

Espiriféridos del Givetiense–Frasniense de la costa asturiana (España)

Givetian-Frasnian spiriferids from the Asturian coast (Spain)

Jenaro L. GARCÍA-ALCALDE 

Resumen: Se describen algunos braquiópodos espiriféridos del Givetiense superior al Frasnense inferior, de la costa asturiana (Norte de España), con los nuevos taxones *Tenticospirifer? sinuosus* n. sp., *Eodmitria briceae* n. sp., *Apousiella mozarti* n. sp., *Apousiella dorlodoti peranensis* n. subsp. y *Apousiella belliloci aramaris* n. subsp. La muestra representa la renovación faunística global relacionada con el Evento Tagánico. Ella permite precisar la correlación estratigráfica de las formaciones Candás y Piñeres del área y ayuda a reconocer una nueva estructura plegada: el anticlinal de Boletos. Ambos hechos, conducen a reafirmar la semejanza esencial de las sucesiones comparadas, y a rechazar la existencia de una gran fosa sedimentaria (“Surco de Luanco”) en el área de Antromero. La Formación Piñeres comprende, al menos, dos miembros: el inferior P1 muy fosilífero y el superior, P2 (Formación Piñeres *sensu stricto*), con restos orgánicos inidentificables. P1 es comparable con buena parte de la Formación Nocedo, del Frasnense, mientras que P2 equivale totalmente o en parte a la Formación Ermita, transgresiva, del Fameniense superior, en la provincia de León. Se propone una biozonación informal basada en los braquiópodos descritos aquí y en otros previamente conocidos, con las zonas *plicatulus*, *verneuilliformis*, *peranensis*, *briceae*, *aramaris*, y *dumontiana*. Las asociaciones asturianas muestran estrechas relaciones con las asociaciones fosilíferas francesas de Ferques.

Abstract: Late Givetian to early Frasnian spiriferid fauna from the Asturian coast (Northern Spain), with the new taxa *Tenticospirifer? sinuosus* n. sp., *Eodmitria briceae* n. sp., *Apousiella mozarti* n. sp., *Apousiella dorlodoti peranensis* n. subsp., and *Apousiella belliloci aramaris* n. subsp., are described. They represent the global faunal turnover related with the Taghanic Event. The fauna allows the biostratigraphic correlation between the Candás and Piñeres formations of the studied area and help to recognize a new fold structure (Boletos anticline). These facts suggest the similarity of the compared successions, discarding the occurrence of a large sedimentary through (“Surco de Luanco”) in the Antromero area. The Piñeres Formation comprises two members: a lower (P1) highly fossiliferous member, and an upper (P2, Piñeres Formación *sensu stricto*) member, with unidentifiable organic remains. P1 correlates with a great part of the Frasnian Nocedo Formation, while P2 could be totally or in part equivalent to the transgressive late Famennian Ermita Formation, from the Leon province. An informal biozonation with the *plicatulus*, *verneuilliformis*, *peranensis*, *briceae*, *aramaris*, and *dumontiana* zones is proposed. The Asturian faunal successions are very similar to the french fossiliferous associations of Ferques (Bas Boulonnais, France), in particular with the assemblages recorded at the Blacourt and Beaulieu formations.

Received: 26 May 2022

Accepted: 26 September 2022

Published online: 11 November 2022

Corresponding author:

Jenaro L. García-Alcalde

jalcalde@geol.uniovi.es

Palabras-clave:

Devónico Medio–Superior

Braquiópodos

Asturias

Correlación bioestratigráfica

Keywords:

Middle–Upper Devonian

Brachiopods

Asturias

Biostratigraphic correlation

INTRODUCCIÓN

En una región como Asturias (Norte de España) (Figs. 1–2), de alta pluviosidad, la vegetación cubre extensas zonas y oculta la mayor parte de afloramientos de rocas antiguas, impidiendo la observación geológica directa. La mejor excepción, la constituye la franja costera donde los movimientos eustáticos cuaternarios post-glaciales levantaron poderosos acantilados que revelan la práctica totalidad de la sucesión estratigráfica

paleozoica. Sus afloramientos muestran la historia atormentada del ciclo orogénico Varisco y constituye, desde los tiempos de Barrois (1882), la piedra de toque para el establecimiento de unidades estratigráficas y estudio de fenómenos geológicos extensibles a zonas menos accesibles de la provincia de Asturias y provincias limítrofes de la Cordillera Cantábrica.

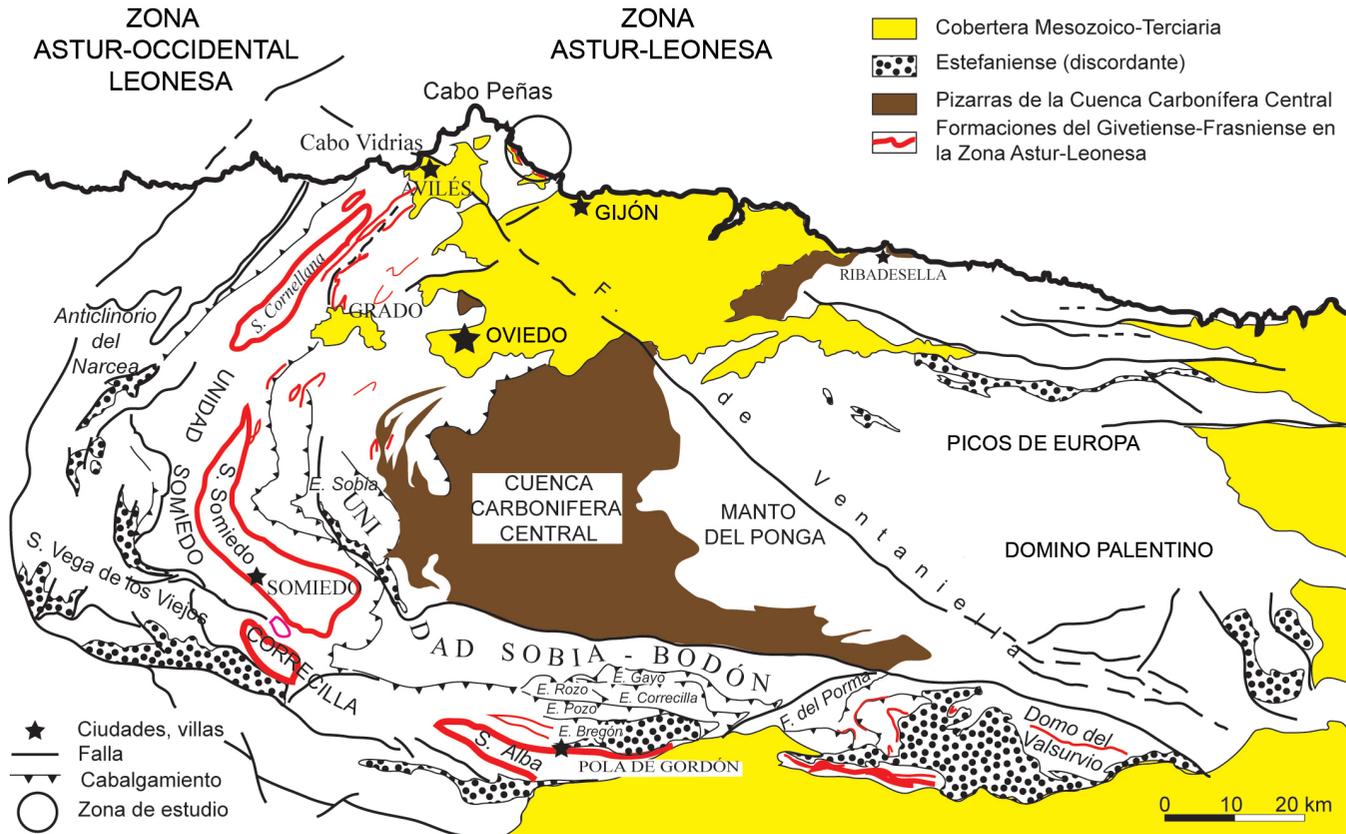


Figura 1. Unidades estructurales de la Zona Astur-Leonesa de la Zona Cantábrica y mapa de afloramientos de las formaciones del Givetense y Frasnense (en rojo). Abreviaturas: E., Escama tectónica; F., Falla; S., Sinclinal. Modificado de Julivert (1971, fig. 2).

Figure 1. Structural units of the Astur-Leonese Zone of the Cantabrian Zone and map of Givetian–Frasnian outcrops (in red). Abbreviations: E., Overthrust sheet; F., Fault; S., Syncline. Modified after Julivert (1971, fig. 2).

En este trabajo, se estudia un conjunto de braquiópodos espiriferidos previamente desconocidos de las formaciones Candás y Piñeres, de edad Givetense medio a Frasnense inferior. Las rocas estudiadas yacen en áreas cercanas entre sí, al Sureste de Cabo Peñas (Figs. 1–2), integradas en dos grandes sinclinales: Antromero, cerca de la villa de Luanco, y Perlora, cerca de la de Candás (Fig. 2). La naturaleza y el significado de la fauna estudiada y de su relación con el Evento geobiológico Tagánico, así como su asociación con otras faunas acompañantes, en particular conodontos, permiten: (i) resolver o aportar más luz en antiguos problemas de definición y correlación de las formaciones Candás y Piñeres, y de éstas con otras unidades de similar edad de la Cordillera Cantábrica y revelar la influencia que tuvieron en la cuestión ciertas estructuras tectónicas que habían pasado desapercibidas hasta ahora; (ii) considerar la plausibilidad de anomalías sedimentológicas como la existencia de una gran cubeta sedimentaria, conocida como “Surco de Luanco” en las proximidades de dicha localidad; (iii) proponer una biozonación de braquiópodos, con zonas informales tipificadas por parte de las especies de braquiópodos descritas y otras ya conocidas, y caracterizadas adicionalmente por sus faunas acompañantes; y (iv) la aplicación inmediata de la anterior biozonación, explorar el grado de semejanza

entre las sucesiones asturiana y las de otras áreas, en particular las asociaciones fosilíferas características de las formaciones Blacourt y Beaulieu, en Ferques (Bas Boulonnais, Francia) como paso previo para futuros análisis paleobiogeográficos.

MARCO GEOLÓGICO

La zona de trabajo comprende los afloramientos costeros situados en las playas y cantiles del flanco oriental del Cabo Peñas (Asturias, N de España) (Figs. 1, 2), en torno a un eje imaginario situado entre las coordenadas Google Earth 43° 36' 45" N, 5° 47' 23" O y 43° 34' 41" N, 5° 44' 27" O. La sucesión estratigráfica y sus principales estructuras aparecen muy bien representadas en la Hoja Geológica a escala 1:50.000, Gijón (14, 13-3) (Julivert *et al.*, 1973). En concreto, las sucesiones paleozoicas de la Hoja fueron cartografiadas y estudiadas por Julivert y Truyols (en Julivert *et al.*, 1973), mientras las mesozoicas corrieron a cargo de Ramírez del Pozo y Giannini (en Julivert *et al.*, 1973). Los afloramientos paleozoicos están afectados por dos grandes estructuras plegadas, los sinclinales de Antromero, al Noroeste, y Perlora, al Sureste (Fig. 2), a su vez bastante modificados por estructuras plegadas menores, y fallas de distintos tipos, aunque no hay metamorfismo ni esquistosidad

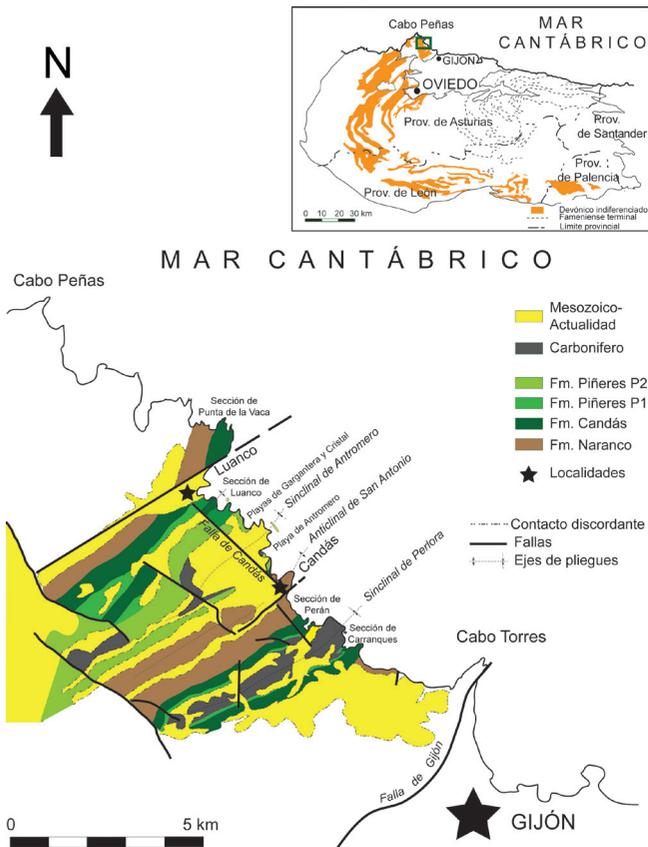


Figura 2. Mapa geológico del sector costero asturiano, entre Luanco y Gijón mostrando la situación geográfica, geológica y estratigráfica de las secciones estudiadas.

Figure 2. Geological map of the Asturian coastal region, between Luanco and Gijón villages, showing the geographical, geological, and stratigraphic situation of the studied sections.

apreciables. La continuidad de los afloramientos paleozoicos, sin embargo, está interrumpida, a menudo, por la presencia de una cobertera mesozoica discordante (esencialmente del Triásico y Cretácico) (Fig. 2). Dicha cobertera oculta partes de las sucesiones del Devónico Medio y Superior de la zona de estudio, en varios puntos, de Noroeste a Sureste:

- 1) Alrededores del pueblo de Luanco, flanco occidental del sinclinal de Antromero, donde el Cretácico Inferior (calizas, argilitas y areniscas del Aptiense) oculta toda la Formación Candás (Fig. 2).
- 2) Punta Rebolleres (Figs. 2–3), flanco occidental del sinclinal de Antromero, donde la misma sucesión anterior del Cretácico oculta la transición entre los miembros P1 y P2 de la Formación Piñeres.
- 3) Punta del Cabrito, en el núcleo del sinclinal de Antromero (Fig. 2), donde la misma sucesión anterior del Cretácico oculta la transición desde las areniscas microconglomeráticas y lutitas del miembro P2 de la Formación Piñeres a las calizas y pizarras del Carbonífero.
- 4) Punta Taluxa, en el flanco oriental del sinclinal de Antromero, donde la misma sucesión anterior

del Cretácico oculta el techo de la Formación Candás y casi toda la Formación Piñeres (Fig. 2).

- 5) Playuelas de El Redondel y Rebolleres, entre la punta de Taluxa y el Cabo de San Antonio (Norte de Candás) (Fig. 2), núcleo anticlinal entre los sinclinales de Antromero y Perlora, donde las argilitas y areniscas del Triásico ocultan la parte baja de la Formación Candás.
- 6) Ancón de Perán, en la zona denominada de Los Peñones, flanco occidental del sinclinal de Perlora (Figs. 2–3), donde la sucesión del Triásico, oculta la transición entre las formaciones Candás y Piñeres.

Una importante Falla de Desgarre, la Falla de Candás, que discurre casi paralela a la costa, de Noroeste a Sureste, deforma más o menos las sucesiones costeras, en particular en la zona anticlinal entre los grandes sinclinales de Antromero y Perlora, dejando una imagen muy incompleta y alterada de la localidatipo de la Formación Piñeres, de Radig (1962).

LA FORMACIÓN CANDÁS: ESTRATOTIPO, LÍMITES Y CORRELACIONES. EL EVENTO TAGÁNICO

La Formación Candás (Barrois, 1882) está tipificada en la que Radig (1962, p. 259) denominó “*der klassischen Localität, der Halbinsel von Perán, südöstlich von Candás*”, es decir, la sucesión desarrollada en la ensenada de Perán, al SE de Candás. Así lo entendieron García-Alcalde *et al.* (1979), quienes ofrecieron una columna estratigráfica detallada de dicha sección, en el flanco occidental del sinclinal de Perlora, de c. 190 m de potencia, caracterizándola bioestratigráficamente mediante conodontos y braquiópodos. No obstante, Bereskin (1978, fig. 1), observando que una parte de la formación era poco accesible en Perán, por desarrollarse en la bocana inundada del ancón, que aflora sólo en grandes bajamares, propuso como localidad tipo la sucesión al este-sureste de la anterior, situada en el flanco oriental del sinclinal de Perlora, sección de Carranques (Fig. 2), con una potencia estimada de c. 151 m. Al margen de las discrepancias en espesores, los cuatro miembros que distinguió Bereskin (1978), de abajo a arriba, Castiello, Perán, Cantera y Carranques (o “Playa”), son esencialmente equivalentes a los Miembros A, B, C y D de García-Alcalde *et al.* (1979, fig. 9) y de García-López y Sanz-López (2002a, fig. 9) (Fig. 4).

El acusado cambio de facies en la parte alta de la sucesión (transición entre los miembros C y D, miembros Cantera y Carranques) lo expresó Radig (1962), en su momento, como límite entre las llamadas “calizas inferiores de Candás” y “calizas superiores de Candás”. Esta división representaría para dicho autor y otros posteriores, el límite Givetiense–Frasniense (marcado por la presencia de *Stringocephalus burtini*

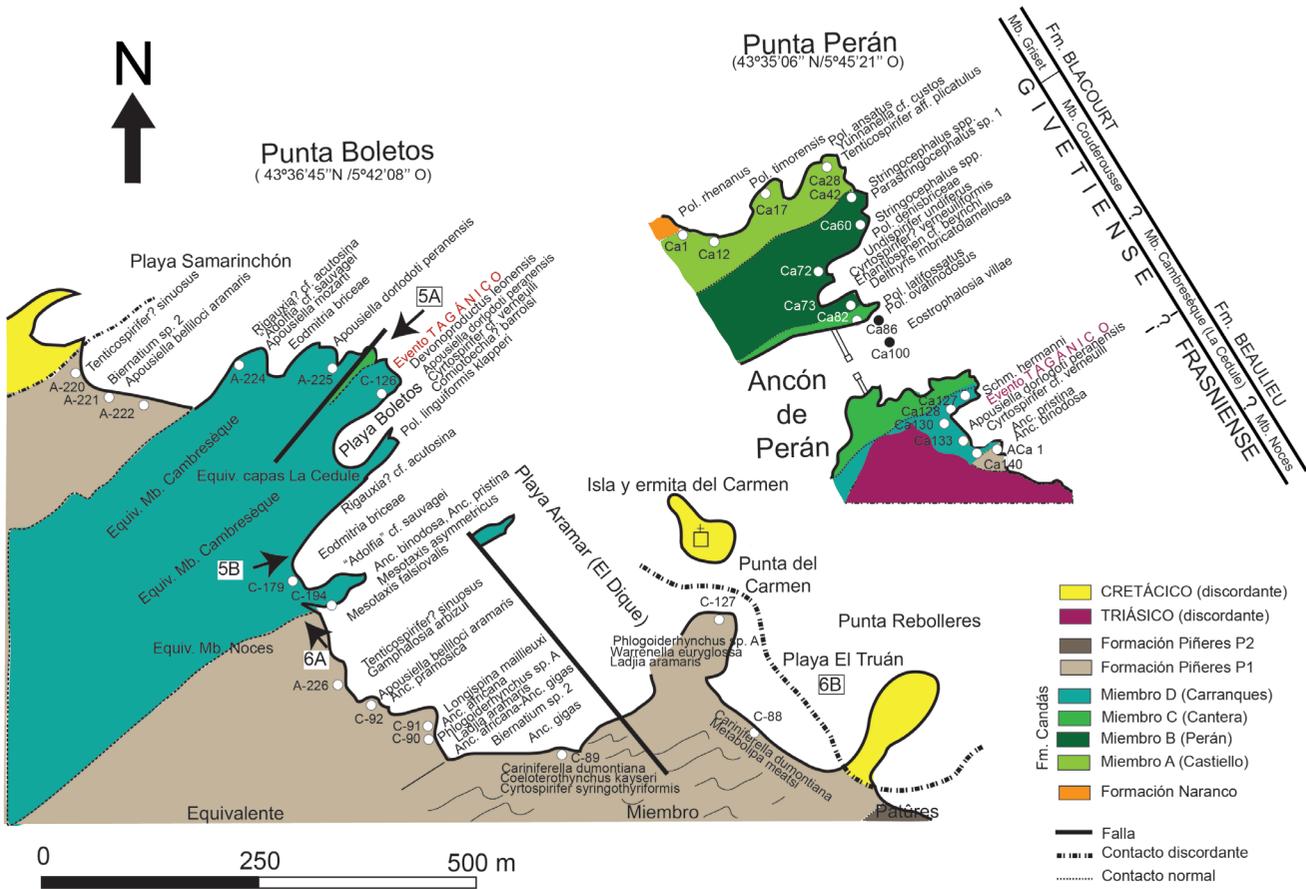


Figura 3. Correlación de las secciones de Punta Boletos (ESE Luanco) y Perán (SE de Candás) con las de Ferques (Boulonnais, Francia). Las secciones asturianas están trasladadas en proximidad (en la realidad, ambas localidades están separadas casi 4 km). Círculos blancos, principales yacimientos de braquiópodos y conodontos en los acantilados costeros; círculos negros, muestras tomadas en la plataforma costera que expone sólo en bajar mar. Los nombres de las formas más importantes de braquiópodos y conodontos se expresan a lo largo de ambos cortes, los primeros en *itálicas* negrillas y los últimos, en *itálicas*. Los nombres de las sucesiones de Ferques sobre las asturianas de Punta Boletos y en la escala superior de la de Perán, reflejan la estrecha correspondencia entre ambas. En la sección de Punta Boletos se representa muy esquemáticamente el anticlinal de Boletos, observado por primera vez en este trabajo. En el corte de Perán, aflora completa la Formación Candás, pero sólo la parte inferior de la Formación Piñeres, miembro P1, cubierta discordantemente por capas del Triásico (ver Figs. 4A–4B, 5A–5B). Abreviaturas: **Anc.**, *Ancyrodella*; **Fm.**, Formación; **Mb.**, Miembro; **Pol.**, *Polygnathus*; **Sch.**, *Schmidthognathus*.

Figure 3. Correlation of the Punta Boletos (ESE Luanco) and Peran (SE de Candás) sections with those of Ferques (Bas-Boulonnais, France). The Asturian sections are moved in proximity (in fact, Luanco and Peran are almost 4 km apart). White circles: main outcrops of brachiopods and conodonts in the coastal cliffs. Black circles: samples taken on the coastal platform exposed only at low tides. The names of the most important brachiopods and conodonts forms are expressed throughout both sections, the former in *bold italics* and the latter in *italics*. The names of the Ferques successions over the Asturian ones of Punta Boletos and on the upper scale of Peran, indicates the close correspondence between both of them. The Boletos anticline, observed for the first time in this work, is very schematically represented in the Punta Boletos section. In the Peran section, the entire Candás Formation is represented, but only the extreme base of the Piñeres P1 Formation, that is unconformably covered by Triassic rocks (see Figs. 4A–4B, 5A–5B). Abbreviations: **Anc.**, *Ancyrodella*; **Fm.**, Formation; **Mb.**, Member; **Pol.**, *Polygnathus*; **Sch.**, *Schmidthognathus*.

en las calizas inferiores y de espiriferidos del grupo *verneuili* en las superiores). Ciertamente, se trata de un horizonte singular (Ca 128/129, García-Alcalde *et al.*, 1979; García-López y Sanz-López, 2002a), en la zona *hermanni*, de conodontos, transición de los Intervalos Faunísticos 22 y 23 de García-Alcalde (1996), pero de edad Givetiense superior en sentido actual (Figs. 3, 4). Dicho nivel registra la extinción de numerosas formas de corales y braquiópodos y la entrada de una fauna cosmopolita, con una intensa renovación faunística (García-Alcalde, 1998; García-Alcalde *et*

al., 2011) donde destaca, en Asturias, la aparición de los braquiópodos *Apousiella*, *Cyrtospirifer*, *Douvillina*, *Eoschuchertella*, *Ripidiorhynchus* (o *Comiotoechia*?) y muchas otras formas desconocidas previamente (García-Alcalde, 1996, 1998; García-Alcalde *et al.*, 2001), y la presencia de una importante asociación de ostrácodos también cosmopolitas, frecuentes en el Frasniense (Maillet *et al.*, 2016). En cualquier caso, los estringocefalidos no parecen haber sobrepasado en la sección de Perán el nivel Ca-60 (Fig. 3), unos 85 m por debajo del nivel discutido, mientras que los primeros

Cyrtospiriferidae indudables del grupo *verneuili*, junto con los demás elementos nuevos, aparecieron unos pocos metros por encima (García-Alcalde, 2013).

Los cambios referidos representan el denominado Evento Tagánico (House, 1985) (Figs. 3–4) y el comienzo transgresivo (Geneseo) de una nueva fase sedimentaria (depofase T-R IIa, de Johnson *et al.*, 1985; ver también, entre otros, Aboussalam y Becker, 2011; Becker y Aboussalam, 2013 y Becker *et al.*, 2018). Aboussalam (2003) propuso, con buen criterio, denominar “Biocrisis” Tagánica a este proceso polifásico. Sin embargo, en este trabajo, restringimos el sentido del término Evento Tagánico, siguiendo a García-Alcalde *et al.* (2011), a la culminación de la Biocrisis (= Evento Geneseo) donde se evidencia con completa claridad la profunda renovación faunística en casi todos los tipos de organización. El uso corriente del mismo nombre para la “Biocrisis” y para el Evento resulta, no obstante, equívoco. Esto ha dado lugar a que unos autores sitúen el fenómeno en el Givetiense medio (House, 1985; Johnson *et al.*, 1985; Aboussalam y Becker, 2011; Becker *et al.*, 2018), mientras otros lo hacen en la base del Givetiense superior, al comienzo de la biozona de conodontos *hermanni*, como en el presente trabajo (Fig. 4).

Aunque no aparecieron muchas formas características de conodontos, el Evento Tagánico se reconoce también en la sección de Luanco, mediante datos biostratigráficos de braquiópodos y de susceptibilidad magnética (García-Alcalde, 1998; García-Alcalde *et al.*, 2011, fig. 6), sobre los biohermos de la Punta Boletos al Noroeste de la playa Boletos (Fig. 3).

En la región leonesa de la Cordillera Cantábrica (Figs. 1–2), estaría también representado en la fuerte superficie de discontinuidad en la unidad C (García-Alcalde *et al.*, 1979; García-López y Sanz-López, 2002b) de la Formación Portilla en el flanco septentrional del sinclinal de Alba (Fig. 1), intervalo HUG 26 a 27 (Fig. 4), cerca del techo de la formación. En dicha localidad, entre la última aparición de los conodontos *Ozarkodina semialternans* (zona *semialternans/latifossatus*, techo del Givetiense medio) y la de los primeros *Schmidthognathus* (*S. peracutus* y *S. wittekindi*) (zona *hermanni*, Givetiense superior) se registra una marcada anomalía de susceptibilidad magnética, correlativa con la detectada en la sección de Punta Boletos (García-Alcalde *et al.*, 2011).

Por último, el límite Givetiense–Frasniense, en su acepción moderna, lo fijaron García-López y Sanz-López (2002a, p. 138, 148, figs. 9, 10, 14) prácticamente en el mismo techo de la Formación Candás s.s., tanto en Candás como en Luanco (Figs. 3–6), por la aparición del conodonto *Ancyrodella pristina* (zona *falsiovalis*). *Ancyrodella binodosa* aparece junto con *Anc. pristina* en la sección de Luanco, pero lo hace en Candás algo más arriba, en la misma base de la Formación Piñeres (García-Alcalde, 1985) (Fig. 3).

LA FORMACIÓN PIÑERES

Radig (1962), perplejo por las diferencias estratigráficas que parecían existir entre las secciones de Luanco y Candás, debidas, en parte, a una intrincada tectónica de pliegues y fallas en Luanco, recubiertas parcialmente por rocas triásicas, cretácicas y cuaternarias discordantes (Fig. 2) y, por otra, a la falta de datos biostratigráficos precisos, cometió errores que, desgraciadamente, influyeron en muchos autores posteriores. Así, por ejemplo, identificó las areniscas amarillas y rojas, lutitas, margas y calizas arenosas, muy fosilíferas y fuertemente replegadas, situadas a lo largo de las playas de Aramar (playa del Dique) y El Truán (Figs. 3, 7) con sus “Calizas superiores de Candás” en el estratotipo. Pero, la sucesión de la playa de Aramar tiene una fauna más joven (Frasniense inferior a medio) de braquiópodos (zonas *aramaris* y *dumontiana*, ver luego) y de conodontos (zonas *falsiovalis*, *transitans* y *punctata*; García-López y Sanz-López, 2002a) que las del techo de la Formación Candás en su localidad-tipo (Fig. 4). De hecho, las referidas faunas no llegan ni siquiera a desarrollarse en el sinclinal de Perlora, ni en Perán ni en Carranques, por haber sido allí la sucesión profundamente erosionada.

La identificación de las capas de las playas de Aramar y El Truán con las Calizas superiores de Candás fue objetada hace tiempo por García-Alcalde (1985, fig. 1) quién, ante la alternativa de tener que distinguir una nueva formación en una zona ya con muchos problemas interpretativos y regular exposición, propuso sumarlas a las Areniscas de Piñeres (Radig, 1962), de las que constituirían su parte inferior, muy fosilífera, de edad Frasnense inferior a medio, muy replegada, con una potencia aproximada de 200 m, denominada provisionalmente en este trabajo miembro P1.

El conjunto P1 equivale a gran parte de la Formación Nocado, en la región leonesa (Miembro A, de Raven (1983); denominado, más tarde, Miembro Gordón, Loevezijn (1983); Loevezijn y Raven (2021)) (Fig. 4). La sucesión es muy fosilífera, de la misma edad, pero mejor caracterizada con conodontos (biozonas *falsiovalis* superior a *hassii* inferior) y se caracteriza hacia el techo, igual que en Asturias, por la presencia abundante del braquiópodo *Cariniferella dumontiana* en la llamada “Caliza del Molino” (García-López y Sanz-López, 2002b; Loevezijn y Raven, 2017), en el valle del Bernesga. Sobre la sucesión P1 siguen las Areniscas de Piñeres s.s. (Radig, 1962), denominadas aquí miembro P2 (Fig. 4). Dicha unidad recibió previamente los nombres de Areniscas superiores, Areniscas Culminantes, Arenisca del Devónico Superior (Sánchez de la Torre *et al.*, 1976) o, simplemente, Arenisca de Candás (Comte, 1936, 1959; Julivert *et al.*, 1973; Truyols y Julivert, 1976, nivel C11).

Radig (1962) había optado por el nombre “Piñeres” para evitar la repetición del topónimo “Candás” en

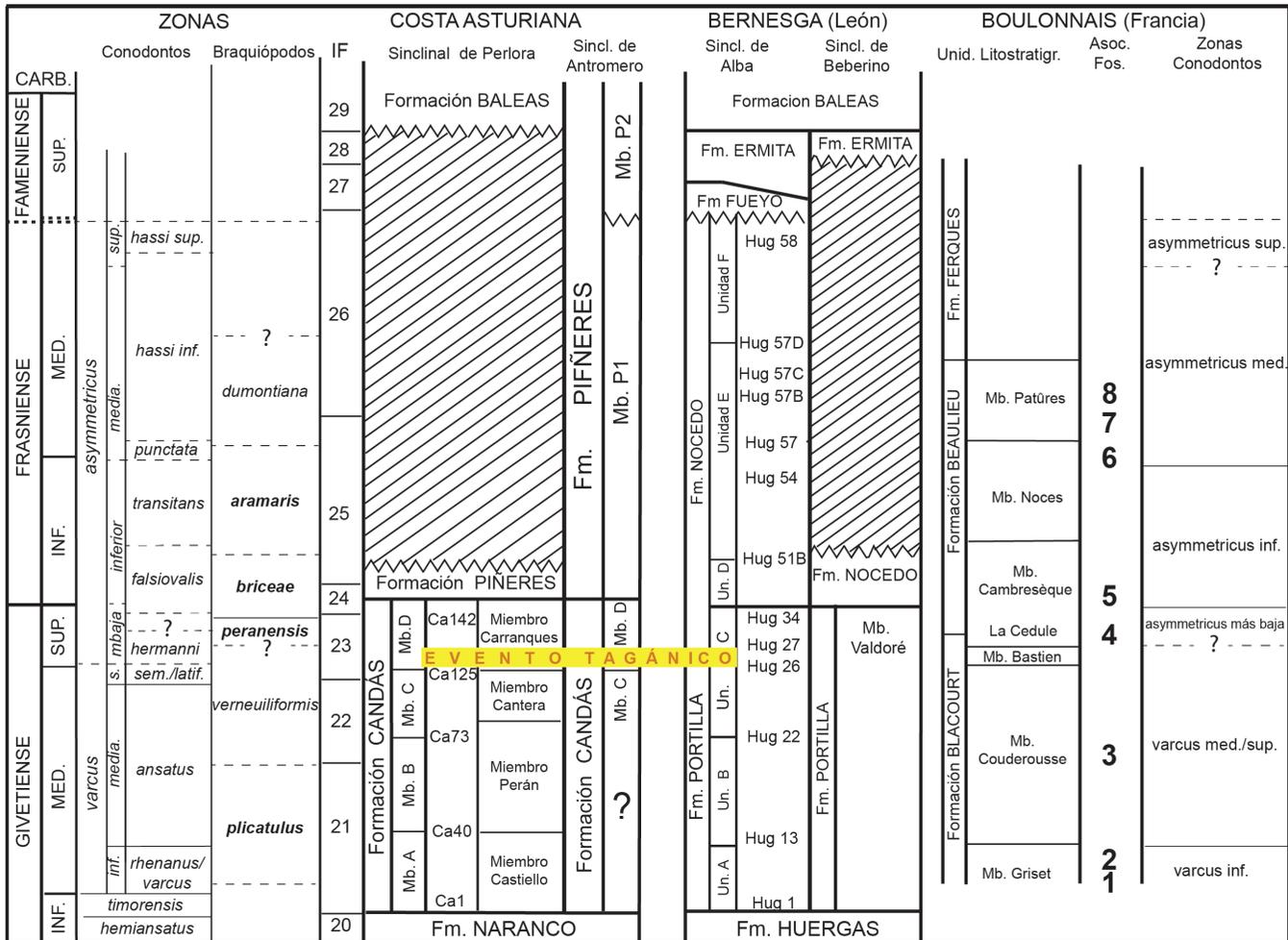


Figura 4. Correlación de las formaciones del Devónico Medio y Superior de la costa asturiana (Norte de España), valle de Bernesga (León, España) y Boulonnais (Ferques, Francia) y situación de los niveles del Evento Tagánico en la Cordillera Cantábrica (en color). En la columna “Zonas de Braquiópodos”, letras en negrilla: biozonas basadas en espiriferidos descritos en este trabajo; letras en tipo normal: biozonas basadas en especies conocidas previamente. Conodontos, según [García-López y Sanz-López \(2002a, 2002b\)](#), en España, y [Brice \(2003\)](#), en Francia. Abreviaturas: **Asoc. Fos.**, Asociación Fosilífera; **Ca**, niveles representativos de la Formación Candás en su estratotipo; **CARB.**, Carbonífero; **Fm.**, Formación; **Hug**, niveles representativos de la Formación Portilla, al sur de Hurgas de Gordón (León); **IF**, Intervalos Faunísticos, según [García-Alcalde \(1996\)](#); **INF.**, **inf.**, Inferior; **Mb**, Miembro; **MED.**, **med.**, Medio; **sem.**, *semialternans*; **Sincl.**, Sinclinal; **SUP.**, **sup.**, Superior; **Un.**, Unidad estratigráfica; **Unid. Litostratigr.**, Unidad litoestratigráfica.

Figure 4. Correlation of the Middle and Upper Devonian formations of the Asturian coast (Northern Spain), Bernesga Valley (Leon, Spain), and Ferques (Bas-Boulonnais, France). Location of the Taghanic Event (in colour) levels. In the “Zonas de Braquiópodos” column, bold typeface: spiriferid-based zones described herein; regular typeface: other zones based in previously known brachiopod species. Spanish conodont taxa, according to [García-López & Sanz-López \(2002a, 2002b\)](#), French ones according to [Brice \(2003\)](#). Abbreviations. **Asoc. Fos.**, Fossil assemblage; **Ca**, Candás Formation levels in the stratotype; **CARB.**, Carboniferous; **Fm.**, Formation; **Hug**, Portilla Formation levels, south of Hurgas de Gordon (Leon) section; **IF**, Faunal Intervals, after [García-Alcalde \(1996\)](#); **INF.**, **inf.**, Lower; **Mb**, Member; **MED.**, **med.**, Middle; **sem.**, *semialternans*; **Sincl.**, Syncline; **SUP.**, **sup.**, Upper; **Un.**, Stratigraphic unit; **Unid. Litostratigr.**, Lithostratigraphic unit.

diferentes formaciones litológicas. Sin embargo, la elección de la localidad tipo en la costa, cerca de Piñeres (un barrio del norte de Candás) no es muy afortunada. En dicha localidad, entre el cabo de San Antonio y la playa de San Pedro de Antromero (Fig. 2), hay alrededor de 76 m de areniscas muy afectadas por la Falla de Candás, paralela a la costa (Fig. 2) y por numerosos pliegues y fracturas menores asociadas. La sucesión está, además, cubierta por partes, discordantemente, por rocas mesozoicas y es de difícil acceso. La sucesión es mucho más completa en las

playas de Gargantera y Cristal (o Bigaral) (Fig. 2), en el flanco occidental del sinclinal de Antromero. Allí afloran, según [Sánchez de la Torre et al. \(1976\)](#), más de 380 m (250 m según [Radig, 1962, p. 263](#)) de areniscas y cuarcitas amarillas y rojas microconglomeráticas con intercalaciones arcillosas y limolitas, de carácter litoral a supralitoral. [Comte \(1936\)](#), [Radig \(1962, fig. 11\)](#) y [Truyols y Julivert \(1976\)](#) dataron tentativamente esta unidad como Frasnense–Fameniense, pero, [Comte \(1938a, 1938b, 1959\)](#) acabó considerándola como una formación transgresiva equivalente al “Grès de

l'Ermitage" en la provincia de León, no más antigua que Fameniense superior, idea a la que nos adherimos (Fig. 4), aunque su pobreza fosilífera deja abierto un notable interrogante. Raven (1983) y Loevezijn y Raven (2021) interpretaron las capas del borde occidental de la playa de Gargantera, recubiertas por el Cretácico, como pertenecientes a la Formación Candás y, consecuentemente, correlacionaron erróneamente las areniscas de la playa de Gargantera (P2) con las de las playas de Aramar y El Truán (P1) (Fig. 4).

La dramática disminución de espesor de la Formación Piñeres, en particular de su miembro superior P2, entre los sinclinales de Antromero y Perlora se debería a la existencia de cambios eustáticos verticales muy intensos a comienzos del Fameniense, durante una fase de regresión global, que provocó la emersión y erosión de gran parte de la plataforma marina cantábrica; y, más tarde, durante el Fameniense superior, el basculamiento de la plataforma peneplanizada permitió la progradación de una unidad, generalmente (aunque no siempre), delgada de sedimentos clásticos marinos: las Areniscas de Piñeres, P2, en Asturias, y las Areniscas de Ermita, en León (Figs. 1, 4), sobre rocas progresivamente más antiguas (Julivert *et al.*, 1983; García-Alcalde *et al.*, 2002).

En la playa de Carranques (Fig. 2), en el flanco oriental del sinclinal de Perlora, sobre la Caliza de Candás, la Formación Piñeres comprende alrededor de 22 m de areniscas calcáreas rojizas, con intercalaciones de lutitas, calizas arenosas y calizas biostromales (García-Alcalde *et al.*, 1985, fig. 5; García-López y Sanz-López, 2002a, fig. 15), mientras que en Perán (flanco occidental del sinclinal de Perlora) están casi completamente cubiertas por rocas triásicas discordantes (Figs. 2, 3). La sucesión de Carranques forma parte, probablemente, del miembro P1, depositada en aguas menos profundas que en Luanco, respondiendo al fenómeno general de somerización hacia el área fuente principal (Macizo Cántabro-Ebroico; Carls, 1983, 1988; García-Alcalde, 1995; García-Alcalde *et al.*, 2002).

La edad Frasnense de las areniscas es clara, pero la del propio techo, constituido por un biostromo coralino de 3–4 m de potencia, es dudosa. Altevogt (1963) dató los corales como del Frasnense superior, dato aceptado por García-López y Sanz-López (2002a, fig. 15) y en su momento, con relucencia, por García-Alcalde *et al.*, (1985), mientras Adrichem-Boogaert (1967), con conodontos, la consideró como Frasnense indiferenciado. Loevezijn y Raven (2021, p. 347, figs. 17, 19) oscurecieron aún más el problema sugiriendo que dicho nivel, al que denominan "caliza de Carranques" se situaría entre dos fuertes límites de secuencia, y podría ser de edad Frasnense superior, Fameniense inferior o Fameniense superior. En este trabajo, las consideramos del Frasnense inferior, en tanto no surjan nuevos datos, dada su posición estratigráfica y ausencia de fósiles indudablemente más jóvenes.

Por su parte, las areniscas P2, cuya rápida disminución de espesor hacia el Este, fue evocada, con sorpresa,

por Radig (1962, p. 264), son inapreciables en Carranques. Ocupando posiblemente su lugar aparece una sucesión muy condensada de unos 12 m de calizas bioclásticas blancas y rosadas (Formación Baleas o Formación Candamo; Wagner *et al.*, 1971; Pello, 1976), del Fameniense más alto al Turnesiense (biozonas de conodontos *Siphonodella praesulcata* a *Scaliognathus anchoralis*; García-López y Sanz-López, 2002a, fig. 15).

Las sucesiones del Devónico Medio–Superior de la costa asturiana son estrechamente comparables con las del resto de las provincias de Asturias y León (Figs. 3, 4) aunque las faunas son, con frecuencia, algo diferentes y la extensión de la laguna estratigráfica pre-Fameniense superior asimismo variable. La potente sucesión del Devónico Superior del flanco occidental del sinclinal de Antromero correlaciona con la de la parte meridional de la Unidad de Somiedo-Correcilla (sinclinales de Cornellana, La Cueta, Vega de los Viejos y Alba) (Fig. 1), aunque unidades, como la Formación Nocedo en el sinclinal de Alba, podrían alcanzar niveles algo más jóvenes (hasta la zona de conodontos *hassi* superior, parte alta del Frasnense medio; García-López y Sanz-López, 2002b, fig. 6) que el miembro P1 de la Formación Piñeres. Por su parte, las sucesiones del sinclinal de Perlora (en Perán y Carranques) parecen mostrar una evidente laguna estratigráfica que comprendería buena parte del miembro P1 y todo el P2 de la Formación Piñeres. Esta situación es estrechamente comparable con la existente al norte de la unidad de Somiedo-Correcillas (Escama de Bregón, en Torrestío y Beberino; Julivert *et al.*, 1971; García-Alcalde *et al.*, 1985) y la del autóctono relativo del Manto del Esla, en Aleje (Alonso, 1985) (Figs. 1, 4).

