

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS
Departamento de Paleontología



TESIS DOCTORAL

**Estudio de los conodontos del Viséense superior de la
Unidad de la Sierra del Castillo : (Córdoba, Carbonífero)**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

David Didier Bermúdez Rochas

Madrid, 2015



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE



5319266938

1151

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS
Departamento de Paleontología

ESTUDIO DE LOS CONODONTOS DEL VISEENSE
SUPERIOR DE LA UNIDAD DE LA SIERRA DEL
CASTILLO (CÓRDOBA, CARBONÍFERO)

FAC. CC. GEOLOGICAS
BIBLIOTECA
R. 13927
Proc. D
R.B. 20213050
R.I. 28520695

DAVID DIDIER BERMÚDEZ ROCHAS
TESIS DE LICENCIATURA
2003

Memoria realizada por David Didier Bermúdez Rochas bajo la dirección conjunta de los Doctores Sergio Rodríguez García y Graciela Noemí Sarmiento Chiesa del Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid, para optar al grado de Licenciado en Ciencias Geológicas.



Fdo. Sergio Rodríguez García



Fdo. Graciela Noemí Sarmiento Chiesa

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS

1.- INTRODUCCIÓN	1
1.1.- Objetivos	1
1.2.- Situación geográfica y geológica.....	2
2.- ANTECEDENTES	5
2.1.- Antecedentes regionales.....	5
2.2.- Nomenclatura del Área del Guadiato.....	10
2.3.- Antecedentes de estudios sobre conodontos del Carbonífero en la Península Ibérica...	12
3.- ESTRATIGRAFÍA	17
3.1.- Introducción.....	17
3.2.- Descripción de las columnas estratigráficas.....	18
3.2.1.- Columna estratigráfica de la Cantera de la Sierra del Castillo.....	18
3.2.2.- Columna estratigráfica de El Collado.....	22
3.2.3.- Columnas estratigráficas de la Sierra de la Estrella.....	27
• Columna estratigráfica de la Sierra de la Estrella 1.....	27
• Columna estratigráfica de la Sierra de la Estrella 2.....	30
• Columna estratigráfica de la Sierra de la Estrella 3.....	32
4.- METODOLOGÍA Y TÉCNICAS DE INVESTIGACIÓN	34
4.1.- Recopilación bibliográfica.....	34
4.2.- Trabajo de campo. Muestreo.....	34
4.3.- Trabajo de laboratorio.....	35
a) Fragmentación.	
b) Disolución y lavado.	
c) Concentración	
1.- Tamizado.	
2.- Decantación.	
3.- Líquidos pesados.	
4.- Método electromagnético.	
4.4.- Trabajo de gabinete.....	37
a) Triado.	
b) Fotografía.	
4.5.- Resumen de las técnicas utilizadas.....	38
5.- INTRODUCCIÓN AL ESTUDIO DE LOS CONODONTOS	40
5.1.- Conodontos. Generalidades.....	40
5.2.- Composición y estructura de los conodontos.....	47
5.3.- Morfotaxonomía y taxonomía multielemental.....	51
5.4.- Terminología y nomenclatura de los conodontos.....	53
5.4.1.- En función de su morfología.....	53
5.4.2.- En función de su posición en el aparato conodontal.....	59
5.4.2.- Glosario terminológico.....	62
6.- TAFONOMÍA	66
6.1.- Procesos que actúan en la fase bioestratinómica.....	66
6.2.- Procesos que actúan en la fase fosildiagenética.....	68

7.- SISTEMÁTICA	69
7.1.- Introducción.....	69
Phylum CHORDATA BATESON, 1886 Clase CONODONTA PANDER, 1856 Subclase CONODONTI BRANSON, 1938	
7.2.- Orden Prioniodinida SWEET, 1988.....	69
Familia Prioniodinidae BASSLER, 1925.....	70
Género <i>Idioprioniodus</i> GUNNELL, 1933.....	70
<i>Idioprioniodus healdi</i> (ROUNDY, 1926).....	72
<i>Idioprioniodus conjunctus</i> (GUNNELL, 1931)	74
Género <i>Kladognathus</i> REXROAD, 1958.....	76
<i>Kladognathus</i> spp.....	79
<i>Kladognathus</i> ? sp.....	81
7.3.- Orden Ozarkodinida DZIK, 1976.....	82
Familia Spathognathodontidae HASS, 1959.....	83
Género <i>Bispathodus</i> MÜLLER, 1962.....	83
<i>Bispathodus utahensis</i> SANDBERG & GUTSCHICK, 1984.....	84
Género <i>Lochriea</i> SCOTT, 1942.....	86
<i>Lochriea commutata</i> (BRANSON & MEHL, 1941).....	87
Género <i>Vogelgnathus</i> NORBY & REXROAD, 1985	91
<i>Vogelgnathus</i> aff. <i>postcampbelli</i> (AUSTIN & HUSRI, 1974).....	92
Familia Gnathodontidae SWEET, 1988.....	95
Género <i>Gnathodus</i> PANDER, 1856	95
<i>Gnathodus bilineatus</i> (ROUNDY, 1926).....	96
<i>Gnathodus praebilineatus</i> BELKA, 1985.....	98
<i>Gnathodus homopunctatus</i> ZIEGLER, 1960.....	100
<i>Gnathodus girtyi</i> HASS, 1953.....	102
<i>Gnathodus meischneri</i> AUSTIN & HUSRI, 1974.....	104
<i>Gnathodus pseudosemiglaber</i> THOMPSON & FELLOWS, 1970.....	106
<i>Gnathodus semiglaber</i> BISCHOFF, 1957.....	108
<i>Gnathodus</i> spp.....	110
Familia Anchignathodontidae CLARK, 1972.....	112
Género <i>Hindeodus</i> REXROAD & FURNISH, 1964.....	112
<i>Hindeodus cristula</i> ? (YOUNGQUIST & MILLER, 1949).....	112
Familia Mestognathidae AUSTIN & RHODES, 1981.....	115
Género <i>Mestognathus</i> BISCHOFF, 1957.....	115
<i>Mestognathus beckmanni</i> BISCHOFF, 1957.....	115
7.4.- Elementos sin identificar y fauna acompañante.....	116

8.- BIOESTRATIGRAFÍA	117
8.1.- Zonaciones de conodontos.....	117
8.2.- Distribución de las especies encontradas en el presente estudio.....	120
8.3.- Resultados obtenidos en las secciones estudiadas.....	123
8.4.- Zonación del área de estudio.....	123
9.- PALEOECOLOGÍA.....	125
9.1.- Factores ecológicos.....	125
9.2.- Ciclos evolutivos.....	126
9.3.- Modelos ecológicos.....	127
9.4.- Interpretaciones paleoambientales de las secciones estudiadas.....	130
10.- PALEOBIOGEOGRAFÍA.....	132
10.1.- Marco paleogeográfico.....	132
10.2.- Comparaciones paleofaunísticas con otras regiones de Europa.....	133
11.- RESULTADOS Y CONCLUSIONES.....	136
12.- BIBLIOGRAFÍA.....	137
LÁMINAS.....	Láminas 1-10

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar deseo expresar mi más sincero agradecimiento a la Dra. Graciela Sarmiento y al Dr. Sergio Rodríguez, por haber dirigido conjuntamente esta Tesis de Licenciatura, enseñándome todo lo necesario para llevarla a cabo. Además, ambos me prestaron su apoyo y entusiasmo a lo largo de todo el proceso, facilitándome todo tipo de material y bibliografía de que disponían, sacando tiempo de debajo de las piedras, y expresando su confianza en mí al darme plena libertad de decisión ante sus sugerencias para el perfeccionamiento del presente estudio.

También quiero agradecer la inestimable labor llevada a cabo por Alfonso Rodríguez y Eugenio Baldonado, técnicos de microscopía, del Centro de Microscopía Electrónica "Luis Bru", quienes fueron más allá del deber en repetidas ocasiones para ayudarme a finalizar mi labor.

Es igual de importante agradecer la labor de Carlos Alonso, técnico en fotografía del Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias Geológicas de la U.C.M. quien fue más allá de lo humanamente posible con una cámara fotográfica para posibilitarme la ilustración del diente de tiburón "SSE 2/2a - 84" así como otros elementos macroscópicos.

Quiero también agradecer la colaboración del Dr. Rodrigo Soler en todo lo referente al estudio de los restos de peces encontrados en el presente trabajo, además de su inagotable entusiasmo, que fue de gran ayuda.

También agradezco a todas aquellas personas que han colaborado en diferentes momentos de la investigación como son el Dr. Pedro Cózar, quien me ayudó en lo referente a algas y foraminíferos; la Dra. Concha Herrero, con quien pude comentar ciertos aspectos tafonómicos; el Dr. Enrique Bernárdez, quien sin descansar de un larguísimo viaje no dudó en observar los dientes de peces encontrados; la Dra. Nieves López-Martínez, quien me resolvió las dudas que se me plantearon en el apartado de Paleobiogeografía; y Alicia Calvo, quien hizo parte de los muestreos y tratamientos, lo cuál fue de enorme utilidad en la fase inicial del trabajo.

Aprovecho la ocasión para extender mi agradecimiento a todo el personal del Departamento de Paleontología de la U.C.M. por su amabilidad y disponibilidad para ayudar en todo momento.

Agradezco el apoyo (inconsciente muchas veces), que me han dado en diferentes momentos, personas (seguro que olvido a alguien) como José, Carmen, Silvia, Mairena, Sandra, Cristina, Nacho, Sere, Emi, Marta, Puri, y Jaime, quienes frecuentemente han escuchado mis historias sin quejarse demasiado. Gracias también a Alicia, por dejarme utilizar su ordenador en momentos de dificultades técnicas.

Por último y no menos importante, quiero agradecer el apoyo de toda mi familia y de Cristina, quienes han tenido la dura tarea de soportarme a lo largo de todo este tiempo y sin quienes no habría podido jamás terminar esta memoria.

INTRODUCCIÓN

1.- INTRODUCCIÓN

1.1.- Objetivos

Esta Tesis de Licenciatura se concibió con la idea de complementar los estudios realizados en los últimos 10 años por el grupo de investigación del Carbonífero del departamento de Paleontología de la U.C.M. en la Sierra del Castillo. Esta zona es de gran interés por presentar las sucesiones carbonáticas más completas del Mississipiense del Sur de España. En ella se han abordado estudios estratigráficos, sedimentológicos y paleontológicos; especialmente referidos a corales, algas y foraminíferos.

Si bien la bioestratigrafía está relativamente bien conocida con los grupos mencionados, quedaba un vacío de conocimiento, al no disponer de datos sobre las asociaciones de conodontos presentes en la zona. Por ello se planteó como objetivo, tanto la identificación taxonómica de los elementos conodontales que pudieran extraerse como caracterizar la sucesión de asociaciones de conodontos y cotejarlas con las principales biozonaciones definidas para el Mississipiense en Europa.

Para hacer un estudio paleontológico más completo, se planteó realizar la comparación de las asociaciones extraídas con las de áreas geográficas más o menos próximas y analizar las posibles implicaciones paleoecológicas de éstas.

1.2.- Situación geográfica y geológica

La zona de estudio se encuentra próxima a la población de Espiel, al NO de Córdoba. Comprende la Sierra de la Estrella y la Sierra del Castillo, las cuáles forman parte del sector meridional de Sierra Morena Central.

El área figura en el mapa geológico de España (I.T.G.E., escala 1:50.000) entre las hojas 880 (Espiel) y 901 (Villaviciosa de Córdoba), ambas en la provincia de Córdoba; y se puede localizar por las coordenadas UTM 30SUH2425 (según el elipsoide de Hayford) o mediante las coordenadas Latitud N 38° 9' – N 38° 10' y Longitud O 5°, 1' – O 5°, 0'. (fig. 1.1).

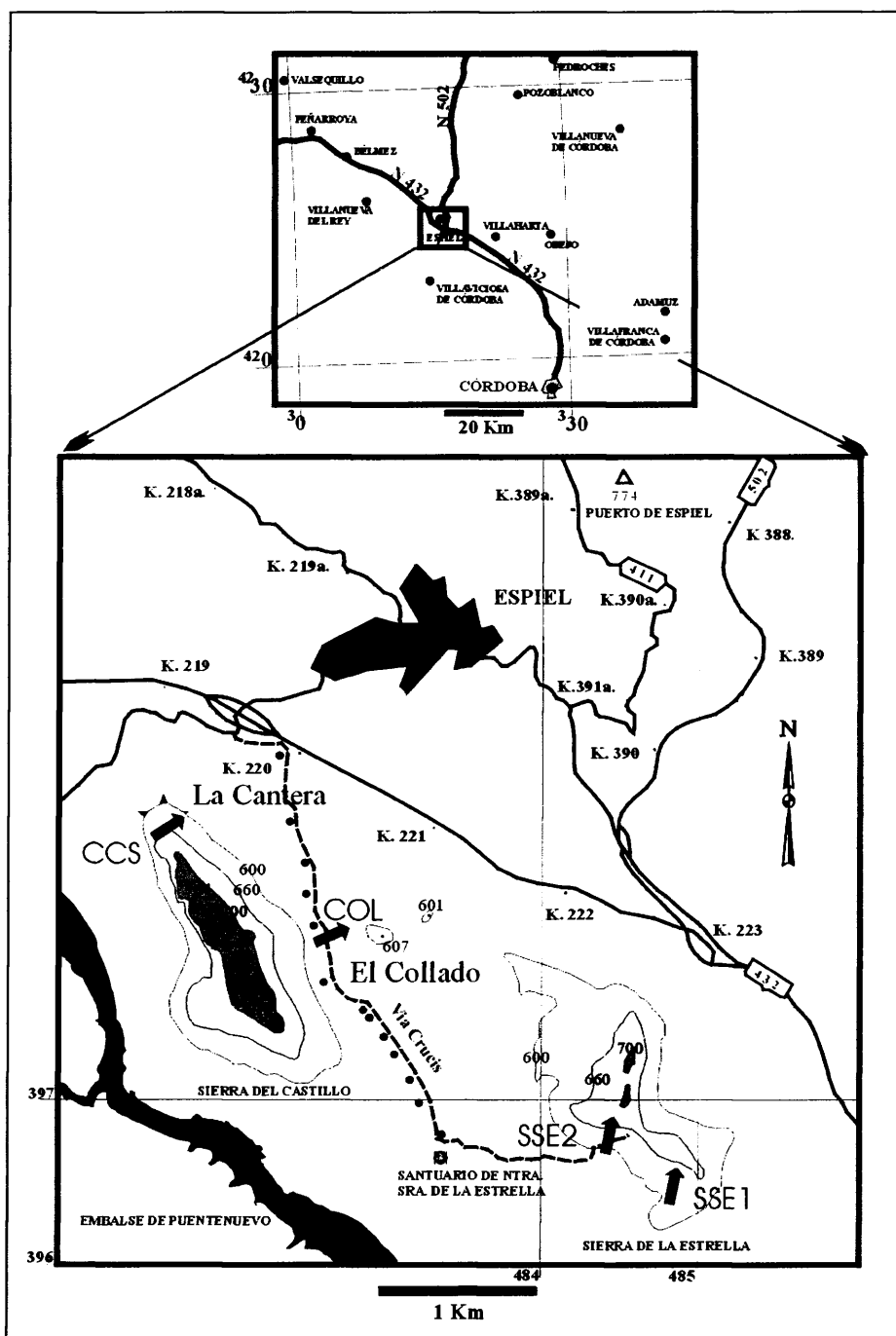


Fig. 1.1.- Localización geográfica de las secciones estudiadas. Están representadas únicamente las isolíneas de 600, 660 y 700 m en la Sierra de la Estrella y en la Sierra del Castillo. Modificada a partir de RODRÍGUEZ-MARTÍNEZ *et al.* (2000).

Como puede observarse en la figura 1.1, donde están señaladas las secciones estudiadas, la forma de acceso a los diferentes afloramientos, salvo en el caso de La Cantera del Castillo que tiene acceso propio, es mediante una pista de tierra que sale del cruce entre la N-432 (Badajoz-Granada) y la carretera que comunica Espiel con la estación de ferrocarril. Esta pista conduce al Santuario de Nuestra Señora de la Estrella, atravesando una depresión existente entre las Sierras del Castillo y de la Estrella.

La sección de El Collado atraviesa esta pista, por tanto es de muy fácil acceso. Para llegar a las secciones de Sierra de la Estrella hay que desviarse hacia el Este unos metros por un camino que parte de las proximidades del Santuario; sin embargo, este camino que conduce a unos olivares, pronto está cortado al tráfico, por lo que hay que continuar el trayecto a pie subiendo por la ladera Sur de la Sierra de la Estrella.

Las Sierras de la Estrella y del Castillo (cotas máximas de 704 m y 764 m respectivamente), constituyen dos grandes afloramientos calcáreos de los existentes en el Área del Guadiato, que pertenece a la Zona de Ossa-Morena, una de las más complejas de la Península Ibérica y de dominios y límites más discutidos. Éstos han sido fundamentalmente definidos en los trabajos de CHACÓN *et al.* (1974), DELGADO-QUESADA *et al.* (1977), APALATEGUI *et al.* (1985a), GABALDÓN *et al.* (1985a, 1985 b) y FALCES (1998).

En la Zona de Ossa-Morena existen diferentes afloramientos de materiales carboníferos que se distribuyen en bandas de dirección NW-SE delimitadas por fracturas y discordancias (fig. 1.2). De estos afloramientos, los estudiados en el presente trabajo son los correspondientes a la Unidad de la Sierra del Castillo dentro del Área del Guadiato (área y unidad denominadas así por CÓZAR & RODRÍGUEZ (1999a)), por presentar los afloramientos del Visense superior más completos y con mayor continuidad de la zona.

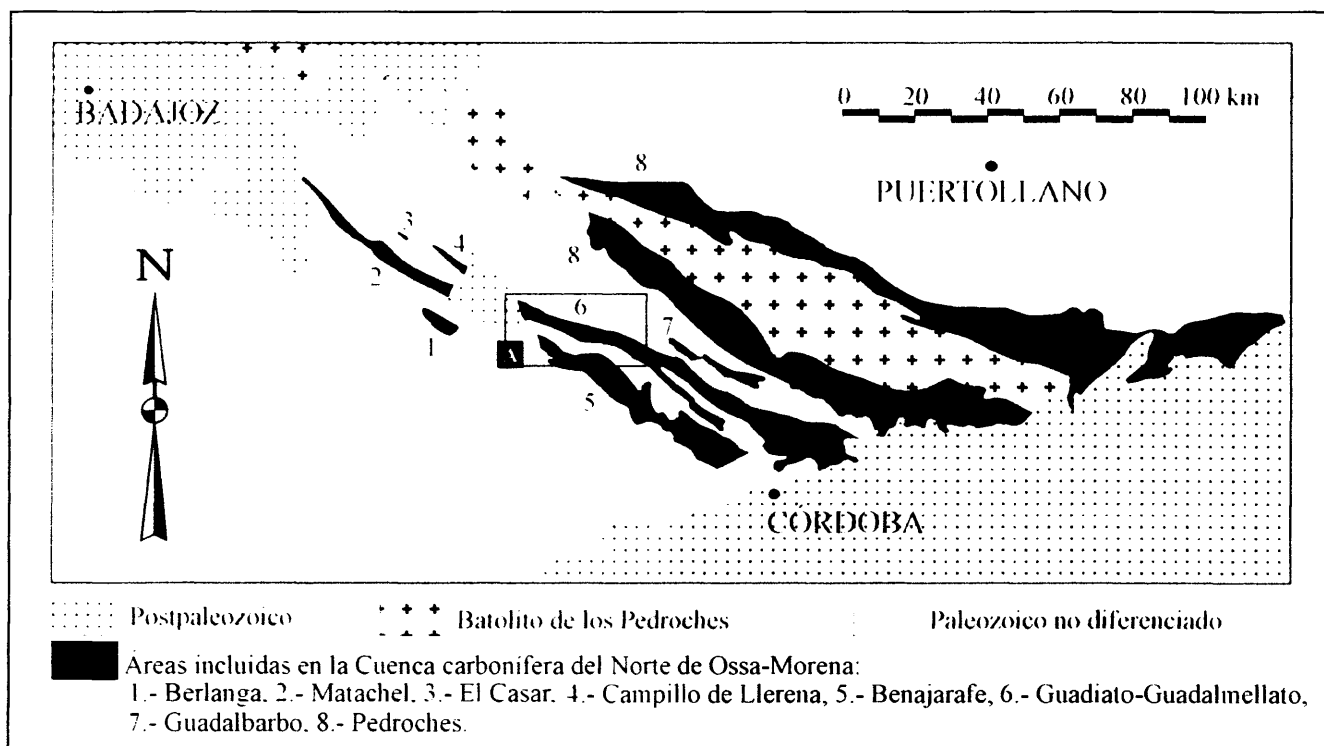


Fig. 1.2.- Áreas pertenecientes a la Cuenca Carbonífera del Norte de Ossa-Morena. El recuadro A está ampliado en la figura 1.3. Modificada de CÓZAR & RODRÍGUEZ (1999b).

El Área del Guadiato está dividida en tres bandas (ver capítulo de antecedentes) y la Unidad de la Sierra del Castillo, a la que pertenecen las secciones estudiadas en el presente trabajo se encuentra situada en la tradicionalmente denominada Banda central.

Las diferentes secciones estudiadas están señaladas en la figura 1.3.

