

Los primeros terebratúlidos (Braquiópodos) del Devónico de la Cordillera Cantábrica (N de España)

J. L. GARCÍA-ALCALDE

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

Resumen: Se discute la primera aparición del Orden Terebratulida, de braquiópodos articulados. El primer terebratúlido del registro estratigráfico de la Cordillera Cantábrica (Norte de España) fue el género *Mutationella*, representado por varias especies, que se describen y figuran en éste trabajo. *Mutationella* es una forma muy simple y generalizada que parece encontrarse en la ancestralidad del Orden. La especie más antigua de la Cordillera Cantábrica es *Mutationella fresnoensis* n. sp., de la parte alta de la Formación Furada (Lochkoviense inferior) de Asturias. *M. salasica* n. sp. se distribuye entre la parte terminal de la Fm. Furada y la basal de la Fm. Nieva (Lochkoviense inferior terminal-Lochkoviense medio), también en Asturias. Finalmente, en Palencia, surgió un nuevo linaje del género, representado por *M. comtei* n. sp., de la Fm. Lebanza, Miembro B (Lochkoviense superior). Las tres especies se encuentran en rocas de plataforma abierta, de escasa profundidad, incluso intermareales, barridas por tormentas y pertenecen a la Asociación Bentónica 2, de Boucot, formando frecuentes lumaquelas que constituyen una mezcla de las comunidades de *Mutationella*, *Platyorthis-Proschizophoria* y Tentaculítidos de la referida Asociación. *Mutationella fresnoensis* n. sp. es una especie grande para el género, con numerosas costillas y ocasionales placas crurales en la valva dorsal, que soportan en parte la plataforma cardinal. *M. salasica* n. sp. se parece a la especie tipo del género, *M. podolica*, pero es más pequeña, más delgada, con menos costillas radiales y ángulo apical mayor y los campos musculares están mejor definidos. *M. comtei* n. sp. se parece a *M. barroisi* pero es más pequeña, con menos costillas, contorno alargado y perfil acusadamente ventribiconvexo.

Palabras clave: Terebratulida, *Mutationella*, Lochkoviense, Cordillera Cantábrica (Norte España)

Abstract: The first occurrence of the articulate brachiopod Order Terebratulida is discussed. The first terebratulid in the stratigraphical record of the Cantabrian Mountains (North Spain) was the genus *Mutationella*, represented by several species that are described and figured herein. *Mutationella* is a very simple and generalized form that was probably ancestral to the Order. The oldest Cantabrian Mountain species is *Mutationella fresnoensis* n. sp., from the upper part of the Furada Formation (lower Lochkovian) in Asturias. *M. salasica* n. sp. occurs also in the same region in the uppermost part of the Furada Fm. and in the lower part of the Nieva Fm. (uppermost lower Lochkovian to middle Lochkovian). Finally, *M. comtei* n. sp. occurs in Palencia in the Member B of the Lebanza Fm. (upper Lochkovian). The three *Mutationella* species occur in rocks derived from shallow, even inter-tidal sediments of an open marine platform, beaten by storms. The above cited *Mutationella* species belong to the Boucot's Benthic Assemblage 2, forming frequent coquinas composed by a mixture of elements of the *Mutationella*, *Platyorthis-Schizophoria*, and *Tentaculites* communities of that Benthic Assemblage. *Mutationella fresnoensis* n. sp. is a great-sized form, with many radial ribs and with occasional crural plates in the dorsal valve, supporting partially the cardinal plate. *M. salasica* n. sp. is close to the type-species of *Mutationella*, *M. podolica*, but of smaller size, thinner, with less radial ribs, a greater apical angle, and a more marked muscle field. *M. comtei* n. sp. is similar to *M. barroisi* but is smaller, with less radial ribs, longer than wide and with a strongly ventribiconvex lateral profil.

Keywords: Terebratulida, *Mutationella*, Lochkovian, Cantabrian Mountains (N Spain).

Se suele afirmar que los primeros terebratulidos aparecieron a comienzos del Devónico (Lochkoviense) (Boucot & Wilson, 1994, García-Alcalde in Brice *et al.*, 2000, Lee y MacKinnon, 2006), pero hay indicios de que el origen del grupo pudo ser más antiguo. Jin & Chatterton (1996), por ejemplo, describieron un nuevo género, *Microbilobata* (especie-tipo *M. avalanchensis*) en la parte alta del Wenloquiense del Noroeste de Canadá, comprendiendo formas de tamaño muy pequeño, aparentemente endopuntuadas y braquidio centroneliforme. Por su parte, Modzalevskaya (in Kisselev *et al.*, 1996), citó la presencia de un único ejemplar de *Brachyzyga absoleta* n. sp. en el Ludloviense superior (Ludfordiense) de la República de Tadzikistán (Asia Central) (ver también Modzalevskaya, 2007). Boucot (2007), planteó la posibilidad de que *Microbilobata* pudiera ser un representante terminal de los atripáceos del Ordovícico cuyo braquidio sería básicamente un yugo sin espiralio acompañante, pero la cuestión permanece abierta.

Al margen de estos hallazgos aislados, los terebratulidos revelan con fuerza su presencia en el Devónico, desde la misma base del Lochkoviense (Modzalevskaya, 2007), principalmente a través de formas muy simples, como *Mutationella* Kozłowski, 1929, *Podolella* Kozłowski, 1929 y *Brachyzyga* Kozłowski, 1929, apareciendo, con frecuencia, en asociaciones lumaquéllicas, donde los terebratulidos son, a veces, los elementos dominantes (Kozłowski, 1929).

En la Cordillera Cantábrica el primer representante del Orden Terebratulida es una especie de *Mutationella*, *M. fresnoensis* n. sp., de tamaño relativamente grande, provista ocasionalmente de pequeñas placas crurales en la valva dorsal, que soportan en parte la plataforma cardinal. Dicha especie se encuentra en la parte superior de la Formación Furada, en Asturias, en niveles sin un control biocronológico adecuado de conodontos, pero donde las formas presentes de trilobites, en particular las especies de *Acastella* (*A. gr. tiro*, *A. heberti*, *A. cabruñanae* Arbizu nom. nud.), parecen indicar una edad Lochkoviense Inferior. Durante el resto del Lochkoviense (Formaciones Nieva, en Asturias, Felmín, en León y Lebanza, en Palencia), se registra una cierta proliferación de terebratulidos en la Cordillera Cantábrica, apareciendo nuevas especies de *Mutationella* (*M. salasica* n. sp. y *M. comtei* n. sp.), el género *Xana* García-Alcalde, 1972 (*X. tricostata* García-Alcalde, 1992), con toda probabilidad derivado de *Mutationella*, y nuevos taxones próximos a *Podolella* Kozłowski, 1929 y a *Cryptonella* Hall, 1861 (García-Alcalde, en preparación). Los braquiópodos lochkovienses del Norte de España son propios de medios de escasa profundidad,

incluso intermareales, de la Asociación Bentónica 2 de Boucot (1975), con mezcla de comunidades de *Mutationella*, *Platyorthis-Proschizophoria* y Tentaculítidos.

En Asturias, el techo de la Fm. Furada, donde aparece *Mutationella fresnoensis* n. sp., está constituido por areniscas amarillentas de grano fino, con cemento calcáreo y lutitas marrón oscuro; los braquiópodos yacen sobre todo en las areniscas, pero tanto en ellas como en las pizarras hay también numerosos ostrácodos, tentaculítidos, bivalvos, crinoideos, briozoos, trilobites homalonótidos y especies de *Acastella*, junto con algún raro asteroideo, con el conjunto de la fauna habitualmente en estado fragmentario, indicando un medio de alta energía.

Mutationella salasica n. sp. aparece en la transición entre las Formaciones Furada y Nieva, en ésta última en calizas bioclásticas y limosas laminadas, con frecuentes niveles lumaquéllicos, con el espesor de los bancos creciendo paulatinamente hacia arriba. Las calizas muestran abundantes estructuras de origen inorgánico: superficies erosivas, estratificación cruzada planar y hummocky, ripples, etc. y alternan con finas juntas lutíticas carbonatadas y margas fosilíferas bioturbadas; a veces, hay también lentejones de limolitas y areniscas de grano fino con cemento calcáreo (Vera de la Puente, 1989). El medio de depósito pudo ser una plataforma marina abierta, barrida por tempestades, cuya profundidad disminuyó progresivamente; las tempestades removilizaron repetidamente los depósitos y, en ocasiones, su frecuencia condujo a la amalgamación de las tempestitas, dando lugar a la aparición de gruesas lumaquelas conchíferas (García-Alcalde, 1995a).

Por último, *Mutationella comtei* n. sp. es propia del Miembro B de la Formación Lebanza (Lochkoviense superior) de Palencia, que comprende calizas rojizas grainstone bioclásticas bioturbadas, con bolsadas lumaquéllicas, estratificación cruzada, laminaciones paralelas, canales y rasgos erosionales, correspondiendo a barras o bajíos de escasa profundidad y gran energía, casi intermareales, del margen de una plataforma carbonatada abierta, azotada por tempestades (Krans *et al.*, 1982).

El presente trabajo se consagra al estudio de las especies de *Mutationella*, la forma más generalizada de la estirpe megantérida (Familia Megerterididae Schuchert & LeVene, 1929), que actuó con gran probabilidad como fuente de la mayoría de ramas posteriores de terebratulidos cantábricos.

Sistemática

(Todo el material de estudio, registrado con las siglas DPO, se conserva en el Museo del Departamento de Geología-Paleontología de Oviedo)

Superfamilia Stringocephaloidea King, 1850

Familia Meganterididae Schuchert & LeVene, 1929

Subfamilia Mutationellinae Cloud, 1942

Género *Mutationella* Kozłowski, 1929

Comentario: *Mutationella* es un género notable en muchos aspectos. La gran variabilidad del braquidio (Kozłowski, 1929, Figtext. 94), el carácter generalizado de sus rasgos externos e internos y la amplia distribución paleogeográfica lo hacen un candidato ideal para ser considerado el ancestro de la casi totalidad de estirpes terebratúlidas devónicas. Parece claro, que, por ejemplo, *Xana* García-Alcalde, 1972 deriva direc-

tamente de *Mutationella*, del que sólo se separa por la mayor diferenciación de la ornamentación radial, menor número de costillas y campo muscular fuertemente marcado, en general (García-Alcalde, en preparación). Pero, Kozłowski (1929) especuló incluso con la posibilidad de que *Mutationella* fuese el antepasado de los centronélidos, la estirpe característica del Dominio paleogeográfico Apalachense (Américas Orientales). Cloud (1942), rechazó dicha hipótesis basándose en la supuesta ausencia de placas crurales en *Mutationella*, frente a la presencia constante de dichos órganos en los centronélidos. Pero ese argumento queda debilitado por la existencia ocasional de pequeñas placas crurales en ciertas especies de *Mutationella* (*Mutationella parlinensis* Boucot *et al.*, 1963, del Lochkoviense de Maine y Maryland, USA y *M. fresnoensis* n. sp. -ver luego- del Lochkoviense inferior de Asturias, Norte de España), como señalaron ya Boucot & Wilson (1994). En cualquier caso, para trazar de forma precisa la filogenia de los primeros terebratúlidos y reconocer un posible antecesor común terebratúlido para las estirpes centronélida y mutationelina, habría que disponer de más estudios

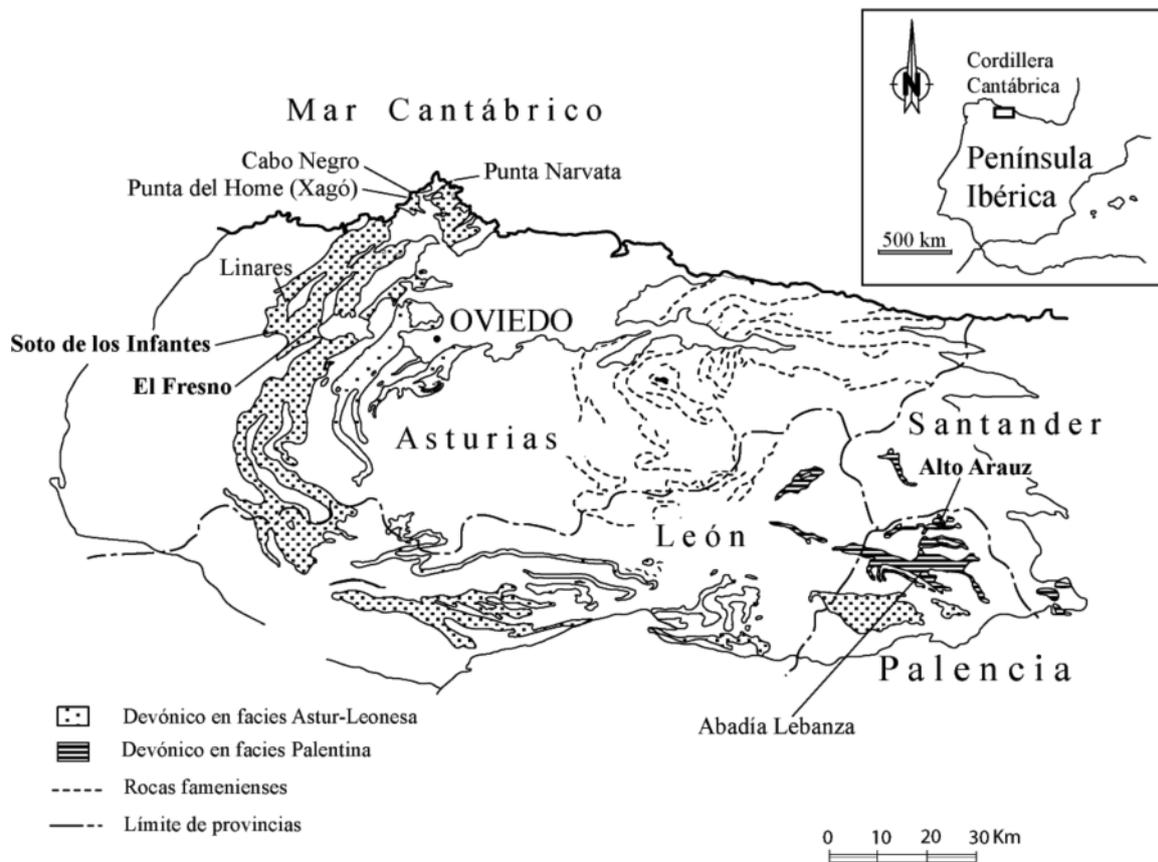


Figura 1. Esquema geológico de la Cordillera Cantábrica y situación de los yacimientos de las diferentes especies de *Mutationella* (en negrillas: localidades típicas de las especies descritas en éste trabajo).

sobre la ontogenia de las especies de los géneros del Lochkoviense a fin de dilucidar si las largas placas crurales de los centronélidos adultos son homólogas de las cortas placas crurales ocasionales de *Mutationella* y otros géneros inéditos del Lochkoviense y Praguense inferior del Dominio paleogeográfico del Viejo Mundo (García-Alcalde, en preparación).

