

Braquiópodos Devónicos de la Cordillera Cantábrica (N de España). 9) *Pentamerelloides* n.gen. (Pentameridina Clorindoidea) del Givetiense medio

J. L. GARCÍA-ALCALDE

Área de Paleontología, Departamento de Geología. Universidad de Oviedo, c/Jesús Arias de Velasco s/n, 33005 Oviedo, España.

e-mail: jalcalde@geol.uniovi.es

Resumen: Se analiza la nutrida composición específica de *Pentamerella* Hall, 1867 (alrededor de 50 especies) y se llega a la conclusión de que debe comprender, al menos, dos taxones genéricos, *Pentamerella* s.str. con especies pentameroides, de concha relativamente grande, del Devónico Inferior y Medio, y *Pentamerelloides* n.gen., compuesto por *Spirifer Davidsoni* Schnur, 1853, como especie-tipo y otras formas espiriferoides, de concha pequeña, del Devónico Medio. El nuevo género tiene una distribución paleogeográfica similar a la de *Pentamerella*, en el paleocontinente euroamericano, pero alcanzó también Gondwana (Península Ibérica y China Meridional) y Siberia-Kazakstania (Salair), durante el Givetiense.

Palabras clave: Braquiópodos Pentameridina, Devónico Medio, *Pentamerella* n.gen., paleobiogeografía.

Abstract: The study of the numerous *Pentamerella* Hall, 1867 species (near 50 different forms) indicates two different genera are at least embraced therein, *Pentamerella* s.str., with Euroamerican, Lower to Middle Devonian, relatively great, pentameroid species, and *Pentamerelloides* n.gen. The new taxon is composed by *Spirifer Davidsoni* Schnur, 1853 as the type-species and other Middle Devonian related species with small spiriferoid shell. *Pentamerelloides* n.gen. originated also in the paleocontinent Euroamerica, but migrated later along the Givetian to Gondwana (Iberian Peninsula and South China), and Siberia-Kazakhstan (Salair).

Keywords: Pentameridina brachiopods, Middle Devonian, *Pentamerella* n.gen., paleobiogeography.

Pentamerella Hall, 1867 es uno de los taxones más antiguos del Orden Pentamerida Schuchert y Cooper, 1931 (y, en todo caso, el más antiguo del Suborden Pentameridina Schuchert y Cooper, 1931). Es también uno de los géneros más prolíficos en número de especies, de las que se conocen cerca de medio centenar, distribuidas a lo largo del Devónico, del Emsiense al Givetiense (*vide* Blodgett *et al.*, 2002) o del Emsiense al Frasnense (*vide* Godefroid, *en* Brice *et al.*, 2000). Dichas especies cubren un espacio paleogeográfico inmenso, en la franja tropical, desde Euroamérica (Laurencia y Baltica), donde se describieron las primeras formas del género y fue, quizás, el origen del linaje, hasta Gondwana (alcanzando inclu-

so su extremo oriental en China Meridional), pasando por Siberia-Kazakstania.

La singularidad sistemática del taxon se basaba, en todo caso, en cierto número de características más bien propias del conjunto de la estirpe clorindoidea (Superfamilia Clorindoidea Rzhonsnitskaia, 1956, Familia Clorindidae Rzhonsnitskaia, 1956, Subfamilia Pentamerellinae Sapelnikov, 1973), sobre todo en la retención de rasgos primitivos en la concha, en particular la charnela recta y la comisura frontal uniplegada (Carlson, 1996). La variabilidad de la forma y ornamentación externa de las especies de *Pentamerella*, y la marcada diversidad del género, han



Figura 1. Afloramientos devónicos de la Cordillera Cantábrica. Situación de la localidad de Huergas de Gordón.

hecho sospechar desde muy antiguo que podría ser un taxón comprensivo, susceptible de segregarse en varios géneros diferentes. Un avance en este sentido fue la creación del género *Clorindella* Amsden, 1964 cuya especie tipo, inicialmente incluida en *Barrandella* (*B. areyi* Hall y Clarke, 1893) fue, más tarde, transferida a *Pentamerella*. Lo cierto, sin embargo, es que la falta de revisiones modernas de las especies, en particular de las norteamericanas (USA y Canadá) y el fragmentario conocimiento de las estructuras internas, basado en escasos fósiles silicificados y muy pocas secciones seriadas, ha interrumpido la tendencia, por lo que el taxón abarca aún un espectro morfológico desmesurado, que los hábitos taxonómicos modernos han desterrado prácticamente del resto de braquiópodos articulados.

Una parte de las formas asignadas a *Pentamerella* puede separarse del taxón, incluso de la Subfamilia, por la ausencia evidente de algunos de los caracteres críticos. Así sucede, por ejemplo, con las especies del Devónico Inferior de la región de los Urales. *Pentamerella mica* Sapelnikov y Mizens, 1985, del Praguense, y *Pentamerella* sp. Sapelnikov *et al.*, 1987, del Emsiense superior, que son lisas y, la primera, en apariencia, surcada. De igual manera, las formas del

Devónico Medio denominadas *Pentamerella* sp. Drot, 1982, de Marruecos, *P. fultonensis* Branson, 1923, de Missouri, USA y *P. obsolescens* Hall, 1867, de Iowa, USA, son lisas o casi y la primera tiene placas crurales no unidas por sus bases. Por último, *Pentamerella borealis* (Meek, 1868), del Devónico Medio de Canadá, tiene pliegue ventral y seno dorsal.

Johnson y Kendall (1976) sugirieron hace tiempo la existencia de dos grupos distintos de *Pentamerella*, uno de ellos constituido por especies pequeñas asociadas con faunas del Viejo Mundo, con *P. davidsoni* (Schnur, 1853), *P. suspecta* Khodalevich, 1951 y *P. sosvaensis* Khodalevich, 1937, del Devónico Medio de Europa y *P. wintereri* Johnson, 1966 y *P. sp. A* Johnson, 1974 y *P. sp. B* Johnson, 1974, del Devónico Medio de Nevada; y otro, de formas más grandes, incluyendo la especie-tipo y otras comunes en el Devónico inferior y Medio del Este de Norteamérica. Nuestro propio análisis bibliográfico coincide en gran medida con el anterior, añadiendo a la diferenciación de los dos grandes grupos varias nuevas características:

a) Grupo de *Pentamerella arata* (Conrad, 1841), con la especie tipo del género, y muchas formas relaciona-

