

Prodúctidos Productidina y Strophalosiidina (Braquiópodos Articulados) del Devónico de la Cordillera Cantábrica (N de España)

J. L. GARCÍA-ALCALDE

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

Resumen: Los Productida (Subórdenes Strophalosiidina y Productidina, con exclusión de los Chonetidina) se cuentan entre los braquiópodos peor conocidos del Devónico de la Cordillera Cantábrica y, por ende, de Europa occidental. Los autores utilizaron habitualmente el nombre comprensivo de *Productella subaculeata* para todos los fósiles del grupo, de manera que se necesitan descripciones y figuras completas y cuidadosas. Las razones de esta situación son, entre otras: 1) La gran plasticidad morfológica de los Strophalosiidina y Productidina que dificulta mucho la discriminación taxonómica a todos los niveles. 2) La relativa escasez de fósiles devónicos del orden respecto a su creciente abundancia en tiempos posteriores. 3) La asociación con faunas abundantes de espiriféridos, rinconélidos y terebratulidos más útiles, en apariencia, que los prodúctidos para labores de datación, paleogeografía y paleoecología. 4) La morfología de la concha. El perfil cóncavo-convexo y la presencia frecuente de mecanismos articularios en las formas devónicas limita mucho la producción de valvas desarticuladas que permitan el estudio de los caracteres internos. 5) La ecología. Las conchas de los prodúctidos devónicos están casi siempre ligadas a objetos del fondo, cementadas por parte de la valva ventral y por los extremos de las espinas, lo que impide que se desgajen con facilidad de la roca encajante y la obtención de fósiles completos bien conservados. Este trabajo pretende mejorar la situación mediante la descripción detallada, figuración y análisis de la forma de vida de diez nuevos taxones y mención de otras cinco formas en nomenclatura abierta. La especie más antigua conocida es *Poloniproductus ? alejensis* n. sp. del Givetiense inferior. Esta especie y la especie tipo de *Poloniproductus*, *P. varians*, presentan características primitivas en el área cardinal, ornamentación e interior dorsal que sugieren su pertenencia al Suborden Strophalosiidina. Se describen otras dos formas relacionadas con la anterior, *Devonalosia ?* sp, del Givetiense y *Eostrophalosia villae* n. sp, del Givetiense superior-Frasniense inferior. La Subfamilia Rhytialosiinae está ampliamente representada en la región. Se describen *Albertosia* n. gen. (con su especie-tipo, *A. lamellosa* n. sp, del Givetiense inferior y medio) y *Pulgaralosia* n. gen, con su especie-tipo *P. cantabrica* n. sp, del Givetiense superior-Frasniense inferior y *P. fariasi* n. sp, del Frasniense inferior. *Rhytialosia*, un género estrechamente relacionado con *Albertosia*, está representado en la región por una forma dudosa, *R. cf. productoides* y por *R. aguasaliensis* n. sp, del Frasniense superior o Famenienense. *Pulgaralosia* n. gen. se caracteriza por una ornamentación de arrugas concéntricas que se desarrolló ampliamente más tarde en formas famenienenses de la misma subfamilia, como *Steinbagella. Kablella ?* sp. del Famenienense superior es un representante dudoso de la Subfamilia Araklosiinae. En la región se conocen también taxones de las tres principales líneas de desarrollo de los Productidina: Linoproductoidea, Productoidea y Echinoconchoidea. El linoproductoideo *Devonoproductus leonensis* n. sp, del Givetiense-Frasniense es una especie muy prolífica. *Mesoplica ? vadiniensis* n. sp, del Frasniense superior o Famenienense y *M. villasi* n. sp. son nuevas formas productoideas del Devónico superior. La presencia de *Productella subaculeata*, la especie más citada en el Devónico de la Cordillera Cantábrica, es muy dudosa. Otro posible productoideo, *Nigerinoplica ?* sp, del Famenienense superior se comenta brevemente. Por último, se describe el echinoconchoideo *Praewaagenoconcha pardoii* n. sp, del Frasniense superior o

Fameniense. Algunos de los nuevos taxones proceden de la Caliza de Crémenes (parte alta de la Formación Nocedo y del Miembro Millar), en el valle del Esla (León). A pesar de la abundancia y gran diversidad de la fauna que encierra, la edad de la Caliza de Crémenes es dudosa. La mayor parte de las formas citadas con anterioridad corresponden al Frasnense superior, pero algunos braquiópodos como el rinconélido *Ptychomaletoechia* cf. *gonthieri* y el espiriférido *Cyrtiopsis* cf. *senceliae*, son, más bien, del Fameniense inferior. Las faunas de productidos, por su parte, arrojan más sombras que luz en la datación porque mientras *Rhytialosia agusalensis* n. sp. pertenece a un género Frasnense, *Mesoplica* ? *vadiniensis* n. sp. y *Praewaagenoconcha pardoï* n. sp. son de géneros del Fameniense, incluso del Fameniense superior.

Palabras clave: Strophalosiidina, Productidina, Devónico, Cordillera Cantábrica, N de España.

Abstract: Productida (Productidina and Strophalosiidina, excluding Chonetidina) are probably among the less known articulate brachiopods in the Devonian of the Cantabrian Mountains and likewise of all Western Europe. Authors have longtime used catch-all names as *Productella subaculeata* for every productid findings and careful descriptions and figurations are indeed needed. Reasons for this unsatisfactory situation are, among others: 1) The large morphologic plasticity of Productidina and Strophalosiidina that greatly hinders taxonomic discrimination. 2) The relative dearth of Devonian fossils regarding its growing importance in later times. 3) The co-occurrence with abundant spiriferid, rhynchonellid, and terebratulid faunas, more suited in appearance to deal with problems of dating, paleogeography, and paleoecology. 4) The shell morphology. The concave-convex profile and usual development of hinge articulatory devices in Devonian forms hinders the production of fossil disarticulate valves allowing the study of internal characters. 5) Ecology. Productid shells are usually attached by cementation to foreign objects both for part of the ventral valve and for the spine tips. This life habit prevents the easy broken away from the supporting rock and fossil cleaning to get entire specimens. This paper intends to take up the matter through the description, figuration and life habit analysis of ten new taxa, and mention in open nomenclature of another five forms. The oldest known species is *Poloniproductus* ? *alejensis* n. sp. from the lower Givetian. This species and the type species of *Poloniproductus*, *P. varians*, show primitive morphological features in the cardinal area, ornamentation and dorsal interior that suggest they belong to the Strophalosiidina. Other two related forms, *Devonalosia* ? sp. *A*, from the middle Givetian, and *Eostrophalosia villae* n. sp. from the upper Givetian to Lower Frasnian are described. The Subfamily Rhytialosiinae is largely represented in the region. *Albertosia* n. gen. (type-species *A. lamellosa* n. sp. from the lower and middle Givetian), and *Pulgaralosia* n. gen. with its type-species *P. cantabrica* n. sp. from the upper Givetian to Lower Frasnian, and *P. fariasi* n. sp. from the lower Frasnian are described. *Rhytialosia*, a genus closely related to *Albertosia*, is represented also in the region both by a doubtful form, *R.* cf. *productoides*, and by *R. agusalensis* n. sp. from the uppermost Frasnian or Famennian. *Pulgaralosia* n. gen. is characterized by a strong concentric ornamentation that developed largely in later Famennian rhytialosiine genera as *Steinhagella* and others. *Kablella* ? sp. from the upper Famennian is a doubtful Cantabrian representative of the Subfamily Araksalosiinae. Taxa of the three main Productidina lineages, i.e. the Linoproductoidea, the Productoidea, and the Echinoconchoidea occur in the Devonian of the Cantabrian Mountains. The linoproductoid *Devonoproductus leonensis* n. sp., from the Givetian to Frasnian is a very prolific species. Productoids as *Mesoplica* ? *vadiniensis* n. sp. and *M. villasi* n. sp. are new taxa from the uppermost Frasnian to Famennian. The occurrence of the largely cited *Productella subaculeata* in the Cantabrian Mountains is quite doubtful. Another possible productoid, *Nigerinoplica* ? sp., from the upper Famennian is briefly discussed and figured. Finally, the echinoconchoid *Praewaagenoconcha pardoï* n. sp. occurs at the uppermost Frasnian or Famennian. Several of the new forms described herein occur in the so-called Caliza de Crémenes (uppermost part of the Nocedo Formation, and Millar Member) from the Esla valley (León). Despite their abundant and varied fossil content the age of the Crémenes Limestone is debatable. Most part of the faunas previously cited correspond to the upper Frasnian, but some brachiopod, as the rhynchonellid *Ptychomaletoechia* cf. *gonthieri* and the spiriferid *Cyrtiopsis* cf. *senceliae* would be rather from the lower Famennian. The productid faunas described herein throw more shadows than light in the dating because *Rhytialosia agusalensis* n. sp. belongs to a Frasnian genus but *M.* ? *vadiniensis* n. sp. and *Praewaagenoconcha pardoï* n. sp. correspond to genera that are known until now in the Famennian, even in the Upper Famennian.

Keywords: Strophalosiidina, Productidina, Devonian, Cantabrian Mountains, N Spain.

El más abandonado, peor conocido y, quizás, más complejo grupo de braquiópodos articulados del Devónico cantábrico es el Orden Productida (Subórdenes Productidina y Strophalosiidina, con exclusión de los Chonetidina). Los trabajos clásicos del área ignoraron prácticamente su existencia limitándola, como máximo, a una sola referencia omnicomprendiva: *Productella subaculeata*, probablemente errónea la mayor parte de las veces, sin proporcionar nunca descripciones ni figuras. Y los autores más recientes, incluido el presente autor, aunque añadieron, en ocasiones, nuevos nombres a las listas, tampoco llegaron a describir o figurar ninguno de los taxones citados. Esta situación no es exclusiva del área de estudio y fue advertida también por otros autores para el conjunto de Europa occidental (Racheboeuf, 1983).

Las razones de este largo y profundo olvido son, entre otras:

- 1) La gran plasticidad del grupo que complica mucho la discriminación taxonómica a todos los niveles. Un ejemplo representativo es el de la especie *Productella varians* Biernat, 1966 (especie-tipo de *Poloni-productus* Biernat y Lazarev, 1988), conocida por una población de más de 1000 ejemplares, que muestra hasta tres modelos ornamentales muy diferentes, con transiciones completas entre ellos.
- 2) La escasez relativa de fósiles del grupo en el Devónico hasta el Fameniense, frente a su creciente importancia más tarde, a lo largo del Carbonífero y Pérmico.
- 3) Su poca importancia estratigráfica relativa en sucesiones donde coexisten con faunas abundantes de espiríferidos, rinconélidos y terebratúlidos, de aplicación más directa y eficaz en la resolución de problemas de datación, paleogeográficos y paleoecológicos.
- 4) La ecología de los productidos, organismos habitualmente cementados por parte de la valva ventral y por las espinas o anclados al sustrato por las espinas, lo que implica una fuerte unión con la roca encajante y problemas graves de extracción y limpieza (las formas desgajadas por la erosión, propicias al examen directo de las estructuras espinosas en conexión anatómica, son raras).
- 5) También de carácter ecológico es la ausencia marcada de valvas disociadas que permitan el estudio de

los caracteres internos, debido al perfil cóncavo-convexo de las conchas y frecuente existencia en los representantes devónicos del grupo de mecanismos articulatorios dientes-cavidades glenoideas, con capacidad apertural muy limitada, factor importante en vida para evitar la entrada descontrolada de sedimento en el interior de la concha, pero que dificulta su desarticulación a la muerte de los individuos. De nuevo, la especie *Poloni-productus varians* puede tomarse como paradigma, ya que en la extensísima colección conocida, sólo se hallaron 30 valvas dorsales y 6 ventrales separadas (Biernat, 1966). Y entre el material cantábrico estudiado en este trabajo, que comprende algo más de 800 ejemplares en total, sólo se hallaron 15 valvas dorsales y 7 ventrales separadas.

Por lo antedicho, el grupo fue tradicionalmente considerado “poco apetecible” condenando, con frecuencia, a las colecciones realizadas a una estéril permanencia en cajones olvidados de los centros de investigación.

El presente trabajo intenta paliar la situación, ofreciendo un ensayo general de rescate de las formas cantábricas devónicas del grupo, estudio que se inició hace más de cuarenta años con la tesis del autor pero que nunca llegó a verse materializado (García-Alcalde, 1973, inédito).

Como introducción al tema, conviene decir que los Productidina y Strophalosiidina están representados en el Devónico de la Cordillera Cantábrica (Fig. 1), sólo en las provincias de Asturias y León y no en Palencia, donde son desconocidos por completo, con una sola excepción, la de *Albertosia lamellosa* n. sp. que apareció en las calizas givetienses de Villabellaco (SO de Barruelo de Santullán, Palencia) debajo de las calizas carboníferas de la Fm. Villabellaco (Wagner, 1971). Esta curiosa distribución se debe, sin duda, a los ambientes pelágicos propios de la mayor parte del área palentina a partir del Emsiense (ver más abajo).

El origen del grupo fue muy discutido. Muir-Wood y Cooper (1960), en la monografía quizás más importante del siglo XX, rechazó la idea tradicional de que derivaba de los chonetidos (Chonetida) y lo centró en el género *Leptaenisca*, un estrofomenoideo del Silúrico, con disco ventral cementante, apófisis cardinal bi-

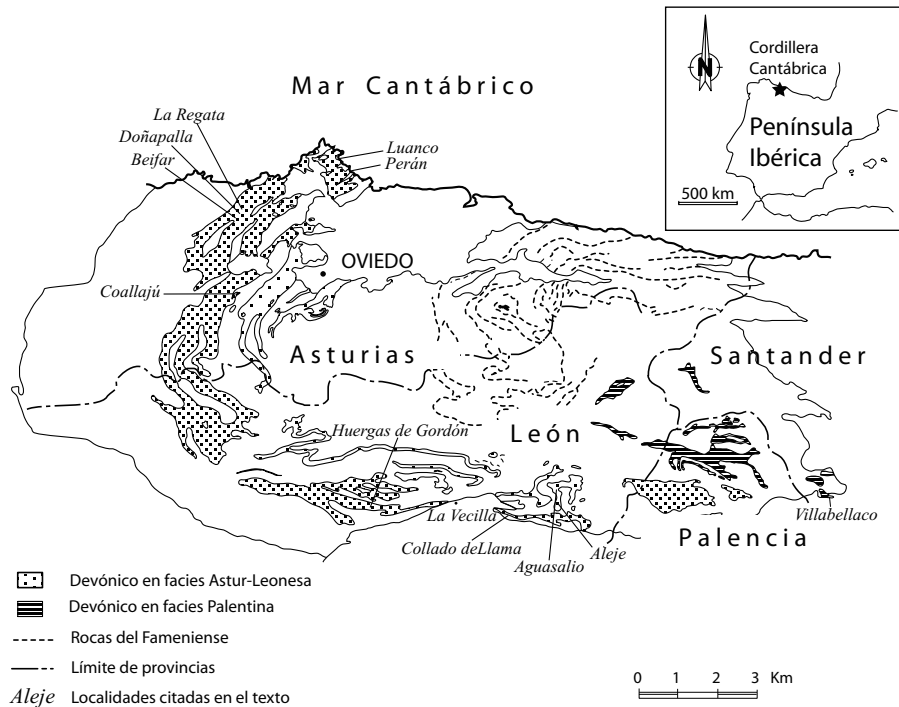


Figura 1. Situación geológica y geográfica general de las localidades citadas en el trabajo en la Cordillera Cantábrica.

lobulada y elevaciones braquiales espirales. Pero la retención de características claramente chonétidas (fina costulación radial, espinas cardinales, pseudodeltidio y quilidio, apófisis cardinal plurilobulada y anderidios) en las formas iniciales de las dos grandes ramas de Productidos: Strophalosiidina (*Ralia*) y Productidina (*Chattertonia*, *Eoproductella*), hizo que se recuperase la idea tradicional del origen a partir de la tercera gran rama, los Chonetidina (Brunton, 1972, Chatterton, 1973, Johnson, 1976, Lazarev, 1989, 1990, Brunton *et al.*, 1995, Brunton y Lazarev, 1997), que es la que finalmente se adoptó en el más reciente *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Brunton *et al.*, 2000).

Los géneros más antiguos conocidos en el mundo son, por el momento: *Eoproductella* Rzhonsnitskaya, 1980, de Tadjikistán y *Ralia* Lazarev, 1987, de Mongolia. El primero, del Praguense-Emsiense, se encuentra en la base de los Linoproductoidea (Familia Monticuliferidae, Subfamilia Eoproductellinae), pero sus relaciones con el género australiano *Chattertonia* Johnson, 1976, del Emsiense superior y con los productoideos, el tronco principal del suborden, no son bien conocidas. Por su parte, *Ralia* ocupa la posición ancestral de los Strophalosiidina, en la Familia Araksalosiidae, Subfamilia Donalosiinae. Ninguno de ambos géneros se conoce en la Cordillera Cantábrica, donde el grupo debuta en

el Givetense inferior con una forma nueva, *Poloniproductus* ? *alejensis* n. sp, de la Formación Huergas, en León. La Subfamilia Rhytialosiinae fue muy prolífica en la Cordillera Cantábrica, donde comprende dos géneros nuevos: *Albertosia* n. gen, representado por su especie-tipo *A. lamellosa* n. sp. del Givetense inferior y medio y *Pulgaralasia* n. gen, con *P. cantabrica* n. sp. como especie-tipo, del Givetense superior al Frasnienense inferior, y *P. fariasi* n. sp. de la parte alta del Frasnienense inferior, de las provincias de Asturias y León, así como el género *Rhytialosia* comprendiendo la especie *Rhytialosia aguasaliensis* n. sp, del techo del Frasnienense o Famenienense, de León y, quizás, *R. productoides* (Fig. 2), del Frasnienense medio y superior. *Albertosia* y *Pulgaralasia*, están comprometidos en las líneas filéticas que condujeron, por una parte, a la aparición de *Rhytialosia* y, por otra, a la de diversos géneros del Famenienense, no hallados hasta ahora en la Cordillera Cantábrica, como *Steinbagella* y *Whidbornella*. El núcleo ancestral de la Familia Araksalosiidae, está representado por la Subfamilia Donalosiinae, a la que pertenecen en el área estudiada, además de *Poloniproductus* ? *alejensis* n. sp, *Devonalosia* ? sp. A, del Givetense medio de Asturias y *Eostrophalasia villae* n.sp, del Givetense terminal al techo del Frasnienense inferior, de Asturias. Por último, la Subfamilia Araksalosiinae, la más

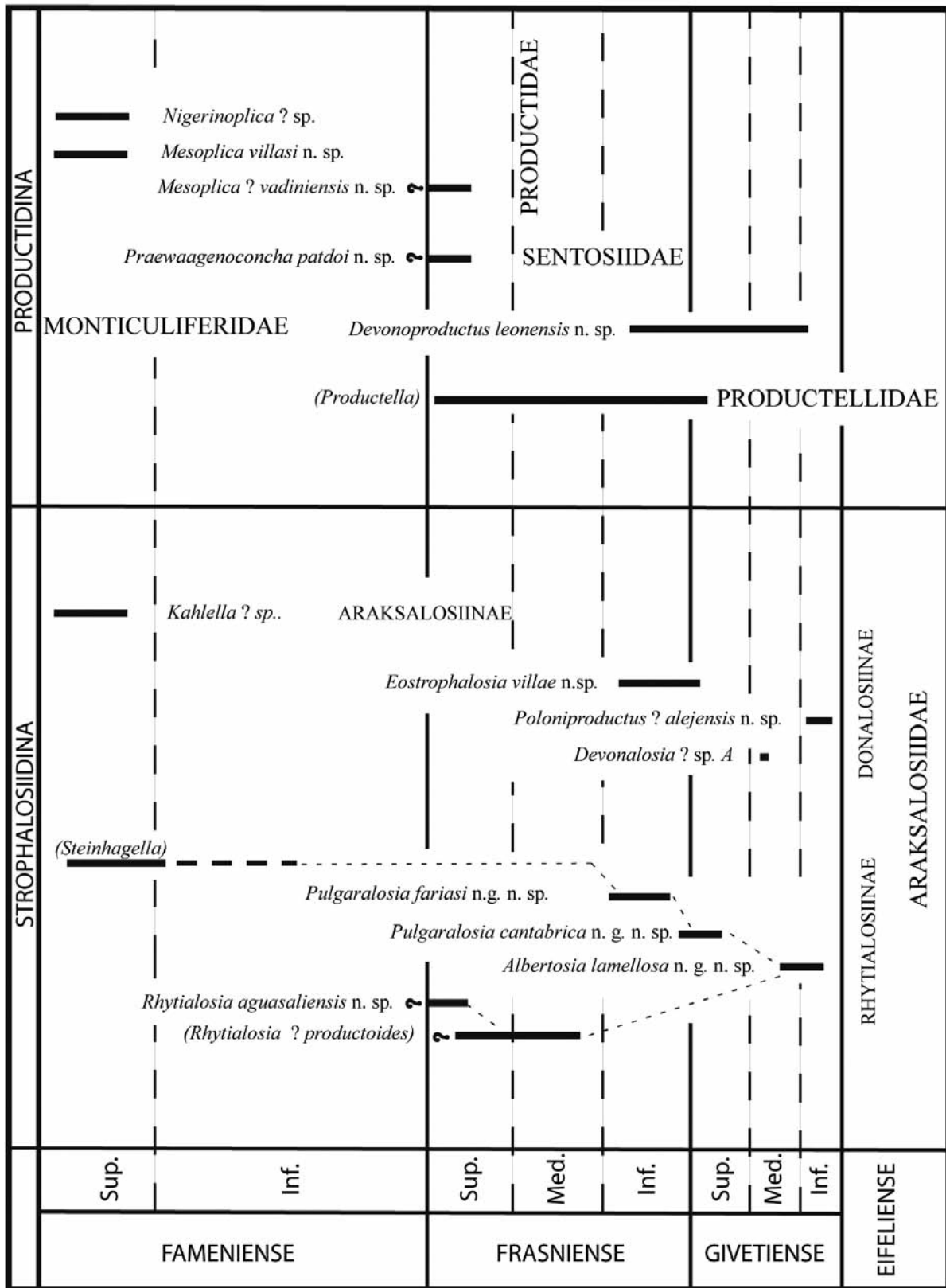


Figura 2. Distribución estratigráfica de las especies citadas en el trabajo y posibles relaciones filogenéticas entre algunas de ellas (trazos discontinuos finos). Entre paréntesis: formas dudosas citadas en el trabajo.

moderna de la Familia, estaría representada por *Kablella* ? sp. del Famenense superior de León (Fig. 2).

Los Productidina, abarcan taxones de sus tres grandes líneas: Linoproductoidea, con *Devonoproductus leonensis* n. sp. del Givetiense medio a la parte alta del Frasnense inferior, de Asturias y León, Productoidea, con *Mesoplica* ? *vadiniensis* n. sp. del Frasnense terminal o Famenense, *M. villasi* n. sp. y *Nigerinoplica* ? sp. del Famenense superior de León y, quizás, *Productella subaculeata* (Murchison, 1840), del Givetiense superior al Frasnense superior; así como Echinoconchoidea, con *Praewaagenoconcha pardoi* n. sp. del Frasnense terminal o Famenense de León (Fig. 2).

El casi total confinamiento de los grupos estudiados en el ámbito facial astur-leonés acredita la influencia de la profundidad de las aguas en su ecología. Parece claro que los Strophalosiidina y Productidina devónicos optaron de manera absoluta por los ambientes de plataforma de poca profundidad, próximos a la costa. Respecto al substrato preferido, sin embargo, el espectro es mucho más amplio. Las asociaciones más características, se encuentran tanto en ambientes “normales”, con aportes detríticos considerables de grano variable (areniscas, limolitas y lutitas), recursos tróficos abundantes y competencia moderada, como en otros con tasa notoria de precipitación química de carbonatos (calizas y margas). De estos últimos, los ambientes arrecifales, donde existió una competencia feroz por los recursos por parte de una amplia gama de animales y plantas, no fueron los más explotados. En cambio, los ecosistemas inter-arrecifales, con pequeñas marañas de briozoos ramificados, ofrecieron protección y soporte para los individuos juveniles de las sucesivas generaciones, sin pérdida de la capacidad de los braquiópodos de competir ventajosamente en la captación de partículas alimenticias en suspensión gracias a su eficaz sistema de bombeo.

El estilo de vida preferido fue el semi-infaunal, con las conchas hundidas en parte en el substrato, estabilizadas por espinas y fijadas, con frecuencia, mediante cementación a otros cuerpos, con la cola (*trail*) sobresaliendo algo para permitir los necesarios intercambios fisiológicos en el fondo. Sin embargo, hay una variedad extensa de sistemas de sujeción y estabilización entre los taxones abordados en este estudio. *Mesoplica* ? *vadi-*

niensis n. sp., *M. villasi* n. sp., *Praewaagenoconcha pardoi* n. sp. y *Nigerinoplica* ? sp, con conchas cóncavoconvexas, larga cola y sin cicatriz de cementación, debieron ser libres en las fases juveniles y establecerse, más tarde, semihundidas en el sedimento. Una fila media de espinas más robustas en la valva ventral, semierectas a erectas, aseguraría la adecuada posición de equilibrio a lo largo del desarrollo. *Devonoproductus leonensis* n. sp., con concha moderadamente cóncavoconvexa, sin cola desarrollada, espinas escasas, gruesas y erectas, dispersas en el cuerpo ventral y a lo largo del margen cardinal y con cicatriz de cementación reducida o inexistente, pudo vivir adherida a otros organismos con exoesqueleto sólido en estadios muy precoces y libre sobre el fondo o, más probablemente semienterrada, el resto de su vida. De manera parecida viviría *Rhytialosia aguasaliensis* n. sp., caracterizada por el desarrollo de una cola corta, escaso número y dispersión de las espinas corporales y una pequeña cicatriz de cementación umbonal. *Poloniproductus* ? *alejensis* n. sp., *Eostrophalosia villae* n. sp., *Albertosia lamellosa* n. gen. n. sp. y las especies de *Pulgaralosisia* n. gen. (*P. cantabrica* n. sp. y *P. fariasi* n. sp), con cicatriz umbonal de cementación, a veces bastante extensa, concha suavemente cóncavoconvexa, sin cola desarrollada, las dos primeras con espinas escasas y dispersas y las tres últimas con espinas más abundantes, pero siempre con cierto número de espinas más potentes en las orejetas y márgenes posteriores, vivirían fijas a otros objetos del fondo quizás durante toda la vida (aunque no hayamos encontramos entre nuestro material ningún ejemplar ligado a soportes externos), con las espinas ventrales, particularmente las de las aurículas y borde cardinal, asegurando una posición estable. La presencia de espinas dorsales en todas ellas, salvo en *P. ? alejensis* n. sp., posiblemente representa un mecanismo disuasorio para la fijación de otros organismos, lo que indicaría que vivirían en la superficie del sedimento. Dichas espinas podrían servir también, eventualmente, para atrapar algo de sedimento con el que enmascarar la presencia del organismo.

Finalmente, *Devonalosia* ? sp, débilmente cóncavoconvexa, sin cola desarrollada, adherido por gran parte de la valva ventral y por largas espinas corporales a la concha de un pentamérico liso, viviría permanentemente unido a su huésped, alejado del sedimento del fondo.

La edad de la Caliza de Crémenes

La Caliza de Crémenes (Westbroek, 1964), es una unidad estratigráfica propia exclusivamente del valle del Esla, constituida por 14 a 20 m de calizas arenosas, boundstone masivas, y calizas arcillosas y bioclásticas (Loevezijn, 1986). Dicha unidad constituye un término transgresivo a techo de una secuencia regresiva siliciclástica “coarsening upward” de la parte alta de la Formación Nocedo (Comte, 1959) y del Miembro Mil-lar (Loevezijn, 1983).

Westbroek (1964) entendía que la Caliza de Crémenes representaba una excepción favorable para localizar la posición de la laguna estratigráfica de la parte alta del Devónico, señalada hasta entonces, sin mayor precisión, entre las sucesiones siliciclásticas de las formaciones Nocedo y Fueyo-Ermita, debido a la pobreza y mal estado de conservación de los fósiles de dichas unidades, mientras que la Caliza de Crémenes albergaba gran variedad de fósiles, numerosos y bien conservados. Sin embargo, el estudio de los rinconélidos, uno de los grupos mejor representados, arrojó resultados ambiguos, por cuanto junto a formas con afinidades frasnienses, o incluso, givetienses (*Camarotoechia boloniensis* y *Cupularostrum cantabricum*), había otras del Famenienense, como *Ptychomaletoechia* cf. *gonthieri*. Krans (*com.pers.* en Westbroek, 1964) encontró la misma anomalía entre los espiriféridos, con formas frasnienses asociadas con otras famenienses, como *Cyrtiopsis* cf. *senceliae*. Raven (1983) valoró la presencia de corales y estromatoporoideos, ostrácodos y braquiópodos Atrypacea abundantes y, en particular, la de *Homoctenus ultimus ultimus*, para considerar la Caliza como del Frasniense más alto, hacia la transición de las biozonas de conodontos *Gigas-Triangularis*. Pero Loevezijn (1986) y Loevezijn *et al.* (1986), con los datos paleontológicos existentes incluyeron la Caliza en las biozonas de conodontos *Palmatolepis triangularis* Inferior y Media (*op. cit.*, Fig. 5) que, en opinión de los autores, pertenecerían aún al Frasniense más alto, pero que en términos actuales corresponden ya al Famenienense inferior. Quizás por ello, más tarde, Loevezijn (1989) rebajó la edad de la Caliza al Frasniense *s.str.* (Biozona de conodontos *Palmatolepis gigas*).