Mutationella comtei n. sp.

Figs. 1-6

v.1988 *Mutationella barroisi*; García-Alcalde (in García-Alcalde *et al.*), Fig. 3.

v.1990b *Mutationella barroisi*; García-Alcalde (in García-Alcalde *et al.*), Fig. 1.

?2002 *Mutationella barroisi* (Asselberghs 1930); García-López *et al.*, Fig. 3

v.2008 *Mutationella* sp.; García-Alcalde, p. 28.

Derivatio nominis: Especie dedicada a Pierre Comte, eminente geólogo francés, por su destacada labor estratigráfica en el Paleozoico Inferior y Medio de la provincia de León (N de España).

Material y yacimientos: Holotipo DPO 128198 (Fig. 5.1-4) y cinco Paratipos DPO 128199-128203 (Fig. 5.5-12), procedentes de la localidad y estrato típico.

Cinco ejemplares DPO 128204-128208 de la localidad típica, 0,5 m por debajo del estrato típico. Un ejemplar DPO 128209, procedente de la Fm. Lebanza, Miembro B, yacimiento α -99, Lochkoviense superior, Sur de la Abadía de Lebanza (N de Cervera de Pisuerga, Palencia) (Figs. 1-2).

Localidad y estrato típicos: Curso alto del río Arauz (Norte de Palencia) (Figs. 1-2), corte a lo largo de la margen izquierda del río, al Sureste de Casa Cortes (Fig. 3), Fm. Lebanza, Miembro B, 2,5 m sobre nivel M-AR-25 (equivalente a M51-M52 de García-López *et al.*, 2002, Biozona de conodontos *Ozarkodina pandora* β , Lochkoviense superior) (Fig. 4). Coordenadas SIGPAC, 42°59'56"N, 4°35'56"W.

Diagnóstico: *Mutationella* de pequeño tamaño, algo más larga que ancha, ventribiconvexa, muy baja, de contorno ovalado, ornada por costillas radiales rectas, simples y relativamente numerosas (en torno a 20); placas deltidiales discretas; placas dentales cortas, curvadas; valvas tendiendo a desarrollar una depresión anteromedial, casi imperceptible; comisura anterior rectimarginada y crenulada; endopuntuación irregular, algo más densa en los espacios intercostales que en las costillas. Braquidio centroneliforme.

Diagnosis: *Mutationella* of small size, slightly longer than wide, markedly ventribiconvex, very low, ovate outline, ornated by ca. 20 fine, rounded, right, radial, simple

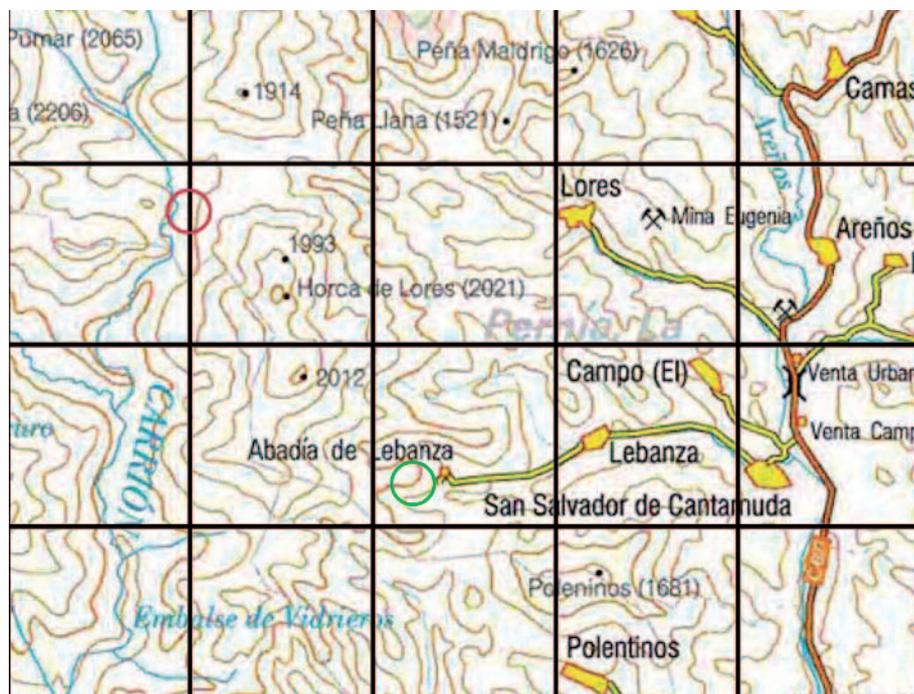


Figura 2. Círculo rojo: situación geográfica de la localidad típica de *Mutationella comtei* n. sp. en la cuenca del río Arauz (N de Palencia, España). Círculo verde: localidad complementaria de *M. comtei* n. sp., cerca de la abadía de Lebanza. Mapa SIGPAC. Anchura de la malla: 2,5 km.

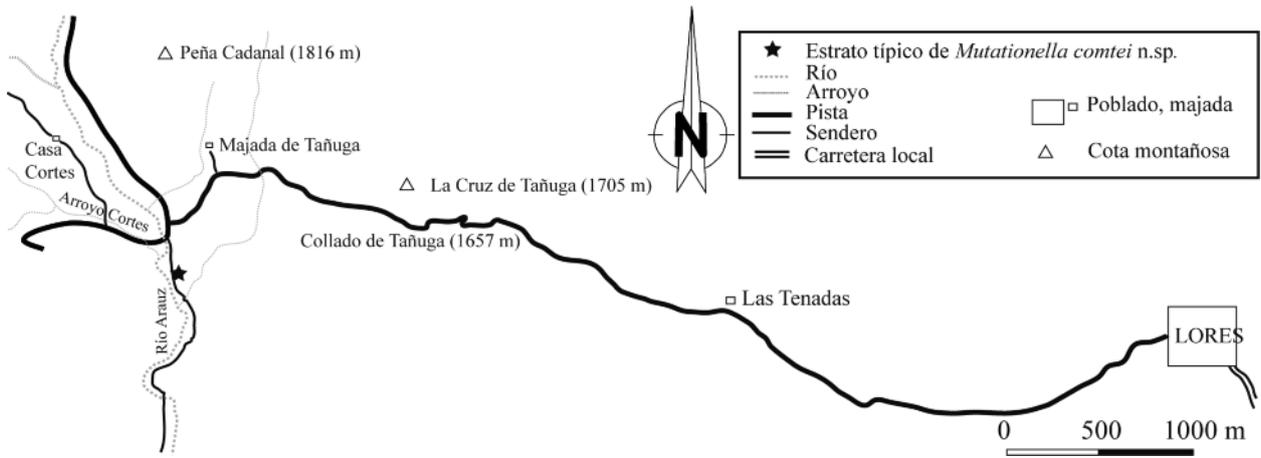


Figura 3. Acceso más favorable al estrato tipo de *Mutationella comtei* n. sp. por la pista de Lores al valle del río Arauz (modificado de García-Alcalde, 2008, Fig. 2)

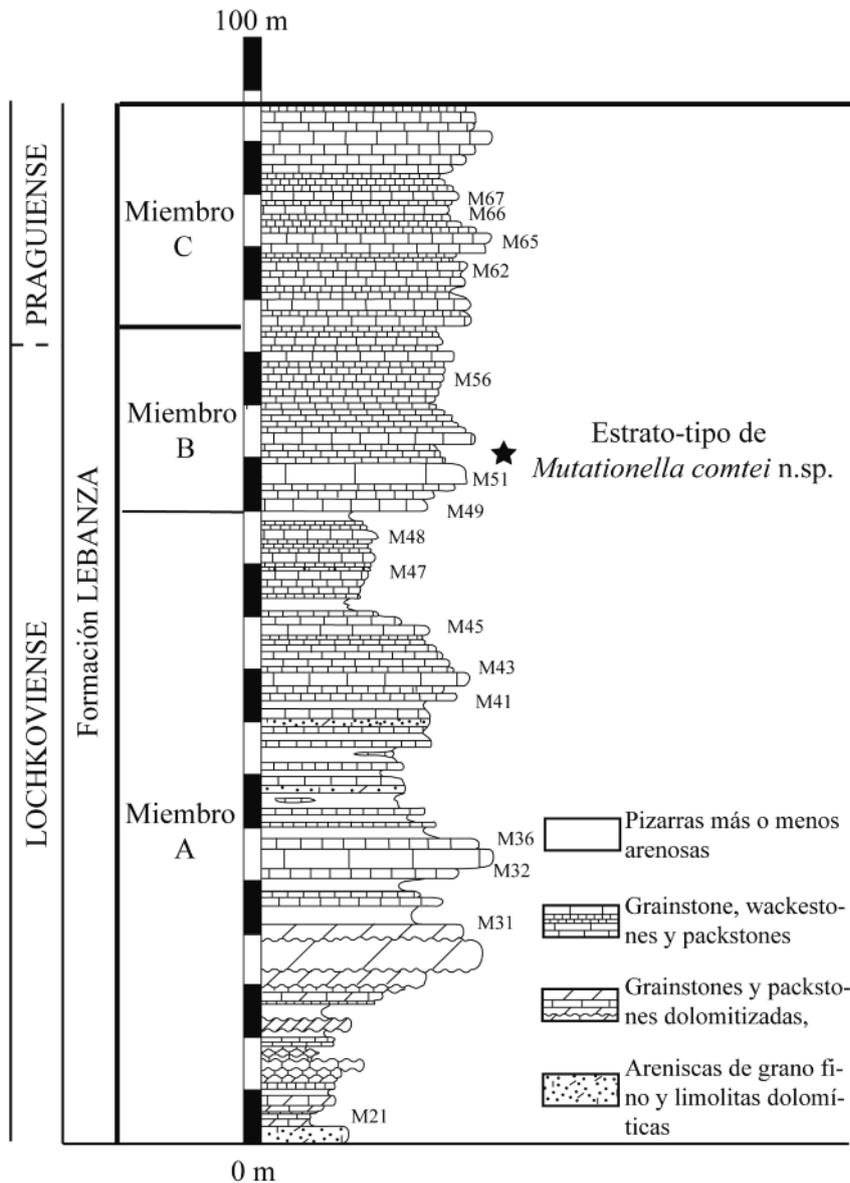


Figura 4. Estrato-tipo de *Mutationella comtei* n. sp. Niveles numerados: muestras de conodontos en García-López *et al.*, 2002, Fig. 2.

ribs; deltidial plates discrete; dental plates short, curved; valves developing very faint anteromedian depressions; anterior commissure rectimarginate; endopunctae irregularly distributed, less dense on the ribs than on the interspaces. Loop centronelliform.

Descripción: Concha pequeña (Lmax: 9 mm; Lmedia para siete medidas: 7,5 mm), más larga que ancha y, ocasionalmente, equidimensional o más ancha que larga (a/L: 0,92-1,04, promedio para seis medidas: 0,96), con la máxima anchura hacia la mitad de la longitud, acusadamente ventribiconvexa (la ventral el doble de gruesa o más que la dorsal) y baja (g/L: 0,37-0,49, promedio para seis medidas: 0,44) (Tabla I), con el máximo grosor por detrás de la mitad de la longitud, contorno ovalado. Concha ligeramente diferenciada en su parte anteromediana, que está débilmente deprimida en ambas valvas (Fig. 5), comisura anterior rectimarginada y crenulada, comisuras laterales rectas. Valvas ornadas por un número variable de costillas (entre 17 y 25; promedio para nueve medidas: 20), finas, simples, rectas, redondeadas, que nacen en los ápices de las valvas, con interespacios subangulosos de similar anchura o algo más estrechos, cuyo número crece, en general, con la edad del individuo, cortadas por estrías de crecimiento numerosas y apretadas, una o dos de las cuales suelen ser mucho más marcadas que el resto; en los márgenes posterolaterales, los dos últimos elementos radiales son obsoletos. El espesor del caparazón es relativamente importante, por lo que las costillas tienden a marcarse en el interior de la concha sólo hacia la región anterior. Concha densamente endopuntuada, con endopuntos distribuidos irregularmente, algo más numerosos en los espacios intercostales que sobre las costillas.

Valva ventral bastante inflada umbonalmente, con tendencia a aplanarse o incluso a deprimirse en la

región anteromediana, gancho corto algo inclinado con ángulo apical en torno a 95°, bordes umbonales redondeados, interárea ventral reducida, cóncava, con hendidura peduncular estrecha, foramen mesotírido y placas deltidiales discretas. Placas dentales, finas, cortas, algo divergentes, con los extremos distales curvados hacia el plano medio. Otros caracteres internos desconocidos.

