

SUBFAMILIA TEICHOSTROPHIINAE HARPER & BOUCOT, 1978c (STROPHOMENOIDEA, STROPHODONTIDAE) DEL DEVÓNICO INFERIOR (EMSIENSE SUPERIOR) DE LA CORDILLERA CANTÁBRICA (N DE ESPAÑA)

Jenaro L. GARCÍA-ALCALDE

Departamento de Geología (Paleontología), Universidad de Oviedo, c/ Jesús Arias de Velasco, s/n. 33005 Oviedo (Asturias). Email: jalcalde@geol.uniovi.es

García-Alcalde, J. L. 2011. Subfamilia Teichostrophinae Harper & Boucot, 1978c (Strophomenoidea, Strophodontidae) del Devónico Inferior (Emsiense superior) de la Cordillera Cantábrica (N de España). [Subfamily Teichostrophinae Harper & Boucot, 1978c (Strophomenoidea, Strophodontidae) from the Lower Devonian of the Cantabrian Mountains (N Spain).] *Revista Española de Paleontología*, **26** (1), 25-43. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

Autonomy and relationships of the Teichostrophinae, as a subfamily branch of the Family Strophodontidae are discussed. *Teichostrophia* integrates two different subgenera, *T. (Teichostrophia)*, with *Strophomena lepis* as type-species, and *T. (Gozoniella)* n. sg. with *T. (G.) barroisi* n. sp. as type-species. The new subgenus occurs in the upper Emsian of the Astur-Leonian domain of the Cantabrian Mountains represented by three species, i.e. the type-species, and *T. (G.) naranjoana* and *T. (G.) tricornuta*. Several Emsian species from the La Saoura (Algeria), Zemmour Noir (Mauritanie), Pyrenees (Spain, France), Armorican Massif (France), and Kellerwald (Germany), usually assigned to *Teichostrophia lepis* could also belong to the new subgenus.

Keywords: Teichostrophinae (Brachiopoda, Strophomenida), upper Emsian, Cantabrian Mountains (Spain).

RESUMEN

Se discute la autonomía y relaciones de la Subfamilia Teichostrophinae, como rama de la Familia Strophodontidae, y se propone la división del género *Teichostrophia*, que da nombre al taxón, en dos subgéneros *Teichostrophia (Teichostrophia)*, con especie-tipo *Strophomena lepis* y *T. (Gozoniella)* n. sg., con especie-tipo *T. (G.) barroisi* n. sp. El nuevo subgénero es propio del Emsiense superior del área astur-leonesa de la Cordillera Cantábrica, donde está representado, además de por la especie-tipo, por *T. (G.) naranjoana* y por *T. (G.) tricornuta*. Varias especies de los Pirineos (España, Francia), La Saoura (Argelia), Zemmour (Mauritania), Macizo Armoricano (Francia) y Kellerwald (Alemania), habitualmente asignadas a *Teichostrophia lepis*, podrían pertenecer también al nuevo subgénero.

Palabras clave: Teichostrophinae (Brachiopoda, Strophomenida), Emsiense superior, Cordillera Cantábrica (España).

INTRODUCCIÓN

La clasificación de Strophomenoidea King, 1846 (Brachiopoda Strophomenida), propuesta por Rong & Cocks (1994) y adoptada posteriormente en el *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Cocks & Rong, 2000), es un estudio excelente y riguroso que analiza con gran detalle las características del grupo (con ilustraciones esquemáticas muy buenas), su historia, evolución e importancia relativa en el establecimiento de unidades de distinto rango: familias, subfamilias, géneros y especies. Esto ha

provocado un fuerte cambio respecto a esquemas clasificatorios anteriores, como los de Sokolskaya (1960), Williams (1965), Havlíček (1967) y Harper & Boucot (1978a, 1978b, 1978c).

En lo que concierne a los taxones devónicos con charnela denticulada, destaca la eliminación de la Familia Pholidostrophidae Stainbrook, 1943, en el concepto de Sokolskaya (1960) y Harper & Boucot (1978c) y de la Subfamilia Pholidostrophinae, en las versiones de Williams (1965), Harper *et al.* (1967) y Harper & Boucot (1978c) así como de otras unidades relacionadas, como la Subfamilia Tei-

chostrophiiinae Harper & Boucot, 1978c, o la Familia *Telaeshaleriidae* Harper & Boucot, 1978b. Los géneros de dichas unidades fueron redistribuidos por Rong & Cocks (1994) y Cocks & Rong (2000) principalmente entre las Familias *Douvilliniidae* Caster, 1939 (Subfamilia *Protodouvilliniinae* Harper & Boucot, 1978b) y *Strophodontidae* Caster, 1939.

La mayor parte de las nuevas propuestas sistemáticas son aceptables y no requieren ulteriores comentarios. Sin embargo, caben dudas razonables sobre la interpretación de la Subfamilia *Teichostrophiiinae* Harper & Boucot, 1978c. Los géneros de dicho taxón, *Teichostrophia* Harper, Johnson & Boucot, 1967, *Ancylostrophia* Harper, Johnson & Boucot, 1967, *Phragmostrophia* Harper, Johnson & Boucot, 1967 y *Radiomena* Havlíček, 1962, fueron traspasados por Cocks & Rong (2000) a la Subfamilia *Protodouvilliniinae*. Sin embargo, todos ellos, al igual que el nuevo taxón *Teichostrophia* (*Gozoniella*) n. sg., que se propone más abajo, tienen conchas de lustre nacarado, charnela completa o casi completamente denticulada, carecen habitualmente de elevaciones delimitando el campo muscular ventral (presentes sólo en *Phragmostrophia*), muestran plataforma muscular dorsal y reborde periférico fuertes (ausentes o débiles en *Radiomena*), no desarrollan estructuras septales dorsales del tipo de placas abrazaderas (*brace-plates*) y, en cambio, poseen elevaciones braquiales laterales curvas, reminiscentes de las de algunos prodrúctidos y leptodontélidos (Harper *et al.*, 1967, p. 410), el septo medio se sitúa por delante del campo muscular y tiende a conectarse con el reborde periférico, pseudodeltidio y quilidio son siempre completos y planos, confundidos con la interárea, y el perfil lateral es geniculado, con cavidad visceral amplia [salvo en *T. (Gozoniella)* n. sg.]. Varias de las características señaladas, podrían ser homoplásicas porque aparecen esporádicamente también en *Protodouvilliniinae*, e incluso en otros *Strophomenoidea* pero, en conjunto, tienden a singularizar la Subfamilia *Teichostrophiiinae* lejos de *Douvilliniidae*, acercándola, en cambio, a *Strophodontidae*, que es donde se incluye aquí. Cabe mencionar también, que la interpretación de Cocks & Rong (2000) podría deberse, en parte, a la confusión de dichos autores entre los géneros *Teichostrophia* y *Telaeshaleria* (error frecuente, como ya señalaron Harper *et al.*, 1967, p. 423). En efecto, las figuras 172.1a-c (Cocks & Rong, 2000, p. 275), asignadas a *Teichostrophia lepis* (Bronn, 1837), corresponden, en realidad, a *Telaeshaleria*, por el contorno de la concha, presencia de una débil depresión media en la parte anterior de la valva ventral, que se asocia a un suave abombamiento anterior en la dorsal, pseudodeltidio plegado en su parte media, clara ornamentación radial parvicostulada y campo muscular ventral con huellas diductoras muy largas, bien delimitadas, con márgenes paralelos. Sólo la figura 172.1d (*op.cit.*, p. 275), que es una reproducción de la de Harper & Boucot (1978c, pl. 49, Fig. 25a), un molde interno dorsal, corres-

ponde a *Teichostrophia lepis* y, por ende, al género *Teichostrophia*. Esta confusión se traslada a la descripción de *Teichostrophia* (*op.cit.*, p. 274) que es un híbrido entre la propia del género y la de *Telaeshaleria*.

En lo que sigue, se diagnostica y discute adecuadamente la Subfamilia *Teichostrophiiinae*, se propone la división del género-tipo del taxón, en dos subgéneros, *Teichostrophia* (*Teichostrophia*) Harper, Johnson & Boucot, 1967 y *T. (Gozoniella)* n. sg. y se describen las especies cantábricas de este último.

El material descrito se conserva íntegramente en la Colección del Museo de Geología de la Universidad de Oviedo, bajo las siglas DPO (que corresponden al antiguo Departamento de Paleontología de la Universidad).

SISTEMÁTICA

Superfamilia **Strophomenoidea** King, 1846
Familia **Strophodontidae** Caster, 1939

Subfamilia **Teichostrophiiinae** Harper & Boucot, 1978c

Diagnosis: Conchas de lustre nacarado, transversas, lisas o desigualmente parvicostuladas, cóncavoconvexas y dorsalmente geniculadas, con cavidad visceral habitualmente amplia [salvo en *T. (Gozoniella)*]. Charnela completa o casi completamente denticulada. Interáreas planas con pseudodeltidio y quilidio planos y completos. Campo muscular ventral cordiforme, excavado en el fondo de la valva (excepto en *Phragmostrophia*), sin elevaciones marginales. Apófisis cardinal bilobulada, con lóbulos unidos por sus bases y mióforos dirigidos hacia atrás. Rebordes internos débiles o ausentes. Plataforma muscular dorsal y reborde periférico elevados (salvo en *Radiomena*). Elevaciones braquiales usualmente débiles, las externas curvas, individualizadas de la plataforma muscular y las internas desarrolladas sobre ella. Septo medio corto, situado también sobre la plataforma muscular tendiendo, en ocasiones, a unirse al reborde periférico.

Transversely elongated, nacreous, smooth to unequally parvicostellate, concavo-convex, sharply dorsally geniculate shell with a deep body cavity [except in T. (Gozoniella)]. The hinge bears denticles along most or all of its length. Flat, very low interareas; flat, complete pseudodeltidium and chilidium fused with the surface of interareas. Cordate ventral muscle field impressed, without bounding ridges (except in Phragmostrophia). Cardinal process lobes united at their bases, myophores posteriorly directed; socket ridges absent or small. High dorsal muscle platform and, peripheral ridge (except in Radiomena). Dorsal muscle field with two pairs of adductors, a central pit, a median septum and a more or less developed medial

pair of brachial ridges on platform; low, curved, S-shaped or semi-elliptical lateral pair of brachial ridges, marginal to platform. Sometimes, the median dorsal septum joins to the peripheral ridge.

Géneros asignados: *Teichostrophia* Harper, Johnson & Boucot, 1967 (= *Ancylostrophia* Harper, Johnson & Boucot, 1967), *Phragmostrophia* Harper, Johnson & Boucot, 1967 y *Radiomena* Havlíček, 1962.

Distribución estratigráfica: La subfamilia se originó en el Emsiense, pero *Teichostrophia* y *Radiomena* prolongaron su existencia hasta el Givetiense (Harper *et al.*, 1967; Harper & Boucot, 1978c; Cocks & Rong, 2000).

Discusión: El conjunto de caracteres de la Subfamilia Teichostrophinae, en particular la plataforma muscular dorsal bien desarrollada, el tipo de elevaciones braquiales, la ausencia casi general de rebordes delimitando el campo muscular ventral y la morfología de pseudodeltidio y quilidio, se acomoda mucho mejor a la Familia Strophodontidae que a Douvilliniidae, donde fueron incluidos sus géneros por Rong & Cocks (1994) y por Cocks & Rong (2000). Dentro de Strophodontidae, los Teichostrophinae forman un grupo relativamente homogéneo, de amplia distribución paleogeográfica, próximo a formas como *Pholidostrophia* Hall & Clarke, 1892. *Pholidostrophia*, sin embargo, es sólo moderadamente cóncavoconvexo, no geniculado, con charnela parcialmente denticulada y carece de rebordes internos, plataforma muscular dorsal y reborde periférico sobresaliente. Es posible que *Pholidostrophia* y los Teichostrophinae hayan compartido un antepasado común, como sugirieron Harper *et al.* (1967, Fig. 1), pero es dudoso que fuese *Mesopholidostrophia* Williams, 1950, con campo muscular ventral muy débilmente impreso, potente quilidio convexo ocupando parte del área deltoidal, lóbulos de la apófisis cardinal separados, dirigidos ventralmente y sin plataforma muscular dorsal, septo medio, septos braquiales medios ni reborde periférico.

Ancylostrophia Harper, Johnson & Boucot, 1967, es con mucha probabilidad un sinónimo más reciente de *Teichostrophia*, como ya señalaron Jahnke (1981), Rong & Cocks (1994) y Cocks & Rong (2000). La fuerte discontinuidad concéntrica del exterior de la valva dorsal, marca de fábrica del taxón, es un artefacto debido al aplastamiento de la valva dorsal por debajo de la base del reborde periférico (Jahnke, 1981, Fig. 9). Este tipo de fractura aparece, con mayor o menor frecuencia, en todas las especies de *Teichostrophia* (*Gozoniella*) (Fig. 1i) y la observamos, asimismo, en el material original de *Pholidostrophia lepis polonica* Biernat, 1954. La naturaleza del holotipo y de un paratipo de *Ancylostrophia* (Harper *et al.*, 1967, pl. 7, Figs. 3-4), moldes externos dorsales en mal estado de conservación, ha inducido, sin duda, a confusión a los autores del taxón, debido a que en los moldes el relleno

sedimentario se ajusta homogéneamente a los relieves y refleja las fracturas como superficies continuas.

Género *Teichostrophia* Harper, Johnson & Boucot, 1967

- * 1967 *Teichostrophia* n.g; Harper *et al.*, p. 420.
- 1978c *Teichostrophia* Harper, Johnson & Boucot, 1967; Harper & Boucot, p. 43.
- pars* 2000 *Teichostrophia* Harper, Johnson & Boucot, 1967; Cocks & Rong, p. 274 (en parte) y Fig. 172.1d (*coet. excl.* que pertenecen a *Telaeshaleria*)

Subgénero *Teichostrophia* (*Teichostrophia*) Harper, Johnson & Boucot, 1967

Especie-tipo: *Strophomena lepis* Bronn, 1837.

