

# *Eopugnax maisae* n.sp. (Rhynchonellida Pugnacoidea) del Devónico (Emsiense Superior) del Dominio Astur-Leonés de La Cordillera Cantábrica (N de España)

J. L. GARCÍA-ALCALDE

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

**Resumen:** Se describe *Eopugnax maisae* n.sp. (braquiópodo rinconélido), del Emsiense superior de Colle (Cordillera Cantábrica, León). *Eopugnax* sólo era conocido, hasta ahora, por su especie-tipo *E. gonensis* Baranov, del Emsiense del NE de Rusia, perteneciente a Kolyma, un litosferoclasto relativamente aislado del núcleo principal del paleocontinente Siberia. Esta distribución podría explicarse mediante la via migratoria peri-Báltica sugerida por García-Alcalde para otras formas de rinconélidos. La ausencia de *Eopugnax* en la región uraliana de Baltica, no favorecería la hipótesis. Empero, ésta ausencia podría ser más aparente que real, porque varias especies de dicha región, asignadas al género *Isopoma*, podrían pertenecer más bien al propio *Eopugnax* o a géneros estrechamente relacionados.

Palabras clave: Paleontología. Braquiópodos. Vertiente Leonesa Cordillera Cantábrica. Emsiense superior. Paleobiogeografía. Kolyma. Gondwana

**Abstract:** *Eopugnax maisae* n.sp. (Brachiopoda, Rhynchonellida), of the upper Emsian of Colle (Cantabrian Mountains, Leon) is described. Until to now *Eopugnax* was only known by its type-species, *E. gonensis* Baranov an Emsian form from the Kolyma litosferoclast, a fragment relatively isolated from the main Siberian continental core. The paleobiogeographical distribution of *Eopugnax* could be explained by the peri-Baltic migratory way suggested by García-Alcalde for other rhynchonellid forms. The non-occurrence of *Eopugnax* in the Uralian region of Baltica would be not in favor of the hypothesis. But this fact would be more apparent than real because several Uralian species ascribed earlier to the genus *Isopoma* could be rather belonging in *Eopugnax* or in very closely related genera.

Keywords: Paleontology. Brachiopoda. Leonian Branch, Cantabrian Mountains. Upper Emsian. Paleobiogeography. Kolyma. Gondwana.

El escarpe septentrional de la loma plana y alargada, en cuyo extremo E se levanta la iglesia de Colle (Sabero, provincia de León) (Figs. 1-2), ha sido fuente permanente de incontables fósiles, en buen estado, desgajados de la roca madre y acumulados en el curso de los siglos en las anfractuosidades de las laderas. Probablemente no existe un sólo Museo en el mundo que no comprenda una muestra mayor o menor de fósiles de la localidad. Tradicionalmente, a la asociación paleontológica del área se le dio el nombre de "Fauna o Fósiles de Sabero" (*auctorum*) por el nombre de una importante localidad minera del contorno, situada unos 5 km al E de Colle (Fig. 2).

La sucesión pertenece a la parte superior del Grupo La Vid, Formación Coladilla (Fig. 3), abarcando los intervalos faunísticos 11 y 12, de García-Alcalde (1996).



Figura 1. Situación geográfica y geológica de la localidad de Colle en la provincia de León (Cordillera Cantábrica, Norte de España).

Hay pocos estudios de conodontos de la unidad estratigráfica en el área. De acuerdo con García-López y Sánz-López (2002), en la Formación Coladilla se conocen sólo raros hallazgos de *Icriodus corniger ancestralis*, que la situarían en un intervalo entre las Zonas de *Polygnathus inversus/P. laticostatus* y *P. serotinus*, es decir, relativamente alta en el Emsiense superior.

Buena parte de los taxones fósiles de la localidad y de los niveles correlativos de la región son nuevos, lo que



**Figura 2.** Situación geográfica y geológica de la localidad de Colle (León), en la unidad de Peñacorada.



Figura 3. Estrato-tipo de *Eopugnax maisae* n.sp. en la Formación Correcillas, del Grupo La Vid, en Colle (León).

acredita un elevado nivel de endemismo, fenómeno que parece general en las plataformas marinas del Emsiense superior de todo el mundo.

