institut Géologique Université de Louvain*, **21**, 283-324.
- Boucot, A. J. 1975. Evolution and Extinction Rate Controls. *Elsevier*, 427 pp.
- Boucot, A.J. 1984. Old World Realm (Rhenish-Bohemian Region), Shallow-Water, Early Devonian Brachiopods from the Jauf Formation of Saudi Arabia. *Journal of Paleontology*, **58** (5), 1196-1202.
- Boucot, A. J. 2007. Terebratulida. Order and Superfamily Uncertain. En: P.A. Selden (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part H, Brachiopoda, Revised, vol. 6, Supplement, *Geological Society of America & Universidad de Kansas*, 2817-2819.
- Boucot, A. J. & Racheboeuf, P. R. 1987a. *Paulinella* nov. gen, new Devonian terebratuloid (Brachiopoda) from Europe. *Geobios*, **20** (1), 97-111.
- Boucot, A. J. & Racheboeuf, P. R. 1987b. New European *Paulinella* occurrences. *Geobios*, **20** (5), 701.
- Boucot, A. J., Caster, K. E., Ives, D. & Talent, J. A. 1963. Relationships of a new Lower Devonian Terebratuloid (Brachiopoda) from Antarctica. *Bulletins of American Paleontology*, **46** (207), 81-151.
- Boucot, A. J., Johnson, J. G. & Struve, W. 1966. *Stringocephalus*, ontogeny and distribution. *Journal Paleontology*, **40**, 1349-1364.
- Boucot, A.J., McClure, H.A., Álvarez, F., Ross, J.R.P., Taylor, D.W., Struve, W. Savage, N.M. & Turner, S. 1989. New Devonian fossils from Saudi Arabia and their biogeographical affinities. *Senckenbergiana lethaea*, **69** (5/6), 535-597.
- Boucot, A. J. & Wilson, R. A. 1994. Origin and early radiation of terebratuloid brachiopods: thoughts provoked by *Prorensselaeria* and *Nanothyris*. *Journal of Paleontology*, **68** (5), 1002-1025.
- Boumendjel, K., Brice, D., Copper, P., Gourvenec, R., Jahnke, H., Lardeux, H., Menn, J. Le, Melou, M., Morzadec, P., Paris, F., Plusquellec, Y & Racheboeuf, P. 1997. Les faunes du Dévonien de l'Ougarta (Sahara occidentale, Algérie). *Annales Société Géologique du Nord*, **5**, 2 ser., **2**: 89-116.
- Brice, D. 1980. Les brachiopodes Rhynchonellida et Terebratulida. En: Y. Plusquellec (ed.): *Les schistes et calcaires de l'Armorique (Dévonien inférieur, Massif Armoricaïn). Sédimentologie-Paléontologie-Stratigraphie, Mémoires de la Société Géologique et Minéralogique de Bretagne*, **23**, 233-242.
- Brice, D. 1981. Les brachiopodes Pentamerida, Rhynchonellida et Terebratulida. En: *La tranchée de La Lezais. Emsien supérieur du Massif Armoricaïn. Sédimentologie, Paléontologie, Stratigraphie* (Morzadec, P. Paris, F. & Racheboeuf, P., eds.). *Mémoires de la Société Géologique Minéralogique de Bretagne*, **24** (313), 193-217.
- Brice, D. & Loones, C. 2002. Nouvelles données sur des brachiopodes Cyrtospiriferidae, Reticulariidae, Uncitidae et Stringocephalidae du Dévonien de Ferques (Boulonnais-France). *Annales Société Géologique du Nord*, **9** (2), 91-110.



- Brice, D. & Mistiaen, B. 1980. Découverte de *Stringocephalus* et autres Stringocephalidae (Brachiopodes Terebratulida) dans le Givetien d'Afghanistan. *Geobios*, **13** (6), 849-859.
- Brice, D., Gourvenec, R. & Bouyx, E. 1997. Les brachiopodes dévoniens de la Zone de Meguma (Nouvelle-Écosse, Canada) et les relations entre le royaume du Vieux Monde et la Province Appalachiennne. *Geobios*, **20**, 75-78.
- Brice, D., Carls, P., Cocks, L. R. M., Copper, P., García-Alcalde, J. L., Godefroid, J. & Racheboeuf, P. R. 2000. Brachiopoda. En: *Subcommission on Devonian Stratigraphy. Fossil groups important for boundary definition* (P. Bultynck, ed.), *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **220**, 65-86.
- Bultynck, P., Godefroid, J. & Sartenaer, P. 1982. (en ruso) Braquiópodos y conodontos de las capas en torno al límite Em-siense/Cuviniense, en las Ardenas belgas. En: *Biostratigrafii Pogran. Otlochn. Nizhnego i Srednego Devona*, *Akad.Nauk SSSR*, 31-37.
- Campbell, 1961. K. S. W. 1961. Carboniferous fossils from the Kuttung rocks of New South Wales. *Palaeontology*, **4** (3), 428-474.
- Carls, P. 1986. Neue arten von *Vandercammenina* und *Hysterolites* (Brachiopoda, Acrospiriferinae; Devon). *Senckenbergiana Lethaea*, **67** (1/4), 33-41.