Diagnosis: Conchas de lustre nacarado, transversas, de contorno subrectangular, fuertemente geniculadas, con profunda cavidad visceral. Sin ornamentación radial o con ornamentación débil, desigualmente parvicostulada. Rebordes internos probablemente ausentes. Plataforma dorsal elevada, soportando las huellas de los aductores, un corto septo medio y un par submedio de elevaciones braquiales, situadas por delante del campo muscular; entre el campo muscular y el septo medio existe una profunda depresión central ovalada. Par lateral de elevaciones braquiales sigmoidales, situadas fuera de la plataforma muscular. Reborde periférico alto.

Shell transverse, of subrectangular outline, nacreous, smooth to unequally parvicostellate, concavo-convex, strongly geniculate dorsally with a deep body cavity. Socket ridges probably lacking. Dorsal muscle platform and peripheral ridge high. Adductor muscle field, central pit, median septum and a medial pair of brachial ridges developed on platform; lateral pair of brachial ridges low, curved, S-shaped, marginal to platform.

Discusión: Originalmente, el género *Teichostrophia* se diagnosticó, según las características de la especie-tipo *T. lepis* (Bronn, 1837), como liso y carente por completo de rebordes internos (*socket ridges*) y, en efecto, las ilustraciones aportadas (Harper *et al.*, 1967, Pls. 4-6) responden a dicho concepto. Sin embargo, a raíz de comunicaciones personales al presente autor por H. Jahnke (en 1973) y P. Carls (en 1974), transmitidas luego a Ch.W. Harper, donde aquellos colegas afirmaban que la especie alemana, *Teichostrophia lepis* poseía pequeños rebordes internos, dicho carácter fue integrado por Harper & Boucot (1978c, p. 43) en la redefinición de *Teichostrophia*. Sin embargo, con mucha probabilidad, H. Jahnke y P. Carls aludían en la época, no a los tipos de *T. lepis*, sino a la forma que el primer autor había descrito, años antes, *Teichostrophia lepis emsii* Jahnke, 1971, de la Erbslochgrauwacke, en Alemania. Dicha subespecie que, en efecto, presenta pequeños

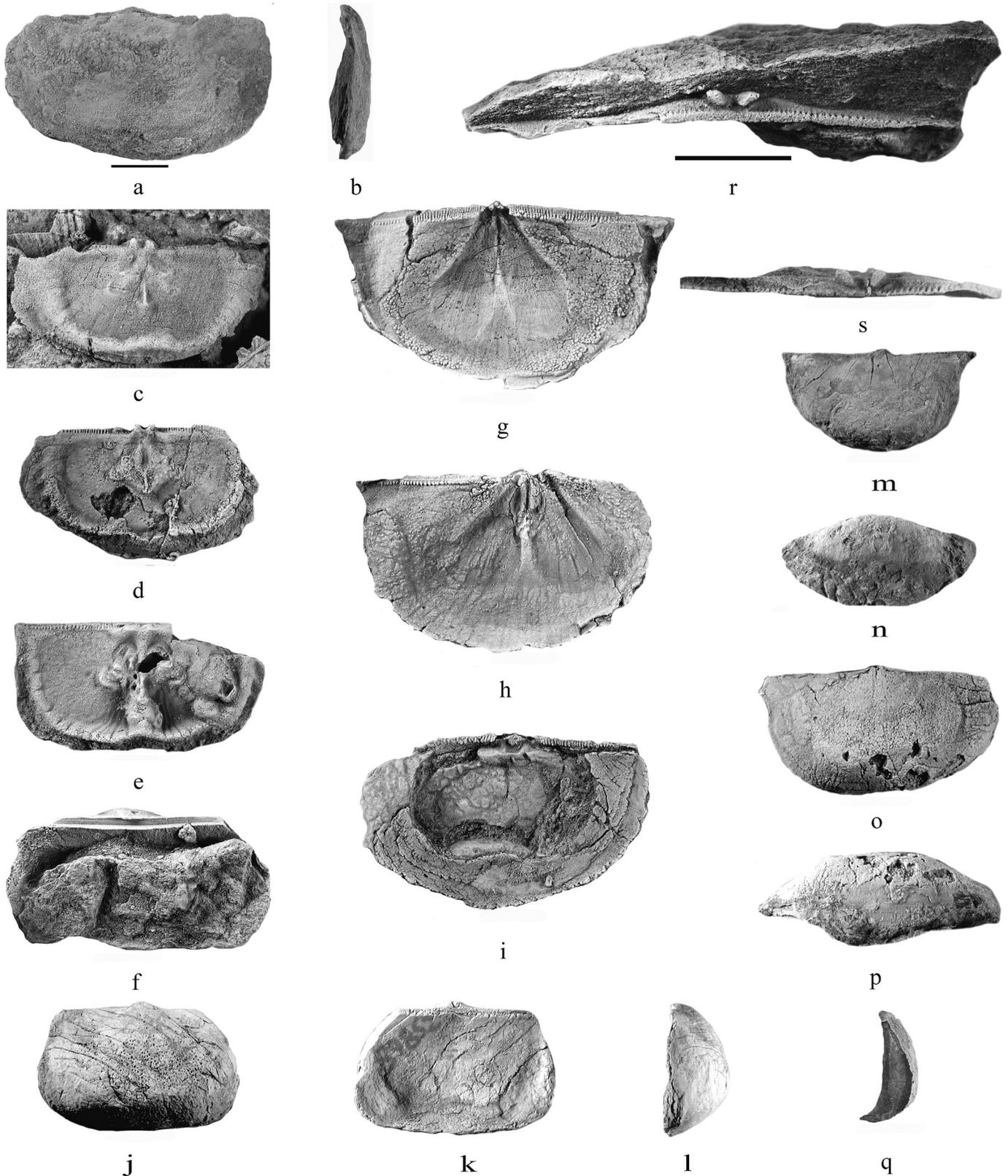


Figura 1. *Teichostronghia (Gozoniella) barroisi* n. sp. a-b: Paratipo DPO 3379, vistas ventral y lateral. c: Paratipo DPO 3402, interior dorsal. d: Paratipo DPO 3401, interior dorsal. e: Paratipo DPO 3398, interior dorsal con la apófisis cardinal dañada, pero mostrando el septo medio unido al reborde periférico y el angioglifo. f: Paratipo DPO 3389. Vista posterodorsal para mostrar pseudodeltidio y quilidio planos y enteros (detalle en Fig. 7). g: Holotipo DPO 3405a, interior ventral. h: Paratipo DPO 3405b: interior ventral. i: DPO 3376, vista dorsal mostrando una fractura por aplastamiento por debajo del reborde subperiférico. j-l: DPO 39852, ejemplar transicional *T. (G.) naranjoana-T. (G.) barroisi*, Piedras Blancas (Castrillón, Avilés), Fm. Moniello, parte baja, Emsiense superior, vistas ventral, dorsal y lateral. m-n: DPO 4246, base de la Fm. Monie-

rebordes internos, difiere bastante de los tipos originales de *T. lepis* por su exigua cavidad visceral, débil geniculación y menor desarrollo del reborde periférico, características que, unidas a la forma semielíptica, no sigmoidal, de las elevaciones braquiales laterales, son más bien propias de *Teichostrophia* (*Gozoniella*) n. sg., en el que se incluye en el presente trabajo. En estas condiciones, mientras no se revisen los propios tipos de *T. lepis*, se aceptan aquí las observaciones originales de Harper *et al.* (1967) en cuanto a la ausencia de rebordes internos en la especie y se considera dicho carácter uno más de los que separarían los subgéneros *T.* (*Teichostrophia*) y *T.* (*Gozoniella*) n. sg.

Especies asignadas: La dotación específica de *Teichostrophia* (*Teichostrophia*) no puede precisarse, a falta de revisiones detalladas de las formas que, habitualmente, se identificaron, en diferentes combinaciones nominales, con la especie *Strophomena lepis* Bronn, 1837. De hecho, muchas de ellas pertenecen a otros géneros, en particular a *Telaeshaleria*, como señalaron Harper *et al.* (1967, p. 423), y otras formarían parte de *Teichostrophia* (*Gozoniella*) n. sg., como luego se discute.

En cualquier caso, asignamos al subgénero, además de la especie-tipo *Strophomena lepis* Bronn, 1837, de Alemania, a *Pholidostrophia lepis polonica* Biernat, 1954, de Polonia y a *Lissostrophia leptaeniformis* Havlíček, 1967, de la República Checa, esta última con dudas por la orientación ventral de los lóbulos de su apófisis cardinal.

Subgénero *Teichostrophia* (*Gozoniella*) n. sg.

Especie-tipo: *Teichostrophia* (*Gozoniella*) *barroisi* n. sp., Emsiense superior de la Cordillera Cantábrica, NO de España.

Diagnosis: Concha lisa, de lustre nacarado, transversa, de contorno trapecoidal a semielíptico, con extremos cardina-



Figura 2. Afloramientos devónicos de la Cordillera Cantábrica (Norte de España). Localidades citadas en el texto con yacimientos de especies de *Teichostrophia* (*Gozoniella*) n. sg. *Devonian outcrops of the Cantabrian Mountains (N Spain). Fossiliferous localities cited in the text with Teichostrophia* (*Gozoniella*) n. sg. species.

les prolongados, con frecuencia, en aurículas de longitud variable; concha débilmente cóncavoconvexa, fuertemente geniculada en dirección dorsal, pero con cavidad visceral generalmente reducida. Campo muscular ventral cordiforme, impreso en el fondo de la valva, sin elevaciones marginales. Rebordes internos pequeños, no crenulados, situados detrás de la apófisis cardinal. Plataforma dorsal bien desarrollada; elevaciones braquiales medias reducidas a simples protuberancias frente al campo muscular; par lateral de elevaciones braquiales, arqueadas, semielípticas, no sigmoidales, marginales a la plataforma dorsal. Reborde

llo, Emsiense superior, del mirador de Salinas (O playa Salinas, Avilés), vistas ventral y anterior. o-p: DPO 127918, de la Fm. Moniello, en la ensenada de Moniello (Luanco), nivel M878/879, vistas ventral y anterior. q: Paratipo DPO 3393, sección longitudinal mostrando la geniculación y la cavidad visceral. r: Paratipo DPO 3404, vista posterior de una valva dorsal mostrando el cardinalio y, en particular los pequeños rebordes internos detrás de los lóbulos de la apófisis cardinal (detalle en Fig. 7). s: Paratipo DPO 3403, idem. El material figurado está silicificado y los tipos proceden todos del estrato y localidad típicos. Escalas gráficas: 5 mm., la de la izquierda aplicable a figuras a-q y la de la derecha a figuras r-s. *Teichostrophia* (*Gozoniella*) *barroisi* n. sp. a-b: Paratipo DPO 3379, ventral and lateral views. c: Paratipo DPO 3402, dorsal interior. d: Paratipo DPO 3401, dorsal interior. e: Paratipo DPO 3398, dorsal interior with a broken cardinal process, median septum joining to the peripheral rim, and vascular system cutting across the valve. f: Paratipo DPO 3389. Postero-dorsal view showing complete pseudodeltidium and chilidium fused with the surface of interareas (detail in Fig. 7). g: Holotype DPO 3405a, ventral interior. h: Paratipo DPO 3405b, ventral interior. i: DPO 3376, crushed dorsal valve. j-l: DPO 39852, transitional specimen T. (G.) naranjoana-T. (G.) *barroisi* from Piedras Blancas (Castrillón, Avilés), lower part of the Moniello Fm., upper Emsian, ventral, dorsal and lateral views. m-n: DPO 4246, from the Mirador de Salinas (W Salinas beach, Avilés), base of the Moniello Fm., upper Emsian. o-p: DPO 127918, from the Moniello inlet (Luanco), Moniello Fm., level M878/879, ventral and anterior views. q: Paratipo DPO 3393, longitudinal section showing the geniculation and the body cavity. r: Paratipo DPO 3404, posterior view of a dorsal valve showing the cardinalium with the small socket ridges developed behind the cardinal process lobes (detail in Fig. 7). s: Paratipo DPO 3403, id. The figured material is silicified. All the types come from the locus and stratum typicum. Bars: 5 mm. Left scale bar corresponds to figures a-p, and right scale bar to figures r-s.

periférico fuerte, plegado que, en ocasiones, forma un amplio saliente medio, flanqueado o no por pliegues laterales menores. Septo medio unido, a veces, al reborde periférico.

Shell smooth, nacreous, transverse, trapezoidal to semi-elliptical outline with cardinal extremities prolonged often in more or less long winglike extensions, faintly concavo-convex, sharply dorsally geniculate with a relatively thin body cavity. Muscle field cordate, impressed, without mar-

ginal elevations. Small, linear, not crenulated socket ridges, situated behind the cardinal process. High dorsal muscle platform; median brachial septa reduced to simple knobs at the front of muscle field; lateral pair of brachial ridges low, curved, semi-elliptical, not sigmoid, marginal to platform. Peripheral ridge high, sometimes folded in a large median projection and a pair of lateral folds. Eventually, the median dorsal septum joins to the peripheral ridge.