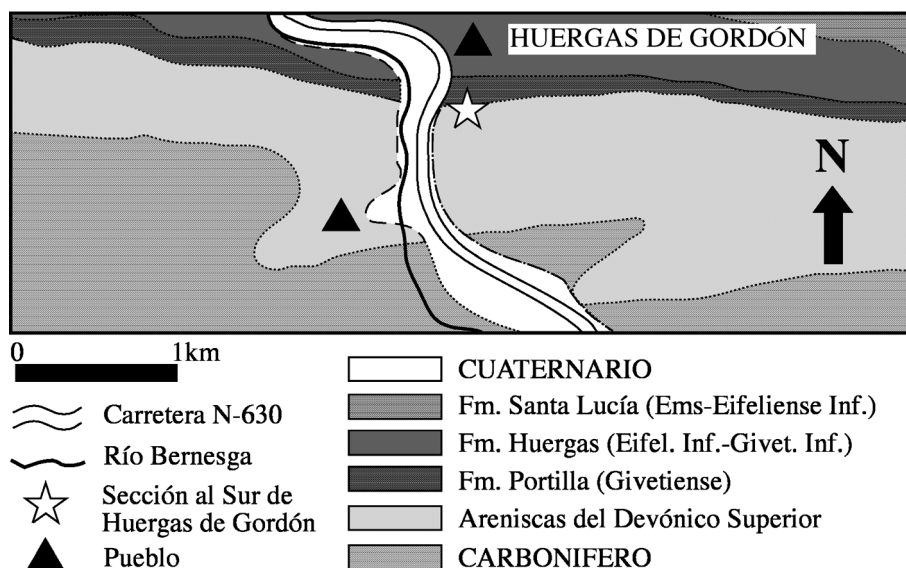


Figura 2. Situación geográfica y geológica de la sección al Sur de Huergas de Gordón, donde se encuentran los principales yacimientos de *Pentamerelloides davidsoni* (Schnur, 1853).

das, del Emsiense al Givetiense, caracterizadas por una concha pentameroide bastante grande, más larga que ancha, con superficie cubierta de costillas numerosas (habitualmente más de 20 por valva) con tendencia clara a la división e intercalación, salvo la región umbonal que suele ser lisa, e interárea muy reducida (ver, por ejemplo, Hall, 1867). El interior ventral presenta un espondilio soportado por un septo medio alto, pero no muy largo. El interior dorsal muestra placas cardinales internas (placas crurales) unidas para formar un cruralio, ocasionalmente soportado por un septo medio bajo, sin carenas desarrolladas (ver, por ejemplo, *P. niebuhri* Johnson y Kendall, 1976, del Emsiense de Nevada Central)

b) Grupo de “*Pentamerella*” *davidsoni* (Schnur, 1853), con conchas espiriferoides de tamaño pequeño, más anchas que largas, paucicostadas (usualmente no más de 14 a 16 costillas en cada valva), con costación completa o casi (sólo el extremo apical de las valvas suele ser liso), costillas simples con raras divisiones e intercalaciones e interárea ventral bien desarrollada. El espondilio ventral está soportado por un septo medio largo o muy largo. El interior dorsal muestra placas cardinales internas, habitualmente carenadas, unidas en un cruralio, a veces soportado por un septo medio bajo. Este grupo incluye, al menos, *Spirifer Davidsoni* Schnur, 1853, del Givetiense inferior de Chequia, Alemania y Norte de España, *P. cf. davidsoni* Johnson et al., 1980, *P. sp. A* Johnson, 1974 y *P. sp. B* Johnson, 1974, del Givetiense inferior de Nevada Central, *P. wintereri* Johnson, 1966, del Eifeliense inferior de Nueva York y Nevada Central, *?P. sosvaensis* Khodalevich, 1937, *P. suspecta* Khodalevich, 1951 y *P. javorskyi breviplicata* Sapelnikov y Mizens, 1984,

del Eifeliense de los Urales, *P. javorskyi javorskyi* Rzhonsnitskaia, 1960, del Devónico Medio del Salair, *P. proteus* Imbrie, 1959, del Givetiense de Michigan, USA; *P. sclavus* McLaren y Norris, 1964, del Givetiense del distrito de Mackenzie, Canadá; y *P. nanningensis* Sun, 1992, del Givetiense inferior de China Meridional.

Las diferencias evidentes entre los grupos anteriores, nos inducen a proponer para el segundo de ellos un nuevo taxón de Pentamerellinae, *Pentamerelloides* n.gen., con especie-tipo *Spirifer Davidsoni* Schnur, 1853, del Devónico Medio.

La distribución paleobiogeográfica del nuevo género es similar a la de *Pentamerella*, ampliada al supercontinente Gondwana (Península Ibérica y China Meridional) y a Siberia-Kazakhstania (Salair) (Scotese y McKerrow, 1990), donde migrarían alguna de las formas propias del continente euroamericano durante el Givetiense.

La especie tipo de *Pentamerelloides*, *P. davidsoni*, es el pentamerelino europeo más conocido. Schnur (1853) la propuso basándose en una pequeña colección de ejemplares del Devónico Medio (posiblemente Givetiense, en términos actuales) de la región del Eifel, en Alemania. La posesión de charnela recta, concha costada y comisura frontal uniplegada fue, sin duda, la razón por la que dicho autor y eminentes naturalistas posteriores, como Kayser (1871) y Scupin (1900), entre otros, incluyeron la especie en el género *Spirifer*. El último de los autores citados la consideró, incluso, como parte del “grupo de *Spirifer Bischoffi*”, con seno ventral y pliegue medio dorsal costados,

junto con formas pertenecientes, en términos actuales, a los géneros *Fimbrispirifer*, *Bultynckia*, *Struveina*, *Subcuspidella*, *Tenuicostella*, *Adolfia*, *Cyrtospirifer*, etc. Las características internas de *Spirifer davidsoni*, desveladas mucho tiempo después en secciones seriadas inéditas de material alemán de la localidad de Pelm, sobre todo la presencia de espondilio soportado por un septo medio en la valva ventral y placas crurales unidas en el fondo de la valva dorsal, llevaron a Havlí ek (1951) a incluir la especie entre los pentaméridos asignándola a *Pentamerella* Hall, 1867, donde se mantuvo desde entonces. Formas prácticamente idénticas y de la misma edad, halladas en Moravia

(Havlí ek, 1951, Ficner y Havlí ek, 1978), Nevada (Johnson *et al.*, 1980) y España (García-Alcalde, 1996 y García-Alcalde *et al.*, 2002), fueron incluidas en principio en el género *Pentamerella*, del que separan ahora basándose en las diferencias señaladas antes. Las secciones seriadas de un ejemplar de la forma española, con características particulares como la división del campo muscular implantado en el espondilio ventral por una especie de septo medio globoso y el cierre hacia delante de la cavidad espondiliar, hicieron dudar a García-Alcalde (2005) de la correcta asignación genérica. El ejemplar seccionado, sin embargo, estaba algo deformado y en parte recristalizado, por lo que