- Carls, P. & Valenzuela-Ríos, J. I. 1998. The ancestry of the Rhenish Middle Siegenian brachiopod fauna in the Iberian Chains and its palaeozoogeography (Early Devonian). En: *Número extra homenaje Gonzalo Vidal* (J. A. Gámez-Vintaned, T. Palacios, E. Liñán, R. Gozalo & M. L. Martínez-Chacón, eds.). *Revista Española de Paleontología*, 123-142.
- Carlson, S. J., Boucot, A. J., Rong, J. Y. & Blodgett, R. B. 2002. Pentamerida. En: R. L. Kaesler (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, 921-1026.
- Chatterton, B. D. E. 1973. Brachiopods of the Murrumbidge Group, Taemas, New South Wales. *Bureau of Mineral Resources, Geology & Geophysics, Bulletin*, **137**, 1-146.
- Clarke, J.M. 1907. Some new Devonian fossils. *New York State Museum of Natural History, Bulletin*, **107**, 153-291.
- Cloud, P. E. 1942. Terebratuloid brachiopoda of the Silurian and Devonian. *Geological Society of America, Special Papers*, **38**, 1-182.
- Comte, P. 1938a. Les faciès du Dévonien supérieur Dans la Cordillère Cantabrique. *C. R. Academie des Sciences de Paris*, **206**, 1496-1498.
- Comte, P. 1938b. Brachiopodes dévoniens des gisements de Ferroñes (Asturies) et de Sabero (Léon). *Annales de Paléontologie*, **27**, 41-87.
- Comte, P. 1959. Recherches sur les terrains anciens de la Cordillère Cantabrique. *Memorias del Instituto Geológico y Minero de España*, **60**, 1-440.
- Coo, J. C. de 1974. Lithostratigraphy of the Devonian Santa Lucía Limestones in Leon, Spain. *Doctoral Thesis Leiden*, 87 pp.
- Crickmay, C. H. 1968. Discoveries in the Devonian of western Canada. *Imperial Oil Ltd. Calgary*, 1-13.
- Dahmer, G. 1931. Fauna der belgischen "Quartzophyllades de Longlier" in Siegener Rauhflaserschichten auf Blatt Neuwied. *Jahrbuch der Preussischen Geologischen Landesanstalt*, **52**, 86-111.
- Dahmer, G. 1934. Die Fauna der Seifener Schichten (Siegenstufe). *Abhandlungen Preuss.Geol.Land, N.E.*, **147**, 1-91.
- Davidson, T. 1882. A Monograph of the British fossil Brachiopoda, Devonian and Silurian Supplements. *Palaeontographical Society, Monograph*, **5** (1), 1-134.
- Defrance, M. J. L. 1828 (1827). Térébratules fossiles. En: *Dictionnaire des Sciences Naturelles* (ed: G. Cuvier), **52** (147-167)-**53** (434-435). F. G. Levrault, Strasbourg.
- Delepine, G. 1932. Sur la presence de la faune givetienne en Asturies. *C. R. Somm. Soc.Géol. Fr.*, 204-206.
- Drevermann, F. 1902. Die fauna der Untercoblenschichten von Oberstadtfeld. *Palaeontographica*, **49**, 73-120.
- Drevermann, F. 1904. Die Fauna der Siegener Schichten von Seifen unweit Dierdorf (Westerwald). *Palaeontographica*, **50**, 229-287.
- Drot, J. & Westbroek, P. 1966. *Iberirhynchia santaluciensis*, nouveau rhynchonellacea du Dévonien de Léon (Espagne). *Leidse Geologische Mededelingen*, **38**, 165-172.
- Ebbighausen, V., Becker, R. T., Bockwinkel, J., Aboussalam, Z. S. 2007. Givetian (Middle Devonian) brachiopod-goniatite correlation in the Dra Valley (AntiAtlas, Morocco) and Bergisch Gladbach-Paffrath Syncline (Rhenish Massif, Germany). En: *Devonian Events and Correlations* (R. T. Becker & W. T. Kirchgasser, eds) *Geological Society, London, Special Publications*, **278**, 157-172.
- Ellwood, B. B., García-Alcalde, J. L., El Hassani, A., Hladil, J., Soto, F. M., Truyóls-Massoni, M., Weddige, K. & Koptikova, L. 2006. Stratigraphy of the Middle Devonian boundary: formal definition of the susceptibility magnetostratotype in Germany with comparisons to sections in the Czech Republic, Morocco and Spain. *Tectonophysics*, **418**, 31-49.
- Flood, P. G. 1969. Lower Devonian conodonts from the Lick Hole Limestone, southern New South Wales. *Journal and Proceedings of the Royal Society of New South Wales*, **102**, 5-9.
- Fernández-Martínez, E. (coordinadora), Fernández, L. P., García-Alcalde, J. L., Méndez-Bedia, I. & Soto, F. 2006. El Devónico arrecifal de la Zona Cantábrica. Guía de la Excursión de campo A. XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, *Secretariado de Publicaciones de la Universidad de León*, 1-58.