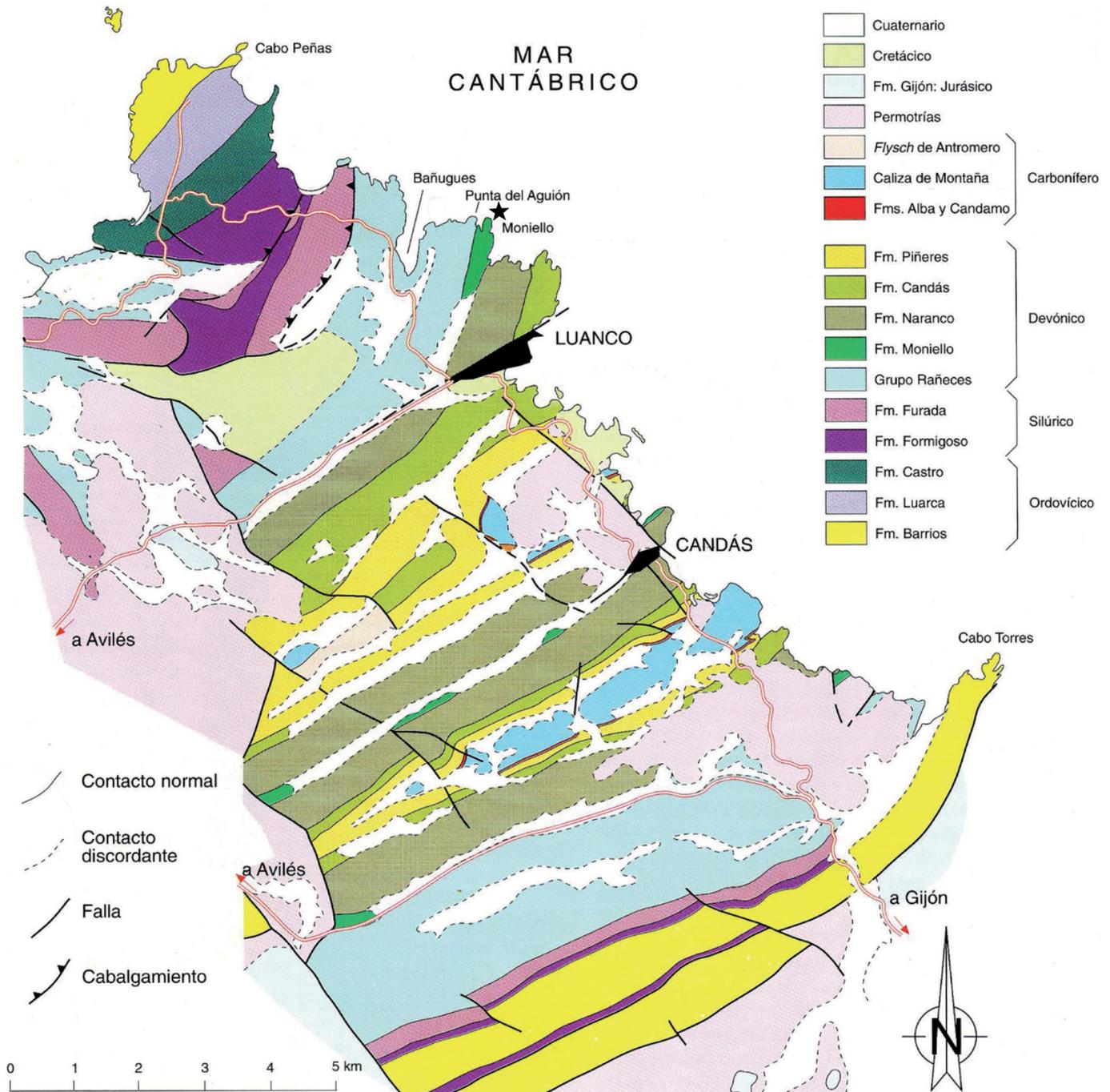


Figura 3. Mapa geológico de la localidad tipo (estrella negra) de *Teichostrophia (Gozoniella) barroisi* n. sp., en la ensenada de Moniello, entre los cabos Peñas y Torres (Asturias, N de España). Adaptado de Julivert *et al.* (1973) y Julivert (1976).
Geological map of the type-locality (black star) of the Teichostrophia (Gozoniella) barroisi n.sp., in the Moniello inlet, between the Capes Peñas and Torres (Asturias, N Spain). Adapted from Julivert et al. (1973) and Julivert (1976).

Discusión: *T. (Gozoniella)* n. sg. se diferencia de *T. (Teichostrophia)*, en la ausencia constante de ornamentación radial, posesión de rebordes internos, cavidad visceral reducida, elevaciones braquiales submedias débiles y laterales semielípticas, no sigmoidales. *Trilobostrophia* Shishkina, 1983, del Emsiense de Siberia, cuya especie-tipo *Megastrophia bobilevi* Shishkina in Gratsianova & Shishkina, 1977, tiene tamaño, contorno y perfil muy similares a los de *Teichostrophia (Gozoniella) tricornuta* (Le Maître, 1952), difiere de ésta por la ornamentación costulada, campo muscular ventral limitado posterolateralmente por elevaciones, y rebordes internos fuertes, subparalelos a la charnela.

Especies asignadas: Además de la especie-tipo, *T. (G.) barroisi* n. sp., se incluyen en el subgénero a *Leptaena naranjoana* Verneuil, 1850, de la Cordillera Cantábrica (N de España), *Stropheodonta (Pholidostrophia) lepis* Le Maître, 1952, *Stropheodonta (Pholidostrophia) lepis* var. *tricornuta* Le Maître, 1952, de La Saoura (Argelia) y de la Cordillera Cantábrica (España) [que elevamos a nivel específico como *T. (G.) tricornuta*], *Teichostrophia lepis emsii* Jahnke, 1971, del Kellerwald, en Alemania (que elevamos a nivel específico como *T. (G.) emsii*), *Teichostrophia* ? cf. *lepis* Jahnke, 1981, del Macizo Armoricano, en Francia y, con dudas, *Stropheodonta (Pholidostrophia)* cf. *lepis* Laverdière, 1930, de los Pirineos y *Pholidostrophia lepis* Sougy, 1964, del Zemmour Noir, en Mauritania. Probablemente muchas otras formas asimiladas a *Strophomena lepis* Bronn, 1837 deben de pertenecer a *T. (Gozoniella)* n. sg., pero su revisión detallada no resulta posible en el contexto del presente estudio.

Edad: Todas las especies del subgénero son del Emsiense, en su mayor parte del Emsiense superior. La edad Eiffeliense inferior imputada a *T. (G.) lepis* y *T. (G.) tricornuta* por Le Maître (1952) en Argelia, es demasiado alta, de acuerdo con las observaciones de Ouali Mehadji *et al.* (2004) que sitúan el conjunto de la fauna que acompaña a dichas especies en la Biozona de conodontos *Polygnathus patulus*, del Emsiense superior.

Teichostrophia (Gozoniella) barroisi n. sp.

Figs. 1-5, 7, 12, Tab. 1

- | | | |
|------|-------|---|
| pars | 1882 | <i>Strophomena Naranjoana</i> , Vern.; Barrois, p. 240. |
| ? | 1952 | <i>Stropheodonta (Pholidostrophia) lepis</i> Bronn; Le Maître, 1952, p. 108, pl. 15, Figs. 4-5. |
| v• | 1979 | <i>T. lepis</i> ; García-Alcalde, in Arbizu <i>et al.</i> , Fig. 4. |
| v• | 1990 | <i>Teichostrophia lepis</i> ; García-Alcalde, in Truyols <i>et al.</i> , Fig. 1. |
| v• | 1995 | <i>Teichostrophia lepis</i> ; García-Alcalde, Fig. 6. |
| v• | 1996 | <i>Teichostrophia lepis</i> ; García-Alcalde, Fig. 2. |
| v• | 2001a | <i>Teichostrophia lepis</i> ; García-Alcalde, Fig. 2. |

Derivatio nominis: Especie dedicada al eminente paleontólogo francés, Charles Barrois (1851-1939), por su importante aportación al conocimiento del Devónico de Asturias.

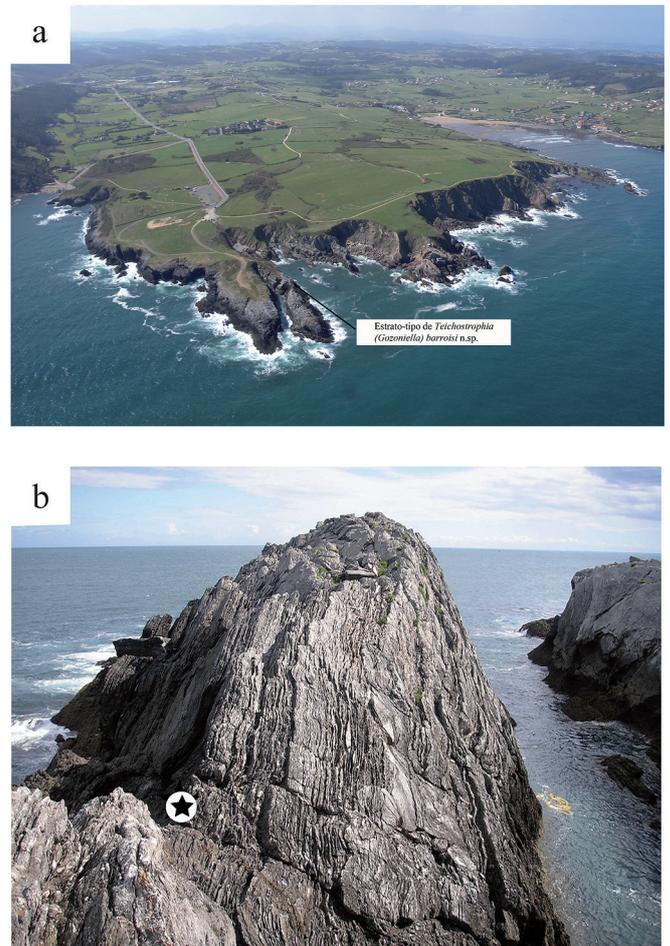


Figura 4. Localidad y estrato típicos de *Teichostrophia (Gozoniella) barroisi* n. sp. a: Vista aérea mirando hacia el SO. (Foto de M.A. Arbizu) b: rama occidental de la Punta de Moniello. Estrella negra: Estrato tipo. *Locality and stratotype of Teichostrophia (Gozoniella) barroisi* n. sp. a: Aerial view to SW. (Photo by M.A. Arbizu) b: western branch of Punta de Moniello. Black star: stratotype.

Material: 65 ejemplares en diferentes estados de conservación, habitualmente silicificados. Holotipo DPO 3405a (Fig. 1g) y 17 Paratipos, DPO 3370-3373, 3389-3390, 3393-3394, 3396-3399, 3401-3405b (Fig. 1c-f, h, q-s), relativamente bien conservados, procedentes del estrato y localidad-típicos. Otros 29 ejemplares, DPO 3374-3388, 3391-3392, 3395, 3400, 127915-127916 y 127919-127926 (Fig. 1a-b, i), de la misma localidad y nivel, pero en peor estado de conservación. Otros 9 ejemplares de la misma localidad, ensenada de Moniello, Luanco (Gozón, Asturias) pero de diferentes niveles que el estrato-tipo (Fig. 1t): 5 ejemplares DPO 3406-3410, del nivel M804, 1 ejemplar, DPO 127927, del nivel M867 y 3 ejemplares, DPO 127917a, b-127918 (Fig. 1o-p), del nivel M878/879. 3 ejemplares, DPO 4245-4247 (Fig. 1m-n), de la base de la caliza de Moniello, en el Mirador de Salinas (Oeste de la playa de Salinas, Avilés), al NE de la playuela de El Cuerno, yacimiento I-95, Emsiense superior. 6 ejemplares DPO 39852-39857 (Fig. 1j-l) de Piedras Blancas (Castrillón), de la Fm. Moniello, Emsiense superior.

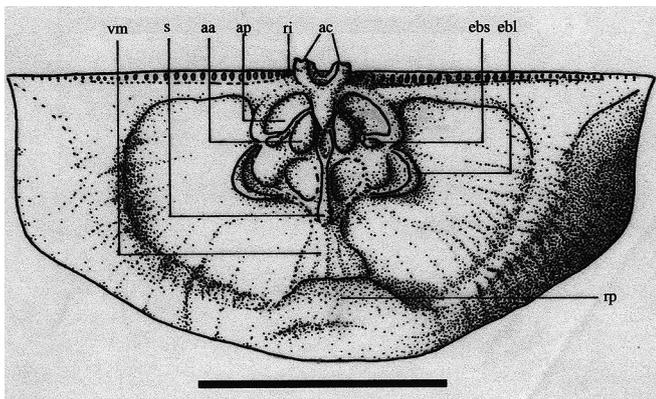


Figura 5. Reconstrucción algo idealizada del interior dorsal de *Teichostrophia (Gozoniella) barroisi* n. sp. aa: huella del aductor anterior; ac: apófisis cardinal; ap: huella del aductor posterior; ebs: elevación braquial media; ebl: elevación braquial lateral; ri: reborde interno; rp: reborde periférico; s: septo medio; vm: vascula media. Barra: 10 mm.

A little sub-rectangular idealized dorsal interior of Teichostrophia (Gozoniella) barroisi n. sp. aa: anterior adductor scar; ac: cardinal process; ap: posterior adductor scar; ebs: median brachial ridge; ebl: lateral brachial ridge; ri: socket ridge; rp: peripheral ridge; s: median septum; vm: vascula media. Scale bar: 10 mm.

Estrato y localidad típicos: Fm. Moniello, Miembro inferior, Yac. A-93 (=Nivel M827, Méndez-Bedia, 1976), caliza gris finamente estratificada (Figs. 3-4b). Punta de Moniello, rama occidental (Fig. 4a). Coordenadas SIGPAC: 43°38'7,44" N, 5°47'41,78" O. Posiblemente parte alta de la Biozona *Polygnathus serotinus* (ver García-López & Sáenz-López 2002) (Fig. 12).

Diagnosis: Concha de tamaño medio a grande, muy transversa, de contorno subrectangular a semielíptico, provista a veces de cortas aurículas cardinales, suavemente cóncavoconvexa y fuertemente geniculada en dirección anterodorsal, con cola bien desarrollada más corta a casi tan larga como el disco, y cavidad visceral exigua. Plataforma dorsal y reborde periférico altos. Septo medio dorsal unido, a veces, al reborde periférico.

Median to large, very transverse, usually sub-rectangular to semi-elliptical outline and cardinal extremities prolonged in short winglike extensions, faintly concavoconvex, sharply antero-dorsally geniculate shell, with a trail shorter to as long as the disc, and a thin body cavity. High dorsal muscle platform and peripheral rim; median septum joined sometimes to the peripheral ridge.

