

***Beethovenia* n. gen. y *Plicostropheodonta* Sokolskaya, 1960 (Strophodontidae Caster, 1939), del Devónico Inferior de Europa occidental**

JENARO L. GARCÍA-ALCALDE

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

Resumen: Se discute el origen, evolución, relaciones y variabilidad ornamental intra-específica de los géneros estrofofóntidos de Europa occidental y N de África, *Beethovenia* n. g. y *Plicostropheodonta* Sokolskaya, 1960. Se describen y figuran las especies cantábricas *Beethovenia bachi* n. sp., del Praguense inferior, *Plicostropheodonta crassicosta* n. sp., del Emsiense inferior, *P. latronensis* n. sp. y *B. beethoveni* n. sp., de la parte inferior del Emsiense superior y *B. brahmsi* n. sp. y *P. diffusa* (D. & P. Oehlert, 1896), de la parte superior del Emsiense superior, de la que se aportan nuevos datos sobre localidad y estratotipo en el área de Ferroñes. *B. bachi* n. sp. debió proceder de la especie cantábrica *Fascistropheodonta primaeva* García-Alcalde, la más antigua del género, del Lochkoviense más alto o Praguense más bajo, y originaría, a su vez, durante el Praguense, formas plicostrofeodontoides próximas a *B. acutiplicata* (Oehlert y Davoust, 1879). De algún antecesor de estas formas, surgieron, a su vez, los tipos morfológicos principales de *Plicostropheodonta*: el representado por la especie-tipo, *P. murchisoni* (Verneuil y d'Archiac y Verneuil, 1842), del Praguense de Alemania, con pliegues radiales tendiendo a debilitarse y desaparecer hacia el margen de la concha, y el de la forma cantábrica *P. crassicosta* n. sp. con la tendencia contraria, es decir, con pliegues radiales haciéndose más fuertes distalmente. El origen y relaciones de las formas cantábricas *B. beethoveni* n. sp., especie-tipo del nuevo género y *B. brahmsi* n. sp., y *B. ? steiningeri* (Drevertmann, 1907), del Emsiense superior del Macizo Esquistoso Renano de Alemania y, tal vez, de Bélgica, no está claro aún. En cualquier caso, muchas pequeñas formas plicostrofeodontoides-fascistropheodontoides del Praguense y Emsiense del dominio paleogeográfico del Viejo Mundo, asignadas habitualmente a *P. murchisoni*, en Bélgica, Francia, Pirineos, Zona Centrolbérica, Portugal y N de África, deben de pertenecer, más bien, a alguna de las especies citadas de *Beethovenia* o a otras aún no descritas del mismo género. *P. crassicosta* n. sp. fue, a su vez, la antecesora de *P. latronensis* n. sp. y ésta, probablemente, de *P. diffusa* (D. & P. Oehlert, 1896), en el Emsiense superior. *Beethovenia* y *Plicostropheodonta* evolucionaron de manera paralela a lo largo del Praguense-Emsiense, con aumento progresivo del tamaño y grosor de las paredes de la concha, fortalecimiento de las estructuras internas y pérdida del carácter plicostrofeodontoide puro de la ornamentación radial que se manifiesta en los orígenes de ambos taxones. Ambos géneros se extinguieron, sin dejar descendencia, antes de comenzar el Devónico Medio.

PALABRAS CLAVE: *Beethovenia* n. gen., *Plicostropheodonta*, evolución, taxonomía, Europa occidental, N África, Zona Cantábrica (España).

Abstract: The origin, evolution, relationships and intra-specific ornament variability in the Western Europe and North Africa strophodontid *Beethovenia* n. gen. and *Plicostropheodonta* Sokolskaya, 1960 are discussed. The Cantabrian (N Spain) species *Beethovenia bachi* n. sp., from the lower Pragian, *Plicostropheodonta crassicosta* n. sp., from the lower Emsian, *P. latronensis* n. sp. and *B. beethoveni* n. sp., from the lower part of the upper Emsian, and *B. brahmsi* n. sp. and *P. diffusa* (D.

& P. Oehlert, 1896), from the upper part of the upper Emsian, are described and figured. New data concerning to the *P. diffusa* locus and stratum typicum in the Ferroñes area are given. *B. bachi* n. sp. must originate from the Asturian *Fascistropheodonta primaeva* García-Alcalde, 1992, the oldest *Fascistropheodonta* species, from the uppermost Lochkovian or lowermost Pragian. In turn, *B. bachi* could be the predecessor along the Pragian of plicostropheodontoid forms close to *B. acutiplicata* (Oehlert y Davoust, 1879). From the same lineage probably sprung off along the Pragian-lower Emsian interval the main *Plicostropheodonta* morphological lineages. These lineages are represented on the one hand by the type-species, *P. murchisoni* (Verneuil y d'Archiac en d'Archiac y Verneuil, 1842), from the Pragian of Germany, with plicostropheodontoid radial folds weakening and losing near the shell margins, and on the other by the lower Emsian Cantabrian form *P. crassicosta* n. sp. trending to the opposite side, i. e., with plicostropheodontoid radial ornamentation strengthening distally. The affinities between both the Cantabrian forms *B. beethoveni* n. sp., the type-species of the new genus, and *B. brahmsi* n. sp., and the German (and maybe Belgian) species *B. ? steiningeri* (Drevermann, 1907), are not yet clear. Anyway, many small plicostropheodontoid-fascistropheodontoid Pragian and Emsian forms from the Old World paleogeographic domain (Belgium, France, Pyrenees, Central-Iberian Zone, Portugal and North Africa), usually identified as *Plicostropheodonta murchisoni*, could belong rather to some of the described *Beethovenia* species or to other not yet described from the same genus. *P. crassicosta* n. sp. evolved near the lower/upper Emsian boundary, *P. latronensis* n. sp., and from this latter *P. diffusa* (D. & P. Oehlert, 1896) at the upper part of the upper Emsian. *Beethovenia* and *Plicostropheodonta* evolved rather parallelly along the Pragian-Emsian times, by increasing the shell size and solidity, strengthening the internal structures and losing the net plicostropheodontoid radial ornamentation characterizing both taxa beginnings, and became extinct with no descent before the Middle Devonian.

Keywords: *Beethovenia* n. gen., *Plicostropheodonta*, evolution, taxonomy, Western Europe, N Africa, Cantabrian Zone (Spain).

Los estrofodóntidos constituyen uno de los grupos de braquiópodos articulados más ubicuo y notable en el Devónico Inferior de Europa occidental, si bien su distribución temporal se extiende del Silúrico al Devónico Superior y la paleogeográfica es cosmopolita. Su correcta identificación resulta, con frecuencia, dificultada por: 1) el tipo de conservación como moldes incompletos de valvas aisladas, habitual en las llamadas "facies normales", siliciclásticas, de medios de plataforma, someros a muy someros, donde suelen encontrarse, y en fósiles de organismos con articulación muy débil a base de dentículos desarrollados a lo largo de la charnela, y 2) la extrema variabilidad ornamental de muchos de los taxones de la familia, con frecuentes transiciones entre tipos ornamentales muy distintos dentro de una misma especie y entre géneros próximos. Este fenómeno llevó, por ejemplo, a Harper y Boucot (1978) a interpretar como especies diferentes individuos de una misma población de *Arbizustrophia diaphragmata* García-Alcalde, 1972, con variaciones muy marcadas en dicho carácter. Rong y Cocks (1994: 663) señalaron cambios incluso más extremos en la ornamentación de taxones como *Eostropheodonta hirnantensis* (Mc-

Coy, 1851), en individuos de la localidad tipo (Temple, 1965), que los propios Harper y Boucot (1978: 101) habían considerado como de importancia familiar. De hecho, la apreciación y aceptación de la gran plasticidad ornamental de los braquiópodos estrofomenoideos es una de las causas determinantes de la revolución sistemática de la Clase Strophomenata que Cocks y Rong (2000) incorporaron en la más reciente actualización del *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Kaesler, ed., 2000).

En el presente trabajo se abordan algunos de los problemas taxonómicos y filogenéticos relacionados con la variabilidad de la ornamentación y otros rasgos morfológicos de ciertos géneros de la Familia Strophodontidae Caster, 1939. Y, al propio tiempo, inaugura un ciclo de publicaciones con nuestro particular homenaje a figuras señeras de la música clásica que nos han acompañado a lo largo de la vida, haciéndola más hermosa y llevadera.

Los datos de distribución estratigráfica en la Cordillera Cantábrica y otras cuencas de Europa occidental, permiten sugerir la existencia de una importante corrien-

te evolutiva de Strophodontidae caracterizada por la variación iterativa de modelos ornamentales entre los que aquí caracterizamos como “*fascistropheodontoides*”, con pliegues angulosos bifurcantes, formando haces sobrepuestos a cóstulas finas, y “*plicostropheodontoides*”, con fuertes pliegues radiales angulosos, simples, sobrepuestos igualmente a cóstulas finas, en ambos casos con elementos radiales cortados, además, por *filae* concéntricas, numerosas y apretadas, formando una reticulación delicada característica.

La referida línea evolutiva (Fig. 1) se inició, probablemente, en la Cordillera Cantábrica en la parte más alta del Lochkoviense y produjo en el Praguense inferior de Asturias formas típicamente fascistropheodontoides, identificadas como *Fascistropheodonta primaeva* García-Alcalde, 1992, quizás la especie

más antigua del género y, algo más tarde, otras muy próximas a la anterior y derivadas de ella, integradas aquí en el nuevo género *Beethovenia*, principalmente plicostropheodontoides, pero con propensión a producir variantes fascistropheodontoides más o menos acusadas. *Beethovenia* se caracteriza, además, por su pequeño tamaño, fuerte curvatura y geniculación de la valva ventral y tendencia a desarrollar una poderosa plataforma muscular dorsal en las formas más evolucionadas, así como un reborde subperiférico alto. Es decir, morfológicamente se encontraría entre los géneros *Plicostropheodonta* Sokolskaya, 1960 y *Fascistropheodonta* Harper y Boucot, 1978 (García-Alcalde, 1992: 72).

B. bachi n. sp., la especie más antigua del género, del Praguense inferior (zonas de *Caudicriodus angustoides*

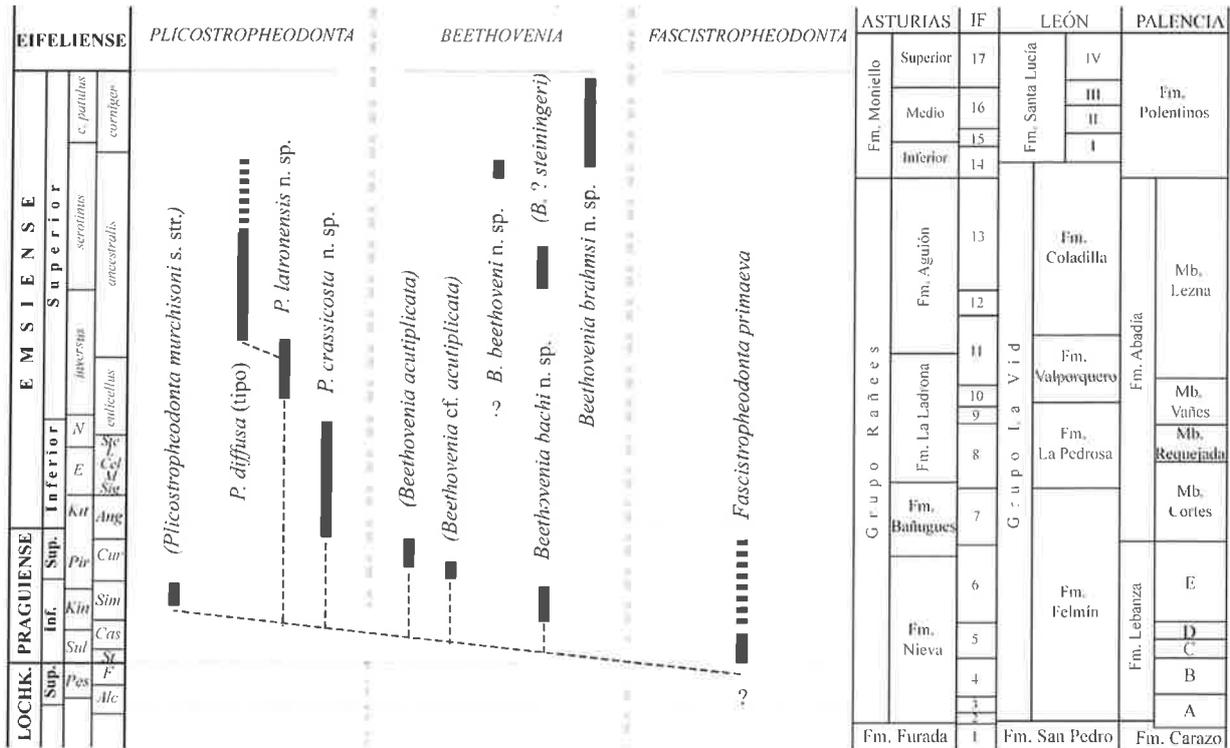


Figura 1. Distribución estratigráfica y filogenia supuesta de las especies conocidas de *Beethovenia* n. g. y *Plicostropheodonta* Sokolskaya, 1960. Escalas bio- y litoestratigráficas basadas en datos del autor (García-Alcalde, 2005, 2013), García-López, Jahnke y Sández-López, 2002, García-López y Sanz-López, 2002, García-López, Sanz-López y contribuciones de Sarmiento, 2002 y Weddige, 1996. Abreviaturas: IF: Intervalos Faunísticos de García-Alcalde (1996). Alc: *Caudicriodus angustoides alcoleae*; Ang: *Caudicriodus angustoides angustoides*; Cas: *Caudicriodus angustoides castilianus*; Cel: *Caudicriodus celtibericus*; Cur: *Caudicriodus curvicauda*; E: *Polygnathus excavatus*; F: *Icriodus fallax*; Kit: *Polygnathus kitabicus*; Kin: *Eognathodus kindlei*; L: *Icriodus latus*; M: *Latericriodus multicostatus*; N: *Polygnathus nothoperbonus*; Pes: *Pedavis pesavis*; Pir: *Polygnathus pirenae*; Sig: *Caudicriodus sigmoidalis*; Sim: *Praelatericriodus simulator*; St: *Icriodus steinachensis*; Ste: *Ozarkodina steinhornensis steinhornensis*; Sul: *Eognathodus sulcatus*. Las especies entre paréntesis pertenecen a otras cuencas europeas diferentes de la Cantábrica.

castilianus a *Praelatericriodus simulator*) de Asturias, León y Palencia (Figs. 1-2), se halla aún muy cerca de *Fascistropheodonta* en la carencia de reborde subperiférico y plataforma muscular dorsal marcados, pero su ornamentación es básicamente plicostropheodontoide, con muy débil tendencia a formar haces. Esta forma colonizó los ambientes someros de las formaciones Nieva y Felmín, en Asturias y León y se asentó igualmente en Palencia, donde se encuentra en la Fm. Lebanza (Figs. 1-2). La profundización de la cuenca en esta última región, cerca del Praguense superior, indujo la extinción de esta rama de *Beethovenia*, que nunca volvió a reaparecer allí. En cambio, emigrantes de las formas astur-leonesas darían origen en otras cuencas europeas a formas plicostropheodontoides puras, como *B. cf. acutiplicata* (*Stropheodonta Murchisoni* Maillieux, 1931, non Verneuil y d'Archiac, 1842), en las areniscas

y pizarras de Solières, en Bélgica, del Siegeniense medio y *B. acutiplicata* (Oehlert y Davoust, 1879) (Figs. 3.4-6), en la Fm. Saint-Cénére, del Praguense del Macizo Armoricano (ver Jahnke y Racheboeuf, 1980). Alguna de estas especies u otra próxima, daría lugar, probablemente, a *Plicostropheodonta* por aumento del tamaño de la concha y reforzamiento de las estructuras internas. Este género manifestó en origen tendencias opuestas en cuanto al desarrollo de los pliegues radiales, que se debilitan y desaparecen hacia los márgenes en la especie-tipo *P. murchisoni* (Verneuil y d'Archiac en d'Archiac y Verneuil, 1842) s. str. (Fig. 3.1-2), del Siegeniense del Macizo Esquistoso Renano, Bélgica (pro parte) y N de Francia, mientras se hacen muy fuertes en formas como *P. crassicosta* n. sp. (Figs. 1-2), de la parte más alta del Praguense a la base del Em-siense superior (zonas de *Caudicriodus angustoides an-*

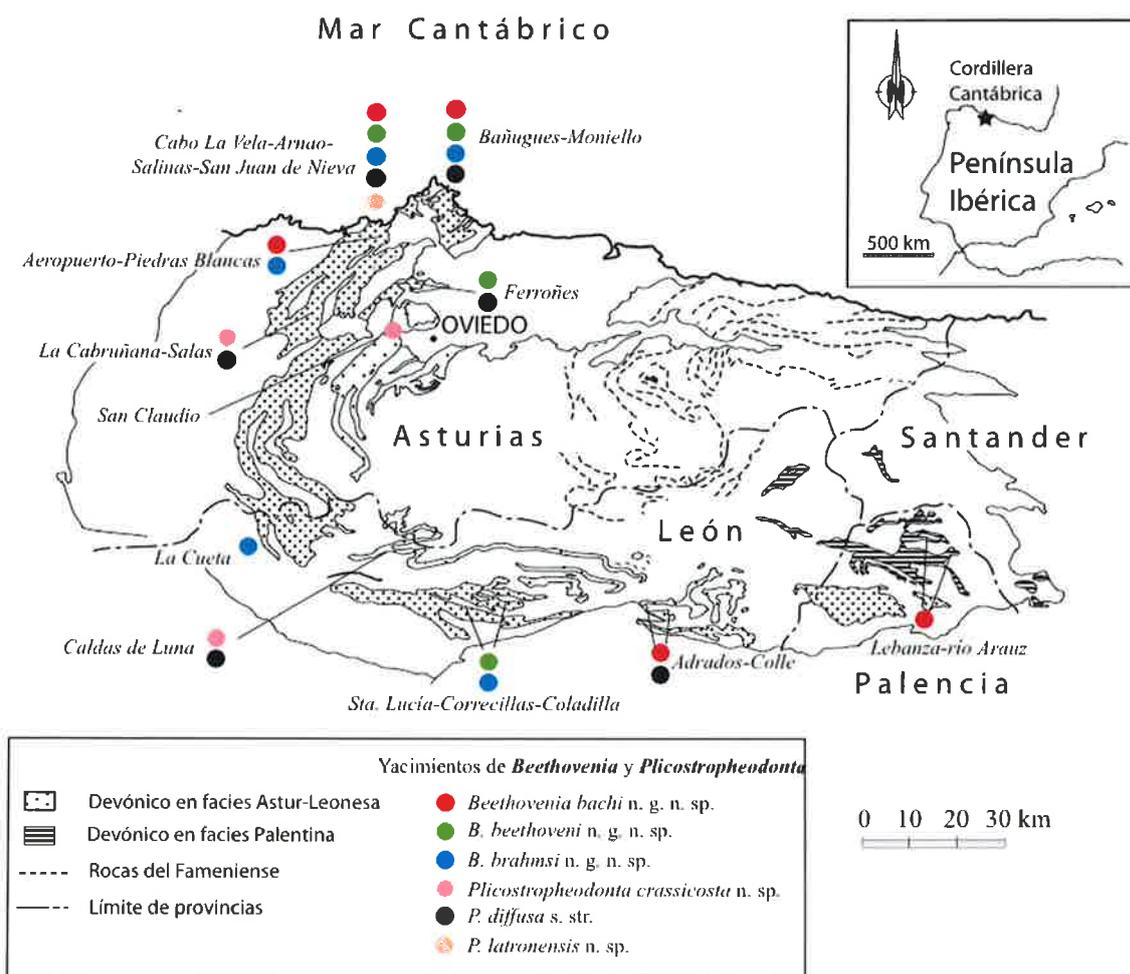


Figura 2. Distribución de las especies de *Beethovenia* n. g. y *Plicostropheodonta* Sokolskaya, 1960, en la Cordillera Cantábrica.

gustoides a *I. culicellus*), de las formaciones Bañúgues, La Ladróna (ex Fm. Ferroñes), Felmín y La Pedrosa, en la Cordillera Cantábrica. Del linaje de *P. crassicoستا*, surgirían, más tarde, *Plicostropheodonta latronensis* n. sp. (Figs. 1-2), del Emsiense superior de las formaciones La Ladróna y Aguión, Zona de *Polygnathus inversus/laticostatus* y, de ésta, *Plicostropheodonta diffusa* (D. & P. Oehlert, 1896) s.str., también del Emsiense superior (zonas de *Polygnathus inversus/laticostatus* a *P. serotinus*) de la región astur-leonesa de la Cordillera

Cantábrica, formaciones Aguión, techo de Valporquero y Coladilla) (Figs. 1-2). Las especies típicas de *Plicostropheodonta* son grandes, de perfil lateral más suave que el de *Beethovenia*, menor geniculación y ornamentación básicamente plicostrofeodontoide pero con inserciones frecuentes y, ocasionalmente, algunas bifurcaciones, sobre todo en las especies más modernas. Buena parte de las formas citadas en el Dominio paleogeográfico del Viejo Mundo como de la especie "*murchisoni*" son de pequeño tamaño, transversas, de

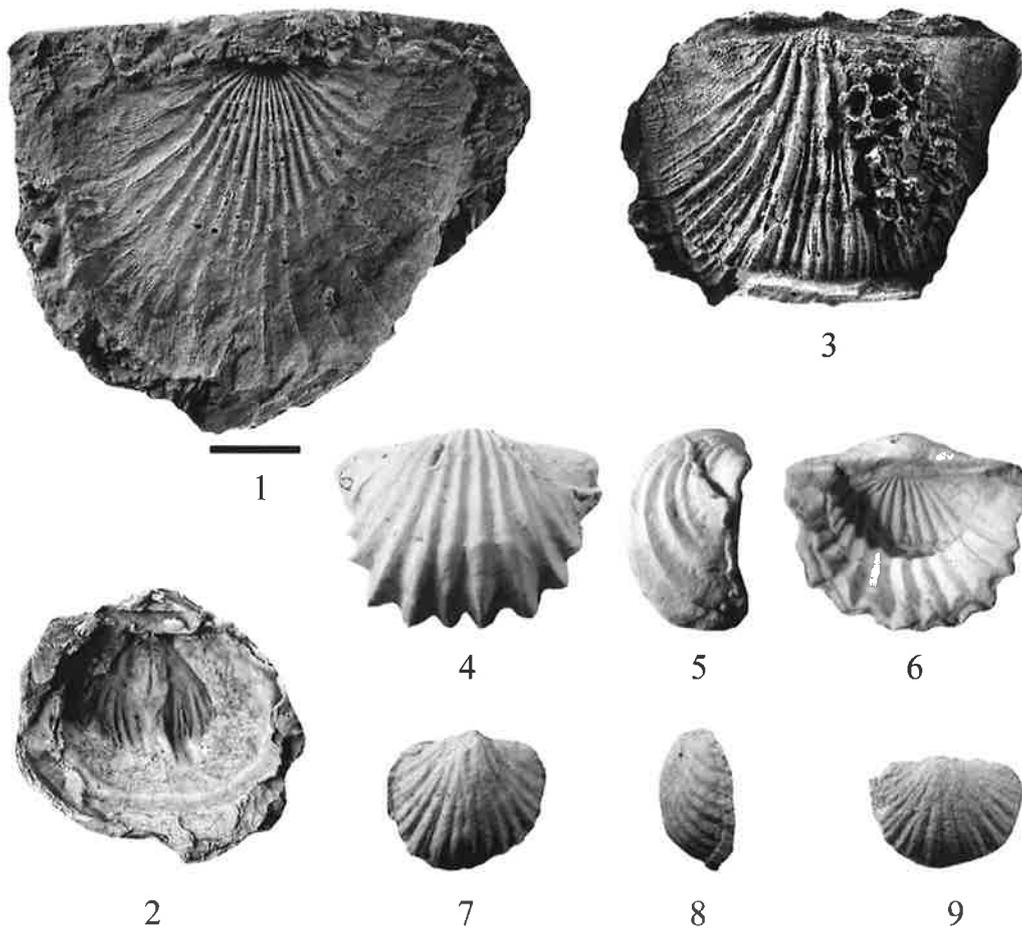


Figura 3. Réplicas en látex y en escayola de los tipos de varias especies extranjeras de *Plicostropheodonta*, *Beethovenia* y *Fascistropheodonta*. 1-2: *Plicostropheodonta murchisoni* (Verneuil y d'Archiac en d'Archiac y Verneuil, 1842, pl. 36, fig. 2). 1: Látex del Holotipo, exterior de valva dorsal, Grauvaca de Siegen, Alemania. Obsérvese el tamaño del ejemplar y el debilitamiento de la ornamentación plegada hacia la periferia de la valva. 2: Látex de interior de valva ventral. Obersdattdfeld, Alemania. Figurado en Drevermann (1902, Taf. 14, fig. 8). 3: *Fascistropheodonta virgata* (Drevermann, 1902, Taf. 14, fig. 10a). Látex del Lectotipo, valva ventral. Unter Ems Stufe, Oberstadtfeld, Alemania. Obsérvese la ornamentación fascistropheodontoide pura del ejemplar. 4-6: *Beethovenia acutiplicata* (Oehlert y Davoust, 1879, Pl. 14, fig. 3a-b), molde en escayola del Holotipo, cantera de Chassegrain, Joué-en-Charnie (Sarthe, Macizo Armorico, Francia), Schistes et Calcaires, n° colección: 10008, vistas ventral, lateral y dorsal. Obsérvese la fuerte convexidad y geniculación y ornamentación plicostrofeodontoide pura. 7-9: *Beethovenia? steiningeri* (Drevermann, 1907, Taf. 1, figs. 5-6). 7-8: Molde en escayola del Lectotipo, Oberkoblenzschichten, Prüm (Eifel, Alemania), vistas ventral y lateral. Obsérvese la fuerte geniculación y ornamentación mixta plicostrofeodontoide-fascistropheodontoide, con elementos bifurcantes muy fuertes. 9: ejemplar clasificado por R. Richter de la misma localidad y nivel anterior, molde en escayola, vista ventral. Obsérvese la ornamentación fascistropheodontoide grosera.

convexidad y geniculación ventral acusadas, ornamentación esencialmente plicostrofeodontoide y plataforma y reborde subperiférico dorsales de moderado desarrollo y pertenecerían, más bien, a *Beethovenia* n. g. Así ocurre, por ejemplo, con las figuradas o mencionadas en Bélgica por Maillieux (1931) y en el Sinclino Medio Armoricano, Francia, por Renaud (1942), próximas a *Beethovenia acutiplicata* y a *Beethovenia bachi* n. sp., respectivamente, y en los Pirineos (Laverdière, 1930), Zona Centroibérica de España (Puschmann, 1964), Portugal (Perdigao, 1967, 1972) y N de África (Le Maître, 1952), comparables con *B. brahmsi* n. sp. Otras, como las descritas por Paeckelmann y Sieverts (1932) en Turquía, requieren una revisión lejos del alcance del presente autor. Por último, la especie *Stropheodonta huttoni* Allan, 1947, de las Reefton beds, Emsiense de Nueva Zelanda, incluida en el género *Plicostropheodonta* por Harper y Boucot (1978: 22), encajaría mejor en *Fascistropheodonta* por el pequeño tamaño y escaso desarrollo de la plataforma muscular y reborde subperiférico dorsal o, incluso, en alguna rama primitiva de *Beethovenia*, próxima a *B. acutiplicata*, por la aparente ornamentación plicostrofeodontoide, pero su distribución paleogeográfica es, en cualquier caso, muy anómala y el hecho de conocerse un único ejemplar, hallado, además, en colección, aconseja gran prudencia a la hora de asignarla a uno de los géneros mencionados, típicos de Europa occidental.