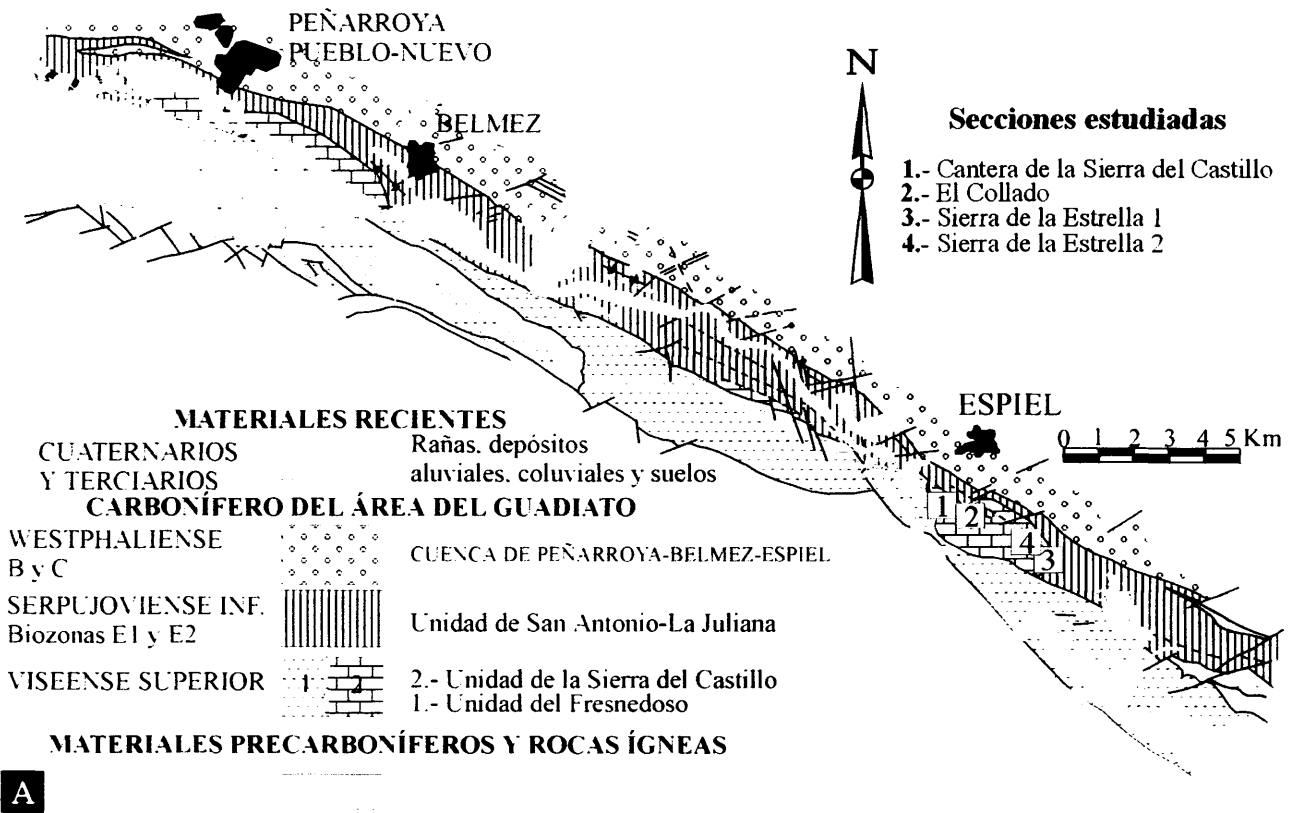


Fig. 1.3.- Esquema geológico del sector Norte del Área del Guadiato. Las diferentes secciones estudiadas se encuentran señalizadas. Modificada de CÓZAR & RODRÍGUEZ (1999b).

ANTECEDENTES

2.- ANTECEDENTES

2.1.- Antecedentes regionales

En la recopilación de estos antecedentes han sido fundamentales los trabajos previos de CÓZAR (1994, 1998) y RODRÍGUEZ-MARTÍNEZ (1998) cuyas tesinas fueron realizadas en la misma zona. En el presente trabajo se ha llevado a cabo una recopilación de los antecedentes recogidos en ambos trabajos y se han actualizado añadiendo los estudios posteriores a éstos.

Debido a la enorme confusión existente en la bibliografía en cuanto a la terminología de las áreas utilizadas por los diversos autores, se ha incluido un capítulo más adelante dedicado exclusivamente a aclarar este aspecto; por tanto, en el presente capítulo no se profundiza en la cuestión nomenclatorial.

YEGROS *et al.* (1850), cita la existencia de un gran banco de caliza en los cerros de Belmez, Sierra Palacios, Cerro Cabello y Sierra de Nava-Obejo (Cerro del Castillo de Espiel).

PARRÁN (1876), subdivide el grupo hullero de Belmez y describe dos series paralelas de calizas carboníferas que afloran en “islotes”.

MALLADA (1880), denomina estos afloramientos como “caliza de montaña”, situándola a lo largo del río Guadiato, limitando al hullero por el SO. En este trabajo se destaca la presencia de esperiféridos, rinconélidos y productidos en las calizas de la Sierra de Espiel.

Cita por vez primera la presencia de “vestigios Carboníferos” en la Cuenca Carbonífera de Villafranca de Córdoba (LIÑÁN, 1978).

MALLADA (1889), fue el primer autor en citar el Carbonífero Inferior de esta región. Distingue tres elementos distintos en la cuenca carbonífera de Belmez:

- a) Caliza Carbonífera (desgajada por fallas entre el hullero).
- b) Culm o hullero inferior (desprovisto de carbón, con pizarras, grauvacas e intercalaciones de caliza).
- c) Hullero propiamente dicho.

GROTH (1914), explica cómo la cuenca de Belmez, reducida a su flanco sur, se prolonga hacia Adamuz siguiendo el valle del río Guadalbarbo.

HERNÁNDEZ-PACHECO (1917), reconoce grauvacas, pizarras y conglomerados del Carbonífero Inferior en lo que LIÑÁN (1978) posteriormente denominará Cuenca Carbonífera del Santuario de Nuestra Señora de los Linares.

CARBONELL (1920), vuelve a referirse a la cuenca de Belmez-Adamuz, señalando el hecho de que el Carbonífero Inferior presenta la forma de un gran sinclinal cuyo eje se alinea por Belmez-Espiel-Villaharta, hasta Adamuz. Realiza la cartografía y descripción de las litologías y contenido fósil de lo que LIÑÁN (1978) denominaría posteriormente Cuenca Carbonífera de Villafranca de Córdoba.

CARBONELL (1926), realiza un mapa del Carbonífero de los alrededores de Córdoba. Reconoce los mismos elementos descritos por MALLADA (1880) y proporciona un listado de géneros y especies fósiles de Sierra Boyera y de la Sierra de Espiel, en el que menciona crinoideos, braquiópodos y corales.

CARBONELL (1927), describe cómo el Carbonífero de los alrededores de Córdoba aparece discordante sobre el Cámbrico.

MALLADA (1927), realiza la cartografía de los afloramientos correspondientes a la prolongación hacia el SE de la Cuenca de Belmez.

WEISFLOG (1963) estudia en detalle las series con carbonatos de la cuenca y divide las facies calcáreas en tres tramos, que de muro a techo son:

- Viseense, subzonas S y D1. Conglomerados transgresivos compuestos por brechas calcáreas.
- Parte media y superior de la subzona D1. Serie de bancos de caliza oscuros, en parte ricos en carbón. A veces “calizas arrecifales”.
- Parte superior alta de la subzona D1, subzona D2 y parte baja de la D3. Calizas masivas predominantemente claras, sin capas pizarrosas intercaladas.

CABANÁS (1963, 1964) menciona la existencia de dos yacimientos fosilíferos a 6 km. Al Norte de Córdoba, en el arroyo de los Pradillos y en el Arroyo de los Linares. Data ambos yacimientos como Viseense superior.

HERNÁNDEZ-PACHECO & CABANÁS (1970), correlacionan los afloramientos de las proximidades de Córdoba con los de la zona de Adamuz. Además interpretan las brechas carboníferas basales próximas al Arroyo de los Linares, como depósitos de talud submarino. Datan los materiales de la Cuenca Carbonífera de Villafranca de Córdoba (LIÑÁN, 1978) como Viseense por comparación con los materiales de la zona de Córdoba.

ORTUÑO (1971), introduce por primera vez la denominación de "Cuenca del Guadiato", aunque no la define como tal. Habla de tres zonas, datándolas mediante foraminíferos (determinados por MARTÍNEZ-DÍAZ), situando las calizas de la Sierra del Castillo formando un anticlinal, y los conglomerados del Westphaliense mediante un sinclinal.

ARMENGOT & MARTÍNEZ-DÍAZ (1972), analizan la microfauna de afloramientos sueltos de caliza del Carbonífero Inferior, dando las dataciones con foraminíferos:

- Carretera de Villafranca de Córdoba a Adamuz- datado como Viseense medio (mitad superior) – Viseense superior.
- Canteras en la margen Norte del Guadalquivir junto a la central del Carpio, datado como Viseense medio (parte alta) – Viseense superior.
- Cantera situada en la carretera de Montoro a Villanueva de Córdoba, junto a la desviación de ésta a Montoro, de edad Viseense medio (parte alta) - Viseense superior.
- Cantera de la carretera de Alcolea a la presa de Guadalmellato, siendo del Viseense medio – superior.
- Carretera desde Adamuz a la presa de Guadalmellato, datada de edad Namuriense A.
- Afloramientos calizos existentes al Oeste del Cerro de Canahejal.

CROUSILLES *et al.* (1976), centran su estudio en lo que denominan como “La unidad carbonatada de Villaharta-Adamuz”, distinguiendo y datando con foraminíferos tres bandas:

- Banda septentrional del Guadalbarbo, de edad Viseense superior (V3b-V3c).
- Banda intermedia de Adamuz, de edad Viseense superior (V3c).
- Banda meridional de Peñas Rubias, de edad Namuriense basal (E1).

DELGADO-QUESADA *et al.* (1977), dividen mediante criterios estratigráficos, petrológicos y estructurales la zona de Ossa-Morena en su sector central, en cinco dominios limitados por accidentes tectónicos e intrusiones de rocas ígneas.

LIÑÁN (1978), estudia los afloramientos aislados de los alrededores de Córdoba y los ubica en los diferentes dominios definidos por DELGADO-QUESADA *et al.* (1997) para la zona de Ossa-Morena Central. Diferencia entre:

- 1) Cuenca Carbonífera de Nuestra Señora de los Linares (Dominio de Córdoba-Alanís) que data como Viseense medio-superior a Namuriense dudoso.
- 2) Cuenca Carbonífera de las Albertillas (Dominio de Sierra de Albarrana), Viseense superior-Namuriense y Westfaliense.
- 3) Cuenca Carbonífera de Villafranca (Dominio de Villafranca de Córdoba-El Vacar), datada como Viseense medio-superior a Namuriense.
- 4) Cuenca Carbonífera de los Llanos del Conde (Dominio de Cerro Muriano), datada como Viseense-Namuriense.

PÉREZ-LORENTE (1979), pone de manifiesto la existencia de tres bandas, separadas por cabalgamientos, pero no las define formalmente. Trata las calizas ya estudiadas por WEISFLOG (1963) denominándolas e interpretándolas como “calizas arrecifales”. Interpreta las series del Valle de los Pedroches como abanicos profundos.

MAMET & MARTÍNEZ (1981), estudian las tres bandas en los afloramientos de las Caleras Bajas a partir de los foraminíferos, algas y plantas, precisando las siguientes edades: Viseense, Viseense superior – Namuriense y Westphaliense.

WAGNER (1982, com. pers. en QUESADA, 1983), data la flora de los afloramientos de la Mina del Couce, como Namuriense basal.

QUESADA (1983), realiza una síntesis de la distribución regional de los afloramientos del Carbonífero Inferior en Ossa-Morena. También establece un modelo paleogeográfico (ya intuido en GABALDÓN *et al.* (1983)), integrando las distintas cuencas (Berlanga, Benajazafe, Guadiato y Pedroches) en una única cuenca sedimentaria marina (cuenca norte), que funcionó entre el Tournaisiense superior y el Viseense superior, y cuyos rasgos paleogeográficos estarían fuertemente afectados por la existencia de varias alineaciones volcánicas. Pero no ubica en este modelo las cuencas de los Santos de Maimona, Bienvenida y Casas de la Reina, de las mismas edades.

Define las tres bandas como:

- Banda meridional con conglomerados en la base, lentejones de carbonatos, lutitas intensamente bioturbadas, arenas con *wave ripples* y *hummocky*, y localmente con afloramientos volcánicos.

- Banda central o intermedia, que se compone de una alternancia de lutitas y areniscas con intercalaciones frecuentes de conglomerados y calizas, de una potencia mínima de unos 550 metros. Las lutitas contienen un registro fósil de crinoides, bivalvos y braquiópodos del Viseense superior y las calizas tienen foraminíferos también de Viseense superior. Las calizas pueden ser arrecifales, oolíticas y bioclásticas.

- Banda septentrional o de conglomerados del Westphaliense B, con depósitos continentales de abanicos aluviales, con *debris flow*, depósitos de ríos anastomosados, facies lacustres formando grandes potencias ciclotémicas.

Este autor incorpora además una extensa recopilación de los trabajos publicados, de las distintas cuencas, secciones e interpretaciones previamente realizadas.

GABALDÓN *et al.* (1983c), hablan otra vez de las tres bandas, tratando más en profundidad la banda de conglomerados del Westphaliense y la banda meridional donde levantaron la sección del Arroyo del Fresnedoso. Hablan de la posible conexión entre la cuenca de Benajazafe y los afloramientos marinos del Valle de los Pedroches y de la banda meridional de la cuenca del

Guadiato; interpretando las secuencias de estos últimos afloramientos como una plataforma somera abierta dominada por las tormentas.

APALATEGUI *et al.* (1985c) en la memoria de la Hoja 880 (Espiel), describen en detalle las bandas presentes, que de Norte a Sur son:

- Banda septentrional o unidad detrítica en facies continental, datada como Namuriense-Westfaliense B-C.
- Banda intermedia o central o unidad detrítica carbonatada, de edad Viseense superior-Namuriense.
- Banda meridional o unidad detrítica en facies culm. (Correlacionado por PÉREZ-LORENTE (1979) con el Culm de los Pedroches). Datada como Viseense superior.

RODRÍGUEZ (1985), incluye como prolongación septentrional de la cuenca del Guadiato, los afloramientos de El Casar y los data con corales como Viseense superior no muy alto.

DELGADO-QUESADA *et al.*, (1985), elaboraron un trabajo de síntesis sobre el magmatismo de la alineación La Coronada-Villaviciosa de Córdoba (considerada por algunos autores como el límite entre diferentes dominios tectonometamórficos e incluso como límite entre la zona Ossa-Morena y la zona Centro Ibérica). Esta alineación junto con la de Varas-Guadalbarbo constituirían dos de los elementos principales en la denominada como “cuenca norte” –*sensu* GABALDÓN *et al.*, (1983)- con actividad magmática ya en el Tournaisiense.

APALATEGUI *et al.*, (1985b,c), describen la banda meridional que presenta lutitas y areniscas con niveles de calizas y espilitas y hacia la base conglomerados, como Unidad detrítica en facies Culm. Las calizas pueden ser de naturaleza micrítica o clástica y las definen como de *debris flow* en zonas de talud. Obtienen una edad Viseense medio-superior mediante foraminíferos. Denominan la banda central, como Unidad detrítico-carbonatada. Las calizas están bien representadas en Sierra Palacios y Sierra del Castillo y se interpretan como de mar somero o barras y redepositadas en pie de talud arrecifal. Sitúan la edad de esta banda entre el Viseense y el Namuriense inferior. Los conglomerados, arenas y lutitas con capas de carbón se denominan como Unidad detrítica en facies continental (Banda septentrional). Constituyen la antiguamente denominada cuenca Peñarroya-Bélmez-Espiel y son de edad Westfaliense B.

APALATEGUI *et al.*, (1985a), realizan una revisión de los dominios y dividen los materiales Cámbricos y Precámbricos en dos “grupos de rocas”: Grupo de Córdoba-Fuenteovejuna y Grupo de Sierra Albarrana.

GABALDÓN *et al.*, (1985a,b), recopila nuevamente datos de las cuencas de Valdeinfierno, Benajárfate, Valle de los Pedroches y del Guadiato, presentando para esta última, como sección tipo del Carbonífero Inferior de la banda meridional, la del Arroyo Fresnedoso al Sur de Belmez, y dando la misma interpretación que en el trabajo de 1983, considerando esta serie como de plataforma somera, con aportes continentales próximos en el tramo inferior, redistribuidos por el oleaje y probablemente por corrientes marinas (mareales) y un tramo superior de capas arenosas formado fundamentalmente por corrientes inducidas por tormentas.

WAGNER & JURADO (1988), son los primeros en mencionar el carácter olistolítico de algunas calizas del Viseense superior en la banda del Namuriense inferior. Según estos autores, el Namuriense forma parte de una cuenca marina (“Cuenca del Guadiato”) independiente de la Cuenca Carbonífera de Peñarroya-Belmez-Espiel (Westfaliense B y A (?) terminal), pero siguen sin definir formalmente la “Cuenca del Guadiato” y no queda claro si incluyen en ésta la banda meridional Viseense.

GABALDÓN (1990a,b), se reitera en la interpretación dada a la sección del Arroyo Fresnedoso y explica los ciclos estrato y granodecrecientes del techo de ésta, como una sedimentación por corrientes inducidas por tormentas en zonas deprimidas sobre un fondo con relieves submarinos (aparatos volcánicos), reconociendo el carácter local y puntual de este proceso.

GABALDÓN (1993) determina que esta cuenca marina que funcionaría durante el Carbonífero Inferior, representa el relleno sin-orogénico de una cuenca de “foreland” hercínica, con un máximo transgresivo en el Viseense, seguido por un episodio regresivo a comienzos del Namuriense.

CÓZAR (1994), realiza la cartografía de detalle, el levantamiento de secciones y estudia la sedimentología y la bioestratigrafía con foraminíferos (sección del Collado y sección de la Cantera) de la Sierra del Castillo.

MORENO-EIRIS *et al.* (1995), interpretan los afloramientos del Castillo de Belmez, Sierra Palacios y Adelfilla, de edad Viseense superior, como olistolitos emplazados en la banda central, de edad Namuriense inferior. Estos autores mantienen las dos hipótesis planteadas por CÓZAR (1994), que sugería que la Sierra del Castillo y la Sierra de la Estrella son “megaolistolitos” o bien “escamas” emplazadas entre la banda central y la meridional. Consideran los afloramientos de Nuestra Señora de los Linares, Cerro de los Pradillos, Alcolea y Villafranca de Córdoba como retazos aislados de la prolongación al SW de la cuenca del Guadiato.

CÓZAR (1996) mantiene la edad de Viseense superior –Zonas 15 y 16? de Mamet (1974)- para la Sierra del Castillo.

RODRÍGUEZ *et al.* (1996), describen la sucesión carbonatada del Arroyo de la Juliana, (banda central) datándola con corales, conodontos y foraminíferos como Namuriense. Con anterioridad, dicha datación había sido realizada correctamente con plantas presentes en los materiales del tramo siliciclástico de la banda.

RODRÍGUEZ-MARTÍNEZ (1998), realiza un estudio sedimentológico y paleontológico de detalle de los “montículos” del Viseense de la Sierra de la Estrella.

CÓZAR (1998), analiza la bioestratigrafía del Carbonífero Inferior del Sector Norte del área del Guadiato. Levanta numerosas secciones entre las que se encuentran las tratadas en el presente estudio de la Sierra de la Estrella. Analiza un total de 23 secciones estratigráficas y 25 afloramientos aislados. Diferencia 12 ambientes o subambientes sedimentarios de la plataforma, tanto interna como externa

CÓZAR & RODRÍGUEZ (1999a), proponen una nueva nomenclatura para las unidades del Carbonífero Inferior del sector Norte del Área del Guadiato.

CÓZAR & RODRÍGUEZ (1999b), analizan la evolución sedimentológica del Carbonífero Inferior del Área del Guadiato. Para estos autores, los sedimentos del Viseense superior-Serpujoviense definen en su conjunto un gran ciclo transgresivo-regresivo.

CÓZAR & RODRÍGUEZ, (1999c), estudian en detalle la sedimentología y bioestratigrafía del Viseense y Serpujoviense del área de Sierra Palacios.

CÓZAR (1999, 2000a, 2000b, 2000c), realiza estudios de foraminíferos en el Área del Guadiato centrados en las familias Pseudoendothyridae y Eostaffellidae; en las superfamilias

Tournayellacea y Endothyracea; en las familias Tetrataxidae, Palaeotextulariidae y Biseriamminidae; y en las familias Archaediscidae y Lasiodiscidae.

CÓZAR & RODRÍGUEZ (2000a, 2000b), describen los Earlandiacea (foraminíferos) encontrados en los sedimentos del Área del Guadiato; y estudian grupos (posibles foraminíferos) de afinidad problemática en el Área del Guadiato.

RODRÍGUEZ-MARTÍNEZ *et al.* (2000), se reafirman en los estudios sedimentológicos del sector central de la Sierra de la Estrella, la que consideran de un ambiente de plataforma interna-externa.

CÓZAR & MAMET (2001), proponen un nuevo género de foraminífero descubierto en el Visense del Área del Guadiato: *Planohowchinia*

RODRÍGUEZ, RODRÍGUEZ-CURT & HERNANDO (2001), hacen un estudio sistemático de los corales Aulophyllidae (Rugosa), identificando por primera vez en Europa el género *Axoclisia*.

CÓZAR & RODRÍGUEZ (2001), estudian la sedimentología y bioestratigrafía de la Unidad del Fresnedoso.

RODRÍGUEZ, HERNANDO & SAID (2001), describen los corales con aulos del Visense de la Unidad de la Sierra del Castillo

RODRÍGUEZ, HERNANDO & RODRÍGUEZ-CURT (2002), realizan un estudio de detalle de los corales lithostrotiónidos de Visense de la Unidad de la Sierra del Castillo.

2.2.- Nomenclatura del Área del Guadiato

Este apartado ha sido incluido con el fin de aclarar en lo posible la complejidad existente en la bibliografía con respecto a este área que, desde finales del siglo XIX y a lo largo del XX ha sido estudiada por diferentes autores, empleando distintas nomenclaturas.

Para ello nos hemos basado exclusivamente en el trabajo realizado por CÓZAR & RODRÍGUEZ (1999a) dedicado a este fin y del cuál se han extraído las siguientes tablas comparativas (figs. 2.1 y 2.3).

<u>AUTOR O AUTORES</u>	<u>NOMBRE DE LA CUENCA</u>	<u>MATERIALES IMPLICADOS</u>
Parrán 1876	Cuenca de Belmez	Banda central y septentrional.
Mallada 1880	Cuenca de Belmez-Espiel	Banda central y septentrional.
	“posible Devoniano”	Banda meridional.
Mallada 1889	Cuenca de Belmez	Banda meridional, central y septentrional.
Calderón 1892	Cuenca de Belmez Cuenca de Espiel	Con significado de cuenca hullera, incluyendo banda central y septentrional.
Groth 1911a	Cuenca de Belmez	Banda central y septentrional.
Groth 1911b	Cuenca de Belmez	Banda central y septentrional.
Groth 1914	Cuenca de Belmez o Cuenca de Belmez-Adamuz	Banda central y septentrional.
Mallada y Carbonell 1914	Cuenca de Belmez	Banda meridional, central y septentrional.
Carbonell 1920	Cuenca de Belmez o Cuenca de Belmez-Adamuz	Banda meridional, central y septentrional.
Carandel 1922	Mancha Moscoviense de Peñarroya-Belmez-Espiel	Banda central y septentrional.