EL "SURCO DE LUANCO"

Uno de los conceptos más discutibles del trabajo de Radig (1962) es el llamado "Surco de Luanco", una especie de gran fosa sedimentaria supuesta en la zona de Luanco, con una tasa de subsidencia muy elevada en la mitad superior del Devónico (Givetiense a Fameniense) que produciría una serie mucho más potente y de ámbito más profundo en Luanco, que en localidades próximas. La evolución tectonoestratigráfica de la cuenca, en los albores de la orogenia Varisca, mencionada antes, daría cuenta de la aparente anomalía. Pero, además, las fuertes diferencias de espesor entre formaciones equivalentes del Devónico Medio y Superior de Luanco y Candás, señaladas por Radig (1962), se deben sobre todo a errores de correlación y fenómenos tectónicos inéditos, que se discuten brevemente a continuación.

Espesor de la Caliza de Candás s.s.

A la caliza de Candás, con un espesor real de c. 170 a 190 m en su localidad-tipo, se le asignaron 400 m (Radig, 1962) a más de 650 m (García-López, 1976;

Truyols y Julivert, 1976) en Luanco. Pero en Luanco hay que descontar, los 230–270 m que Radig (1962) confundió con las “Calizas superiores de Candás” que corresponden, en realidad, a las Areniscas de Piñeres P1. Por otro lado, hay que descontar también, al menos, el espesor doblado de un gran anticlinal asimétrico, de escala hectométrica, vergente al Este, con núcleo en la Punta de Boletos (Figs. 2, 3) y flancos plegados. Esta estructura no se conocía hasta ahora a causa del apretamiento del pliegue cuya charnela, muy fallada, apenas se insinúa en la reducida superficie emergida del afloramiento (Fig. 5A), así como al recubrimiento Mesozoico (Fig. 2) y a la inadvertencia de criterios de polaridad, litológicos y bioestratigráficos. Pero las estratificaciones cruzadas de las calizas arenosas del extremo oriental de la playa de Samarinchón (Fig. 3) señalan el techo de la serie hacia el NO, mientras que las del extremo oriental de la Punta de Boletos, cerca del antiguo Astillero (Fig. 3) lo hacen hacia el SE; la sucesión plegada que aflora en la playa Samarinchón, interpretada previamente como parte de la Formación Candás, es comparable a la de la playa de Aramar y contienen algunos de sus elementos frasnienenses más característicos de la zona de braquiópodos *aramaris* (ver luego), como *Apousiella belliloci aramaris* n. subsp. y *Biernatium* sp. 2 (García-Alcalde, 2018); y, por último, las asociaciones de braquiópodos de las calizas de la propia Punta de Boletos, en sus bordes occidental y oriental son prácticamente idénticas, con elementos del Givetiense superior al ?Frasniense basal de las



Figura 5. Puntos singulares en la Formación Candás al ESE de Luanco. **A**, Charnela tectonizada del anticlinal de Boletos; **B**, zona informal de braquiópodos *Eodmitria briceae* (Givetiense más alto a Frasnienense inicial) (intervalo C-179, esquina inferior izquierda).

Figure 5. Singular views in the Candás Formation, ESE of Luanco. **A**, Tectonized hinge of the Boletos anticline; **B**, informal brachiopod zone *Eodmitria briceae* (latest Givetian to earliest Frasnian) (C-179 interval, lower left corner).

biozonas *peranensis* y *briceae* (ver luego). La diferente interpretación previa de las capas de Samarinchón se debe también, quizás, al ocultamiento de la sucesión hacia el noroeste, por capas discordantes mesozoicas cortadas en el mismo pueblo de Luanco por la Falla de Luanco (Julivert, 1976; Julivert *et al.*, 1971; Tuyols y Julivert, 1976) (Fig. 2).

Y, en definitiva, la potencia real de la Formación Candás en Luanco, tras la segregación de las capas de Piñeres P1 y la restitución del anticlinal de Boletos, sería poco más que la que tiene en su localidad tipo, lo que anularía el principal argumento en favor del “Surco de Luanco”.

Espesor de la Arenisca de Piñeres

La diferencia de potencia de la Formación Piñeres (P1 y P2) entre Luanco y Candás, es comparable a la que muestran las Areniscas del Devónico Superior entre los bordes meridional y septentrional de la unidad de Somiedo-Correcilla en el valle del Bernesga (Comte, 1959) (Figs. 1, 4). Esta diferencia es asignable, por completo, a la evolución tectonoestratigráfica de la plataforma marina cantábrica, mencionada antes, sin necesidad de evocar “surco” sedimentario alguno (cf. García-Alcalde, 1995).

MATERIALES Y MÉTODOS

Los fósiles estudiados se albergan en las colecciones del Museo del Departamento de Geología de la Universidad de Oviedo (Asturias, Norte de España), bajo las siglas **DGO** y los números que se citan en el presente trabajo. La muestra comprende más de mil seiscientos ejemplares de las secciones de Luanco y Candás, en variable estado de conservación, de regular a bueno, aunque algo silicificados, los de la Formación Candás y de regular a malo los de la Formación Piñeres, miembro P1.

La terminología descriptiva se basa esencialmente, con muy pocas excepciones, en las ediciones más recientes del Tratado de Paleontología de Invertebrados (Kaesler, 2002; Selden, 2007).

El autor aplicó polvo de magnesio Panreac QP a los braquiópodos seleccionados para ilustración, los fotografió con una cámara digital Panasonic Lumix DC-TZ90 4K con zoom óptico 30x, y zoom inteligente 60x y los compuso con programas informáticos Adobe Photoshop CC (64 Bit) y Adobe Illustrator (64 Bit). Los dibujos de fósiles y secciones seriadas de los mismos se realizaron con cámara clara Wild, V = 1,2x, acoplada a microscopio binocular Wild Heerbrugg M5-96947 y se prepararon para ilustración con Adobe Illustrator CC (64 bit).

Las secciones seriadas, se realizaron en dirección anterior, normales al plano de simetría y al de comisura, a distancias variables del ápice, entre 0,05 y 0,5 mm y se conservan en *peels* de papel acetato, protegidos por portas de vidrio, depositados, junto con el resto del

material, en la colección del Museo del Departamento de Geología de Oviedo.

Para la determinación de la situación del Evento Tagánico en las secciones de las formaciones Portilla y Candás, en Huergas de Gordón (provincia de León) y Punta de Boletos (Luanco, Asturias), respectivamente, se tomaron muestras seleccionadas de calizas sobre las cuales se obtuvieron medidas de susceptibilidad termomagnética (**MST**) mediante un Puente Kappa KLY-35 de la Universidad de Luisiana (USA), cuyos resultados se publicaron en [García-Alcalde et al. \(2011\)](#).

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Filo BRACHIOPODA Duméril, 1806
Orden SPIRIFERIDA Waagen, 1883
Suborden SPIRIFERIDINA Waagen, 1883

Comentario. El Suborden Spiriferidina muestra una abundante diversidad en las sucesiones costeras asturiana del Givetiense medio al Frasniense medio. Es notable, sobre todo, la presencia de numerosas formas totalmente costadas (flancos, seno y burrelete). Una primera aproximación al reconocimiento de todos los taxones estudiados podría basarse en un cuadro abreviado de características distintivas que se aporta como Información Suplementaria.

Superfamilia ADOLFIOIDEA Sartenaer, 1966
Familia ADOLFIDAE Sartenaer, 1966
Subfamilia ADOLFIINAE Sartenaer, 1966
Género *Adolfia* Gürich, 1909

Especie tipo. *Spirifer deflexus* Roemer, 1843. Alemania; Frasniense inferior.

“*Adolfia*” cf. *sauvagei* (Rigaux, 1872)

Figuras 8–9; Tabla 1; Información Suplementaria

* 1872 *Spirifer Sauvagei*; Rigaux, pl. 1, p. 49, fig. 3.
. 1988b *Adolfia sauvagei* (Rigaux, 1872); Brice, p. 377, fig. 5B, pl. 45, figs. 11–15, 24 (ver lista de sinonimias en este trabajo).

Material. Setenta y dos ejemplares, generalmente dañados, deformados y silicificados, la mayor parte valvas disociadas con el interior cubierto de matriz rocosa. Cuarenta y dos ejemplares de Punta Boletos, DGO 24500 (1-3) (yacimiento C-194), 24501 (1-7) (yacimiento A-227), 24527 (23-25) y 24551 (yacimiento C-126), 24502 (1-12) y 24503-24509 (yacimiento C-179), 24510 (1-5) y 24511-24512, (yacimiento A-224), 24513, 24514 (1-6) (yacimiento A-225). Veintidós ejemplares, del sinclinal de Perlora, en Perán (SE de Candás), DGO 24515 (1-12), 24516-24519 (Nivel Ca 126/127), DGO 24520-24521, 24522 (1-3) y 24523 (Fig. 4), y en la playa de Carranques, DGO 24524-24525 (yacimiento C-180).

Descripción. Concha pequeña (media $L = 9,3$ mm, $n = 18$; longitud máxima: 12,6 mm) (Tab. 1), en ocasiones algo asimétrica, con umbos desviados a uno u otro lado e, incluso, con flancos de desarrollo desigual, ventribiconvexa, con la valva ventral más de dos veces más alta que la dorsal (media $gd/gv = 0,58$, $n = 11$) (Tab. 1), bastante gruesa (promedio $g/L = 0,79$, $n = 12$)



Figura 6. Puntos singulares en la Formación Piñeres, al ESE de Luanco. **A**, Oeste de la Playa de Aramar, límite de las formaciones Candás (bajo la casa) y Piñeres (plataforma costera de la playa de Aramar), Givetiense terminal a parte más baja del Frasniense inferior (zona de conodontos *falsiovalis* inferior, con *Ancyrodella pristina* y *A. binodosa*); **B**, Formación Piñeres, zona informal de braquiópodos *dumontiana* (intervalo C-88, zona *punctata* de conodontos, con *Cariniferella dumontiana*), Frasniense medio.

Figure 6. Singular views in the Piñeres Formation, ESE of Luanco. **A**, West Aramar beach, Candás (under the house)—Piñeres (shore platform) fms. boundary, uppermost Givetian to lowermost Frasnian (*falsiovalis* conodont zone, with *Ancyrodella pristina* and *A. binodosa*); **B**, El Truan beach, Piñeres Formation, *dumontiana* brachiopod zone (C-88 interval, *punctata* conodont zone, with *Cariniferella dumontiana*), middle Frasnian.

Tabla 1. "*Adolfia*" cf. *sauvagei* (Rigaux, 1872). Medidas de los individuos mejor conservados. **L, a, g**, longitud, anchura y grosor (en mm); **gv, gd**, grosor de la valva ventral y de la valva dorsal; **Nc**, Número de costillas por flanco; **Ns**, número de elementos radiales en el seno ventral; **as**, anchura del seno ventral; **α** , ángulo apical (en grados sexagesimales); **ad/hd**, relación anchura a altura del deltirio; **hd/L**, relación altura deltirio a la longitud de la concha; **ai**, anchura interárea; **ad/ai**, relación anchura deltirio a la de la interárea; **DGO**, número de registro en el Museo del Departamento de Geología de Oviedo.

Table 1. "*Adolfia*" cf. *sauvagei* (Rigaux, 1872). Measurements of the best preserved individuals. **L, a, g**, length, width and thickness (in mm); **gv, gd**, thickness of ventral valve and dorsal valve; **Nc**, number of ribs per flank; **Ns**, number of costellae in the ventral sinus; **as**, width of the ventral sinus; **α** , apical angle (in sexagesimal degrees); **ad/hd**, delthyrium width to delthyrium height ratio; **hd/L**, height of delthyrium to shell length ratio; **ai**, interarea width; **ad/ai**, width of delthyrium to width of interarea ratio; **DGO**, Collection numbers of the Museum of the Department of Geology, Oviedo.

DGO	L	a	g	a/L	g/L	gv/gd	Nc	Ns	as/a	α	hd/ad	hd/L	ai	ad/ai
24527(24)	5	6,9		1,37			10–11	2	0,28	98				
24521	7,1	7,4	4,7	1,04	0,67	1,96	8–9	3	0,35	92	1,21	0,23	6,2	0,20
24505	7,5	8,6	6,1	1,15	0,81	1,78	9–10	3	0,38	86	0,85	0,23	7,5	0,27
24506	7,5	12,4	5,6	1,66	0,74	1,85	9	2	0,26	103	1,28	0,32	7,8	0,24
24523	7,9	10,7		1,35			10	3	0,37					
24522(1)	8,1	8,8		1,09			9–10	5–6	0,41	86			7,7	
24519	8,9	11	7,2	1,24	0,81	1,67	9–10	3	0,40	105	1,03	0,24	9,6	0,22
24527(25)	8,9	11,7		1,30			11–12	4–5	0,41				8,7	
24504	9,2	9,5	6,1	1,16	0,74	0,53	8–9	3	0,36	90	1,12	0,25	9	0,21
24510(5)	9,7	10,8		1,24			10–11	4–5	0,39	102				
24518	9,8	11,6	7,6	1,19	0,78	1,89	9	3	0,33	95	0,97	0,23	10,9	0,21
24515(6)	9,9	11	8,7	1,10	0,87	1,61	7–9	3	0,46	117	1,15	0,25	9,7	0,22
24551	10,2	14,9		1,45			11	3	0,35	98				
24517	10,4	11,1	6,7	1,06	0,64	1,28	7–8	3	0,40	105	1,03	0,24	9,6	0,22
24520	10,9	12,5	8,8	1,15	0,81	1,89	9–10	3	0,36	96	0,92	0,22	10,6	0,25
24503	11,5	13,2	8,7	1,15	0,76	2,38	12	4	0,43	94	1,30	0,26	11,9	0,19
24516	11,9	14,2	12,4	1,20	1,04		8–9	3	0,48					
24515(4)	12,6	13,9	9,9	1,10	0,79	1,47	10–11	3–4	0,43	99	0,97	0,22	12,8	0,27

(Tab. 1) con máximo grosor de la concha hacia la mitad de la longitud; flancos de ambas valvas en vistas anterior y posterior, suave y regularmente convexos; contorno subpentagonal, más ancho que largo (promedio $a/L = 1,22$, $n = 18$) (Tab. 1), máxima anchura por delante de la charnela, entre el primer tercio y la mitad de la longitud, con ángulos cardinales obtusos, redondeados, excepcionalmente agudos y con tendencia a proyectarse como cortos mucrones.

Seno y burrelete bien desarrollados, comenzando en los ápices de las valvas y limitados por costillas y surcos intercostales, respectivamente, más fuertes que los del resto de la concha; en ejemplares gerónticos las costillas que bordean el seno tienden a situarse distalmente, en vista anterior, en posición parietal, por debajo del siguiente par, en las paredes del seno; seno no muy profundo, de fondo anguloso, aplanado anteriormente, burrelete apenas perceptible proximalmente pero ganando altura hacia delante, de techo aplanado, con un marcado surco medio que se corresponde con una costilla en el fondo del seno de la otra valva; seno moderadamente ancho, ocupando en el borde frontal algo más de 1/3 de la anchura de la concha (promedio $as/a = 38\%$, $n = 18$) (Tab. 1).

Gancho ventral proyectado posteriormente, con ángulo apical débilmente obtuso (promedio $\alpha = 98^\circ$, $n = 15$) (Tab. 1); interárea ventral no muy alta, cóncava, más estrecha que la máxima anchura (promedio $ai/a = 85\%$; $n = 13$) (Tab. 1), con aristas umbonales

subangulosas, dividida por un deltirio bastante ancho ocupando alrededor de 1/5 de la anchura de la interárea (promedio $ad/ai = 23\%$, $n = 11$) (Tab. 1) y limitado por placas deltidiales fuertes que tienden a unirse en un corto deltidio apicalmente (Fig. 9I, 9Y, 9AA); gancho dorsal curvo, algo proyectante sobre la interárea; interárea dorsal cóncava, mucho más baja que la ventral, ortoclina a anaclina con nototirio completamente abierto o limitado por débiles y finas placas quilidiales; la superficie de ambas interáreas está cubierta de estrías transversales y longitudinales, menos evidentes en la dorsal que en la ventral: las transversales son simples y paralelas a la charnela y corresponden a líneas de crecimiento, mientras que las longitudinales, mucho más finas, suelen unirse de dos en dos o de tres en tres hacia delante, formando finas cóstulas que desembocan en el borde de la interárea, como menudas proyecciones denticulares (cf. [Vandercammen, 1962](#); [Williams et al., 1997](#), p. 364, fig. 245).

Concha completamente costada; costillas laterales simples (excepcionalmente una costilla bifurcada cerca del seno), fuertes, redondeadas, en número de nueve a diez por flanco, con surcos intercostales de perfil y desarrollo similar; uno o dos pares de las costillas posterolaterales son mucho más débiles que el resto, incluso obsoletas; seno con pocos elementos radiales, tres en casi el 70% de los ejemplares disponibles: una costilla media, en el

sólo dos cóstulas en el seno (Fig. 8). La costilla sinal media tiene un desarrollo muy variable, fina a más gruesa que el resto de los elementos radiales. Las cóstulas sinales tienden a ganar anchura a la par que pierden altura hacia delante, pero alcanzan siempre la comisura, endentándola.

El plegamiento opuesto de la concha determina la presencia de una comisura fuertemente crenulada, con crenulaciones de techo redondeado; comisura anterior básicamente uniplegada, subtrapezoidal, con lengüeta no muy alta, siguiendo la curvatura de la valva pero, con frecuencia, doblada dorsal a posterodorsalmente en su extremo distal; el fuerte desarrollo de la costilla media sinal en algunos ejemplares, así como el de las costillas que bordean el seno, determinan el aspecto surcoplegado a episurcado de algunas comisuras anteriores; comisuras laterales rectas.

La microornamentación de la concha comprende elementos concéntricos: líneas de crecimiento

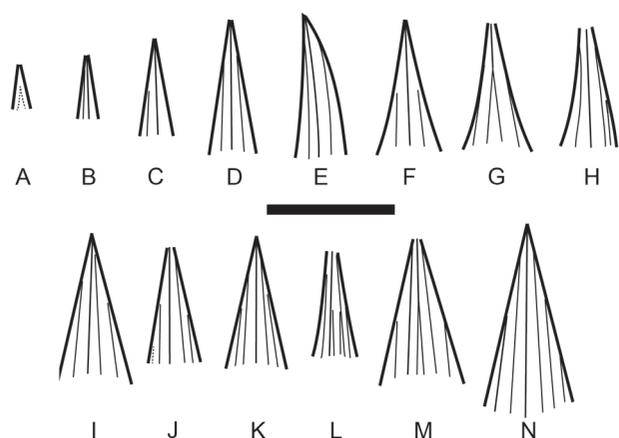


Figura 8. “*Adolfia*” cf. *sauvagei* (Rigaux, 1872). Tipos de costulación sinal. *Trazo grueso*, costillas que bordean el seno; *trazo fino*, cóstulas primarias; *trazo más fino*, cóstulas secundarias; *trazo discontinuo*, cóstulas incipientes. La cóstula media del fondo del seno, está presente en prácticamente el 100% de los ejemplares; la fórmula constituida por una cóstula media y un par de cóstulas primarias laterales es típica de más del 60% de las conchas disponibles. Algunas conchas son ligeramente asimétricas. Números de repositorio (DGO, Museo del Departamento de Geología de Oviedo); **A**, 24527(23); **B**, 24527(24); **C**, 24506; **D**, 24518; **E**, 24517; **F**, 24520; **G**, 24508; **H**, 24519; **I**, 24503; **J**, 24510(5); **K**, 24502(1); **L**, 24522(1); **M**, 24507; **N**, 24500(2); barra de escala = 10 mm.

Figure 8. “*Adolfia*” cf. *sauvagei* (Rigaux, 1872). Types of sinus costellate formulas. *Thick lines*, sinus bordering ribs; *fine lines*, primary costellae; *finest lines*, secondary costellae; *dashed lines*, incipient costellae. A median sinal costella occurs almost in 100% of specimens; more than 60% of the available shells have a sinus formula consisting of a median costella and one pair of primary costellae. Some shells are slightly asymmetrical. Repository number (Museum of the Department of Geology of Oviedo, DGO), **A**, 24527(23); **B**, 24527(24); **C**, 24506; **D**, 24518; **E**, 24517; **F**, 24520; **G**, 24508; **H**, 24519; **I**, 24503; **J**, 24510(5); **K**, 24502(1); **L**, 24522(1); **M**, 24507; **N**, 24500(2); scale bar = 10 mm.

marcadas, escasas y distantes entre las que se intercalan *filae* numerosas, finas y apretadas, visibles, sobre todo, cerca de las comisuras, cortadas por elementos subradiales característicos: finas espiguillas (*chevrons*) oblicuas, relativamente cortas, que dibujan sardinetas menudas del techo de las costillas al fondo de los espacios intercostales, prolongadas en microespinas tubulares, densamente empaquetadas normales a la superficie de la concha, con bases ovoides y gruesas en forma de barriletes abatidos posteriormente (“*verrues*”, en Vandercammen, 1957) (Fig. 9EE–9FF). Caracteres internos desconocidos.

Observaciones. Nuestro material, la forma del Macizo Armoricano “*Adolfia*” *sauvagei* (Rigaux, 1872) y *Gürichella pseudomultifida* Vandercammen, 1955, de Bélgica, se parecen mucho en perfil, microornamentación y caracteres internos. Las dos últimas especies son de edad equivalente, Frasnense inferior–medio y, de hecho, Brice (1988b) las confundió en uno u otro momento. Por su parte, la forma cantábrica aparece en el Givetiense más alto, pero alcanza su acmé en el Frasnense inferior. Las formas española y francesa son, en todo caso, más pequeñas y transversas que *Gürichella pseudomultifida*, aunque ésta última comprende también, según Vandercammen (1957), una forma más estrecha y gibosa que la típica de gran tamaño. “A.” cf. *sauvagei* se separa de la especie francesa, principalmente en el contorno general braquitírido, mayor número de costillas laterales, superior variabilidad de la costilla media sinal, que puede ser más gruesa que el resto de las de la concha, con la excepción de las costillas que limitan el seno y fórmulas sinales con menor número de elementos en las conchas adultas.

Distribución geográfica y estratigráfica. Punta Boletos (Este-Sureste de Luanco); ancón de Perán y playa de Carranques (Sureste de Candás), Asturias (Norte de España) (Figs. 2–3), formaciones Candás (miembro D) y Piñeres (miembro P1, parte baja), Givetiense superior a Frasnense inferior (Figs. 4, 7).

Familia RIGAUXIIDAE Brice, 1988b

Género *Rigauxia* Brice, 1988b

Especie tipo. *Spirifer acutosinu* Rigaux, 1908. Frasnense inferior; Francia.

Discusión. *Rigauxia* Brice, 1988b, fue considerado por su autora como género-tipo de una nueva Familia, Rigauxidae, aun reconociendo las evidentes similitudes que mostraba con géneros como *Echinospirifer Liashenko, 1973* y *Adolfia Gürich, 1909* así como con *Cyrtospirifer* Nalivkin (in Frederiks, 1924). Como diferencias principales Brice (1988b) señaló la morfología de la región apical interna de la valva ventral en *Echinospirifer*, de acuerdo con las secciones seriadas conocidas; y la distinta microornamentación y presencia de placa deltidial en los otros dos géneros, así como la

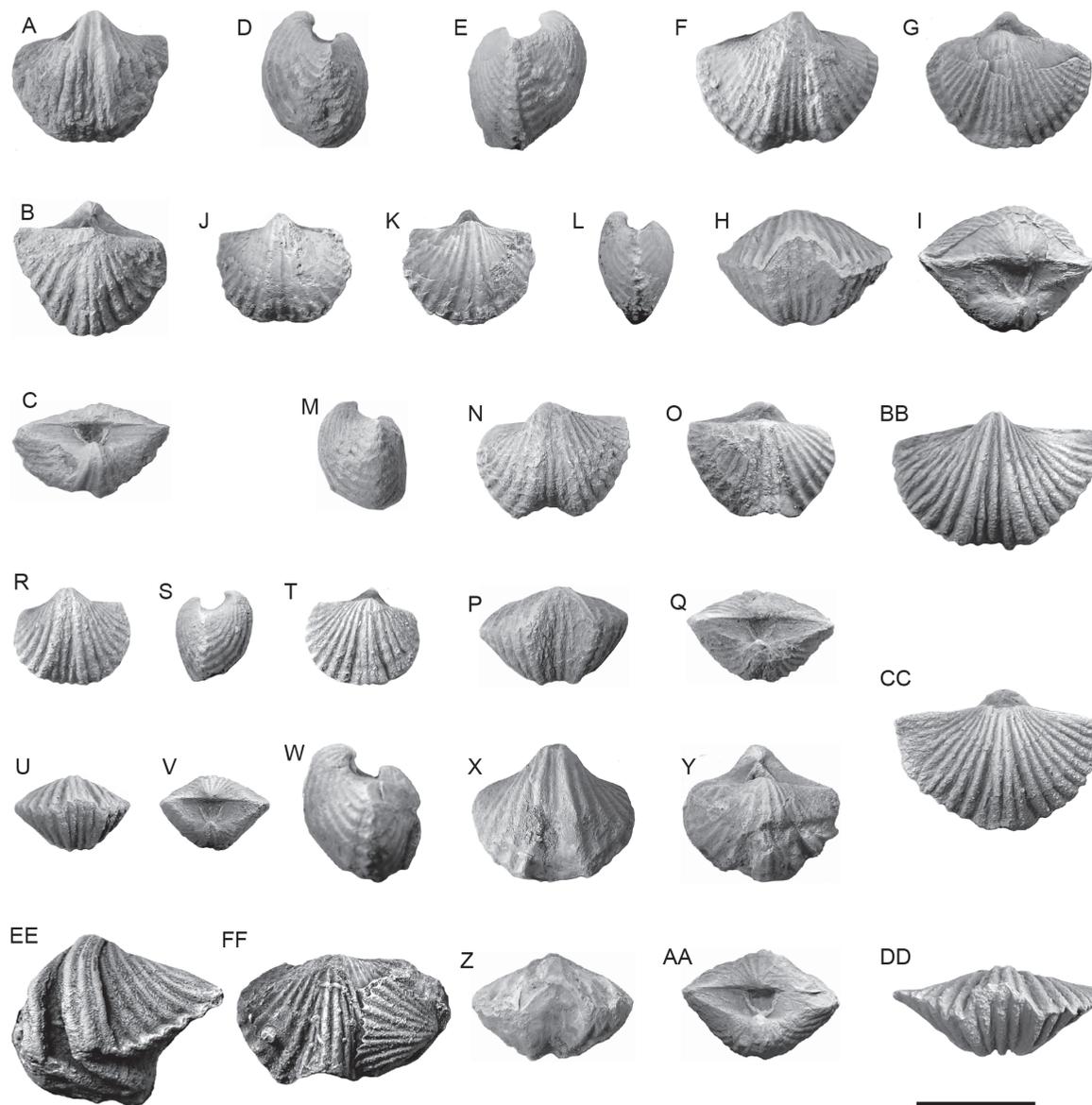


Figura 9. “*Adolfia*” cf. *sauvagei* (Rigaux, 1872); **A–D**, DGO 24537 (2), vistas ventral, dorsal, posterior y lateral. Este de Punta Boletos (Luanco, Asturias). Techo de la Formación Candás, zona *briceae* de braquiópodos, yacimiento C-179, Givetiense terminal o Frasniano basal; **E–I**, DGO 24503, vistas lateral, ventral, dorsal, anterior y posterior, Id; **J–L**, DGO 24504, vistas ventral, dorsal y lateral de un ejemplar muy desconchado, Id; **M–Q**, DGO 24502 (9), vistas lateral, ventral, dorsal, anterior y posterior, Id; **R–V**, DGO 24505, vistas ventral, lateral, dorsal, anterior y posterior, Id; **W–AA**, DGO 24520, vistas lateral, ventral, dorsal, anterior y posterior de un ejemplar algo dañado, con deltidio apical bien desarrollado. Ensenada de Perán, borde oriental, Formación Candás miembro D (Miembro Carranques), nivel Ca129, zona *peranensis*, Givetiense superior; **BB–DD**, DGO 24551, vistas ventral, dorsal y anterior, Playa de Los Boletos, Este de Punta Boletos, Formación Candás, yacimiento C-126, zona *peranensis*, Givetiense superior; **EE**, DGO 24513, concha muy deformada, mostrando la valva ventral con una espléndida microornamentación compuesta de espinas con bases ovoideas en forma de barriletes, prolongadas hacia atrás. Punta Boletos, Formación Candás, parte alta, yacimiento A-225, Givetiense Superior; **FF**, DGO 24511, valvas dorsales superpuestas mostrando la microornamentación típica superior; barra de escala = 10 mm.

Figure 9. “*Adolfia*” cf. *sauvagei* (Rigaux, 1872); **A–D**, DGO 24537 (2), ventral, dorsal, posterior, and lateral views. East of Punta Boletos (Luanco, Asturias). Top of the Candás Formation, *briceae* informal zone, locality C-179, latest Givetian or earliest Frasnian; **E–I**, DGO 24503, lateral, ventral, dorsal, anterior, and posterior views, Id; **J–L**, DGO 24504, ventral, dorsal, and lateral views of a very decorticated specimen, Id; **M–Q**, DGO 24502 (9), lateral, ventral, dorsal, anterior, and posterior views, Id; **R–V**, DGO 24505, ventral, lateral, dorsal, anterior, and posterior views, Id; **W–AA**, DGO 24520, lateral, ventral, dorsal, anterior, and posterior views of a somewhat damaged specimen, with a well-developed apical deltidium. Eastern bank of the Perán Cove, Candás Formation, Member D (Carranques Member), level Ca129, *peranensis* informal zone, late Givetian; **BB–DD**, DGO 24551, ventral, dorsal, and anterior views, Los Boletos beach, East of Boletos point, Candás Formation, locality C-126, *peranensis* informal zone, late Givetian; **EE**, DGO 24513, Very deformed shell showing a splendid micro-ornamentation in the ventral valve consisting of spines with barrel-like ovoid bases, extended backwards. Boletos point, upper part of the Candás Formation, level A-225, late Givetian; **FF**, DGO 24511, superimposed dorsal valves showing the typical micro-ornamentation of the species. Western side of the Boletos point, upper part of the Candás Formation, level A-224, late Givetian; scale bar = 10 mm.

ausencia de placas crurales en *Cyrtospirifer*. Johnson (2006) consideró insuficientes dichas características para fundar un taxón familiar e incluyó Rigauxiidae en Echinospiriferidae Liashenko, 1973.

Las formas españolas que se describen a continuación se parecen mucho a la especie tipo de *Rigauxia*, *R. acutosina* (Rigaux, 1908), pero poseen, muy probablemente, placa deltidial. Este carácter es evidente, al menos, en el ejemplar DGO 24534 (Fig. 12F), pero en una pequeña colección topotípica (tres ejemplares) de la especie tipo francesa que el autor recogió personalmente en el Boulonnais (Francia), una concha completa DGO 24544 (1), muy bien conservada, mostraba también lo que parece ser una pequeña placa deltidial hundida en la cavidad deltidial (Fig. 10).

No hay que olvidar, por otro lado, las observaciones del propio Rigaux (1908) sobre la especie discutida, que comparó con formas juveniles de *Cyrtospirifer verneuili*, y las de Paeckelmann (1942) y Vandercammen (1959)

que la asimilaron directamente a dicha especie como forma juvenil con concha particularmente sinuosa (¿asimétrica?). Ciertamente, las similitudes de *Rigauxia* y *Cyrtospirifer* son grandes: concha completamente costada, seno y burrelete comenzando en el ápice de la concha, muy bien definidos, respectivamente por costillas bordeantes y surcos más importantes que el resto y costulación sinal “tipo *Cyrtospirifer*” (Ma y Day, 2000), con seno dividido en tres regiones por un par de cóstulas primarias originadas cerca del ápice de la valva ventral, así como por la ausencia de septo medio dorsal o miofragma y de deltidio. Las diferencias más notables serían el menor tamaño de *Rigauxia*, inferior número de elementos radiales laterales y sinales, umbo ventral muy extendido posteriormente, frecuente asimetría de la concha, fórmula sinal adulta carente de cóstula media ramificada y placas dentales ampliamente divergentes y extrasinales.

En estas condiciones, y dada la posible presencia de placa deltidial en el material español, resulta lícito dudar de la autonomía de la Familia Rigauxiidae, aunque el propio género *Rigauxia* estaría bien fundado. Sin embargo, el estudio de Brice (1988b), basado en colecciones mucho mejores y más abundantes que las nuestras, establecía la existencia de callosidad apical (no de placa deltidial) en *Rigauxia*. Por ello, preferimos respetar, por el momento, las conclusiones de dicha autora, aceptando la Familia Rigauxiidae y la ausencia de placa deltidial en *Rigauxia*, mientras no dispongamos de colecciones topotípicas suficientes del Boulonnais y del norte de España, indicando con una marca de incertidumbre la posible pertenencia de las formas asturianas al género.

Rigauxia? cf. *acutosina* (Rigaux, 1908)

Figuras 10–12; Tabla 4; Información Suplementaria

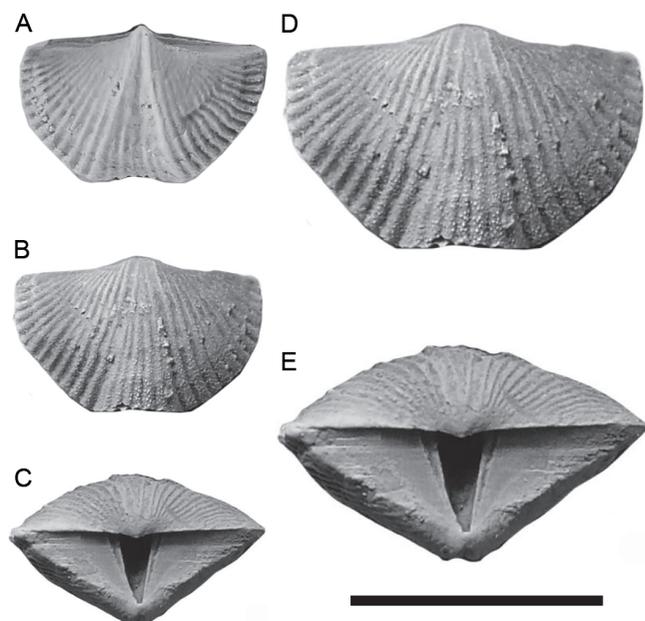


Figura 10. *Rigauxia acutosina* (Rigaux, 1908). Nueva vía férrea de Caffiers a Ferques, Bas Boulonnais (Francia), Formación Beaulieu, Miembro Patûres, Frasnense inferior; **A–C**, Topotipo DGO 24544 (1), vistas ventral, dorsal y posterior. Barra de escala = 10 mm; **D**, Vista dorsal algo aumentada del ejemplar anterior para mostrar la microornamentación granulosa; **E**, Vista posterior del mismo ejemplar algo aumentada para mostrar la presencia de una posible placa deltidial pequeña en la cavidad deltidial; barra de escala = 10 mm.

Figure 10. *Rigauxia acutosina* (Rigaux, 1908). New railway from Caffiers to Ferques, Bas Boulonnais (France), Beaulieu Formation, Patûres Member, Early Frasnian; **A–C**, Topotype DGO 24544 (1), ventral, dorsal, and posterior views; **D**, Enlarged dorsal view of the same specimen to show the tuberculate micro-ornamentation; **E**, Enlarged posterior view of the same specimen, to show the possible occurrence of a small deltidial plate within the deltidial chamber; scale bar = 10 mm.

Material. Ciento diecinueve ejemplares, frecuentemente bivalvos, en variable estado de conservación, generalmente, rotos, deformados y muy silicificados, de Punta Boletos, nueve de ellos, DGO 24526 (1-9), del yacimiento A-224, treinta, DGO 24527 (1-21) y 24528-24536 del yacimiento C-126, ocho, DGO 24537 (1-7) y 24538, del yacimiento C-179 y uno, DGO 24539, del yacimiento C-194; veintisiete del ancón de Perán, DGO 24540 (1), 24541 (1-23) y 24542 (1-3) y treinta y siete de la playa de Carranques, DGO 24543 (1-37), (Fig. 3). A los ejemplares anteriores, hay que añadir, a efectos comparativos, tres ejemplares topotípicos de *Rigauxia acutosina* (Rigaux, 1908), DGO 24544 (1-3), recolectados por el autor en Ferques (Francia).

Descripción. Concha de tamaño pequeño (promedio de $L = 7,6$, $n = 33$), fuertemente ventribiconvexa (valva ventral casi tres veces más gruesa que la dorsal), subpentagonal, transversa (promedio $a/L = 1,31$, $n = 28$) (Tab. 4), con la máxima anchura situada en la charnela, de crecimiento frecuentemente sinuoso, muy asimétrico. La asimetría se manifiesta en el diferente

desarrollo de ambos flancos de la concha, con número de costillas laterales que suele diferir de un flanco al otro y de las interáreas, en la inclinación y torsión del umbo ventral y en la variación del vector de crecimiento, a veces muy intenso, produciendo conchas más o menos sigmoideas. Extremos cardinales redondeados prolongados, a veces, en mucrones (Fig. 12P, 12T).

Región umbonal y gancho ventral extendidos hacia atrás, gancho más o menos proyectante sobre la interárea, ángulo apical en torno a 90° (promedio: 95°) (Tab. 4). Valva ventral con la máxima altura situada en el tercio posterior de la longitud, interárea triangular, alta, cóncava, cataclina o hiperclina proximalmente a fuertemente apsaclina, incluso ortoclina distalmente, bien delimitada por aristas umbonales subangulosas, delirio más alto que ancho (1,6 veces por término medio, para $n = 21$, Tab. 4), relativamente estrecho (alrededor de cinco veces más estrecho que la anchura de la charnela) y abierto, aunque las ranuras y burletes deltoidales están bien desarrollados; superficie de la interárea cubierta por estrías transversales (de crecimiento) y finas estrías longitudinales (tendiendo a ser algo más oblicuas cerca de los bordes del delirio), poco marcadas cerca de las aristas umbonales que tienden a agruparse hacia delante; seno profundo, anguloso, bien delimitado por costillas laterales bastante más fuertes que el resto, relativamente estrecho (algo más de 1/5 de la anchura de la concha en la región anterior), terminado en una alta lengüeta subtrapezoidal.

Valva dorsal suavemente convexa sagitalmente, pero con flancos débilmente cóncavos, distalmente; interárea mucho más baja que la ventral, ortoclina, ornada también con líneas transversales y longitudinales más débiles que las de la interárea ventral; burlete bien delimitado por surcos intercostales bastante más profundos que el resto, bajo, de sección semielíptica a subtrapezoidal.

Concha costada (12–14 costillas, excepcionalmente hasta 17) (Tab. 4), costillas simples (excepcionalmente, una o dos bifurcadas hacia los extremos de la concha), de techo redondeado, separadas por espacios intercostales semejantes, aunque algo más estrechos; en el seno hay 5–6 cóstulas, excepcionalmente hasta 8 (Fig. 11), más débiles que las costillas laterales, que nacen por pares, inicialmente un par de primarias, más importantes que las otras, cerca del ápice de la valva y dos a tres pares de cóstulas secundarias consecutivos a uno y otro lado de las primarias; los elementos de cada par no son siempre simétricos y pueden aparecer a distancias diferentes del ápice de la valva; a veces, las costillas que bordean el seno pierden altura hacia delante, ocupando un plano más bajo que el par siguiente, en las paredes superiores del seno, transformadas, de hecho, en costillas parietales. Microornamentación constituida por microcóstulas radiales a subradiales muy finas, prolongadas en espinas bastante numerosas de contorno ovalado (Fig. 12B–12C).

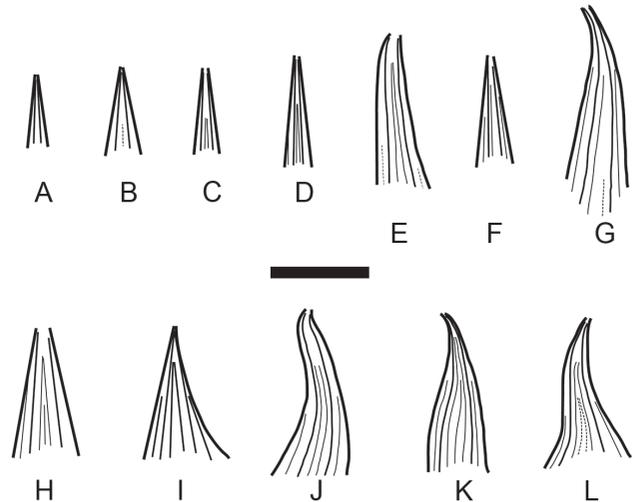


Figura 11. *Rigauxia?* cf. *acutosina* (Rigaux, 1908). Costulación sinal de diferentes individuos, la mayor parte con concha asimétrica. *Trazo grueso*, costillas que bordean el seno; *trazo intermedio*, cóstulas primarias; *trazo fino*, cóstulas secundarias; *trazo discontinuo*, esbozo de cóstulas. Más del 60% de los individuos poseen 6 cóstulas sinales, naciendo por pares, el primario muy cerca del ápice, y pares secundarios alternativamente internos y externos; en ocasiones, hay una cóstula media muy fina que suele iniciarse muy adelantada. Números de repositorio: Museo del Departamento de Geología de Oviedo, DGO; A, 24535; B, 24533; C, 24531; D, 24527(9); E, 24530; F, 24540(1); G, 24526(5); H, 24538; I, 24526(6); J, 24537(7); K, 24526(7); L, 24526(1); barra de escala = 10 mm.

Figure 11. *Rigauxia?* cf. *acutosina* (Rigaux, 1908). Types of sinus costellae formulas. Most of shells are more or less asymmetrical. *Thick lines*, sinus bordering ribs; *fine lines*, primary costellae; *finest lines*, secondary costellae; *dashed lines*, incipient costellae. More than 60% of the individuals have three pair of sinus costellae, the primary one very close to the beak, and alternately internal and external secondary pairs; sometimes there is also a subdued, median costella that usually begins very early. Repository numbers (Museum of the Department of Geology of Oviedo, DGO); A, 24535; B, 24533; C, 24531; D, 24527(9); E, 24530; F, 24540(1); G, 24526(5); H, 24538; I, 24526(6); J, 24537(7); K, 24526(7); L, 24526(1); scale bar = 10 mm.