Descripción: Concha de lustre nacarado, de tamaño medio (para 8 medidas, longitud media 11,4 mm, y anchura media: 24,5 mm; longitud máxima 14,6 mm; anchura máxima 30,2 mm), suavemente cóncavoconvexa, geniculada, contorno subrectangular a semielíptico, muy transverso (anchura casi doble que la longitud, para 8 medidas) (Tabla 1), con la máxima anchura situada

en el borde cardinal. Cavidad visceral reducida. Disco ventral suavemente convexo, con los flancos algo deprimidos respecto a la región media, uniéndose a la cola mediante un reborde redondeado. Cola dirigida anterodorsalmente, formando un ángulo inferior a 90° con el disco, de longitud menor que la de éste (aunque esta parte de la concha suele estar siempre fragmentada) (Fig. 11, q). Disco dorsal suavemente cóncavo, desembocando insensiblemente en una cola de menor longitud que la del disco, dirigida anterodorsalmente. Interárea ventral casi completamente denticulada (Figs. 1g-h), baja, estriada transversal y longitudinalmente, plana o algo cóncava, apsaclina a ortoclina. Seudodeltidio completo, plano, confundiendo con la superficie de la interárea (Fig. 1f, k, 7). Interárea dorsal denticulada y ornada igual que la otra (Fig. 1c-e, 7), dos a tres veces más baja, cataclina a hiperclina; quilidio plano y completo (Fig. 1f). Concha ornada exclusivamente por finas estrías concéntricas de crecimiento, ondulosas, cuya intersección con el borde cardinal es normal al mismo cerca de los ápices y se dirige hacia las puntas cardinales, en las regiones laterales, marcando el desarrollo de las aurículas. Borde cardinal prolongado en cortas aurículas agudas en los ejemplares adultos (Fig. 1g-h, m). La máxima anchura varía de los ejemplares juveniles, donde se encuentra por delante del borde cardinal, a los adultos, donde suele coincidir con dicho borde.

Interior de la valva ventral: Proceso ventral muy corto, que separa sendas depresiones someras donde encajan los lóbulos de la apófisis cardinal. Campo muscular impreso en el fondo de la valva, ocupando gran parte de la superficie del disco, anteriormente bilobulado, carente de elevaciones limitantes laterales. Huellas aductorales relativamente pequeñas, alargadas y ovales, situadas en la parte posterior, sobresaliendo algo sobre el resto del campo muscular, separadas por una hendidura estrecha y profunda; por delante de los aductores se extiende un miofragma bajo y estrecho, que en algunos ejemplares parece bifurcarse en finas ramas que bordean interiormente las huellas de los diductores; márgenes anteriores de los aductores limitados por áreas alargadas, algo prominentes, separadas por el miofragma. Hue-

Tabla 1. Dimensiones en mm de algunos ejemplares de *Teichostrophia (Gozoniella) barroisi* n. sp. Ldv: longitud del disco ventral; Lcv: longitud de la cola ventral, a: anchura.

Dimensions in mm of some specimens of Teichostrophia (Gozoniella) barroisi n. sp. Ldv: length of ventral disc; Lcv: length of ventral trail; a: width.

Ejemplar	Ldv	Lcv	a	a/Ldv
Paratipo DPO 3370	11	-	22,8	2,07
Paratipo DPO 3371	12,6	>5	23,5	1,86
Paratipo DPO 3372	9,5	-	25,1	1,14
Paratipo DPO 3373	9,1	>5,4	25,1	2,64
Paratipo DPO 3389	11,8	>5	22,6	1,90
Paratipo DPO 3396	10,7	-	17,8	1,66
Holotipo DPO 3405a	14,6	-	30,2	2,06
Paratipo DPO 3405b	12,2	>7	27,3	2,23
DPO 39852	10,6	5	17,8	1,68
Medias	11,4	>5	24,5	1,94

llas de los diductores ovales y alargadas, mucho más grandes que las aductoras, estriadas radialmente (Fig. 1g-h). La superficie interna de la valva, salvo el campo muscular, está cubierta de gránulos bastante grandes, dispuestos radialmente, entre los que se aprecian las huellas vasculares formando también un sistema radial de troncos bifurcantes (Fig. 1g-h).

Interior de la valva dorsal: Apófisis cardinal bilobulada, con lóbulos finos, altos, subparalelos, unidos por las bases, pero muy separados distalmente, que sobresalen algo del borde cardinal; mióforos planos, ampliamente divergentes, largos, estrechos, subtrapezoidales, ensanchándose hacia delante, dirigidos posteriormente (Figs. 1c-d, k, 5, 7). La apófisis cardinal está situada sobre un macizo conchífero que refuerza la región cardinal, sobre el que también se apoyan los rebordes internos, cortos, estrechos, bajos, redondeados, no crenulados, separados de la apófisis y situados detrás de ella, que nacen a ambos lados del quillidío y divergen hacia delante, terminando en el borde del macizo conchífero (Figs. 1r-s, 5, 7). Campo muscular más ancho que largo, ocupando 1/3 a 1/2 de la longitud del disco situado sobre una plataforma dorsal (Fig. 5) bien desarrollada, bisecado por un septo medio que termina hacia la mitad de la longitud del disco. Dicho septo nace en la base de la apófisis cardinal, donde es bajo y redondeado, estrechándose y deprimiéndose hacia delante, hasta desaparecer, prácticamente, entre las huellas del par anterior de aductores, resolviéndose frente a ellas en una elevación estrecha y cortante, que se ensancha y crece hacia delante, terminando en un engrosamiento extendido frontal y lateralmente, que simula una punta de flecha y que empalma, en algunos ejemplares (Fig. 1e), con un alto reborde marginal, en la disposición típica de las especies de *Phragmostrophia*. Huellas del par posterior de aductores, algo mayores que las otras, divergentes, excavadas en los márgenes posterolaterales de la plataforma dorsal, limitadas por elevaciones redondeadas, separadas de las huellas del par anterior por elevaciones diagonales estrechas, frente a las cuales y fuera del campo muscular se sitúan elevaciones braquiales submedias vestigiales, reducidas a cortas y altas protuberancias. Fuera de la plataforma dorsal, cerca de sus márgenes anterolaterales, se desarrollan sendas elevaciones braquiales laterales, semielípticas, divergentes proximalmente y curvadas fuertemente una hacia la otra distalmente, encerrando áreas granuladas elevadas unidas al septo medio (Fig. 5). El macizo conchífero que refuerza el borde cardinal se extiende lateralmente para unirse a un ancho y alto reborde periférico que limita la cavidad visceral de la valva, subparalelo al contorno de la concha y débilmente emarginado en su parte anterior, que es también la más elevada. La cara interna de dicha región forma, frecuentemente, un ensanchamiento trapezoidal conectado, en ocasiones, con el septo medio. El talud externo del reborde periférico es muy abrupto en la región anterior, formando un ángulo casi recto con el plano de la valva, pero, lateralmente, el ángulo es menos pronunciado y disminuye hasta hacerse casi paralelo al plano de la valva, cerca de las puntas cardinales. Toda la superficie de la valva, salvo el campo muscular, está cubierta por gránulos dispuestos radialmente. Las huellas vasculares surcan radialmente el fondo del disco, el reborde marginal y la cola (Figs. 1c-e, 5).

Discusión: La cita de Barrois (1882) a *Strophomena naranjoana* se refiere tanto a la propia especie nominal (el material citado en Fenolleda, del Grupo de Rañeces) como a *T. (G.) barroisi* n. sp. (el material citado en Arnao, de la Fm. Moniello).

La falta de una descripción detallada, y las figuras escasas e incompletas aportadas por Laverdière (1930) de *Stropheodonta (Pholidostrophia)* cf. *lepis*, de los Pirineos, y por Sougy (1964) de *Pholidostrophia lepis*, del Zemmour Noir (Mauritania), impiden una comparación rigurosa de dichas formas con nuestra especie y, de hecho, su posible asignación a *T. (Gozoniella)* n. sg.

Incluimos, con dudas, en la sinonimia de *T. (G.) barroisi*, la referencia de Le Maître (1952) a *Stropheodonta (Pholidostrophia) lepis*, de La Saoura (Argelia), cuyas dimensiones y aspecto general son similares a los de la especie española, pero de la que desconocemos la morfología interna.

Teichostrophia ? cf. *lepis*, del Emsiense superior del Macizo Armoricano, Francia, descrita y figurada por Jahnke (1981), tiene contorno, proporciones y estructuras internas similares a nuestra especie, pero muestra una ancha y somera depresión en medio de la valva ventral, ausente en las formas cantábricas.

Teichostrophia emsii Jahnke, 1971, se basa en un conjunto reducido de moldes internos y externos, de contorno parecido al de *T. (G.) barroisi*, pero sin geniculación marcada, con campo muscular ventral más extenso y plataforma dorsal y reborde periférico apenas desarrollados.

Teichostrophia (Gozoniella) naranjoana (Verneuil, 1850)

Figs. 2, 6-9, 12, Tab. 2

- * 1850 *Leptaena Naranjoana*, n. sp.; Verneuil, in Prado & Verneuil.
- pars 1882 *Strophomena Naranjoana*, Vern.; Barrois, p. 240 (material procedente del Grupo de Rañeces, *coet. excl.*).
- non 1912 *Leptaena naranjoana* VERN.; Grösch, p. 743, Taf. 16, Fig. 12 (= *T. (G.) tricornuta*).
- 1938 *Pholidostrophia naranjoana* Verneuil; Comte, p. 16.
- 1976 *Teichostrophia naranjoana*; García-Alcalde, in Soto & García-Alcalde, Tabla I.
- 1979 *Teichostrophia naranjoana*; García-Alcalde, in Arbizu *et al.*, Fig. 4.
- 1990 *Teichostrophia naranjoana*; García-Alcalde, in Truyols *et al.*, Fig. 1.
- 1996 *Teichostrophia ? naranjoana*; García-Alcalde, Fig. 2.
- 2001b *Teichostrophia ? naranjoana*; García-Alcalde, p. 548.

Lectotipo, estrato y localidad típicos (propuestos aquí): Verneuil (en Prado & Verneuil, 1850) al crear la especie *Leptaena naranjoana*, no designó ningún tipo y aunque en la descripción original cita como procedencia la localidad de Ferroñes (Asturias) (*op. cit.*, p. 183), en la lista de fósiles del terreno Devónico de León y Asturias, indica como única localidad española de la especie la de "Sabero" (*op. cit.*, p. 162). Comte (1938), al revisar los tipos de la Colección Verneuil, depositados por aquel

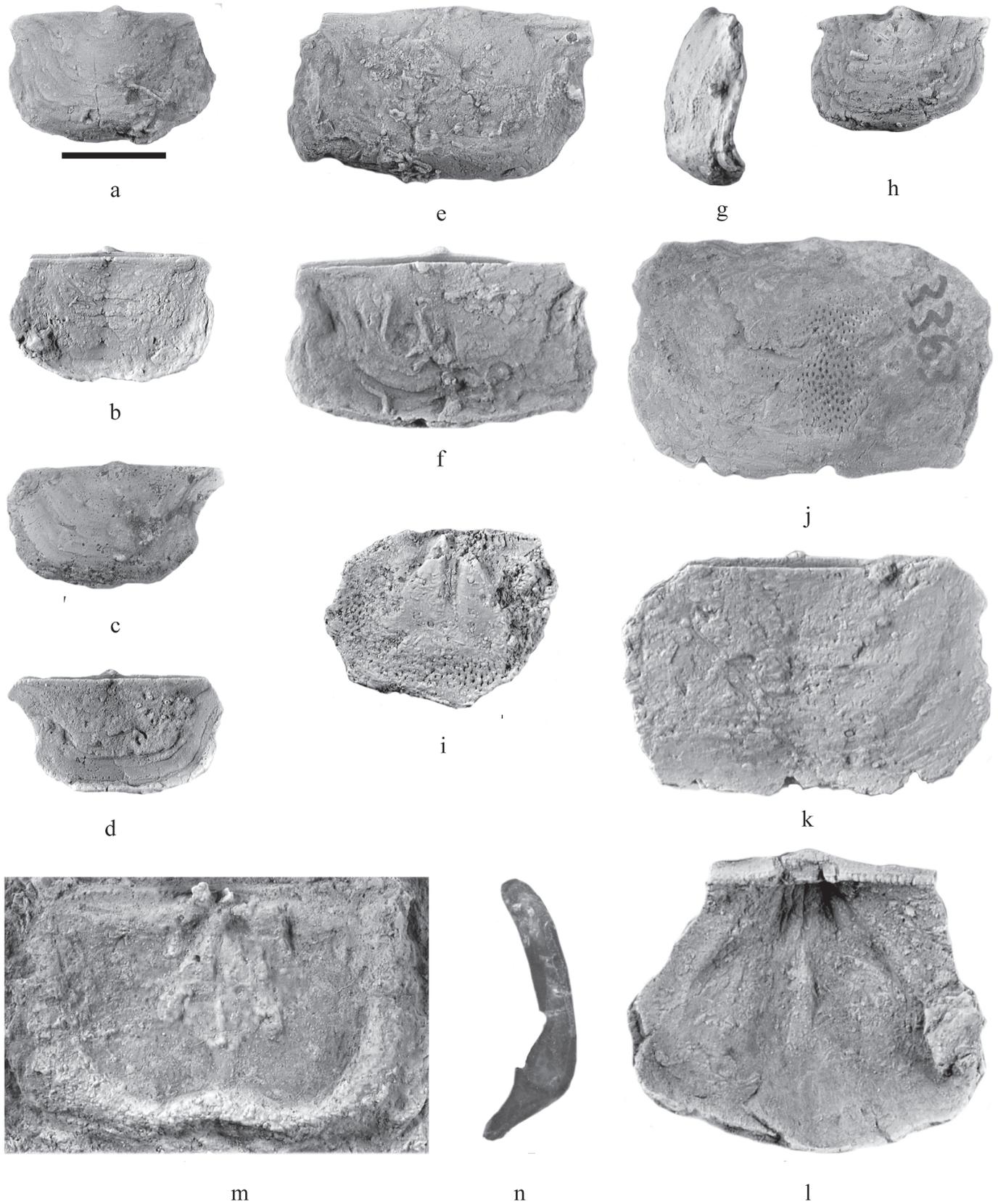


Figura 6. *Teichostrophia (Gozoniella) naranjoana* (Verneuil, 1850). a-b: DPO 39845, de Colle (Sabero, León), Grupo La Vid, Fm. Coladilla, niveles 25-32, Emsiense superior, vistas ventral y dorsal; obsérvese la depresión media dorsal y el pseudodeltidio plano y completo (detalle en Fig. 7). c-d: DPO 3360, misma localidad y nivel estratigráfico, vistas ventral y dorsal. e-g: DPO 3349, misma localidad y nivel estratigráfico, vistas ventral, dorsal y lateral. h: DPO 3359, misma localidad y nivel estratigráfico, vista ventral mostrando las aurículas cardinales. i: DPO 6504, misma localidad y nivel estratigráfico, molde