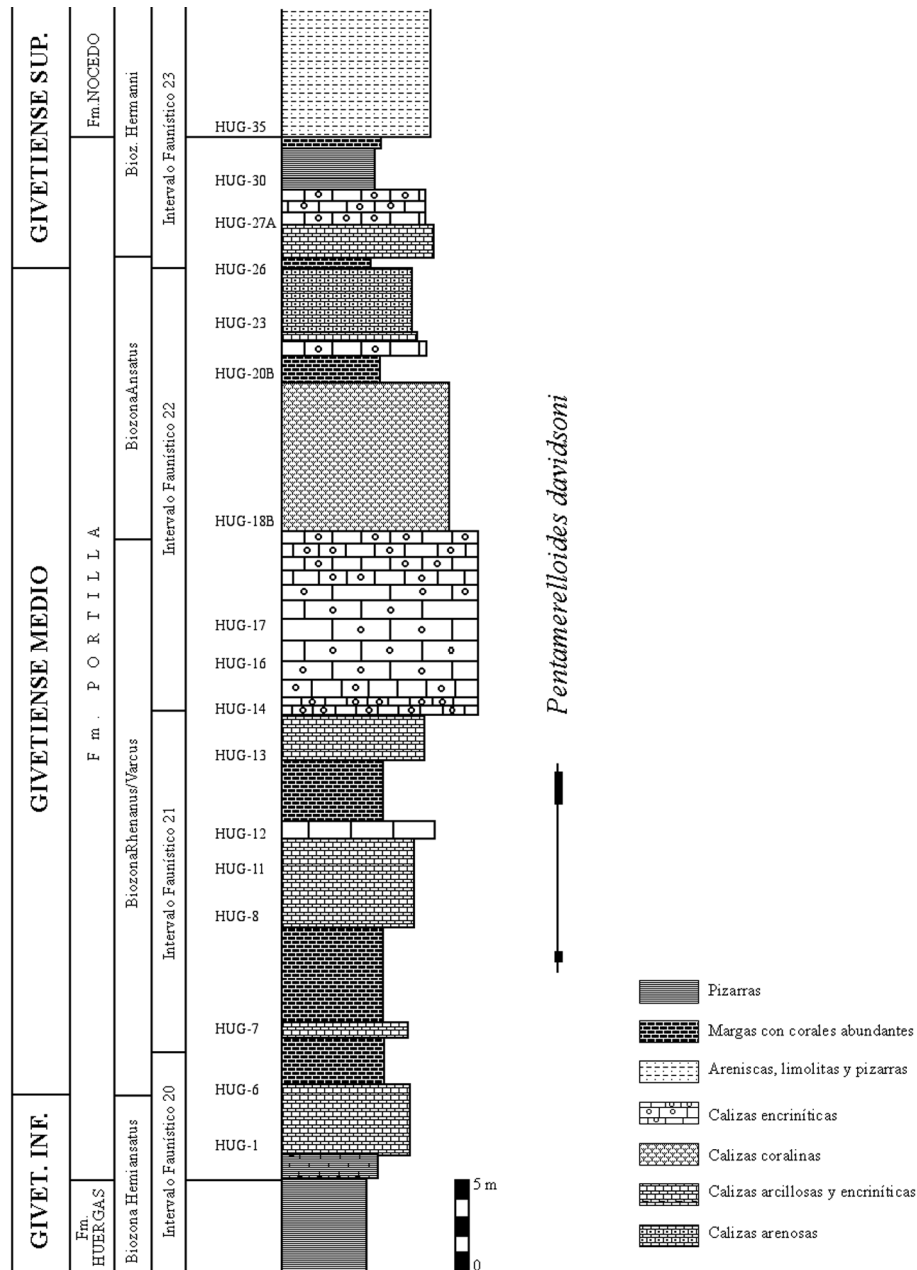


Figura 3. Columna estratigráfica de la Formación Portilla (Givetense) en el área del valle del Bernesga, al Sur de la localidad de Hurgas de Gordón (provincia de León). Distribución estratigráfica de *Pentamerelloides davidsoni* (Schnur, 1853) (tramos más gruesos indicando zonas de mayor abundancia de la especie). Biozonación de conodontos, según García-López y Sáenz-López (2002). Intervalos faunísticos, según García-Alcalde (1996) (débilmente modificado). Niveles estratigráficos basados en García-Alcalde *et al.* (eds) (1979) (débilmente modificado).

persisten dudas razonables sobre la precisa interpretación de los órganos internos de la especie, que podrán resolverse cuando se encuentre más material y pueda seccionarse algún ejemplar más.

Los antecedentes del nuevo género, se encuentran, con gran probabilidad, en alguna de las formas de *Pentamerella* s.str. del Devónico Inferior del continente americano, como *P. niebuhri* Johnson y Kendall, 1976, paucicostada, con divisiones ocasionales de las costillas, casi equidimensional y con un largo septo medio soportando el espondilio ventral. Las primeras formas indudables de *Pentamerelloides* n.gen. surgirán a comienzos del Devónico Medio en el área laurénica del paleocontinente Euroamérica (Laurusia), con formas próximas a *Pentamerelloides wintereri*

(Johnson, 1966), bien conocida en Nevada Central y en Nueva York, USA, o en el área uraliana, con formas como *P. sosvaensis* Khodalevich, 1937 o *P. suspecta* Khodalevich, 1951, de Rusia.

Las alteraciones medioambientales relacionadas con el conocido evento geo-biológico Ka ak-Otomari (House, 1983, Truyols-Massoni *et al.*, 1990), parecen haber sido determinantes en la aparición de la especie-tipo del género y de sus inmediatos antecesores. En Nevada Central, por ejemplo, sobre el intervalo faunístico FI 18 (Biozona de conodontos *P. kockelianus*, Eifeliense superior) de Johnson *et al.* (1980), hay casi 50 m de mudstones prácticamente sin fósiles que deben representar la fase principal del Evento, y en FI 19 y FI 20 (Zona de braquiópodos *L. (Y.) castanea* y