En el interior de la concha, las placas dentales son fuertes, divergentes y extrasinales (entre el primero y segundo par de costillas laterales), y en la cavidad delirial hay una placa delirial menuda (Fig. 12F, 12L). Otros caracteres internos desconocidos, debido al mal estado de conservación del material. Los ejemplares juveniles son más alados que los adultos, con líneas de crecimiento fuertes y numerosas (Fig. 12T).

Observaciones. Sus características generales son, como ya se dijo, muy parecidas a las de la especie tipo de *Rigauxia* Brice, 1988b, *R. acutosina* (Rigaux, 1908), pero la concha es menos gruesa y transversa y la posible posesión de placa delirial, en lugar de callosidad apical, hace dudar de que los ejemplares franceses y españoles sean congénéricos (ver antes). Las diferencias de

Rigauxia? cf. *acutosina* con *Tenticospirifer?* *sinuosus* n. sp. se analizan más adelante.

Distribución geográfica y estratigráfica. Punta Boletos (Este-Sureste de Luanco), ancón de Perán y playa de Carranques (Sureste de Candás), Asturias, N de España (Figs. 2–3). Techo de la Formación Candás (miembro D), probablemente zonas de conodontos *hermanni* a *falsiovalis*, del Givetiense superior al ?Frasniense basal (Fig. 7).

Superfamilia CYRTOSPIRIFEROIDEA Termier y Termier, 1949

Familia CYRTOSPIRIFERIDAE Termier y Termier, 1949

Subfamilia CYRTOSPIRIFERINAE Termier y Termier, 1949

Género *Cyrtospirifer* Nalivkin in Frederiks, 1924

Especie tipo. *Spirifer Verneuili* Murchison, 1840. Frasnense; Francia.

Cyrtospirifer cf. *verneuili* (Murchison, 1840)

Figura 13; Información Suplementaria

*1840 *Spirifer Verneuili* nobis; Murchison, p. 252, pl. 2, fig. 3.

v. 1979 *Cyrtospirifer verneuili*; García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*), p. 10, fig. 9.

v. 1979 *Cyrtospirifer* cf. *stolbovi*; García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*), p. 10, fig. 9.

v. 1979 *Cyrtospirifer orbelianus* sensu VAND.; García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*), fig. 9.

. 1988b *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison, 1840); Brice, p. 362, fig. 3B, pl. 44, figs. 1–10 (extensa lista de sinonimias allí).

Material. Alrededor de ciento sesenta ejemplares, generalmente en mal estado de conservación. Ciento diecinueve de ellos, DGO 24545 (1-111) (nivel Ca-129/130), 24546 (1-5) (nivel Ca-130) y 24546 (1-3) (nivel Ca-141) de Perán (Fig. 4). Y otros diecinueve ejemplares registrados, DGO 24548 (1-17), y alrededor de veinte, en muy mal estado, sin registrar, del yacimiento C-180.

Descripción. El material asignado a la especie consta de ejemplares ventribiconvexos de gran tamaño (hasta $L = 45$ mm o más), más anchos que largos, de contorno subpentagonal a subtrapezoidal, charnela tendiendo a proyectarse lateralmente en cortas puntas cardinales. Concha, de paredes relativamente finas, completamente cubierta de elementos radiales, costillas laterales en número de 20–30 o más por flanco, finas, redondeadas, generalmente simples, excepcionalmente alguna de ellas dividida, con intervalos similares; cóstulas sinuales más finas, en número de 15 a 20, con un par de primarias naciendo muy cerca del ápice que dividen el seno en tres regiones y 4 a 6 órdenes de secundarias, las laterales naciendo en posición parietal y las centrales originándose en una fina cóstula secundaria que se ramifica varias veces hacia delante (Fig. 13D, 13F).

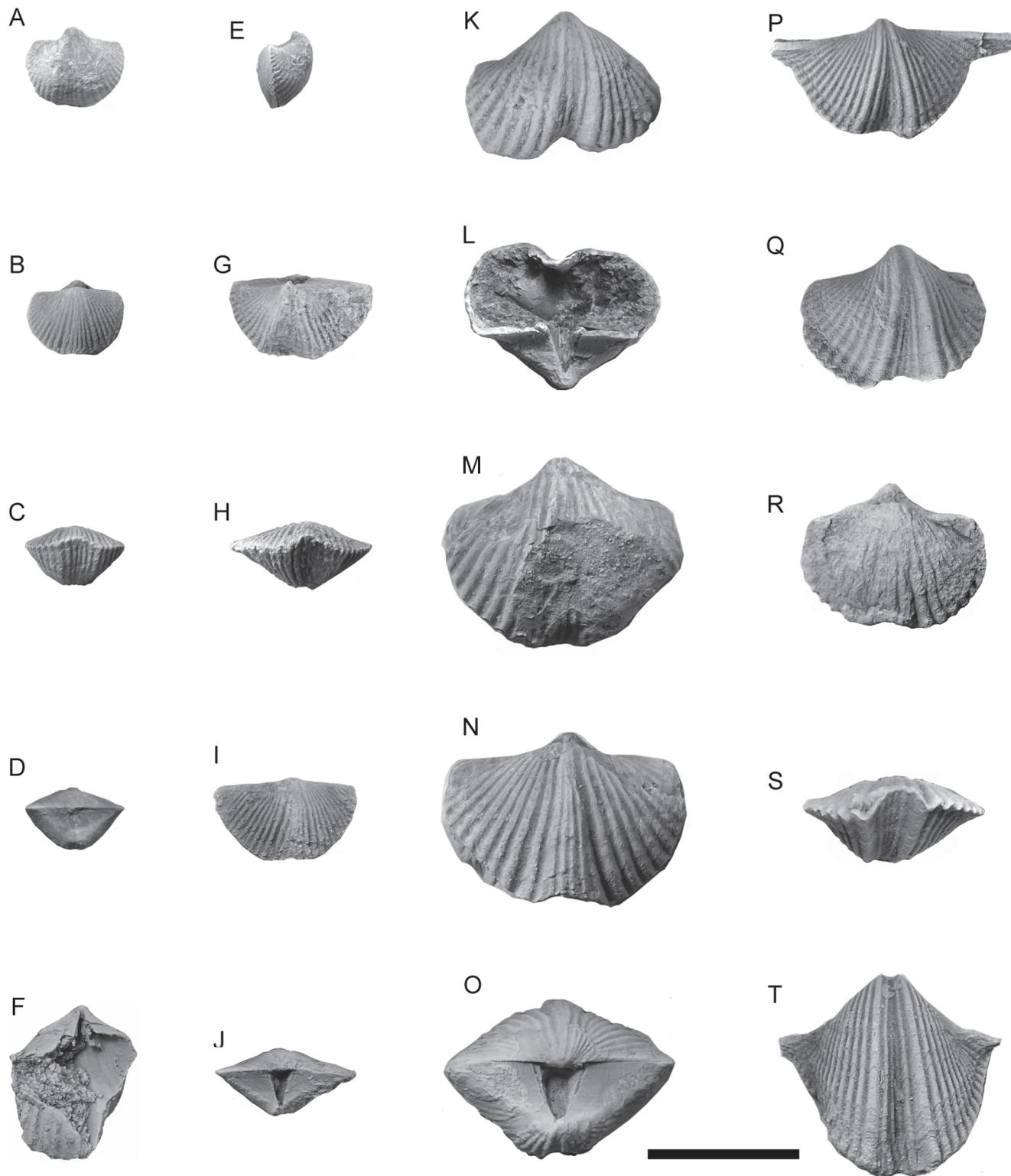
El seno, ancho, de fondo, cóncavo y, a veces, con la parte media más profunda aplanada, comienza en el ápice de la valva y está muy bien delimitado por costillas más fuertes que el resto, que tienden a perder altura hacia delante, hasta incorporarse muchas veces, de hecho, a la parte superior de las paredes del seno, como elementos parietales.

Umbo ventral más o menos estirado posteriormente, rara vez asimétrico, con fenómenos de torsión más

Figura en la página siguiente

Figura 12. *Rigauxia?* cf. *acutosina* (Rigaux, 1908). **A–E**, DGO 24543 (18) vistas ventral, dorsal, anterior, posterior y lateral de un ejemplar con la valva ventral dañada. Playa de Carranques (SE de Candás), techo de la Formación Candás, yacimiento C-180, Givetiense terminal o Frasnense basal; **F**, DGO 24534, valva ventral dañada, mostrando una pequeña placa deltidial bien formada. Punta Boletos (ESE de Luanco), Formación Candás, parte alta, yacimiento C-126, Givetiense superior; **G–J**, DGO 24538, vistas ventral, anterior, dorsal y posterior. Punta Boletos (Norte del Astillero de Luanco), techo de la Formación Candás, yacimiento C-179, Givetiense terminal o Frasnense basal; **K–L**, DGO 24540 (1), valva ventral en vistas externa e interna, mostrando la placa deltidial. Perán, Formación Candás, miembro D, nivel Ca129/130, Givetiense superior; **M–O**, DGO 24559 (2), vistas ventral, dorsal y posterior de un ejemplar con la valva ventral dañada. Las Pozas de Santa Eugenia (O de Aviaños, León), Formación Portilla (parte media), yacimiento Z-33, Givetiense superior; **P**, DGO 24543 (15), valva ventral mostrando la costulación sinual y mucrones algo rotos, Carranques, yacimiento C-180; **Q–S**, DGO 24532, vistas ventral, dorsal y anterior de un ejemplar algo deformado y dañado. Punta Boletos, yacimiento C-126; **T**, DGO 24530, valva ventral comprimida lateralmente de un ejemplar con mucrones bien desarrollados. Misma localidad anterior; barra de escala = 10 mm.

Figure 12. *Rigauxia?* cf. *acutosina* (Rigaux, 1908). **A–E**, DGO 24543 (18), ventral, dorsal, anterior, posterior and lateral views of a specimen with a damaged ventral valve. Carranques beach (SE of Candás), top of the Candás Formation, locality C-180, latest Givetian or earliest Frasnian; **F**, DGO 24534, damaged ventral valve, showing a small, well-developed deltidial plate. Boletos point (ESE of Luanco), upper part of the Candás Formation, level C-126, late Givetian; **G–J**, DGO 24538, ventral, anterior, dorsal, and posterior views, Boletos point (North of the Luanco shipyard), top of the Candás Formation, locality C-179, latest Givetian or earliest Frasnian; **K–L**, DGO 24540 (1), ventral valve in external and internal views, showing the deltidial plate. Peran, Candás Formation, Member D, level Ca129/130, late Givetian; **M–O**, DGO 24559 (2), ventral, dorsal and posterior views of a specimen with a damaged ventral valve. Las Pozas de Santa Eugenia (west of Aviaños, province of Leon), middle part of the Portilla Formation, level Z-33, late Givetian; **P**, DGO 24543 (15), ventral valve, showing the sinus costellae and broken mucrons, Carranques, level C-180; **Q–S**, DGO 24532, ventral, dorsal and anterior views of a slightly deformed and damaged specimen. Boletos point, level C-126; **T**, DGO 24530, laterally compressed ventral valve of a specimen with well-developed mucrons. Same locality and level as before; scale bar = 10 mm.



o menos intensos, no proyectante sobre la interárea, ángulo apical ampliamente obtuso. Interárea ventral alta, suavemente cóncava, fuertemente apsaclina, con aristas umbonales agudas, dividida por un deltiro bastante ancho, abierto, raras veces con trazas de placas deltidiales. Placa deltiral bastante profunda en la cavidad deltiral, fuerte y extensa, plana o, a veces, con alguna rugosidad transversal y finas estrías subradiales en su cara superior (Fig. 13E); superficie de

la interárea surcada por finas cóstulas longitudinales, que suelen nacer algo por delante de las aristas umbonales y unirse en pequeños haces hacia delante, ganando grosor, hasta desembocar en la charnela (Fig. 13G); las cóstulas longitudinales cortan estrías de crecimiento transversales, regularmente espaciadas y numerosas. Dientes menudos, soportados por placas dentales, finas, altas, más o menos largas, subsinales (Fig. 13C); campo muscular muy débilmente impreso.

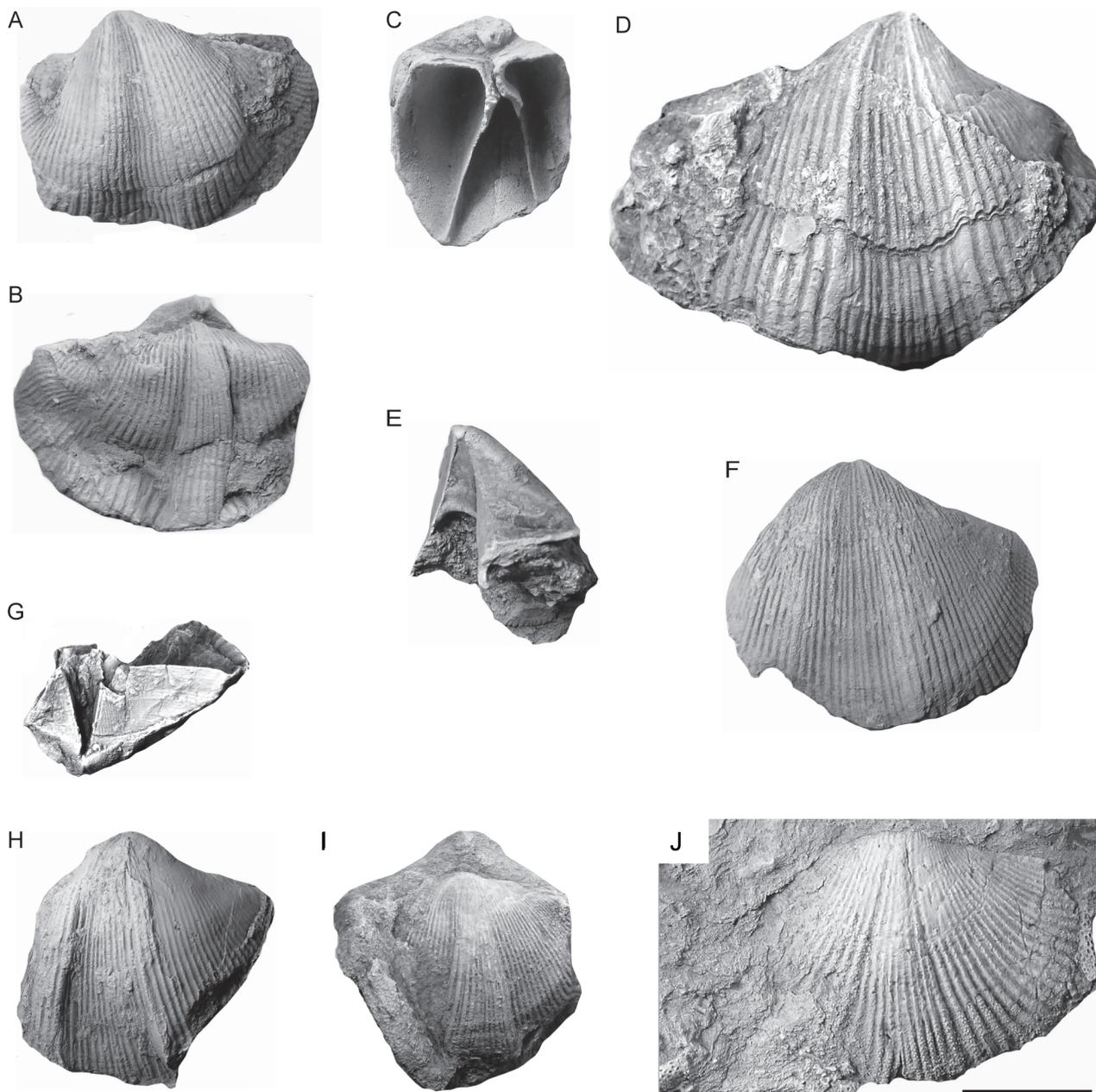


Figura 13. *Cyrtospirifer* cf. *verneuili* (Murchison, 1840). Todos del borde oriental de la ensenada de Perán, Formación Candás, miembro D, nivel Ca 129/130, Givetiense superior. **A–B**, DGO 24545 (79), vistas ventral y dorsal de un ejemplar deformado con tendencia a la división de las costillas próximas al seno ventral; **C**, DGO 24545 (55), vista del interior de una valva ventral muy comprimida lateralmente, mostrando largas placas dentales; **D**, Valva ventral ligeramente asimétrica, DGO 24545 (63) mostrando las cóstulas sinales y la microornamentación granulosa así como finos anillos concéntricos en el fondo del seno; **E**, Fragmento de valva ventral DGO 24545 (54) mostrando la mitad de la interárea y una larga placa delthyrial caracterizada por un crecimiento semianular muy marcado; **F**, Valva ventral fragmentaria DGO 24545 (61) mostrando las cóstulas sinales; **G**, Fragmento de valva ventral DGO 24545 (56), en vista posterior, mostrando estrías transversales y longitudinales en la interárea; **H–I**, DGO 24545 (88), vistas ventral y dorsal de un ejemplar incompleto mostrando parcialmente la microornamentación; **J**, Valva dorsal incompleta DGO 24547 (2) mostrando en la región anterior una excelente microornamentación granulada; barra de escala = 10 mm.

Figure 13. *Cyrtospirifer* cf. *verneuili* (Murchison, 1840). Eastern bank of the Peran cove, Candás Formation, Member D, level Ca 129/130, late Givetian. **A–B**, DGO 24545 (79), ventral and dorsal views of a deformed specimen with a tendency to split the ribs near the ventral sinus; **C**, 24545 (55), view of a highly laterally compressed ventral valve, showing large dental plates; **D**, Slightly asymmetrical ventral valve, DGO 24545 (63), showing the sinus costellae, a tuberculate micro-ornamentation and numerous subdued concentric growth lines well-developed at the sinus bottom; **E**, DGO 24545 (54) fragmentary ventral valve showing half of the interarea and a long delthyrial plate ornated by successive semi-annular elements; **F**, Fragmentary ventral valve DGO 24545 (61) showing the sinus costellae; **G**, DGO 24545 (56) posterior view of a fragmentary ventral valve, showing the interarea ornated by transverse growth lines and longitudinal striae; **H–I**, DGO 24545 (88) ventral and dorsal views of an incomplete specimen showing micro-ornamentation remains; **J**, Incomplete dorsal valve 24547 (2) incrustated in the rock showing an excellent tuberculate micro-ornamentation; scale bar = 10 mm.

Valva dorsal subtrapezoidal, baja y suavemente convexa en los ejemplares juveniles y muy curvada, incluso tan alta como la ventral en los seniles, gancho apenas sobresaliente, interárea mucho más baja que la ventral, aplanada, ortoclina, con nototirio abierto, ornamentada igual que la ventral con elementos transversales y longitudinales, flancos aplanados a débilmente cóncavos, burlete naciendo en el ápice de la valva, ensanchándose hacia delante, generalmente bajo y convexo a aplanado, bien definido lateralmente por surcos intercostales más fuertes que el resto y recorrido por finas acanaladuras, formando la contrapartida de las cóstulas sinales.

Comisura anterior uniplegada, convexa, lengüeta sinal débil a muy alta en los ejemplares gerónticos; proceso cardinal fuerte, apoyado en una callosidad media, con tenoforidio hendido medianamente y dividido en numerosas laminillas verticales, limitado por bases cruales alargadas, casi paralelas a la interárea dorsal, que no llegan a desarrollar placas cruales evidentes, cavidades dentales estrechas y poco profundas, campo muscular, muy débil, prácticamente inapreciable, sin septo ni miofragma medio. Superficie de la concha surcada por finas líneas de crecimiento, numerosas y regularmente distribuidas, microornamentación con microcóstulas subradiales, casi inapreciables, sobre las que se disponen grupos alternados de espinas o gránulos densamente dispuestos (Fig. 13J).

Observaciones. Como se indicó más arriba, algunos autores interpretaron *Rigauxia acutosina* (Rigaux, 1908) como ejemplares juveniles de *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison, 1840). Pero los ejemplares asturianos de *Rigauxia*? cf. *acutosina* y *Cyrtospirifer* cf. *verneuili* difieren en que los primeros son casi siempre asimétricos, con umbo ventral más extendido posteriormente, muchos menos elementos radiales laterales y sinales, fórmula sinal compuesta por pares de cóstulas, sin cóstula media como la de *C. verneuili*, seno más profundo, de sección en V, placas dentales extrasinales y pequeñas placas cruales en la valva dorsal.

Distribución geográfica y estratigráfica. Asturias (Norte de España), Ancón de Perán y playa de Carranques, Sureste de Candás (Figs. 2–3). Formación Candás, parte alta (miembro D) a base de la Formación Piñeres, miembro P1, zona *falsiovalis*, de conodontos. Givetense más alto a ?Frasniense inferior (Fig. 4).

Cyrtospirifer syringothyriiformis Paeckelmann, 1942

Figura 14; Información Suplementaria

* 1942 *Spirifer* (*Cyrtospirifer*) Murchison var. n. *syringothyriiformis*; Paeckelmann, p. 123, taf. 4, figs. 7–8, text-figs. 59–60.

. 1988b *Cyrtospirifer syringothyriiformis* Paeckelmann, 1942; Brice, p. 367, pl. 44, figs. 11–13 (lista de sinonimias allí).

Material y comentarios. Incluimos en esta especie seis ejemplares incompletos, muy dañados, DGO 24552-24557 (Fig. 14), del Este de la playa de Aramar, Este-Sureste de Luanco, Formación Piñeres, miembro 1, yacimiento C-89, al Sur de la Punta del Carmen (Fig. 3), zona de braquiópodos *dumontiana* y biozona *punctata* de conodontos (Frasniense medio, parte baja) (Figs. 3, 4). Estos ejemplares presentan las características típicas de la especie: concha grande, muy transversa, alada, valva ventral algo asimétrica, hemipiramidal, con interárea muy alta, plana a débilmente cóncava, cataclina a fuertemente apsaclina, flancos ventrales aplanados a débilmente cóncavos, fondo del seno aplanado con lengüeta anterior baja y trapezoidal, costillas laterales muy abundantes (más de 40) y fórmula sinal con 15 cóstulas o más, de disposición similar a la de *Cyrtospirifer verneuili* y resto de características también próximas a las de esta especie.

Género *Tenticospirifer* Tien, 1938

Especie tipo. *Spirifer tenticulum* de Verneuil (in Murchison *et al.*, 1845). Frasnense; Plataforma Rusa.

Diagnosis. Conchas generalmente pequeñas, valva ventral piramidal, interárea muy alta, de bordes cortantes, cataclina a proclina, deltirio estrecho (relación altura/anchura del deltirio, entre 2 y 3), placa deltirial corta, hundida profundamente en la cavidad deltirial; 15 a 20 costillas simples por flanco, seno y burlete con un número reducido de cóstulas sinales (habitualmente 7 a 10), distribuidas según el modelo cirtospiriferido típico; proceso cardinal con tenoforidio; microornamentación constituida por finas capilas radiales y concéntricas, a veces con gránulos; sin septos, miofragmas ni placas cruales.

Observaciones. Tien (1938) no parecía conocer bien el material ruso original de la especie que él mismo eligió como tipo, que comparó con formas famenienses muy variadas. Esto originó gran confusión entre *Tenticospirifer*, *Cyrtospirifer* y otros géneros próximos. La situación se prolongó durante más de sesenta años, hasta la excelente revisión del género por Ma y Day (2000) que aclaró las dudas principales, fijando los límites diagnósticos del género *Tenticospirifer*, interpretando buena parte de las referencias principales y acotando su extensión estratigráfica. Esta revisión ha mostrado que el género incluiría sólo especies del Givetense y Frasnense, con exclusión de todas las formas descritas en el Fameniense de China meridional y Norteamérica. *Tenticospirifer* difiere de *Cyrtospirifer* Nalivkin en Frederiks, 1924, en el menor tamaño, valva ventral hemipiramidal, con interárea cataclina a proclina, deltirio más estrecho, placa deltirial mucho más corta y menor número de cóstulas sinales. *Conispirifer* Liashenko, 1985, es también una forma de pequeño tamaño, con valva ventral hemipiramidal, interárea cataclina a proclina, placa deltirial corta, escasas

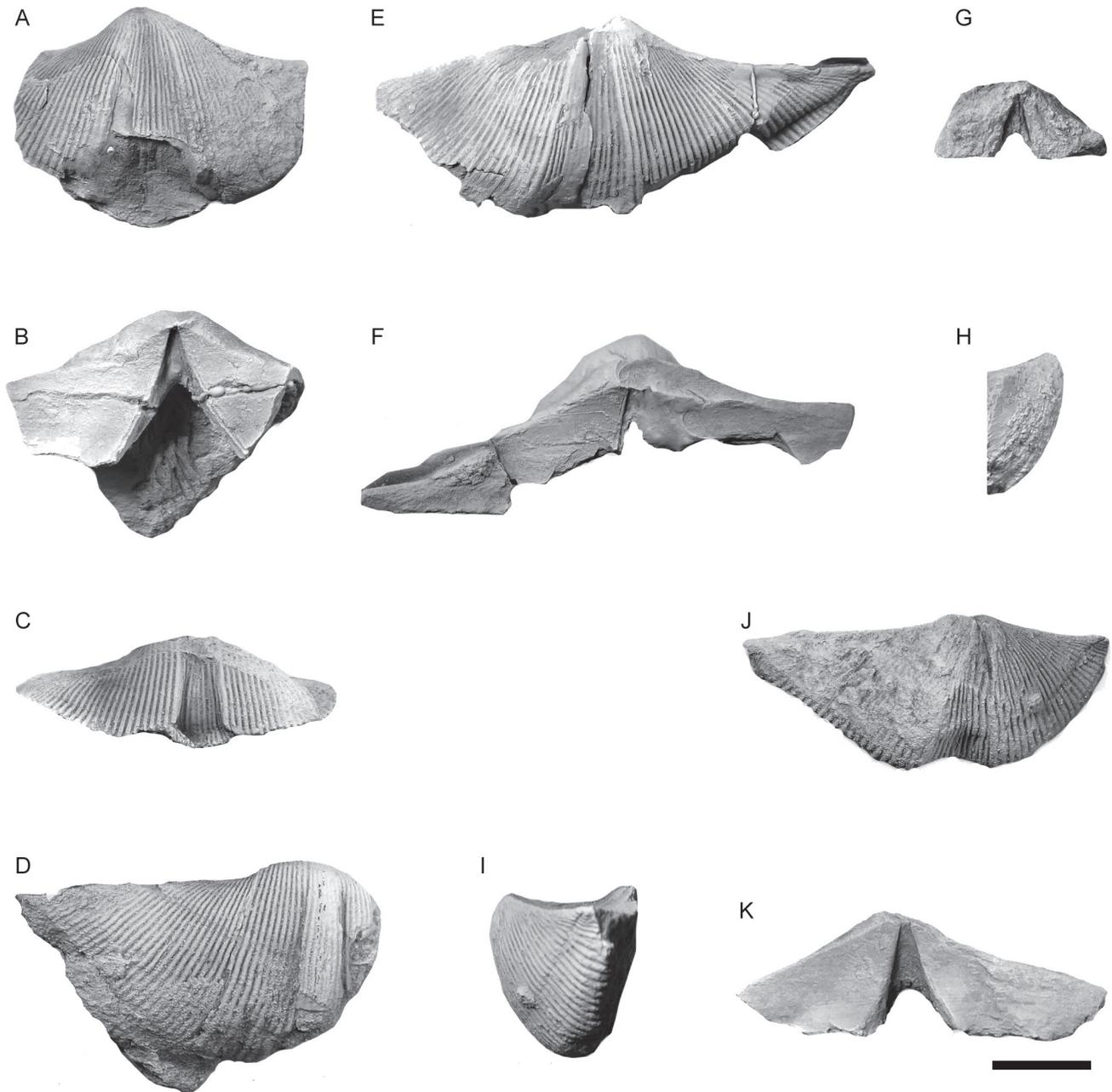


Figura 14. *Cyrtospirifer syringothyriiformis* (Paeckelmann, 1942). Todos de la playa de Aramar (ESE de Luanco), yacimiento C-89, Formación Piñeres, P1, biozona informal *dumontiana* de braquiópodos, Frasnense medio, parte baja. **A–B**, Ejemplar incompleto DGO 24770, vistas ventral y dorsal mostrando, respectivamente, la costulación sinal, una gran interárea ventral y placa deltirial; **C**, DGO 24553, valva ventral algo dañada y deformada; **D**, DGO 24554, valva dorsal fragmentaria mostrando abundantes costillas laterales; **E–F**, DGO 24552, valva ventral incompleta en vistas ventral y dorsal, mostrando un contorno muy transverso, gran número de costillas laterales, interárea ventral muy alta y placa deltirial; **G–H**, DGO 24555, valva ventral de un ejemplar juvenil en vistas posterior y lateral, mostrando la forma y extensión de la interárea ventral y la placa deltirial; **I–K**, DGO 24557, valva ventral en vistas lateral, ventral y dorsal, mostrando el contorno muy transverso, un número elevado de costillas laterales, gran extensión de la interárea ventral, débilmente cóncava, y una placa deltirial bien formada; barra de escala = 10 mm.

Figure 14. *Cyrtospirifer syringothyriiformis* (Paeckelmann, 1942). All specimens from Aramar beach (ESE Luanco), locality C-89, Piñeres Formation, P1, *dumontiana* informal zone, early Middle Frasnian; **A–B**, Incomplete specimen DGO 24770, ventral and dorsal views showing, respectively, the sinus costellae and a large ventral interarea with a thick delthyrial plate; **C**, DPO DGO 24553, ventral valve somewhat damaged and deformed; **D**, DGO 24554, fragmentary dorsal valve showing numerous lateral ribs; **E–F**, DGO 24552, incomplete ventral valve in ventral and dorsal views, showing a very transverse outline, numerous lateral ribs, and a high ventral interarea with a very well-developed delthyrial plate; **G–H**, DGO 24555, ventral valve of a juvenile shell in posterior and lateral views, showing the shape and large extent of the ventral interarea provided with a well-developed delthyrial plate; **I–K**, DGO 24557, incomplete and slightly deformed, very transverse ventral valve in lateral, ventral and dorsal views, with numerous lateral ribs, and a high, weakly concave ventral interarea, with a well-developed delthyrial plate; scale bar = 10 mm.

costillas sinales y delirio estrecho, pero se aleja de *Tenticospirifer*, en que seno y burlete se desarrollan por delante de los ápices, a partir del primer tercio de la concha y no están definidos por costillas ni surcos limitantes más fuertes que el resto, las cóstulas sinales nacen todas cerca del ápice ventral e, internamente, posee un miofagma ventral corto, pero fuerte y un débil miofagma dorsal. De hecho, las diferencias señaladas son la base de la nueva familia Conispiriferidae Ma y Day, 2000, constituida por el propio *Conispirifer* y *Pyramidaspirifer* Ma y Day, 2000.

Tenticospirifer? aff. *plicatulus* (Paeckelmann, 1942)

Figuras 15–16; Tabla 2; Información Suplementaria

* 1942 *Spirifer* (*Spinocyrtia*) *ascendens* var. *plicatula*; Paeckelmann, p. 19, pl. 1, fig. 5 bis, text-fig. 15a–15e. v. 1963 *Spinocyrtia plicatula* W. Paeckelmann, 1942; Vandercammen, p. 143, pl. 13, figs. 30–50.

v. 1979 *Tenticospirifer* n. sp. A; García-Alcalde (en García-Alcalde et al.), p. 18.

. 1988b *Spinocyrtia plicatula* Paeckelmann 1942; Brice, p. 360, pl. 43, figs. 22–25, text-fig. 1D.

v. 1990 *Tenticospirifer* aff. *tenticulum*; García-Alcalde (en Truyols et al.), fig. 1.

v. 1995 *Tenticospirifer* aff. *tenticulum*; García-Alcalde, fig. 7.

v. 1996 *Tenticospirifer*; García-Alcalde, p. 66.

v. 1996 *Tenticospirifer* aff. *tenticulum*; García-Alcalde, fig. 3.

ø 1996 *Carpinaria plicatula*; García-Alcalde, fig. 3.

Material. Seis ejemplares en regular estado, DGO 24558 y 24559 (1-2), 24560-24561, 24563, cogidos sueltos en el yacimiento Z-33, Las Pozas de Santa Eugenia, Oeste del pueblo de Aviaños (La Vecilla, provincia de León, España), coordenadas SIGPAC 42° 51' 31.39" N, 5° 27' 45.38" O, calizas arcillosas intercaladas entre calizas coralinas situadas por encima de calizas biostromales con abundantes *Davidsonia verneulli*; DGO 24562, de la misma localidad, pero del yacimiento Z-35; DGO 24564, del pico Aguasalio (Crémenes, León); DGO 24565, de Huergas de Gordón (León); y DGO 24566, de Perán (sureste de Candás, Asturias).

Descripción. Concha de tamaño pequeño a grande, más ancha que larga (promedio $a/L = 1,62$, $n = 8$), ventribiconvexa (valva ventral casi 2 veces más gruesa que la dorsal), casi tan gruesa como larga (promedio $g/L = 0,97$, $n = 6$) (Tab. 2), contorno subtrapezoidal con la máxima anchura en la charnela, que tiende, en ocasiones, a prolongarse en cortas puntas cardinales (Fig. 16P–16Q), umbo ventral frecuentemente asimétrico, torcido hacia un lado u otro (Fig. 16F, 16I, 16K), gancho ventral poco sobresaliente, con ángulo apical obtuso (promedio $\alpha = 117^\circ$, $n = 5$) (Tab. 2), tendiendo a proyectarse sobre la interárea ventral (Fig. 16E). Concha cubierta por costillas radiales, simples, rectas, relativamente

estrechas, pero algo más anchas que los surcos intercostales, en número de diecisiete a dieciocho por flanco, a veces más (hasta 26 en el ejemplar DGO 24559(2)) (Tab. 2), con los dos a tres pares de costillas posterolaterales débiles, incluso obsoletas; en vistas anterior y posterior, flancos de las valvas aplanados, comisura anterior uniplejada, arqueada, baja, comisuras laterales rectas. Microornamentación constituida por microcóstulas subradiales y finas líneas concéntricas de crecimiento con pústulas o gránulos en forma de lágrimas a lo largo de las microcóstulas radiales (Fig. 16B–16C). El ejemplar DGO 24562 muestra una fractura reparada, en el flanco izquierdo, con un débil desajuste en la dirección del vector de crecimiento de las costillas, antes y después del traumatismo (Fig. 16T). Valva ventral hemipiramidal, suave y regularmente convexa, con el máximo grosor en la región umbonal, lengüeta apenas insinuada.

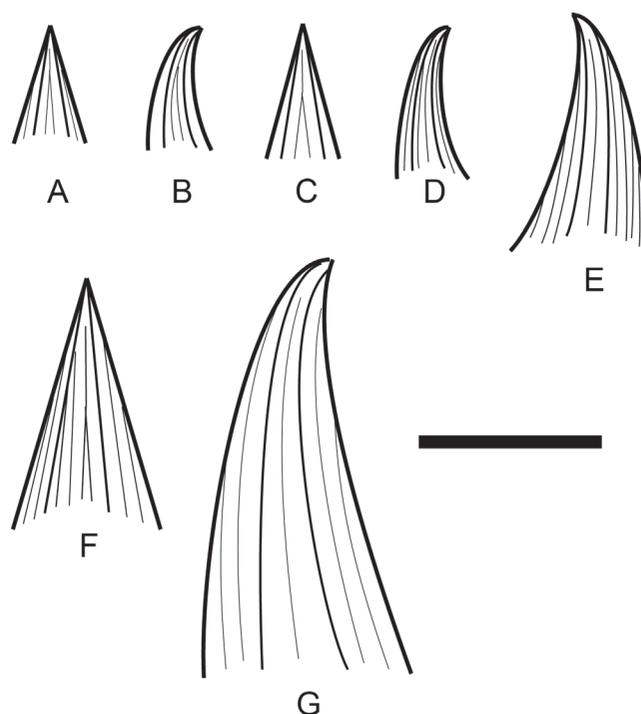


Figura 15. *Tenticospirifer* aff. *plicatulus* (Paeckelmann, 1942). Tipos de costulación sinal. Conchas generalmente algo asimétricas, frecuentemente con el umbo ventral girado a un lado u otro. *Trazo grueso*, costillas que bordean el seno; *trazo fino*, cóstulas primarias; *trazo más fino*, cóstulas secundarias; *trazo discontinuo*, cóstulas incipientes. Números de repositorio (DGO, Museo del Departamento de Geología de Oviedo); **A**, 24561; **B**, 24562; **C**, 24566; **D**, 24560; **E**, 24558; **F**, 24559(1); **G**, 24563; barra de escala = 10 mm.

Figure 15. *Tenticospirifer* aff. *plicatulus* (Paeckelmann, 1942). Types of sinus costellate formulas. All the shells are usually somewhat asymmetrical, with the ventral umbo turned to one side or the other. *Thick lines*, sinus bordering ribs; *fine lines*, primary costellae; *finest lines*, secondary costellae; *dashed lines*, incipient costellae. Repository number (Museum of the Department of Geology of Oviedo, DGO); **A**, 24561; **B**, 24562; **C**, 24566; **D**, 24560; **E**, 24558; **F**, 24559(1); **G**, 24563; scale bar = 10 mm.

Tabla 2. *Rigauxia?* cf. *acutosina* (Rigaux, 1908). Medidas de los individuos mejor conservados (ver Tabla 1).**Table 2.** *Rigauxia?* cf. *acutosina* (Rigaux, 1908). Measurements of the best preserved individuals (see Table 1).

DGO	L	a	g	a/L	g/L	gv/gd	Nc	Ns	as/a	α	hd/ad	hd/L	ad/ai
24531	5,2	6,6		1,27			13	4	0,27	88			
24540(1)	6,7	9,2		1,37			10	5	0,25	101	2	0,53	0,23
24527(9)	6,8						13	5					
24532	6,8	8,4	4,5	1,23	0,69		12	4	0,30				
24534	7,8						11–12	2		86			
24526(6)	8,6						15	6		88			
24526(1)	9,4	13,8		1,47			14	6–8	0,39	122	2,78	0,62	0,17
24530	9,4	10,5		1,11			13–14	4–6	0,30	90	1,51	0,19	0,11
24526(7)	10	13,4		1,34			14	7–8	0,27	80			
24529	10,2	10,2		1			12–13	6	0,27	90	1,72	0,20	0,12
24527(8)	10,7						13–14	6–7		96			
24526(5)	13,2						11	6		92			
24543(8)	10,8	14	7	1,2	0,65	1,3	17	6–7	0,34	110			
24543(4)	9,6	14,1		1,47			16–17	8	0,36	93	1	0,19	0,15
24543(10)	10,2	10,2	6,2	1	0,61	3,3	17	4	0,46	87	1,44	0,27	0,20
24543(11)	0,3	10,2	6,7	1,04	0,68	2,1	16–16	9	0,42	86	0,85	0,24	0,23
24543(12)	8,7	9,6	5,3	1,1	0,63	4,8	14–15	6	0,36	110	0,93	0,28	0,26
24543(13)	8	10	5,2	1,29	0,62	1,2	13	5–6	0,26	93		0,12	
24543(14)	9	9,1	4,7	1,01	0,52	1,6	14–15	7–8	0,41	88	1,35	0,34	0,24
24543(15)	5,7	14,6	4,1	2,44	0,52	1,1	14	6	0,18	88	1,23	0,33	0,11
24543(16)	6,5	8,3	4,1	1,28	0,63	2,6	12–13	4	0,36	101			
24543(17)	5,2	6,7	4,1	1,28	0,79	1,7	14	5–6	0,32	107	1,65	0,40	0,19
24543(18)	4,6	5,7	3,9	1,24	0,85	2	14–15	5–6	0,4	96	1,9	0,36	0,16
24543(19)	3	4,7	2	1,55	0,66	2,7	10–11	2–3	0,26		1,7	0,41	0,16
24543(20)	11	15	8	1,36	0,73	1,2	15–16	6	0,34	100	1,06	0,22	0,16
20543(21)	10,8	17	7,5	1,33	0,69	4,8	16	6	0,35	90			
20543(22)	8,8	10,8	5,7	1,23	0,65	1,9	17	9	0,31	110	1,39	0,43	0,25
20543(24)	6,6	9	4,8	1,36	0,73	2,3	17		0,32	102	2,27	0,43	0,25
20543(25)	7,2	8,4		1,17			14	6	0,34				
20543(26)	5,3	7,7	4,5	1,45	0,85	2,1	13–14	5	0,30		2,1	0,56	0,26
20543(27)	4,4	5,3	3,6	1,22	0,82	1,8	9	5	0,39	97	1,2	0,41	0,28
20543(28)	4,3	7,3	3,5	1,61	0,79	2,4	15	4	0,22		1,8	0,57	0,20

Seno ventral relativamente estrecho, comenzando prácticamente en el ápice de la valva, ocupando en el frente casi un tercio de la anchura, somero, de fondo subanguloso a débilmente aplanado, muy bien delimitado lateralmente por costillas algo más fuertes que las del resto de los flancos; seno ocupado por cuatro a diez cóstulas finas (promedio $N_s = 7$, $n = 9$) (Tab. 2), fórmula sinal de tipo cirtospiriferido, con dos cóstulas principales naciendo en el extremo proximal del seno, a veces bifurcadas hacia delante, seguidas por una cóstula media más fina que las anteriores, que puede ramificarse hacia delante, y un par o dos pares consecutivos de cóstulas parietales, aún más finas que las otras (Fig. 15). Interárea ventral muy larga, más del 50% de la longitud de la valva (Tab. 2), cataclina a proclina proximalmente, más o menos cóncava, limitada por aristas umbonales agudas y ornada por finas líneas de crecimiento, paralelas a la charnela, cortadas por otras capilas perpendiculares que suelen unirse hacia delante de dos en dos o de tres en tres

hasta desembocar en el borde cardinal; algunos fragmentos de valvas ventrales, que conservan muy bien la microornamentación de la interárea, muestran que los haces unidos de capilas perpendiculares tienden a formar dentículos en el margen cardinal; delirio abierto, estrecho, unos dos veces más largo que ancho (Tab. 2); deltidio desconocido, pero la presencia de burreletes y ranuras deltidiales bien marcadas, sugiere que los ejemplares debieron poseer originalmente algún tipo de cobertera deltidial (Fig. 16K, 16R, 16V); placa deltidial muy corta, apical, muy hundida en la cámara deltidial (Fig. 16R). Algunos ejemplares desgastados, muestran la presencia de placas dentales más o menos largas, extrasinales, entre el segundo y el tercer par de costillas externas. Otros caracteres internos ventrales desconocidos.

Valva dorsal suave y regularmente convexa, con la máxima altura hacia la mitad de la longitud, burrelete muy bajo, de techo aplanado a convexo, pero bien delimitado por surcos laterales más fuertes que el resto.