Valva dorsal suavemente convexa en la región umbonal y aplanada o algo cóncava hacia delante, con gancho oculto en la cámara deltirial. Loop centronelliforme, muy delicado, estrecho y bastante largo (Fig. 6), alcanzando algo más de la mitad de la longitud de la concha, con ramas descendentes unidas a una placa vertical no muy larga, prolongada posteriormente. Otros caracteres internos desconocidos.

Discusión: *Mutationella comtei* n. sp. se parece a *M. barroisi* (Asselberghs, 1930), pero es de menor tamaño, alargada, con perfil acusadamente ventribiconvexo y menor número de costillas. En cualquier caso, hay que destacar que *M. barroisi* no fue bien comprendida por investigadores posteriores a Asselberghs (1930). El concepto de la especie lo estableció su autor con mucha claridad, caracterizándola como más ancha que larga y sólo rara vez tan ancha como larga, de longitud entre 5 y 12 mm, valvas de igual convexidad, 20 a 32 costillas (24 como número más frecuente), netas sólo en la mitad anterior y, en ciertos ejemplares a lo largo del borde frontal, y con septo medio dorsal (sic) fuerte cuya longitud podría alcanzar los 2/3 de la de la concha. Sin embargo, descripciones posteriores, dieron una imagen mucho más ambigua que podría ser indicio de multiespecificidad. Así Boucot (1960), asimiló a *M. barroisi* formas del Gedinense de Bélgica con conchas desigualmente biconvexas, más largas que anchas, equidimensionales

DPO	L	a	g	a/L	g/L	α	Ncost
Holotipo DPO 128198	7,55	7,2	3,27	0,95	0,43	100	20-22
Paratipo DPO 128199	8	7,6	-	0,95	-	-	23-24
Paratipo DPO 128201	6,16	5,72	2,55	0,93	0,41	87	24-25
Paratipo DPO 128202	5,48	5,04	2,58	0,92	0,47	102	19-20
Paratipo DPO 128203	-	-	-	-	-	-	21
DPO 128204	8,02	8,36	3,67	1,04	0,46	-	20-21
DPO 128205	8,3	8,19	3,1	0,99	0,37	-	17-18
DPO 128208	9	9	-	1	-	-	17-18
DPO 128209	-	-	-	-	-	-	19-20

Tabla I. Medidas en mm de algunos ejemplares de *Mutationella comtei* n. sp. L, a, g: Longitud, anchura y grosor. α : ángulo apical (en grados); Ncost: número de costillas.

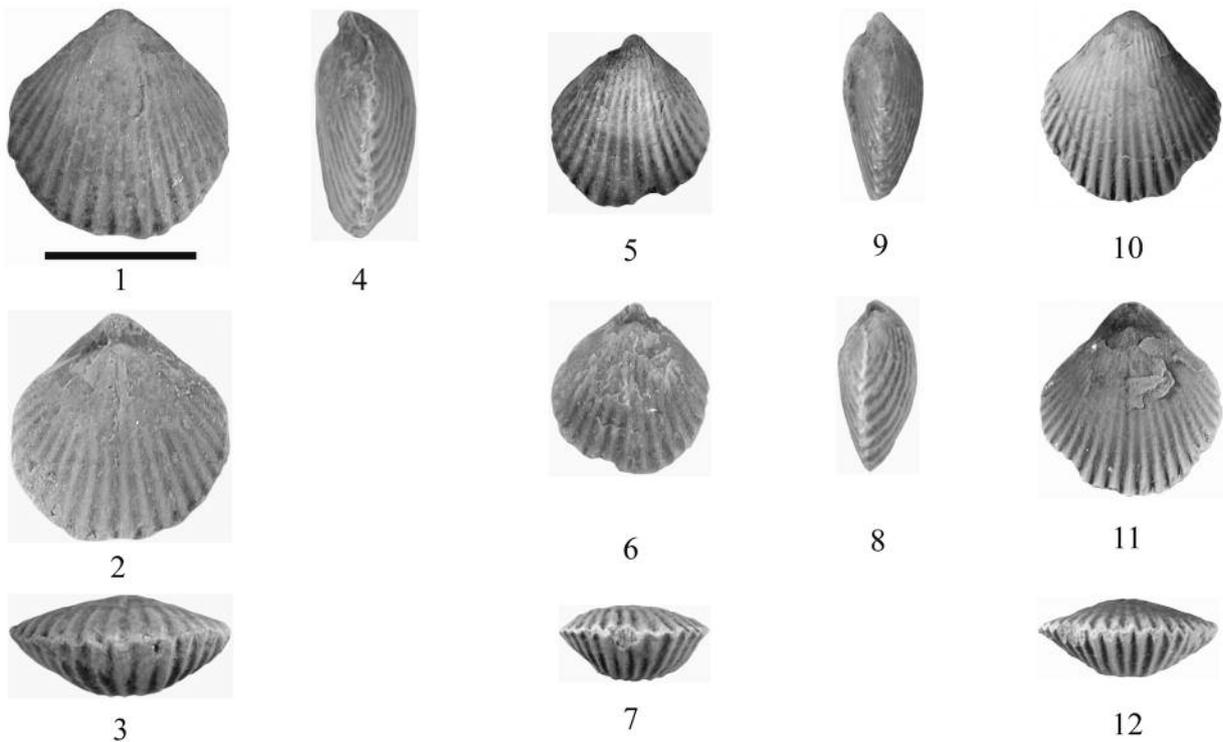


Figura 5. *Mutationella comtei* n. sp. Barra negra: 5 mm. **1-4:** Holotipo DPO 128198, Alto Arauz, Formación Lebanza, Miembro B, 2,5 m sobre M-AR-25 (equivale a unos decímetros por encima del nivel M-51 de García-López et al., 2002, Fig. 2, Biozona de conodontos *Ozarkodina pandora* β , Lochkoviense superior). Vistas ventral, dorsal, anterior y lateral. **5-8:** Paratipo DPO 128201, misma localidad y nivel que antes. Vistas ventral, dorsal, anterior y lateral. **9-12:** Paratipo DPO 128202, misma localidad y nivel que antes. Vistas lateral, ventral, dorsal y anterior.

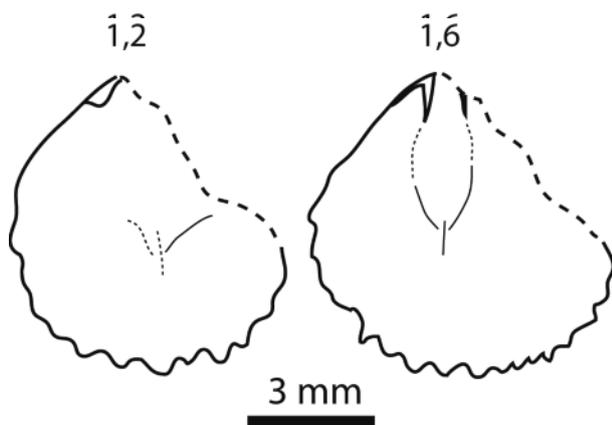


Figura 6. *Mutationella comtei* n. sp. Secciones seriadas en un plano paralelo al de la comisura en sentido ventrodorsal del ejemplar DPO 128204 (de grosor 3,45 mm), de la localidad y estrato típico, poniendo en evidencia la posesión de braquidio centroneliforme.

o más anchas que largas, de foramen submesotírido, con 14 a 16 costillas bien marcadas en toda la concha y miofragma dorsal muy débil y relativamente corto. Dicha forma, que podría pertenecer a una especie de *Mutationella* diferente que *M. barroisi*, se

diferencia de la nuestra, esencialmente, en el número mucho menor de costillas. Racheboeuf (1986), por su parte, estudió 24 ejemplares conservados en el Museo Gosselet de Lille, recuperados en sondeos del Grupo de Lievin, en la región de Artois, Francia (supuestamente de la forma *Retzia bouchardi* Barrois, Pruvost & Dubois, 1922 *non* Davidson, que Dahmer, 1942, Boucot, 1960 y el propio Racheboeuf, 1986, incluyeron en la sinonimia de *M. barroisi*). Aquel autor no realizó una descripción formal de la colección, pero los gráficos algo imprecisos de Longitud/Anchura, Longitud/Grosor y Longitud/número de costillas, junto con las fotografías de algunos ejemplares, ofrecen una imagen muy diferente que la de las formas de Asselberghs (1930) y Boucot (1960), con conchas ventribiconvexas de tamaño muy pequeño (L aproximadamente entre 2 y 5 mm.), más largas que anchas (de los 24 ejemplares medidos por Racheboeuf, 1986, Fig. 27, 17 son alargados, 5 aproximadamente equidimensionales y sólo 2 transversos), 14 a 27 costillas (promedio: 19) bien marcadas en toda la concha y miofragma dorsal débil y más corto que la mitad de

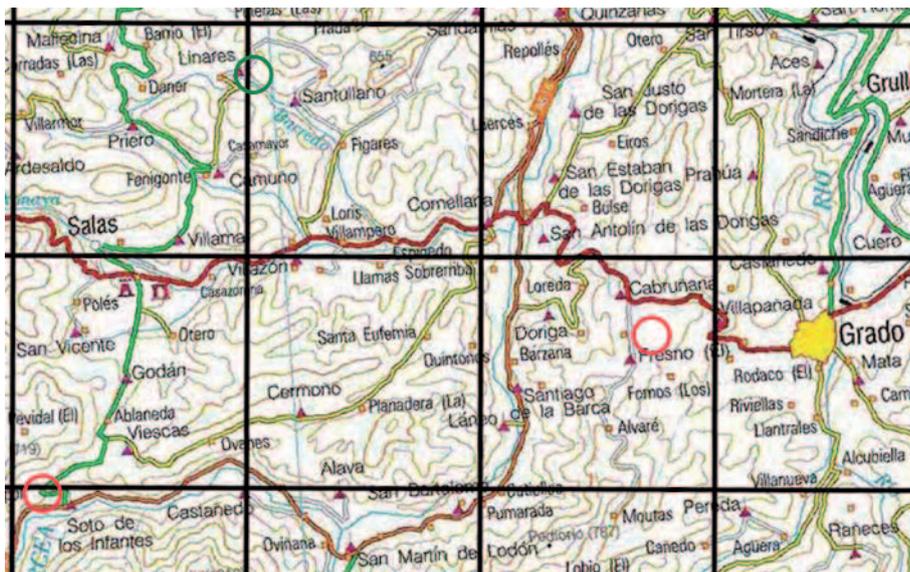


Figura 7. Círculos rojos: situación geográfica de las localidades típicas de *Mutationella fresnoensis* n. sp., cerca de El Fresno (La Cabruñana, Grado, Asturias) y de *M. salasica* n. sp., cerca de Soto de los Infantes (Salas, Asturias). Círculo verde: Localidad complementaria de *M. salasica* n. sp., cerca de Linares (Salas, Asturias). Mapa SIGPAC. Anchura de la malla: 5 km.

la longitud. En nuestra opinión los ejemplares de Boucot (1960) y Racheboeuf (1986) difieren de *M. barroisi*, y la del último autor citado pertenecería, de hecho, a *Mutationella ? bouchardi* (Barrois, Pruvost & Dubois, 1922), que sería una especie autónoma. Esta última forma es muy parecida a la nuestra pero se diferencia en el menor tamaño, perfil débilmente ventribiconvexo (valva dorsal más gruesa que la mitad del grosor de la ventral), miofragma dorsal más débil y escasa o nula diferenciación de la región anteromedial de la concha.

M. sarrobi Renouf, 1972 es similar en tamaño y número de costillas, pero es más bien transversa y carece de la débil diferenciación media de *M. comtei* n. sp.

Las diferencias con *M. fresnoensis* n. sp. y *M. salasica* n. sp. se mencionan luego.

Mutationella fresnoensis n. sp.
Figs. 1, 7-13

Derivatio nominis: De la localidad tipo, cercana a El Fresno, pequeña aldea al Sur de La Cabruñana, concejo de Grado (Asturias).

Material: Setenta y cinco muestras numeradas, la mayoría con más de un ejemplar. Holotipo DPO 128155 (Figs. 10.1-2) y treinta y ocho Paratipos DPO 128124-128141, 128145, 128147-128149, 128152, 128154, 128156, 128162-128173, 128176, 128185-128186, 128189, 128191-128197 (Figs. 10.3-13, 11.1-3) y treinta y seis topotipos, del estrato y localidad típicos. Veintisiete muestras sin numerar, con más de un ejemplar cada una, comprendiendo

moldes internos y externos de valvas ventrales y dorsales, generalmente deformadas y más o menos rotas, procedentes también del estrato y localidad típicos.

Estrato y localidad típicos: En la actualidad muy cubierto de vegetación. Talud de la carretera casi frente al cruce de Fuego, en la intersección del camino real Extremadura-Oviedo con la entrada al caserío de El Carbayín (Fuego, Grado), cerca del acceso a una finca de labor junto a un antiguo sendero, cegado en la actualidad (Figs. 7-9). Yacimiento A-104=I-115, parte alta de las areniscas y pizarras de la Formación Furada, Lochkoviense Inferior. Intervalo Faunístico IF 1 (García-Alcalde, 1996), posiblemente Biozona de conodontos *Postwoschmidti*. Coordenadas SIGPAC 43°23'36.56"N, 6°7'16.38"W.

Diagnóstico: *Mutationella* de tamaño grande, contorno subcircular, equidimensional, ventribiconvexa, ornada por costillas numerosas (entre 44 y 64) generalmente simples, rara vez con intercalaciones, que se reflejan en el interior de la concha, salvo en la región umbonal. Campos musculares poco marcados, el dorsal con un fino miofragma medio que nace en el borde de la plataforma cardinal y separa las huellas aductorales. Placas cardinales discretas, sin banda conectiva media, generalmente libres pero, en ocasiones, apoyadas en pequeñas placas crurales.

Diagnosis: *Mutationella* great-sized, subcircular outline, equidimensional, ventri-biconvex, ornamented by numerous (44 to 66), very fine, radial ribs, usually simple, but sometimes with intercalary elements. Interior crenulated by the ribs except in the umbonal region. Faint muscle fields, the dorsal one bisected by a very fine myophragm.