- Fuchs, A. 1907. Die unterdevonischen Rensselaerien des Rhein-gebietes. *Jahrbuch der Preussischen Geologischen Landensanstalt*, Berlin, 1903, **24**, 43-53.
- García-Alcalde, J. L. 1971. Braquiópodos Devónicos de la Cordillera Cantábrica. 1) Estudio del género *Pradoia* COMTE, 1938 (Brachiopoda, Athyridacea). *Breviora Geologica Asturica*, **15** (4), 49-59.
- García-Alcalde, J. L. 1972. Braquiópodos Devónicos de la Cordillera Cantábrica. 2) Género *Xana* GARCÍA-ALCALDE, n. gen. (Terebratulida, Stringocephalacea). *Breviora Geologica Asturica*, **16** (1), 4-12.
- García-Alcalde, J. L. 1992. El Devónico de Santa María del Mar (Castrillón, Asturias, España). *Revista Española de Paleontología*, **7** (1), 53-79.
- García-Alcalde, J. L. 1995a. L'évolution paléogéographique pré-varisque de la zone Cantabrique septentrionale (Espagne). *Revista Española de Paleontología*, **10** (1), 9-29.
- García-Alcalde, J. L. 1995b. El Devónico. En: *Geología de Asturias* (C. Aramburu & F. Bastida, eds), Ediciones Trea, 51-63.
- García-Alcalde, J. L. 1996. El Devónico del dominio Astur-Leonés en la Zona Cantábrica (N de España). *Revista Española de Paleontología*, nº extra, 58-71.
- García-Alcalde, J. L. 1997. North Gondwanan Emsian events. *Episodes*, **20** (4), 241-246.
- García-Alcalde, J. L. 1999. Terebratulidos (Braquiópodos) del Emsiense superior de Colle (Sabero, León, N de España). *Trabajos de Geología*, Universidad de Oviedo, volumen homenaje a J. Truyóls, **21**, 159-176.
- García-Alcalde, J. L. 2001a. Paleobiogeographical relationships between North Gondwana and South Baltica; The *Ivanothyris hauličeki* fauna (Cantabrian Zone, latest Emsian). *Journal Czech Geological Society*, **46** (3-4), 121-130.
- García-Alcalde, J. L. 2001b. Braquiópodos del Emsiense superior (intervalos faunísticos 11 a 13) del Dominio Astur-Leonés (Cordillera Cantábrica, N España). En: *Los Fósiles y la Paleogeografía* (G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene & B. Azanza, eds.) *Publicaciones Seminario Paleontología Zaragoza*, **5** (2), 545-550.
- García-Alcalde, J. L. 2003a. New data on *Cryptonella truyolsi* GARCÍA-ALCALDE, 1999, cryptonellid (Terebratulidina) of the Cantabrian Mountains (N Spain). *Revista Española de Paleontología*, **18** (2), 185-188.
- García-Alcalde, J. L. 2003b. Terebratulidos singulares del Devónico de la Cordillera Cantábrica (N de España). *Libro Resúmenes XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, Morella, 81-82.
- García-Alcalde, J. L. 2005. Upper Emsian Spinelloidea and Cyrtospiriferoidea (Brachiopoda, Spiriferidina) of the Cantabrian Mountains (N Spain). *Geobios*, **38** (1), 69-97.
- García-Alcalde, J. L. 2008a. El estrato-tipo de *Cerveratoechia carlsi* García-Alcalde, 1988 (Braquiópodo Rinconérido del Lochkovense de la Cordillera Cantábrica, N de España). *Trabajos de Geología*, Universidad de Oviedo, **28**, 25-31.
- García-Alcalde, J. L. 2008b. Terebratulidos (Braquiópodos) del Devónico de la Cordillera Cantábrica (N de España). *Libro Resúmenes XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, 237-238.
- García-Alcalde, J. L. 2008c. Glossinotoechiidae (Braquiópodos Uncinuloideos) del Devónico de la Cordillera Cantábrica (N de España). *Revista Española de Paleontología*, **23** (2), 237-266.
- García-Alcalde, J. L. 2010a. Braquiópodos del Givetense del dominio palentino (N de España). *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza*, **9**, 130-134.
- García-Alcalde, J. L. 2010b. Givetian brachiopod faunas of the Palentian Domain (N Spain). *Revista Española de Paleontología*, **25** (1), 43-69.
- García-Alcalde, J. L. 2010c. Braquiópodos Devónicos de la Cordillera Cantábrica (N de España). 8) *Maisotia* n. gen. (Terebratulido) del Emsiense terminal (Devónico Inferior). *Trabajos de Geología*, Universidad de Oviedo, **30**, 386-394.
- García-Alcalde, J. L. 2010d. Braquiópodos Devónicos de la Cordillera Cantábrica (N de España). 10) *Argovejia* n. gen. (Retzioidea) del Emsiense superior (Devónico inferior). *Trabajos de Geología*, Universidad de Oviedo, **30**, 452-459.