Nuestros propios resultados, basados en el conjunto de la fauna de braquiópodos siguen siendo, por desgracia,

ambiguos. Aparte de los elementos glosados en Loevezijn *et al.* (1986), se han reconocido *Douvillinaria*?, *Cariniferella*, *Aulacella*, *Eoschuchertella*, *Meristina*, *Rigauxia*, *Apousiella*, *Adolfia* y *Neatrypa*, de edad pre-Fameniense, principalmente Frasniense. Pero entre los Productida no Chonetidina, salvo *Rhytialosia aguasaliensis* n. sp, propia de un género del Frasniense, las otras especies identificadas: *Mesoplica* ? *vadiniensis* n. sp. y *Praewaagenoconcha pardoii* n. sp, pertenecen a géneros del Famenienense, incluso del Famenienense superior. Esto nos conduce, de nuevo, a las alternativas expuestas por Westbroek (1964: 252): si la edad de la Caliza de Crémenes fuese Frasniense, varias formas de braquiópodos (al menos, *Cyrtiopsis* cf. *senceliae*, *Ptychomaletoechia* cf. *gonthieri*, y los géneros *Mesoplica* y *Praewaagenoconcha*) aparecerían en la región del Esla antes que en otras partes del mundo; por el contrario, si la edad de la Caliza fuese Famenienense, muchas formas de braquiópodos, corales, estromatoporoideos, trilobites, ostrácodos, tentaculitoideos y conodontos (ver Loevezijn *et al.*, 1986: 607-608), que hasta ahora se consideraban extinguidas en el evento Kellwasser, a comienzos del Famenienense, habrían sobrevivido en la región un considerable lapso temporal en las etapas finales del Devónico. Con los datos disponibles, el desenlace del argumento es desmoralizador, porque no representa avance alguno respecto a las observaciones precedentes: la edad de la unidad discutida, en particular la de su parte baja, donde aparecen las faunas mencionadas, se encontraría entre el Frasniense más alto y el Famenienense, sin mayor precisión, y no existen datos bioestratigráficos fiables para identificar en la región astur-leonesa de la Cordillera Cantábrica los fenómenos asociados al evento Kellwasser y, por ende, el límite Frasniense-Famenienense. Lo único que resulta claro es que la fauna de la llamada facies cr3 (Loevezijn *et al.*, 1986) de la parte baja de la Caliza de Crémenes, en el valle del Esla, ni es pobre ni contiene elementos depauperados (efecto *Liliput*, de Urbanek, 1993), ni registra las extinciones características del Evento Kellwasser en otras partes del mundo al comienzo del Famenienense (Base de la Zona *Triangularis* inferior). Las faunas se empobrecen mucho, en cambio, en los dos tercios superiores de la Caliza de Crémenes (facies cr4 y cr5), donde solo se encuentran fragmentos de fósiles y cambian fuertemente de carácter en la subsiguiente Fm. Fueyo (IF 27 de Garcia-Alcalde, 1996), donde aparecen abundantes restos de vegetales flotados.

Sistemática

En el desarrollo del presente apartado, empleamos la terminología aplicada por Muir-Wood y Cooper (1960), Williams *et al.* (1997, en *Treatise on Invertebrate Paleontology*) y Brunton *et al.* (2000, en *Treatise on Invertebrate Paleontology*).

El material descrito está depositado en las colecciones del Museo de Geología de la Universidad de Oviedo (Asturias, España), bajo las siglas DPO (Departamento de Paleontología de Oviedo).

Orden PRODUCTIDA Sarytcheva y Sokolskaya, 1959
Suborden PRODUCTIDINA Waagen, 1883
Superfamilia PRODUCTOIDEA Gray, 1840
Familia Productellidae Schuchert, 1929
Subfamilia Productellinae Schuchert, 1929

Productella Hall, 1867

Especie-tipo: Productus subaculeatus Murchison, 1840.

Productella cf. *subaculeata* (Murchison, 1840)

? 1874 *Productus subaculeatus* MURCH (= *Leptaena fragaria* = *Strophalosia subaculeata*); Mallada, nº 197.

? 1891 *Productus subaculeatus*, Murch; Mallada, p. 40.

? 1959 *Productella subaculeata*; Comte, Tab. IV, p. 251.

? 1978 *Productella* (?) sp; Bereskin, p. 92.

? 1985 *Productella subaculeata*; García-Alcalde (en Rodríguez Fernández *et al.*), p. 137.

? 1986 *Productella subaculeata*; Loevezijn, p. 28.

? 1996 *Productella subaculeata*; García-Alcalde, Fig. 3.

? 2012 *Productella subaculeata* (Murchison); García-Alcalde, p. 296.

Discusión: En el pasado se incluyeron en esta especie conchas o ejemplares embebidos en matriz calcárea, donde sólo se veía el exterior de la valva ventral, sin arrugas, con lamelas de crecimiento separadas y espinas escasas, de bases gruesas, irregularmente distribuidas, con bases espinales poco desarrolladas. Una limpieza más detenida de varios de esos ejemplares y el hallazgo de nuevos especímenes en los mismos yacimientos, mostró que la mayor

parte de ellos tenían interáreas bien desarrolladas en ambas valvas (no *ginglymus*, cf. Muir-Wood y Cooper, 1960: 6) conseudodeltidio más o menos desarrollado, cicatriz de cementación y espinas en ambas valvas, por lo que se reasignaron a otros taxones, incluso del Suborden Strophalosiidina. A día de hoy, la presencia de la especie nominada en el Devónico de la Cordillera Cantábrica es muy dudosa y el nombre parece haber sido una especie de cajón de sastre que muchos autores anteriores, incluido el presente autor, utilizaron para determinaciones urgentes de productidos. De momento, se mantiene provisionalmente en el taxón un pequeño número de ejemplares del Devónico Medio (Givetiense) y Superior (Frasniense) cuyas características distintivas son escasamente apreciables, salvo la ausencia de arrugas marcadas y presencia de espinas, con bases gruesas, dispersas en la valva ventral.

Familia Productidae Gray, 1840

Subfamilia Leioproductinae Muir-Wood y Cooper, 1960

Tribu Leioproductini Muir-Wood y Cooper, 1960

Mesoplica Reed, 1943

Especie-tipo: Leptaena praelonga Sowerby, 1840, Fame-niense superior.

Mesoplica ? *vadiniensis* n. sp.

Figs. 2-6, Tab. 1

v. 1996 *Leioproductus* sp; García-Alcalde, Fig. 3.

v. 2012 *Mesoplica* ? *vadiniensis* nom.nud; García-Alcalde, p. 296, Fig. 1.9.

Derivatio nominis: De Vadinia, región del norte de León ocupada por el antiguo pueblo cántabro vadinien-se (del que se conocen noticias en torno al comienzo de nuestra era), que integra el área tipo de la especie.

Localidad y estrato-tipo: SE del Pico Aguasalio (Crémenes, León), Caliza de Crémenes (parte más alta de la Fm. Nocado y del Mb. Millar), corte II-CRAG (Figs. 1, 3-4), probablemente el mismo designado como A2 por Loevezijn *et al.* (1986), nivel M-CR-7, IF26, margas y calizas nodulosas bioclásticas con finos lentejones de pizarras y limolitas rojas y verdes, muy fosilíferas (equivalentes a la Facies cr3 de Loevezijn *et al.*, 1986), situadas inmediatamente encima de la caliza masiva de la

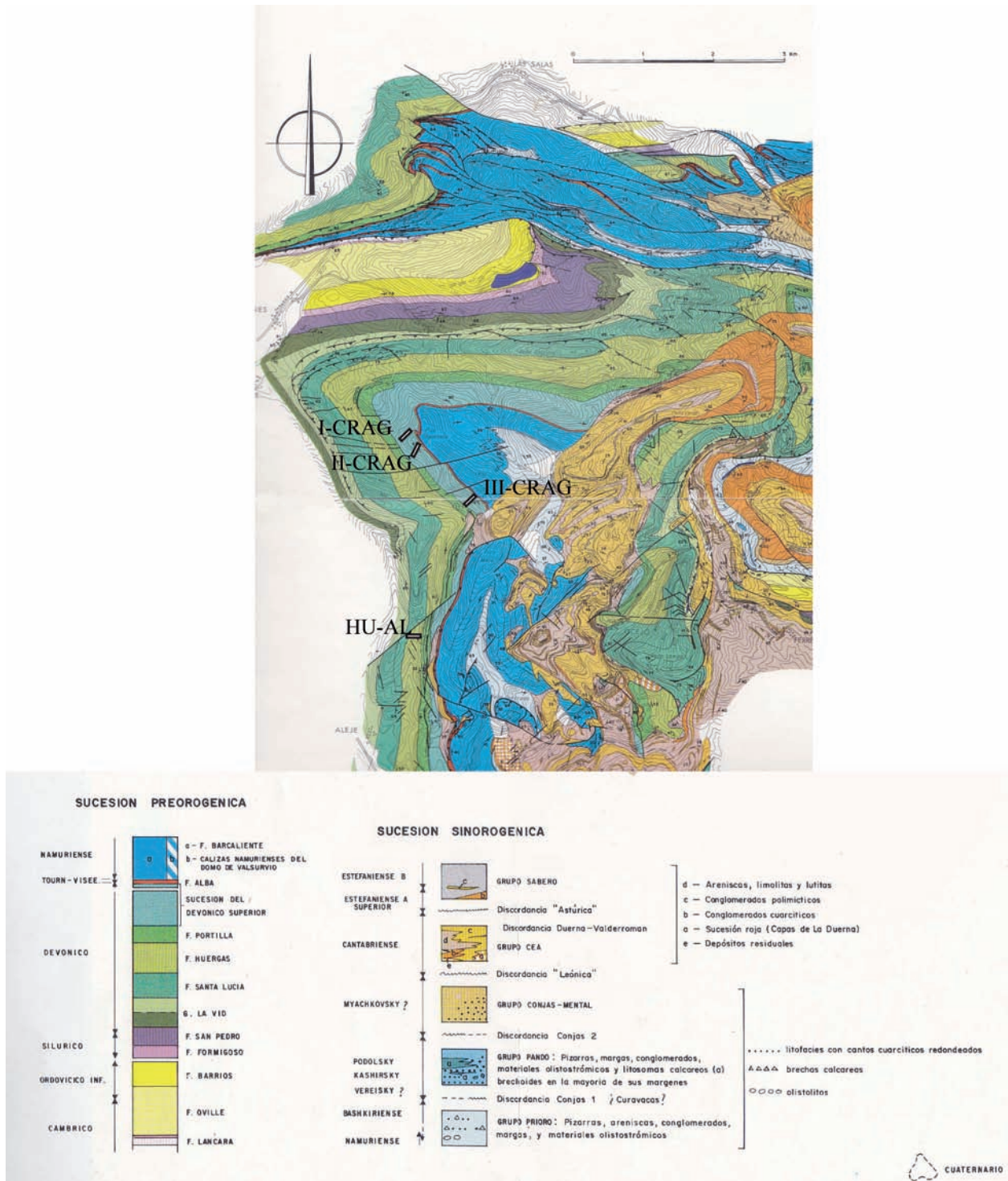


Figura 3. Situación geográfica y geológica de los cortes de las Fms. Huergas (HU-AL) y Nocado-Fueyo-Ermita (I-CRAG a III-CRAG) (Ver también Figs. 1, 4) levantados para éste trabajo. Mapa geológico de J.L. Alonso (1985).

Ejemplar	L	a	g	Ld	Lc	Ncost
Holotipo DPO 41218 (Fig. 6.1-2)	23,9	25	-	19,8	16,5	10
Paratipo DPO 41219 (Fig. 6.3-4)	23	26	16	14	18,4	-
Paratipo DPO 41222	-	-	-	-	-	10
DPO 41228 (Fig. 6.7-9)	20,3	22,5	13,8	10,9	19,1	12
DPO 41229	16	21,5	-	-	-	12
DPO 41230	22	22,4	14,7	11,2	23,2	13

Tabla 1. *Mesoplica ? vadiniensis* n. sp. Medidas de algunos ejemplares en mm. *L*, *a* y *g*: longitud, anchura y profundidad de la cavidad del corpus; *Ld*, *Lc*: longitud del disco visceral y de la cola. *Ncost*: Número de costillas radiales en el frente de la concha.

base de la unidad (Facies cr2 de Loevezijn *et al.*, 1986). Frasnense terminal o Fameniense (Fig. 5).

Material: Once ejemplares en mal estado. Holotipo DPO 41218 (Fig. 6.1-2), cinco paratipos DPO 41219-41223 (Fig. 6.3-4) y dos topotipos DPO 41224-41225, del estrato y localidad típicos. Tres ejemplares DPO 41228-41230 (Fig. 6.7-9), del corte III-CRAG (Fig. 3), algo más al SE del anterior (posiblemente el mismo que Loevezijn *et al.*, 1986 designaron como tipo de la caliza de Crémenes y singularizaron como corte AG), yacimiento AGUAS-5, mismo nivel y unidad que el corte-tipo.

Diagnosis: *Mesoplica* con costillas radiales escasas y fuertes sobre la cola, con pliegue medio mal diferenciado.

Descripción: Concha relativamente fina, de tamaño medio (Tab. 1), contorno subcuadrado a subtrapezoidal,

algo más ancha que larga, línea cardinal menor que la máxima anchura, fuertemente geniculada, con la cola más larga que el disco, orejetas aplanadas pequeñas pero bien delimitadas e interáreas lineares. Umbo ancho pero poco prominente, muy recurvado sobre la charnela, sin cicatriz de cementación; disco visceral suavemente convexo, recorrido posterolateralmente por arrugas transversales fuertes y redondeadas que se transforman anterior y medianamente en líneas de crecimiento finas y numerosas (Fig. 6.3). Hacia el límite de disco y cola, nacen costillas de trazado y anchura irregular, incluso bifurcantes, en número de 10 a 15, bastante prominentes y redondeadas cerca de los márgenes de la concha. El ventral es el único exterior visible en el material a mano; la valva está recorrida por una depresión media poco definida, en cuyo fondo hay una o dos costillas menos desarrolladas que las que bordean el seno (Fig. 6.8). Espinas dispersas y escasas, asentadas

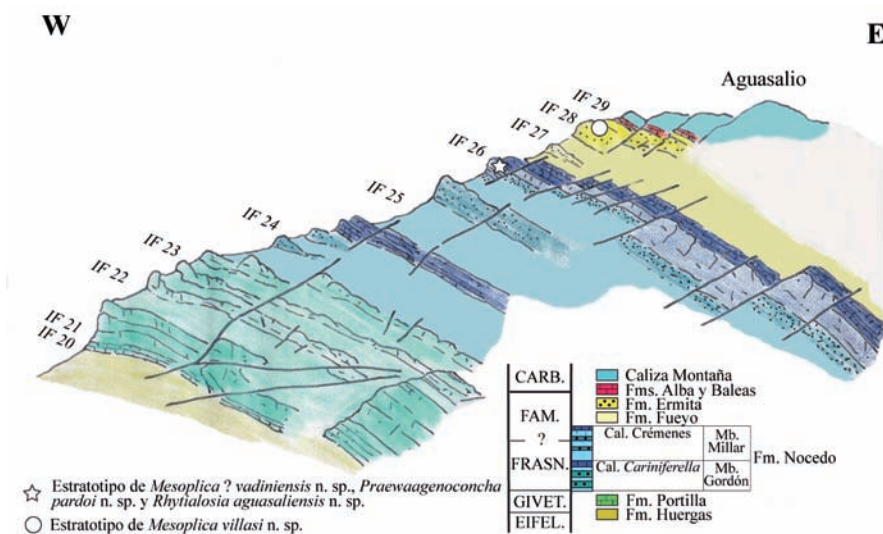


Figura 4. Esquema de campo de la sucesión devónica de la Sierra de Aguasalio, realizado desde el collado de La Carba, mirando al N (dibujo e interpretación del autor), mostrando la situación de estratotipos de nuevas especies e intervalos faunísticos de la serie. CARB.: Carbonífero; EIFEL.: Eifeliense; FAM.: Fameniense; FRASN.: Frasnense; GIVET.: Givetiense Fm.: Formación; Mb.: Miembro; IF: Intervalo Faunístico de García-Alcalde (1996).

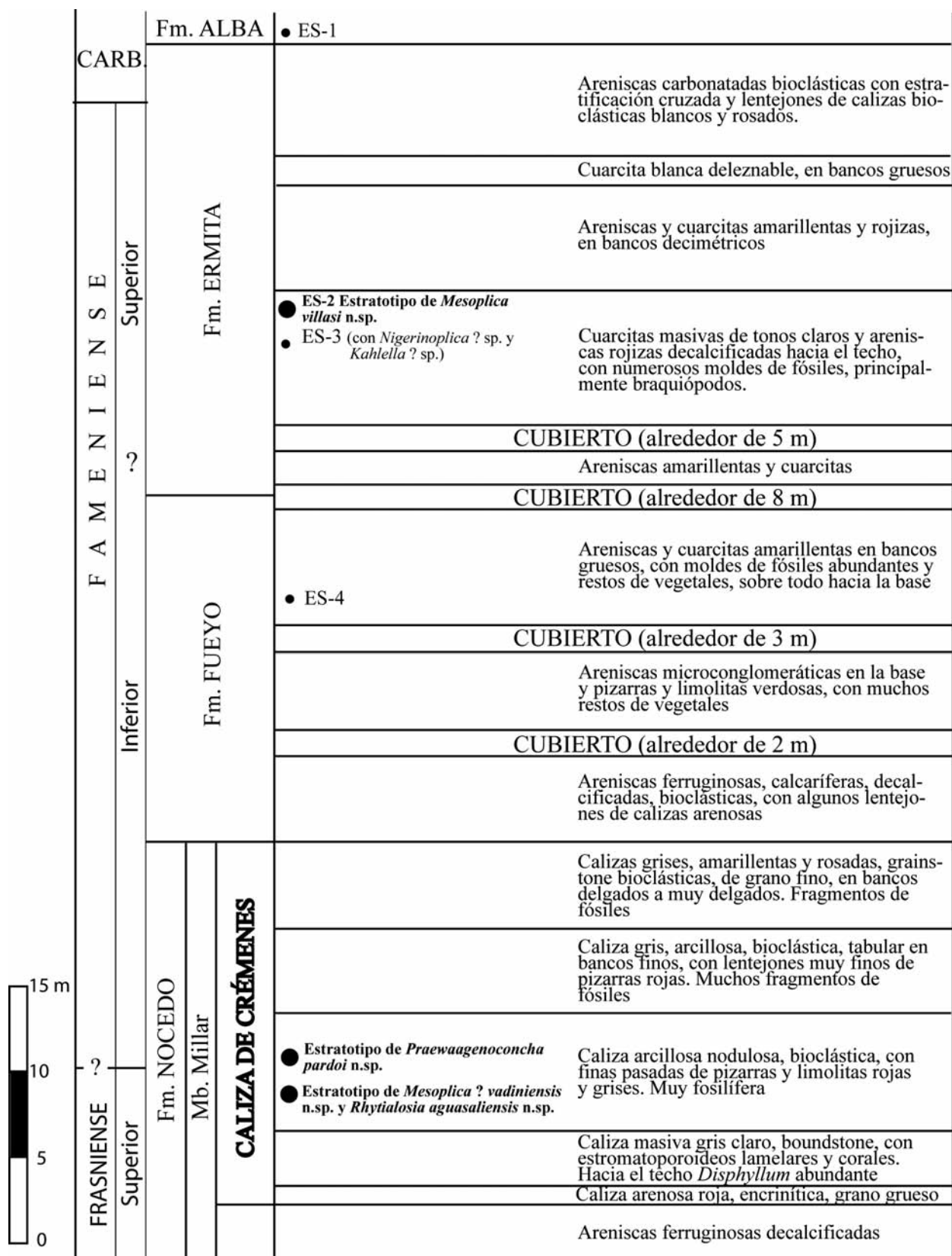


Figura 5. Sucesión estratigráfica en el corte II-CRAG (ver Figs. 1, 3-4) con los estratotipos de *Mesoplica villasi* n. sp., *M.* ? *vadiniensis* n. sp., *Praewaagenoconcha pardo* n. sp. y *Rhytialosia aguasaliensis* n. sp. y situación de las formas dudosas *Nigerinoplica* ? sp. y *Kahlella* ? sp.

sobre las costillas en la cola, con bases de gran diámetro, erectas o casi sobre el disco visceral y suberectas sobre la cola y márgenes posterolaterales; las espinas de la parte media y las cercanas a los márgenes laterales son más fuertes que las que bordean la depresión media; las espinas de la parte media nacen prácticamente en el umbo y ganan diámetro hacia delante; en las orejetas hay varias filas (4 a 7) de espinas bastante robustas que se extienden hacia los lados en ángulos menores de 30° con la charnela. Interior de la valva ventral desconocido. Interior de la valva dorsal con apófisis cardinal trilobulada, fuerte, dirigida posteriormente, con lóbulos muy próximos, soportada por elevaciones cardinales cortas y curvas, casi paralelas a la línea cardinal, sin alvéolo (Fig. 6.6); otros caracteres desconocidos debido al desconchamiento de la valva.

Discusión: Incluimos, con dudas, nuestro material en el género *Mesoplica*, por el contorno, tamaño y ornamentación de la concha, en particular la diferenciación de la

parte media de la valva ventral, la costación evidente de la cola, las espinas escasas, fuertes y verticales en la región media y las acusadas arrugas posterolaterales. Nuestra especie se diferencia de la tipo del género, *M. praelonga* (Sowerby, 1840) en la posesión de costillas radiales más fuertes y numerosas y pliegue medio poco evidente. *M. praelonga simplicior* (Nalivkin, 1930), tiene costillas radiales fuertes en número similar, pero el disco visceral está claramente reticulado, y las orejetas son grandes con una sola fila de espinas cerca de la charnela. *M. aktaica* (Nalivkin, 1937) muestra costillas muy acusadas y orejetas más extensas. Nuestra especie se parece bastante a *M. costata* Balinski, 1995, pero el surco medio ventral es más débil, las orejetas más pequeñas y las arrugas posterolaterales más fuertes. Las diferencias con *M. villasi* n. sp. se discuten más adelante.

El punto de interrogación se debe a la distribución estratigráfica de las especies conocidas de *Mesoplica*, todas del Famenense superior, mientras la nueva espe-

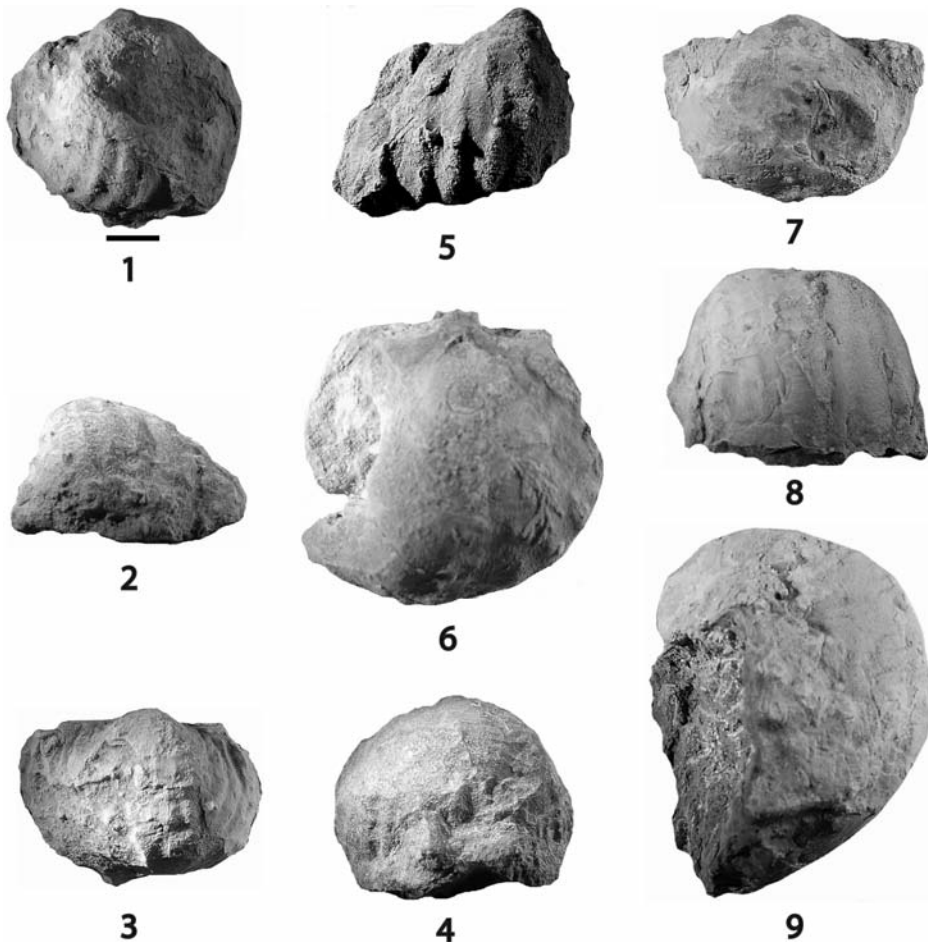


Figura 6. *Mesoplica? vadinien-sis* n. sp. Barra negra: 5 mm. 1-2: Holotipo DPO 41218, valva ventral en vistas ventral y anterior. 3-4: Paratipo DPO 41219, valva ventral en vistas ventral y anterior. 5: Paratipo DPO 41220, vista anterior de un ejemplar algo dañado. 6: Paratipo DPO 41221, interior de valva dorsal con lóbulos de la apófisis cardinal dañados. 7-9: DPO 41228, vistas ventral, anteroventral y lateral. Todos del SO del Pico Aguasalio (León), Formación Nocedo, Caliza de Crémenes (parte baja), Frasnense terminal o Famenense inferior.

Ejemplar	L	a	g	Ld	Lc	Ncost
Holotipo DPO 41463B (Fig. 7.1-3)	31,1	28,1	17,6	14,7	30	19
Paratipo DPO 41463a (Fig. 7.8)	21	20	-	7	20,5	19
Paratipo DPO 41464 (molde ext.dorsal)	>22,8	24,4	-	-	-	-
Paratipo DPO 41466a (Fig. 7.9)	-	24,8	-	-	23,7	25
Paratipo DPO 41466C (Molde ext. dorsal)	>15,1	14,6	-	-	-	-
Paratipo DPO 41467a (Fig. 8.7)	26	29,6	17,9	12,6	19,2	23
Paratipo DPO 41467b (Fig. 8.8)	26,7	27,4	24,7	14,4	24,5	17
Paratipo DPO 41471	25,8	22,4	-	9,5	24,7	25

Tabla 2. Medidas de *Mesoplica villasi* n. sp. Abreviaturas como en la Tabla 1.

cie, como ya se discutió antes, parece corresponder al Frasnense terminal.

Mesoplica villasi n. sp.
Figs. 2-5, 7-8, Tab. 2

v. 1988 *Mesoplica* sp; García-Alcalde (en García-Alcalde y Menéndez-Álvarez), p. 25.

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

v. 1996 *Mesoplica* cf. *praelonga*; García-Alcalde, Fig. 3.

Derivatio nominis: Dedicada a Enrique Villas, gran paleontólogo aragonés y excelente amigo.

Localidad y estrato-tipo: Corte al SE del Pico Aguasalio (Crémenes, provincia de León), muy cerca de la cima (Figs. 1, 3-4), Areniscas de la Fm. Ermita, nivel ES-2, IF28, alrededor de 18 a 20 m por debajo de la caliza "griotte" de la Fm. Alba, Famenense superior (Fig. 5).

Material: Holotipo DPO 41463 (Moldes ventrales interno y externo, incompletos) (Fig. 7.1-3) y dieciocho paratipos, DPO 41464-41472 (muestras conteniendo más de un ejemplar en estado de moldes internos y/o externos) (Figs. 7.5-9, 8.1-9), del estrato y localidad típicos.

Diagnosis: *Mesoplica* con costillas en la cola muy numerosas y marcadas, de trazado irregular, bifurcantes e intercalares; depresión media ventral con una costilla

más desarrollada que las demás, sobre la que se alinean varias espinas erectas más fuertes que las otras.

Descripción: Concha fuertemente cóncavoconvexa, costada radialmente, de tamaño medio (Tab. 2), globosa, contorno subrectangular alargado a equidimensional y charnela algo más corta que la máxima anchura. Valva ventral muy convexa con cola muy larga (2 a 3 veces más larga que el disco visceral), umbo ancho, moderadamente prominente, muy recurvado sobre la charnela, sin cicatriz de cementación ni dientes cardinales. Valva dorsal cóncava con apófisis cardinal aparentemente bilobulada y mióforos dirigidos posterodorsalmente (Fig. 8.2). Orejetas aplanadas, pequeñas, pero bien definidas, recorridas en ambas valvas por arrugas transversales fuertes (Fig. 8.1) que se interrumpen en el disco visceral donde se transforman en finas y apretadas líneas de crecimiento. Interáreas lineares. Las costillas se desarrollan de manera incipiente sobre los discos, pero adquieren desarrollo claro desde el límite entre disco y cola hacia delante; costillas numerosas (19 a 25) cubriendo ambas valvas, fuertes, pero muy irregulares, intercalares, bifurcantes e, incluso, trifurcantes (Fig. 8.9), con tendencia a desviarse distalmente hacia la parte media de las valvas; ambas valvas presentan una débil depresión media, la ventral ocupada por un pliegue más alto y grueso que las costillas (Figs. 7.4-9, 8.8), con tendencia a dividirse hacia delante, acompañado, a veces, por otras dos o tres costillas más finas. Espinas escasas y dispersas, asentadas sobre las costillas de la valva ventral (3 a 5, como máximo en cada elemento radial) (Figs. 7.5-6, 8.9), ausentes en la dorsal; las espinas del pliegue medio son erectas, con bases gruesas y pustulo-

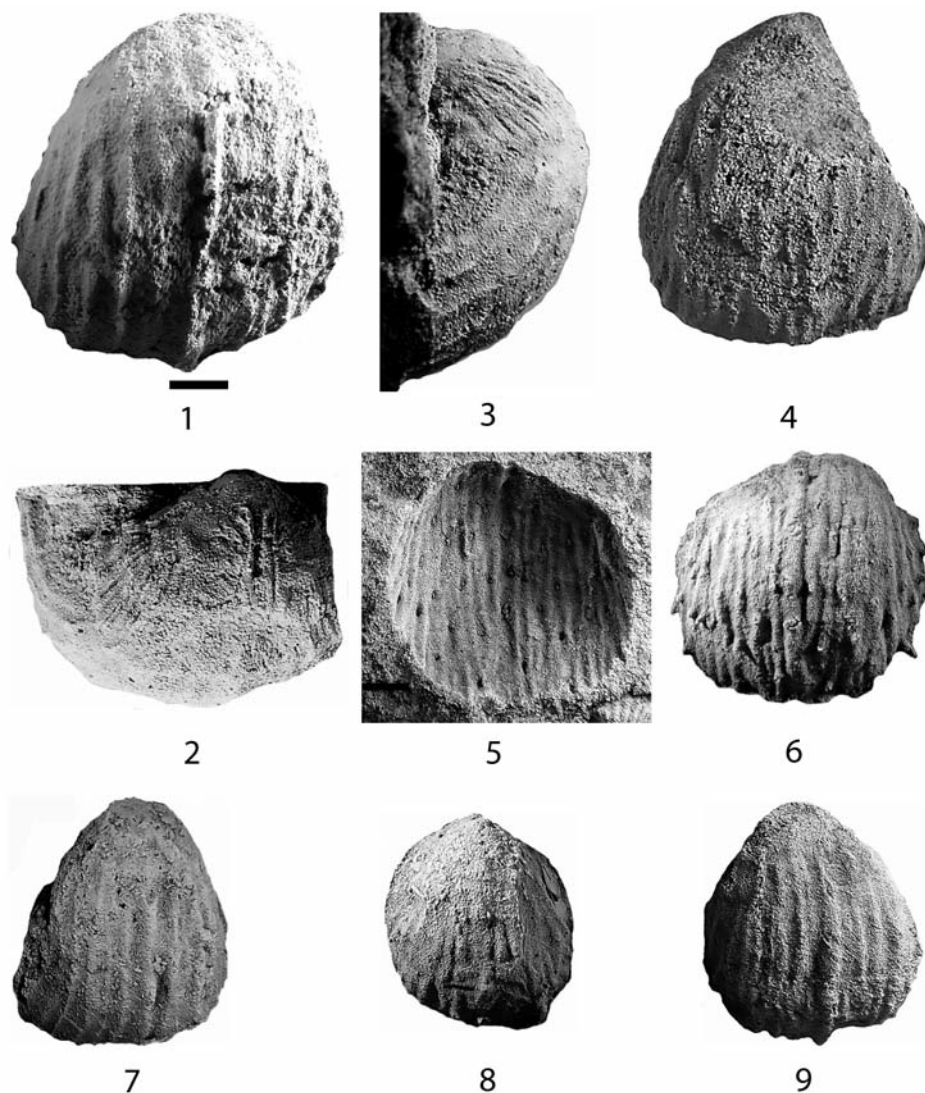


Figura 7. *Mesoplica villasi* n. sp. Barra negra: 5 mm. 1-3: Holotipo DPO 41463, molde interno ventral en vistas anterior, ventral y lateral. 4: Paratipo DPO 41472, molde interno ventral. 5-6: Paratipo DPO 41466IIA, molde externo ventral y látex. 7: Paratipo DPO 41471, molde interno ventral. 8: Paratipo DPO 41463IIA, látex de molde externo ventral. 9: Paratipo DPO 41466IA, molde interno ventral. Todos del estrato-tipo, Pico Aguasalio (León), Formación Ermita, yacimiento ES-2, Fameniense superior.

sas, mientras que las del resto de la valva son erectas a suberectas y algo curvadas. Caracteres internos desconocidos. Interior de la valva ventral con campo muscular ocupando gran parte de la superficie interna del disco con huellas aductoras dendríticas, estrechas y alargadas y diductoras muy extensas, flabeladas y estriadas radialmente (Fig. 7.2). Interior de la valva dorsal con apófisis cardinal lobulada, probablemente bi o trilobulada, sobresaliendo del margen cardinal (Fig. 8.1-2). Otros caracteres internos desconocidos.

