

Braquiópodos del Devónico Inferior (Lochkoviense-Praguiense) de la región Cántabro- Celtibérica (España)

Lower Devonian (Lochkovian-Pragian) brachiopods from the Cantabrian-Celtiberian region (Spain)

J. L. GARCÍA-ÁLCALDE¹ Y Z. A. HERRERA²

¹ Departamento de Geología, Universidad de Oviedo, C/Jesús Arias de Velasco s/n, 33005 Oviedo, Asturias, España
(e-mail: jalcalde@geol.uniovi.es)

² Museo de los Mares Paleozoicos, Universidad de Zaragoza, C/La Unión 3, 44497 Santa Cruz de Nogueras, Teruel, España
(e-mail: zherrera@unizar.es)

Resumen: Se estudian varios taxones nuevos de braquiópodos del Devónico inferior (Lochkoviense-Praguiense) de la región cántabro-celtibérica de la cuenca Iberoarmórica que contribuyen a apoyar la existencia y continuidad a lo largo del tiempo de dicha cuenca. *Trigonirhynchia palentina* n. sp. y *T. celtiberica* n. sp. son formas de rinconélidos próximas a la especie armórica *T. fallaciosa*, y de similar edad que ella, Praguiense inferior. El género *Eucharitina*, bien conocido en el Dominio paleogeográfico del Viejo Mundo, se identifica y describe formalmente por primera vez en el área estudiada, donde está representado por tres especies: *E. bultyncki* n. sp., de la parte alta del Lochkoviense inferior del Guadarrama oriental y *E. carlsi* n. sp., de la parte baja del Praguiense inferior y *E. cf. eucharis*, de fines del Praguiense medio, de la Cordillera Ibérica Oriental. Se menciona y figura también material de comparación de la especie armórica, *E. oehlerti*. Se propone el nuevo género del Orden Athyridida *Chopinina*, constituido solo por su especie-tipo, *C. petercarlsi* n. sp., del Lochkoviense superior o del Praguiense inferior de Palencia y Celtiberia. La concha muy transversa, de contorno elíptico, con buen desarrollo del área cardinal y ornamentación de lamelas concéntricas escamosas en *Chopinina* lo aproxima a la Subfamilia Plicathyridinae, en particular al género *Anathyris*. Sin embargo, la ausencia de elementos radiales (pliegues y surco ventral) en la concha y la comisura anterior no invaginada podría indicar que *Chopinina* es un tronco ancestral, primitivo, de la subfamilia, cuya ulterior evolución hasta llegar a *Anathyris* en el Emsiense se desconoce.

Palabras clave: Región Cántabro-Celtibérica, Cuenca Iberoarmórica, Devónico Inferior, braquiópodos rinconélidos y atirídidos, *Trigonirhynchia*, *Eucharitina*, *Chopinina*.

Abstract: Several new Lower Devonian (Lochkovian-Pragian) brachiopod taxa from the Cantabro-Celtiberian region of the Ibero-Armorican basin are described and figured. These taxa support the occurrence and continuity of the Iberoarmorian basin along time. *Trigonirhynchia palentina* n. sp. and *T. celtiberica* n. sp. are Lower Pragian rhynchonellid species close to the Armorican species *T. fallaciosa*. The genus *Eucharitina*, well-known along the paleogeographic Old World Domain, is formally identified and described for the first time in the studied region. There, it is represented by three

species, *E. bultyncki* n. sp. from the upper part of the Lower Lochkovian in Eastern Guadarrama, and *E. carlsi* n. sp., lowermost Pragian and *E. cf. eucharis*, middle Pragian of the Eastern Iberian Chain. Comparison material of the Armorican species *E. oehlerti* are also mentioned and figured. A new Athyrididae genus, *Chopinina*, constituted only by the type-species *C. patercarlsi* n. sp. from the upper Lochkovian or the lower Pragian of Palencia and Celtiberia is proposed here. The very transverse elliptical outline, good development of the cardinal area and ornamentation of concentric, squamose growth lamellae, are features close to those of the Subfamily Plicathyridinae, in particular to the genus *Anathyris*. However, the lack of radial elements (plications and sulci) on the shell, and non-emarginate anterior commissure could indicate that *Chopinina* was the subfamily ancestor whose further evolution to reach *Anathyris* in the Emsian remains unknown.

Keywords: Cantabro-Celtiberian region, Iberoarmorican basin, Lower Devonian, rhynchonellid and athyridid brachiopods, *Trigonirhynchia*, *Eucharitina*, *Chopinina*.

Los numerosos e interesantes datos estratigráficos y sedimentológicos aportados por Carls (1988) abrieron perspectivas apasionantes en el estudio de la paleogeografía del suroeste de Europa durante el Devónico, particularmente el Devónico Inferior. El enlace estructural y paleoambiental de la extensa área española Cantabro-Celtibérica (incluyendo las Montañas Cantábricas, Guadarrama oriental y Aragón), y la cuenca Armoricana (Fig. 1), es un desafío

permanente que no puede ser ignorado. Las condiciones impuestas por las áreas fuente, el clima y la dinámica general de la extensa cuenca determinaron la naturaleza y composición de las asociaciones faunísticas que se encuentran a lo largo de ella, introduciendo matices más o menos contrastados en los relictos aflorantes de las antiguas sucesiones marinas que es preciso interpretar adecuadamente. Es por lo que el estudio de la diversidad y los análisis de semejanza se han convertido en un objetivo fundamental para aquilatar las diferentes situaciones y compararlas entre sí. Esto exige, entre otros, un minucioso estudio paleontográfico que, en gran medida, está por hacer en muchos de los grupos de organismos que habitaron la cuenca.

Trabajos como:

- 1) Carls (1971, 1982) y Carls y Valenzuela-Ríos (1999) sobre las similitudes y diferencias estratigráficas entre Celtiberia y Armorica, del Prídoliense al Praguense, basado en braquiópodos y conodontos,
- 2) Binnekamp (1965), sobre la correlación de las faunas de braquiópodos del Lochkoviense-Praguense de Palencia con las áreas adyacentes,
- 3) Carls (1983a) sobre las afinidades de Celtiberia con la Zona Asturoccidental-Leonesa (ZAOL),
- 4) Bultynck (en Bultynck y Soers, 1971) y Carls (1969a, b, 1977), basados en braquiópodos y conodontos, principalmente, sobre los rasgos comunes y originales del Guadarrama oriental

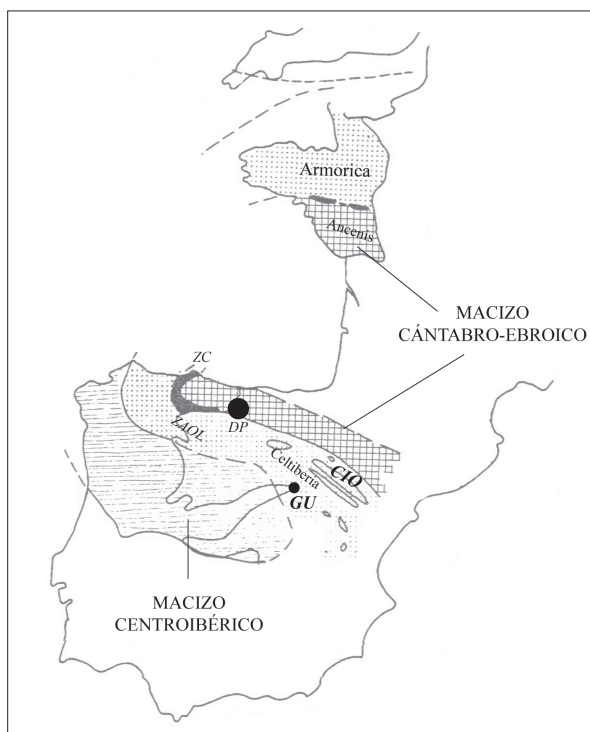


Figura 1. La gran cuenca Iberoarmoricana durante el Devónico Inferior y sus áreas-fuente. CIO: Cordillera Ibérica Oriental; GU: Guadarrama oriental; ZAOL: Zona Asturoccidental-Leonesa; ZC: Zona Cantábrica; DP: Dominio Palentino. Modificado de Carls (1982, 1988).

(GU) y la Cordillera Ibérica Oriental (CIO) durante el Devónico Inferior, y

- 5) Liñán (1983) y Gozalo y Liñán (1988) sobre la extensión celtibérica del límite entre las zonas Cantábrica (ZC) y Asturoccidental-Leonesa (ZAOL),

cumplieron el objetivo primordial de cimentar las relaciones estratigráficas generales entre los principales dominios de la cuenca. Varios autores ofrecieron, además, monografías más o menos extensas y ceñidas al área de estudio y periodo considerado, sobre algunos de los grupos fósiles más importantes (Bultynck, 1971, 1976: conodontos; Gandl, 1972: trilobites Acastavinae y Asteropyginae; Gourvenec, 1989: braquiópodos espiriféridos; Racheboeuf, 1981: braquiópodos chonétidos; Gozalo, 1994: ostrácodos). Estos y otros trabajos más específicos sobre aspectos estratigráficos y taxones concretos, han conseguido situar la región de referencia entre las mejor conocidas del Devónico Inferior de Europa.

Sin embargo, todavía hoy, las evaluaciones paleobiogeográficas y de paleodiversidad se centran, en exceso, en listas de nombres y Tablas, sin soporte descriptivo ni figurativo adecuado. Y por eso, a título de ejemplo, García-Alcalde (1999) concluyó que de las aproximadamente cincuenta y tres especies del Praguense citadas hasta entonces en la región Cántabro-Celtibérica (Montañas Cantábricas, Guadarrama oriental y Aragón), solo seis o siete habrían existido indudablemente a lo largo de toda ella. Este número parece, en cualquier caso, muy corto. De hecho, uno de nosotros (J. L. G. A.) reconoció en las colecciones del Departamento de Geología de Oviedo y en las personales de los autores del presente trabajo, al menos entre diecisiete y veinte formas comunes o muy próximas en el área considerada. En consecuencia, con vistas a alcanzar conclusiones firmes respecto a la diversidad total y semejanza real entre las áreas consideradas, los autores han iniciado un proyecto de estudio detallado y exhaustivo de braquiópodos en la parte española de la gran cuenca Iberoarmórica. Dicho estudio se limita, por ahora, al intervalo temporal Lochkovense-Praguense, representado en las Formaciones Lebanza (en Palencia, Zona Asturoccidental-Leonesa), Cercadillo (en Guadarrama oriental, GU, Celtiberia) y Nogueras

(en la Cordillera Ibérica oriental, CIO, Celtiberia) (Fig. 2), cuando proliferaron de manera especial asociaciones conchíferas bentónicas de diversidad elevada. El presente trabajo, en particular, se ciñe a un número reducido de especies nuevas, celtibéricas y palentinas, de rinconélidos, cuya presencia permite sugerir edades y correlaciones de interés, y a un nuevo género y especie de atirídido, de distribución más general, cuya morfología podría indicar una posición basal dentro de la rama de los Plicathyridinae. Entre los rinconélidos, *Trigonirhynchia palentina* n. sp. y *T. celtiberica* n. sp., representan variantes regionales de la conocida especie armoricana, *Trigonirhynchia fallaciosa* (Bayle, 1878) con posición estratigráfica sensiblemente similar en el Praguense inferior. Por su parte, el género *Eucharithina*, bien conocido en el Lochkovense-Praguense del Dominio del Viejo Mundo, Dominio Ibarmagrebí (Domain Ibarmaghien, Plusquellec, 1987) lo citó, por primera vez en España, Racheboeuf (en Racheboeuf y Robardet, 1986), al describir y figurar *E. sp. cf. E. oehlerti*, en el Devónico Inferior de la zona de Ossa-Morena (ZOM). Más tarde, Carls (1999) mencionó en el Praguense inferior de la CIO *E. oehlerti*, en la Fm. Nogueras, y *E. cf. eucharis*, en la Fm. Santa Cruz, sin descripción ni figuración alguna. A partir de colecciones en la CIO de uno de nosotros (Z. H.), se propone aquí la especie *E. carlsi* n. sp., probablemente la supuesta *E. oehlerti* de Carls (1999), y se reconoce también la presencia de *E. cf. eucharis*, a la que se mantiene en nomenclatura abierta por disponer de material inadecuado para su identificación completa. Por otro lado, una forma relativamente abundante en niveles de la parte alta del Lochkovense inferior del Guadarrama oriental, determinada por Bultynck (en Bultynck y Soers, 1971) como *Lanceomyonia borealiformis occidentalis*, citada también en Aragón (Carls, 1999), pertenece, en realidad, al género *Eucharithina*, a una especie que se propone aquí como *E. bultyncki* n. sp. Por último, los niveles del Lochkovense superior (con dudas; ver más adelante) o del Praguense inferior, registran en Palencia y en la CIO, la presencia de un atirídido de concha de contorno elíptico sumamente transversa, sin pliegues ni surcos radiales pero con semejanzas externas e internas con los Plicathyridinae, en particular con el género *Anathyris*, que se interpreta en el presente trabajo como un nuevo género, *Chopinina*, constituido, por ahora, solo por su especie-tipo,

C. petercarlsi n. sp. Esta curiosa especie podría ser la que Carls (1999: 157) citó en la Fm. Nogueras como «*Anathyris* ? n. sp. (*primer Plicathyridinae muy transversal...*)», sin ofrecer tampoco descripción ni figuración.

La presencia de tantas especies nuevas puede parecer chocante a primera vista. García-Alcalde (1999) ofreció una explicación relacionando la aparición de muchas formas originales en torno al límite Lochkoviense/Praguiense del dominio Ibarmagrebí con la existencia de fluctuaciones eustáticas marcadas, en particular un acusado proceso regresivo, equivalente al que precedió al ciclo Ia de Johnson *et al.* (1985) que supuso un factor homogeneizante para las faunas epicontinentales al tiempo que introdujo un amplio espectro de facies someras, incluso supra-

mareales, caracterizadas por comunidades biológicas diferentes de las anteriores, en lugares donde hasta entonces prevalecían condiciones marinas francas. Poco después de esta regresión de fines del Lochkoviense, un nuevo fenómeno eustático, evidenciado por la presencia de un ritmotema generalizado en toda la región celtibérica, que alcanzaría incluso Armorica oriental (Carls, 1988), contribuyó a la aparición de nuevos taxones y asociaciones bentónicas a fines del Praguiense inferior, en la parte alta de las formaciones Nogueras, Lebanza y Nieva y miembro Ce5 de la Fm. Cercadillo (Fig. 2).

Las formaciones Lebanza (Alvarado y Sampelayo, 1945; Binnekamp, 1965), Nogueras (Carls, en Carls y Gandl, 1967), mitad inferior (niveles MS1 a MS13) de la Fm. Cercadillo (Bultynck y Soers,

EDAD	REGIONES ESPAÑOLAS										
	CADENA IBÉRICA OR.		E. GUADARRAMA		PALENCIA		ASTURIAS				
PRAGUIENSE MED.	Fm. Santa Cruz	d3a	C. curvicauda	Ce 6	MS 14	C. curvicauda	Fm. Abadía (Mb. Cortés)		Fm. Bañugues	IF7	
?				?	?		LEB 62				
PRAGUIENSE INF.	Fm. Nogueras	d2cβ	Pr. simulator	Ce 5	MS 13	Pr. simulator	59	Mb. E	Grupo Rañeces	IF6	
				?	?		?				
		d2c	C. a. castilianus	Ce 4	MS 12	C. a. castilianus	43	Mb. D			
				?	?		?				
		d2b	capa A	Ce 3	MS 11	?	34	Mb. C			
?				?	?						
LOCHKOVIENSE SUP.	d2a	d2bα	?	Ce 2	MS 10	25	Mb. B			IF4	
LOCHKOVIENSE INF.		d2aβ	?	?	MS 9	6	Mb. A				
		d2aα	P. r. l. C. aa.?	Ce 1	MS 2	P. r. l. C. aa.?					IF3

Figura 2. Correlación de unidades litoestratigráficas del Devónico Inferior (Lochkoviense a parte baja del Praguiense) a lo largo del área asturoccidental-leonesa-celtibérica. Según datos de Sommer (1965), Bultynck (en Bultynck y Soers, 1971), Bultynck (1976), Carls (1969a, 1999), García-Alcalde *et al.* (1990a), Carls *et al.* (1993), Carls y Valenzuela-Ríos (1999), García-López y Sanz-López and contributions by Sarmiento (2002), García-López y Sanz-López (2002), García-Alcalde (2014), y el presente trabajo. *Ce*: Subdivisiones de la Fm. Cercadillo, en el Guadarrama oriental (Bultynck y Soers, 1971); *E*: Este; *Fm.*: Formación; *IF*: Intervalo Faunístico (García-Alcalde, 1996); *Inf*: Inferior; *Mb.*: Miembro; *MS*: Subdivisiones de la Fm. Cercadillo, en el Guadarrama oriental (Carls, 1969a, b); *OR*: Oriental; *Sup*: Superior. Abreviaturas de conodontos: *C*: *Caudicriodus*; *C.a.*: *Caudicriodus angustoides*; *C.a.a.*: *Caudicriodus angustoides alcoaleae*; *O*: *Ozarkodina*; *P.*: *Praelatericriodus*; *P.r.l.*: *Praelatericriodus rectangularis lotzei*.

1971) y Nieva (Barrois, 1882), en Asturias (Fig. 2) son, en el contexto paleogeográfico planteado por Carls (1988), unidades estrechamente equivalentes, predominantemente carbonatadas, con contrapartidas muy similares en Francia, en el Sinclinorio Medio Armoricano (formaciones L'Armorique, y Saint-Cénéré, principalmente) y Cotentin (Fm. Nehou) (cf. Morzadec *et al.*, 1988a, b). La Fm. Lebanza presenta frecuentes dolomías y escasos niveles areniscosos en la mitad inferior (Miembros A y B, *sensu* García-Alcalde, 2013) e intercalaciones pizarrosas en la superior (Mb. E). Abundan también las dolomías en la Fm. Nieva, en Asturias, mientras que la Fm. Nogueras muestra una alternancia de calizas impuras, con lutitas más o menos limosas y bancos arenosos algo más abundantes que las anteriores. La parte inferior de la Fm. Cercadillo es relativamente original, en cuanto a la abundancia de pizarras y areniscas, pero los niveles MS12 y MS13, en parte, son totalmente comparables con el Submiembro d2c de la Fm. Nogueras aunque de mayor espesor (Carls, 1988) (Fig. 2). A los datos anteriores cabe añadir la presencia de las primeras manifestaciones arrecifales en el Devónico, dentro del Miembro C de la Fm. Lebanza, en la mitad inferior de la Fm. L'Armorique (cf. Morzadec *et al.*, 1988a: 13) y en la mitad superior de la Fm. Nieva (García-Alcalde *et al.*, 1990b), mientras que las calizas encriníticas claras (nivel MS12a) en el GU podrían tener similar significado (Carls, 1988). En conjunto, la homogeneidad estratigráfica que se manifiesta en las formaciones relacionadas, en particular durante el Lochkoviense-Praguiense inferior, al que pertenecen los taxones estudiados, constituye una potente prueba de la existencia y continuidad lateral de la cuenca Iberoarmoricana en el Devónico Inferior.

Sistemática

El material original de los taxones estudiados, proviene de las colecciones propias de los autores. El de Z. H. está depositado en el Museo de Paleontología de la Universidad de Zaragoza, con siglas MPZ. El de J. L. G.A. se encuentra en el Museo de Geología de la Universidad de Oviedo con siglas DPO (Área de Paleontología de Oviedo).

La terminología de las descripciones y la sistemática son las propuestas en el *Treatise on Invertebrate Paleontology*.

Orden **Rhynchonellida** Kuhn, 1949

Superfamilia **Rhynchotrematoidea** Schuchert, 1913

Familia **Trigonirhynchiidae** Schmidt, 1965

Subfamilia **Trigonirhynchiinae** Schmidt, 1965

Género *Trigonirhynchia* Cooper, 1942

Especie-tipo: *Uncinulina fallaciosa* Bayle, 1878. Devónico Inferior, Francia.

Diagnosis: Concha de tamaño pequeño a medio, contorno subtriangular a subpentagonal, dorsibiconvexa, gancho suberecto a curvado, deltidio abierto limitado por placas deltidiales separadas, pliegue dorsal y surco ventral claros, pero poco desarrollados en altura y profundidad, respectivamente. Comisura anterior uniplegada, lengüeta alta, trapezoidal, crenulada. Costillas simples, fuertes, redondeadas a subangulosas, partiendo de los ganchos, con espinas marginales. Placas dentales finas y cortas soportando dientes alargados y denticulados. Septalio cubierto anteriormente por un fino conectivo anguloso, sin apófisis cardinal, apoyado en un septo delgado bastante largo, bases crurales bien marcadas.

Diagnosis. *Shell of small to medium size, of subtriangular to subpentagonal outline, dorsibiconvex, with suberect to incurved beak, deltidium open, restricted by separated deltidial plates; dorsal fold and ventral sulcus sharp, but slightly developed in height and depth, respectively; anterior commissure uniplicate, trapezoidal and crenulate, with high tongue. Ribs simple, strong, rounded to subangular, starting at beaks, with marginal spines. Dental plates thin and short, supporting long and denticulated teeth. Septalium covered anteriorly by thin and angular connectivum, without cardinal process, supported by thin and rather long septum, with well marked crural bases.*

Discusión: La morfología generalizada de la concha de *Trigonirhynchia*, provocó una especie de «efec-

to llamada» taxonómico para numerosas formas de rinconélidos, que se añadieron en el curso del tiempo cerca de dicho género en la Familia Trigonirhynchiidae y sus diversas subfamilias (ver Savage, 1996; Savage et al., 2002) hasta sumar un número de taxones muy elevado (más de treinta y cinco géneros en Trigonirhynchiidae, de los que veinticuatro pertenecen a Trigonirhynchiinae). Esta situación es engañosa porque entre los taxones incorporados hay, al menos, dos corrientes evolutivas alejadas, que se manifiestan en la existencia de estructuras cardinales dorsales radicalmente distintas (Rozman, 1969; Havlíček y Storch, 1990; García-Alcalde, 1998, 2009): *Trigonirhynchia* y los trigonirínquidos *sensu stricto*, poseen auténtico septo medio dorsal, cuya parte axial es una capa delgada de calcita granular (*medio-test*), de génesis y estructura muy similares a los de la capa primaria, de la que se proyectan anterolateralmente fibras de la capa secundaria, que flanquean el septo en toda su extensión (Westbroek, 1967). En cambio, en muchas formas originariamente incluidas en la familia, el tabique medio dorsal no es otra cosa que un abombamiento del fondo de la valva que gana altura y grosor en el curso de la ontogenia por aposición de sucesivas láminas concéntricas de concha secundaria fibrosa (*seudosepto*; ver Rozman, 1969 y Havlíček y Storch, 1990). García-Alcalde (2009) discutió la importancia de este rasgo y le asignó un valor superfamiliar, reagrupando varios de los antiguos géneros Trigonirhynchiidae, en su nueva familia, Iberirhynchiidae dentro de la Superfamilia Ancystrorhynchoidea Cooper, 1956.

Trigonirhynchia palentina n. sp.