Interárea cuatro a ocho veces más baja que la ventral, apsaclina a cataclina; gancho dorsal relativamente saliente algo proyectante sobre la interárea; nototirio abierto; sin huellas de la presencia de placas crurales; otros caracteres desconocidos.

Observaciones. La especie descrita fue asignada por García-Alcalde (en García-Alcalde *et al.*, 1979 y en Truyols *et al.*, 1990) a *Tenticospirifer* n. sp. A y, más tarde, a *Tenticospirifer* aff. *tenticulum*. La costulación sinal tiene, sin embargo, una disposición muy diferente

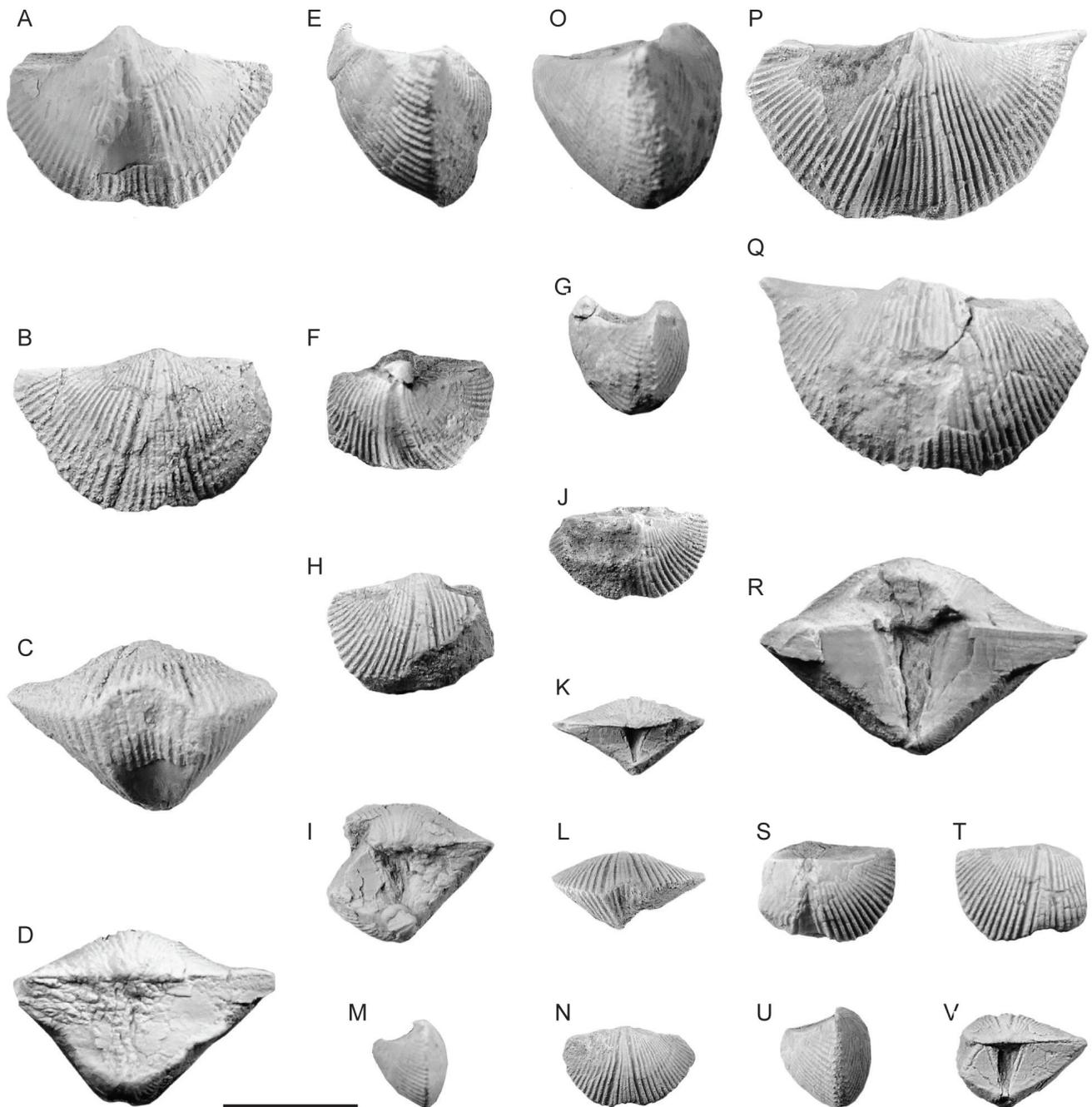


Figura 16. *Tenticospirifer* aff. *plicatulus* (Paeckelmann, 1942). Las Pozas de Santa Eugenia (Oeste de Aviaños, La Vecilla, León), yacimiento Z-33. **A–E**, DGO 24558, vistas ventral, dorsal, anterior, posterior y lateral; **F–I**, DGO 24560, ejemplar asimétrico y algo dañado, en vistas ventral, lateral, dorsal y posterior; **J–N**, DGO 24561 ejemplar juvenil asimétrico, algo dañado, en vistas ventral, posterior, anterior, lateral y dorsal; **O–R**, DGO 24559 (1), ejemplar asimétrico, en vistas lateral, ventral, dorsal y posterior; **S–V**, DGO 24562. ejemplar juvenil algo roto, en vistas ventral, dorsal, lateral y posterior; barra de escala = 10 mm.

Figure 16. *Tenticospirifer* aff. *plicatulus* (Paeckelmann, 1942). Las Pozas de Santa Eugenia (west of Aviaños, La Vecilla, province of Leon), locality Z-33. **A–E**, DGO 24558, ventral, dorsal, anterior, posterior, and lateral views; **F–I**, DGO 24560, asymmetrical and somewhat damaged specimen, in ventral, lateral, dorsal and posterior views; **J–N**, DGO 24561, asymmetrical, somewhat damaged juvenile specimen, in ventral, posterior, anterior, lateral and dorsal views; **O–R**, DGO 24559 (1), asymmetric specimen, in lateral, ventral, dorsal and posterior views; **S–V**, DGO 24562, somewhat broken, juvenile shell, in ventral, dorsal, lateral and posterior views; scale bar = 10 mm.

en *T. tenticulum* (Verneuil, in Murchison *et al.*, 1845) y otras especies del Frasnense, con uno o varios pares de cóstulas medias naciendo en el seno antes que las cóstulas parietales. La especie cantábrica se parece, sobre todo, a *Tenticospirifer plicatulus* (Paeckelmann, 1942), pero difiere también de ella en la edad (Givetense medio a Frasnense inferior), en el superior número de costillas laterales y cóstulas sinales (siete sinales por término medio, frente a seis o menos en *T. plicatulus*). La fórmula sinal es también distinta: después de la aparición de las cóstulas principales, lo hace una cóstula media que puede dividirse hacia delante (Fig. 15) y, más tarde las parietales, mientras que en *T. plicatulus*, después de las cóstulas principales, aparecen las parietales y luego las medias, dispuestas, sobre todo, en pares. La especie polaca *Tenticospirifer lagowiensis* (Gürich, 1896) de la Formación Kowala, Miembro Jazwica o equivalentes del Givetense superior (ver revisión en Racki, 1993), tiene ornamentación más fina (9 a 11 costillas en cada flanco) y seno y burlete más estrechos. La forma determinada por García-Alcalde (1996) como *Carpinaria plicatula*, carece de cóstulas en seno y burlete, y éste se halla fuertemente hendido, lo que la aleja definitivamente de *Tenticospirifer plicatulus*, *T. aff. plicatulus* o de cualquier otra especie del género *Tenticospirifer*.

Distribución geográfica y estratigráfica. En Asturias, Ancón de Perán (Fig. 3) y en León, Hurgas de Gordón, Aviados y Pico Aguasalio. Formación Candás, miembro A, Intervalo Faunístico 21, Givetense medio, biozona de conodontos *rhenanus/varcus*, de la parte baja del Givetense medio (Figs. 4, 7); formaciones Portilla y Nocedo, Givetense medio a Frasnense (Fig. 4).

Tenticospirifer? sinuosus n. sp.

Figuras 17–18; Tabla 3; Información Suplementaria

Origen del nombre. Hace alusión al contorno sigmoide de muchos ejemplares de la especie.

Holotipo. Ejemplar DGO 24595, valva ventral disociada (Fig. 18A–18C).

Localidad y estrato tipo. Playa de Aramar (Sureste de Luanco), yacimiento A-226 (Fig. 3). Calizas arenosas

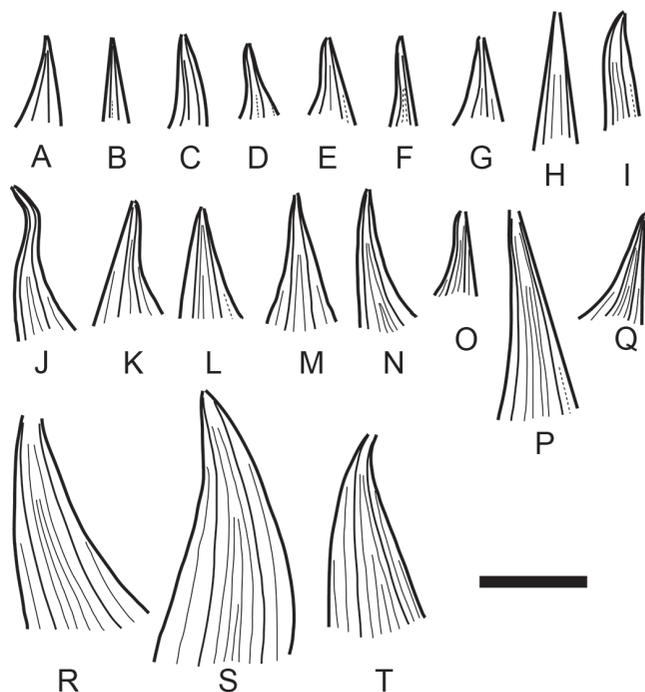


Figura 17. *Tenticospirifer? sinuosus* n. sp. Tipos de costulación sinal. Trazo grueso, costillas que bordean el seno; trazo intermedio, cóstulas primarias; trazo fino, cóstulas secundarias; trazo discontinuo, esbozo de cóstulas. Casi todos los ejemplares, tienen un desarrollo fuertemente asimétrico, con umbo ventral torcido de forma acusada a uno u otro lado, a veces con desarrollo posterior sigmoidal. P, Paratipo. Números de repositorio (Museo del Departamento de Geología de Oviedo, DGO); A, P24589; B, 24599; C, 24600(9); D, 24568(3); E, 24568(24); F, 24568(60); G, P24585(8); H, 24600(8); I, 24568(22); J, 24579; K, 24568(23); L, P24587; M, 24569; N, 24568(59); O, 24568(25); P, 24574; Q, P24593; R, 24575; S, 24571; T, 24568(9); barra de escala = 10 mm.

Figure 17. *Tenticospirifer? sinuosus* n. sp. Types of sinus costellate formulas. Thick lines, sinus bordering ribs; fine lines, primary costellae; finest lines, secondary costellae; dashed lines, incipient costellae. Almost all specimens are strongly asymmetrical, with a ventral umbo twisted sharply to one side or the other, sometimes with a sigmoidal posterior development. P, Paratype. Repository numbers (Museum of the Department of Geology of Oviedo, DGO); A, P24589; B, 24599; C, 24600(9); D, 24568(3); E, 24568(24); F, 24568(60); G, P24585(8); H, 24600(8); I, 24568(22); J, 24579; K, 24568(23); L, P24587; M, 24569; N, 24568(59); O, 24568(25); P, 24574; Q, P24593; R, 24575; S, 24571; T, 24568(9); scale bar = 10 mm.

Tabla 3. *Tenticospirifer? aff. plicatulus* (Paeckelmann, 1942). Medidas de los individuos mejor conservados (ver Tabla 1).
Table 3. *Tenticospirifer? aff. plicatulus* (Paeckelmann, 1942). Measurements of the best preserved individuals (see Table 1).

DGO	L	a	g	a/L	g/L	gv/gd	Nc	Ns	as/a	a	hd	hd/ad	hd/L
24563	20							7					
24559(2)	15,8	26,3	15,1	1,74	0,96	1,16	26	9	0,29	116	7,6		0,48
24559(1)	14,5	27,5	14,5	1,83	1	2,2	22–23	9	0,30	128	9,5	2,4	0,65
24558	14	22	12,5	1,57	0,92	2	18	10	0,32	101	7,9	2,8	0,56
24560	8,5	15	9,5	1,76	1,12	1,4	16–17	6	0,34		6,5	2	0,76
24562	7,5	13	6,8	1,70	0,93	1,6	17–18	4	0,28		4	1,9	0,53
24561	6,5	12	6	1,85	0,92	2,4	20	6	0,28	138	3	2	0,46

y arcillosas de la Formación Piñeres, P1 (*sensu* García-Alcalde, este trabajo; García-López y Sanz-López, 2002a, fig. 10) (Fig. 7), biozona de conodontos *transitans*, Frasnense inferior parte alta (García-López y Sanz-López, 2002a, fig. 10) (Fig. 6).

Material. Ciento veinte ejemplares, en general valvas ventrales aplastadas en el sedimento por el plano comisural, con el exterior orientado hacia el techo de la sucesión, deformadas y más o menos rotas. Holotipo, doce paratipos DGO 24585 (7-9), 24586-24594 (Fig. 18D–18E, 18K–18L, 18P) y seis topotipos DGO 24585 (1-6), procedentes de la localidad y estrato tipo, yacimiento A-226. Setenta y ocho ejemplares, DGO 24568 (1-62) y 24569-24584, misma localidad, yacimiento C-92 (Fig. 3). Diez ejemplares, DGO 24599 y 24600 (1-9), del yacimiento C-89, más o menos equivalente al anterior, pero separado por una falla de desgarre dextrógira, casi paralela a la línea de costa (Fig. 3). Trece ejemplares, DGO 24596 (1-11) y 24597-24598, de la Punta del Carmen, al Norte de la anterior, entre las playas de Aramar y El Truán, yacimiento C-127, más o menos equivalente a C-89 y C-92 (Fig. 3).

Diagnosis. Concha pequeña, muy asimétrica, de paredes delgadas, débilmente mucronada. Valva ventral piramidal, con gancho ventral prominente, curvado sobre una interárea muy alta, aplanada, surcada por capilas y estrías longitudinales que se resuelven en finos dentículos en el margen cardinal. Seno y burrelete anchos, muy bien definidos, seno anguloso con cinco a seis cóstulas naciendo por pares a un lado y otro de un primer par de cóstulas primarias; burrelete bajo y aplanado. Flancos con 10 a 11 costillas radiales simples. Placa deltidial bien desarrollada, hundida profundamente en la cavidad deltidial. Placas dentales cortas y fuertes, extrasinales. Campo muscular ventral débil, corto, con un miofragma medio apenas visible (ver Información suplementaria).

Descripción. Concha de pequeño tamaño (promedio de $L = 7,8$ mm), más anchas que largas (promedio $a/L = 1,26$) (Tab. 3), contorno muy variable, subtrapezoidal a subpentagonal casi siempre sigmoideo, muy asimétrico, con margen cardinal proyectado en cortos mucrones, ventribiconvexa (relación de curvatura de ambas valvas difícil de apreciar por la extrema escasez de valvas dorsales en estado aceptable), con flancos redondeados. Gancho ventral siempre asimétrico, habitualmente muy curvado, a veces algo proyectado sobre la interárea, interárea ventral muy alta, casi la mitad de la longitud de la concha (promedio $hi = 3,89$ mm, promedio $L = 7,8$ mm) (Tab. 3), aplanada y cataclina proximalmente a fuertemente apsaclina u ortoclina distalmente, bien delimitada por aristas umbonales subangulosas, deltidio estrecho, más alto que ancho (promedio $ad/hd = 0,50$) (Tab. 3), limitado lateralmente por burreletes y ranuras deltidiales donde se fijan, en ocasiones, estrechas placas deltidiales que tienden a unirse bajo el gancho ventral;

interárea recorrida por numerosas cóstulas y estrías longitudinales de anchura irregular, pero siempre bien marcadas, que se resuelven en pequeños dentículos a lo largo del borde cardinal y líneas de crecimiento transversales, paralelas a la charnela; comisura anterior uniplegada. Concha completamente costada, con costillas radiales simples, fuertes, redondeadas, en número de 10 a 11 en los flancos, aunque hay individuos con 12 a 14 costillas, excepcionalmente 16, y otros, con menos costillas hasta un mínimo de 7 (Tab. 3), espacios intercostales similares a las costillas; las costillas que bordean el seno son claramente más fuertes que las demás, especialmente en los individuos juveniles, mientras que uno o dos pares de costillas posterolaterales suelen ser muy débiles, obsolescentes. Seno muy bien individualizado por fuertes costillas laterales, naciendo en el ápice de la valva, de fondo anguloso a subanguloso, ocupando en el frente aproximadamente $1/3$ de la anchura de la concha (promedio $asen/a = 0,36$), cubierto por cóstulas de anchura variable (promedio de 5 a 6 cóstulas; variando de 2, en los ejemplares neánicos a 8–9, excepcionalmente 12, en los adultos) (Tab. 3), siempre más finas que las laterales, fórmula sinal de tipo cirtospiriferido (Fig. 7): inicialmente aparece un par de cóstulas primarias en o muy cerca del ápice de la valva, dividiendo el seno en tres regiones: una central y dos laterales; en los ejemplares más jóvenes no hay más elementos que los primarios, pero en ejemplares de más edad, aparece un nuevo par de cóstulas en la región interna y luego otro par más adelantado en las externas; el desarrollo de los elementos de cada par puede no ser totalmente simétrico, de manera que aparecen también fórmulas con 3 o 5 elementos; los ejemplares de más edad, incorporan nuevos pares de cóstulas internas y externas de forma alternada, a veces también con desarrollo asimétrico, produciendo fórmulas de 7 a 9 elementos, o, excepcionalmente 10 a 12 (Fig. 17). Burrelete dorsal aplanado, algo más bajo y estrecho que el seno, claramente definido por surcos intercostales más fuertes que el resto, y cubierto por elementos radiales alternando con los del seno. Comisuras finamente crenuladas; comisura anterior uniplegada, comisuras laterales rectas a ligeramente sigmoideas; lengüeta sinal bastante alta, anterodorsalmente dirigida; en vista ventral, seno más o menos invaginado. Microornamentación constituida por microcóstulas radiales prolongadas en bases de espinas en forma de lágrimas, densamente dispuestas sobre toda la concha, cortadas por líneas de crecimiento finas y muy apretadas (Fig. 18I, 18M). La parte apical de la cavidad deltidial está ocupada por una corta placa deltidial bien formada, bastante profunda (Fig. 18J, 18L). Placas dentales fuertes pero cortas, extrasinales, generalmente situadas bajo los pares segundo y tercero de costillas laterales, altas y débilmente divergentes, soportando dientes cardinales simples, tubulares, redondeados. Campo muscular ventral reducido al fondo de la cavidad deltidial por

detrás del borde cardinal, apenas marcado, dividido por un miofragma inconspicuo. Caracteres internos de la valva dorsal desconocidos.

Observaciones. La forma y longitud de la interárea ventral aproximan nuestra especie a formas de *Tenticospirifer* Tien, 1938 como *T. plicatulus* (Paeckelmann, 1942) y *T. tenticulum* (Verneuil, en Murchison et al., 1845), pero dichas especies tienen interáreas casi totalmente planas, contorno de la concha más regular, mayor talla y superior número de costillas laterales. *Rigauxia?* cf. *acutosina* se parece también bastante, pero su concha es más regular, con interárea ventral más baja, gancho ventral más curvado sobre la interárea y número de costillas laterales algo mayor (comparar Tabs. 3 y 4 y Figs. 10 y 18).

Distribución geográfica y estratigráfica. Asturias (Norte de España), playas de Aramar y El Truán, SE

de Luanco (Figs. 3–4); Formación Piñeres, miembro P1, biozona de conodontos *Palmatolepis transitans*, Frasniense inferior (Fig. 7).

Subfamilia CYRTIOPSINAE Ivanova, 1972
Género *Eodmitria* Brice, 1982

Especie tipo. *Eodmitria supradisjuncta boloniensis* Brice, 1982. Frasniense inferior–medio; Francia.

Observaciones. El género *Eodmitria* fue creado por Brice (1982) con *Eodmitria supradisjuncta boloniensis* nov. subsp. como tipo. Más tarde, empero (Brice, 2003, comentario en la leyenda de la fig. 5) indicó (probablemente una errata inadvertida) que la especie tipo del género era *Eodmitria supradisjuncta belliloci* Brice, 1982, que “is emended in *Eodmitria belliloci*”, con cuyo nombre la incluyó también en la tabla 5 del mismo trabajo. Los dos últimos nombres son, por

Tabla 4. *Tenticospirifer?* *sinuosus* n. sp. Medidas de los individuos mejor conservados (ver Tabla 1). **P**, Paratipo.

Table 4. *Tenticospirifer?* *sinuosus* n. sp. Measurements of the best preserved individuals (see Table 1). **P**, Paratype.

DGO	L	a	a/L	as/a	Nc	Ns	hd	hd/ad	hd/L
24589	3,3	4,3	1,30	0,36	8	2	1,86	1,47	0,56
24568(3)	4,3	7	1,63	0,21	8–9	2–4			
24568(1)	4,6	5,7	1,46	0,30	7	3			
24568(24)	4,6	8,3	1,80	0,31	11	3–4	2,42	1,59	0,53
24582	4,7	7,1	1,51	0,26	8–9	3	1,8	1,30	0,38
24599	4,7	4,4	0,95	0,33	8–9	2–3	2,57	2,86	0,55
P24588	4,7	4,6	0,98	0,39	8	4	2,3	2,38	0,49
24568(25)	4,9	6,5	1,33	0,36	9	5–6			
P24586	4,9	6,5	1,31	0,33	8	3			
24568(60)	5,1	4,1	0,79	0,38	6–7	2–4	2,34	4,35	0,45
24600(9)	5,5	6,5	1,20	0,35	7–8				
24568(4)	6,1	8,2	1,34	0,29	9	4			
24568(22)	6,1	6,4	1,05	0,33	8	4–5	2,65		0,43
P24593	6,4	7,5	1,18	0,47	10–11	7			
24600(3)	6,7	9,1	1,36	0,41	12	7	3,87	2,27	0,58
24600(8)	6,7	8,6	1,26	0,22	10	6	3,12	1,78	0,46
24581	7,1	12,1	1,70	0,24	16	6	2,92	1,47	0,41
24569	7,8	10,4	1,33	0,38	9	6			
24568(59)	8,1	7,3	0,90	0,46			3,76	2,22	0,46
24579	8,5	10,7	1,26	0,29	12–13	5			
24597	8,5	14,0	1,65	0,31	10–11	6–7	5,19	1,41	0,73
24568(55)	8,7	14,1	1,60	0,42	13	8	5,01		0,57
24568(57)	8,8	8,4	0,96	0,35	9–10	6–7	2,49	2	0,28
24596 (8)	9,4	9,6	1,02	0,48	8	8	3,89	2,44	0,41
24572	9,5	11,6	1,22	0,39	13–15	6			
24568(58)	10	8,5	0,85	0,50	11–12	6	4,13	2,38	0,41
24580	10,1	10,4	1,03	0,39	9	6	3,65	1,96	0,36
24568(2)	10,6				9	6			
24568(17)	10,6	13,2	1,25	0,51	10	12			
24568(9)	11,4	14,3	1,25	0,37	11–13	10			
24574	11,8	12,1	1,02		12	6,7	10,6	5,26	0,90
24575	12,2	14,9	1,22	0,45	12	8	5,57	2,38	0,46
24596(7)	13	19	1,48	0,40	12–13	8			
24571	15,4				12	9	7,6	1,26	0,49

tanto, sinónimos objetivos de *Eodmitria supradisjuncta boloniensis* Brice, 1982. Gourvennec y Hosgor (2015) haciéndose, seguramente, eco de la intención de la autora consideraron la subespecie como especie autónoma, *Eodmitria boloniensis* Brice, 1982, criterio que se acepta en el presente trabajo. *Eodmitria* difiere de los géneros de Cyrtospiriferinae, en el contorno braquítirido de la concha, con ángulos cardinales redondeados, habitualmente obtusos, interárea ventral baja, seno y burrelete mal definidos, muy someros y costillas laterales algo más anchas que los espacios intercostales (ver “Información Suplementaria”).

Eodmitria briceae n. sp.

Figuras 19–21; Tabla 5; Información Suplementaria

Origen del nombre. Especie dedicada a Denise Brice, de la Faculté Libre des Sciences de Lille, Francia, investigadora infatigable y amiga entrañable, por sus trascendentales trabajos sobre el Devónico Medio y Superior del Boulonnais (Francia), entre muchos otros.

Holotipo. Ejemplar DGO 24606, concha completa bien conservada (Fig. 20A–20E).

Localidad y estrato tipo. Pequeño cabo rocoso, conocido como Punta Boletos (o Punta del Bolet), Este-Sureste de la villa de Luanco, capital del concejo de Gozón, Asturias. Playuela del flanco oriental de la punta, al Norte del embarcadero de El Dique (antiguo astillero de Luanco), en la desembocadura del arroyo El Cañeo (Fig. 3). Coordenadas SIGPAC: 43° 36' 40.65" N, 5° 47' 9.20" O. Yacimiento C-179, Calizas arenosas de la parte alta de la Formación Candás (Fig. 7), ¿zona de conodontos *Mesotaxis falsovalis*?; García-López y Sanz-López (2002a), Givetense terminal o ?Frasniense inferior, Intervalo Faunístico IF 24 (García-Alcalde, 1996).

Material. Trescientos veintisiete ejemplares, en buen estado, en general, Holotipo DGO 24606 (Fig. 20A–20E), treinta paratipos DGO 24601–24602, 24605, 24607, 24608 (2-3, 5, 7, 9-10), 24609, 24611–24619, 24622–24623, 24625–24632 (Figs. 20F–20VV y 21B, 21E–21G), y ciento cincuenta topotipos, DGO 31411 (5), 24603, 24608 (1, 4, 6, 8, 11-21, 23-39, 40-151), 24610, 24620–24621 y 24624 (Fig. 21A, 21C–21D), procedentes del estrato y localidad típicos. Treinta ejemplares del ancón de Perán, niveles C-129/130 (Fig. 3), cincuenta y seis ejemplares dudosos, determinados provisionalmente como *Eodmitria*? aff. *briceae*, DGO 24635 (1-56), de una playuela del flanco oriental de la Punta de Boletos, nivel C-126 (Figs. 3, 7); otros cincuenta a sesenta y siete ejemplares también dudosos, sin numerar, en muy mal estado, procedentes de diferentes niveles de la parte alta de la Formación Candás en la región costera asturiana.

Diagnosis. *Eodmitria* transversa, de tamaño pequeño a medio, contorno variable, completamente costada.

Burrelete dorsal y seno ventral redondeados, muy poco pronunciados, sobre todo el burrelete que es casi imperceptible. Alrededor de 20 costillas por flanco; cóstulas del seno y burrelete en número menor de diez, con divisiones e intercalaciones, debilitándose hacia el plano medio de la concha. Placa deltirial bien desarrollada, profunda. Placas dentales delgadas y largas. Campo muscular débil. Braquióforos soportando lateralmente fuertes placas fulcrales cónicas, tenoforidio robusto; campo muscular dividido por un miofragma fuerte. Espirialio dirigido posterolateralmente.

Descripción. Concha de tamaño pequeño a medio (promedio $L = 15,8$), algo más anchas que largas (promedio $a/L = 1,28$) (Tab. 5), de contorno variable, subcuadrado a subtrapezoidal, débilmente emarginado en el borde anterior, con márgenes cardinales redondeados y ángulos cardinales obtusos, excepcionalmente proyectados lateralmente como cortos mucrones (Fig. 21A–21B). Concha ventribiconvexa, bastante gruesa (promedio $g/L = 0,70$) (Tab. 5), de curvatura suave y regular, con los márgenes laterales a veces algo aplanados en vista anterior; máximo grosor hacia la mitad de la longitud o algo antes; máxima anchura hacia la mitad de la longitud. Umbo ventral algo extendido posteriormente, a veces asimétrico, sobre todo en ejemplares juveniles, con gancho erecto a incurvado, ángulo apical débilmente obtuso (promedio $\alpha = 95$) (Tab. 5). Interárea ventral relativamente baja, cóncava, fuertemente apsaclina con bordes posteriores poco definidos, más corta que la máxima anchura, estriada transversal y longitudinalmente; deltirio abierto, ocupando alrededor de $1/5$ de la anchura de la charnela (promedio $ad/Ch = 0,22$) (Tab. 5), con ranuras y burreletes deltidiales bien marcados; placa deltirial plana, relativamente corta, profundamente hundida en la cavidad deltirial. Interárea dorsal mucho más baja que la ventral, a veces casi lineal, anaclina, con nototirio abierto.

Seno y burrelete, relativamente estrechos, comenzando en los ápices de las valvas y ocupando en el frente $1/3$ de la anchura (promedio $asen/a = 0,33$) (Tab. 5), débilmente desarrollados, en particular el pliegue dorsal (que puede llegar a situarse a nivel con la superficie de los flancos de la valva), mal delimitados lateralmente. Lengüeta ventral casi inexistente; comisuras laterales rectas, comisura anterior débilmente uniplegada, a veces casi rectimarginada.

Concha completamente costada con costillas laterales simples y numerosas (fórmula costal para el 70% de los ejemplares; lateral $(18/24)/(17-23)$, medio $(7-10)/(6-9)$); número máximo de costillas laterales: 26 por flanco, de techo redondeado, algo más anchas que los espacios intercostales, excepcionalmente con el techo algo deprimido cerca de los márgenes de la concha, con los dos o tres pares de costillas posterolaterales obsolescentes; número máximo de cóstulas en seno y burrelete: 16, intercalares y bifurcadas, tendiendo

a debilitarse hacia el plano medio de la concha, haciéndose cada vez más finas y bajas, de manera que el pliegue dorsal da, a veces, la impresión de estar surcado sagitalmente; la fórmula sinal consta de un par de cóstulas primarias seguida por una fina cóstula media que suele ramificarse varias veces hacia delante y dos a tres pares sucesivos de cóstulas parietales, generalmente simples (Fig. 19).

Ornamentación radial cortada por finas líneas de crecimiento acumuladas, sobre todo, cerca de los márgenes de la concha y por *filae* concéntricas, muy finas, numerosas y apretadas.

Microornamentación generalmente dañada en los ejemplares disponibles, pero consistente, en apariencia, en finas pústulas o bases de espinas, dispuestas subradialmente.

Interior ventral con dientes pequeños, anterolateralmente dirigidos, apoyados sobre placas dentales delgadas y bastante largas, extrasinales; fosetas crurales estrechas y ranuras hipodeltidiales marcadas. Las placas dentales divergen algo hacia delante y limitan lateralmente el campo muscular salvo sus márgenes anterolaterales; cavidades deltiriales amplias y profundas.

Campo muscular poco excavado, longitudinalmente ovalado, con el margen anterior algo invaginado, ocupando casi un medio de la longitud y la cuarta parte de la anchura de la valva; impresiones de los aductores, lanceoladas y estrechas, situadas sobre la huella interna del surco ventral y separadas por un débil miofragma; impresiones de los diductores más extensas, reniformes, rodeando por completo las aductorales, divididos por la traza interna de los bordes del surco ventral.

Interior dorsal con braquióforos verticales y delgados que flanquean una plataforma nototirial alta, con tenoforidio robusto, compuesto por cinco a diez laminillas verticales, subradiales, separadas en dos haces por un fino surco medio (Fig. 24G); bases crurales extendidas distalmente en apófisis crurales espiniformes; los braquióforos soportan lateralmente placas fulcrales cóncavas, elevadas sobre el fondo de la valva y unidas a los bordes anteriores de la interárea, donde se asientan cavidades dentales no denticuladas, divergentes, profundas y semicónicas. Las placas crurales se unen en el fondo de la valva a un miofragma medio relativamente ancho, bajo y redondeado, que tiende a adelgazar hacia delante extendiéndose más allá de la mitad de la longitud de la valva y del margen anterior del campo muscular (Fig. 21G).

Campo muscular compuesto por dos pares de huellas de aductores, las posteriores reniformes, excavadas en el fondo de la valva a ambos lados de la traza interna del pliegue dorsal y más extensas que las del par anterior y separadas de ellas por profundos surcos curvos; huellas del par anterior longitudinalmente ovaladas, poco excavadas, implantadas en el fondo de la traza interna del pliegue dorsal a ambos lados del miofragma (Fig. 21F).

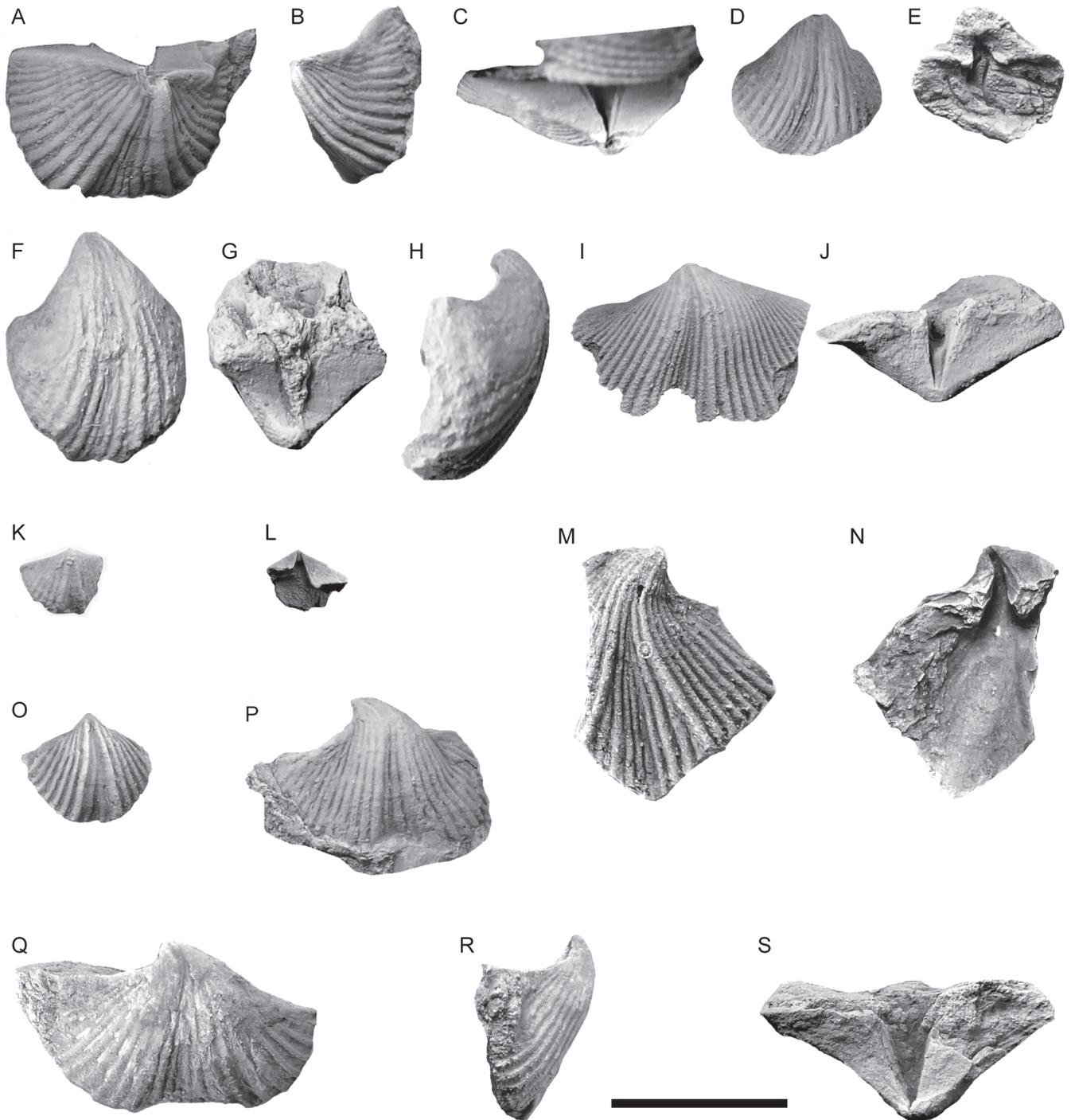
Conos del espiralio con doce vueltas o más, dirigidos posterolateralmente (Fig. 21E).

Observaciones. La especie tipo del género *Eodmitria*, *Eodmitria supradisjuncta boloniensis* Brice, 1982 (*Eodmitria boloniensis* Brice, 2003) y *E. oblivialis* Sartenaer, 1982 son formas casi biconvexas, considerablemente mayores que la nuestra, con muchas más costillas las cuales, además, suelen

Figura en página siguiente

Figura 18. *Tenticospirifer? sinuosus* n. sp. Todos de la sección de Punta Boletos-playa de Aramar, Formación Piñeres, P1, biozona informal *aramaris* de braquiópodos, Frasnense inferior. Holotipo y paratipos de la localidad y estrato típico, yacimiento A-226. **A–C**, Holotipo DGO 24595, vistas ventral, lateral y posterior de un ejemplar muy asimétrico; **D–E**, Paratipo DGO 24593, valva ventral asimétrica en vistas externa e interna, mostrando la costulación del seno; **F–H**, DGO 24580, valva ventral asimétrica en vistas externa y posterior, mostrando una placa deltirial en el fondo de la cavidad deltirial, Playa de Aramar, yacimiento C-92; **I–J**, DGO 24581, valva ventral fragmentaria, asimétrica, en vistas externa y posterior, mostrando microornamentación granulosa y placa deltirial, Id; **K–L**, Paratipo DGO 24590, valva ventral juvenil fragmentaria, mostrando una placa deltirial; **M–N**, DGO 24598 valva ventral fragmentaria asimétrica, muy sigmoidal, en vistas externa e interna, mostrando la microornamentación y una placa deltirial. Punta del Carmen, C-127 (equivalente a C-92); **O**, DGO 24586, valva ventral juvenil en vista externa mostrando una costulación sinal muy simple, yacimiento A-226; **P**, Paratipo DGO 24594, valva ventral sigmoidal mostrando la costulación sinal, yacimiento A-226; **Q–S**, DGO 24597, valva ventral sigmoidal en vistas externa, lateral y posterior. Punta del Carmen (Luanco), yacimiento C-127; barra de escala = 10 mm.

Figure 18. *Tenticospirifer? sinuosus* n. sp. From the Boletos point-Aramar beach section, Piñeres Formation, P1, *aramaris* informal brachiopod zone, latest early Frasnian to earliest Middle Frasnian. Holotype and paratypes from the locus and stratum typum, locality A-226. **A–C**, Holotype DGO 24595, ventral, lateral and posterior views of a strongly asymmetric specimen; **D–E**, Paratype DGO 24593, asymmetrical ventral valve in external and internal views, showing the sinus costellae; **F–H**, DGO 24580, asymmetrical ventral valve in external and posterior views, showing the delthyrial plate, Aramar beach, level C-92; **I–J**, DGO 24581, fragmentary asymmetric ventral valve in external and posterior views, showing a tuberculate microornamentation and a delthyrial plate, Id; **K–L**, Paratype DGO 24590, fragmentary juvenile ventral valve, showing the delthyrial plate; **M–N**, DGO 24598, fragmentary sigmoidal, asymmetrical ventral valve, in external and internal views, showing the microornamentation and the delthyrial plate. El Carmen point, level C-127 (equivalent to level C-92); **O**, DGO 24586, juvenile ventral valve in external view showing a very simple sinus ornament, locality A-226. **P**, Paratype DGO 24594, sigmoidal ventral valve showing the sinus ornament, level A-226; **Q–S**, DGO 24597, sigmoidal ventral valve in external, lateral and posterior views. El Carmen point (Luanco), level C-127; scale bar = 10 mm.



dividirse no sólo en el surco y pliegue sino también sobre los flancos. La única forma del Givetiense más alto, conocida hasta ahora, *E. sezgini* Gourvenec y Hosgor, 2015, se parece mucho a la asturiana, pero es más pequeña, con la máxima anchura cerca de la charnela y surco ventral y pliegue dorsal más débiles iniciándose, además, por delante de los ápices. La especie *Dmitria seminoi* Verneuil (en Viquesnel, 1850), fue asignada con dudas a *Eodmitria* por Gourvenec y Hosgor (2015). Sartenaer (1982), sin embargo, arguyó, convincentemente en nuestra opinión, contra tal identificación, señalando, además, que *D. seminoi* es una forma mucho más moderna, propia

del Fameniense medio y superior de las Montañas de Elburz, en Irán, nunca hallada en Europa occidental (*Dmitria seminoi* Vandercammen, en Coen-Aubert, 1974, pertenece claramente a *Eodmitria obliovalis grandis*, del Frasnense más bajo; ver Sartenaer, 1982).

Distribución geográfica y estratigráfica. Asturias (Norte de España), Punta Boletos (Este-Sureste de Luanco) y Ancón de Perán (Sureste de Candás) (Fig. 3). Parte alta de la Formación Candás (miembro D), ?zona *falsiovalis*, de conodontos, Intervalos Faunísticos 23–24, Givetiense terminal a ?Frasniense inferior (Figs. 4, 7).

Tabla 5. *Eodmitria briceae* n. sp. Medidas de los individuos mejor conservados (ver Tabla 1); **H**, Holotipo.**Table 5.** *Eodmitria briceae* n. sp. Measurements of the best preserved individuals (see Table 1). **H**, Holotype.