Discusión: La pertenencia al género *Mesoplica* de nuestra especie parece justificada por el tamaño bastante grande de la concha, interáreas lineares, valva ventral

globosa proyectándose netamente sobre la charnela y valva dorsal cóncava, surcada en su parte media, gran desarrollo de la cola y ornamentación radial con costación débil en el disco y clara sobre la cola, a base de costillas fuertes, de trazado irregular, y un débil seno medio ventral, ocupado por un pliegue más acusado que las costillas; espinas, escasas y dispersas, con bases engrosadas presentes sólo en la valva ventral, implantadas sobre los elementos radiales, las del pliegue medio verticales y más fuertes que las otras, y orejetas surcadas por arrugas concéntricas en ambas valvas, interrumpidas hacia la parte media de la concha. La especie tipo del género, *Mesoplica praelonga* (Sowerby, 1840), tiene elementos radiales más oscuros e irregu-

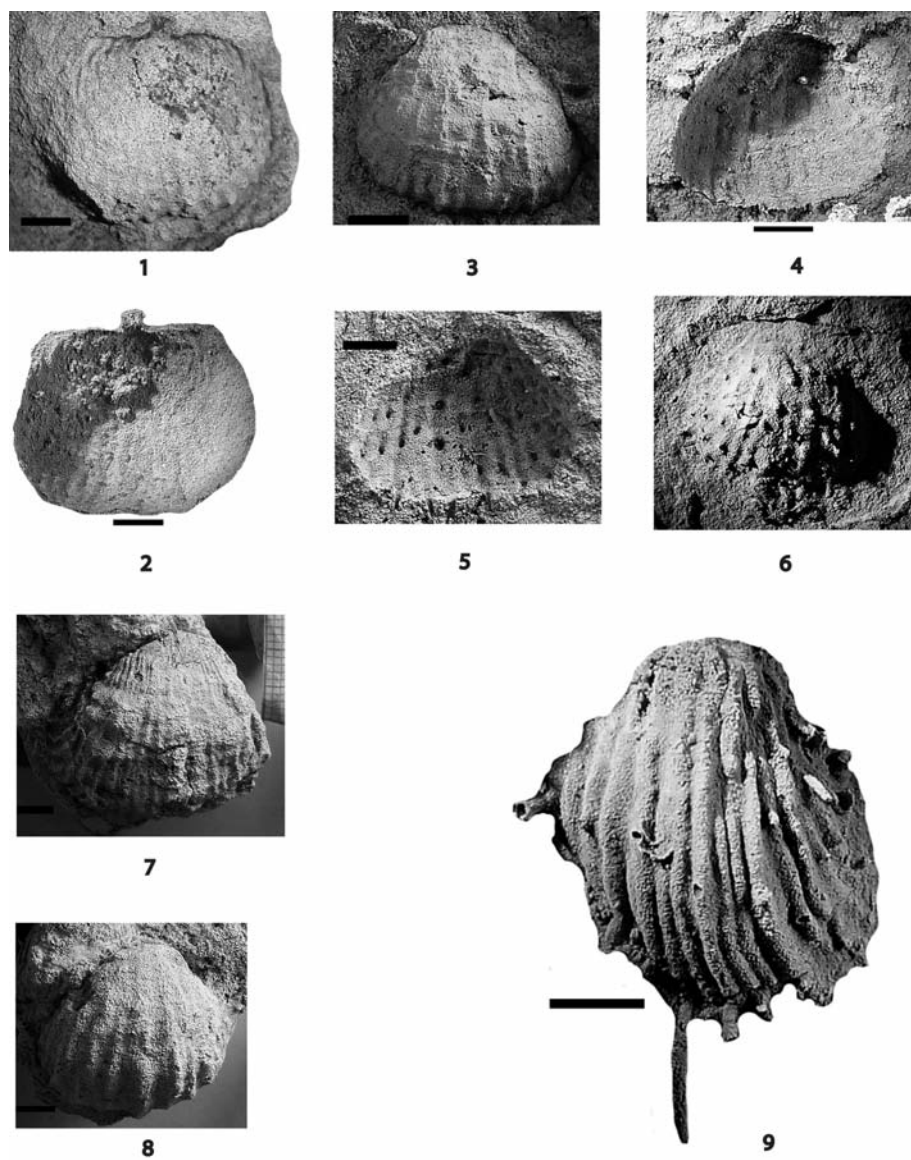


Figura 8. *Mesoplica villasi* n. sp. Barras negras: 5 mm. 1-2: Paratipo DPO 41464, molde interno dorsal y látex. 3-6: Paratipo DPO 41465, molde interno ventral y látex, molde externo ventral y látex. 7: Paratipo DPO 41467a, molde interno ventral. 8: Paratipo DPO 41467b, molde interno ventral. 9: Paratipo DPO 41480, látex de molde externo ventral en vista anterovernal lateral. Misma localidad, formación y edad anteriores.

lares que la nuestra. *M. aktaica* (Nalivkin, 1937) se parece mucho, pero su ornamentación es más fuerte y la concha más transversa. *M. ? vadiniensis* n. sp, es más pequeña, la concha menos globosa y transversa y posee muchas menos costillas radiales.

Tribu Semiproductini McKellar, 1970

Nigerinoplica Lazarev, 1986

Especie-tipo: *Plicatifera nigerina* Martynova, 1961, Famenense.

Nigerinoplica ? sp.
Figs. 2-5, 10

v. 1988 *Nigeroplica* cf. *nigra*; García-Alcalde (en García-Alcalde y Menéndez-Álvarez), p. 25.

Material: Un solo ejemplar, DPO 41462 (molde interno ventral) del mismo corte y nivel que *Mesoplica villasi* n. sp. (Figs. 1, 3-5), del Famenense superior.

Notas: Se incluye con muchas dudas en el género *Nigerinoplica*, el ejemplar citado antes, un molde interno ventral pequeño, muy convexo, con fuertes arrugas concéntricas en el disco visceral, que tienden a transformarse en líneas de crecimiento lamelosas hacia la cola, trazas de ornamentación radial grosera, confinada en la región de la cola, con un pliegue medio ancho

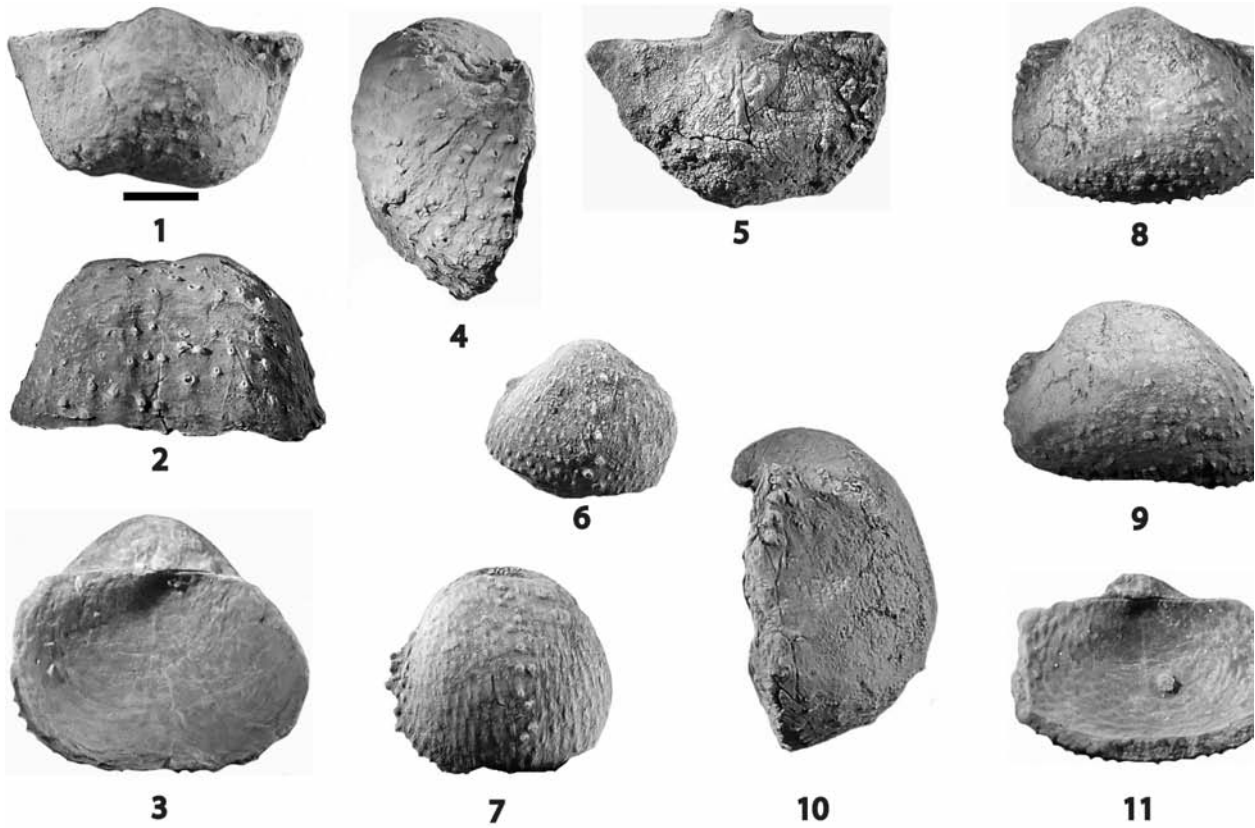


Figura 9. *Praewaagenoconcha pardoii* n. sp. Barra negra: 5 mm. 1-4: Holotipo DPO 41076, vistas ventral, anterior, dorsal y lateral. 5: Paratipo DPO 41077, interior de valva dorsal. 6: Paratipo DPO 41084, vista anteroventral. 7: Paratipo DPO 41078, vista anteroventral. 8-11: Paratipo DPO 41265, vistas ventral, anterior, lateral y dorsal. SO del Pico Aguasalio, Formación Nocedo, Caliza de Crémenes (parte baja), Frasnense terminal o Fameniense.

y bajo, situado en el fondo de una débil depresión ventral (Fig. 10.1), contorno vagamente rectangular, orejetas pequeñas, bien delimitadas en las que se asientan varias filas de espinas, largas, extendiéndose posterolateralmente (Fig. 10.2) y presencia posible de pequeños dientes cardinales. *Mesoplica villasi* n. sp. difiere en el mayor tamaño y convexidad, pliegue medio ventral más débil y menor desarrollo de las orejetas, espinas auriculares y arrugas posteriores.

Superfamilia ECHINOCONCHOIDEA

Stehli, 1954

Familia Sentosiidae McKellar, 1970

Subfamilia Caucasiproductinae Lazarev, 1987

Praewaagenoconcha Sokolskaya, 1948

Especie-tipo: *Productus orelianus* Möller, 1871, Fameniense.

Praewaagenoconcha pardoii n. sp.

Figs. 2-5, 9, Tab. 3

v. 1996 *Praewaagenoconcha* sp; García-Alcalde, Fig. 3.

v. 2012 *Praewaagenoconcha pardoii* nom.nud; García-Alcalde, p. 296, Fig.1.10.

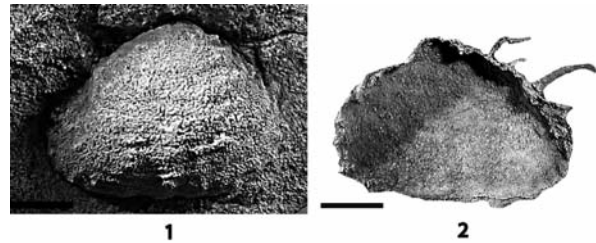


Figura 10. *Nigerinoplica* ? sp. Barra negra: 5 mm. 1-2: DPO 41462, molde interno ventral y látex. Pico Aguasalio (León), Fm. Ermita, Fameniense superior.

Ejemplar	L	a	g	Ld	Lc
Holotipo DPO 41076 (Fig. 9.1-4)	16,5	17,9	9,6	9,1	16,7
Paratipo DPO 41078 (Fig. 9.7)	15,7	16,6	8,8	6	15,4
Paratipo DPO 41080	21,2	22,8	12,5	8	20,6
DPO 41084 (Fig. 9.6)	11,2	13,7	6,3	5,1	11,1
DPO 41085	13,4	13,9	7,4	4,4	13,5
DPO 41265 (Fig. 9.8-11)	14	19,2	8,5	4,7	14,2
DPO 41266	14,2	17,7	-	4	13,7

Tabla 3. Medidas de *Praewaagenoconcha pardoi* n.sp. Abreviaturas como en la Tabla 1.

Derivatio nominis: Dedicada a Miguel V. Pardo, profesor de la Universidad de Valencia, con quién disfruté en todos los niveles de relación: alumno, compañero y colaborador pero, sobre todo, amigo entrañable.

Localidad y estratotipo: SSO del Pico Aguasalio (Crémenes, León), misma que *Mesoplica villasi* n. sp. (Figs. 1, 3-4).

Material: Treinta y tres ejemplares. Holotipo DPO 41076 (Fig. 9.1-4) y siete paratipos DPO 41077-41083 (Fig. 9.5-7) del estrato y localidad típicos. Tres ejemplares DPO 41084-41086, de 300 m al ONO de Peña Rionda, misma unidad, nivel y edad que antes. Veintidós ejemplares DPO 41231-41243 y DPO 41265-41274 (Fig. 9.8-11) del corte II CRAG (Figs. 3-5).

Diagnosis: *Praewaagenoconcha* de tamaño medio, generalmente con una o dos filas centrales de espinas, más gruesas que el resto, situadas sobre una elevación débil.

Descripción: Concha fina, de tamaño pequeño a medio (Tab. 3), contorno subrectangular a trapezoidal, más ancha que larga, fuertemente cóncavoconvexa y geniculada, cavidad visceral reducida, disco pequeño y cola ventral 2 a 3 veces más larga (Tab. 3). Interárea o *ginglymus* estrecho en la parte media del área cardinal. Charnela usualmente algo más corta que la máxima anchura. Orejetas pequeñas y aplanadas. Umbo ventral prominente, sin cicatriz de cementación, muy recurvado sobre la charnela. Arrugas posterolaterales estrechas pero bien marcadas, sobre todo en las orejetas, que se transforman en estructuras lamelares hacia el

centro de la concha en la valva ventral mientras en la dorsal son relativamente continuas y regulares (Fig. 9.11). Valva ventral con una depresión media, ancha y somera, recorrida por una o dos débiles elevaciones longitudinales, con bases de espinas subrectas, más gruesas que las adyacentes (Fig. 9.2, 6-7); espinas recumbentes, relativamente numerosas en los flancos de la valva ventral (Fig. 9.4), sobre elevaciones espinales cuya longitud crece hacia delante hasta convertirse, en ocasiones, en la parte distal de la cola en costillas finas de trazado irregular que tienden a desviarse hacia la parte media de la valva (Fig. 9.7); dos o tres filas de espinas gruesas, subrectas, cerca de la charnela y en las orejetas, dirigidas posterolateral a lateralmente (Fig. 9.1). Valva dorsal con espinas muy finas y cortas y hoyuelos (*dimples*) numerosos (Fig. 9.3, 11). Interior de la valva ventral desconocido. Interior de la valva dorsal con apófisis cardinal bilobulada, de lóbulos muy próximos, hendidos en su parte media, dirigidos posteriormente, apoyados en elevaciones laterales curvadas y largas, casi paralelas a la charnela; sin alvéolo o con alvéolo incipiente en el único ejemplar disponible; septo medio bastante largo (hasta $\frac{1}{2}$ de la longitud de la valva); campo muscular romboidal, con huellas situadas sobre una plataforma débilmente elevada; sin elevaciones braquiales (Fig. 9.5). Margen interno de la valva formando un declive pronunciado, cubierto por completo por endospinas finas y apretadas.

Discusión: Las características generales, de tamaño, perfil y ornamentación sitúan nuestra forma, con pocas dudas, entre los Sentosiidae Caucasi-productinae y, dentro de ellos, en el género *Praewaagenoconcha*, por la típica diferenciación media de la concha y de las espinas



Figura 11. Vista aérea (SIGPAC) de la localidad tipo de *Devonopproductus leonensis* n. sp. y de *Pulgaralostia cantabrica* n. gen. n. sp. al ONO de Sobrepeña (Cistierna, León), y al S de Colle (Sabero, León), en la Collada de Llama, al oeste del camino que va de Llama de Colle a Sobrepeña. Parte alta de las Calizas de Valdoré (Givetiense terminal). Estrella blanca: estratotipo de las especies, en el yacimiento I-57 (= C-83).

de dicha zona. La especie-tipo del género, *P. orelianus* (Möller, 1871) es más pequeña que la nuestra, con espinas dispuestas de manera muy regular (al tresbolillo), con una sola fila media de espinas ventrales más fuertes que las otras y depresión media menos marcada. Las demás especies del género, de Rusia y Kazakstán, son mal conocidas y en ellas la parte media de la valva ventral está poco diferenciada, sin seno o con seno muy débil y, habitualmente, carecen de elevación media. *Strophopproductus hystriculus* (Hall, 1867) tiene ornamentación superficial rugoso-lamelosa muy desarrollada y su valva ventral no está diferenciada en la parte media. Como ya se indicó antes, la parte inferior de la caliza de Crémenes, donde se encuentran *Praewaagenoconcha pardoii* n. sp. y otras formas de productídeos, podría corresponder al techo del Frasnense, pero todas las especies conocidas de *Praewaagenoconcha* son del Famenense y se definieron en Europa oriental y, con dudas, en Norteamérica.

Superfamilia LINOPRODUCTOIDEA Stehli, 1954
 Familia Monticuliferidae Muir-Wood y Cooper,
 1960
 Subfamilia Devonopproductinae Muir-Wood y
 Cooper, 1960

Devonopproductus Stainbrook, 1943

Especie-tipo: *Productella walcotti* Fenton y Fenton,
 1924. Devónico Superior (Frasniense).

Devonopproductus leonensis n. sp.

Figs. 2, 11-16, Tab. 4

v. 1968 *Devonopproductus leonensis* n. sp; García-Alcalde, p. 5.

v. 1983 *Devonopproductus* aff. *leonensis* Garcia-Alcalde
nom.nud.; Racheboeuf, 156, Pl. 4, Figs. 10-25.



Figura 12. Localidad tipo de *Devonoproductus leonensis* n. sp. y *Pulgaralosis cantabrica* n. gen. n. sp. (ver Fig. 11). Estrella negra: Situación del estratotipo de las especies indicadas en el yacimiento I-57. Mapa topográfico Nacional de España, 1:25.000, hoja de La Ercina, 130-II (14-8). Lado de la retícula: 1 km.

v. 1985 *Devonoproductus* sp; García-Alcalde (en Rodríguez-Fernández *et al.*), p. 136, Fig. 2.

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

v. 1995 *Devonoproductus leonensis*; García-Alcalde, Fig. 7.

v. 1996 *Devonoproductus* sp. L; García-Alcalde, Fig. 3.

v. 2012 *Devonoproductus leonensis* nom. nud; García-Alcalde, p. 296, Fig. 1.7-8.

Derivatio nominis: De León, provincia donde se encuentra la localidad tipo de la especie.

Localidad y estratotipo: Collada de Llama, S de Llama de Colle (Sabero, provincia de León) (Figs. 1, 11-12).

3 m de calizas claras de grano grueso de la parte superior de la Fm. Portilla *s.l.* (Calizas de Valdoré) (Givetense superior), unos 17 m por debajo del contacto con las Areniscas de Nocado, nivel I-57, IF23 (Fig. 13). Coordenadas SIGPAC, 5°14'60", 42°49'11".

Material: Trescientos noventa y dos ejemplares. Holotipo DPO 4277 (Fig. 16.1-2) y ciento ochenta y un paratipos, DPO 4278-4457, 41226-41227 (Figs. 16.3, 4-5) del estrato y localidad típicos. Un ejemplar DPO 4740 del tercio superior de la Fm. Portilla, al N de Campohermoso (La Vecilla, León), Givetense superior. Un ejemplar DPO 41358 del corte al S del Pico Aguasalio (Crémenes, León), Fm. Portilla, niveles M-P-6 o 7, Givetense superior. Un ejemplar DPO 4504 (Fig. 16.18-19) de la parte inferior de las calizas de Portilla (Givetense) al O del pueblo de Aviados (La Vecilla, León), Givetense medio. Seis ejemplares DPO 41275-41277, 41359-41361 de la parte más baja de

	L	a	g	a/L
Holotipo DPO 4277 (Fig. 16.1-2)	13,2	12,1	8	0,92
Paratipo DPO 4278	11,8	10,9	8,4	0,92
Paratipo DPO 4279 (Fig. 16.3)	13	13,2	10,4	1,01
Paratipo DPO 4282 (Fig. 16.4-5)	12,3	11,6	7,6	0,94
Paratipo DPO 4283	16,9	15,3	-	0,90
Paratipo DPO 4288	11,9	11,6	6	0,97
Paratipo DPO 4295	9,2	9,7	4,7	1,05
Paratipo DPO 4307	11,8	10,4	-	0,88
Paratipo DPO 4329	12,2	11,8	6,7	0,97
Paratipo DPO 4456	4,6	5,2	1,9	1,13
Paratipo DPO 41226	7,9	9,1	3,7	1,15
Paratipo DPO 41227	5,2	5,6	2,4	1,08
DPO 4504 (Fig. 16.18-19)	8,5	8,4	4	0,99
DPO 4741 (Fig. 16.8)	6,7	7,1	3,3	1,06
DPO 5037 (Fig. 16.13-14)	16,4	13,8	8,7	0,84
DPO 5039	10,6	10,5	6,7	0,99
DPO 5040	10,9	10,6	5,7	0,97
DPO 41122 (Fig. 16.9-11)	16,3	14	8,9	0,86
DPO 41130	13,4	11	7,3	0,82
DPO 41132	9,8	8,9	4,4	0,91
DPO 41173	8,5	7,4	3,3	0,87
DPO 41185	8,8	9	5	1,02
DPO 41196	14,7	13,1	-	0,89
DPO 41197	10,8	9,1	-	0,84
DPO 41198	9,5	8,8	4,5	0,93
DPO 41200	11,8	11,5	6,4	0,97
DPO 41201	6,2	7,3	2,7	1,18
DPO 41214	11,2	11,5	7	1,03
DPO 41215	15,9	12,7	8	0,80
DPO 41279	14,2	15,9	7,1	1,12
DPO 41281	12,6	12,9	7,4	1,02
DPO 41283	10,8	11	5,1	1,02
DPO 41285	9,3	9,6	4	1,03
DPO 41289	14,1	11,6	7,1	0,82
DPO 41362	13,6	14,2	9,4	1,04

Tabla 4. Medidas de *Devonoproductus leonensis* n. sp. Abreviaturas como en la Tabla 1.

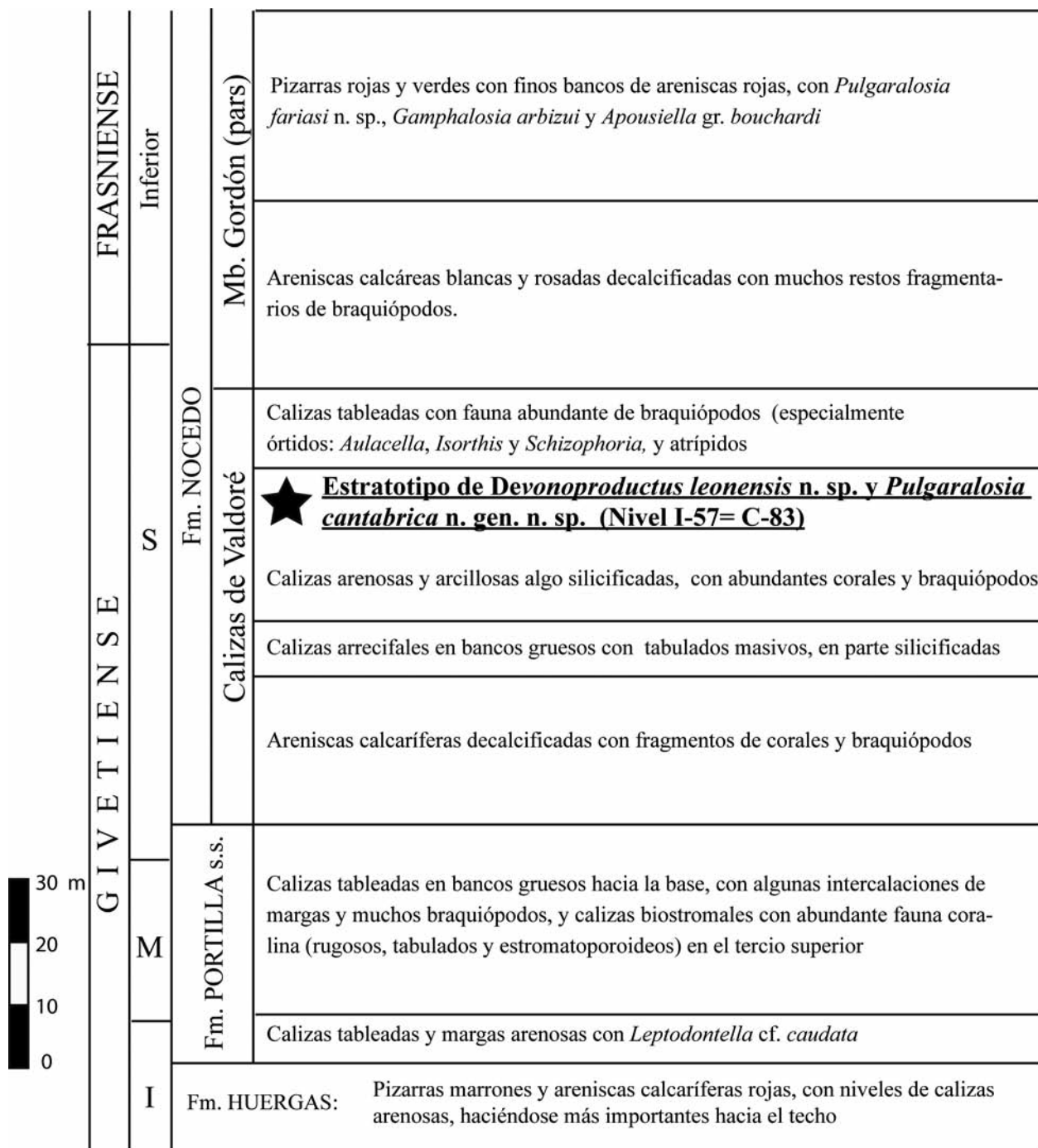


Figura 13. Sucesión estratigráfica de las formaciones Portilla y parte inferior de Nocedo en la Collada de Llama, al Sur de Colle (Sabe-ro, León), con la situación del estratotipo de *Devonoproductus leonensis* n. sp. y de *Pulgaralosis cantabrica* n. gen. n. sp. (estrella negra). Fm.: Formación; Mb.: Miembro; I, M y S: Inferior, Medio y Superior; s. s.: *sensu stricto*.

la caliza de Candás, al N de Beifar (Pravia, Asturias), del corte de la conducción de agua del río Narcea a Avilés, nivel C-44 (=C-82), Givetiense inferior. Un ejemplar DPO 4741 (Fig. 16.8) de la mitad inferior de la Fm. Candás, en el corte de la conducción de aguas del río Narcea a Avilés, S de Doñapalla (Pravia, Asturias), nivel C-45. Givetiense medio o superior. Cuatro ejemplares DPO 4521-4523, 4661 de diversos niveles de la parte inferior de la caliza de Candás (Givetiense) de los alrededores del pueblo de Doñapalla (Pravia, Asturias). Ocho ejemplares DPO 5037-5044 (Fig. 16.13-14) del O del Astillero de Luanco (Gozón, Asturias), parte alta de la Fm. Candás, capa 38 de Llopis Lladó, Givetiense superior. Ciento cuarenta y un ejemplares DPO 41121-41172, 41279-41357 (Figs. 16.9-11, 15-17, 20-21) del flanco oriental de la Punta Boletos (SE Luanco, Gozón, Asturias), parte alta de la Fm. Candás, nivel C-126, IF23, Givetiense terminal. Ocho ejemplares DPO 41173-41180 de la playa Samarinchón (SE Luanco, Gozón, Asturias), de la Fm. Piñeres, nivel A-220, IF23, del Givetiense terminal. Ocho ejemplares DPO 41200-41207 de la misma localidad y formación anteriores, nivel A-221, IF23, Givetiense terminal. Dos ejemplares DPO 41181-41182, de la misma localidad y formación anteriores, nivel A-222, IF23, Givetiense terminal. Dos ejemplares DPO 41183-41184, de la misma localidad y formación anteriores, nivel A-223, IF23, Givetiense terminal. Diez ejemplares DPO 41185-41194 del flanco occidental de la Punta Boletos (SE Luanco, Asturias), Fm. Candás, nivel A-224, IF23, Givetiense terminal. Tres ejemplares DPO 41214-41216, de la misma localidad y formación anteriores, nivel A-224b, IF23, Givetiense terminal. Cinco ejemplares DPO 41195-41199, misma localidad y formación anteriores, nivel A-225, IF23, Givetiense terminal. Cuatro ejemplares DPO 41208-41211 de la playa de Aramar (SE Luanco, Asturias), Fm. Piñeres, nivel C-179, Frasnense inferior. Dos ejemplares DPO 41278, 41362, misma localidad y formación anteriores, entre niveles C-90 y C-91, Frasnense inferior. Dos ejemplares DPO 41212-41213, misma localidad y formación anteriores, nivel C-92, Frasnense inferior.