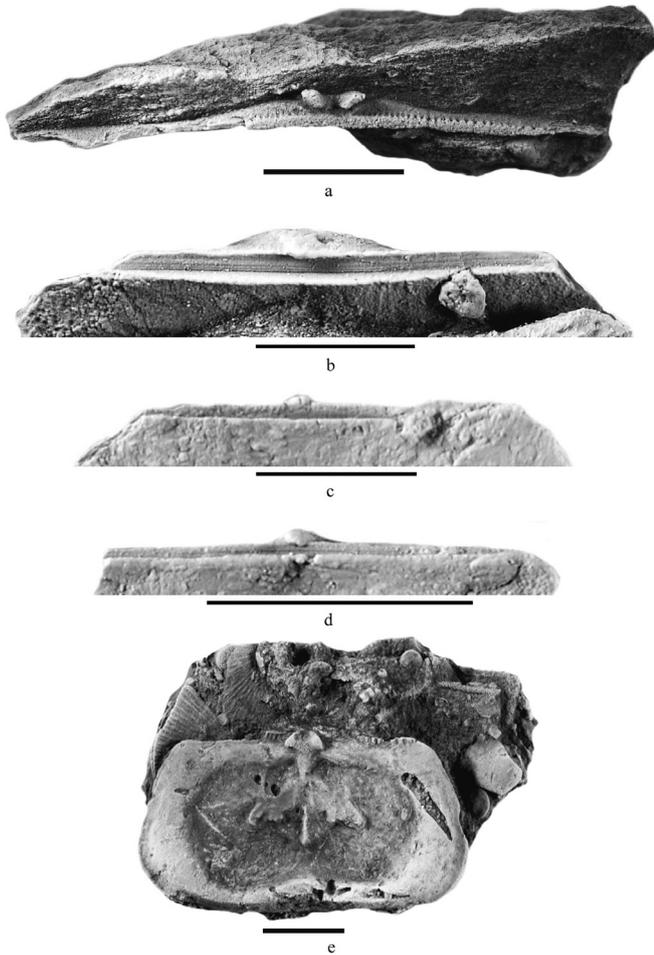


Figura 7. a-b. *Teichostrophia (Gozoniella) barroisi* n. sp. a: Paratipo DPO 3404. Ampliación de la Figura 1r para mostrar los pequeños rebordes internos detrás de los lóbulos de la apófisis cardinal. b: Paratipo DPO 3389. Ampliación de la Figura 1f para mostrar el pseudodeltidio y el quilidio planos y completos c-e: *Teichostrophia (Gozoniella) naranjoana* (Verneuil, 1850). c: DPO 3363. Ampliación de la Figura 6k para mostrar el pseudodeltidio plano y completo. d: DPO 3984. Ampliación de la Figura 6b para mostrar el pseudodeltidio plano y completo. e: DPO 3412, del Oeste de la ensenada de Moniello (Luanco, Asturias), Grupo Rañeces, Fm. Aguión, yac. A-89, Emsiense superior, detalle del interior dorsal de un ejemplar con la apófisis cardinal dañada. Barras: 5 mm.

a-b: *Teichostrophia (Gozoniella) barroisi* n. sp. a: Paratipo DPO 3404. Enlargement of Figure 1r showing the small socket ridges behind the cardinal process lobes. b: Paratipo DPO 3389. Enlargement of Figure 1f showing the complete pseudodeltidium and chlidium fused with the surface of interareas. c-e: *Teichostrophia (Gozoniella) naranjoana* (Verneuil, 1850). c: DPO 3363. Enlargement of Figure 6k showing the flat, complete pseudodeltidium. d: DPO 3984. Enlargement of Figure 6b showing the flat, complete pseudodeltidium. e: DPO 3412 from W of the Moniello inlet (Luanco, Asturias), Rañeces Group, Aguión Fm., locality A-89, upper Emsian, detail of a dorsal interior with broken cardinal process lobes. Scale bars: 5 mm.

entonces en la Escuela de Minas de París, describió y figuró un ejemplar de la especie, proveniente de Sabero según su etiqueta original, el cual se designa aquí como lectotipo. Ahora bien, como ya el propio Comte (1959, p. 217) y otros autores (Álvarez & Brime, 1990; García-Alcalde, 1996, 1998) señalaron, la mayoría de los llamados “fósiles de Sabero” no vienen de dicha localidad, situada sobre materiales carboníferos, sino de localidades próximas, habitualmente del pueblo de Colle (distrito

de Sabero, provincia de León), de las calizas y calcoesquistos amarillentos, verdosos y rojizos del tercio superior del Grupo La Vid, Fm. Coladilla. Ésta sería, de acuerdo con el característico color y textura de la matriz, la procedencia del lectotipo (Figs. 8-9) que designamos aquí como localidad típica. Esta interpretación la avalan nuestras propias observaciones de campo a lo largo de años que indican que la especie es rara, en general, en la Cordillera Cantábrica y sólo relativamente abundante en el

interno ventral. j-k: DPO 3363, de Fenolleda (Pravia), yacimiento C-33, Grupo Rañeces, Fm. Aguión, Emsiense superior; obsérvese la depresión media dorsal y el pseudodeltidio plano y completo (detalle en Fig. 7). l: DPO 4601, de Castañeda (Avilés), yac. C-58, mismo nivel estratigráfico anterior, valva ventral fragmentaria mostrando el campo muscular. m: DPO 3367, de La Palla (Ferroñes, Avilés), yac. I-33, mismo nivel estratigráfico anterior, interior de valva dorsal. n: DPO 3411, del O de la ensenada de Moniello (Luanco, Asturias), mismo nivel estratigráfico anterior yac. A-89, sección longitudinal mostrando la geniculación y la cavidad visceral. Barra: 5 mm.

Teichostrophia (Gozoniella) naranjoana (Verneuil, 1850). a-b: DPO 39845, from Colle (Sabero, León), La Vid Group, Coladilla Fm., levels 25-32, upper Emsian, ventral and dorsal views; see the median dorsal depression and the flat, complete pseudodeltidium (detail in Fig. 7). c-d: DPO 3360, same locality and stratigraphical level as before, ventral and dorsal views. e-g: DPO 3349, same locality and stratigraphical level as before, ventral, dorsal, and lateral views. h: DPO 3359, same locality and stratigraphical level as before, ventral view showing the cardinal auricles. i: DPO 6504, same locality and stratigraphical level as before, ventral internal mould. j-k: DPO 3363, from Fenolleda (Pravia), level C-33, Rañeces Group, Aguión Fm., upper Emsian; see the median dorsal depression and the flat, complete pseudodeltidium (detail in Fig. 7). l: DPO 4601, from Castañeda (Avilés), level C-58, same stratigraphical level as before, fragmentary ventral valve showing the muscle field. m: DPO 3367, from La Palla (Ferroñes, Avilés), level I-33, same stratigraphical level as before, dorsal valve interior. n: DPO 3411, from W of the Moniello inlet (Luanco, Asturias), same stratigraphical as before, locality A-89, longitudinal section showing the geniculate profil and the body cavity. Scale bar: 5 mm.

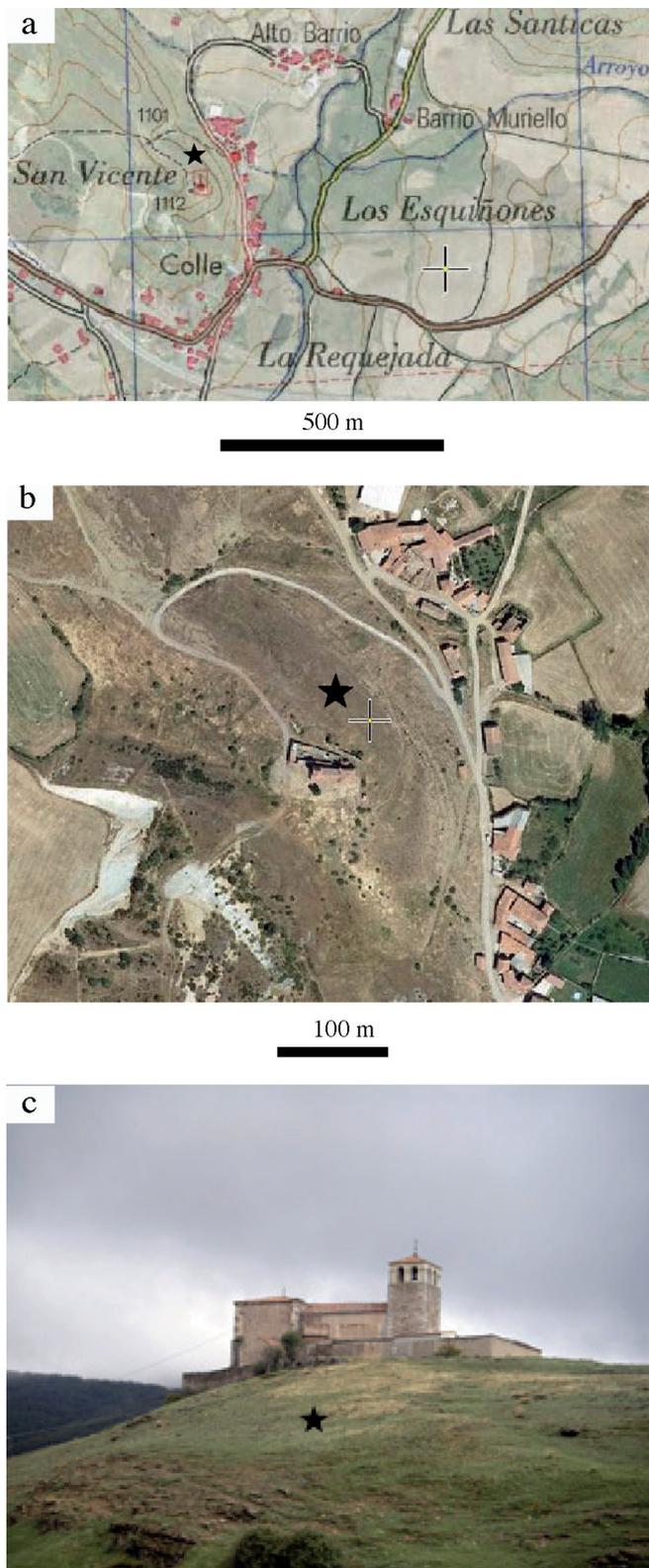


Figura 8. Localidad y estrato típicos de *Teichostrophia (Gozoniella) naranjoana* (Verneuil, 1850). a: Mapa topográfico. b: Vista aérea SIGPAC del estrato-tipo (estrella negra) al N de la iglesia de Colle (San Vicente). c: Iglesia de Colle (foto del autor). El estratotipo de *T. (G.) naranjoana* (estrella negra), se sitúa en la pendiente septentrional de la colina.
Locality and stratotype of Teichostrophia (Gozoniella) naranjoana (Verneuil, 1850). a: *Topographical map.* b: *SIGPAC Aerial view of the stratotype (black star), North to the Colle church.* c: *The Colle church (photo by the author). In the northern slope of the hill the T. (G.) naranjoana stratotype (black star) occurs.*

tercio superior del Grupo de la Vid en Colle, entre los niveles 25 a 32 (Fig. 9), del Emsiense superior (parte final de la Zona de conodontos *Polygnatus inversus/P. laticostatus*; ver García-López & Sáenz-López, 2002) y capas correlativas del Grupo Rañeces en Asturias (Intervalo Faunístico 12, de García-Alcalde, 1996). En este trabajo designamos el nivel 32 de la sección de Colle, levantada en el talud septentrional de la colina sobre la que se levanta la iglesia del pueblo (inmediatamente al N de la carreterilla que sube del pueblo a la iglesia y cementerio; coordenadas SIGPAC 42°50'42.47", 5°14'59.14"), formado por calizas y calcoesquistos amarillentos y rojizos finamente estratificados (Fig. 9), como estrato-tipo de la especie.

Material: 37 ejemplares en total, en diferentes estados de conservación. 24 ejemplares DPO 3349-3362, 3369, 6501-6504 y 39845-39849 (Fig. 6a-i), de la localidad típica, en Colle (Sabero, prov. de León), entre los niveles 25 y 32. 13 ejemplares de diferentes yacimientos de Asturias de la parte alta del Grupo Rañeces, Fm. Aguión, Emsiense superior. DPO 3363 (Fig. 6j-k), del S de Fenollada (Pravia), yacimiento C-33, DPO 4600-4603 (Fig. 6l), de Castañeda (Avilés), yacimiento C-58, DPO 3367-3368 (Fig. 6m) de La Palla (Ferroñes, Avilés), yac. I-33, DPO 3365, de la carretera de La Cabruñana hacia Cornellana (Grado), DPO 3364 y 3474, de la Punta de Aguión (Castrillón, Avilés), el primero del yac. A-94 y el segundo, del A-90, DPO 3366, del O de la Punta de Moniello (Castrillón, Avilés), yacimiento A-92' y DPO 3411-3412 (Fig. 6n) de la misma localidad anterior, yac. A-89.