Una de las novedades más llamativas la constituye la presencia de la especie micromórfica, *Eopugnax maisae* 

n.sp, que se describe a continuación, por las implicaciones paleogeográficas de su hallazgo en la Cordillera Cantábrica. En efecto, el género Eopugnax Baranov, 1991, sólo se conocía hasta hoy por su especie-tipo, E. gonensis Baranov, 1991. Dicha especie aparece en capas del Emsiense (Zona de Ivdelinia ivdelensis, Alekseeva et al, 1996), al NE de la Siberia actual (sistemas montañosos de Selennyakh y Ulakhan-Sis, en la franja plegada Verjoyansk, Rusia) (Baranov, 1991, Alekseeva et al, 1996). La zona perteneció, durante el Devónico, al litosferoclasto Kolyma (Talent et al, 2001, pp. 98-99), relativamente aislado del núcleo principal del paleocontinente Siberia (Fig. 4). Por su parte, E. maisae pertenece al dominio Astur-Leonés de la Cordillera Cantábrica, que se encontraba en la parte septentrional del paleocontinente Gondwana (Fig. 4). Ambas áreas, Kolyma y Gondwana septentrional, permanecieron muy alejadas durante el Devónico, como muestran las reconstrucciones paleogeográficas habituales (ver, por ejemplo, Golonka, 2002; Torsvik y Cocks, 2004). Sin embargo, la presencia en ellas de sucesiones carbonatadas potentes, con frecuencia arrecifales, y la gran diversidad de las faunas neríticas, junto con otros hechos sedimentológicos puestos de relieve ya desde la síntesis pionera de Heckel y Witzke (1979), indican que ocuparon paleolatitudes tropicales o sub-tropicales, en la plataforma del mar Uraliano la primera y en la del Reico, la segunda. En tales condiciones, una posible vía migratoria sería la peri-Baltica, sugerida



Figura 4. Paleogeografía del Emsiense, con la situación aproximada de la Cordillera Cantábrica (N de Iberia), y de Kolyma (extremo occidental del paleocontinente Siberia). (Basado en Scotese, 1997).

por García-Alcalde (1998, 1999) para otras formas de rinconélidos. De hecho, las relaciones entre el Norte de Gondwana y la plataforma Reica de Baltica fueron muy estrechas durante el Emsiense, como lo muestra la evaluación de formas emparentadas de braquiópodos, en un período algo más reciente (parte alta del Emsiense superior) de García-Alcalde (2001). La ausencia de Eopugnax en la Plataforma Rusa-Nueva Zembla, la región uraliana de Baltica, no favorece demasiado la hipótesis. Pero dicha ausencia podría ser más aparente que real, ya que ciertas formas del Devónico Inferior de la región, incluidas en Isopoma ("I." subalecto Sapelnikov y Mizens, 1996, "I." verum Sapelnikov y Mizens, 1996, "I." triplicatum Sapelnikov v Mizens, 1996, entre otras), carecen de las largas bases crurales propias de la especie-tipo del género (I. brachyptyctum, cf. H. Schmidt, 1965a, b) v podrían pertenecer, más bien, al propio Eopugnax o a formas estrechamente relacionadas (García-Alcalde, 2009; éste mismo volumen).

### Sistemática

Orden RHYNCHONELLIDA Kuhn, 1949 Superfamilia PUGNACOIDEA Rzhonsnitskaia, 1956 Familia ASEPTIRHYNCHIIDAE Savage, 1996 Género *Eopugnax* Baranov, 1991

Especie-tipo: Eopugnax gonensis Baranov, 1991.

*Diagnóstico*: Pugnacoideo de concha biconvexa; pliegue medio dorsal, seno medio ventral y, eventualmente, algunas costillas, débiles, patentes sólo en la parte anterior de la concha. Sin placas dentales, septo medio dorsal ni septalio. Plataforma cardinal disjunta con placas externas inclinadas hacia la valva dorsal, sin placas crurales. Elevación media, baja y redondeada, en el fondo de la valva dorsal.

*Discusión: Eopugnax* fue incluido por Savage (1996, 2002a) en la Familia Pugnacidae Rzhonsnitskaia, 1956. Aquí preferimos reasignarlo en Aseptirhynchiidae Savage, 1996 (ver Savage, 2002b) de la que presenta todos los caracteres diagnósticos, mientras que los Pugnacidae suelen tener pliegue dorsal y lengüeta ventral mucho más altas, frecuentes estrías radiales y placas dentales y placas crurales más o menos desarrolladas.