Diagnosis: *Devonoproductus* con región umbonal ventral muy recurvada y proyectante sobre la interárea, débil desarrollo de la capilación radial en la valva dorsal y tendencia a adquirir contorno alargado semielíptico. Valva ventral con un corto septo apical.

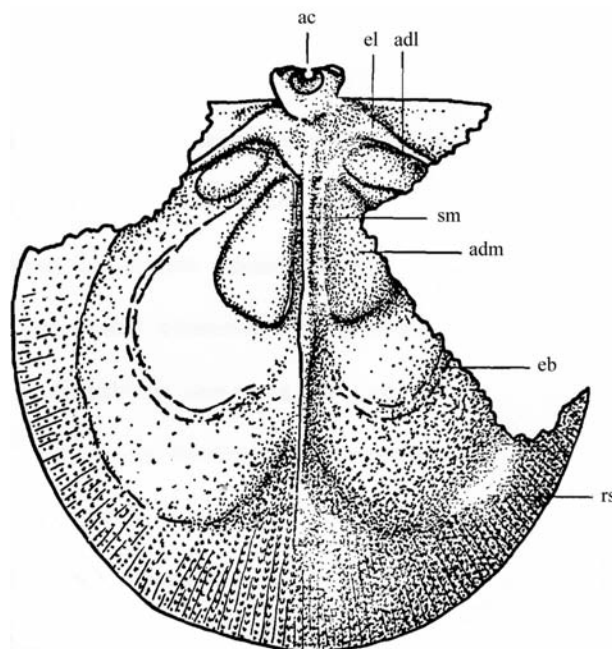


Figura 14. *Devonoproductus leonensis* n. sp. Dibujo (aprox. x8) con cámara clara del ejemplar DPO 4298 para destacar los caracteres del interior de la valva dorsal. *ac*: apófisis cardinal; *adl*, *adm*: huellas de los aductores posterolaterales y medios; *eb*: posible traza de elevación braquial; *el*: elevación lateral; *rs*: rebordo subperiférico; *sm*: septo medio. (Dibujo del autor).

Descripción: Concha pequeña (Tab. 4), gruesa, sobre todo en la región posterior, contorno semicircular a semielíptico, a veces con la región media algo proyectante (Figs. 16.1, 9, 20), máxima anchura situada en el borde cardinal o algo delante, alargada a equidimensional (Tab. 4), cóncavoconvexa, no geniculada. Cavidad visceral relativamente amplia (Fig. 15). Valva ventral con la región umbonal inflada y prominente, muy curvada, proyectándose hacia delante hasta cubrir en parte la región deltirial (Figs. 16.2, 9-11), modificada, a veces, por la presencia de una menuda cicatriz de fijación; ángulo apical en torno a 90°. Vientre moderadamente convexo; orejetas aplanadas y cortas, bien definidas, a veces con extremos cardinales proyectantes; interárea ventral linear; deltirio muy pequeño sin pseudodeltidio. Valva dorsal moderadamente cóncava; interárea no desarrollada; quilidio no observado. Ornamentación de la valva ventral consistente en numerosas y oscuras cóstulas radiales nodosas (4 a 6 por mm en el margen de la valva), de grosor irregular, bifurcantes, que tienden, a veces, a debilitarse y borrarse en el margen anterior de la concha (Fig. 16.13) cortadas en la región posterior por débiles arrugas concéntricas, visi-

bles, sobre todo, en las orejetas (Figs. 16.10, 15), y por numerosas líneas de crecimiento; sobre el vientre, las arrugas son sustituidas por lamelas concéntricas; espinas escasas, erectas a suberectas, diseminadas por el vientre en disposición vagamente al tresbolillo, situadas sobre bases nodosas circulares, más anchas que las cóstulas (Figs. 16.3, 15); cerca de la charnela hay una fila de 2-4 espinas a cada lado del umbo, proyectándose posterolateralmente en ángulo superior a 50° con el borde cardinal (Figs. 16.3, 7). Valva dorsal sin espinas, pero con numerosas y fuertes lamelas concéntricas de crecimiento imbricantes y regulares (8 a 12 en un espacio de 5 mm contado sobre el plano de simetría en la región media de la valva), que nacen muy próximas al borde posterior de la valva con los extremos vueltos hacia las puntas cardinales, dibujando el contorno de las sucesivas orejetas (Figs. 16. 7, 10), cortadas por un sistema radial de capilas finísimas, visible sólo en ejemplares muy bien conservados. Interior de la valva ventral (visible, sobre todo, en cortes seriados, Fig. 15) con dientes cardinales muy pequeños, casi imperceptibles. En la región apical existe una elevación longitudinal, corta y baja, que debió de actuar como una especie de proceso ventral. La elevación encaja entre los lóbulos de la apófisis cardinal de la otra valva, los cuales se alojan en cavidades poco profundas situadas a los lados del proceso. Cavidad visceral ventral bastante profunda, limitada por un reborde que se extiende desde los márgenes del delirio a lo largo del flanco interno de las orejetas y márgenes laterales. Campo muscular y otros caracteres no observados. Interior de la valva dorsal (Figs. 14, 16.12, 16) con apófisis cardinal bastante grande, bilobulada proximalmente, con lóbulos hendidos, separados por un profundo surco en forma de U, sobresaliendo mucho hacia atrás del borde cardinal y mióforos dirigidos posterior a posterodorsalmente; fosetas dentales muy pequeñas, casi inapreciables (Fig. 15). Elevaciones laterales endospinosas, proyectándose desde la base de la apófisis cardinal, bajas, largas, muy divergentes que limitan internamente las orejetas, con taludes posteriores denticulados, y se resuelven, hacia delante, en un reborde subperiférico endospinoso bajo que delimita la cavidad visceral de la valva. Septo medio bajo, estrecho y muy largo, alcanzando casi el margen anterior; el septo está cubierto posteriormente por un grueso depósito conchífero que constituye la base del proceso cardinal, sin alvéolo, y crece en altura hacia delante hasta el borde del campo muscular, don-

de presenta un débil engrosamiento. Huellas musculares no dendríticas; huellas del par medio de aductores alargadas, subtriangulares a piriformes, presentando en conjunto el aspecto de un corazón invertido (Figs. 14, 16.16), más largo que ancho, situado en un plano algo superior al ocupado por las huellas del par posterolateral de aductores; huellas del par postero-lateral débiles, más pequeñas que las otras, de contorno ovalado, limitadas por detrás por las elevaciones laterales. La ornamentación externa se refleja a veces en el interior de la valva como líneas concéntricas que definen franjas ocupadas, cerca del septo medio y en el área marginal, por crestas endospinosas radialmente dispuestas. Crestas braquiales muy débiles, casi imperceptibles, cuyo trazado se inicia entre las huellas de los aductores y avanzan en dirección anterolateral, describiendo sendos arcos con las ramas internas vueltas hacia atrás, hacia el eje medio, terminando cerca del septo medio.

Edad: La especie descrita es propia de las Formaciones Candás, en Asturias, y Portilla, en León. Aparece desde la parte inferior de ambas formaciones (Biozona de conodontos *Polygnathus varcus* Inferior o Media, Givetense medio), pero es particularmente abundante en la parte más alta (Biozona *Schmidtognathus hermanni*, Givetense superior a terminal) y en Asturias se encuentra también en la mitad inferior de la Formación Piñeres (*Polygnathus asymmetricus* Inferior a Media, Frasnense inferior). Esta distribución concuerda con la de *D. aff. leonensis*, citada por Racheboeuf (1983), en la parte superior de la Fm. Kervargan (Givetense terminal), rada de Brest (Francia). Sin embargo, es algo más antigua que la que se le asignaba hasta ahora al género, considerado como exclusivamente Frasnense (Brunton *et al.*, 2000, en *Treatise on Invertebrate Paleontology*).

Discusión: *D. leonensis* n. sp. es la especie más antigua del género *Devonoproductus*, el cuál se cita por primera vez en España. La pertenencia al referido género se justifica por la peculiar ornamentación de ambas valvas y estructura interna de la valva dorsal. Nuestra especie difiere de las demás del género en la gran curvatura y proyección posterior de la región umbonal ventral, débil desarrollo de la capilación radial en la valva dorsal y tendencia a adquirir contorno alargado semiéptico. Internamente, presenta una característica partición media ventral, muy corta, en la región apical (Fig. 15, sección 3,1), desconocida en otras formas próximas. El

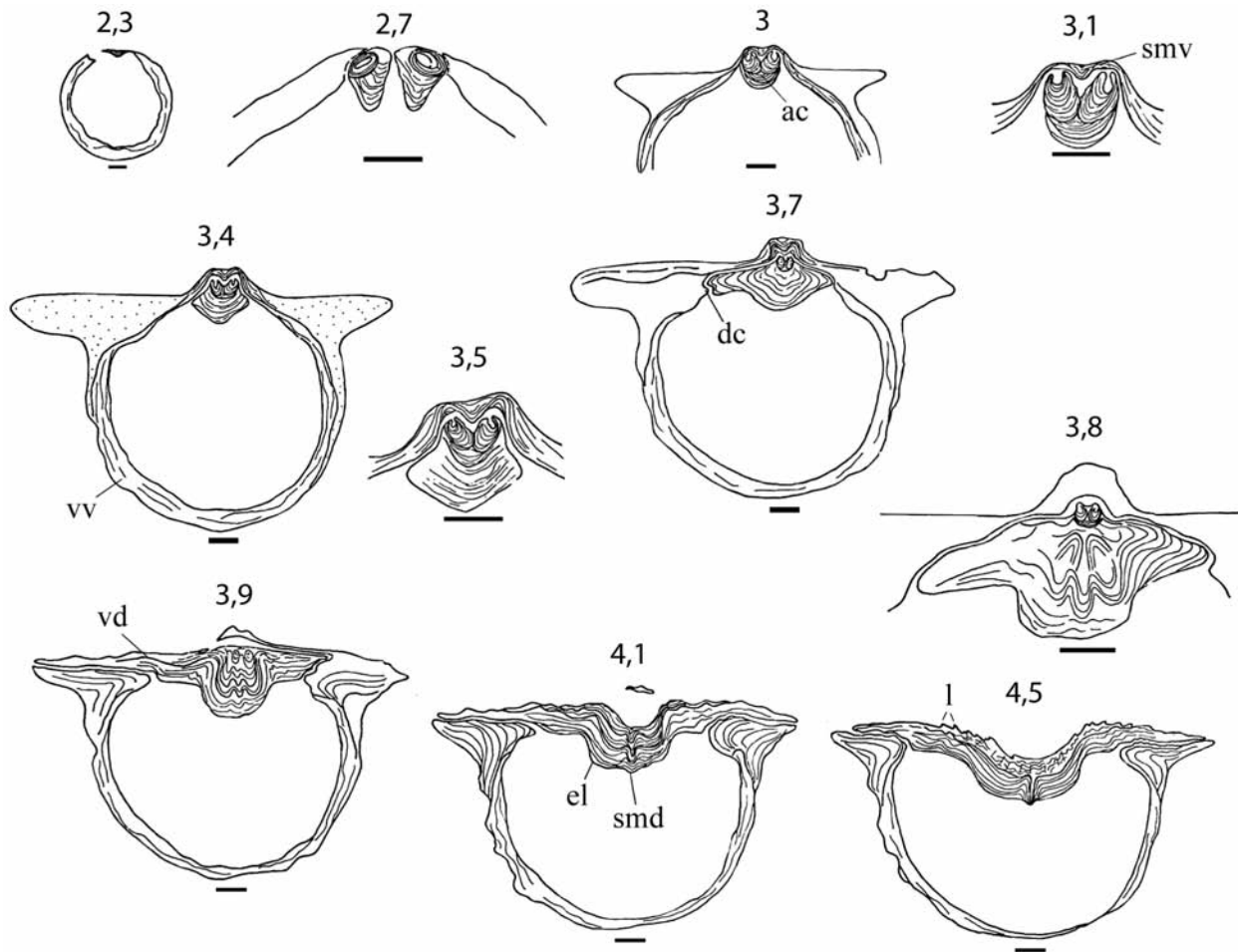


Figura 15. *Devonoproductus leonensis* n. sp. Dibujos con cámara clara de una serie de secciones en planos paralelos, normales al de simetría del Paratipo DPO 4314. Distancias en mm, al ápice posterior. Barras negras de escala: 1 mm. *ac*: apófisis cardinal; *dc*: diente cardinal; *el*: elevación lateral; *l*: lamelas concéntricas del exterior dorsal; *smd*, *smv*: septo medio dorsal y septo medio ventral; *vd*, *vv*: valva dorsal y valva ventral.

nombre de la especie lo introdujo García-Alcalde (1968) sin validez formal; posteriormente, el mismo autor la citó con el mismo nombre, pero también como *D. sp.* y *D. sp. L* (ver lista de sinonimias antes). La forma descrita y figurada por Racheboeuf (1983) como *Devonoproductus aff. leonensis*, de la parte alta de la Fm. Kervargan, del Givetiense terminal, en Bretaña (Francia), aunque algo más pequeña, presenta su misma morfología general por lo que se incorpora a la sinonimia.

Suborden STROPHALOSIIDINA Schuchert, 1913
Superfamilia STROPHALOSIOIDEA Schuchert,
1913
Familia Araksalosiidae Lazarev, 1989

Subfamilia Araksalosiinae Lazarev, 1989
Kablella Legrand-Blain, 1995

Especie-tipo: *Kablella meyendorffi* Legrand-Blain, 1995, Fameniense superior.

Kablella ? sp.
Figs. 2-5, 17.1-5

v. 1996 *Buxtonia* sp; García-Alcalde, Fig. 3.

Material: Cuatro ejemplares DPO 41466, 41474-41476 (Moldes externos e internos más o menos completos de valvas ventrales) (Fig. 17. 1-5) del mismo corte que *Mesoplica villasi* n. sp. (Figs. 1, 4-5).

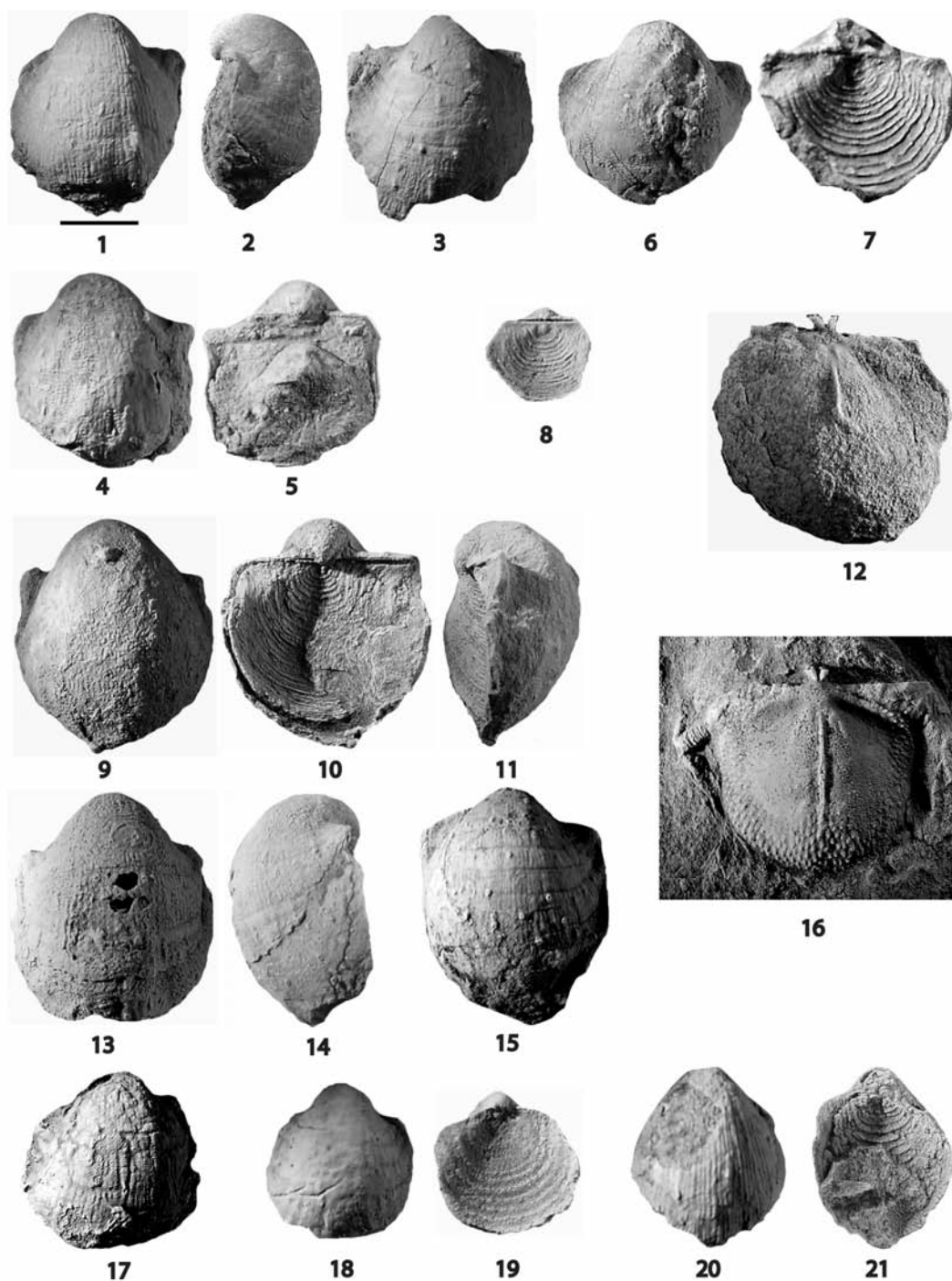


Figura 16. *Devonoproductus leonensis* n. sp. Barra negra: 5 mm. 1-2: Holotipo DPO 4277, vistas ventral y lateral. Collada de Llama, S de Colle (León), parte alta de la Formación Portilla, Givetiense superior o Frasnense inferior. 3: Paratipo DPO 4279, vista ventral. 4-5: Paratipo DPO 4282, vistas ventral y dorsal. Localidad y nivel, igual que el Holotipo. 6-7: DPO 4305, vistas ventral y dorsal. Localidad y nivel, igual que el Holotipo. 8: DPO 4741, vista dorsal. S de Doñapalla, conducción de agua del río Narcea a Avilés (Asturias), parte media de la Formación Candás, yac. C-45, Givetiense medio. 9-11: DPO 41122, vistas ventral, dorsal y lateral. Flanco oriental de Punta Boletos (SE Luanco, Asturias), yac. C-126, base Formación Piñeres, Givetiense superior o Frasnense inferior. 12: DPO 41288, interior de valva dorsal. Idem. 13-14: DPO 5037, vistas ventral y lateral. O del Astillero de Luanco (Asturias), capa 38 de Llopis-Lladó, Formación Piñeres, Frasnense inferior. 15: DPO 41126, vista ventral. Igual que Figs. 9-11. 16: DPO 41121, interior de valva dorsal. Idem. 17: DPO 41125, vista ventral. Idem. 18-19: DPO 4504, vistas ventral y dorsal. O de Aviaños (León), parte inferior de la Formación Portilla, Givetiense medio. 20-21: DPO 41124, vistas ventral y dorsal. Igual que Figs. 9-11.

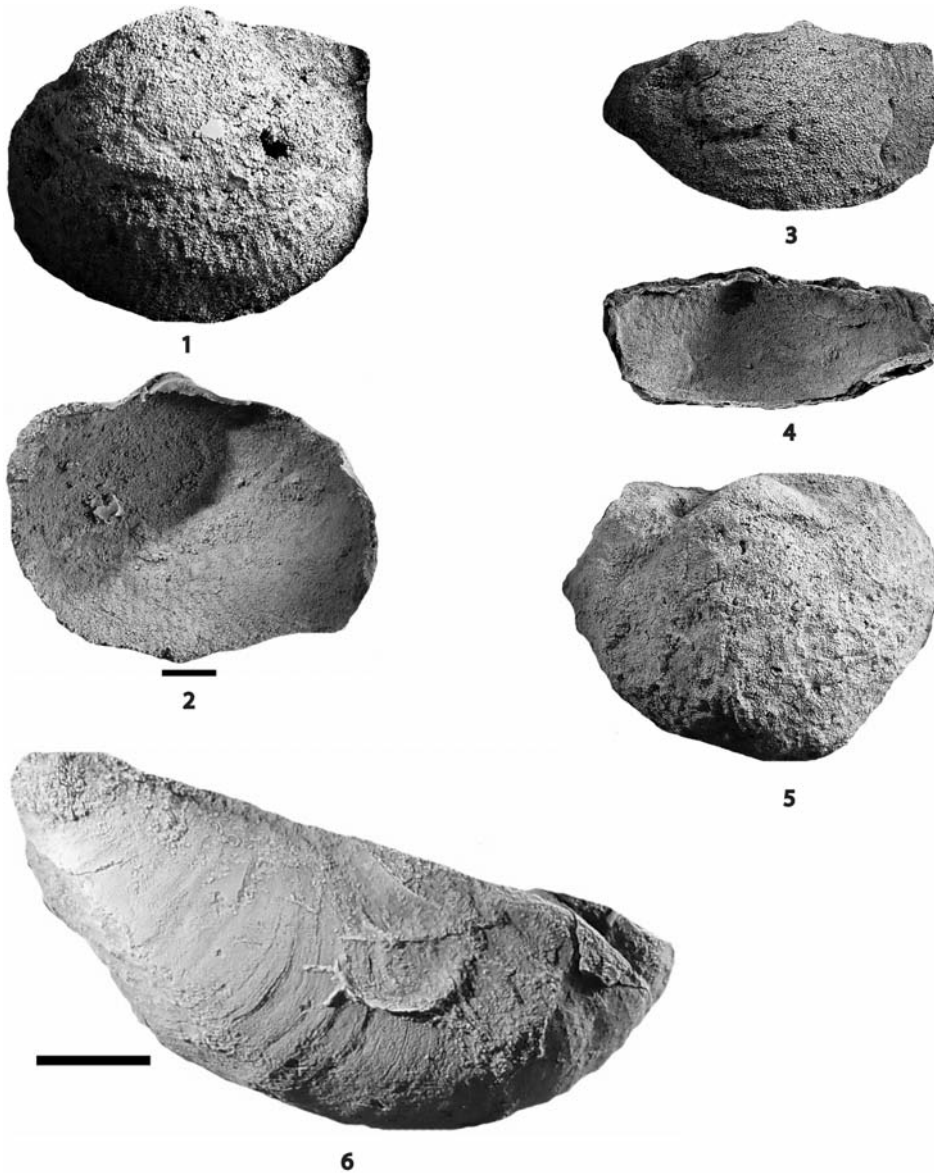


Figura 17. Barras negras: 5 mm. (barra grande exclusiva de Fig. 6). 1-5: *Kablella* ? sp. 1-2: DPO 41466I, molde interno ventral y látex. 3-4: DPO 41474I, fragmento de molde interno ventral y látex. 5: DPO 41475, molde interno ventral. Pico Aguasalio (León), Formación Ermita, nivel ES-2, Fameniense superior. 6: *Devonalsia* ? sp. A. DPO 4710, vista dorsal de un ejemplar cementado a una valva ventral de *Devonogypa* ? sp. O del Muelle de El Gayo, Luanco (Asturias), parte baja Formación Candás, Givetiense.

Nota: Se incluyen, con dudas, en *Kablella* Legrand-Blain, 1995, los ejemplares mencionados antes. Se trata de valvas ventrales, bastante grandes (longitud en torno a 30 mm y anchura en torno a 40 mm), de contorno semielíptico, más anchas que largas, con la máxima anchura por delante del borde cardinal, moderadamente convexas, con débiles arrugas posterolaterales y cubiertas por una densa malla de finas pústulas radiales espinosas, dispuestas al tresbolillo, que se van haciendo hacia delante más gruesas, sin llegar a formar costillas radiales. Nuestra forma se diferencia de las especies de *Whidbornella* Reed, 1943, en que las crestas espinales no llegan a transformarse anteriormente en costillas, y de las de *Ruthiphiala* Carter, 1988, en el me-

nor desarrollo de las arrugas posterolaterales y ausencia de ornamentación costada. Hasta el presente, *Kablella* sólo era conocida por su especie-tipo, *K. meyendorffi* Legrand-Blain, 1995, del Fameniense superior de Argelia, y quizás en Armenia y Iowa (USA) (ver Legrand-Blain, 1995: 431).

Subfamilia Donalosiinae Lazarev, 1989

Poloniproductus Biernat y Lazarev, 1988

Especie-tipo: *Productella varians* Biernat, 1966, Eife-liense.

Discusión: El género *Poloniproductus* lo propusieron Biernat y Lazarev (1988), con la especie *Productella varians* Biernat, 1966 como tipo, y fue introducido en la Subfamilia Devonoproductinae Muir-Wood y Cooper, 1960, promovida a Familia Devonoproductidae y, de nuevo, interpretada como Subfamilia Devonoproductinae por Brunton *et al.* 2000 (en *Treatise on Invertebrate Paleontology*: 547). Dicha subfamilia comprende típicamente taxones como *Devonoproductus* Stainbrook, 1943 y *Chonoplectoides* Crickmay, 1963, caracterizados por la presencia de fina costación radial, desarrollada sobre todo en la valva ventral, y por una serie de fuertes y regulares lamelas concéntricas en la dorsal, representando la traza de sucesivas colas (*trail*) dorsales. Además, los géneros referidos, tienen interáreas lineares o, como máximo, *ginglymus* ventral. *Poloniproductus* tiene arrugas lamelosas completas en la valva ventral y carece de ornamentación radial y de las lamelas concéntricas dorsales proyectantes regulares, típicas de los Devonoproductinae; además presenta cicatriz de cementación bien desarrollada e interáreas (no “*arealinglymus*” como, de forma más bien ambigua, indica-

ban Biernat y Lazarev, 1988: 67; ver Biernat, 1966, pl. 11, Fig. 11-16) con un posible pseudodeltidio apical convexo en la ventral. Estas características, alejan el género de los Devonoproductinae y, en general, de todos los linoproductoideos, y lo acercan a los Araksalosiiidae Donalosiinae, próximo a *Eostrophalosia* Stainbrook, 1943, del que diferiría en la ausencia de espinas dorsales. Es más, *Poloniproductus* podría conservar estructuras vestigiales homólogas a los anderidios, representadas por pequeñas protuberancias alargadas y divergentes, fundidas al septo medio, situadas en el origen de las elevaciones braquiales (ver Biernat 1966, Pl. 12, Figs. 5-11), parecidas a las de ciertos productidos Chonetidina, también con elevaciones braquiales pustulosas más o menos desarrolladas, como *Devonaria* Biernat, 1966, *Sinochonetes* Wang *et al.*, 1981, del Devónico Inferior y Medio y otras más modernas del Carbonífero y Permico (comparar, por ejemplo, con *Quadrochonetes* Stehli, 1954). La posible presencia de anderidios sería un indicio claro de primitivismo del género, consecuente, junto al resto de características apuntadas, con su situación sistemática en la base de

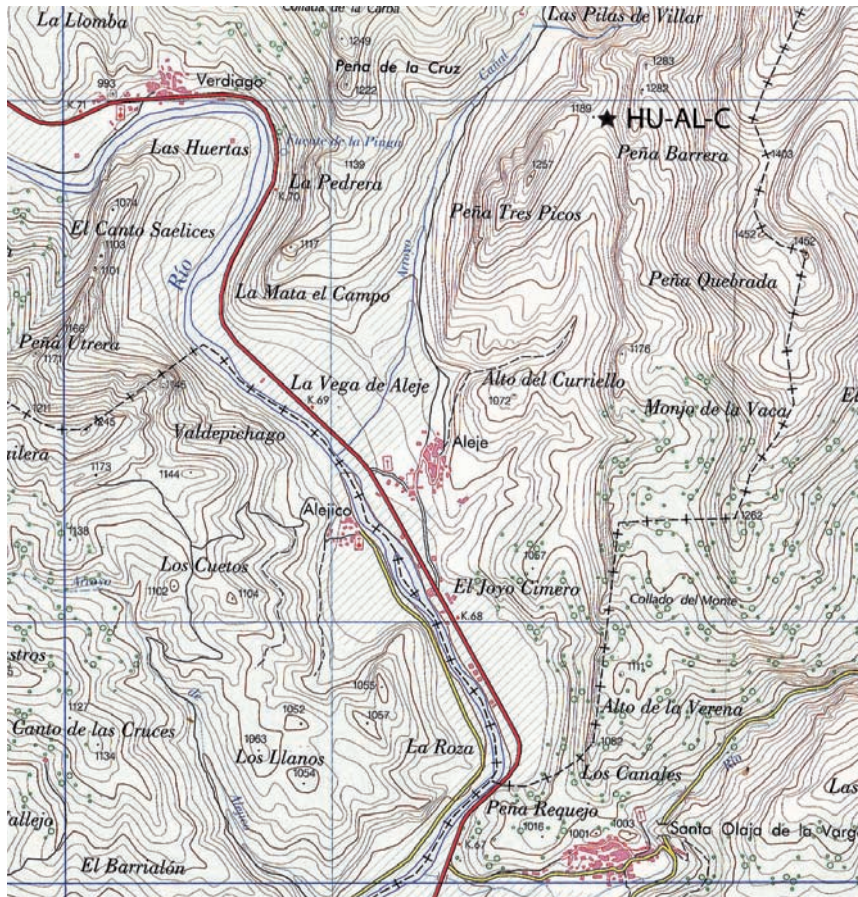


Figura 18. Localidad tipo de *Poloniproductus? alejensis* n. sp. HU-AL-C (estrella negra), al NNE del pueblo de Aleje en la collada entre las cotas Peña Tres Picos (1257 m) y Peña Barrera (1282 m). Mapa topográfico Nacional de España, 1:25.000, hoja de Sabero, 105-III (29-14). Lado de la retícula: 1 km.