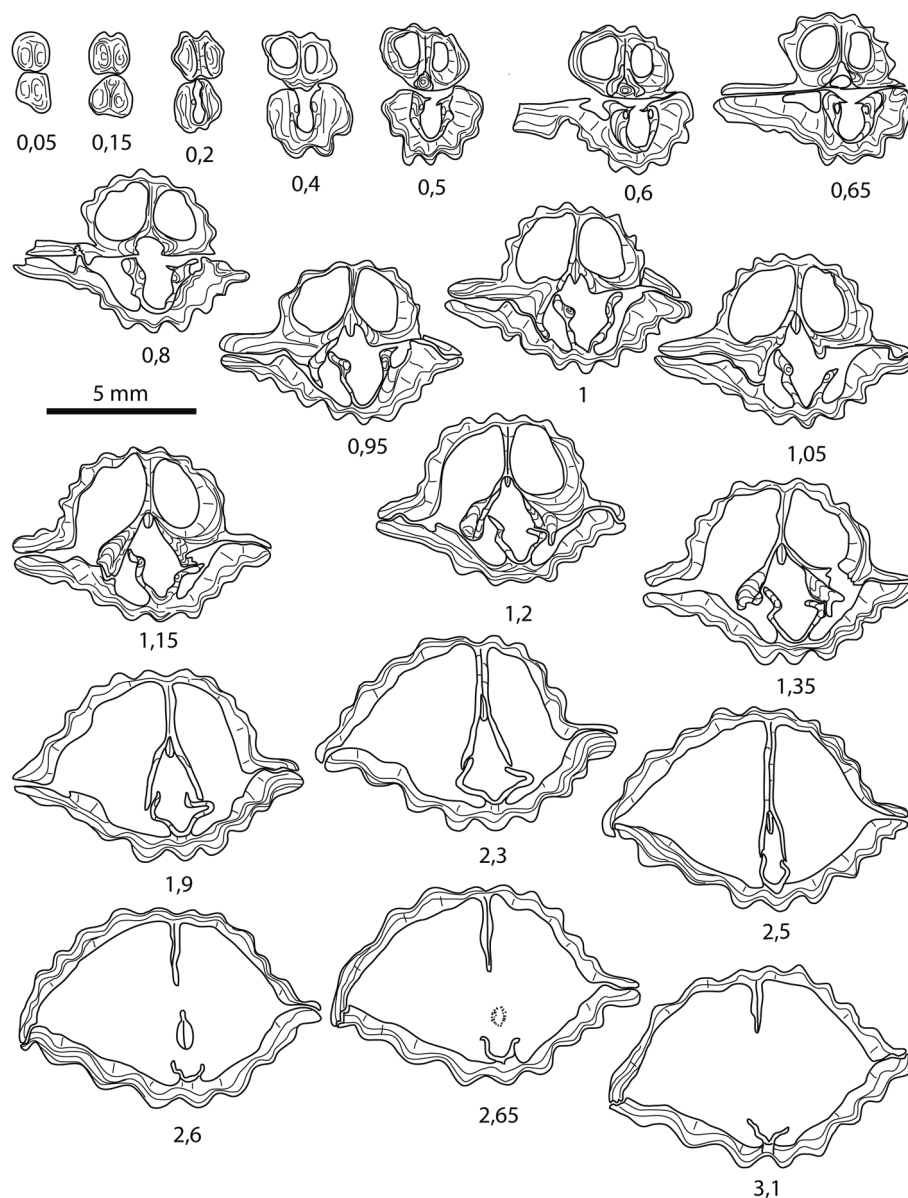


Figura 4. Secciones seriadas de *Pentamerelloides davidsoni* (Schnur, 1853), DPO 126537 (L=6,8; w=9,8; t=6,2), Sur de Huergas de Gordón (León), Formación Portilla, yac. I-22 (HUG- 12/13), Givetense medio (mitad inferior). Distancias al ápice de la valva ventral, en mm.

de conodontos *P. ensensis* a *P. varcus* inferior, de la parte baja del Givetiense), que representaría la fase de recuperación, se registra un extenso cambio faunístico, apareciendo entre otras formas *P. cf. davidsoni* Johnson *et al.*, 1980, muy parecida a la forma nominal. En Canadá, en el distrito de Mackenzie, *P. slavus* McLaren y Norris, 1964, del Givetiense, parece también una forma post-evento, muy próxima a *P. davidsoni*. En Alemania, que se encontraría en el área paleogeográfica báltica de Euroamérica, el material tipo de *P. davidsoni* (Schnur, 1853) aparece en las "Crinoideschichten" post-evento de Schönecken, Prüm, Gerolstein y otras localidades del Eifel. En Moravia, que correspondería al saliente paleogeográfico Perunica del paleocontinente Gondwana, después de un potente intervalo transgresivo de edad Eifeliense, con conglomerados y cuarcitas, aparecen dolomías, pobremente fosilíferas, que representaría también la fase principal del Evento Kaak-Otomari, tras la cual hay una proliferación post-evento de elementos arrecifales, estriangocefálicos y otros tipos de braquiópodos, en el Givetiense inferior o parte baja del Givetiense medio, figurando entre ellos la propia especie *P. davidsoni* (cf. Ficner y Havlíček, 1978). Por último, en la Cordillera Cantábrica (Fig. 1), en el margen septentrional de Gondwana, *P. davidsoni* se evidencia en la parte baja de la Formación Portilla (Figs. 2 y 3), también en capas post-evento de la parte baja del Givetiense medio (zona de conodontos *P. varcus* inferior, cf. García-López y Sáenz-López, 2002, o, en términos actuales, Biozona de *P. rhenanus/P. varcus*), en el intervalo faunístico IF 21 de García-Alcalde (1996).

Sistemática

Orden PENTAMERIDA Schuchert y Cooper, 1931
 Suborden PENTAMERIDINA Schuchert y Cooper, 1931
 Superfamilia CLORINDOIDEA Rzhonsnitskaia, 1956
 Familia CLORINDIDAE Rzhonsnitskaia, 1956
 Subfamilia PENTAMERELLINAE Sapelnikov, 1973

Género *Pentamerelloides* n.gen.

Especie-tipo: *Spirifer Davidsoni* Schnur, 1853, Devónico Medio.

Diagnóstico: Pentamerellinae de concha espiriferoide, más ancha que larga, de pequeño tamaño, costada, con un reducido número de costillas simples (no más

de 16 por valva) alguna de las cuales, está, ocasionalmente, dividida. Región umbonal lisa. Interáreas generalmente bien desarrolladas, la ventral, cóncava. Interior ventral con espondilio soportado por un septo medio alto, largo a muy largo, a veces con un pequeño miofragma en el fondo. Interior dorsal con placas cardinales carenadas, en forma de lira, unidas por sus bases formando un cruralio.

Discusión: El nuevo género se diferencia fácilmente de *Pentamerella* s. str. Hall, 1867, en el contorno espiriferoide, con interáreas desarrolladas, pequeño tamaño y escaso número de costillas, casi siempre simples. El interior ventral muestra espondilio soportado en toda su extensión por un septo medio alto y el interior dorsal posee placas cardinales carenadas.

Especies asignadas: Además de la especie-tipo *Spirifer Davidsoni* Schnur, 1853, el género comprende, al menos, *P. cf. davidsoni* Johnson *et al.*, 1980, *P. sp. A* Johnson, 1974 y *P. sp. B* Johnson, 1974, *P. wintereri* Johnson, 1966, *P. slavus* McLaren y Norris, 1964, *P. suspecta* Khodalevich, 1951, *P. javorskyi breviplicata* Sapelnikov y Mizens, 1984, *P. javorskyi javorskyi* Rzhonsnitskaia, 1960 y *P. nanningensis* Sun, 1992, y, con ciertas dudas, *?P. proteus* Imbrie, 1959 y *?P. sosvaensis* Khodalevich, 1937.

Edad y distribución paleobiogeográfica: Todas las especies asignadas al nuevo género son propias del Devónico Medio: *P. wintereri*, *P. suspecta*, *P. sosvaensis*, *P. javorskyi breviplicata* y, quizás, *P. javorskyi javorskyi*, del Eifeliense, y el resto de formas del Givetiense inferior a medio.

Spirifer Davidsoni, *P. cf. davidsoni*, *P. sp. A*, *P. sp. B*, *P. wintereri*, *P. suspecta*, *P. javorskyi breviplicata*, *P. sosvaensis*, *P. proteus* y *P. slavus* evolucionaron en diferentes regiones del continente Euroamericano (Laurusia), durante el Devónico Medio. La primera de dichas especies migraría en el área báltica, hacia Gondwana septentrional (Península Ibérica) en algún momento del Givetiense, salvando el magro obstáculo paleogeográfico representado en dicha época por el mar Reico (Scotese y McKerrow, 1990). Probablemente, a partir de alguna de las formas del Eifeliense de los Urales, que salvaría la barrera paleogeográfica del mar Uraliano, evolucionaría también durante el Givetiense *P. javorskyi javorskyi*, en el paleocontinente Siberia-Kazakstania (Salair) (Scotese y McKerrow, 1990). Por último, aparecería *P. nanningensis* en el Givetiense del extremo oriental de Gondwana (China meridional), sin que pueda asignársele un posible antecesor entre las formas conocidas hasta ahora.

Pentamerelloides davidsoni (Schnur, 1853)

Figs. 4 y 5, Tabla I

*1853 *Sp. Davidsoni* n.sp.; J. Schnur, p. 206, Taf. 35, fig. 7a-c, Taf. 44, fig. 3a-f.