El género fue considerado por Talent et al. (2001) como un posible sinónimo de *Isopoma* Torley, 1934, pero la naturaleza de dicho taxón es dudosa. García-Alcalde (2009) analizó la historia de *Isopoma* y de su especie-tipo, *I. brachyptyctum* (Schnur, 1853), estableciendo las características internas y externas más probables. La imagen que resulta, difiere mucho de la de *Eopugnax* Baranov, 1991, en la posesión de mayor número de pliegues radiales y presencia de placas crurales muy desarrolladas en el interior de la valva dorsal.

*Especies asignadas y edad*: De momento sólo la especie tipo, *E. gonensis* Baranov, 1991, del Emsiense del NE de Rusia, y la que se describe a continuación, *E. maisae* n.sp., del Emsiense superior del N de España.

## Eopugnax maisae n.sp. Figs. 1-9

v. 2001 Isopoma maisae n.nud.; García-Alcalde, p. 548.

Derivatio nominis: Especie dedicada a mi querida esposa, Mais.



Figura 5. *Eopugnax maisae* n.sp. Diagramas de dispersión Longitud/anchura (L/a) y Longitud/grosor (L/g) y situación del Holotipo.



Figura 6. *Eopugnax maisae* n.sp. Secciones seriadas del Paratipo DPO 38497-100. Distancias en mm, medidas al ápice de la valva ventral.

*Materiał*: 191 ejemplares. 101 ejemplares en buen estado, DPO 38497-1 a 101. Holotipo DPO 38497-12, (Fig. 9.1-4), 21 Paratipos: DPO 38497-5, 23, 27, 32, 38-40 (Fig.9.13-16, Fig. 9.21-24 y Fig. 9.9-12), 42, 59, 70-71, 79 (Fig. 9.17-20), 84-85, 89 (Fig. 9.5-8), 91-92, 96, 99-101 (100 y 101 seccionados, Figs. 6 y 7), todos procedentes del estrato y localidad típicos. 90 ejemplares más en mal o muy mal estado, DPO 38498-102 a 191, procedentes de la localidad típica, de estratos próximos al típico, en los intervalos 25 a 32 (Fig. 3).

*Localidad y estrato típicos*: Colle (Sabero, provincia de León, N de España) (Fig. 2), ladera septentrional de la colina sobre la que se asienta la iglesia y cementerio del pueblo. Corte situado justo al oeste del camino que asciende a la iglesia, en la margen izquierda de un pequeño barranco. Grupo de La Vid, Formación Coladilla, Nivel 29, Emsiense superior (Fig. 3).

*Diagnóstico: Eopugnax* bastante pequeña, más larga que ancha y no muy alta, concha delgada con la mitad posterior lisa; dos costillas principales en la valva dorsal y una en la ventral, patentes sólo cerca del margen anterior y, en ocasiones, un par adicional en la valva dorsal, casi inapreciables, manifestándose como débiles inflexiones en la comisura.

*Descripción*: Conchas en general biconvexas, de paredes delgadas, tamaño pequeño (sobre casi 200 ejemplares estudiados, L varía entre 3,3 y 6,8 mm), de contorno sub-pentagonal alargado (para n~200 a/L varía entre 0,75 y 1,15, promedio a/L=0,92) (Fig. 5). Máxima anchura hacia los 2/3 de la longitud; concha relativamente alta (para n~200, g/L varía entre 0,45 y 0,90, promedio g/L=0,60) (Fig. 5), con la máxima altura hacia la mitad de la longitud o algo hacia delante. Ángulo apical próximo a 90° (variando entre 70°-100°, promedio angapic=84°). Gancho ventral corto, ancho, de bordes redondeados, suberecto, perforado por un foramen circular mesotírido a permesotírido, limitado basalmente por un deltidio. Palintropo pequeño, cóncavo. Umbo ventral inflado; la convexidad de la valva ventral delante del umbo es débil y regular hasta llegar a la región anterior donde dobla anterodorsal a dorsalmente para formar una lengüeta relativamente alta, trapezoidal, de fondo redondeado; la curvatura transversal es suave y regular, salvo en los márgenes laterales que tienden a doblarse abruptamente hacia la comisura en los ejemplares adultos. La curvatura de la valva dorsal en el plano de simetría suele ser más regular que la de la ventral, con la máxima altura situada en el tercio anterior; los márgenes laterales de la valva se vuelven acusadamente hacia las comisuras para encontrarse con los de la otra valva en ángulo obtuso, cercano a 180°. La parte neánica de la concha, comprendiendo generalmente la mitad posterior de las conchas adultas, es lisa, salvo por la presencia de finas y no muy numerosas líneas de crecimiento. La parte efébica comienza con el desarrollo de elementos radiales: seno ventral, pliegue medio dorsal y costillas, siempre muy débiles, salvo cerca de la comisura (Figs. 8 y 9). Seno medio ventral poco profundo, ocupando la mayor parte del frente de la concha, con un pliegue medio, ancho, bajo y convexo, salvo cerca de la comisura frontal donde se hace, a veces, subanguloso. Valva dorsal con dos pliegues similares al ventral en su parte media separados por una hendidura subangulosa. Ocasionalmente aparecen dos pliegues laterales, indentando apenas la comisura. Comisura