Diagnosis: Concha de pequeño tamaño, transversa, de contorno característicamente trapezoidal, con la base mayor situada cerca del frente y borde cardinal extendiéndose lateralmente en aurículas agudas; concha suavemente cóncavoconvexa, geniculada, con cola poco desarrollada, más corta que el disco, y cavidad visceral muy reducida. Valva dorsal con una suave depresión media umbonal que tiende a desaparecer hacia delante. Plataforma dorsal y reborde periférico bien desarrollados.

Shell small, wider than long, trapezoidal outline with the great base anterior, cardinal hinge prolonged in sharp, winglike lateral extensions; shell faintly concavo-convex and geniculate with a rather low trail shorter than disc and a very thin body cavity. Dorsal valve provided umbonally by a faint median depression that widens and weakens anteriorly. Well-developed dorsal muscle platform and peripheral rim.

Descripción: Conchas de lustre nacarado y pequeño tamaño para el subgénero (longitud media 7,5 mm para 16 medidas), débilmente cóncavoconvexas y geniculadas, de contorno subrectangular a trapezoidal, transversas (media de $a/Ldv=1,75$, para 16 medidas) (Tabla 2). Borde cardinal extendido lateralmente

Tabla 2. Dimensiones en mm de algunos ejemplares de *Teichostrophia* (*Gozoniella*) *naranjoana* (Verneuil, 1850). Ldv: longitud del disco ventral; Lcv: longitud de la cola ventral, a: anchura.

Dimensions in mm of some specimens of Teichostrophia (*Gozoniella*) *naranjoana* (Verneuil, 1850). Ldv: length of ventral disc; Lcv: length of ventral trail, a: width.

Ejemplar	Ldv	Lcv	a	a/Ldv
DPO 3363	11,7	-	17,6	1,50
DPO 3366	10,8	2,1	20	1,85
DPO 3364	10	2,9	20	2
DPO 3365	9,7	3,8	19	1,95
DPO 3349	8,4	3	15	1,90
DPO 39853	7,7	-	13,2	1,71
DPO 3352	7,1	1,8	11,5	1,48
DPO 6502	6,4	0,6	9,3	1,45
DPO 3353	6,3	-	10,6	1,68
DPO 3360	5,8	2,3	11,4	1,96
DPO 6503	5,7	-	9,1	1,59
DPO 3358	5,5	-	8	1,45
DPO 39845	5,2	1,8	9,9	1,90
DPO 3359	5,1	1,6	8,7	1,70
DPO 39848	4,2	1,5	9	2,14
Medias	7,5	2,4	13,1	1,75

en aurículas cardinales agudas, rotas en la mayoría de individuos (Fig. 6a-f); comisuras laterales emarginadas en la base de las aurículas (Fig. 6a, f). Cavidad visceral muy reducida (Fig. 6n). Disco ventral suavemente convexo con los flancos laterales algo deprimidos, unido a la cola por un reborde redondeado. Cola ventral mucho más corta que el disco, casi inexistente en los ejemplares más jóvenes, que forma con el disco un ángulo menor de 90° en la región anterior y bastante menos hacia los flancos. Gancho ventral menudo pero prominente, sobresaliendo del borde cardinal. Interárea ventral baja, casi completamente denticulada, algo cóncava, apsaclina, estriada transversal y longitudinalmente; seudodeltidio completo, bastante grande y plano, confundándose con la superficie de la interárea (Fig. 6b, d, f, k, 7). Disco dorsal plano a suavemente cóncavo, con una depresión media débil en la región umbonal que tiende a desaparecer hacia delante (Fig. 6b, f, k). Cola dorsal mucho más corta que el disco, dirigida anterodorsalmente, inexistente en los ejemplares juveniles (Fig. 6g). Interárea dorsal la mitad de alta que la ventral, denticulada y ornada como ella, plana y anaclina; quilidio plano y completo. Ornamentación constituida por estrías de crecimiento de trazado irregular, que definen láminas de crecimiento débilmente imbricantes. Las líneas de crecimiento son normales a los bordes cardinales en la región umbonal, pero se vuelven lateralmente de forma acusada hacia los extremos cardinales, dibujando las aurículas agudas típicas de la especie (Fig. 6a-d). Interior de ambas valvas prácticamente idéntico al de *T. (Gozoniella) barroisi* n. sp., aunque el campo muscular ventral está menos excavado (Fig. 6l, m; 7).

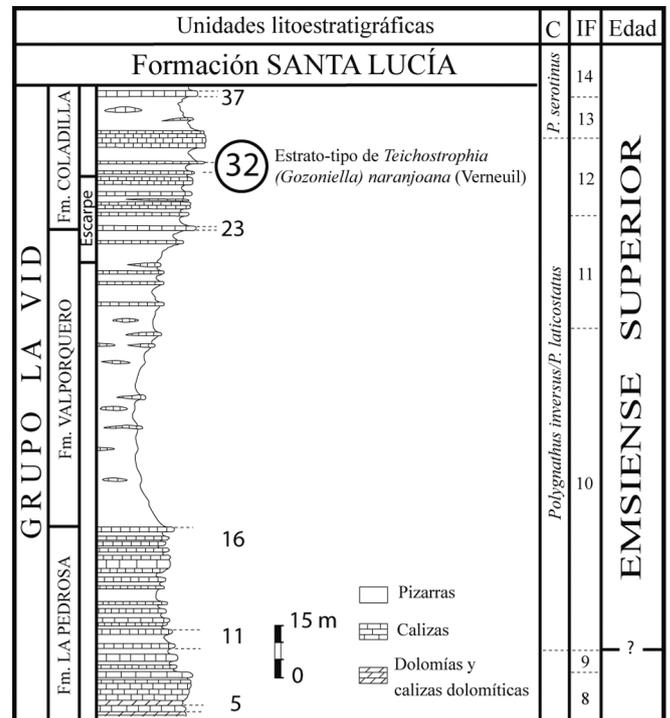


Figura 9. Situación del estrato-tipo de *Teichostrophia* (*Gozoniella*) *naranjoana* (Verneuil, 1850), en Colle (Sabero, Leon) C: Zonas de conodontos; IF: Intervalos faunísticos (García-Alcalde, 1996).
Colle section (Sabero, Leon). *Setting of the Teichostrophia* (*Gozoniella*) *naranjoana* (Verneuil, 1850) stratotype. C: Conodont zones; IF: Faunal intervals (García-Alcalde, 1996).

Discusión: La referencia de Barrois (1882) abarcaría tanto a *T. (G.) naranjoana* (el material citado de Fenolleda, del Grupo Rañeces), como a *T. (G.) barroisi* (el material citado de Arnao, que correspondería a la Fm. Moniello). La de Comte (1938, p.16, pl. 1, Fig. 6, 6a) corresponde, sin duda, a la especie nominada y se trata de un ejemplar, probablemente procedente de Colle (Sabero, León), típico de la especie, que aquí se designa como lectotipo de la misma.

T. (G.) naranjoana difiere de *T. (G.) barroisi* n. sp. y, en general, de las demás formas del subgénero en su menor tamaño, contorno frecuentemente subtrapezoidal con la base mayor en el margen anterior, puntas cardinales muy desarrolladas, débil geniculación y presencia habitual de una depresión media en la valva dorsal.

Teichostrophia (*Gozoniella*) *tricornuta* (Le Maître, 1952)

Figs. 2, 10-12, Tab. 3

- 1912 *Leptaena naranjoana* VERN.; Grösch, p. 743, Taf. 16, Fig. 12.
- * 1952 *Stropheodonta* (*Pholidostrophia*) *lepis* Bronn var. *tricornuta* nov.var.; Le Maître, p. 108.

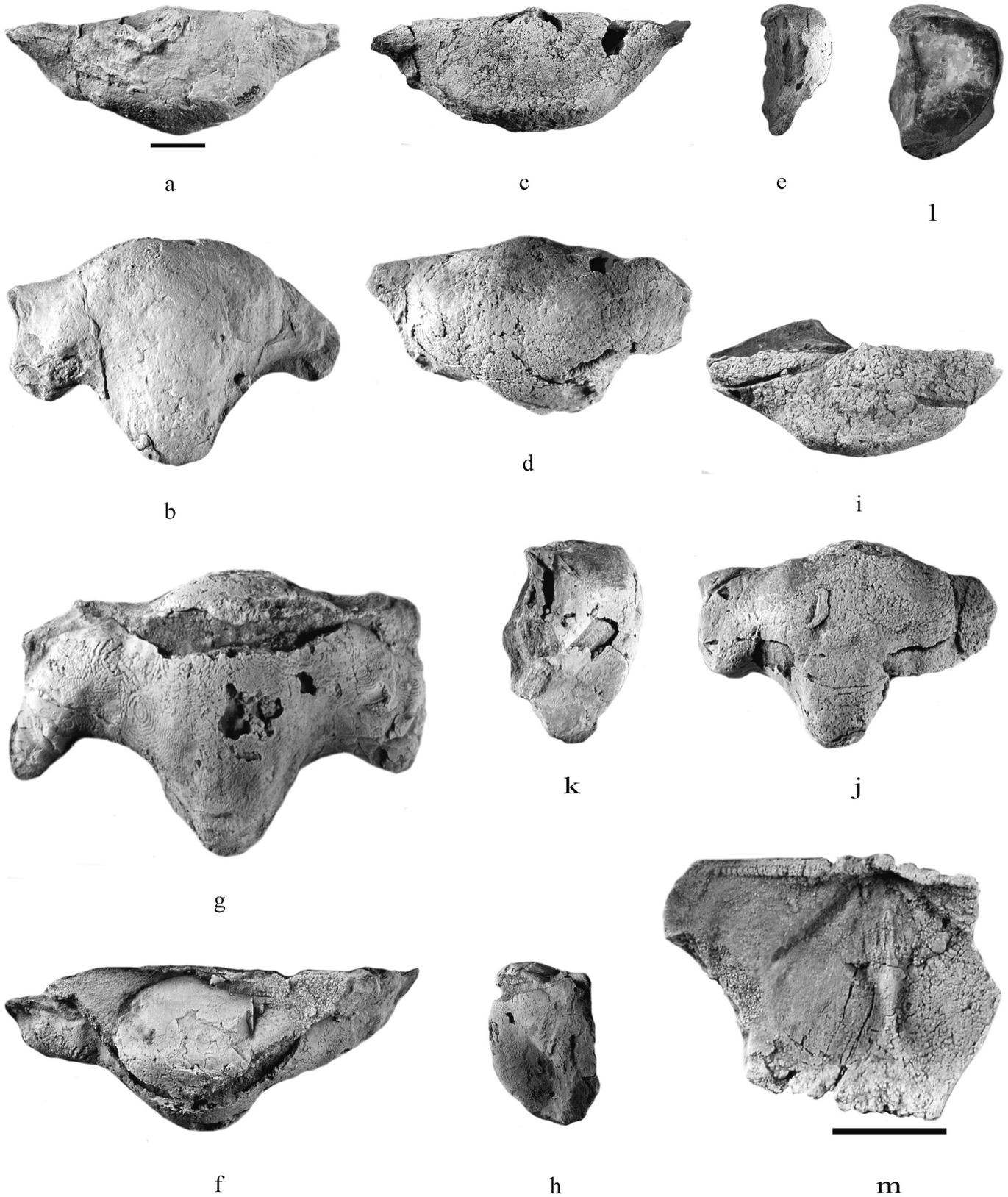


Figura 10. *Teichostrophia (Gozoniella) tricornuta* (Le Maître, 1952). Todo el material procede de la Ensenada de Moniello (Luanco, Asturias), Fm. Moniello, nivel M928-932, Emsiense superior. a-b: DPO 128010, vistas ventral y anterior. c-e: DPO 3420, vistas ventral, anterior y lateral. f-h: DPO 3415, vistas ventral, anterior y lateral. i-k: DPO 128011, vistas ventral, anterior y lateral. l: DPO 3419, sección longitudinal mostrando la extensa geniculación y la amplia cavidad visceral. m: DPO 128022, interior de una valva ventral fragmentaria mostrando el campo muscular. Barras: 5 mm (la barra pequeña corresponde a las figuras a-l, mientras que a grande corresponde a la figura m).

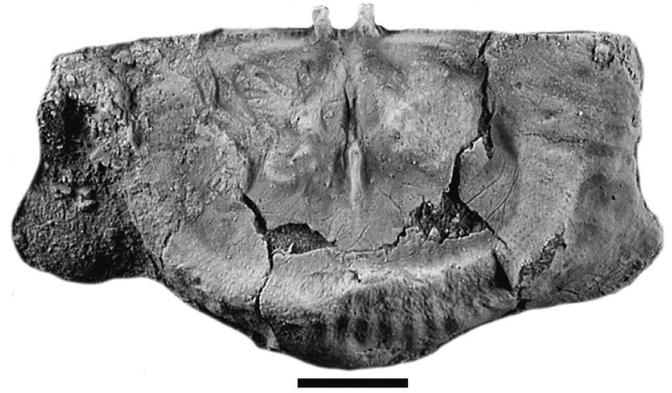
- v• 1979 *T. tricornuta*; García-Alcalde, in Arbizu *et al.*, Fig. 4.
- v• 1990 *Teichostrophia tricornuta*; García-Alcalde, in Truysols *et al.*, Fig. 1.
- v• 1995 *Teichostrophia tricornuta*; García-Alcalde, Fig. 7.
- v• 1996 *Teichostrophia ? tricornuta*; García-Alcalde, Fig. 2.
- v• 2001a *Teichostrophia ? tricornuta*; García-Alcalde, Fig. 2.

Lectotipo (elegido aquí): Ejemplar algo roto figurado en Le Maître (1952, Lám. 16, figs. 6, 7) en vistas ventral y dorsal, asignado por su autora al Eifeliense inferior, pero perteneciente más bien al Emsiense superior (ver Ouali Mehadjji *et al.*, 2004) de El Kseib (Argelia, N Africa).