- García-Alcalde, J. L. 2011a. Los primeros terebratulidos (Braquiópodos) del Devónico de la Cordillera Cantábrica (N de España). *Trabajos de Geología*, Universidad de Oviedo, **31**, 26-47.
- García-Alcalde, J. L. 2011b. Meristeloideos del Devónico Inferior de la Cordillera Cantábrica (N de España). *Revista Española de Paleontología*, **26** (2), 69-100.
- García-Alcalde, J.L. & Álvarez, F. 1976. Precisiones taxonómicas sobre algunas especies de braquiópodos de la colección Verneuill. *Trabajos de Geología*, Universidad de Oviedo, **8**, 31-57.
- García-Alcalde, J. L. & Truyols-Massoni, M. 1994. Lower/Upper Emsian versus Zlichovian/Dalejan (Lower Devonian) boundary. *Newsletter in Stratigraphy*, **30**, 83-89.
- García-Alcalde, J. L., Arbizu, M., García López, S., Leyva, F., Montesinos, R., Soto, F. & Truyols-Massoni, M. 1990a. Devonian stage boundaries (Lochkovian/Pragian, Pragian/Emsian, and Eifelian/Givetian) in the Cantabrian region (NW Spain). *Neues Jahrbuch Geologie Paläontologie Abhandlungen*, **180** (2), 177-207.
- García-Alcalde, J. L., Arbizu, M. A., García-López, S. & Méndez-Bedia, I. (eds), 1979. Guidebook Field Trip Meeting International Subcommission Devonian Stratigraphy Spain 1979. *Servicio Publicaciones Universidad Oviedo*, 1-41.

- García-Alcalde, J. L. (coordinator), Carls, P., Pardo Alonso, M. V., Sanz López, J., Soto, F., Truyols-Massoni, M. & Valenzuela-Ríos, J. I. 2002. Devonian. En: *The Geology of Spain* (W. Gibbons & T. Moreno, eds), *The Geological Society, London*, 1-649, **cap. 6**, 67-91.
- García-Alcalde, J. L., Montesinos, J. R., Truyols-Massoni, M., García-López, S., Arbizu, M. A. & Soto, F. 1988. El Silúrico y el Devónico del Dominio Palentino (NO de España). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, **1** (1-2), 7-13.
- García-Alcalde, J. L., Montesinos, R., Truyols Massoni, M., García López, S., Arbizu, M. A. & Soto, F. 1990b. The Palentine Domain (Palentian Zone). En: *Pre-Mesozoic geology of Iberia* (R.D. Dallmeyer & E. Martínez-García, eds.), *Springer-Verlag*, 20-23.
- García-López, S., Jahnke, H. & Sáenz-López, J. 2002a. Uppermost Pridoli to Upper Emsian stratigraphy of the Alto Carrion Unit, Palentine Domain (Northwest Spain). *Cuadernos del Museo Geominero*, **1**, 229-256.
- García-López, S. & Sáenz-López, J. 2002b. Devonian to Lower Carboniferous conodont biostratigraphy of the Bernesga valley section (Cantabrian Zone, NW Spain). En: *Palaeozoic Conodonts from Northern Spain* (Eds. S. García-López & F. Bastida), 8 International Conodont Symposium., ECOS VIII, *Cuadernos del Museo Geominero*, **1**, 163-205.
- García-López, S., Sanz-López, J. with contributions by Sarmiento, G. N. 2002c. The Palaeozoic succession and conodont biostratigraphy of the section between Cape Peñas and Cape Torres (Cantabrian coast, NW Spain). *Cuadernos del Museo Geominero*, **1**, 125-161.
- Godefroid, J. 1965. Contribution à l'étude des corrélations du Couvinien dans l'Ardenne et l'Eifel. *Annales de la Société Géologique de Belgique*, **88**, 73-92.
- Gratsianova, R. T. 1967. Brakhiopody i stratigrafiya Nichnego Devona Gornogo Altaya. *Izdatelstvo "Nauka" Akademiya Nauk SSSR, Sibirskoe otdelenie. Instituti Geologii i Geofiziki*, 1-160.
- Hall, J. 1857. Descriptions of Palaeozoic fossils chiefly from those constituting the third volume of the Palaeontology of New-York. *Tenth Annual Report of the Regents of the University of the State of New York on the condition of the State Cabinet of Natural History*, Albany, 39-186.
- Hall, J. 1859. Observations on genera of Brachiopoda. *New York State Cabinet of Natural History, Annual Report*, **12**, 8-110.
- Hall, J. 1860. Contributions to palaeontology. *New York State Cabinet of Natural History, Annual Report*, **13**, 55-125.
- Hall, J. 1861. Descriptions of new species of fossils from the Upper Helderberg, Hamilton, and Chemung groups. *New York State Cabinet of Natural History, Annual Report*, **14**, 99-109.
- Harper, C. W. 1973. Brachiopods of the Arisaig Group (Silurian-Lower Devonian) of Nova Scotia. *Bulletin of the Geological Survey of Canada*, **215**, 1-163.