Figs. 3-8, 23, Tabla I

v.1965 *Trigonirhynchia fallaciosa* (Bayle, 1878); Binnekamp, p. 30, pl. 6, figs. 1-4a, Fig.text. 16.

v.1988 *Trigonirhynchia fallaciosa*; García-Alcalde et al., Fig. 3.

v.1990a *Trigonirhynchia fallaciosa*; García-Alcalde et al., p. 183, Fig. 2.

v.1990b *Trigonirhynchia fallaciosa*; García-Alcalde et al., Fig. 1.

v.2013 *Trigonirhynchia fallaciosa*; García-Alcalde, Fig. 53.

Origen del nombre: De la provincia española de donde procede la especie, Palencia.

Material: Sesenta y cinco ejemplares en variable estado de conservación, pero siempre con parte de la concha exfoliada. Holotipo DPO 33442 (Fig. 8.1-5) y diecisiete paratipos DPO 29502-29504, 30376-30378, 33443-33453 y 33448 (Figs. 6, 8), de la localidad y estrato tipo (Figs. 3-4, 23). Cuatro ejemplares, DPO 30375 (M-LEB-52/53A), 30380 (M-LEB-49/50) y 31331-31332 (M-LEB-I-48), de la localidad tipo pero de otros niveles del Miembro E. Veintinueve ejemplares, DPO 33454-33465, 29474, 30830-30831, 33466-33470, 33473, 46939-46940, 46942-46947 (el DPO 44946 seccionado, Fig. 7), de niveles equivalentes al estrato tipo, en el corte del antiguo camino de carros de Lebanza a la abadía de Lebanza, Yac. F-141 (Fig. 23). Siete ejemplares, DPO 29497-29501, 33471 y 46941, de la parte alta de la Fm. Lebanza, de diversos afloramientos del área en torno al pueblo de Lebanza. Cinco ejemplares, DPO 29475-29479 (Fig. 8.10-13), donados por R. Wagner, Yac. RW-553 del Miembro E de la Fm. Lebanza. Dos ejemplares, DPO 29480-29481 (Fig. 8.6-9), donados por D. Jordan, del Miembro E de la Fm. Lebanza.

Localidad y estrato tipo: Calizas *packstone* y *wackestone*, con finos lechos de lutitas carbonatadas oscuras intercaladas, parte alta de la Fm. Lebanza, Miembro E, nivel α -251/252 (antiguo M-LEB-I-51/52), zona de conodontos *Praelatericriodus simulator*, Praguense inferior (parte alta). Estratotipo de la Fm. Lebanza, llamado de «Las Cabañinas», por la presencia de una cabaña de pastores próxima, unos 900 m al OSO del pueblo de Lebanza (norte de Palencia), entre el arroyo de La Abadía y la carretera de Lebanza a la abadía de Lebanza (Figs. 3-4, 23).

Diagnosis: Concha grande, tan larga como ancha o algo más ancha, biconvexa a moderadamente dorsi-

biconvexa, con el máximo grosor en la mitad posterior de la concha, contorno triangular a subpentagonal con la máxima anchura en los 2/3 de la longitud, sección transversal ovalada a subcuadrada, gancho corto, con ángulo apical obtuso, suberecto a erecto, surco ventral y pliegue dorsal poco desarrollados, iniciándose en el tercio posterior de la concha, con surco ventral de fondo convexo, desembocando en

una lengüeta subtrapezoidal alta, anterodorsal a dorsalmente dirigida. Concha cubierta de costillas simples, subangulosas, en número de 18 a 30 (promedio 22), naciendo en los ápices, terminadas en espinas marginales bastante largas. Cinco a seis costillas en el pliegue dorsal, por cuatro a cinco en el seno ventral, en ocasiones con una o dos parietales. Campo muscular ventral estrecho y largo con huellas pequeñas

Ejemplar	L	a	g	a/L	g/L	a	Nc	Fórmula costal
Holotipo Dpo 33442	28,8	27	22,7	0,94	0,79	98°	30	M(7/6), p, l(11/12)
Paratipo Dpo 33446	17,3	19,1	9,8	1,10	0,57		21	M(5/4), p?, l(7/8)
Paratipo Dpo 33447	13,8	15	8,6	1,09	0,62	100°	24	M(5/4), muy débil
Paratipo Dpo 33448	19,9	22,3	12,4	1,12	0,62		26	M(6/5), p?, l(9/10)
Paratipo Dpo 33449	12,8	14	6,5	1,09	0,51		22	M(6/5), muy débil
Paratipo Dpo 33451	10,6	12,3	5,5	1,16	0,52		19	No se ve
Paratipo Dpo 33453	8	8,8	4	1,10	0,50	88°	21	No se ve
Paratipo Dpo 29503	11,7	13	6,6	1,11			24	M(6/5), p?, l(8/9)
Paratipo Dpo 29504	3,7	4	1,7	1,08		81°	18	No se ve
Dpo 29455	25,4	25,6	19,6	1,01	0,77		24	M(4/3), p, l(9/10)
Dpo 29456	24,3	23	15,7	0,95		88°	24	M(6/5), p?, l(8/9)
Dpo 29458	15,6	15,6	10,6	1,00		88°	19	M(5/4), p?, l(6/7)
Dpo 29459	13	15,9	12,8	1,22			22	M(6/5), muy débil
Dpo 29460	12	13,4	5,5	1,12			20	No se ve
Dpo 29461	9,8	10,7	4,5	1,09		102°	21	No se ve
Dpo 29462	8	8,7	3,6	1,09			21	No se ve
Dpo 29475	11,3	11,6	6,4	1,03		92°	27	M(5/4), p?, l(10/11)
Dpo 29476	22,7	21,7	15	0,96		98°	21	M(5/4), p?, l(7/8)
Dpo 29477	14,4	15	8,6	1,04		90°	23	M(5/4), p, l(8/9)
Dpo 29478	10,3	11,3	5,3	1,10			21	No se ve
Dpo 29479	7,6	9	4	1,18			22	No se ve
Dpo 29481	24,6	24,6	14,2	1,00		105°	24	M(6/5), p?, l(8/9)
Dpo 29499	25	22,8	18,4	0,91		98°	23	M(5/4),
Dpo 30375	8,5	8,7	4	1,02		87°	18	No se ve
Dpo 30377	13,5	14	6,7	1,04		92°	20	No se ve
Dpo 30830	10	11	4,4	1,10		95°	23	No se ve
Dpo 30831	9,4	10,8	4,9	1,15			20	No se ve
Dpo 33469	12	12,3	5,4	1,02			21	No se ve
Dpo 33473	21,3	21	14,8	0,99			28	M(6/5), p?, l(10/11)
Dpo 46939	22,4	22,7	17	1,01		104°	20	M(4/3), p?, l(7/8)
Dpo 46941	21,4	21,2	11	0,99			28	M(6/5), p?, l(10/11)
Dpo 46942	9	8,8	3,8	0,98		72°	20	No se ve
Dpo 46944	23,5	21,4	15,3	0,91			24	M(6/5), p?, l(8/9)

Tabla I: Medidas de ejemplares seleccionados de *Trigonirhynchia palentina* n. sp. L: longitud, a: anchura, g: grosor, α : ángulo apical, Nc: número total de costillas, M: costillas medias, p: costillas parietales, l: costillas laterales.

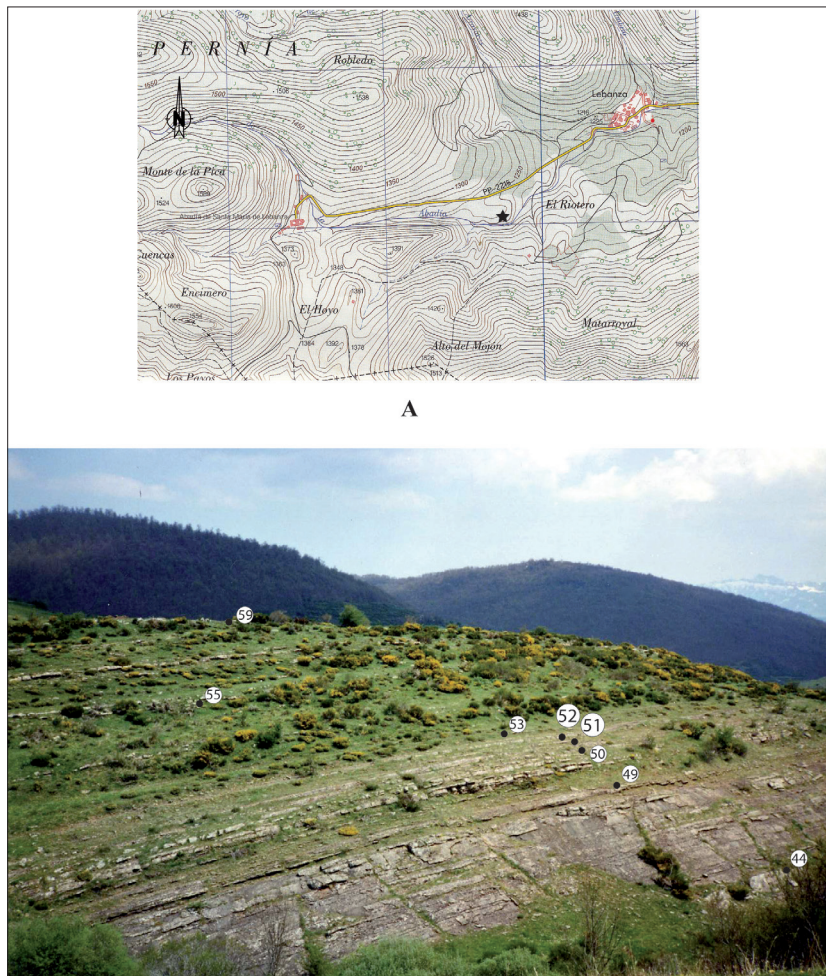


Figura 3. *Trigonirhynchia palentina* n. sp. A: localidad tipo de la especie, corte de «Las Cabañinas», al OSO del pueblo de Lebanza (estrella negra); B: vista mirando al norte del estratotipo y otros niveles de la parte alta de la Fm. Lebanza (tomada de García-Alcalde, 2013).

de los aductores rodeadas por las de los diductores. Septalio cubierto anteriormente por un conectivo fino en forma de techo y soportado por un septo medio delgado y alto, que no suele prolongarse más allá de la mitad de la longitud.

Diagnosis: *Trigonirhynchia* of large size, as long as wide or slightly shorter than wide, biconvex to moderately dorsibiconvex, with maximum thickness at the posterior half of shell, triangular to subpentagonal outline with maximum width at 2/3 of the shell length, transverse section oval to subquadrate, short umbo with obtuse beak angle, suberect to erect, ventral sulcus and dorsal fold poorly developed, with origin at the posterior third of shell, ventral sulcus of convex floor abutting on high subtrapezoidal tongue, anterodorsally to dorsally oriented. Shell covered by ribs simple, subangular numbering 18 to 30 (22 on average), starting on beaks, ending in rather long marginal spines. Five to six cos-

tae on dorsal fold, and four to five on ventral sulcus, occasionally with one or two parietal ribs. Ventral muscle field narrow and long, with small adductor scars surrounded by diductor scars. Septalium covered anteriorly by thin and roof-shaped connectivum, supported by thin and high median septum, usually not extending further than half of valve.

Descripción: Concha astrófica, de gran tamaño para el género (hasta 30 mm de longitud, promedio L: 15,2 para treinta y tres medidas), contorno triangular a subpentagonal, sección ovalada a subcuadrada, equidimensional a ligeramente transversa (promedio a/L: 1,04 para treinta y tres medidas), con la máxima anchura situada hacia los 2/3 de la longitud, biconvexa a moderadamente dorsibiconvexa, bastante alta (promedio g/L: 0,58, para treinta y tres medidas) (Fig. 5), con el máximo grosor situado normalmente hacia el tercio posterior. Gancho ventral corto,

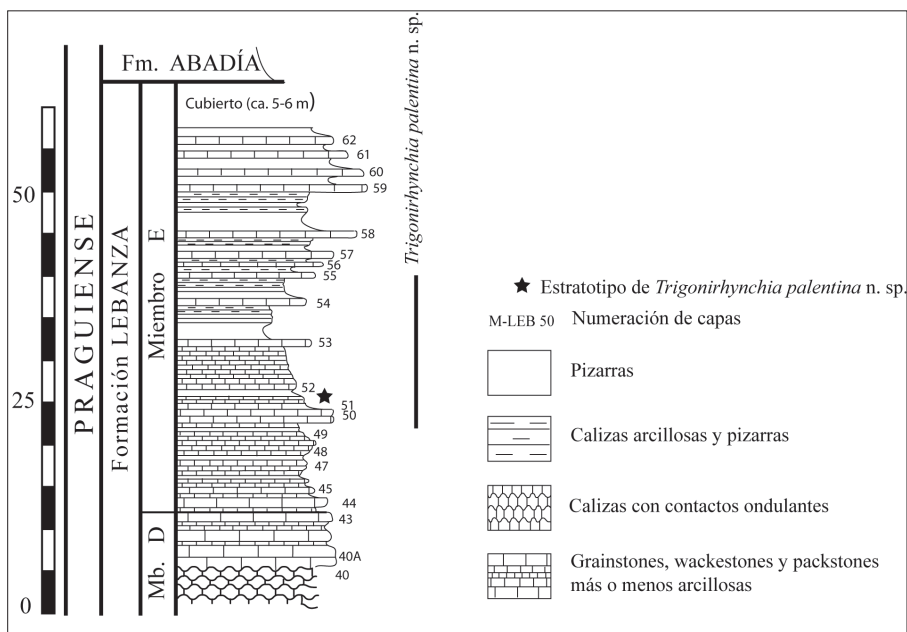


Figura 4. *Trigonirhynchia palentina* n. sp. Estratotipo de la especie (estrella negra), en el nivel 51/52 (=M-LEB-51/52 = α -251/252 del corte), del Mb. E de la Fm. Lebanza, Praguense inferior (parte alta).

suberecto a erecto, curvado en algunos ejemplares seniles y recto en los neánicos, ángulo apical entre 72 y 105° (promedio para diecisiete medidas: 93°) (Tabla I); interárea baja y cóncava, más corta que la máxima anchura, pero bien delimitada por aristas

umbonales subangulosas, delirio estrecho, abierto, con finas placas deltidiales en sus márgenes. Valva ventral regularmente convexa a lo largo del plano medio, prolongada hacia delante en una lengüeta subtrapezoidal alta, de fondo plano, dirigida anterodorsal a dorsalmente, con flancos doblados, más o menos abruptamente, hacia la comisura, para formar en ella un ángulo obtuso con los de la otra valva. Surco medio ventral desarrollado solo en el estadio efébo desde el primer tercio de la longitud o, en ocasiones, desde la base de la lengüeta, muy ancho, pero poco profundo y de fondo convexo, ocupando gran parte del margen anterior. Gancho dorsal recurvado, oculto en la cavidad deltidial de la otra valva; pliegue dorsal bajo, convexo, relativamente estrecho, doblado distalmente hacia la comisura hasta unirse al extremo superior de la lengüeta ventral; flancos de la valva vueltos, más o menos verticalmente, hacia la comisura. Comisuras dentadas, la anterior uniplegada y las laterales algo sinuosas. Concha ornada de costillas simples, rectas, fuertes, subangulosas, en número de dieciocho a treinta (promedio: 22), que nacen en los ápices, con espacios intercostales similares, terminadas en espinas marginales bastante largas; los extremos distales de las costillas, quizás debido a la fuerte exfoliación general de las conchas, no muestran diferenciación alguna, ni la fina ornamentación en zigzag, paralela a la crenulación que se aprecia en otras formas con espinas marginales.

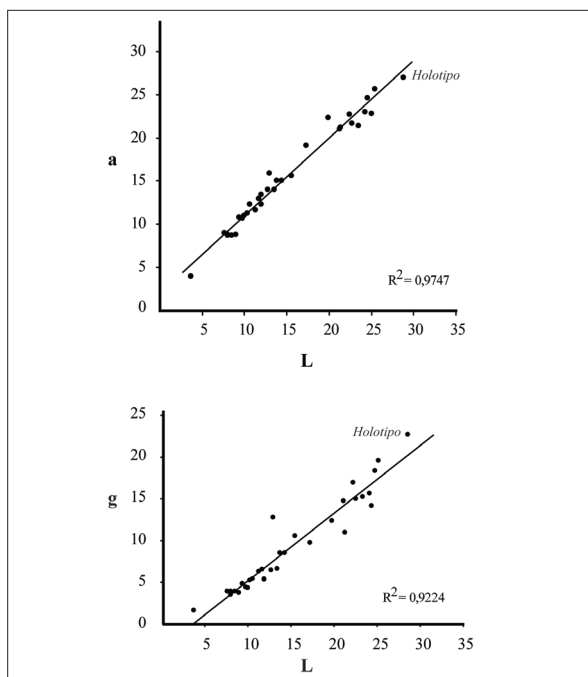


Figura 5. *Trigonirhynchia palentina* n. sp. Diagramas de dispersión Longitud versus anchura (arriba) y Longitud versus grosor (abajo), con situación del holotipo de la especie.

El interior de la concha, tal como se evidencia en algunos moldes internos naturales (Figs. 6, 8.20-21) y en secciones seriadas (Fig. 7), posee, en la valva ventral, placas dentales finas y cortas, de paredes inclinadas anterodorsalmente, que delimitan cavidades umbonales libres, bien desarrolladas, y soportan

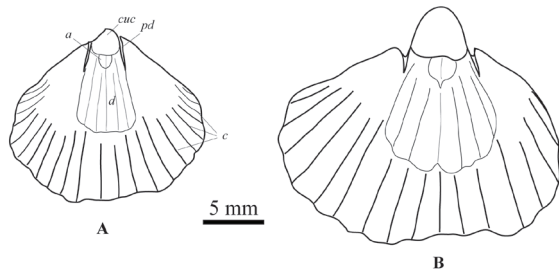


Figura 6. *Trigonirhynchia palentina* n. sp. Dibujos en cámara clara de moldes internos naturales mostrando el campo muscular ventral. A: DPO 29458; B: DPO 33448. a: huella de músculo aductor; c: traza de las costillas radiales; cuc: fondo de la cavidad umbonal central; d: huellas de los músculos diductores; pd: molde de placa dental.

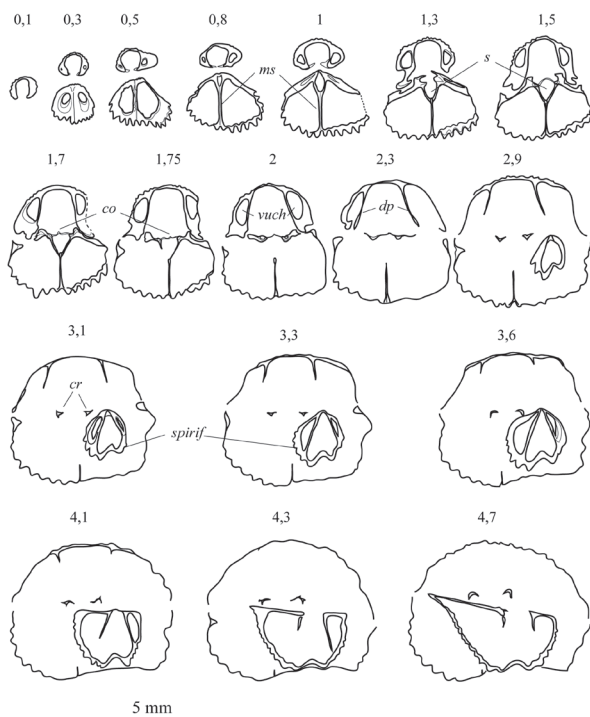


Figura 7. *Trigonirhynchia palentina* n. sp. DPO 46946. Dibujos en cámara clara de secciones seriadas en planos paralelos, normales al de simetría y al de comisura, en dirección anterior. Distancias en mm medidas al ápice de la valva ventral. co: conectivo, cr: crura, dp: placas dentales, ms: septo medio dorsal, s: septalio, spirif: sección de un pequeño espiríferido embutido en la valva dorsal del ejemplar pulido, vuch: cavidades umbonales laterales ventrales.

dientes cardinales alargados, con pequeños dentículos; el campo muscular está débilmente impreso y es bastante largo (hasta la mitad de la longitud o, incluso, más), estrecho, con huellas pequeñas y ovaladas de los aductores, situadas justo delante de la cavidad umbonal central, completamente rodeadas por las huellas trapezoidales, flabeliformes, de los diductores; ambos pares de huellas están bisecadas por un miofragma muy débil (Figs. 6, 8.20-21), casi inapreciable. La valva dorsal muestra una plataforma cardinal bien desarrollada con bases crurales aplanadas y septalio en forma de copa, cubierto anteriormente por un fino conectivo anguloso y apoyado en un septo delgado, alto y relativamente corto (Fig. 7), que termina antes de la mitad de la longitud; el campo muscular dorsal no pudo apreciarse en ningún ejemplar.