DOGO	L	a	g	a/L	g/L	Nc	Ns	as/a	α	ad/hd	ai/a	ad/ai
24608(16)	24,4	28,3	17,5	1,16	0,72	24			98	1,01	1	0,18
P24601	24,2	30,4	16,6	1,26	0,68	22	12	0,43	96	1,08	1	0,21
24608(17)	21,7	27	16	1,2	0,74				100	0,82	1	0,20
24608(145)	23,8	31	15,4	1,30	0,65	26	12	0,53		0,75	1	0,32
P24612	20,5	26	14	1,27	0,68	20	10	0,34				
24604	20,4	29	13	1,42	0,64	24	8	0,32		0,74	1	0,16
P24602	20,3	28	13,3	1,38	0,65	26	10	0,31	99	1,14	1	0,17
P24605	20,3	25,3	15	1,25	0,74	21	7	0,39	105	0,96	0,84	0,16
P24613	19,5	27		1,38		22	9	0,26		1,13		0,19
P24615	19,5	20,3	11,6	1,04	0,59	20	8	0,36	103	0,96	0,91	0,21
P24628	19,3	27,6	13,3	1,43	0,69	24	9	0,32		0,97	1	0,20
24608(150)	19,3	21,9	13,1	1,13	0,68	22	9			1,11	1	0,27
P24608(22)	19	22,1	13,5	1,16	0,71	23	9	0,24				
24608 (1)	19,6	21	13,3	1,07	0,68	–			103	0,79	1	0,23
24608(42)	19	22,7		1,19		20	8	0,31	92	0,96	1	0,20
H24606	18	21,7	12,8	1,20	0,71	24	9	0,28	103	0,91	1	0,24
P24607	17,6	24	13,6	1,36	0,77	25	10	0,35	102			
P24630	17,3	20,7	11,1	1,20	0,64	18	8	0,39	92	1,04	1	0,24
P24616	16,6	21	12	1,23	0,72	19	10	0,30			0,78	
P24608(2)	16,6	20,5	12	1,23	0,72	22	8	0,33	96		1	
24608(25)	16,4	22	10,9	1,34	0,66	25	11	0,36			1	
24608(26)	16,3	22,9	12,8	1,40	0,78	22	11	0,35			1	
24608(32)	15,6	18		1,18		22	9	0,41	92			
P24608(3)	15	20	10,7	1,33	0,71	22	8	0,23	90		1	
P24618	15	19	11,6	1,25	0,77	20	10	0,33		1,20	0,97	0,26
P24619	15	18,7	11,1	1,25	0,74	20	8	0,34	91	0,85	0,91	0,22
24608(151)	14,6	16,7	10,2	1,1	0,70				90	1,24		0,24
24608(46)	14,5	17,3		1,19		21	9	0,29	101	0,88	0,87	0,21
24608(29)	14	23,2	9,7	1,66	0,69	23	6	0,24	92	1,33	1	0,15
24621	13,3	13,7	8,7	1,03	0,63	21	11	0,36	94	1,08	0,71	0,21
24608(8)	11,1	15,8		1,42		20	8	0,27	88	1,05	1	0,20
P24608(10)	9,4	11		1,17		17	8	0,31	92		0,70	
24608(11)	8,8	10,6	6,1	1,20	0,69	16	7	0,34	93	1,16	0,76	0,36
P24608(7)	8,7	11,8	6,3	1,36	0,72	18	6		86		1	
P24608(5)	8,5	13,5	6,6	1,59	0,78	19	7	0,33	109	0,83	0,83	0,22
P24608(9)	8,5	11,4	6	1,34	0,70	16	7	0,25	94	1,06	1	0,24
P24623	8,4	9	5,8	1,07	0,69	18	6	0,29	73			
P24631	7,7	9,8	5,7	1,27	0,74	17	5	0,33	82	1,07	<1	0,23
24608(13)	6,4	7	4,9	1,09	0,76	11	5	0,30	87		1	
P24609	3,7	4,4	3,3	1,19	0,89	11	4	0,41	91	1,13	0,73	0,34

Suborden DELTHYRIDINA Ivanova, 1972
 Superfamilia DELTHYRIDOIDEA Phillips, 1841
 Familia MUCROSPIRIFERIDAE Boucot, 1959
 Subfamilia MUCROSPIRIFERINAE Boucot, 1959
 Género *Apousiella* Carter, 1972

Especie tipo. *Spirifer bouchardi* Murchison, 1840, p. 253, pl. 2, fig. 5a–5c, *non* Carter 1972, p. 733–735, pl. 1, fig. 30.45, fig.-text 2 = *Apousiella belliloci* (Rigaux,

1908); por designación de Brice (1988b). Frasnense medio; Bélgica.

Observaciones. Brice, en Brice *et al.* (1979), analizó detalladamente las vicisitudes sufridas por el tipo de *Apousiella* Carter, 1972: *Spirifer bouchardi* Murchison, 1840, señalando la confusión del autor del género entre dicha especie y la forma denominada por Rigaux (1908), *Spirifer bouchardi* Mutatio *belliloci*. Brice (*op. cit.*),

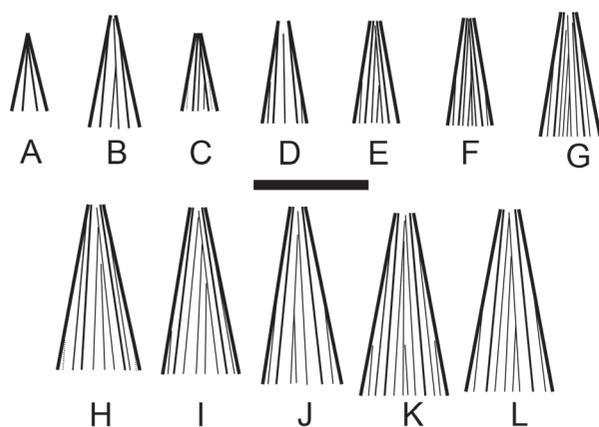


Figura 19. *Eodmitria briceae* n. sp. Fórmulas de costulación sinial. *Trazo grueso*, costillas que bordean el seno; *trazo intermedio*, cóstulas primarias; *trazo fino*, cóstulas secundarias; *trazo discontinuo*, cóstulas incipientes. La fórmula sinial más frecuente comprende hasta ocho elementos: las cóstulas primarias, otro par de costillas parietales naciendo por delante de las primarias, y una fina cóstula media, que se bifurca hacia delante, con una de sus ramas dividiéndose, a su vez, una o varias veces en las diferentes variantes que se observan en la figura; **H**, Holotipo; **P**, Paratipo. Números de repositorio (Museo del Departamento de Geología de Oviedo, **DGO**); **A**, 24608(13); **B**, P24608(10); **C**, 24608(12); **D**, P24608(9); **E**, 24608(7); **F**, P24611; **G**, 24608(15); **H**, 24608(35); **I**, 24608(46); **J**, P24608(3); **K**, P24618; **L**, H24606; barra de escala = 10 mm.

Figure 19. *Eodmitria briceae* n. sp. Types of sinus costellate formulas. *Thick lines*, sinus bordering ribs; *fine lines*, primary costellae; *finest lines*, secondary costellae; *dashed lines*, incipient costellae. The most frequent sinus costellate formula consists of up to eight elements: a fine median costella, arising near the beak that bifurcates forward, with one of its branches dividing, in turn, one or several times in the different variants that can be seen in the figure, one pair of primary costellae, and another pair of parietal costellae arising in front of the primaries; **H**, Holotype; **P**, Paratype. Repository numbers (Museum of the Department of Geology of Oviedo, **DGO**); **A**, 24608(13); **B**, P24608(10); **C**, 24608(12); **D**, P24608(9); **E**, 24608(7); **F**, P24611; **G**, 24608(15); **H**, 24608(35); **I**, 24608(46); **J**, P24608(3); **K**, P24618; **L**, H24606; scale bar = 10 mm.

escogió un neotipo para *Spirifer bouchardi*, al haberse perdido el ejemplar original, y mantuvo, desde entonces, la separación entre las formas discutidas, reforzada por la elevación al rango específico de la forma de Rigaux, posiblemente establecida a partir de Asselberghs (1936) y adoptada por Brice y autores posteriores, incluido el presente autor, desde, al menos, 1980 (Brice et al., 1979). Brice (1988b, p. 379–384) describió las especies de *Apousiella* de la sucesión de Ferques (Bas Boulonnais, Francia), aportando un excelente cuadro de los principales caracteres diferenciales (Brice, 1988b, p. 379).

Apousiella parece una forma estrictamente nordgondwánica desde el punto de vista paleogeográfico, frecuente en el dominio iberoarmórico-magrebí (Plusquellec, 1987) en sucesiones post-Evento

Tagánico, del Givetense superior. Los escasos taxones citados en otras provincias paleogeográficas, y en términos estratigráficos anteriores al Givetense superior, son dudosos, y probablemente pertenecen a géneros diferentes, *Mucrospirifer* Grabau, 1931 y *Eleutherokomma* Crickmay, 1950, sobre todo, con placas dentales bien desarrolladas.

Apousiella mozarti n. sp.

Figuras 22–23; Tabla 7

Origen del nombre. Especie dedicada al gran compositor Wolfgang Amadeus C. Mozart, por el placer inacabable de su música.

Holotipo. Ejemplar DGO 24636, concha completa, relativamente bien conservada, aunque con un extenso pegote silicificado sobre parte de la valva ventral (Fig. 23A–23E).

Localidad y estratotipo. Extremo noroccidental de la Punta Boletos (Este-Sureste de Luanco, concejo de Gozón, Asturias, Norte de España), yacimiento A-224 (Figs. 3, 7), coordenadas Google Earth Pro 43° 36' 43.60" N, 5° 47' 17.14" O. Calizas arenosas, silicificadas del techo de la Formación Candás (Fig. 7), parte baja de la biozona de conodontos *falsiovalis* (cf. García-López y Sanz-López, 2002a), Intervalo Faunístico 24, Givetense terminal o Frasnense basal.

Material. Trescientos cuarenta y cinco ejemplares en regular a mal estado de conservación. Holotipo DGO 24636 (Fig. 23A–23E) y veintisiete paratipos, DGO 24637–24649 y 24652–24665 (Fig. 23F–23EE), del estrato tipo y trescientos diecisiete ejemplares, DPO 48810–48833, 48848–48868, 48869 (1–117) y 48870 (1–147) de otras procedencias. Los ejemplares son, en general, bivalvos, pero se encuentran bastante silicificados y fracturados diagenéticamente.

Diagnosis. *Apousiella* de pequeño tamaño, gruesa, casi biconvexa, seno ventral y burlete anchos, costilla media del seno y surco medio del burlete débiles, 4–6 costillas radiales por flanco, rara vez 7. Interior de ambas valvas con fuertes espesamientos callotestarios umbonales. Sin placas dentales ni placas crurales. Campos musculares divididos por finos miofragmas medios. Espirialio con conos dirigidos lateralmente.

Descripción. Concha pequeña (promedio $L = 7,9$ mm; L máximo = 10,4 mm), de contorno trapezoidal, algo más ancha que larga (promedio $a/L = 1,27$, que sería aún mayor si todos los ejemplares conservasen las puntas cardinales) (Tab. 7), con cortos mucrones cardinales (Fig. 23Q) frecuentemente rotos en los ejemplares disponibles; máxima anchura coincidiendo con la charnela, ángulos cardinales agudos a casi rectos, con débiles escotaduras por delante de las puntas cardinales, perfil lateral prácticamente biconvexo, en ocasiones débilmente dorsibiconvexo,

concha relativamente gruesa (promedio $g/L = 0,67$) (Tab. 7), valvas abombadas con la máxima curvatura en la mitad posterior de la concha; en vistas anterior y posterior, flancos de la valva ventral débilmente cóncavos o aplanados, los de la dorsal suavemente convexos. Flancos cubiertos de costillas radiales, subangulosas, simples, en número de cinco a seis por flanco (Tab. 7), con intervalos algo más estrechos; las puntas cardinales y partes colindantes carecen de costillas; la componente lateral del crecimiento, deja así una estrecha franja convexa lisa en el borde posterior de las valvas, pero las costillas tienden a arrancar del ápice de las valvas; uno o dos pares de costillas posterolaterales son más débiles que las otras, incluso obsoletas. Las costillas están atravesadas por un sistema de lamelas y filae concéntricas de crecimiento numerosas y próximas, regularmente espaciadas, imbricadas, que confieren un aspecto escamoso a la concha (Fig. 23DD). No existe ningún otro elemento micro-ornamental. Interáreas estrechas de bordes paralelos, surcadas por finas líneas de crecimiento horizontales, la ventral apsaclina y cóncava, con una escotadura triangular media bastante estrecha (promedio anchura deltirio/anchura: 0,21; incluso menos debido a la rotura habitual de uno o ambos mucrones) (Tab. 7); deltirio parcialmente cubierto por un deltidio apical, probablemente perforado por un foramen apical, difícil de observar debido a la fuerte y grosera silicificación de la concha. Interárea dorsal anaclina con nototirio abierto. Gancho ventral saliente, incurvado y proyectado sobre la interárea; ángulo apical algo obtuso (promedio $\alpha = 93^\circ$) (Tab. 7); gancho dorsal pequeño. Seno y burrelete relativamente anchos, muy bien definidos, ocupando en el frente más de la cuarta parte de la anchura de la concha (promedio $a_s/a = 0,29$, $n = 25$) (Tab. 7); seno de paredes laterales abruptas, inclinadas hacia el plano de simetría, con el fondo ocupado por una costilla fina y bastante baja,

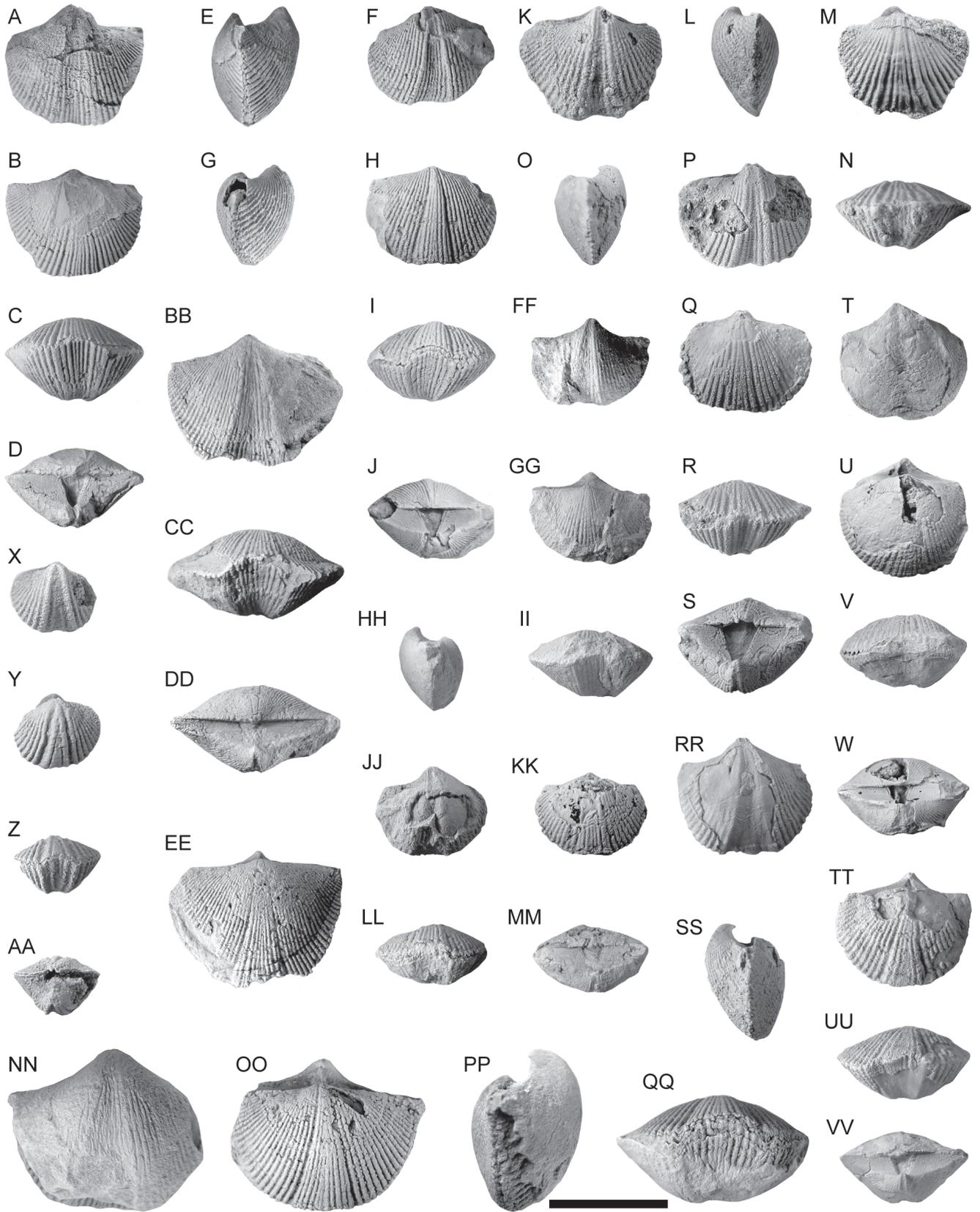
subangulosa, que nace muy cerca del ápice de la valva, al tiempo que los demás elementos ornamentales radiales; burrelete casi plano, con un surco medio muy débil, a veces prácticamente inexistente, situado a nivel del resto de la valva; lengüeta trapezoidal poco desarrollada. Costillas que bordean el seno netamente más altas y gruesas que las otras y surcos que limitan el burrelete también más importantes que los otros. Comisuras fuertemente endentadas por los elementos radiales; comisura anterior prácticamente parasurcada (Fig. 23D); comisuras laterales rectas. Algunos moldes internos ventrales parciales y las secciones seriadas del ejemplar DGO 24651 (Fig. 22), permiten observar dientes cardinales muy desarrollados no soportados por placas dentales (Fig. 23R–23S), cojinete septal, macizo y alto, campo muscular ventral romboidal excavado en la valva, netamente dividido por la huella interna del seno; huellas musculares aductorales lanceoladas y estrechas, excavadas en el fondo del surco sinal, separadas por un fino miofragma medio que nace en la base del cojinete septal; huellas de los aductores limitadas lateralmente por las de los diductores, triangulares y más extensos, divididos por las aristas que reflejan el trazado de las costillas que bordean el seno y surcados por estrías subradiales (Fig. 23V). Interior de ambas valvas con fuertes espesamientos callotestarios umbonales, prolongados hacia delante por finos miofragmas medios, cavidades dentales profundas y braquióforos altos acoplados a la base de los dientes, formando un sistema articular complementario. Restos de un espiralio muy fragmentado (Fig. 22). Ningún otro carácter interno es visible en el material disponible.

Ontogenia. En las especies de *Apousiella* estudiadas no hay criterios adecuados para distinguir entre las fases juveniles (neánicas) y adultas (efébicas) de los ejemplares disponibles. El trazado de las líneas de

Figura en la página siguiente

Figura 20. *Eodmitria briceae* n. sp. Todos del estrato y localidad típicos. **A–E**, Holotipo DGO 24606, vistas ventral, dorsal, anterior, posterior y lateral; **F–J**, Paratipo DGO 24618, vistas ventral, lateral, dorsal, anterior y posterior; **K–N**, Paratipo DGO 24608 (10), vistas ventral, lateral, dorsal y anterior; **O–S**, Paratipo DGO 24631, vistas lateral, ventral, dorsal, anterior y posterior de una concha mostrando restos de microornamentación pustulosa; **T–W**, Paratipo DGO 24615, vistas ventral, dorsal, anterior y posterior de un individuo algo desconchado; **X–AA**, Paratipo DGO 24609, individuo neánico, vistas ventral, dorsal, anterior y posterior; **BB–EE**, Paratipo DGO 24602, vistas ventral, anterior, posterior y dorsal; **FF–II**, Paratipo DGO 24608 (3), vistas ventral, dorsal, lateral y anterior; **JJ–MM**, Paratipo DGO 24619, vistas ventral, dorsal, anterior y posterior; **NN–QQ**, Paratipo DGO 24601, vistas ventral, dorsal, lateral y anterior; **RR–VV**, Paratipo DGO 24630, vistas ventral, lateral, dorsal, anterior y posterior de un individuo cuya valva ventral, bastante desconchada, muestra la presencia de placas dentales rectas, finas y largas, extra-sinales, divergiendo anteriormente; barra de escala = 20 mm.

Figure 20. *Eodmitria briceae* n. sp. All specimens from the locus and stratum typicum. **A–E**, Holotype DGO 24606, ventral, dorsal, anterior, posterior, and lateral views; **F–J**, Paratype DGO 24618, ventral, lateral, dorsal, anterior and posterior views; **K–N**, Paratype DGO 24608 (10), ventral, lateral, dorsal and anterior views; **O–S**, Paratype DGO 24631, lateral, ventral, dorsal, anterior and posterior views of a shell showing a pustular micro-ornamentation; **T–W**, Paratype DGO 24615, ventral, dorsal, anterior, and posterior views of a somewhat decorticated shell; **X–AA**, Paratype DGO 24609, neanic shell, ventral, dorsal, anterior and posterior views; **BB–EE**, Paratype DGO 24602, ventral, anterior, posterior and dorsal views; **FF–II**, Paratype DGO 24608 (3), ventral, dorsal, lateral and anterior views; **JJ–MM**, Paratype DGO 24619, ventral, dorsal, anterior and posterior views; **NN–QQ**, Paratype DGO 24601, ventral, dorsal, lateral and anterior views; **RR–VV**, Paratype DGO 24630, ventral, lateral, dorsal, anterior and posterior views of a very decorticated shell, that allows to appreciate the occurrence of thin, long, straight, extra-sinal dental plates, diverging anteriorly; scale bar = 20 mm.



crecimiento parece mostrar un cambio ontogenético de formas más aladas con ángulos cardinales agudos, de contorno triangular a formas más equitridas, de ángulos cardinales rectos o casi y contorno cuadrangular. El modo de vida sería probablemente

similar al de *Apousiella dorlodoti peranensis* n. subsp. (ver luego) ya que cualitativamente la morfología es la misma: presencia de mucrones cardinales, valva ventral lastrada posteriormente por el espesamiento callotestario de sus paredes, fuerte desarrollo de la

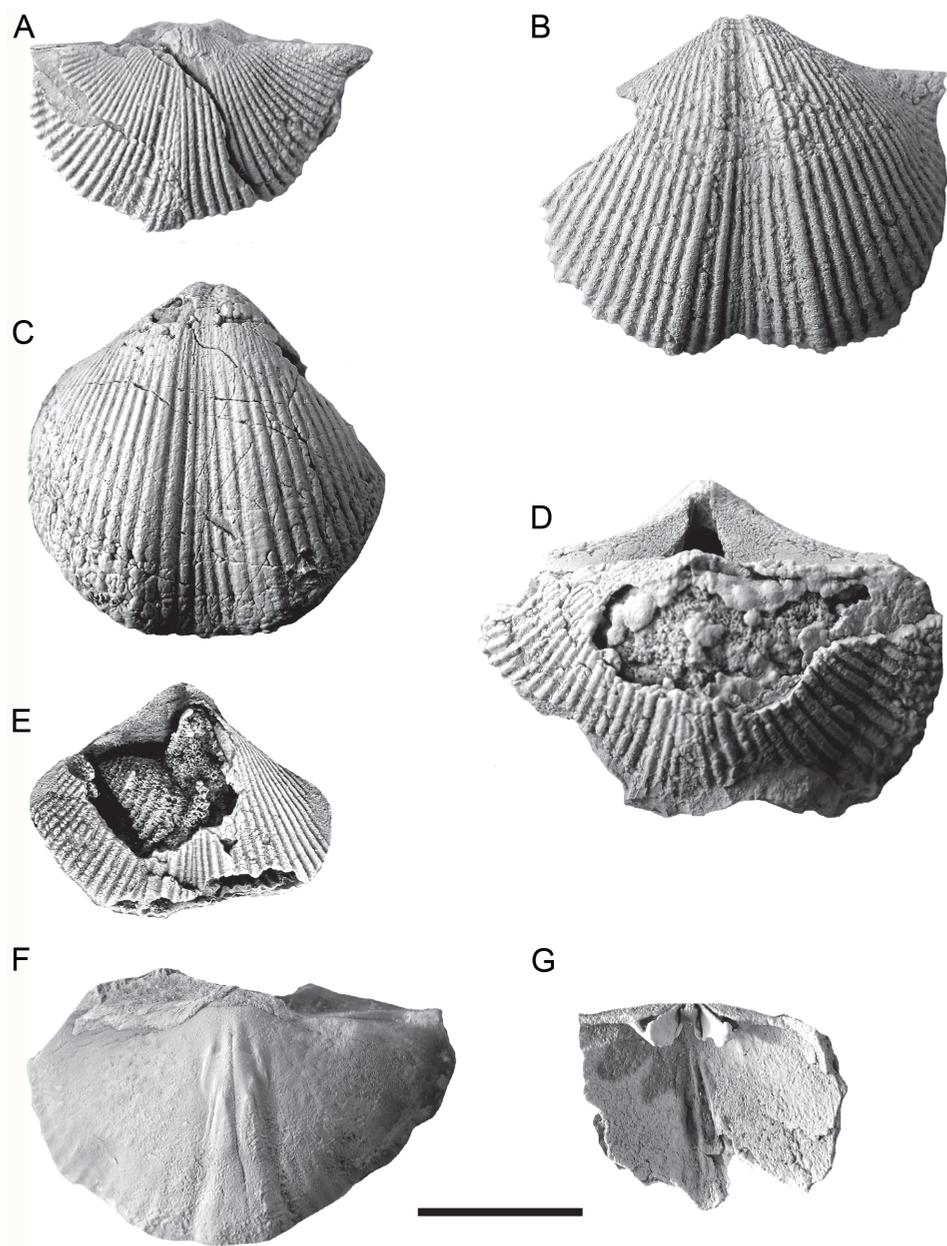


Figura 21. *Eodmitria briceae* n. sp. **A**, Topotipo DGO 24620, vista dorsal de un individuo mostrando el desarrollo mucronado de la charnela; **B**, Paratipo DGO 24629, valva ventral algo rota mostrando las cóstulas finales y el desarrollo mucronado de la charnela; **C**, Topotipo DGO 24603, valva ventral algo rota y desgastada, mostrando las cóstulas sinuales; **D**, Topotipo DGO 24624, concha algo rota en vista dorsal, mostrando una placa deltirial corta; **E**, Paratipo DGO 24614, vista dorsal, de una concha con la valva dorsal parcialmente rota mostrando el cono espiral derecho del braquidio, dirigido posterolateralmente; **F**, Paratipo DGO 24617, molde interno dorsal, mostrando las huellas del campo muscular, bisectadas por un fino y largo miofragma, y el sistema gonadal disperso a ambos lados del campo muscular; **G**, Paratipo DGO 24632, interior de una valva dorsal algo rota, mostrando la denticulación irregular del borde cardinal, las cavidades dentales elevadas sobre placas fulcrales, braquióforos dirigidos anterolateralmente, proceso cardinal con ctenoforidio, bases crurales, y campo muscular dorsal asentado en el fondo de la huella interna del burrelete dorsal, dividido por un miofragma medio muy desarrollado; barra de escala = 10 mm.

Figure 21. *Eodmitria briceae* n. sp. **A**, Topotype DGO 24620, dorsal view of a clearly mucronate shell; **B**, Paratype DGO 24629, slightly broken ventral valve showing the sinus costellae and the mucronate development of the hinge; **C**, Topotype DGO 24603, slightly broken and worn ventral valve, showing the sinus costellae; **D**, Topotype DGO 24624, dorsal view of a somewhat broken shell, showing a short delthyrial plate; **E**, Paratype DGO 24614, dorsal view of a shell with the dorsal valve partially broken showing the right spiral cone of the brachidium, posterolaterally oriented; **F**, Paratype DGO 24617, internal dorsal cast, showing the traces of the muscle attachment field, bisected by a thin and long myophragm, and gonadal pits scattered on both sides of the muscle field; **G**, Paratype DGO 24632, somewhat broken dorsal valve, showing the irregular denticulation of the cardinal border, the dental sockets raised on fulcral plates, brachiophores anterolaterally directed, ctenophoridium, crural bases, and the dorsal muscle attachment field seated at the bottom of the inner imprint of the median fold, divided by a well-developed median myophragm; scale bar = 10 mm.

musculatura y ornamentación concéntrica imbricada. La estabilización podría ser, en todo caso, menor en *Apousiella mozarti* por la escasa alación y perfil más globoso y la eficacia en la separación de corrientes inhalantes y exhalantes menor, debido a la morfología del borde de la apertura (parasurcada en *A. mozarti*, frente a episurcada en *A. dorlodoti peranensis*), así como puntas cardinales más cortas en *A. mozarti*. Pero es posible que las condiciones del medio no fuesen tampoco exactamente las mismas para las poblaciones de una y otra forma y que la diferenciación morfológica mencionada sea la respuesta evolutiva adecuada en cada caso. Se carece aún de análisis sedimentológicos que permitan responder a esta incógnita concreta.

Observaciones. *A. mozarti* es una forma próxima a *A. dorlodoti*, aunque más pequeña y globosa, con menos costillas laterales y contorno algo más alado, flancos de ambas valvas aplanados a suavemente convexos y umbo ventral más prolongado posteriormente. Podría suponerse que *A. mozarti* fuese un conjunto de individuos “juveniles” de *A. dorlodoti* seleccionados por corrientes lejos de su biocenosis original. Sin embargo, el hecho de que la inmensa mayoría de ejemplares, a pesar de todos los daños diagenéticos que presentan, provocados principalmente por la silicificación, sean conchas bivalvas, así como su coexistencia con otras especies compuestas también por ejemplares articulados de géneros tan variados

como *Aulacella*, *Athyris*, *Douvillina*, *Devonoproductus* y *Tenticospirifer*, algunos de tamaño grande, parece descartar dicha posibilidad. La morfología externa de la nueva especie, particularmente, el tamaño, perfil biconvexo, y escaso desarrollo de la costilla media sinal y surco medio del burlete, la aproximan a especies pequeñas de espiriferidos como *Eleutherokomma Crickmay*, 1950. La diferencia principal radicaría en la microornamentación de finas microestrías radiales, a veces espinosas, y presencia de placas dentales bien desarrolladas en *Eleutherokomma*, ausente en todas las especies de *Apousiella*, incluida *A. mozarti* n. sp.

Distribución geográfica y estratigráfica. Asturias (Norte de España), Punta Boletos (Fig. 3). Formación Candás, parte inferior de la zona *falsiovalis* de conodontos, Givetiense terminal-?Frasniense basal (Fig. 7).

Apousiella dorlodoti (Rigaux, 1908)

Apousiella dorlodoti peranensis n. subsp.

Figuras 24–30; Tabla 6

v. 1979 *Apousiella* (?) *bouchardi* cf. *dorlodoti*; García-Alcalde, en García-Alcalde *et al.*, p. 10, fig. 9.

v. 1990 *Apousiella* cf. *dorlodoti*; García-Alcalde, en Truyols *et al.*, fig. 1.

v. 1995 *Apousiella* cf. *dorlodoti*; García-Alcalde, fig. 7.

v. 1996 *Apousiella* cf. *dorlodoti*; García-Alcalde, fig. 3.

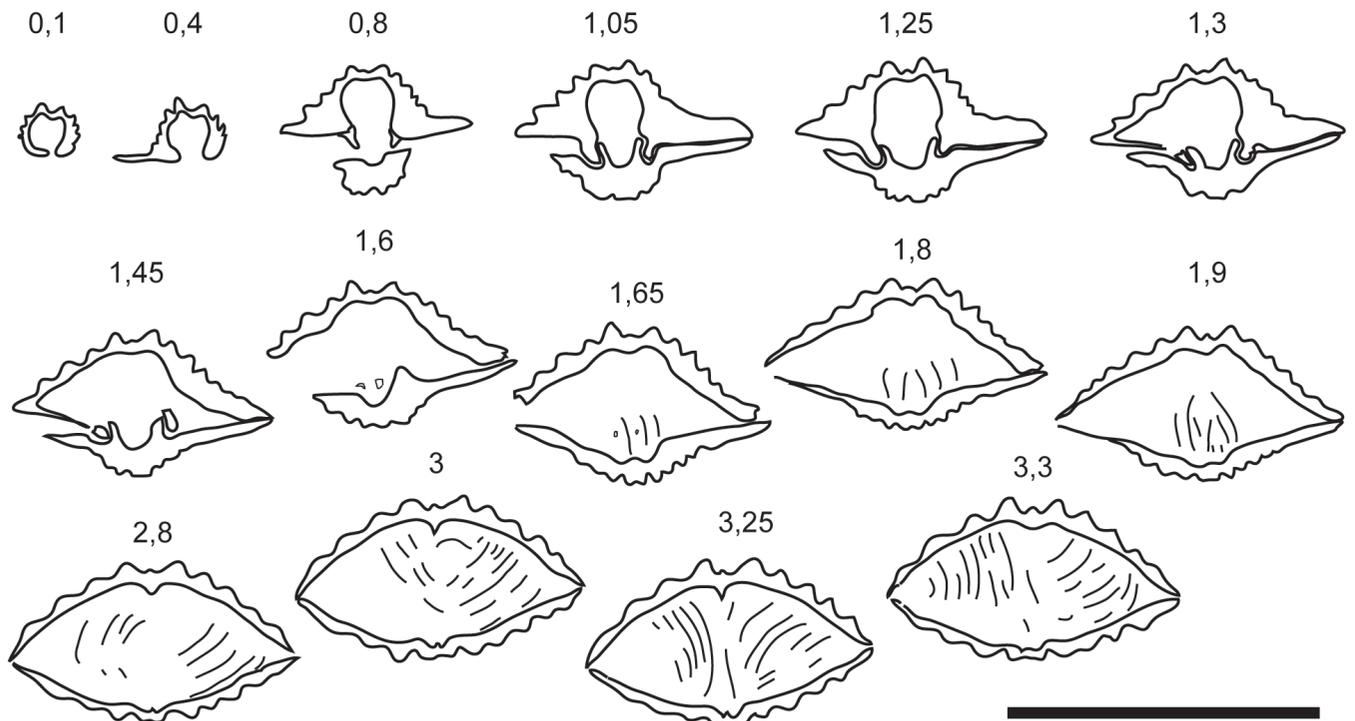


Figura 22. *Apousiella mozarti* n. sp. Topotipo DGO 24651. Secciones seriadas en dirección postero-anterior, normales al plano de simetría y al comisural, mostrando las estructuras principales del interior de la concha, incluido el espiralio, muy roto. Obsérvese la ausencia de placas dentales. Distancias al ápice de la concha en milímetros; barra de escala = 10 mm.

Figure 22. *Apousiella mozarti* n. sp. Topotype DGO 24651. Serial sections in the postero-anterior direction, normal to the symmetry and commissural planes, showing the main structures inside the shell, including the very broken spiralium. Note the lack of dental plates. Distances to the beak of the shell in millimeters; scale bar = 10 mm.

v. 2002 *Apousiella* cf. *dorlodoti*; García-Alcalde, en Gibbons y Moreno, fig. 6.7.

Origen del nombre. Del ancón de Perán, la localidad típica de la subespecie, cerca de Candás, la capital del concejo de Carreño, Asturias, Norte de España (Figs. 2–3).

Holotipo. Ejemplar DGO 24676 (Fig. 28A–28E), muy bien conservado, con las puntas cardinales algo desgastadas.

Localidad y estrato tipo. Plataforma de abrasión de la pequeña playuela del borde oriental del ancón de Perán (c. 1 km ESE de Candás, Carreño, Asturias, N de España) (Figs. 2, 3), coordenadas Google Earth Pro, 43° 34' 59.32" N, 5° 45' 16.36" O. Nivel de caliza arcillosa de la parte superior de la Formación Candás, en su localidad tipo, miembro D, nivel Ca129/Ca130 (aproximadamente hacia el nivel 53 del Miembro Cantera; Bereskin, 1978). Intervalo Faunístico 23, biozona de conodontos *hermanni*, Givetiense superior.

Material. Cuatrocientos noventa y cinco ejemplares en variable estado, Holotipo DPO 24676 y cuarenta y nueve paratipos, DPO 24673, 24675, 24677–24689, 24691–24697, 24699–24703, 24704 (187), 24707–24727, (Figs. 26–28) de la localidad y estrato típicos. Doscientos setenta y tres topotipos DGO 24674 (1–57), 24690, 24698, 24704 (1–186), 24705 (1–27) y 24706, de la localidad típica. Seis ejemplares DGO 24731 (18–23), del extremo oriental del ancón de Perán, nivel 131D/132. Dieciséis ejemplares de la playa de Carranques, DGO 24731 (1–16), del nivel C-180. Ciento diecinueve ejemplares, en variable estado de conservación: DGO 24728 (1–57) y DGO 24729 (1–62), del yacimiento C-126 (Fig. 3), en la Punta Boletos; DGO 24731 (24) del nivel Lu150 y 24731 (25) del nivel Lu154 de García-López (1976) (fragmentos del tratamiento para extracción de conodontos), aproximadamente del mismo yacimiento anterior. Veintiocho ejemplares, DGO 24730 (1–28), de la Punta Boletos, yacimiento A-225 (Fig. 3), en mal estado y un ejemplar DPO 24731 (17), del yacimiento A-224–225, de la misma localidad anterior (Figs. 3, 7).

Diagnosis. *Apousiella dorlodoti*, de concha pequeña, contorno semielíptico, a trapezoidal, algo alada, moderadamente mucronada, siempre más ancha que larga, con 9–10 costillas por flanco, pero pudiendo alcanzar 10–11. Cojinete septal muy alto tendiendo a prolongarse hacia delante, simulando una placa deltidial. Sin placas dentales ni placas crurales. Cavidades laterales internas laterales rellenas de concha secundaria. Cavidades dentales profundas. Plataforma nototirial alta, tenoforidio robusto. Campos musculares muy poco excavados, divididos por finos miofragmas medios.

Descripción. Concha de paredes delgadas, salvo la región umbonal ventral que está fuertemente engrosada por depósitos callotestarios; tamaño pequeño para la especie (promedio $L = 7,62$ mm, $n = 64$; L máxima = 13,1 mm) (Tab. 6), alada, con borde cardinal prolongado en mucrones de extensión moderada (Fig. 28O, 28X, 28AA, 28BB), el cual representa la máxima anchura de la concha; mucrones frecuentemente rotos en el material disponible. Contorno semielíptico a trapezoidal, con ángulos cardinales agudos y débiles escotaduras delante de los mucrones. Concha más ancha que larga (promedio $a/L = 1,69$) (Tab. 6), valor que sería mayor teniendo en cuenta la extensión cardinal perdida por la desaparición habitual de uno o ambos mucrones.

Perfil ventribiconvexo, con valva ventral más convexa que la dorsal y máximo grosor hacia la mitad de la longitud o algo antes; valva ventral con región umbonal muy curvada y curvatura más suave distalmente; valva dorsal de curvatura moderada y regular; concha relativamente baja (promedio $g/L = 0,56$) (Tab. 6).

Flancos de la concha cubiertos de costillas radiales, subangulosas, en número de 5 a 10 (90% de los ejemplares; máxima frecuencia: (6–7)/(7–8)) (Tab. 6), separadas por espacios intercostales similares; las extremidades cardinales y el área inmediatamente por delante carecen de costillas; la extensión lateral de las puntas cardinales durante el crecimiento va dejando en el borde posterior de las valvas una estrecha franja convexa lisa, a lo largo de la cuál nacen las costillas radiales (Fig. 28AA, 28BB, 28FF); uno a tres pares de costillas posterolaterales suelen ser más débiles que las otras, incluso obsolescentes.

Los elementos radiales están atravesados por numerosas lamelas de crecimiento imbricadas y filae concéntricas, regularmente espaciadas, crenuladas en el techo de las costillas, que confieren un aspecto escamoso a la concha, sobre todo cerca de las comisuras (Figs. 28Q, 29NN), y sin ningún otro elemento microornamental.

En vistas posterior y anterior, los flancos ventrales son convexos cerca del seno y cóncavos luego, incluso en individuos “juveniles”, mientras que los flancos dorsales son suavemente convexos a aplanados (Fig. 28GG). Interáreas muy estrechas, cóncavas, de bordes casi paralelos, surcadas por finas estrías paralelas a la charnela, prolongándose incluso en los mucrones, la ventral apsaclina, con un pequeño deltidio alrededor de 10 veces más estrecho que la interárea (11% de la anchura de la charnela; incluso menos teniendo en cuenta la fractura frecuente de uno o ambos mucrones) (Tab. 6); deltidio cubierto apicalmente por un deltidio convexo donde se insinúa la huella circular de un foramen muy pequeño, en posición permesotírida, obliterado en los “adultos” pero, posiblemente, funcional en los “juveniles”

Tabla 6. *Apousiella mozarti* n. sp. Medidas de algunos individuos (ver Tabla 1). **P, H**, como en Tablas 4–5.**Table 6.** *Apousiella mozarti* n. sp. Measurements of some individuals (see Table 1). **P, H**, as in Tables 4–5.

DGO	L	a	g	a/L	g/L	a	as/a	ad/a	Nc
P24652	10,4	16,1	6,9	1,55	0,66	89	0,37	0,15	8–12
P24637	10	15,6	6,6	1,56	0,66	102	0,23	0,20	12
P24653	10	11	5,9	1,10	0,59	82	0,22		10
24651	9,8	9,2	5,9	0,94	0,60				
24650(31)	9,5	11,9	9,7	1,25	1,02	90	0,32		10–12
P24654	9,2	12,1	4,5	1,31	0,49	92	0,27	0,16	10–12
P24638	9	10,4	6,4	1,15	0,71	97	0,27	0,26	10–12
24667	8,7	11,8	5,6	1,36	0,64	98	0,29	0,14	12–14
P24658	8,4	7,5	5,2	0,89	0,62	93	0,38		8–10
24669	8,2	13,6	5,8	1,66	0,71	102	0,28	0,15	12
P24660	8	9	4,9	1,12	0,61	100	0,28	0,23	8–12
P24655	8	8,6	4,6	1,07	0,57	96	0,28	0,23	10
P24656	7,9	12,6		1,59		100	0,25		10
24650(29)	7,9	10,3	6,8	1,30	0,86	80	0,2	0,23	12–14
P24640	7,8	10,4	5,4	1,33	0,69	104	0,27	0,17	12
H24636	7,8	9,2	5,4	1,18	0,69	82	0,38	0,20	8–10
24650 (9)	7,7	9,5	5,2	1,23	0,67	83	0,32	0,17	8–10
24650(39)	7,7	9,2	4,9	1,19	0,68	97	0,31		10–12
P24657	7,1	11,3	5	1,59	0,70	94	0,28		10–12
P24661	6,8	7,9		1,16		96	0,30		8–10
24650(22)	6,7	8,7	4,2	1,30	0,63	87	0,23	0,09	10
P24663	6	8,2		1,37		84	0,29	0,16	12
P24662	5,7	7,2		1,26		96	0,34		10
P24649	5,6	6,5	4,2	1,16	0,75	90	0,33	0,15	10
24860(33)		6,1					0,27		10–12
P24665	4,6	5	2,9	1,09	0,63	92	0,34	0,21	

(Figs. 28G, 28P, 28S, 28AA, 29I, 29BB, 29GG); interárea dorsal anaclina, con una menuda apertura nototirial abierta que deja ver el proceso cardinal y las aristas braquioforales; gancho ventral poco saliente, erecto a algo incurvado, débilmente proyectado sobre la interárea; ángulo apical obtuso (promedio $\alpha = 116^\circ$) (Tab. 6); gancho dorsal minúsculo.

Seno y burrelete estrechos, pero bien definidos, ocupando en el frente menos de la quinta parte de la anchura (promedio $asen/a = 0,22$, o incluso menos teniendo en cuenta la frecuente fractura de uno o ambos mucrones) (Tab. 6); seno profundo, agudo, con el fondo ocupado por una fina costilla que nace en el ápice de la valva; burrelete aplanado, con un débil surco medio opuesto a la costilla del seno, situado proximalmente a nivel con el resto de la valva, pero destacándose algo en altura hacia delante; lengüeta baja, trapezoidal, dirigida anterodorsalmente. El par de costillas que bordean el seno son algo más gruesas y altas que las otras, y el par de surcos que flanquean el burrelete más profundos y anchos que los demás.