1871 *Spirifer Davidsoni* Schnur; Kayser, 1871, p. 586.

1900 *Spirifer Davidsoni* Schnur; Scupin, p. 77.

1951 *Pentamerella davidsoni* (Schnur, 1853); Havlíček, p. 2, pl. 1, figs. 7, 9.

1978 *Pentamerella davidsoni* (Schnur, 1853); Ficner y Havlíček, 1978, p. 68.

? 1980 *Pentamerella cf. davidsoni* (Schnur); Johnson *et al.*, Tab. 12, pl. 1, fig. 12-18.

v. 1996 *Pentamerella davidsoni*; García-Alcalde, Fig. 2.

v. 2002 *Pentamerella davidsoni*; García-Alcalde, *en* García-Alcalde *et al.*, p.74, fig. 6.7.

v. 2005 *Pentamerella ? davidsoni*; García-Alcalde, 2005, p. 190-191.

Material: 14 ejemplares en variable estado de conservación. Siete ejemplares, DPO 126537 (seccionado, Fig. 4), 126520-126523 (Fig. 5.1-11) y 126540-126541 (Fig. 5.20-24, 30-34), procedentes del yacimiento I-22 (Sur de Huergas de Gordón, provincia de León) de la Formación Portilla, niveles HUG 7/8 a 13 (Figs. 2 y 3), Biozona *Polygnathus varcus* Inferior, Intervalo Faunístico IF 21 de García-Alcalde (1996), Givetiense medio. Tres ejemplares, DPO 126542-126544 (Fig. 5.16-19), de la misma procedencia, formación, biozona y edad, yacimiento I-31, nivel HUG 8/9, IF 21. Cuatro ejemplares, DPO 126533-126536 (Fig. 5.25-29), procedentes de la misma formación, biozona y edad, de la localidad de Quejo (provincia de León), yacimiento LE-101-F9 al Oeste de Huergas de Gordón.

Descripción: Concha de pequeño tamaño (media de longitud, anchura y grosor, L, w y t, respectivamente 6,8, 8,3 y 5,3 mm; L, w y t max, respectivamente, 8,3, 9,5 y 6,5), ventribiconvexa, fuertemente inflada (t 79% de L), transversa (L 82% de w) (Tabla I), de contorno pentagonal a romboidal redondeado, con la charnela recta, más corta que la máxima anchura y ángulos cardinales redondeados (Fig. 5). Máxima anchura situada hacia la mitad de la longitud. Máximo grosor situado frecuentemente en la región umbonal, o, en todo caso, en la mitad posterior de la concha. Comisuras frontal y laterales cortantes (Fig. 5.3, 15, 30, 32).

Área ventral bien desarrollada (Fig. 5.4, 12, 23, 26), cóncava, ortoclina a casi cataclina (Fig. 5.5, 24, 27, 32) con un deltirio pequeño en su parte media, cubierto aparentemente por un deltidio (Fig. 4). Dientes cardinales poderosos flanqueados por fosetas

donde encajan denticulos dorsales, complementarios de la articulación (Fig. 4). Gancho ventral, alto y ancho, casi siempre muy recurvado, proyectándose sobre la línea de charnela; umbo inflado (Fig. 5), liso en su porción apical. Área dorsal más baja que la ventral, cóncava como ella, apsaclina a anaclina. Nototirio abierto. Gancho dorsal curvado, a veces proyectándose sobre la línea de charnela. Umbo inflado con el extremo apical liso.

Concha cubierta de costillas fuertes, agudas, casi siempre simples, con espacios intercostales similares, que comienzan por delante de los ápices de las valvas (Fig. 5.21, 23). Valva ventral con seno medio, aplanado y poco profundo, ocupado por 2 costillas, rara vez 3, que comienzan delante de la región umbonal, hacia 1/3-1/5 posterior de la longitud, limitado por costillas más fuertes que el resto, excepcionalmente bifurcantes, y que ocupa en el frente algo más de la mitad de la anchura (Fig. 5). Pliegue medio dorsal iniciándose por delante del ápice de la valva, con 3 costillas, excepcionalmente 4, situadas a la misma altura, o con la costilla o costillas medias en un plano ligeramente superior a las otras, limitado por surcos más profundos que los espacios intercostales (Fig. 5). Comisura frontal uniplegada, trapezoidal. Flancos con 3 a 5 pares de costillas simples, con el par de costillas más externo obsolescente.

Lamelas de crecimiento bien marcadas, no imbricantes, agrupadas anteriormente.

Interior de la valva ventral con espondilio amplio y profundo, soportado a lo largo de toda su longitud por un septo medio alto, bien desarrollado, que se prolonga algo más allá de la mitad de la longitud de la concha. El espondilio presenta en su fondo una pequeña elevación media abombada, que pudo actuar como miofragma. Hacia delante, el espondilio tiende a cerrarse por completo, envolviendo el supuesto miofragma (Fig. 4).

Interior de la valva dorsal con placas crurales carenadas a la altura de las bases crurales (Fig. 4), fundidas en un cruralio en forma de lira que descansa directamente en el fondo de la valva y se extiende más allá de la mitad de la longitud. Placas internas bien desarrolladas, más largas que las externas.

Discusión: Havlíček (1951) fue el primero en realizar secciones seriadas en la especie europea, *S. Davidsoni*, que abonaban, en su opinión, la pertenencia al género *Pentamerella*, pero dichas secciones no fueron nunca publicadas. El referido autor, fue igualmente el

primero que proporcionó fotografías de la especie en Europa. De acuerdo con Havlíček (1951), *P. davidsoni* poseería un espondilio en la valva ventral descansando en un septo medio más o menos largo. Las placas crurales, por su parte, se fundirían en un cruralio apoyado directamente sobre el fondo de la valva.

Las secciones seriadas realizadas en un ejemplar de la Cordillera Cantábrica (Fig. 4), muestran algunas diferencias respecto a la descripción de Havlíček (1951) que provocaron en su momento ciertas dudas sobre su asignación genérica (García-Alcalde, 2005), a pesar de la evidente semejanza externa con las formas figuradas por Schnur (1853) y Havlíček (1951). En particular, la articulación a base de dientes cardinales masivos y dentículos complementarios, el espondilio, con una pequeña elevación globosa en el fondo, cerrado hacia

delante, soportado a lo largo de toda la longitud por un septo medio alto, las placas cardinales internas más largas que las externas y con carenas a la altura de las bases crurales, forman una combinación original de caracteres. La mala preservación del ejemplar seccionado, deformado y en parte recristalizado, no permite, sin embargo, ir más lejos y hay que estar a la espera de hallar material adicional y efectuar nuevas secciones para alcanzar una opinión concluyente.

En cualquier caso, la combinación de caracteres externos e internos, aleja *Spirifer Davidsoni* de *Pentamerella* del que se ha segregado para constituir el tipo del nuevo género *Pentamerelloides*.

La edad precisa de las formas alemanas de *Pentamerelloides davidsoni* no es bien conocida.