Ontogenia: La abundancia de ejemplares juveniles bien conservados, junto con la presencia mayoritaria de conchas completas entre los braquiópodos parece indicar, para la parte superior de la Formación Lebanza (miembro E) (Fig. 2), unas condiciones ambientales tranquilas y estables por debajo del nivel de las olas, incluso de las de tormenta. Respecto a la ontogenia, el estadio neánico de *T. palentina* n. sp., se caracteriza por conchas triangulares, transversas, muy bajas, biconvexas, con comisuras cortantes y superficie de ambas valvas no diferenciada, sin surco ventral ni pliegue dorsal; el gancho ventral es bastante largo, recto, con ángulo apical agudo (Fig. 8.22-25). La transición entre los estadios neánico y efébio de la especie se produce hacia $L = 12-13$ mm y está indicado por la aparición de surco ventral y pliegue dorsal, y fijación de la fórmula costal media típica de seis costillas en el pliegue dorsal por cinco en el surco ventral, aunque el número de costillas laterales en los efébicos tempranos es más bajo que la media, en torno a seis costillas en cada flanco (Fig. 8.16-18). Con la edad, cambia el contorno de la concha a subpentagonal, casi equidimensional, aumenta la diferenciación media de la concha, se desarrolla una lengüeta bastante alta, trapezoidal, dirigida anterodorsal a dorsalmente, los flancos laterales se doblan abruptamente hacia la comisura, aumenta mucho la altura de la concha y se desarrolla un perfil moderadamente dorsibiconvexo de sección transversal subcuadrada; el gancho ventral aumenta en anchura, volviéndose cada vez más obtuso mientras el ángulo

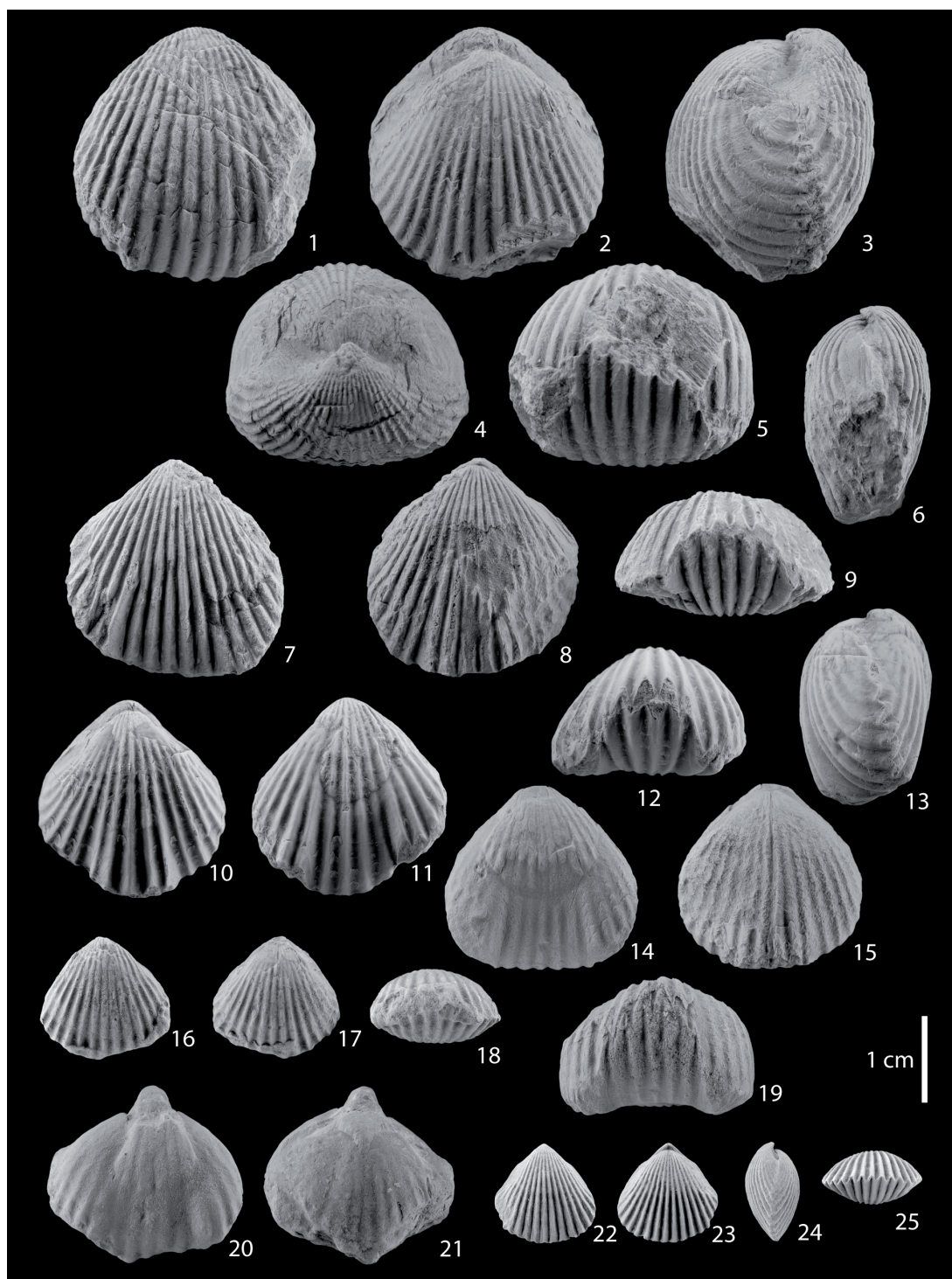


Figura 8. 1-25: *Trigonirhynchia palentina* n. sp. 1-5: Holotipo DPO 33442. Vistas ventral, dorsal, lateral izquierda, posterior y anterior de una concha completa con el frente algo dañado. 6-9: DPO 29481. Vistas lateral izquierda, ventral, dorsal y anterior de una concha completa, del yacimiento RW-553 del Prof. Roberto Wagner. 10-13: DPO 29478. Vistas dorsal, ventral, anterior y lateral izquierda de una concha completa, ídem. 14-15, 19: DPO 33473. Vistas ventral, dorsal y anterior de una concha completa, antiguo camino de carros de Lebanza a la abadía de Lebanza, Fm. Lebanza, Mb. E, yacimiento F-141, Praguense inferior. 16-18: Paratipo DPO 33447. Vistas ventral, dorsal y anterior de la concha completa de un ejemplar juvenil, de la localidad y estrato tipo. 20-21: Paratipo DPO 33448. Vistas ventral y dorsal del molde interno de una concha completa, algo dañada en la región comisural, ídem. 22-25: DPO 29475. Vistas ventral, dorsal, lateral derecha y anterior de un ejemplar juvenil, yacimiento RW-553 del Prof. Roberto Wagner.

umbonal se hace suberecto a erecto, incluso curvado en ejemplares senescentes (Fig. 8.1-15, 19).

Discusión: Binnekamp (1965) asignó el material palentino de esta especie a *Trigonirhynchia fallaciosa* (Bayle, 1878), determinación que fue aceptada por el autor (ver lista de sinonimias) hasta el presente. Ciertamente, la forma francesa se parece mucho a la palentina, pero hay un conjunto de detalles morfológicos que las separa y hace aconsejable proponer una nueva especie, a fin de evaluar con precisión las relaciones paleobiogeográficas entre las cuencas Armoricana y Asturoccidental-Leonesa. Así, *T. fallaciosa* es una forma más pequeña pero mucho más alta que la nuestra, fuertemente dorsibiconvexa, de aspecto claramente cuboide, con lengüeta subrectangular cuya longitud iguala a la de la valva; la máxima altura de la concha se sitúa cerca del margen anterior, mientras que está bastante más retrasada en *T. palentina* n. sp.; surco ventral y pliegue medio dorsal están mejor delimitados en la forma francesa, donde es excepcional la presencia de costillas parietales, bastante frecuentes en la española. Internamente, el campo muscular ventral de *T. fallaciosa* está mucho más impreso que el de *T. palentina*, y el septo medio dorsal sobrepasa la mitad de la longitud. Las formas francesas neánicas son alargadas, mientras que las palentinas son, habitualmente, transversas.

Trigonirhynchia celtiberica n. sp.

Figs. 9-12, Tabla II

Origen del nombre: De Celtiberia, la región de la península Ibérica, que comprende los afloramientos devónicos del Guadarrama oriental (GU) y Cordillera Ibérica oriental (CIO), en Aragón, de donde procede la nueva especie.

Material: Doce ejemplares en variable estado de conservación. Holotipo DPO 46948 (Fig. 12.1-4) y seis paratipos, DPO 29485 (Fig. 12.17-19), 29494-29495 (Fig. 12.5-8, Fig. 12.14-16, 20-21) y 46949-46951 (Fig. 12.9-13) de la localidad y estrato tipo. Dos ejemplares, DPO 29483 y 46904, de la Fuente de Nogueras (N de Teruel), Yac. A-138, parte alta de la Fm. Nogueras, d2cβ, Praguense inferior. Un ejemplar, DPO 29496, de Escalabreras, al norte de

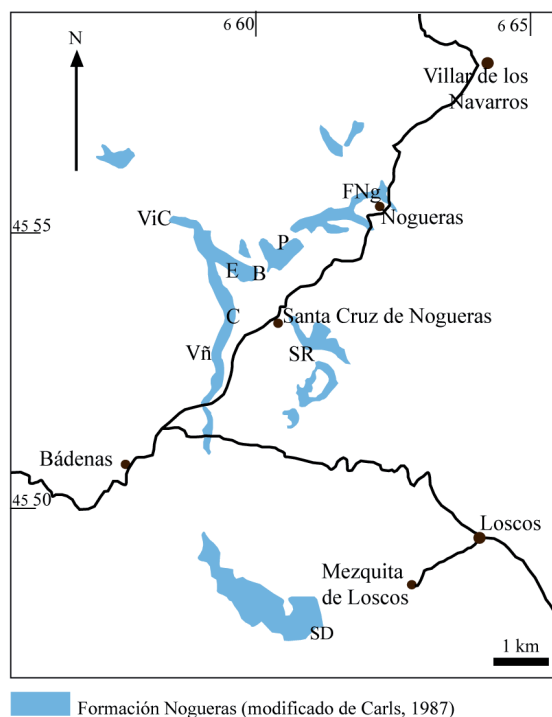


Figura 9. Afloramientos de la Fm. Nogueras, en los alrededores de Santa Cruz de Nogueras (modificado de Carls, 1987), mostrando la situación geográfica de los yacimientos de *Trigonirhynchia celtiberica* n. sp., *Eucharitina carlsi* n. sp., *E. cf. eucharis* y *Chopinina petercarlsi* n. g. n. sp. muestreados en este trabajo. B: Balsillas, C: camino al Collurón, E: Escalabreras, FNg: Fuente de Nogueras, P: Poyales, SD: Barranco de Santo Domingo, SR: San Roque, ViC: Mina Virgen del Carmen, Vñ: Las Viñas.

Santa Cruz de Nogueras (N de Teruel) del mismo nivel estratigráfico y edad anterior. Dos ejemplares, muy desgastados, del Guadarrama oriental, corte del Bacho de La Velilla, Yac. A-150, de la Fm. Cercadillo, nivel MS-12b, Praguense inferior.

Estrato y localidad tipo: Oeste de Mezquita de Loscos (N de Teruel), camino al Sur del barranco de Santo Domingo, parte superior de la Fm. Nogueras, d2c, Praguense inferior (parte alta) (Figs. 9-10).

Diagnosis: *Trigonirhynchia* de tamaño medio, contorno subpentagonal, muy redondeado, algo más ancha que larga, con la máxima anchura por delante de la mitad de la longitud, moderadamente dorsibiconvexa, con el máximo grosor en la mitad de la longitud, sección transversal ovalada a subcuadrada, gancho erecto a curvado, surco ventral y pliegue

dorsal bien desarrollados, iniciándose en el tercio posterior de la concha, con el surco ventral de fondo cóncavo a aplanado, que continúa hacia delante en una lengüeta subtrapezoidal muy larga, dirigida dorsalmente. Costillas simples, subangulosas y rectas, en número de 15 a 26 (promedio 20) que nacen en los ápices y terminan en espinas marginales bien desarrolladas; cuatro costillas en el pliegue dorsal, tres en el surco ventral, una o dos costillas parietales, presentes en ocasiones, y siete a ocho costillas en

cada flanco. Campo muscular ventral estrecho y largo. Septalio cubierto hacia delante por un conectivo bastante sólido, en forma de techo, soportado por un septo medio robusto y largo, que alcanza hacia delante más de la mitad de la longitud.

Diagnosis: *Trigonirhynchia* of medium size, subpentagonal, rounded in outline, slightly wider than long, maximum width beyond half valve length, moderately dorsibiconvex, with maximum thickness at half valve length, transverse section oval to subquadrate, erect to incurved beak, well developed ventral sulcus and dorsal fold, arising at the posterior third of shell, with concave to flat sulcus floor, continuous anteriorly with a very long dorsally oriented subtrapezoid tongue. Ribs simple, subangular and straight, 15 to 26 (20 on average), starting at the apices and ending in well developed marginal spines; four costae on dorsal fold, three costae on ventral sulcus, occasionally one or two parietal ribs, and seven to eight costae on each flank. Ventral muscle field long and narrow. Septalium covered anteriorly by rather solid, roof-like conectivum, supported by robust and long median septum, reaching anteriorly more than half valve length.

Descripción: Concha astrófica, de tamaño medio para el género (hasta 20 mm de longitud; promedio L: 17,3 para ocho medidas), contorno subpentagonal con flancos muy redondeados, sección transversal ovalada a subcuadrada, ligeramente transversa (promedio a/L: 1,06 para ocho medidas), con la máxima anchura situada algo por delante de la mitad de la longitud (promedio: 60% de L), dorsibiconvexa (valva dorsal dos a tres veces más alta que la ventral en los ejemplares efébicos), gruesa (promedio g/L: 0,73, para ocho medidas), con el máximo grosor situado hacia la mitad de la longitud o algo por delante. Gancho ventral corto, erecto a curvado, en ocasiones muy curvado, con ángulo apical obtuso, entre 88° y 105° (promedio para cinco medidas: 97°) (Tabla II); deltirio oculto por el recurvamiento del gancho, probablemente con foramen permesotirido. Interárea estrecha, baja, cóncava, más corta que la máxima anchura, bien delimitada por aristas umbonales subangulosas; gancho dorsal oculto en la cavidad deltirial de la otra valva. Valva ventral suavemente convexa, pero con flancos doblados abruptamente hacia la comisura, recorrida por un surco relativamente profundo, de fondo plano a cóncavo,

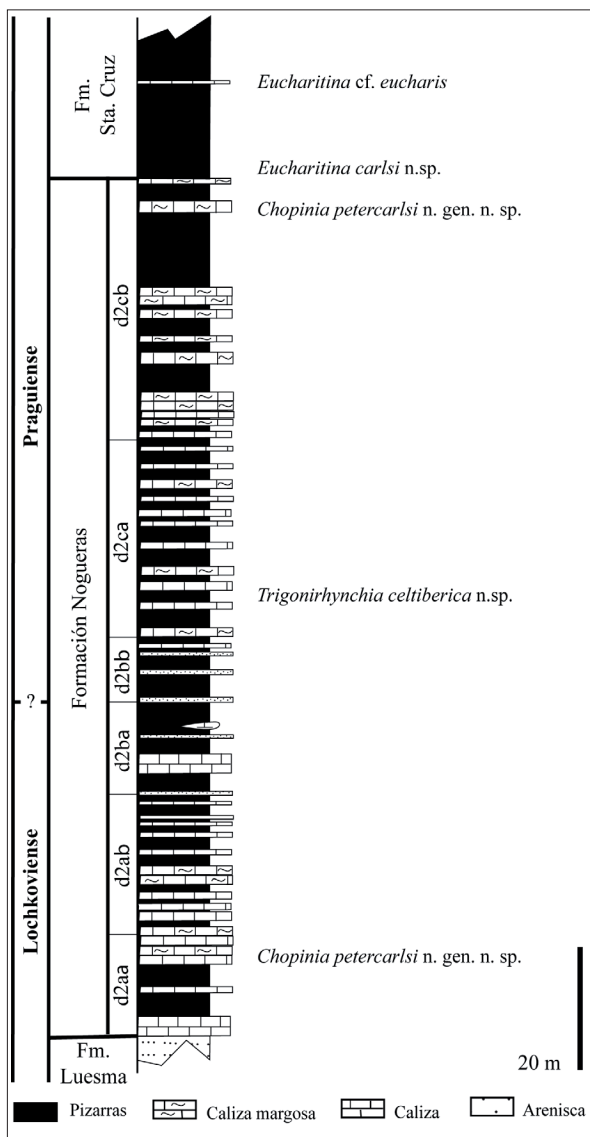


Figura 10. Estratotipo de *Trigonirhynchia celtiberica* n. sp. y de *Eucharitina carlsi* n. sp. y situación estratigráfica aproximada de *E. cf. eucharis* y *Chopinia petercarlsi* n. g. n. sp. Columna estratigráfica sintética de la Fm. Nogueras en la Cto. Cordillera Ibérica Oriental, modificada de Carls *et al.* (1993) y con datos propios.

Ejemplar	L	a	g	a/L	g/L	a	Nc
Holotipo DPO 46948	19	19,4	14,6	1,02	0,77	88°	26
Paratipo DPO 29494	18,5	19,7	17	1,06	0,92	94°	18
Paratipo DPO 29495	14,4	16,4	8	1,14	0,55	105°	20
Paratipo DPO 46951	14,4	16,4	10,8	1,14	0,75	-	20
DPO 46904	18,5	19,8	13,9	1,07	0,75	100°	20
DPO 29483	16,8	17,6	12,3	1,05	0,73	-	20
DPO 29496	17	18,2	10,6	1,07	0,62	-	24

Tabla II: Medidas de ejemplares seleccionados de *Trigonirhynchia celtiberica* n. sp. Abreviaturas como en la Tabla 1.

que comienza en el tercio posterior de la valva y desemboca hacia delante en una lengüeta muy alta (casi tanto como la longitud de la valva), subtrapezoidal, de fondo aplanado y márgenes salientes y angulosos, dirigida dorsalmente; la anchura del surco en el frente es la mitad de la de la concha. Pliegue dorsal bien desarrollado, pero no muy alto, de techo convexo, flancos dorsales doblados abruptamente hacia las comisuras, donde se encuentran con los de la otra valva en ángulo próximo o igual a 180°. Comisuras fuertemente dentadas, la anterior uniplegada y las laterales algo sinuosas. Concha ornada de costillas simples, rectas, fuertes, subangulosas, en número de quince a veintiséis (promedio: 20), que nacen en los ápices, con espacios intercostales similares, pero más estrechos, terminadas en espinas marginales bastante largas (Fig. 12.3). El interior de la concha, tal como se aprecia en la única sección disponible del paratipo DPO 29485 (Fig. 11), muestra placas dentales gruesas, soportando dientes pequeños, cavidades umbonales laterales de ambas valvas rellenas en gran parte de material conchífero, plataforma cardinal con bases crurales prominentes, septalio reducido, cubierto anteriormente por un conectivo robusto y anguloso, soportado por un septo medio grueso y bajo. Los ejemplares efébicos tempranos tienen la concha baja (g/L menor de 0,6), con comisuras aún cortantes y surco ventral y pliegue dorsal poco diferenciados (Fig. 12.14-16, 20-21).

Discusión: *Trigonirhynchia celtiberica* n. sp., difiere del tipo del género, *T. fallaciosa*, en el menor tamaño, contorno redondeado, perfil dorsibiconvexo moderado, aspecto menos cuboide, situación más retrasada del máximo grosor, gancho ventral muy recurvado, surco ventral y pliegue dorsal mejor definidos, lengüeta subtrapezoidal y fórmula costal me-

dia con menos elementos. De *T. palentina* n. sp. se aleja en el menor tamaño, contorno más redondeado, gancho ventral muy recurvado, surco de fondo cóncavo, lengüeta más alta, menor número de elementos radiales, fórmula costal media 4/3 frente a 6/5 y estructuras internas masivas, con septo medio más largo.

Superfamilia **Uncinuloidea** Rzhonsnitskaia, 1956

Familia **Uncinulidae** Rzhonsnitskaia, 1956

Género *Eucharitina* Schmidt, 1955

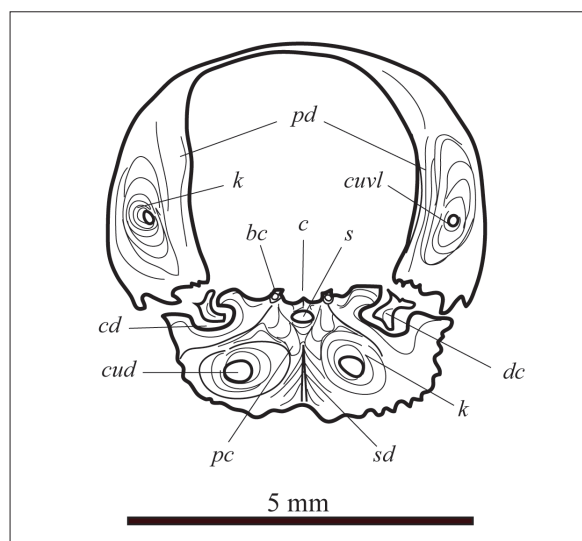


Figura 11. *Trigonirhynchia celtiberica* n. sp. Paratipo DPO 29485. Dibujo en cámara clara de una sección natural pulida del interior de la concha mostrando las estructuras principales. bc: base crural; c: conectivo; cd: foseta dental; cud: cavidad umbonal dorsal lateral; cuvl: cavidad umbonal ventral lateral; dc: diente; s: cavidad septalial; sd: septo mediodorsal; k: concha secundaria (callo); pc: placa crural; pd: placas dentales.

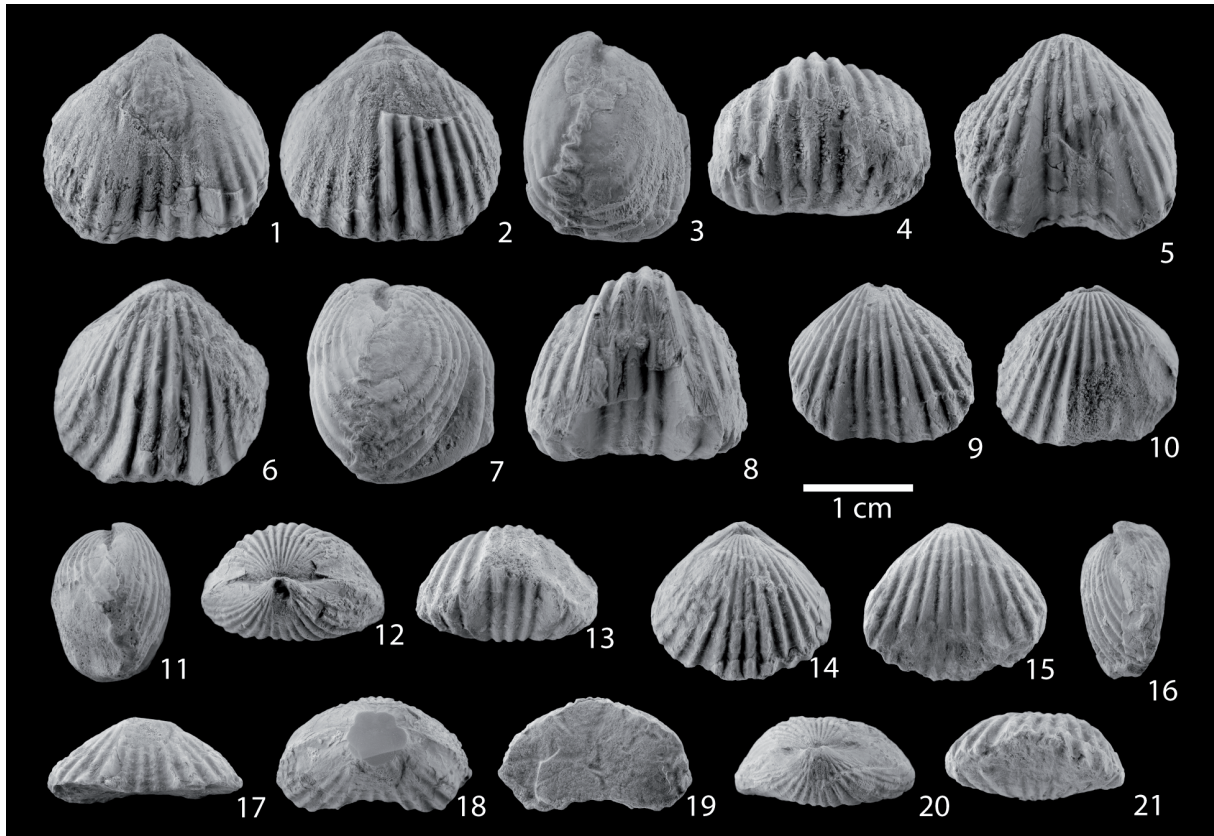


Figura 12. 1-21: *Trigonirhynchia celtiberica* n. sp. 1-4: Holotipo DPO 46948. Vistas ventral, dorsal, lateral derecha y anterior de un ejemplar completo algo desconchado, mostrando parcialmente el molde interno del campo muscular ventral y trazas de espinas marginales cortas. 5-8: Paratipo DPO 29494. Vistas ventral, dorsal, lateral derecha y anterior de una concha completa mostrando trazas de espinas marginales. 9-13: Paratipo DPO 46951. Vistas ventral, dorsal, lateral izquierda, posterior y anterior de una concha completa, con la valva dorsal algo dañada. 14-16, 20-21: Paratipo DPO 29495. Vistas dorsal, ventral, lateral izquierda, posterior y anterior de una concha completa, algo deformada y con la valva ventral algo dañada. 17-19: Paratipo DPO 29485. Vistas ventral, posterior y anterior de un ejemplar fragmentario, seccionado, desgastado en la parte posterior para observar la estructura apical interna. Todos los ejemplares proceden del estrato y localidad tipo.