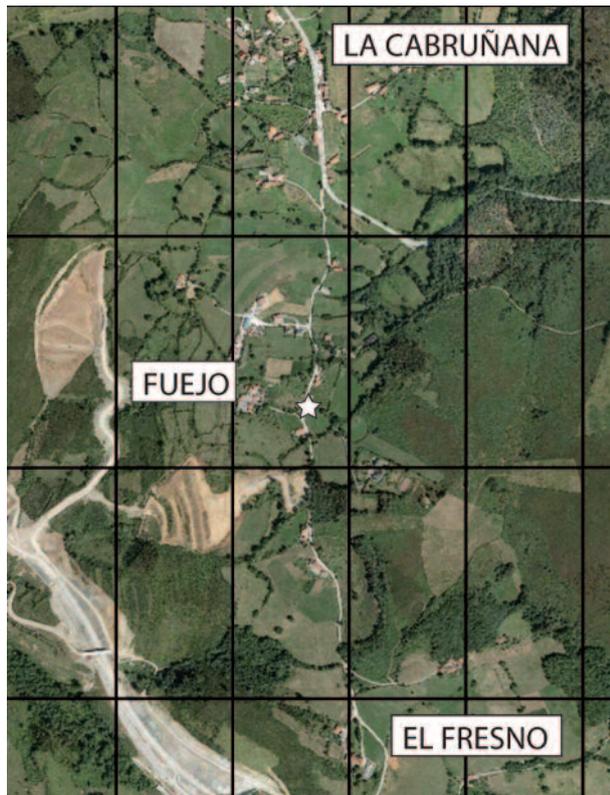


Figura 8. Vista aérea de la localidad tipo de *Mutationella fresnoensis* n. sp. (estrella blanca). Foto aérea SIGPAC. Malla: 250 m x 500 m.

Cardinal plates discrete, usually free but supported sometimes by short crural plates.

Descripción (caracteres apreciados en moldes externos ventrales y dorsales): Concha de tamaño grande para

el género (L entre 11 y 18 mm; promedio para 26 medidas: 15,3), de contorno subcircular, equidimensional (a/L entre 0,80 y 1,17; promedio para 26 medidas: 0,99) (Tabla II), ventribiconvexa, con la valva ventral algo más profunda que la dorsal, máxima anchura hacia la mitad de la longitud y charnela astrófica, submegatírida (Figs. 10-11). Ornamentación a base de numerosas costillas radiales finas (44-64; promedio para 34 medidas: 53), no diferenciadas, que nacen en el mismo ápice de las valvas, redondeadas, con espacios intercostales más estrechos y subangulosos; la mayor parte de los ejemplares muestra costación simple pero, a veces, aparecen algunas cóstulas intercalares en los márgenes laterales; las costillas de los bordes umbonales son mucho más débiles que las otras; líneas de crecimiento finas, apretadas y numerosas, de las que 2 o 3 suelen ser más fuertes y evidentes que el resto. La ornamentación radial se refleja en el interior de la concha, salvo en la región umbonal (Figs. 10-11). Comisura frontal rectimarginada y crenulada. Endopuntuación densa pero irregular, con mayor acumulación de endopuntos en los espacios intercostales que sobre las costillas. Valva ventral algo carenada en su parte media; valva dorsal a veces débilmente aplanada en la región anteromedial. Gancho ventral inclinado a subrecto. Ángulo apical muy abierto, en torno a 116° (promedio para 12 medidas). Interáreas débilmente cóncavas, bastante desarrolladas, limitadas por bordes umbonales redondeados. Foramen mesotírido a submesotírido, limitado basalmente por placas deltoideas, aparentemente discretas.

Placas dentales altas y cortas, de bases divergentes algo curvadas hacia el plano medio en sus extremos dista-



Figura 9. Detalle de la localización del estratotipo de *Mutationella fresnoensis* n. sp., frente al cruce de Fuejo (El Fresno, La Cabruñana) (estrella blanca).

DPO	L	a	a/L	α	Ncost
Holotipo 128155	15,1	15,2	1,01	120	53
Paratipo 128124	17,9	15,6	0,87	100	56
Paratipo 128125	16,3	18,6	1,14	-	56
Paratipo 128126 ^a	16	16,5	1,03	-	62
Paratipo 128127	11,1	13	1,17	-	52
Paratipo 128129	16,2	15,6	0,96	122	52
Paratipo 128131	16,1	15,9	0,99	115	62
Paratipo 128134	16,9	16,3	0,96	-	56
Paratipo 128135	14,8	13,4	0,90	-	-
Paratipo 128136	12,5	12,6	1,01	-	46
Paratipo 128137	14	12,1	0,86	-	56
Paratipo 128139	16,3	14,3	0,88	108	48
Paratipo 128141	17,6	19,1	1,08	124	55
Paratipo 128145 ^a	11,4	13,9	1,22	-	45
Paratipo 128148	13	12,3	0,95	-	53
Paratipo 128152	16,1	16,5	1,02	-	60
Paratipo 128154	17,5	14,8	0,80	120	54
Paratipo 128156	18	15,7	0,87	-	56
Paratipo 1281264	12,7	11	0,87	-	44
Paratipo 128167	16,3	16,4	1,01	123	53
Paratipo 128170	18,4	18,6	1,02	-	52
Paratipo 128171	16	17,6	1,10	118	50
Paratipo 128176	14,2	15,2	1,07	118	56
Paratipo 128191	12	12,1	1,01	-	-

Tabla II. Medidas en mm de algunos ejemplares de *Mutationella fresnoensis* n. sp. L, a: Longitud y anchura. α : ángulo apical (en grados); Ncost: número de costillas.

les, soportando dientes cardinales pequeños. Campo muscular ventral poco impreso, con huellas de aductores lanceoladas, mal diferenciadas pero bastante grandes, que nacen en la cavidad deltoidal y se extienden a veces algo por delante de ella, rodeadas, por huellas de diductores alargadas, subovales a subtrapezoidales, débilmente flabeladas, separadas por un miofragma muy estrecho y bajo (Fig. 12). El campo muscular en conjunto es largo, alcanzando la mitad de la longitud de la valva o más. En ejemplares grandes, se desarrolla un débil callo peduncular cerca del ápice de la valva. Las costillas radiales se marcan en el interior de la valva, salvo en la región umbonal, y las situadas justo delante del campo muscular son más borrosas que el resto. Angioglifo inapreciable. Placas cardinales finas, discretas, aplanadas y algo inclinadas hacia el plano medio, limitando cavidades dentarias muy estrechas y alargadas. Las placas son libres la mayor parte de las veces, pero en algunos individuos de diferentes tamaños, se ven sobre los moldes entalladuras cortas, que evidencian la presencia de pequeñas placas crurales con bases divergentes (Figs. 10.5, 8-12, 11.3). Campo muscular de los aductores, extenso pero poco

marcado, más largo que ancho, extendiéndose por delante de la plataforma cardinal, constituido por dos pares de huellas, el posterolateral subtriangular y bisechado, más pequeño que el otro, y abrazándolo en parte; aductores anteriores menos impresos que los otros, con huellas subreniformes a subtrapezoidales. Las huellas están separadas por un miofragma medio muy fino, que arranca del borde de la plataforma cardinal y se prolonga, a veces, un poco por delante del propio campo muscular presentando siempre un débil engrosamiento en el límite entre los dos pares de huellas, que es donde alcanza su máxima altura, para luego ir perdiendo importancia hacia delante (Fig. 13). La ornamentación radial se refleja en la mayor parte del interior de la valva, incluso en el campo muscular, y el reflejo de las costillas situadas justo delante del mismo es más borroso que el resto. Angioglifo inapreciable. Braquidio desconocido.

Ecología: La especie se encuentra en una sucesión de areniscas de grano fino con cemento carbonatado y lutitas marrones a grises, acompañada de muchos crinoideos, ostrácodos, bivalvos, tentaculítidos, briozo-

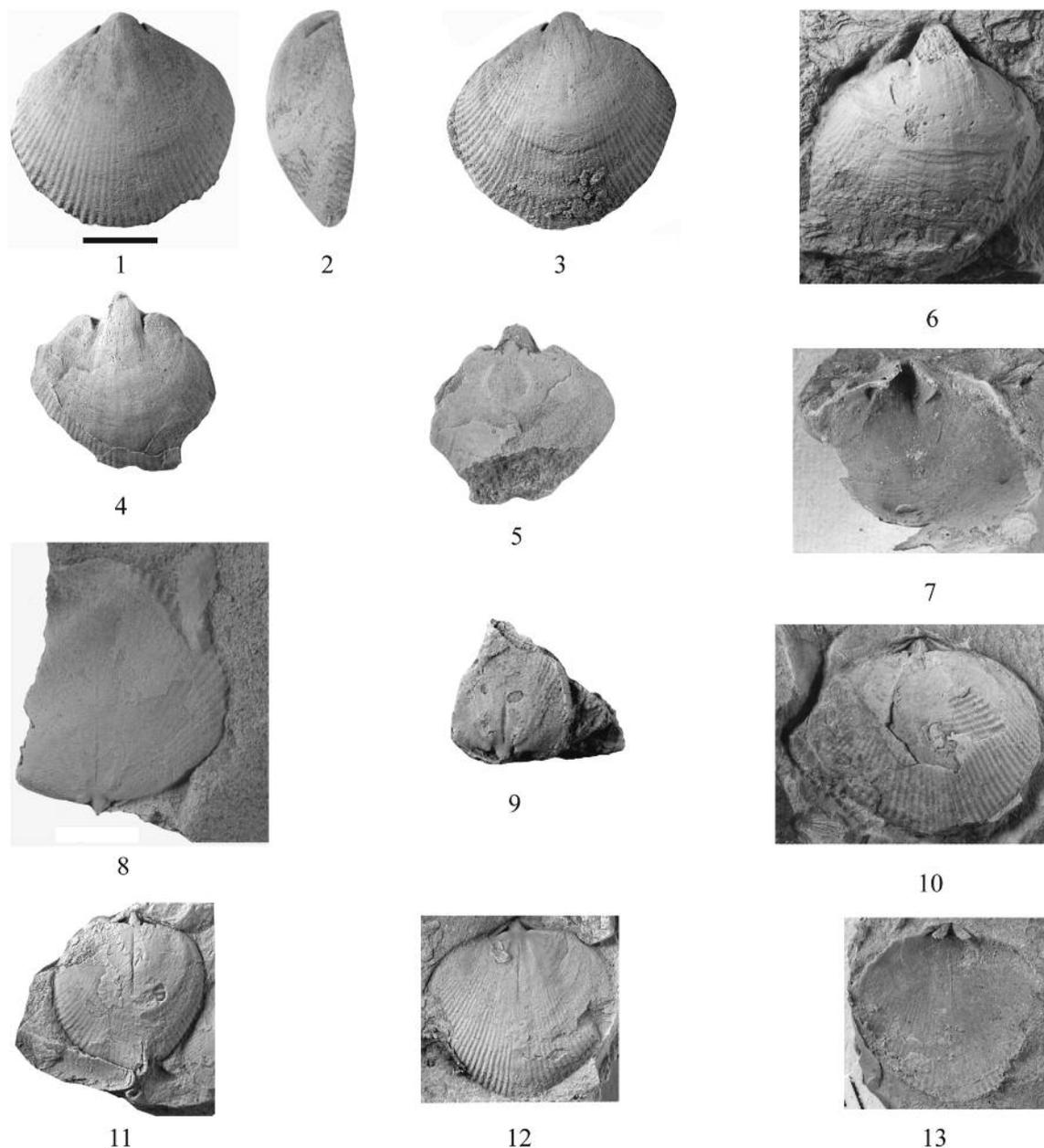


Figura 10. *Mutationella fresnoensis* n. sp. crucero de Fuejo, cerca de El Fresno (La Cabruñana, Grado, Asturias, España). Barra negra: 5 mm. **1-2:** Holotipo DPO 128155. Molde interno ventral, vistas ventral y lateral. **3:** Paratipo DPO 128176. Molde interno ventral. **4-5:** Paratipo DPO 128191. Molde interno, vistas ventral y dorsal donde se observan, respectivamente, las placas dentales y las crurales. **6-7:** Paratipo DPO 128194. Molde interno ventral y réplica en látex. **8:** Paratipo DPO 128193. Molde interno dorsal mostrando pequeñas placas crurales. **9:** Paratipo DPO 128189. Molde interno dorsal, mostrando placas crurales y miofragma bien desarrollados. **10:** Paratipo DPO 128186. Molde interno dorsal con placas crurales. **11:** Paratipo DPO 128185. Molde interno dorsal con menudas placas crurales y miofragma bien desarrollado. **12-13:** Paratipo DPO 128195. Molde interno dorsal mostrando placas crurales incipientes y réplica en látex.

os, trilobites homalonótidos (*Trimerus acuminatus*, *Digonus vialai*; Arbizu, 1982) y asteropiginos (varias especies de *Acastella*: *A. gr. tiro*, *A. heberti*, *A. cabruñanae* Arbizu n. nud.), un raro asteroideo y, entre los braquiópodos, sobre todo *Platyorthis* gr. *monnieri*, *Mclearnitesella lecaroensis*, *Howellella*

spp., *Schizophoria* cf. *runnegatensis*, y *Tectogonotoechia* cf. *paretiformis*. Facies y fauna parecen típicos de la Asociación Bentónica 2 de Boucot (1975), con una mezcla de las comunidades de *Mutationella*, *Platyorthis-Proschizophoria* y Tentaculítidos.