Comisuras fuertemente endentadas por los elementos radiales; comisura anterior parasurcada a muy débilmente episurcada; en vista lateral, comisuras laterales rectas o suavemente combadas en dirección dorsal.

Interior ventral sin placas dentales (Fig. 30A, 30H, 30L); dientes cardinales bien desarrollados (Fig. 30),

adosados a un robusto macizo callotestario que rellena en parte el espacio de la valva bajo las interáreas; la base de los dientes está excavada para alojar los extremos superiores de los braquióforos (Fig. 30L); un cojinete septal, deprimido medianamente, rellena la parte proximal de la cavidad deltirial y está cubierto dorsalmente por el deltido formando una cámara tubular homóloga a un collar peduncular que desembocaría en el foramen. El cojinete septal suele ser muy alto y su borde distal se prolonga, con frecuencia hacia delante, definiendo una cámara inferior y adquiriendo así la falsa apariencia de una gruesa placa deltirial (Fig. 30L). De la base del cojinete se destaca hacia delante un área triangular baja, de lados cóncavos, deprimida medianamente, que debió de ser al asiento de un músculo peduncular medio, y un miofragma, que se estrecha mucho distalmente hasta alcanzar el extremo del campo muscular (Figs. 24, 26, 28–29, 33H). Campo muscular (Figs. 24, 26–27, 30) relativamente poco excavado, débilmente flabelado, subromboidal, dividido por el miofragma; la traza interna del seno ventral forma en una gran elevación media sobre la que se sitúan el miofragma, las huellas de los aductores y parte de las de los diductores; huellas de los aductores estrechas y alargadas, lanceoladas, divididas, en los ejemplares mejor conservados, por menudas particiones diagonales, en dos pares, anterior y posterior, de longitud relativa variable (Figs. 24, 26–27) formando,

quizás, un sistema “*quick and catch*”, de cierre rápido y sostenido de la concha (Rudwick, 1970, p. 57). Las huellas triangulares de los diductores, mucho más extensas, flanquean lateralmente las de los aductores sin llegar a rodearlos por completo y con un débil entrante anterior; las huellas diductoras están cubiertas por finas cóstulas subradiales estriadas en número de 8 a 11 (Figs. 24, 26–27) y divididas en dos áreas por sendos surcos redondeados que siguen el trazado de las costillas que bordean el seno en el exterior de la valva, con el área externa mayor que la interna.

En los márgenes posterolaterales del campo muscular aparecen, a veces, sobre todo en los ejemplares más grandes, menudas oquedades circulares representando inserciones musculares gonadales (gonoglifo) (Fig. 30D, 30L).

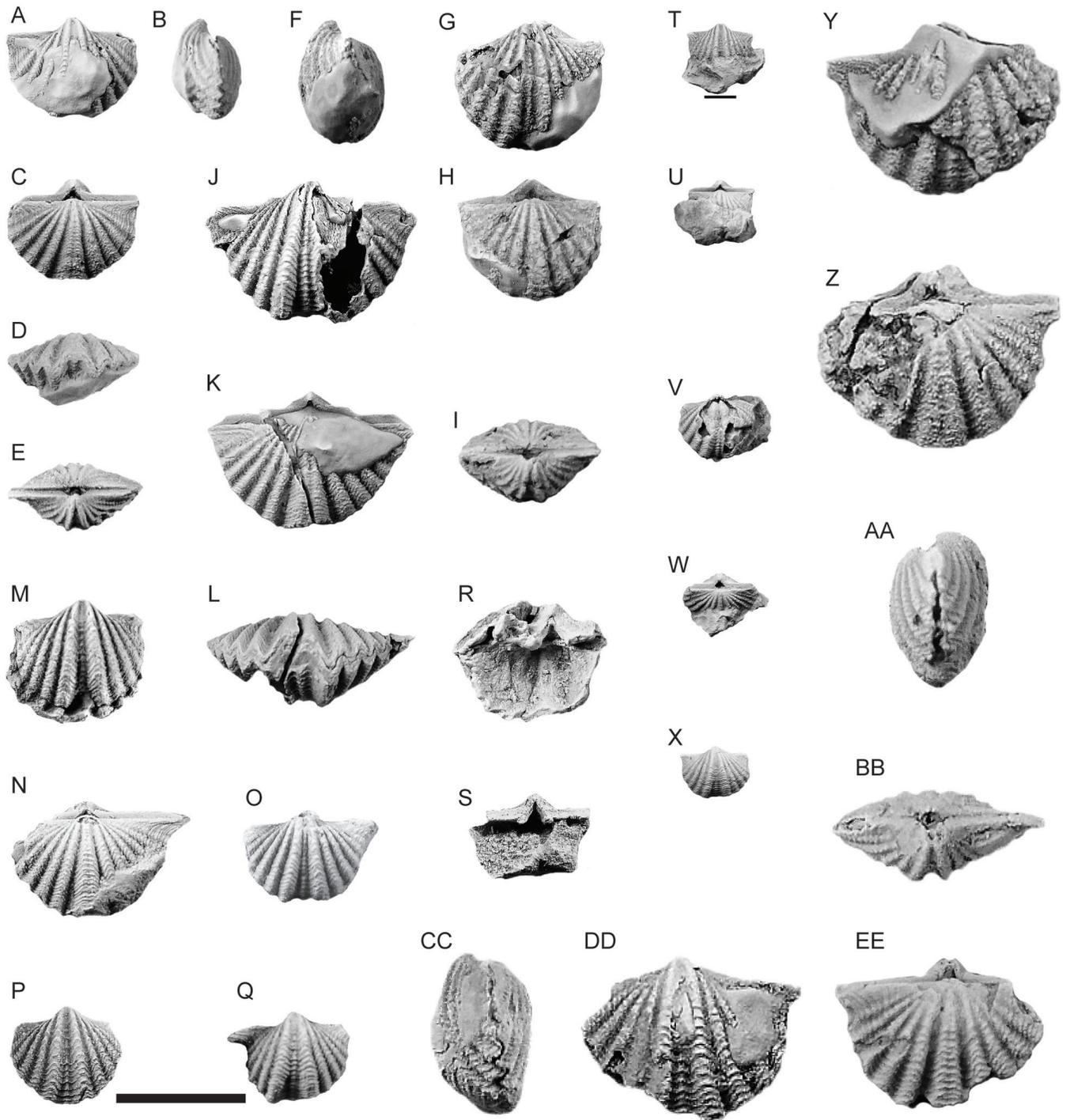
Interior de la valva dorsal con plataforma nototirial, alta y maciza, sobre la que se dispone un tenoforidio fuerte, dividido en dos partes por un débil surco medio que se prolonga hacia delante hasta el borde de la plataforma y compuesto por alrededor de 15 laminillas verticales simples, subradiales, las centrales algo más bajas que las otras (Figs. 25, 30); plataforma cardinal flanqueada por altas paredes braquioforales y crestas internas que limitan cavidades dentales profundas, anterolateralmente dirigidas, excavadas en prolongaciones curvas, muy robustas de los

braquióforos, que se extienden hacia los bordes de las interáreas; las caras laterales de los braquióforos están ligeramente excavadas probablemente para servir de asiento a músculos ajustores (pedunculares) dorsales; la base de los braquióforos presenta a veces prolongaciones crurales (*crurae*), pero no se ha podido determinar la presencia de braquidio en ninguno de los ejemplares estudiados; de la base de la plataforma nototirial arranca un robusto miofragma agudo, casi un septo medio por su gran desarrollo habitual, que pierde rápidamente importancia hasta hacerse filiforme cerca del margen anterior del campo muscular, hacia la mitad de la longitud de la valva o más allá (Figs. 25, 30E, 33F–33G, 33J); el miofragma presenta un su extremo proximal un ligero estrangulamiento donde se implantan, sobre la traza interna del burrelete, las huellas delgadas, alargadas y subrectangulares del par anterior de aductores, estrechamente encajadas proximalmente y peor definidas distalmente (Figs. 25, 30F, 30G, 30J); las huellas del par posterior de diductores, triangulares, flabeladas, surcadas por finas elevaciones subradiales, limitan posterolateralmente a las de los aductores y están divididos en dos partes por la traza interna de los surcos laterales del burrelete (Figs. 25, 30). Entre la región estriada de los aductores posteriores y la plataforma nototirial hay sendas áreas, más o menos lisas, a uno y otro lado del miofragma.

Figura en la página siguiente

Figura 23. *Apousiella mozarti* n. sp. Todos los ejemplares más o menos silicificados y dañados procedentes de la localidad y estrato tipo. **A–E**, Holotipo DGO 24636, vistas ventral, lateral, dorsal, anterior y posterior de un ejemplar con un pegote de sílice en la valva ventral; **F–I**, Paratipo DGO 24638, vistas lateral, ventral, dorsal y posterior; **J–L**, Paratipo DGO 24637, vistas ventral, dorsal y anterior; **M**, Paratipo DGO 24660, vista ventral de un ejemplar con ornamentación concéntrica bien conservada; **N**, Topotipo DGO 24666, vista dorsal de un ejemplar mostrando una punta cardinal bien desarrollada; **O**, Topotipo DGO 24668, vista ventral de un ejemplar conservando una pequeña punta cardinal; **P**, Paratipo DGO 24661, vista ventral de un individuo con ornamentación concéntrica bien conservada; **Q**, Paratipo DGO 24662, valva ventral con un mucron bien desarrollado; **R**, Paratipo DGO 24659, valva ventral disociada mostrando el fuerte desarrollo de la interárea, pequeños dientes cardinales y ausencia de placas dentales; **S**, Paratipo DGO 24663, Id; **T–U**, Topotipo DGO 24650(29), vistas ventral y dorsal de un ejemplar incluido en un fuerte pegote de sílice con pequeños mucrones desarrollados; **V**, Paratipo DGO 24653, ejemplar con la valva ventral desconchada, mostrando el molde interno del campo muscular; **W**, Paratipo DGO 24655, vista posterodorsal de un individuo mostrando el desarrollo del área cardinal y delthyrium; **X**, Paratipo DGO 24657, vista ventral de un ejemplar con ornamentación concéntrica bien conservada; **Y–Z**, Paratipo DGO 24642, vistas ventral y dorsal de un individuo de gran tamaño, mostrando un pegote de sílice en la valva ventral y una corta punta cardinal; **AA**, Paratipo DGO 24665, vista lateral de un individuo con claro perfil lateral biconvexo; **BB–EE**, Paratipo DGO 24648, vistas posterior, lateral, ventral y dorsal de un individuo con un fuerte pegote de sílice en la valva ventral; barra de escala = 10 mm.

Figure 23. *Apousiella mozarti* n. sp. All specimens more or less silicified and damaged, coming from the locus and stratum typicum. **A–E**, Holotype DGO 24636, ventral, lateral, dorsal, anterior and posterior views of a specimen with a silica splash on the ventral valve; **F–I**, Paratype DPO DGO 24638, lateral, ventral, dorsal and posterior views; **J–L**, Paratype DGO 24637, ventral, dorsal and anterior views; **M**, Paratype DPO DGO 24660, ventral view of a specimen with well preserved concentric ornament; **N**, Topotype DGO 24666, dorsal view of a specimen with a well-developed mucron at the left side of shell; **O**, Topotype DGO 24668, ventral view of a specimen conserving a small mucron on the right side of shell; **P**, Paratype DGO 24661, ventral view of a shell with well-preserved concentric ornament; **Q**, Paratype DGO 24662, ventral valve with a well-developed mucron on the left side; **R**, Paratype DGO 24659, ventral valve showing the strong development of the interarea, small cardinal teeth and lack of dental plates; **S**, Paratype DGO 24663, Id; **T–U**, Topotype DGO 24650(29), ventral and dorsal views of a specimen embedded in a strong silica splash showing small mucrons; **V**, Paratype DGO 24653, specimen with a decorticated umbonal ventral region, showing the internal cast of the muscle attachment field; **W**, Paratype DGO 24655, posterodorsal view of a shell showing a relatively well-developed cardinal area and delthyrium; **X**, Paratype DGO 24657, ventral view of a specimen with well-preserved concentric ornament; **Y–Z**, Paratype DGO 24642, ventral and dorsal views of a large individual, with silica splashes and a short mucron on the left side of shell; **AA**, Paratype DGO 24665, lateral view of an individual with a clear biconvex lateral profile. **BB–EE**, Paratype DGO 24648, posterior, lateral, ventral and dorsal views of an individual with several silica splashes on the ventral valve; scale bar = 10 mm.



No se observaron placas crurales, ni huellas del angioglifo y del gonoglifo, a pesar de que la superficie interna de la valva refleja claramente el trazado interno de las costillas radiales, a menos que las propias trazas de las costillas representen los canales del sistema circulatorio, como sospechaba [Vandercammen \(1963\)](#) en otros géneros deliridiodeos (Figs. 25, 30).

Ontogenia. La distinción de las etapas de desarrollo bréfica y neánica es posible en algunos ejemplares excepcionalmente conservados, con la frontera marcada por la primera aparición de elementos ornamentales radiales muy cerca del ápice de las valvas. Sin embargo, no puede señalarse, por ahora,

ningún elemento que permita la distinción precisa entre las fases neánica y efébrica: no hay rasgos estrictamente “adultos” y la ausencia frecuente de huellas gonadales (gonoglifo) impide aproximar el momento de adquisición de la madurez sexual. El tamaño proporciona una indicación cuantitativa muy vaga: las conchas más pequeñas serían “juveniles” en relación a las más grandes que serían “adultas”. En estas condiciones, y a tenor de la imagen que dan las líneas de crecimiento, los individuos más “jóvenes” de la subespecie fueron más alados y con mucrones más largos que los “adultos”, lo que les conferiría un contorno triangular mucho más próximo al de los “adultos” de especies

Tabla 7. *Apousiella dorlodoti peranensis* n. subsp. Medidas de los individuos mejor conservados (ver Tabla 1). **P, H**, como en Tablas 4–5.**Table 7.** *Apousiella dorlodoti peranensis* n. subsp. Measurements of the best preserved individuals (see Table 1). **P, H**, as in Tables 4–5.

DGO	L	a	g	a/L	g/L	α	as/a	ad/a	Nc
P24673	13,1	22,9	7,8	1,75	0,59	115	0,25	0,12	9–10
24674 (1)	12,9	22,5	9,3	1,74	0,72	126	0,24		11
24674 (2)	12,8	17,5	5,9	1,37	0,46	131	0,28	0,13	9
P24688	11,8	20,1	7,4	1,70	0,63	118	0,28	0,12	9
24674 (34)	11,5	18	7,8	1,56	0,68	119	0,29	0,13	7–8
24674 (35)	11,5	17,7		1,54		124	0,32		7
P24675	11	20		1,82		122	0,21	0,11	9
24674 (3)	10,9	18,4	7,4	1,69	0,68	128	0,25		9
24674 (4)	10	18,9		1,89		121	0,20	0,10	10
24674 (5)	9,6	18		1,87	0,57	118	0,16	0,07	8
H24676	9,3	15,8	5,3	1,70	0,57	127	0,21	0,09	6–7
P24689	9,3	1	5,3	1,61	0,57	110	0,23	0,07	7
24674 (6)	9,3	1,3		1,6		116	0,23	0,06	7–8
24674 (7)	9,1	15	4,8	1,65	0,53	113	0,22	0,14	8
24674 (8)	9	13,7	5,6	1,52	0,62	120	0,23	0,08	7–8
24674 (9)	9	17,2	5,5	1,91	0,61	132	0,20	0,08	7–8
P24677	8,9	16,8	5,2	1,89	0,58	123	0,18	0,09	8
24690	8,9	16		1,80		117	0,21	0,08	8
P24691	8,7	14,8		1,70		112	0,20	0,10	6–7
24674 (10)	8,6	15,7	4,8	1,82	0,56	107	0,22		8
24674 (37)	8,5	15	6	1,76	0,70	110	0,23	0,11	7–8
24674 (12)	8,3	14,5	4,5	1,75	0,54	127	0,14	0,09	9
P24679	8,2	18,2		2,22		101	0,11	0,08	8–9
24674 (38)	8,2	11		1,34					6
24674 (13)	8	13,7	4,1	1,71	0,51	130	0,18	0,12	7–8
24674 (14)	8	14,3		1,79		133	0,20	0,14	7–8
P24687	7,9	14,6		1,85		122	0,19	0,10	7–8
24674 (15)	7,9	11,7	4	1,48	0,51	128	0,21	0,16	6
24674 (16)	7,6	12,6	4,6	1,66	0,60	104	0,23	0,10	6–7
24704 (187)	7,4	12,1	3,8	1,62	0,51	102	0,21	0,08	7–8
24674 (17)	7,4	12	4,6	1,62	0,62	113	0,21		6–7
24674 (39)	7,2	13,6		1,89		103	0,15		8
24674 (40)	7,1	11,7	4,4	1,65	0,62	118	0,22	0,09	5–6
P24689	7	12,4	4,2	1,77	0,60	111	0,31	0,09	5–6
24674 (18)	7	12,2	3,6	1,74	0,51	112	0,21	0,12	7
24674 (41)	6,9	12,8	4,3	1,85	0,62	11	0,19	0,09	7
24674 (42)	6,9	10	3,9	1,45	0,56	121	0,27		6
24674 (43)	6,7	11,6	4,3	1,73	0,64	123	0,21		6
24674 (44)	6,6	11		1,67		130	0,24		7
24674 (19)	6,6	9,6	3,6	1,45	0,54	111	0,29		6
24674 (20)	6,6	9,8		1,48		105	0,26	0,19	5–6
24674 (45)	6,5	12,2		1,88	0,61	119	0,22		7
24674 (46)	6,3	9,6	4	1,52	0,63	106	0,24		
24674 (21)	6,2	10,5	3,2	1,69	0,52	117	0,29	0,13	7–8
P24681	6,1	11	3,2	1,80	0,52	112	0,19	0,12	6–7
P24693	6,1	10	3,3	1,64	0,54				7
P24682	6,1	10,4	3,5	1,70	0,57	114	0,21	0,13	5–6
24674 (47)	5,9	10	3,1	1,69	0,52	111	0,20	0,12	6
24674 (22)	5,7	9,5	3,3	1,67	0,58	107	0,20		6–7
24674 (23)	5,7	10,2	3,2	1,79	0,56	120	0,23	0,14	7
24674 (48)	5,6	10,4	2,8	1,86	0,50				7–8
24674 (49)	5,5	10	3,2	1,82	0,58	115	0,20		5–6
24674 (24)	5,4	9,4	3,1	1,74	0,57	109	0,16	0,12	6–7
24674 (25)	5,4	7,3	2,5	1,35	0,46	112	0,21	0,12	5–6
P24694	5,1	7,8	3	1,53	0,59	102	0,23	0,12	4/4
P24695	4,6	7,4	2,7	1,61	0,59	108	0,21	0,11	5–6
P24683	4,5	7,5	2,5	1,67	0,55	103	0,23	0,13	5
24674(51)	4	7	2,3	1,75	0,57	115	0,23	0,15	6
24674 (52)	4	5,7	2,5	1,42	0,62				4–5
24674 (53)	3,8	6,3		1,66		109	0,23	0,12	4–5
P24696	3,2	5,5	2,5	1,72	0,78	99	0,19	0,17	5

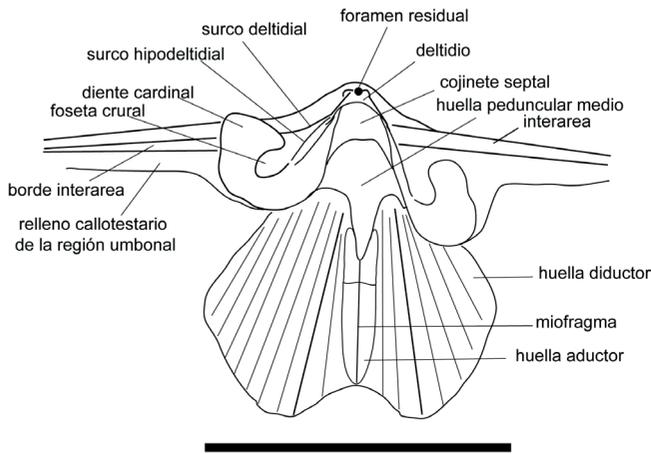


Figura 24. *Apousiella dordodoti peranensis* n. subsp. Paratipo DGO 24706, dibujo con cámara clara de la parte posterior de una valva ventral en vista antero-dorsal mostrando detalle de la articulación, morfología de la cámara deltoidal y deltidio y huella del campo muscular principal; barra de escala = 5 mm.

Figure 24. *Apousiella dordodoti peranensis* n. subsp. Paratype DGO 24706, camera lucida drawing of the posterior part of a ventral valve in antero-dorsal view showing articulatory organs, delthyrial chamber and deltidium, as well as the main attachment muscle field; scale bar = 5 mm.

posteriores, como *Apousiella belliloci* (Rigaux, 1908), *A. bouchardi* (Murchison, 1840), y *A. almadenensis* Pardo y García-Alcalde, 1984. Las formas “efébicas”, sin embargo, son sólo moderadamente aladas, con cortos mucrones, perfil lateral ventribiconvexo, con la valva dorsal relativamente gruesa, lo que caracteriza y separa la especie de las otras citadas. La presencia de un pequeño deltidio apical con trazas de la presencia de un foramen y de áreas de posible inserción de músculos ajustores, permite suponer que la especie dispuso en algún momento de su desarrollo de un pedúnculo funcional con el que las conchas se fijarían a otros organismos u objetos del fondo fangoso donde vivieron. La tendencia a desarrollar ápices de curvatura creciente y cada vez más próximos debido a la concavidad y escasa altura de las interáreas, junto a la invasión parcial del gancho dorsal en la cámara deltoidal durante la apertura de las valvas (Brice, 1991), imposibilitaría finalmente la emergencia del pedúnculo, que se atrofiaría cerrándose el foramen. El hábito sésil mudó en otro relativamente libre sobre el fondo para el que los organismos desarrollaron sus propias adaptaciones. Brice (1991), estudiando la morfología funcional de *Apousiella belliloci* enumeró las principales, todas las cuales son aplicables, en mayor o menor grado, a la subespecie descrita. Así, la morfología de la valva ventral con costillas prominentes limitando un seno profundo, junto con el mayor espesamiento relativo de las paredes conchíferas umbonales frente al resto de la concha la harían bascular en el plano sagital de forma que la región cardinal tendería a hincarse en el substrato fijando mejor la posición, mientras que la apertura se

alzaría sobre el fondo previniendo la entrada excesiva de sedimento en la cavidad corporal; además, el efecto de contrapeso facilitaría la recuperación de la posición favorable en caso de cambios accidentales. El contorno aliforme permitiría la estabilización lateral y prevendría el hundimiento excesivo en el fango, incluso la reorientación del organismo frente a flujos hidráulicos de orientación e intensidad variables. La fuerte musculatura, con desarrollo de sistema “quick and catch”, facilitaría la apertura y cierre de la concha en condiciones de encenagamiento moderado de la valva dorsal libre. Finalmente, el fuerte desarrollo de lamelas de crecimiento escamosas, indicaría su utilización secundaria como estabilizadores impidiendo el deslizamiento de la concha sobre el fondo.

Observaciones. *Apousiella dordodoti peranensis* n. subsp. difiere de la subespecie nominal, *A. dordodoti dordodoti* (Rigaux, 1908), en el contorno semielíptico a trapezoidal, claramente transverso, ángulos cardinales agudos y un número algo superior de costillas radiales, en torno a 9–10 por flanco, pudiendo alcanzar 10–11. De la especie casi coetánea, *Apousiella mozarti* n. sp., se diferencia en el mismo tipo de caracteres que

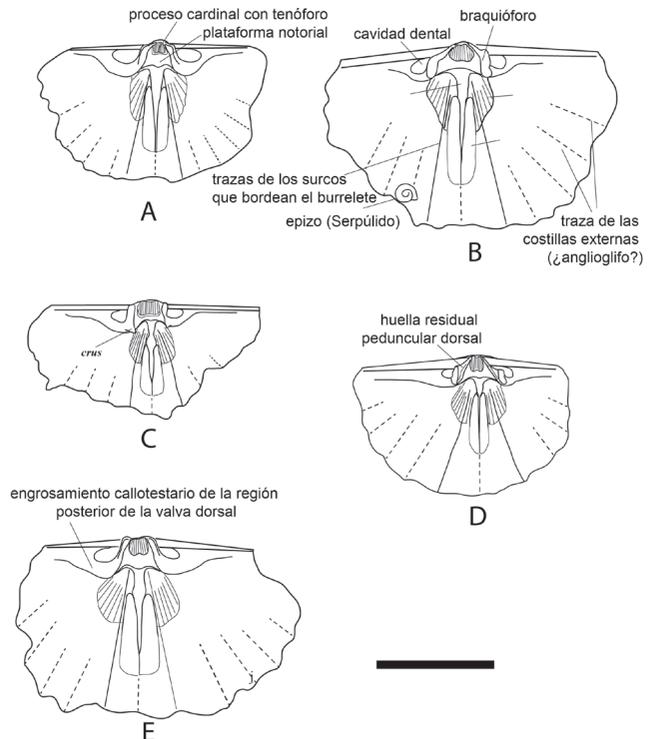


Figura 25. *Apousiella dordodoti peranensis* n. subsp. A–E, Paratipos DGO 24703, 24721, 24687, 24722. y 24685. Dibujos con cámara clara del interior de cinco valvas dorsales mostrando sus diferentes partes y las huellas de órganos blandos, en particular las musculares; barra de escala = 5 mm.

Figure 25. *Apousiella dordodoti peranensis* n. subsp. A–E, Paratypes DGO 24703, 24721, 24687, 24722, and 24685. Camera lucida drawings of the interior of five dorsal valves showing imprints of soft organs, particularly the main muscle attachment field; scale bar = 5 mm.

separaban dicha especie de la subespecie nominal de *Apousiella dordodoti*. El contorno moderadamente alado, menor tamaño y número de costillas radiales y desarrollo sólo algo más fuerte de las costillas que bordean el seno frente al resto, la separa de especies más modernas como *Apousiella belliloci* (Rigaux, 1908), *Spirifer comprimatus* Schlotheim *sensu* Roemer, 1844, *Apousiella bouchardi* (Murchison, 1840) y *Apousiella almadenensis* Pardo y García-Alcalde, 1984; además, el perfil es moderadamente ventribiconvexo en *A. dordodoti peranensis*, mientras que el de *A. belliloci* es planoconvexo y el de las otras especies casi biconvexo. *A. dordodoti peranensis* no muestra el complejo multicameral desarrollado en la base de los mucrones en *A. belliloci* (ver luego).

Distribución geográfica y estratigráfica. Asturias (Norte de España), punta Boletos (Este-Sureste de Luanco) y ancón de Perán y playa de Carranques (Sureste de Candás) (Figs. 2, 3), Formación Candás, miembro D, biozona de conodontos *hermanni*, Givetense terminal (Figs. 4, 7).

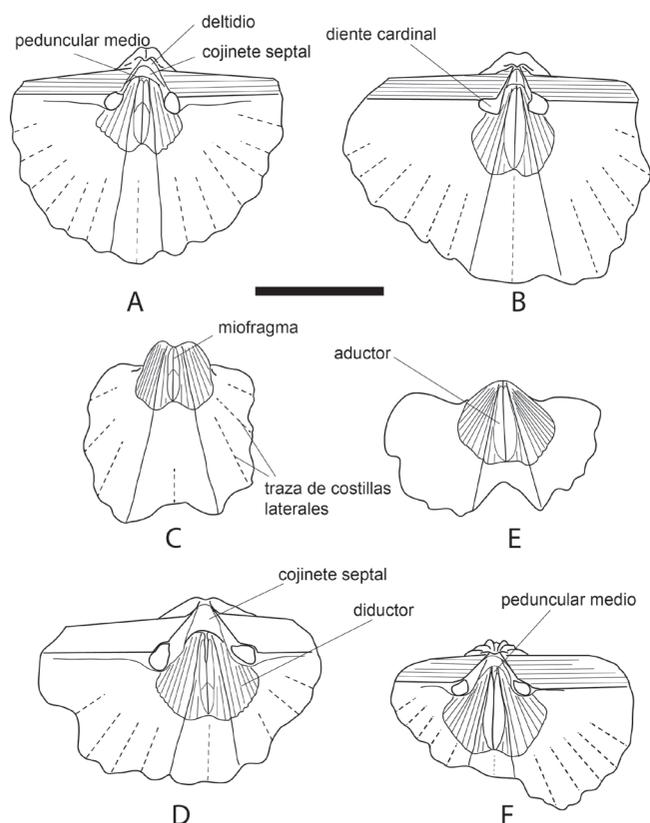


Figura 26. *Apousiella dordodoti peranensis* n. subsp. A–F, Paratipos DGO 24715, 24700, 24713, 24708, 24699B y 24699A (moldes internos externos ventrales), dibujos con cámara clara mostrando la morfología interna; barra de escala = 5 mm.

Figure 26. *Apousiella dordodoti peranensis* n. subsp. A–F, Paratypes DGO 24715, 24700, 24713, 24708, 24699B y 24699A (ventral, external and internal moulds), camera lucida drawings showing the internal morphology; scale bar = 5 mm.

Apousiella belliloci (Rigaux, 1908)
Apousiella belliloci belliloci (Rigaux, 1908)
 Figuras 31–33

Comentarios. Brice (1988b, 1991) proporcionó, una adecuada descripción moderna de las características morfológicas principales de *Apousiella belliloci* así como una interpretación funcional de las mismas. A efectos comparativos con el material de *A. belliloci aramaris* n. subsp., que se describe a continuación, se ha dispuesto de varios topotipos de *A. belliloci* recogidos por el autor en el área tipo (Ferques, Bas-Boulonnais, Francia). La colección comprende cincuenta ejemplares bastante fragmentados, DGO 24732 (1-41) y 24733-24741 de la trinchera de la vía férrea de Caffiers a Ferques, proximidades de la cantera Napoleón, Formación Beaulieu, base del Miembro Patûres, nivel Q de Brice *et al.* (1976), Frasnense medio, biozona de conodontos *Polygnathus asymmetricus* media (en términos actuales, biozona de *Palmatolepis punctata*), y otro ejemplar casi completo, DGO 31425, con el ala izquierda algo rota, procedente de la colección antigua del Departamento de Paleontología de Oviedo, de Mont Belliloci (Beaulieu, Francia), posiblemente del mismo nivel anterior. Las características del material disponible concuerdan fielmente con las observaciones de Brice (1988b) respecto a *A. belliloci belliloci*. Empero, algunos fragmentos de alas ventrales, (Figs. 31, 33J, 33L) muestran una estructura interna enigmática, no observada previamente ni en *A. belliloci* ni en las demás especies de *Apousiella*. Se trata de un conjunto de tabiques sigmoidales que siguen en parte el trazado de las líneas de crecimiento en la punta cardinal y delimitan una serie de camarillas (hasta 6 en el mejor fragmento observado, Fig. 33L). Es probable que la función de este aparato multicameral esté relacionada con el flujo de corrientes internas, restringiendo quizás el diámetro del área de salida para expulsar a mayor presión las corrientes exhalantes y alejarlas del organismo, previniendo el posible reciclado de los productos exhalados. Pero se requeriría más material y cuidadosas secciones seriadas para confirmar la presencia generalizada y la morfología detallada de la estructura. El campo muscular de *A. belliloci* es muy parecido (Figs. 31, 33) al de otras formas de *Apousiella*, con un área muscular poderosa que permitiría el cierre rápido y firme de la concha, frente a corrientes excesivamente turbidas. El deltirio está, igual que en otras especies de *Apousiella*, cerrado por un pequeño deltoidio convexo, fuertemente engrosado, con la huella de un foramen circular mesotírido a permesotírido obturado secundariamente, indicando el abandono del hábito de vida sésil (Figs. 31, 33H, 33J). Los dientes cardinales son sumamente robustos, con forma de cilindros doblados anterodorsalmente con una larga cresta aguda posterior, lo que acredita, de nuevo, una articulación fuerte y bien ajustada.

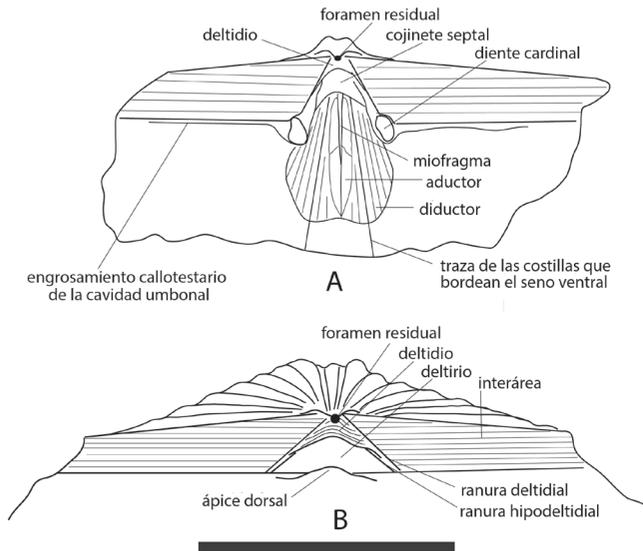


Figura 27. *Apousiella dorlodoti peranensis* n. subsp. **A–B**, Paratipos DGO 24714 y 24686, dibujos con cámara de la región posterior de dos valvas ventrales, mostrando detalles esqueléticos y la huella del campo muscular principal; barra de escala = 5 mm.

Figure 27. *Apousiella dorlodoti peranensis* n. subsp. **A–B**, Paratypes DGO 24714 and 24686, camera lucida drawings of the posterior region of two ventral valves, showing skeletal details and the main muscle attachment field; scale bar = 5 mm.

Según Brice (2003), *Apousiella belliloci* sería el elemento más típico de la Asociación 7, de la parte baja del Miembro Patúres (Formación Beaulieu), del Frasniense medio temprano, biozona de conodontos *asymmetricus* media (biozona *punctata* inferior, en términos actuales). La subespecie asturiana, *Apousiella belliloci aramaris* n. subsp., en cambio, empezaría en la parte final del Frasniense inferior, biozona de conodontos *transitans*, pero alcanzaría también la base del Frasniense medio, de acuerdo con la presencia de *Ancyrodella gigas* (García-López y Sanz-López, 2002a).

Apousiella belliloci aramaris n. subsp.

Figura 34; Tabla 8

- v. 1985 *Apousiella belliloci*; García-Alcalde, p. 78.
- v. 1990 *Apousiella belliloci*; García-Alcalde, en Truyols et al., fig. 1.
- v. 1995 *Apousiella belliloci*; García-Alcalde, fig. 7.
- v. 1996 *Apousiella belliloci*; García-Alcalde, p. 67, fig. 3.
- v. 1998 *Apousiella belliloci*; García-Alcalde, p. 168.
- v. 2002a *Apousiella belliloci*; García-Alcalde, en Gibbons y Moreno, fig. 6.7.

Origen del nombre. De la playa de Aramar, localidad típica de la nueva subespecie.

Holotipo. Ejemplar DGO 24744 (Fig. 34A–34E), concha bivalva algo aplastada y dañada.

Localidad y estratotipo. Playa de Aramar, Este-Sureste de Luanco, capital del concejo de Gozón (Asturias, norte de España), coordenadas Google Earth Pro: 43° 36' 34.17" N, 5° 47' 07.09" O (Fig. 3). Calizas arenosas, rojizas de la parte media de la Formación Piñeres, miembro P1 (Figs. 3, 7), base del acantilado playero, tramo C9 del mapa geológico de Truyols y Julivert (1976, fig. 1), yacimiento C-92, Intervalo Faunístico 25, nivel Lu65 y biozona de conodontos *Palmatolepis transitans* del Frasniense inferior.

Material. Trescientos veintiocho ejemplares, en general, en regular a mal estado Holotipo DPO 48743, y cuarenta y un paratipos, DGO 24745–24749, 24750 (1–32) y 24751–24754 (Fig. 34) de la localidad y estratotipo, doscientos cuarenta y seis topotipos, DGO 24742 (1–90), 24743 (1–144) y 24755 (1–12) de la localidad típica; otros treinta y un ejemplares, DGO 24756 (1–10) y 24757 (1–21) del yacimiento A-226; un ejemplar, DGO 24758 de la Punta de El Carmen, en la prolongación hacia el nordeste del estratotipo, yacimiento C-195a (Fig. 3); y siete ejemplares, DPO 24759 (1–3), 24780 (1–3) y 24781, de la playa Samarinchón, al ONO de la playa de Aramar, en el flanco occidental del anticlinal de Boletos, yacimientos A-221, A-222 y A-223 (Fig. 3) determinados como *Apousiella belliloci* cf. *aramaris* por su pobre preservación.

Diagnosis. Subespecie de *Apousiella belliloci*, de tamaño grande, contorno muy alado con mucrones más o menos desarrollados, valva dorsal relativamente convexa, burrelete dorsal sobresaliendo con claridad de la superficie de la valva, y número elevado de costillas en los flancos.

Descripción. Paredes muy delgadas y frágiles, salvo en la región umbonal ventral, algo más engrosada que el resto de la concha, tamaño grande y muy alado (promedio $L = 12,9$ mm; promedio $a = 31,1$ mm; incluso más, debido a la ausencia frecuente, por rotura, de las puntas cardinales) (Tab. 8). Máxima anchura en el borde cardinal prolongado en mucrones más o menos largos, rotos, con frecuencia, en el material disponible. Contorno triangular a semielíptico, con ángulos cardinales muy agudos. Concha muy transversa, más de dos veces y media más ancha que larga (promedio $a/L = 2,54$, incluso más, debido a la rotura de las puntas cardinales) (Tab. 8). Perfil lateral ventribiconvexo, con valva ventral bastante más alta que la dorsal y máxima curvatura en la mitad posterior de la concha; concha bastante baja (promedio $g/L = 0,49$; medida bastante sesgada por el aplastamiento frecuente de las conchas) (Tab. 8). Flancos de la concha cubiertos por costillas radiales simples, subangulosas, en número de 9–12 por flanco, fórmula costal en el 62%

de los ejemplares disponibles: (6–7)/(7–8) (Tab. 8); costillas separadas por espacios intercostales algo más estrechos; las puntas cardinales carecen de costillas, lo que determina la presencia, en el curso del crecimiento de la concha, de una franja lisa en el borde posterior de las valvas, ornada sólo por finas y apretadas líneas de crecimiento, con las costillas radiales dando la impresión de ir naciendo a lo largo de la misma (Fig. 28M); los dos o tres pares extremos de costillas son muy débiles, incluso obsoletos. Costillas atravesadas por numerosas y apretadas líneas de crecimiento y finas filae concéntricas, sin ningún otro elemento micro-ornamental. En vistas posterior y anterior, los flancos de la valva ventral son claramente cóncavos y los de la dorsal convexos (Fig. 34N). Interáreas muy estrechas, de bordes casi paralelos, casi planas, recorridas por numerosas líneas de crecimiento paralelas a la charnela, con bordes umbonales cortantes, la ventral apsaclina y la dorsal anaclina a casi linear; deltidio relativamente ancho (alrededor de nueve veces más estrecho que la charnela; promedio $ad/ai = 0,12$ y, quizás, algo menos, por la rotura frecuente de las puntas cardinales) (Tab. 8); deltidio habitualmente abierto pero cubierto apicalmente, en ocasiones, por un pequeño deltidio convexo, con huellas de haber estado perforado por un foramen mesotírido a permesotírido, obliterado y no funcional en prácticamente todos los ejemplares observados (Fig. 34G, 34T). Gancho ventral poco saliente, erecto a incurvado, más o menos proyectado sobre la interárea; ángulo apical obtuso (promedio $\alpha = 115^\circ$, alcanzando en algunos ejemplares hasta 125°) (Tab. 8); gancho dorsal minúsculo. Seno y burlete estrechos pero muy bien definidos, ocupando en el frente alrededor de la quinta parte de la anchura (promedio $asen/a = 0,22$, o algo menos teniendo en cuenta la rotura frecuente de los extremos cardinales) (Tab. 8); seno profundo con las paredes inclinadas hacia el plano de simetría y fondo ocupado por una fina costilla

que nace en el ápice de la valva; burlete aplanado, con un surco medio bien desarrollado, opuesto a la costilla del seno, situado posteriormente a nivel con el resto de la superficie de la valva, pero destacando de ella hacia delante; lengüeta baja, trapezoidal, dirigida anterodorsalmente; el par de costillas que bordean el seno están mucho más desarrolladas (casi el doble) que el resto; el par de surcos que limitan el burlete dorsal son también mucho más profundos y anchos que los otros. Comisuras fuertemente endentadas por los elementos radiales; comisura anterior episurcada. El interior de ambas valvas presenta la misma morfología que la descrita para *Apousiella dordodoti peranensis* n. subsp.

Observaciones. *Apousiella belliloci aramaris* n. subsp. difiere de la subespecie nominal sobre todo en el contorno más alado, con mucrones frecuentemente presentes, valva dorsal relativamente convexa y burlete dorsal sobresaliendo con claridad de la superficie de la valva. De *A. bouchardi* (Murchison, 1840), se separa por la menor convexidad relativa de la valva dorsal, costillas bordeando el seno y surcos limitando el burlete netamente más desarrollados que el resto de elementos radiales de la concha y flancos ventrales cóncavos en vistas anterior y posterior. *A. almadenensis* Pardo y García-Alcalde es algo más pequeña, pero con mucrones mucho más extensos, perfil lateral casi biconvexo, con flancos de la valva ventral, principalmente convexos a aplanados y seno y burlete bastante más estrechos, ocupando en el frente de la concha menos del 15% de la anchura, sin tener en cuenta los mucrones.

Distribución geográfica y estratigráfica. Asturias (Norte de España), playas Aramar y Samarinchón y punta El Carmen, Sureste de Luanco (Figs. 2, 3). Formación Piñeres, miembro P1, Intervalo Faunístico 25, zonas de conodontos *transitans* a *punctata*, transición del Frasiense inferior al superior (Figs. 3–4, 7).

Figura en la página siguiente

Figura 28. *Apousiella dordodoti peranensis* n. subsp. **A–E**, Holotipo DGO 24676, vistas ventral, dorsal, anterior, posterior y lateral; **F–I**, Paratipo DGO 24681, vistas ventral, dorsal, anterior y posterior; **J–N**, Paratipo DGO 24704 (187), vistas lateral, ventral, dorsal, anterior y posterior; **O–P**, Paratipo DGO 24675, vistas ventral y posterodorsal mostrando el desarrollo del deltidio; **Q**, Paratipo DGO 24679, vista ventral de un ejemplar algo dañado mostrando muy bien la ornamentación concéntrica; **R–V**, Paratipo DGO 24677, vistas ventral, dorsal (mostrando el desarrollo de un pequeño deltidio apical), lateral, anterior y posterior; **W–Z**, Paratipo DGO 24683, ejemplar “juvenil” en vistas ventral, dorsal, anterior y posterior, desarrollando cortas puntas cardinales; **AA–CC**, Paratipo DGO 24691, vistas dorsal (mostrando el desarrollo del deltidio), ventral y anterior; **DD–HH**, Paratipo DGO 24673, vistas ventral, lateral, dorsal, posterior y anterior; barra de escala = 10 mm.