Comentarios: *Eucharitina* es una forma característica, aunque escasa, de la provincia paleogeográfica del Viejo Mundo. El género es conocido desde mediados del siglo 20 y englobaba hasta ahora, con seguridad, solo tres especies distribuidas en Europa central y meridional (Chequia, Francia y España) y norte de África (Marruecos y Mauritania): la tipo, *Eucharitina eucharis* (Barrande, 1847), con costación extendida a la totalidad de la concha o casi, *E. oehlerti* (Bayle, 1878) de costación reducida a los márgenes de la concha, con la región umbonal, al menos, lisa y *E. drotae* Brice, 1991, también mayormente lisa, de tamaño mucho menor que las anteriores. Aparte de las especies citadas, se conocían también formas dudosas del género en los Urales (*Wilsonella eucharis* var. *breviscula* Khodalevitch, 1951), China Meri-

dional (*Eucharitina contracta* Xu, 1991 y *E. asiatica* Zhang, 1983, fide Xu, 1991), Francia (cuenca de Laval, *Lanceomyonia? occidentalis* Drot, 1964) y Nueva Escocia, área de Meguma (*Eucharitina* sp. y *E. sp.* aff. *E. oehlerti*, del Praguiense o Emsiense Inferior de la Fm. Torbrook, Bouyx *et al.*, 1992, 1997).

La primera referencia del género en España, a nuestro conocimiento, se debe a Racheboeuf (en Racheboeuf y Robardet, 1986), quién describió y figuró *E. sp.* cf. *E. oehlerti*, en el Emsiense inferior de la unidad ibérica meridional Ossa-Morena. Carls (1999: 143, 157), por su parte, citó *E. oehlerti* en el nivel d2bβ de la mitad superior de la Fm. Nogueras (Fig. 2), base del Praguiense, y *E. cf. eucharis*, en los niveles d3aβ-II y d3bβ-I, de la mitad inferior de la Fm.

Santa Cruz (Fig. 2), del Praguense medio. Nuestras propias colecciones de Aragón (Z. H.) comprenden ejemplares sueltos, procedentes con mucha probabilidad del nivel d2b β , cuyas características de forma y ornamentación difieren de las de todas las especies citadas arriba, por lo que se integran aquí en *E. carlsi* n. sp., y otro ejemplar único, mal conservado, de la parte baja de la Fm. Santa Cruz (Praguense medio), determinado como *E. cf. eucharis*. Ambos taxones, son propios de un área restringida de la CIO: la llamada Depresión Axial del río Cámaras (DARC) (Carls, 1988), y no se encontraron en otras partes de la CIO, Guadarrama oriental ni Montañas Cantábricas (Asturias, León y Palencia).

Los mejores datos disponibles hasta el presente indican que *Eucharitina* sería un género del intervalo Lochkoviense-Praguense del Devónico Inferior. Sin embargo, algunos autores franceses amplían su distribución al Emsiense (ver Brice, 1991; Racheboeuf y Robardet, 1986; Bouyx *et al.* 1992, 1997). Y las formas dudosas de China Meridional citadas por Xu (1991) proceden también del Emsiense.

Las especies de *Eucharitina* solían habitar ambientes neríticos someros, de facies «renanas» pero aparecen, a veces, con formas «bohémicas» o «hercínicas» en asociaciones bentónicas del tipo «Rhenish Complex of Communities» (Boucot, 1975) quizás como fracción transportada desde asociaciones someras a otras cercanas a ellas aunque más distales (Racheboeuf y Robardet, 1986; Havlíček y Vanek, 1998).

El sustrato blando donde vivieron muchas de las formas de *Eucharitina* entrañó un riesgo permanente de enterramiento por lo que los individuos de la especie sirvieron, con frecuencia, de anclaje para diferentes tipos de epizoos, una parte de los cuales pudo mantener, incluso, relaciones simbióticas con ellos (ver Figs. 13-14, 22).

Eucharitina oehlerti (Bayle, 1878)

Figs. 13-14

Observaciones: *E. oehlerti*, es una especie bien conocida, descrita y figurada adecuadamente por varios autores (Oehlert, 1883; Drot, 1964; Brice, 1991,

por ejemplo). Su perfil casi convexiplano, con valva dorsal muy alta, contorno cordiforme, típicamente alargado, con la parte frontal cóncava e invaginada y el extremo anterior del pliegue medio dorsal sobrelevado antes de unirse al extremo de la lengüeta ventral, débil ornamentación radial, pero con numerosas costillas sobre el pliegue dorsal y surco ventral, son características externas habituales que permiten distinguirla con facilidad de las demás especies del género.

Las imágenes que se aportan a título comparativo, corresponden a la colección de uno de los autores (J. L. G. A.) en rocas de la Fm. St. Cénéré, de la escombrera de la cantera abandonada La Roussière, al SO de Saint-Germain-le-Fouilloux, NO de Laval, Mayenne, Francia, donde la fauna acompañante parece indicar edad Praguense (Oehlert, 1877; Morzadec *et al.*, 1988b: 52). El material disponible comprende tres ejemplares, dos de ellos completos, algo deformados, DPO 46716-46717, colonizados, respectivamente, por briozoos y aulopóridos (Figs. 13-14), y un fragmento de valva dorsal, DPO 46718.

Eucharitina bultyncki n. sp.

Figs. 15-18, Tabla III

.1971 *Lanceomyonia borealiformis occidentalis*; Drot, J., 1964; Bultynck y Soers, pp. 8, 16.

.1971 *Lanceomyonia borealiformis*; Bultynck y Soers, p.16, Fig. 9.

?1983b *Lanceomyonia borealiformis occidentalis*; Carls, cuadro estratigráfico.

?1987 *Lanceomyonia borealiformis occidentalis*; Carls, p. 107, Figs. 7-8, 12.

?1999 «*Lanceomyonia*» *occidentalis* Drot, 1964; Carls, p. 157.5.

?1999 «*Lanceomyonia*»; Carls y Valenzuela-Ríos, p. 288.

Origen del nombre: Especie dedicada al Profesor Pierre Bultynck, del Institut royal des sciences nature-

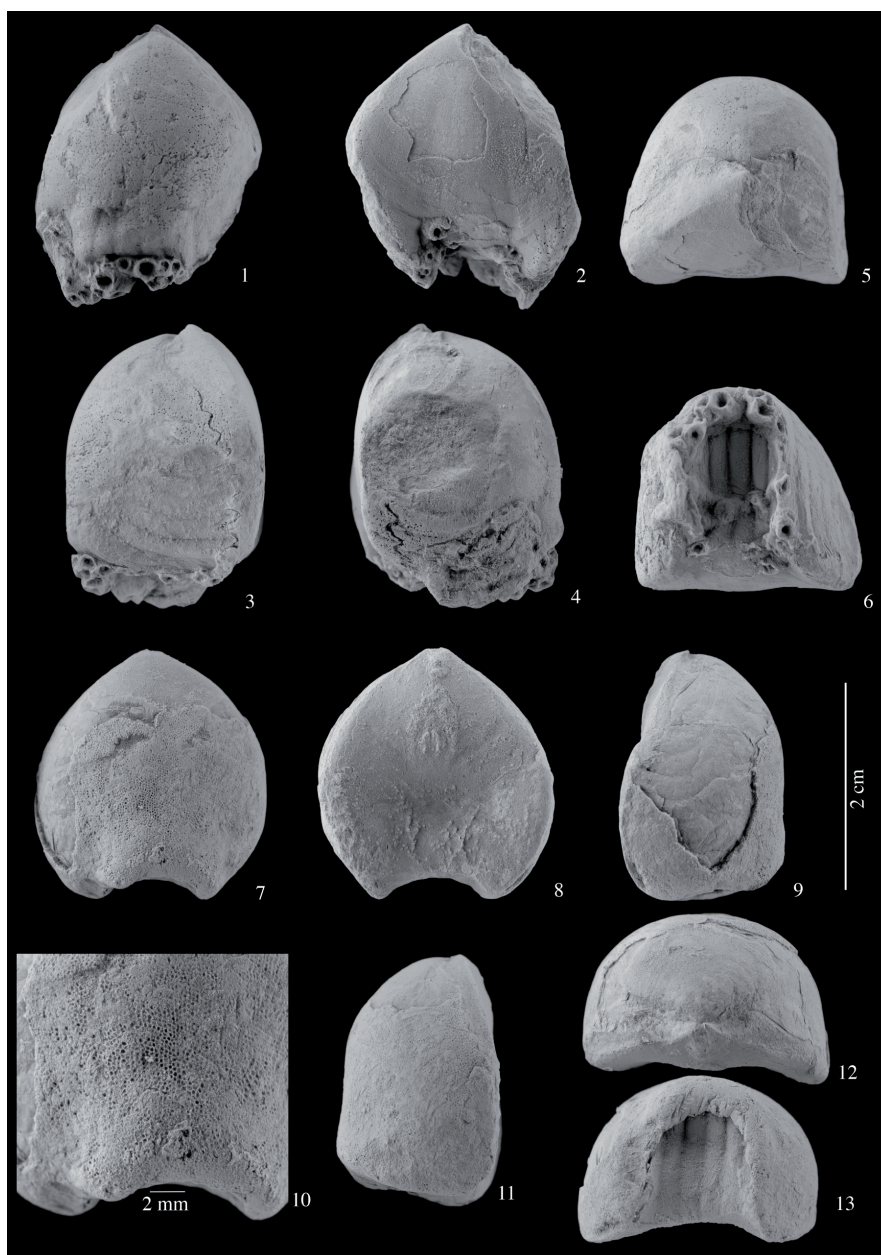


Figura 13. *Eucharitina oehlerti* (Bayle, 1878). 1-6: DPO 46716, vistas dorsal, ventral, lateral izquierda, lateral derecha, posterior y anterior de un ejemplar algo deformado, con el frente colonizado por aulopóridos. 7-13: DPO 46717, vistas dorsal, ventral, lateral derecha, detalle de la parte anterior de la valva dorsal, lateral izquierda, posterior y anterior de un ejemplar algo deformado, con la valva dorsal cubierta por una colonia de menudos briozoos. Fm. St. Cénéré, cantera de La Roussière, Saint Germain-le-Fouilloux, Mayenne, Francia, Praguense.

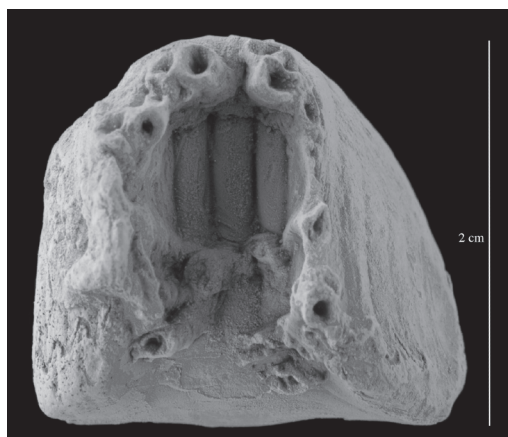


Figura 14. *Eucharitina oehlerti* (Bayle, 1878). Ampliación de la Fig. 13.6 para mostrar, en mayor detalle, la colonia de tabulados que ocupa la comisura anterior del ejemplar, probablemente en relación simbiótica parasitaria con su huésped, aprovechando las corrientes inhalantes e impidiendo progresivamente la apertura de las valvas.

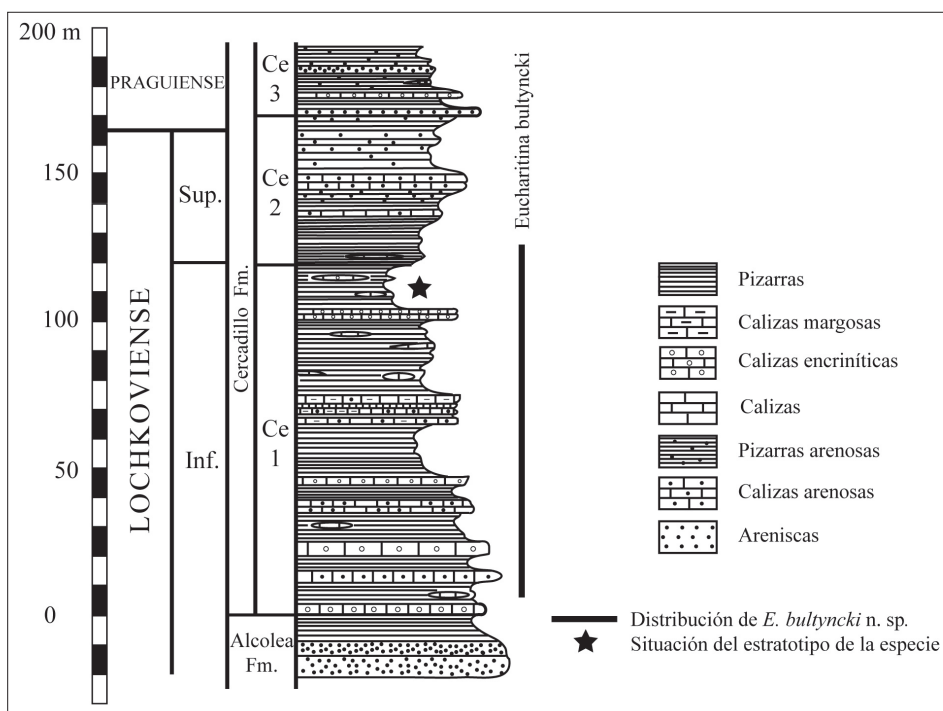


Figura 15. *Eucharitina bultyncki* n. sp. Estratotipo en la cabecera del arroyo del Agua, unos 4 km al O de La Riba de Santiuste (provincia de Guadalajara, España), unos 300 m al SO de Cabeza Gorda (1177 m), hoja del mapa geológico de España a escala 1:50000, Barahona, n.º 434.

lles, de Bélgica, por su contribución al conocimiento de la estratigrafía del Paleozoico de la parte oriental de la Sierra del Guadarrama y, en general, por su magnífica labor estratigráfica en el Devónico, basada en conodontos.

Material: Veinticuatro ejemplares, en variable estado de conservación, en general muy desconchados. Holotipo DPO 46719 (Fig. 18.1-6), siete paratipos DPO 46720-46726 (Fig. 18.7-16) y diez topotipos en muy mal estado, DPO 46727-46736 del estrato y localidad tipo; seis ejemplares, DPO 46737-46742, de los cuales los DPO 46740 y 46742 fueron seccionados para mostrar las estructuras internas (Figs. 16-17), del Bacho de La Velilla, de otros niveles de la Fm. Cercedillo.

Localidad y estrato tipo: Calizas arcillosas de la Sección B de Carls (1987: Fig. 6) (Fig. 15), en la cabecera del arroyo del Agua, alrededor de 4 km al O de La Riba de Santiuste (provincia de Guadalajara, España), unos 300 m al SO de Cabeza Gorda (1177 m), hoja del mapa geológico de España a escala 1:50000, Barahona, n.º 434. Parte inferior de la Formación Cercedillo, unos 110 m sobre la Fm. Alcolea hacia el techo del miembro Ce1 (Bultynck y Soers, 1971) nivel MS5 (parte más alta)/MS6 (Carls y Valenzue-

la-Ríos, 1999: Fig. 1), inmediatamente por encima del techo de la biozona de trilobites *Acastella tiro*, Lochkoviense inferior terminal.

Diagnosis: Concha de pequeño tamaño, alargada, costación reducida a los márgenes de la concha, con fórmula costal más frecuente: $M(4/3)$, $I(7-8/6-7)$, sin parietales; placas dentales muy pequeñas y campo muscular ventral impreso en el fondo de la valva, aunque no demasiado, miofragma ventral más o menos desarrollado; apófisis cardinal con algunas laminillas, asentada sobre las placas cardinales externas; septalio no cubierto.

Diagnosis: *Shell small, longitudinally elongated, with ribbing restricted to shell margins, most frequent ribbing formula: $M(4/3)$, $I(7-8/6-7)$, without parietal ribs; dental plates very small and ventral muscle field slightly impressed on valve floor, with variably developed ventral myophragm, cardinal process with several small plates, on top of external cardinal plates; septalium uncovered.*

Descripción: Concha de paredes delgadas y tamaño pequeño para el género (Lmax: 20,7 mm; promedio de L para diez medidas: 14,8 mm), contorno subpentagonal, más larga que ancha (promedio a/L: 0,82,

para diez medidas), dorsibiconvexa y regularmente gruesa (promedio g/L: 0,53, para 10 medidas), gancho recto a subrecto, con ángulo apical agudo (entre 72° y 85°; promedio para ocho medidas: 76°) (Tabla III), perforado por un foramen circular menudo, mesotírido a permesotírido, limitado basalmente por un deltidio pequeño, grueso y convexo. Máxima anchura en el tercio anterior de la longitud, máximo grosor algo por detrás del frente de la concha. Valva ventral

suavemente convexa, surco medio muy ancho y poco profundo, de fondo abombado, iniciándose algo por detrás de la mitad de la longitud, apreciable solo hacia la base de la lengüeta, ocupando en el frente más del 75% de la anchura, lengüeta trapezoidal, convexa, dirigida anterodorsal a dorsalmente, con márgenes laterales formando rebordes salientes angulosos; flancos umbonales y laterales doblándose abruptamente hacia la valva dorsal, con aristas redondeadas formando en

Ejemplar	L	a	g	a/L	g/L	a
Holotipo DPO 46719	18	14	11,3	0,78	0,63	76°
Paratipo DPO 46720	17	14,5	9,8	0,85	0,58	85°
Paratipo DPO 46722	16,1	11,7	10	0,73	0,62	76°
Paratipo DPO 46723	16,1	11,9	9,6	0,74	0,60	73°
Paratipo DPO 46725	6,9	6,6	2,8	0,96	0,40	-
Paratipo DPO 46726	5	4,6	2	0,92	0,40	81°

Tabla III: Medidas de ejemplares seleccionados de *Eucharitina bultyncki* n. sp. Abreviaturas como en la Tabla 1.

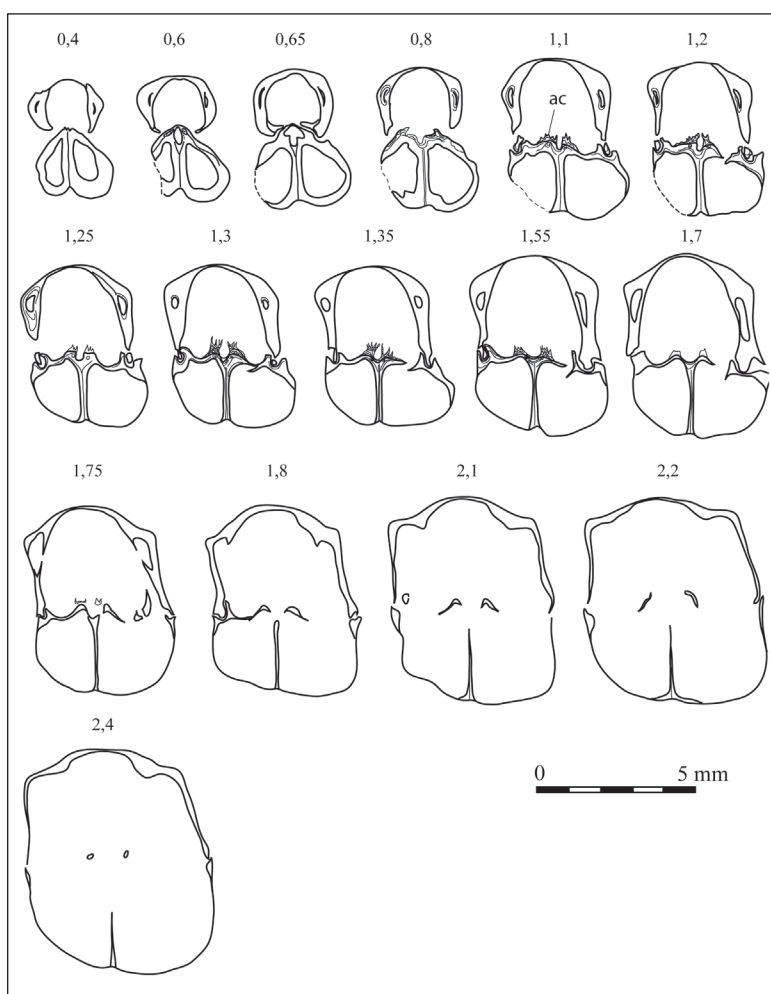


Figura 16. *Eucharitina bultyncki* n. sp. Dibujos en cámara clara de secciones seriadas en planos paralelos normales al de comisura y al de simetría en dirección anterior, medidas desde el ápice de la valva ventral, del ejemplar DPO 46470. ac: apófisis cardinal.

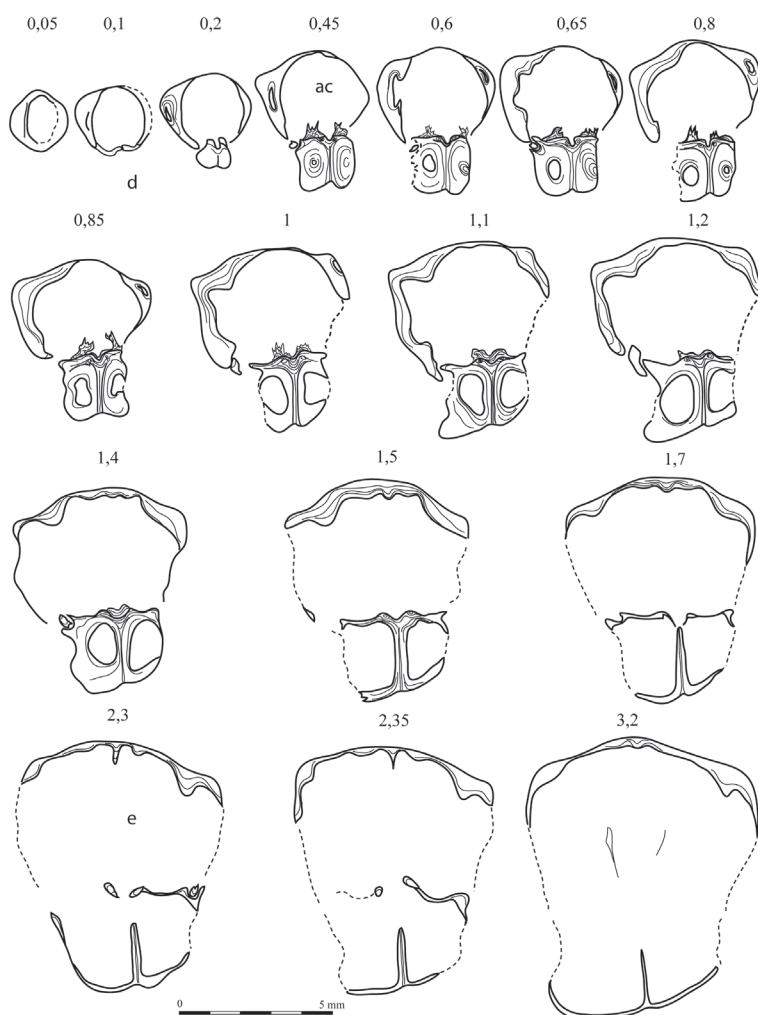


Figura 17. *Eucharitina bultyncki* n. sp. Dibujos en cámara clara de secciones seriadas en planos paralelos normales al de comisura y al de simetría en dirección anterior, medidas desde el ápice de la valva ventral, del ejemplar Dpo 46472.

la región cardinal sendas áreas lunulares anchas y *paries geniculatus* en los flancos; anterolateralmente, la valva muestra tendencia a desarrollar geniculación doble, con márgenes desviados primero de forma suave en dirección ventral y doblados luego dorsalmente de forma abrupta, formando *paries geniculatus* muy bajos. Pliegue medio dorsal poco desarrollado en altura que se origina en el tercio anterior de la valva, con techo aplanado o, incluso, con una débil depresión media; flancos dorsales vueltos abruptamente hacia las comisuras laterales, con aristas redondeadas, formando *paries geniculatus* altos que se encuentran con los ventrales en ángulo de 180°; el margen anterior de la valva se dobla suavemente hacia la lengüeta, un poco por detrás del frente. Comisuras denticuladas, la anterior uniplegada y las laterales algo sinuosas, con crenulaciones prolongadas en espinas marginales cor-

tas. Concha ornada por costillas anchas, bajas y redondeadas, separadas por surcos intercostales mucho más estrechos y agudos, evidentes solo en la lengüeta y cerca del margen anterior en la valva dorsal, y mucho más bajas, fuertemente curvadas posterolateralmente y reducidas a los *paries geniculatus*, en los flancos, con el resto de la superficie de la concha lisa. Tres a seis costillas sobre el pliegue medio, por dos a cinco en el surco ventral, con fórmula 4/3 para la parte media en siete de los diez ejemplares disponibles; las costillas de los flancos son difíciles de contabilizar, pero el número total en la concha oscila de 12 a 24, con 18 a 20 por término medio (cuatro de diez ejemplares observados). Ornamentación concéntrica generalmente ausente por exfoliación, pero manifestándose, en ocasiones, cerca de las comisuras en finas estrías en zigzag paralelas a las mismas.