López Agós 1923	Cuenca de Belmez	Banda meridional, central y septentrional.
Carbonell 1926	Cuenca de Belmez	Banda meridional, central y septentrional.
Carbonell 1927	Cuenca de Belmez	Banda meridional, central y septentrional.
Mallada 1927	Cuenca de Belmez	Banda meridional, central y septentrional.
Carbonell 1929	Cuenca de Belmez-Adamuz	Banda central y septentrional.
Weisflog 1963	Depresión Belmez-Vacar	A nivel geográfico.
Delgado-Quesada 1971	Cuenca carbonífera de Belmez-Espiel	Banda central y septentrional (meridional ?).
Ortuño 1971	Cuenca del Guadiato	Banda septentrional.
	Cuenca de Peñarroya-Belmez-Espiel	Banda meridional, central y septentrional.
Cabanás y Cabanás 1974	Valle del Río Guadiato	Banda septentrional.
Delgado-Quesada <i>et al.</i> 1977	Valle del Río Guadiato	A nivel geográfico.
Pérez-Lorente 1979	Cuenca de Peñarroya-Espiel	Banda septentrional
Pérez-Lorente 1979	Cuenca hullera de Belmez	Banda central y septentrional.
Mamet y Martínez 1981	Valle del Guadiato	A nivel geográfico.
Andreis y Wagner 1983	Cuenca de Peñarroya-Belmez-Espiel	Banda meridional, central y septentrional.
Cueto <i>et al.</i> 1983	Cuenca del Guadiato, que incluye la	Banda meridional, central y septentrional.
	Cuenca de Peñarroya-Belmez-Espiel	Banda septentrional.
Gabaldón <i>et al.</i> 1983a	Cuenca de Peñarroya-Belmez o Cuenca del Guadiato	Banda meridional, central y septentrional.
Gabaldón <i>et al.</i> 1983b	Materiales del Guadiato	Banda meridional, central ? y septentrional ?.
Gabaldón <i>et al.</i> 1983c	Área del Guadiato	Banda meridional, central y septentrional.
	Cuenca de Peñarroya-Belmez-Espiel	Banda septentrional
Julivert 1983	Cuenca de Peñarroya	Banda meridional, central y septentrional.
Quesada 1983	Cuenca del Guadiato	Banda meridional, central y septentrional.
Wagner <i>et al.</i> 1983a	Cuenca del Guadiato	Banda meridional, central y septentrional.
Wagner <i>et al.</i> 1983b	Cuenca de Peñarroya-Belmez-Espiel	Banda septentrional.
Wagner <i>et al.</i> 1984	Cuenca carbonífera del Guadiato que incluye la	Banda meridional, central y septentrional.
	Cuenca de Peñarroya-Belmez-Espiel	Banda septentrional.
Apalategui <i>et al.</i> 1985b	Cuenca del Guadiato con Unidad detrítica en facies Culm	Banda meridional.
	Unidad detrítico-carbonatada	Banda central.
	Unidad detrítica en facies continental	Banda septentrional.
Apalategui <i>et al.</i> 1985c	Cuenca del Guadiato con Unidad detrítica en facies Culm	Banda meridional.
	Unidad detrítico-carbonatada	Banda central.
	Unidad detrítica en facies continental	Banda septentrional.
	Unidad detrítico-carbonatada	Banda central.
	Unidad detrítica en facies continental	Banda septentrional.
Azcárate <i>et al.</i> 1985	Cuenca carbonífera del Guadiato	Banda meridional, central y septentrional.
Gabaldón <i>et al.</i> 1985a	Cuenca del Guadiato	Banda meridional, central y septentrional.
Gabaldón <i>et al.</i> 1985b	Cuenca del Guadiato	Banda meridional, central y septentrional.
Wagner y Jurado 1988	Cuenca de Peñarroya-Belmez-Espiel	Banda septentrional.
Gabaldón 1990a	Cuenca del Guadiato	Banda meridional, central y septentrional.
Gabaldón 1990b	Cuenca del Guadiato que incluye la	Banda meridional, central y septentrional.
	Cuenca de Peñarroya-Belmez-Espiel	Banda septentrional.
Cózar 1994	Cuenca del Guadiato	Banda meridional, central y septentrional.
Ramírez-Viu 1994	Cuenca del Guadiato	Banda meridional, central y septentrional.
Moreno-Eiris <i>et al.</i> 1995	Cuenca del Guadiato	Banda meridional, central y septentrional.
Cózar 1996	Cuenca del Guadiato	Banda meridional, central y septentrional.
Rodríguez <i>et al.</i> 1996	Cuenca del Guadiato	Banda meridional, central y septentrional.
Rodríguez y Falces 1996	Cuenca del Guadiato	Banda meridional, central y septentrional.
Falces 1998	Cuenca del Guadiato	Banda meridional, central y septentrional.
Wagner 1998	Cuenca de Peñarroya	Banda septentrional.
Cózar y Rodríguez 1999a	Área del Guadiato	Banda meridional, central y septentrional.

Fig. 2.1.- Denominaciones utilizadas por los diferentes autores al referirse al Carbonífero de la zona. Se relaciona con las bandas definidas por PÉREZ-LORENTE (1979). Los datos recogidos van de 1876 hasta 1998. Tablas modificadas de CÓZAR Y RODRÍGUEZ (1999a).

En el presente trabajo se consideran como válidas las unidades propuestas por CÓZAR & RODRÍGUEZ (1999a) (fig. 2.2), donde los autores actualizan la nomenclatura usada en la bibliografía para denominar los materiales carboníferos del Valle del Guadiato, por considerarla confusa e incorrecta. Para ello los autores contaron con información nueva acerca de la cartografía de la región y dataciones mucho más precisas que las obtenidas en trabajos previos.

NOMBRE ANTIGUO	UNIDAD	PISOS	
Banda septentrional	Cuenca de Peñarroya-Belmez-Espiel	Westphaliense B y C	
Banda central	Unidad de San Antonio-La Juliana	Terrígenos de Sierra Boyera	Namuriense A
		Sedimentos Autóctonos	Serpujoviense (E1-E2)
		Sedimentos Alóctonos	Viseense sup. (Z. 14-16)
	Unidad de la Sierra del Castillo	Viseense sup. (Z. 14-16)	
Banda meridional	Unidad del Fresnedoso	Viseense sup. (Z. 14-15, 16?)	

Fig. 2.2.- Resumen de las nuevas unidades propuestas por CÓZAR & RODRÍGUEZ (1999a) comparadas con las denominaciones antiguas. Tomada de CÓZAR Y RODRÍGUEZ (1999a).

2.3.- Antecedentes de estudios sobre conodontos del Carbonífero en la Península Ibérica

La tradición en el estudio de conodontos en la Península Ibérica es relativamente corta en relación con otros grupos fósiles. Como se recoge en GARCÍA-LÓPEZ & TRUYOLS (1995), los primeros trabajos sobre conodontos de España fueron publicados en 1958. Desde esa fecha este número ha ido aumentando sin cesar.

Existe una detallada publicación realizada por GARCÍA-LÓPEZ & TRUYOLS (1995), que ha sido de gran utilidad en el presente capítulo, donde se recogen todos los estudios sobre conodontos realizados en la Península Ibérica hasta esa fecha. En este trabajo se citan ya 193 publicaciones del Paleozoico y Triásico de la Península.

A continuación se ha incluido una bibliografía seleccionada de los diferentes trabajos basados en conodontos del Carbonífero (aunque no todos son exclusivos de este período) de la Península Ibérica:

- LYS, M. & SERRE, B. (1958). Contribution à la connaissance des microfaunes du Paléozoïque. Etudes micropaléontologiques dans le Carbonifère marin des Asturies (Espagne). *Rev. Inst. Fr. Pétrole Ann. Comb. Liq.*, 13 (6) : 879-916.
- ZIEGLER, W. (1959). Conodonten aus Devon und Karbon Südwesteuropas und Bemerkungen zur bretonischen faltung. *N. Jb. f. Geol. und Pal., Mh.*, 7 : 289-309.
- BOOGAARD, M. VAN DEN. (1963). Conodonts of Upper Devonian and Lower Carboniferous age from southern Portugal. *Geol. Mijnb.*, 42 (8): 248-259.

- BUDINGER, P. & KULLMANN, J. (1964). Zur Frage von sedimentations unterbrechungen im Goniatiten- und Conodonten- führenden Oberdevon und Karbon des Kantabrischen Gebirges (Nordspanien). *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.*, 7: 414-429.
- HIGGINS, A. C., WARNER-GENTIS, C. H. T. & WAGNER, R. H. (1964). Basal Carboniferous strata in part of northern León, NW Spain: Stratigraphy, Conodont and Goniatite faunas. *Bull. Soc. Belge Geol. Paleont. Hydrol.*, 72 (2): 205-248.
- ADRICHEM BOOGAERT, H. A. VAN (1965). Conodont-bearing formations of Devonian and Lower Carboniferous age in northern Leon and Palencia (Spain). *Leidse Geol. Meded.*, 31: 165-178.
- BUDINGER, P. (1965). *Conodonten aus dem Oberdevon und Karbon des Kantabrischen Gebirges (Nordspanien)*. Universidad de Tübingen. Tesis Doctoral (Inédita): 1-103.
- ADRICHEM BOOGAERT, H. A. VAN (1967). Devonian and Lower Carboniferous Conodonts of the Cantabrian Mountains (Spain) and their stratigraphic application. *Leidse Geol. Meded.*, 39: 129-192.
- HIGGINS, A.C. (1971). Conodont biostratigraphy of the Late Devonian-Early Carboniferous rocks of the south central Cantabrian Cordillera. *Trab. Geol. Univ. Oviedo*, 3: 179-192.
- WAGNER, R. H. & FERNÁNDEZ-GARCÍA, L. (1971). The Lower Carboniferous and Namurian rocks north north of La Robla (León). *Trab. Geol. Univ. Oviedo*, 4: 507-531.
- GROOS-UFFENORDE, H., KRYLATOV, S. & STOPPEL, D. (1972). Sur quelques synclinoriums à cœur réputé carbonifère des Pyrénées espagnoles. *C.R. Acad. Sci. Paris, (D)*, 274: 1885-1888.
- LOON, A. J. VAN (1972). A prograding deltaic complex in the Upper Carboniferous of the Cantabrian Mountains, the Prioro-Tejerina basin. *Leidse Geol. Meded.*, 48: 1-81.
- BOERSMA, K. TH. (1973). Devonian and Lower Carboniferous Conodont biostratigraphy, Spanish Central Pyrenees. *Leidse Geol. Meded.*, 49: 303-377.
- BOERSMA, K. TH. (1973). On the basal structure of *Siphonodella cooperi* HAS 1959 and *Siphonodella lobata* (BRANSON & MEHL) 1934. *Leidse Geol. Meded.*, 49: 39-57.
- BOYER, F., KRYLATOV, S. & STOPPEL, D. (1974). Sur le problème de l'existence d'une lacune sous les lydiennes à nodules phosphatés du Dinantien des Pyrénées et de la Montagne Noire (France-Espagne). *Geol. Jahrb.*, 9: 1-60.
- HIGGINS, A.C. (1974). Conodont zonation of the Lower Carboniferous of Spain and Portugal. *Int. Symp., Belg. Micropaleont. limits, Namur 1974*, 4 : 1-17.
- BOOGAARD, M. VAN DEN. & SCHERMERHORN, L. J. G (1975). Conodont faunas from Portugal and southwestern Spain. Part 3. Carboniferous conodonts at Sotiel Coronado. *Scripta Geol.*, 28 : 37-43.
- BUCHROITHNER, M. F. (1979). Die Conodontenchronologie im Karbon der Pyrenaën. *Mitt. Österr. Geol. Ges.*, 70 (1977): 75-118.
- HOFSTETTER, J. P., LECOLLE, M. & STOPPEL, D. (1979). Découverte et datation d'une fauna du Viséen inférieur dans les calcaires du sud-est d'Aznalcollar (Sevilla), Espagne. Consequences pour l'interprétation métallogénique de l'amas sulfuré voisin. *C.R. Acad. Sci. Paris, 288 (D)*: 855-858.
- BUCHROITHNER, M. F., FLÜGEL, E., FLÜGEL, H.W. & STATTEGGER, R (1980). Mikrofazies, Fossilien, Fossilien und Herkunft der Kalk-Gerölle im Karbon "Flysch" der Betischen Kordillere, Spanien. *Facies*, 2 : 1-54.
- STATTEGGER, K. (1980). Zur Stratigraphie und Paläogeographie des Karbon im Priorat (Katalonisches Küstengebirge, Spain). *Mitt. Österr. Geol. Ges.*, 73, (1980): 153-162.
- BOOGAARD, M. VAN DEN. & VÁZQUEZ-GUZMÁN, F. (1981). Conodont faunas from Portugal and southwestern Spain. Part. 5. Lower Carboniferous conodonts at Santa Olalla de Cala (Spain). *Scripta Geol.*, 61: 1-8.
- FRANKENFELD, H. (1981). Krustenbewegungen und Faziesentwicklung im Kantabrischen Gebirge (Nordspanien) vom Ende der Devonriffe (Givet-Frasne) bis zum Tournai. *Clausthaler Geol. Abh.*, 39: 1-91.

- MÉNDEZ, C. & MENÉNDEZ, J. R. (1981). Conodontos del Bashkiriense superior y Moscoviense inferior en una sección de la Cordillera Cantábrica (NO de España). *Trab. Geol. Univ. Oviedo*, 11: 129-134.
- HIGGINS, A. C. & WARNER-GENTIS, C. H. T. (1982). Conodonts, Goniatites and Biostratigraphy of the Earlier Carboniferous from the Cantabrian Mountains, Spain. *Paleontology*, 25 (2): 313-350.
- MARQUINEZ, J. L., MENDEZ, C. A., MENENDEZ, J. R., SANCHEZ DE POSADA, L.C. & VILLA, E. (1982). Datos bioestratigráficos de la sucesión carbonífera (Turnesiense-Kasimoviense) de las Llacierias (Picos de Europa, N. de España). *Trab. Geol. Univ. Oviedo*, 12: 187-193.
- TRUYOLS, J. & SANCHEZ DE POSADA, L. C. (1982). Correlaciones bioestratigráficas en el Carbonífero pre-Estefaniense de la Cordillera Cantábrica (España). *Curso Conf. Picg R. Acad. C. Exactas Fis. Nat. Madrid*, 2: 31-60.
- BOOGAARD, M. VAN DEN. (1983). On some occurrences of *Diplognathodus* in Carboniferous strata of Western Europe and North Africa. *Scripta Geol.*, 69: 19-28.
- HERBIG, H. G. (1983). El Carbonífero de las Cordilleras Béticas. In: Martínez Díaz, C., *Carbonífero y Pérmico de España X Congr. Int. Estrat. Geol. Carbonífero, Madrid 1983*: 343-356.
- OLIVEIRA, J. T. (1983). The marine Carboniferous of South Portugal: a stratigraphic and sedimentological approach. *Mem. Serv. Geol. Portugal*, 29 (The Carboniferous of Portugal): 3-37.
- PARK, SOO-IN. (1983). Zonenfolge, phylogenie und taxonomie Karbonischer Conodonten zwischen Tournai und Westfal (Westeuropa). *In-Diss. Marburg*,: 1-181 (Inédita).
- RAVEN, J. G. M. (1983). Conodont biostratigraphy and deposicional history of the Middle Devonian to Lower Carboniferous in the Cantabrian Zone (Cantabrian Mountains, Spain). *Leidse Geol. Meded.*, 52: 255-339.
- TRUYOLS, J., coord. (1983). El Carbonífero del NW. De España, 27-188. In: Martínez Díaz, C., "Carbonífero y Pérmico de España". *X Congr. Int. Estrat. Geol. Carbonífero, Madrid 1983*: 1-502.
- GARCÍA-ALCALDE, J. L., ARBIZU, M., PARDO-ALONSO, M. V. & GARCÍA-LÓPEZ, S. (1984). El límite Devónico-Carbonífero en el área de Guadalmez-Santa Eufemia (Provs. De Ciudad Real y Córdoba, Sierra Morena, España). *I Congr. Español de Geol.*, 1: 421-430.
- HERBIG, H. G. (1984). Rekonstruktion eines nicht mehr existenten sedimentationsraumes. Die Klakgerölle im Karbon-Flysch der Malagiden (Betische Kordillere, Südsanien). *Facies*, 11 : 1-108.
- JOSEPH, J., MIROUSE, R. & PERRET, M. F. (1984). Calcaires dévoniens et carbonifères du Monte Tobazo (Pyrénées aragonaises, Huesca, Espagne). *Acta Geol. Hispánica*, 19 (3): 149-166.
- TRUYOLS, J., GONZALEZ-LASTRA, J., MARQUINEZ-GARCÍA, J., MARTÍNEZ-DÍAZ, , C., MÉNDEZ-FERNÁNDEZ, C.A., MENÉNDEZ-ALVAREZ, J. R. & SANCHEZ DE POSADA, L. C. (1984). Preliminary note on two marine sections (Tournaisian-Kasimovian) in the Picos de Europa area (Cantabrian Mountains, NW. Spain). *C.R. IX Int. Congr. Strat. Geol. Carb., Washington-Urbana 1979*, 2: 148-156.
- ANADON, P., JULIVERT, M. & SAEZ, A. (1985). Aportación al conocimiento del Carbonífero de las Cadenas Costeras Catalanas. *X Congr. Int. Strat. Geol. Carb., Madrid 1983, C.R.*, 1: 99-106.
- CARBALLEIRA, J., CORRALES, I., VALLADARES, I., NAVAL, A., RUIZ, F., LORENZO, S., MARTÍNEZ-CHACON, M. L., MÉNDEZ, C. A., SÁNCHEZ DE POSADA, L. C. & TRUYOLS, J. (1985). Aportaciones al conocimiento de la estratigrafía de la Formación San Emiliano (Carbonífero, Cordillera Cantábrica) en su área tipo. *X Congr. Int. Strat. Geol. Carb., Madrid 1983, C.R.*, 1: 345-362.

- GARCÍA-ALCALDE, J. L., MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, J. R., GARCÍA-LÓPEZ, S. & SOTO, F. (1985). El Devónico superior y el Carbonífero inferior del Sinclinal de Beberino (Pola de Gordón, NO de España). *X Congr. Int. Strat. Geol. Carb., Madrid 1983, C.R., 2*: 375-386.
- HAUPTMANN, M. (1985). *Geologie, Mikrofazies und Conontenstratigraphie Karbonatischer Gesteine des Paläozoikums der Malagiden in der Umgebung von Almogia, Provinz Málaga, Südsptanien*. Inst. Paläont. Univ. Erlangen. Tesis doctoral (Inédita): 1-77.
- HERBIG, H. G. & MAMET, B. (1985). Stratigraphy of the Limestone Boulders, Marbella Formation (Betic Cordillera, Southern Spain). *C.R. X Congr. Int. Estrat. Geol. Carbonífero, Madrid 1983, 1*: 199-212.
- MARTÍNEZ-CHACON, M. L., MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, J. R., SÁNCHEZ DE POSADA, L. C. & TRUYOLS, J. (1985). Aportaciones al conocimiento de la Formación Ricacabiello (Carbonífero de la Cordillera Cantábrica, N. de España) y su contenido paleontológico. *Trab. Geol. Univ. Oviedo, 15*: 53-65.
- MÉNDEZ, C. & MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, J. R. (1985). Conodontos carboníferos de las regiones del Manto del Ponga y Picos de Europa (Oriente de Asturias, N. de España). *X Congr. Int. Strat. Geol. Carb., Madrid 1983, C.R., 1*: 71-82.
- OLIVEIRA, J. T., HORN, M., KULLMANN, J. & PAPROTH, E. (1985). The stratigraphy of the Upper Devonian and Carboniferous sediments of southwest Portugal. *X Congr. Int. Strat. Geol. Carb., Madrid 1983, C.R., 1*: 107-120.
- RODRÍGUEZ-FERNÁNDEZ, L. R., GARCÍA-ALCALDE, J. L. & MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, J. R. (1985). La sucesión del Devónico superior y Carbonífero inferior en el Sinclinal de Alba (León, NO. de España). *X Congr. Int. Strat. Geol. Carb., Madrid 1983, C.R., 1*: 133-144.
- SUSIAC, R. (1985). Estudio micropaleontológico de los Conodontos del Carbonífero de Ocejó de la Peña, Santa Olaja de la Varga (León) y Barruelo de Santullán (Palencia). *Univ. Compl. Madrid, Serv. Reprografía*: 1-323.
- LOEVEZIEN, G. B. S. VAN (1986). Stratigraphy and facies of the Nocedo, Fueyo and Ermita Formations (Upper Devonian to Lowermost Carboniferous) in León, N. Spain. *Scripta Geol., 81*: 1-116.
- ROMBARDET, M., WEYANT, M., LAVEINE, J. P. & RACHEBOEUF, P. R. (1986). Le Carbonifère inférieur du syncinal du Cerrón, del Hornillo (Province de Seville, Espagne). *Révue de Paléobiologie, 5* (1): 71-90.
- SANZ, J. (1986). *Estratigrafía, Sedimentología y Bioestratigrafía (Conodonta) del Devónico-Carbonífero inf. en el área de la Tossa d' Alp*. Univ. Barcelona. Tesis Licenciatura (Inédita): 1-274.
- GARCÍA-ALCALDE, J. L., MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, J. R. (1988). The Devonian-Carboniferous boundary in the Asturo-leonese Domain (Cantabrian Mountains, NW Spain). *Cour. Forsch. Inst. Senckeberg, 100* : 21-37.
- ROMBARDET, M., WEYANT, M., BRICE, D. & RACHEBOEUF, P. R. (1988). Dévonien superior et Carbonifère inferior dans le nord de la province de Seville (Espagne). Age et importance de la première phase hercynienne dans la zone d' Ossa-Morena. *C.R. Acad. Sci. Paris, 307* (2): 1091-1095.
- MÉNDEZ, C. (1990). *Conodontos del Carbonífero superior de la Cordillera Cantábrica*. Tesis Doctoral Univ. Oviedo: 1-213 (Inédita).
- MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, J. R. (1991). Conodontos del Carbonífero Inferior y Medio de la Cordillera Cantábrica. *Tesis Doctoral Univ. Oviedo, 1-283* (Inédita).
- BOOGAARD, M. VAN DEN (1992). The recurrence of *Vogelsnathus campbelli*- dominated conodont faunas in the Viséan and early Namurian of the Cantabrian Mts (Spain): a reflection of sea-level fluctuations?. *Scripta Geol., 99*: 1-33.
- PERRET, M. F. (1993).- Recherches micropaléontologiques et biostratigraphiques (Conodontes-Foraminifères) dans le Carbonifère Pyreneen. *Actes du Laboratoire de Géologie Sédimentaire et Paléontologie de l' Université Paul-Sabatier Toulouse, Série 2, Mémoires, 21*: 1-597.