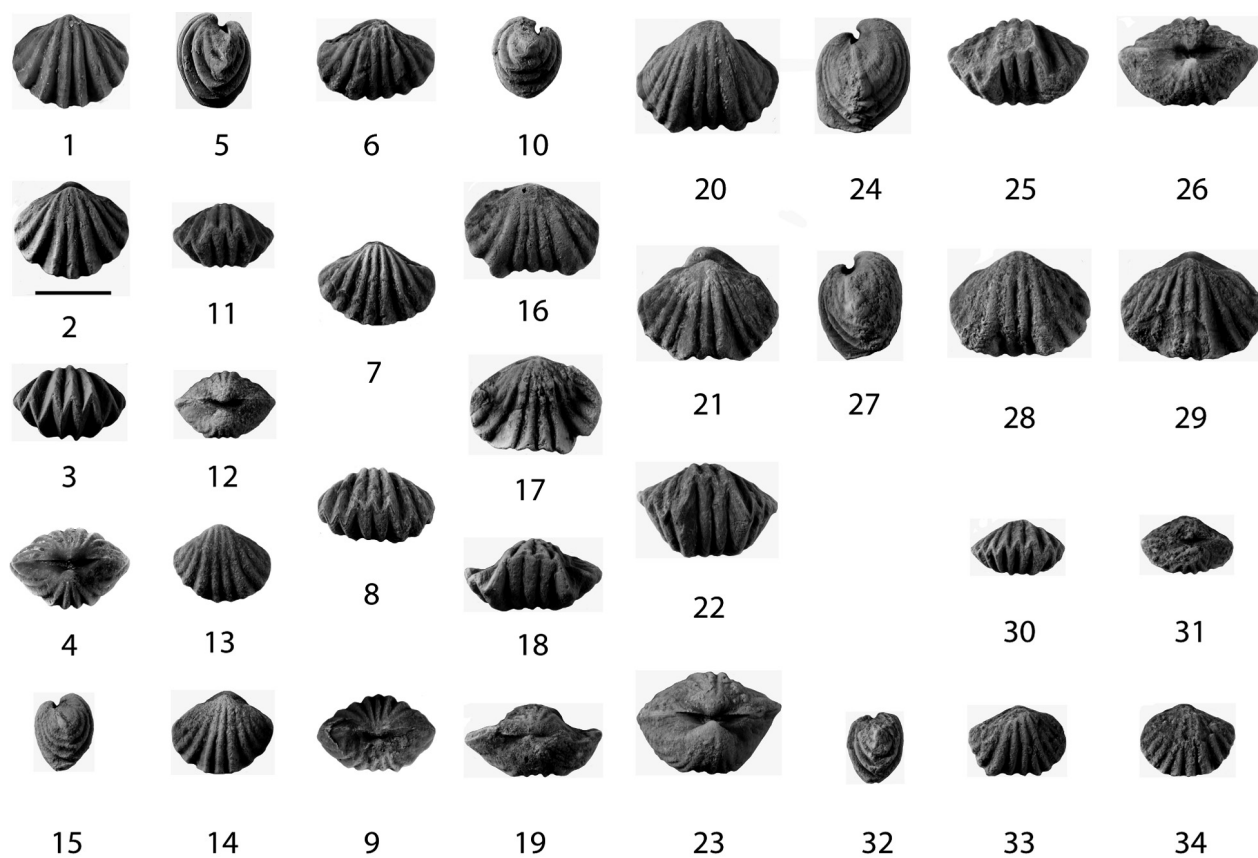


Figura 5. *Pentamerelloides davidsoni* (Schnur, 1853), 1-5. DPO 126520, Sur de Huergas de Gordón (León), Formación Portilla, nivel HUG-12/13, Givetense medio (parte inferior). Vistas ventral, dorsal, anterior, posterior y lateral. 6-10: DPO 126521, misma localidad anterior, nivel HUG 8/9, Givetense medio (parte inferior), vistas ventral, dorsal, anterior, posterior y lateral. 11-15. DPO 126522, misma localidad y nivel anterior, vistas anterior, posterior, ventral, lateral y dorsal. 16-19. DPO 126542, misma localidad nivel HUG 7/8, Givetense medio (parte inferior), vistas ventral, dorsal, anterior y posterior de un ejemplar algo aplastado. 20-24. DPO 126540, misma localidad anterior, nivel HUG 12/13, Givetense medio (parte inferior), vistas ventral, lateral, dorsal, anterior y posterior. 25-29. DPO 126533, Quejo (León), LE-101-F-9, parte inferior de la Formación Portilla, Givetense medio, vistas anterior, posterior, lateral, ventral y dorsal. 30-34. DPO 126541. Sur de Huergas de Gordón (León), Formación Portilla, nivel HUG 12/13, Givetense medio (parte baja), vistas anterior, posterior, lateral, ventral y dorsal.

DPO	L	w	t	w/L	t/L
126520	6,7	7,9	5,3	1,18	0,79
126521	5,7	8	5,1	1,40	0,89
126522	5,8	6,8	4,4	1,17	0,76
126523	-	-	-	-	-
126533	7,6	9,3	5,8	1,20	0,76
126534	7,7	8,3	6	1,08	0,78
126535	7,7	-	-	-	-
126536	-	-	-	-	-
126537	6,8	9,8	6,2	1,44	0,91
126540	8,3	9,5	6,5	1,14	0,78
126541	5	6,4	3,9	1,28	0,78
126542	-	-	-	-	-
126543	6,9	9	-	1,30	-
126544	-	-	-	-	-

Tabla I. Dimensiones de *Pentamerelloides davidsoni* (Schnur, 1853), de la Formación Portilla (Givetiense) de León (Cordillera Cantábrica, Norte de España). DPO = Número de registro en las colecciones del Departamento de Geología (Paleontología) de Oviedo; L, w y t = Longitud, anchura y grosor.

Schnur (1853) la citó en las “Uebergangsgebirge”, de la región del Eifel, y los autores posteriores que la estudiaron (particularmente, Kayser, 1871 y Scupin, 1900) señalan que se encuentra en las “obere Calceolastufen” y en las “Crinoidenschichten”, referencias que corresponderían a un período indefinido en torno a la base del Givetiense. En todo caso, Havlíček (1951), dató las formas de Moravia (elechovice na Hané), como del Givetiense, y, más tarde, Ficner y Havlíček (1978), precisaron más la edad como Givetiense Inferior. Johnson *et al.* (1980), en Nevada central, sitúan *P. cf. davidsoni*, propia de los intervalos faunísticos 19 y 20 (Johnson, 1977), en la Biozona de *P. varcus* Inferior (es decir, en términos actuales, en la parte baja del Givetiense medio). Dicha forma, igual que la cantábrica, presenta un espondilio soportado en toda su extensión por el septo medio. Las formas españolas, aparecen en el IF 21 (García-Alcalde, 1996) de la Formación Portilla, en la Biozona de *P. varcus* Inferior (García-López y Sáenz-López, 2002, o Biozona de *P. rhenanus/P. varcus* en términos actuales), de la parte baja del Givetiense medio (Fig. 3).