En la parte baja de las Formaciones Moniello y Santa Lucía, del Emsiense superior, Zona de *Polygnathus serotinus*, apareció en la Cordillera Cantábrica *Beethovenia beethoveni* n. sp. (Figs. 1-2), la especie-tipo del género. Esta especie desarrolló al máximo las características propias de *Plicostropheodonta* en el interior de la concha, con un muro subperiférico y una plataforma dorsal muy altos, pero sigue siendo una forma de pequeño tamaño, convexidad fuerte y geniculación acusada y su ornamentación, que no se refleja en el interior de la concha, o lo hace muy poco, es muy variable, habitualmente fascicostulada. Una forma parecida es *B. steiningeri* (Drevermann, 1907) (Figs. 3.7-9), del Macizo Esquistoso Renano y quizás de Bélgica (Maillieux, 1932: 27), algo más antigua en el Emsiense superior, de menor tamaño, costillas algo más redondeadas e interior desconocido.

Finalmente, en el Emsiense más alto de la Cordillera Cantábrica, parte media de las formaciones Monie-

llo y Santa Lucía (Zona de *Polygnathus costatus patulus*), surgió otra especie del género, *B. brahmsi* n. sp. (Fig. 1.2), muy transversa y con ornamentación plicostrofeodontoide casi pura. Las formas descritas por Le Maître (1952) en el Erg Djemel, El Kseib, Saoura (Sud-Oranais), no sólo son morfológicamente similares a algunas de *B. brahmsi* n. sp., sino que pertenecen a una asociación de braquiópodos sorprendentemente próxima a la del estratotipo de dicha especie (capas del intervalo faunístico 16 de la Fm. Moniello, Asturias).

El pequeño tamaño de las formas de *Beethovenia*, que es una de sus marcas más distintivas, fue, en ocasiones, descalificado por autores como Maillieux (1931) y otros como no significando otra cosa que fenómenos de enanismo en relación con el medio y disponibilidades tróficas. En la Cordillera Cantábrica, sin embargo, los biotopos correspondientes pertenecen a medios marinos de salinidad normal, de poca profundidad, agitados y bien oxigenados, con asociaciones donde la diversidad orgánica es muy alta incluyendo individuos de una amplia gama de tamaños. Todo lo cual parece acreditar que la pequeña talla de las especies de *Beethovenia* sería un rasgo típico del taxón y no una anomalía de crecimiento y puede utilizarse, en consecuencia, para diferenciarlo de formas parecidas de mayor desarrollo, como *Plicostropheodonta* y *Fascistropheodonta*.

Beethovenia y *Plicostropheodonta* se extinguieron durante el Emsiense superior (Fig. 1) sin dejar, en apariencia, descendencia alguna. Por el contrario, el género que parece situarse en la base de la historia del grupo, *Fascistropheodonta* (Fig. 3.3), evolucionó del Praguense al Eifeliense, produciendo numerosas especies e, incluso, nuevos géneros en el Devónico Medio que serán objeto de estudio en una posterior publicación.

Sistemática

Los fósiles estudiados están depositados en las colecciones del Museo de Geología de la Universidad de Oviedo, bajo las siglas DPO (Área de Paleontología de Oviedo) y DGO (Departamento de Geología de Oviedo). La terminología utilizada en la descrip-

ción sistemática es la propuesta por Rong y Cocks (1994), incorporada a la última revisión del *Treatise on Invertebrate Paleontology* (R. Kaesler, ed., 2000), por Cocks y Rong (2000).

Orden Strophomenida Öpik, 1934
Superfamilia Strophomenoidea King, 1846
Familia Strophodontidae Caster, 1939

Beethovenia n. gen.

Especie-tipo: *B. beethoveni* n. sp. Emsiense superior (Biozona *Polygnathus serotinus*). Cordillera Cantábrica: Asturias y León.

Derivatio nominis: Dedicada al más grande de los grandes músicos, por su irreplicable repertorio sinfónico, Ludwig van Beethoven.

Diagnosis: Conchas de pequeño tamaño, fuertemente geniculadas y aspecto productoide, con aurículas posterolaterales más o menos desarrolladas, a veces mucho, y ornamentación radial variable, entre la de los géneros *Plicostropheodonta* y *Fascistropheodonta*, plicostrofeodontoide casi pura a fascistropheodontoide fina, tendiendo a atenuarse posterolateralmente y, a veces, con la edad, también anteriormente. Elementos radiales cortados por líneas concéntricas de crecimiento, fuertes y distantes y *filae* muy finas, produciendo con los elementos radiales una reticulación poco evidente. Interáreas casi enteramente denticuladas, con pseudodeltidio y quilidio completos, plegados en su parte media. Morfología interna de ambas valvas como la de *Plicostropheodonta*, reflejando más o menos la ornamentación. Crestas internas (*inner socket ridges*), cortas, ampliamente divergentes, unidas por puentes callotestarios a las caras internas de los lóbulos de la apófisis cardinal y paralelas o casi a ellas. Septos laterales muy mal definidos, en general, confinados a los márgenes anterolaterales de la plataforma dorsal.

Discusión: Como ya se indicó, *Beethovenia* es un género morfológicamente intermedio entre *Plicostropheodonta* Sokolskaya, 1960 y *Fascistropheodonta* Harper y Boucot, 1978, y sus especies, sobre todo las que poseen ornamentación esencialmente plicostrofeodontoide, se incluyeron habitualmente en el primero de los taxones mencionados. Difiere, sin embargo, de *Plicostropheodonta*, en el menor tamaño, mayor convexidad ventral, desarrollo de la geni-

culación y variabilidad de la ornamentación radial, campo muscular ventral menos impreso, crestas dorsales internas más cortas y plataforma dorsal y reborde subperiférico de desarrollo más variable, en general inferior. De *Fascistropheodonta*, se aleja en el menor tamaño, en la frecuente ornamentación plicostrofeodontoide, en las crestas dorsales internas más cortas y en el mayor desarrollo de la plataforma y reborde subperiférico dorsal.

Especies asignadas: Además de la especie-tipo, se incluyen en el género *B. bachi* n. sp., del Praguense inferior de Asturias, León y Palencia, *B. brahmsi* n. sp., del Emsiense terminal, de Asturias y León, *B. acutiplicata* Oehlert y Davoust, 1879, del Praguense del Macizo Armoricano, *B. cf. acutiplicata* (*Stropheodonta Murchisoni* Maillieux, 1931, non Verneuil y d'Archiac, 1842), del Siegeniense medio de Bélgica, y *B. ? steiningeri* Drevermann, 1907, del Emsiense superior del Macizo Esquistoso Renano y ?Bélgica. Otras formas del Viejo Mundo, incluidas en la especie "*murchisoni*" podrían pertenecer también al género, pero requieren revisión.

Beethovenia beethoveni n. sp.

Figs. 1-2, 4-7

nom. nud. v. 1968 *Plicostropheodonta gilva* n. sp.;
García-Alcalde, p. 5.

Derivatio nominis: Dedicada al extraordinario compositor alemán Ludwig van Beethoven, por la fuerza y extraordinaria vitalidad de su música.

Material: Treinta ejemplares en variable estado de conservación, algunos silicificados. Holotipo DPO 942 (Figs. 6.1-3), valva dorsal disociada y su molde externo dorsal, en muy buen estado, quince paratipos, DPO 943-956 y 46242, y cuatro ejemplares más, DPO 46243-46246, procedentes de la localidad y estrato típicos. Otros siete, de la parte baja de la Fm. Moniello, de diferentes localidades asturianas (Biozona *Polygnathus serotinus*, ver García-López *et al.*, 2002); DPO 4249 y 46271, del mirador de Salinas (Castrillón, Asturias), DPO 798-799 de Arnao (Castrillón, Asturias), DPO 46282-46283, de la ensenada de Moniello, Asturias, DPO 46248 de Cornellana (Salas, Asturias). Otros tres, DPO 46272-46273 y 46276, de la provincia de León, corte del

arroyo del Puerto, SE del pueblo de Santa Lucía (Pola de Gordón) en la parte media de la Fm. Santa Lucía (Biozona de *Polygnathus serotinus* superior o *Polygnathus costatus patulus* inferior, García-López y Sanz-López, 2002).

Localidad y estratotipo: Pequeña cantera abandonada, en el margen meridional de la carretera local LL-2, Posada de Llanera-Arlós (Llanera, Asturias), entre los km 3 y 4, justo al N del caserío de Les Areñes (Fig. 5).

Coordenadas SIGPAC, 43°28'11.82", 5°53'13.73". Base de la Fm. Moniello, Emsiense superior.

Diagnosis: *Beethovenia* casi equidimensional, con aurículas pequeñas, ornamentación radial muy variable, fascistrofeodontoide con numerosas intercalaciones y bifurcaciones, a casi multicostulado. Interior dorsal con plataforma dorsal y reborde subperiérico desarrollados a muy robustos, reflejando poco o nada la ornamentación externa.

	Lv	Ld	Lvv	a	g	a/Lv	g/Lv
Beethovenia beethoveni							
Holotipo DPO 942 (v. dorsal)	-	19,3	-	24,3	-	-	-
Paratipo DPO 943 (v. dorsal)	-	22,4	-	27,3	-	-	-
Paratipo DPO 950	18,8	-	30,8	>22,8	-	>1,21	-
Paratipo DPO 46242	18,1	16,6	29,7	22,4	3,2	1,24	0,26
DPO 46245	25,2	-	30,2	27	-	-	-
DPO 46246	>19,1	-	>29,4	22,4	3,5	<1,07	<0,18
DPO 46248	20,2	17,8	31,5	>23,5	6,4	>1,16	0,31
DPO 46273	>15,1	>14,2	>17	18,5	2,6	<1,22	<0,17
DPO 46276	23,2	19,6	32	24,7	7,1	1,06	0,31
DPO 798	19,9	-	27	29,6	6,2	1,49	0,31
DPO 951	28,6	-	40	33,1	-	1,16	-
DPO 954	24	-	42	24,1	-	1	-
Medias	21,2	>18,3	>31	>25	4,8	1,18	<0,26
Beethovenia bachi							
Holotipo DPO 31443	9,7	8,8	13	>15,6	2	>1,61	0,26
Paratipo DPO 31446	15,7	-	23,4	-	-	-	-
DPO 46289	>12,9	11,3	-	17,3	1,7	<1,34	<0,13
DPO 46301	16,2	15,2	22,9	>23,4	4	>1,44	0,24
DPO 46302	16,6	14	>20,1	26,1	4,9	1,57	0,29
DPO 46305	12,8	11,8	14,6	21,7	2,7	1,69	0,21
DPO 46308	21,2	-	30	>31,6	-	>1,49	-
DPO 46326	17,8	-	26	>32,3	-	>1,81	-
Medias	>15,4	12,2	>21,4	>24	3,1	1,56	0,23
Beethovenia brahmsi							
Holotipo DPO 820	15,8	13,6	26,3	30,2	6,2	1,91	0,25
Paratipo DPO 821	21,4	-	37	28,6	-	1,34	-
Paratipo DPO 822	18	-	-	35,2	6,5	1,95	0,36
Paratipo DPO 46251	16,5	-	23,8	22	-	1,33	-
Paratipo DPO 46252	18,2	15,4	31	>25,1	7	>1,38	0,38
DPO 46247 (v. ventral)	9,9	-	13,9	12,8	-	1,29	-
DPO 46249	22,5	20,3	35,4	>28,8	7,5	>1,28	0,29
DPO 46250	18,5	17,1	24	29	4,1	1,57	0,22
DPO 46254	17,2	-	27,6	27,4	-	1,59	-
DPO 46270	23,8	22	34,2	40,8	4	1,71	0,17
Medias	18,2	17,7	28,1	>28	5,9	>1,53	0,28

DIMENSIONES Y PARÁMETROS MEDIDOS

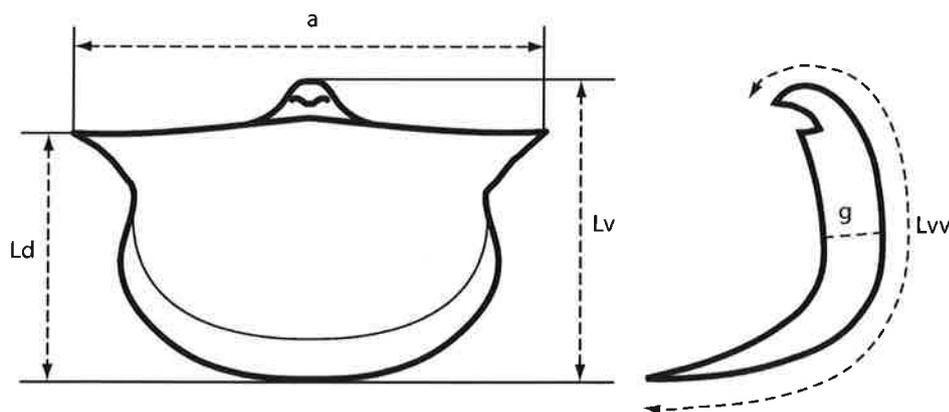


Figura 4. Dimensiones y parámetros medidos en las especies de *Beethovenia* n. g. *Lv* y *Ld*: longitud de las valvas ventral y dorsal; *Lvv*: longitud desarrollada de la valva ventral; *a* y *g*: anchura de la concha y grosor de la cavidad visceral

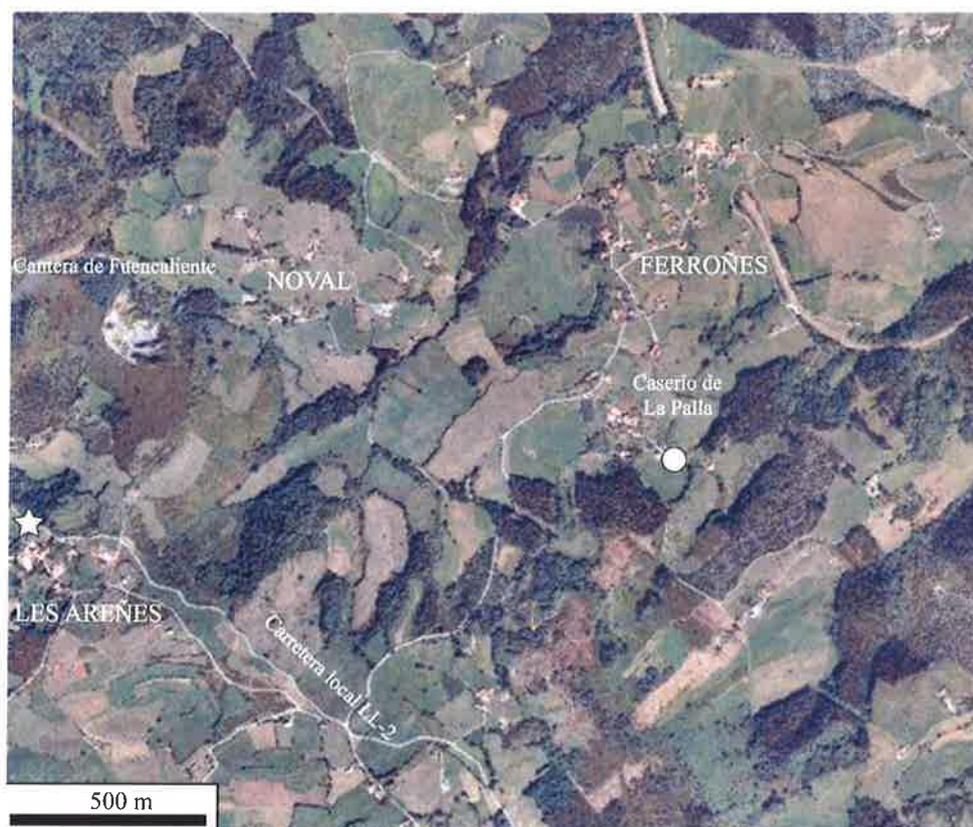


Figura 5. Vista aérea de la localidad típica de *Beethovenia beethoveni* n. g. n. sp. (estrella blanca), justo al N del caserío de Les Areñes (Llanera, Asturias), en la carretera local LL-2, parte inferior de la Fm. Moniello, Emsiense superior. Fotografía orientada al N.

Descripción: Concha estrófica de tamaño grande para el género (promedio Lv: 21,2 mm, para diez medidas; Lv_{vmáx}: 42 mm), de contorno semicircular, con pequeñas aurículas posterolaterales de puntas redondeadas, algo más ancha que larga (promedio a/Lv: 1,18, para nueve medidas) (Fig. 4) y máxima anchura en la charnela o, en ocasiones, un poco por delante, fuertemente cóncavoconvexa, geniculada, con la cola ventral mucho más desarrollada que la dorsal y más corta que el disco (alrededor de 1/3 de Lv). En perfil lateral, la región umbonal ventral es muy convexa, con el gancho proyectado débilmente sobre el área cardinal, formando un ángulo cercano a 90° con el plano de la comisura; el disco es también muy convexo y se une a la cola mediante una acusada flexión (Fig. 6.15). En sección transversal, la concha es suave y regularmente convexa, salvo en la región de las aurículas donde tiende a aplanarse. Cavidad visceral reducida (g: 2,6 a 7,1 mm, promedio g/Lv: 0,26, para seis medidas) (Fig. 4). Interáreas bajas, casi completamente denticuladas, la ventral ortoclina a anaclina, algo cóncava, con pseudodeltidio completo, plegado en su parte media (Fig. 6.12), y la dorsal linear,

cataclina a hiperclina, con quilidio convexo. Valvas cubiertas de pliegues radiales, generalmente fuertes y subangulosos, con espacios entre pliegues similares, rectos en la parte media y algo arqueados posterolateralmente, habitualmente bifurcantes (raras veces, intercalares), formando, en ocasiones, cerca del frente, haces irregulares en número variable (14-20), donde los elementos secundarios tienden a hacerse hacia delante tan importantes como los primarios; la ornamentación plegada se superpone a un entramado desigualmente parvicostulado o fascicostulado de cóstulas más finas (4-6 por flanco de pliegue), de las cuales, las más fuertes ocupan el techo de los pliegues, y se atenúa y tiende a desaparecer hacia las aurículas y, en ocasiones, también hacia los márgenes de la concha (Figs. 6.11, 16, 7.2), quedando reducida a un cierto número de cóstulas finas, redondeadas, separadas por espacios intercostulares más anchos, en cuyo fondo aplanado se disponen 3-5 finas capilas; los elementos radiales están cortados por líneas de crecimiento espaciadas, entre las que existen numerosas *filae* concéntricas, muy finas, casi imperceptibles, formando un reticulado poco evidente (Fig. 7).

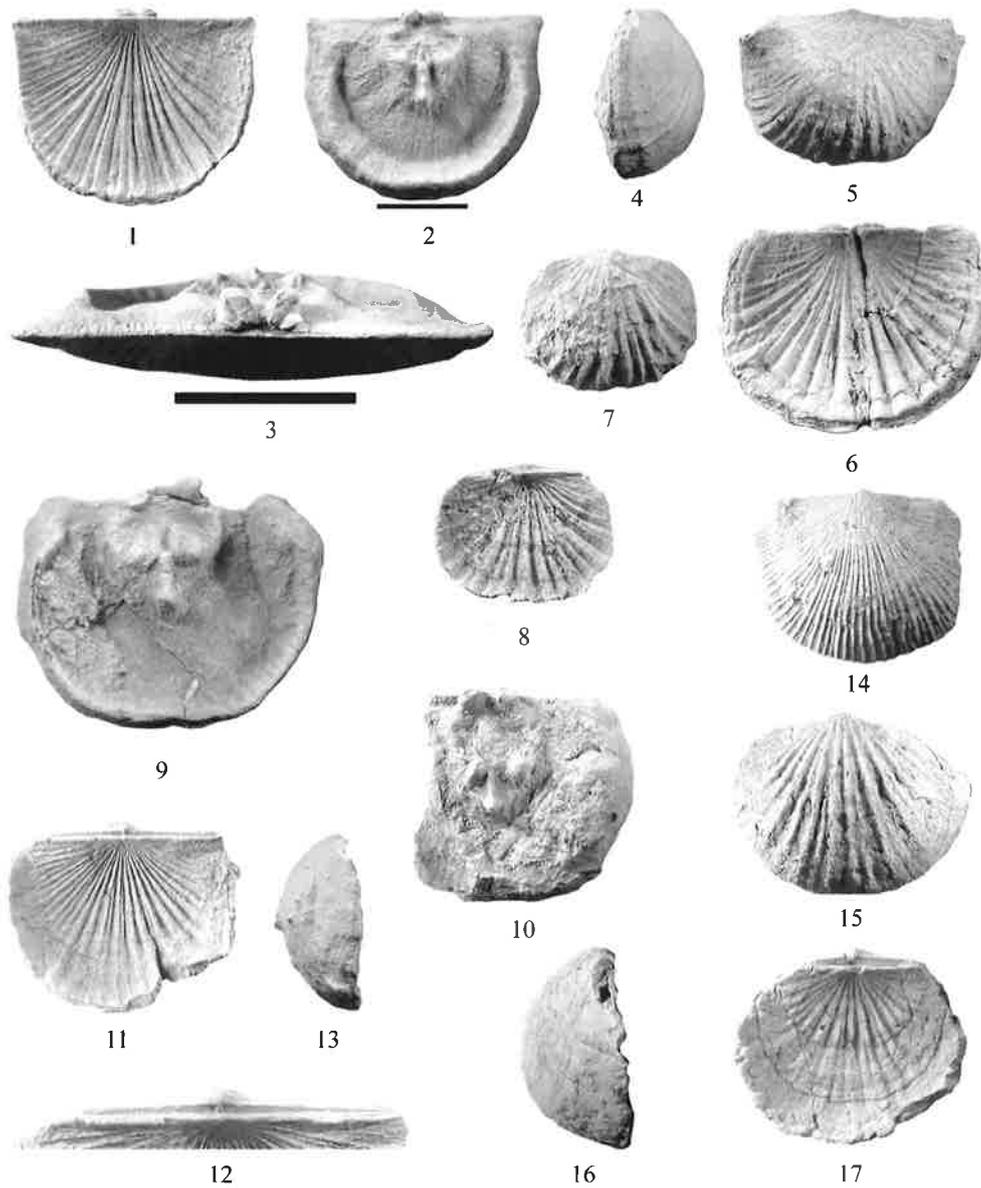


Figura 6. *Beethovenia beethoveni* n. g. n. sp. 1-3: Holotipo DPO 942. Valva dorsal en vistas dorsal, ventral y posterior; obsérvese el gran desarrollo de la plataforma y reborde periférico dorsales y las cortas crestas internas (*inner socket ridges*) fundidas a la parte posterior de los lóbulos de la apófisis cardinal. Les Areñes, (Bonielles, Llanera, Asturias), base de la Fm. Moniello, Emsiense superior. 4-5: Paratipo DPO 950, concha con la valva dorsal embebida en roca, vistas lateral (donde se aprecia la fuerte convexidad de la valva ventral) y ventral. Idem. 6: Paratipo DPO 946, valva dorsal, en vista dorsal mostrando ornamentación esencialmente plicostrofeodontoide. Idem. 7-8: DPO 46273, concha bivalva, con los bordes y regiones posterolaterales rotos, en vistas ventral y dorsal, con ornamentación mixta plicostrofeodontoide-fascistrofeodontoide grosera. SE del pueblo de Santa Lucía (León), Fm. Santa Lucía, parte baja del Miembro III, Emsiense superior. 9: Paratipo DPO 943, valva dorsal con la región cardinal dañada, con la apófisis cardinal rota, mostrando el fuerte desarrollo de la plataforma y reborde periférico dorsales. Localidad y estrato típicos. 10: Paratipo DPO 947, valva dorsal bastante embebida en roca, en vista ventral, mostrando el fuerte desarrollo de la plataforma dorsal. Idem. 11-13: Paratipo DPO 46242, concha algo dañada en vistas dorsal (mostrando ornamentación mixta fascistrofeodontoide-finamente plicostrofeodontoide), ampliación de la vista anterior (mostrando seudodeltidio completo, plegado en su parte media) y lateral (mostrando la fuerte convexidad de la valva ventral). Idem. 14: DPO 46246, vista ventral de un ejemplar con ornamentación muy fina, casi multicostulada. Localidad y estrato típico. 15-17: DPO 46248, concha bivalva, con las regiones posterolaterales rotas, en vistas ventral, lateral (mostrando la fuerte convexidad de la valva ventral y geniculación anterior) y dorsal. Carretera Nacional N-634, cerca de Cornellana (Salas, Asturias), Fm. Moniello, Emsiense superior. Barras de escala: 1 cm. La barra mayor corresponde exclusivamente a las figs. 3 y 12.