- RODRÍGUEZ-CAÑERO, R. (1993). *Contribución al estudio de los conodontos de Paleozoico del complejo Maláguide (Cordillera Bética)*. Tesis Doctoral Univ. Malaga, (mayor parte Devónico): 1-474. (Inédita).
- SANZ-LÓPEZ, J. (1995). *Estratigrafía y bioestratigrafía (conodontos) del Silúrico Superior-Carbonífero Inferior del Pirineo oriental y central*. Tesis Doctoral: 1-717. (Inédita).
- RODRÍGUEZ-CAÑERO, R. & GUERRA-MERCHAN, A. (1996).- Nuevos datos sobre la fauna de conodontos y la edad de la Formación Falcona (complejo Malaguide, Cordillera Bética, España). *Revista Española de Paleontología*, 11 (2): 235-246.
- BELKA, Z. & LEHMANN, J. (1998).- Late Visean / early Namurian conodont succession from the Esla area of the Cantabrian Mountains, Spain. *Acta Geológica Polónica*, 48 (1): 31-41.
- GARCÍA-LÓPEZ, S., SANZ-LÓPEZ, J. & PARDO-ALONSO, M. V. (1999).- Conodontos (bioestratigrafía, biofacies y paleotemperaturas) de los sinclinales de Almadén y Guadalmez (Devónico-Carbonífero Inferior), zona centroibérica meridional, España. *Revista Española de Paleontología*. Nº extraordinario: 161-172.
- O'DOHERTY, L., RODRÍGUEZ-CAÑERO, R., HANS-JÜRGEN, GURSKY, MARTÍN-ALGARRA, A. & CARIDROIT, M. (2000).- New data on Lower Carboniferous stratigraphy and palaeogeography of the Malaguide Complex (Betic Cordillera, Southern Spain). *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Serie II. Sciences de la Terre et des Planetes*, 331 (8): 533-541.
- SANZ-LÓPEZ, J., MELGAREJO, J. C. & CRIMES, T. P. (2001).- Stratigraphy of Lower Cambrian and unconformable Lower Carboniferous beds from the Valls Unit (Catalonian Coastal Ranges). *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Serie II. Sciences de la Terre et des Planetes*, 330 (2): 147-153.
- GARCÍA-LÓPEZ, S., SANZ-LÓPEZ, J. & SARMIENTO, G. N. (2002). The Palaeozoic succession and conodont biostratigraphy of the section between Cape Peñas and Cape Torres (Cantabrian coast, NW Spain). *Cuadernos del Museo Geominero*, Nº1:125-161, IGME, Madrid 2002.
- GARCÍA-LÓPEZ, S. & SANZ-LÓPEZ, J. (2002). Devonian to Lower Carboniferous conodont biostratigraphy of the Bernesga Valley section (Cantabrian Zone, NW Spain). *Cuadernos del Museo Geominero*, Nº1: 163-205, IGME, Madrid 2002.
- MENDEZ, C. A. (2002). Carboniferous conodonts of the Ponga and Picos de Europa units (Cantabrian Zone, North Spain). *Cuadernos del Museo Geominero*, Nº1: 207-227, IGME, Madrid 2002.
- SANZ-LÓPEZ, J. (2002). Devonian and Carboniferous pre-Stephanian rocks from the Pyrenees. *Cuadernos del Museo Geominero*, Nº1: 367-389, IGME, Madrid 2002.
- SANZ-LÓPEZ, J. (2002). Devonian and Lower Carboniferous rocks from the Cadí nappe (eastern Pyrenees). *Cuadernos del Museo Geominero*, Nº1: 419-438, IGME, Madrid 2002.

ESTRATIGRAFÍA

3.- ESTRATIGRAFÍA

3.1.- Introducción

Atendiendo a las unidades propuestas por CÓZAR & RODRÍGUEZ (1999a) ya mencionadas (fig.2.2) y representadas en la figura 1.3, las secciones estudiadas se encuentran localizadas en el **Área del Guadiato**, en la **Unidad de la Sierra del Castillo**, en lo que tradicionalmente se conocía como banda central.

Esta unidad está constituida según CÓZAR & RODRÍGUEZ (1999a), por los bloques calizos de la Sierra del Castillo, El Couce y Sierra Boyera. Estos grandes bloques de calizas representan sucesiones estratigráficas continuas, de edad Visense superior únicamente. El emplazamiento de estas calizas tuvo lugar durante movimientos tectónicos de la zona, en períodos posteriores a la sedimentación, mediante posibles pinzamientos sufridos al cabalgar los materiales del Visense de la región sobre los del Serpujoviense.

La sedimentación general de esta unidad responde a facies de plataforma somera, fundamentalmente carbonática. La potencia de estos materiales es de difícil estimación; esto se debe a que los afloramientos presentan escasa continuidad lateral por su tipo de emplazamiento, controlado por la tectónica local. Aún así, CÓZAR & RODRÍGUEZ (1999a) estiman una potencia de al menos 400 metros mediante la suma de las diferentes secciones estratigráficas estudiadas.

El presente trabajo se basa en las secciones estudiadas en el bloque de la Sierra del Castillo, por ser considerado el más representativo de los que constituyen la Unidad de la Sierra del Castillo, y por presentar los mejores afloramientos, la mayor potencia y variación de facies (CÓZAR, 1994, 1996, 1998, RODRÍGUEZ & FALCES, 1996).

	0	1	2	3	4	5	6
MISSISSIPPIAN	Míd. Vis.	13	α β γ δ	V2b	LIVIAN	Cf5	HOLKERIAN
	15	α β	V3b	WARNANTIAN	ASBIAN	Cf6	
							16i
	16s	inf sup	δ	V3c	WARNANTIAN	BRIG.	
							17
	18	Nm 1b	NAMURIAN	PENDLEIAN (E1)			
					SERPUKHOVIAN		

En las diferentes secciones levantadas en la Unidad de la Sierra del Castillo, CÓZAR (1998) Y CÓZAR & RODRÍGUEZ (1999a) infirieron una edad correspondiente al Visense superior. Las dataciones fueron realizadas mediante el estudio de asociaciones de foraminíferos, en su mayoría endotíridos (Fusulinina) y se empleó como escala de referencia la de MAMET (1974). Con esta escala se identificaron las Zonas 14, 15 y 16, todas ellas del Visense superior (CÓZAR, 1998) (fig. 3.1).

Fig. 3.1.- Correlación entre diferentes biozonaciones.
 0- Subsistema.
 1- Series.
 2- Zonas de foraminíferos de Mamet (1974).
 3- Zonas con microfauna de Inglaterra.
 4- Pisos definidos en Bélgica.
 5- Zonas con microfauna de Bélgica y Francia.
 6- Pisos definidos en Gran Bretaña.
 Modificada de CÓZAR (1998).

3.2.- Descripción de las columnas estratigráficas

Todas las columnas estudiadas en el presente trabajo fueron levantadas para los estudios de CÓZAR (1994, 1998). Por tanto, la descripción de éstas columnas se basa en los trabajos originales de este autor. Para una información más detallada, se remite a los ya citados trabajos de CÓZAR (1994 y 1998).

La numeración de los niveles está acompañada de los siguientes símbolos:

■ - Para indicar los niveles muestreados para el estudio de conodontos.

☆ - Para indicar aquellos niveles que han dado resultados positivos en la búsqueda de conodontos.

3.2.1.- Columna estratigráfica de la Cantera de la Sierra del Castillo

Esta columna (fig. 3.2A) fue levantada en 1993 por M. E. ARRIBAS MOCOROA, E. MORENO-EIRIS Y P. CÓZAR; se levantó en la cantera situada al NW de la Sierra del Castillo, que se incluye en la hoja 880 (Espiel) del plan Magna a escala 1:50.000. con dirección SO-NE y su localización exacta viene dada por las siguientes coordenadas referidas al meridiano de Greenwich:

La base: 5° 2' 20'' (Longitud Oeste)- 38° 11' 5'' (Latitud Norte).

El techo: 5° 2' 10'' (Longitud Norte)- 38° 11' 8'' (Latitud Norte).

Esta columna ha sido descrita por MORENO-EIRIS *et al.* (1995), CÓZAR (1996), RODRÍGUEZ Y FALCES (1996) y RODRÍGUEZ *et al.* (2002), pero quién realizó la primera y más detallada descripción fue CÓZAR (1994), en cuyo trabajo se basa la realizada a continuación. Se describen los diferentes niveles, de base a techo así como los diferentes taxones fósiles encontrados en éstos hasta la fecha, sin incluir los conodontos estudiados en el presente trabajo. Se han realizado ciertas modificaciones en la sección original, que son mencionadas en los correspondientes niveles, para el estudio de conodontos.

- La base de la columna se encuentra cubierta por depósitos cuaternarios pertenecientes a coluviones de la ladera de la montaña.

- 1) ■☆ - 5,40 m.- Caliza micrítica, wackestone de color grisáceo oscuro, separada en bancos métricos por ligeras pasadas margosas de tamaño milimétrico. Se encuentran litoclastos escasos que fundamentalmente son intraclastos. Los bioclastos prácticamente no han sufrido selección y se encuentran con un grado de fragmentación bastante alto, y más acusado en los bioclastos de gran tamaño.

-Contenido bioclástico: Equinodermos (en general crinoides), ostrácodos, bivalvos, espigas de braquiópodos y braquiópodos, espículas de esponjas, gasterópodos, briozoos, trilobites, algas dasycladáceas (*Koninckopora*), corales coloniales faceloides y solitarios con disepimentos y foraminíferos. Muchos de los bioclastos presentan envueltas algares y aparece un porcentaje pequeño de oolitos.

- 2) ■ - 3,60 m.- Caliza micrítica, packstone de color oscuro, y constituida fundamentalmente por intraclastos, separados por pequeñas películas de arcillas y óxidos de hierro. La selección del tramo es ligera, siendo su grado de fragmentación variable, desde alto a moderado.

-Contenido bioclástico: El componente fundamental es *Koninckopora*, pero también se encuentran aunque en menor proporción: placas de equinodermos y crinoides, bivalvos, briozoos, espículas de esponjas, ostrácodos, trilobites, braquiópodos, otras algas, corales coloniales faceloides y solitarios con disepimentos y foraminíferos. Muchos de los bioclastos presentan envueltas algares. Puede haber un porcentaje del 5% de peloides.

- 3) ■ - 18 m.- Caliza bioclástica de color negro, de wackestone a packstone, que está dividida en bancos de 20 a 30 centímetros de espesor, excepcionalmente de 40 centímetros. En este tramo se diferencian dos zonas (ambas muestreadas para el estudio de conodontos):
- La primera (a la base), es ligeramente estratocreciente y tiene bancos granocrecientes. Estos bancos pueden terminar con laminaciones algales a gran escala (centimétricas) y están separados por pasadas milimétricas de margas. Puede tener un mínimo porcentaje de terrígenos. El depósito está muy mal seleccionado y presenta un grado de fragmentación muy alto, que afecta incluso a los bioclastos de pequeño tamaño.
 - Contenido bioclástico:** Los bioclastos fundamentales son placas de crinoides y de equinodermos en general, también hay un alto porcentaje de algas (*Konickopora* y *Fasciella*). Además hay braquiópodos, briozoos, corales faceloides y solitarios con disepimentos y foraminíferos.
 - La segunda (a techo), es granocreciente pero no es estratocreciente, además, no presenta laminaciones a techo de los bancos. Otra diferencia de esta zona es que presenta una gran cantidad de peloides (entre un 20 y un 40% de contenido) y una cantidad y diversidad mayores de bioclastos. Los bioclastos presentan un grado de selección bimodal, con una acumulación de clastos gruesos, en una matriz de clastos de tamaño medio. El grado de fragmentación es alto pero menor en los clastos gruesos.
 - Contenido bioclástico:** Equinodermos en general, crinoides, briozoos, ostrácodos, bivalvos, espinas de braquiópodos y conchas, espículas de esponjas, corales faceloides y solitarios con disepimentos, algas, foraminíferos y peloides.
- 4) ■ - 10,10 m.- Caliza bioclástica, packstone, dividida en bancos de 40 a 60 cms, estratocrecientes y separados por costras carbonatadas. Este tramo presenta un grado de selección malo y una fragmentación moderada, diferenciándose dos zonas, una completamente llena de oolitos más o menos bien clasificados y por otro lado, secuencias de pequeña potencia (milimétrica), granocreciente, separadas por estilolitos no muy marcados y rellenos de arcillas.
- Contenido bioclástico:** Destaca sobre todo el alto contenido en oolitos, entre el 20 y el 30% del total. Además, se encuentran braquiópodos, briozoos, placas de equinodermos, gasterópodos, corales faceloides y solitarios con disepimentos, algas y bioclastos. Muchos de los bioclastos pueden presentar envueltas algales.
- 5) ■ - 9 m.- Caliza bioclástica, packstone, dispuesta en bancos métricos, de aspecto muy masivo y de color gris claro. Grado de fragmentación alto y selección moderada.
- Contenido bioclástico:** lo más abundante son algas (*Koninckopora* exclusivamente), además se encuentran briozoos, braquiópodos, equinodermos, corales faceloides y solitarios con disepimentos, foraminíferos y un porcentaje pequeño de oolitos y peloides. Muchos componentes pueden presentar cubiertas algales.
- 6) ■ - 6,60 m.- Calizas bioclásticas de color muy oscuro, negruzco, con un cierto aspecto tableado, de wackestones a packstone. Está dispuesta en bancos de 20 a 40 cms, en secuencias granocrecientes y con un mayor contenido bioclástico a techo. La selección es muy baja y el grado de fragmentación es escaso.
- Contenido bioclástico:** Equinodermos, bivalvos, ostrácodos, briozoos, algas, corales faceloides y solitarios con disepimentos, espículas de esponjas y esponjas completas y foraminíferos. Una gran cantidad de estos bioclastos presenta envueltas algales y hay una presencia importante de peloides.
- 7) ■ - 3,5 m.- Caliza bioclástica, packstone-grainstone de color gris claro, dividida en 2 bancos de escala métrica. Este tramo es claramente granocreciente, posee una selección media y un grado de fragmentación alto, pero menos que en tramos anteriores. Se observan procesos de micritización.

-Contenido bioclástico: La casi totalidad de los bioclastos son algas *Koninckopora* aunque también pueden encontrarse otras algas, braquiópodos, placas de equinodermos, corales faceloides y solitarios con diseppimentos y foraminíferos.

- 8) ■☆ - 6,40 m.- Caliza bioclástica con aspecto tableado en bancos de 20 a 40 cms, formando secuencias granocrecientes, con dos partes diferenciadas:

-La base tiene bancos centimétricos en los que se pasa de wackestone a bindstone de base a techo, lo que da un aspecto granocreciente. Esta parte presenta un porcentaje y un tamaño de bioclastos mayor. La selección es variada y se aprecia una selección hidráulica de los bioclastos alargados que tienen una disposición horizontal.

-Contenido bioclástico: El componente fundamental de la microfacies son las algas pero además aparecen placas de equinodermos, briozoos, espículas de esponjas, braquiópodos, trilobites, ostrácodos, gasterópodos, bivalvos, corales faceloides y solitarios con diseppimentos y foraminíferos.

-El techo posee unas características similares pero presenta un aumento de la fracción bindstone.

-Contenido bioclástico: braquiópodos, briozoos, equinodermos en general, crinoides, gasterópodos, algas, corales faceloides y solitarios con diseppimentos y foraminíferos.

- 9) ■☆ - 3,6 m.- Margas con pasadas de calizas margosas, de aspecto tableado y colores rojizos.

-Contenido bioclástico: únicamente se encuentran en este nivel corales solitarios con diseppimentos. Abundante bioturbación (Zoophycos y Thalasinoides).

- 10) ■☆ - 37,80 m.- Calizas bioclásticas negras, tableadas, en bancos de 20 cms de potencia.

Packstone a lo largo de toda la potencia, con pequeñas oscilaciones a wackestone en bancos aislados. En la base se pueden reconocer ripples de oscilación. Pueden aparecer grapestones aislados. Este nivel presenta una selección en general muy buena, siendo uno de los niveles con una mayor orientación de los bioclastos, aunque de modo excepcional pueden aparecer bioclastos de mayor tamaño (generalmente los grapestones). El grado de fragmentación es muy alto en todo el tramo. Este nivel, se estudió como un tramo único por CÓZAR (1994), pero fue dividido en tres subtramos (CCS/10a, CCS/10b y CCS/10c), con similares litologías, aprovechando su gran potencia, para observar si existen variaciones del contenido fósil en la vertical. Estas diferencias sí han sido encontradas en el registro de conodontos, como se detalla en el capítulo de resultados obtenidos.

-Contenido bioclástico: Fundamentalmente está constituido por braquiópodos y equinodermos aunque también presenta ostrácodos, bivalvos, briozoos, espículas de esponjas, trilobites, algas, corales faceloides y solitarios con diseppimentos y foraminíferos.

- 11) ■☆ - 24,20 m.- Calizas bioclásticas tableadas dispuestas en bancos de 10 a 20 cms de potencia,

separadas por pasadas de margas, más potentes en la base. La sucesión es estratocreciente y el color de las calizas es muy oscuro, negro. Los bancos pueden pasar de wackestone a packstones, siendo éstos los predominantes. Presenta un grado de selección bastante bueno y una fragmentación bastante alta. Este tramo también fue dividido en dos (CCS/11a y CCS/11b) para el presente estudio.

-Contenido bioclástico: El componente mayoritario son los foraminíferos y además hay braquiópodos, algas, placas de crinoides, espinas de equinodermos, ostrácodos, trilobites, briozoos, espículas de esponjas, heterocorales y otros corales faceloides y solitarios con diseppimentos.

12) ■- 7,30 m.- Calizas tableadas a masivas, divididas en bancos que pueden medir entre 15 cm y 1 metro. Son packstones bioclásticos. Los bancos no presentan una continuidad lateral muy grande (decenas de metros), pero lateralmente, el tramo sí conserva sus características. La selección es regular y el grado de fragmentación es muy alto. De entre todos los bancos destacan 3, de 1m, 4m y 30 cms de potencia, situados en la base, a 4 metros de éste y en el techo del tramo respectivamente. Estos bancos se diferencian de los demás por su gran abundancia de *Siphonodendron*, fracturados generalmente y concentrados, así como fragmentos de colonias de estos corales.

-Contenido bioclástico: braquiópodos, trilobites, ostrácodos, bivalvos, crinoides, algas, briozoos, corales faceloides y solitarios con disepimentos y foraminíferos. Algunos clastos pueden tener envueltas algares.

13) ■☆- 11,80 m.- Caliza bioclástica, tableada, packstone, donde aparecen dos niveles de concentración de *Siphonodendron*, uno a tres metros de la base y de 15 cms de espesor y el otro a 2 metros del anterior y 10 cms de potencia. Entre ambos niveles y sobre ellos aparecen packstone, fundamentalmente grapestone (muy abundantes). La selección del tramo es bimodal, con una matriz fina bien seleccionada y grapestone de gran tamaño, bastante complejos y distribuidos al azar. El grado de fragmentación de la matriz es alto.

-Contenido bioclástico: Además de grapestone, se encuentran braquiópodos, briozoos, trilobites (muy abundantes), bivalvos, ostrácodos, corales solitarios con disepimentos, placas de equinodermos y crinoides, algas y foraminíferos.

14) ■- 13,40 m.- Caliza bioclástica de colores ocres, en bancos de 10 a 40 cms, con aspecto tableado en algún sector. Se diferencian 3 partes que de base a techo son:

-La primera, constituye los 8 primeros metros, grainstones fundamentalmente de algas. El grado de fragmentación es alto y la selección es bastante buena, con los bioclastos orientados perfectamente.

-Contenido bioclástico: grapestones, braquiópodos, briozoos, algas, foraminíferos, equinodermos y crinoides, y corales faceloides y solitarios con disepimentos. Muchos de estos bioclastos pueden tener envueltas algares y además pueden aparecer oncolitos.

-El segundo, mide 2,40 metros, y es un grainstone/packstone de grapestone/oncolitos, en bancos de 30 cms. La selección de los bioclastos es nula y la fragmentación muy alta.

-Contenido bioclástico: una gran acumulación de braquiópodos gigantoproducidos, que destacan por sus colores más rojizos. Además hay otros braquiópodos, algas, foraminíferos, placas de crinoides, gasterópodos y corales.

-El tercer tramo mide 3 metros y posee las mismas características y contenido que el primero.

El techo de estos tramos está cubierto por terreno arado de una plantación de almendros.

3.2.2.- Columna estratigráfica de El Collado

Esta columna (fig. 3.2B) se levantó en sentido SW-NE, atravesando hacia su parte media la pista de tierra que conduce hacia la Ermita de la Estrella. Sus coordenadas figuran en la hoja 880 (Espiel) del Magna, a escala 1:50.000; éstas son referidas al meridiano de Greenwich:

La base: 5° 1' 40'' (Longitud Oeste) - 38° 10' 30'' (Latitud Norte).

El techo: 5° 1' 20'' (Longitud Oeste) - 38° 10' 40'' (Latitud Norte).

Esta sección también es mencionada en RODRÍGUEZ *et al.* (2002), pero la descripción de detalle es de CÓZAR (1994).

A continuación se describen los niveles estudiados por CÓZAR (1994) de base a techo, con algunas modificaciones realizadas en el presente estudio. No están incluidos los conodontos, que se han encontrado en el presente trabajo:

- 0) 2 m. observados (base cubierta).- Caliza micrítica dividida en bancos de alrededor de 40 cms. Es un grainstone de peloides. Existe un 10% de intraclastos y un 50% de peloides.
-Contenido bioclástico: Además de los peloides ya citados se pueden encontrar en porcentajes muy pequeños, braquiópodos, briozoos, algas, ostrácodos, corales faceloides y solitarios con disepimentos y foraminíferos.
- 1) ■☆ - 4,5 m.- Caliza bioclástica dividida en bancos de aproximadamente 20 cms, separados por pasadas centimétricas de margas. Es un packstone y la selección es prácticamente nula, pudiendo encontrarse clastos de todos los tamaños. La fragmentación es muy grande y los clastos alargados están orientados. Este tramo presenta una gran cantidad de materia orgánica que le aporta un aspecto muy negruzco.
-Contenido bioclástico: braquiópodos y crinoides muy abundantes, y además algas, foraminíferos, corales faceloides y solitarios con disepimentos y briozoos.
- 2) ■☆ - 5,5 m.- Caliza bioclástica de color negro, dividida en bancos de unos 20 cms de potencia, donde se diferencian: 1 banco de 20 cms, a 1,5 metros de éste, otros bancos de 6 cms, y 2,40 metros por encima de éste, otro banco de 30 cms. Los dos primeros de estos bancos presentan *Siphonodendron* acumulados y totalmente fracturados; y el tercero, de una continuidad lateral escasa (aproximadamente 8 metros), presenta pequeñas colonias completas de *Siphonodendron* en posición de vida, proporcionando el principal criterio de polaridad de la serie estratigráfica.
-Contenido bioclástico: Aparte de los *Siphonodendron* de estos tres bancos, los que afloran entre medias son packstone con otros tipos de corales solitarios con disepimentos, braquiópodos, algas, ostrácodos, equinodermos y placas de crinoides.
- 3) ■☆ - 9 m.- Calizas bioclásticas con intercalaciones de margas, en bancos de decenas de centímetros. Estas calizas son packstone. La selección de los bioclastos es mala y el grado de fragmentación moderado. La base del tramo tiene muchos grapestones y a techo pueden aparecer intraclastos.
-Contenido bioclástico: sobre todo, algas del tipo *Fasciella*, grapestones, placas de crinoides, briozoos, otras algas, ostrácodos, braquiópodos, bivalvos, trilobites, foraminíferos, corales faceloides y solitarios con disepimentos.