Las formas españolas, se parecen externamente mucho al material original del Eifel y a los ejemplares estudiados por Havlíček en Moravia. Difieren, en cambio, de *Pentamerelloides cf. davidsoni*, de Nevada, figurada por Johnson *et al.* (1980, pl. 1, figs. 12-18), de *P. sosvaensis* Khodalevich, 1937 y de *P. suspecta* Khodalevich, 1951 en que el seno ventral y el pliegue medio dorsal son, en general, más marcados en *P. davidsoni*; además, las especies uralianas son más pequeñas y con menos costillas que *P. davidsoni*. *P. wintereri* Johnson, 1966, tiene interárea ventral y gancho ventral menos desarrollados, carece de deltido y las costillas son redondeadas. *Pentamerella sp. A* Johnson, 1974 y *P.*

B. Johnson, 1974, son mucho más pequeñas, con menos costillas, con no más de 3 elementos radiales en el pliegue medio dorsal. *P. proteus* Imbrie, 1959, tiene contorno subromboidal y menos costillas. *P. sclavus* McLaren y Norris, 1964, es algo más grande y posee mayor número de costillas. *P. javorskyi javorskyi* Rzhonsnitskaia, 1960, tiene contorno romboidal, gancho e interárea ventral menos desarrollados y menor número de costillas. *P. javorskyi breviplicata* Sapelnikov y Mizens, 1984, tiene interárea y gancho ventral menos desarrollados, y las costillas aparecen sólo a partir de la mitad anterior de la concha, con la región posterior lisa. Finalmente, *P. nanningensis* Sun, 1992 es mucho más pequeña, con gancho e interárea ventral menos desarrollados, costillas redondeadas y septo medio ventral más corto.

Conclusiones

El antiguo género *Pentamerella* Hall, 1867, comprende gran número de especies del Emsiense al Givetiense, presentes en prácticamente todos los paleocontinentes tropicales de la época, cuya amplia variabilidad morfológica parece excesiva para los módulos taxonómicos actuales aplicables a los braquiópodos, por lo que se propone la segregación en dos taxones diferentes: *Pentamerella* s.str., Hall, 1867 y *Pentamerelloides* n.gen. El primero comprende especies relativamente grandes, con concha pentameróide más larga que ancha y superficie cubierta por costillas numerosas (habitualmente más de 20 por valva) con tendencia clara a la división e intercalación, salvo la región umbonal que suele ser lisa; la interárea ventral es muy reducida, el septo ventral corto y las placas cruales no carenadas. *Pentamerelloides* n.gen. comprende conchas espiriferóides pequeñas a muy pequeñas, más anchas que largas, paucicostadas (usualmen-

te no más de 14 a 16 costillas en cada valva), con costación completa o casi (sólo el extremo apical de las valvas suele ser liso), costillas simples con raras divisiones e intercalaciones e interárea ventral bien desarrollada. El espondilio ventral está soportado por un septo largo a muy largo y las placas crurales presentan carenas. El nuevo género se originó a comienzos del Eifeliense en Laurusia (Euroamérica) y evolucionó varias formas diferentes durante el resto del Devónico Medio. Ramas euroamericanas del taxón, superaron, por una parte, el exiguo mar Reico que separaba dicho continente de Gondwana, asentándose con *P. davidsoni* en la Península Ibérica durante el Givetense medio, y, por otra, el mar Uraliano, asentándose en Siberia-Kazakstania, con *P. javorskyi javorskyi*, en la

región del Salair. Una estirpe de origen desconocido migró a lo largo del borde gondwánico hasta alcanzar China meridional, con la especie *P. nanningensis*, durante el Givetense.

Agradecimientos

Este trabajo forma parte del Proyecto IGCP 499: "Evolution of the ecosystems and climates during the Devonian" y ha sido financiado por el proyecto del Ministerio de Educación y Ciencia de España, MEC-05-CGL 2005-03715: "Fases de desarrollo de asociaciones de corales y estromatoporoideos en el Devónico inferior de la Cordillera Cantábrica (NO de España) y relación de estos sucesos con eventos geo-biológicos" y fondos FEDER. Se agradece la labor de revisión que ha permitido la mejora del texto.

Bibliografía

- AMSDEN, T. W. (1964): Brachial plate structure in the brachiopod family Pentameridae. *Palaeontology*, 7: 220-239.
- BLODGETT, R. B., BOUCOT, A. J. and RONG, J.-Y. (2002): Superfamily Clorindoidea Rzhonsnitskaya, 1956. En: R. L. KAESSLER (ed): *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part H, Brachiopoda, revised, vol. 4, Rhynchonelliformea (part): 1020-1026.
- BRANSON, E. B. (1923): General account of Missouri Devonian. En: *The Devonian of Missouri. Missouri Bureau Geology, Mines*, 17, 2: 1-279.
- BRICE, D., CARLS, P., COCKS, L. R. M., COPPER, P., GARCÍA-ALCALDE, J. L., GODEFROID, J. and RACHEBOEUF, P. R. (2000): Brachiopoda En: P. BULTYNCK (ed): *Subcommission on Devonian Stratigraphy. Fossil groups important for boundary definition*, Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 220: 65-86, Frankfurt a. Main.
- CARLSON, S. (1996): Revision and review of the orden Pentamerida. En: P. COPPER and J. JIN (eds): *Brachiopods*, Proceedings 3 International Brachiopod Congress, Sudbury, Ontario, Canada. Balkema/Rotterdam/Brookfield: 53-58.
- CONRAD, T. A. (1841): Reports on the Palaeontological Department. *Annual Report Geological Survey of New York*, 5: 25-57.
- DROT, J. (1982): Brachiopods near the Givetian-Frasnian boundary in Tafilalt and Mader (southern Morocco). En: *Papers on the Frasnian-Givetian boundary*, Subcommission on Devonian Stratigraphy, 70-84.
- FICNER, F. and HAVLÍEK, V. (1978): Middle Devonian brachiopods from elechovice, Moravia. *Sborník geologických ved, Paleontologie*, 21: 49-106.
- GARCÍA-ALCALDE, J. L. (2005): *Pentamerella ? davidsoni* (Schnur, 1853), puente paleobiogeográfico entre Gondwana septentrional y Baltica en el Givetense (Devónico Medio). *Actas XXI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, Sevilla: 190-191.
- GARCÍA-ALCALDE, J. L. (1996): El Devónico del dominio Astur-Leonés en la Zona Cantábrica (N de España). *Rev. Esp. Paleont.*, nº extraordinario, Jornadas de Paleontología, Madrid, 1994: 58-71.
- GARCÍA-ALCALDE, J. L., ARBIZU, M. A., GARCÍA-LÓPEZ, S. and MÉNDEZ-BEDIA, I. (eds) (1979): *Meeting of the International Subcommission on Devonian Stratigraphy*, IUGS: 70-84.
- GARCÍA-ALCALDE, J. L., SOTO, F. M. and TRUYOLS-MASSONI, M. (2002.): Devonian of the Cantabrian Mountains. En: W. GIBBONS and T. MORENO (eds): *The Geology of Spain*, Geol. Soc. London, 68-76.
- GARCÍA-LÓPEZ, S. and SÁNZ-LÓPEZ, J. (2002): Devonian to Lower Carboniferous conodont biostratigraphy of the Bernesga Valley section (Cantabrian Zone, NW Spain). En: S. GARCÍA-LÓPEZ and F. BASTIDA (eds): *Palaeozoic Conodonts from Northern Spain*, Cuadernos del Museo Geominero, 1: 163-205.
- GODEFROID, J. (2000): Pentamerida. En: P. BULTYNCK (ed): *Subcommission on Devonian Stratigraphy. Fossil groups important for boundary definition*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, CFS, 220: 65-86, Frankfurt a. Main.
- HALL, J. (1867): Containing descriptions and figures of the fossil Brachiopoda of the Upper Helderberg, Hamilton, Portage and Chemung groups. *Geological Survey State New York, Palaeontology*, 4, 1: 1-428.
- HALL, J. and CLARKE, J. M. (1893): An Introduction to the Study of the Genera of Palaeozoic Brachiopoda. *Palaeontology of New York*, 8, 2: 1-317. Charles van Benthuysen & Sons, Albany.
- HAVLÍEK, V. (1951): A paleontological study of the Devonian of Celechovice-Brachiopods (Pentameracea, Rhynchonellacea, Spiriferacea). *Sborník Ústřední Ústav Geologický*, 18: 1-20.
- HOUSE, M. R. (1983): Devonian eustatic events. *Proceedings Ussher Society*, 5: 396-405.
- IMBRIE, J. (1959): Brachiopods of the Traverse Group (Devonian) of Michigan. Part 1. Dalmanellacea, Pentameracea, Strophomenacea, Orthotetacea, Chonetacea, and Productacea. *Bulletin American Museum Natural History*, 116, 4: 345-410.