- Havlíček, V. 1956. (en checo, con resumen en inglés) Rameonozci vápencú branických a hlubocepských z nejbližsiho prazského okolí. (Los Braquiópodos de las calizas de Branik y Hlubocepy en las proximidades de Praga). *Sborník Ústředního Ústavu Geologického*, **22**, 535-665 (1-49).
- Havlíček, V. 1984. Diagnoses of new brachiopod genera and species. Part 1. En: Pařízek, A., Klein, L & Röhlich, P. (eds.), *Explanatory Booklet, Geological Map of Libya, 1/250 000 (NG 33-I), Sheet Idri. Industrial Research Centre, Tripoli, Libya*, 57-59.
- Havlíček, V. & Röhlich, P. 1987. Devonian and Carboniferous brachiopods from northern flank of Murzuk Basin (Libya). *Sborník geologických věd, Paleontologie*, **28**, 117-177.
- Holzappel, E. 1895. Das Obere Mitteldevon (Schichten mit *Stringocephalus burtini* und *Maeneceras terebratum*) im Rheinischen Gebirge. *Königlich Preussischen geol. Landesanstalt, Abhandlungen, N.F.*, **16**, 1-45.
- Isaacson, P. 1974. First South American occurrence of *Globithyris*: its ecological and age significance in the Malvinokarfic Realm. *Journal of Paleontology*, **48** (4), 778-784.
- Isaacson, P. 1977. Devonian stratigraphy and brachiopod paleontology of Bolivia. Part B: Spiriferida and Terebratulida. *Palaeontographica, A*, **156** (4-6), 168-217.
- Isaacson, P. E. 1993. Devonian Brachiopoda of Bolivia. En: Suárez-Soruco, R. (ed.): *Fósiles y facies de Bolivia*, vol. II. Invertebrados y paleobotánica. *Revista Técnica de YPF*, **13-14** (14), 5-33.
- Jahnke, H. 1971. Fauna und Alter der Erbslochgrauwacke (Brachiopoden und Trilobiten, Unter-Devon, Rheinisches Schiefergebirge und Harz). *Göttinger Arbeiten zur Geologie und Paläontologie*, **9**, 1-105.
- Jin, J. & Chatterton, B. D. E. 1996. *Microbilobata*, a new genus of earliest terebratulid brachiopod from the Lower Silurian of northwestern Canada: implications for the origin of higher taxa. *Historical Biology*, **11**, 43-56.
- Jin, Y. G. & Lee, D. E. 2006. Cryptonelloidea. En: *Treatise on Invertebrate Paleontology* (R.L. Kaesler, ed.), *The Geological Society of America*, **5**, 2019-2028.
- Johnson, J. G. 1974. Middle Givetian brachiopods from the *Leiorhynchus castanea* Zone of Nevada. *Geologica et Palaeontologica*, **8**, 49-96.
- Johnson, J. G. 1975. Asian stringocephaloid brachiopod genera *Omolonia* and *Paracrothyris* in the Middle Devonian of Western North America. *Journal Paleontology*, **49**, 979-983.

- Jux, U. 1981. Zur Stratigraphischen Verbreitung Bergischer Globithyridinen. *Sonderveröffentlichung Geologisches Institut Universität, Köln*, **41**, 93-107.
- Kegel, W. 1913. Der Taunusquarzit von Katzenelnbogen. *Königliche Preussische geologische Landesanstalt*, **76**, 1-162.
- King, W. 1850. A monograph of the Permian fossils of England. *Palaeontographical Society Monograph*, **3** (1), 1-258.
- Kisselev, G. N., Savistski, Y. V. & Modzalevskaya, T. L. 1996. Atlas of Silurian and Devonian non-ammonoid cephalopods and brachiopods from the eastern part of Turkestan Ridge. *Izdatel'stvo St. Petersburgskogo Universiteta*, 108 pp.
- Kozłowski, R. 1929. Les brachiopodes gothlandiens de la Pologne polonaise. *Palaeontologia Polonica*, **1**, 1-254.
- Krans, T. F., Guit, F. A. & Ofwegen, L. P. 1982. Facies patterns in the Lower Devonian carbonates of the Lebanza Formation (Cantabrian Mountains, province of Palencia, NW Spain). *En: J. Kullmann, R. Schonenberg & J. Wiedmann (eds.), Subsidenz-entwicklung im Kantabrischen Variszikum und an passiven kontinentalrändern der Kreide. Teil 1. Variszikum. Neues Jahrbuch Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **163**(2), 192-211.
- Kusters, A. 1988. Die Brachiopoden des Mittel-Siegenium von Haberscheid (Rheinisches Schiefergebirge). *Diplomarbeit Braunschweig*, 1-88.
- Lauterborn, R. 1895. Protozoen-Studien. II. *Paulinella chromatophora* nov. gen. nov. spec, ein beschalter Rhizopode des Süßwasser mit blaugrünen chromatophorenartiger Einschlüssen. *Zeitschrift für wissenschaftlichen Zoologie*, **59**, 534-544.
- Lee, D. E. & MacKinnon, D. I. 2006. Introduction. *En: Treatise on Invertebrate Paleontology. Terebratulida* (R. L. Kaesler, ed.), *The Geological Society of America*, **5**, 1965-1973.