- 4) ■- 8,50 m.- Calizas bioclásticas bastante masivas, grainstone-packstone fundamentalmente de peloides y dividida en bancos de unos 40 cms de potencia, con escasas pasadas de margas de poca potencia (milimétrica). La selección es moderada y el grado de fragmentación es escaso.
-Contenido bioclástico: Muchos de los bioclastos tienen envueltas algales y puede haber un porcentaje del 10% de grapestones. Se encuentran placas de crinoides y equinodermos en general, foraminíferos, briozoos, algas, bivalvos, gasterópodos, espículas de esponjas, ostrácodos, trilobites y corales faceloides y solitarios con diseppimentos.
- 5) ■- 10,5 m.- Alternancia de calizas bioclásticas y margas, en bancos de unos 0,4 a 1 metros de potencia. Este tramo está semicubierto.
-Contenido bioclástico: placas de crinoides y equinodermos en general, braquiópodos y corales faceloides y solitarios con diseppimentos.
- 6) ■- 13,60 m.- En este tramo se pueden diferenciar 4 subtramos. Aún así, para el estudio de conodontos, fue considerado como un tramo único.
-6.1.- 6 metros de calizas tableadas con packstones bioclásticos en bancos de 10 a 20 cms de potencia, con intercalaciones de margas.
-6.2.- 1,6 metros de calizas masivas muy bioclásticas en bancos de 40 a 60 cms, con escasas pasadas de margas separando las calizas, las cuales se diferencian bien por su alto contenido en oolitos.
-6.3.- 3 metros de margas que pasan a un banco de calizas masivas.
Estos tres subtramos son packstone, con una selección muy buena y un grado de fracturación variable.
-Contenido bioclástico: en estos 3 subtramos el componente mayoritario son los oolitos, pero también se encuentran braquiópodos, algas, briozoos, foraminíferos, gasterópodos, bivalvos, equinodermos, trilobites y corales faceloides y solitarios con diseppimentos.
-6.4.- 3 metros de calizas nodulares tableadas, cuyos nódulos corresponden a un packstone de algas. Los nódulos están separados por estilolitos. Presentan grados de selección y fracturación moderados.
-Contenido bioclástico: algas, corales faceloides y solitarios con diseppimentos, braquiópodos, foraminíferos, ostrácodos, briozoos, equinodermos y crinoides.

En este punto hay 8,5 metros de tramo cubierto (cruce del camino).

- 7) ■☆ ?- 21,9 m.- Intercalaciones de calizas bioclásticas con margas. Este tramo originariamente se dividió en 3 subtramos, pero para el presente estudio, se dividió únicamente en 2 (COL/7a y COL/7b). El subtramo 7a se corresponde con el 7.1 y el 7b engloba los tramos 7.2 y 7.3 originales, estudiados por CÓZAR (1994) que se describen a continuación:
-7.1.- 19 metros de calizas masivas (en bancos de 30 a 40 cms), calizas bioclásticas tableadas (en bancos de 10 a 20 cms) y margas intercaladas. Las facies cambian de base a techo.
-Contenido bioclástico de la base: es un packstone de bioclastos con envueltas algales y algunos grapestones. También hay gasterópodos, placas de equinodermos y crinoides, braquiópodos, ostrácodos, algas, foraminíferos y corales faceloides y solitarios con diseppimentos.
-Contenido bioclástico del techo: las calizas se transforman en un floatstone de grapestones, con placas de equinodermos, crinoides, braquiópodos, algas, briozoos, foraminíferos y corales faceloides y solitarios con diseppimentos. Los grapestones tienen fundamentalmente en su interior fragmentos centimétricos de braquiópodos y equinodermos. Por tanto, ya que los demás componentes son milimétricos, la selección es bimodal. La fragmentación es muy alta en los componentes de menor tamaño.

-7.2.- 1,2 metros divididos en un banco de 35 cms de calizas tableadas, seguido de margas con pequeños bancos calcáreos intercalados. La selección de los componentes de las calizas es moderada y el grado de fragmentación es alto. Las calizas son packstone oolíticos, que constituyen el 70% de la microfacies.

-Contenido bioclástico: En los núcleos de los oolitos se pueden encontrar braquiópodos, briozoos, gasterópodos, ostrácodos, placas de equinodermos, algas, foraminíferos y restos de corales faceloides y solitarios con diseppimentos. Además puede haber un 5% de peloides.

-7.3.- 1,7 metros de calizas bioclásticas nodulares, con pasadas margosas a la base. Esta caliza es nuevamente un packstone de grapestones, pero con una diferencia de tamaño menor entre los bioclastos; sin embargo, la selección sigue siendo bimodal y el grado de fragmentación alto.

-Contenido bioclástico: tanto en el interior de los grapestones como fuera de ellos se pueden encontrar braquiópodos, equinodermos (crinoides), briozoos, gasterópodos, algas, espículas de esponjas, foraminíferos y corales faceloides y solitarios con diseppimentos.

8) ■- 8,2 m.- Dos bancos de calizas, masivos en la base y nodulares a techo, de aproximadamente 3,75 cms cada uno. Se encuentran separados por una pasada de margas. Las calizas son grainstones de peloides. Puede tener un cierto porcentaje de extraclastos. La selección es moderada y el grado de fragmentación alto.

-Contenido bioclástico: peloides, oolitos, grapestone, braquiópodos, briozoos, equinodermos (tallos de crinoides), algas, espículas de esponjas, trilobites, ostrácodos, corales faceloides y solitarios con diseppimentos y foraminíferos.

9) ■- 12,7 m.- Caliza bioclástica, nodular que presenta múltiples grietas producidas por estilolitos. Es un packstone de peloides y extraclastos, según la zona. También pueden aparecer grapestones en cierta abundancia, es una microfacies de una mezcla de estos componentes pudiendo aparecer desde wackestone a grainstone. La selección es media y la fragmentación alta.

-Contenido bioclástico: además de los peloides y grapestones, se pueden encontrar braquiópodos, esponjas, ostrácodos, algas, equinodermos, foraminíferos, corales faceloides y solitarios con diseppimentos.

10) ■- 28,5 m.- Alternancia de margas con bancos de calizas bioclásticas tableadas y tramos semicubiertos. Las calizas presentan bioclastos con envueltas algales hacia la base, y hacia el techo son más micríticas. Tienen un color muy negro. El tramo es estratocreciente. La caliza es fundamentalmente un packstone de briozoos y equinodermos. La selección es muy buena y los bioclastos están orientados. El grado de fragmentación es muy alto.

-Contenido bioclástico: Además de los briozoos y equinodermos, se encuentran braquiópodos, bivalvos, algas, gasterópodos, foraminíferos, corales faceloides y solitarios con diseppimentos.

11) ■☆ - 6 m.- Calizas bioclásticas masivas, de color negro y formando bancos métricos.

-Contenido bioclástico: crinoides y corales faceloides y solitarios con diseppimentos.

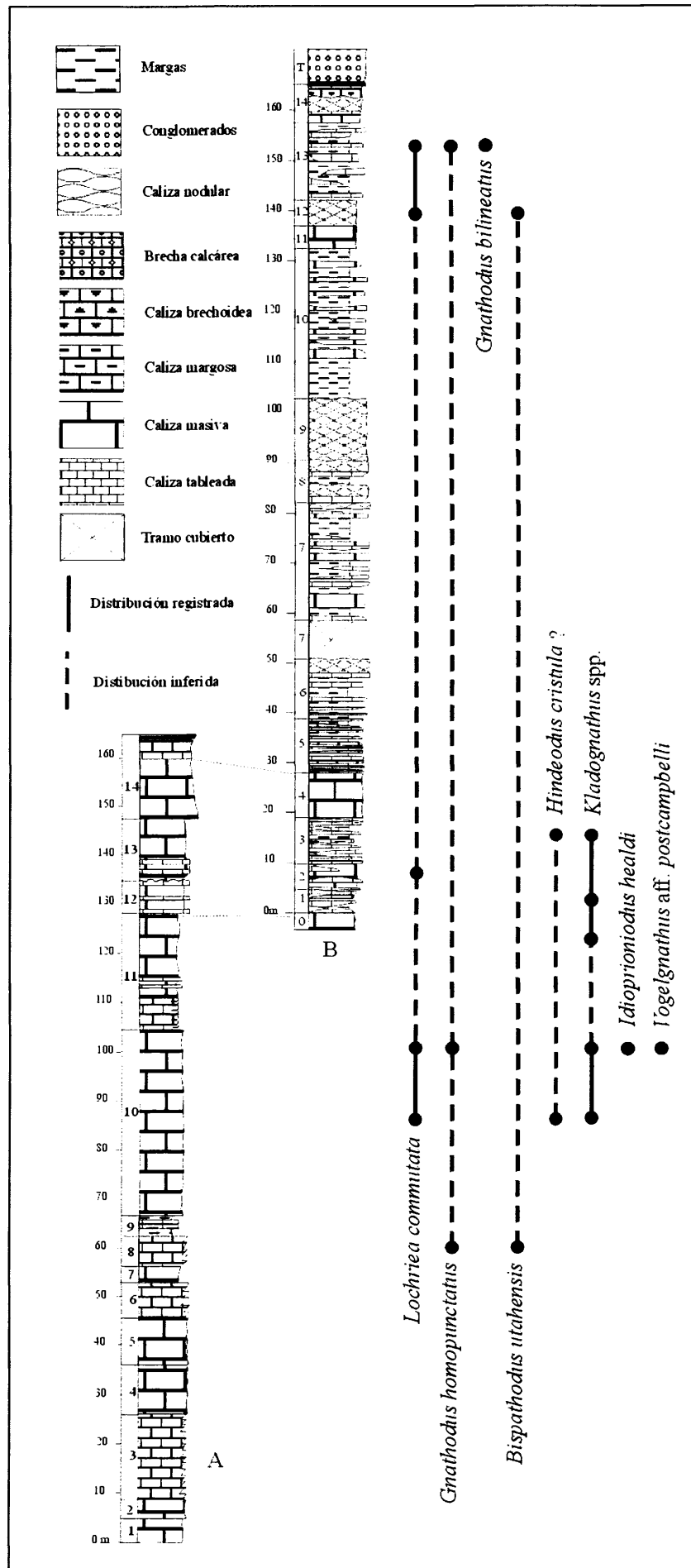
12) ■☆ - 6 m.- Calizas tableadas en bancos de 5 a 10 cms de potencia, nodulares. Son wackestone muy recristalizados y el porcentaje de bioclastos es muy bajo.

-Contenido bioclástico: placas de crinoides y de equinodermos en general, gasterópodos, briozoos, bivalvos, braquiópodos, ostrácodos, foraminíferos, algas y corales faceloides y solitarios con diseppimentos.

- 13) ■☆ - 14 m.- Alternancia de bancos de calizas de unos 10 cms de potencia, con pasadas de margas. Las calizas son packstone fundamentalmente de briozoos, crinoides y ostrácodos. Existen zonas en el tramo con diferentes grados de selección, aunque en todas ellas se aprecia una orientación de los clastos. El grado de fracturación es alto generalmente, pero mayor en las zonas mejor seleccionadas. Las diferentes zonas están separadas por películas de arcillas.
- Contenido bioclástico:** Además de los briozoos, crinoides y ostrácodos, hay trilobites, bivalvos, gasterópodos, equinodermos en general, algas, foraminíferos y corales coloniales faceloides, masivos y solitarios con diseppimentos.
- 14) ■☆ - 5 m.- Calizas masivas bioclásticas calcareníticas que acaban en un banco noduloso.
- Contenido bioclástico:** crinoides y corales solitarios con diseppimentos.

En el techo de la sección, sobre estos últimos niveles de calizas, aparecen discordantes unos conglomerados.

Fig. 3.2.- A) Sección estratigráfica de la Cantera de la Sierra del Castillo. **B)** Sección estratigráfica de El Collado. Ambas secciones están correlacionadas y muestran la distribución estratigráfica de los conodontos encontrados en el presente estudio. Modificada de RODRÍGUEZ *et al.* (2002).



3.2.3.- Columnas estratigráficas de la Sierra de la Estrella.

Las tres secciones fueron levantadas en la vertiente E-SE de la Sierra de la Estrella por CÓZAR (1998) con una dirección S,SO-N,NE. Éstas, figuran también en RODRÍGUEZ *et al.* (2002).

La Sierra de la Estrella se incluye en la hoja 880 (Espiel) del plan Magna a escala 1:50.000.

Las descripciones de cada sección se basan en las originales de CÓZAR (1998), presentando ciertas modificaciones para el presente estudio.

Columna estratigráfica de la Sierra de la Estrella 1.

Sus coordenadas exactas referidas al meridiano de Greenwich son:

La base: 4° 59' 50'' (Longitud Oeste) – 38° 9' 40'' (Latitud Norte).

El techo: 5° 00' 00'' (Longitud Oeste) – 38° 9' 45'' (Latitud Norte).

La base de esta sección está parcialmente cubierta, fundamentalmente por vegetación.

- 1) 1,5 m.- Caliza bioclástica dividida en bancos de 0,2 a 0,3 metros. La microfacies es un packstone de crinoides, los cuales son muy abundantes y pueden llegar a constituir el 35% del contenido. Los fragmentos se encuentran muy redondeados y frecuentemente están afectados por procesos de micritización, con borings. Puede haber un 10% de terrígenos. El grado de fragmentación es muy alto y la selección moderada, estando los bioclastos alargados orientados y marcando una ligera estratificación cruzada. Pueden encontrarse litoclastos de composición micrítica (5%). El sedimento está bioturbado (se observan burrows).
-Contenido bioclástico: crinoides, braquiópodos, equinoideos, foraminíferos, algas, bivalvos, gasterópodos y esponjas.
- 2) 4 m.- tramo semicubierto, compuesto por margas y lutitas. Tiene algún banco de calizas bioclásticas intercalado.
-Contenido bioclástico: en las calizas hay crinoides.
- 3) ■☆ -2 m.- Caliza masiva, estratificada a techo. Grainstone de peloides, crinoides y *Koninckopora*. Se aprecia una serie de secuencias granodecrecientes. El grado de fragmentación es bastante alto y la selección es bastante buena, adaptándose a las secuencias granodecrecientes. Se encuentran estratificaciones cruzadas. Hay procesos de recristalización, tanto de la matriz como de algunos componentes. También hay procesos de silicificación preferencial de briozoos y *Fasciella* y procesos de micritización. Se encuentran pequeños porcentajes de cuarzos y litoclastos.
-Contenido bioclástico: peloides, pseudopeloides, bahamitas, crinoides, algas, grapestones, ooides, braquiópodos, foraminíferos, briozoos, corales rugosos solitarios con diseppimentos, equinoideos, ostrácodos, gasterópodos y bivalvos.
- 4) 1 metro cubierto.
- 5) ■☆ - 2,25 m.- Caliza bioclástica dispuesta en bancos bien estratificados, con potencias de unos 20 cms, donde se pueden apreciar niveles de concentración de bioclastos (corales rugosos solitarios con diseppimentos y crinoides) que marcan estratificaciones cruzadas planares. La microfacies es un grainstone de oolitos y crinoides. Puede aparecer un alto porcentaje de cuarcitas y algún fragmento de cuarzo (entre el 5 y el 10%). Se observan ligeros procesos de silicificación y la micritización es muy frecuente. El grado de fragmentación es alto, la selección es regular a alta.

-Contenido bioclástico: crinoides (hasta un 25%), corales solitarios con disepimentos, ooides, grapestones, pseudopeloides, briozoos, algas, braquiópodos, foraminíferos, equinoideos y heterocorales.

- 6) 9 metros cubiertos donde aparece un banco muy pequeño de caliza micrítica muy lajada (parecida a una pizarra lutítica).
- 7) ■ - 20 m.- Caliza masiva, micrítica, en bancos de espesor métrico. La microfacies es un mudstone-wackstone peloidal, muy brechificado, a modo de intraclastos, respondiendo a procesos diagenéticos. La matriz está fuertemente recristalizada y existe porosidad de tipo fenestral, de gran tamaño. La fragmentación es muy baja y la selección es inexistente, sin tener tampoco ningún tipo de orientación. Existe bioturbación (burrows) y hay siliciclásticos.
-Contenido bioclástico: bivalvos, crinoides, peloides, briozoos, ostrácodos, foraminíferos, braquiópodos y crinoides.
- 8) ■ - 15 m.- Calizas parecidas a las del tramo anterior, en bancos de 0,6 a 0,7 metros de espesor y que no están afectadas por procesos de alteración superficial. La microfacies es variable según la muestra, pudiendo encontrar mudstone peloidal, totalmente laminado, con láminas micríticas inducidas por cianobacterias y también podemos encontrar bioclastos como braquiópodos o bivalvos. El grado de fragmentación es medio a bajo y no existe ni selección ni orientación. Hay bioturbación (burrows)
-Contenido bioclástico: peloides, braquiópodos, briozoos, algas, foraminíferos, bivalvos, ostrácodos y espículas de esponja. Estas espículas están orientadas en su posición original lo que permite interpretar la facies peloidal como bioconstrucciones de esponjas.
- 9) 9 metros de margas. Este tramo no tiene una continuidad lateral clara.
- 10) ■ - 4 m.- Alternancia de calizas y margas. Las calizas están estratificadas en bancos de unos 10 cms pudiendo tener aspecto nodular, y son más o menos bioclásticas. Estos bancos no tienen una gran continuidad lateral. Se observan estratificaciones cruzadas de surco en algunos bancos. La microfacies es wackstone-packstone de crinoides que pueden llegar al 40% del total. Hay procesos de cementación, recristalización, una ligera dolomitización y ferruginización. El grado de fragmentación es alto, la selección es moderada y no se aprecia orientación.
-Contenido bioclástico: crinoides, esponjas, siringopóridos, gasterópodos, briozoos y braquiópodos, algas, foraminíferos, corales rugosos (coloniales y solitarios sin disepimentos), corales tabulados, espículas de esponja, ostrácodos y equinoideos.
- 11) 2 metros de margas con algún banco de margocalizas.
- 12) ■☆ - 2,5 m.- Caliza masiva dividida en bancos de 10 a 40 cms de potencia, con niveles de acumulación de bioclastos. El banco de mayor tamaño está bioconstruido por esponjas y siringopóridos. Los bancos mejor estratificados son un packstone de crinoides (muy abundantes, hasta un 40%). Abundantes fragmentos de cuarzo. El grado de fragmentación es muy alto y la selección es muy baja.
-Contenido bioclástico: crinoides, briozoos, equinoideos, ostrácodos, braquiópodos, foraminíferos, algas, trilobites y corales rugosos solitarios con disepimentos y sin disepimentos.
- 13) 5 metros de margas con alguna pasada de margocalizas.

- 14) ■☆ - 2 m.- Calizas bioclásticas en bancos decimétricos. Es un rudstone intraclástico, con algo de microdolomita entre los litoclastos de tres composiciones diferentes: wackestone peloidales, packstone oolítico y mudstones con muchos briozoos. Hay un pequeño porcentaje de cuarzos. No existe ni selección ni orientación. El grado de fragmentación es bastante alto. Se encuentran estratificaciones hummocky y canales de conglomerados.
-Contenido bioclástico: peloides, oolitos, briozoos, crinoides, foraminíferos, braquiópodos, ostrácodos, algas y corales rugosos coloniales y sin diseipimentos.
- 15) ■ - 3 m. Margas en las que hay un banco de caliza bien estratificada y escasa continuidad lateral. La microfacies de la caliza es wackestone peloidal, con fuerte recristalización de la matriz. No hay ni fragmentación ni selección de los componentes.
-Contenido bioclástico: peloides y los demás bioclastos están prácticamente ausentes (en porcentajes menores del 1%), aunque se pueden encontrar foraminíferos, briozoos, ostrácodos y corales rugosos solitarios con diseipimentos y braquiópodos.
- 16) ■ - 3 m.- Caliza masiva, en bancos de escala métrica. Este banco tiene una morfología hemisférica con su zona superior truncada por el tramo 17. Es un wackestone-packstone peloidal. La extensión lateral es corta, estando rodeado el tramo por niveles margosos. No hay fragmentación, ni selección, ni orientación.
Contenido bioclástico: muchos bioclastos están rodeados por envueltas algares, peloides, briozoos, crinoides, braquiópodos, foraminíferos y corales rugosos solitarios con diseipimentos y corales rugosos coloniales.
- 17) ■ - 15 m.- Caliza masiva. La morfología del banco es hemisférica, con una continuidad lateral de unos 20 metros. El tramo fue dividido por CÓZAR (1998) por observar las “facies de *Saccamminopsis*” en la parte inferior.
-SSE1/17a.- Wackestone peloidal con aspecto de litoclastos, pero que no corresponden a ninguna textura sedimentaria original. No hay fragmentación, selección, ni orientación. Se encuentran estromatactis con rellenos micríticos.
-Contenido bioclástico: peloides, *Saccamminopsis*, foraminíferos, gasterópodos, briozoos, ostrácodos y esponjas.
-SSE1/17b.- Microfacies similar a la anterior pero en el contenido bioclástico además, hay placas de crinoides y bivalvos.
- 18) ■ - 12 m. (visibles).- Bancos de calizas tanto bioclásticos como masivas, alternando con margas. Los primeros bancos se acuñan hacia los laterales y sobre el tramo 17. La microfacies de las calizas es packstone de crinoides. El grado de fragmentación es muy alto, la selección es muy buena, definiendo secuencias granodecrecientes. Se pueden apreciar algunas estratificaciones cruzadas. Se encuentran algunos litoclastos.
-Contenido bioclástico: las margas contienen abundantes corales rugosos solitarios sin diseipimentos. En las calizas hay crinoides, briozoos, braquiópodos, algas y foraminíferos.

Columna estratigráfica de la Sierra de la Estrella 2.

Esta sección está situada muy próxima a la de Sierra de la Estrella 1, y sus niveles basales se correlacionan perfectamente con los del techo de ésta.

Sus coordenadas exactas referidas al meridiano de Greenwich son:

La base: 5° 0' 10'' (Longitud Oeste) – 38° 9' 45'' (Latitud Norte).

El techo: 5° 0' 20'' (Longitud Oeste) – 38° 9' 52'' (Latitud Norte)

- 1) ■ - 10 m.- Alternancia de calizas con margas. Las calizas están bien estratificadas y presentan litoclastos.
-Contenido bioclástico: peloides, crinoides, braquiópodos y bivalvos.
- 2) ■☆ – 25 m.- Alternancia de calizas y margas. Las calizas son muy bioclásticas y los bancos tienen unos 10-20 cms de espesor. Las bases de los bancos pueden ser erosivas y se observa estratificación cruzada planar.
Este nivel fue dividido en dos para el estudio de conodontos (SSE2/2a y SSE2/2b).
-Contenido bioclástico: en algunos bancos hay presencia de ooides, o las bases de los estratos tapizadas por gigantoprodúctidos. Además hay corales rugosos con disepimentos, tanto coloniales como solitarios, crinoides, braquiópodos y bivalvos.
- 3) ■ - 3 m.- Alternancia de calizas con escasas margas. Se ven estratificaciones cruzadas planares en las calizas.
- 4) ■☆ – 35 m. Alternancia de calizas y margas. Los bancos de calizas están bien estratificados y presentan morfologías tanto convexas como cóncavas, con bases erosivas en algunos de los bancos y parcialmente canalizadas. Se pueden ver estratificaciones cruzadas. Muchos bancos presentan grandes litoclastos y unos pocos presentan terrígenos y ooides.
Este tramo fue originariamente dividido en 5 subtramos por CÓZAR (1998), pero para el presente estudio de conodontos se dividió en 2, basándose en las similitudes entre los diferentes niveles.
-SSE2/4a.- Diferentes bancos con laminaciones y gigantoprodúctidos. Las facies de este subtramo varían de base a techo desde packstone a wackestone de crinoides a un packstone de braquiópodos y terrígenos; y en algunas zonas podría ser floatstone de braquiópodos. Se encuentran litoclastos como granos de cuarzo y bloques de cuarcita. La selección es relativamente baja y el grado de fragmentación es medio a bajo. Aún así, a techo se da una selección y una fragmentación diferencial, alta atendiendo a la matriz y baja atendiendo a los componentes grandes. Se encuentran estratificaciones cruzadas de surco y laminaciones cruzadas planares de alto ángulo, estando la orientación muy marcada por las conchas de ostrácodos. La matriz está compuesta por micrita y conchas de ostrácodos. Se encuentran silicificaciones y bioturbaciones (burrows).
-Contenido bioclástico: crinoides, braquiópodos, briozoos, ostrácodos, foraminíferos, algas, espículas de esponjas (escasas), trilobites, gasterópodos, equinoideos y pseudopeloides.
-SSE2/4b.- Este nivel es más bioclástico que el anterior. La facies varía de base a techo, pasando de un packstone de crinoides en la base, a un wackestone-mudstone de crinoides y ostrácodos, y a techo, grainstone oolítico, donde éstos representan casi el 80% de la microfacies. Cerca de la base se pueden ver secuencias granodecrecientes. Puede haber hasta un 5% de cuarzos y algunos procesos de silicificación. Cerca del techo se pueden encontrar algunos clastos de pizarras y litoclastos micríticos. El grado de fragmentación es alto y la orientación es muy ligera; sólo se observa donde la facies es wackestone y está marcada por la disposición de los ostrácodos,

lo que produce una laminación plano paralela. La selección es buena aunque hay algún bioclasto grande. Hacia techo se ve laminación cruzada planar de bajo ángulo.