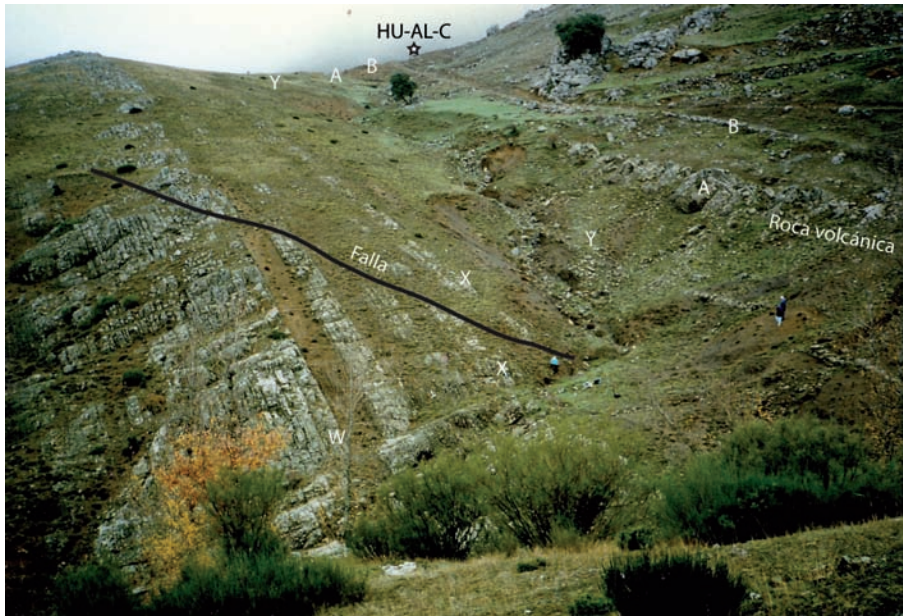


Figura 19. Foto panorámica de la localidad tipo de *Poloniproductus ? alejensis* n. sp. en la collada Tres Picos. Situación del estratotipo (HU-AL-C) (estrella blanca) y de los tramos precedentes (W, X, Y, A, B) de la sucesión de la Formación Huergas, de una intrusión volcánica en la base del tramo A y de una pequeña falla dextrógira que desplaza los tramos W y X. (Foto del autor).

la Subfamilia Donalosiinae. *Poloniproductus* podría ser también la forma ancestral de las formas de la Subfamilia Rhytialosiinae, relacionado con formas más rugosas y con espinas dorsales, como *Albertosia* n. gen. o *Pulgaralosia* n. gen. (ver más adelante) y cercano a *Veversalosia* Lazarev, 1989, por la presencia de elevaciones laterales débiles pero evidentes.

Especies incluidas: Además de la especie-tipo, pertenecen al género, con dudas, *P. ? alejensis* n. sp., *Spinulicosta spinulicosta* Racheboeuf, 1983 y "*Productella*" sp. Perry *et al.*, 1974.

Poloniproductus ? alejensis n. sp.
Figs. 2, 18-21, Tab. 5

? 1958 *Productus murchisonianus*; Llopis-Lladó, p. 18.

? 1959 *Productella subaculeata*; Comte, Tab. II, p. 245, Tab. III, p. 247.

v. 1996 *Eostrophalosia* sp. L; García-Alcalde, Fig. 2.

v. 1999 *Eostrophalosia* sp. I; García-Alcalde (*en* García-Alcalde y Soto), p. 54, Lám. 3, Figs. 12-14, Figtext. 4.

Derivatio nominis: de Aleje, localidad leonesa, al N de la cual se encuentra la localidad tipo de la especie.

Localidad y estratotipo: N del pueblo de Aleje (Crémenes, provincia de León) (Figs. 1, 3, 18-19), pizarras y areniscas de grano fino de la Fm. Huergas, nivel HU-C (ver García-Alcalde y Soto, 1999, Figtext. 4), unos 45 m por debajo del contacto con la Fm. Portilla suprayacente (Fig. 20), IF 20, Givetiense inferior.

Material: Siete ejemplares (moldes externos e internos). Holotipo DPO 32439 (molde externo e interno del mismo individuo) (Fig. 21.1-2) y seis Paratipos DPO 32429, 32432, 32437, 32448, 41477-41478 (Fig. 21.3-15), del estrato y localidad típicos.

	L	a	a/L
Holotipo DPO 32439 (Fig. 21.1-2)	11	17,1	1,55
Paratipo DPO 32429a (Fig. 21.13)	13,1	15,2	1,16
Paratipo DPO 32432C (Fig. 21.15)	15,7	19,6	1,25
Paratipo DPO 32437	13,4	15,4	1,15
Paratipo DPO 32444 (Fig. 21. 7-10)	9,1	12,2	1,34
Paratipo DPO 32448IIB' (Fig. 21.11-12)	12,6	11,5	0,91

Tabla 5. Medidas de *Poloniproductus ? alejensis* n. sp. Abreviaturas como en la Tabla 1.

EIFELIENSE	G I V E T I E N S E	Fm. HUERGAS	Fm. PORTILLA		
			HU-AL-D	Pizarras negras y pardas astillosas, con débiles lechos de limolitas y areniscas decalcificadas con abundante porosidad móldica, sobre todo de corales solitarios (<i>Crassicyclus</i>). A techo del tramo, 1,5 m de areniscas calcáreas rojizas, muy decalcificadas pasando gradualmente a las calizas de la formación siguiente, con <i>Xystostrophia</i> , <i>Mucrospirifer</i> , <i>Cupularostrum</i> , <i>Leptaena</i>	
				Pizarras negras y pardas astillosas y algún nivel de areniscas decalcificadas, con porosidad móldica, en afloramientos discontinuos	
			HU-AL-C	★ Estratotipo de <i>Poloniproductus ? alejensis</i> n.sp.	
				Alternancia de pizarras negras y pardas y areniscas pardas, a veces con lumaquelas de fósiles decalcificados (crinoideos y braquiópodos: <i>Poloniproductus ? alejensis</i> n.sp., <i>Cupularostrum</i> , <i>Protodouwillina</i> , <i>Mucrospirifer</i> , <i>Devonochonetes</i> , <i>Rhynchospirifer</i> , <i>Leptodontella</i>), y areniscas grises, más puras, sin porosidad, con laminación paralela y ripple-marks, en capas centimétricas a decimétricas	
				Pizarras negras y verdosas con algunos nódulos, astillosas por tramos, con finos lentejones de pizarras arenosas. Hacia el techo se hacen más arenosas y pasan gradualmente al tramo siguiente	
			AC-HUG-5	HU-AL-B	Pizarras arenosas y areniscas tableadas finas pardo-grisáceas con abundante mica, a veces muy fósilíferas: <i>Gypidula</i> , <i>Mucrospirifer</i> , <i>Devonochonetes</i> , <i>Protodouwillina</i> , <i>Poloniproductus</i> , <i>Angustiphyllum</i> , <i>Nowakia otomari</i>
				Cubierto	
			AC-HUG-4	HU-AL-A	Areniscas tableadas finas marrón oscuro con abundante porosidad móldica (<i>Angustiphyllum</i> , <i>Athyris</i> , <i>Devonogypta</i> , <i>Protodouwillina</i> , <i>Cupularostrum</i> , <i>Platyorthis?</i> , crinoideos). Hacia el techo tienen aspecto noduloso y bastante bioturbación e incorporan niveles pizarrosos oscuros
				HU-AL-Y	Pizarras grises con escasos lechos centimétricos de areniscas con abundantes icnofósiles (<i>Planolites</i>) y mica. En medio del tramo, banco de arenisca pardo-grisácea bioturbada de 1 m de potencia, con abundantes moldes de braquiópodos (<i>Tyersella</i> , <i>Xystostrophia</i> , <i>Cupularostrum</i>) y corales (<i>Angustiphyllum cuneiforme</i>) algunos de trilobites (<i>Alcaldops alcaldei</i>). Las pizarras de la parte superior tienen aspecto pseudonoduloso y prácticamente no hay areniscas salvo unos pocos lechos centimétricos y encajan un lentejón de rocas volcánicas oscuras a unos 3 m por debajo del techo del tramo
AC-HUG-3	HU-AL-X	Areniscas pardas y rojizas con crinoideos, braquiópodos (<i>Gypidula</i> , <i>Cupularostrum</i> , <i>Mucrospirifer</i>) trilobites (<i>Alcaldops</i>) y corales (<i>Angustiphyllum</i>). Un ejemplar de <i>Cabrieroceras</i>			
	HU-AL-W	Areniscas marrones y pardo-grisáceas de grano más fino en la base, haciéndose más grueso hacia el techo, con niveles bioturbados y otros con estratificación cruzada. En la parte superior del tramo, las areniscas son más puras, incluso cuarcíticas			

Figura 20. Sucesión estratigráfica de la parte superior de la Fm. Huergas en el corte HU-AL, al norte del pueblo de Aleje (Ver Figs. 1, 3, 17-18), mostrando la situación y características del estratotipo de *Poloniproductus ? alejensis* n. sp. y los principales taxones fósiles hallados en la sucesión. Unidades de escala: 10 m.

Diagnosis: *Poloniproductus* de pequeño tamaño, con verdaderas interáreas, crestas espinales poco desarrolladas y valva dorsal con elevaciones laterales débiles y sin elevaciones braquiales ni anderidios.

Descripción: Concha de pequeño tamaño (Tab. 5), fuertemente cóncavo-convexa, de contorno subcuadrado a semiélfítico, más ancha que larga a equidimensional, con orejetas aplanadas, bastante bien desarrolladas y charnela algo más corta que la máxima anchura; interáreas en ambas valvas, con un pequeño

seudodeltidio apical convexo en la ventral, oscuramente desarrollado en el material. Umbo ventral pequeño y poco prominente, recurvado sobre la interárea, raras veces con una menuda cicatriz de cementación. Arrugas irregulares, desarrolladas sobre todo en la región posterolateral que se transforman en líneas de crecimiento lamelosas hacia el centro de ambas valvas. Espinas en la valva ventral, escasas y dispersas, de bases gruesas, pero de cuerpo fino, postradas, situadas, en ocasiones, sobre cortas crestas espinales; espinas rectas, dirigidas posterolateralmente, en número escaso (2-3)

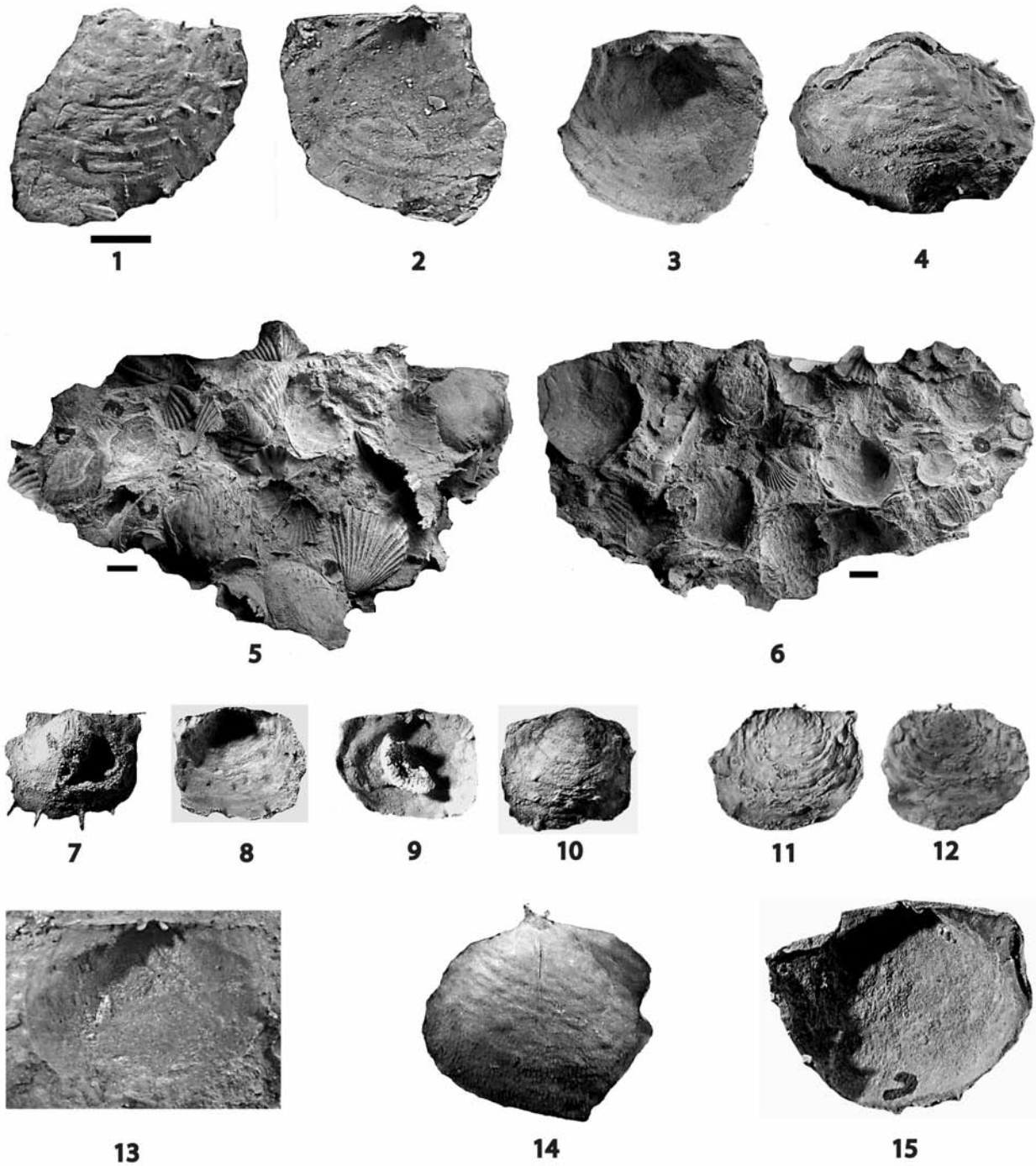


Figura 21. *Poloniproductus? alejensis* n. sp. Barras negras: 5 mm (barra pequeña exclusiva de Figs. 5 y 6). 1-2: Holotipo DPO 32439 I y II, látex de exterior e interior ventrales. 3-4: Paratipo DPO 32432c I y II, látex de interior y exterior ventrales. 5-6: Muestra paratípica DPO 32432D, con varios ejemplares de la especie y de otros braquiópodos, látex de molde (5) y contramolde (6). 7-10: Paratipo DPO 32444, moldes interno y externo ventrales del mismo individuo y látex de ambos. 11-12: Paratipo DPO 32448IIb y b', molde externo dorsal y látex. 13: Paratipo DPO 32429a, látex de interior ventral. 14: Paratipo DPO 32432IIa, látex de interior dorsal. 15: Paratipo DPO 32432C, látex de interior ventral. Todos del estrato-tipo, Aleje (León), Fm. Huergas, nivel C, Givetiense inferior.

a lo largo del margen posterior ventral formando un ángulo elevado con el. Valva dorsal, con hoyuelos débiles representando la contrapartida de las crestas espinales de la otra valva, sin espinas. Interior de la valva ventral con dientes cardinales fuertes, reposando, a veces sobre cortas placas dentales; campo muscular mal definido, dividido por un fino miofragma. Interior de la valva dorsal con apófisis cardinal bilobulada y mióforos alargados dirigidos posteriormente, sobresaliendo poco o nada del borde cardinal; septo medio estrecho y largo, algo ensanchado posteriormente, separado de la apófisis cardinal por un alvéolo bastante bien desarrollado; fosetas dentales profundas, limitadas por crestas glenoideas internas fuertes, paralelas al margen cardinal, que tienden a continuar hacia delante como débiles elevaciones laterales; sin elevaciones marginales, braquiales ni anderidios.

Discusión: *Poloniproductus ? alejensis* n. sp. es la forma más antigua de productido no conetidino de la Cordillera Cantábrica. García-Alcalde (1996) y García-Alcalde (en García-Alcalde y Soto, 1999) asignaron la especie al género *Eostrophalosia*, con las denominaciones *E. sp. L* y *E. sp. 1*, respectivamente, pero dicho género comprende especies de contorno circular, con espinas numerosas en la valva dorsal. *Poloniproductus ? alejensis* n. sp. se aleja de la especie-tipo del género, *P. varians* (Biernat), sobre todo en la falta de elevaciones braquiales y de anderidios incipientes en la valva dorsal y en el menor desarrollo de las elevaciones laterales y de las crestas espinales de la ventral. "*Spinulicosta spinulicosta*" Racheboeuf, también la forma más antigua de productido no conetidino del Macizo Armoricano (Francia), del Eifeliense inferior al Givetense inferior, se parece mucho a nuestra especie, pero los ejemplares descritos carecen siempre de cicatriz de cementación, tienen crestas espinales más desarrolladas en la ventral y muestran trazas de elevaciones braquiales en la dorsal.

Devonalosia Muir-Wood y Cooper, 1960

Especie-tipo: *Devonalosia wrightorum* Muir-Wood y Cooper, 1960, Devónico Medio (Eifeliense-Givetense)

Devonalosia ? sp. A
Figs. 2, 17.6

v. 1968 *Devonalosia ? sp. A*; García-Alcalde, p. 5.

Material: Un solo ejemplar DPO 4710 (Fig. 17.6), de las pizarras oscuras y margas de la parte inferior de la Formación Candás, al O del muelle de El Gayo, en Luanco (Asturias), flanco oriental de la punta de La Vaca, yacimiento C-62, del Givetense, probablemente medio.

Discusión: Se asigna con dudas a *Devonalosia*, un ejemplar bivalvo, cementado por la mayor parte de la valva ventral al flanco izquierdo de la valva ventral de un pentamérico liso (*Devonogypa ? sp.*). Dicho ejemplar es de pequeño tamaño ($L=3,2$ mm; $a=5,7$ mm), de contorno transversalmente semielíptico, con la máxima anchura en el borde cardinal, el cual se prolonga lateralmente en débiles orejetas. La cicatriz de cementación se refleja en la valva dorsal como una prominencia semicónica, convexa y sesgada, con la base situada en el borde de la interárea dorsal, algo desplazada a la izquierda respecto al plano de simetría, y con el ápice alcanzando casi el frente de la concha en el plano de simetría. El resto de la valva dorsal es suavemente cóncavo con la curvatura más acusada en los bordes. Las interáreas están bien desarrolladas, la ventral más alta que la dorsal, prolongándose casi hasta el extremo distal de las orejetas. Las áreas deltoidal y notoidal no pueden verse por estar cubiertas por matriz dura que no pudo desgajarse. La ornamentación superficial de la valva dorsal es irregularmente rugosa, con finas lamelas y líneas de crecimiento y numerosos hoyuelos de poca profundidad. Espinas o bases espinales ausentes en dicha valva. Las líneas de crecimiento del pentamérico soporte se reflejan, igual que la propia cicatriz de cementación del ejemplar, en la valva dorsal. La valva ventral poseía una fila de espinas rizoides ganchudas y finas en el borde de la interárea y otro conjunto de espinas huecas, más gruesas y largas, reclinadas a postradas, en el resto de la superficie extendidas lateralmente alrededor de la concha en el ejemplar a mano. El desarrollo de interáreas en ambas valvas, la cementación ventral y el anclaje mediante espinas rizoides situadas en las orejetas y flancos ventrales, justifica la inclusión de nuestro ejemplar entre los estrofalosioideos, dentro de la Familia Araksalosiidae, incluso en la ignorancia de las estructuras internas. Por otro lado, la extensión de la cicatriz, el grado de desarrollo y el escaso número de espinas, su ausencia en la valva dorsal y la ornamentación concéntrica algo lamelosa, parecen indicar su pertenencia a la Subfamilia Donalosi-



Figura 22. Localidad tipo de *Eostrophalosia villae* n. sp. en el saliente de Boletos, al ESE de Luanco (estratotipo en el yacimiento C-126, nivel PB 57, ver Fig. 25), al O de de la isla de El Carmen, y de *Pulgaralasia fariasi* n. gen. n. sp. (estratotipo en el yacimiento C-88), al S de la isla de El Carmen. Mapa topográfico Nacional de España, 1:25.000, hoja Candás 14-I (13-3). Lado de la retícula: 1 km.

nae. De las formas que más se le parecen, las de la Familia Strophalosiidae, *Heteralosia* King, 1938, posee dos tipos de espinas: erectas y postradas, mientras que nuestra forma las tiene postradas o reclinadas, y *Lepthalosia* Dunbar y Condra, 1932, está cementado por la totalidad de la valva ventral, sus interáreas son obsoletas y carece de espinas rizoides en el borde posterior ventral. Entre las formas de la Familia Araksalosiidae, las especies de *Truncalosia* Imbrie, 1959 presentan, igual que nuestro ejemplar, una extensa cicatriz de ce-

mentación, pero las espinas son más finas y la valva dorsal es lisa. A nuestro conocimiento, el género *Devonalosia* no fue nunca citado hasta ahora fuera de Norteamérica. Nuestra forma muestra un notable parecido con los ejemplares de *D. radicans* (Winchell) del Devónico Medio del Grupo Traverse, en Michigan (USA), figurados por Muir-Wood y Cooper (1960). En cambio, la especie-tipo del género, *D. wrightorum* Muir-Wood y Cooper, del Devónico Medio de Ontario (Canadá) es de mayor tamaño y menos transversa.

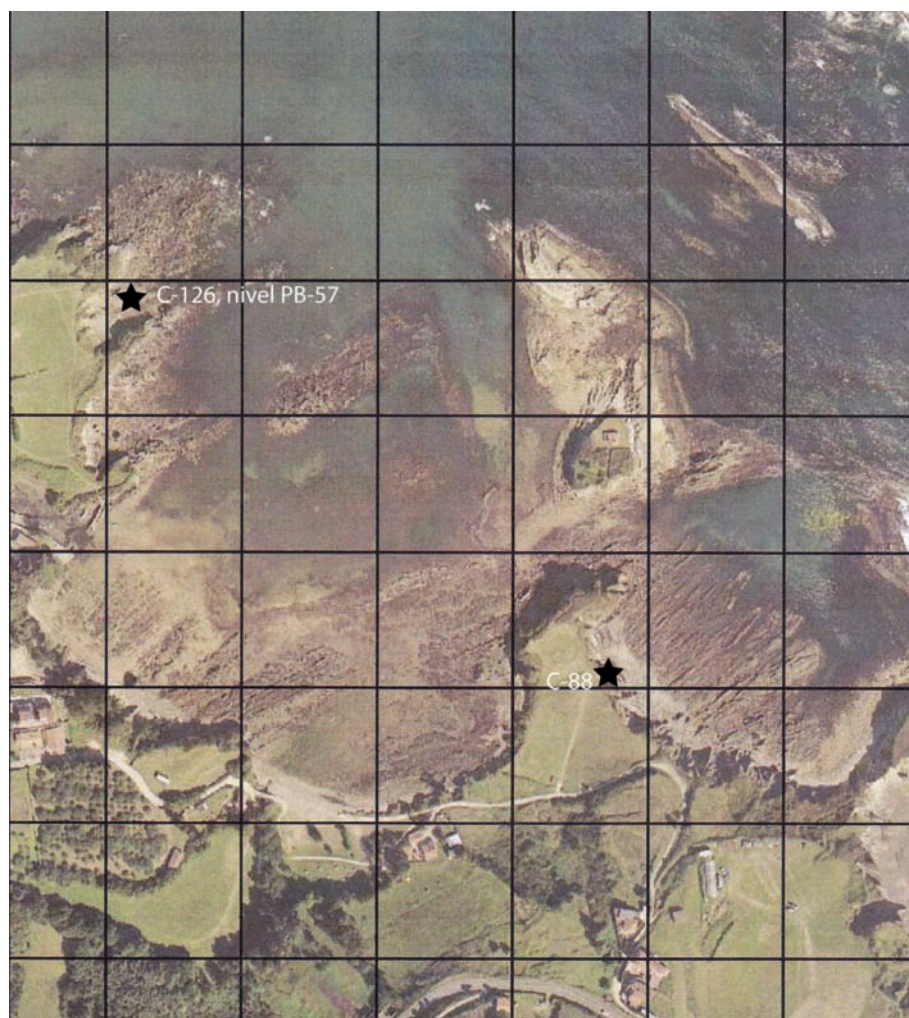


Figura 23. Vista aérea (SIGPAC) de las localidades tipo de *Eostrophalosia villae* n. sp. (C-126) y de *Pulgaralosia fariasi* n. gen. n. sp. (C-88) (Ver Fig. 22). Lado de la retícula: 100 m.

Eostrophalosia Stainbrook, 1943

Especie-tipo: *Strophalosia rockfordensis* Hall y Clarke, 1892, Frasnense.

Eostrophalosia villae n. sp.
Figs. 2, 22-26, Tab. 6

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

v. 1995 *Productella subaculeata*; García-Alcalde, Fig. 7.

v. 2012 *Eostrophalosia villae* nom.nud; García-Alcalde, p. 296, Fig. 1.6.

Derivatio nominis: Dedicada a Elisa Villa, admirable paleontóloga, maestra y andarina, que me enseñó a conocer y amar las montañas de nuestra tierra.

Localidad y estratotipo: Flanco oriental de la Punta Boletos (SE de Luanco, Gozón, Asturias) (Figs. 1, 22-23), calizas mudstone y pizarras de la parte alta de la Formación Candás, nivel C-126 (PB 57), IF 23, Biozona de conodontos *Hermanni*, Givetense superior (Fig. 24).

Material: Cincuenta y nueve ejemplares bastante dañados en general. Holotipo DPO 41087 (Fig. 26.1-3), catorce paratipos DPO 41088-41101 (Fig. 26.4-7) y un ejemplar topotípico en muy mal estado DPO 41102. Tres ejemplares DPO 41112 (Fig. 26.12), 41119-41120, misma localidad anterior, nivel C-127, Frasnense inferior. Un ejemplar DPO 41415 (Fig. 26.16) de la Punta Boletos, Fm. Candás, nivel A-225, IF24. Frasnense inferior. Dos ejemplares DPO 41113-41114, de la playa Samarinchón, O de Punta Boletos. Parte alta de la Fm. Candás, nivel A-224, IF23, Give-

	L	a	g	a/L
Holotipo DPO 41087 (Fig. 26.1-3)	18,9	27,8	-	1,47
Paratipo DPO 41088 (Fig. 26.4-5)	13,1	14	7,6	1,07
Paratipo DPO 41090	11,6	16,5	9,4	1,42
DPO 41112 (Fig. 26.12)	14,7	18,1	-	1,23

Tabla 6. Medidas de *Eostrothalosia villae* n. sp. Abreviaturas como en la Tabla 1.

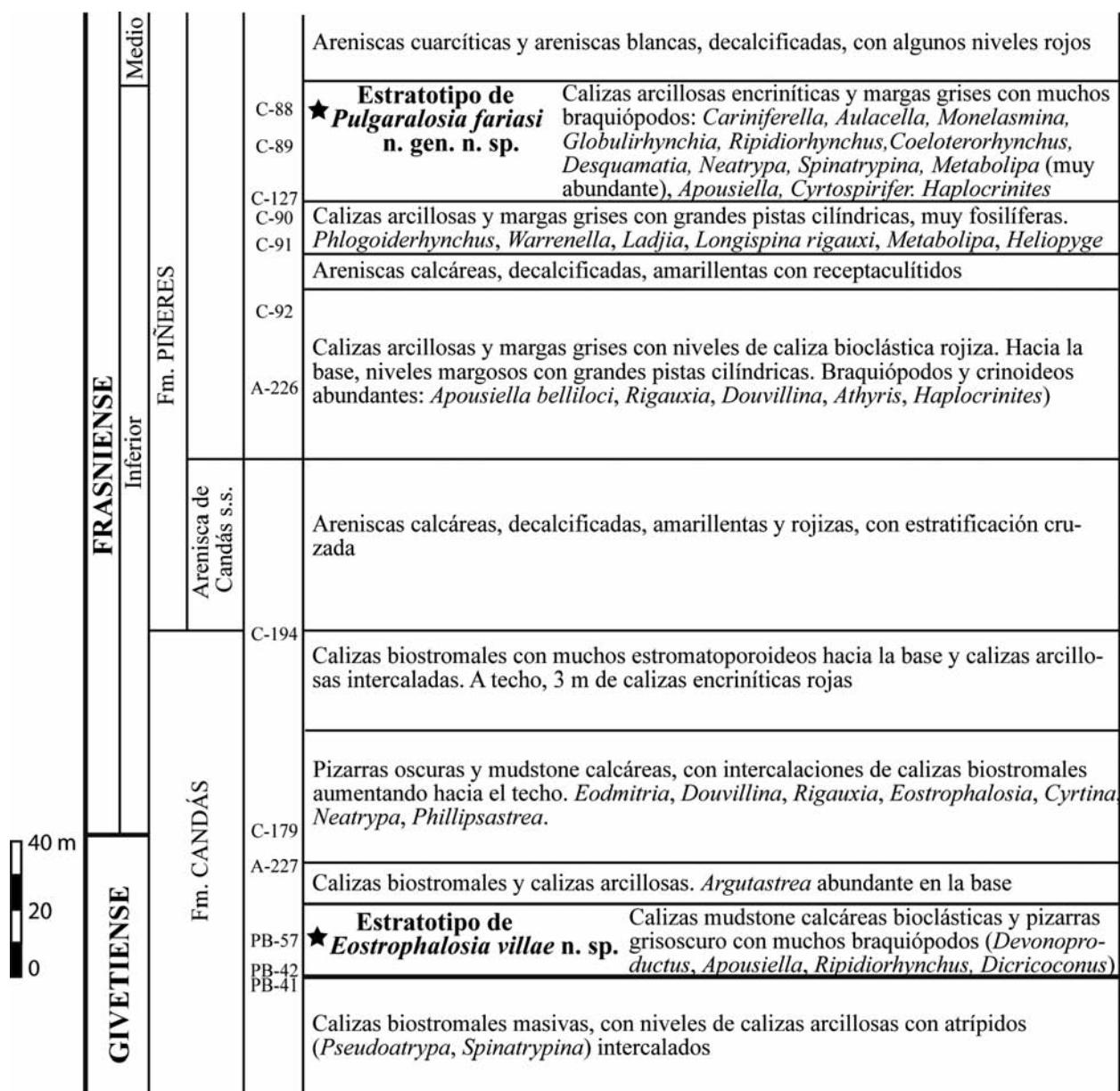


Figura 24. Sucesión de las formaciones Candás y Piñeres entre Punta Boletos y Punta Rebolleres, al ESE de Luanco (Gozón, Asturias), con la situación del estratotipo de *Eostrothalosia villae* n. sp. (parte alta de la Fm. Candás, yacimiento C-126, nivel PB 57, Givetiense superior, IF23, Biozona de conodontos *Hermanni*) y de *Pulgaralosia fariasi* n. gen. n. sp. (Fm. Piñeres, localidad C-88, Frasnian inferior terminal, IF25b, Biozona de conodontos *Transitans*, parte superior).