Interior de la valva ventral desconocido. Interior de la valva dorsal con apófisis cardinal bilobulada, bien desarrollada, de lóbulos alargados y divergentes, que sobresalen muy poco del borde cardinal, separados por una ancha y somera depresión y mióforos dirigidos posterior a posterodorsalmente. Cavidades glenoideas residuales, de fondo denticulado. Crestas internas (*inner socket ridges*) cortas, ampliamente divergentes, unidas por puentes callotestarios a las caras internas de los lóbulos de la apófisis cardinal y casi paralelas a ellos (Fig. 6.3). Campo muscular más ancho que largo, implantado en la región posterior

de una plataforma dorsal triangular y elevada, que se extiende hasta la mitad o algo más de la longitud del disco, limitada por rebordes altos y redondeados (Figs. 6.2, 9-10); huellas del par anteromedio de aductores pequeñas, estrechas, longitudinalmente ovaladas, situadas en un plano superior a las del otro par y separadas por una depresión casi tan ancha como ellas (Fig. 6.9); huellas del par posterolateral dendríticas, reniformes, mayores que las otras; los aductores de cada lado están separados por crestas transmusculares diagonales, cuya altura y grosor crecen hacia delante hasta desembocar en macizos piramidales en el borde de la plataforma. De la base de la apófisis cardinal suele arrancar un septo medio bajo, de techo redondeado, oculto, a veces, bajo material callotestario, que se bifurca en dos cortas ramas entre las huellas del par medio de aductores, las cuales se reúnen de nuevo en un solo elemento hacia delante, y va ganando altura hasta terminar en el vértice de la plataforma en una quilla cortante, tras separar sendas áreas deprimidas, densamente granuladas, en cuyos márgenes parecen existir, a veces, vestigios de septos laterales convexos, muy pequeños. La plataforma nototirial forma un grueso macizo conchífero a ambos lados de la apófisis cardinal, en la región posterior de la valva y se une lateralmente a un reborde subperiférico ancho, alto y anguloso que contornea el disco, cuyo talud interno forma un ángulo cercano a 90° con el fondo de la valva mientras que el externo es algo menos (Figs. 6.2-3). El fondo de la valva entre el reborde periférico y la plataforma muscular no refleja la ornamentación externa o lo hace muy poco, y está cubierto de gránulos finos, irregularmente distribuidos, con huellas poco claras de un angioglifo lemniscado.

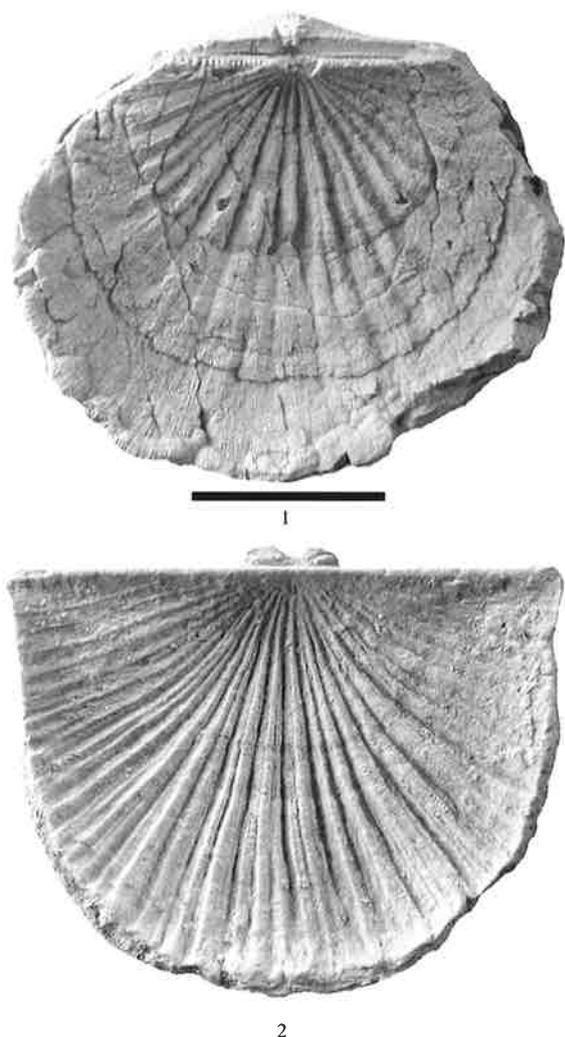


Figura 7. *Beethovenia beethoveni* n. g. n. sp. 1: Detalle de la ornamentación de la valva dorsal del ejemplar DPO 46248. Carretera N-634, cerca de Cornellana (Salas, Asturias), Fm. Aguión, Emsiense superior. 2. Detalle de la ornamentación de la valva dorsal del Holotipo DPO 942. Localidad y estrato típicos. Barra de escala: 1 cm.

Discusión: La especie fue denominada en el texto impublicado de la tesis del autor (García-Alcalde, 1968), *Plicostropheodonta gilva* n. sp., el cual es, evidentemente, un *nomen nudum*, que no se ha estimado conveniente mantener aquí. *Beethovenia beethoveni* n. sp., difiere de *Dictyostrophia cooperi* Caster, 1939, en la mayor variabilidad de la ornamentación radial, normalmente fascistropheodontoide, con reticulación casi imperceptible de *flae* concéntricas y en el fuerte desarrollo de la plataforma y reborde subperiférico dorsales. De todas las especies de *Plicostropheodonta* s. str. difiere en la ornamentación, menor tamaño y aspecto productoide, con genicula-

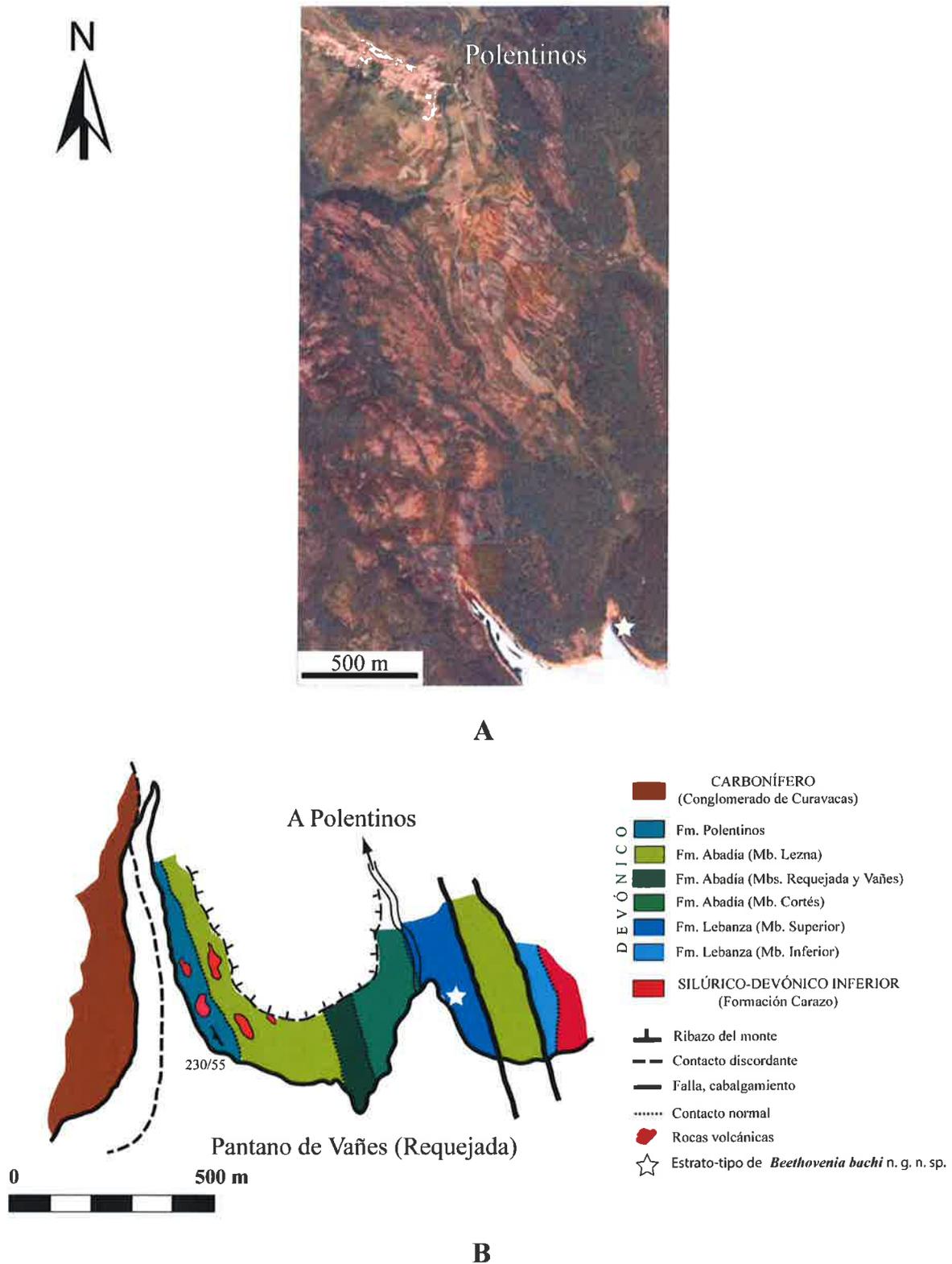


Figura 8. Localidad típica de *Beethovenia bachi* n. g. n. sp. (estrella blanca), en la ribera septentrional del pantano de Vañes (o Requejada), Polentinos, Palencia, en el miembro superior de la Fm. Lebanza, Praguiense inferior. A: Vista aérea. B: Interpretación geológica del autor.

ción muy fuerte. Las diferencias con *B. bachi* n. sp. y *B. brahmsi* n. sp., se expresan más abajo.

Beethovenia bachi n. sp.
Figs. 1-2, 4, 8-11

.1965 *Stropheodonta purchisoni* (d'Archiac y de Verneuil, 1842); Binnekamp, p. 48, Fig. 27.
pars v. 1972 *P. purchisoni*; García-Alcalde (en Arbizu), Fig. 3.

v. 1990 *Plicostropheodonta* n. sp. A; García-Alcalde et al., p. 183, Fig. 2.
v. 1992 *Plicostropheodonta* n. sp. A; García-Alcalde, p. 70

Derivatio nominis: Dedicada al excelso compositor alemán Johann Sebastian Bach por su magisterio contrapuntista que tanta belleza musical ha creado.

Material: Noventa y dos ejemplares en variable estado de conservación. Holotipo DPO 31443 (Figs.

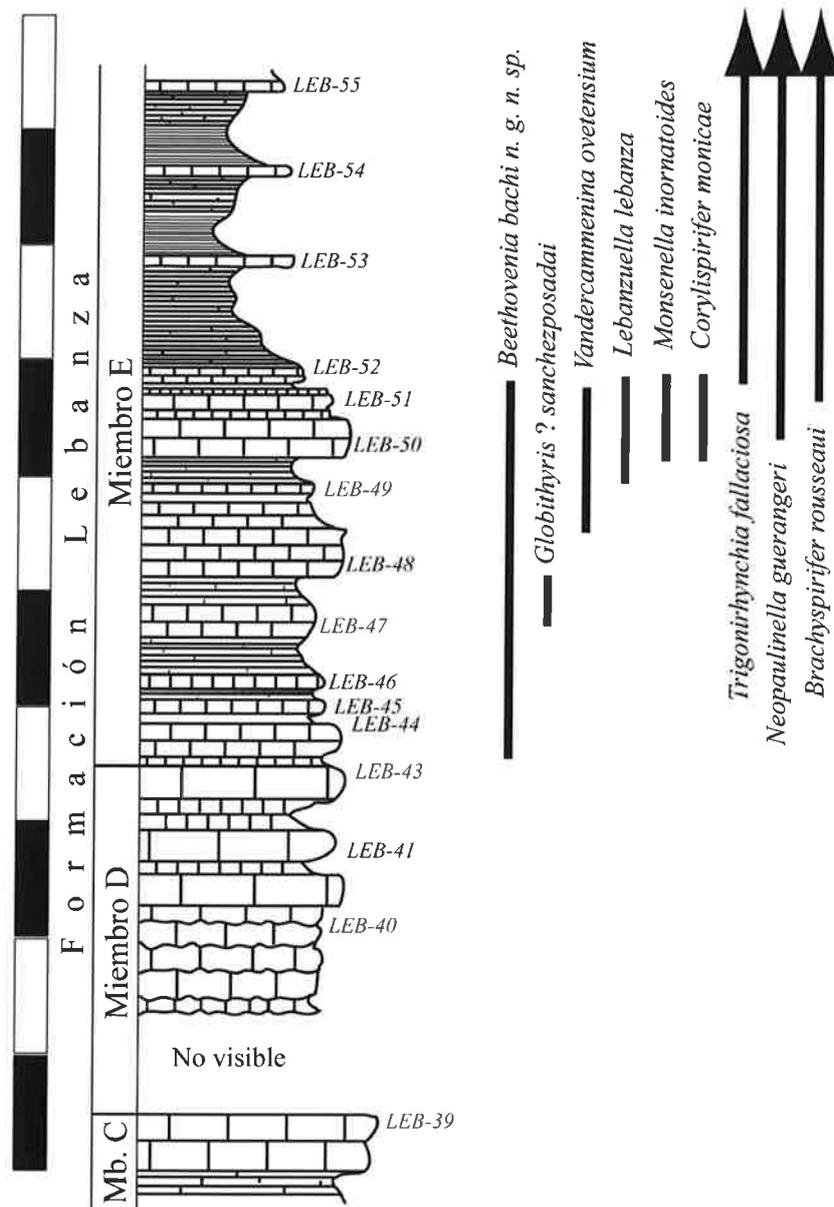


Figura 9. Distribución de *Beethovenia bachi* n. g. n. sp. y de varias especies de interés estratigráfico en la sucesión Praguense de "Las Cabañinas", al OSO del pueblo de Lebanza (La Pernía, Palencia).

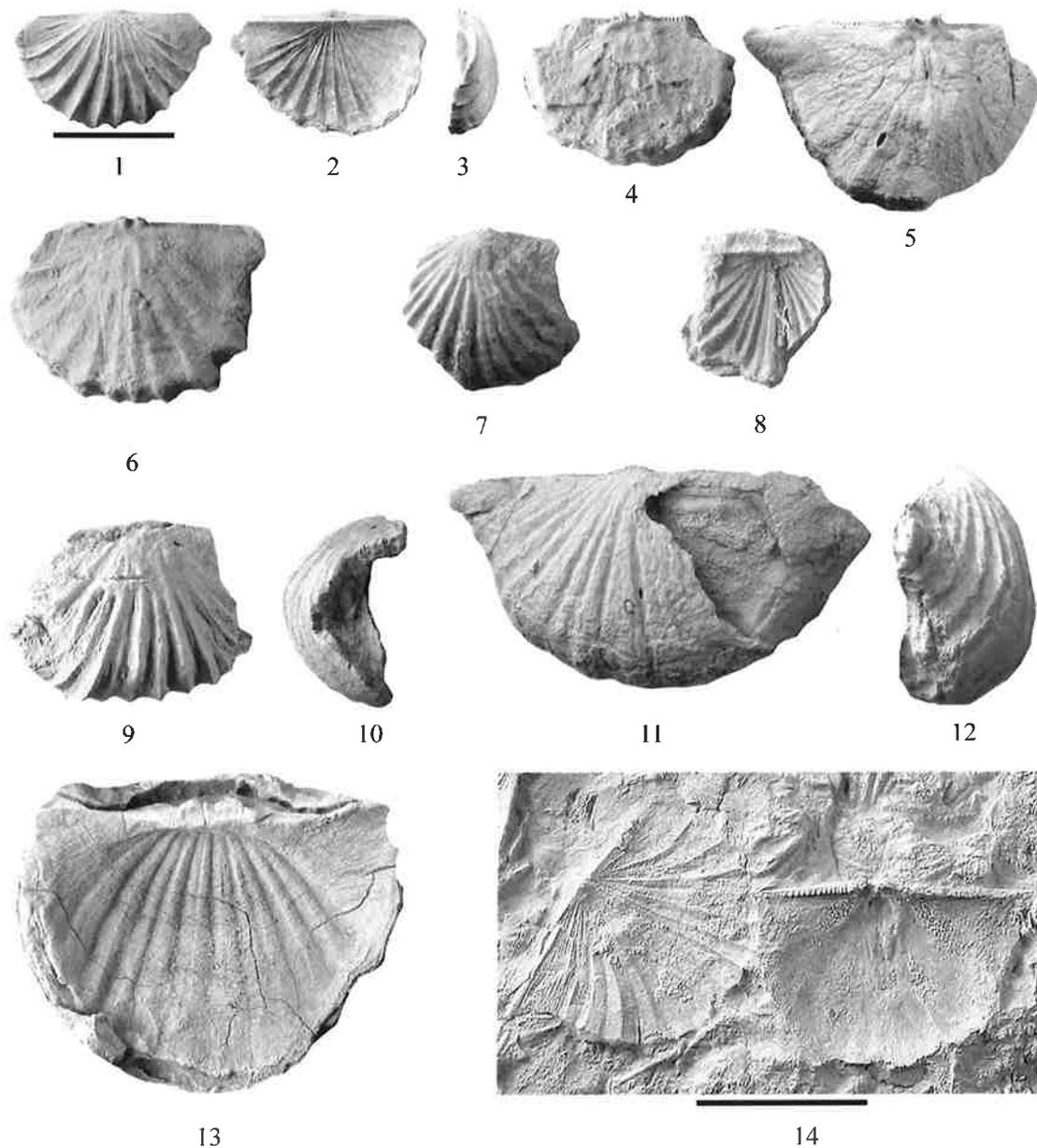


Figura 10. *Beethovenia bachi* n. g. n. sp. 1-3: Holotipo DPO 31443, concha completa con los bordes rotos, en vistas ventral, dorsal y lateral, mostrando ornamentación plicostrofeodontoide. N del pantano de Vañes (Cervera de Pisuerga, Palencia), Fm. Lebanza, Praguense. 4: Paratipo DPO 31445, interior dorsal algo dañado, mostrando el escaso desarrollo de la plataforma y reborde periférico dorsales. Idem. 5: DPO 31463, Interior de una valva dorsal, mostrando el escaso desarrollo de la plataforma dorsal y nulo del reborde periférico y reflejo de la ornamentación plegada externa en el interior de la valva. Punta Segareo, Bañugues (Asturias), Fm. Nieva, Praguense. 6: Paratipo DPO 31444, idem., localidad y estrato típicos. 7-8: DPO 46335, vistas ventral y dorsal de una concha bastante rota, mostrando pseudodeltidio plegado en la interárea ventral y ornamentación esencialmente plicostrofeodontoide. Entre las puntas de Segareo y Sabugo, N de Bañugues (Asturias), Fm. Nieva, Praguense. 9-10: Paratipo DPO 31446, vistas ventral y lateral, de un ejemplar con las aurículas rotas, mostrando el perfil fuertemente convexo de la valva ventral y la ornamentación plicostrofeodontoide; localidad y estrato típicos. 11-12: DPO 46326, concha bivalva algo dañada, en vistas ventral y lateral, mostrando el perfil fuertemente convexo de la valva ventral y la ornamentación fascistrofeodontoide grosera. Oeste de la Punta de Segareo, N de Bañugues (Asturias), Fm. Nieva, Praguense. 13: DPO 46327, vista dorsal de un ejemplar embebido en roca por la valva ventral, mostrando la tendencia de la ornamentación plicostrofeodontoide a debilitarse y desaparecer anteriormente. Misma procedencia anterior. 14: Paratipos DPO 31447-I (interior de valva ventral) y 31447-II (vista dorsal de una concha embebida en roca por la valva ventral, con ornamentación plicostrofeodontoide). Localidad y estrato típicos. Barras de escala: 1 cm. La escala mayor corresponde exclusivamente a la fig. 14.

10.1-3) y once paratipos, DPO 31444-31446, 31447 I-X y 46287, del estrato y localidad tipo (Figs. 10.4-6, 9, 14) Otros cuarenta y siete ejemplares de diferentes localidades del área tipo, al N de Palencia. DPO 46289, 46296-46298, 46300-46304, 46307-46325, del corte tipo de la Fm. Lebanza, corte de "Las Cabañinas", al O del pueblo de Lebanza, mitad inferior del Miembro E (Biozona de *Praelatericriodus simulator*, García-López *et al.*, 2002), entre los niveles M-LEB-43 a 51 (Fig. 9), Praguense inferior. DPO 46286, 46290-46295 y 46305-46306, de cortes próximos al anterior (F-141, A-107 y Los Payos). DPO 46288 I-X y 46299, del curso alto del río Arauz, en niveles del miembro E de la Fm. Lebanza (Biozona *Praelatericriodus simulator*, García-López *et al.*, 2002), Praguense inferior. Otros veinticuatro ejemplares de localidades asturianas, principalmente costeras. DPO 838-840, 31463, 46326-46342 (Figs. 10.7-8, 11-13) del NO de la ensenada de Bañugues, Gozón, entre las puntas de Sabugo y Segareo, parte alta de la Fm. Nieva, Praguense Inferior, Biozonas de *Caudicriodus angustoides castilianus* superior a *Praelatericriodus simulator* (García-López y Sanz-López, 2002, García-López *et al.*, 2002). DPO 46343-46344, de la carretera de San Juan de Nie-

va, cerca de la playa del Arañón, yacimiento A-84, Fm. Nieva, parte superior, Praguense inferior. DPO 46345-46346 de la carretera al aeropuerto de Asturias, Fm. Nieva, Praguense inferior. Nueve ejemplares de la provincia de León, DPO 882-884 y 46347-46351 (Figs. 11.1-4), moldes externos e internos en buen estado, del N de Adrados (Boñar, León), Grupo La Vid, dolomías de la Fm. Felmín, Praguense inferior.

Localidad y estratotipo: Orilla septentrional del pantano de Vañes (Requejada), Cervera de Pisuerga, Palencia, al final de la pista que sale del cementerio del pueblo de Polentinos hacia el Sur (antiguo camino de Polentinos a Villanueva de Vañes). Ribera oriental de un pequeño entrante costero, entre los lugares de Albacedo y Escabadilla, coordenadas SIGPAC 42°55'1.79", 4°30'51.78". Fm. Lebanza, Miembro E, nivel α -107, Praguense inferior (Fig. 8).

Diagnosis: *Beethovenia* de tamaño pequeño para el género, con aurículas bien desarrolladas, ornamentación radial básicamente plicostrofeodontoide, con 12-15 pliegues por término medio (hasta un máximo de 20-22), con ocasionales intercalaciones

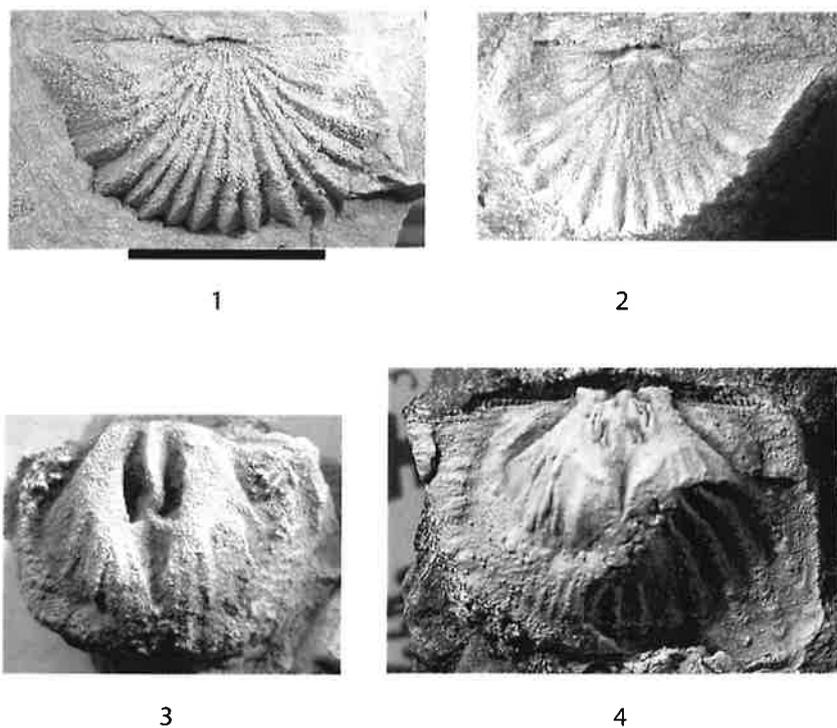


Figura 11. *Beethovenia bachii* n. sp. del N de Adrados (León), Grupo La Vid, parte baja de la Fm. Felmín, Praguense inferior, yacimiento C-181. 1-2: Moldes externo e interno dorsales de un mismo individuo DPO 882 (B y A). Obsérvese la tendencia a la fasciostación, el desarrollo de las aurículas y la débil plataforma dorsal. 3: Molde interno ventral del ejemplar DPO 46347, con huellas aductororas ocupando una posición muy alta respecto a las diductororas; obsérvese la traza del reborde subperiférico. 4: Molde interno ventral del ejemplar DPO 46348B, mostrando las características huellas foliáceas de los aductores y flabeliformes de los diductores, así como el desarrollo de los rebordes posterolaterales del campo muscular; obsérvese la traza del reborde subperiférico. Barra de escala: 1 cm.

y bifurcaciones. Campo muscular ventral más o menos excavado en el fondo de la valva, mal definido anteriormente, con o sin rebordes posterolaterales. Interior dorsal reflejando la ornamentación externa, con plataforma dorsal y reborde subperiférico poco desarrollados.