- Lenz, A. C. & Johnson, J. G. 1985. Brachiopods of the Garra Formation (Lower Devonian), Wellington Area, New South Wales, Australia: Rhynchonellida, Spiriferida, Terebratulida. *Palaeontographica*, **A**, **188** (4-6), 71-104.
- Lottmann, J. 1990a. Die *pumilio*-Events (Mittel-Devon). *Göttinger Arbeiten zur Geologie und Paläontologie*, **44**, 1-98.
- Lottmann, J. 1990b. The Middle Givetian *Pumilio*-events a tool for high time resolution and event-stratigraphical correlation. *En: Extinction events in Earth History*, E.G.Kauffman & O.H.Walliser (eds.), *Lecture Notes in Earth Sciences*, **30**, 145-149.
- Llopis-Lladó, N. 1958. Las bases estratigráficas del Devónico de Asturias. *Breviora Geologica Asturica*, **2** (1-2), 13-21.
- Llopis-Lladó, N. & Valdés-Leal, J. 1961. Sobre la extensión de la biozona de Stringocefálicos en Asturias. *Breviora Geologica Asturica*, **5** (1-2), 17-34.
- Maillieux, E. 1910. Note sur la faune des roches rouges de Winenne. *Bulletin de la Société Belge de Géologie*, **24** (fide Maillieux, 1932).
- Maillieux, E. 1925. Étude du Dévonien du bord sud du bassin de Dinant. *Bulletin Société Géologique et Minéralogique de Bretagne*, **6** (fide Maillieux, 1932).
- Maillieux, E. 1932. La faune de l'assise de Winenne (Emsien moyen) sur les bordures meridionale et orientale du bassin de Dinant. *Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, **52**, 1-102.
- Maillieux, E. 1941. Les brachiopodes de l'Emsien de l'Ardenne. *Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, **96**, 1-74.
- Maurer, 1879. Ueber eine neue *Meganteris* Art aus dem rheinischen Unterdevon. *Zeitschrift Deutsch. Geol. Gesell*, **31**, 641.
- McKellar, R. G. 1966. Additional brachiopods and bivalves from the Etonvale Formation, Adavale Basin, Queensland. *Queensland Geological Survey*, **332**, 11-17.
- Méndez-Bedia, I. 1976. Biofacies y litofacies de la Formación Moniello-Santa Lucía (Devónico de la Cordillera Cantábrica, NW de España). *Trabajos de Geología*, Universidad de Oviedo, **9**, 1-93.
- Mergl, M. 1985. *Cryptonella* (Brachiopoda, Cryptonellacea) in the Lower Devonian of the Prague Basin (Central Bohemia). *Vestník Ústředního ústavu geologického*, **60** (6), 355-360.
- Mergl, M. 1988. *Meganteris* (Terebratulida, Brachiopoda) from the Lower Devonian. *Vestník Ústředního ústavu geologického*, **63** (2), 101-108.
- Mergl, M. & Massa, D. 1992. Devonian and Lower Carboniferous brachiopods and bivalves from western Libya. *Biostratigraphie du Paléozoïque*, **12**, 1-115.
- Mergl, M. & Massa, D. 2004. Devonian brachiopods of the Tamesna Basin (Central Sahara; Algeria and North Niger). Part 1. *Sborník Národního muzea, ser. B, Přírodní vědy*, **60**, 3-4, 61-112.
- Modzalevskaya, T. L. 2007. The earliest Terebratulids. *Palaeontology*, **50** (4), 869-882.
- Nikiforova, O. I., Modzalevskaya, T. L. & Bassett, M. G. 1985. Review of the Upper Silurian and Lower Devonian articulate brachiopods of Podolia. *Special Papers in Palaeontology*, **34**, 1-66.
- Oehlert, D. 1877. Sur les fossiles dévoniens du Département de la Mayenne. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **5** (3), 578-603.
- Oehlert, D. 1885. Description de deux centronelles du Dévonien inférieur de l'Ouest de la France. *Bulletin de la Société d'Études Scientifiques d'Angers*, **14**, 24-28.



- Oehlert, D. 1887. Étude sur quelques fossiles dévoniens de l'ouest de la France. *Annales Sciences Géologiques*, **19** (1), art. 1, 1-80.
- Oehlert, D. & P. 1897. Fossiles dévoniens de Santa Lucia (Espagne) (Première partie). *Bulletin de la Société Géologique de France*, **24** (3), 814-875.
- Orbigny, A. d' 1850. Mémoire sur les Brachiopodes. II. Classification des Brachiopodes. *Annales des Sciences Naturelles de Zoologie*, (series 3) **13**, 295-353.
- Özdikmen, H. 2008. Nomenclatural changes for eight genus group names in Brachiopoda. *Munis Entomology & Zoology*, **3** (1), 345-354.
- Pardo Alonso, M. V. 1997. Geología del Devónico Meridional de la Zona Centroibérica. Tesis Doctoral de la Universidad de Oviedo, 472 pp. (impublished)
- Pardo Alonso, M. V. 1999. El límite inferior de la laguna estratigráfica intra-devónica en Herrera del Duque (Zona Centroibérica). *Trabajos de Geología*, Universidad de Oviedo, **21**, 253-263.