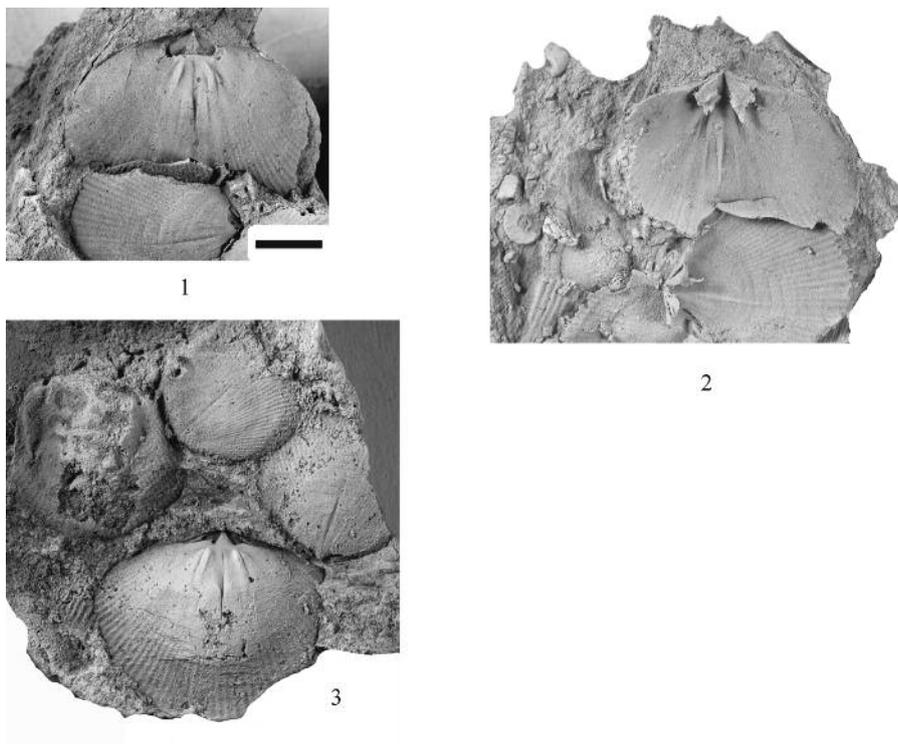


Figura 11. *Mutationella fresnoensis* n. sp. crucero de Fuejo, cerca de El Fresno (La Cabruñana, Grado, Asturias, España). Barra negra: 5 mm. **1-2:** Paratipo DPO 128197, moldes internos dorsales y réplica en látex. **3:** Paratipo DPO 128149. Moldes internos dorsales mostrando placas crurales.

El medio corresponde a un ambiente de plataforma somera donde las corrientes submarinas debieron ser fuertes bastante para transportar lejos de la asociación los ejemplares bréfcicos de la especie y, de hecho, los de otras especies de braquiópodos presentes aunque, paradójicamente, algunos de los niveles donde sólo se encuentran individuos efébcicos de *M. fresnoensis* n. sp. están plagados de moldes de caparazones de ostrácodos y de placas columnales y braquiales de crinoideos de pequeño tamaño. Los fósiles suelen aparecer decalcificados, acumulados en los niveles de arenisca, formando horizontes lumaquélcos probablemente tempestíticos.

Discusión: *Mutationella salasica* n. sp., *M. comtei* n. sp., *M. podolica* (Siemiradzki), *M. sarrobi* Renouf y *M. barroisi* (Asselberghs), son formas bastante más pequeñas que la nuestra, con pocas costillas y campos musculares menos marcados. Además, ninguna de ellas posee, a nuestro conocimiento, placas crurales.

M. parlinensis Boucot *et al.*, 1963, del Devónico Inferior de Maine (USA), de contorno y perfil similar y número parecido de costillas, muestra también, en ocasiones, pequeñas placas crurales (Boucot & Wilson, 1994,), pero se trata de una forma de mayor tamaño, con placas dentales más largas y miofragma dorsal más fuerte y corto que el de *M. fresnoensis* n. sp.

Mutationella plicata Mergl, 1986, de contorno similar o algo más transversa, es más pequeña, biconvexa, con menos costillas (36 como máximo, frente a 44-64 de *M. fresnoensis* n. sp.), y tiene la comisura anterior claramente uniplegada por el desarrollo de un suave seno medio hacia la parte anterior de la valva ventral.

Entre los mutationelinos europeos del Devónico Inferior, *Neopaulinella gaudryi* (Oehlert, 1877), del Praguense, es el que más se parece a *M. fresnoensis* n. sp., pero se trata de una forma de mayor tamaño, con muchas más costillas radiales (58 a 76), deltidio completo, campos musculares marcados y miofragma dorsal bastante más desarrollado (Boucot & Racheboeuf, 1987).

La presencia de pequeñas placas crurales en algunas especies de *Mutationella* (*M. parlinensis* y *M. fresnoensis* n. sp.) no resulta fácil de interpretar en términos evolutivos, como ya se dijo más arriba. Boucot & Wilson (1994), cuestionaron, incluso, que fuesen homólogas a las largas placas crurales de los centronélidos. Dichos autores estimaban, de acuerdo con las observaciones realizadas sobre la ontogenia de especies de *Proreusselaeria* y *Nanothyris*, que las placas crurales, tanto cortas como largas, aparecerían tarde en la ontogenia. De momento no podemos aportar nada nuevo respecto a dicha apreciación porque las formas juveniles de *M. fresnoen-*

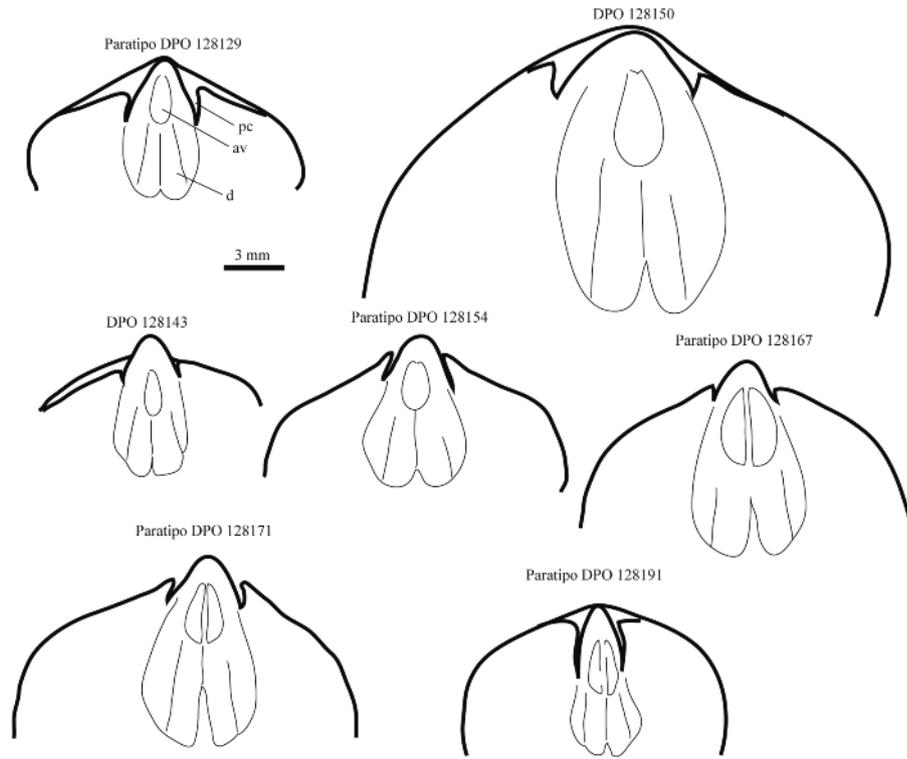


Figura 12. *Mutationella fresnoensis* n. sp. Campos musculares ventrales de varios moldes internos. Dibujos con cámara clara. **a:** aductores; **d:** diductores; **pd:** placa dental

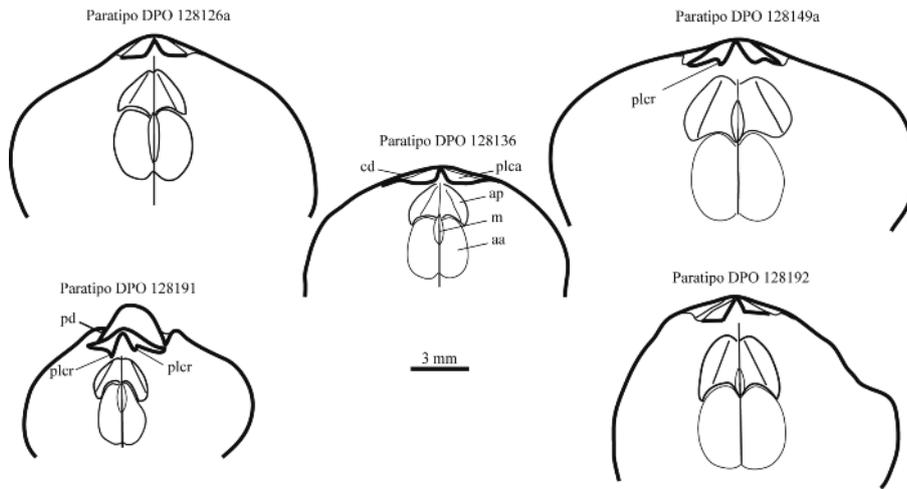


Figura 13. *Mutationella fresnoensis* n. sp. Campos musculares dorsales de varios moldes internos. Dibujos con cámara clara. **aa:** aductor anterior; **ap:** aductor posterior; **cd:** cavidad dental; **m:** miofragma dorsal; **pd:** placa dental; **plca:** placa cardinal; **plcr:** placa crural.

sis n. sp. debieron de ser removidas lejos de la asociación de El Fresno, única localidad donde reconocimos la especie. En cualquier caso, cabe indicar que las placas crurales de *M. fresnoensis* n. sp. se desarrollan tanto entre los individuos más pequeños como entre los más grandes de la especie, aunque la mayoría de individuos carecen de ellas.

Mutationella salasica n. sp.

Figs. 1, 7, 14-20

v.1990 *Mutationella barroisi*; García-Alcalde (in Truyols *et al.*), Fig. 1

v.1990a *Mutationella barroisi*; García-Alcalde (in García-Alcalde *et al.*), Fig. 2.

v.1995b *Mutationella barroisi*; García-Alcalde, Fig. 6.

v.1996 *Mutationella barroisi*; García-Alcalde, Fig. 2.

Derivatio nominis: De Salas, concejo asturiano donde se encuentra la localidad típica de la especie.

Material y yacimientos: Holotipo DPO 127970 (Figs. 17.1-4), veintitres paratipos DPO 127967-127969, 127971-127990 (Figs. 17.9-11), cincuenta y siete topotipos en regular estado, DPO 128034-128066, 128091-128114 y numerosas muestras sin numerar, la mayoría fragmentos de lumaquela con muchos ejemplares, procedentes del estrato y localidad típicos. Numerosos individuos en estado de moldes externos e internos, en lumaquelas de limolitas calcáreas, DPO 41743-41746, procedentes de Linares (a la entrada del pueblo viniendo de Santullano, Figs. 1, 7), unos 5 km al NE de Salas (Asturias), Fm. Furada, parte terminal, yac. I-113, Lochkoviense inferior, zona de *Acastella tiro*. Veinticinco ejemplares, DPO 128067-128090, 128116 (el DPO 128088 seccionado para observar las estructuras internas, Fig. 18) en regular estado, procedentes de la Punta de la Narvata (extremo oriental de la ensenada de Llumeres, Este de Cabo de Peñas, concejo de Gozón) (Fig. 1), nivel A-86 de la parte baja de la Formación Nieva (Grupo Rañeces), Lochkoviense. Veintinueve

ejemplares, DPO 40393-40421, del Cabo Negro, al Este de la playa de Xagó, yacimiento C-22 (capas con *Asymmetrochonetes marimiliae* y *Cryptonella*? aff. *minor*), de similar nivel estratigráfico (Fig. 1). Un ejemplar, DPO 128210 (seccionado) (Fig. 19), procedente del E de la Playa de Xagó, Punta del Home, Yac. A-82 (Fig. 1), parte inferior de la Formación Nieva, posiblemente Lochkoviense medio.

Localidad y estrato típicos: Carretera comarcal AS-226 de Salas a Soto de los Infantes, entre los kms. 7 y 8, unas decenas de metros antes de llegar a una curva muy cerrada que dobla hacia el Este en dirección al pueblo de Soto de los Infantes, Localidad A-58 (Figs. 1, 7, 14-15). Coordenadas SIGPAC: 43°21'45"N, 6°16'34"W. Cierre meridional del Sinclinal de Cornellana, en el flanco oriental de un pequeño repliegue anticlinal (Fig. 15). Calizas oscuras algo arenosas en bancos gruesos, lumaquélidos (con *Mutationella salasica* n. sp., *Platyorthis* gr. *monnieri*, *Protathyris* sp., *Plethorhyncha* cf. *polentinoi*, *Cerveratoechia* sp., *Caplinoplia sotoi*, "*Cryptonella*" cf. *minor*, *Howellella* sp.), con pasadas delgadas de pizarras oscuras, del Grupo de Rañeces, Formación Nieva, parte inferior, unos 12 m sobre el contacto con las Areniscas de la Formación Furada (Fig. 16). Devónico Inferior, Lochkoviense, probablemente medio.