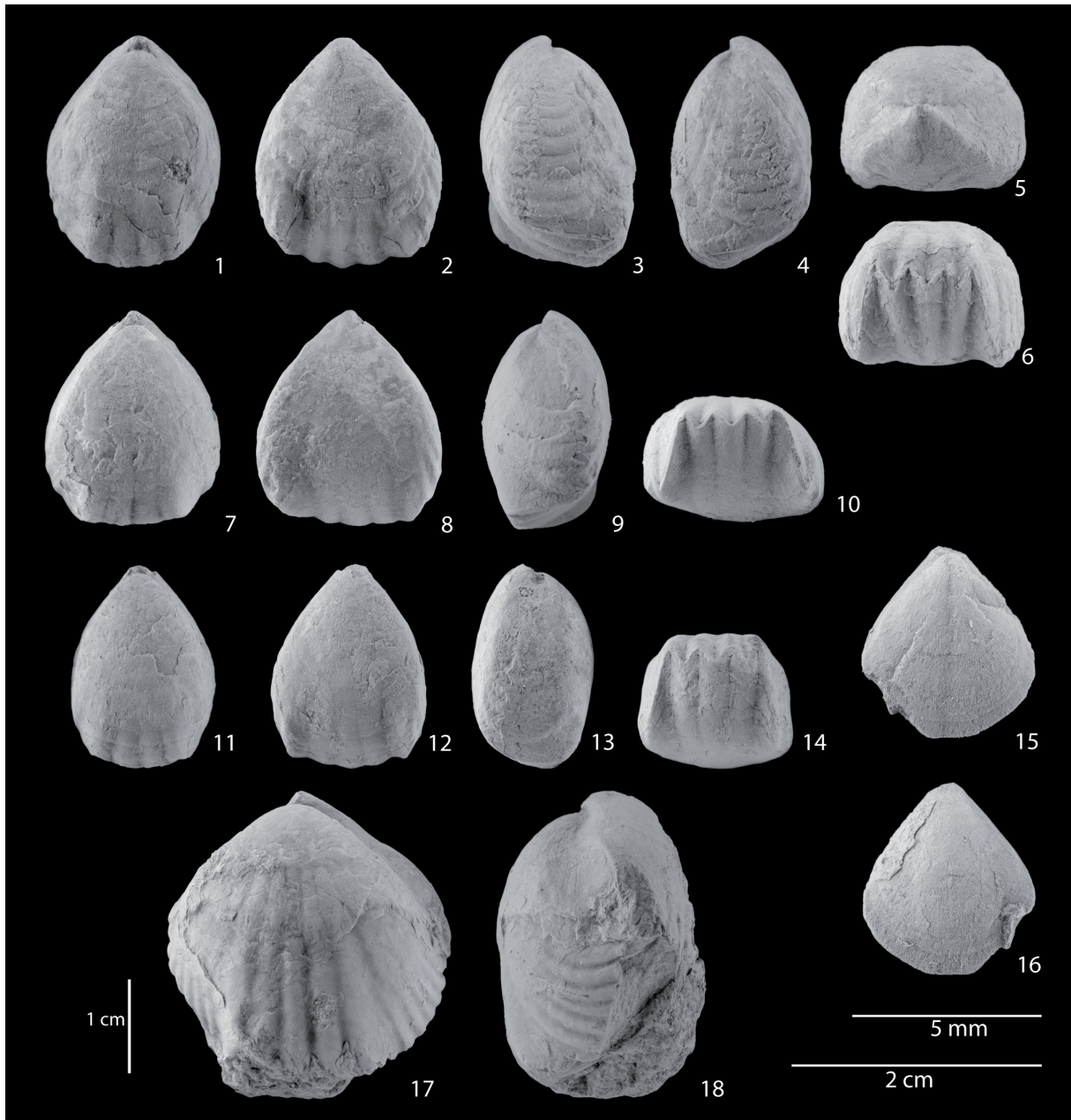


Figura 18. 1-16. *Eucharitina bultyncki* n. sp. 1-6: Holotipo DPO 46717, vistas, dorsal, ventral, lateral derecha, lateral izquierda, posterior y anterior. 7-10: Paratipo DPO 46720, vistas dorsal, ventral, lateral izquierda y anterior. 11-14: Paratipo: DPO 46723, vistas dorsal, ventral, lateral derecha y anterior. 15-16: Paratipo DPO 46726, ejemplar neánico, vistas dorsal y ventral. Todos de la cabecera del arroyo del Agua, Guadarrama oriental, O de La Riba de Santiuste, Fm. Cercadillo, Lochkoviense inferior. 17-18. *Eucharitina* cf. *eucharis* (Barrande, 1847). Ejemplar MPZ 2015/1600, vistas dorsal y lateral izquierda, mostrando el gran desarrollo de la ornamentación radial. Camino al Collurón, parte baja de la Fm. Sta. Cruz, Praguense medio. Escala 5 mm: figs. 1-14; Escala 2 cm: figs. 15-16; Escala 1 cm: figs. 17-18

El interior de la concha se estudió a partir de secciones seriadas (Figs. 16-17). En la valva ventral las placas dentales son muy cortas y soportan dientes finos, no denticulados; cavidades apicales laterales casi cegadas por material conchífero. Campo muscular no muy impreso, con miofragma más o menos desarrollado. La valva dorsal muestra plataforma cardinal ancha y fuerte, con cavidad septalial no cubierta por un conectivo, soportada por un septo medio alto y delgado, que se prolonga hasta la mitad de la longitud o incluso más allá; las placas cardinales externas y la cavidad septalial presentan rellenos callotestarios apreciables; una apófisis cardinal, con un número reducido de laminillas verticales se sitúa sobre la plataforma cardinal. Cruras finos y largos, dirigidos anterodorsalmente.

Ontogenia: Los ejemplares disponibles permiten apreciar algunas tendencias de crecimiento. Los juveniles carecen de costillas o la costación se marca solo cerca de la comisura como débiles ondulaciones; las comisuras son cortantes, mientras que los adultos desarrollan *paries geniculatus* más o menos altos. El número de costillas laterales aumenta con la edad. Las conchas juveniles son muy bajas, de contorno triangular, casi equidimensionales, y se hacen mucho más altas, subpentagonales y alargadas al avanzar el desarrollo; el ángulo apical es más abierto y recto en los jóvenes y se dobla con el crecimiento hacia la otra valva, hasta hacerse subrecto con la edad; en los juveniles suele marcarse un débil surco longitudinal medio a lo largo de la valva dorsal (Fig. 18.15-16) que se reduce a la parte anterior del pliegue medio e, incluso, desaparece, en los adultos.

Discusión: La pertenencia de las formas de la Sierra del Guadarrama al género *Eucharitina* se basa en el aspecto general y presencia de apófisis con laminillas verticales sobre la plataforma cardinal. Las formas aragonesas de la parte inferior de la Fm. Nogueras, denominadas variablemente por Carls (1983, 1987, 1999) y por Carls y Valenzuela-Ríos (1999), «*Lanceomyonia*», *Lanceomyonia borealiformis occidentalis* y «*Lanceomyonia*» *occidentalis* Drot, 1964, podrían pertenecer también a la nueva especie, pero no se dispone, por el momento, de material para confirmarlo. Drot (en Drot y L'Hotellier, 1976) describió como *Lanceomyonia*? *occidentalis*, ejemplares del Lochkoviense de la Fm. St. Cénéré, de la cuenca de Laval, considerando que se trataba de la misma forma

que la subespecie marroquí *Lanceomyonia borealiformis occidentalis* Drot, 1964, del Gedinense inferior, y sugirió que la forma del Guadarrama podría ser sinónima. La ausencia de callosidad cardinal en la subespecie africana la aleja tanto de la forma del Macizo Armoricano como de la del Guadarrama, y, por supuesto, también de *Hebetoechia cantabrica* Binnekamp, 1965, de Palencia, especie-tipo de *Cerveratoechia* García-Alcalde, 1998 con la que aquella autora también la comparaba, las dos últimas con depósitos conchíferos apofisarios claros sobre la plataforma cardinal (García-Alcalde, 1998: Fig. 9, y este trabajo). *L*? *occidentalis* Drot, 1964, de la cuenca de Laval, Francia, presenta callosidad apical débil y las paredes de la concha son más delgadas que las de *L. borealiformis occidentalis* Drot, 1964, de Marruecos. Brice (1991: 42), mostró con claridad la separación de su propia especie *E. drotae* de *Lanceomyonia*? *occidentalis* y algunos de sus argumentos sirven también para separar dicha forma de *E. bultyncki* n. sp., a saber, la menor talla, falta de abombamiento medio de la valva ventral; surco ventral, pliegue medio dorsal, espinas marginales y ornamentación más débiles, surco medio dorsal más acusado, máximo grosor de la concha en el margen anterior de la valva dorsal y lengüeta menos vertical, plana y de bordes no cortantes; internamente, ausencia de apófisis cardinal bien desarrollada. Los caracteres anteriores indican estrecha proximidad entre *E. drotae* Brice, 1991 y nuestra especie. Sin embargo, *E. drotae* es una forma más maciza, con mayor desarrollo de la apófisis cardinal laminada, campo muscular ventral muy largo y excavado, lengüeta rectangular de fondo plano y bordes no salientes, surco medio dorsal más marcado, desarrollo más claro de la doble geniculación en los márgenes anterolaterales de la valva ventral y número superior de costillas en el pliegue dorsal y surco ventral. *E. drotae* Brice, 1991 y *E. bultyncki* n. sp., podrían haber derivado del mismo tronco, quizás de la propia *Lanceomyonia*? *occidentalis* Drot, 1964 (*non L. borealiformis occidentalis* Drot, 1964) y ser, a su vez, fuente de formas de *Eucharitina* más desarrolladas, como *E. oehlerti* (Bayle, 1878), pero se necesitan estudios estratigráficos y paleontológicos más amplios para demostrarlo.

Las diferencias de *E. bultyncki* n. sp. con *E. carlsi* n. sp. y *E. cf. eucharis*, de la CIO, se discutirán más adelante.

Eucharitina carlsi n. sp.

Figs. 10, 19-22, Tabla IV

.1999 *Eucharitina oehlerti* (Bayle, 1878); Carls, p. 157: 9.

Origen del nombre: Especie dedicada al Profesor Peter Carls, de la Universidad de Braunschweig, Alemania, por su importantísima contribución al conocimiento geológico de la región celtibérica, en España.

Material y procedencia: Ocho ejemplares completos, algo desconchados, y, en parte, deformados por aplastamiento, recogidos sueltos en el barranco de Escalabreras, Campo de almendros, al NO de Santa Cruz de Nogueras (N de Teruel), localidad tipo de la especie (Fig. 19), muy probablemente procedentes de niveles basales de la Fm. Santa Cruz (d3aa) del Praguense medio (Fig. 10). Holotipo Mpz 2015/1603 (Fig. 20.1-6), ejemplar completo algo desconchado, y topotipos Mpz 2015/1601-1602 (Fig. 20.7-12), 1604-1608 (Fig. 22.1-10), variablemente conservados, el Mpz 2015/1606 con el frente colonizado por tabulados (Fig. 22.1-3, 5).

Diagnosis: *Eucharitina* de gran tamaño, algo más ancha que larga, fuertemente dorsibiconvexa, con costillas desarrolladas cerca de los márgenes de la con-

cha en número de 4 a 6 en el seno ventral, a veces con costillas parietales, y 7 a 11 en cada flanco.

Diagnosis: *Eucharitina* of large size, slightly wider than long, strongly dorsibiconvex, with ribs developed close to shell margins, numbering 4 to 6 on the sulcus, with occasional parietal ribs, and 7 to 11 ribs on each flank.

Descripción: Concha astrófica de gran tamaño (L entre 26,4 y más de 35 mm en los ejemplares disponibles), algo más ancha que larga (promedio a/L: 1,07 para cinco medidas), fuertemente dorsibiconvexa a casi convexiplana y muy gruesa (promedio g/L: >0,68 para cuatro medidas), de contorno subpentagonal a cordiforme con el frente algo invaginado, máxima anchura en la mitad anterior de la longitud, máximo grosor casi en el frente. Gancho ventral erecto a curvado, truncado por un foramen circular menudo, permesotírido, limitado basalmente por un deltidio convexo oculto bajo el gancho dorsal; ángulo apical obtuso, superior a 95° (promedio para cinco medidas: 101°) (Tabla IV). Valva ventral muy baja, con la región umbonal suavemente convexa aplanándose hacia delante y desembocando en una lengüeta, algo cóncava, subrectangular a subtrapezoidal, dorsal a posterodorsalmente dirigida, con márgenes laterales formando rebordes salientes, subangulosos; surco ventral muy ancho y somero,

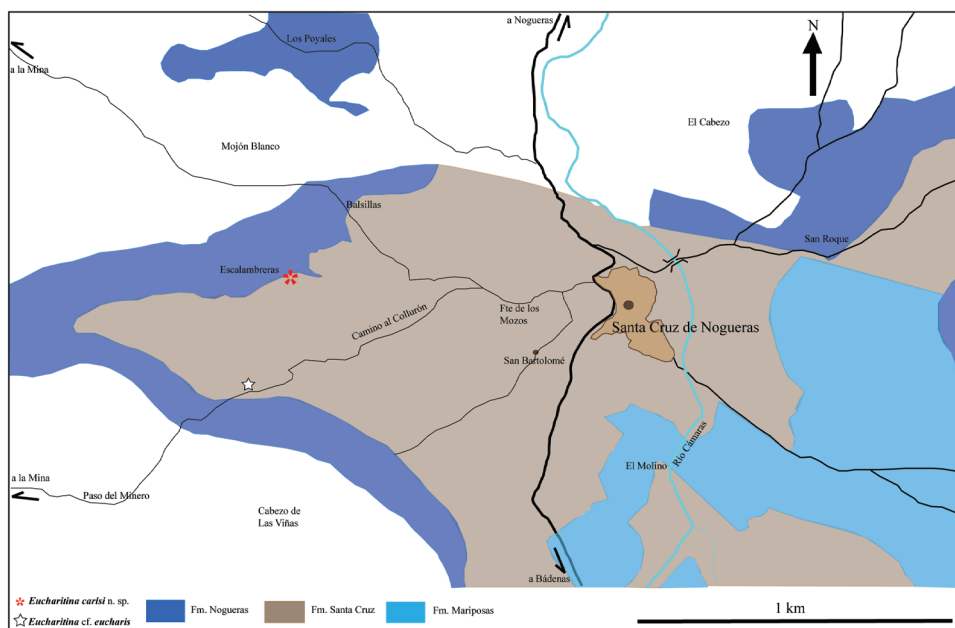


Figura 19. *Estrella roja:* Localidad tipo de *Eucharitina carlsi* n. sp. en el campo de almendros, barranco de Escalabreras. *Estrella blanca:* Lugar donde se encontró el único ejemplar de *Eucharitina* cf. *eucharis*, en el camino al Collurón.

Ejemplar	L	a	g	a/L	g/L	a
Holotipo MPZ 2015/1603	32,5	32,6	23	1	0,71	96°
Topotipo MPZ 2015/1601	31,5	35,5	19,1	1,13	0,61	99°
Topotipo MPZ 2015/1602	28,5	29,5	19,5	1,03	0,68	107°
Topotipo MPZ 2015/1605	26,4	28,5	19,4	1,08	0,73	104°

Tabla IV: Medidas de ejemplares seleccionados de *Eucharitina carlsi* n. sp. Abreviaturas como en la Tabla 1.

apreciable solo desde la base de la lengüeta, con el fondo de la valva formando un suave abombamiento medio que se desvanece hacia delante, desapareciendo en la lengüeta; los flancos umbonales y laterales se doblan en ángulo recto hacia la valva dorsal, con aristas redondeadas a subangulosas y forman, en la región cardinal, áreas lunulares, anchas y estriadas transversalmente y *paries geniculatus* en los flancos; anterolateralmente, la valva muestra tendencia a desarrollar geniculación doble continua, con márgenes desviados primero de forma suave en dirección ventral y doblados luego dorsalmente de forma abrupta, formando *paries geniculatus* muy bajos. Valva dorsal muy alta, con la máxima altura en el frente o casi, pliegue medio ancho y redondeado que se evidencia solo en la mitad anterior de la concha; flancos laterales de la valva doblándose acusadamente hacia las comisuras laterales, con aristas redondeadas formando *paries geniculatus* altos que se encuentran con los ventrales en ángulo obtuso próximo a 180° o superior; el margen anterior de la valva se encuentra con la lengüeta prácticamente en el punto culminante de la región frontal; gancho dorsal recurvado, oculto bajo la valva opuesta. Comisuras denticuladas, la anterior uniplegada y las laterales sinuosas. Valvas ornadas por costillas simples, anchas y redondeadas, separadas por interespacios agudos mucho más estrechos, que se aplanan en los *paries geniculatus* donde desarrollan finas hendiduras medias longitudinales atravesadas por estrías transversales en zigzag, paralelas a las crenulaciones de la comisura y prolongadas en espinas marginales, cortas en los ejemplares disponibles (Figs. 20-21). Las costillas se evidencian, sobre todo, en la lengüeta ventral, donde están bien desarrolladas y en los *paries geniculatus*, donde son mucho más bajas, mientras el resto de la concha es liso; en ocasiones, las costillas aparecen algo antes, pero siempre bien por delante de la región umbonal; cinco a siete costillas rectas sobre el pliegue medio, por cuatro a seis en el surco ventral, con tendencia a desarrollar una

o dos costillas parietales; siete a doce costillas en cada flanco, muy cortas y aplanadas, curvadas hacia atrás. La erosión de las conchas permite distinguir la presencia de un miofragma bien desarrollado en la valva ventral, que alcanza casi la mitad de la longitud y un campo muscular estrecho, no demasiado excavado, con huellas de diductores alargadas, subtriangulares, rodeando por completo a pequeñas huellas de aductores; las placas dentales son cortas a inexistentes, embebidas en concha secundaria; en la valva dorsal hay un septo medio dorsal fino y muy largo, que alcanza 2/3 de la longitud y biseca el campo muscular de los aductores situado hacia la mitad de la longitud de la valva; campo muscular dorsal constituido por un par anterior de huellas grandes, longitudinalmente ovaladas, limitadas posteriormente por otro par de huellas estrechas y cuneiformes.

Discusión: Las especies *E. eucharis*, del Praguense (Havlíček, 1992: Tabla 1) y *E. oehlerti*, del Lochkovense-Praguense (o Siegeniense)-Emsiense? (Brice, 1991: 18-19), son las más próximas a la nuestra. Ambas se interpretaron, con frecuencia, como sinónimas, pero Brice (1991: 18) estableció con rotundidad su autonomía. *E. carlsi* n. sp. se diferencia de las precedentes sobre todo en el mayor tamaño y contorno transversal (véanse, a título comparativo, Figs. 13 y 20) y menor número de costillas sobre el pliegue medio y surco ventral, y de *E. eucharis* además en el menor desarrollo de las costillas radiales, limitadas a los bordes de la concha. De *E. sp. cf. E. oehlerti* (Bayle), figurada por Racheboeuf (en Racheboeuf y Robardet, 1986) se diferencia en el contorno subpentagonal, más que ovalado, abombamiento del fondo del surco medio de la valva ventral, menor definición del campo muscular ventral y menor desarrollo de las costillas radiales.