-Contenido bioclástico: crinoides, ostrácodos, oolitos, braquiópodos, foraminíferos, briozoos, algas, corales tabulados, equinoideos, posibles espículas de esponjas.

- 5) ■☆ – 40 m.- Fundamentalmente margas con algunas pasadas de calizas brechoideas y bioclásticas, con pasadas oolíticas. Estos niveles de calizas son de espesor decimétrico y están bien estratificados. Originariamente se muestrearon 4 niveles (CÓZAR, 1998) pero para el estudio de conodontos se optó por muestrear sólo 2.

-SSE2/5a.- Packstone de crinoides y grapestones a la base, que a techo pasa a ser un packstone de crinoides y briozoos. La matriz está recristalizada. Se encuentran granos de cuarzo, generalmente englobados en los grapestone. El grado de fragmentación es alto y la selección es buena. Se observan orientación plano paralela marcada por algunos bioclastos alargados y hacia techo se ve una estratificación cruzada planar. También algunos bioclastos están afectados por silicificaciones. Hacia techo, los bioclastos se disponen formando secuencias granodecrecientes, no muy marcadas.

-Contenido bioclástico: crinoides, grapestones, ooides, braquiópodos, briozoos, foraminíferos, algas, trilobites y gasterópodos.

-SSE2/5b.- Se trata de un wackestone que pasa a packstone de grapestones fundamentalmente, y a techo la facies es un grainstone oolítico. La fragmentación es media a alta y la selección es moderada y alta en el techo, los bioclastos están orientados, marcando una laminación cruzada planar. El sedimento está bioturbado. Se encuentran litoclastos micríticos. En la parte definida como grainstone oolítico no hay orientación preferencial de los clastos, hay ligeras silicificaciones y oxidación de algunos componentes.

-Contenido bioclástico: grapestones, oolitos, crinoides, equinoideos, algas, braquiópodos, briozoos, foraminíferos, corales rugosos, bivalvos, gasterópodos, cortoides y oncooides incipientes, pseudopeloides y litoclastos de naturaleza peloidal.

- 6) ■ - 50 m.- Caliza masiva en bancos de escala métrica, sin estructuras sedimentarias. En ciertas zonas puede adoptar un aspecto brechoideo. La alteración superficial es muy grande. La facies varía desde un boundstone, donde parte sería un bafflestone y parte un framestone y bindstone, a grainstone intraclástico con un mínimo porcentaje de bioclastos.

El componente mayoritario de la parte definida como boundstone son los peloides y en esta parte existen laminaciones onduladas, marcadas por restos micríticos, típicas de la recristalización de cianobacterias (no muy abundantes). Aquí, la selección y la fragmentación son nulas, encontrándose los componentes bioconstructores en posición de vida. Hay porosidad de fábrica fenestral. La zona considerada grainstone tiene un contenido en bioclastos que no llega al 1%. Las microfacies de los intraclastos son semejantes a las de la zona de boundstone pero no se ven restos de esponjas o solenoporáceas.

-Contenido bioclástico: crinoides, peloides, algas, espículas y restos de esponjas, briozoos, braquiópodos, calcisferas, trilobites, ostrácodos, foraminíferos y pellets fecales.

- 7) ■☆ – 15 m.- Alternancia de bancos de caliza masiva con bancos bien estratificados, con espesores de 6-7 cms, muy bioclásticas y de color rojizo. Wackestone-packstone de crinoides de todos los tamaños. El grado de selección es moderado a bajo y el grado de fragmentación es alto. No se aprecian orientaciones. Localmente pueden aparecer algunos litoclastos y granos de cuarzo.

-Contenido bioclástico: crinoides, corales rugosos sin disepimentos, briozoos, equinoideos, algas, ostrácodos, gasterópodos y foraminíferos.

Columna estratigráfica de la Sierra de la Estrella 3.

Este afloramiento fue estudiado aparte de las secciones de la Sierra de la Estrella 1 y 2 por CÓZAR (1998); está aislado de ambas y es un pequeño anticlinal que aparece cerca de la base de SSE 1 (al Sur de ésta), en una zona de fuertes recubrimientos de ladera.

Sus coordenadas exactas referidas al meridiano de Greenwich son:

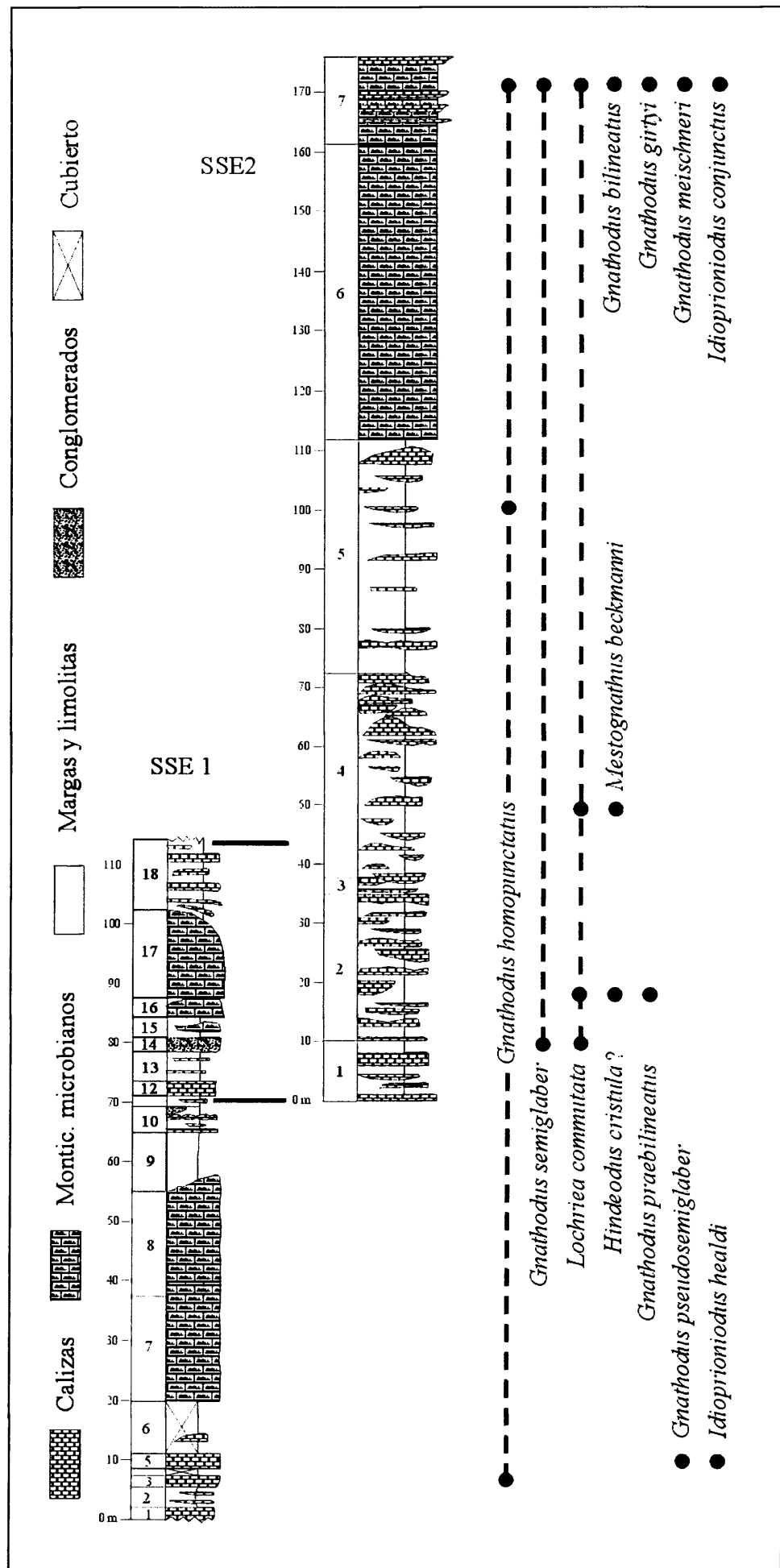
La base: 4° 59' 50'' (Longitud Oeste) – 38° 9' 25'' (Latitud Norte).

El techo: 4° 59' 50'' (Longitud Oeste) – 38° 9' 26'' (Latitud Norte).

- 1) ■ -Grainstone oolítico. Los ooides son casi la totalidad de la microfacies y lo demás es esparita en un porcentaje inferior al 20%. La selección es buena y no hay orientaciones ni laminaciones.
-**Contenido bioclástico:** Ooides en cuyo interior se pueden encontrar algas, crinoides, briozoos y foraminíferos.
- 2) ■ -Packstone de crinoides. Éstos son muy abundantes (hasta el 50-60%). El grado de fragmentación es alto y la selección es buena. No hay orientaciones preferenciales. Aparecen terrígenos.
-**Contenido bioclástico:** grapestones, equinoideos, briozoos, algas y foraminíferos.

La correlación entre las secciones de la Sierra de la Estrella 1 y 2 se muestra en la figura 3.3, junto con la distribución estratigráfica de los conodontos encontrados en el presente estudio. La sección estratigráfica de la Sierra de la Estrella 3 no se ha ilustrado, por no haberse encontrado elementos conodontales en ella.

Fig. 3.3.- Secciones estratigráficas de la Sierra de la Estrella 1 y 2 (SSE1 y SSE2). Ambas secciones están correlacionadas y muestran la distribución estratigráfica de los conodontos encontrados en el presente estudio. Modificada de RODRÍGUEZ *et al.* (2002).



METODOLOGÍA Y TÉCNICAS DE INVESTIGACIÓN

4.- METODOLOGÍA Y TÉCNICAS DE INVESTIGACIÓN

El estudio de los conodontos requiere una serie de técnicas, muchas de las cuales son comunes a las de otros campos de la micropaleontología.

A continuación se describen las diferentes fases llevadas a cabo para el presente estudio así como algunas técnicas que por razones económicas y tecnológicas, no han podido emplearse.

Es importante en este punto destacar, que los objetivos de esta investigación formaban parte de una Tesis Doctoral iniciada a principios de los años 90 por ALICIA CALVO, que no se llevó a término. Por tanto gran parte del muestreo y algunas técnicas de laboratorio fueron realizadas por ALICIA CALVO y otros colaboradores, como se menciona en el capítulo 4.5, donde se explica cuáles de las técnicas descritas han sido utilizadas.

4.1.- Recopilación bibliográfica

Esta parte del trabajo de investigación fue constante durante todo el período de realización del mismo. La recopilación de bibliografía referida a aspectos geológicos y geográficos fue sencilla, pero la referente a conodontos del Carbonífero Inferior requirió de una búsqueda mucho más exhaustiva, ya que en Madrid y en toda España no existe ningún investigador especializado en Carbonífero Inferior y menos aún en el Visense.

Se han consultado diversas fuentes bibliográficas que se enumeran a continuación:

- La biblioteca General de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid.
- La biblioteca del Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid.
- Fondos personales recopilados a comienzos de los 90 por Alicia Calvo.
- Fondos personales de la Dra. Graciela Sarmiento.
- Fondos personales del Dr. Sergio Rodríguez.
- La biblioteca de la Real Sociedad Española de Historia Natural.
- Internet.
- También han sido muy útiles las aportaciones bibliográficas facilitadas por los Drs. Rodrigo Soler y Pedro Cózar.

4.2.- Trabajo de campo. Muestreo

En el caso del presente estudio, se trataba de estudiar los posibles conodontos presentes en secciones estratigráficas bien conocidas y estudiadas en trabajos previos (CÓZAR, 1994 Y CÓZAR, 1998), por tanto, no fue necesaria la búsqueda de afloramientos ni levantar secciones nuevas.

Los conodontos, al igual que la mayoría de los microfósiles, son prácticamente indetectables en el campo, por lo que es necesario realizar un muestreo sistemático en los afloramientos, muchos de los cuales dan posteriormente resultados negativos en laboratorio.

Para el presente estudio, se realizó un primer muestreo sistemático de los niveles carbonáticos (por ser los más propensos a contener conodontos), tomando aproximadamente 2 kilogramos por nivel y fracturándolos con una maza hasta tener el tamaño aproximado de un puño. Este muestreo fue llevado a cabo entre 1993 y 1995:

- Las secciones de la Sierra de la Estrella por CÓZAR Y RODRÍGUEZ.
- La sección de la Cantera de la Sierra del Castillo por CÓZAR, RODRÍGUEZ Y FALCES
- La sección de El Collado por CÓZAR Y CALVO.

Posteriormente, se decidió que era necesario realizar un muestreo complementario; por tanto en el año 2002 se recogió más material para tratar y se completó el muestreo de las secciones de El Collado y Sierra de la Estrella; así como el reconocimiento en el campo de las diferentes secciones de estudio.

4.3.- Trabajo de laboratorio

a) Fragmentación

Para poder estudiar los conodontos, es necesario extraerlos de las rocas donde se encuentran, ya que no es posible su estudio mediante lámina delgada. Para ello es necesario disolver la roca en soluciones de ácidos diferentes según su litología.

Antes de proceder a la disolución, es necesario reducir el tamaño de los fragmentos de roca más grandes (previamente fragmentados en el campo con una maza) hasta que todos midan entre 4 y 6 cm cúbicos aproximadamente. Esto es necesario para facilitar la posterior disolución de la roca, pero hay que tener cuidado de no excederse en la fragmentación, puesto que también se fragmenta el contenido bioclástico, incluidos los conodontos.

Este proceso se puede hacer de formas diversas, pero en el presente estudio se utilizó una prensa (fig. 4.1) del laboratorio de micropaleontología de la Facultad de Ciencias Geológicas de la U.C.M.

b) Disolución y lavado

Para la disolución se elige el ácido en función de la litología con la que se va a trabajar. En el presente estudio se han utilizado dos tipos de ácidos diferentes: acético y fórmico. Éstos son los dos únicos tipos de ácidos que generalmente se utilizan para disgregar materiales carbonatados.

Se utiliza una cubeta por muestra, de entre 7 y 10 litros (fig. 4.2), en la que se prepara la disolución, que puede tener una concentración ligeramente variable. Con ácido acético generalmente se trabaja con disoluciones de entre el 6 y el 8% y con ácido fórmico, lo normal es utilizar una disolución de aproximadamente el 6%.

Para aumentar la potencia y velocidad de la reacción química se puede utilizar agua caliente en lugar de fría, lo que hace que se obtenga más residuo y en menos tiempo.

Cuando la disolución está preparada, se introduce la muestra (generalmente un kg.) en la cubeta y se deja reaccionar durante un período de tiempo que puede variar entre 3-4 días a una semana. Pasado este tiempo, se tira el ácido (que ya ha dejado de reaccionar) y se lava con cuidado el residuo obtenido con agua, hasta que no quede nada de ácido ni de posibles cristales que se pueden formar tras la disolución.

En el proceso de disolución, si la cantidad de material a tratar es elevada, es necesario recurrir al empleo de campanas extractoras de humos y vapores (fig. 4.3), para evitar posibles intoxicaciones y reducir la contaminación del laboratorio.

Las litologías de los diferentes niveles muestreados nunca son idénticas, por lo que algunas muestras proporcionan en una única disolución gran cantidad de residuo, suficiente para su estudio, mientras que otras requieren sucesivas disoluciones para obtener la misma cantidad de residuo.

c) Concentración

A la vez que se realiza el lavado y después de éste, se puede optar por tratar el residuo de diferentes formas, todas ellas encaminadas a reducir la cantidad de material a tratar, sin perder elementos conodontales.

1.- Tamizado. Puesto que los conodontos tienen tamaños que oscilan entre micras y unos pocos milímetros, un método sencillo para reducir la fracción que no interesa es el de utilizar una torre de tamices (fig. 4.5) De este modo se puede retirar fácilmente la fracción demasiado grande como para contener conodontos y también la fracción más pequeña, que aunque pueda contener algún fragmento o incluso algún elemento juvenil, no sería identificable debido a su mínimo tamaño.

Este es un método rápido, eficaz y barato, pero puede fragmentar los elementos conodontales debido a que éstos pueden ser extremadamente frágiles, ya sea por los procesos tafonómicos sufridos o por el posible ataque del ácido al fosfato que los compone.

En el presente estudio se utilizaron torres formadas por tres tamices de mallas de 1.682, 1.105 y 0.074 mms de luz.

2.- Decantación. Este método no es muy conocido. Fue sugerido por comunicación personal SARMIENTO Y LIAO, a la vista de los buenos resultados obtenidos por LIAO (2000).

Consiste en una separación de la fracción más pesada, aprovechando la alta densidad de los elementos conodontales. Se introduce el residuo en una cubeta de menor tamaño que la anteriormente usada (de entre 500mls y 2 litros), y se llena de agua hasta algo más de la mitad. A continuación, se agita el líquido con un chorro de agua a presión, para conseguir crear turbulencia, que hará que todas las partículas ligeras, limos y arcillas se pongan en suspensión. Se espera unos segundos a que la fracción pesada decante (en ella están los conodontos) y se tira con cuidado el agua con las partículas en suspensión. Esta operación se repite numerosas veces hasta que apenas haya partículas que se pongan en suspensión y el agua que se tira salga limpia.

Este método se puede llevar a cabo de modo único o complementarlo con el empleo de tamices. Es una técnica igual de económica y aún más sencilla que el tamizado, y tiene la ventaja de que el riesgo de fragmentar los elementos conodontales es menor.

3.- Líquidos pesados. Los elementos conodontales tienen un peso específico muy elevado (2.84-3.10), que facilita su separación de la gran mayoría de minerales que forman el residuo sólido, (tales como silicatos, minerales de arcilla, sulfatos...), mediante el empleo de líquidos pesados. Existen diferentes líquidos que pueden ser utilizados para este fin, sin embargo, el bromoformo (CHBr_3 p.e.=2,89) y el tetrabromoetano ($(\text{CHBr}_2)_2$ p.e.=2,96) que eran utilizados tradicionalmente, han resultado ser muy tóxicos y potencialmente cancerígenos. Como consecuencia, requieren instalaciones altamente especializadas. En la actualidad se utiliza poliwolframato de sodio que en teoría es inocuo y por tanto requiere menos precauciones e instalaciones menos especializadas.

La gran desventaja de estos mecanismos es que además del peligro que tienen para la salud, los líquidos a utilizar son muy costosos y es necesario el montaje de un complejo aparato en laboratorio, que consta de numerosas piezas, las cuales hay que lavar con sumo cuidado tras cada muestra tratada. Esto último, unido a los tiempos de espera necesarios en el tratado de cada muestra hace que el proceso sea tremendamente lento y tedioso, tratando en semanas lo que se puede tratar en un día o dos mediante los anteriores mecanismos citados. También, con este método se elimina casi toda la fauna acompañante. Aún así, hay que reconocer que los resultados obtenidos son muy buenos y por tanto, el proceso de triado posterior requiere mucho menos tiempo.

4.- Método electromagnético. Este método fue introducido por DOW (1960) y aprovecha que la composición de los elementos conodontales (fundamentalmente apatito), tiene una susceptibilidad magnética muy baja. Se pasa todo el residuo insoluble por una especie de bandeja vibratoria inclinada donde es sometido a un campo magnético. La intensidad de este campo magnético es regulable según la susceptibilidad magnética de los minerales que acompañan a los conodontos. Este proceso se repite cuantas veces sea necesario.

En el presente estudio, esta técnica no ha podido ser empleada por la falta de accesibilidad a la maquinaria necesaria.

Tras la realización de cualquiera de las técnicas 1, 2 ó 3, es necesaria la recogida del material y el secado de éste. Esto es muy sencillo y únicamente es necesario dejar caer el residuo en un papel de filtro dentro de un embudo (fig. 4.5). Cuando el embudo (situado encima de una probeta de 500-1000mls) deja de gotear, se introduce el filtro en una estufa (fig. 4.4) a una temperatura que no debe sobrepasar los 70° C y se deja secar, comprobando su estado de vez en cuando.

4.4.- Trabajo de gabinete

A) Triado

Una vez concentrada la fracción de residuo insoluble donde se encuentran los conodontos, éste es el único método existente para extraer los elementos conodontales. Este método consiste en el examen bajo la lupa del residuo y la extracción de las piezas de interés se lleva a cabo con el empleo de un pincel humedecido con agua.

Para la observación del residuo bajo la lupa, se utilizan bandejas especiales (fig. 4.8) para micropaleontología (aunque pueden sustituirse por bandejas de elaboración propia), que tienen su fondo compartimentado en cuadrículas de aproximadamente 1 cm de lado, facilitando así el control de la fracción que ya ha sido revisada. La bandeja empleada puede tener el fondo de color negro o blanco, escogiéndose ésta en función del CAI de las muestras. Si el CAI es elevado (conodontos grises a negros) se utiliza una bandeja blanca y si el CAI es bajo (conodontos blanquecinos o ámbar) se emplea una de color negro.

El proceso de triado es sumamente delicado, ya que hay que humedecer el pincel con la cantidad exacta de agua para que las piezas se adhieran a él; si tiene demasiada agua esto no se consigue y si tiene muy poca humedad, las piezas pueden salir despedidas y perderse.

Los elementos recogidos se deben depositar con el mismo cuidado en unas celdillas especiales (fig. 4.9) para micropaleontología.

La lupa utilizada debe ser preferentemente binocular (figs. 4.6 y 4.7) y con suficientes aumentos (30-40 mínimo) para poder observar los diferentes tamaños que pueden encontrarse.

Esta parte de la investigación es la que requiere más tiempo.

B) Fotografía

Algunas piezas pueden fotografiarse únicamente a través de la lupa o microscopio pero generalmente, para poder realizar un análisis morfológico de detalle de piezas de tan reducido tamaño, es necesario recurrir a un microscopio electrónico de barrido (MEB), con el cual también pueden llevarse a cabo análisis composicionales con Rayos X.