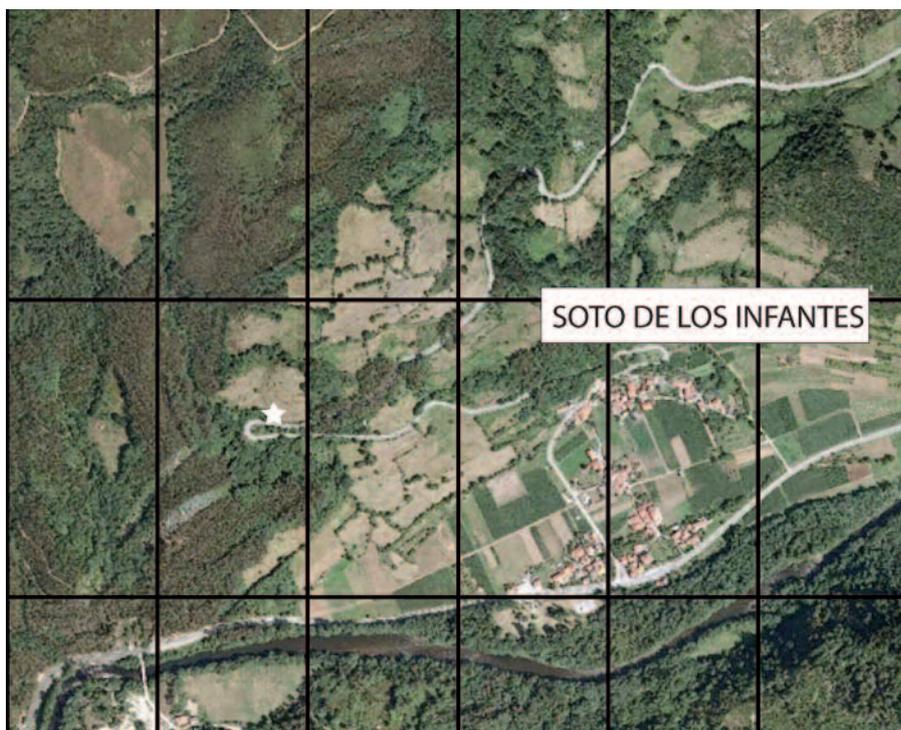


Figura 14. Vista aérea de la localidad tipo de *Mutationella salasica* n. sp. (estrella blanca) al O de Soto de los Infantes (Salas, Asturias). Foto aérea SIGPAC. Malla: 250 m x 500 m.



Figura 15. Detalle de la localidad típica de *M. salasica* n. sp. mostrando pliegues menores que afectan a la parte baja de la sucesión de la Formación Nieva.

Diagnóstico: *Mutationella* de pequeño tamaño, prácticamente equidimensional, ventribiconvexa, muy baja, de contorno subtriangular a ovalado, ornada por costillas radiales, rectas, simples y numerosas (en torno a 33) comenzando en el mismo ápice de las valvas; placas deltidiales discretas; placas dentales bastante largas, curvadas; campos musculares mal definidos; endopuntuación irregular, algo más densa en los espacios intercostales que en las costillas. Braquidio centroneliforme.

Diagnosis: *Mutationella* of small size, nearly equidimensional, ventribiconvex, very low, subtriangular to ovate outline, ornated by ca. 33 fine, rounded, right, radial, simple ribs beginning at the valve apexes; deltidial plates discrete; dental plates relatively long, curved; muscle field faint; endopunctae irregularly distributed, less dense on the ribs than on the interspaces. Loop centronelliform.

Descripción: Concha pequeña (Lmax: 8,7 mm; Lmedia: 5,7 mm), más ancha que larga, más larga que ancha o equidimensional (a/L: 0,83-1,16, promedio para 19 medidas: 1), con la máxima anchura algo por delante de la mitad de la longitud, ventribiconvexa, muy baja (g/L: 0,44-0,63, promedio para 19 medidas: 0,50) (Tabla III), con el máximo grosor algo por detrás de la mitad de la longitud y contorno variable, subtriangular a ovalado. Concha ligeramente diferenciada, con una débil carena a lo largo de la valva ventral y una región aplanada a casi imperceptiblemente cóncava en la parte anteromedial de la dorsal, con la comisura anterior denticulada, rectimarginada a muy débilmente surcada; comisuras

laterales algo curvadas en dirección dorsal. Valvas ornadas por un número variable (entre 26 y 40; promedio para 30 medidas: 33) de costillas finas, simples, rectas, redondeadas, que nacen en los ápices de las valvas, con interespacios similares o algo más anchos, cuyo número crece, en general, con la edad del individuo, cortadas por muy finas, numerosas y apretadas estrías de crecimiento; en los márgenes posterolaterales, los 3 o 4 últimos elementos radiales son obsoletos. El espesor del caparazón es relativamente importante, pero tiende a descamarse con facilidad y las costillas se marcan más o menos en el interior de la concha, sobre todo cerca de los márgenes. Concha densamente endopuntuada, con endopuntos distribuidos irregularmente, algo más numerosos en los espacios intercostales que sobre las costillas.

Valva ventral regularmente convexa con gancho corto, algo inclinado y ángulo apical entre 77 y 97° (promedio para 11 medidas: 90°) con bordes umbonales redondeados; interárea ventral reducida, cóncava, con hendidura peduncular estrecha, que afecta a parte del gancho ventral, limitada por placas deltidiales discretas y delgadas. Placas dentales, finas, relativamente largas, algo divergentes, con los extremos distales curvados hacia el plano medio, soportando dientes cardinales redondeados y potentes. Campo muscular ventral, observado en moldes internos naturales y otros preparados al temple, constituido por una huella subtriangular alargada poco impresa, que termina hacia la mitad de la longitud, en cuya parte media hay huellas oscuras de un par ovalado de aductores, rodeadas casi por completo por las de los diductores,

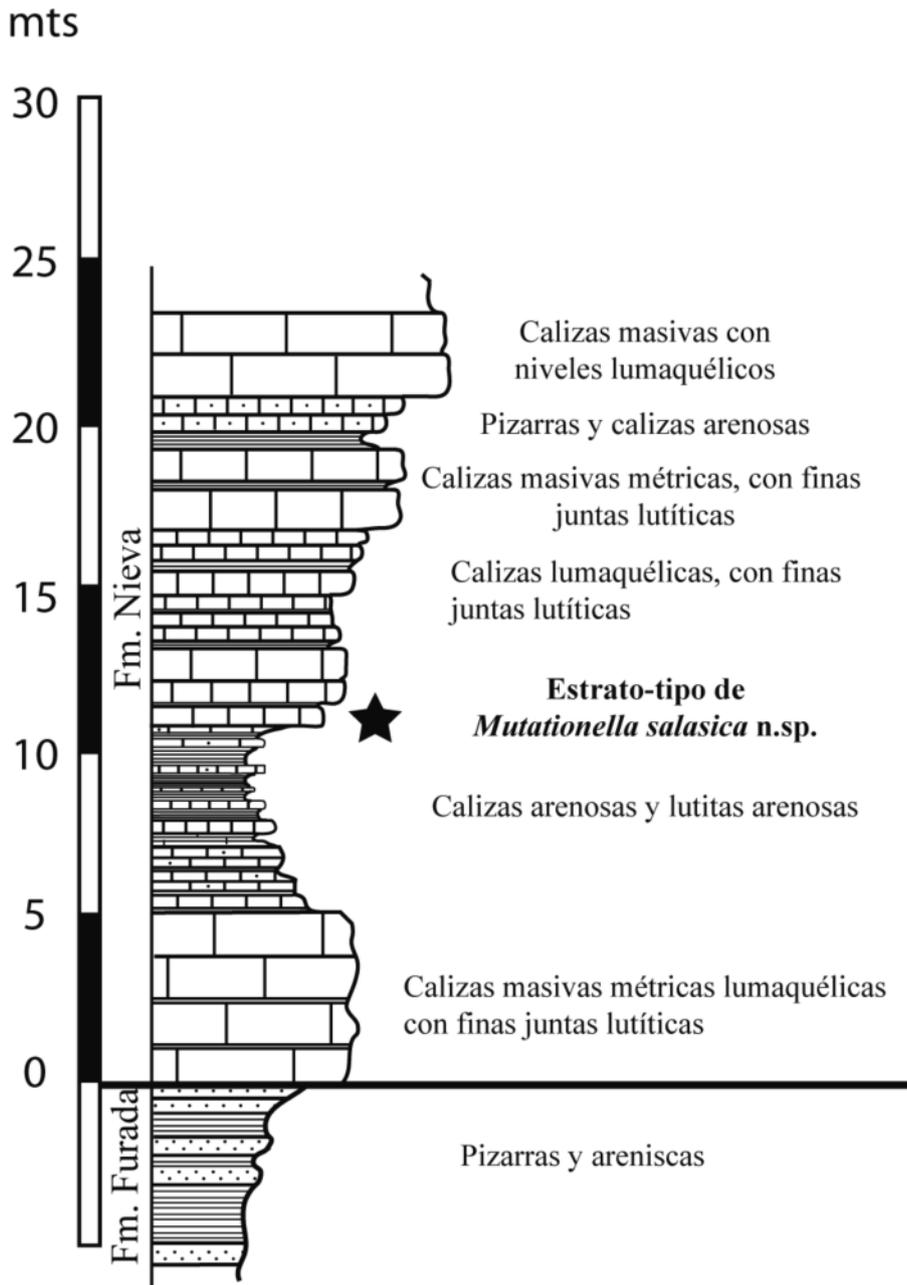


Figura 16. Columna estratigráfica del estrato-típico de *M. salasica* n. sp.

que son algo flabeladas (Fig. 20). Algunos ejemplares muestran tendencia a la división del campo de los aductores ventrales por un débil resalte transversal (Fig. 20).

Valva dorsal abombada en la mitad posterior y suavemente convexa, incluso algo aplanada a casi cóncava hacia delante, con gancho oculto en la cámara deltoidal. Cavidades dentarias simples y profundas. Campo muscular principal, observado en moldes internos naturales y preparados al temple, débilmente impreso, subtriangular y bas-

tante extenso, alcanzando la mitad de la longitud o más, constituido por dos pares de huellas aductorales, el anterior subtrapezoidal, más extenso que el posterior, que es subtriangular y está biselado por sendas elevaciones anterolateralmente dirigidas (Fig. 20). Plataforma cardinal perforada posteriormente, con placas externas inclinadas hacia el plano medio, articuladas con la base de los dientes cardinales. Hacia delante, la parte media de la plataforma es muy fina y tiene forma de techo agudo con la arista dirigida ventralmente; dicha estructura comienza a la altura de la zona

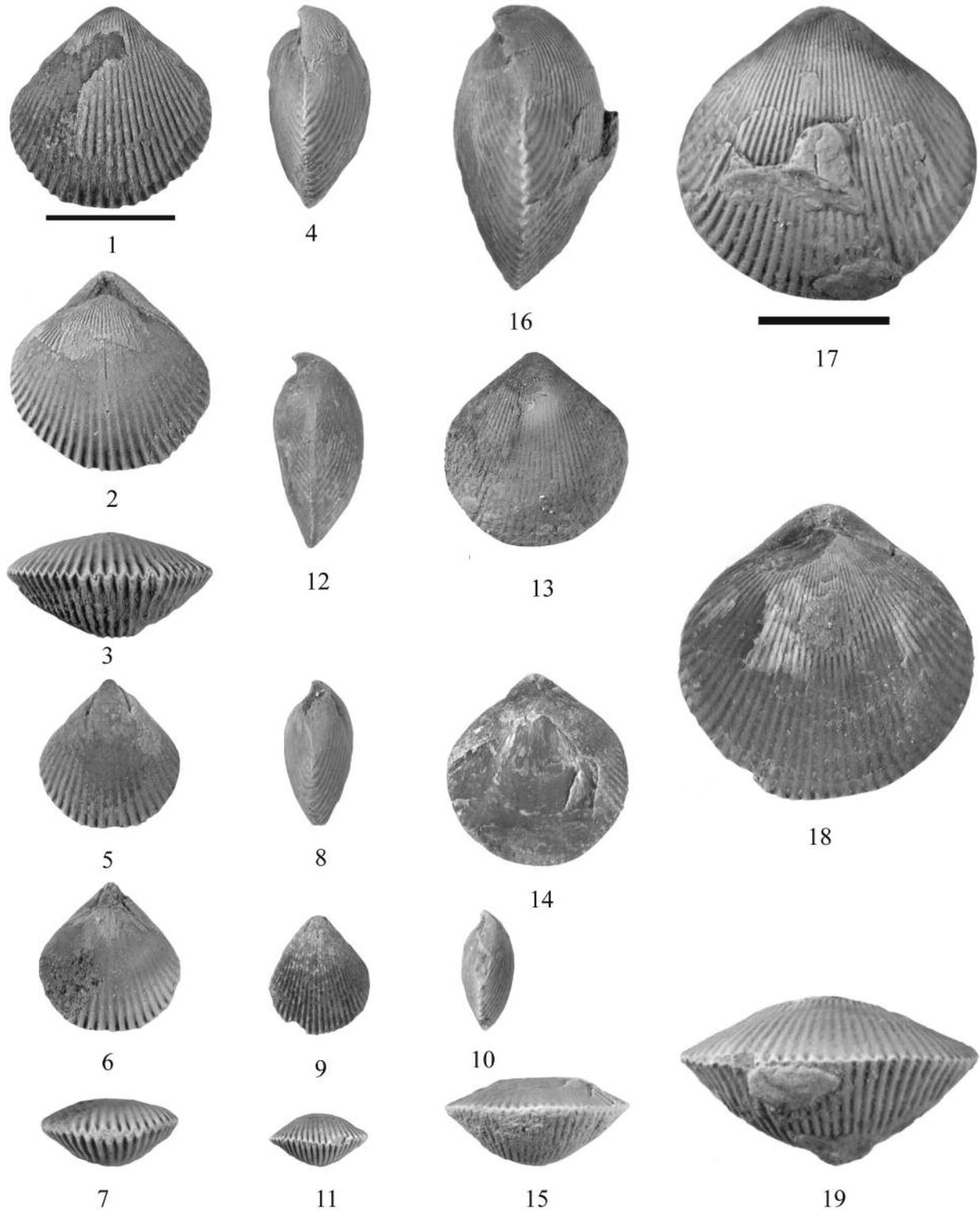


Figura 17. *Mutationella salasica* n. sp. y *Mutationella podolica* (Siemiradzki). Barra negra: 5 mm. **1-4:** *M. salasica* n. sp. Holotipo DPO 129970, del estrato y localidad típicos. Vistas ventral, dorsal, anterior y lateral. **5-8:** *M. salasica* n. sp. Paratipo DPO 127976, del estrato y localidad típicos. Vistas ventral, lateral, anterior y lateral. **9-11:** *M. salasica* n. sp. Paratipo DPO 127984, ejemplar juvenil del estrato y localidad típicos. Vistas ventral, lateral y anterior. **12-15:** *Mutationella podolica* (Siemiradzki). Topotipo nº6605, de Sinków, Podolia (Ucrania), Formación Borszczów, Lochkoviense. Donación de T. L. Modzalevszkaya. Vistas lateral, ventral, dorsal y anterior. **16-19:** *M. podolica* (Siemiradzki). Topotipo nº6608, idem. Vistas lateral, ventral, dorsal y anterior.