Figure 28. *Apousiella dordodoti peranensis* n. subsp. **A–E**, Holotype DGO 24676, ventral, dorsal, anterior, posterior, and lateral views; **F–I**, Paratype DGO 24681, ventral, dorsal, anterior and posterior views; **J–N**, Paratype DGO 24704 (187), lateral, ventral, dorsal, anterior and posterior views; **O–P**, Paratype DGO 24675, ventral and posterodorsal views showing the development of the deltidium; **Q**, Paratype DGO 24679, ventral view of a slightly damaged shell showing a well-developed concentric ornament; **R–V**, Paratype DGO 24677, ventral, dorsal (showing the development of a small apical deltidium), lateral, anterior and posterior views; **W–Z**, Paratype DGO 24683, “juvenile” specimen in ventral, dorsal, anterior and posterior views, with short cardinal mucrons; **AA–CC**, Paratype DPO DGO 24691, dorsal (showing the development of the deltidium), ventral and anterior views; **DD–HH**, Paratype DGO 24673, ventral, lateral, dorsal, posterior and anterior views; scale bar = 10 mm.

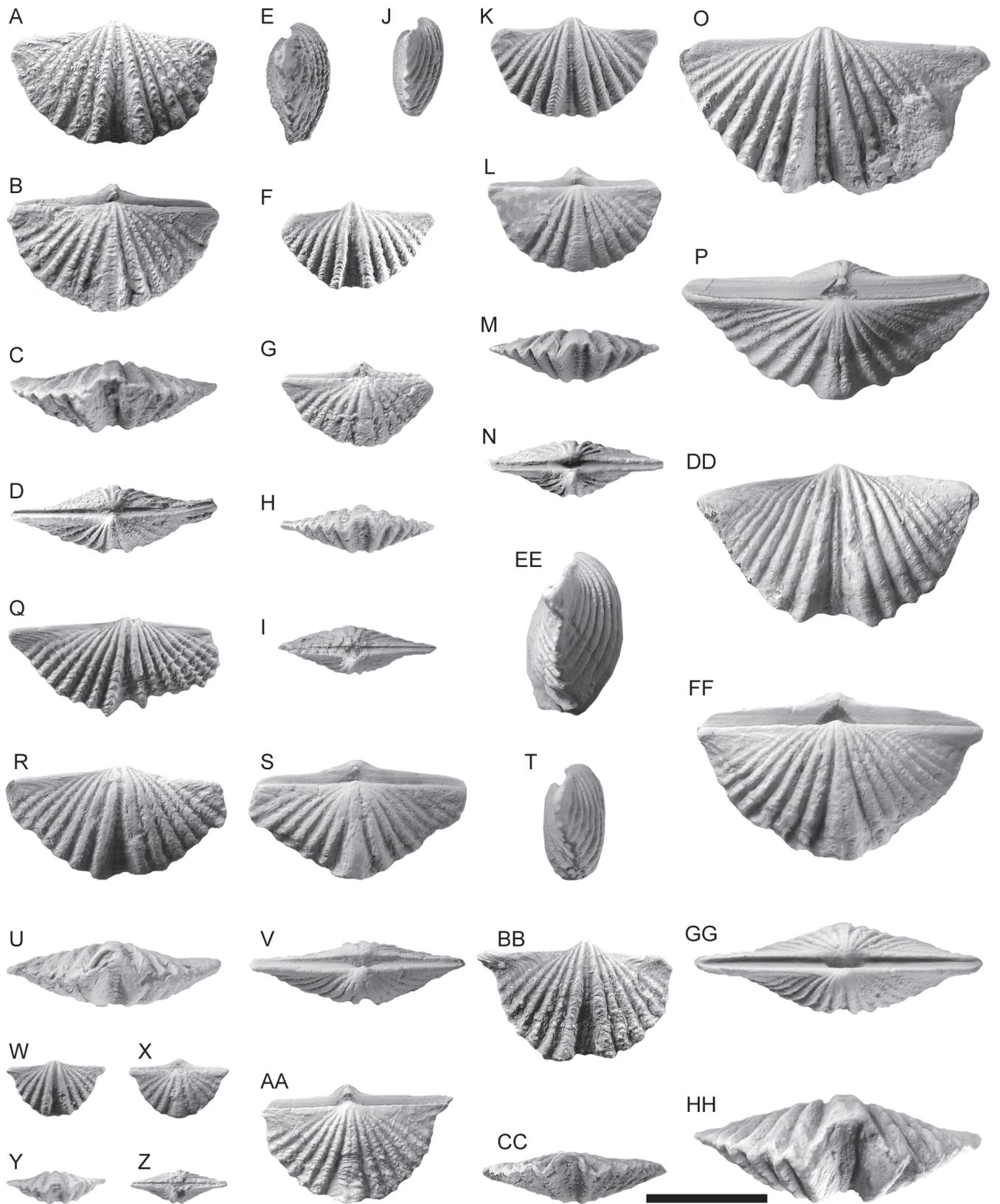


Tabla 8. *Apousiella belliloci aramaris* n. subsp. Medidas de algunos individuos (ver Tabla 1). **H, P**, como en Tablas 4–5.**Table 8.** *Apousiella belliloci aramaris* n. subsp. Measurements of some individuals (see Table 1). **H, P**, as in Tables 4–5.

DGO	L	a	g	a/L	g/L	α	as/a	ad/a	Nc
H24744	10,4	30,6	5,3	3	0,52	124	0,20	0,09	10–11
P24745	14,8	39,3	6,7	2,65	0,45	116	0,21	0,11	11–12
P24746	15,4	36,5	7,9	2,37	0,51	103	0,23		10–11
P24749	13,5	34,3	6,7	2,54	0,50	119	0,22		9–10
P24748	9,2	20,6		2,89		123	0,20	0,13	7–8
P24747	12,3	34,3		2,79				0,20	10–11
24755 (3)	24	44,6		1,86		125	0,24		12
P24750 (31)		28,6						0,21	7–8
P24750 (25)	6,9	18,5		2,68		115	0,19		7–8
24755 (2)		31	8,8			98			10–11
24755 (1)	19,9	34,2		2,29		108			10
P24752	11,4	27,3		2,39			0,23		9
P24754		24,5						0,24	6
P24751	10	25		2,50		116	0,23	0,14	

RESULTADOS

Biozonación de Braquiópodos

Las ricas faunas de braquiópodos espiriferidos de la sucesión costera asturiana comprenden algunas formas nuevas y otras ya conocidas, fáciles de identificar, abundantes y de reducida distribución estratigráfica. Con ellas, se propone aquí, con carácter previo, una biozonación de braquiópodos, útil para caracterizar las formaciones que las contienen y correlacionarlas entre las diferentes áreas de afloramiento de la zona estudiada y con otras unidades estratigráficas más alejadas.

Dichas zonas, cuya definición precisa se deja para más adelante, por no disponer aún de información completa y actualizada, tienen carácter informal y práctico, aunque arrojaron ya buenos resultados en la resolución de los objetivos del presente trabajo. Desde el punto de vista técnico (Reguant y Ortiz, 2001), tienen en su mayor parte el carácter de Zonas de Intervalo, es decir, conjuntos de estratos entre biohorizontes consecutivos de primera aparición de dos taxones del nivel especie (especie o subespecie) seleccionados. La excepción es la zona *dumontiana*, que, por terminar en la laguna pre-Fameniense superior, se caracteriza aquí como Zona de Extensión, es decir, como conjunto de estratos que representa la extensión geográfica y estratigráfica de la especie *Cariniferella dumontiana*. Dado su carácter informal y por razones de brevedad el nombre de las biozonas, una vez introducidas, comprenderá sólo el término específico o subespecífico de la forma más antigua.

De abajo a arriba en la sucesión estratigráfica, se distinguen:

– Biozona de intervalo de presencia inferior *Tenticospirifer? plicatulus*–*Cyrtospirifer verneuiliformis* (abreviadamente, zona *plicatulus*). Comprende aproximadamente desde la mitad del miembro A a la mitad inferior del miembro B, de la Formación

Candás en Perán (Fig. 4) y no llega a aflorar en Punta Boletos. La forma-guía es relativamente abundante en la parte baja de la zona, Intervalo Faunístico 21 (García-Alcalde, 1996) (Figs. 3, 4), donde se asocia con conodontos de la zona *rhenanus/varcus* (García-López y Sanz-López, 2002a), del Givetense Medio. La unidad registra la primera aparición en la Cordillera Cantábrica del importante grupo de braquiópodos *Cyrtospiriferinae*, que tendrán más tarde, durante el resto del Devónico, una representación ubicua a escala mundial. Braquiópodos acompañantes característicos son los *Stringocephalidae* (*Stringocephalus* spp. y *Parastringocephalus* sp. 1), abundantes en la parte alta de la zona, y *Gibbodouvillina interstitialis*, *Biernatium succi*, *Devonoproductus leonensis*, *Albertosia lamellosa*, *Longispina truyolsi*, *Devonogypa* cf. *globa*, *Yunnanella?* cf. *custos*, *Cupularostrum sartenaeri*, *Carinatina* sp., *Davidsonia verneuili*, *Crurithyris inflata*, *Cyrtina sauvagei* y *Mucrospirifer diluvianoides*.

– Biozona de intervalo de presencia inferior *Cyrtospirifer verneuiliformis*–*Apousiella dorlodoti peranensis* (abreviadamente, zona *verneuiliformis*). Comprende, aproximadamente, desde la parte alta del miembro B hasta la mitad inferior del miembro D de la Formación Candás (Fig. 4). La forma-guía es muy escasa y aparece, sobre todo en la base de la biozona en la sección de Perán. La zona no llega a aparecer en el anticlinal de Punta Boletos (Figs. 3, 4). Los conodontos son también escasos, pero pertenecen a la llamada “Fauna V” (Bultynck, en Brice et al., 1978), con *Polygnathus denisbriceae* (Biozona *Varcus* media = Biozona *Ansatus*, en términos actuales) y a la biozona *varcus* sup. (*semialternans/latifossatus*, en términos actuales), del Givetense medio. Braquiópodos acompañantes característicos son *Radiomena irregularis*, *Delthyris imbricatolamellosa*, *Undispirifer undiferus*, *Enantiosphen* cf. *beyrichi* y los últimos *Stringocephalus*. El techo de la biozona es una unidad claramente arrecifal con gran diversidad

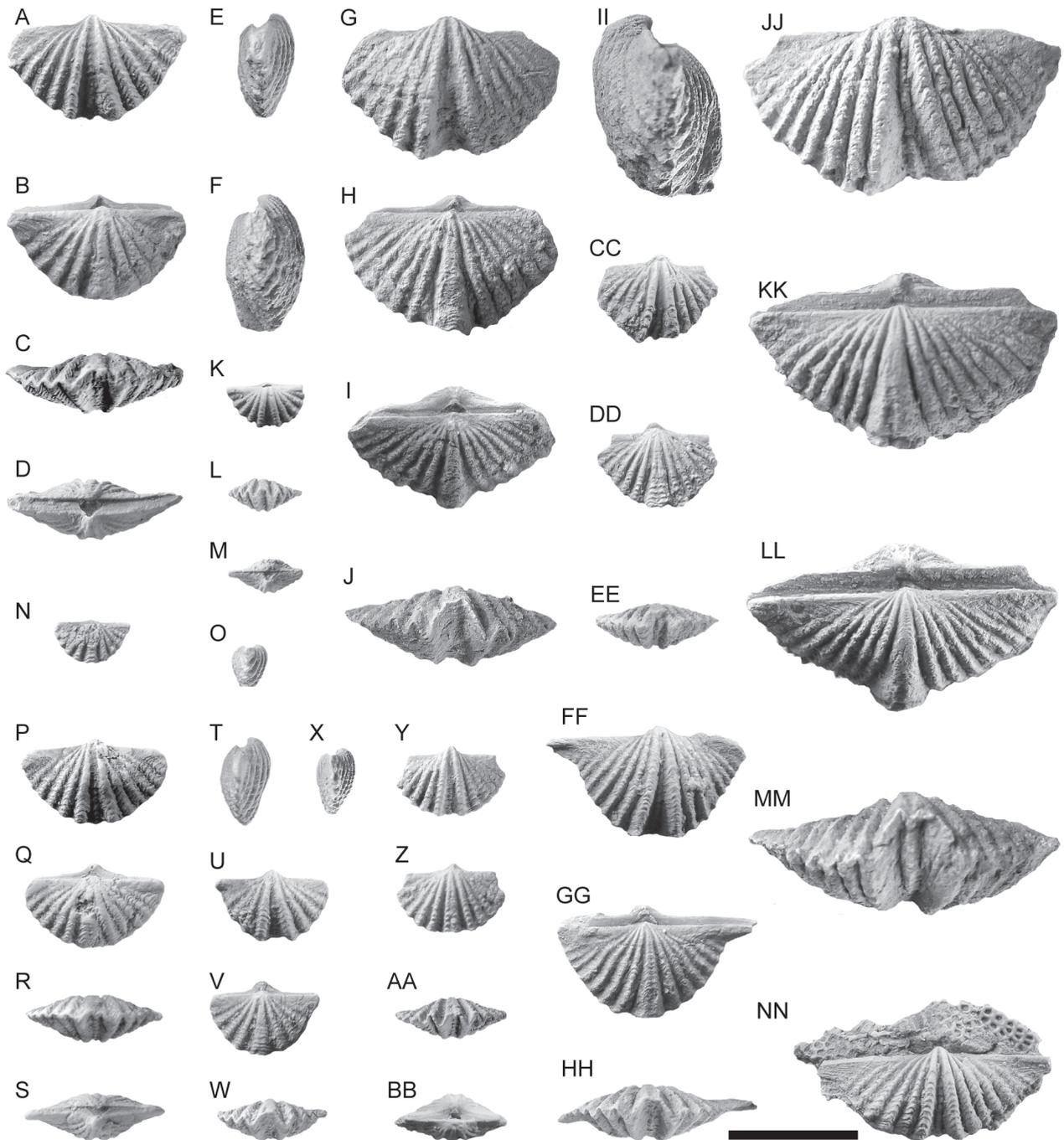


Figura 29. *Apousiella dorlodoti peranensis* n. subsp. Todas del estrato y localidad típicos. **A–E**, Paratipo DGO 24680, vistas ventral, dorsal, anterior, posterior y lateral; **F–J**, Paratipo DGO 24689, vistas lateral, ventral, dorsal, posterodorsal (viéndose el deltidio apical) y anterior; **K–O**, Paratipo DGO 24696, ejemplar “juvenil” en vistas ventral, anterior, posterior, dorsal y lateral; **P–T**, Paratipo DGO 24682, vistas ventral, dorsal, anterior, posterior y lateral; **U–W**, Paratipo DGO 24694, ejemplar “juvenil” débilmente mucronado, en vistas ventral, dorsal y anterior; **X–BB**, Paratipo DGO 24695, ejemplar “juvenil” en vistas lateral, ventral, dorsal, anterior y posterior; **CC–EE**, Paratipo DGO 24693, vistas ventral, dorsal y anterior; **FF–HH**, Paratipo DGO 24692, concha con una de las orejetas bien desarrollada, en vistas ventral, dorsal y anterior; **II–MM**, Paratipo DGO 24688A, ejemplar “adulto”, en vistas lateral, ventral, dorsal, posterodorsal y anterior; **NN**, Paratipo DGO 24697, ejemplar asociado con briozoos fenestélidos, en vista ventral; barra de escala = 10 mm.

Figure 29. *Apousiella dorlodoti peranensis* n. subsp. From the locus and stratum typicum. **A–E**, Paratype DGO 24680, ventral, dorsal, anterior, posterior, and lateral views; **F–J**, Paratype DGO 24689, lateral, ventral, dorsal, posterodorsal (showing the apical deltidium) and anterior views; **K–O**, Paratype DGO 24696, “juvenile” shell in ventral, anterior, posterior, dorsal and lateral views; **P–T**, Paratype DGO 24682, ventral, dorsal, anterior, posterior and lateral views; **U–W**, Paratype DGO 24694, weakly mucronate “juvenile” shell, in ventral, dorsal and anterior views; **X–BB**, Paratype DGO 24695, “juvenile” shell in lateral, ventral, dorsal, anterior and posterior views; **CC–EE**, Paratype DGO 24693, ventral, dorsal and anterior views; **FF–HH**, Paratype DGO 24692, specimen with a well-developed left mucron, in ventral, dorsal and anterior views; **II–MM**, Paratype DGO 24688A, “adult” specimen, in lateral, ventral, dorsal, posterodorsal and anterior views; **NN**, Paratype DGO 24697, ventral view of a shell incrustated by a fenestrate bryozoan; scale bar = 10 mm.

de organismos constructores: estromatoporoides, tabulados, alveolítidos laminares y ramificados, briozoos, etc. Elementos particulares de la asociación son corales como *Phillipsastrea*, *Heliophyllum* (*Heliophyllum*) *halli*, *Siphonophrentis gigantea*, raras *Calceola* y equinodermos como *Cupressocrinites* cf. *schlotheimi*.

– Biozona de intervalo de presencia inferior *Apousiella dordodoti peranensis*–*Eodmitria briceae* (abreviadamente, zona *peranensis*). Comprende, aproximadamente la mitad superior del miembro D, de la Formación Candás, IF 23, en Perán y Punta Boletos (Figs. 3–4, 7). La forma-guía, muy abundante a lo largo de la zona, y casi todos los braquiópodos asociados pertenecen a linajes nuevos, surgidos después del Evento geobiológico Tagánico. Dicho evento, se evidencia particularmente bien en Punta Boletos, por anomalías de susceptibilidad magnética (García-Alcalde et al., 2011) y, de manera más pobre, en Perán por la presencia de escasos conodontos de la Biozona *hermanni*, como *Schmidthognathus* cf. *hermanni* (Figs. 3, 4). Los principales braquiópodos asociados son *Devonoproductus leonensis*, *Eostrophalosia villae*, *Eoschuchertella jordani*, *Douvillina* cf. *cedulae*, *Comiotoechia?* *barroisi*, *Athyris* cf. *oehlerti*, *Pseudoatrypa* sp., *Rigauxia?* cf. *acutosina*, “*Adolfia*” cf. *sauvagei* y *Cyrtospirifer* cf. *verneuili*.

– Biozona de intervalo de presencia inferior *Eodmitria briceae*–*Apousiella belliloci aramaris* (abreviadamente, zona *briceae*). Comprende la parte más alta del miembro D, de la Formación Candás, y parte de la base de la Formación Piñeres, miembro P1 (Fig. 4). Está muy

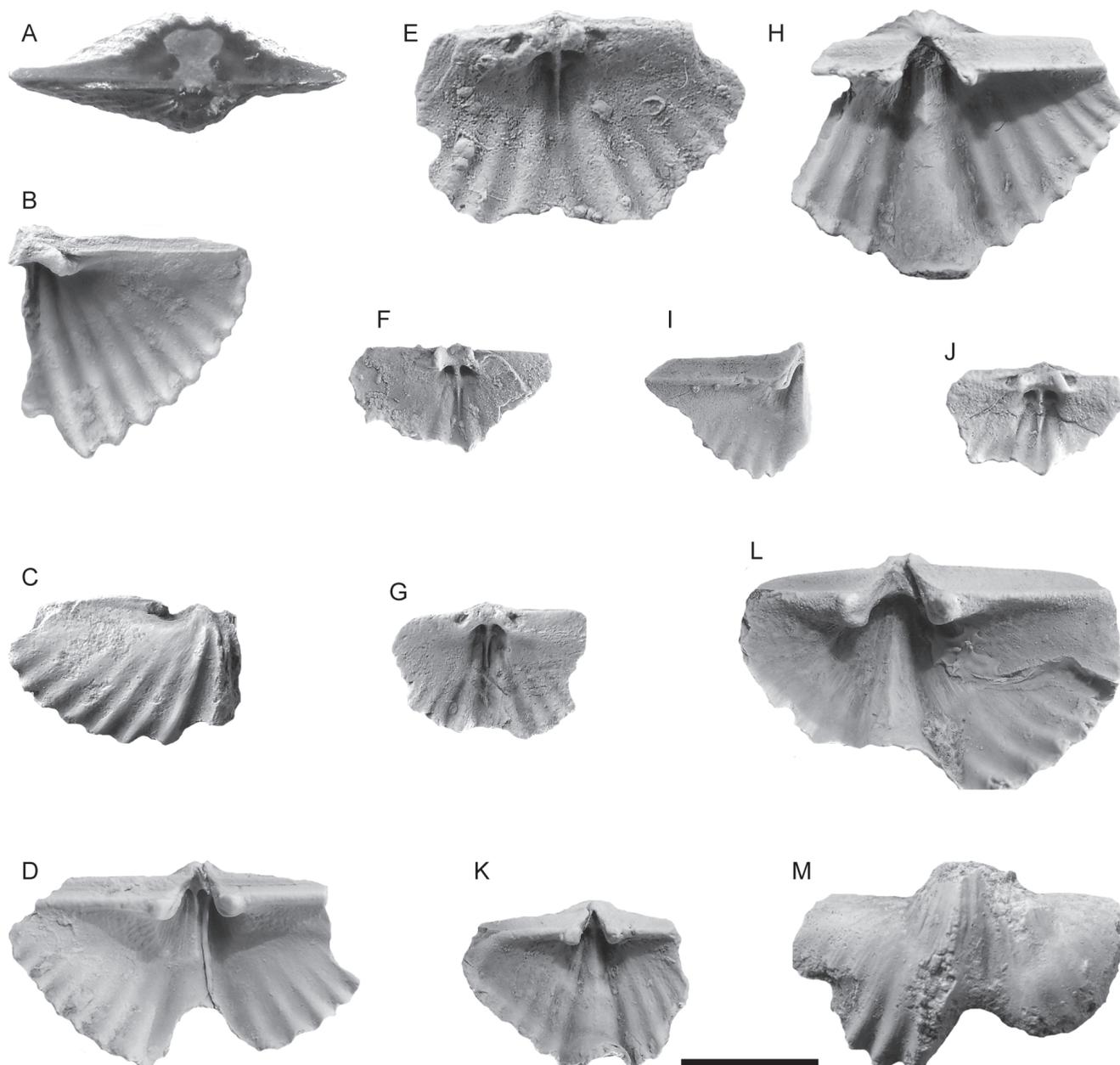
bien representada en la sección de la playa de Aramar (Fig. 3) y falta su techo, en la de Perán, probablemente erosionado durante la emersión Fameniese (Figs. 3, 4). La biozona comprende una importante fauna de conodontos de la biozona *falsiovalis*, como *Ancyrodella* binodosa y *A. pristina* (García-López y Sanz-López, 2002a) (Figs. 3–4, 7) del Givetiense más alto al ?Frasniense más bajo. La forma-guía es muy abundante. Los braquiópodos acompañantes son, en general, los mismos que en la zona anterior, particularmente, *Douvillina* cf. *cedulae*, *Comiotoechia?* *barroisi*, *Cupularostrum sartenari*, *Coeloterorhynchus kayseri*, *Pseudoatrypa* sp., *Rigauxia?* cf. *acutosina*, “*Adolfia*” cf. *sauvagei*, *Cyrtospirifer* cf. *verneuili*, *Apousiella dordodoti peranensis* y *A. mozarti*.

– Biozona de intervalo de presencia inferior *Apousiella belliloci aramaris*–*Cariniferella dumontiana* (abreviadamente, zona *aramaris*). Comprende prácticamente toda la sucesión de la Formación Piñeres, miembro P1, de la playa de Aramar, con la excepción del extremo occidental y de parte del oriental (Fig. 4). Una falla de desgarre dextrógira la hace aparecer, de nuevo, en la Punta del Carmen (Fig. 3). Esta biozona fue totalmente eliminada en las secciones del sinclinal de Perlora (Perán y Carranques) durante la emersión Fameniese. La forma-guía es muy abundante, aunque las conchas suelen estar desarticuladas y fragmentadas. En la biozona hay una rica fauna de conodontos del Frasnense inferior, a la base del Frasnense medio, de las Biozonas *falsiovalis* a *punctata*, con, entre otras, *Mesotaxis falsiovalis*, *M. asymmetricus*, *Ancyrodella*

Figura en la página siguiente

Figura 30. *Apousiella dordodoti peranensis* n. subsp. Todas del estrato y localidad típicos. **A**, Paratipo DGO 24678, sección transversal, normal a los planos de simetría y comisural, mostrando la estructura interna de ambas valvas y, en particular, el ctenoforidio laminar de la dorsal; **B–C**, Paratipo DGO 24702, fragmento de valva dorsal y su molde interno, mostrando una de las placas fulcrales; **D**, Paratipo DGO 24688B, valva ventral mostrando dientes cardinales, no soportados por placas dentales, el campo muscular dividido por un miofragma fino y corto y las huellas gonadales a ambos lados del campo; **E**, Paratipo DGO 24685, valva dorsal algo rota, mostrando la estructura del cardinalio y campo muscular dividido por un miofragma fino y largo; **F**, Paratipo DGO 24687, Id; **G**, Paratipo DGO 24703, Id; **H**, Paratipo DGO 24684, valva ventral algo rota mostrando los dientes cardinales no soportados por placas dentales y campo muscular ventral dividido por un miofragma; **I**, Paratipo DGO 24701, valva ventral fragmentaria, mostrando el campo muscular y la falta de placas dentales; **J**, Paratipo DGO 24686, valva dorsal algo rota, mostrando la estructura del cardinalio y el campo muscular dividido por un miofragma largo y fino; **K**, Paratipo DGO 24700, valva ventral algo rota, mostrando los dientes cardinales y el campo muscular dividido por un fino miofragma; **L–M**, Paratipo DGO 24699, valva ventral fragmentaria y su molde interno, mostrando dientes cardinales no soportados por placas dentales, cojinete septal muy desarrollado y campo muscular dividido por un miofragma débil; barra de escala = 10 mm.

Figure 30. *Apousiella dordodoti peranensis* n. subsp. From the locus and stratum typicum. **A**, Paratype DGO 24678, transversal section, normal to the symmetry and the commissural planes, showing the internal structure of both valves and, in particular, the dorsal lamellar ctenophoridium; **B–C**, Paratype DGO 24702, fragmentary dorsal valve and its internal cast, showing one of the fulcral plates; **D**, Paratype DGO 24688B, interior of a ventral valve showing the unsupported cardinal teeth, the muscle attachment field divided by a short and faint myophragm and the gonadal pits on both sides of the muscle field; **E**, Paratype DGO 24685, damaged dorsal valve, showing the structure of the cardinalium and the muscle attachment field divided by a thin and long myophragm; **F**, Paratype DGO 24687, Id; **G**, Paratype DGO 24703, Id; **H**, Paratype DGO 24684, damaged ventral valve, showing the cardinal teeth, and the muscle attachment field divided by a myophragm; **I**, Paratype DGO 24701, fragmentary ventral valve, showing the muscle field and the lack of dental plates; **J**, Paratype DGO 24686, damaged dorsal valve, showing the structure of the cardinalium and the muscle attachment field divided by a long and thin myophragm; **K**, Paratype DGO 24700, damaged ventral valve, showing unsupported cardinal teeth and the muscle field divided by a fine myophragm; **L–M**, Paratype DGO 24699, fragmentary ventral valve and its internal cast, showing unsupported cardinal teeth, apical callosity, and the muscle attachment field divided by a weak myophragm; scale bar = 10 mm.



pramosica, *A. rotundiloba*, *A. africana* y, en el techo, *Ancyrodella gigas* (García-López y Sanz-López, 2002a). Los principales braquiópodos acompañantes son: *Aulacella* aff. *eifeliensis*, *Douvillina dutertrei*, *D. douxami*, *Gamphalosia arbizui*, *Biernatium* sp. 2, *Pulgaralosa fariasi*, *Longispina maillieuxi*, *Metabolipa meatsi*, *Phlogoiderhynchus* sp. A, *Desquamatia* (*Neatrypa*), *Tenticospirifer?* *sinuosus*, “*Adolfia*” cf. *sauvagei* y *Warrenella* cf. *euryglossa*. Hay también una fauna característica de trilobites con *Heliopyge iberica* y *H. asturica* (Smeenk, 1983).

– Biozona de extensión de *Cariniferella dumontiana* (abreviadamente, zona *dumontiana*). Comprende las capas de la mitad superior de la Formación Piñeres, P1, muy replegadas, en las playas de Samarinchón y El Truán (Figs. 3, 4), pero fue completamente arrasada en la emersión Fameniese en las secciones del

sinclinal de Perlora (Figs. 2–4). La forma-guía es muy abundante y está acompañada por muchos de los braquiópodos que ya aparecían en la biozona anterior y por *Cyrtospirifer syringothyriiformis* y *Ancyrodella gigas*. La zona se situaría en Asturias en la Biozona de conodontos *punctata*, de la base del Frasniense medio, pero en León, *Cariniferella dumontiana* aparece más arriba, en la Biozona *Palmatolepis hassi* inferior, del Frasniense medio (García-López y Sanz-López, 2002b).

Correlación bioestratigráfica

La correlación de las formaciones Candás y Piñeres, P1, de Asturias con las formaciones Portilla y Nocedo, es clara (Fig. 4), aunque existen pequeñas diferencias en las faunas. En conjunto, la potente sucesión del

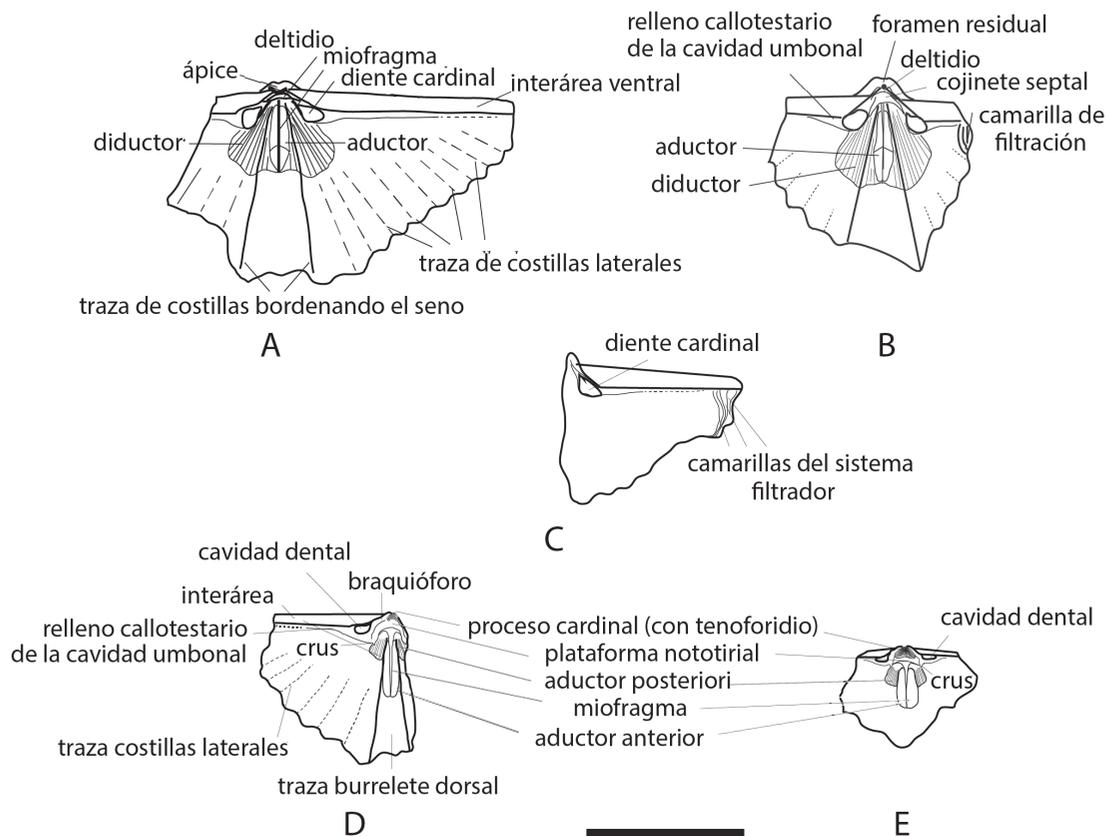


Figura 31. *Apousiella belliloci belliloci* (Rigaux, 1908) del estrato y localidad típica, Bas Boulonnais Ferques (Francia), trinchera de la vía férrea Caffiers-Ferques pasado un pequeño túnel por debajo de la carretera que va en dirección a la cantera Napoleón, Formación Beaulieu, base del Miembro Patûres, Frasnense inferior. **A–E**, Dibujos con cámara clara del interior de tres valvas ventrales fragmentarias (Topotipos DGO 24735, 24739 y 24734) y del interior de dos valvas dorsales fragmentarias (Topotipos DGO 24737 y 24738). El ejemplar DGO 24734 y, en parte el DGO 24739 muestran un enigmático sistema de camarillas en las puntas cardinales, quizás relacionado con el flujo de corrientes para el intercambio metabólico del braquiópodo con su medio externo; barra de escala = 10 mm.

Figure 31. *Apousiella belliloci belliloci* (Rigaux, 1908) from the stratum and typical locality, Bas Boulonnais Ferques (France), Caffiers-Ferques railway trench past a small tunnel under the road leading to the Napoleon quarry, Beaulieu Formation, base of the Patûres Member, Early Frasnian. **A–E**, camera lucida drawings of the interior of three fragmentary ventral valves (Topotypes DGO 24735, 24739, and 24734) and of the interior of two fragmentary dorsal valves (Topotypes DGO 24737, 24738). Specimen DGO 24734 and, in part, DGO 24739 show an enigmatic camerate structure at the cardinal points perhaps related to the current system for metabolic interchange with the environment; scale bar = 10 mm.

Devónico Superior del flanco occidental del sinclinal de Antromero es comparable a la de la parte meridional de la Unidad de Somiedo-Correcilla (sinclinales de Cornellana, La Cueta, Vega de los Viejos y Alba) (Fig. 1). Por su parte, la sucesión del sinclinal de Perlora (área de Perán-Carranques) muestra una evidente laguna estratigráfica con desaparición, al menos, de las zonas de braquiópodos *aramaris* y *dumontiana*, es decir, de casi todo el Frasnense. Esta situación es similar a la de la parte septentrional de la Unidad de Somiedo-Correcillas (sobre todo en la Escama de Bregón, Norte del sinclinal de Somiedo y sinclinal de Beberino; Julivert, 1971; García-Alcalde *et al.*, 1985) (Fig. 1), con diferencias faunísticas, de espesor y grado de oxidación de las capas más altas del Frasnense (García-Alcalde *et al.*, 1985), y aún más con la del autóctono relativo del Manto del Esla, en

sucesiones como la de Aleje (Alonso, 1985) del área del Porma (Fig. 1).

Sorprendentemente, empero, las relaciones bioestratigráficas más estrechas son con las espléndidas secuencias de la región de Ferques (Bas Boulonnais, Francia) de las formaciones Blacourt y Beaulieu. El Devónico de Ferques y sus faunas, fue estudiado con gran detalle desde los tiempos de Rigaux (1892, 1908) y, en tiempos recientes, particularmente por Denise Brice y colaboradores (Brice *et al.*, 1979, 1980; Brice, 1988a, 1988b y 2003, entre otros). El intervalo Givetense–Frasniense que abarca las formaciones Candás y el miembro P1 de la Formación Piñeres, en Asturias, corresponden en el Boulonnais básicamente a la Formación Blacourt (miembros Griset, Couderousse, Bastien) y a la Formación Beaulieu (miembros La Cedula, Cambresèque, Noces y Patûres) (Fig. 4).

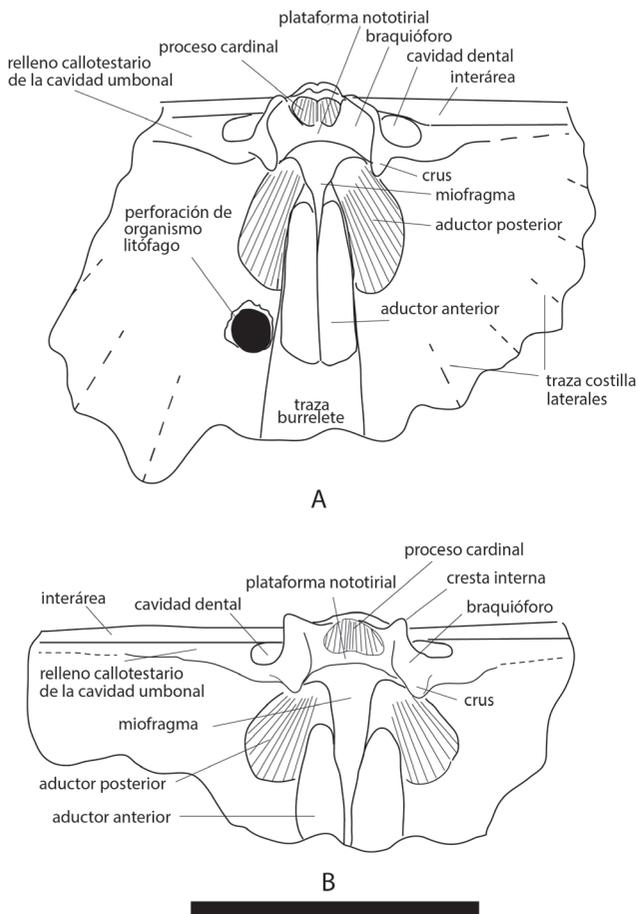


Figura 32. *Apousiella belliloci belliloci* (Rigaux, 1908). Del estrato y localidad típicos. **A–B**, Topotipos DGO 24736 y 24740, dibujos con cámara clara de sendas valvas dorsales fragmentarias, mostrando la morfología del interior de la subespecie; barra de escala = 5 mm.

Figure 32. *Apousiella belliloci belliloci* (Rigaux, 1908). From the locus and stratum typicum. **A–B**, Topotypes DGO 24736 and 24740: camera lucida drawings of two fragmentary dorsal valves, showing the morphology of the interior of the subspecies; scale bar = 5 mm.

El excelente trabajo de Brice (2003) sobre las asociaciones de braquiópodos del Devónico de Ferques, permite una correlación muy estrecha con las series asturianas que, en esencia, se recoge ya en la Figura 3 de este trabajo, se formaliza en la Figura 4 y se describe brevemente a continuación:

– Las Asociaciones Fosilíferas francesas 1 y 2, se identifican en el Miembro Griset, de la Formación Blacourt, en el Boulonnais y se correlacionan con la zona *plicatulus* (Fig. 4) de la costa asturiana. Es destacable en los intervalos comparados la primera aparición de los Cyrtospiriferinae (*Tenticospirifer plicatulus* y *T. aff. plicatulus*), y la de *Stringocephalus* y Yunnanellidae, si bien *Stringocephalus* aparece algo antes en Francia (Givetiense inferior), y los Yunnanellidae están representados por formas diferentes (*Yunnanella?* cf. *custos*, en Asturias; García-Alcalde in García-Alcalde

et al., 1979 y *Schnurella?* sp., en el Boulonnais; Brice, 1988b). Merece la pena señalar, sin embargo, que en el sinclinal de Alba (Fig. 1), Mohanti (1972) citó también la presencia de *Schnurella?* sp. en la Formación Portilla, en niveles correlativos con la parte baja de la Formación Candás.

– La Asociación 3, es típica del Miembro Couderousse, de la Formación Blacourt, en el Boulonnais, del Givetiense medio (Zonas de conodontos *varcus* media–superior) (Brice, 2003) (Fig. 4). Esta asociación correlaciona muy bien con la parte baja de la zona de braquiópodos *verneuiformis*, de la Formación Candás de similar edad (Fig. 4), con la que comparte la presencia de *Cyrtospirifer verneuiformis*, *Undispirifer undiferus* y los últimos *Stringocephalus*, entre los braquiópodos, y de conodontos como *Polygnathus denisbriceae* (Figs. 3, 4). Observaciones previas de Maillet *et al.* (2016) sobre los ostrácodos de la zona *verneuiformis* en Perán, muestran, además, la presencia de numerosas formas de las descritas por Milhau (1983) en la Asociación 3 francesa. En Perán, gran parte de la zona *verneuiformis* ocupa el canal de entrada al ancón de Perán, de acceso limitado a las bajamareas más importantes (Fig. 3). La fauna registra allí un empobrecimiento notable respecto a la de la parte baja de la zona y los conodontos pertenecen a la transición de las zonas *varcus* media y superior (zonas *ansatus* y *semialternans/latifossatus*, en términos actuales) que también se observa en el miembro Couderousse, del Boulonnais, con *Polygnathus latifossatus*, *P. ovinodosus*, *P. xylus*, *Icriodus eslaensis*, *I. expansus*, entre otros (García-López y Sanz-López, 2002a).

– La Asociación 4 es típica de la llamada “Caliza de La Cedula”, base del Miembro Cambresèque de la Formación Beaulieu, en el Boulonnais (Brice, 2003) (Fig. 4). Comprende, igual que la zona *peranensis*, de Asturias, las primeras faunas de braquiópodos post-evento Tagánico, con especies comunes de *Apousiella*, *Rigauxia*, *Cyrtospirifer*, *Douvillina*, *Devonoproductus*, *Eoschuchertella* y *?Comiotoechia* y conodontos de la Biozona *asymmetricus* más baja (en términos modernos, *Mesotaxis falsiovalis* más antigua e inferior), de edad Givetiense superior terminal. En Francia, sin embargo, no se descubrió aún la zona *hermanni* de conodontos, quizás por existir allí una laguna estratigráfica o una condensación de capas relacionada con el propio Evento Tagánico, inapreciable en Asturias, al menos en la sección de Perán. Las principales especies de braquiópodos comunes entre las asociaciones comparadas son *Apousiella dorlodoti* (representada en Asturias por *A. dorlodoti peranensis*), *Cyrtospirifer* cf. *verneuili*, *Douvillina* cf. *cedulae* y *Comiotoechia?* *barroisi*. Ésta última especie, es dominante en varios niveles tanto en la zona *peranensis* como en la Asociación 4.