De *Eucharitina drotae* Brice, 1991, y formas próximas a ella, como *E. bultyncki* n. sp. y *Lanceomyonia*

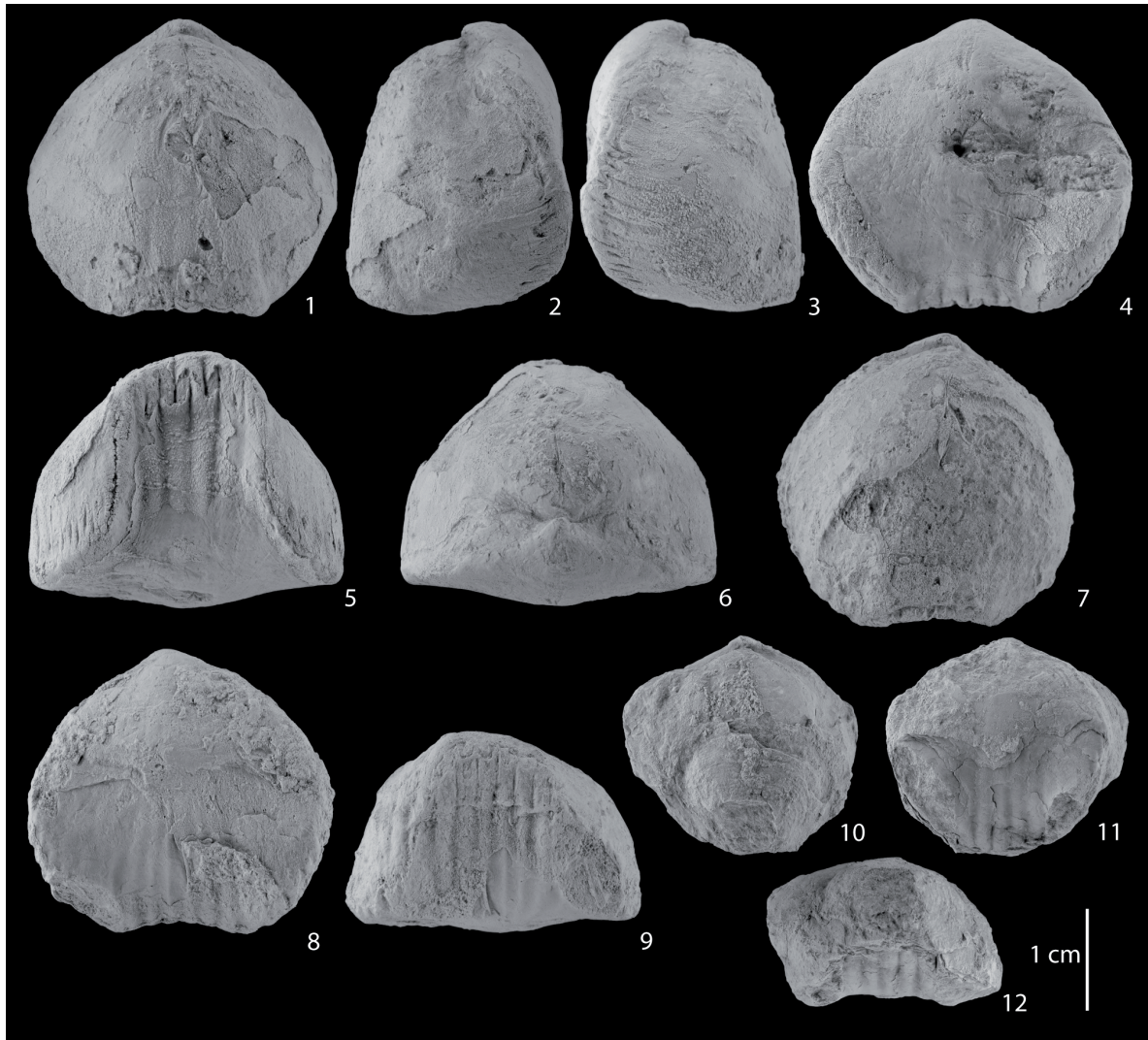


Figura 20. 1-12: *Eucharitina carlsi* n. sp. 1-6: Holotipo Mpz 2015/1603, vistas dorsal, lateral izquierda, lateral derecha, ventral, anterior y posterior, ejemplar completo algo desconchado, mostrando trazas del campo muscular dorsal y de espinas marginales. 7-9: Mpz 2015/1602, vistas dorsal, ventral y anterior. 10-12: Mpz 2015/1601, vistas dorsal, ventral y anterior de un ejemplar deformado. Todos de la localidad típica, en el barranco de Escalambreras, N de Santa Cruz de Nogueiras, niveles basales de la Fm. Santa Cruz, Praguense medio.



Figura 21. *Eucharitina carlsi* n. sp. Ampliación de la Fig. 20.5 del Holotipo, mostrando el desarrollo de las espinas marginales.

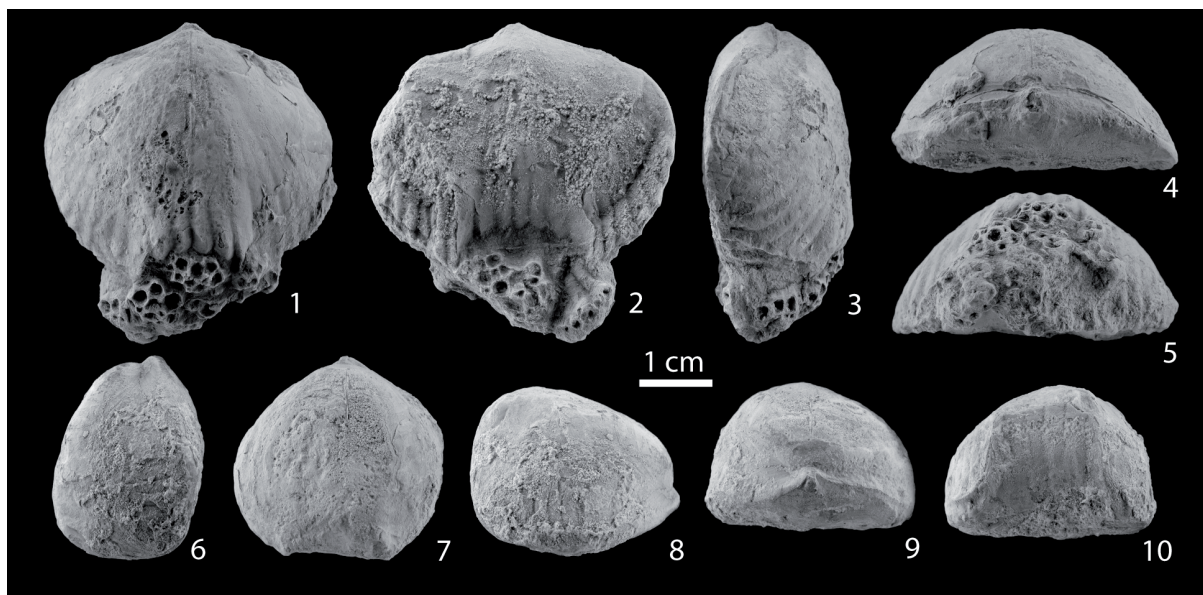


Figura 22. 1-10: *Eucharitina carlsi* n. sp. 1-5, Mpz 2015/1606. Vistas dorsal, ventral, lateral derecha, posterior y anterior de una concha completa, colonizada en el frente por tabulados. 6-10: Mpz 2015/1605. Vistas lateral izquierda (6,8), dorsal (7), posterior (9) y anterior (10) de un ejemplar completo algo desgastado. Todos de la localidad tipo, en el barranco de Escalambreras, N de Santa Cruz de Nogueras, niveles basales de la Fm. Santa Cruz, Praguense medio.

? *occidentalis* Drot y L'Hotellier, 1976 (*non L. borealiformis occidentalis* Drot, 1964), se diferencia en el mayor tamaño y abombamiento, contorno transverso, lengüeta cóncava de bordes muy salientes y ausencia de surco medio sobre el pliegue dorsal. *Wilsonella eucharis breviscula* Khodalevitch, 1951, del Lochkoviense de los Urales, es también una forma próxima a las anteriores, con lengüeta mucho menos doblada en dirección dorsal que la nuestra. Por otro lado, Brice (1991: 22) estimaba que dicha forma pertenecería, más bien, a *Lanceomyonia* o a un género próximo, aunque no aportó datos para confirmarlo. *Eucharitina asiatica* y *E. contracta*, del Emsiense del Junggar Occidental, Xinjiang, China, son especies con la concha completamente cubierta de costillas simples y fuertes e interespacios similares, que nacen en el ápice de las valvas y, además, la primera de ellas es casi igualmente biconvexa mientras la segunda posee comisuras cortantes sin desarrollo de *paries geniculatus*, razones por las que resulta muy dudosa su asignación genérica.

Eucharitina carlsi n. sp. es una forma rara hallada solo, hasta ahora, como material suelto, en un único afloramiento al norte de Santa Cruz de Nogueras

(Fig. 19). Teniendo en cuenta los datos aportados por Carls (ver, por ejemplo, 1983b, 1987, 1999) la especie pertenecería a la parte alta del submiembro d2b, del Siegeniense inferior (equivalente al Praguense inferior) (Fig. 10). Su presencia en otras regiones españolas de la cuenca Iberoarmórica, como los dominios Astur-Leonés, Palentino y Guadarrama oriental, no pudo ser puesta de manifiesto por el momento.

Eucharitina cf. *eucharis* (Barrande, 1847)

Figs. 9-10, 18-19

.1999 *Eucharitina eucharis* (Barrande, 1847); Carls, pp. 143, 157. 13.

Material: Un ejemplar, Mpz 2015/1600 deformado y algo desconchado, con la valva ventral bastante dañada, recogido suelto en el Camino al Collurón, N de Santa Cruz de Nogueras (Figs. 9, 18.17-18, 19), probablemente de la base de la Fm. Santa Cruz, Praguense medio (Fig. 10).

Comentarios: El ejemplar disponible tiene tamaño, forma, convexidad y ornamentación típicamente de *Eucharitina*. Se trata de una concha, de gran tamaño ($L=31,7$ mm), algo más ancha que larga ($a/L = 1,03$), fuertemente dorsibiconvexa y muy gruesa ($g/L = 0,70$), con costillas, fuertes, redondeadas, y espacios intercostales estrechos, desarrolladas prácticamente a lo largo de toda la concha en número de 5 en el pliegue medio, 4 en el surco ventral y 11-12 en cada flanco.

Las características ornamentales, en particular, son muy próximas a las de la especie-tipo de *Eucharitina*, *E. eucharis* (Barrande, 1847), pero el estado de conservación del único ejemplar a mano no permite una identificación firme.

Carls (1999) señaló la presencia de *Eucharitina eucharis*, en los niveles d3a β -II y d3b β -I de la mitad inferior de la Fm. Santa Cruz, del Praguense medio (Siegeniense medio o superior). En el punto del camino al Collurón donde apareció el ejemplar (Fig. 19), los únicos niveles devónicos aflorantes son, precisamente, los de dicha formación, por lo que debe proceder de uno de los niveles del intervalo acotado por el autor referido.

Nuestro ejemplar se diferencia fácilmente de *E. carlsi* n. sp. en la importancia de la ornamentación radial, que casi comienza en los ápices de las valvas.

Orden **Athyridida** Boucot, Johnson y Staton, 1964

Suborden **Athyrididina** Boucot, Johnson y Staton, 1964

Superfamilia **Athyridoidea** Davidson, 1881

Familia **Athyrididae** Davidson, 1881

Subfamilia **Plicathyridinae** Álvarez, 1990

Género *Chopinina* n. gen.

Especie-tipo: *Chopinina petercarlsi* n. sp.

Origen del nombre: Dedicada al gran compositor Fryderyk Chopin por sus hermosas fantasías pianísticas.

Diagnosis: (Por razones de monotipia, la diagnosis del género podría ser la de su especie-tipo, pero preferimos seleccionar aquí algunos rasgos que, por comparación con otros taxones de la Familia Athyrididae, sean, más propiamente, genéricos). Concha de tamaño pequeño a medio, contorno elíptico, muy transversa, charnela casi recta, algo más corta que la máxima anchura, interárea ventral bien desarrollada cubierta por numerosas líneas de crecimiento, finas y apretadas, interárea dorsal menos importante; concha cubierta de lamelas de crecimiento escamosas e imbricantes, numerosas y apretadas, sin trazas de ornamentación radial (surco ventral, pliegue dorsal u otros pliegues y surcos) o con trazas muy débiles y ocasionales, comisura anterior rectimarginada o suavemente arqueada en dirección dorsal. Placas dentales delgadas, cortas, rectas y subparalelas, definiendo cavidades umbonales laterales reducidas y soportando dientes cardinales denticulados, robustos. Plataforma cardinal ancha, cóncava, con la parte media proyectándose hacia delante, con rebordes externos muy cortos y sin pestañas cardinales (*cardinal flanges*); campo muscular dorsal impreso en el fondo de la valva, bisecado por un miofragma bien desarrollado; braquidio espiralado.

Diagnosis: (By monotypy reasons, the generic diagnosis could be the same as the one of the type species, but it is preferred to select herein several features more properly genus related, comparing with another taxa of the Family Athyrididae). Shell of small to medium size, strongly transverse with elliptical outline; hinge line almost straight, slightly shorter than maximum shell width, ventral interarea well developed, fully covered by abundant, fine and closely spaced growth lines; dorsal interarea much less important; shell covered by numerous scaly imbricated growth lamellae without ventral sulcus, dorsal fold, or other sulci or plicae) with radial ornamentation only occasionally very faintly developed; anterior commissure rectimarginate or slightly arched dorsally. Dental plates thin, short, straight and subparallel, defining reduced lateral umbonal chambers and supporting robust denticulate cardinal teeth. Cardinal platform wide, concave, with median part projecting forward, very short external ridges, and without cardinal flanges; dorsal muscle field impressed on valve floor, bisected by well developed myophragm; with spiral brachidium.

Discusión: La concha muy transversa, de charnela casi recta, algo más corta que la máxima anchura, interárea ventral bien desarrollada, extremos cardinales muy redondeados y superficie cubierta de lamelas de crecimiento escamosas e imbricantes, nos inducen a situar nuestro género entre los Plicathyridinae Álvarez, 1990, con ciertas dudas al desconocerse la morfología detallada del aparato braquial, tan importante en la sistemática de la Familia Athyrididae (Modzalevskaya, 1996). De hecho, *Chopinina* n. g. difiere de todos los géneros asignados a Plicathyridinae en la ausencia total, o casi, de ornamentación radial, careciendo de cualquier tipo de pliegues o surcos radiales apreciables y con margen anterior, correspondientemente, no invaginado. El más próximo a *Chopinina* de los géneros de Plicathyridinae es *Anathyris* Von Peetz, 1901, por el contorno transversalmente ovalado, la morfología de la charnela y del área cardinal y por la comisura anterior, recta en los juveniles. Pero *Anathyris* presenta siempre en los adultos plegamiento opuesto, con un par de fuertes pliegues radiales submedios en cada valva y margen anterior claramente invaginado. *Chopinina* n. g. podría ser el tronco basal del que derivase la rama Plicathyridinae de *Anathyris*, pero existe una laguna temporal muy extensa entre ambos géneros: *Chopinina* del Lochkoviense superior? o del Praguense inferior y *Anathyris* del Emsiense al Frasnense (incluso Carbonífero inferior), sin datos sobre las posibles tendencias evolutivas y aspectos del desarrollo que podrían conducir de uno a otro, lo que impide un estudio filogenético más amplio y preciso. Tampoco resulta fácil relacionar *Hexarhytis* ? *undata* (Defrance), del Lochkoviense-Praguense, considerada por algunos autores como la forma basal de Plicathyridinae (Álvarez, 1990; Rzhonsnitskaia y Modzalevskaya, 1996) con *Chopinina* n. gen., cuya concha es prácticamente indiferenciada. En cualquier caso, la transición Lochkoviense/Praguense, en la parte española de la cuenca Iberoarmórica, constituyó un periodo importante de creatividad en la Familia Athyrididae, con evolución, al menos, de los géneros *Plicathyris* Khalifin, 1946 y *Chopinina* n. gen. y desarrollo importante de *Hexarhytis* Álvarez, 1990 o formas vecinas, aparecidas algo antes hacia la parte baja del Lochkoviense. Sin olvidar tampoco la entrada de taxones asimismo originales, de la Subfamilia Pradoiinae, como *Guaxa* García-Alcalde, 1986, también de la parte alta del Lochkoviense ibérico (procediendo, quizás, del género armoricano *Dichozygopleura* Renouf, 1972).

Chopinina petercarlsi n. sp.

Figs. 9-10, 23-29, Tabla V

Origen del nombre: Dedicada a nuestro amigo Peter Carls, profesor de la Universidad de Braunschweig, en Alemania, quien reconoció, por primera vez, la presencia de este curioso taxón en la CIO e incluso sugirió su relación con los Plicathyridinae.

Material: Cincuenta y un ejemplares en total, en diferentes estados de conservación, mayoritariamente con las dos valvas conservadas, pero frecuentemente con una o ambas alas rotas y más o menos aplastados. Cuarenta ejemplares de Palencia, todos de la Fm. Lebanza, Miembro C, del Praguense inferior. Holotipo DPO 31736 (Fig. 27.1-4) y trece paratipos DPO 31718-31719, 31721-31722 (Figs. 27-29; ejemplar DPO 31721 seccionado para mostrar estructuras internas, Fig. 26), 31724 (Fig. 27.8-10), 31726-31727, 31733-31735 (Figs. 27.5-7-28), 31737, 31740, 31742, de la localidad y estrato tipo. Cuatro, DPO 31746-31749, de la pista del pueblo de Lores al río Arauz, pasada una gran cuadra de ganado (Fig. 24), en la misma banda de caliza que el estrato tipo, pero de otra localidad, parte baja del Mb. C, Yac. α -153. Tres, DPO 31743-31745 (Fig. 27.11-12), de la misma área, al este de la localidad tipo, en una pequeña garganta al sur del Monte Lores (N. de Palencia) (Fig. 24), aprox. 6 m sobre la base del Mb. C, Yac. α -160. Cuatro, DPO 30079-30080 (Fig. 26) y 46743-46744 (Fig. 27.13-16, Fig. 28.4-7), de la confluencia del río Polentinos con un arroyo que desciende del collado de La Novia, cerca de la pista de Polentinos al pantano de Vañes, techo del Mb. C, yac. α -122. Tres, DPO 30084-30086, de la ladera oriental de un pequeño cerro (1392 m) justo al O del Pico de La Abadía (Fig. 23), techo del Mb. C, yac. α -123 (Fig. 23). Un ejemplar, DPO 46750 (Fig. 28.1-3, Fig. 28.4-7) del corte de «Las Cabañinas», al OSO de Lebanza (Fig. 23), nivel M-LEB-33. Otros nueve, DPO 46745-46753 (Fig. 27. 17-19, Fig. 28. 1-3, 8-10) de la misma localidad (Fig. 23), pero del nivel M-LEB-33/34. Un ejemplar DPO 46754, de la cantera a la salida del pueblo de Lebanza (Fig. 23), 1,35 m sobre nivel M-LEB-II-33B. Uno, DPO 46755, unos 250 m al E de la confluencia de los ríos Carrión y Arauz, Yac. α -128.

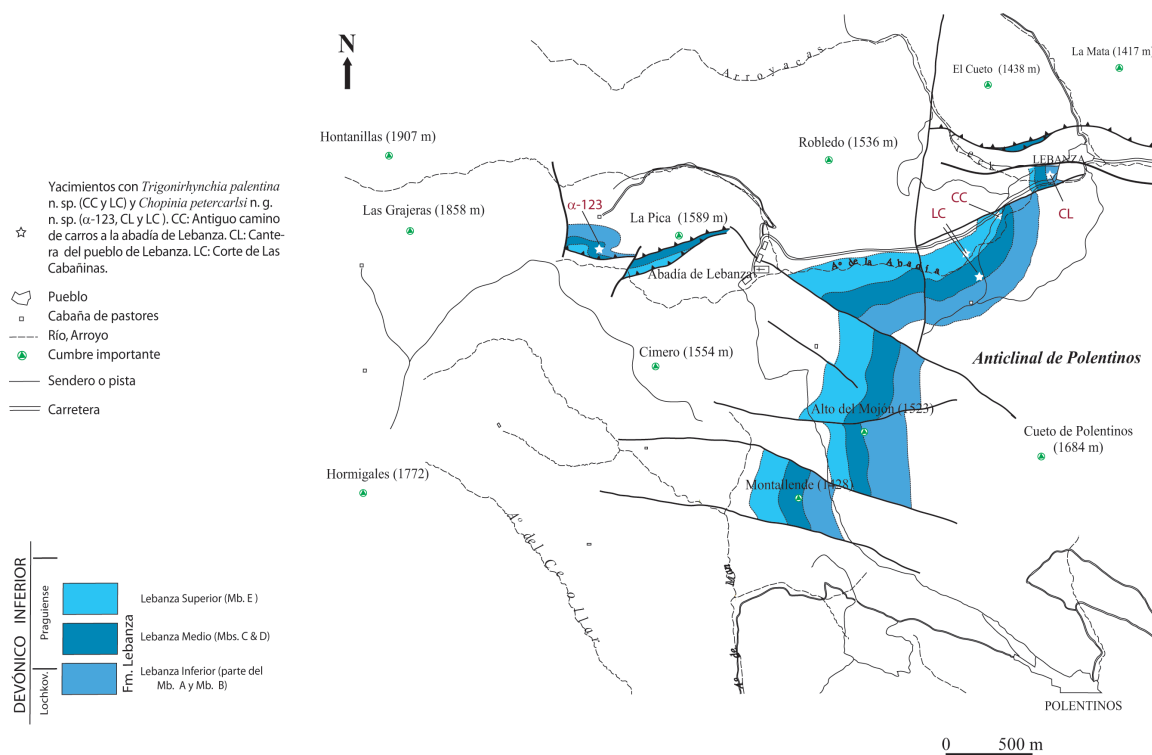


Figura 23. Afloramientos de la caliza de Lebanza, en el área próxima al pueblo del mismo nombre con los principales yacimientos de las especies *Trigonirhynchia paleontina* n. sp. (en su estrato y localidad tipo) y *Chopinia petercarlsii* n. g. n. sp. Basado en un esquema geológico de García-Alcalde (2013) muy simplificado.

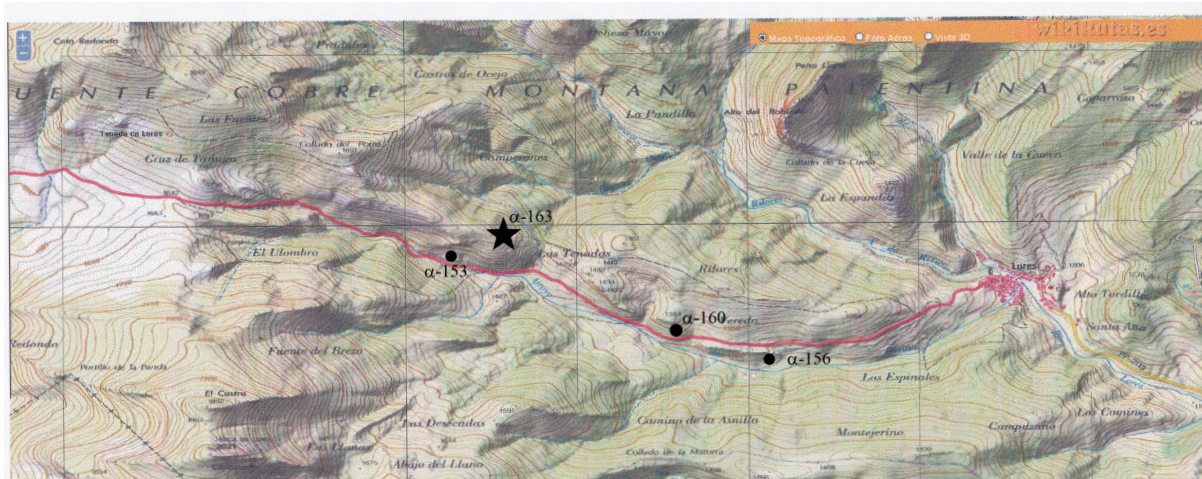


Figura 24. *Chopinia petercarlsii* n. g. n. sp. Localidad tipo de la especie (estrella negra), al noroeste de una gran cuadra de ganado, en el lugar llamado «Las Tenadas», oeste del pueblo de Lores, La Pernía, Palencia, y otros yacimientos de la especie en la misma área, margen izquierda del arroyo de Gerino. Lado de la cuadrícula: 1 km.

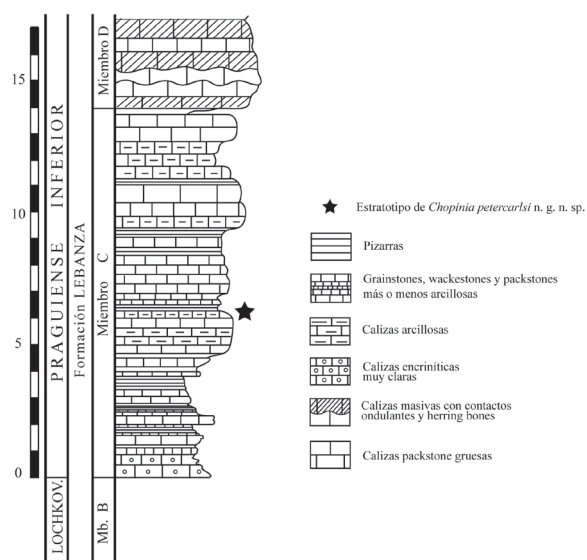


Figura 25. *Chopinina petercarlsi* n. g. n. sp. Estrato tipo, unos 6-7 m sobre la base del Mb. C de la Fm. Lebanza, Biozona de *Vandercammenina sollei*, Praguense inferior. Escala en metros.