Descripción: Concha estrófica de pequeño tamaño (promedio Lv: 15,4 mm, para ocho medidas; Lv-v-máx: 30 mm), de contorno semielíptico, con aurículas bastante desarrolladas de puntas redondeadas, mucho más ancha que larga (promedio a/Lv: 1,56, para siete medidas) (Fig. 4) con máxima anchura en la charnela, fuertemente cóncavoconvexa, geniculada, con la cola ventral mucho más desarrollada que la dorsal y casi tan larga como el disco. En perfil lateral, la región umbonal ventral es suavemente convexa, con gancho pequeño, disco muy convexo uniéndose a la cola mediante una acusada flexión (Figs. 10.10, 12). En sección transversal, la concha es regularmente convexa, salvo en la región de las aurículas donde se aplana considerablemente. Cavidad visceral reducida (g: 1,7 a 4,9 mm, promedio g/Lv: 0,23, para cinco medidas) (Fig. 4). Interáreas bajas, casi completamente denticuladas, la ventral ortoclina a anaclina, algo cóncava, con pseudodeltidio completo, plegado en su parte media (Fig. 10.8), y la dorsal linear, cataclina a hiperclina, con quilidio convexo. Ornamentación plicostrofeodontóide, con valvas cubiertas de pliegues radiales (12 a 15 por término medio, a veces más, hasta 20-22) fuertes y subangulosos, con espacios similares, rectos en la parte media y algo arqueados posterolateralmente, con ocasionales intercalaciones y bifurcaciones; la ornamentación plegada se superpone a un entramado desigualmente parvicostulado de cóstulas más finas (5-8 por flanco de pliegue), de las cuales, las más fuertes ocupan el techo de los pliegues; los pliegues se atenúan y tienden a desaparecer hacia las aurículas y, muy rara vez, también hacia los márgenes de la concha (Figs. 10.1-2, 13, 11.1), quedando la ornamentación radial reducida a cóstulas finas, desiguales y redondeadas, separadas por espacios intercostulares similares; los elementos radiales están cortados por líneas de crecimiento débiles y distantes, entre las que existen numerosas *filae* concéntricas, muy delicadas, casi imperceptibles, formando con los elementos radiales un reticulado poco evidente (Fig. 10.14).

Interior de la valva ventral con proceso ventral bien formado, cuya base se prolonga en finas ramas curvas que limitan posteriormente el campo muscular de los aductores. Campo muscular subtriangular, de tamaño medio a grande, ocupando la mitad o más de la superficie interna de la valva hasta casi tocar el reborde subperiférico, débil a fuertemente excavado en el fondo, pero con límites anteriores mal definidos; rebordes marginales posterolaterales rectos, estrechos y redondeados, o sin ellos (Figs. 10.14, 11.3-4). Huellas de los aductores situadas en un plano superior a las de los diductores (Fig. 11.3), separadas por una hendidura estrecha y profunda, relativamente pequeñas, longitudinalmente ovaladas, divididas en haces de acción rápida y lenta (*quick and catch*), los primeros situados proximalmente, muy ornamentados y algo más extensos que los segundos, que son lisos (Fig. 11.4). Huellas de los diductores subtriangulares, groseramente flabeladas, limitando posterolateralmente a las de los aductores y separadas anteromedianamente por una elevación más o menos desarrollada que parte del margen distal de los aductores y tiende a bifurcarse en sendas ramas (Fig. 10.14), unidas en los ejemplares gerónticos (Figs. 11.3-4); regiones posterolaterales al campo muscular cubiertas de gránulos gruesos, densamente agrupados (Fig. 10.14), representando probablemente el gonoglifo; angioglifo mal definido en los ejemplares disponibles; reborde subperiférico, débil y redondeado, sólo evidente en los ejemplares gerónticos (Figs. 11.3-4).

Interior de la valva dorsal con apófisis cardinal bilobulada, bien desarrollada, con lóbulos pequeños, unidos por sus bases y separados por una ancha depresión en forma de U, sobresaliendo muy poco del borde cardinal (Figs. 10.4-6), con mióforos dirigidos posterior a posterodorsalmente; cavidades glenoideas residuales, de fondo denticulado; crestas internas (*inner socket ridges*) cortas, ampliamente divergentes, unidas por puentes callotestarios a las caras internas de los lóbulos de la apófisis cardinal. Plataforma dorsal baja a prácticamente inexistente; interior de la valva reflejando, con claridad, la ornamentación externa (Figs. 10.4-6, 11.2); campo muscular más ancho que largo, implantado en la región posterior de la valva, limitado lateralmente por rebordes redondeados; huellas del par anteromedio de aductores pequeñas, estrechas, longitudinalmente

ovaladas, situadas en un plano débilmente superior a las otras y separadas por una depresión casi tan ancha como ellas mismas, huellas del par posterolateral reniformes, mayores que las otras; los aductores de cada lado están separados por finas crestas transmusculares diagonales; campo muscular bisectado por un septo medio, que arranca de la base de la apófisis cardinal, muy poco desarrollado, estrecho, bajo y redondeado, que alcanza 1/3 a 1/2 de la longitud de la valva; reborde subperiférico muy bajo y redondeado (Figs. 10.4-6). Angioglifo y gonoglifo, inconspicuos.

Discusión: La especie descrita fue confundida con *Plicostropheodonta purchisoni*, por Binnekamp (1965) e introducida provisionalmente en dicho género por García-Alcalde (*en Arbizu*, 1972). Pero difiere de *Plicostropheodonta*, como ya se indicó, en el pequeño tamaño, acusada convexidad y geniculación y mucho menor desarrollo de las estructuras dorsales: crestas internas, plataforma dorsal y reborde subperiférico. De *B. acutiplicata*, se separa en el menor tamaño, concha más transversa y mayor desarrollo de las aurículas. De *Beethovenia beethoveni* se aleja en el menor tamaño, contorno mucho más transverso, ornamentación casi plicostrofeodontoide pura y estructuras internas dorsales más débiles.

Beethovenia brahmsi n. sp.

Figs. 1-2, 4, 12-13

- v. 1976 *Plicostropheodonta* sp.; García-Alcalde (*en Soto y García-Alcalde*), Tabla I.
- v. 1996 *Plicostropheodonta* cf. *diffusa*; García-Alcalde, Fig. 2.
- v. 2001a *Plicostropheodonta* ? *steiningeri*; García-Alcalde, Fig. 2.
- v. 2001a *Plicostropheodonta acutiplicata*; García-Alcalde, Fig. 2.

Derivatio nominis: Dedicada al eximio compositor alemán Johannes Brahms por su inconfundible romanticismo en una época de cambios sinfónicos drásticos.

Material: Treinta y siete ejemplares en variable estado de conservación. Holotipo DPO 820 (Figs. 13.1-3) y siete paratipos, DPO 821-822, 46251-46253,

46255-46256 (Figs. 13.6-11, 21), procedentes de la localidad y estrato típicos. Otros siete ejemplares de la localidad y estrato típicos, en mal estado de conservación, DPO 46254 (Figs. 13.12-13, 46257-46262). Once ejemplares, DPO 823-825, 46263-46269 (Fig. 13.14), 46482 de la localidad típica, de otros niveles de la Fm. Moniello, Biozona de *P. costatus patulus* (García-López *et al.*, 2002), Emsiense superior terminal. Cinco ejemplares silicificados, de otras localidades asturianas próximas o en la misma costa, de la parte media de la Fm. Moniello, Biozona de *Polygnathus costatus patulus* (García-López *et al.*, 2002), Emsiense superior terminal. DPO 46247 (Figs. 13.17-18), de la Punta del Pical, N de la Fábrica de Arnao (Castrillón, Asturias). DPO 46249-46250 (Figs. 13.19-20), de Piedras Blancas (Castrillón, Asturias). DPO 46284-46285 del mirador de Salinas, al O de la playa del Espartal, Castrillón (Asturias). Seis ejemplares de diferentes localidades leonesas, de la mitad superior de la Fm. Santa Lucía, Biozona de *Polygnathus costatus patulus* (García-López y Sanz-López, 2002), Emsiense superior terminal. DPO 830-831, de Correcillas. DPO 871-873, de La Cueta. DPO 46270 (Figs. 13.15-16), de Coladilla.

Localidad y estratotipo: Corte en el flanco occidental de la ensenada de Moniello (Luanco, Gozón, Asturias) (Fig. 12), coordenadas SIGPAC



Figura 12. Localidad típica de *Beethovenia brahmsi* n. sp. en el borde occidental de la ensenada de Moniello (Luanco, Gozón, Asturias), Fm. Moniello, miembro superior, nivel M 939/940 (estrella blanca), intervalo faunístico 16, Emsiense superior. (Foto del autor).

43°37'56.37", 5°47'37.66", Fm. Moniello, tercio basal del Miembro superior, nivel M 939/940 (Méndez-Bedia, 1976) (Fig. 12), Biozona de *Polygnathus costatus patulus* (ver García-López y Sanz-López, 2002), Emsiense superior terminal. Intervalo faunístico 16 (Biozona de *Teichostrophia (Gozoniella) tricornuta*).

Diagnosis: *Beethovenia* con aurículas muy extendidas lateralmente, fuertemente geniculada, ornamentación plicostrofeodontoide casi pura (14 a 18 pliegues agudos, pero a veces muchos más, hasta 28-30, con 8 a 11 cóstulas desiguales por flanco), con bifurcaciones e intercalaciones cerca de los ápices de las valvas. Líneas de crecimiento relativamente distantes y *filae* muy finas, produciendo con los elementos radiales una reticulación inconspicua. Campo muscular ventral pequeño y poco impreso, sin rebordes laterales, mal definido anteriormente. Valva dorsal reflejando la ornamentación externa, con reborde subperiférico y plataforma dorsal moderadamente desarrollados.

Descripción: Concha estrófica de tamaño pequeño (promedio Lv: 18,2 mm, para diez medidas; Lv_{vmáx}: 37 mm), de contorno semielíptico, muy transversa (promedio a/Lv: 1,53, para diez medidas) (Fig. 4), máxima anchura en la charnela y aurículas generalmente extensas, de puntas redondeadas, fuertemente cóncavoconvexa y geniculada, con la cola ventral mucho más desarrollada que la dorsal, tan larga o más que el disco. En perfil lateral, la región umbonal ventral es suavemente convexa, con gancho pequeño, disco muy convexo uniéndose a la cola mediante una acusada flexión (Figs. 13.3, 8, 10, 12, 19). En sección transversal, la concha es regularmente convexa, salvo en la región de las aurículas donde se aplana mucho. Cavidad visceral relativamente amplia (g: 4 a 7,5 mm, promedio g/Lv: 0,28, para seis medidas) (Fig. 4). Interáreas muy bajas, casi completamente denticuladas, la ventral ortoclina a anaclina, algo cóncava, con pseudodeltidio completo, plegado en su parte media y la dorsal lineal, cataclina a hiperclina, con quilidio convexo. Ornamentación plicostrofeodontoide a plicostrofeodontoide mixta, con pliegues radiales (14 a 18 por término medio, pero hasta 28 o más) relativamente estrechos, fuertes y subangulosos, con interespacios de anchura similar, rectos

en la parte media y algo arqueados posterolateralmente, con bifurcaciones e intercalaciones que se producen, sobre todo, cerca de la región umbonal (Figs. 13.2, 9), con elementos secundarios que ganan rápidamente altura y grosor hasta hacerse tan importantes como los primarios en el frente; la ornamentación plegada se superpone a un entramado desigualmente parvicostulado a fascicostulado de cóstulas más finas (8-11 cóstulas por flanco de pliegue, en la parte anteromedial de la concha), de las cuales, las más fuertes ocupan el techo de los pliegues (Fig. 13.2); los pliegues se atenúan y tienden a desaparecer hacia las aurículas y, muy rara vez, también hacia los márgenes de la concha (Figs. 13.2, 6, 11, 16), quedando la ornamentación radial reducida a un conjunto de cóstulas finas, desiguales y redondeadas; los elementos radiales están cortados por líneas de crecimiento fuertes y espaciadas, desarrolladas, sobre todo, en la proximidad de la cola de las valvas y en la propia cola, entre las que existen numerosas *filae* concéntricas, delicadas, formando un reticulado poco evidente (Figs. 13.9, 16).

Interior de la valva ventral conocido en un solo ejemplar juvenil (Fig. 13.18); proceso ventral delicado; campo muscular subtriangular, de extensión relativamente pequeña, poco marcado en el fondo de la valva y mal definido anteriormente, con débiles rebordes posterolaterales, constituidos por acumulaciones de gránulos; huellas de los aductores relativamente pequeñas, longitudinalmente ovaladas, separadas por una hendidura estrecha y profunda, situadas en un plano algo superior a las de los diductores y divididas en haces de acción rápida y lenta (*quick and catch*); huellas de los diductores subtriangulares, flabeliformes, con estriación grosera, limitando posterolateralmente a las de los aductores y separadas anteromedianamente por una elevación ancha, baja y redondeada que parte del margen distal de los aductores y tiende a bifurcarse anteriormente en cortas ramas; regiones posterolaterales al campo muscular cubiertas de gránulos gruesos y numerosos, representando probablemente el gonoglifo; angioglifo mal definido en el ejemplar disponible; reborde subperiférico, relativamente fuerte, ancho y subanguloso.

Interior de la valva dorsal con apófisis cardinal bilobulada, bien desarrollada, con lóbulos unidos por

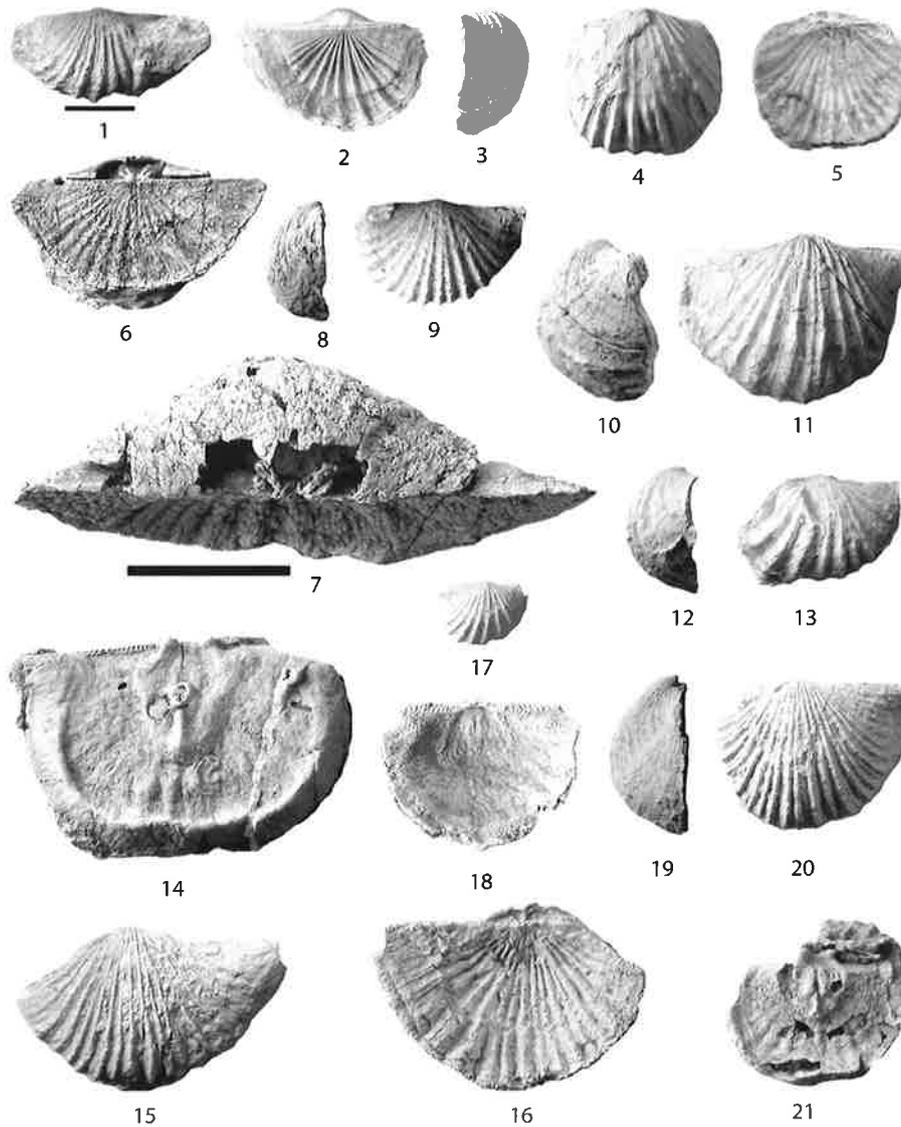


Figura 13. *Beethovenia brahmsi* n. g. n. sp. 1-3: Holotipo DPO 820, concha bivalva casi completa, con una de las aurículas rota, vistas ventral, dorsal y lateral (mostrando la fuerte convexidad de la valva ventral y ornamentación básicamente plicostrofeodontoide); localidad y estrato típicos. 4-5: DPO 858, concha bivalva con las aurículas rotas, vistas ventral y dorsal, mostrando ornamentación básicamente plicostrofeodontoide. El Millar (Pola de Gordón, León), Fm. Santa Lucía, parte alta, Emsiense superior. 6-7: Paratipo DPO 822, concha bivalva, con la región apical ventral rota dejando ver la región cardinal dorsal, vistas dorsal y posterior; localidad y estrato-típicos. 8-9: DPO 46251, concha bivalva, con la dorsal embebida en roca, en vistas lateral (mostrando la fuerte convexidad de la valva ventral) y ventral, ornamentación mixta plicostrofeodontoide-fascistrofeodontoide grosera; localidad y estrato-típicos. 10-11: Paratipo DPO 821, concha bivalva, con la dorsal embebida en roca, en vistas lateral (mostrando la fuerte convexidad de la valva ventral) y dorsal, con ornamentación básicamente plicostrofeodontoide; localidad y estrato-típicos. 12-13: DPO 46254, concha bivalva algo dañada, en vistas lateral (mostrando la fuerte convexidad de la valva ventral) y ventral, ornamentación plicostrofeodontoide; localidad y estrato-típicos. 14: DPO 46265, interior dorsal algo dañado, mostrando el desarrollo de la plataforma y reborde periférico dorsales. 15-16: DPO 46270, concha bivalva silicificada, algo dañada, en vistas ventral y dorsal, ornamentación plicostrofeodontoide; Coladilla (León), Fm. Santa Lucía, Emsiense superior. 17-18: DPO 46247, valva ventral juvenil silicificada, en vistas externa (con ornamentación plicostrofeodontoide) e interna, mostrando el campo muscular. Punta El Pical, N de la Fábrica de Arnao (Asturias), Fm. Moniello, Emsiense superior. 19-20: DPO 46249, concha completa silicificada, algo dañada, en vistas lateral (mostrando la fuerte convexidad de la valva ventral) y ventral, con ornamentación básicamente plicostrofeodontoide fina. Piedras Blancas, Castrillón (Asturias), Fm. Moniello, Emsiense superior. 21: Paratipo DPO 46253, valva dorsal silicificada y algo dañada, en vista interna, mostrando el fuerte desarrollo de la plataforma y del reborde periférico dorsales y el reflejo de la ornamentación plegada externa en el interior de la valva; localidad y estrato-típicos. Barras de escala: 1 cm. La mayor corresponde exclusivamente a la fig. 7.

sus bases que no sobresalen del borde cardinal y mióforos alargados dirigidos posterior a posterodorsalmente (Figs. 13, 7, 14, 21); cavidades glenoideas residuales, de fondo denticulado; crestas internas (*inner socket ridges*) relativamente largas, ampliamente divergentes, unidas por puentes callostarios a las caras internas de los lóbulos de la apófisis cardinal, paralelas y ocultas tras ellos. Plataforma dorsal bien desarrollada, moderadamente alta; interior de la valva reflejando algo la ornamentación externa; campo muscular más ancho que largo, ocupando la parte posterior de la plataforma, limitado lateralmente por rebordes bastante anchos y redondeados; huellas del par anteromedio de aductores, pequeñas, estrechas, longitudinalmente ovaladas, separadas por una depresión casi tan ancha como ellas mismas, implantadas en un plano superior a las de los aductores posterolaterales, que son reniformes, digitadas y mayores que las otras; los aductores de cada lado están separados por finas crestas transmusculares diagonales; campo muscular bisectado por un septo medio, que arranca de la base de la apófisis cardinal, donde es bajo y redondeado, pero que gana altura y se hace fuerte por delante del campo muscular, alcanzando el extremo anterior de la plataforma dorsal hacia 1/3 a 1/2 de la longitud de la valva; el septo separa en la parte anterior de la plataforma sendas áreas elevadas, cubiertas de gránulos, en cuyos márgenes externos existen, a veces, menudas elevaciones convexas, representando posiblemente septos laterales (Figs. 13, 14, 21); reborde subperiférico redondeado, bien desarrollado (Fig. 13, 14, 21). Angioglifos y gonoglifos inconspicuos.

Discusión: La especie descrita fue comparada inicialmente por García-Alcalde (1996, 2001a), con *B. steiningeri* y *B. acutiplicata*, de las que se separa en el contorno muy transversal y aurículas mucho más extensas; de la primera se aleja, además, en el perfil subanguloso de los pliegues, y de la segunda, en la ornamentación más irregular. *B. brahmsi* difiere de *B. beethoveni* en el menor tamaño, contorno mucho más transversal, con aurículas grandes y ornamentación básicamente plicostrofeodontoide, y de *B. bachi*, en el menor tamaño, ornamentación más irregular y estructuras dorsales: crestas internas (*inner socket ridges*), plataforma dorsal y reborde subperiférico, mucho más desarrolladas.

Plicostropheodonta Sokolskaya, 1960

Especie tipo: *Orthis munchisoni* Verneuil y d'Archiac in d'Archiac y Verneuil, 1842, p. 371. Siegeniense del Macizo Esquistoso Renano, Alemania.

Diagnosis: Concha de tamaño grande, con frecuencia moderadamente cóncavoconvexa y geniculada, ornamentación de pliegues gruesos y angulosos, simples o, más frecuentemente, con algunas divisiones e intercalaciones, sobreimpuestos a un sistema parvicostulado a fascicostulado de cóstulas finas; charnela totalmente denticulada, proceso ventral desarrollado; lóbulos de la apófisis cardinal, unidos por sus bases, sobresaliendo algo del margen de la valva, dirigidos posterior a posterodorsalmente; crestas internas (*inner socket ridges*) relativamente largas y fuertes, separadas de los lóbulos de la apófisis cardinal; rebordes laterales de los campos musculares generalmente bien desarrollados, sobre todo en la valva dorsal; plataforma dorsal y reborde subperiférico más o menos fuertes, pero siempre evidentes en los ejemplares adultos.

Discusión: Cocks y Rong (2000) interpretaron *Plicostropheodonta* como subgénero de *Dictyostrophia* Caster, 1939. Aceptando las evidentes similitudes entre ambos, estimamos mejor mantenerlos separados en razón de las diferencias en la ornamentación plegada y en las estructuras internas, mucho más robustas en *Plicostropheodonta*, así como en el diferente dominio paleogeográfico que ocupan ambos taxones.

El hecho de que la especie-tipo de *Plicostropheodonta* se base en un simple molde de valva dorsal, procedente de la Grauvaca de Siegen (Fig. 3.1), unido a la gran variabilidad intraespecífica de la ornamentación, propia de los Strophodontidae, ha provocado que cientos de formas de niveles del Praguense al Eifeliense, de áreas paleogeográficas distintas y muy diversa morfología, hayan recibido el mismo nombre. El resultado es una maraña nomenclatorial prácticamente inextricable, que puede ya detectarse en las extensas listas de sinonimia de los autores clásicos (ver, por ejemplo, Maillieux, 1931: 45-47, 1936: 60, Renaud, 1942: 43-45). Los esfuerzos por romper la inercia de casi dos siglos han sido escasos y el resultado no pasa de un puñado de

nuevas especies segregadas del ámbito “*murchisoni*”, principalmente por Oehlert y Davoust (1879: “*acutiplicata*”), D. & P. Oehlert (1896: “*diffusa*”), Drevermann (1902: “*virgata*” y “*fascigera*”, 1907: “*steiningeri*”), Allan (1947: “*huttoni*”) y García-Alcalde (1992: “*primaeva*”; y, en éste trabajo, el nuevo género *Beethovenia* con las especies “*beethoveni*”, “*bachi*” y “*brahmsi*”). Hans Jahnke, de la Universidad de Göttingen, trabajó en el mismo empeño pero no llegó, a nuestro conocimiento, a publicar los resultados, aunque nos comunicó importantes datos, excelentes dibujos, moldes en escayola y réplicas en látex de los tipos de varias especies alemanas críticas, que nos fueron de gran utilidad, parte de las cuales se representan en la Fig. 3, y que aquí agradecemos públicamente.

Como ya se señaló antes, el género nacería de *Beethovenia*, de alguna forma próxima a *B. acutiplicata*. *Beethovenia* y *Plicostropheodonta*, muestran a lo largo del intervalo Praguense-Emsiense, una evolución en cierto modo paralela, con tendencia, en ambos casos, al crecimiento en tamaño y a trocar un modelo de ornamentación plicostrofeodontoide puro, o casi puro, por otro más irregular, con formación, incluso, de haces en los que, contrariamente a lo que sucede en *Fascistropheodonta* s. str. (Fig. 3.3), los elementos secundarios ganan rápidamente importancia y se hacen tan fuertes como los primarios (Figs. 6.1, 19.11-12, 23.15, 24.9). Asimismo, las paredes de la concha, muy finas en las formas primitivas, con campos musculares poco impresos, plataforma dorsal y reborde subperiférico débiles y ornamentación externa reflejándose con claridad en el interior, tienden a hacerse más gruesas en las evolucionadas, con campos musculares excavados, ornamentación apenas reflejada en el interior y plataforma dorsal y rebordes subperiféricos más desarrollados. En cambio, mientras las especies de *Beethovenia* mantienen a lo largo de su historia la fuerte curvatura de la valva ventral y el acusado desarrollo de la geniculación, las de *Plicostropheodonta* tienden a suavizar bastante la curvatura y a acortar la geniculación. Las especies cantábricas de *Plicostropheodonta* parecen integradas en una única línea evolutiva (Fig. 1), a lo largo de la cual, disminuyó la convexidad de la valva ventral y las aurículas cardinales, muy extendidas lateralmente en las formas primitivas (*P. crassica* n. sp.), tendieron a acortarse (*P. diffusa* s. str.).

Plicostropheodonta crassica n. sp.

Figs. 1-2, 14-17

pars v. 1972 *P. murchisoni*; García-Alcalde (en Arbizu), Fig. 3.

pars v. 1996 *Plicostropheodonta diffusa*; García-Alcalde, Fig. 2.

Derivatio nominis: Alude al gran grosor habitual de las costillas radiales.