– La Asociación 5 es propia de la parte inferior del Miembro Cambresèque de la Formación Beaulieu en la transición de las zonas de conodontos *asymmetricus* más baja–*asymmetricus inferior*, de comienzos del

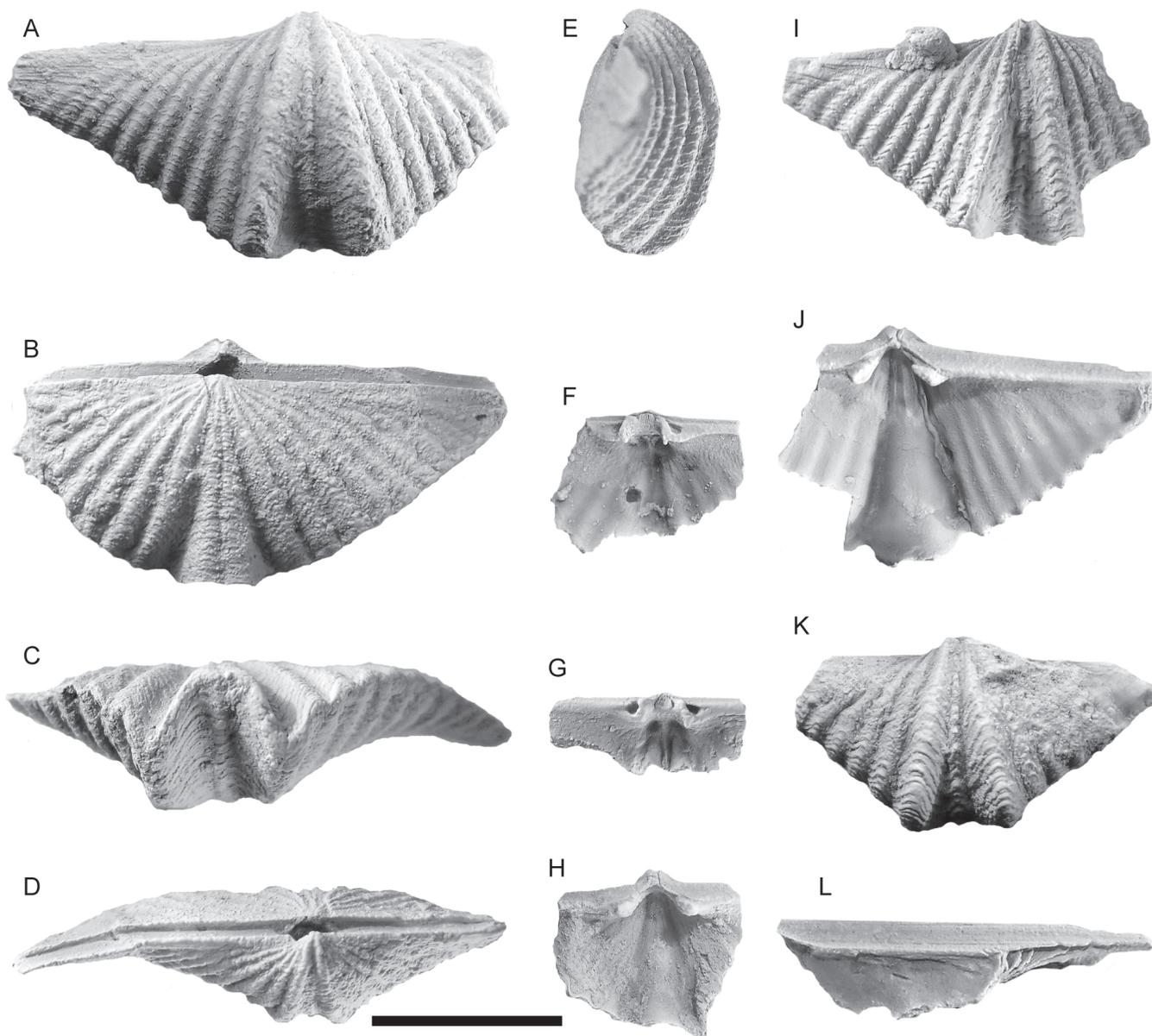


Figura 33. *Apousiella belliloci belliloci* (Rigaux, 1908). Del estrato y localidad típicos. Topotipos, yacimiento K-57, techo del Frasniano Inferior. **A–E**, DGO 24733, vistas ventral, dorsal, anterior, posterior y lateral, de un individuo con el ala derecha rota. Obsérvese el perfil acusadamente planoconvexo; **F**, DGO 24736, valva dorsal, mostrando la estructura del cardinalio y el campo muscular bisectado por un corto miofragma; **G**, DGO 24740, Id; **H**, DGO 24739, valva ventral fragmentaria, en vista interna, mostrando los dientes cardinales, el campo muscular con un miofragma poco desarrollado, el deltidio y el cojinete septal; **I–J**, DGO 24735, valva ventral con el ala derecha rota, en vistas externa e interna, mostrando dientes cardinales, un pequeño deltidio apical, campo muscular muy débil, dividido por un corto miofragma y trazas del sistema multicameral representado en Figura 31; **K**, DGO 31425, valva ventral con las alas algo rotas, en vista externa; **L**, DGO 24741, fragmento del ala izquierda ventral de una concha mostrando el sistema multicameral representado en Figura 34; barra de escala = 20 mm.

Figure 33. *Apousiella belliloci belliloci* (Rigaux, 1908). From the locus and stratum typicum. Topotypes, level K-57, latest Early Frasnian. **A–E**, DGO 24733, ventral, dorsal, anterior, posterior, and lateral views of a broken, very transverse shell. Note the sharply plano-convex profile; **F**, DGO 24736, internal view of dorsal valve, showing the structure of the cardinalium and the muscle attachment field bisected by a short myophragm; **G**, DGO 24740, Id; **H**, DGO 24739, internal view of a fragmentary ventral valve, showing unsupported cardinal teeth, muscle field, deltidium, apical callosity, and a faintly developed myophragm; **I–J**, DGO 24735, External and internal views of a broken ventral valve, showing unsupported cardinal teeth, a small apical deltidium, very weak muscle attachment field, divided by a short myophragm, and traces of the multicamerate system represented in Figure 31; **K**, DGO 31425, external view of a damaged ventral valve; **L**, DGO 24741, fragment of the left cardinal side of a ventral valve showing the multicamerate system represented previously in Figure 34; scale bar = 20 mm.

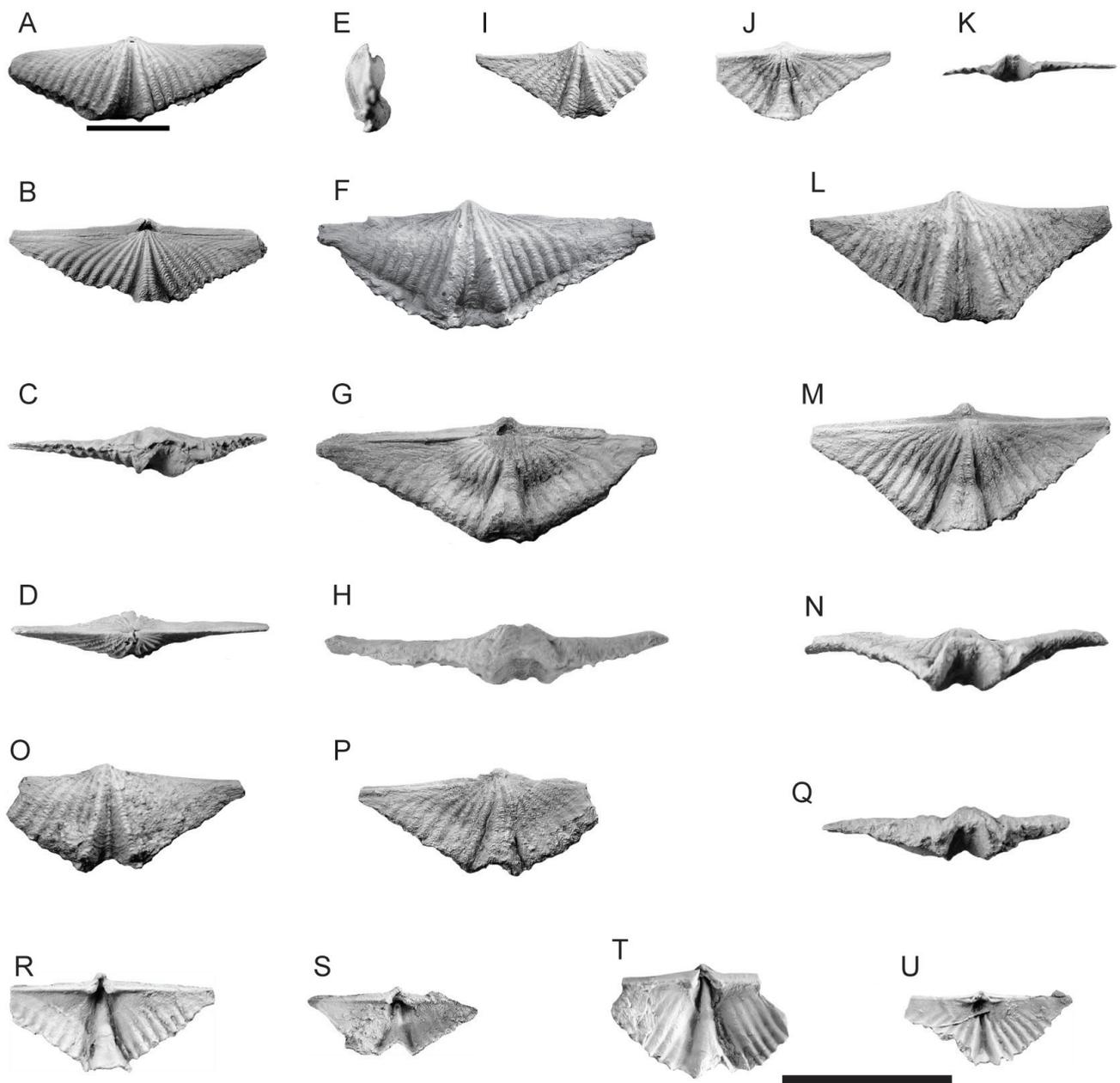


Figura 34. *Apousiella belliloci aramaris* n. subsp. Todas del estrato y localidad típicos. **A–E**, Holotipo DGO 24744, vistas ventral, dorsal, anterior, posterior y lateral, de un ejemplar aplastado y algo roto; **F–H**, Paratipo DGO 24745, vistas ventral, dorsal y anterior, de un ejemplar algo aplastado y dañado por los bordes; **I–K**, Paratipo DGO 24748, ejemplar “juvenil” aplastado con el extremo cardinal derecho roto; **L–N**, Paratipo DGO 24746, vistas ventral, dorsal y anterior de un ejemplar algo aplastado; **O–Q**, Paratipo DGO 24749, vistas ventral, dorsal y anterior de un ejemplar aplastado con el extremo cardinal izquierdo roto; **R**, Paratipo DGO 24750 (7), vista interna de una valva ventral algo rota; **S**, Paratipo DGO 24751, Id; **T**, Paratipo DGO 24754, vista interna de una valva dorsal algo rota; **U**, Paratipo DGO 24753, vista interna de una valva ventral dañada; barras de escala = 20 mm.

Figure 34. *Apousiella belliloci aramaris* n. subsp. From the *locus* and *stratum typicum*. **A–E**, Holotype DGO 24744, ventral, dorsal, anterior, posterior and lateral views, of a faintly crushed specimen; **F–H**, Paratype DGO 24745, ventral, dorsal, and anterior views, of a somewhat broken, crushed specimen; **I–K**, Paratype DGO 24748, crushed, and somewhat broken “juvenile” specimen; **L–N**, Paratype DGO 24746, ventral, dorsal and anterior views of a slightly crushed specimen; **O–Q**, Paratype DGO 24749, ventral, dorsal, and anterior views of a crushed specimen with broken left cardinal extremity; **R**, Paratype DGO 24750 (7), interior view of a ventral valve; **S**, Paratype DGO 24751, Id; **T**, Paratype DGO 24754, internal view of a dorsal valve; **U**, Paratype DGO 24753, internal view of a ventral valve; scale bars = 20 mm.

Frasniense (Fig. 4). El braquiópodo más abundante y representativo es *Eodmitria*, con la especie *E. boloniensis* (*Eodmitria belliloci*, sic Brice, 2003), acompañado por varios elementos de la asociación anterior. En la sección de Luanco, la zona *briceae*, está caracterizada por una especie de *Eodmitria* más pequeña que la del Boulonnais, *E. briceae*, e incorpora, igual que en Ferques, numerosos elementos de la zona anterior. En las secciones del sinclinal de Perlora no aparece el techo de la biozona, eliminado probablemente durante la emersión fameniense. La zona *briceae*, pertenece al Givetense más alto–?Frasniense más bajo (zona de *Mesotaxis falsiovalis* inferior, con *Ancyrodella pristina* y *A. binodosa*) (Figs. 3, 4). Los datos anteriores, acreditan una correlación muy estrecha de la zona *briceae* con la Asociación 5.

– Las asociaciones 6 y 7, del techo del Miembro Noces y de la base del Miembro Patûres, de la Formación Beau-lieu, de la biozona de conodontos *asymmetricus* media, Givetense inferior–Frasniense medio correlacionan con las biozonas *aramaris* y *dumontiana* sin que, de momento, sea fácil establecer la correspondencia precisa. La Asociación 6 tiene muchos elementos comunes con la zona *aramaris* sobre todo con su parte más alta, a saber, *Douvillina dutertrei*, *Longispina maillieuxi*, *Schizophoria striatula*, *Metabolipa meatsi*, *Ladogioides ferquensis*, *Desquamatia (Seratrypa) belliloci*, *Athyris davidsoni* y *Cyrtina douvillei* y el conodonto *Ancyrodella gigas*, pero carece de *Apousiella belliloci*. Por su parte, la Asociación 7 se situaría a caballo de las zonas de braquiópodos *aramaris* y *dumontiana* de Asturias, por su fauna de conodontos de la Biozona *asymmetricus* media (*Ancyrodella gigas*) y braquiópodos como *Apousiella belliloci* (*A. belliloci aramaris*, en Asturias) y *Cariniferella mistiaeni* (*C. dumontiana*, en Asturias), además de *Monelasmia deshayesi* (muy próxima exteriormente a *Biernatium* sp. 2, en Asturias), *Aulacella* sp. (*Aulacella* aff. *eifeliensis*, en Asturias), *Douvillina douxami*, *D. ferquensis*, *Douvillinaria fischeri*, *Gamphalosis gosseleti* (*G. arbizui*, en Asturias), *Longispina rigauxi* (*L. maillieuxi*, en Asturias), *Steinhagella?* cf. *membranacea* (posiblemente, *Pulgaralosis fariasi*, en Asturias), *Metabolipa meatsi*, *Coeloterorhynchus kayseri*, *Desquamatia (Seratrypa) belliloci*, *Neatrypa* sp. y *Cyrtospirifer syringothyridiformis*.

– La Asociación 8 se identificó en Ferques en una pequeña trinchera temporal, cubierta en la actualidad, probablemente del Miembro Patûres de la Formación Beau-lieu, con conodontos de la Biozona *asymmetricus* media (*Palmatolepis punctata*) y una fauna recurrente de braquiópodos de asociaciones anteriores, sin elementos característicos comunes que permitan correlacionarla fiablemente con las zonas asturianas.

– Las Asociaciones 9 a 12, de la Formación Ferques, tienen una edad mal determinada y corresponden, muy probablemente, a la parte de la sucesión del Frasiense superior que no llegó a depositarse o que fue erosionada a comienzos del ciclo Varisco en Asturias.

CONCLUSIONES

La sucesión del Givetense superior al Frasiense inferior de la región costera asturiana, aflora en dos importantes estructuras plegadas: los sinclinales de Antromero, cerca de Luanco, al Noroeste, y Perlora, cerca de Candás, al Sureste, que arman en las formaciones Candás y Piñeres. La potencia aparente de la sucesión en Luanco mucho mayor que en Perán, interpretada, con frecuencia, como indicativa de una gran cubeta sedimentaria (“Surco de Luanco”), es imputable a correlaciones equivocadas, al fenómeno general de somerización de la plataforma asturiana de Oeste a Este, durante el Devónico, y a la existencia de estructuras plegadas menores, no conocidas anteriormente, como el Anticlinal de Boletos. Las formaciones Candás y Piñeres (miembro P1) son muy fosilíferas y muestran, en particular, una rica fauna de espiriferidos, pertenecientes a géneros que aparecieron durante la importante renovación faunística, relacionada con el llamado Evento Tagánico. Algunos de los taxones descritos son nuevos; así, *Tenticospirifer? sinuosus* n. sp., *Eodmitria briceae* n. sp., *Apousiella mozarti* n. sp., *Apousiella dorlodoti peranensis* n. subsp. y *Apousiella belliloci aramaris* n. subsp. Una parte de las formas tratadas son fáciles de identificar, abundantes y de distribución estratigráfica restringida por lo que se han utilizado aquí para definir, con carácter previo, varias biozonas sucesivas (*plicatulus*, *peranensis*, *briceae*, *aramaris* y *dumontiana*), caracterizadas además por otros elementos acompañantes seleccionados de diferentes grupos, particularmente braquiópodos y conodontos. Dichas biozonas han sido herramientas valiosas para resolver la correlación biestratigráfica entre los diferentes afloramientos costeros y con las sucesiones de similar edad del resto del Dominio Astur-Leonés de las provincias de Asturias y León.

Información suplementaria. Una tabla con los principales caracteres distintivos de las especies de espiriferidos estudiados, se encuentra a disposición de los investigadores interesados, en el Spanish Journal of Palaeontology web-site (<https://sepaleontologia.es/spanish-journal-palaeontology/>) relacionada con la contribución correspondiente.

Los nuevos nombres taxonómicos propuestos en este trabajo, y los actos nomenclatoriales oportunos han sido registrados en ZooBank, el sistema de registro para la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (CINZ): <http://zoobank.org/References/5adc93c0-05a0-46e9-91cc-3241566330c8>.

Los nuevos taxones propuestos, cada uno con su Holotipo único, paratipos y numeroso material complementario, y el resto de taxones descritos se asentaron y albergaron definitivamente a la publicación de este trabajo, en el Museo del Departamento de Geología de la Universidad de Oviedo, bajo las siglas DGO.

Contribución del autor. JLG-A, es el único responsable del planeamiento del estudio, análisis de datos, ejecución de dibujos, tablas y fotografías, y redacción del manuscrito.

Intereses en competencia. Ningún interés ajeno, que el autor conozca, entra en conflicto con los suyos en la presente investigación.

Financiación. El autor no recibió ninguna financiación específica para desarrollar el trabajo.

Información sobre el autor. **Jenaro L. García-Alcalde**, catedrático jubilado de Paleontología de la Universidad de Oviedo, C/ Jesús Arias de Velasco, s/n, 33005 Oviedo, España. email: jalcalde@uniovi.es.

Agradecimientos. Esta nota es una contribución a los proyectos del Ministerio de Economía y Competitividad de España CGL-2011-24775 / BTE “Global events in the Lower Devonian of Spain and their worldwide correlation”, y CGL-2012/34475, “Processes of formation of “melanges” and other disorganized geological units”, así como al proyecto IGCP 652 “Reading geologic time in Paleozoic sedimentary rocks: the need for an integrated stratigraphy”.

Los editores de la Revista, Drs. Carlos Martínez Pérez, Samuel Zamora Irazo y Sonia Ros-Franch pusieron en evidencia la desidia del autor, con una revisión exhaustiva de las numerosas inconsistencias, carencias sintácticas y de formato que plagaban el manuscrito. El Dr. José F. Baeza Carratalá, de la Universidad de Alicante y otro revisor anónimo, consumieron mucho tiempo también en poner orden en el original, que perdieron de dedicar a sus valiosos trabajos propios. A todos ellos les estoy sumamente reconocido por la mayoría indudable aportada.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aboussalam, S. (2003). Das “Taghanic Event” in höheren Mittel-Devon von West-Europa und Marokko. *Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie*, 97, 1–332. doi: [10.1016/j.palaeo.2010.10.015](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.10.015)
- Aboussalam, Z. S., & Becker, R. T. (2011). The global Taghanic Biocrisis (Givetian) in the Eastern AntiAtlas, Morocco. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 304, 136–164. doi: [10.1016/j.palaeo.2010.10.011](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.10.011)
- Adrichem-Boogaert, H. A., van (1967). Devonian and Lower Carboniferous conodonts of the Cantabrian Mountains (Spain) and their stratigraphic application. *Leidse Geologische Mededelingen*, 39, 129–192.
- Alonso, J. L. (1985). *Estructura y evolución tectonoestratigráfica de la región del Manto del Esla (Zona Cantábrica, NW de España)*. Institución Fray Bernardino de Sahagún (Diputación Provincial León).
- Altevoigt, G. (1963). Die oberdevonischen rugosen Korallen von der asturischen Küste (Cabo Peñas, Nordspanien). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, Festband Lotze*, 117, 9–38.
- Asselberghs, E. (1936). Le Dévonien du Bord Nord du Bassin de Namur. Mémoires de l’Institut de Géologie de l’Université de Louvain, 10, 231–325.
- Barrois, C. (1882). Recherches sur les terrains anciens des Asturies et de la Galice. *Mémoires de la Société Géologique du Nord*, 2, 1–630.
- Becker, R. T., & Aboussalam, Z. S. (2013). Middle Givetian-Middle Frasnian event stratigraphy at Mdoura-East (Western Tafilalet). In Becker *et al.* (Eds.), The Devonian and Lower Carboniferous of northern Gondwana. *Documents de l’Institut Scientifique, Rabat*, 27, 143–150.
- Becker, R. T., Aboussalam, Z. S., Hartenfels, S., El Hassani, A., & Baidder, L. (2018). Bou Tchrafine - central Tafilalet reference section for Devonian stratigraphy and cephalopod succession. 10 International Symposium “Cephalopods – Present and Past, Program & Abstracts”. *Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie*, 110, 158–187.
- Bereskin, S. R. (1978). Subdivisión estratigráfica de la caliza de Candás. Devónico del Noroeste de España. *Suplemento de Ciencias del Boletín del Instituto de Estudios Asturianos (IDEA)*, 23, 89–97.
- Boucot, A. J. (1959). Brachiopods of the lower Devonian rocks at Highland Mills, New York. *Journal of Paleontology*, 33(5), 727–769.
- Brice, D. (1982). *Eodmitria*, genre nouveau de brachiopode Cyrtospiriferidae du Frasnien Inférieur et Moyen. *Géobios*, 15(4), 575–581.
- Brice, D. (Ed.) (1988a). Le Dévonien de Ferques. Bas-Boulonnais (N. France). *Biostratigraphie du Paléozoïque*, 7, 1–522.
- Brice, D. (1988b). Brachiopodes du Dévonien de Ferques (Boulonnais-France). In D. Brice (Ed.), Le Dévonien de Ferques. Bas-Boulonnais (N. France). *Biostratigraphie du Paléozoïque*, 7, 323–395.
- Brice, D. (1991). Morphologie fonctionnelle chez deux brachiopodes Spiriferoidea: *Cyrtospirifer syringothyriiformis* et *Apousiella belliloci* du Frasnien de Ferques (N. France). *Géobios*, 13, 147–153.
- Brice, D. (2003). Brachiopod assemblages in the Devonian of Ferques (Boulonnais, France). Relations to palaeoenvironments and global eustatic curves. *Bulletin of Geosciences*, 78(4), 405–417.
- Brice, D., Bultynck, P., Colbeaux, J. P., Lethiers, F., Mistiaen, B., Rohart, J. C., & Bigey, F. (1976). Une nouvelle coupe dans le Dévonien de Ferques (Boulonnais, France). *Annales de la Société Géologique du Nord*, 96(2), 135–155.
- Brice, D., Bultynck, P., Deunff, J., Loboziak, S., & Streel, M. (1979). Données biostratigraphiques nouvelles sur le Givétien et le Frasnien de Ferques (Boulonnais, France). *Annales de la Société Géologique du Nord*, 98, 325–344.
- Brice, D., Coen, M., Loboziak, S., & Streel, M. (1980). Précisions biostratigraphiques relatives au Dévonien supérieur de Ferques (Boulonnais). *Annales de la Société Géologique du Nord*, 100, 159–166.
- Carls, P. (1983). La Zona Asturoccidental-leonesa en Aragón y el Macizo del Ebro como prolongación del Macizo Cantábrico. *Instituto Geológico y Minero de España (volumen jubilar J. M. Ríos)*, 3, 11–32.
- Carls, P. (1988). The Devonian of Celtiberia (Spain) and Devonian paleogeography of SW Europe. *Proceedings of the 2º International Symposium on Devonian*, 1, 421–466.
- Carter, J. L. (1972). Two new genera of lamellose spiriferacean brachiopods. *Journal of Paleontology*, 46(5), 729–734.
- Coen-Aubert, M. (1974). Le Givétien et le Frasnien du Massif de la Vesdre. Stratigraphie et paléogéographie. *Mémoires in quarto de la Classe des Sciences de l’Académie Royale de Belgique*, 2 serie, 18(2), 1–146. Calgary.
- Comte, P. (1936). Le Dévonien moyen et supérieur du León (Espagne). *C. R. de l’Académie des Sciences*, 202, 1198–1200.
- Comte, P. (1938a). Les faciès du Dévonien supérieur dans la Cordillère Cantabrique. *C. R. de l’Académie des Sciences*, 206, 1496–1498.

- Comte, P. (1938b). La transgression du Famennien supérieur dans la Cordillère Cantabrique. *C.R. de l'Académie des Sciences*, 206, 1741–1743.
- Comte, P. (1959). Recherches sur les terrains anciens de la Cordillère Cantabrique. *Memorias del Instituto Geológico y Minero de España*, 60, 1–440.
- Crickmay, C. H. (1950). Some Devonian Spiriferidae from Alberta. *Journal of Paleontology*, 24(2), 219–225.
- Duméril, A. M. C. (1806). *Zoologie analytique ou méthode naturelle de classification des animaux*. Allais.
- Frederiks, G. N. (1924) [1919]. Paleontologicheskoye study. 2. O Verkhne-Kamennougol'nykh spiriferdakh Urala [Estudios Paleontológicos. 2. Sobre los espiriferidos del Carbonífero Superior de los Urales]. *Geologicheskogo Komiteta, Izvestiya*, 38, 295–324.
- García-Alcalde, J. L. (1985). La extensión de la Biozona de *Phlogoiderhynchus* (Braquiópodo rinconélido, Givetense terminal-Frasniense inferior). *Trabajos de Geología Universidad de Oviedo*, 11, 77–86.
- 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*, nº extraordinario, 58–71.
- García-Alcalde, J. L. (1998). Devonian events in northern Spain. *Newsletters on Stratigraphy*, 36, 157–175.
- García-Alcalde, J. L. (2013). Terebratulidos (Braquiópodos) del Devónico de la Cordillera Cantábrica (N de España). *Trabajos de Geología Universidad de Oviedo*, 33, 17–170.
- García-Alcalde, J. L. (2018). Rare Middle and Upper Devonian dalmanelloid (Orthida) of the Cantabrian Mountains, N Spain. *Spanish Journal of Palaeontology*, 33(1), 57–82. doi: [10.7203/sjp.33.1.13242](https://doi.org/10.7203/sjp.33.1.13242)
- García-Alcalde, J. L., Arbizu, M. A., García-López, S., & Méndez-Bedia, I. (Eds.) (1979). *Guidebook Field Trip Meeting International Subcommission Devonian Stratigraphy Spain 1979*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Oviedo.
- García-Alcalde, J. L., Menéndez-Álvarez, J. R., García-López, S., & Soto, F. (1985). El Devónico Superior y el Carbonífero Inferior del sinclinal de Beberino (Pola de Gordón, León, NO de España). *C. R. 10e Congrès Internationale de Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère*, 2, 375–386.
- García-Alcalde, J. L., Arbizu, M., & Truyols-Massoni, M. (2001). Extinciones masivas en el Devónico. *Memorias de las VII Jornadas Aragonesas de Paleontología* (pp. 125–145). Diputación de Zaragoza.
- García-Alcalde, J. L., Carls, P., Pardo-Alonso, M. V., Sanz-López, J., Soto, F., Truyols-Massoni, M., & Valenzuela-Ríos, J. I. (2002). Devonian. In W. Gibbons, & T. Moreno (Eds.), *The Geology of Spain* (pp. 67–91). The Geological Society of London. doi: [10.1144/GOSPP](https://doi.org/10.1144/GOSPP)
- García-Alcalde, J. L., Ellwood, B. B., Soto, F., Truyols-Massoni, M., & Tomkin, J. H. (2011). Precise timing of the Upper Taghanic Biocrisis, Genesee Bioevent in the Middle-Upper Givetian (Middle Devonian) boundary in Northern Spain using biostratigraphic and magnetic susceptibility data sets. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 313–314, 26–40. doi: [10.1016/j.palaeo.2011.10.006](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.10.006)
- García-López, S. (1976). La Caliza de Candás en la zona de Luanco (Asturias) y su contenido en conodontos. *Trabajos de Geología de la Universidad de Oviedo*, 9, 173–185.
- García-López, S., & Sanz-López, J. (2002a). The Palaeozoic succession and conodont biostratigraphy of the section between Cape Peñas and Cape Torres (Cantabrian coast, NW Spain). 8 International Conodont Symposium held in Europe. ECOS VIII. *Publicaciones del Instituto Geológico y Minero de España, Serie Cuadernos del Museo Geominero*, 1, 125–161. doi: [10.1111/let.12021/](https://doi.org/10.1111/let.12021/)
- García-López, S., & Sanz-López, J. (2002b). Devonian to Lower Carboniferous conodont biostratigraphy of the Bernesga valley section (Cantabrian Zone, NW Spain). 8 International Conodont Symposium, ECOS VIII. *Cuadernos del Museo Geominero*, 1, 163–205. doi: [10.1111/let.12021/](https://doi.org/10.1111/let.12021/)
- Gourvenec, R., & Hosgor, I. (2015). Brachiopods and crinoids from the Middle-Upper Devonian boundary beds in the Darende-Gürün and Van-Zincirkiran areas (Eastern Taurus, Turkey). *Bulletin of Geosciences*, 90, 577–600. doi: [10.3140/bull.geosci.1526](https://doi.org/10.3140/bull.geosci.1526)
- Grabau, A. W. (1931). Studies for students. Series 1. Palaeontology. Studies of Brachiopodes. Part 2. *Science Quarterly of the National University of Peking*, 2, 397–422.
- Gürich, G. (1896). Das Palaeozoicum Polnischen Mittelgebirge. *Verhandlungen der Russisch-Kaiserlichen Mineralogischen Gesellschaft zu St. Petersburg*, (serie 2) 32, 1–539.
- Gürich, G. (1909). *Leitfossilien (Ein Hilfsbuch zum Bestimmen von Versteinerungen bei geologischen Arbeiten in der Sammlung und im Felde)*, 2, Devon (pp. 97–199). Gebrüder Borntraeger.
- House, M. R. (1985). Correlation of mid-Palaeozoic ammonoid evolutionary events with global sedimentary perturbations. *Nature*, 313, 17–22.
- Ivanova, E. A. (1972). Osnovnyye zakonomernosti evolyutsii spiriferid (Brachiopoda) [Principales rasgos de la evolución de los espiriferidos, Brachiopoda (Brachiopoda)]. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 1972(3), 28–42.
- Johnson, J. G. (2006). Adolfoidea. In R. L. Kaesler (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, part H, Brachiopoda Revised, vol. 5: Rhynchonelliformea (part), Spiriferida* (pp. 1689–1870). The Geological Society of America & The University of Kansas.
- Johnson, J. G., Klapper, G., & Sandberg, C. A. (1985). Devonian eustatic fluctuations in Euramerica. *Bulletin of the Geological Society of America*, 96, 567–587.
- Julivert, M. (1971). Décollement tectoniques in the Hercynian Cordillera of northwest Spain. *American Journal of Science*, 270, 1–29. doi: [10.2475/ajs.270.1.1](https://doi.org/10.2475/ajs.270.1.1)
- Julivert, M. (1976). La estructura de la región del Cabo Peñas. *Trabajos de Geología de la Universidad de Oviedo*, 8, 187–201.
- Julivert, M., Ramírez del Pozo, J., & Truyols, J. (1971). Le réseau de failles et la couverture post-hercynienne dans les Asturies. In Histoire Structurale du Golfe de Gascogne, *Publications de l'Institut Français du Pétrole*, 2, 1–33.
- Julivert, M., Truyols, J., & Vergés, J. (1983). El Devónico en el Macizo Ibérico. En J. A. Comba (Ed.), *Libro Jubilar J. M. Ríos. Geología de España* (pp. 265–310). Instituto Geológico y Minero de España.
- Julivert, M., Truyols, J., Beroiz, C., Ramírez del Pozo, J., Giannini, G., & Barón, A. (1973). Memoria y Mapa

- Geológico E: 1:50.000, Gijón. *Instituto Geológico y Minero de España*, 1–48.
- Kaesler, R. L. (Ed.) (2002). *Treatise on Invertebrate Paleontology, part H. Brachiopoda. Revised. Volume 4: Rhynchonelliformea (part)*. The Geological Society of America & The University of Kansas.
- Liashenko, A. I. (1973). Brakhiopody I stratigrafiia Nizhnefranskikh otlozhenii iuzhnogo Timana I Volgo-Ural'skoi neftegazonosnoi provintsii [Braquiópodos y estratigrafía de los depósitos del Frasniano inferior de la provincia con reservorios de gas natural y petróleo del Sur de Timan y Volga-Urales]. *Vsesoiuznyi Nauchno-Issledovatel'skii Geologo-Razvedochnyi Neftianoi Institut (VNIGNI)*, 134, 1–279.
- Liashenko, A. I. (1985). Novye Verkhnedevonskie Brakhiopody iuzhnogo Timana [Nuevos braquiópodos del Devónico Superior del Sur de Timan]. In V. D. Il'ina, & V. V. Lipatova (Eds.), *Stratigraficheskie issledovaniia prirodnykh rezervuarov nefii i gaza* [Investigación estratigráfica de reservorios naturales de gas y petróleo]. *Ministerstvo Geologii SSSR, Vsesoiuznyi Nauchno-Issledovatel'skii Geologorazved. Neftianoi Institut. Sbornik Nauchnykh trudov*, 9–18, 134–135.
- Loevezijn, G. B. S., van (1983). Upper Devonian block movements and sedimentation in the Asturo-Leonese Basin (Cantabrian Mountains, Spain). *Leidse Geologische Mededelingen*, 52(2), 185–192.
- Loevezijn, G. B. S., van, & Raven, J. G. M. (2017). Frasnian carbonate shoals and sequence stratigraphy of the Upper Devonian series from the southern Cantabrian Mountains, northern Spain. *Boletín Geológico y Minero*, 128, 931–961. doi: [10.21701/bolgeomin.132.3.005](https://doi.org/10.21701/bolgeomin.132.3.005)
- Loevezijn, G. B. S., van, & Raven, J. G. M. (2021). The Upper Devonian of the river Sil area: a stratigraphic correlation between León and Asturias, northern Spain. *Boletín Geológico y Minero*, 132, 325–354. doi: [10.21701/bolgeomin.128.4.004](https://doi.org/10.21701/bolgeomin.128.4.004)
- Ma, X. P., & Day, J. (2000). Revision of *Tenticospirifer* Tien, 1938, and similar spiriferid brachiopod genera from the Late Devonian (Frasnian) of Eurasia, North America, and Australia. *Journal of Paleontology*, 74(3), 444–463.
- Maillet, S., Milhau, B., Vreux, M., & Sánchez de Posada, L. C. (2016). Givetian Ostracods of the Candás Formation (Asturias, North-Western Spain): taxonomy, stratigraphy, palaeoecology, relationship to global events and palaeogeographical implications. *Zootaxa*, 40968, 1–78. doi: [10.11646/zootaxa.4068.1.1](https://doi.org/10.11646/zootaxa.4068.1.1)
- Milhau, B. (1983). Ostracodes du Givétien supérieur du Boulonnais. Corrélations avec l'Ardenne. *Annales de la Société Géologique du Nord*, 102, 217–236.
- Mohanti, M. (1972). The Portilla Formation (Middle Devonian) of the Alba Syncline, Cantabrian Mountains, prov. León, northwest Spain: carbonate facies and rhynchonellid palaeontology. *Leidse Geologische Mededelingen*, 48, 135–205.
- Murchison, R. I. (1840). Sur les roches dévoniennes du Boulonnais et des pays limitrophes. *Bulletin de la Société Géologique de France*, (serie 1), 11, 229–257.
- Murchison, R.I., Verneuil, E. de & Keyserling, A. de (1845). *Géologie de la Russie d'Europe et des montagnes de l'Oural. Paléontologie*. John Murray.
- Paeckelmann, W. (1942). Beiträge zur Kenntnis devonischer Spiriferen. *Abhandlungen des Reichsamts für Bodenforschung*, 197, 1–188.
- Pardo, M. V., & García-Alcalde, J. L. (1984). Biostratigrafía del Devónico de la región de Almadén (Ciudad Real, España). *Trabajos de Geología Universidad de Oviedo*, 14, 79–120.
- Pello, J. (1976). Memoria del Mapa Geológico de España E.1:50.000. Proaza. *Servicio de Publicaciones del Ministerio de Industria. Instituto Geológico y Minero de España*.
- Phillips, J. (1841). Figures and descriptions of the Palaeozoic fossils of Cornwall, Devon, and west Somerset. *Geological Survey of Great Britain, Memoir 1*. Longman & Co.
- Plusquellec, Y. (1987). Révision de *Michelinia transitoria* Knod, 1908 (Tabulata, Dévonien de Bolivie). *Annales de la Société Géologique du Nord*, 105(4), 249–252.
- Racki, G. (1993). Brachiopod assemblages in the Devonian Kowala Formation of the Holy Cross Mountains. *Acta Palaeontologica Polonica*, 37, 297–357.
- Radig, F. (1962). Zur Stratigraphie des Devons in Asturien (Nordspanien). *Geologische Rundschau*, 51, 249–267.
- Raven, J. G. M. (1983). Conodont biostratigraphy and depositional history of the Middle Devonian to Lower Carboniferous in the Cantabrian Zone (Cantabrian Mountains, Spain). *Leidse Geologische Mededelingen*, 52, 265–339.
- Reguant, S., & Ortiz, R. (2001). Guía Estratigráfica Internacional. Versión abreviada. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 14(3–4), 271–293.
- Rigaux, E. (1872). Notes pour servir à la géologie du Boulonnais. Description de quelques Brachiopodes du terrain Dévonien de Ferques. *Mémoires de la Société Académique de Boulogne*, 5, 1–16.
- Rigaux, E. (1892). *Notice géologique sur le Boulonnais*. Boulogne-sur-Mer, Mlle. Deligny, Libraire-Éditeur.
- Rigaux, E. (1908). *Le Dévonien de Ferques et ses brachiopods*. Boulogne-sur-Mer, Mlle. Deligny, Libraire-Éditeur.
- Roemer, C. F. (1844). *Das Rheinische Übergangsgebirge (Eine palaeontologisch-geognostische Darstellung)*. Hahn'schen Hofbuchhandlung.
- Roemer, F. A. (1843). *Die Versteinerungen des Harzgebirges*. Inktank Publishing.
- Rudwick, M. J. S. (1970). *Living and fossil brachiopods*. Hutchinson University.
- Sánchez de la Torre, L., Colmenero, J. R., & Suárez de Centi, C. (1976). Serie de la Arenisca del Devónico Superior en la playa de La Gargantera. *Trabajos de Geología Universidad de Oviedo*, 8, 187–201.
- Sartenaer, P. (1966). Commentaires sur le genre nominal *Adolfia* Gürich, G. 1909 et sur le nom générique *Guerichella* (Brachiopoda, Spiriferacea). *Bulletin de la Société belge de Géologie, Paléontologie et Hydrologie*, 75, 380–389.
- Sartenaer, P. (1982). The presence and significance of *Spirifer bisinus*, *S. malaisi*, *S. supradisjunctus*, and *S. seminoi* in early Frasnian beds of western Europe. In P. Sartenaer (Ed.), *Papers on the Frasnian-Givetian boundary*, (pp. 122–196). Geological Survey of Belgium.
- Selden, P. A. (Ed.) (2007). *Treatise on Invertebrate Paleontology, part H Brachiopoda Revised*. Volume 6: Supplement. The Geological Society of America & The University of Kansas.
- Smeenk, Z. (1983). Devonian trilobites of the southern Cantabrian Mountains (northern Spain) with a systematic

- description of the Asteropyginae. *Leidse Geologische Mededelingen*, 52(2), 383–511.
- Termier, H., & Termier, G. (1949). Essai sur l'évolution des spiriferidés. *Division des Mines et de la Géologie, Service Géologique, Notes et Mémoires, Notes du Service Géologique*, 2(74B), 85–112.
- Tien, C. C. (1938). Devonian Brachiopoda of Hunan. *Palaeontologia Sinica* (new series B), 4, 1–192.
- Truyols, J., & Julivert, M. (1976). La sucesión paleozoica entre Cabo Peñas y Antromero (Cordillera Cantábrica). *Trabajos de Geología Universidad de Oviedo*, 8, 5–30.
- 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 R. D. Dallmeyer, & E. Martínez-García (Eds.), *Pre-Mesozoic geology of Iberia* (pp. 10–19). Springer.
- Vandercammen, A. (1955). Quelques Spiriferidae nouveaux du Dévonien de la Belgique. *Bulletin de l'Institut royal des sciences naturelles de Belgique*, 31, 1–4.
- Vandercammen, A. (1957). Révision du genre *Gürichella* W. Paeckelmann, 1912. *Mémoires de l'Institut royal des sciences naturelles de Belgique*, 138, 1–50.
- Vandercammen, A. (1959). Contribution à la révision de quelques Spiriferidae de la collection de E. de Verneuil. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 35, 1–38.
- Vandercammen, A. (1962). Les denticulations cardinales des Spiriferidae. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, 38, 1–8.
- Vandercammen, A. (1963). Spiriferidae du Dévonien de la Belgique. *Mémoires de l'Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 150, 1–179.
- Murchison, R. I., Verneuil, E. de, & Keyserling, A. de (1845). *Géologie de la Russie d'Europe et des Montagnes de l'Oural, Paléontologie, Mollusques, Brachiopodes*. John Murray.
- Viquesnel, A. (1850). Notice sur la collection de roches recueillie en Asie par Xavier Hommaire de Hell, et sur les divers travaux exécutés pendant le cours de son voyage. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 2^e serie, 7, 1849-50, 491–514.
- Waagen, W. H. (1883). Salt Range Fossils. I. *Productus* Limestone Fossils. *Geological Survey of India, Memoirs, Palaeontologia Indica* (series 13), 4, 391–546.
- Wagner, R. H., Winkler-Prins, C. F., & Riding, R. E. (1971). Lithostratigraphic units of the lower part of the Carboniferous in Northern Leon, Spain. *Trabajos de Geología Universidad de Oviedo*, 4, 603–663.
- Williams, A., Brunton, H. C., & MacKinnon, D. I. (1997). Morphology. In R. L. Kaesler (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, part H, Brachiopoda, Revised*, vol. 1: *Introduction* (pp. 321–422). The University of Kansas and the Geological Society of America, Inc.