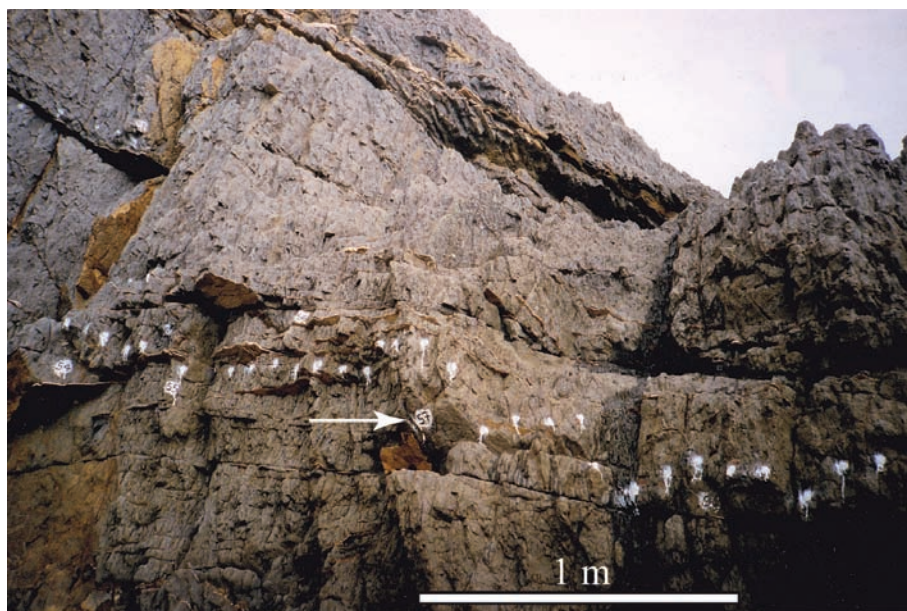


Figura 25. Vista del estratotipo de *Eostrophalosia villae* n. sp. (nivel PB 57, indicado por la flecha, en la localidad C-126; ver Figs. 22-23). Argilitas y mudstones oscuros con algunos lechos milimétricos y centimétricos de calizas bioclásticas muy fosilíferas, parte alta de la Fm. Candás y del Miembro Perán, IF 23, Biozona de conodontos *Hermanni*, Givetiense superior (Fotografía del autor, mirando al Norte).

tiense superior o Frasnense inferior. Un ejemplar DPO 41111 (Fig. 26.15) de la playa de Aramar (SE Luanco, Gozón, Asturias), Fm. Candás, nivel C-90, Frasnense inferior. Ocho ejemplares DPO 41103-41110 (Fig. 26.13-14), misma localidad y formación anterior, nivel C-91, IF 25a, Frasnense inferior. Diez ejemplares DPO 41412-41414, 41416-41422 (Fig. 26.17-21), misma localidad y formación anterior, entre niveles C-90 y C-91, Frasnense inferior. Cuatro ejemplares DPO 41115-41118, de la misma localidad y formación anterior, nivel C-89, IF 25b, Frasnense inferior. Tres ejemplares DPO 41112 (Fig. 26.12), 41119-41120 de la misma localidad y formación anterior, nivel C-127, Frasnense Inferior. Once ejemplares DPO 41401-41411 (Fig. 26.10-11), de Beifar (Pravia, Asturias), de la conducción de aguas del río Narcea a Avilés, Fm. Candás, C-81, Frasnense inferior.

Diagnos: *Eostrophalosia* de tamaño medio, con espinas escasas y elevaciones espinales bien desarrolladas.

Descripción: Concha de tamaño pequeño a medio (Tab. 6), de contorno subelíptico a circular y orejetas extensas mal definidas, más ancha que larga a casi equidimensional, con la máxima anchura por delante del borde cardinal, fuertemente cóncavoconvexa, cicatriz de cementación umbonal, plana y bastante extensa, e interáreas bien desarrolladas en la parte central tendiendo a reducirse mucho hacia los extremos cardinales; interárea ventral suavemente apsaclina a ortoclina, dos o más veces

más alta que la dorsal que es hiperclina, aunque a veces está rebajada por causa de la cicatriz de cementación (Fig. 26.18-19, 21); seudodeltidio apical convexo; quilibrio convexo con una depresión media acusada; umbo ventral ancho y no muy sobresaliente, con gancho recurvado sobre la interárea; umbo dorsal convexo y liso (Fig. 26.3). Ornamentación superficial con arrugas concéntricas posterolaterales débiles que se transforman hacia el centro de las valvas en lamelas de crecimiento onduladas. Espinas finas escasas y dispersas, postradas a reclinadas, las de la valva ventral más numerosas y fuertes que las de la dorsal, alineadas sobre elevaciones espinales más o menos largas y con disposición general vagamente al tresbolillo; en el margen cardinal, fila de 4 a 7 espinas rectas a cada lado del umbo ventral, dirigidas posterolateralmente. Caracteres internos desconocidos.

Discusión: Agrupamos en esta especie ejemplares principalmente de edad Frasnense, previamente interpretados por el autor como *Productella subaculeata*. *Eostrophalosia villae* n. sp. se diferencia de todas las especies de *Productella* en la presencia de interáreas bien desarrolladas, cicatriz de cementación umbonal clara, espinas en la valva dorsal y elevaciones espinales a veces bastante largas. *Eostrophalosia rockfordensis* (Hall y Clarke, 1892), la especie tipo del género, es más pequeña, con espinas ventrales algo más gruesas en disposición concéntrica cerca del margen de la concha. *E. independensis* (Stainbrook, 1945), es también más pequeña y con muchas más espinas en la valva dorsal.

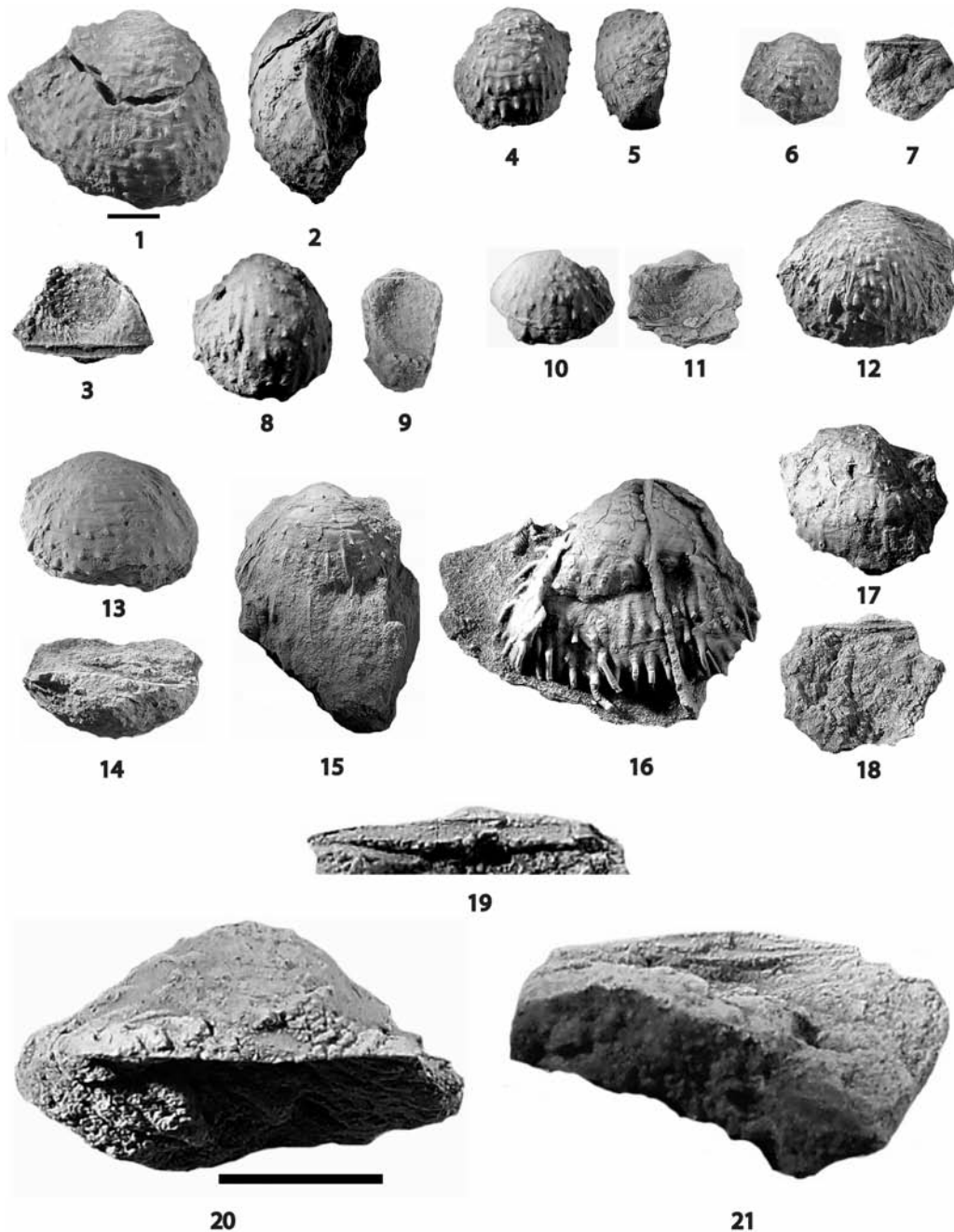


Figura 26. *Eostrophalosia villae* n. sp. Barras negras: 5 mm. (barra mayor exclusiva de Figs. 19-21). 1-3: Holotipo DPO 41087, vistas ventral, lateral y posterodorsal del fragmento de la región umbonal. Flanco oriental de Punta Boletos, SE de Luanco (Asturias), parte alta de la Formación Candás, Givetiense superior. 4-5: Paratipo DPO 41088, vistas ventral y lateral. Idem. 6-7: Paratipo DPO 41089, vistas ventral y dorsal de un ejemplar algo roto y embebido en matriz. 8: Ejemplar DPO 41402, vista ventral. 9: DPO 41403, vista dorsal. 10-11: DPO 41401, vistas ventral y dorsal. Beifar, Pravia (Asturias), conducción de aguas del río Narcea a Avilés, yac. C-81, Givetiense terminal. 12: DPO 41112, vista ventral. Punta de El Carmen, SE Luanco (Asturias), yac. C-127, Fm. Piñeres, Frasnense inferior. 13-14: DPO 41103, vistas ventral y posterior mostrando una extensa cicatriz de cementación. Misma localidad, formación y edad anteriores, yac. C-91. 15: DPO 41111, vista ventral. Misma localidad, formación y edad anteriores, nivel C-90. 16: DPO 41415, vista ventral. Punta Boletos, SE Luanco (Asturias), Fm. Piñeres, nivel A-225, Frasnense inferior. 17-18: DPO 41414, vistas ventral y dorsal. Playa Aramar, Fm. Piñeres, entre niveles C-90 y C-91, Frasnense inferior. 19: DPO 41412, vista posterodorsal mostrando el área cardinal. Idem. 20-21: DPO 41413, vistas posterior y posterodorsal, mostrando la extensa cicatriz de cementación, el área cardinal y un pequeño seudodeltidio. Idem.

Subfamilia Rhytialosiinae Lazarev, 1989

Rhytialosia Lazarev, 1989

Rhytialosia aguasaliensis n. sp.

Figs. 2-5, 27, Tab. 7

Especie-tipo: *Productus petini* Nalivkin, 1930, Frasnense medio.

Rhytialosia cf. *productoides* (Murchison, 1840)

Fig. 2

? 1874 *Productus murchisonianus* Koninck (= *P. spinulosus* = *Orthis productoides* = *Strophalosia productoides*); Mallada, nº 196.

? 1891 *Productus Murchisoni*, ROU; L. Mallada, p. 39.

? 1959 *Productella productoides*; Comte, p. 193, Tab III (p. 247), Tab. IV (p. 251).

? 1959 *Productella* cf. *productoides*; Comte, p. 193, Tab. IV (p. 251).

Comentario: Seis ejemplares, DPO 4271-4273 y 4500-4502, procedentes de las areniscas de la Fm. Nocedo de la margen izquierda del río Bernesga, al S de Huergas de Gordón (León), y otro ejemplar más, DPO 4503, de las areniscas del Devónico Superior del corte de la carretera de La Vega de los Viejos al Puerto de Somiedo, km 54,800, yacimiento 102-81b, todos del Frasnense, podrían corresponder a la especie del encabezamiento por su ornamentación rugosa y lamelosa, y espinas postradas en ambas valvas, situadas en la ventral sobre elevaciones espinales potentes y alineadas, formando, a veces, costillas radiales en la parte anterior de la valva. El estado del material, como moldes externos e internos muy deformados y rotos no permite, por el momento, realizar una descripción detallada.

? 1959 *Productella productoides*; Comte, Tab. III, p. 247, tab. IV, p. 251.

v. 1985 *Productella subaculeata*; García-Alcalde (en Rodríguez Fernández *et al.*), p. 137, Fig. 2.

? 1986 *Productella subaculeata*; Loevezijn, p. 30.

. 1986 *Productella subaculeata* (Murchison 1840); Loevezijn *et al.*, p. 607.

v. 1996 *Productella subaculeata*; García-Alcalde, 1996, Fig. 3.

v. 2012 *Rhytialosia aguasaliensis* nom. nud; García-Alcalde, p. 296, Fig. 1.11-13.

Derivatio nominis: De Aguasalio, nombre de la sierra y de su cota culminante, al SE de Crémenes, en cuya ladera meridional se encuentra la localidad tipo de la especie.

Localidad y estratotipo: Corte del Pico Aguasalio (Crémenes, León), 300 m al ONO de Peña Rionda (Figs. 1, 3-4). Fm. Nocedo, Miembro Millar (parte alta), Caliza de Crémenes, inmediatamente encima de la caliza masiva inferior (Fig. 5), facies cr3 de Loevezijn *et al.* (1986), nivel M-CR-7. Frasnense terminal o Fame-niense.

Material: Cuarenta y cuatro ejemplares. Holotipo DPO 41053 (Fig. 27.1-3), tres paratipos DPO 41054-41056 (Fig. 27.4, 12-13) y seis topotipos DPO 41057-41062 en mal estado, del estrato y localidad típicos. Trece ejemplares DPO 41063-41075 (Fig. 27.7-9, 11)

	L	a	g	a/L
Holotipo DPO 41053 (Fig. 27.1-3)	16,4	18,4	9,4	1,12
Paratipo DPO 41054 (Fig.27.4)	14,3	18,3	8,4	1,31
Paratipo DPO 41055 (Fig. 27.12-13)	14,6	26,3	8,7	1,62
Paratipo DPO 41056	17,2	18,5	8,7	1,07
DPO 41069	12	20	10,4	1,67
DPO 41063 (Fig.27.7-9)	16,2	19,6	9,3	1,21

Tabla 7. Medidas de *Rhytialosia aguasaliensis* n. sp. Abreviaturas como en la Tabla 1.

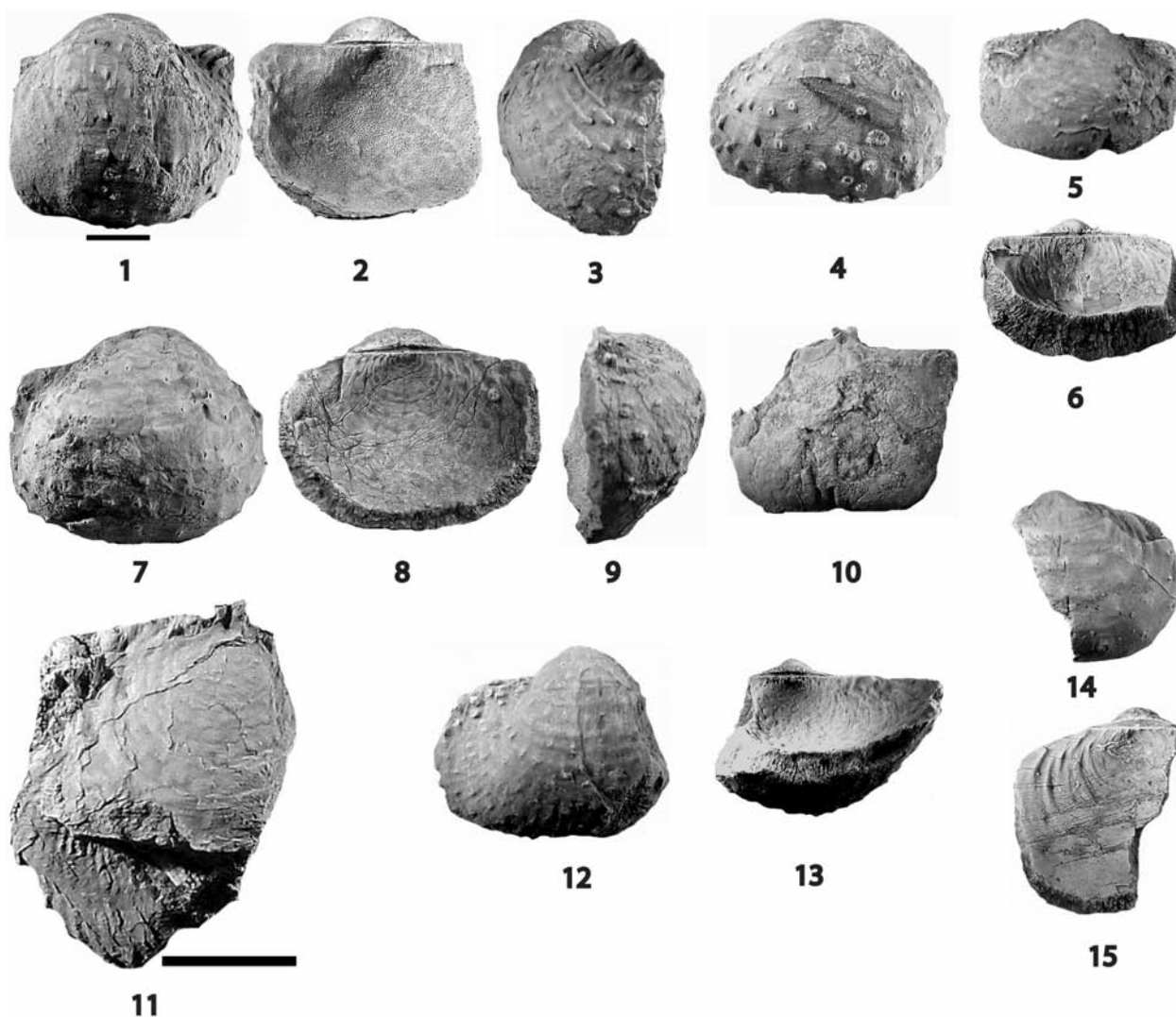


Figura 27. *Rhytialosia agusalensis* n. sp. Barras negras: 5 mm (barra mayor exclusiva de Fig. 11). 1-3: Holotipo DPO 41053, vistas ventral, dorsal y lateral. 4: Paratipo DPO 41054, valva ventral mostrando una fuerte hendidura reparada en vida. 5-6: DPO 41244, vistas ventral y dorsal. 7-9: DPO 41063, vistas ventral, dorsal y lateral. 10: DPO 41231, interior de valva dorsal. 11: DPO 41064, interior de valva dorsal incompleta. 12-13: Paratipo DPO 41055, vistas ventral y anterodorsal. 14-15: DPO 41245, vistas ventral y dorsal de un ejemplar incompleto. Todos del S del Pico Aguasalio (León), Formación Nocedo, Caliza de Crémenes (parte baja), Frasnense terminal o Fameniense.

de una localidad cercana a la anterior, al SO del Pico Aguasalio, misma unidad y nivel estratigráfico. Diecisiete ejemplares DPO 41244-41260 (Fig. 27.5-6, 14-15), del corte II-CRAG (ver antes), misma unidad y nivel estratigráfico, yacimiento AGUAS-5. Cuatro ejemplares DPO 41261-41264 de otra localidad próxima en el collado entre Pico Aguasalio y Peña Rionda (ca. 1760 m), misma unidad y nivel estratigráfico, yacimiento I-203.

Diagnosis: *Rhytialosia* de pequeño tamaño, con ornamentación rugoso-lamelosa débil e incompleta, espi-

nas escasas con bases engrosadas y crestas espinales cortas, tendiendo a crecer hacia delante y septo medio dorsal relativamente corto.

Descripción: Concha pequeña (Tab. 7) de paredes gruesas, fuertemente cóncavoconvexa y cavidad visceral reducida, contorno subrectangular, más ancho que largo, orejetas aplanadas, bien desarrolladas, con puntas proyectantes, de manera que la máxima anchura de la concha se encuentra en la propia charnela. Interáreas bajas, casi lineares hacia los extremos cardinales; interárea ventral ortoclina, con seudodeltidio apical con-

vexo; interárea dorsal más baja que la ventral, con quillido convexo bastante grande. Umbo ventral poco desarrollado; gancho recurvado sobre la charnela con una pequeña cicatriz de cementación apical. Umbo dorsal pequeño, plano o débilmente convexo. Ornamentación superficial a base de arrugas ondulosas irregulares, muy acusadas en los márgenes posterolaterales que tienden, a veces, a resolverse hacia la parte media de la concha en fuertes lamelas de crecimiento. Valva ventral espinosa con espinas en disposición vagamente al tresbolillo, tendiendo a disponerse hacia delante a lo largo de líneas de crecimiento, de forma más o menos concéntrica; espinas reclinadas, escasas, de bases gruesas pero de cuerpo fino que se extienden en los extremos de crestas espinales débiles, cortas posteriormente pero que, hacia delante, tienden a alargarse; sobre las orejetas hay 4 a 5 filas de espinas postradas, que se proyectan posterolateralmente formando un ángulo menor de 45° con el margen cardinal y se van engrosando hacia los márgenes donde son más fuertes que las del resto de la valva; valva dorsal sin espinas, con arrugas más finas y más regulares que en la otra valva y hoyuelos (*dimples*) abundantes. Interior de la valva ventral

con pequeños dientes cardinales. Interior de la valva dorsal con apófisis cardinal bilobulada con lóbulos muy próximos, dirigidos posteriormente; alvéolo circular profundo; crestas glenoideas internas cortas y curvas; otros caracteres inapreciables en la única valva dorsal disponible que está bastante dañada. Algunos ejemplares presentan daños superficiales, en ocasiones considerables (roturas y aplastamientos), reparados (Fig. 27.4), lo que podría indicar, junto con la general desarticulación de los crinoideos y ramas de briozoos y corales acompañantes, un medio de vida bastante agitado (zonas subturbulenta a turbulenta, de Lecompte, 1970; cf. Loevezijn *et al.*, 1986).

Discusión: El material tipo de *Rhytialosia aguasaliensis* n. sp. fue interpretado por el presente autor (García-Alcalde *en* Rodríguez-Fernández *et al.*, 1985, García-Alcalde, 1996) como *Productella subaculeata* (Murchison) en razón del tamaño de la concha, número y disposición de las espinas y presencia de las mismas sólo en la valva ventral. Sin embargo, la posesión de cicatriz de cementación, interáreas con pseudodeltidio apical y quillido, respectivamente, escaso desarrollo de

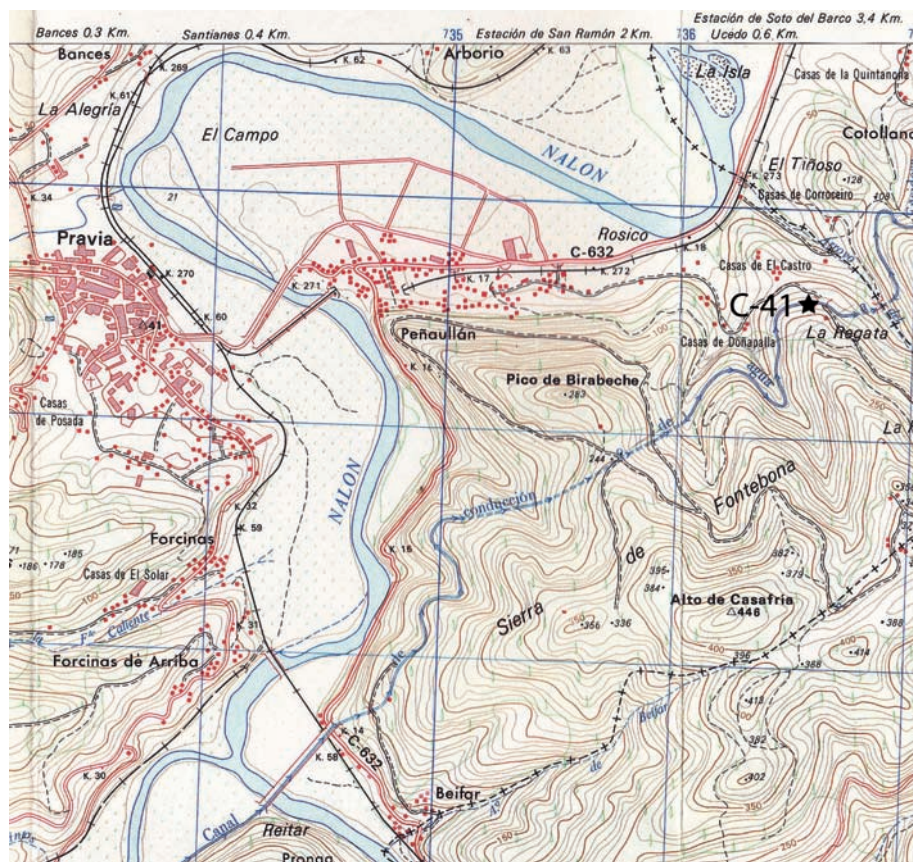


Figura 28. Situación geográfica de la localidad y estratotipo de *Albertosia lamellosa* n. gen. n. sp. (Yacimiento C-41, estrella negra) en el margen meridional del canal de conducción de agua del río Narcea a Avilés, entre los caseríos de Doñapalla, al oeste, El Castro, al noroeste, y La Regata, al sureste, cerca del puente de acceso a esta última localidad. Mapa Topográfico Nacional de España, 1:25.000, hoja Grado, 28-I (12-4). Lado de la retícula: 1 km.

las crestas espinales y arrugas desarrolladas sobre toda la concha, separan nuestra especie de la forma del Boulonnais. Las citas de *P. subaculeata* en capas de la parte alta de la Formación Nocedo, de Comte (1959: Tabs. III-IV), Loevezijn (1986) y Loevezijn *et al.* (1986) probablemente corresponden también a *R. aguasaliensis* n. sp, si bien habría que conocer en directo los especímenes observados por dichos autores, que no fueron jamás publicados. *R. aguasaliensis* n. sp. se diferencia de otras especies del género, en particular de la especie-tipo, *R. petini* (Nalivkin, 1930), en el desarrollo más débil de las arrugas concéntricas, lo que podría relacionarla con Rhytialosiinae primitivos del género *Albertosia* (ver más adelante).

Género *Albertosia* n. gen.

Especie-tipo: *Albertosia lamellosa* n. sp. Givetiense inferior-medio.

Derivatio nominis: Dedicado a Alberto Marcos Vallauré, que fue Rector de la Universidad de Oviedo cuando nuestra ilusión estaba intacta y creíamos posible cambiar el mundo. No lo conseguimos pero sentamos los cimientos de una amistad honda y perdurable.

Diagnosis: Concha pequeña (Tab. 7), transversalmente semielíptica, con orejetas pequeñas bien definidas

y máxima anchura por delante de la charnela. Umbo pequeño con cicatriz de cementación reducida. Arrugas concéntricas finas y discontinuas, ondulado-lamelosas que tienden a transformarse en la parte media de la concha y hacia delante en fuertes lamelas imbricantes. Espinas postradas, finas y largas en ambas valvas, con bases infladas y crestas espinales alineadas; dos o tres filas de espinas más gruesas sobre las orejetas; fila de 2-4 espinas robustas y rectas, próximas al borde cardinal, extendiéndose posterolateralmente en ángulo superior a 60°. Interárea ventral baja pero extensa con pseudodeltidio apical convexo; dientes cardinales pequeños; miofragma ventral corto. Interárea dorsal muy baja, casi linear, con quilidio apical convexo. Septo medio dorsal largo, separado de la apófisis cardinal por un alvéolo pequeño; crestas glenoideas internas prolongándose anterolateralmente en elevaciones laterales débiles.