- JOHNSON, J. G. (1966): Middle Devonian brachiopods from the Roberts Mountains, central Nevada. *Palaeontology*, 9, 1: 152-181.
- JOHNSON, J. G. (1974): Middle Devonian Givetian brachiopods from the *Leiorhynchus castanea* Zone of Nevada. *Geologica et Palaeontologica*, 8: 49-96.
- JOHNSON, J. G. (1977): Lower and Middle Devonian faunal intervals in Central Nevada based on brachiopods. *En: M. A. MURPHY, W. B. N. BERRY and C. A. SANDBERG (eds): Western North America: Devonian*, 16-32.
- JOHNSON, J. G. and KENDALL, G. W. (1976): Late early Devonian brachiopods and biofacies from Central Nevada. *J. Paleontol.*, 50, 6: 1113-1128.
- JOHNSON, J. G., KLAPPER, G. and TROJAN, W. R. (1980): Brachiopod and conodont successions in the Devonian of the northern Antelope Range, central Nevada. *Geologica et Palaeontologica*, 14: 77-116.
- KAYSER, E. (1871): Die brachiopoden des Mittel- und Oberdevon der Eifel. *Zeitschrift Deutschland geologie Gesellschaften*, 23, 3: 491-647.
- KHODALEVICH A. N. (1937): Nizhnii Devon Ivdelskogo Raiona (vostochni sklon severnogo Urala). *Paleontologiya i stratigrafiya, Izdatel'stvo AN SSSR*, 3: 64-70.
- KHODALEVICH A. N. (1951): Nizhnedevonskie i Eifel'skie brachiopody ivdel'skogo i serovskogo raionov sverdlovskoi oblasti. *Trudy Sverdlovskogo gornogo instituta*, B. XVIII: 1-169. *Gosudarstvennoe izdatel'stvo Geologicheskoi literatury, Moscu.*
- MCLAREN, D. J. and NORRIS, A. W. (1964): Fauna of the Devonian Horn Plateau Formation, district of Mackenzie. *Geol. Surv. Can. Bull.*, 114: 1-74.
- MEEK, F. B. (1868): Remarks on the geology of the valley of Mackenzie River, with figures and descriptions of fossils from that region, in the museum of the Smithsonian Institution, principally collected by the late Robert Kennicott, Esq. *Chicago Acad. Sci., Transactions*, 1, 3: 61-114.
- RZHONSNITSKAIA, M. A. (1956): Nadsemeistvo Pentameracea M'Coy, 1844. *En: L. D. KIPARISOVA, V. P. MARKOVSKII and G.P. RADCHENKO (eds): Materialy po Paleontologii, Novye Semestva i Rody. Vsesoiuznyi Nauchno-Issledovatel'skii Geologicheskii Institut (VSEGEL) (nueva serie)*, 12: 49-50.
- RZHONSNITSKAIA, M. A. (1960): Novye vidy devonskikh pentameratsei Kuzbassa. *En: V. P. MARKOVSKII (ed): Novye vidy drevnikh rasteni i bespozvonochnykh SSSR, Chast' 1. Vsesoiuznyi Nauchno-Issledovatel'skii Geologicheskii Institut (VSEGEL), Gosgeoltekhizdat, Moscu*, 298-308.
- SAPELNIKOV, V. P. (1973): Novy taksonomicheskie gruppy v otria-de Pentamerida (Brachiopody). *En: Ezhegodnik, 1972, Institut Geologii i Geokhimii, Uralskie Nauchnyi Tsentr. Akademia Nauk SSSR*, 39-41.
- SAPELNIKOV, V. P. and MIZENS, L. I. (1984): Eifelskie brachiopody tsentralnoi Yasti Ufinskogo amfiteatra. *Sverdlovsk*, 55 pp.
- SAPELNIKOV, V. P. and MIZENS, L. I. (1985): Nizhnedevonskie brachiopody tsentralnoi Yasti Ufinskogo Amfiteatra. *Paleontologii i biostratigrafii Srednego Paleozoi Urala. Akadem. Nauk SSSR, Uralskii Nauchnii Tsentr, Nauchnii Doklady*, 1-43.
- SAPELNIKOV, V. P., MIZENS, L. I. and SHATROV, V. P. (1987): Stratigrafiya i brachiopody verkhnesiluriiskikh-srednedevonskikh otlozhenii severa vostochnogo sklona urala. *Akademia Nauk SSSR, Uralskoe Otdelenie, Institut geologii i geokhimii im.akad.A.N.Zavaritskogo*, 1-224.
- SCOTSE, C. R. and MCKERROW, W. S. (1990): Revised world maps and introduction. *En: W. S. MCKERROW and C. R. SCOTSE (eds): Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography, Geol. Soc. Mem.*, 12: 1-21.
- SCUPIN, H. (1900): Die Spiriferen Deutschlands. *Palaeontologische Abhandlungen, N.F.*, 4, 3: 207-344 (1-140), Verlag Gustav Fischer, Jena.
- SCHNUR, J. (1853): Zusammenstellung und Beschreibung sämtlicher im Uebergangsgebirge der Eifel vorkommenden Brachiopoden. *Palaeontographica*. 3: 169-248, Cassel.
- SCHUCHERT, CH. and COOPER, G. A. (1931): Synopsis of the brachiopod genera of the suborders Orthoidea and Pentamerioidea, with notes on the Telotrema. *Am. J. Sci.*, 22, 5: 241-255.
- SUN, Y. L. (1992): Braquiópodos fósiles del límite Eifeliense-Givetiense del corte de Liujiang, Guangxi, China (trad. del chino). *Acta Palaeontologica Sinica*, 31, 6: 708-718.
- TRUYOLS-MASSONI, M., MONTESINOS, R., GARCÍA-ALCALDE, J. L. and LEYVA, F. (1990): The Kačak-Otomari event and its characterization in the Palentine Domain (Cantabrian Zone, NW Spain). *En: E.G. KAUFFMAN and O.H. WALLISER (eds): Extinction events in Earth History, Lecture Notes in Earth Sciences*, 30: 133-143. Springer Verlag.