Material cantábrico: 84 ejemplares en variable estado de conservación, generalmente silicificados y con las puntas cardinales rotas, procedentes de las provincias de Asturias (Fm. Moniello) y León (Fm. Santa Lucía). 19 ejemplares, DPO 2430-2437 (Fig. 11a), y 3438-3448, de El Mirador, de Salinas (Castrillón, Avilés, Asturias), yac. A-74. 10 ejemplares de varios yacimientos de los alrededores de Arnao (Castrillón, Avilés, Asturias), 3472 (Yac. A-75), 4594 (Yac. C-51), 4595, 4597-4599, del yac. C-56, 128027-128029, del yac. C-53 y 128030, del yac. C-64. 44 ejemplares de varios yacimientos en la ensenada de Moniello (Luanco, Asturias), en particular de los niveles M928-932 y 939-940, DPO 3415-3429, 6521-6523, 128000-128018, 128020-128026 (Fig. 10a-m). 1 ejemplar, DPO 3454, de los alrededores de Fenolleda (Candamo, Asturias), yac. C-34. 2 ejemplares, DPO 3458-3459 de la carretera de San Tirso (Pravia, Asturias), yac. C-48. 4 ejemplares DPO 3450, 3455-3457, de la cantera de El Valle, Pravia (Asturias), yac. C-37. 1 ejemplar DPO 3449, de El Millar (Pola de Gordón, León), yac. I-37. 3 ejemplares DPO 3462-3464, de Aviados (La Vecilla, León), yac. I-69.

Diagnosis: Concha de gran tamaño para el género, transversa, a veces con aurículas cardinales bastante largas, de contorno subrectangular, suavemente cóncavoconvexa, geniculada, con cola plegada, 2-3 veces más larga que el disco y formando con él un ángulo superior a 90° en los individuos adultos. Cola con un fuerte pliegue medio y otro par lateral, menos acusado que el medio, separados por profundas invaginaciones antero-medianas, que confieren a la concha aspecto marcadamente trilobulado. Plataforma dorsal alta. Reborde periférico muy alto. Cavidad visceral amplia.

Shell great-sized, subrectangular outline, faintly concavoconvex, strongly geniculate, wider than long, usually with long cardinal points. Trail, 2-3 times longer than disc forming with him an angle greater than 90° in adults. Trail strongly folded with a wide, median fold and a lateral pair of folds weaker than the median one, separated by deep, antero-median furrows that give to the shell a strongly trilobate appearance. Well-developed dorsal muscle platform and peripheral rim. Body cavity large.



a

Figura 11. *Teichostrophia (Gozoniella) tricornuta* (Le Maître, 1952). DPO 2431, Mirador de Salinas (O de la playa de Salinas, Avilés, Asturias), Fm. Moniello, yac. A-74, Emsiense superior, interior de una valva dorsal. Obsérvense los pequeños rebordes internos a ambos lados del proceso cardinal y las marcas del angioglifo sobre el reborde periférico. Barra: 5 mm. *Teichostrophia (Gozoniella) tricornuta* (Le Maître, 1952). DPO 2431, Mirador de Salinas (W Salinas Beach, Avilés, Asturias), Moniello Fm., locality A-74, upper Emsian, interior of a dorsal valve. See the small socket ridges to both sides of the cardinal process, and the vascular markings on the peripheral rim. Scale bar: 5 mm.

Descripción: Conchas de lustre nacarado, transversas (media $a/Ldv=2,94$, para 24 medidas), con la máxima anchura situada en el borde cardinal, de tamaño medio a grande, cóncavoconvexas, acusadamente geniculadas; cola 2 a 3 veces más larga que el disco (Tabla 3), con el que forma un ángulo de 90° o superior. Cavidad visceral bien desarrollada (Fig. 10l). Borde cardinal prolongado en los ejemplares adultos en aurículas relativamente largas y agudas, casi siempre rotas en el material disponible. Disco ventral convexo o aplanado, con los flancos algo deprimidos, uniéndose a la cola por un reborde subanguloso (Fig. 10e, h, k, l). Cola muy larga, curvada (Fig. 10e, h, k, l), en cuya región anterior se desarrolla un pliegue medio muy fuerte, separado por surcos marcados de un par lateral de pliegues, más débiles que el medio, limitados, a su vez, lateralmente por un nuevo par de surcos, aún menos marcados que los antero-laterales. Estos elementos, que se desarrollan igualmente en la valva dorsal, confieren a la concha un característico aspecto trilobulado (Fig. 10b, g, j), que aparece ya esbozado desde los primeros estadios ontogenéticos, al que alude el nombre de la especie. Interárea ventral baja, cóncava, casi completamente denticulada (Fig. 10m), ornada por estrías transversales y longi-

Teichostrophia (Gozoniella) tricornuta (Le Maître, 1952). Moniello inlet (Luanco, Asturias), Moniello Fm., bed M928-932, upper Emsian. a-b: DPO 128010, ventral and anterior views. c-e: DPO 3420, ventral, anterior, and lateral views. f-h: DPO 3415, ventral, anterior, and lateral views. i-k: DPO 128011, ventral, anterior, and lateral views. l: DPO 3419, longitudinal section showing the strong geniculation and body cavity. m: DPO 128022, interior of a fragmentary ventral valve showing the muscle field. Scale bars: 5 mm. (small bar for figs. a to l; greater bar for fig. m).

Tabla 3. Dimensiones en mm de algunos ejemplares de *Teichostrophia (Gozoniella) tricornuta* (Le Maître, 1952). Ldv: longitud del disco ventral; Lcv: longitud de la cola ventral, a: anchura.

Dimensions in mm of some specimens of Teichostrophia (Gozoniella) tricornuta (Le Maître, 1952), Ldv: length of ventral disc; Lcv: length of ventral trail; a: width.

Ejemplar	Ldv	Lcv	a	a/Ldv
DPO 128007	11,2	16,1	33,7	3,01
DPO 3448	10,7	>9,7	24,5	2,29
DPO 128008	10,5	12,5	24,3	2,31
DPO 3416	10,3	21,3	31,7	3,08
DPO 2438	9,7	>10	26,2	2,70
DPO 128013	9,7	20,4	28,8	2,97
DPO 3422	9,6	18,6	33,5	3,49
DPO 3420	9,6	20,2	29,5	3,07
DPO 128020	9,5	15,5	31	3,26
DPO 3421	9,5	17,7	27,9	2,94
DPO 128010	9,2	20,1	28,5	3,10
DPO 3415	9,1	26,9	38,1	4,19
DPO 128012	9,1	18,1	27,5	3,02
DPO 128011	9,1	18,7	26,5	2,91
DPO 128006	8,9	19	29,2	3,28
DPO 6521	8,8	16,2	28,5	3,24
DPO 3463	8,7	10,7	22,2	2,55
DPO 3423	8,6	>11,3	28,4	2,96
DPO 128009	8,5	14,3	27,8	3,27
DPO 3424	8,1	>8,2	22,1	2,73
DPO 3472	7,7	>7,8	19,3	2,51
DPO 3462	7,7	10,3	19	2,47
DPO 3417	7,4	>8,1	20,2	2,73
DPO 3418	7,3	>7,5	21,9	3
Medias	9	17,4	27,1	2,94

tudinales, apsaclina a ortoclina en los ejemplares jóvenes y ortoclina a proclina en los viejos; seudodeltidio completo y plano, confundiendo con la superficie de la interárea. Disco dorsal cóncavo, presentando con mucha frecuencia una discontinuidad cerca del límite con la cola, de origen mecánico, formada por aplastamiento. Cola más corta que la ventral, plegada igual que ella. Interárea dorsal más baja que la ventral, denticulada y ornada igual que ella, cataclina a hiperclina en los ejemplares jóvenes e hiperclina en los viejos; quilidio completo y plano. Interior de ambas valvas similar al de *T. (G.) barroisi* n. sp. (Figs. 10m, 11a), con el reborde periférico dorsal muy alto, en los ejemplares adultos, con talud anterior recorrido radialmente por numerosos surcos estrechos y profundos, que son las ramificaciones anteriores de los vasos principales del angioglifo (Fig. 11a). Ornamentación constituida sólo por líneas de crecimiento irregulares, mal conservadas en la mayoría de ejemplares disponibles. Las líneas de crecimiento próximas a la región umbo-

nal, cortan normalmente el borde cardinal, mientras que hacia los lados, las líneas se dirigen acusadamente hacia los ángulos posterolaterales, indicando la aparición de aurículas agudas y largas en las fases efébicas de desarrollo.

Discusión: La especie difiere de las demás del subgénero en su característico contorno trilobulado, mayor tamaño y geniculación muy fuerte, con cola que supera ampliamente la longitud del disco en los ejemplares adultos y cavidad visceral más amplia.

La colección que poseemos de esta especie muestra que su característico aspecto trilobulado aparece ya esbozado desde los estadios juveniles y se acusa fuertemente con la edad, contra la opinión de Harper *et al.* (1967).

T. (G.) tricornuta coexiste en las mismas capas de la parte más alta del Emsiense con *Telaeshalera subtetragona* (Roemer, 1844). Cuando la ornamentación radial parvicostulada, típica de ésta última, desaparece por abrasión, su aspecto externo es, a veces, similar al de la primera. La diferencia fundamental entre ambas formas estriba en la trilobulación de la cola en *T. (G.) tricornuta*, mientras que la de *T. subtetragona* posee una depresión media. Además, seudodeltidio y quilidio de la primera especie son planos, mientras que los de la segunda están plegados en su parte media.

P. Grösch (1912, p. 743) citó *Leptaena naranjoana* en las calizas de Moniello, al Sur de Belmonte, en Asturias. La figuración de dicho autor no deja lugar a dudas en cuanto a su pertenencia a *T. (G.) tricornuta*.

Pholidostrophia lepis polonica Biernat, 1954, se parece a nuestra especie en tamaño y trilobulación caudal. Como ya se indicó antes, dicha subespecie carece de rebordes internos dorsales, y se incluye, consecuentemente, en *Teichostrophia (Teichostrophia)*. Además, la subespecie polaca es mucho más transversa que *T. (G.) tricornuta*, la trilobulación bastante más débil y algunos ejemplares parecen presentar ornamentación radial, ausente en todas las formas de *T. (Gozoniella)* n. sg.

OBSERVACIONES FILOGENÉTICAS

La distribución estratigráfica y morfología de las especies cantábricas de *T. (Gozoniella)* n. sg., en particular la estructura interna prácticamente idéntica, sugieren un estrecho parentesco entre ellas. *T. (G.) naranjoana* (Verneuil, 1850), propia de la parte más alta de los Grupos Rañeces y La Vid (formaciones Aguión y Coladilla, respectivamente, Fig. 12), en los intervalos faunísticos 12 y 13, Zonas de conodontos *P. inversus/P. laticostatus* a *P. serotinus*, originaría, más tarde *T. (G.) barroisi* n. sp., en la transición entre las formaciones Aguión-Moniello y Coladilla-Santa Lucía, dentro de la Zona de conodontos *Icriodus corniger -P. serotinus* (Fig. 12), por aumento del tamaño y de la geniculación y transformación del

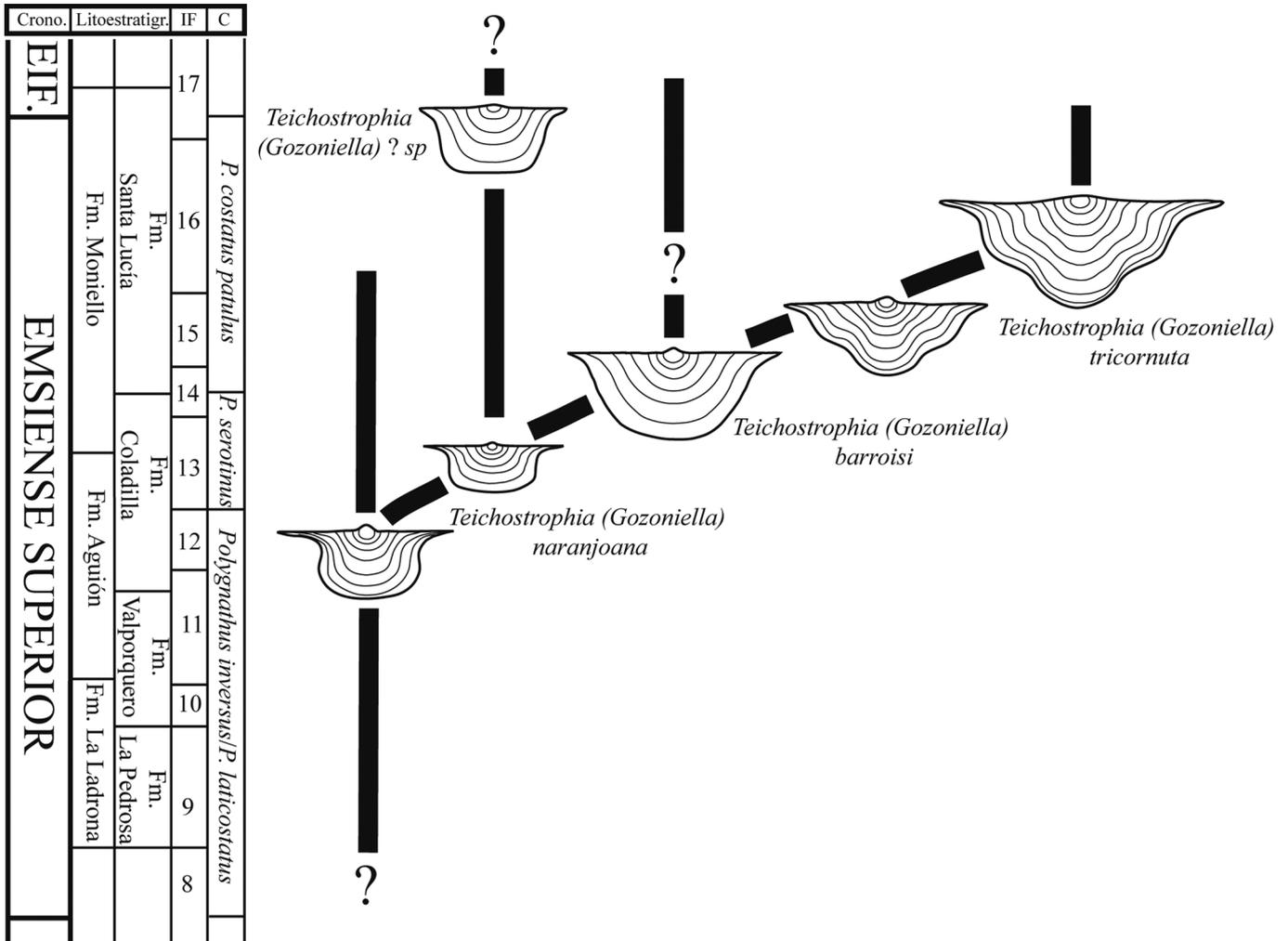


Figura 12. Filogenia supuesta para las formas cantábricas de *Teichostrophia (Gozoniella)* n. sg. Crono.: Cronoestratigrafía; Litoestratigr.: Litoestratigrafía (formaciones asturianas y leonesas); IF: Intervalo faunístico (según García-Alcalde, 1996); C: Zona de conodontos. EIF.: Eifeliense.