Doce ejemplares de la CIO (Aragón). Once pertenecientes a la Colección del Departamento de Geología de Oviedo y otros cuatro a la del Museo de Paleontología de Zaragoza. DPO 30087, 46756-46759 (Fig. 29.1-2, 8-9), cogidos sueltos en Los Poyales (Fig. 9), probablemente de los niveles d2a o d2b de la Fm. Nogueras, Lochkoviense (Fig. 10); DPO 46760-46762 (Fig. 29.12), también sueltos, del corte del río Cámaras (Las Viñas) (Fig. 9), quizás de los mismos niveles anteriores (Fig. 10). MPZ 2015/1609 (Fig. 28.17-21) de Las Balsillas, al N de Santa Cruz de Nogueras (Fig. 9) y el resto, MPZ 2015/1610-1612 (Fig. 28.14-16, Fig. 29.6-7, 10-11), de los Poyales (Fig. 9), también sueltos y de parecidos niveles (Fig. 10).

Localidad y estrato tipo: Calizas oscuras, en bancos delgados, muy fosilíferas, con finos bancos de *mudstone* negra, unos 6 m sobre la base del Mb C de la Fm. Lebanza (Fig. 25), Biozona de *Vandercammenina sollei*, Yac. α -163, parte baja del Praguense inferior, oeste del pueblo de Lores (municipio de La Pernía, norte de Palencia), valle del arroyo Gerino, margen izquierda, al NO de una gran cuadra de ganado, en el lugar denominado «Las Tenadas» (Fig. 24).

Diagnosis: Conchas de tamaño pequeño a medio, biconvexas, contorno ovalado, mucho más anchas que largas y alrededor de dos veces más largas que gruesas, con la máxima anchura y el máximo grosor algo por detrás de la mitad de la longitud, gancho suberecto a erecto, con foramen permesotírido circular, bastante grande, interárea ventral apsacalina a anaclina, bien desarrollada, estriada transversalmente, interárea dorsal más baja que la ventral, ortoclina a apsacalina; superficie de la concha indiferenciada, sin surco ventral, pliegue dorsal u otro tipo de plegamiento, comisura frontal rectimarginada a muy débilmente arqueada en dirección dorsal, ornamentación a base de lamelas concéntricas escamosas, con líneas de crecimiento numerosas y apretadas, distribuidas regularmente; placas dentales cortas y delgadas, pegadas a la pared de la valva, subparalelas, soportando dientes fuertes denticulados; plataforma cardinal profunda, sin pestañas posteriores, de fondo aplanado a cóncavo, con placas externas muy cortas y con la parte media proyectándose algo hacia delante; campo muscular dorsal bien impreso, dividido por un miofragma corto pero bastante alto; braquidio espiralado.

Diagnosis: *Shell of small to medium size, biconvex, oval in outline, much wider than long and about twice longer than thick, with maximum width and thickness slightly before mid length, beak suberect to erect, with circular permesothyrid foramen, rather large, ventral interarea apsacline to anacline, transversally striated, dorsal interarea lower than ventral, orthocline to apsacline; shell surface undifferentiated, without ventral sinus, dorsal fold or any other folding type, anterior commissure rectimarginate to slightly arched dorsally, ornamentation of scaly concentric lamellae, with numerous and tight, regularly arranged growth lines; dental plates subparallel, short and thin, attached to valve wall, supporting strong denticulated teeth, cardinal platform deep, without posterior flanges, with flat to concave floor, very short external plates and median part projecting slightly anteriorly; dorsal muscle field well impressed, divided by short and rather high median myophragm; brachidium spiralled.*

Descripción: Concha de tamaño pequeño a medio, excepcionalmente muy grande (promedio de L: 12,8 mm para diecinueve medidas; Lmax: 28,4 mm), biconvexa, a veces algo dorsibiconvexa y otras, algo

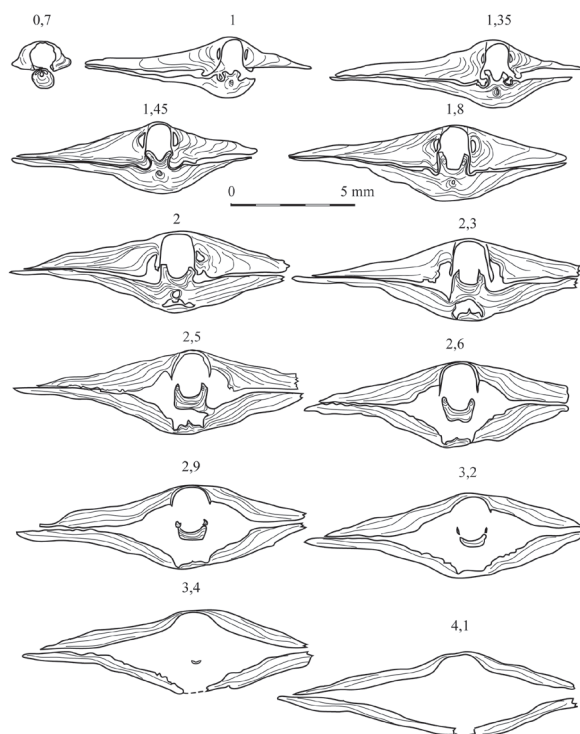


Figura 26. *Chopinina petercarlsi* n. sp. DPO 31721. Dibujos en cámara clara de secciones seriadas en planos paralelos, normales al de simetría y al de comisura, en dirección anterior. Distancias en mm medidas al ápice de la valva ventral.

ventribiconvexa, con la convexidad atenuándose anterior y lateralmente, de contorno ovalado, mucho más ancha que larga (promedio a/L: 1,69 para 19 medidas; a/Lmax: 2,16) y alrededor de dos veces más larga que gruesa, con índice de gibosidad (Delance, 1969) en torno a 0,40 (Igmax: 0,51) (Tabla V), máxima anchura en el 43% de la longitud y máximo grosor, en el 45% de la longitud, charnela casi recta, un poco más corta que la máxima anchura. Interárea ventral, subtrapezoidal, bien definida por bordes umbonales agudos, cóncava, apsaclina a fuertemente apsaclina en las regiones laterales y ortoclina a fuertemente anaclina en la región central, surcada por líneas de crecimiento finas y numerosas, paralelas a la charnela; gancho ventral suberecto a erecto, perforado por un foramen circular, bastante grande, permesotírido, limitado, a veces, basalmente por pequeñas placas deltidiales; extremos cardinales ampliamente redondeados. Interárea dorsal algo más baja que la ventral, pero bien definida, ortoclina a fuertemente apsaclina en la parte central. Super-

ficie de la concha indiferenciada, sin surco ventral ni pliegue dorsal; excepcionalmente, en ejemplares juveniles, se insinúa un surco muy estrecho, casi inconspicuo, a lo largo de la valva dorsal (Fig. 27.19) y, en algunas conchas maduras, una vaga carena media en ambas valvas (Fig. 27.16, 28.10, 19-20); comisura anterior rectimarginada a suavemente arqueada en dirección dorsal, comisuras laterales rectas o algo curvas. Ornamentación superficial a base de lamelas de crecimiento escamosas, imbricantes, mal conservadas en los ejemplares disponibles; líneas de crecimiento numerosas, apretadas, distribuidas regularmente (Fig. 28.18), dibujando en los ejemplares de mayor edad los contornos de los sucesivos estadios de crecimiento de las valvas. Interior de la concha conocido a partir de secciones seriadas (Fig. 26) y de un fragmento dorsal que conserva la plataforma cardinal (Fig. 29.12). Placas dentales finas, rectas, cortas, subparalelas, divergiendo muy débilmente en dirección dorsal, casi pegadas a la pared de las valvas, delimitan cavidades umbonales laterales exiguas y soportan dientes cardinales potentes, con dentículos laterales que encajan en sendas fosetas accesorias de la otra valva y con bases excavadas para recibir el extremo de los rebordes internos de la plataforma cardinal; otras características ventrales internas desconocidas. Plataforma cardinal maciza, sin pestañas posteriores, perforada por un menudo foramen dorsal, cóncava a aplanada hacia delante, proyectándose distalmente sobre el fondo de la valva; placas externas muy cortas, que forman con los rebordes internos y las partes laterales de las placas internas estructuras de sección subrectangular, bastante altas, con los extremos distales dirigidos ventrolateralmente, encajados en la base de los dientes cardinales, formando una articulación complementaria; cavidad umbonal central reducida; campo muscular bien impreso en el fondo de la valva desde debajo mismo de la plataforma cardinal, bisecado por un miofragma fuerte y bastante largo; braquidio espiralado, insinuado en conchas desgastadas; otras características internas desconocidas.

Discusión: No hay, a nuestro conocimiento, ninguna especie que se asemeje a la nuestra. La población aragonesa difiere en menudos detalles de la palentina; por ejemplo, parece algo menos transversa y con área cardinal más desarrollada y el índice de gibosidad (Ig) podría ser algo menor, pero la esca-

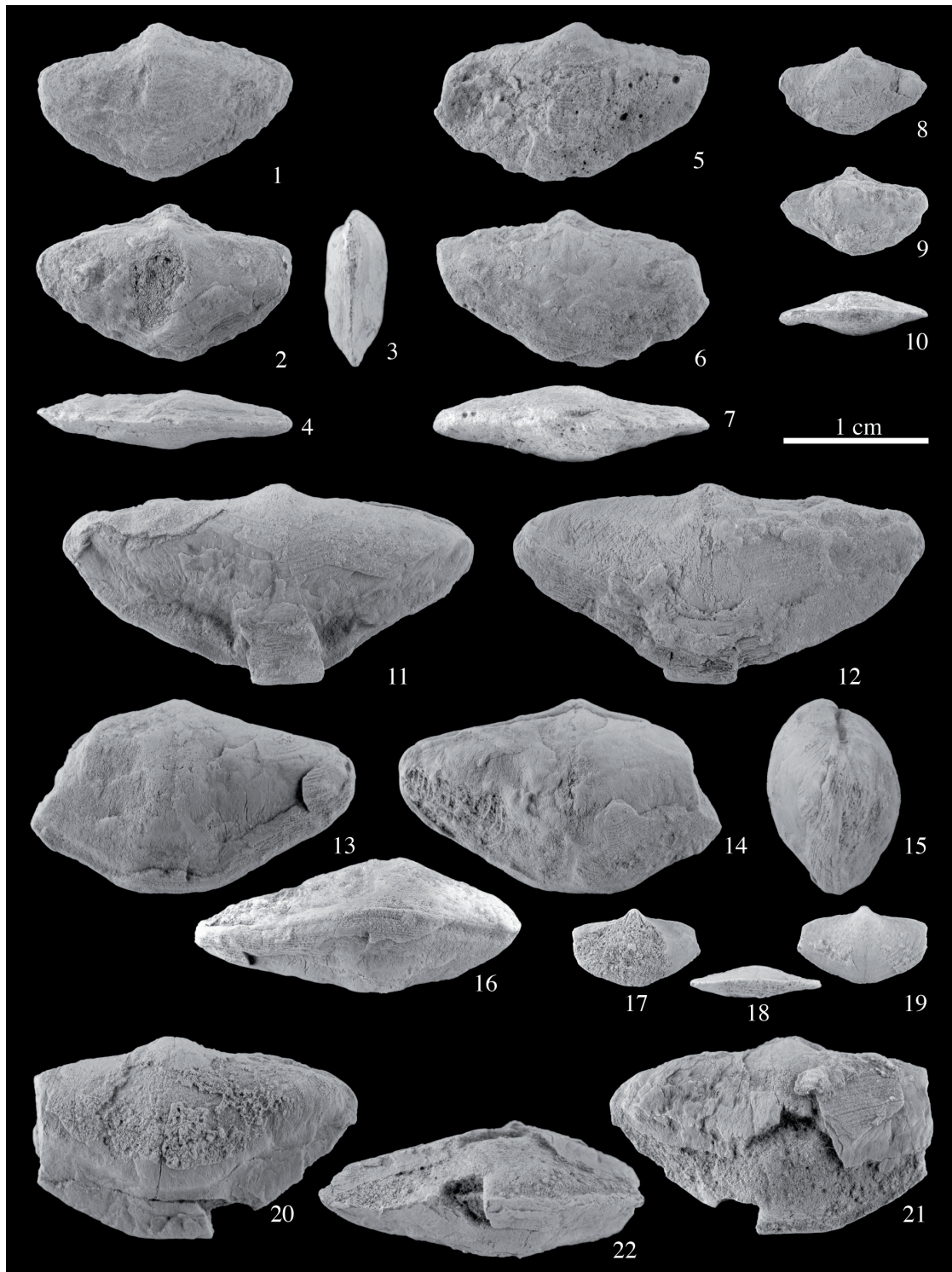


Figura 27. 1-21. *Chopinina petercarlsi* n. g. n. sp. 1-4: Holotipo DPO 31736, vistas ventral, dorsal, lateral izquierda y anterior, del estrato y localidad tipo. 5-7: Paratipo DPO 31735, vistas ventral, dorsal y anterior, ídem. 8-10: Paratipo DPO 31724, vistas ventral, dorsal y anterior, ídem. 11-12: DPO 31743, vistas ventral y dorsal, O de Lores, yacimiento α -160, Praguense inferior. 13-16: DPO 46743, vistas ventral, dorsal, lateral derecha y anterior, arroyo de Polentinos (Palencia), margen oriental, Fm. Lebanza, Mb. C, yacimiento α -122, Praguense inferior. 17-19: DPO 46753, vistas ventral, anterior y dorsal, arroyo de Polentinos, corte de Las Cañaninas, Fm. Lebanza, Mb. C, nivel M-LEB-33/34, Praguense inferior. 20-22: DPO 30079, vistas ventral, dorsal y anterior, borde septentrional del pantano de Vañes, Fm. Lebanza, Mb. C, yacimiento α -122, Praguense inferior.

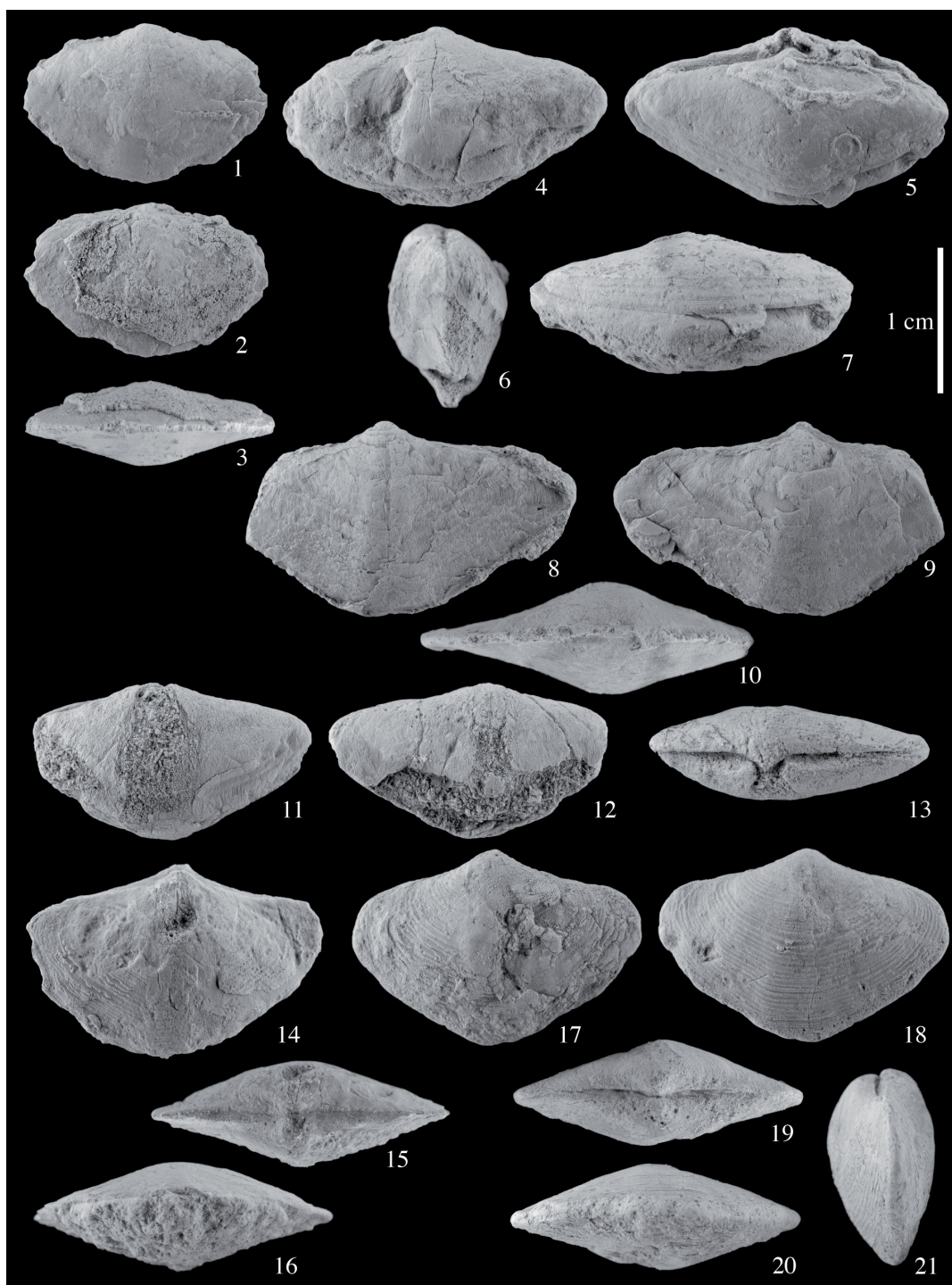


Figura 28. 1-21: *Chopinia petercarlsi* n. g. n. sp. 1-3: DPO 46750, vistas ventral, dorsal y anterior, O de Lebanza (Palencia), corte de Las Cabañas, Fm. Lebanza, Mb. C, nivel M-LEB-33/34, Praguense inferior, primera aparición del género en Palencia. 4-7: DPO 46744, vistas ventral, dorsal, lateral derecha y anterior, arroyo de Polentinos, margen oriental, cerca del borde septentrional del pantano de Vañes, Fm. Lebanza, Mb. E, yacimiento α -122, Praguense inferior. 8-10: DPO 46752, vistas ventral, dorsal y anterior, Lebanza, corte de Las Cabañas, Fm. Lebanza, Mb. E, nivel M-LEB-33/34, Praguense inferior. 11-13: DPO 30084, vistas ventral, dorsal y posterior, sierra del Pico de La Abadía, Fm. Lebanza, Mb. E, yacimiento α -123, Praguense inferior. 14-16: MPZ 2015/1611, vistas dorsal, posterior y anterior, Los Poyales, N de Sta. Cruz de Nogueras (Teruel), Fm. Nogueras, Mb. d2a, Lochkoviense superior. 17-21: MPZ 2015/1609, vistas ventral, dorsal, posterior, anterior y lateral izquierda, Las Balsillas, N de Sta. Cruz de Nogueras, Fm. Nogueras, Mb. d2b o c, Praguense inferior.

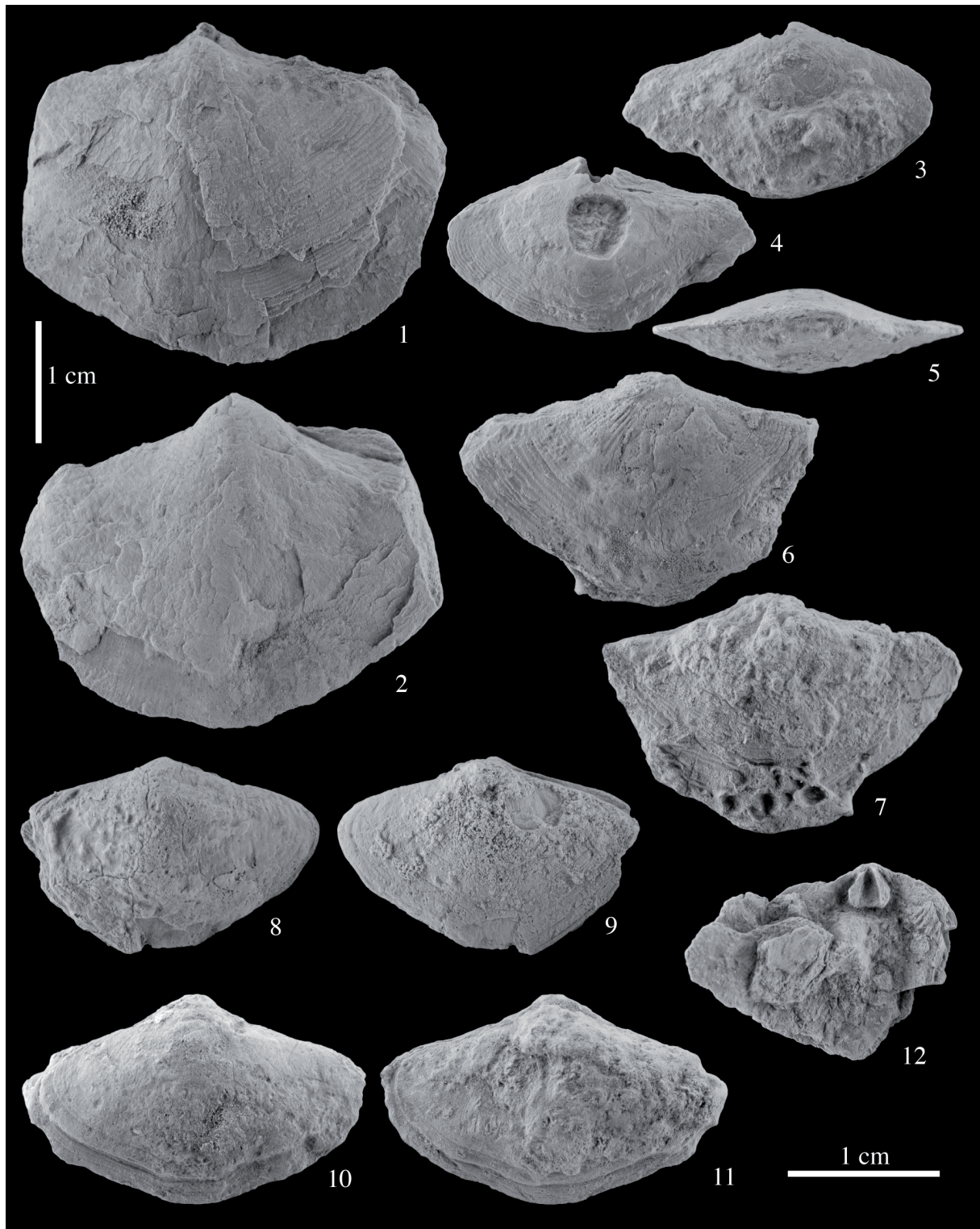


Figura 29. 1-12. *Chopinina petercarlsi* n. g. n. sp. 1-2: DPO 46759, vistas dorsal y ventral, Los Poyales, N de Sta. Cruz de Nogueras, Fm. Nogueras, d2a o d2b, yacimiento A-131, Lochkoviense superior. 3-5: DPO 30087, vistas ventral, dorsal y anterior, ídem. 6-7: MPZ 2015/1610, vistas ventral y dorsal de un ejemplar colonizado en el frente por tabulados, ídem. 8-9: DPO 46756, vistas ventral y dorsal, ídem. 10-11: MPZ 2015/1612, vistas ventral y dorsal, ídem. 12: DPO 46762, fragmento de valva dorsal, mostrando la morfología de la plataforma cardinal, corte del río Cámaras (Las Viñas), Fm. Nogueras, d2a o d2b, yacimiento A-127, Lochkoviense superior.

sez de ejemplares disponibles y su estado, en general aplastado, desaconsejan establecer ningún tipo de separación taxonómica entre ellas. Carls (1999: 157, Fig. 2) señaló la especie en el miembro d2a de la Fm. Nogueras, del Lochkovense superior (Fig. 10) y el material de la colección de J. L. G. A. podría tener la misma edad, o ser algo más joven, del d2b, pero uno de nosotros (Z. H.) encontró, al menos, un buen ejemplar, el MPZ 2015/1609 (Fig. 28.17-21) en niveles del d2c, Praguense inferior (Fig. 10). Esta última edad permitiría una correlación directa entre los materiales aragonés y palentino (Fig. 2). Ante la imposibilidad de examinar las colecciones originales de P. Carls, preferimos mantener dudas en cuanto a la edad de la población aragonesa a la espera de poder estudiar, de nuevo, sobre el terreno, su precisa situación estratigráfica.