- Phillips, J. 1841. Figures and descriptions of the Palaeozoic fossils of Cornwall, Devon, and West Somerset. *Geological Survey of Great Britain, Memoirs*, **1**, 1-231.
- Prado, C. de & Verneuil, E. de 1850. Note géologique sur les terrains de Sabero et de ses environs dans les montagnes de Léon (Espagne) (C. de Prado), suivie d'une description des fossiles de ces terrains (E. de Verneuil). *Bulletin de la Société Géologique de France*, **7** (2), 137-186.
- Radig, F. 1962. Zur Stratigraphie des Devons in Asturien (Nordspanien). *Geologische Rundschau*, **51** (1), 249-267.
- Raymond, P. E. 1923. New fossils from the Chapman sandstone. *Boston Society of Natural History, Proceedings*, **36** (7), 467-472.
- Renaud, A. 1942. Le Dévonien du Synclinorium Médian Brest-Laval. *Mémoires de la Société Géologique et Minéralogique de Bretagne*, **7** (1-2) Stratigraphie: pp. 1-184; Paléontologie: pp. 1-439.
- Sandberger, F. 1889. Ueber die Entwicklung der unteren Abtheilung des devonischen Systems in Nassau. *Jahrbuch des Nassauischen Vereins für Naturkunde*, **42** (fide Maillieux, 1932).
- Sartenaer, P. 2005. New middle and late Emsian, and early Eifelian rhynchonellide (brachiopod) genera of the family Nucinulidae SARTENAER, 2004. *Bulletin de l'Institut royal des sciences naturelles de Belgique*, **75**, 25-52.
- Savage, N.M. 1971. Brachiopods from the Lower Devonian Mandagery Park Formation, New South Wales. *Palaeontology*, **14** (3), 387-422.
- Schemm-Gregory, M. 2008. A new terebratulid brachiopod species from the Siegenian (middle Lower Devonian) of the Dra Valley, Morocco. *Palaeontology*, **51** (4), 793-806.
- Schemm-Gregory, M. 2010a. El origen del género *Intermedites* Struve, 1995 (Delthyridoidea, Brachiopoda). En: II Congreso Ibérico de Paleontología, XXVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, A. Santos, E. Mayoral, G. Meléndez, C. Marques da Silva, & M. Cachao (eds.). *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza*, **9**, 295.
- Schemm-Gregory, M. 2010b. *Intermedites* Struve, 1995 (Brachiopoda, Middle Devonian), discovery of a South Chinese immigrant in Europe and North Africa. *Acta Palaeontologica Sinica*, **49** (4), 425-438.
- Schemm-Gregory, M. 2011. A new species of *Neopaulinea* (Brachiopoda, Terebratulida) from the Eastern Iberian Chains, Spain (Lower Devonian). *Bulletin of Geosciences*, **86** (2), 227-240.
- Schemm-Gregory, M. & Jansen, U. 2008. First report of the Middle Devonian stringocephalid genus *Paracrothyris* (Brachiopoda) from North Africa. *Bulletin Geosciences*, **83** (2), 169-173.
- Schmidt, H. 1946. Beiträge zum Richtschnitt Unterdevon/Mitteldevon bei Wetteldorf. 5) Die Terebratulidae des Wetteldorfer Richtschnittes. *Senckenbergiana*, **27** (1/3), 67-75.
- Schnur, J. 1853. Zusammenstellung und Beschreibung sämtlicher im Uebergangsgebirge der Eifel vorkommenden Brachiopoden. *Palaeontographica*, **3**, 169-248.
- Schuchert, C. & LeVene, C. M. 1929. Brachiopoda (Generum et genotyporum index et bibliographia). In: *Fossilium Catalogus, I: Animalia* (Ed. J.F. Pompeckj), (reimpresion de 1971), **42**, 1-140.
- Solle, G. 1976. Obere Unter- und unteres Mitteldevon einer typischen Geosynklinal-Folge im südlichen Rheinischen Schiefergebirge. Die Olkenbacher Mulde. *Geologische Abhandlungen Hessen*, **74**, 1-264.
- Soto, F. M. & Schröder, S. 2005. Lower Devonian rugose coral evolution in the Cantabrian Mountains (NW Spain) and its relation with events. *Schriftenreihe der Erdwissenschaftlichen Kommissionen (Austrian Academy of Sciences)*, **48** (4), 547-558.
- Sougy, J. 1964. Les formations paléozoïques du Zemmour noir (Mauritanie septentrionale). Étude stratigraphique, pétrographique et paléontologique. *Université de Dakar, Annales de la Faculté des Sciences*, **15** (12), 1-695.
- Stehli, F. 1965. Paleozoic Terebratulida. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Ed.: R.C. Moore). *The Geological Society of America*, **2**, H, 730-762.
- Struve, W. 1965. Beiträge zur kenntnis devonischer brachiopoden, 14): Über *Geranocephalus* (*Stringominus*) s.subg. und verwandte. *Senckenbergiana lethaea* **46** (4/6), 459-472.