El MEB utilizado está situado en el Centro de Microscopía Electrónica "Luis Bru" de la Universidad Complutense de Madrid y es un modelo JSM. 6400 (scanning microscope) (fig 4.12). Para hacer las fotografías, es necesario montar las piezas sobre un cilindro metálico (de aproximadamente un centímetro de diámetro), con una fina película adhesiva encima (figs. 4.9 y 4.10). Todo el conjunto (cilindro y adhesivo) son conductores de electricidad.

Antes de introducir el cilindro en el microscopio electrónico, es necesario proceder al metalizado de éste. Para ello se recurrió a un metalizador, modelo BALZERS SCD 004 (SPUTTER COATER) (fig. 4.11). El metalizado consiste en una fina película de oro que se deposita gracias al vacío que se genera en el interior de la máquina. Además de oro, la máquina utiliza argón (para facilitar la evaporación del oro) que debe estar a una presión de entre 0,05 y 0,07 mbares.

4.5.- Resumen de las técnicas utilizadas

El ácido acético fue utilizado por ALICIA CALVO entre 1993 y 1994 mediante disoluciones con concentraciones del 8% para cada kilogramo de roca y gran parte del residuo obtenido fue tratado con líquidos pesados. El residuo obtenido en estos tratamientos nunca llegó a ser triado del todo por esta persona; por tanto, en este punto, fue retomado el trabajo por parte del autor de esta memoria.

Se llevó a cabo el triado de todo el residuo no revisado así como el que ya había sido triado. Este estudio inicial sirvió como tanteo de los diferentes niveles comprobando así cuáles eran más productivos.

Los resultados obtenidos fueron extremadamente pobres y además los elementos encontrados estaban muy atacados por el ácido y fracturados.

Tras otros tanteos llevados a cabo con ácido fórmico con una disolución del 6% para cada kilogramo de muestra, y utilizando las habituales torres de tamices, los resultados fueron ligeramente menos pobres, pero el material aún se obtenía muy fragmentado.

Finalmente, una vez seleccionados los niveles interesantes y productivos, éstos fueron sometidos a un tratamiento muy fuerte con ácido fórmico con una concentración del 10% y agua caliente (a unos 70°C). De este modo, el ataque fue muy rápido y potente, y las muestras se retiraron del ácido y lavaron a los tres días de su inmersión, sin dar apenas tiempo al ácido a atacar los conodontos. Además, ante el mal estado de conservación de los elementos encontrados hasta entonces, se decidió evitar el paso del residuo a través de tamices, para evitar en lo posible la fracturación mecánica de los conodontos durante su tratamiento. En su lugar, se optó por utilizar el método de decantación en aquellos niveles con exceso de finos.

Se ha podido constatar de este modo, que al aumentar la concentración, utilizar agua caliente y reducir el tiempo del ataque, junto con la no utilización de tamices, se obtiene una cantidad mucho mayor de residuo en menos tiempo y los elementos conodontales se encuentran en un estado de conservación notablemente superior al obtenido en los tratamientos anteriores.

Por tanto, la mayor parte de los elementos figurados en el presente estudio se obtuvieron en esta fase de la investigación. Además, gracias a no suprimir la fracción gruesa del residuo, ha sido posible encontrar elementos como un diente de tiburón (figurado en el capítulo de fauna acompañante) que se trata presuntamente de una nueva especie. Si no se hubiese optado por evitar el uso de tamices, esta pieza se habría perdido.

Aún así, estas decisiones incrementaron el tiempo de triado, para el cual han sido necesarias más de 400 horas de trabajo exclusivo.



1



2



3



4



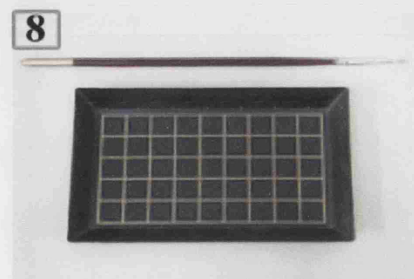
5



6



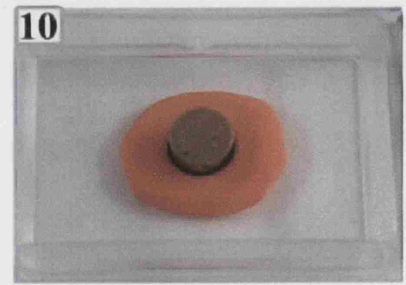
7



8



9



10



11



12

Fig. 4.- Material empleado en el estudio de los conodontos. 1) prensa, 2) cubetas, 3) campana extractora de vapores, 4) estufa, 5) tamices, frasco, probetas, embudos y filtros, 6 y 7) diferentes lupas utilizadas, 8) bandeja especial y pincel, 9) cilindros y celdillas ("portas"), 10) detalle cilindro, 11) metalizador, 12) microscopio electrónico.

**INTRODUCCIÓN AL
ESTUDIO DE LOS
CONODONTOS**

5.- INTRODUCCIÓN AL ESTUDIO DE LOS CONODONTOS

5.1.- Conodontos. Generalidades

Los conodontos fueron descubiertos entre 1833 y 1844 por el paleontólogo ruso Christian Heinrich Pander, aunque no pudo publicarlos hasta el año 1856 por problemas de salud. Estos primeros conodontos fueron hallados en rocas del Ordovícico Inferior y del Silúrico procedentes de Estonia y en materiales del Carbonífero situados en los actuales límites de Moscú.

Para PANDER (1856), estos elementos eran tan similares a los dientes de peces, que los describió como piezas dentales pertenecientes a un grupo desconocido de peces paleozoicos. Como consecuencia de su asignación, la terminología empleada en sus descripciones iniciales fue la característica de las mandíbulas y dientes de peces y parte de ella continúa vigente en la actualidad.

Desde aquella primera publicación de Pander hasta nuestros días, el debate sobre las afinidades zoológicas de los conodontos sigue abierto. Estos elementos han sido considerados, basándose en similitudes morfológicas y composicionales, como afines a: plantas, conuláridos, asquelmintos, gnatostomúlidos, moluscos, tentaculites, artrópodos, quetognatos y cordados.

Conviene llamar la atención en lo relativo a la confusión nomenclatorial existente en la bibliografía, ya que hasta hace poco tiempo, se llamaba “conodonto” tanto a los elementos fósiles encontrados compuestos de fosfato cálcico, como al hipotético animal portador de éstos y a sus supuestos restos encontrados. En la actualidad, para evitar confusiones, el término conodonto se utiliza únicamente para las piezas en sí, mientras que para designar al organismo que las generó se emplea el término “conodontofórido”.

Por tanto, la búsqueda del organismo conodontofórido (portador de conodontos) ha dado lugar a multitud de publicaciones de las cuales unas han tenido mucha mayor repercusión que otras.

Esta polémica en torno al organismo conodontofórido se debe, entre otros aspectos, a la ausencia de partes blandas conservadas, que pese a varios supuestos descubrimientos posteriormente reinterpretados, no fueron halladas hasta 1983.

Algunos de estos descubrimientos que en un principio parecieron acotar las afinidades de los elementos conodontales fueron:

- a) Asociaciones de conodontos en planos de estratificación del Carbonífero de Baley Falls, rodeados de una película carbonosa, hallados por DU BOIS en 1943.
- b) Asociaciones de elementos conodontales del Mississipiense superior en las pizarras Heath de Montana, ligados a depósitos asfálticos. Descubiertos por SCOTT en 1969.

Estos dos descubrimientos fueron descartados por ALDRIDGE en 1987 por considerar que ambos eran el resultado de asociaciones fecales.

- c) Impresiones carbonizadas de un animal que en su interior contenía elementos conodontales en el Namuriense de Montana, descubiertos por MELTON en 1972. Según MELTON y SCOTT (1973) los elementos conodontales estarían dentro de un tubo digestivo y constituirían un filtro para el fitoplancton. El organismo sería para ellos un cordado nadador para el cual crearon un nuevo taxón, el subphylum *Conodontochoadata* (fig 5.1).

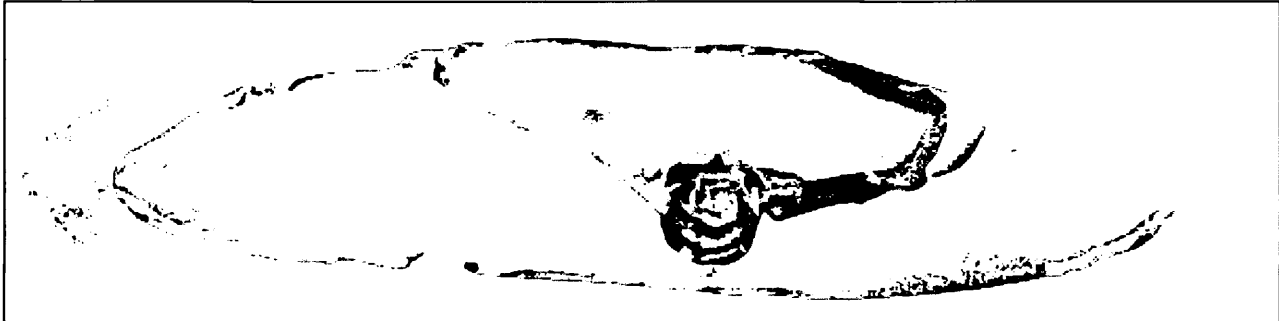


Figura 5.1.- *Conodontochoadata*. Fósil procedente de Bear Gulch. Tomada de ALDRIDGE (1987)

Sin embargo, esta interpretación fue refutada por LINDSTRÖM en 1974 y posteriormente por CONWAY-MORRIS en 1985, llegando a la conclusión de que el organismo hallado por MELTON (1972) era en realidad un predador de conodontofóridos, cuyas partes duras quedaron en su aparato digestivo.

- d) Hallazgo de un nuevo espécimen por CONWAY-MORRIS en 1976 en Burgess Shales en la Columbia Británica. Los conodontos que aparecían en este espécimen fueron interpretados por CONWAY MORRIS como parte de los restos de un aparato lofoforal con funciones alimenticias, de tal modo que los conodontos fueron considerados piezas para la inserción de los músculos que movían los tentáculos del lofóforo. Quedó propuesto por tanto *Odontogriphus omalus* como conodontofórido. Una representación de este lofóforo y del aspecto aproximado del organismo se muestra en la figura 5.2.

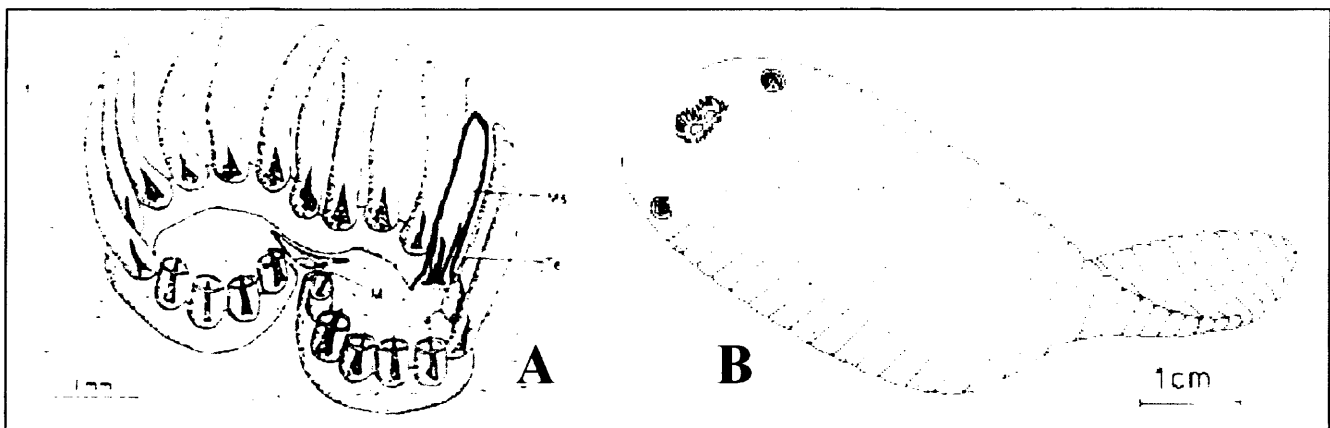


Fig. 5.2.- A) Reconstrucción del lofóforo de *Odontogriphus omalus*. Tomado de CONWAY MORRIS (1976).
B) *Odontogriphus omalus* CONWAY-MORRIS. Tomado de CONWAY-MORRIS (1976).

LINDSTRÖM en 1974 había propuesto también un aparato lofoforal hipotético compuesto por conodontos, pero con una morfología y distribución de los elementos completamente distinta (fig 5.3).

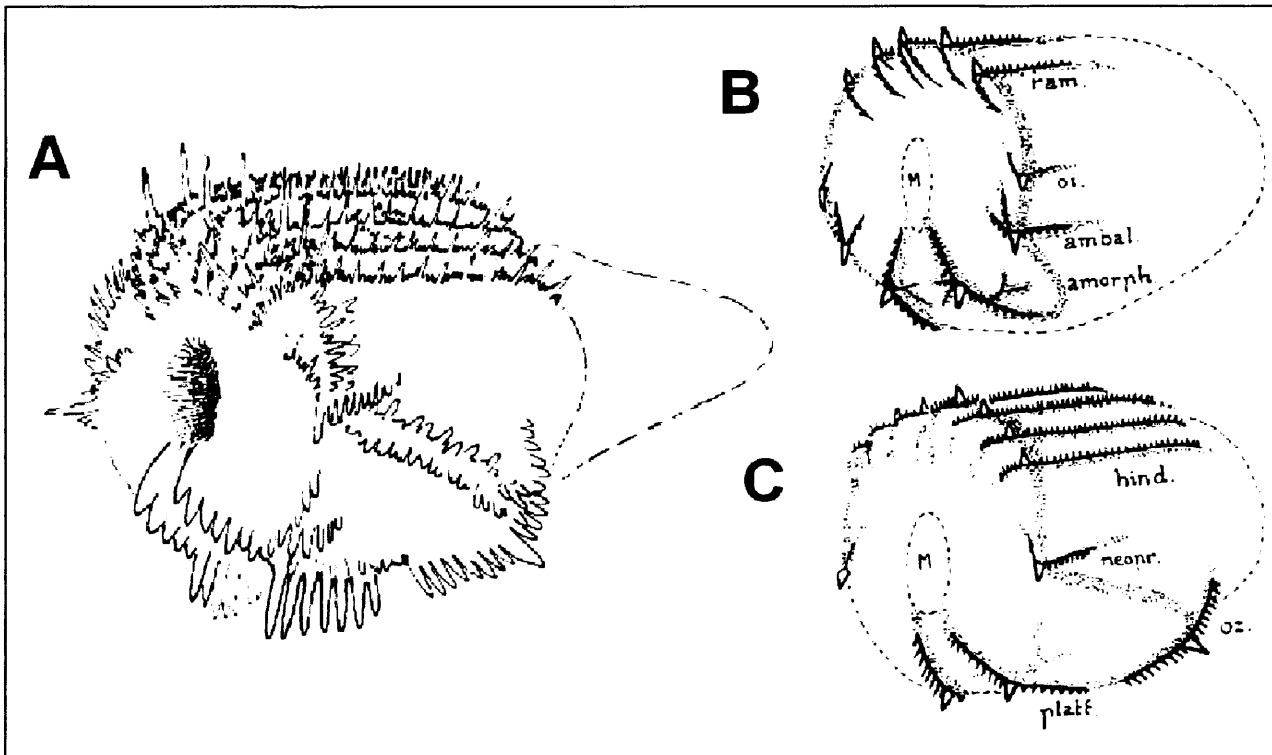


Fig. 5.3.- Representaciones hipotéticas realizadas por LINDSTRÖM (1974).

A) Reconstrucción de un miembro de la Superfamilia Polygnathacea. **B)** *Prioniodontus*. **C)** *Polygnathus*.

M=mouth; ram=elemento de tipo ramiforme; oi=oistodiforme; ambal=ambalodiforme; amorph=amorphognatiforme; hind=hindeodelliforme; neopr=neoprioniodiforme; oz=ozarkodiniforme; platf=plataforma.

Tomada de LINDSTRÖM (1974).

Estas dos interpretaciones basadas en aparatos lofoforales fueron rechazadas por de ALDRIDGE (1987) y SWEET (1988).

Los descubrimientos que parecen haber dado con la solución al problema, son los provenientes de las capas Granton (Mississippiense) de Edimburgo en Escocia, que son aceptados en la actualidad por la mayoría de los investigadores de conodontos.

El primero de los especímenes de estas capas fue descubierto en las colecciones de fósiles del Instituto de Ciencias Geológicas de Edimburgo por CLARKSON. Este ejemplar (molde y contramolde) fue publicado en 1983 por BRIGGS, CLARKSON & ALDRIDGE (fig 5.4).

Todas las características que se observan en este ejemplar indujeron a BRIGGS *et al.* (1983) a acotar las posibles afinidades del organismo portador a únicamente dos: cordados y quetognatos.

Tras una discusión acerca de las similitudes del fósil hallado con los dos filos anteriormente citados, los autores propusieron mantener a los conodontofóridos dentro de un nuevo phylum propio, el phylum Conodonta, hasta que se descubrieran nuevos ejemplares con partes blandas preservadas.



Fig. 5.4.- Esquema y fotografías del primer espécimen de Granton: *Clydagnathus? cf. cavusformis*.
A) Esquema del cuerpo entero, elementos en el molde (arriba) y elementos en el contramolde (abajo). Tomada de BRIGGS, CLARKSON y ALDRIDGE (1983).
B) Fotografía del fósil y ampliación de elementos del molde. Tomada de ALDRIDGE (1987)

Estos nuevos ejemplares no se hicieron esperar mucho, ya que en 1986 ALDRIDGE *et al.* dieron a conocer tres nuevos ejemplares de las mismas capas Granton en Edimburgo, y posteriormente, en 1993 ALDRIDGE *et al.*, publicaron seis nuevos ejemplares; un total de diez.

A continuación se expone un resumen de las características que se pueden observar en el conodontofórido, denominado por sus descubridores como *Clydagnathus cavusformis*, al cual pertenecen ocho de los diez ejemplares registrados por ALDRIDGE *et al.* hasta 1993:

- El cuerpo es alargado, de entre 21 y 55mm de tamaño y está comprimido lateralmente, dotando al organismo de un aspecto anguiliforme que hace pensar que se trataba de un nadador activo y predador. El único ejemplar completo mide 40,5mm de largo y 1,8 mm de ancho.
- El tronco está segmentado por una especie de impresiones con forma de V, abiertas posteriormente, interpretadas como marcas dejadas por los miómeros.
- Trazas axiales en el tronco del organismo, delimitando los márgenes de la notocorda.
- Dos especímenes muestran una posible traza de un cordón nervioso dorsal.
- Presencia de una aleta caudal posterior provista de radios, que podría ser simétrica o bien ser asimétrica, siendo más larga en el margen ventral.
- La porción de la cabeza (anterior) es pequeña proporcionalmente al resto del cuerpo, por ejemplo, en el único ejemplar completo citado anteriormente mide 1,95 mm de lado a lado.
- Presencia de dos lóbulos semicirculares proyectados anteriormente, interpretados como ojos del animal, que se disponen de modo aproximadamente simétrico con respecto al eje axial del tronco.

- Además, un espécimen conserva trazas de posibles cápsulas auditivas y de estructuras branquiales.
- No se conservan otras estructuras esqueléticas aparte de los elementos conodontales que se encuentran en posición inmediatamente posterior a los supuestos ojos y en posición ventral. Se interpretan como aparato alimenticio y permiten conocer la arquitectura de un aparato conodontal completo, el ozarkodinido, que es el que contienen la mayoría de los ejemplares de Granton (fig 5.5).

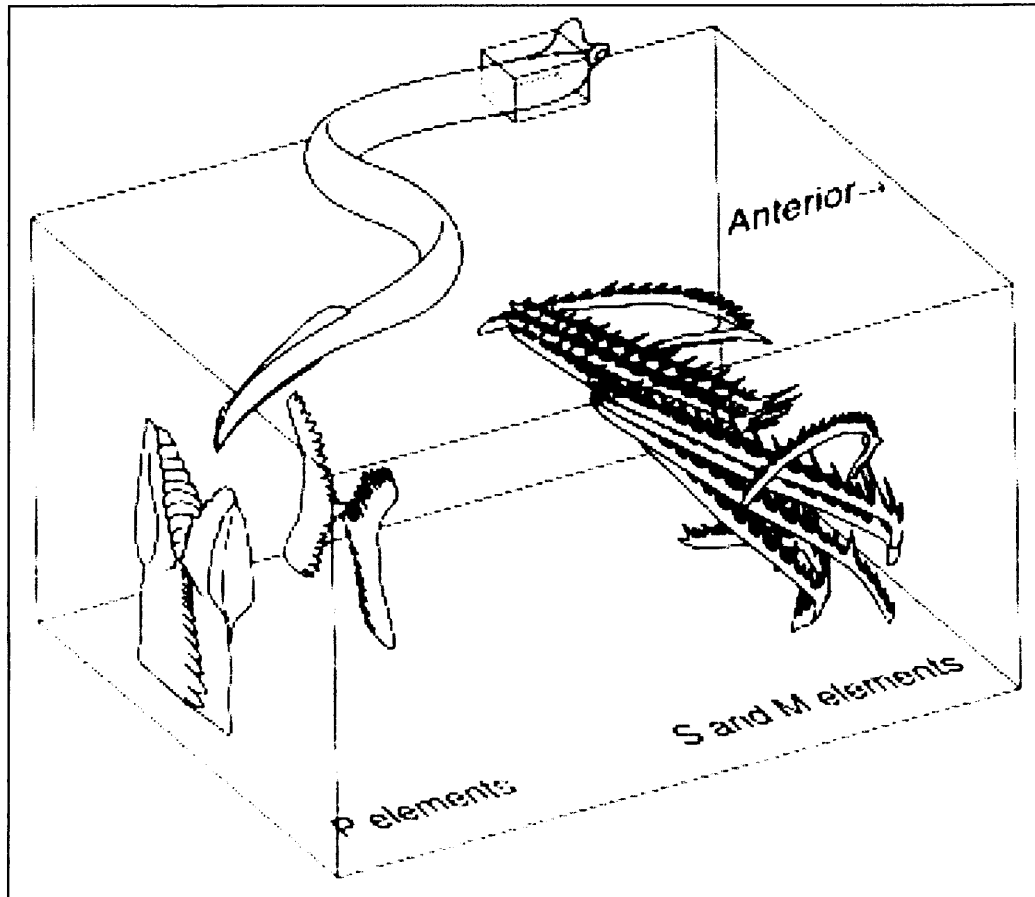


Fig. 5.5.- Arquitectura esquelética del aparato alimenticio del conodontofórido Ozarkodinido. La morfología del cuerpo se basa en *Clydagnathus* y el aparato conodontal en *Idiognathodus*. Tomada de ALDRIDGE & PURNELL (1996).