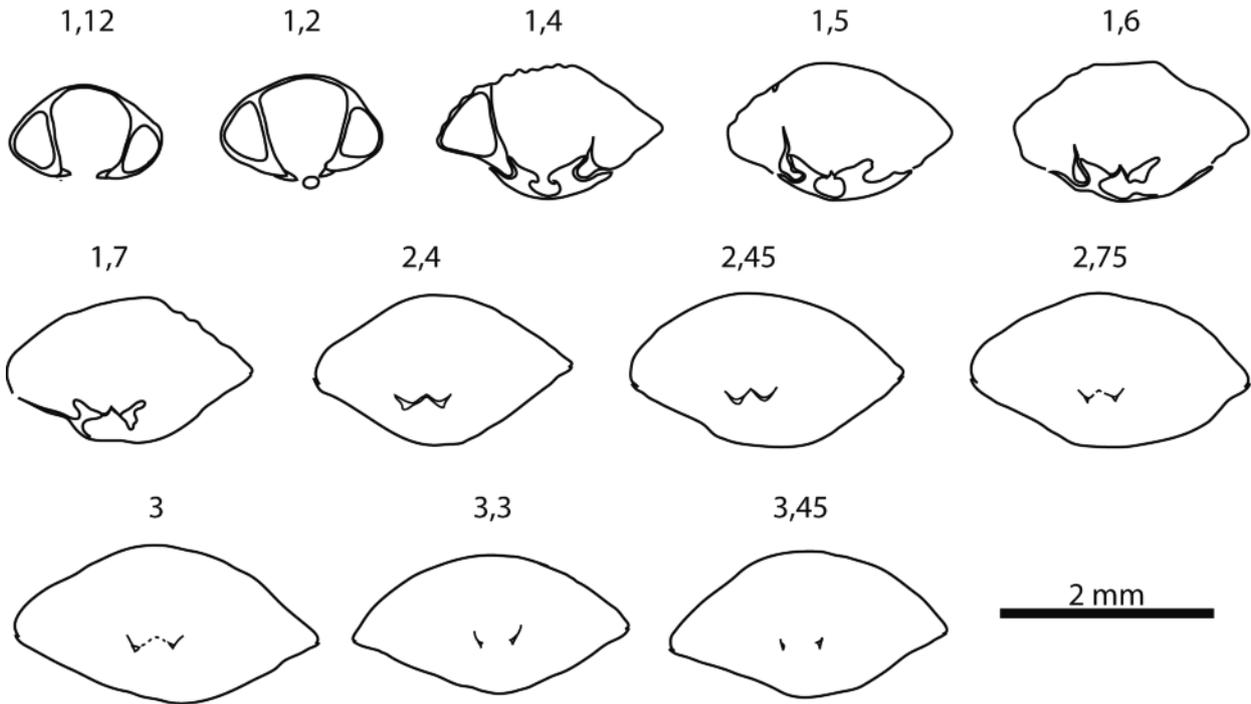


Figura 18. *Mutationella salasica* n. sp. Secciones seriadas en un plano perpendicular al de la comisura y al de simetría, del ejemplar DPO 128088 (de longitud, 7,5 mm), de la Punta de la Narvata (extremo oriental de la ensenada de Llumeres, Este de Cabo de Peñas, concejo de Gozón), nivel A-86 de la parte baja de la Formación Nieva (Grupo Rañeces), Lochkoviense.

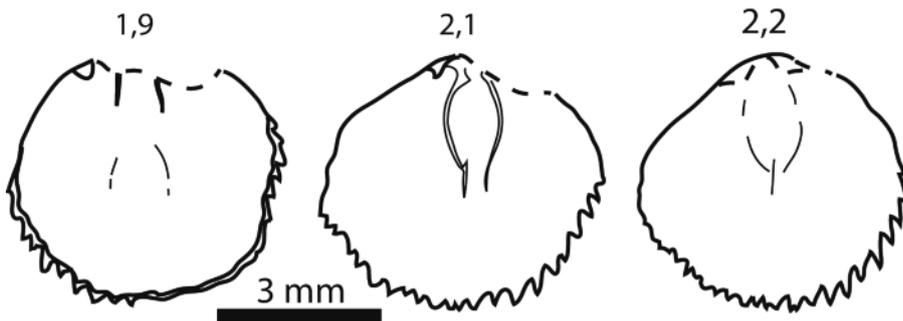


Figura 19. *Mutationella salasica* n. sp. Secciones seriadas en un plano paralelo al de la comisura en sentido ventrodorsal del ejemplar DPO 128210 (de grosor 3,11 mm), de la Punta del Home, E playa de Xagó (Avilés, Asturias), Fm. Nieva (parte inferior), yac. A-82, Lochkoviense, poniendo en evidencia la posesión de braquidio centroneliforme.

articular y se prolonga por delante de la plataforma cardinal formando con los crura una pieza en forma de W (Fig. 18). Loop centroneliforme estrecho y alargado, alcanzando la mitad de la longitud de la concha, con ramas descendentes unidas a una placa vertical corta, algo prolongada posteriormente (Fig. 19).

Discusión: *Mutationella salasica* n. sp. se parece bastante a la especie-tipo del género, *M. podolica* (Siemiradzki, 1906), que fue tan bien descrita y figurada por Kozłowski (1929) y revisada por Nikiforova *et al.* (1985).

Las diferencias son muy sutiles y se centran en el menor tamaño, grosor, ángulo apical y número de costillas de la especie cantábrica (para la comparación ver Figs. 17.12-19, fotografías de dos topotipos de *M. podolica*, cedidos al autor por T. L. Modzalevskaya), contorno menos circular, placas cardinales más desarrolladas y campo muscular ventral mejor definido. *M. comtei* n. sp. es alargada y tiene muchas menos costillas que *M. salasica* n. sp. Como anticipamos antes, *M. fresnoensis* n. sp. es mayor, con más costillas y presenta, ocasionalmente, placas crurales. *Mutationella plicata* Mergl, 1986 es biconvexa, con comisura anterior uniplegada

DPO	L	a	g	a/L	g/L	α	Ncost
Holotipo 127970	8,06	8,03	4,24	0,99	0,53	95	40
Paratipo 127971	7,82	7,66	4,48	0,98	0,57	-	32
Paratipo 127972	7,97	8,12	4,21	1,02	0,53	94	35
Paratipo 127973	7,03	7,11	3,80	1,01	0,54	-	38
Paratipo 127974	6,57	6,89	2,80	1,05	0,43	96	31
Paratipo 127975	6,70	7,03	3,54	1,05	0,53	-	35
Paratipo 127976	6	5,64	2,80	0,94	0,47	86	26
Paratipo 127977	6	5,65	3,33	0,94	0,55	-	31
Paratipo 127978	5,64	5,56	2,60	0,98	0,46	77	30
Paratipo 127979	5,58	5,59	2,60	1	0,46	90	27
Paratipo 127980	5,12	4,72	2,37	0,92	0,46	-	33
Paratipo 1227981	4,16	3,90	1,83	0,94	0,44	-	28
Paratipo 127982	4,07	4,42	1,80	1,08	0,44	89	30
Paratipo 127983	4,10	4,40	2	1,07	0,49	-	26
Paratipo 127984	4,80	4	2,20	0,83	0,46	82	29
Paratipo 127985	3,70	3,60	1,80	0,97	0,49	-	26
Paratipo 127986	3,48	3,70	2,20	1,06	0,63	88	30
Paratipo 127987	3,54	3,43	1,96	0,97	0,55	97	32
Paratipo 127988	2,66	2,55	1,26	0,96	0,47	97	31
DPO 128035	8,70	9,10	4,70	1,04	0,54	-	38
DPO 128034	7,80	7,70	3,70	0,99	0,47	-	40
DPO 128037	6,20	7,20	3,10	1,16	0,50	-	33

Tabla III. Medidas en mm de algunos ejemplares de *Mutationella salasica* n. sp. **L, a, g:** Longitud, anchura y grosor. **α :** ángulo apical (en grados); **Ncost:** número de costillas.

y ángulo apical más abierto. *M. barroisi* (Asselberghs, 1930), tiene muchas menos costillas.

Nuestra especie suele aparecer, igual que la forma de *Podolia* y otras pequeñas especies del mismo género, en lumaquelas de braquiópodos, en medios de escasa profundidad, como depósitos de tormenta, donde la especie constituye el elemento dominante. *M. salasica* n. sp. es propia de la parte alta de la Formación Furada y baja de la Formación Nieva (Grupo Rañeces), en Asturias. Su presencia en León es dudosa, debido a la composición esencialmente dolomítica de los niveles estratigráficos equivalentes a los asturianos (Formación Felmin), y no aparece en Palencia, donde está substituida, en la Formación Lebanza, en niveles más jóvenes (Lochkoviense superior), por otra forma del mismo género, *M. comtei* n. sp. Los estudios de conodontos en la transición de las Formaciones Furada y Nieva en Asturias son escasos y poco concluyentes. La asociación fosilífera de braquiópodos es típica de la parte basal del Intervalo Faunístico 2 (García-Alcalde, 1996), del

Lochkoviense, quizás del Lochkoviense medio (cf. García-López & Sáenz-López, 2000, García-López, 2002, García-López & Sáenz-López, 2002).

M. sarrobi Renouf, 1972 del Lochkoviense superior del Macizo Armoricano, tiene muchas menos costillas, un perfil acusadamente planoconvexo o casi y contorno subcircular.

M. plicata Mergl, 1986 difiere claramente en la comisura anterior uniplegada con presencia de un débil seno medio en la parte anterior de la valva ventral.

Conclusiones

La aparición franca del Orden Terebratulida (Braquiópodos Articulados) en el registro estratigráfico, se produjo en la base del Devónico (Lochkoviense inferior) en las principales regiones paleogeográficas. Hay, no obstante, indicios de una entrada más temprana del grupo, en el Wenloquiense (Silúrico) del Noroeste de Canadá.

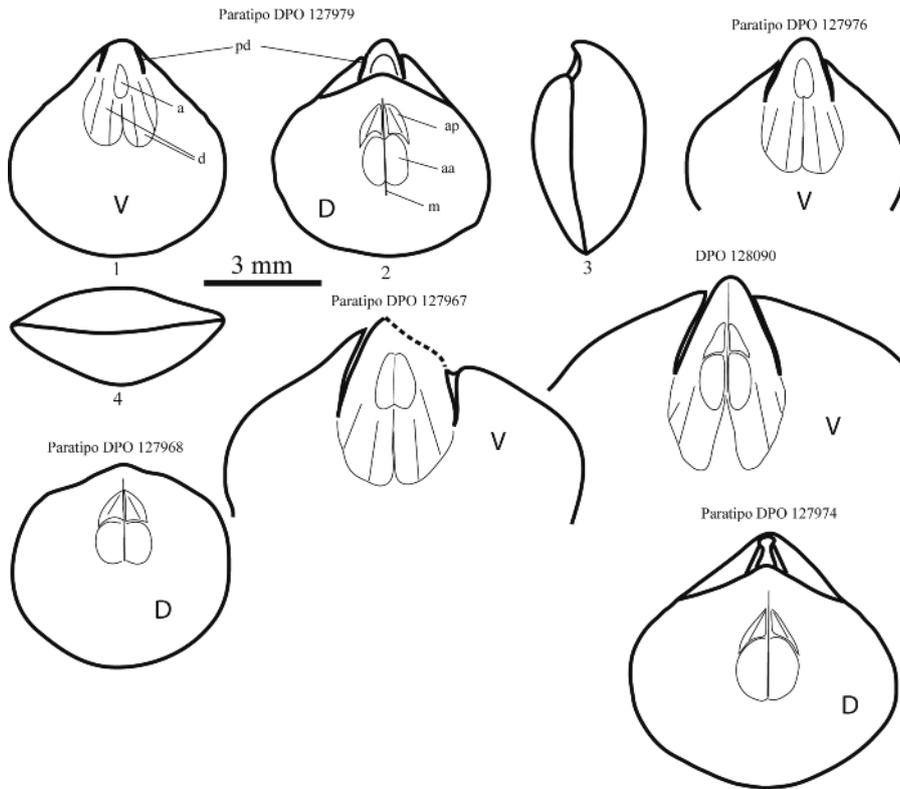


Figura 20. *Mutationella salasica* n. sp. Campos musculares ventrales (V) y dorsales (D) de varios moldes internos naturales 1-4: vistas ventral, dorsal, lateral y anterior del Paratipo DPO 127979. Dibujos con cámara clara. **a:** aductores ventrales; **aa:** aductores anteriores dorsales; **ap:** aductores posteriores dorsales; **d:** diductores ventrales, **pd:** placas dentales; **m:** miofragma. 1-4: Vistas ventral, dorsal, lateral y anterior.

Uno de los primeros terebratulídeos devónicos fue *Mutationella*, cuyas características simples y muy generalizadas permiten suponer que fue ancestral de las principales ramas del grupo. En la Cordillera Cantábrica (Norte de España) dicho género fue, justamente, el primero en aparecer y comprende hasta tres especies en el Lochkoviense de la región. Otros géneros del Lochkoviense y Praguense inferior, como *Xana* García-Alcalde y formas afines a *Podolella* Kozłowski y *Cryptonella* Hall, pudieron derivar igualmente del tronco mutationelino cantábrico.