Figura 7. *Eopugnax maisae* n.sp. Secciones seriadas del Paratipo DPO 38497-101. Distancias en mm, medidas al ápice de la valva ventral.



Figura 8. Serie ontogenética reducida de *Eopugnax maisae* n.sp. El ejemplar DPO 38497-12 es el Holotipo. Los demás son Paratipos. V, D, A, L: Vistas ventral, dorsal, anterior y lateral. Dibujos con cámara clara, ligeramente idealizados.

anterior surcoplegada. Líneas de crecimiento escasas y, en general, muy débiles.

Morfología interna apreciada mediante secciones seriadas (Figs. 6-7). Interior de la valva ventral sin placas dentales; dientes cardinales pequeños, a veces provistos de un pequeño dentículo complementario. Interior de la valva dorsal con plataforma cardinal dividida, sin placas crurales ni septalio; miofragma medio, bajo y redondeado; placas cardinales externas débilmente inclinadas en dirección dorsal; crestas internas bajas, encajadas proximalmente en cavidades de la pared de la valva ventral, formando una articulación complementaria; bases crurales semilunares, paralelas, prolongándose hacia delante en el plano comisural, salvo en su extremo anterior que se curva hacia la valva ventral.

*Ontogenia* (Fig. 8): Los individuos neánicos son lisos, alargados, biconvexos y delgados, con el máximo grosor situado en la mitad posterior, contorno elíptico, comisuras cortantes, la frontal rectimarginada o débilmente arqueada en dirección dorsal, y ángulo apical en torno a 80° (Fig. 9.9-12). Entre 2,5 y 3,5 mm de longitud, comienza la fase efébica, con la aparición de elementos radiales. En ésta fase, el contorno varía, poco a poco, de sub-triangular a sub-pentagonal (Figs. 8-9); la comisura frontal deviene primero parasurcada y, más tarde, surcoplegada, con una marcada

indentación dorsal, limitada por sendos pliegues redondeados en la valva dorsal, que se aprecian con claridad sólo cerca del margen anterior; algunos ejemplares adultos tienden a desarrollar un par más de pliegues en la valva dorsal, uno a cada lado de los principales, tan débiles que, prácticamente, sólo se aprecian en la misma comisura; la indentación dorsal corresponde a un pliegue ancho, bajo, redondeado a subanguloso en la valva ventral, cuya traza puede seguirse sobre la valva hasta aproximadamente la mitad de la longitud. Durante toda la ontogenia, las conchas continúan siendo mayoritariamente alargadas, pero con tendencia a hacerse equidimensionales. El perfil es aproximadamente biconvexo, pero hay algunos individuos ventribiconvexos y dorsibiconvexos, el máximo grosor tiende a desplazarse hacia el margen anterior y la relación g/L suele superar 0,60. Los márgenes laterales de ambas valvas se doblan fuertemente hacia la comisura, encontrándose en ella en ángulos obtusos, a veces cercanos a 180°. La parte anterior de la valva ventral se dobla acusadamente en dirección dorsal para formar una lengüeta trapezoidal bastante alta, dirigida anterodorsal a dorsalmente. El ángulo apical crece durante el desarrollo para situarse en torno a 90° (Fig. 8).

*Discusión*: La especie-tipo del género *Eopugnax*, *E. gonen*sis, difiere de la nuestra en el mayor tamaño y perfil dorsibiconvexo, con valva dorsal fuertemente inflada.