Supposed phylogeny for the Cantabrian forms of *Teichostrophia (Gozoniella)* n. sg. Crono.: Chronostratigraphy; Litoestratigr.: Lithostratigraphy (Leonian and Asturian formations); IF: Faunal interval (after García-Alcalde, 1996); C: Conodont zone; EIF.: Eifelian.

contorno del disco ventral de subtrapezoidal a subrectangular o semielíptico. Las formas más modernas de *T. (G.) naranjoana* tienden a abandonar el contorno trapezoidal típico de la especie, para adquirir el subrectangular propio de las especies derivadas (Fig. 12). *T. (G.) barroisi*, se extendió en los intervalos 14-15 y, con dudas, en los 16-17, en la Biozona de *P. costatus patulus*, y daría lugar a *T. (G.) tricornuta* (Le Maître, 1952), en el intervalo 16 (Fig. 12), por aumento de tamaño y transformación de la cola en una estructura muy alta, acusadamente trilobulada. Algunas formas adultas de *T. (G.) barroisi*, presentan la superficie de la cola débilmente plegada, que parece preludear la morfología típica de *T. (G.) tricornuta* (Fig.

12). Esta última especie, se extendió por los intervalos IF 16 y 17, hasta la misma base del Eifeliense, en la Biozona de *Icriodus retrodepressus* - *Pol. costatus partitus* (cf. García-López & Sánchez-López, 2002), aparentemente sin dejar descendencia.

Algunas formas también con lustre nacarado, de pequeño tamaño, de la parte alta de las Formaciones Santa Lucía y Moniello, del Eifeliense inferior (Fig. 12) y otras de las calizas de las Formaciones Portilla y Candás, del Givetiense, podrían haber derivado independientemente de *T. (G.) barroisi*, pero su escasez y la falta de valvas disociadas que permitan observar las estructuras internas, no facilitan el análisis filogenético.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo forma parte de los proyectos PICG 499 “Evolution of the ecosystems and climates during the Devonian” y 596 “Climate change and biodiversity patterns in the Mid-Palaeozoic (Early Devonian to Late Carboniferous)” y fue subvencionado por el MEC-05-CGL 2005-03715 “Fases de desarrollo de asociaciones de corales y estromatoporoideos en el Devónico inferior de la Cordillera Cantábrica (NO de España) y relación de estos sucesos con eventos geo-biológicos” (ya concluido) y fondos FEDER. Agradecemos la labor de revisión efectuada por el Editor Adjunto Matías Reolid, y los revisores María Luisa Martínez-Chacón (Universidad de Oviedo) y Miguel V. Pardo (Universitat de València), que han mejorado notablemente el texto.

BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez, F. & Brime, C. 1990. Reencuentro con los “fósiles de Sabero”. *Comunicaciones Reunión Tafonomía Fosilización*, 13-22.
- Arbizu, M., García-Alcalde, J.L., García-López, S., Méndez-Bedia, I., Sánchez de Posada, L.C., Soto, F.M., Truyols, M., Truyols, J., Álvarez, F., Méndez, C. & Menéndez, J.R. 1979. Biostratigraphical study of the Moniello Formation (Cantabrian Mountains, Asturias, NW Spain). *Geologica et Palaeontologica*, **13**, 103-124.
- Barrois, C. 1882. Recherches sur les terrains anciens des Asturies et de la Galice. *Mémoires de la Société Géologique du Nord*, **2** (1), 1-630.
- Biernat, G. 1954. Ramienionogi z eiflu Grzegorzowic. *Acta Geologica Polonica*, **4**, 485-533.
- Bronn, H.G. 1837. *Lethaea geognostica*. **1**, E. Schweizerbart, Leipzig, 768 pp.
- Caster, K.E. 1939. A Devonian fauna from Colombia. *Bulletin of the American Paleontology*, **24** (83), 101-318.
- Cocks, L.R.M. & Rong, Ji.-Y. 2000. Strophomenida. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Ed. R.L. Kaesler). H 2. Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (part), revised. *The Geological Society of America & The University of Kansas Press*, 216-348.
- Comte, P. 1938. Brachiopodes dévoniens des gisements de Ferroñes (Asturies) et de Sabero (Léon). *Annales de Paléontologie*, **27**, 41-87.
- Comte, P. 1959. Recherches sur les terrains anciens de la Cordillère Cantabrique. *Memorias del Instituto Geológico y Minero de España*, **60**, 1-440.
- García-Alcalde, J.L. 1995. L'évolution paléogéographique pré-varisque de la zone Cantabrique septentrionale (Espagne). *Revista Española de Paleontología*, **10**, 9-29.
- García-Alcalde, J.L. 1996. El Devónico del dominio Astur-Leonés en la Zona Cantábrica (N de España). *Revista Española de Paleontología*, n° **extraordinario**, 58-71.
- García-Alcalde, J.L. 1998. Devonian events in northern Spain. *Newsletters in Stratigraphy*, **36**, 157-175.
- García-Alcalde, J.L. 2001a. Paleobiogeographical relationships between North Gondwana and South Baltica: The *Ivanothyris havliceki* fauna (Cantabrian Zone, latest Emsian). *Journal of the Czech Geological Society*, **46**, 121-130.
- García-Alcalde, J.L. 2001b. Braquiópodos del Emsiense superior (intervalos faunísticos 11 a 13) del Dominio Astur-Leonés (Cordillera Cantábrica, N España). In: *Los fósiles y la paleogeografía. XVII Jornadas SEP, Albarracín* (eds. G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene & B. Azanza). *Publicaciones Seminario Paleontología Zaragoza*, **5** (2), 545-550.
- García-López, S. & Sáñz-López, J. 2002. The Palaeozoic succession and conodont biostratigraphy of the section between Cape Peñas and Cape Torres (Cantabrian coast, NW Spain). In: *Palaeozoic Conodonts from Northern Spain, 8 Int. Conodont Symp, ECOS VIII* (eds. S. García-López & F. Bastida). *Cuadernos Museo Geominero*, **1**, 125-161.
- Gratsianova, R.T. & Shishkina, G.R. 1977. *Environment and life in the geological past (facies and organisms)*. Nauka, Novosibirsk, 216 pp. [In Russian].
- Grösch, P. 1912. Zur kenntnis des Paläozoicums und des Gebirgsbaues der westlichen Cantabrischen Ketten in Asturien (Nord-Spanien). *Neues Jahrbuch Mineralogie*, **33**, 714-753.
- Hall, J. & Clarke, J.M. 1892. Introduction to the study of the genera of the Palaeozoic Brachiopoda. *Geological Survey of the State of New York*, **8**, 1-367.
- Harper, C.W. & Boucot, A.J. 1978a. The Stropheodontacea. Part. I: Leptostrophidiidae, Eostropheodontidae and Strophonellidae. *Palaeontographica*, **A**, **161** (1-3), 55-118.
- Harper, C.W. & Boucot, A.J. 1978b. The Stropheodontacea. Part. II: Douvilliniidae, Telaeoshaleriidae, Amphistrophidiidae and Shaleriidae. *Palaeontographica*, **A**, **161** (4-6), 119-175.
- Harper, C.W. & Boucot, A.J. 1978c. The Stropheodontacea. Part. III: Stropheodontidae (sensu strictu), Pholidostrophidiidae and Lissostrophidiidae. *Palaeontographica*, **A**, **162** (1-2), 1-80.
- Harper, C.W., Johnson, J.G. & Boucot, A.J. 1967. The Pholidostrophidiinae (Brachiopoda; Ordovician, Silurian, Devonian). *Senckenbergiana Lethaea*, **48**, 403-461.
- Havlíček, V. 1962. Oberfamilie Stropheodontacea im Mährischen Mitteldevon (Brachiopoda). *Věstník Ústředního ústavu geologického*, **37**, 471-472.
- Havlíček, V. 1967. Brachiopoda of the suborder Strophomenidina in Czechoslovakia. *Rozpravy Věstník Ústředního ústavu geologického*, **33**, 1-235.
- Jahnke, H. 1971. Fauna und Alter der Erbslochgrauwacke (Brachiopoden und Trilobiten, Unter-Devon, Rheinisches Schiefergebirge und Harz). *Göttinger Arbeiten zur Geologie und Paläontologie*, **9**, 1-105.
- Jahnke, H. 1981. Les Brachiopodes Stropheodontidae. In: *La tranchée de La Lezais. Emsien supérieur du Massif Armoricain. Sédimentologie, Paléontologie, Stratigraphie* (Eds. P. Morzadec, F. Paris & P.R. Racheboeuf). *Mémoires de la Société Géologique et Minéralogique de Bretagne*, **24** (313), 149-159.
- Julivert, M. 1976. La estructura de la región del Cabo Peñas. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, **8**, 203-209.

- Julivert, M., Truyols, J., Ramírez del Pozo, J., Giannini, G., Beroiz, C. & Barón, A. 1973. *Mapa Geológico de España, E. 1:50.000, Hoja n° 14 (Gijón)*. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.
- King, W. 1846. Remarks on certain genera belonging to the class Palliobranchiata. *Annals and Magazine of Natural History (series 1)*, **18**, 26-42.
- Laverdière, J.W. 1930. Contribution à l'étude des terrains paléozoïques dans les Pyrénées occidentales. *Mémoires de la Société Géologique du Nord*, **10** (2), 1-131.
- Le Maître, D. 1952. La faune du Dévonien Inférieur et moyen de La Saoura et des abords de l'erg El Djemel (Sud-Oranais). *Materiaux pour la carte géologique d'Algérie, sér. 1, Paléontologie*, **12**, 1-171.
- Méndez-Bedia, I. 1976. Biofacies y litofacies de la Formación Moniello-Santa Lucia (Devónico de la Cordillera Cantábrica, NW de España). *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, **9**, 1-93.
- Ouali Mehadjji, A., Elmi, S., Racheboeuf, P. & Mekahli, L. 2004. Caractéristiques et signification d'un niveau coquillier majeur à brachiopodes, marqueur événementiel dans l'évolution dévonienne de la Saoura (Sahara du Nord-Ouest, Algérie). *Compte Rendu Geoscience*, **336**, 1283-1292.
- Prado, C. de & Verneuil, E. de 1850. Note géologique sur les terrains de Sabero et de ses environs dans les montagnes de Léon (Espagne), suivie d'une description des fossiles de ces terrains. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 2^{ème} serie, **7**, 137-186.
- Roemer, C.F. 1844. *Das Rheinische Übergangsgebirge*. Imverlag der Hahn'schen hofbuchhandlung, Hannover, 96 pp.
- Rong, J.-Y. & Cocks, L.R.M. 1994. True *Strophomena* and a revision of the classification and evolution of strophomenoid and "strophodontoid" brachiopods. *Palaeontology*, **37**, 651-694.
- Shishkina, G.R. 1983. *Trilobostrophia* –noyyi rod Devonskikh strofeodontid (Brakhiopody). *Doklady Akademii Nauk SSSR*, **272**, 1229-1231.
- SIGPAC. 2011. Sistema de Información Geográfica de Parcelas Agrícolas. España.
- Sokolskaya, A.N. 1960. Oatriad Strophomenida. In: *Mshanki, Brakhiopody (Bryozoa, Brachiopoda)* (ed. Y.A. Orlov). Osnovy Paleontologii, Akademia Nauk SSSR, **7**, 206-220.
- Soto, F. & García-Alcalde, J.L. 1976. La fauna silicificada del Devónico de Piedras Blancas. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, **8**, 87-103.
- Sougy, J. 1964. Les formations paléozoïques du Zemmour noir (Mauritanie septentrionale). Étude stratigraphique, pétrographique et paléontologique. Université de Dakar. *Annales de la Faculté des Sciences*, **15** (12), 1-695.
- Stainbrook, M.A. 1943. Strophomenacea of the Cedar Valley Limestone of Iowa. *Journal of Paleontology*, **17**, 39-59.
- Truyols, J., Arbizu, M.A., García-Alcalde, J.L., García-López, S., Méndez-Bedia, I., Soto, F. & Truyols-Massoni, M. 1990. The Asturian-Leonese Domain (Cantabrian Zone). In: *Pre-Mesozoic geology of Iberia* (eds. R.D. Dallmeyer & E. Martínez-García). *Springer Verlag*, 10-19.
- Williams, A. 1950. New stropheodontid brachiopods. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, **40** (9), 277-282.
- Williams, A. 1965. Suborder Strophomenidina. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology. H, Brachiopoda* (Ed. R.C. Moore). *The Geological Society of America & The University of Kansas Press*, 362-412.

Manuscrito recibido: 19 de noviembre, 2010

Manuscrito aceptado: 9 de junio, 2011