Las especies cantábricas de *Mutationella*, son: *M. fresnoensis* n. sp., la más antigua de todas, del Lochkoviense inferior de Asturias, *M. salasica* n. sp., del Lochkoviense inferior terminal y del Lochkoviense medio, también de Asturias, y *M. comtei* n. sp., del Lochkoviense superior de Palencia. Todas ellas habitaron plataformas marinas abiertas, en medios de escasa profundidad, incluso inter-mareales, barridos por tempestades formando parte de acumulaciones lumaquéllicas de la Asociación Bentónica 2, de Boucot (1975), con mezcla de elementos de las comunidades de *Mutationella*, *Platyorthis-Schizophoria* y *Tentaculites*, de dicha Asociación.

M. fresnoensis n. sp. es una forma muy interesante para la discusión de la filogenia basal de los terebratulídeos, porque posee pequeñas placas cruales

soportando la plataforma cardinal, a la manera de *M. parlinensis* Boucot et al., 1963, del Lochkoviense de Maine y Maryland (USA). Dicho carácter aproxima dichas especies a los centronélidos apalachenses y a otros taxones primitivos del Dominio del Viejo Mundo.

Agradecimientos

Éste trabajo se integra en los proyectos PICG 499 "Evolution of the ecosystems and climates during the Devonian" y PICG 596 "Climate change and biodiversity patterns in the Mid-Palaeozoic (Early Devonian to Late Carboniferous)" y fue subvencionado en parte por el proyecto MEC-05-CGL 2005-03715 "Fases de desarrollo de asociaciones de corales y estromatoporoideos en el Devónico inferior de la Cordillera Cantábrica (NO de España) y relación de estos sucesos con eventos geo-biológicos" (ya concluido) y fondos FEDER y apoyado por el proyecto de Investigación Básica MEC-CGL2011-24775 "Eventos Globales en el Devónico Inferior de España y su correlación mundial". Agradecemos profundamente a la Dra. T. L. Modzalevskaya por la cesión de varios ejemplares topotípicos de *Mutationella podolica* (Siemiradzki). Reconocemos, asimismo, la labor de los revisores y de los editores de la Revista, Profs. Alberto Marcos Vallaure y Josep

Poblet Esplugas, que mejoró considerablemente el original. Se agradece también al Servicio Territorial de la Comunidad de Castilla-León por las facilidades para acceder y trabajar en la Reserva Natural de

Fuentes Carrionas (N de Palencia). D. Joaquín Vázquez Varela fue el autor de las fotografías que ilustran el trabajo.

Bibliografía

ARBIZU, M. (1982): Trilobites Homalonotinae del Devónico de la Cordillera Cantábrica (NO de España). *Trab. Geol.*, 12: 243-250.

ASSELBERGHS, E. (1930): Description des faunes marines du Gedinnien de l'Ardenne. *Mém. Mus. r. Hist. Nat. Belgique*, 41:1-73.

BARROIS, CH., PRUVOST, P. y DUBOIS, G. (1922): Description de la faune siluro-devonienne de Lievin. *Mém. Soc. Geol. Nord*, 6(2): 71-225.

BOUCOT, A. J. (1960): Lower Gedinnian brachiopods of Belgium. *Mém. Inst. Géol. Univ. Louvain*, 21: 283-324.

BOUCOT, A. J. (1975): *Evolution and Extinction Rate Controls*. Elsevier, 427 pp.

BOUCOT, A. J. (2007): Terebratulida. Order and Superfamily Uncertain. En: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part H, Brachiopoda, Revised, vol. 6, Supplement (P. A. Selden, Ed.), Geol. Soc. Amer. y Univ. Kansas, 2817-2819.

BOUCOT, A. J., CASTER, K. E., IVES, D. y TALENT, J. A. (1963): Relationships of a new Lower Devonian Terebratuloid (Brachiopoda) from Antarctica. *Bull. Amer. Paleont.*, 46(207): 81-151.

BOUCOT, A. J. y RACHEBOEUF, P. R. (1987): *Paulinella* nov. gen, new Devonian terebratuloid (Brachiopoda) from Europe. *Geobios*, 20(1): 97-111.

BOUCOT, A. J. y WILSON, R. A. (1994): Origin and early radiation of terebratuloid brachiopods: thoughts provoked by *Prorensselaeria* and *Nanothyris*. *Jour. Paleont.*, 68(5): 1002-1025.

BRICE, D., CARLS, P., COCKS, L. R. M., COPPER, P., GARCÍA-ALCALDE, J. L., GODEFROID, J. y RACHEBOEUF, P. R. (2000): Brachiopoda. En: *Subcommission on Devonian Stratigraphy. Fossil groups important for boundary definition* (P. Bultynck, Ed.), Cour. Forschungs. Inst. Senck., 220: 65-86.

CLOUD, P. E. (1942): Terebratuloid brachiopoda of the Silurian and Devonian. *Geol. Soc. Amer. Sp. Pap.*, 38: 1-182.

DAHMER, G. (1942): Die Fauna der "Gedinne"-Schichten von Weismes in der nordwest-Eifel. *Senckenb.*, 25(1/6): 111-156.

FUCHS, A. (1907): Die unterdevonischen Rensselaerien des Rheingebietes. *Jahrb. Preuss. Geol. Land.*, Berlin, 1903, 24: 43-53.

GARCÍA-ALCALDE, J. L. (1972): Braquiópodos Devónicos de la Cordillera Cantábrica. 2) Género *Xana* Garcia-Alcalde, n. gen. (Terebratulida, Stringocephalacea). *Brev. Geol. Ast.*, 16(1): 4-12.

GARCÍA-ALCALDE, J. L., ARBIZU, M., GARCÍA-LÓPEZ, S., LEYVA, F., MONTESINOS, R., SOTO, F. y TRUYÓLS-MASSONI, M. (1990a): Devonian stage boundaries (Lochkovian/Pragian, Pragian/Emsian, and Eifelian/Givetian) in the Cantabric region (NW Spain). *N. Jahrb. Geol. Paläont. Abhandl.*, 180(2): 177-207.

GARCÍA-ALCALDE, J. L. (1992): El Devónico de Santa María del Mar (Castrillón, Asturias, España). *Rev. Esp. Paleont.*, 7(1): 53-79.

GARCÍA-ALCALDE, J. L. (1995a): L'évolution paléogéographique pré-varisque de la zone Cantabrique septentrionale (Espagne). *Rev. Esp. Paleont.*, 10(1): 9-29.

GARCÍA-ALCALDE, J. L. (1995b): El Devónico. En: *Geología de Asturias* (C. Aramburu y F. Bastida, Eds.), Ed. Trea, 51-63.

GARCÍA-ALCALDE, J. L. (1996): El Devónico del dominio Astur-Leonés en la Zona Cantábrica (N de España). *Rev. Esp. Paleont.*, nº extra: 58-71.

GARCÍA-ALCALDE, J. L. (2008): El estrato-tipo de *Cerveratoechia carlsi* García-Alcalde, 1998 (Braquiópodo Rinconélido del Lochkoviense de la Cordillera Cantábrica, N de España). *Trab. Geol.*, 28: 25-31.

GARCÍA-ALCALDE, J. L., MONTESINOS, R., TRUYOLS MASSONI, M., GARCÍA LÓPEZ, S., ARBIZU, M. A. y SOTO, F. (1990b): The Palentine Domain (Palentian Zone). En: *Pre-Mesozoic geology of Iberia* (R. D. Dallmeyer y E. Martínez-García, Eds.), Springer-Verlag, 20-23.

GARCÍA-ALCALDE, J. L. (COORDINATOR), CARLS, P., PARDO ALONSO, M. V., SANZ LÓPEZ, J., SOTO, F., TRUYOLS-MASSONI, M. y VALENZUELA-RÍOS, J. I. (2002): Devonian. En: *The Geology of Spain* (W. Gibbons y T. Moreno, Eds.), Geol. Soc., London, 1-649, cap. 6: 67-91.

GARCÍA-ALCALDE, J. L., MONTESINOS, J. R., TRUYOLS-MASSONI, M., GARCÍA-LÓPEZ, S., ARBIZU, M. A. y SOTO, F. (1988): El Silúrico y el Devónico del Dominio Palentino (NO de España). *Rev. Soc. Geol. Esp.*, 1(1-2): 7-13.

GARCÍA-LÓPEZ, S. (2002): A stratigraphic overview of the Cantabrian Devonian (NW Spain). En: *Palaeozoic Conodonts from Northern Spain, 8 Int. Conodont Symp., ECOS VIII*, (S. García-López y F. Bastida, Eds.), Cuad. Mus. Geomin., 1: 51-59.

GARCÍA-LÓPEZ, S. y SÁNZ-LÓPEZ, J. (2000): Conodontos de la Formación Nieva (Lochkoviense-Praguiense) en la región del Cabo Peñas (Cordillera Cantábrica, NO de España). *Act. 1º Congr. Iber. Paleont y XVI Jorn. SEP/VIII Int. Met. IGCP 421*: 225-226.

- GARCÍA-LÓPEZ, S., JAHNKE, H. y SÁNZ-LÓPEZ, J. (2002): Uppermost Pridoli to Upper Emsian stratigraphy of the Alto Carrión Unit, Palentine Domain (Northwest Spain). En: *Palaeozoic Conodonts from Northern Spain, 8 Int. Conodont Symp., ECOS VIII*, (S. García-López y F. Bastida, Eds.), Cuad. Mus. Geomin., 1: 229-257.
- HALL, J. (1861): Descriptions of new species of fossils from the Upper Helderberg, Hamilton, and Chemung groups. *N. Y. St. Cab. Nat. Hist., An. Rep.*, 14: 99-109.
- JIN, J. y CHATTERTON, B. D. E. (1996): *Microbilobata*, a new genus of earliest terebratulid brachiopod from the Lower Silurian of northwestern Canada: implications for the origin of higher taxa. *Hist. Biol.*, 11: 43-56.
- KING, W. (1850): A monograph of the Permian fossils of England. *Palaeont. Soc. Mon.*, 3(1): 1-258.
- KISSELEV, G. N., SAVITSKI, Y. V. y MODZALEVSKAYA, T. L. (1996): Atlas of Silurian and Devonian non-ammonoid cephalopods and brachiopods from the eastern part of Turkestan Ridge. *Izdatel. St. Petersb. Univ.*, 1-118.
- KOZŁOWSKI, R. (1929): Les brachiopodes gothlandiens de la Podolie polonaise. *Palaeont. Polon.*, 1: 1-254.
- KRANS, T. F., GUIT, F. A. y OFWEGEN, L. P. VAN (1982): Facies-patterns in the Lower Devonian carbonates of the Lebanza Formation (Cantabrian Mountains, Province of Palencia, NW Spain). En: *Subsidenz-entwicklung im Kantabrischen Variszikum und an passiven kontinentalrändern der kreide. Teil I. Variszikum* (J. Kullmann, R. Schönenberg y J. Wiedmann, Eds.), N. Jahrb. Geol. Paläont. Abhandl., 163(2): 192-211.
- LEE, D. E. y MCKINNON, D. I. (2006): Terebratulida. Introduction. En: *Treatise on Invertebrate Paleontology, part H, Brachiopoda Revised, vol. 5: Rhynchonelliformea (part)* (R. L. Kaessler, Ed.), Geol. Soc. Amer. y Univ. Kansas: 1965-1973.
- MERGL, M. (1986): Rare Devonian terebratulids (Brachiopoda) from the Prague Basin (Bohemia). *Vest. Ústřed. Úst. Geol.*, 61 (4): 229-234.
- MODZALEVSKAYA, T. L. (2007): The earliest Terebratulids. *Palaeont.*, 50(4): 869-882.
- NIKIFOROVA, O. I., MODZALEVSKAYA, T. L. y BASSETT, M. G. (1985): Review of the Upper Silurian and Lower Devonian articulate brachiopods of Podolia. *Spec. Pap. Palaeont.*, 34: 1-66.
- OEHLERT, D. (1877): Sur les fossiles dévoniens du Département de la Mayenne. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 5(3): 578-603.
- RACHEBOEUF, P. R. (1986): Superfamille Stringocephalacea King, 1850. En: *Le Groupe de Lievin, Pridoli-Lochkovien de l'Artois (N. France)* (P. R. Racheboeuf, Ed.), Biostr. Paléoz., 3: 97-142.
- RENOUF, J. T. (1972): Brachiopods from the Grès à *Orthis monnieri* Formation of northwestern France and their significance in Gedinnian/Siegenian stratigraphy of Europe. *Palaeontographica*, 139 (A): 89-133.
- SCHUCHERT, C. Y LEVENE, C. M. (1929): Brachiopoda (Generum et genotyporum index et bibliographia). En: *Fossilium Catalogus, I: Animalia* (J. F. Pompeckj, Ed.), (reimpresion de 1971), 42: 1-140.
- SIEMIRADZI, J. (1906): Monografia warstw paleozoicznych Podola. *Sprawozd. Kom. Fizjograf.*, 39: 87-196.
- TRUYOLS, J., ARBIZU, M. A., GARCÍA ALCALDE, J. L., GARCÍA LÓPEZ, S., MÉNDEZ BEDIA, I., SOTO, F. y TRUYOLS MASSONI, M. (1990): The Asturian-Leonese Domain (Cantabrian Zone). En: *Pre-Mesozoic geology of Iberia*, (R. D. Dallmeyer y E. Martínez-García, Ed.), Springer-Verlag, 10-19.
- VERA DE LA PUENTE, C. (1989): Revisión litoestratigráfica y correlación de los Grupos Rañeces y La Vid (Devónico Inferior) de la Cuenca Astur-Leonesa). *Trab. Geol.*, 18: 53-65.