Material: Cuarenta y dos ejemplares en variable estado de conservación, generalmente algo rotos y con la valva dorsal embebida en matriz rocosa. Holotipo DPO 45944 (Figs. 16.1-2) y once paratipos, DPO 45945-45955 (Figs. 16.3-8), del estrato y localidad típicos. Otros siete ejemplares, DPO 828-829, 45959-45961, 46483-46484 de la misma procedencia pero en mucho peor estado. Trece ejemplares, DPO 45925-45927, 45930-45934, 46473-46477 (Figs. 17.1-4, 8-1) del corte de la carretera general N-634, Oviedo-La Coruña, entre la Cabruñana y Cornellana (Salas, Asturias), cerca de la desviación al pueblo de Santa Eulalia de las Dórigas, antes de un pequeño entrante a la izquierda de la carretera, bajando, donde hay una pequeña caseta ruinosa de aperos, coordenadas SIGPAC 43°24'21.36", 6°7'53.48", Grupo Rañeces, Fm. La Ladrona, yacimientos C-65 y C-66, Emsiense inferior, parte alta, intervalo faunístico 8. Nueve ejemplares, DPO 45935-45943 de la carretera Grado-Pravia, tramo Santoseso-San Román de Candamo, km. 11,800, Grupo Rañeces, Emsiense inferior. Una valva dorsal, algo rota, DPO 46468, de la vía férrea Oviedo-San Claudio, al Sur del pueblo de San Claudio, N de un meandro del río Llapiles, Grupo Rañeces, parte baja de la unidad 4 de Bulnes (en Bulnes *et al.*, 1999), equivalente a la Fm. La Ladrona, Emsiense inferior.

Localidad y estratotipo: 1,5 km al NE de Caldas de Luna (León), corte en la ladera izquierda del valle del arroyo de Carrió, Grupo La Vid, base de la Fm. La Pedrosa, intervalo M-CAL-3/4, nivel CL-38, Emsiense inferior (parte más alta), intervalo faunístico 8 (Fig. 15). Coordenadas SIGPAC 42°56'27.43", 5°50'41.53".

Diagnosis: Concha transversa, con grandes aurículas, de tamaño medio para el género y ornamentación plicostrofeodontoide, con 14 a 18 pliegues,

principalmente simples pero, ocasionalmente, con algunas divisiones e intercalaciones y, a veces, con un intervalo entre pliegues anómalo, mucho más ancho que los otros, cerca del plano medio de la concha; los pliegues están sobreimpuestos a un sistema de cóstulas desiguales, en número de 10-12 por flanco de pliegue, cortadas por *filae* concéntricas finas y numerosas, formando una delicada reticulación. Paredes de la concha muy delgadas reflejando claramente en el interior la ornamentación

externa. Valva ventral muy convexa y geniculada con campo muscular extenso, pero poco impreso. Reborde subperiférico bajo a inexistente. Valva dorsal suavemente cóncava, con cola muy corta, plataforma muscular bien desarrollada y reborde subperiférico casi inapreciable.

Descripción: Concha estrófica de tamaño medio para el género (promedio Lv: 34,1 mm, para 7 medidas; Lv_{máx}: 41,3 mm), de contorno semielíptico muy

	Lv	Ld	Lvv	a	g	a/Lv	g/Lv
P. crassicosta							
Holotipo DPO 45944	38,7	33,4	58,8	54,8	-	1,42	-
DPO 829	9,3	8,2	-	>11,6	-	>1,25	-
DPO 45930	41,3	32,3	53,4	76,8	8,9	1,89	0,21
DPO 45931	36	30,2	48,7	>65	7	>1,80	0,19
DPO 45932	31,8	27,8	44,6	>56	8,6	>1,76	0,27
DPO 45936	40,2	35,2	53,3	>51,6	-	>1,28	-
DPO 46473	41,2	-	56,7	>52,6	-	>1,28	-
Medias	34,1	27,8	52,6	>52,6	8,2	>1,52	0,22
P. latronensis							
Holotipo DPO 26410	28,2	25	36,2	34,2	6,1	1,21	0,22
Paratipo DPO 26411	38,1	-	53,3	53,2	-	1,40	-
Paratipo DPO 45822	38,7	35,3	53	50,1	-	1,29	-
Paratipo DPO 45823	39,1	-	46,8	48,4	-	1,24	-
Paratipo DPO 45824	40,3	37,4	49,9	45,3	-	1,12	-
Paratipo DPO 45828	36,7	-	53,6	48,2	-	1,31	-
Paratipo DPO 45829	33,3	28,3	52,6	39,2	-	1,18	-
Medias	>36,3	31,5	49,3	45,5	6,1	1,25	0,22
P. diffusa							
Lectotipo	28,8	26,6	>43	40	-	1,39	-
DPO 287	32,7	28,9	41,4	49,5	6,1	1,51	0,19
DPO 299	25,9	-	40,6	33,8	-	1,30	-
DPO 766	12,7	-	18,2	16,7	-	1,31	-
DPO 767	9,9	9,4	11,4	15,8	1,3	1,60	0,13
DPO 768	7,5	7	8	10,6	0,9	1,43	0,12
DPO 802	39,5	-	-	57,6	-	1,46	-
DPO 875	8,6	8,4	10	13,5	1,4	1,57	0,16
DPO 880	8,4	8,1	8,9	11	0,8	1,31	0,10
DPO 6291	10	8,5	11,2	18,6	2,4	1,86	0,24
DPO 6296	12,4	11,4	14,3	18	2,5	1,45	0,20
DPO 45915	58,8	-	70	81,2	-	1,39	-
DPO 45916	49,7	39,2	55,7	60,5	5,3	1,22	0,11
DPO 46470	33,2	26,4	42,4	42,8	4,9	1,29	0,15
DPO 46478	29,7	23,6	41	47,3	7,8	1,59	0,26
DPO 46492	11,5	-	15,3	20,5	-	1,78	-
DPO 46494	14,4	14,2	16	20,8	2,4	1,44	0,17
DPO 46500	10,4	9,7	14	12,2	2,4	1,12	0,22
DPO 46505	7,3	7,4	8,2	12,8	2	1,75	0,27
Medias	21,6	16,3	26,1	30,7	3,1	1,46	0,18

DIMENSIONES Y PARÁMETROS MEDIDOS

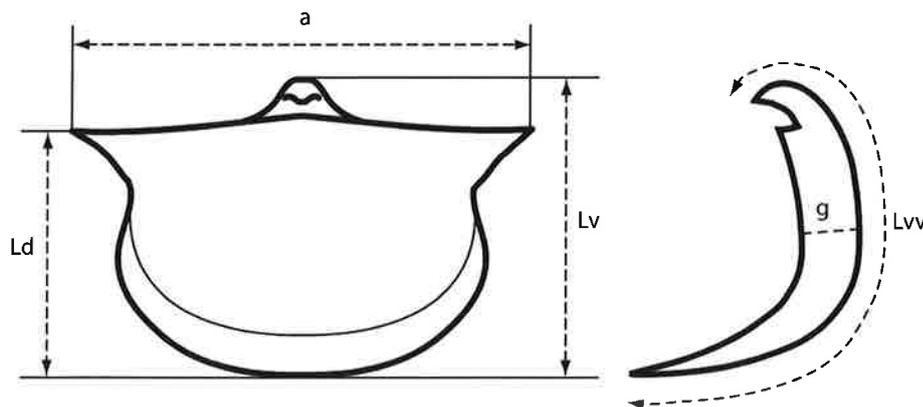


Figura 14. Dimensiones y parámetros medidos en las especies de *Plicostrophodontia*. Lv y Ld: longitud de las valvas ventral y dorsal; Lvv: longitud desarrollada de la valva ventral; a y g: anchura de la concha y grosor de la cavidad visceral.

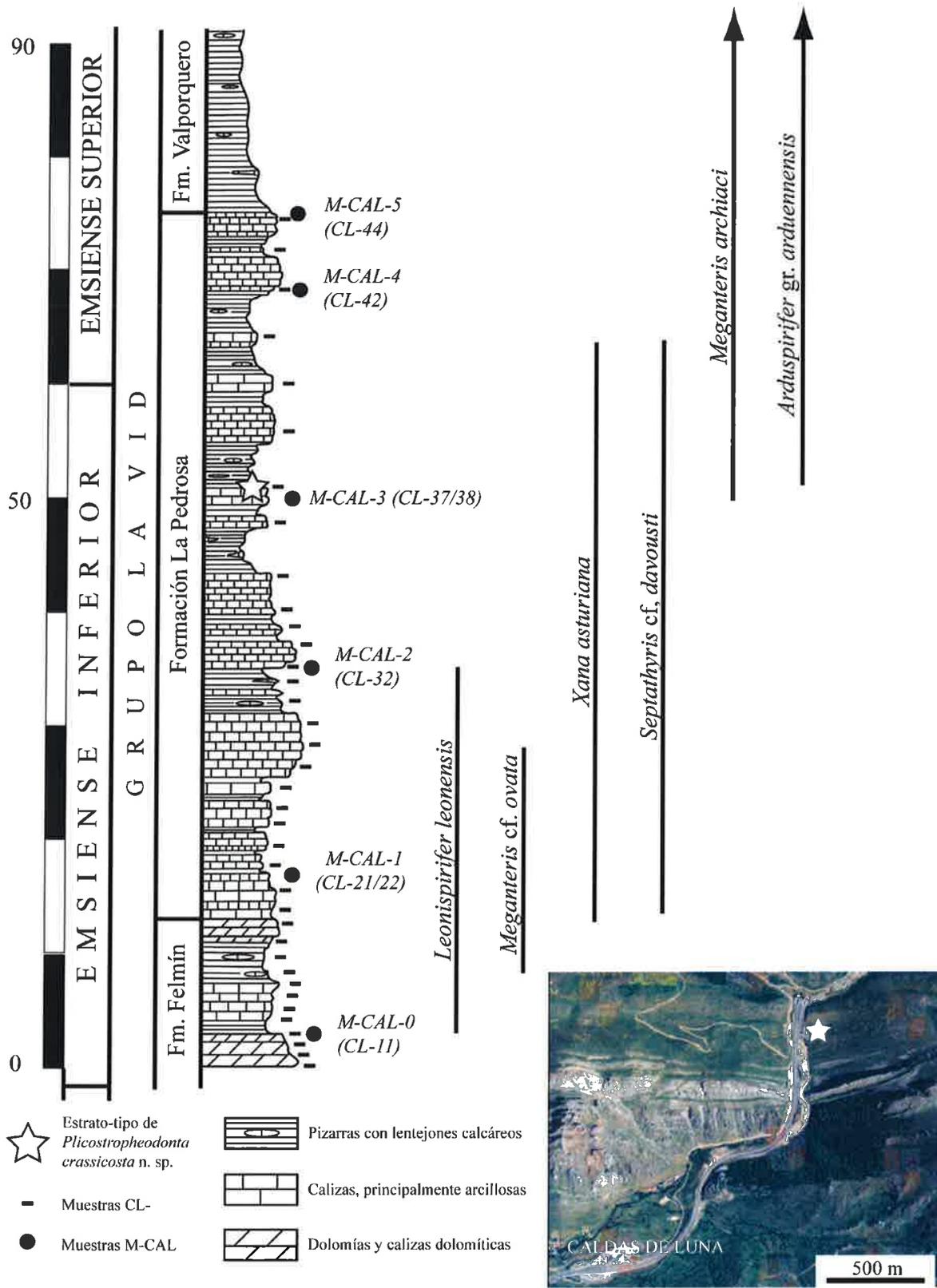


Figura 15. Columna estratigráfica simplificada y vista aérea (orientada al N) del estrato-tipo (estrella blanca) de *Plicostropheodonta crassica* n. sp., al NE de Caldas de Luna (León), con la distribución vertical de algunas importantes especies de braquiópodos del corte. Escala gráfica en metros.

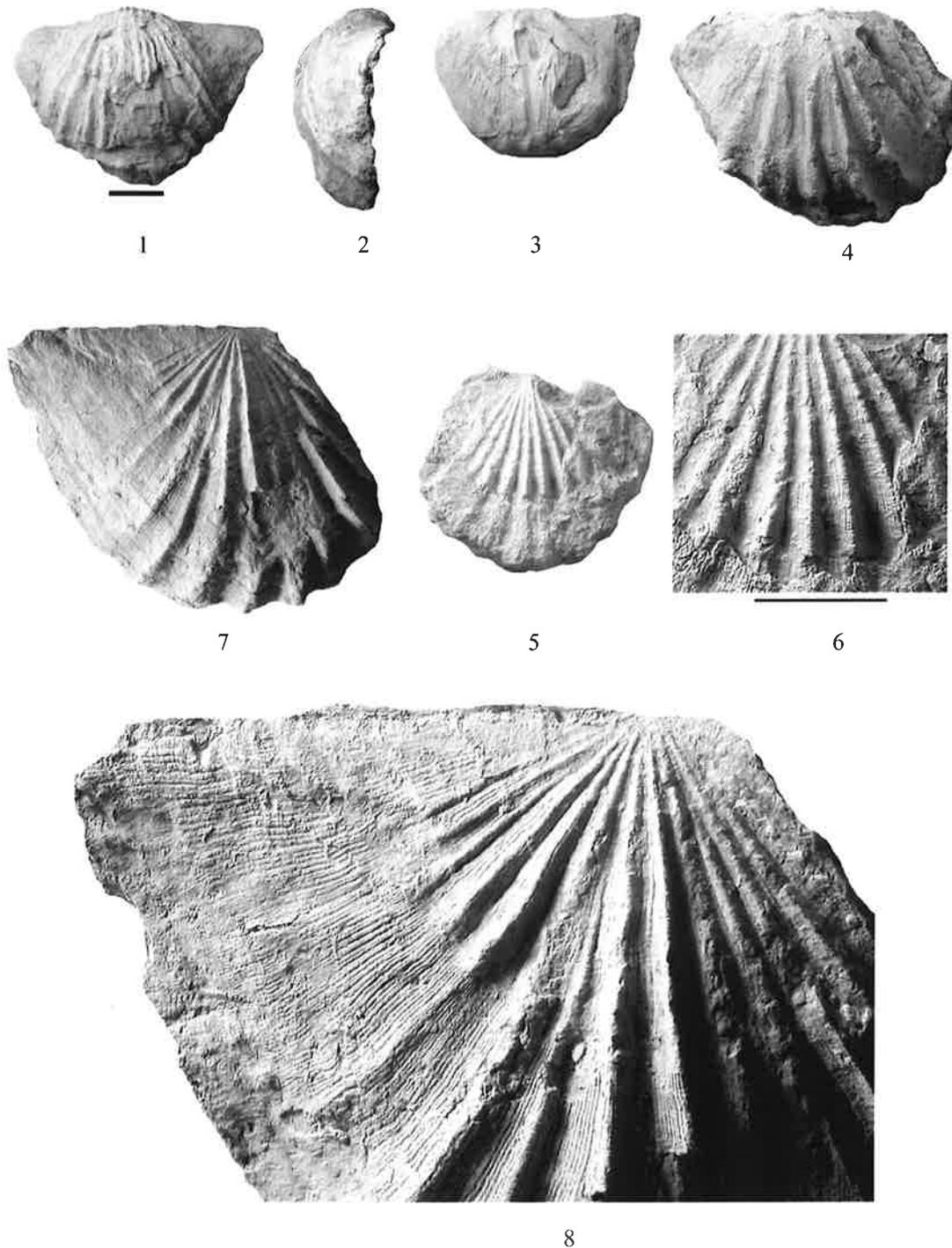


Figura 16. *Plicostropheodonta crassicosta* n. sp. 1-2: Holotipo DPO 45944, vistas ventral y lateral de un ejemplar con la valva dorsal embebida en roca. Obsérvese el desarrollo de las aurículas y la ornamentación básicamente plicostrofeodontoide. Localidad y estrato-tipo, Emsiense inferior. 3: Paratipo DPO 45945. Molde interno ventral algo dañado mostrando el campo muscular muy extenso, pero poco impreso. Idem. 4: Paratipo DPO 45947. Molde interno ventral mostrando el campo muscular extenso pero poco impreso y el reflejo de la ornamentación plegada externa en el interior. Idem. 5-6: Paratipo DPO 45946, molde externo dorsal fragmentario y detalle del mismo mostrando la ornamentación plicostrofeodontoide superpuesta a un sistema parvicostulado de cóstulas, cortado por *filae* concéntricas formando un reticulado muy fino. Idem. 7-8: Paratipo DPO 45952, molde externo dorsal algo roto con ornamentación plicostrofeodontoide tendiendo a desaparecer hacia el margen postero-lateral y detalle de la ornamentación. Idem. Barras de escala: 1 cm. La mayor corresponde a las figs. 6 y 8.

transverso (promedio a/Lv : $>1,52$, para 7 medidas) (Fig. 14); máxima anchura en la charnela y aurículas extensas, de puntas redondeadas; cóncavoconvexa y geniculada, con la cola ventral mucho más desarrollada que la dorsal, tan larga o más que el disco. En perfil lateral, la región umbonal ventral es fuertemente convexa, con gancho pequeño, proyectado algo sobre el área cardinal (Figs. 16.2, 17.3), disco bastante curvo unido a la cola mediante una flexión regular (Figs. 16.2, 17.3, 9). En sección transversal la concha es regularmente convexa, salvo en la región de las aurículas, donde se aplana considerablemente. Cavidad visceral relativamente amplia (g : entre 7 y 8,9 mm, promedio g/Lv : 0,22, para 3 medidas) (Fig. 14). Interáreas muy bajas, casi completamente denticuladas, la ventral ortoclina a anaclina, algo cóncava, con pseudodeltidio completo, plegado en su parte media y la dorsal, cataclina a hiperclina, con quiliidio convexo. Ornamentación plicostrofeodontoide casi pura, con 14-18 pliegues radiales simples, muy fuertes y angulosos, separados por espacios similares, y muy ocasionales bifurcaciones e intercalaciones; los elementos secundarios ganan rápidamente altura y grosor hasta hacerse tan importantes como los primarios en el frente; la ornamentación plegada se superpone a un entramado desigualmente parvicostulado de cóstulas finas (10-12 cóstulas por flanco de pliegue, en la parte anteromedia de la concha), de las cuales, las más fuertes ocupan el techo de los pliegues (Figs. 16.6, 17.13), salvo cerca del frente (Figs. 16.8, 17.6); los pliegues se atenúan y tienden a desaparecer hacia las aurículas y, rara vez, también hacia los márgenes de la concha (Fig. 16.8), quedando la ornamentación radial reducida a un conjunto de cóstulas finas, desiguales y redondeadas; los elementos radiales están cortados por líneas de crecimiento fuertes y separadas, entre las que existen numerosas *filae* concéntricas, delicadas, formando con los elementos radiales un fino reticulado característico (Figs. 16.6, 17.6, 13).

Campo muscular ventral subromboidal, muy extenso, ocupando gran parte de la valva, pero muy mal definido anteriormente y tan poco impreso en el fondo de la misma que, con frecuencia, la ornamentación externa se refleja en él (Fig. 16.3-4), limitado posterolateralmente por finas elevaciones curvadas (Fig. 17.7); huellas de los aductores relativamente pequeñas, longitudinalmente ovaladas, separadas

por una hendidura estrecha, divididas por sendas estrías diagonales, dirigidas anterolateralmente, en haces de acción rápida y lenta (*quick and catch*), los primeros dendríticos y los segundos, más pequeños y lisos (Fig. 16.4); huellas de los diductores subtriangulares, flabeliformes, con estriación fina, limitando posterolateralmente a las de los aductores y separadas anteromedianamente por una elevación ancha, baja y redondeada que parte del margen distal de los aductores y tiende a bifurcarse en cortas ramas anteriormente; gonoglifo y angioglifo imperceptibles en los ejemplares disponibles; reborde subperiférico débil a inexistente.

Interior de la valva dorsal con apófisis cardinal bilobulada, bien desarrollada, con lóbulos unidos por sus bases que sobresalen muy poco del borde cardinal y mióforos alargados, dirigidos posteriormente (Figs. 17.10-12); cavidades glenoideas residuales, de fondo denticulado; crestas internas (*inner socket ridges*) bien desarrolladas, ampliamente divergentes, paralelas a las caras internas de los lóbulos de la apófisis cardinal. Plataforma bien desarrollada, bastante alta, ocupando alrededor de la mitad de la longitud de la valva; reborde subperiférico inexistente o casi; fondo de la valva reflejando algo la ornamentación externa; campo muscular semielíptico, más ancho que largo, implantado en la región posterior de la plataforma, limitado lateralmente por rebordes fuertes y redondeados; huellas del par anteromedio de aductores subtriangulares, pequeñas, estrechas y alargadas, situadas en un plano algo superior a las de los aductores posterolaterales que son reniformes, dendríticas y mayores que las otras (Figs. 17.4, 11); aductores de cada lado separados por finas crestas transmusculares diagonales que terminan en nodos redondeados en los márgenes de la plataforma dorsal; el campo muscular está bisectado por un septo medio fuerte, redondeado proximalmente y subanguloso distalmente, que termina en el extremo anterior de la plataforma en un escarpe alto, casi vertical (Figs. 17.4, 11); el septo medio presenta una débil depresión media a la altura de las huellas de los aductores anteromedios y separa, por delante de ellas, sendas áreas elevadas, cubiertas de granulos; septos laterales inexistentes o inconspicuos. Angioglifo y gonoglifo no visibles en los ejemplares disponibles.

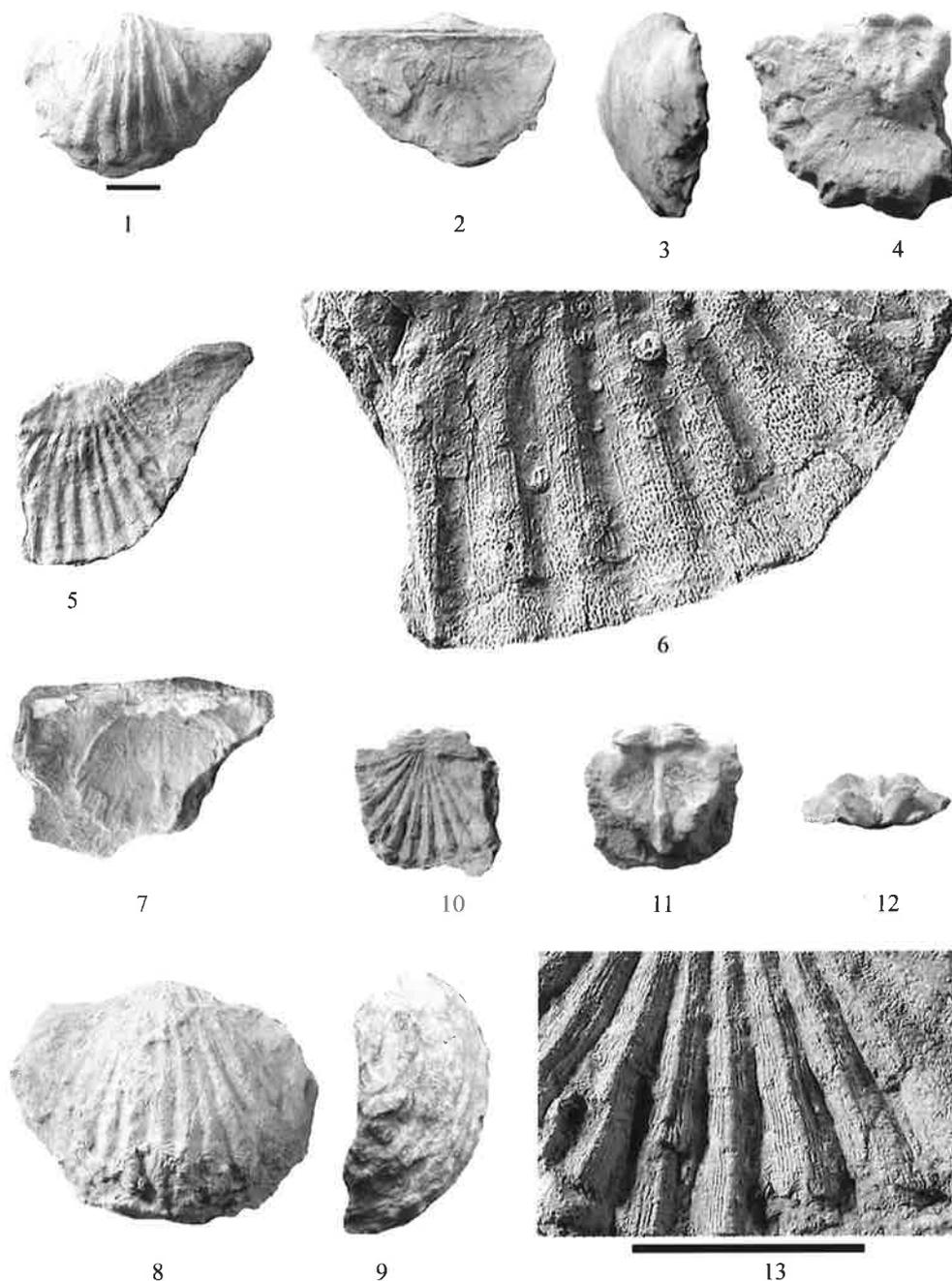


Figura 17. *Plicostropheodonta crassicosta* n. sp. 1-3: DPO 45930, ejemplar algo roto, con aurículas muy desarrolladas, en vistas ventral, dorsal y lateral. Obsérvese la ornamentación plicostrofeodontoide casi pura. Carretera N-634 Oviedo-La Coruña, Grupo Rañeces, Emsiense inferior. 4: DPO 46474. Interior de una valva dorsal algo rota con la ornamentación externa marcando fuertemente la cola y con plataforma dorsal bien desarrollada. Idem. 5-6: DPO 45940, valva dorsal muy rota en vista dorsal y detalle del margen anterior mostrando la ornamentación plicostrofeodontoide superpuesta a cóstulas integrando un sistema parvicostulado cortado por *filae* concéntricas muy finas. Carretera Grado-Pravia, km. 11,800, Grupo Rañeces, Emsiense inferior. 7: DPO 45941, fragmento de valva ventral en vista interna, mostrando parte del campo muscular, poco impreso, limitado posterolateralmente por rebordes redondeados. Misma procedencia anterior 8-9: DPO 46473, ejemplar con las aurículas rotas, en vistas ventral y lateral. Procedencia igual que figs. 1-3. 10-13: Fragmento de valva dorsal, en vistas externa (ornamentación plicostrofeodontoide casi pura), interna (mostrando plataforma dorsal bien desarrollada y campo muscular dendrítico), posterior (mostrando apófisis cardinal y crestas internas) y detalle del margen anterior de la valva, mostrando la típica ornamentación reticulada fina. Idem. Barras de escala: 1 cm. La mayor corresponde a las figs. 6 y 13.