**Figura 9.** *Eopugnax maisae* n.sp. Barra horizontal: 5 mm. 1-4: Holotipo DPO 38497-12, vistas ventral, lateral, dorsal y anterior. 5-8: Paratipo DPO 38497-89, vistas ventral, lateral, dorsal y anterior. 9-12: Paratipo DPO 38497-40, ejemplar neánico en vistas ventral, dorsal, lateral y anterior. Obsérvense las cortinuras laterales cortantes y la anterior débilmente arqueada. 13-16: Paratipo DPO 38497-38, ejemplar neánico, en vistas ventral, lateral, dorsal y anterior. Obsérvense, igual que en el caso anterior, las comisuras cortantes y la anterior casi rectimarginada. 17-20: Paratipo DPO 38497-79, mostrando un epizoo desconocido en la valva ventral, vistas ventral, lateral, dorsal y anterior. 21-24: Paratipo DPO 38497-39, vistas ventral, dorsal, anterior y lateral. Todos procedentes del estrato y localidad típicos, en Colle (prov. de León), Emsiense superior.

Las especies uralianas asignadas a *Isopoma* Torley, 1934 (Mizens y Sapelnikov, 1996; Sapelnikov y Mizens, 1996), pertenecen, como ya dijimos antes, probablemente a un género diferente, próximo a *Eopugnax*. Las diferencias entre dichas especies y las de *Eopugnax* se discutieron en García-Alcalde (2009, éste volumen). Esencialmente, todas las especies uralianas son de mayor tamaño, paredes de la concha mucho más gruesas y número mayor de pliegues radiales que en *E. maisae* n.sp.

### Agradecimientos

Este trabajo se realizó en el contexto del Proyecto de UNESCO, PICG 499 "Interacción marino-continental en el Devónico: evolución de los ecosistemas y del clima" con financiación del proyecto MEC-05-CGL 2005-03715 del Ministerio de Educación y Ciencia y Fondos FEDER.

## **Bibliografia**

ALEKSEEVA, R.E., SIDYACHENKO, A.N., BARANOV, V.V., AFANASJEVA, G.A., GRUNT, T.A., KOMAROV, V.H., LAZAREV, S.S. Y MANANKOV, I.N. (1996): Atlas de braquiópodos devónicos del Nordeste de Rusia (en ruso). *Rosiiskaya Akad. Nauk. Trudy Pal. Inst.*, 266: 227 pp.

BARANOV, V.V. (1991): New Devonian rhynchonellid taxa from northeastern USSR. *Paleont. Journ*, (Trad. del ruso *Pal. Zhurn.*), 1: 32-41.

GARCÍA-ALCALDE, J.L. (1996): El Devónico del dominio Astur-Leonés en la Zona Cantábrica (N de España). *Rev. Esp. Paleont.*, número extraordinario, 58-71.

GARCÍA-ALCALDE, J.L. (1998): Braquiópodos rinconélidos del Lochkoviense (Devónico Inferior) de la Cordillera Cantábrica (Norte de España). *Géobios*, 31(6): 767-789.

GARCÍA-ALCALDE, J.L. (1999): Paleogeography of Spanish lower Devonian rhynchonellids. In: *Studies on conodonts*, Serpagli, E. and Corradini, C. (editores). *Boll. Soc. Paleont. Italiana*, 37(2-3): 543-546.

GARCÍA-ALCALDE, J.L. (2001): Braquiópodos del Emsiense superior (intervalos faunísticos 11 a 13) del Dominio Astur-Leonés (Cordillera Cantábrica, N de España). In: *Los fósiles y la Paleogeografía* (G. Mcléndez, Z. Herrera, G. Delvene y B. Azanza, editores), *Publ. Seminario Paleont. Zaragoza*, 5(2): 545-550.

GARCÍA-ALCALDE, J.L. (2009): La especie-tipo del género *Isopoma* Torley, 1934 (Rhynchonellida, Pugnacoidea). *Trabajos de Geología*, 28:11-13

GARCÍA-LÓPEZ, S. AND SÁNZ-LÓPEZ, J. (2002): Devonian to Lower Carboniferous conodont biostratigraphy of the Bernesga Valley section (Cantabrian Zone, NW Spain). In: *Palaeozoic Conodonts from Northern Spain* (S. García-López and F. Bastida, editores), *Cuad. Mus. Geomin.*, 1: 163-205.