Hasta el momento no pudo detectarse la presencia de la especie en ninguna otra de las áreas iberoarmóricas o ibarmagrebíes.

Conclusiones

Las unidades litológicas del Devónico Inferior (Lochkoviense-Praguense) en la región cántabro-celtibérica: la Fm. Lebanza, en Palencia, la mitad inferior de la Fm. Cercadillo, en el Guadarrama Oriental y la Fm. Nogueras, en Aragón, Cordillera Ibérica oriental, presentan una gran homogeneidad estratigráfica que se extiende al Macizo Armoricano, en Francia, denotando la continuidad lateral y la propia existencia de una gran cuenca Iberoarmórica. Las semejanzas faunísticas que apoyan este concepto paleogeográfico son muy grandes, pero necesitan completarse aún en muchos grupos paleontológicos. En el presente trabajo se estudiaron varias formas de braquiópodos rinconélidos de las referidas formaciones que se encuentran en toda el área o en partes de ella y apoyan la unidad del conjunto: *Trigonirhynchia palentina* n. sp., de Palencia y una forma próxima, *T. celtiberica* n. sp. de Celtiberia, así como varias especies del conocido género *Eucharitina*: *E. carlsi* n. sp. y *E. cf. eucharis*, de la CIO, y *E. bultyncki* n. sp., del Guadarrama oriental y probablemente también de Aragón. Se estudió, asimismo, una curiosa forma de braquiópodo atirídido, *Chopinina petercarlsi* n. g. n. sp., absolutamente original, del Lochkovense

superior o del Praguense inferior, en la CIO y del Praguense inferior en Palencia. Esta forma podría constituir la base de la Subfamilia Plicathyridinae o, al menos, de una de sus ramas: la que conduce al género *Anathyris* (Emsiense-Frasniense, incluso Carbonífero inferior), pero el amplio intervalo temporal sin datos (prácticamente todo el Praguense) donde tendrían que registrarse las etapas de cambio morfológico entre ambos géneros, impide un estudio filogenético más preciso. En cualquier caso, hay que destacar que los comienzos del Praguense fueron un periodo de gran creatividad para los Athyrididae en la parte española de la cuenca Iberoarmórica, con aparición, al menos, de los géneros *Plicathyris* y *Chopinina* y desarrollo importante de *Hexarhytis* (género aparecido algo antes) o formas próximas, en el Lochkovense, sin olvidar la de formas asimismo originales de la Subfamilia Pradoiinae, como *Guaxa*, aparecida también en la parte alta del Lochkovense ibérico.

Agradecimientos

Este trabajo es una contribución a los proyectos CGL 2011-24775 MINECO y al de Correlación Geológica Internacional, IGCP 596 «Climate change and biodiversity patterns in the Mid-Palaeozoic (Early Devonian to Late Carboniferous)». Agradezco profundamente la revisión crítica efectuada por las doctoras María Luisa Martínez-Chacón y Montserrat Truyols Massoni, del Departamento de Geología de la Universidad de Oviedo, que mejoraron considerablemente el original.

Bibliografía

- ALVARADO, A. de y SAMPELAYO, A. H. (1945): Zona occidental de la cuenca del Rubagón. *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, 58: 1-44.
- ÁLVAREZ, F. (1990): Devonian athyrid brachiopods from the Cantabrian Zone (NW Spain). *Biostratigraphie du Paléozoïque*, 11: 1-311.
- BARRANDE, J. (1847): Über die Brachiopoden der silurischen Schichten von Böhmen. *Naturwissenschaftlichen Abhandlungen*. I Band: 357-475.

- BARROIS, Ch. (1882): Recherches sur les terrains anciens des Asturies et de la Galice. *Mémoires de la Société Géologique du Nord*, 2: 1-630.
- BAYLE, E. (1878): Explication de la carte géologique de la France, t. 4, *Atlas, Première partie. Fossiles principaux des terrains*.
- BINNEKAMP, J. G. (1965): Lower Devonian brachiopods and stratigraphy of North Palencia (Cantabrian Mountains, Spain). *Leidse Geologische Mededelingen*, 33: 1-62.
- BOUCOT, A. J. (1975): Evolution and extinction rate controls. *Developments in Palaeontology and Stratigraphy*, 1: 1-427.
- BOUCOT, A. J., JOHNSON, J. G. y STATON, R. D. (1964): On some atrypoid, retzioid, and athyroid Brachiopoda. *Journal of Paleontology*, 38: 805-822.
- BRICE, D. (1991): Précisions nouvelles sur les Brachiopodes Pentamerioidea et Rynchonelloidea du Dévonien Inférieur du Synclinorium de Laval (Massif Armoricain, France). *Annales de Paléontologie*, 77, 1: 21-50.
- BOUYX, E., BLAISE, J., BRICE, D., GOURVENNEC, R., LARDEUX, H. y MENN, J. le (1992): Implications paléogéographiques des affinités nord-gondwaniennes et rhénanes des faunes dévoniennes de la zone de Meguma (Appalaches septentrionales). *C. R. Académie des Sciences, Paris*, 315, 2: 337-343.
- BOUYX, E., BLAISE, J., BRICE, D., DÉGARDIN, J. M., GOUJET, D., GOURVENNEC, R., MENN, J. le, LARDEUX, H., MORZADEC, P. y PARIS, F. (1997): Biostratigraphie et paléobiogéographie du Siluro-Dévonien de la zone de Meguma (Nouvelle Écosse), Canada). *Canadian Journal of Earth Sciences*, 34: 1295-1309.
- BULTYNCK, P. (1971): Le Silurien supérieur et le Dévonien inférieur de la Sierra de Guadarrama (Espagne Centrale). Deuxième partie: assemblages de Conodontes à *Spathognathodus*. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, 47, 3: 1-43.
- BULTYNCK, P. (1976): Le Silurien Supérieur et le Dévonien Inférieur de la Sierra de Guadarrama (Espagne Centrale). Troisième partie: éléments icriodiformes, pelekysgnathiformes et polygnathiformes. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, 49, 5: 1-74.
- BULTYNCK, P. y SOERS, E. (1971): Le Silurien supérieur et le Dévonien inférieur de la Sierra de Guadarrama (Espagne Centrale). Première partie: Stratigraphie et tectonique. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, 47, 1: 1-22.
- CARLS, P. (1969a): Zur Einstufung des Devon der östlichen Guadarrama (Spanien). *Senckenbergiana lethaea*, 50, 1: 67-79.
- CARLS, P. (1969b): Die Conodonten des tieferen Unter-Devons der Guadarrama (Mittel-Spanien) und die Stellung des Grenzbereiches Lochkovium/Pragium nach der rheinischen Gliederung. *Senckenbergiana lethaea*, 50, 4: 303-355.
- CARLS, P. (1971): Stratigraphische Übereinstimmungen im höchsten Silur und tieferen Unter-Devon zwischen Keltiberien (Spanien) und Bretagne (Frankreich) und das Alter des Grès de Gdoutmont (Belgien). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, Monatshefte, 1971, 4: 195-212.
- CARLS, P. (1977): The Silurian-Devonian boundary in northeastern and central Spain. En: «The Silurian-Devonian Boundary», *IUGS Series A*, 5: 143-158.
- CARLS, P. (1982): Das Kantabrische Devon und der Ibero-armorikanische Bogen aus keltiberischer Sicht. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, Abhandlungen, 163: 183-187.
- CARLS, P. (1983a): La Zona Asturoccidental-leonesa en Aragón y el Macizo del Ebro como prolongación del Macizo Cantábrico. *Memorias del Instituto Geológico y Minero de España*, Libro Jubilar, J. M. Ríos, 2: 11-32.

- CARLS, P. (1983b): On the redefinition of Lower Devonian stages. *Open Letter Field Meeting SDS in France*, 1983, 13 p. y un cuadro estratigráfico.
- CARLS, P. (1987): Ein Vorschlag zur biostratigraphischen Redefinition der Grenze Gedinium/Siegenium und benachbarter Unter-Stufen. Stratigraphische Argumente und Korrelationen. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 92: 77-121.
- CARLS, P. (1988): The Devonian of Celtiberia (Spain) and Devonian paleogeography of SW Europe. En: H. J. McMillan, A. F. Embry y D. J. Glass (editors), «*Devonian of the World*». *Canadian Society for Petroleum Geology*, Calgary, 14, 1: 421-466.
- CARLS, P. (1999): El Devónico de Celtiberia y sus fósiles. En: J. A. Gámez-Vintaned y E. Liñán (editors), «*Veinticinco años de Paleontología Aragonesa*». Homenaje al profesor L. Sequeiros, VI Jornadas Aragonesas de Paleontología, *Institución Fernando el Católico, Diputación de Zaragoza*: 101-164.
- CARLS, P. y GANDL, J. (1967): The Lower Devonian of the Eastern Iberian Chains (NE Spain) and the distribution of its Spiriferacea, Acastavinae and Asteropyginae. En: D. H. Oswald (editor), *International Symposium on the Devonian System*, Calgary. *Alberta Society of Petroleum Geologists*, 2: 453-464.
- CARLS, P., MEYN, H. y VESPERMANN, J. (1993): Lebensraum, Entstehung und Nachsfahren von *Howellella* (*Iberohowellella*) *hollmanni* n. sg., n. sp. (Spiriferacea, Lochkovium, Unter-Devon). *Senckenbergiana lethaea*, 73, 2: 227-267.
- CARLS, P. y VALENZUELA-RÍOS, J. I. (1999): Similitudes y diferencias estratigráficas entre el Pridoliense-Praguiense celtibérico y armoricano. *Revista Española de Paleontología*, 14, 2: 279-292.
- COOPER, G. A. (1942): New genera of North American brachiopods. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 32, 8: 228-235.
- COOPER, G. A. (1956): Chazyan and related brachiopods. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 127: 1-1245.
- DAVIDSON, T. (1881): On genera and species of spiral-bearing Brachiopoda from specimens developed by Rev. Norman Glass: with notes on the results obtained by Mr. George Maw from extensive washing of the Wenlock and Ludlow shales of Shropshire. *Geological Magazine* (n. s., Decade II), 8, 1: 1-13.
- DELANCE, J. H. (1969): Étude de quelques brachiopodes liasiques du Nord-Est de l'Espagne. *Annales de Paléontologie des Invertébrés*, 55: 1-44.
- DROT, J. (1964): Rhynchonelloidea et Spiriferoidea Siluro-Dévonien du Maroc Pré-Saharien. *Notes et Mémoires du Service Géologique, Maroc*, 178: 1-287.
- DROT, J. y L'Hotellier, J. (1976): Les Brachiopodes Rhynchonellida. En H. Lardeux (coordinateur), «Les Schistes et Calcaires eodévonien de Saint-Cénére (Massif Armoricaín, France). Sédimentologie, Paléontologie, Stratigraphie», *Mémoires de la Société Géologique et Minéralogique de Bretagne*, 19: 263-271.
- GANDL, J. (1972): Die Acastavinae und Asteropyginae (Trilobita) Keltiberiens (NE-Spanien). *Abhandlungen der senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft*, 530: 1-184.
- GARCÍA-ALCALDE, J. L. (1986): Pradoiinae, nouvelle sous-famille de brachiopodes athyridides du Dévonien d'Europe. En: P. R. Racheboeuf y C.C. Emig (editores), *Les Brachiopodes Fossiles et Actuels*. *Biostratigraphie du Paléozoïque*, 4: 65-78.
- GARCÍA-ALCALDE, J. L. (1996): El Devónico del Dominio Astur-Leonés en la Zona Cantábrica (N de España). *Revista Española de Paleontología*, n.º extra: 58-71.
- GARCÍA-ALCALDE, J. L. (1998): Braquiópodos rincónelidos del Lochkovien (Devónico Inferior) de la Cordillera Cantábrica (Norte de España). *Geobios*, 31, 6: 767-789.

- GARCÍA-ALCALDE, J. L. (1999): Nuevo género de braquiópodos rinconélidos del Praguense (Devónico Inferior) de la región cántabro-celtibérica (España). *Revista Española de Paleontología*, 14, 2: 247-255.
- GARCÍA-ALCALDE, J. L. (2009): Iberirhynchiidae nueva Familia de Rinconélidos Ancistrorhynchoideos (Braquiópodos) del Ordovícico Medio al Devónico Inferior de Euroamérica y Gondwana. *Revista Española de Paleontología*, 24, 2: 149-169.
- GARCÍA-ALCALDE, J. L. (2013): Terebratulidos (braquiópodos) del Devónico de la Cordillera Cantábrica (N de España). *Trabajos de Geología*, 33: 17-170.
- GARCÍA-ALCALDE, J. L. (2014): *Beethovenia* n. gen. y *Plicostropheodonta* Sokolskaya, 1960 (Strophodontidae Caster, 1939), del Devónico Inferior de Europa occidental. *Trabajos de Geología*, 34: 19-60.
- GARCÍA-ALCALDE, J. L., ARBIZU, M., GARCÍA-LÓPEZ, S., LEYVA, F., MONTESINOS, R., SOTO, F. y TRUYOLS-MASSONI, M. (1990a): Devonian stage boundaries (Lochkovian/Pragian, Pragian/Emasian, and Eifelian/Givetian) in the Cantabric region (NW Spain). *Neues Jahrbuch Geologie Paläontologie Abhandlungen*, 180, 2: 177-207.
- GARCÍA-ALCALDE, J. L., Montesinos, J. R., Truyóls-Massoni, M., García-López, S., Arbizu, M. A. y Soto, F. (1988): El Silúrico y el Devónico del Dominio Palentino (NO de España). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 1, 1-2: 7-13.
- GARCÍA-ALCALDE, J. L., Montesinos, J. R., Truyóls-Massoni, M., García-López, S., Arbizu, M. A. y Soto, F. (1990b): The Palentine Domain (Palentine Zone). En: R. D. Dallmeyer y E. Martínez-García (editores), *Pre-Mesozoic Geology of Iberia*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg: 20-23.
- GARCÍA-LÓPEZ, S. y SANZ-LÓPEZ, J. (2002): Devonian to Lower Carboniferous conodont 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 G. N. Sarmiento (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.
- GOURVENNEC, R. (1989): Brachiopodes Spiriferida du Dévonien Inférieur du Massif Armoricain. *Biostratigraphie du Paléozoïque*, 9: 1-281.
- GOZALO, R. (1994): Geología y Paleontología (Ostrácodos) del Devónico Superior de Tabuena (NE de la Cadena Ibérica Oriental). *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza*, 6: 1-291.
- GOZALO, R. y LIÑÁN, E. (1988): Los materiales hercínicos de la Cordillera Ibérica en el contexto del Macizo Ibérico. *Estudios Geológicos*, 44: 399-404.
- HAVLÍČEK, V. (1992): New Lower Devonian (Lochkovian-Zlichovian) rhynchonellid brachiopods in the Prague Basin. *Sborník Geologických Ved. Paleontologie*, 32: 55-122.
- HAVLÍČEK, V. y STORCH, P. (1990): Silurian brachiopods and benthic communities in the Prague Basin (Czechoslovakia). *Rozprawy Ústředního ústavu geologického*, 48: 1-275.
- HAVLÍČEK, V. y VANEK, J. (1998): Brachiopods, trilobites, and principal biofacies in the Prague Basin (Lower Devonian, Bohemia). *Sborník geologických ved*, 34: 27-109.
- JOHNSON, J. G., KLAPPER, G. y SANDBERG, C. A. (1985): Devonian eustatic fluctuations in Euramerica. *Bulletin of the Geological Society of America*, 96: 567-587.
- KHALFIN, L. L. (1946): O paleozoiskoi faune Sibiri i zadachakh Sibirskoi Palentologii (La fauna del Paleozoico de Siberia). *Izvestiia Zapadno-Sibirskogo Filiala Akademii Nauk SOIUSA SSR seriia Geologicheskaya*, 1: 44-69.
- KHODALEVITCH, A. N. (1951): Nizhnedevońskie i Eifelskie Brachiopody Sverdlovskoi Oblasti (Bra-

- quiópodos del Devónico Inferior y del Eifeliense de la región de Sverdlovsk). *Trudy Sverdlovskii Gornyi Institut*, 18, 1-169.
- KUHN, O. (1949): Lehrbuch der Paläozoologie. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 326 pp.
- LIÑÁN E. (1983): Una nueva hipótesis sobre la estructura geológica del basamento del NE de la Península Ibérica. *Quinta Asamblea Nacional de Geodesia y Geofísica*, Resúmenes, 283.
- MODZALEVSKAYA, T. L. (1996): Principal trends in early Athyrid evolution. En: Copper, P. y Jin, J., (editores), *Brachiopods. Proceedings 3 International Brachiopod Congress, Sudbury, Ontario, Canada*, 1995. Balkema/Rotterdam/Brookfield, 179-183.
- MORZADÉC, P., PARIS, F. y RACHEBOEUF, P. (editores) (1988a): Lower Devonian of the Armorican Massif. *Guidebook of the Field Meeting. International Union of Geological Sciences, Subcommission on Devonian Stratigraphy*, Brest, Rennes, 55 p.
- MORZADÉC, P., PARIS, F., PLUSQUELLEC, Y., RACHEBOEUF, P. R. y WEYANT, M. (1988b): Devonian stratigraphy and paleogeography of the Armorican Massif (Western France). En: N. J. McMillan, A. F. Embry y D. J. Glass (editores), *Devonian of the World. Proceedings 2.º International Symposium on Devonian System*, Calgary, Canada, 1: 401-420.
- OEHLERT, D. (1877): Sur les fossiles du Département de la Mayenne. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 5, 3: 578-603.
- OEHLERT, D. (1883): Étude sur quelques brachiopodes dévoniens. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 12, 3: 411-441.
- PEETZ, H. von (1901): Materialy k poznaniu fauny Devonskikh otlozhenii okrain Kuznetskogo ughlenosnogo basseina (Beiträge zur Kenntnis der Fauna aus den devonischen Schichten am Rande des Steinkohlenbassins von Kuznetz) (Estudio para el conocimiento de la fauna de las capas devónicas del borde de las cuencas carboníferas de Kuznetz). *Travaux Section Géologique du Cabinet de sa Majesté St. Pétersbourg*, 4: 1-394.
- PLUSQUELLEC, Y. (1987): Révision de *Michelinia transitoria* Knodf, 1908 (Tabulata, Dévonien de Bolivie). *Annales de la Société Géologique du Nord*, 105: 249-252.
- RACHEBOEUF, P. R. (1981): Chonetacés (Brachiopodes) Siluriens et Dévoniens du Sud-Ouest de l'Europe. *Mémoires de la Société Géologique et Minéralogique de Bretagne*, 27: 1-294.
- RACHEBOEUF, P. R. y ROBARDÉ, M. (1986): Le Prédoli et le Dévonien inférieur de la Zone d'Ossa-Morena (Sud-Ouest de la Péninsule ibérique). Étude des Brachiopodes. *Geologica et Palaeontologica*, 20: 11-37.
- RENOUF, J. T. (1972): Brachiopodes from the Grès à *Orthis monnieri* Formation of northwestern France and their significance in Gedinian/Siegenian stratigraphy of Europe. *Palaeontographica (Abt. A)*, 139, 4-6: 89-170.
- ROZMAN, K. S. (1969): Pozdneordovikskie Brachiopody Sibirskoi Platformy (Braquiópodos del Ordovícico superior de la Plataforma Siberiana). *Paleontologicheskii Zhurnal*, 1969: 86-108.
- RZHONSNITSKAIA, M. A. (1956): Nadsemeistvo Rhynchonellacea Gray, 1848. En: L. D. Kiparissova, V. P. Markovskii y G. P. Radchenko (editores), «Materialy po Paleontologii, Novye Semeistva i Rody». *Vsesoiuznyi Nauchno-Issledovatel'skii Geologicheskii Institut (VSEGEI). Materialy (Paleontologiya)*, 12: 53-56.
- RZHONSNITSKAIA, M. A. y MODZALEVSKAYA, T. L. (1996): Evolution of Devonian Plicathyridine brachiopods, northern Eurasia. En: Copper, P. y Jin, J., (editores), *Brachiopods. Proceedings 3 International Brachiopod Congress, Sudbury, Ontario, Canada*, 1995. Balkema/Rotterdam/Brookfield: 233-238.
- SAVAGE, N. M. (1996): Brachiopods. En: Copper, P. y Jin, J. (editores), *Proceedings 3 International*

- Brachiopod Congress*, Sudbury, Ontario, Canada: 249-260.
- 1, 1.^a edición traducida y editada por C. R. Eastman, MacMillan & Co., Ltd. London: 291-343.
- SAVAGE, N. M. (2002): Rhynchotremaoidea. En: Kaesler, R. L. (editor), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part H, Brachiopoda, Revised, Volume 4: Rhynchonelliformea (part). The Geological Society of America, Inc. & The University of Kansas, Boulder (Colorado) and Lawrence (Kansas): 1047-1091.
- SOMMER, W. (1965): Stratigraphic und Tektonik im östlichen Guadarrama-Gebirge (Spanien). *Arbeiten aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut Westf.*, Wilhems-Universität zu Münster.
- SCHMIDT, H. (1955): Devonische Gattungen der Rhynchonellacea (Brach.). *Senckenbergiana lethaea*, 36, 1-2: 115-122.
- WESTBROEK, P. (1967): Morphological observations with systematic implications on some Palaeozoic Rhynchonellida from Europe, with special emphasis on the Uncinulidae. *Leidse Geologische Mededelingen*, 41: 1-82.
- SCHMIDT, H. (1965): Neue Befunde an Paläozoischen Rhynchonellacea (Brachiopoda). *Senckenbergiana lethaea*, 46, 1: 1-25.
- XU, Han-Kui (1991): Early and Middle Devonian boundary strata of Hoboksar, West Junggar and their brachiopods (en chino, con resumen en inglés). *Acta Palaeontologica Sinica*, 30, 3: 307-333.
- SCHUCHERT, Ch. (1913): Class 2. Brachiopoda. En: K. A. von Zittel, *Text-book of Palaeontology*, vol.