Discusión: *Plicostropheodonta crassicosta* se parece mucho a las formas plicostrofeodontoides de *Beethovenia*, como *B. bachi* y *B. acutiplicata*, incluso en la fuerte convexidad de la valva ventral, pero es de mucho mayor tamaño y las crestas internas y la plataforma dorsal poseen mayor desarrollo. De *P. diffusa* se separa en la ornamentación plicostrofeodontoide casi pura, con pliegues radiales gruesos y menos numerosos y aurículas extensas, y en la concha mucho más fina, campo muscular ventral débilmente impreso y ausencia de reborde subperiférico dorsal. Las diferencias con *P. latronensis* n. sp. se expresan más adelante.

Plicostropheodonta latronensis n. sp.
Figs. 1-2, 14, 18-21, 26

pars v. 1972 *P. purchisoni*; García-Alcalde (en Arbizu), Fig. 3.

v. 1992 *Plicostropheodonta diffusa*; García-Alcalde, p. 70, Pl. 2, figs. 6-18, Fig. 4.

v. 1994 *Plicostropheodonta diffusa*; García-Alcalde (en García-Alcalde y Truyols-Massoni), p. 86, Fig. 2.

v. 1994 *Plicostropheodonta diffusa*; García-Alcalde (en Truyols-Massoni y García-Alcalde), Fig. 2.

v. 1995 *Plicostropheodonta diffusa*; García-Alcalde, Fig. 6.

pars v. 1996 *Plicostropheodonta diffusa*; García-Alcalde, Fig. 2.

v. 1996 *Plicostropheodonta* gr. *diffusa*; Pardo Alonso (en Pardo Alonso y García-Alcalde), Fig. 3.

v. 1997 *Plicostropheodonta diffusa*; García-Alcalde, p. 243.

v. 2000 *Plicostropheodonta* gr. *diffusa*; Pardo Alonso (en García-Alcalde et al.), Fig. 4.

pars v. 2001b *Plicostropheodonta diffusa*; García-Alcalde, Fig. 1.

Derivatio nominis: Del islote de La Ladróna, al Este de Santa María del Mar (Castrillón, Asturias), cerca de donde comienza el corte-tipo de la especie.

Material: Noventa ejemplares en variable estado de conservación, generalmente algo rotos, embebidos en roca y deformados. Holotipo DPO 26410 (Figs. 19.1-3) y treinta paratipos, DPO 26411-26415, 26417, 45822-45830, 45834-45835, 45838-45849, 45856 (Figs. 19.4-14, 20.1-6), de la localidad y es-

trato-tipo. Otros dieciséis, DPO 45857-45872 de la misma localidad y nivel, en peor estado de conservación. Cuarenta y tres, DPO 842, 4836, 4838, 26416, 45837, 45850-45855, 45873-45904 (Figs. 21.1-7), de otros niveles de la sección tipo. Nueve ejemplares DPO 45905-45913 del cantil oriental de la playa de Santa María del Mar, Asturias, Fm. La Ladróna, Emsiense superior.

Localidad y estratotipo: Afloramiento costero entre el islote de La Ladróna y el cabo La Vela, al NO de Arnao (Castrillón, Asturias). Grupo Rañeces, Fm. La Ladróna, nivel VEL-51/52 (Fig. 18), Emsiense superior, Zona de *Icriodus culicellus* (*Polygnathus inversus/ laticostatus*), intervalo faunístico 10.

Diagnosis: Concha de tamaño medio para el género, de contorno semicircular a semielíptico, transversa, con aurículas relativamente pequeñas, geniculación débilmente desarrollada con disco ventral suavemente convexo y cola más o menos larga; valva dorsal débilmente cóncava con cola muy corta. Ornamentación plicostrofeodontoide irregular, con 14 a 18 pliegues principales por término medio (hasta 24 en algunos casos), con bifurcaciones e intercalaciones frecuentes donde los elementos secundarios adquieren pronto hacia delante la importancia de los primarios; pliegues dorsales naciendo, en ocasiones, a lo largo del borde posterior de la valva, parvicostulación bien desarrollada, con hasta 10 cóstulas o más por flanco de pliegue en la parte media de la concha; *filae* concéntricas, finas y numerosas, formando una delicada reticulación con los elementos radiales. Concha de paredes delgadas, reflejando en el interior la ornamentación externa; campo muscular ventral extenso, poco impreso, reborde subperiférico bajo y redondeado; plataforma dorsal inexistente en los individuos juveniles pero bastante alta en los adultos, reborde subperiférico dorsal redondeado, más o menos desarrollado.

Descripción: Concha estrófica, de paredes delgadas, tamaño medio para el género (promedio Lv: 36,3 para 7 medidas); contorno semicircular a semielíptico, con aurículas cortas (Fig. 19.1) o sin ellas, transversa (promedio a/Lv: 1,25, para 7 medidas) (Fig. 14) con la máxima anchura en la charnela, débilmente cóncavoconvexa y geniculada. En perfil lateral, la región umbonal ventral es abombada, con

gancho pequeño proyectado algo sobre el área cardinal, disco suave y regularmente convexo, doblándose en curva regular para formar una cola más o menos larga, dirigida anterodorsalmente; gancho y umbo dorsales muy poco desarrollados, disco dorsal suave y regularmente cóncavo y cola muy reducida. Intérreas bajas, casi enteramente denticuladas, la ventral ortoclina a anaclina, y la dorsal linear, cataclina a hiperclina. Seudodeltidio completo, plegado en su parte media; quilidio pequeño a vestigial, convexo.

Ornamentación plicostrofeodontoide irregular, consistente en 14 a 18 pliegues radiales (a veces más numerosos, hasta 20 o más), simples, intercalares y bifurcantes (Fig. 26.4), muy anchos en el frente, de techo anguloso ocupado por una fuerte cóstula

(Figs. 20.6, 26.1), separados por intervalos similares, que se atenúan y tienden a desaparecer en las regiones posterolaterales; los taludes de los pliegues y el fondo de los espacios intermedios están ocupados por cóstulas numerosas, de grosor desigual, formando un modelo irregularmente parvicostulado (Figs. 19.3, 20.2, 6, 26.1). Los pliegues de la región media de la concha cerca del margen anterior, en ejemplares maduros, están cubiertos por hasta 10 cóstulas por flanco. La delgadez de la concha facilitó la producción de numerosas roturas con reparaciones frecuentes, por cuya razón el trazado de los elementos radiales puede ser sumamente irregular (Fig. 19.3); dichos elementos radiales están cortados por numerosas *filae* de crecimiento, finas y apretadas, que de-

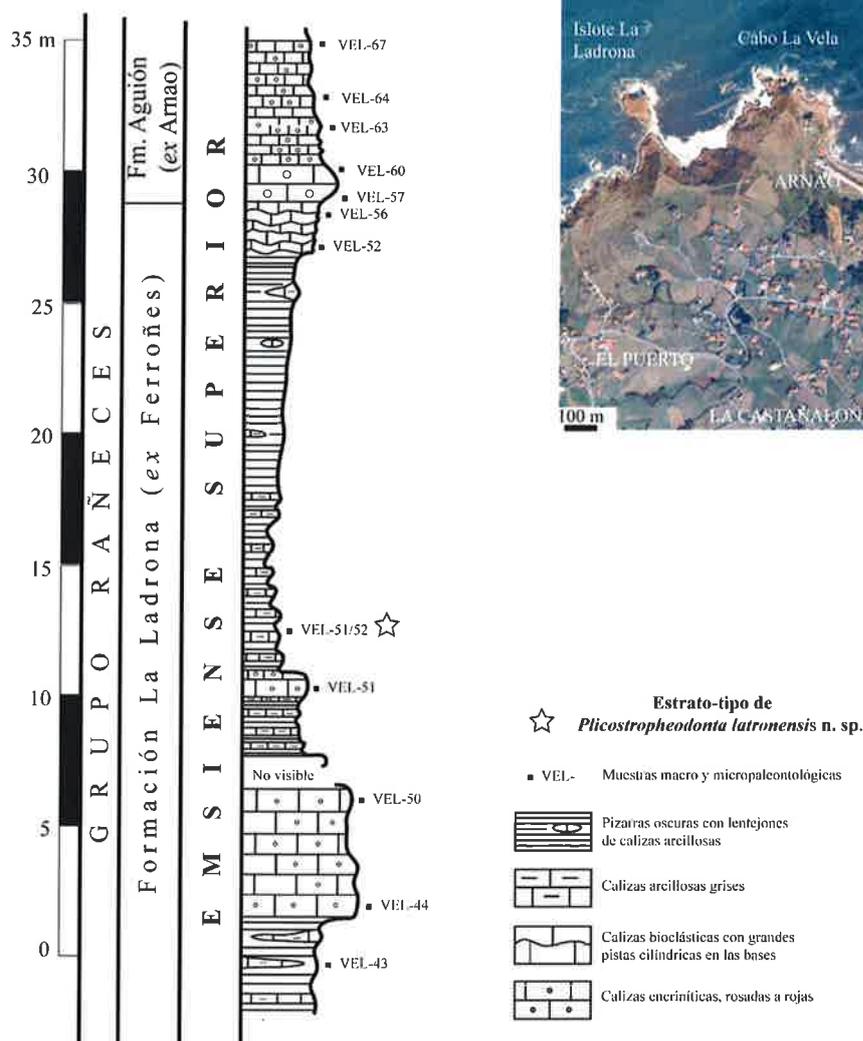


Figura 18. Columna estratigráfica simplificada y vista aérea (orientada al N) del estrato-tipo (estrella blanca) de *Plicostropheodonta latronensis* n. sp., en el corte costero entre el islote de La Ladróna y el Cabo La Vela (O de Arnao, Castrillón, Asturias), Grupo Rañeces, Fm. La Ladróna, Emsiense superior. Escala gráfica en metros.

sarrollan, bajo la lupa, una reticulación delicada y característica (Figs. 19.3, 20.2, 6, 26.1).

Interior de la valva ventral (Figs. 19.6, 14 y 21.5-7) sin dientes cardinales ni placas dentales. Proceso ventral corto y bajo, soportando interiormente al pseudodeltidio, con base prolongada en elevaciones finas y arqueadas, que limitan posteriormente las huellas de los aductores. Campo muscular grande, subtriangular, débilmente impreso en el fondo de la valva, ocupando aproximadamente la mitad posterior de la misma, más ancho que largo, limitado posterolateralmente por rebordes rectos, algo curvados distalmente, estrechos, bajos y redondeados (Fig. 26.2); huellas de los aductores lanceoladas, habitualmente separadas por una estrecha incisión (Fig. 26.2), divididas por sendas estrías diagonales, dirigidas anterolateralmente, en haces de acción rápida y lenta (*quick and catch*), los primeros, en posición posterior, muy ornamentados y más extensos que los anteriores, casi lisos, y una huella posteromedial más pequeña, ovalada y lisa (¿huella de un músculo peduncular medio?) (Figs. 19.6); huellas de los diductores mucho mayores que las de los aductores, subtriangulares, flabeliformes, con estriación fina, con frente poco definido limitadas por una elevación ancha, baja y redondeada que nace frente a los aductores y tiende a bifurcarse anteriormente; los diductores limitan anterolateralmente a los aductores, sin llegar a rodearlos por completo. Superficie interna de la valva cubierta por finos gránulos, más gruesos y numerosos alrededor del campo muscular, reflejando débilmente, en los ejemplares juveniles, la ornamentación exterior y no reflejándola en absoluto en los más maduros (Fig. 26.2). Gonoglifo representado por pequeños hoyuelos, numerosos y alargados, extendiéndose en los márgenes posterolaterales del campo muscular (Fig. 19.6). Angioglifo muy débil, casi inapreciable.

Interior de la valva dorsal con apófisis cardinal bilobulada, de lóbulos no demasiado alargados, separados por una ancha y somera depresión subtriangular, con mióforos hendidos en su parte media, dirigidos posteriormente, sin llegar a sobresalir del borde cardinal; cavidades glenoideas vestigiales, denticuladas (Fig. 20.4); crestas internas (*inner socket ridges*), relativamente largas y gruesas, ampliamente divergentes, más o menos fundidas a los lóbulos de la apófisis

cardinal, situadas sobre un macizo conchífero nototrial, que refuerza el borde cardinal (Figs. 19.8, 10, 20.4 y 21.4). Campo muscular ovalado, más ancho que largo, situado en los adultos en la región posterior de una plataforma triangular más o menos elevada que ocupa la mitad o algo menos de la longitud de la valva, con bordes altos y redondeados (Figs. 19.7-10, 20.3-4, 21.1, 26.3); huellas del par anteromedio de aductores digitadas, longitudinalmente ovaladas, separadas por una estrecha depresión en cuyo fondo discurre el septo medio, situadas en un plano superior a las otras; huellas del par posterolateral, mayores que las anteromedias, reniformes y acusadamente digitadas (Fig. 21.1); huellas de cada lado, separadas por crestas transmusculares diagonales que divergen y crecen en altura hacia delante terminando en fuertes nodos piramidales en el margen de la plataforma (Figs. 19.7, 9, 20.3, 21.1 y 26.3). Septo medio dorsal, ancho, bajo y redondeado proximalmente, bifurcado entre las huellas de los aductores anteromedios y unido de nuevo por delante, haciéndose subanguloso y ganando altura distalmente, separando sendas depresiones ovals cubiertas de gránulos, hasta terminar en talud abrupto en el vértice anterior de la plataforma (Fig. 21.1). En los ejemplares juveniles, la plataforma está poco o nada desarrollada, sobre todo delante del campo muscular (Figs. 21.2-3 y 26.3), pero en el curso de la ontogenia gana altura y queda netamente definida entre bordes laterales; en los individuos gerónticos, el septo medio termina en una gruesa expansión en forma de T invertida. La plataforma nototrial enlaza lateralmente con un reborde subperiférico, más o menos desarrollado según la edad ontogenética de los individuos (Figs. 19.7, 9, 20.3, 21.1 y 26.3), que también suele verse, aunque mucho más débilmente desarrollado, en la otra valva (Fig. 19.6). El fondo de la valva dorsal refleja la ornamentación plegada externa (Figs. 19.9, 20.3 y 26.3), sobre todo en los individuos más jóvenes (Figs. 21.2-3), pero no en los gerónticos. Gonoglifo, similar al de la valva ventral, bien desarrollado en los márgenes posterolaterales del campo muscular (Fig. 21.1). Angioglifo lemniscado (Fig. 21.1).

Discusión: *Plicostropheodonta latronensis* n. sp. fue confundida habitualmente con *P. diffusa* (ver lista de sinonimias) de la que difiere en el menor grosor de las paredes de la concha, ornamentación más grosera

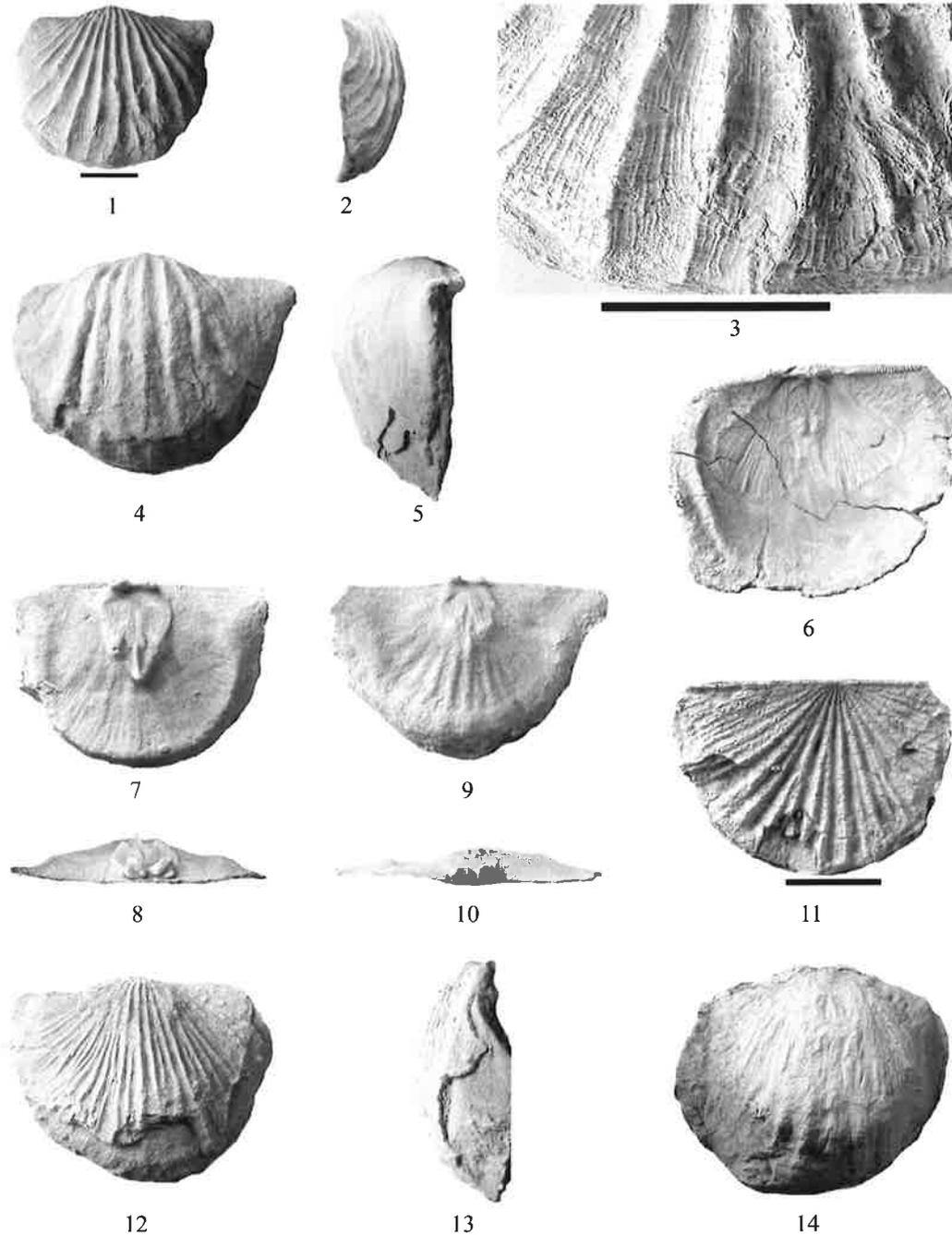


Figura 19. *Plicostropheodonta latronensis* n. sp. 1-3: Holotipo DPO 26410, vistas ventral, lateral y detalle del margen anterior de la valva. Obsérvese la ornamentación plicostropheodontoide, con la típica reticulación del género y la irregularidad del trazado de las cóstulas debido a reparaciones *in vivo* de la concha. Estrato y localidad típicos, al Oeste de Cabo La Vela (Castrillón, Asturias), Fm. La Ladrona, Emsiense superior. 4-5: Paratipo DPO 26411, ejemplar con ornamentación básicamente plicostropheodontoide, vistas ventral y lateral. Idem. 6: Paratipo DPO 26417. Valva ventral en vista interna mostrando el campo muscular poco impreso, con aductores divididos en haces de acción rápida y lenta (*quick and catch*), diductores flabeliformes con estriación fina y reborde subperiférico redondeado. Idem. 7-8: Paratipo DPO 26415. Valva dorsal en vistas interna y posterior. Obsérvese el desarrollo de la plataforma dorsal y reborde periférico y reflejo de la ornamentación externa. Idem. 9-10: Paratipo DPO 26414. Idem. 11: Paratipo DPO 45835. Valva dorsal con ornamentación fascistropheodontoide. Idem. 12-13: Paratipo DPO 45822, vistas ventral y lateral de un ejemplar con ornamentación mixta, con numerosas bifurcaciones e inserciones. Idem. 14: Paratipo DPO 45843. Molde interno ventral mostrando el campo muscular extenso pero muy poco marcado y el reflejo de la ornamentación externa. Idem. Barras de escala: 1 cm. La mayor corresponde a la fig. 3, y la intermedia, a la fig. 11.

y regular, mayor convexidad de la concha, campo muscular ventral menos impreso y más finamente estríado y menor desarrollo de las estructuras dorsales: plataforma muscular y reborde subperiférico. *P. crassica* n. sp. tiene ornamentación plicostrofeodontoide más regular, con elementos principales muy fuertes, mayor convexidad ventral, cola más definida y larga y plataforma dorsal y rebordes subperiféricos menos desarrollados. De *P. murchisoni* se separa en el desarrollo completo de la ornamentación radial, que no suele atenuarse hacia delante, y mayor extensión del campo muscular ventral.

Plicostropheodonta diffusa (D. & P. Oehlert, 1896)
Figs. 1-2, 14, 22-25

- .1845 *Leptaena Murchisoni*, var. *A*; de Verneuil y d'Archiac, p. 477, pl. 15, figs. 7a-c.
- .1896 *Stropheodonta* (?) *diffusa*, nov. sp.; Oehlert y Oehlert, p. 868.
- .1938 *Stropheodonta murchisoni* Verneuil et Archiac; Comte, p. 15, pl. 1, figs. 4, 4a.
- pars* v. 1972 *P. murchisoni*; García-Alcalde (*en Arbizu*), Fig. 3.
- v. 2001b *Plicostropheodonta diffusa*; J.L. García-Alcalde, Fig. 1 (*pars*).

Material: Ciento nueve ejemplares en variable estado de conservación, generalmente más o menos rotos y deformados. Siete ejemplares, DPO 874-880 (Figs. 23.11-12, 17-18), del estrato y localidad típicos.

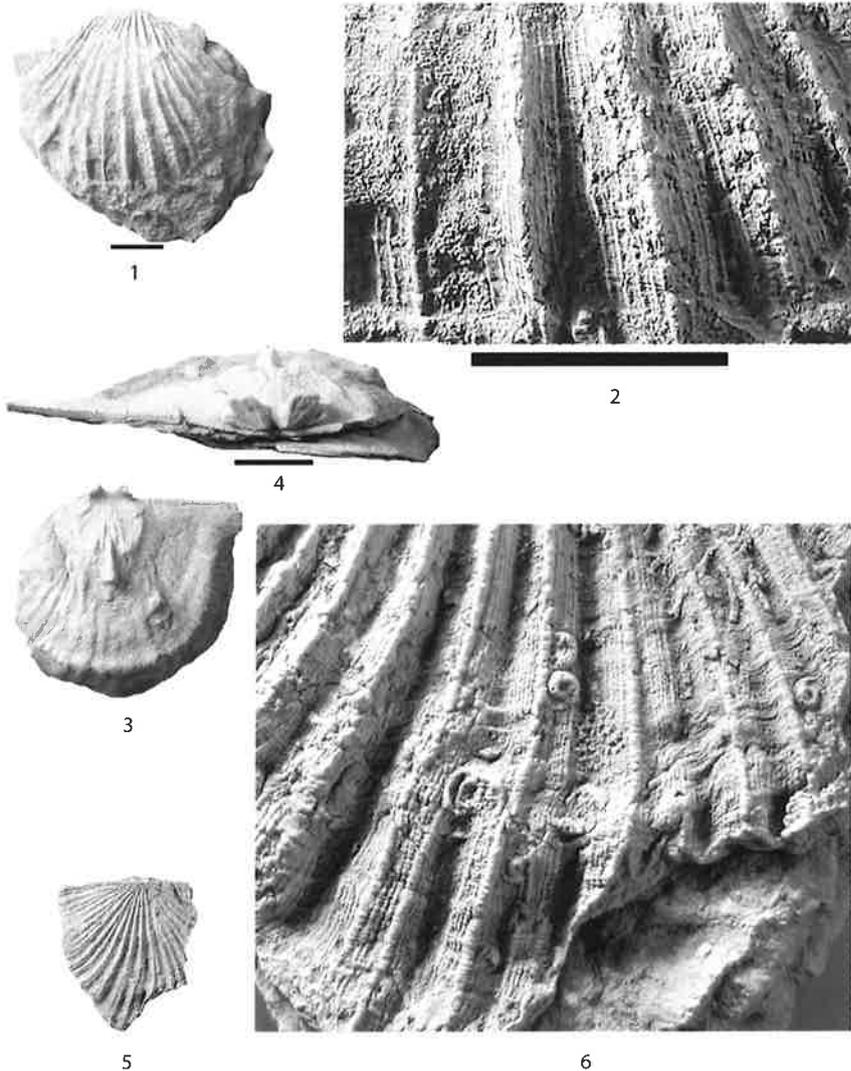


Figura 20. *Plicostropheodonta la-tronensis* n. sp. 1-2: Paratipo DPO 26412, vista ventral y detalle de la región anterior de la valva mostrando la ornamentación plicostrofeodontoide con el reticulado característico. Estrato y localidad típicos al Oeste de Cabo La Vela (Castrillón, Asturias), Fm. La Ladróna, Emsiense superior. 3-4: Paratipo DPO 26413, valva dorsal en vistas interna y ampliación de la posterior, para mostrar el desarrollo de la plataforma dorsal, reborde subperiférico, apófisis cardinal y crestas internas. Idem. 5-6: Paratipo DPO 45834, fragmento de valva dorsal en vista externa, con ornamentación mixta plicostrofeodontoide-fascistrofeodontoide y detalle del reticulado característico en el margen anterior del fragmento, donde se ven numerosos epizoos. Idem. Barras de escala: 1 cm. La mayor corresponde a las figs. 2 y 6, y la intermedia, a la fig. 4.