- Struve, W. 1982a. The Eifelian within the Devonian frame, history, boundaries, definitions. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **55**, 401-432.
- Struve, W. 1982b. Schaltier-Faunen aus dem Devon des Schwarzbach-Tales bei Ratingen, Rheinland. *Senckenbergiana Lethaea*, **63**, 183-283.
- Struve, W. 1990. Paläozoologie III. *En: W. Ziegler, Bericht des Direktors (für das Jahr 1989)*, *Natur und Museum*, **120** (11), 370-371.
- Struve, W. 1992. Neues zur Stratigraphie und Fauna des rheotypen Mittel-Devon. *Senckenbergiana lethaea*, **71** (5/6), 503-624.
- Suess, E. 1855. Über *Meganteris*, eine neue Gattung von Terebratuliden. *Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Sitzungsbericht*, **18**, 51-64.
- Sun, Y. L. & Boucot, A. J. 1999. Ontogeny of *Stringocephalus gubiensis* and the origin of *Stringocephalus*. *Journal Paleontology*, **73** (5), 860-871.
- Talent J. A., Gratsianova, R. T. & Yolkin, E. A. 2001. Latest Silurian (Pridoli) to middle Devonian (Givetian) of the Asio-Australia hemisphere: rationalization of brachiopod taxa and faunal lists; stratigraphic correlation chart. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **236**, 1-221.
- Thomson, J. A. 1926. A revision of the subfamilies of the Terebratulidae (Brachiopoda). *Annals and Magazine of Natural History*, series 9, **18** (107), 523-530.
- Torley, K. 1934. Die Brachiopoden des Massenkalkes der oberen Givet Stufe, von Bilveringsen bei Iserlohn. *Abhandl. Senckenberg. Naturf. Ges.*, **43**, 67-148.
- Truyols, J., Arbizu, M. A., García Alcalde, J. L., García López, S., Méndez Bedia, I., Soto, F. & Truyols Massoni, M. 1990. The Asturian-Leonese Domain (Cantabrian Zone). *En: Pre-Mesozoic geology of Iberia* (R.D. Dallmeyer & E. Martínez-García, eds), *Springer-Verlag*, 10-19.
- Truyols-Massoni, M. & García-Alcalde, J. L. 1994. Faune rhéno-bohémienne (Dacryconarides, Brachiopodes) à la limite Emsien Inférieur/Supérieur au Cabo La Vela (Asturies, Espagne). *Geobios*, **27** (2), 221-241.
- Verneuil, E. de 1851. Tableau des fossils du terrain dévonien du département de la Sarthe. *Bulletin de la Société géologique de France*, **7** (2), 778-785.
- Verneuil, E. de & Archiac, A. d' 1845. Note sur les fossiles du terrain paléozoïque des Asturies. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **2** (2), 458-480.
- Waagen, W. H. 1883. Salt Range Fossils. I. *Productus* Limestone Fossils. *Geological Survey of India, Memoirs, Palaeontologia Indica*, series **13**, **4**, 391-546.
- Wagner, R. 1971. Carboniferous nappe structures in north-eastern Palencia (Spain). *En: The Carboniferous of northwest Spain, part II. Trabajos de Geologia, Universidad de Oviedo*, **4** (2), 431-459.
- Wallace, P. 1972. Populations and paleoenvironments in the Devonian of the Cantabrian Cordillera, North Spain. *24<sup>th</sup> International Geological Congress*, **7**, 121-129.
- Walther, K. 1903. Das Unterdevon zwischen Marburg und Herborn (Nassau). *Neues Jahrbuch für Mineralogie etc.*, **17** (*vide* Maillieux 1932).
- Wang, Y. & Rong, J. Y. 1986. (En chino con resumen en inglés) Yukiangian (Early Emsian, Devonian) brachiopods of the Nanning-Liujing District, Central Guangxi, southern China. *Palaeontologia Sinica*, **172**, n.s. B, (22), 1-232 (en chino), 233-264 (en inglés).
- Wang, Y., Yu, C. M. & Wu, Q. 1974. (en chino) Avances en la biostratigrafía de China Meridional. *Memorias del Instituto de Geología y Paleontología de Nanjing, Academia Sinica*, **6**, 1-71 (en chino).
- Whidborne, G. F. 1893. A monograph of the Devonian fauna of the South of England. 2. The fauna of the limestones of Lummaton, Wolborough, Chircombe Bridge, and Chudleigh, **2** (3), *Palaeontographical Society*, London, pp. 89-160.
- Xu, H. K. & Yao, Z. G. 1986. The Lower Devonian and its brachiopods from Lingshan, Guangxi. *Acta Palaeontologica Sinica*, **25**, 169-179.
- Yang, D. L. 1983. (En chino con breve resumen en inglés) Late Middle Devonian terebratulids of Xiangzhou, Guangxi. *Bulletin Yichang Institute Geology Mineral Resources, Chinese Academy Geological Sciences*, **7**, 27-40.
- Ziegler, W. & Klapper, G. 1985. Stages of the Devonian System. *Episodes*, **8** (2), 104-109.