Discusión: *Albertosia* n. gen. difiere en general de todos los taxones de Araksalosiinae, en el menor número de espinas y mayor desarrollo de las mismas. La ornamentación rugoso-lamelosa, ondulosa y discontinua y la presencia de espinas en ambas valvas, más numerosas en la ventral, son caracteres propios de la Subfamilia Rhytialosiinae. *Rhytialosia* tiene menor número de espinas y sólo en la valva ventral, las arrugas son completas, el septo medio dorsal es muy largo y carece de

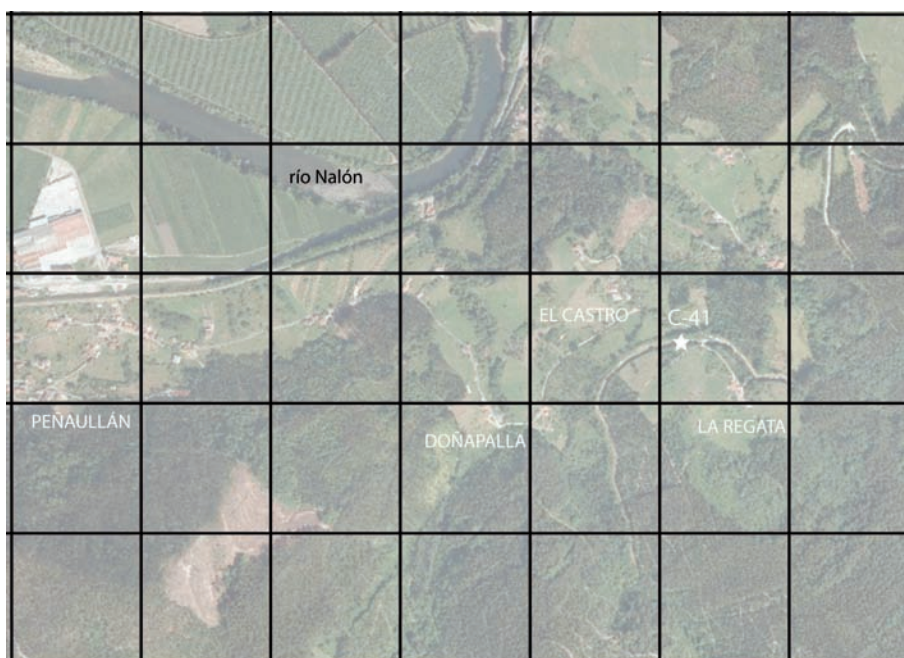


Figura 29. Vista aérea (SIGPAC) de la localidad tipo de *Albertosia lamellosa* n. gen. n. sp. en el talud meridional del canal de conducción de agua del río Narcea a Avilés (Ver Fig. 28). Lado de la retícula: 250 m

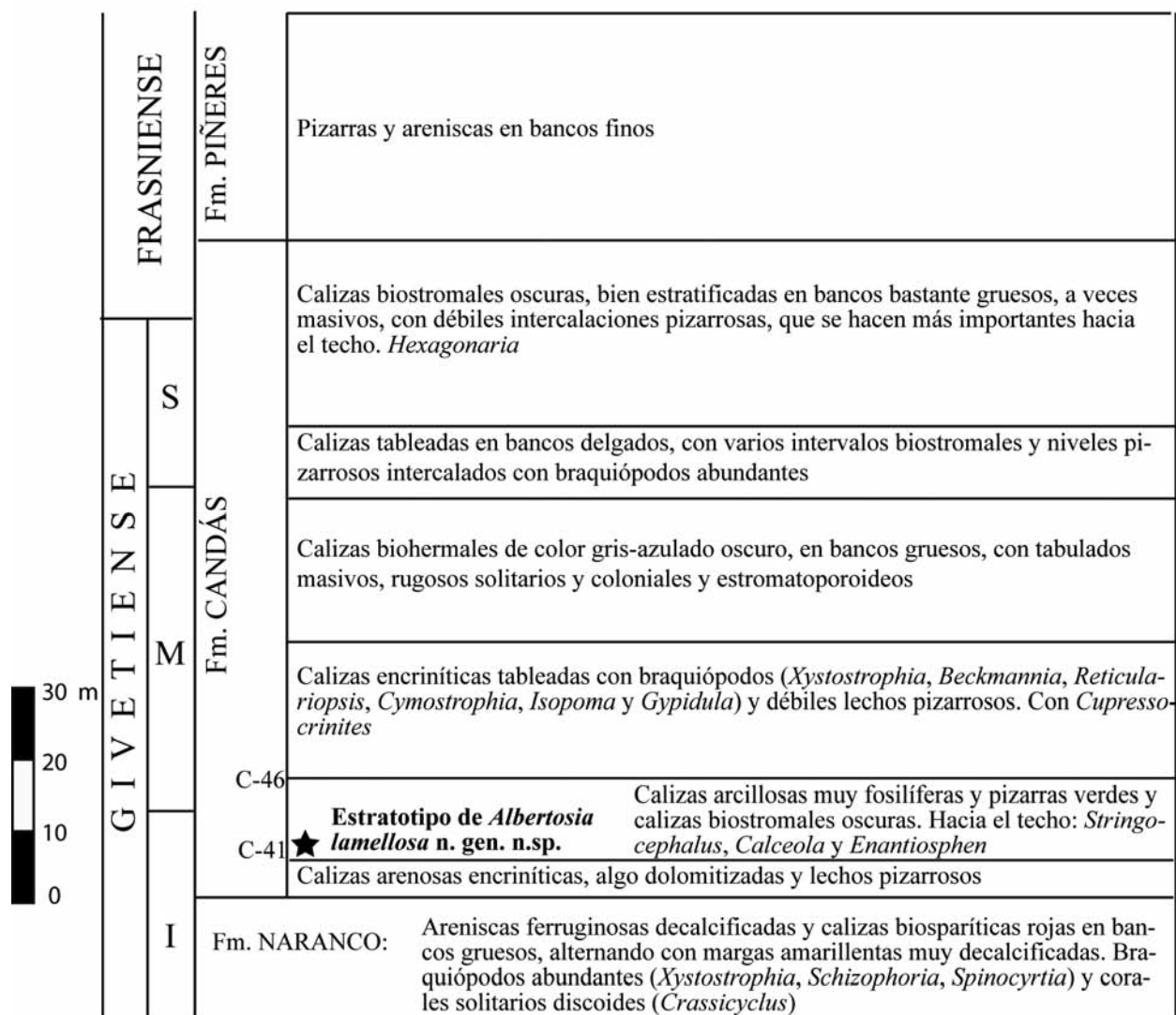


Figura 30. Sucesión estratigráfica de la Formación Candás, en el talud meridional del canal de captación de agua del río Narcea a Avilés (Ver Figs. 28-29), con la situación del estratotipo de *Albertosia lamellosa* n. gen. n. sp. en la parte baja de la Formación, nivel C-41, calizas arcillosas con muchos braquiópodos y corales, IF 22, Givetiense inferior.

elevaciones laterales. La presencia de arrugas y elevaciones laterales aproxima nuestro género a *Veeversalosis* Lazarev, 1989 del Frasniense medio de Australia occidental, pero dicho taxón tiene arrugas más finas, numerosas y continuas y carece de espinas cardinales. Las diferencias con *Pulgaralosis* se detallan más adelante. *Albertosia* parece encontrarse en la base de las corrientes evolutivas que caracterizan la Subfamilia Rhytialosiinae por sus semejanzas evidentes con *Rhytialosis*, por una parte, y con *Pulgaralosis*, *Veeversalosis* y las formas famenienses de la subfamilia, como *Steinbagella*, con ornamentación rugosa evidente, por otra.

Especies asignadas: Sólo la especie-tipo *Albertosia lamellosa* n. sp., del Givetiense inferior y medio.

Albertosia lamellosa n. sp.
Figs. 2, 28-31, Tab. 8

- v. 1968 *Eostrophalosis lamellosa* n. sp.; García-Alcalde, p. 5.
- v. 2012 *Albertosia lamellosa* nom. nud.; García-Alcalde, p. 296, Fig. 1.1-2.

	L	a	g	a/L
Holotipo DPO 4464 (Fig. 31.1-2)	7,9	9,1	3,2	1,15
Paratipo DPO 4466	15,5	19,7	-	1,27
Paratipo DPO 4515	12,1	14,6	4,8	1,21
Paratipo DPO 4517	9,7	11,5	4,9	1,18
Paratipo DPO 4723	12,1	14	6,5	1,16
DPO 4476	18,6	18,5	8,8	0,99
DPO 4477	17	20,1	10	1,18
DPO 4479 (Fig. 31.3-5)	14	16,5	6,5	1,18
DPO 4492	16,9	19,5	8	1,15
DPO 4493 (Fig. 31.8-9)	13,8	15,5	6,4	1,12
DPO 4629	10,1	11,7	4	1,16
DPO 4720	15,5	15,7	8,3	1,01
DPO 41368	16,4	18,9	-	1,15
DPO 41376	14,4	16,2	8	1,12
DPO 41383	12,1	12	-	0,99
DPO 41479	15,2	14,5	7,4	0,95

Tabla 8. Medidas de *Albertosia lamellosa* n. g. n. sp. Abreviaturas como en la Tabla 1.

Derivatio nominis: Alude al fuerte desarrollo de las lamelas concéntricas de crecimiento en la valva ventral de los individuos de la especie.

Localidad y estratotipo: Talud meridional del canal de conducción de aguas del río Narcea a Avilés, E de Doñapalla (Pravia, Asturias) unos 55 m al O del puente de paso hacia la localidad de La Regata (Figs. 1, 28-29), margas oscuras entre calizas coralinas claras, unos 10 m sobre la base de la Formación Candás (Givetiense inferior terminal) (Fig. 30).

Material: Ciento veinticuatro ejemplares. Holotipo DPO 4464 (Fig. 31.1-2) y dieciseis paratipos DPO 4465-4474, 4722-4726, 41364, del estrato y localidad típicos. Un ejemplar DPO 41364 del S de Doñapalla, de un nivel próximo al anterior. Diez ejemplares DPO 41366-41375, del N de Beifar (Pravia, Asturias), conducción de aguas del río Narcea a Avilés, Fm. Candás, parte baja, 6C11-6C12 = C-44 = C-82, Givetiense inferior o medio. Cuatro ejemplares DPO 4497-4498 y 41363-41364 del E de La Regata (Soto del Barco, Asturias), base de la Fm. Candás, Givetiense inferior o medio. Dos ejemplares DPO 4720-4721, de Coallajú, ca-

rrera de San Martín de Gurullés a Coalla (Grado), margen derecha del río Menéndez, base de la Fm. Candás, nivel C-86, capas con *Stringocephalus burtini* y *Calceola sandalina*, Givetiense medio. Dieciocho ejemplares DPO 41376-41393, del flanco oriental de Punta Boletos (SE Luanco, Gozón, Asturias), base de la Fm. Piñeres, nivel C-126, Givetiense superior. Siete ejemplares DPO 41394-41400, ría de Perán (Luanco, Asturias), Fm. Candás, Mb. C, nivel Ca-90, Givetiense superior. Treinta y tres ejemplares DPO 4622-4654 (Figs. 31.6-7, 12), del O del muelle de El Gayo (Luanco, Asturias), flanco oriental de la Punta de La Vaca, lugar conocido como "El Corral", pizarras, calizas y margas de la parte baja de la Fm. Candás, nivel C-62, Givetiense medio. Ocho ejemplares DPO 4712-4719 de Collado de Llama, S de Veneros (Sabero, León), parte alta de la Fm. Portilla, nivel C-83, 17 m. por debajo de Fm. Nocedo, Givetiense superior. Veintitres ejemplares DPO 4475-4496 y 4711 (Fig. 31.8-11), del S de Huergas de Gordon (Pola de Gordón, León), carretera general en la margen izquierda del río Bernesga, intercalación pizarrosa y margosa de 2 m de potencia, con *Longispina truyolsi*, en la mitad inferior de la Fm. Portilla, 26 m sobre la base, techo de la unidad A, nivel HUG 12-13, yacimiento I-

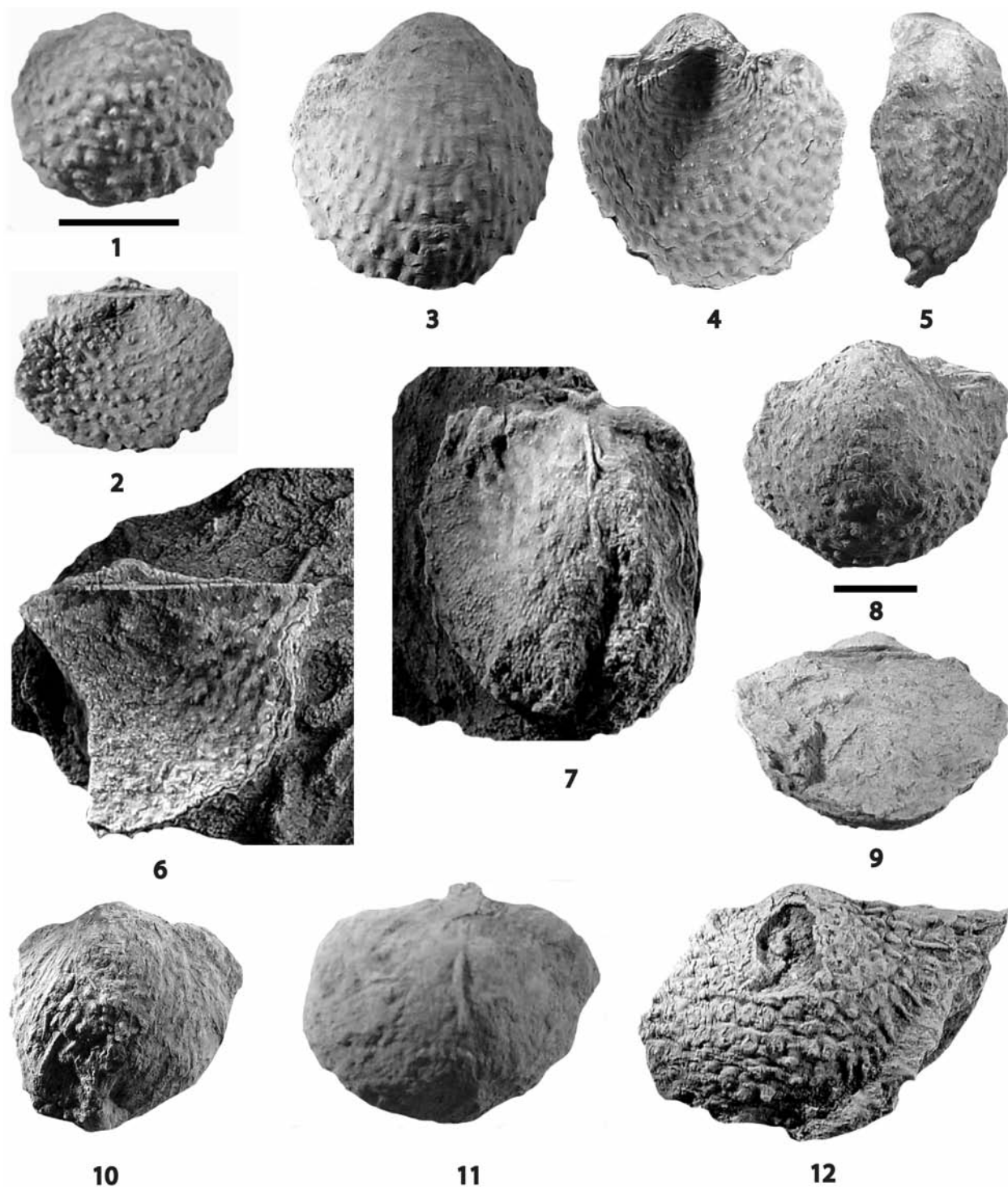


Figura 31. *Albertosia lamellosa* n. gen. n. sp. Barras negras: 5 mm (barra mayor exclusiva de Figs. 1-7). 1-2: Holotipo DPO 4464, vistas ventral y dorsal. S de Doñapalla (Asturias), conducción de aguas del río Narcea a Avilés, parte baja de la Fm. Candás, Givetiense medio. 3-5: DPO 41479, vistas ventral, dorsal y lateral. Villabellaco (Palencia), Yac. 1016 de Robert Wagner, calizas de Villabellaco, Givetiense. 6: DPO 4651, vista dorsal de un ejemplar incompleto. O del muelle de El Gayo, Luanco (Asturias), parte baja de la Fm. Candás, Givetiense medio. 7: DPO 4650, interior de valva dorsal. Idem. 8-9: DPO 4493, vistas ventral y dorsal. S de Huergas de Gordón (León), mitad inferior de la Formación Portilla, Givetiense medio. 10: DPO 4496, vista ventral. Idem. 11: DPO 4489, interior de valva dorsal. Idem. 12: DPO 4624, vista ventral de un ejemplar incompleto. Igual que Fig. 31.6.

38 (llamado "El Floreado"), Biozona *Polygnathus varcus* inferior, Givetiense medio. Un ejemplar DPO 4512 del N de Campohermoso (La Vecilla, León), parte inferior de la Fm. Portilla, Givetiense medio. Un ejemplar DPO 41479 (Fig. 31.3-5) de Villabellaco (Palencia), Calizas del Devónico Medio, yacimiento 1016 de Wagner (1971), Givetiense.

Diagnosis: Como el género.

Descripción: Conchas pequeñas (Tab. 8) de paredes bastante gruesas, cóncavoconvexas, contorno semielíptico, en general más anchas que largas y orejetas aplanadas pequeñas pero bien definidas. Máxima anchura delante del borde cardinal. Cavidad visceral muy reducida. Valva ventral moderadamente convexa, no geniculada; umbo reducido, con una pequeña cicatriz de cementación aplanada; gancho curvo, sobresaliendo poco del borde cardinal; interárea baja acusadamente anaclina, más corta que la charnela, con delirio ancho y pseudodeltidio convexo, frecuentemente apical. Ornamentación constituida por finas y apretadas arrugas sobre las orejetas y cerca de la charnela, que tienden a aplanarse hacia la región media y anteriormente, sustituidas por lamelas concéntricas proyectantes entre las que se intercalan numerosas líneas de crecimiento. Sobre la concha hay espinas largas, finas, rectas y postradas, relativamente numerosas, de bases engrosadas y elevaciones espinales muy próximas unas a otras, casi superpuestas, cuya longitud crece hacia delante y, a veces, forman costillas radiales cerca del margen anterior; 2 a 4 filas de espinas rectas y robustas a cada lado del umbo, dirigidas posterolateralmente formando un ángulo mayor de 60° con el margen cardinal. Interior de la valva ventral con dientes cardinales pequeños, pero bien desarrollados; miofragma corto y bajo, que nace en el mismo ápice de la valva. Valva dorsal moderadamente cóncava; interárea más baja que la ventral, casi linear, hiperclina, con un pequeño quilidio apical convexo. Ornamentación constituida por arrugas concéntricas bien marcadas, que nacen a lo largo del borde de la valva, y se extienden por toda la superficie, de trazado bastante irregular, interrumpido por numerosos hoyuelos que dan la impresión de constituir la contrapartida de las elevaciones espinales de la otra valva; líneas de crecimiento numerosas. Espinas más finas que las de la valva ventral, implantadas sobre las arrugas, erectas a reclinadas en la región postero-media, tendiendo a postrarse hacia los flancos y hacia delante. Interior de la valva con apófisis cardinal proximalmente bilobulada y dis-

talmente cuadrilobulada, que sobresale del borde cardinal, con mióforos dirigidos posteriormente; a ambos lados de la apófisis cardinal se sitúan rebordes dentarios muy cortos y curvos que se prolongan en elevaciones laterales largas (Fig. 31.7); septo medio estrecho y largo, que alcanza algo más de la mitad de la longitud de la valva, separado de la apófisis cardinal por un débil alvéolo circular. Sin elevaciones braquiales, anderidios ni elevaciones marginales; superficie interna de la valva densamente cubierta de endospinas.

Discusión: *Albertosia lamellosa* n. gen. n. sp. es la única especie de los subórdenes estudiados que apareció en Asturias, León y Palencia. Su presencia cerca de Villabellaco, en la provincia de Palencia (localidad 1016, Wagner, 1971) es especialmente intrigante, puesto que ningún otro productido de los grupos tratados fue hallado nunca en dicha región. De hecho, toda la fauna que acompaña a *A. lamellosa* en las calizas givetienses de Villabellaco es desconocida en el resto de la provincia de Palencia y sólo puede compararse con faunas propias de las calizas de Portilla y Candás, en las provincias de León y Asturias, respectivamente, lo que plantea un interesante problema respecto al movimiento y superposición de los mantos de corrimiento cantábricos. En la tesis doctoral del autor (García-Alcalde, 1973, inédita), se incluyó la especie en el género *Whidbornella*, por la presencia de arrugas posterolaterales en la valva ventral, pero las especies de dicho género, además de ser más jóvenes, del Famenienense, tienen contorno subcircular a alargado, espinas más finas y numerosas, una fuerte tendencia a la producción de costillas radiales por desarrollo extremo de las elevaciones espinales y carecen de elevaciones laterales en la valva dorsal.

Género *Pulgaralosis* n. gen.

Especie-tipo: *Pulgaralosis cantabrica* n. sp.

Derivatio nominis: Dedicado a Javier Álvarez Pulgar. En la lucha por una Universidad mejor, fue siempre un líder sólido y certero al que siempre admiré y admiro y, por encima de todo, un gran amigo.

Diagnosis: Conchas pequeñas, fuertemente cóncavoconvexas, subelípticas a subcirculares, con orejetas mal definidas y máxima anchura por delante de la charnela. Umbo pequeño con cicatriz de cementación. Arrugas ondulosas finas y numerosas, más o menos com-

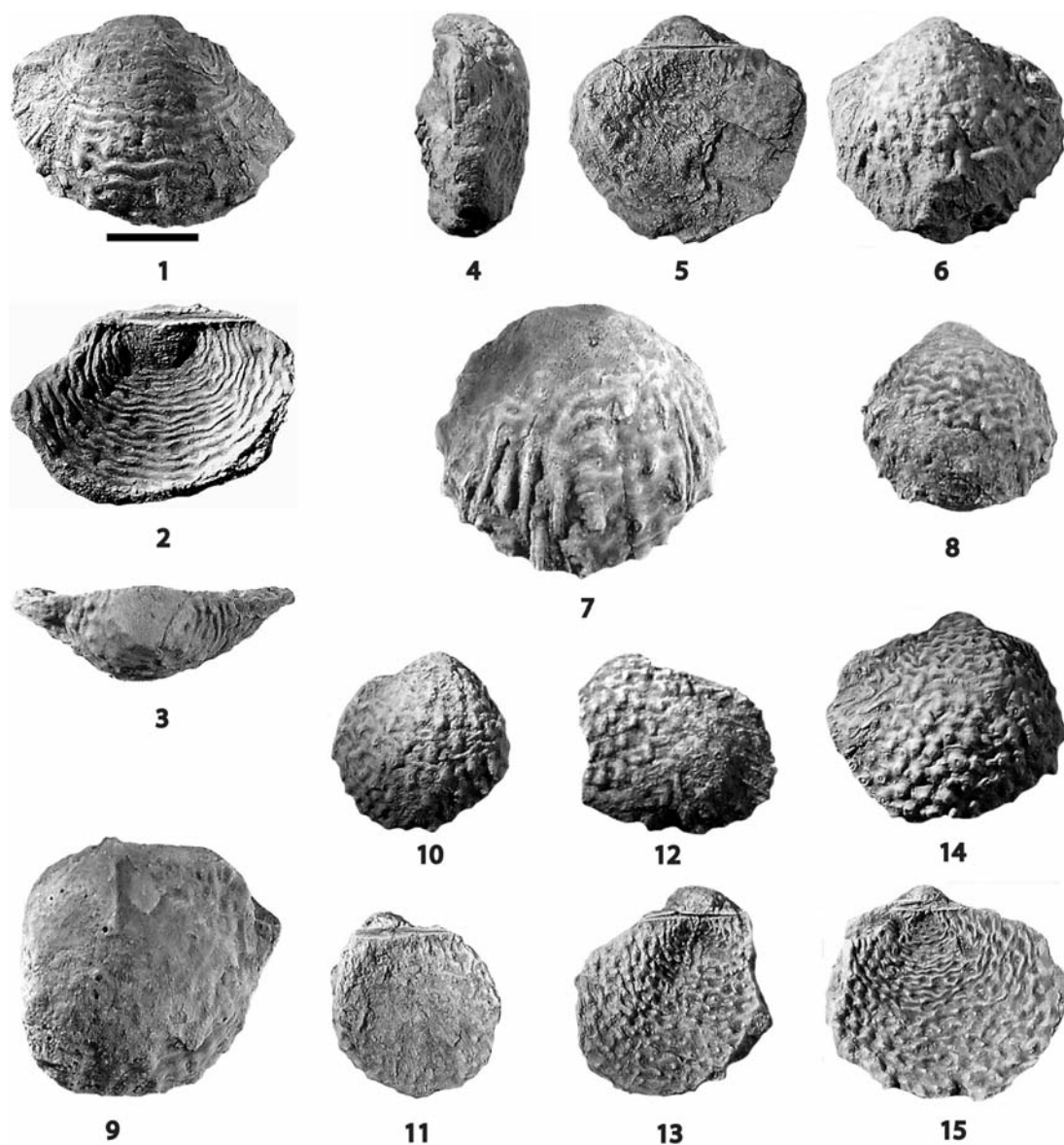


Figura 32. *Pulgaralosia cantabrica* n. gen. n. sp. Barra negra: 5 mm. 1-3: Holotipo DPO 4458, vistas ventral, dorsal y posterior, mostrando la cicatriz de cementación. Collada de Llama, S de Colle (León), parte alta de la Formación Portilla, Givetiense superior. 4-6: DPO 41423, vistas lateral, dorsal y ventral. Collado de La Carba (NNE Aleje, León), Formación Nocedo, Miembro Gordón, nivel AGUAS-4, Frasniense inferior. 7: Paratipo DPO 4505, vista ventral. Igual que el Holotipo. 8: Paratipo DPO 4459, vista ventral. Idem. 9: Paratipo DPO 4719, interior dorsal con los lóbulos de la apófisis cardinal dañados. Idem. 10-11: DPO 41424, vistas ventral y dorsal. Igual que Figs 4-6. 12-13: DPO 41425, vistas ventral y dorsal. Idem. 14-15: DPO 41427, vistas ventral y dorsal. S del Pico Aguasalio (León), Formación Portilla, nivel MP- 6 y 7 (=AGUAS-1), Givetiense superior o Frasniense inferior.

pletas y regulares, con algunas bifurcaciones e intercalaciones hacia delante, sobre las que se extienden, en ambas valvas, espinas finas dispuestas al tresbolillo, reclinadas a postradas en la ventral y algo más erectas y menos numerosas en la dorsal; espinas de la zona auricular y fila de 4-6 espinas en el margen cardinal, más robustas que el resto, extendiéndose las de la zona car-

dinal posterolateralmente en ángulo obtuso con la charnela. Valva dorsal con hoyuelos numerosos. Interáreas bastante bajas, respectivamente con pseudodeltidio y quilidio convexos. Interior dorsal con apófisis cardinal bilobulada pequeña, alvéolo circular y septo medio corto; sin anderidios, elevaciones laterales o braquiales.

Discusión: Las especies de *Pulgaralosia* n. gen, fueron consideradas como del género *Steinhagella* Goldring, 1957 por García-Alcalde (1968, 1973 inédita), por la ornamentación principalmente rugosa de la concha. *Steinhagella*, sin embargo, es un género más reciente, del Fameniense superior, bastante mal conocido, de mayor tamaño que este, casi semicircular, con arrugas más finas, numerosas y regulares, de escaso desarrollo, espinas carentes de bases infladas y apófisis cardinal fuertemente proyectante por detrás de la charnela. La semejanza esencial de los caracteres principales sugiere, en todo caso, que *Steinhagella* pudo derivar de *Pulgaralosia*, pero se desconocen las etapas intermedias correspondientes al Frasnense terminal y Fameniense inferior. *Agramatia* Sokolskaya,

1948, otro género rugoso del Fameniense, tiene arrugas mucho más finas y regulares, carece de espinas en la valva dorsal y presenta mayor número de ellas en la ventral. *Albertosia* tiene arrugas lamelosas mucho más discontinuas, desarrolladas sólo posterolateralmente y elevaciones laterales en la valva dorsal. *Rhytialosia* tiene también arrugas lamelosas mucho más débiles y espinas sólo en la valva ventral. Por último, *Veeversalosisia* tiene arrugas más finas y numerosas con espinas carentes de bases infladas y elevaciones laterales en la valva dorsal.

Especies asignadas: La especie-tipo *P. cantabrica* n. sp, del Givetiense superior y Frasnense más bajo y *P. fariasi* n. sp, de la parte alta del Frasnense inferior.

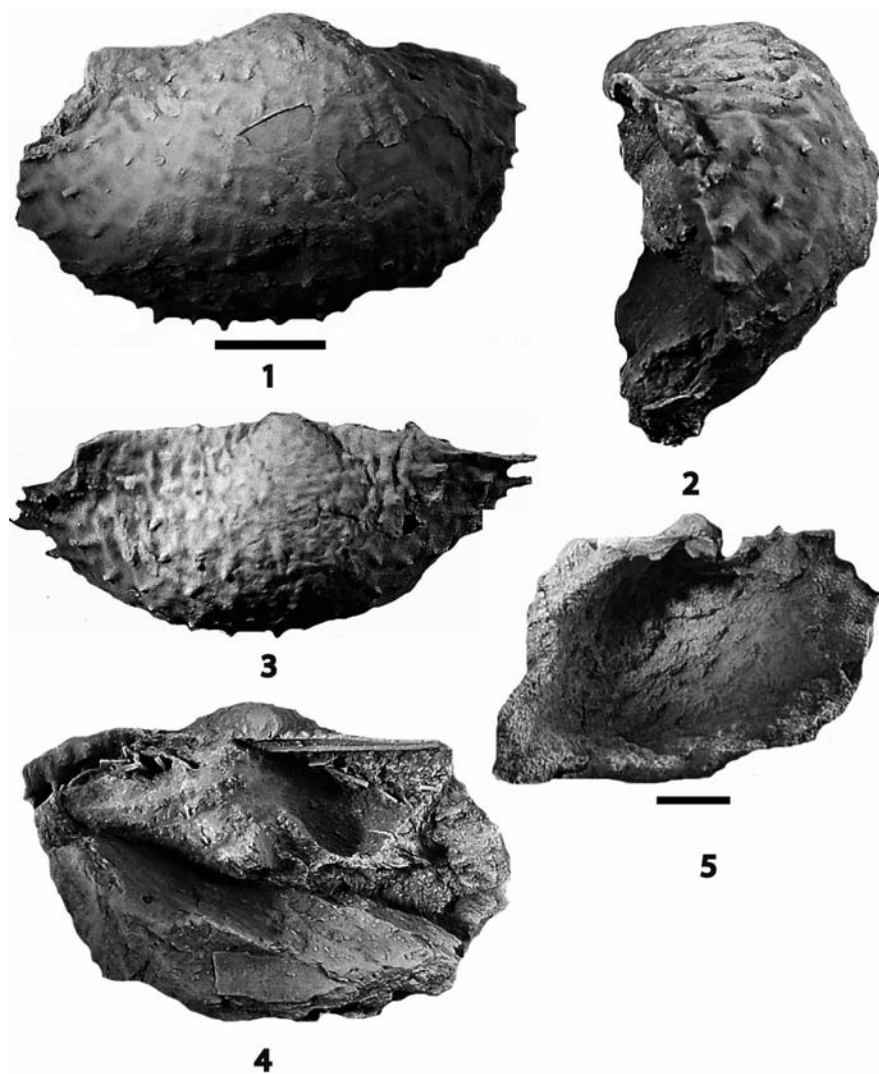


Figura 33. *Pulgaralosia fariasi* n. gen. n. sp. Barras de escala: 5 mm. 1-4: Holotipo DPO 41451, vistas anteroventral, lateral, posteroventral y dorsal. 5: Paratipo DPO 41457. Vista interna ventral mostrando el desarrollo de los dientes cardinales. Playa El Truan, SE Luanco (Asturias), Fm. Piñeres, mitad superior, nivel C-88, capas con *Cariniferella*, IF25a, Frasnense inferior, parte alta.

	L	a	g	a/L
Holotipo DPO 4458 (Fig. 32.1-3)	11,5	15,6	4,8	1,36
Paratipo DPO 4459 (Fig. 32.8)	10,7	10,9	4,6	1,02
Paratipo DPO 4463	11,9	13,5	6,3	1,13
Paratipo DPO 4505 (Fig. 32.7)	15,2	16,2	6,5	1,06
Paratipo DPO 4716	17,9	17	10,2	0,95
DPO 41036	14,4	14,5	6,5	1,03
DPO 41037	11,5	11,5	5,3	1
DPO 41423 (Fig. 32.4-6)	12,9	13,2	5,5	1,02
DPO 41427 (Fig. 32.14-15)	12,5	14,4	5,1	1,15

Tabla 9. Medidas de *Pulgaralosis cantabrica* n. gen. n. sp. Abreviaturas como en la Tabla 1.

Pulgaralosis cantabrica n. sp.
Figs. 2, 11-13, 32, Tab. 9

v. 1968 *Steinhagella cantabrica* n. sp; García-Alcalde, p. 5.

v. 2012 *Pulgaralosis cantabrica* nom. nud; García-Alcalde, p. 296, Fig. 1.3-4.

Derivatio nominis: Alude a la región donde se encuentra la especie, la Zona Cantábrica, en el Norte de España.

Localidad y estratotipo: Collada de Llama, S de Veneros (Sabero, provincia de León) (Figs. 1, 11-12). 3 m de calizas claras de grano grueso de la parte superior de la Fm. Portilla (Givetiense superior), unos 17 m por debajo del contacto con las Areniscas de Nocedo, nivel I-57 (=C-83) (Fig. 13). Coordenadas SIGPAC, 5°14'60", 42°49'11".

Material: Treinta ejemplares. Holotipo DPO 4458 (Fig. 32.1-3) y catorce paratipos DPO 4459-4463, 4505 y 4712-4719 (Fig. 32.7-9) de la localidad y estrato típicos. Cuatro ejemplares DPO 41423-41426 (Fig. 32.4-6, 10-11), del Collado de La Carba (NNE Aleje, León), subiendo al Pico Aguasalio, Fm. Nocedo (Mb. Gordón), nivel AGUAS-4, Frasnense inferior. Cinco ejemplares DPO 41427-41431 (Fig. 32.14-15) subiendo a Pico Aguasalio, N de Aleje (León), Fm. Portilla, nivel M-P- 6 y 7 (=AGUAS-1), Givetiense superior o Frasnense inferior. Dos ejemplares DPO 41432-41433, de la misma localidad y corte anterior, 6-7 m más arriba estratigráficamente, nivel M-P- 3 a 5 (=AGUAS-2), Givetiense superior o Frasnense inferior. Cuatro ejemplares DPO 41036-41039 del E de

Punta Boletos (SE Luanco, Gozón, Asturias), Fm. Piñeres (base), C-126, Givetiense superior.