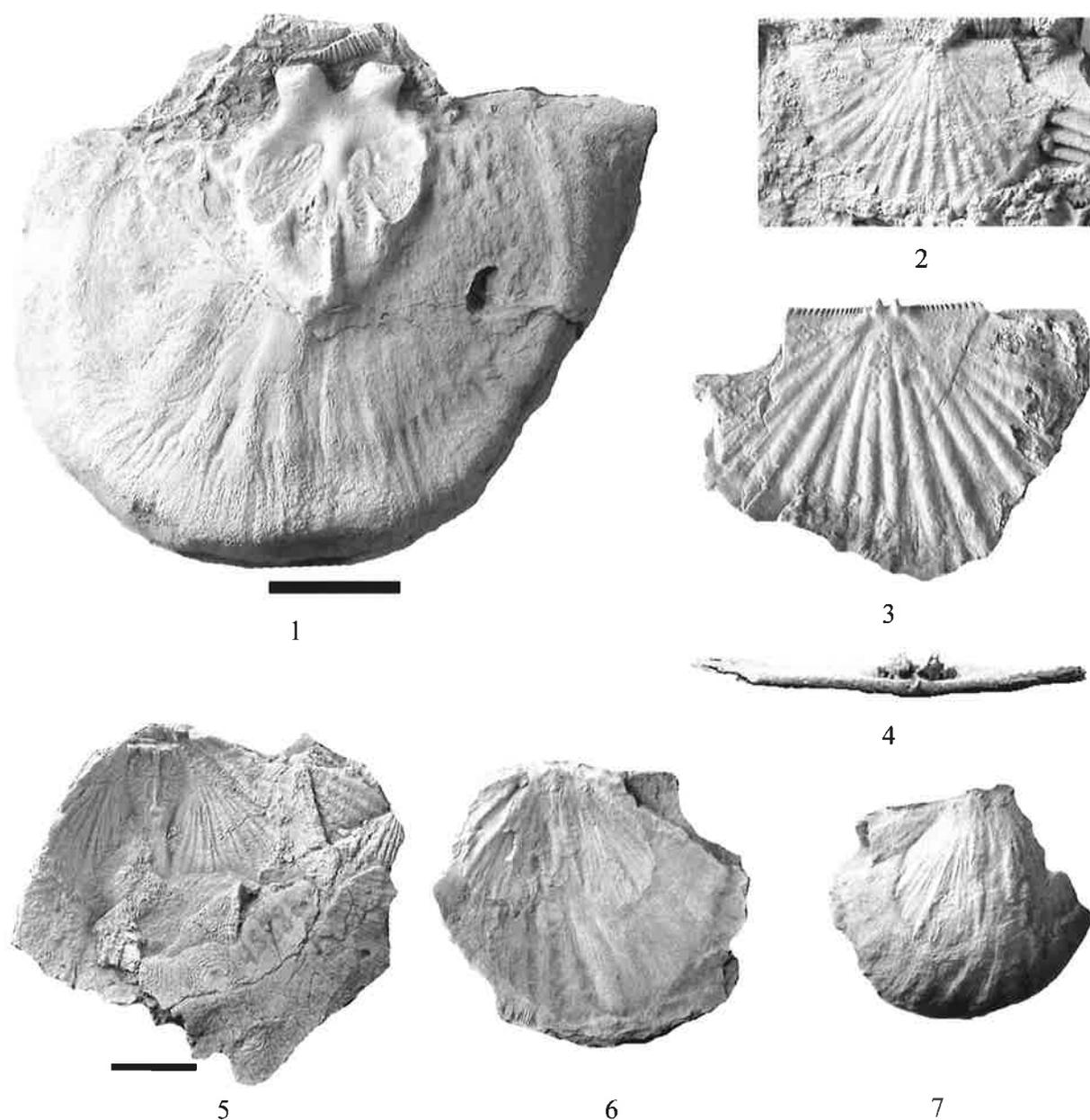


Figura 21. *Plicostrophedonta latronensis* n. sp. 1: DPO 45873. Valva dorsal en vista interna, mostrando el desarrollo de la plataforma dorsal y del reborde subperiférico, el reflejo de la ornamentación externa, el campo muscular digitado, el gonoglypho y el angioglypho lemniscado. Oeste de Cabo La Vela (Castrillón, Asturias), Fm. La Ladrona, Emsiense superior. 2: DPO 45883. Valva dorsal juvenil en vista interna. Obsérvese el nulo desarrollo de la plataforma dorsal, el débil reborde subperiférico y la fuerza con la que se refleja la ornamentación plegada externa. Idem. 3-4: DPO 26416. Idem. En vistas interna y posterior. Idem. 5: DPO 45888, fragmento de valva ventral mostrando parte del campo muscular, poco impreso, limitado posterolateralmente por rebordes redondeados, la división de las huellas aductorales en haces de acción rápida y lenta (*quick and catch*) y diductores flabeliformes con esrías finas abundantes. Idem. 6-7: DPO 45893 a y b, fragmento de valva ventral mostrando el campo muscular y molde interno parcial del mismo. Idem. Barras de escala: 1 cm. La mayor corresponde exclusivamente a las figs. 1-4.

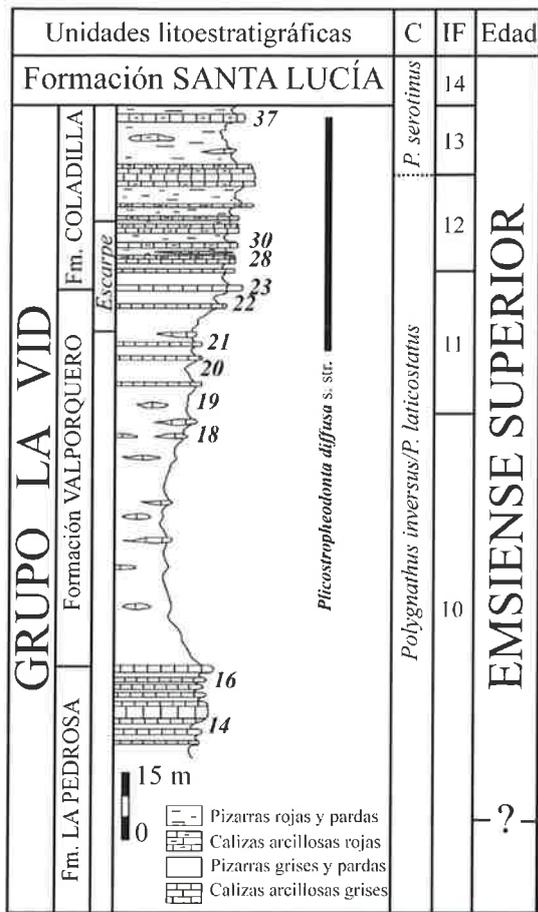
Diez ejemplares, DPO 865-870, 46469-46472 del corte del talud de la carretera N-634, descenso de La Cabruñana hacia Cornellana (Grado, Asturias) Fm. Aguión, Yac. C-93. Veinte ejemplares, DPO 802-818 y 841, 46485-46486 de diferentes niveles de la Fm. Aguión, entre las Puntas de Aguión y Moniello (Luanco, Asturias), Emsiense superior. Seis ejemplares del Oeste de la playa de Arnao (Castrillón, Asturias), DPO 45914-45919 (Figs. 24.1-2), de la Fm. Aguión, Emsiense superior. Ochenta y ocho ejemplares, DPO 762-797, 800-801, 859-861 y 6284-6297 (Figs. 23.1-10, 13-16, 24.3-11), 46487-46510, de Colle (Boñar, León), de las sucesión de la ladera septentrional de la colina donde se asienta la iglesia de la localidad, Grupo La Vid, parte alta de la Fm. Valporquero y Fm. Coladilla (Fig. 22), principalmente del yacimiento C-29. Siete ejemplares del Este de Caldas de Luna (León), corte de la ribera izquierda del arroyo de Carrió, Grupo La Vid, Fm. Valporquero (nivel M-CAL-7/8), DPO 45962-45965 y Fm. Coladilla (nivel M-CAL-12), DPO 45956-45958. Cuatro ejemplares DPO 46478-46481 (Figs. 25.1-5) de la recta de entrada al pueblo de Salas (Asturias), Fm. Aguión, yacimiento A-25, Emsiense superior.

Localidad y estratotipo: De acuerdo con Verneuil y d'Archiac (1845: 477), la especie *Leptaena Murchisoni*, var. *A.* que D. & P. Oehlert (1896) propusieron como *Stropheodonta (?) diffusa* nov. sp., proviene de las calizas devónicas del área de Ferroñes (Avilés, Asturias). Ninguna de las publicaciones referidas, ni la de Comte (1938), en la que supuestamente se figura el tipo de la especie, da más indicaciones ni geográficas ni estratigráficas. En cualquier caso, las "calizas de Ferroñes" cerca del pueblo de Ferroñes y en otras localidades próximas citadas en las publicaciones clásicas, corresponden todas a la parte más alta del Grupo Rañeces, que actualmente se conocen como Fm. Aguión (antiguas capas de Arnao *s. str.*) (Arbizu *et al.*, 1979; García-Alcalde, 1992: 55), del Emsiense superior, Zona de *P. serotinus*, intervalos faunísticos 12 y 13. En el curso de varias campañas en la región de referencia, donde los afloramientos son muy dispersos y generalmente cubiertos por vegetación, se hallaron restos de *Plicostropheodonta* en muchos lugares, pero donde son más abundantes y explícitos es en el yacimiento clásico del Campo de la Paya (llamado Pelapaya en las obras clásicas; ver,

p. ej. Verneuil y d'Archiac, 1845: 461), aunque la mayor parte de ejemplares de la especie eran juveniles. En cualquier caso, en tanto no se encuentre un yacimiento mejor, designamos como localidad típica de la especie, el llamado Campo de la Paya (o de La Palla), en un sendero al OSO de la antigua casa rectoral o "Casa del Cura", cercano al caserío de La Paya, al Sur de Ferroñes, coordenadas SIGPAC 43°28'20.77", 5°51'55.98" (Fig. 5) (ver también Fig. 22), y como estrato tipo la alternancia de calizas bioclásticas delgadas y pizarras que afloran allí, pertenecientes a la parte alta de la Fm. Aguión, Biozona de *Arbizustrophia diaphragmata*, del Emsiense superior, intervalo faunístico 13.

Diagnosis: Concha de tamaño medio para el género, suavemente cóncavoconvexa, geniculada con cola poco desarrollada, contorno semicircular o casi, aurículas cortas o sin ellas y pared de la concha gruesa, lo que hace que la ornamentación externa se refleje poco o nada en el interior. Ornamentación plicostrofeodontoide muy irregular, con costillas finas y numerosas (14 a 17 por término medio, pero hasta 30 en algunos casos) cuyo número crece por frecuentes intercalaciones y divisiones, con elementos secundarios que alcanzan pronto el desarrollo de los primarios hacia delante; espacios intercostales más anchos que las costillas y costillas dorsales que nacen, a veces, a lo largo del borde posterior de la valva; pliegues sobrepuestos a un sistema de cóstulas desiguales, con 10-16 cóstulas por flanco de pliegue en ejemplares adultos; *filae* concéntricas formando una reticulación muy delicada con los elementos radiales. Rebordes subperiféricos bien desarrollados; campo muscular ventral grande y bien impreso en el fondo de la valva; plataforma dorsal robusta con apófisis cardinal sobresaliendo algo del borde de la valva.

Descripción: Concha estrofica, de paredes gruesas, tamaño medio para el género (promedio Lv: 21,6, para 19 medidas), contorno semicircular o casi, con aurículas cortas (Fig. 25.1-2) o sin ellas, transversa (promedio a/Lv: 1,46 para 19 medidas) (Fig. 14) con la máxima anchura en la charnela, débilmente cóncavoconvexa y geniculada. En perfil lateral, la región umbonal ventral es abombada, con gancho pequeño proyectado sobre el área cardinal; disco débilmente convexo unido mediante una flexión bastante brusca a una cola corta dirigida anterodorsalmente (Fig.



A



B

Figura 22. A: Distribución de *Plicostropheodonta diffusa* (D. P. Oehlert, 1896) en la sucesión estratigráfica al N de la iglesia de Colle (León). B: Vista de la ladera septentrional ("Escarpe", en A) de la colina donde se asienta la iglesia de Colle (Boñar, León), yacimiento principal de *Plicostropheodonta diffusa* s. str. (foto del autor).

25.3); gancho y umbo dorsales muy poco desarrollados, disco dorsal débilmente cóncavo, casi plano, y cola muy reducida. En sección transversal la curvatura es suave y regular, salvo en las aurículas donde tiende a aplanarse considerablemente (Figs. 25.1-4). Interáreas bajas, casi enteramente denticuladas, la ventral ortoclina a anaclina y la dorsal linear, cataclina a hiperclina. Seudodeltidio completo, plegado en su parte media (Fig. 25.6); quilidio pequeño a vestigial, convexo.

Ornamentación plicostrofeodontoide irregular, consistente en 14 a 17 pliegues radiales (Figs. 23 a 25) (a veces mucho más numerosos, incluso hasta 30), simples, intercalares y bifurcantes, muy anchos en el frente, de techo anguloso ocupado por una fuerte cóstula (Figs. 23.1-2, 13-15, 17-18, 24.5, 9 y 25.5), separados por intervalos similares o algo más anchos, que se atenúan y tienden a desaparecer en las regiones posterolaterales (Figs. 24.7, 25.1-2, 5); los taludes de los pliegues y el fondo de los espacios intermedios están ocupados por cóstulas numerosas, de grosor desigual, formando un modelo irregularmente parvicostulado (Fig. 25.5). Los pliegues de la región media de la concha cerca del margen anterior, en ejemplares maduros, están cubiertos por 8-16 cóstulas por flanco. Los elementos radiales están cortados por numerosas *filae* de crecimiento, finas y apretadas, que desarrollan, bajo la lupa, una reticulación delicada y característica (Figs. 24.7 y 25.5).

Campo muscular ventral (Fig. 24.6) no demasiado extenso, subtriangular, fuertemente impreso en el fondo de la valva, ocupando menos de la mitad posterior de la misma, más ancho que largo, limitado posterolateralmente por rebordes cortos, algo arqueados, estrechos y redondeados; campo de los aductores bastante extenso, subcordiforme, implantado en un nivel superior al de los diductores, con huellas separadas por una estrecha incisión, divididas en haces de acción rápida y lenta (*quick and catch*) con finas estriás diagonales, abriéndose anterolateralmente, entre ellos; huellas de los haces de acción rápida muy ornamentadas pero, en apariencia, de similar extensión que los de acción lenta, los cuales presentan débiles surcos transversales, más o menos paralelos; huellas de los diductores subtriangulares, flabeliformes, con estriación grosera, mayores que

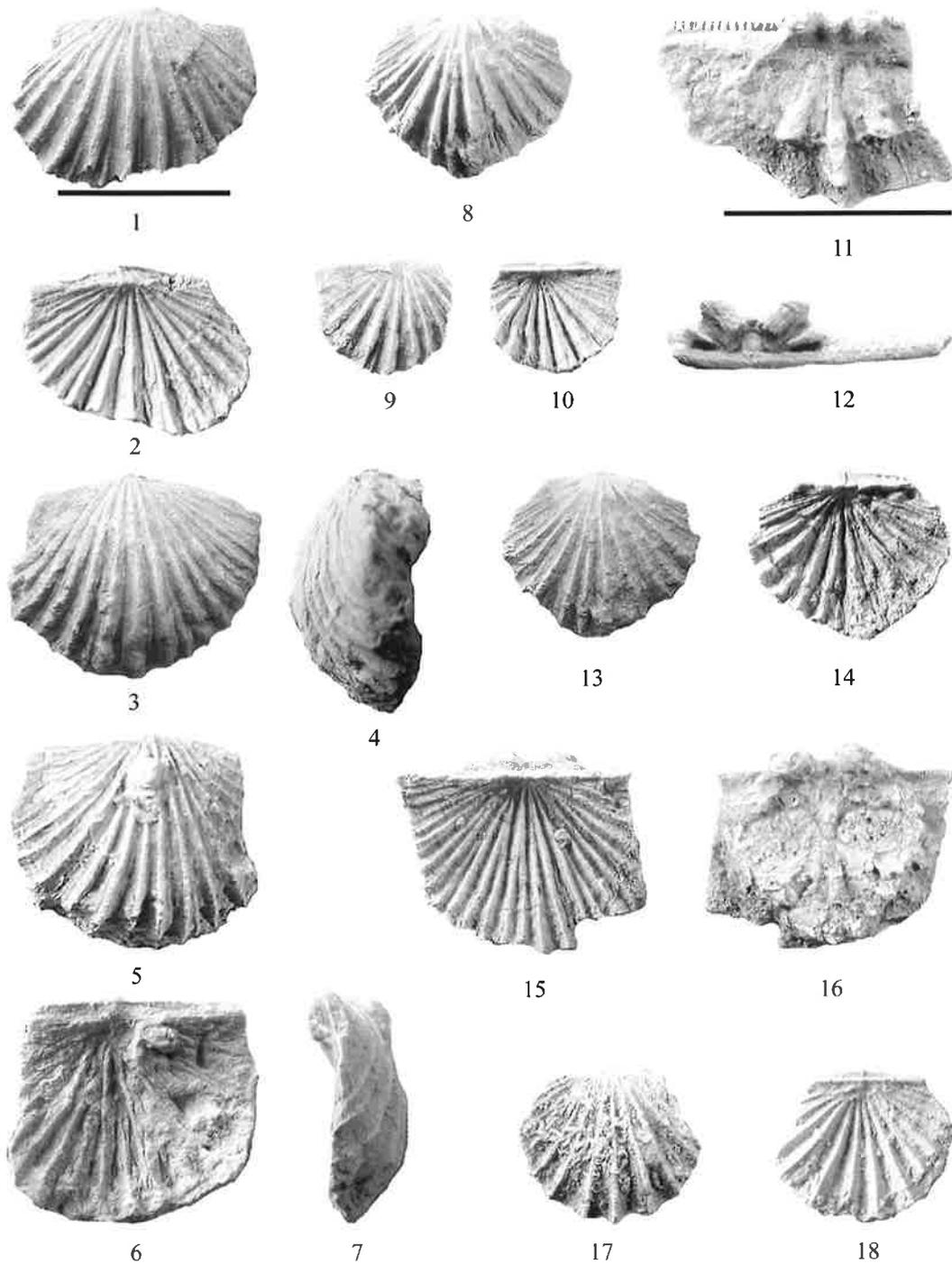


Figura 23. *Plicostropheodonta diffusa* (D. & P. Oehlert, 1896) s. str. 1-2: DPO 765, ejemplar juvenil bastante roto, en vistas ventral y dorsal. Obsérvense los elementos ornamentales intercalares en la valva ventral y los bifurcantes en la dorsal. Colle (León), Emsiense superior. 3-4: DPO 766, idem., vistas ventral y lateral. Misma procedencia anterior. 5-7: DPO 6297, idem., vistas ventral, dorsal y lateral. Misma procedencia anterior. 8: DPO 787, idem., vista ventral. Misma procedencia anterior. 9-10: DPO 768, idem., vistas ventral y dorsal. Misma procedencia anterior. 11-12: DPO 874, fragmento de valva dorsal juvenil, en vistas interna y posterior. Obsérvese el escaso desarrollo de la plataforma dorsal. Estrato y localidad típicos. 13-14: DPO 767, ejemplar juvenil algo roto, en vistas ventral y dorsal, mostrando el pseudodeltidio plegado en su parte media. Colle (León), Emsiense superior. 15-16: DPO 6286, fragmento de valva dorsal adulto en vistas externa e interna, mostrando el buen desarrollo de la plataforma dorsal. Misma procedencia anterior. 17-18: DPO 880, ejemplar juvenil algo roto, en vistas ventral y dorsal, mostrando ornamentación plicostrofeodontoide casi pura. Estrato y localidad típicos. Barras de escala: 1 cm. La mayor corresponde a las figs. 11 y 12.

las de los aductores a las que limitan anterolateralmente, separadas entre ellas por una elevación muy ancha, baja y redondeada que nace frente a los aductores y se bifurca en sendas ramas curvas abriéndose anterolateralmente. Otros caracteres internos desconocidos.

Interior de la valva dorsal, con apófisis cardinal bilobulada, con lóbulos relativamente cortos, unidos por sus bases, separados por una ancha y somera depresión, con mióforos hendidos en su parte media, dirigidos posteriormente, sin llegar a sobresalir del borde cardinal (Figs. 23.11-12 y 24.3-4, 7-11); cavidades glenoideas vestigiales, denticuladas (Figs. 23.12 y 24.11); crestas internas (*inner socket ridges*), relativamente largas y gruesas, ampliamente divergentes, paralelas a los lóbulos de la apófisis y más o menos fundidas con ellos, situados sobre un macizo conchífero nototirial, que refuerza el borde cardinal. Campo muscular elíptico, más ancho que largo, situado en la región posterior de una plataforma triangular maciza y elevada, con bordes altos y redondeados (Figs. 23.16 y 24.3, 8, 10); huellas del par anteromedio de aductores reniformes y alargadas, separadas por una débil depresión en cuyo fondo discurre el septo medio y situadas en un plano superior a las otras; huellas del par posterolateral, reniformes, mayores que las anteromedias, acusadamente digitadas (Figs. 24.8, 10); huellas de cada lado, separadas por crestas transmusculares diagonales que terminan en fuertes nodos piramidales en el margen de la plataforma (Figs. 23.11, 16 y 24.3, 8). Septo medio dorsal arrancando de la base de la apófisis cardinal, ancho, bajo y redondeado proximalmente, hendido medianamente o bifurcado entre las huellas de los aductores anteromedios y estrecho, subanguloso y creciendo en altura distalmente, separando sendas depresiones ovas, hasta terminar en un grueso nodo en forma de T invertida en el abrupto vértice anterior de la plataforma dorsal (Fig. 24.8). La plataforma nototirial enlaza lateralmente con un fuerte reborde subperiférico, mal representado en los ejemplares disponibles, (Fig. 23.11). El interior de la valva dorsal no parece reflejar, ni siquiera en los ejemplares juveniles, la ornamentación externa. Otros rasgos internos desconocidos.

Discusión: Numerosas referencias del autor a *P. diffusa*, por ejemplo, García-Alcalde (1992, 1995,

1996, 1997) y García-Alcalde (*en* García-Alcalde y Truyols-Massoni, 1994 y en Truyols-Massoni y García-Alcalde, 1994) corresponden, en realidad, a *P. latronensis* n.sp.

Plicostropheodonta diffusa, se separa de las otras especies cantábricas del género en los caracteres que ya se discutieron anteriormente. *P. murchisoni*, tiene ornamentación plicostrofeodontoide más completa y regular con pliegues que tienden a atenuarse y desaparecer en los márgenes de la concha.

Conclusiones

Las formas cantábricas de la Familia Strophodontidae Caster, 1939 se integraron, durante el Devónico Inferior, en diversas corrientes evolutivas mostrando cambios morfológicos muy notables. Una de ellas, que arranca de la especie más antigua conocida del género *Fascistropheodonta* Harper y Boucot, 1978, *F. primaeva* García-Alcalde, 1992, de la parte más alta del Lochkoviense o baja del Praguense, dio lugar al nuevo género *Beethovenia*, con varias especies españolas y de otras cuencas de Europa occidental y N de África, de características generales intermedias entre las de *Fascistropheodonta* y *Plicostropheodonta* Sokolskaya, 1960, de pequeño tamaño, fuerte convexidad y geniculación de la concha, con perfil productoide y ornamentación externa muy variable, plicostrofeodontoide-fascistropheodontoide, combinada con estructuras internas más o menos delicadas, similares a las de *Plicostropheodonta*. *Beethovenia* comprende en España las especies *B. bachi* n. sp., del Praguense inferior, *B. beethoveni* n. sp., del Emsiense superior, Zona de *Polygnathus serotinus*, y *B. brahmsi* n. sp., del Emsiense superior, Zona de *P. costatus patulus*. *B. acutiplicata* (Oehlert y Davoust, 1879), del Praguense del Macizo Armoricano, y *B. ? steiningeri* (Drevermann, 1907), del Emsiense superior del Macizo Esquistoso Renano y ?Bélgica pertenecerían también al nuevo género, como lo harían, quizás otras muchas pequeñas formas del Viejo Mundo, incluidas habitualmente en *Plicostropheodonta murchisoni*.

De una forma próxima a *B. acutiplicata*, surgiría durante el Praguense el género *Plicostropheodonta*, caracterizado por su ornamentación básicamente plicostrofeodontoide, mayor tamaño que *Beethove-*

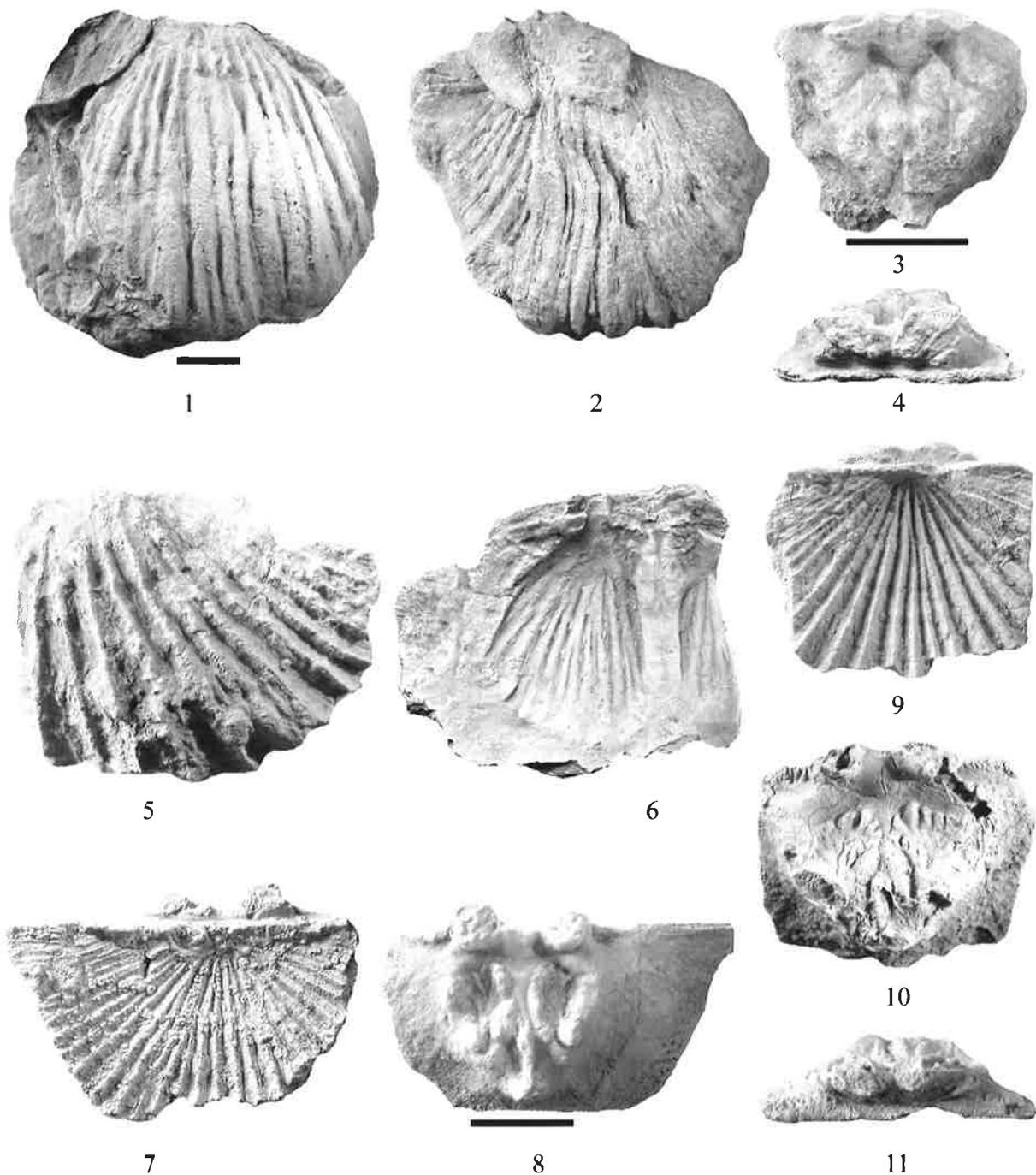


Figura 24. *Plicostropheodonta diffusa* s. str. 1: DPO 45914, valva ventral dañada de un ejemplar adulto, con ornamentación mixta plicostrofeodontoide-fascistrofeodontoide. Este de Punta Aguión (Luanco, Asturias), Emsiense superior. 2: DPO 45915. Idem. 3-4. DPO 793, fragmento de valva dorsal en vistas interna y posterior, mostrando la robusta plataforma dorsal. Colle (León), Emsiense superior. 5-6: DPO 790, valva ventral fragmentaria en vistas externa e interna, mostrando parte del campo muscular fuertemente impreso y limitado posterolateralmente por rebordes redondeados, huellas de los aductores divididas en haces de acción rápida y lenta (*quick and catch*) y diductores flabeliformes con anchas estrías. Misma procedencia anterior. 7-8: DPO 794, fragmento de valva dorsal, en vistas externa e interna, mostrando la robusta plataforma dorsal. Misma procedencia anterior. 9-11: DPO 6284. Fragmento de valva dorsal, en vistas externa, interna y posterior, mostrando la fortaleza de la plataforma dorsal y el campo muscular intensamente digitado. Misma procedencia anterior. Barras de escala: 1 cm. La más pequeña corresponde a las figs. 1-2 y la intermedia, a las figs. 7-8.