GOLONKA, J. (2002): Plate-tectonic maps of the Phanerozoic. In: *Phanerozoic Reef Patterns* Kiesling, W. Flügel, W. and Golonka (editores), *SEPM Sp. Publ.*, 72: 21-75.

HECKEL, P.H. AND WITZKE, B. J. (1979): Devonian world palaeogeography determined from distribution of carbonates and related lithic palaeoclimatic indicators. *Sp. Pap.in Palaeont.*, 23: 99-123.

KUHN, O. (1949): Lehrbuch der Paläozoologie. E Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 326 pp.

MIZENS, L.I. Y SAPELNIKOV, V.P. (1996): Nuevas especies de

Rinconélidos (Braquiópodos) del Devónico inferior y del Eifeliense de los Urales (en ruso). In: *Materiali po stratigrafii i paleontologii Urala*, B. Chuvashov y E. Amon (editores), Rossiiskaya Acad. Nauk Uralskoe Otdelenie, 1, 161-166.

RZHONSNITSKAIA, M. A. (1956): Superfamilia Rhynchonellacea (en ruso). In: *Materiały po Paleontologii, Norye Semeistva i Rody*, L.D. Kiparisova, V.P. Markovskii y G.P. Radchenko (editores). Vsesoiuznyi Nauchno-Issledovatel'skii Geol. Inst. (VSEGEI), Materiały (Paleont.), 12: 53-56.

SAPELNIKOV, V.P. AND MIZENS L.I. (1996): Early Devonian brachiopods from the Zeravshan Mountain Range, southern Tyan-Shan, Central Asia. In: *Brachiopods*, P. Copper, and J. Jin, (editores), Proceed. 3 Int. Brach. Congr., 243-246.

SAVAGE, N.M. (1996): Classification of Paleozoic rhynchonellid brachiopods. In: *Brachiopods*, P. Copper, and J. Jin, (editores), Proceed. 3 Int. Brach. Congr., 249-260.

SAVAGE, N.M. (2002a): Family Pugnacidae. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology*; J. Hardesty et al. (editores). Geol. Soc. Am. And Univ. Kansas Press, H(4), Rhynchonelliformea (part), Pugnacoidea, 1165-1176.

SAVAGE, N.M. (2002b): Family Aseptirhynchiidae. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology*; J. Hardesty et al. (editores). Geol. Soc. Am. And Univ. Kansas Press, H (4), Rhynchonelliformea (part), Pugnacoidea, 1186-1189.

SCOTESE, C.R. (1997): Paleogeographic Atlas, PALEOMAP Progress Report 90-0497, *Dep. Geol., Univ. Texas at Arlington*, 45 pp.

SCHMIDT, H. (1965a): Neue Befunde an Paläozoischen Rhynchonellacea (Brachiopoda). *Senck. Leth.* 46 (1): 1-25.

SCHMIDT, H. (1965b): Family Pugnacidae. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, R.C. Moore (editor), Geol. Soc. Am. And Univ. Kansas Press, H (2), Rhynchonellida, Rhynchonellacea, H572-H576.

SCHNUR, J. (1853): Zusammenstellung und Beschreibung sämmtlicher im Uebergangsgebirge der Eifel vorkommenden Brachiopoden. *Palaeontographica*, 3: 169-248.

TALENT, J.A., GRATSIANOVA, R.T. AND YOLKIN, E.A. (WITH A CONTRIBUTION FROM G.R. SHISHKINA) (2001): Latest Silurian (Pridoli) to middle Devonian (Givetien) of the Asio-Australia hemisphere: rationalization of brachiopod taxa and faunal lists; stratigraphic correlation chart (en inglés y en ruso). *Cour. Forsch. Senck., CFS*, 236: 221 pp.

TORLEY, K. (1934): Die Brachiopoden des Massenkalkes der Oberen Givet-Stufe von Bilveringsen bei Iserlohn. *Senck. Nat. Gesell., Abhand.*, 43 (3): 69-148.

TORSVIK, T.H. AND COCKS, R.M. (2004): Earth geography from 400 to 250 Ma: a palaeomagnetic, faunal and facies review. *Journ. Geol. Soc., London*, 161: 555-572.