Diagnosis: *Pulgaralosis* de pequeño tamaño, contorno subelíptico a subcircular, con la máxima anchura por delante del borde cardinal, orejetas mal desarrolladas, arrugas concéntricas irregulares muy marcadas y numerosas y espinas poco numerosas con bases infladas.

Descripción: Concha pequeña (Tab. 9) de paredes gruesas, fuertemente cóncavoconvexa, transversalmente subelíptica a subcircular, con orejetas mal desarrolladas y máxima anchura algo delante del borde cardinal. Umbo ventral poco prominente, con cicatriz de cementación aplanada, más o menos extensa (Fig. 32.3). Ornamentación ventral con arrugas concéntricas ondulosas e irregulares, con bifurcaciones e intercalaciones, distribuidas por toda la superficie de la valva, en número de 5-6 en 5 mm, contadas sobre el eje longitudinal en la región media de la valva. Espinas finas y largas, dispersas y escasas, reclinadas a postradas, dispuestas al tresbolillo, con bases infladas y elevaciones espinales cortas, cuya longitud aumenta hacia delante; a ambos lados del umbo, cerca de la charnela, hay espinas rectas más robustas que las otras, formando una o dos filas, la más próxima a la charnela más regular que la otra y con más elementos (4-6 a cada lado del umbo) que se extienden posterolateralmente en ángulo superior a 60° con el borde cardinal. Ornamentación dorsal con fuertes arrugas concéntricas ondulosas, más finas que las ventrales, con la convexidad de las ondulaciones dirigida hacia delante frente a una serie de pequeños hoyuelos circulares, que parecen la con-

trpartida de las elevaciones espinales de la valva ventral. Diez a trece arrugas en 5 mm en la región postero-media de la valva. Espinas más finas y escasas que en la valva ventral, cortas y erectas, situadas sobre las arrugas entre los hoyuelos y con elevaciones espinales estrechas relativamente largas; en el holotipo, la región umbonal dorsal, que se correspondería con la cicatriz de cementación ventral, es convexa con arrugas mucho más finas, apretadas y bajas que en el resto de la valva. Interárea ventral baja, aplanada o ligeramente cóncava, anaclina a ortoclina, delirio cubierto por un pseudodeltidio apical convexo. Interárea dorsal más baja que la ventral, casi linear, hiperclina a cataclina. Interior de la valva ventral desconocido. Interior de la valva dorsal con apófisis cardinal bilobulada, pequeña, sobresaliendo poco hacia atrás del margen cardinal, con alvéolo circular y septo medio relativamente corto.

Discusión: Difiere de *Albertosia lamellosa* n. sp, de la que podría haber derivado, en el mucho mayor desarrollo de las arrugas, inexistencia de lamelas imbricantes y ausencia de elevaciones laterales en la valva dorsal. La forma descrita por Brousmitche (1973) como *Whidbornella productoides* se parece bastante en la ornamentación rugoso-ondulosa y escasez de espinas, pero las arrugas son más finas y regulares, no hay espinas en la valva dorsal y las elevaciones espinales de la ventral están mucho menos desarrolladas. Las diferencias con *Pulgaralosis fariasi* n. sp. se comentan a continuación.

Pulgaralosis fariasi n. sp.

Figs. 2, 22-24, 33-34, Tab. 10

Derivatio nominis: Dedicada a Pedro Farias Arquer, un hombre cabal y sin doblez en quien confío y con quien siempre me siento a gusto.

Localidad y estratotipo: Playa del Truán (SE Luanco, Gozón, Asturias), S de la isla de El Carmen y de la ermita del mismo nombre (Figs. 1, 22-23). Fm. Piñeres, parte alta, nivel C-88, IF25b, capas con *Cariniferella*, parte alta de la Biozona de conodontos *Palmatolepis transitans*, Frasnense inferior terminal (Fig. 24).

Material: Cuarenta y seis ejemplares. Holotipo DPO 41451 (Fig. 33.1-4) y diez paratipos DPO 41045-41046 y 41449-41450, 41452-41457 (Figs. 33.5, 34.7-8), del estrato y localidad típicos. Cuatro ejemplares topotípicos en muy mal estado, DPO 41458-41461. Dos ejemplares DPO 41040-41041 del E de Punta Boletos (SE Luanco, Asturias), Fm. Piñeres, parte baja, nivel A-227, IF23, Frasnense inferior. Un ejemplar DPO 41042, cerca de Punta del Carmen, extremo occidental de la playa del Truán (Luanco, Asturias), parte alta de la Fm. Piñeres, nivel C-127, IF25a, Frasnense inferior. Dos ejemplares DPO 41043-41044 (Fig. 34.1-2), misma localidad anterior, nivel C-195, Frasnense inferior. Dos ejemplares DPO 41047-41048, misma localidad anterior, nivel C-89, Frasnense inferior. Un ejemplar DPO 41049, de la playa de Aramar, Fm. Piñeres, nivel C-90, capas con *Phlogoiderhynchus*, Frasnense inferior. Quince ejemplares DPO 41434-41448 (Figs. 34.5-6, 9-10), de la misma localidad anterior, entre niveles C-90 y C-91, IF 25a, Frasnense inferior. Dos ejemplares DPO 41050-41051 (Fig. 34.3), misma localidad anterior, yacimiento C-91, Frasnense inferior. Un ejemplar DPO 41052, misma localidad anterior, nivel C-92, capas con *Apousiella belliloci*, IF24, Frasnense inferior. Cinco ejemplares DPO 4268-4270 (Fig. 34.4), de Collado de Llama (S Llama de Colle, Sabero, León), pizarras rojas de la Fm. Nocado, nivel I-60, (Frasnense inferior).

	L	a	g	a/L
Holotipo DPO 41451 (Fig. 33.1-4)	17,3	23,9	10,3	1,38
Paratipo DPO 41045 (Fig. 34.7)	20,7	28,1	15,6	1,36
Paratipo DPO 41452	17,8	24,2	-	1,36
Paratipo DPO 41455	15,1	17,9	10,2	1,18
DPO 41043 (Fig. 34.1-2)	16,5	16	5,4	0,97
DPO 41050 (Fig. 34.3)	11,1	13,9	6	1,25
DPO 41051	13,1	12,8	7	0,98

Tabla 10. Medidas de *Pulgaralosis fariasi* n. gen. n. sp. Abreviaturas como en la Tabla 1.

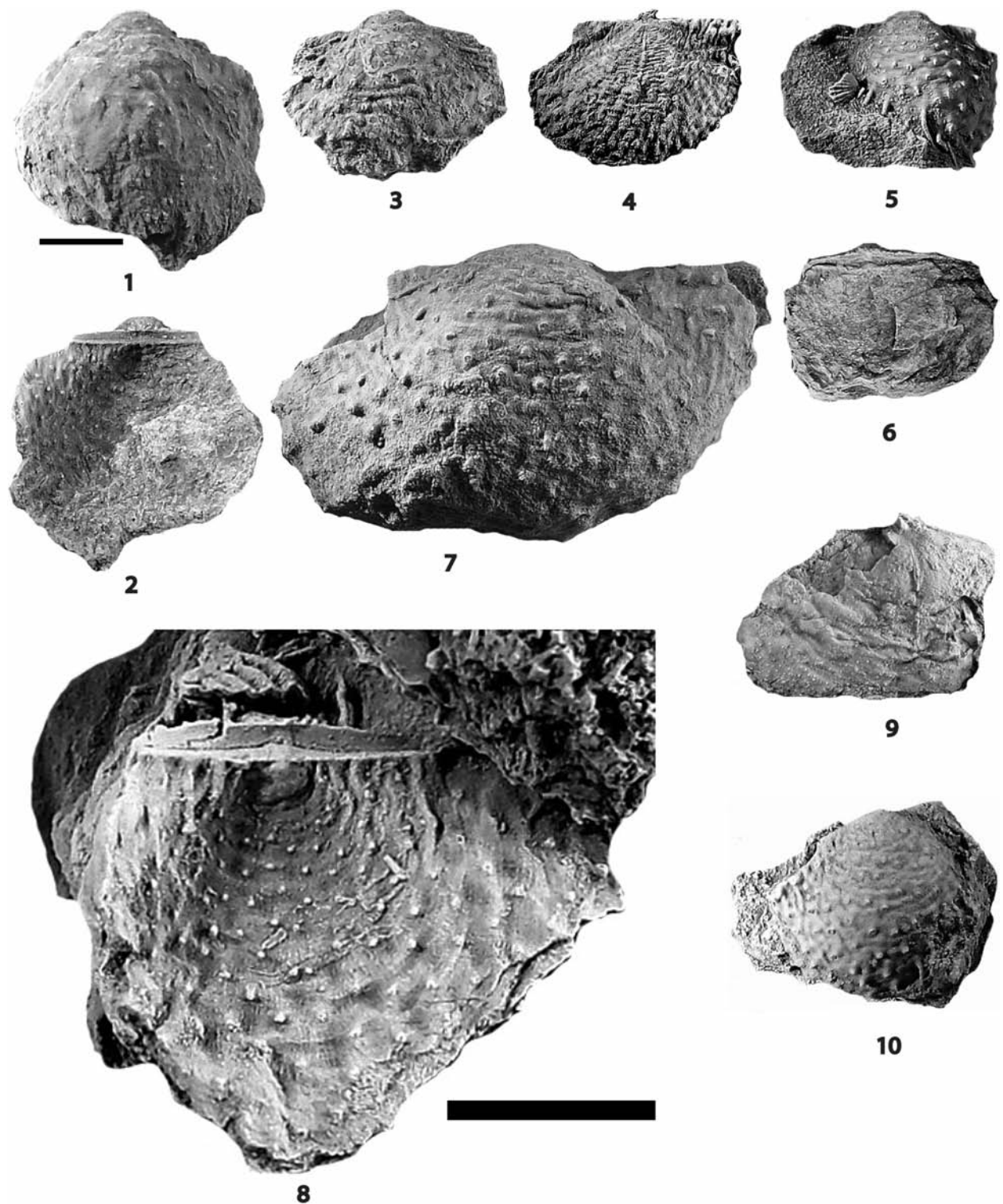


Figura 34. *Pulgaralosia fariasi* n. gen. n. sp. Barras negras: 5 mm (barra mayor exclusiva de Fig. 8). 1-2: DPO 41043, vistas ventral y dorsal de un ejemplar algo dañado. Punta de El Carmen, SE de Luanco (Asturias), Fm. Piñeres, nivel C-127, Frasnense inferior. 3: DPO 41050, vista ventral. Estratotipo de la especie. 4: DPO 3297b, interior de valva dorsal. Collada de Llama, S de Llama de Colle (León), Fm. Nocedo, Frasnense inferior. 5-6: DPO 41436, vistas ventral y dorsal. Playa de Aramar (Asturias), Formación Piñeres, entre niveles C-90 y C-91, Frasnense inferior. 7: Paratipo DPO 41045, vista ventral. Igual que el Holotipo. 8: Paratipo DPO 41449, vista dorsal. Idem. 9: DPO 41434, interior de valva dorsal muy dañada. Igual que Figs. 5-6. 10: DPO 41435, vista ventral. Idem.

Diagnosis: *Pulgaralasia* de tamaño medio y arrugas lamelosas débiles, sobre todo en la mitad anterior de la concha.

Descripción: Concha de tamaño pequeño a medio (Tab. 10), cóncavoconvexa, casi siempre más ancha que larga, con la máxima anchura situada en la charnela o algo más adelante, orejetas amplias pero mal definidas y umbo ancho poco prominente. Concha ornada por arrugas finas ondulosas, algo lamelosas, más marcadas y regulares en la parte posterior de la concha y con bifurcaciones e intercalaciones hacia delante (Fig. 33.1-2); 8-10 arrugas en un espacio de 5 mm en la parte postero-media de la concha. Espinas finas y largas en ambas valvas, dispuestas al tresbolillo sobre elevaciones espinales que tienden a alargarse hacia delante llegando a formar trazas de costación radial distalmente, reclinadas a postradas en la valva ventral y más erectas y menos numerosas en la dorsal, donde suelen disponerse sobre las arrugas y en los márgenes de hoyuelos circulares y numerosos; fila de 4-6 espinas, más fuertes que las otras, cerca del borde cardinal, que se extienden posteriormente en ángulo cercano a 90° con la charnela (Fig. 34.8); orejetas con dos o tres filas de espinas más fuertes que las del cuerpo principal de la valva. El umbo ventral presenta una cicatriz de cementación aplanada, más o menos extensa, que se corresponde en la dorsal con una pequeña área convexa donde las arrugas son mucho más finas y apretadas que en el resto de la valva (Fig. 34.8). Interáreas bajas pero extensas, la ventral débilmente cóncava, anaclina a ortoclina, con pseudodeltidio convexo casi completo, y la dorsal casi linear. Dientes cardinales bien desarrollados (Fig. 33.5). Interior de la valva dorsal cubierta por endospinas muy finas y numerosas, reflejando con claridad la orna-

mentación externa; apófisis cardinal bilobulada dirigida posteriormente, sobresaliendo poco hacia atrás del borde cardinal; alvéolo extenso separando la apófisis de un septo medio muy fino que alcanza la mitad de la longitud; crestas glenoideas internas muy cortas, casi inexistentes; sin elevaciones marginales, laterales, braquiales ni anderidios.

Discusión: *Pulgaralasia fariasi* n. sp. difiere de la especie-tipo del género en el tamaño mayor, arrugas más débiles y algo lamelosas, mayor número de espinas, orejetas más extensas y contorno subelíptico más marcado, con la máxima anchura en la charnela o muy cerca de ella. Nuestra especie se parece a *Steinhagella*? cf. *membranacea*, del Frasniense de la Caliza de Ferques del Boulonnais, en Francia, descrita por Brousmiche (1973), pero dicha forma tiene contorno orbicular, arrugas más marcadas, suele carecer de alvéolo en la valva dorsal y, a veces, incluso de septo medio.

Agradecimientos

El presente trabajo es una contribución al PICG-596 "Climate change and biodiversity patterns in the Mid-Palaeozoic (Early Devonian to Late Carboniferous)" y al proyecto CGL 2011-24775/BTE "Eventos globales en el Devónico Inferior de España y su correlación mundial", del Ministerio Español de Economía y Competitividad. Agradezco calurosamente la minuciosa revisión del manuscrito por las profesoras de la Universidad de Oviedo, María Luisa Martínez Chacón y Montserrat Truyols Massoni, que lo mejoraron en grado sumo.

Bibliografía

ALONSO, J.L. (1985): Estructura y evolución tectonoestratigráfica de la región del Manto del Esla (Zona Cantábrica, NW de España). *Diputación Provincial de León, Institución Fray Bernardino de Sahagún*, 1-276.

BALINSKI, A. (1995): Brachiopods and conodont biostratigraphy of the Famennian from the Debnik Anticline, Southern Poland. *Palaeontologia Polonica*, 54: 1-88.

BERESKIN, S.R. (1978): Subdivisión estratigráfica de la caliza de Candás, Devónico del Noroeste de España. *Boletín Instituto de Estudios Asturianos (IDEA), Suppl. Ciencias*, 23: 89-97.

BIERNAT, G. (1966): Middle Devonian brachiopods of the Bodzentyn syncline (Holy Cross Mountains, Poland). *Palaeontologia Polonica*, 17: 1-162.

BIERNAT, G. y LAZAREV, S.S. (1988): Genus *Poloniproductus* nov. (Brachiopoda, Devonian). *Acta Palaeontologica Polonica*, 33(1): 59-71.

BROUSMICHE, C. (1973): Révision des Productellidae (Brachiopodes) du Dévonien de Ferques (Boulonnais, France). *Annales de la Société Géologique du Nord*, 93(2): 117-136.

BRUNTON, C.H.C. (1972): The shell structure of chonetacean brachiopods and their ancestors. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology Series*, 21: 1-26.

- BRUNTON, C.H.C. y LAZAREV, S.S. (1997): Evolution and classification of the Productellidae (Productida), Upper Paleozoic Brachiopods. *Journal of Paleontology*, 71(3): 381-394.
- BRUNTON, C.H.C., LAZAREV, S.S. y GRANT, R.E. (1995): A review and new classification of the Brachiopod Order Productida. *Palaentology*, 38(4): 915-936.
- BRUNTON, C.H.C., LAZAREV, S.S., GRANT, R.E. y JIN, Y.G. (2000): Productidina. En: *Treatise on Invertebrate Paleontology, part H, Brachiopoda Revised, vol. 3: Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (part)* (R.L. Kaesler, Ed.), The Geological Society of America & The University of Kansas, Boulder, Colorado & Lawrence: 424-643.
- CARTER, J.L. (1988): Early Mississippian brachiopods from the Glen Park Formation of Illinois and Missouri. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 27: 1-82.
- CHATTERTON, B.D.E. (1973): Brachiopods of the Murrumbidgee Group, Taemas, New South Wales. *Australian Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics Bulletin*, 137: 1-146.
- COMTE, P. (1959): Recherches sur les terrains anciens de la Cordillère Cantabrique. *Memorias del Instituto Geológico y Minero de España*, 60: 1-440.
- CRICKMAY, C.H. (1963): Significant New Devonian Brachiopods from Western Canada. Evelyn de Mille Books, Calgary, 1-63.
- DUNBAR, C.O. y CONDRA, G.E. (1932): Brachiopoda of the Pennsylvanian System in Nebraska. *Nebraska Geological Survey Bulletin* (series 2), 5: 1-377.
- FENTON, C.L. y FENTON, M.A. (1924): The stratigraphy and fauna of the Hackberry Stage of the Upper Devonian. *Michigan University, Museum of Geology Contributions*, 1: 1-260.
- GARCÍA-ALCALDE, J.L. (1968): Braquiópodos devónicos de la Cordillera Cantábrica (Orden Strophomenida). *Servicio de Publicaciones de la Universidad de Oviedo*, 3-10.
- GARCÍA-ALCALDE, J.L. (1973): Braquiópodos Devónicos de la Cordillera Cantábrica (Orden Strophomenida). *Tesis Doctoral, Universidad de Oviedo* (inédita).
- GARCÍA-ALCALDE, J.L. (1995): L'évolution paléogéographique prévarisque de la Zone Cantabrique Septentrionale (Espagne). *Revista Española de Paleontología*, 10(1): 9-29.
- GARCÍA-ALCALDE, J.L. (1996): El Devónico del Dominio astur-leonés en la Zona Cantábrica (N de España). *Revista Española de Paleontología*, número extraordinario: 58-71.
- GARCÍA-ALCALDE, J.L. (2012): Productidos (braquiópodos articulados) del Devónico de la Cordillera Cantábrica (N de España). En: *XXVIII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Libro de Resúmenes* (J.-c. Liao, J.A. Gámez Vintaned, J.I. Valenzuela-Ríos y A. García-Fórner, Eds.), 295-298.
- GARCÍA-ALCALDE, J.L. y MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, J.R. (1988): The Devonian-Carboniferous Boundary in the Asturo-Leonese Domain (Cantabrian Mountains, NW Spain). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 100: 21-37.
- GARCÍA-ALCALDE, J.L. y SOTO, F. (1999): El límite Eifeliense/Givetense (Devónico Medio) en la Cordillera Cantábrica (N de España). *Revista Española de Paleontología*, n° extra homenaje J.Truyóls: 43-56.
- GOLDRING, R. (1957): The last toothed Productellinae in Europe (Brachiopoda, Upper Devonian). *Palaentologische Zeitschrift*, 31(3-4): 207-228.
- GRAY, J.E. (1840): Synopsis of the contents of the British Museum, 42nd edition. British Museum, London, 1-370.
- HALL, J. (1867): Descriptions and figures of fossil Brachiopoda of the Upper Helderberg, Hamilton, Portage and Chemung Groups. *Natural History of New York, Palaentology, New York State Geological Survey*, 4 (1): 1-428.
- HALL, J. y CLARKE, J.M. (1892): An introduction to the study of the genera of Palaeozoic Brachiopoda. *Natural History of New York, Palaentology, New York Geological Survey*, 8 (1): 1-367.
- IMBRIE, J. (1959): Brachiopods of the Traverse Group (Devonian) of Michigan. Part 1. Dalmanellacea, Pentameracea, Strophomenacea, Orthotetacea, Chonetacea, and Productacea. *American Museum of Natural History Bulletin*, 116 (4): 349-409.
- JOHNSON, J.G. (1976): *Chattertonia* n.gen (Brachiopoda), the chonetid-productid link. *Journal of Paleontology*, 50: 789-791.
- KING, R.H. (1938): New Chonetidae and Productidae from Pennsylvanian and Permian strata of north central Texas. *Journal of Paleontology*, 12 (3): 257-279.
- LAZAREV, S.S. (1986): Productacea s zamkom i bez zamka; evolutsionnyi fenomen v kontse Devona (Productacea con y sin articulación: fenómeno evolutivo a fines del Devónico). *Paleontologicheskii Zhurnal*, 1986(1): 61-69.
- LAZAREV, S.S. (1987): Proiskhozhdenie i sistematischeskoe polozhenie osnovnykh grupp Produktid (Brachiopody) (Origen y posición sistemática de los principales grupos de Productidos (Braquiópodos)). *Paleontologicheskii Zhurnal*, 1987(4): 41-52.
- LAZAREV, S.S. (1989): Sistema devonskikh brachiopod podotryada Strophalosiidina (Sistemática del Suborden Strophalosiidina del Devónico). *Paleontological Journal* (Trad. de *Paleontologicheskii Zhurnal*), 2: 27-39.
- LAZAREV, S.S. (1990): Evoliutsiia i sistema produktid (Evolución y Sistemática de los Productidos). *Trudy Paleontological Institute, Academy of Sciences*, 242: 1-173.
- LECOMPTE, M. (1970): Die Riffe im Devon der Ardennen und ihre Bildungsbedingungen. *Geol. Pal.*, 4: 25-72.
- LEGRAND-BLAIN, M. (1995): Les Brachiopodes Productida au passage Dévonien-Carbonifère sur le craton Nord-Saharien. En: *Basins sédimentaires Africains. Géodynamique et Géologie Séquentielle, Biominéralisation, Sédimentation et organismes* (F. Arbey y J. Lorenz, Eds.), 118 Congrès Natural Société Histoire Scientifique, Pau 1993: 425-444.
- LLOPIS-LLADÓ, N. (1958): Las bases estratigráficas del devónico de Asturias. *Breviora Geologica Asturica*, 2 (1-2): 13-21.

- LOEVEZIJN, G.B.S. van (1983): Upper Devonian block movements and sedimentation in the Asturo-Leonese basin (Cantabrian Mountains, Spain). *Leidse Geologische Mededelingen*, 52: 179-183.
- LOEVEZIJN, G.B.S. van (1986): Stratigraphy and facies of the Nacedo, Fueyo and Ermita formations (Upper Devonian to lowermost Carboniferous) in León, N Spain. *Scripta Geologica*, 81: 1-116.
- LOEVEZIJN, G.B.S. van (1989): Extinction pattern for the Middle-Upper Devonian stromatoporoid coral reefs; a case study from the Cantabrian Mountains. *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B 92(1): 61-74.
- LOEVEZIJN, G.B.S. van, RAVEN, J.G.M. y POL, W. van der (1986): The Crémenes Limestone, a late Frasnian biostrome in the Cantabrian Mountains (northwestern Spain). *Neues Jahrbuch Geologie Paläontologie Mh.*, 1986(10): 599-612.
- MALLADA, L. (1874): Sinopsis de las especies fósiles que se han encontrado en España. *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España*, 2: 1-160.
- MALLADA, L. (1891): Catálogo general de las especies fósiles encontradas en España. *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico*, Madrid, edición facsimilar: 1-253.
- MARTYNOVA, M.V. (1961): Stratigrafiya i brakhiopody Famenskogo airusa zapadnoi chasti tsentralnogo Kazakhstana (Estratigrafía y braquiópodos del Piso Fameniense en Kazakstan centro-occidental). *Materialy po Geologii Tsentralnogo Kazakhstana*, 2: 1-211.
- MCKELLAR, R.G. (1970): The Devonian productoid brachiopod faunas of Queensland. *Geological Survey of Queensland (Palaeontological Paper)*, 342: 1-40.
- MÖLLER, V.I. von (1871): Report of a new species of *Productus* from the Devonian limestone of Orlovsk government. *Russisch-Kaiserliche Mineralogische Gesellschaft zu St. Petersburg, Verhandlungen Vserossykoie Mineralogischeskoie Obschestvo* (2nd series), 6: 389.
- MUIR-WOOD, H. y COOPER, G.A. (1960): Morphology, classification and life habits of the Productoidea (Brachiopoda). *Memoir of the Geological Society of America*, 81: 1-447.
- MURCHISON, R.I. (1840): Description de quelques unes des coquilles fossiles les plus abondantes dans les couches dévoniennes du Bas-Boulonnais. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 11: 250-256.
- NALIVKIN, D.V. (1930): Semilukskie I voronezhskie sloi (Las Capas Semiluk y Voroneje del Devónico Superior de la región de Voroneje). *Glavnogo Geologo-Razvedochnogo Upravleniya, Izvestiia*, 49 (10): 53-93.
- NALIVKIN, D.V. (1937): (en ruso, con resumen en inglés) Braquiópodos del Devónico Medio y Superior y Carbonífero inferior del NE de Kazakhstan. *Trans. Central Geol. Prosp. Inst.*, 99: 1-200.
- PERRY, D.G., KLAPPER, G. y LENZ, A.C. (1974): Age of the Ogilvie Formation (Devonian), Northern Yukon: Based Primarily on the Occurrence of Brachiopods and Conodonts. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 11: 1055-1097.
- RACHEBOEUF, P. (1983): Productidina (Brachiopodes) dévoniens du Synclinorium Median Armoricaín, France. *Bulletin de la Société Géologique et Minéralogique de Bretagne*, C15(2): 149-167.
- RAVEN, J.G.M. (1983): Conodont biostratigraphy and depositional history of the Middle Devonian to Lower Carboniferous in the Cantabrian zone (Cantabrian Mountains, Spain). *Leidse Geologische Mededelingen*, 52: 265-339.
- REED, F.R.C. (1943): Notes on certain Upper Devonian brachiopods figured by Whidborne, part 1-2. *Geological Magazine*, 80(2-3): 69-78, 95-106.
- RODRÍGUEZ-FERNÁNDEZ, L.R., GARCÍA-ALCALDE, J.L. y MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, J.R. (1985): La sucesión del Devónico Superior y Carbonífero inferior en el sinclinal de Alba (León, NO de España). *Comptes Rendues 10e Congrès Internationale de Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère*, 1: 133-144.
- RZHONSNIISKAYA, M.A. (1980): Novye drevneishie Productellidy iz Devona srednei Azii i Salaira (Nuevos Productélidos primitivos del Devónico de Asia Central y Salair). En: *Drevnikh Rstenii I Besposvonochnykh S.S.S.R.* (Nuevas especies de plantas e invertebrados fósiles de la URSS) (G.A. Stukalina, Ed.), 5: 59-61.
- SARYTCHEVA, T.G. y SOKOLSKAYA, A.N. (1959): O klassificatsin lozhnoporstykh brakhiopod (Sobre la clasificación de los Braquiópodos pseudopuntuados). *Akademia Nauk SSSR, Doklady (Moscow)*, 125(1): 181-184.
- SCHUCHERT, CH. (1913): Class 2. Brachiopoda. En: *Text-book of Paleontology*, vol. I, part 1, 2nd ed. (K.A. von Zittel, Ed.), traducida y editada por C.R. Eastman. McMillan & Co., Ltd, London, 355-420.
- SCHUCHERT, CH. (1929): Classification of Brachiopod Genera, fossil and recent. En: *Charles Schuchert y C.M. LeVene, Animalia pars 42* (J.F. Pompeckj, Ed.), Fossilium Catalogus, 1: 10-25.
- SOKOLSKAYA, A.N. (1948): Evoliutsiia roda *Productella* Hall I smezhnykh s nim form v Paleozoie Podmoskovnoi kotloviny. (Evolución del género *Productella* y formas relacionadas del Paleozoico de la región de Moscú). *Akademiia Nauk SSSR, Paleontologicheskii Institut*, 14 (3): 1-168.
- SOWERBY, J. (1840-1846): The Mineral Conchology of Great Britain. *Transactions of the Geological Society of London*, 7: 1-80.
- STAINBROOK, M.E. (1943): Strophomenacea of the Cedar Valley Limestone of Iowa. *Journal of Paleontology*, 17: 39-59.
- STAINBROOK, M.E. (1945): Brachiopoda of the Independence Shale of Iowa. *Geological Society of America Memories*, 14: 1-74.
- STEHLI, F.G. (1954): Lower Leonardian Brachiopoda of the Sierra Diablo. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 105: 157-358.
- TRUYOLS, J., ARBIZU, M.A., GARCÍA-ALCALDE, J.L., GARCÍA-LÓPEZ, S., MÉNDEZ-BEDIA, I., SOTO, F. y TRUYOLS-MASSONI, M. (1990): The Asturian-Leonese Domain (Cantabrian Zone). En: *Pre-Mesozoic Geology of Iberia* (R.D. Dallmeyer y E. Martínez-García, Eds.), Springer-Verlag:10-19.

- URBANEK, A. (1993): Biotic crises in the history of Upper Silurian graptoloids: a palaeobiological model. *Historical Biology*, 7: 29-50.
- WAAGEN, W. (1883): Salt Range fossils, vol. I, part 4. *Productus* Limestone fossils, Brachiopoda. *Memoirs of the Geological Survey of India, Palaeontologia Indica*, 13 (2): 391-546.
- WAGNER, R.H. (1971): Carboniferous nappe structures in north-eastern Palencia (Spain). *Trabajos de Geología*, Universidad de Oviedo, 4: 431-459.
- WANG, Y., BOUCOT, A.J. y RONG, J. (1981): (artículo en chino, con amplio resumen en inglés: Two new Devonian chonetid (Brachiopoda) genera from the South China region). *Acta Palaeontologica Sinica*, 20(4): 287-296.
- WESTBROEK, P. (1964): Systématique et importante stratigraphique des rhynchonelles du Calcaire de Crémènes (Dévonien Supérieur, province de Léon, Espagne). *Leidse Geologische Mededelingen*, 30: 243-252.
- WILLIAMS, A., BRUNTON, C.H.C. y otros (1997): Morphological and anatomical terms applied to brachiopods. En: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part H, Brachiopoda (Revised), vol. 1 (R.L. Kaesler, Ed.), *The Geological Society of America & The University of Kansas, Boulder & Lawrence*: 423-440.