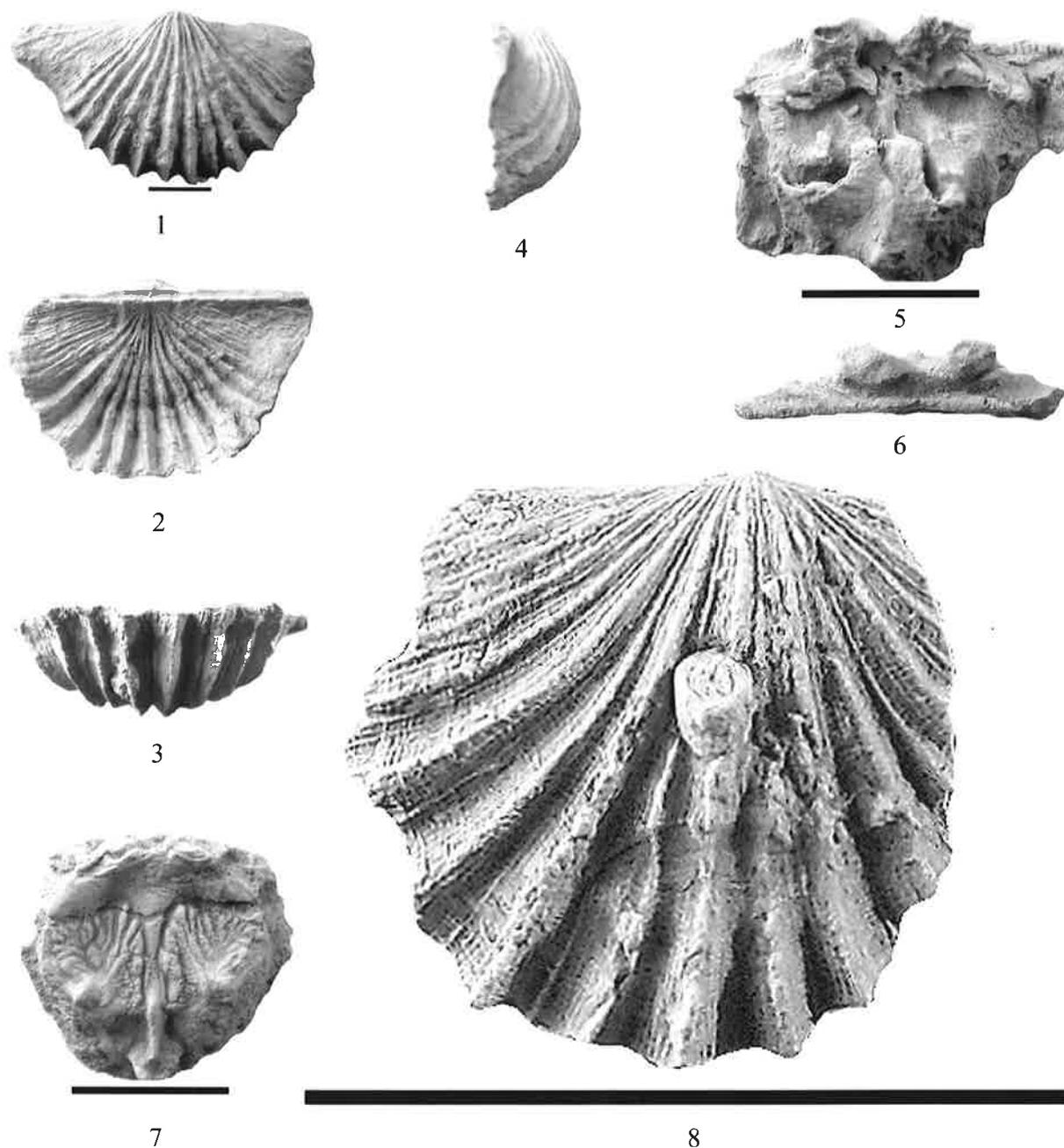


Figura 25. *Plicostropheodonta diffusa* (D. & P. Oehlert, 1896). 1-4: DPO 46478, vistas ventral, dorsal, anterior y lateral, recta de Salas (Asturias), Grupo Rañeces, Fm. Aguión, yacimiento A-25, biozona *Arbizustrophia diaphragmata*, Emsiense superior. 5-6: DPO 46496, fragmento de valva dorsal, conservando la plataforma dorsal y la apófisis cardinal, en vistas interna y posterior, para mostrar la escasa extensión de las crestas internas (*inner socket ridges*), Colle (León), Fm. Coladilla, nivel 30, Emsiense superior. 7: DPO 46495, idem., mostrando la digitación del campo muscular, el fuerte septo medio y las crestas transmusculares. Misma procedencia anterior, nivel 32. 8: DPO 46489, detalle de la ornamentación de la valva ventral de un ejemplar juvenil. Idem. Barras de escala: 1 cm. La escala menor corresponde a las figs. 1-4.

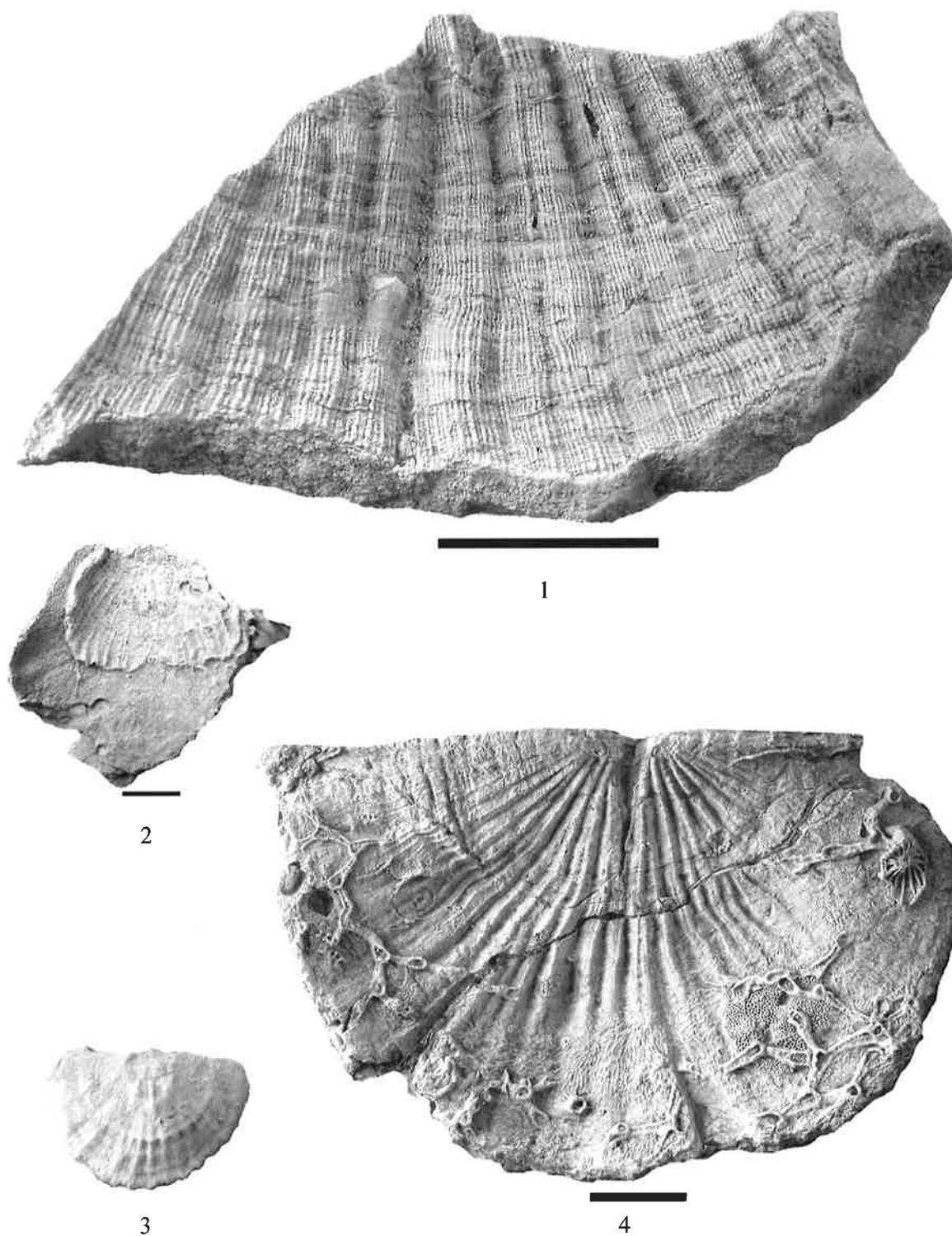


Figura 26. *Plicostropheodonta latronensis* n. sp. 1: DPO 45899, fragmento del borde anterior de una valva dorsal, mostrando detalle de la ornamentación radial y de la reticulación característica, localidad típica, Fm. La Ladróna, nivel VEL-52, Emsiense superior. 2: DPO 45881, valva ventral fragmentaria mostrando en parte el campo muscular, idem., nivel VEL-42b. 3: DPO 45882, valva dorsal de un ejemplar juvenil, con la apófisis cardinal rota, mostrando el escaso desarrollo de la plataforma dorsal y del reborde subperiférico, el reflejo de la ornamentación externa y una marcada interrupción del crecimiento. Idem. Fig. 4: DPO 45887, vista externa de una valva dorsal, mostrando ornamentación radial fascistropheodontóide y una variada asociación de epizoos cerca del margen. Idem., nivel VEL-43/44. Barras de escala: 1 cm. La mayor corresponde exclusivamente a fig. 1, y la intermedia a fig. 4.

nia, curvatura y geniculación menos desarrolladas y estructuras internas, particularmente las dorsales, apófisis cardinal y crestas internas, plataforma dorsal y reborde subperiférico, más robustos. Dicho género mostró, desde el principio, tendencias opuestas en cuanto a la ornamentación: la representada por la especie-tipo *P. murchisoni* (Verneuil y d'Archiac en d'Archiac y Verneuil, 1842), del Praguense de Alemania, con pliegues radiales debilitándose y tendiendo a desaparecer hacia los márgenes de la concha, y la representada por la forma cantábrica *P. crassicosta* n. sp., del Emsiense inferior, con pliegues radiales que, por el contrario, se hacen mucho más fuertes anteriormente. El perfil de *P. crassicosta* es aún próximo al de su posible antecesor beetovénido pero con el tiempo se modificó claramente, haciéndose suavemente cóncavoconvexo, con geniculación desarrollada pero reducida, al tiempo que la ornamentación se hace más irregular, con presencia de frecuentes intercalaciones y bifurcaciones. De *P. crassicosta*, parece haber derivado, en la Cordillera Cantábrica, *P. latronensis* n. sp., de la parte inicial del Emsiense superior y, de ésta, *P. diffusa* (D. & P. Oehlert, 1896), de la parte media del Emsiense superior.

Beethovenia y *Plicostropheodonta* evolucionaron, del Praguense al Emsiense superior, de forma en cierto modo paralela, con tendencia, en ambos casos, a engrosar la concha, a aumentar en tamaño, a trocar un modelo de ornamentación plicostrofeodontoide puro, o casi puro, por otro más irregular, con for-

mación incluso, de haces. En ellos, contrariamente a lo que sucede en *Fascistropheodonta* s. str., los elementos secundarios ganan rápidamente importancia hacia delante y se hacen tan fuertes como los primarios fortaleciendo las estructuras internas, con campos musculares más impresos y mejor delimitados y plataforma dorsal y rebordes subperiféricos más desarrollados. En cambio, mientras que las especies de *Beethovenia* mantienen a lo largo de su historia la fuerte curvatura de la valva ventral y el acusado desarrollo de la geniculación, las de *Plicostropheodonta* tendieron a suavizar bastante la curvatura y a acortar la geniculación. A fines del Emsiense, ambas especies se extinguieron sin dejar, en apariencia, descendientes.

Agradecimientos

El presente trabajo es una contribución a los proyectos CGL-2011-24775/BTE "Eventos globales en el Devónico Inferior de España y su correlación mundial", del Ministerio Español de Economía y Competitividad, y CGL-2012/34475, "Procesos de formación de "melanges" y otras unidades geológicas desorganizadas", del Ministerio de Economía y Competitividad. Agradezco profundamente la excelente revisión del manuscrito por las profesoras María Luisa Martínez-Chacón y Montserrat Truyols Massoni, de la Universidad de Oviedo, que lo mejoraron notoriamente.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLAN, R.S. (1947): A Revision of the Brachiopoda of the Lower Devonian Strata of Reefton New Zealand. *Journal of Paleontology*, 21 (5): 436-452.
- ARBIZU, M. (1972): El Devónico Inferior de la costa asturiana entre la Punta de Narvata y la ensenada de Moniello. *Breviora Geologica Asturica*, 16 (3): 33-39.
- ARBIZU, M., GARCÍA-ALCALDE, J.L., GARCÍA-LÓPEZ, S., MÉNDEZ-BEDIA, I., SÁNCHEZ DE POSADA, L. C., SOTO, F.M., TRUYOLS, M., TRUYOLS, J., ALVAREZ, F., MÉNDEZ, C. y MENÉNDEZ, J.R. (1979): Biostratigraphical study of the Moniello Formation (Cantabrian Mountains, Asturias, NW Spain). *Geologica et Palaeontologica*, 13: 103-124.
- BINNEKAMP, J. (1965): Lower Devonian brachiopods and stratigraphy of North Palencia (Cantabrian Mountains, Spain). *Leidse Geologische Mededelingen*, 33: 1-62.
- BULNES, M., GARCÍA-ALCALDE, J.L. y MARCOS, A. (1999): Litoestratigrafía del Grupo Rañeces (Devónico Inferior) en el Antiforme de Caranga-Trubia (Zona Cantábrica, NO de España). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 12 (3-4): 339-349.
- CASTER, K.E. (1939): A Devonian fauna from Colombia. *Bulletin of American Paleontology*, 24: 1-218.
- COCKS, L.R.M. y RONG, J.-Y. (2000): Strophomenida. En: R.L. Kaesler (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part H, Brachiopoda, Revised, 2: Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (part): 216-347.

- COMTE, P. (1938): Brachiopodes dévoniens des gisements de Ferroñes (Asturies) et de Sabero (Léon). *Annales de Paléontologie*, 27: 41-87.
- D'ARCHIAC, A. y VERNEUIL, E. de (1842): On the fossils of the older deposits of the Rhenish Provinces. *Transactions Geological Society of London*, (series 2), 6(2): 303-410.
- DREVERMANN, F. (1902): Die Fauna der Untercoblenschichten von Obertadtfeld bei Daun in der Eifel. *Palaeontographica*, 49: 10-119.
- DREVERMANN, F. (1907): Paläozoische Notizen. Bericht der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt am Main: 125-136.
- GARCÍA-ALCALDE, J.L. (1968): Braquiópodos devónicos de la Cordillera Cantábrica (Orden Strophomenida). *Servicio de Publicaciones de la Universidad de Oviedo*, Extracto de Tesis Doctoral: 3-10.
- GARCÍA-ALCALDE, J.L. (1992): El Devónico de Santa María del Mar (Castrillón, Asturias, España). *Revista Española de Paleontología*, 7 (1): 53-79.
- GARCÍA-ALCALDE, J.L. (1995): L'évolution paléogéographique pré-varisque 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*, nº extraordinario, Jornadas de Paleontología Madrid, 1994: 58-71.
- GARCÍA-ALCALDE, J.L. (1997): North Gondwanan Emsian events. *Episodes*, 20 (4): 241-246
- GARCÍA-ALCALDE, J.L. (2001a): Paleobiogeographical relationships between North Gondwana and South Baltica: The *Ivanothyris havliceki* fauna (Cantabrian Zone, latest Emsian). *Journal of the Czech Geological Society*, Havlicek volume, 46 (3/4): 121-130.
- GARCÍA-ALCALDE, J.L. (2001b): Braquiópodos del Emsiense superior (intervalos faunísticos 11 a 13) del Dominio Astur-Leonés (Cordillera Cantábrica, N España). En: G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene y B. Azanza (eds.). Los Fósiles y la Paleogeografía. XVII Jornadas SEP, Albarracín, *Publicaciones Seminario Paleontología Zaragoza*, 5 (2): 545-550.
- GARCÍA-ALCALDE, J.L. (2005): Upper Emsian Spinelloidea and Cyrtospiriferoidea (Brachiopoda, Spiriferidina) of the Cantabrian Mountains (N Spain). *Geobios*, 38: 69-97.
- GARCÍA-ALCALDE, J.L. (2013): Terebratulidos (Braquiópodos Articulados) del Devónico de la Cordillera Cantábrica (N de España). *Trabajos de Geología*, 33: 17-170.
- GARCÍA-ALCALDE, J.L., ARBIZU, M., GARCÍA LÓPEZ, S., LEYVA, F., MONTESINOS, R., SOTO, F. y TRUYOLS-MASSONI, M. (1990): Devonian stage boundaries (Lochkovian/Pragian, Pragian/Emsian, and Eifelian/Givetian) in the Cantabrian region (NW Spain). *Neues Jahrbuch Geologie Paläontologie Abhandlungen*, 2: 177-207.
- GARCÍA-ALCALDE, J.L. y TRUYOLS-MASSONI, M. (1994): Lower/Upper Emsian versus Zlichovian/Dalejan (Lower Devonian) boundary. *Newsletter in Stratigraphy*, 30: 83-89.
- GARCÍA-ALCALDE, J.L., TRUYOLS-MASSONI, M., PARDO-ALONSO, M., BULTYNCK, P. y CARLS, P. (2000): Devonian chronostratigraphy of Spain. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 225: 131-144.
- GARCÍA-LOPEZ, S. y SANZ-LÓPEZ, J. (2002): Devonian to Lower Carboniferous conodonts biostratigraphy of the Bernesga Valley section (Cantabrian Zone, NW Spain). *Cuadernos del Museo Geominero*, 1: 163-205.
- GARCÍA-LÓPEZ, S. y SANZ-LÓPEZ, J. with contributions by SARMIENTO, G.N. (2002): The Palaeozoic succession and conodont biostratigraphy of the section between Cape Peñas and Cape Torres (Cantabrian coast, NW Spain). *Cuadernos del Museo Geominero*, 1: 125-161.
- GARCÍA-LÓPEZ, S., JAHNKE, H. y SÁNZ-LÓPEZ, J. (2002): Uppermost Pridoli to Upper Emsian stratigraphy of the Alto Carrión Unit, Palentine Domain (Northwest Spain). *Cuadernos del Museo Geominero*, 1: 229-257.
- HARPER, C.W. Jr. y BOUCOT, A.J. (1978): The Strophodontacea. Part III: Stropheodontidae (*sensu stricto*), Pholidostrophiidae and Lissostrophiidae. *Palaeontographica*, A, 162 (1-2): 1-80.
- JAHNKE, H. y RACHEBOEUF, P.R. (1980): Les Brachiopodes Strophomenida. En: Y. Plusquellec (coordinador). Les Schistes et Calcaires de l'Armorique (Dévonien Inférieur, Massif Armoricain). *Sédimentologie, Paléontologie, Stratigraphie. Mémoires de la Société Géologique et Minéralogique de Bretagne*, 23: 203-210.
- KAESLER, R.L., editor (2000): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda. Revised, vol. 2: Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (part). *The Geological Society of America, and The University of Kansas*, Boulder, Colorado: 1-423.
- KING, W. (1846): Remarks on certain genera belonging to the class Palliobranchiata. *Annals and Magazine of Natural History*, (series 1), 18: 26-42, 83-94.
- LAVERDIÈRE, J.W. (1930): Contribution a l'étude des terrains paléozoïques dans les Pyrénées occidentales. *Mémoires de la Société Géologique du Nord*, 10 (2): 1-131.
- LE MAÎTRE, D. (1952): La faune du Dévonien Inférieur et Moyen de La Saoura et des abords de l'erg El Djemel (Sud-Oranais). *Matériaux de la Carte Géologique d'Algérie*, Paléontologie, 12 (1): 1-171.

- MAILLIEUX, E. (1931): La faune des Grès et Schistes de Solières (Siegenien moyen). *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 51: 1-90.
- MAILLIEUX, E. (1932): La Faune de l'Assise de Winenne (Emsien moyen) sur les bordures méridionales et orientale du Bassin de Dinant. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 52: 1-102.
- MAILLIEUX, E. (1936): La faune et l'âge des quartzophyllades siegeniens de Longlier. *Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, 73: 1-140.
- MCCOY, F. (1851): On some new Cambro-Silurian fossils. *Annals and Magazine of Natural History*, (series 2) 8: 387-409.
- MÉNDEZ-BEDIA, I. (1976): Biofacies y litofacies de la formación Moniello-Santa Lucía (Devónico de la Cordillera Cantábrica, NW de España). *Trabajos de Geología*, 9: 1-93.
- OEHLERT, D. & P. (1896): Fossiles dévoniens de Santa Lucía (Espagne). Première partie. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 24 (3 série): 814-875.
- OEHLERT, P. y DAVOUST, F. (1879): Sur le Dévonien du département de la Sarthe. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 3 (7): 697-717.
- ÖPIK, A.A. (1934): Über Klitamboniten. *Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) Acta et Commentationes (series A)*, 26 (5): 1-239.
- PAECKELMANN, W. y SIEVERTS, H. (1932): Die fauna des deutschen Unterkarbons. Die Brachiopoden, I: die Orthiden, Strophomeniden und Choneten des mittleren und oberen Unterkarbons. *Königliche Preussische Geologische Landesanstalt, Abhandlungen (N. S.)*, 122: 143-326.
- PARDO ALONSO, M.V. y GARCÍA-ALCALDE, J.L. (1996): El Devónico de la Zona Centroibérica. *Revista Española de Paleontología*, nº extraordinario: 72-81.
- PERDIGAO, J.C. (1967): Descoberta de Mesodevónico em Portugal (Portalegre). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 52: 27-48.
- PERDIGAO, J.C. (1972): O Devonico de Barrancos (Paleontologia e Estratigrafia). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 56: 33-54.
- PUSCHMANN, H. (1964): Stratigraphie der Devonmulde von Herrera del Duque (Extremadura/Spainien) mit beschreibung der Brachiopoden. *Universität Ruprecht-Karl, Heidelberg*: 1-141.
- RENAUD, A. (1942): Le Dévonien du Synclinorium Médian Brest-Laval. *Mémoires de la Société Géologique et Minéralogique de Bretagne*, 7 (1): 1-184.
- RONG, J.-Y. y COCKS, L.R.M. (1994): True *Strophomena* and a revision of the classification and evolution of strophomenoid and "strophodontoid" brachiopods. *Palaeontology*, 37 (3): 651-694.
- SOKOLSKAYA, A.N. (1960): Otriad Strophomenida. En: Y.A. Orlov (ed.). *Osnovy Paleontologii. Brakhiopody*, 7: 206-220.
- SOTO, F. y GARCÍA-ALCALDE, J.L. (1976): La fauna silicificada del Devónico de Piedras Blancas. *Trabajos de Geología*, 8: 87-103.
- TEMPLE, J.T. (1965): Upper Ordovician Brachiopods from Poland and Britain. *Acta Palaeontologica Polonica*, 10: 379-459.
- TRUYOLS-MASSONI, M. y GARCÍA-ALCALDE, J.L. (1994): Fauna Rhéno-Bohémienne (Dacryoconaridés, Brachiopodes) à la limite Emsien inférieur/supérieur au Cabo La Vela (Asturies, Espagne). *Geobios*, 27 (2): 221-241.
- VERNEUIL, E. de et D'ARCHIAC, A., (1845): Note sur les fossils du terrain paléozoïque des Asturies. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 2 (2): 458-480.
- WEDDIGE, K. (1996): Devon-Korrelationstabelle. *Senckenbergiana lethaea*, 76 (1/2): 267-286.