Las características de todos los ejemplares de Granton llevaron a los autores a descartar la afinidad de los conodontofóridos con los quetognatos así como a alejarse de la consideración de éstos como cefalocordados y asemejarlos a los craniados, estando próximos a los actuales mixinoideos. Y también estos mismos autores advierten de una posibilidad que invalidaría ésta, señalando las semejanzas entre el material dérmico mineralizado de los conodontos y las estructuras dérmicas osificadas de los heterostraceos.

Existen otros ejemplares con tejido blando conservado, procedentes de diversas partes del mundo, como Waukesha en U.S.A (Silúrico), Clanwilliam en Sud África (Ordovícico) (fig. 5.6), pero los mejor conservados y abundantes son los de Edimburgo.

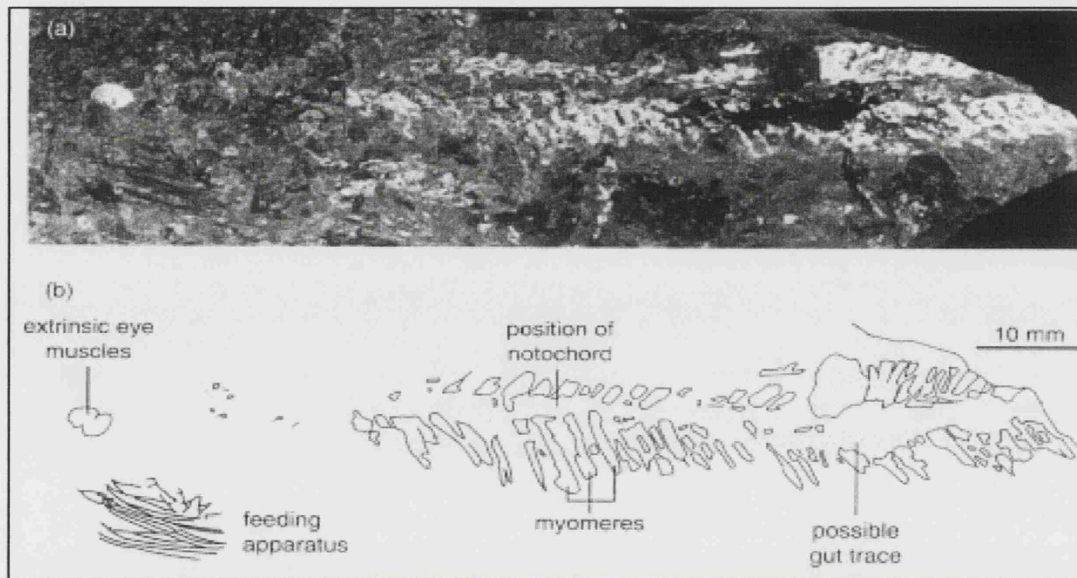


Fig. 5.6.- Fotografía y esquema del conocido como “conodontofórido gigante” de Clanwillian, Sud África. Tomada de GABBOTT *et al.*(1995).

En la actualidad el debate sigue abierto y caracteres como la presencia de notocorda, musculatura ocular extrínseca y comparaciones entre los diferentes materiales que componen los conodontos con dentina y esmalte (SANSOM *et al.* 1992) hace que el debate haya llevado a los conodontos al origen mismo de los vertebrados, siendo discutidas sus relaciones filogenéticas con todos los vertebrados primitivos, y los cordados más próximos.

En la figura 5.7. se puede observar el esquema propuesto por ALDRIDGE & PURNELL (1996) donde se muestran las diferentes relaciones hipotéticas entre los conodontofóridos y los cordados.

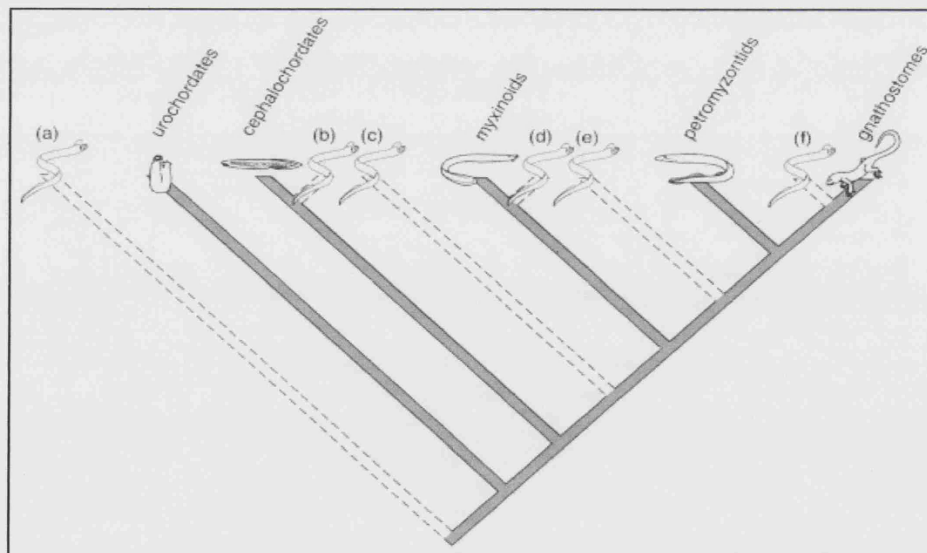


Fig. 5.7.- Hipótesis de relaciones filogenéticas entre los cordados existentes, con varias posiciones propuestas para los conodontos. Las posiciones (a), (b) y (c) requieren que varios de los caracteres de los conodontofóridos, incluidos los ojos con musculatura extrínseca, las aletas soportadas con radios y tejidos duros fosfáticos (comparable con esmalte, hueso, dentina y cartílagos globulares calcificados) fueran desarrollados independientemente en los conodontos y en los vertebrados. La posición (d) requiere los desarrollos independientes de estos caracteres o bien su pérdida secundaria en los myxinoideos. La posición (e) requiere la pérdida secundaria de los caracteres de tejidos duros en los petromyzontideos. Tomada de ALDRIDGE & PURNELL (1996).

La idea más completa que se tiene en la actualidad sobre el aspecto de un conodontofórido así como la evolución de sus representaciones se puede ver en la figura 5.8 extraída de un poster de PURNELL (sin fecha figurada), publicado en internet (título de poster: Heterochrony in cavusgnathid conodontos).

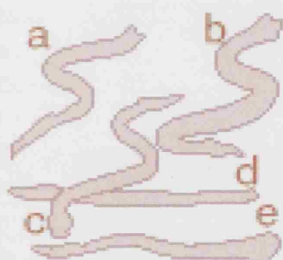
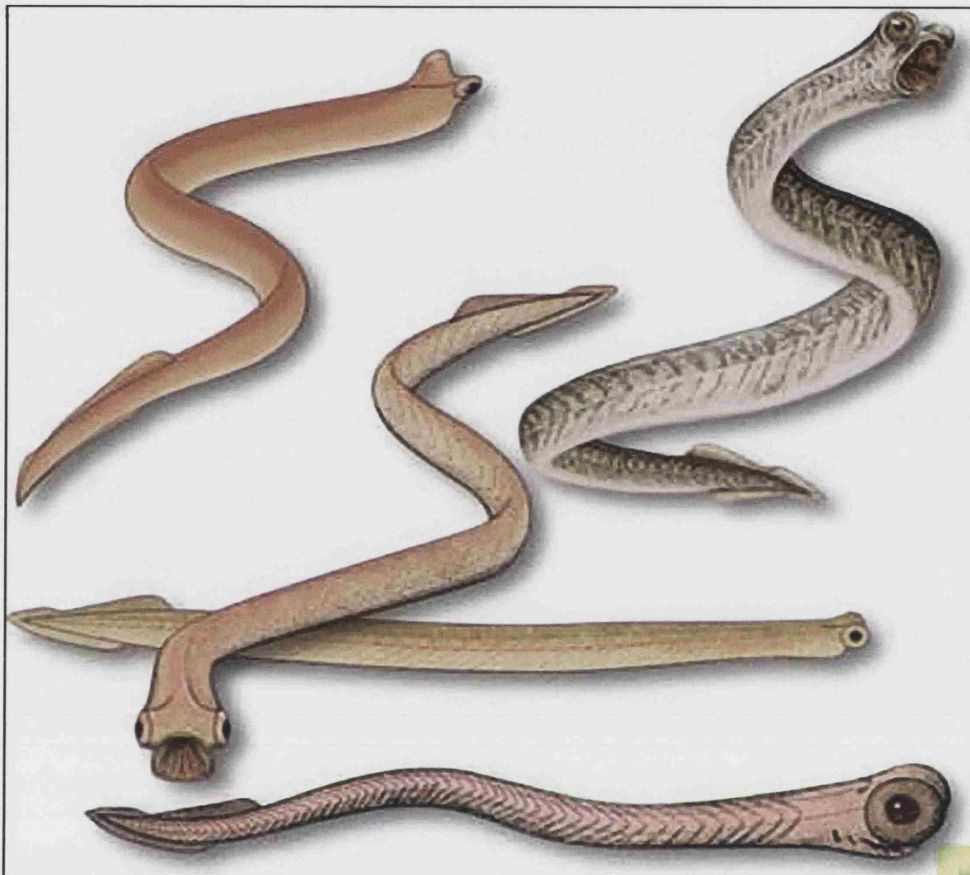


Fig. 5.8.- Recopilación de ilustraciones recientes del organismo conodontofórido. Todos aproximadamente de 4cm de longitud.

- a) ALDRIDGE & PURNELL (1996).
- b) DISCOVER (1996), 17 (45).- “picture blood on its teeth”.
- c) PURNELL *et al.* (1995).
- d) PURNELL (1995).
- e) ALDRIDGE *et al.* (1993).

Tomado de poster publicado en internet en la página WEB:
<http://www.le.ac.uk/geology/map2/map2.html> de PURNELL.

5.2.- Composición y estructura de los conodontos

Como se recoge en SWEET (1988), PANDER (1856) concluyó a partir de análisis químicos primitivos, que la composición de los conodontos era en su totalidad carbonato cálcico. Posteriormente, HARLEY (1861) publicó que la composición de estos elementos era fosfato y carbonato cálcico, sin embargo HINDE (1879) y otros autores pensaron que HARLEY había estudiado fósiles que no eran conodontos sino elementos radulares pertenecientes a moluscos.

ROUNDY (1926) publicó que la composición parecía ser carbonato cálcico fosfático pero no fue hasta 1944, cuando ELLISON pudo demostrar a partir de análisis de Rayos-X que la sustancia a identificar era un isomorfo del grupo del apatito. Ésto proporciona a los conodontos un peso específico elevado (2.84-3.10) así como una elevada resistencia al ataque de ácidos cítricos, acéticos y fórmicos, lo que permite su extracción de rocas carbonatadas.

Una de las publicaciones de mayor detalle sobre la composición química de los conodontos fue realizada por PIETZNER *et al.* (1968), quien obtuvo la siguiente fórmula:



Estos autores interpretaron que se trataba de francolita, un mineral del grupo del apatito en el cual los iones OH y CO₃ son sustituidos por fosfato y no ocupan las posiciones de la red mineral como lo hacen en los hidroxiapatitos. Además de estos elementos, se han encontrado trazas de al menos 39 elementos más en varias partes de los elementos conodontales, y algunos de éstos como el neodimio se ha utilizado para realizar interpretaciones sobre las condiciones del agua en que los conodontofóridos vivían (SWEET, 1988).

Estudios más recientes parecen apuntar a la demostración de la existencia de dentina en los elementos conodontales, como afirman SANSOM *et al.* (1994), con todas las implicaciones filogenéticas que ello conlleva, puesto que ésta se considera exclusiva de los vertebrados.

En cualquier caso, en los elementos conodontales, además de materia mineral, existe materia orgánica (aminoácidos) intercalada, que separa las diferentes láminas de apatito entre sí. Ésta, aunque no presenta ningún interés desde el punto de vista taxonómico, filogenético o paleoecológico, sirve para conocer la temperatura alcanzada por el sedimento durante la diagénesis, lo cual es de suma importancia para la búsqueda de hidrocarburos.

Utilizando los cambios que produce la maduración térmica en el color, textura, opacidad y presencia de materia blanca en los conodontos, se desarrolló por EPSTEIN *et al.* (1977) y posteriormente modificado por REJEBIAN *et al.* (1987), el índice de alteración de color de los conodontos, denominado CAI (fig. 5.9). Éste consta de 10 grados (1, 1.5, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8) entre los cuales los conodontos varían de color desde el ámbar (amarillo muy claro) a negro pasando por diferentes tonalidades de marrón y posteriormente adquieren un color gris, blanco y finalmente se vuelven cristalinos (vítreos). En la figura 5.10 tomada de SARMIENTO & GARCÍA-LÓPEZ (1996) además de indicar los cambios que sufren los conodontos con el CAI, se indica el tipo de hidrocarburo asociado y se establece una correlación con otros índices.

La determinación del índice CAI no era una de los objetivos del presente estudio, y en cualquier caso, no se considera la muestra obtenida como suficientemente representativa ya que para la determinación del CAI es necesario un número mayor de elementos. Esta falta de fiabilidad se debe a que existen procesos que no responden a la temperatura y que pueden alterar enormemente el CAI, como son la hematización, la meteorización o la presencia de fluidos hidrotermales.

En las muestras estudiadas se han encontrado colores que van desde el ámbar al negro, pero todas proceden de muestreos puntuales, y para conocer el auténtico CAI habría que muestrear diferentes puntos de un mismo nivel. Además, habría que tratar todas las muestras con el mismo tipo de ácido y a la misma concentración, lo cual no se ha realizado.

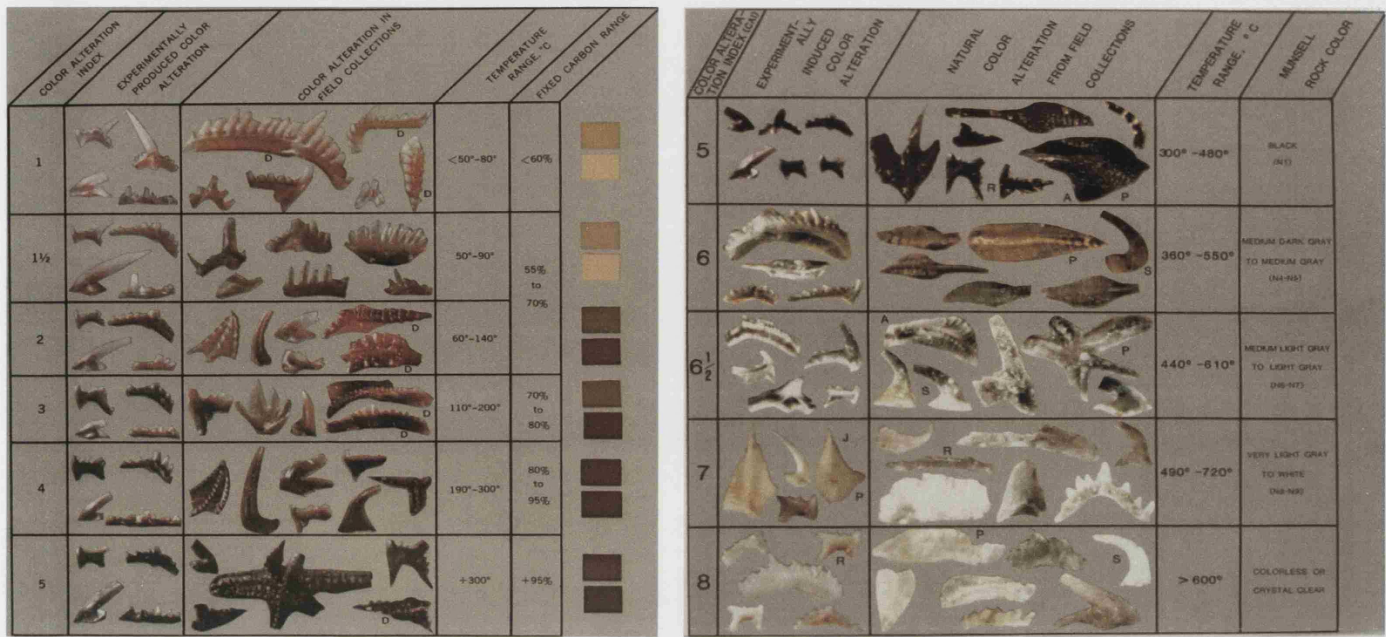


Fig. 5.9.- Tablas del Índice de Alteración de los Conodontos (CAI). Cuadro izquierdo tomado de EPSTEIN *et al.* (1977); cuadro derecho tomado de REJEBIAN *et al.* (1987).

Color c/ Índice de color de la tabla de Munsell	CAI	Intervalo térmico °C	Profundidad enterramiento m. (Appalachian)	AAI	Palinomorfos		Vitrinita		Otras observaciones en Conodontos (textura)	Tipo de C (ASTM)	Hidrocarburos asociados	Facies del Metam. orgánico Madurez térmica MO	Cristalinidad de la lilita I C ($\Delta^2\theta$)	Zonas Metamórficas
					TAI AMOCO	Peso % C en kerógenos	Reflectancia % Rm equiv. de la lit.	C fijo						
amarillo claro (2.5 YR 7/4 a 8/4)	1	< 50-80°C	< 1220	1	1-5	< 82	< 0,8	60%	transparentes, materia blanca visible, lisos	Carbones bituminosos	gas húmedo y aceite	inmadura/submadura		Diagénesis
marrón muy claro (10YR 7/3 a 8/4)	1.5	50-90°C	1220-2440	2-3	5, +5	81-84	0,70-0,85	60-65%				incipiente maduración		
marrón a marrón oscuro (10YR 4/2 a marrón oscuro rojo 5YR 2.5/2)	2	60-140°C	2440-3660	4-5	5-6	81-87	0,85-1,3	65-73%	menos transp. mat blanca visible, apariencia lechosa, lisos		aceite pesada a liviano y gas húmedo	madura	> 0,42	
marrón oscuro grisáceo (10YR 4/2 a marrón oscuro rojo 5YR 2.5/2)	3	110-200°C	3660-5490	negro-desintegrado indeterminable, laminares	+5-6	83-89	1,40-1,95	74-84%	solo los ápices de los denfi- culos transp. Materia blan- ca oscurecida a marrón cremosa, lisos	Semi a intructa	gas húmedo/con- densado	madura ventana liquida		
marrón oscuro-negro claro (5YR 2.5/1 a negro 10YR 2.5/1)	4	190-300°C	5490-7930	negro-desintegrado indeterminable, laminares	6	84-90	1,95-3,6	84-95%	opacos, materia blanca marrón a grisáceo, lisos	Amiraplo	gas seco	sobremadura	0,42-0,25	Anquilozona
negro (7.5YR 2.5/0) a (2.5YR 2.5/0)	5	300-480°C	7930-9150		> 6-7	+90	+3,6	+95%	opacos, materia blanca gris a negra si es visible	Meio-antracita				
gris oscuro a gris mediano (N4-N5)	6	360-550°C							pocos ejemplares, con superficie rugosa		estéril		~ 0,25	Epiuzona
gris muy claro a blanco opaco (N8-N9)	7	480-610°C							opacos, superficie sacaróidea					Mesozona
cristalinos, vitreos	8	> 600°C							superficie muy irregular, estructuras delicadas per- didas, a menudo deformadas					

Fig. 5.10.- Índice de Alteración del Color (CAI) de los conodontos comparado con otros índices del metamorfismo orgánico y mineral. Tomada de SARMIENTO & GARCÍA-LÓPEZ (1996).

Atendiendo a su estructura interna, los elementos conodontales pueden ser clasificados en tres grupos diferentes (fig. 5.11):

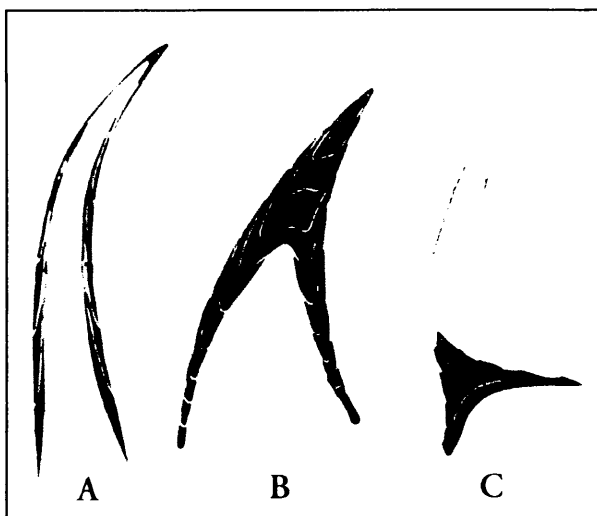


Fig. 5.11.- Estructura de las capas fosfáticas en: **A)** Protoconodontos. **B)** Paraconodontos. **C)** Euconodontos. Tomada de BENGTON (1976) en ALDRIDGE (1987).

- **Protoconodontos:** Estos elementos aparecen en el registro estratigráfico cerca del límite Precámbrico-Cámbrico y se extinguen en el Ordovícico basal. Son morfologías sencillas, cónicas y con cavidades basales muy profundas como puede observarse en la figura 5.11-A. Están constituidos por una fina capa fosfática central, rodeada externa e internamente por finas capas orgánicas. La disposición de las lamelas en las capas mineralizadas indica acreción en la superficie interior y en la base. (BENGTON, 1976, 1983, SZANIAWSKI, 1982, 1983 y recogido por ALDRIDGE, 1987).
- **Paraconodontos:** También tienen morfologías cónicas pero en este caso, las lamelas fosfáticas se acrecionan tanto en el interior como en el exterior de la unidad, aunque no de modo continuo alrededor del ápice (fig. 5.11-B). Su distribución es similar a la de los protoconodontos, extendiéndose desde el Cámbrico medio hasta el Ordovícico Inferior. (MÜLLER & NOGAMI, 1971, BENGTON, 1976 y recogido en ALDRIDGE, 1987).
- **Euconodontos:** También son conocidos como “conodontos verdaderos” (fig. 5.11-C). Éstos tienen morfologías muy diversas y presentan dos zonas diferenciadas: una corona conodontal y un cuerpo basal en el interior de ésta (aunque no suele conservarse unido). Las lamelas de la corona son continuas por toda la superficie externa, mientras que las del cuerpo basal no siempre son continuas por la superficie inferior. Ambas partes, corona y cuerpo basal están constituidos por lamelas que se adosan a la superficie externa del elemento. La distribución estratigráfica de los euconodontos se extiende desde el Cámbrico superior hasta el Triásico superior. (BENGTON, 1983 y recogido en SWEET, 1988).
El presente estudio se centra en unidades del Visense, por tanto todos los conodontos estudiados son euconodontos.

En resumen, los euconodontos están formados por láminas fosfáticas acrecionadas de modo concéntrico y centrífugamente, superponiéndose las más recientes sobre las anteriores. Sin embargo, si estos elementos eran en realidad dientes, queda una gran duda, la de cómo es posible que las sucesivas láminas se dispongan sobre las anteriores, si el elemento se encuentra fuera del tejido blando al igual que los dientes de los vertebrados. Todas estas diferencias microestructurales entre protoconodontos, paraconodontos y euconodontos fueron explicadas por BENGTON (1976) mediante un modelo (fig.5.12) en el cual a cada tipo de conodonto se le asigna un tipo de cobertura epitelial.

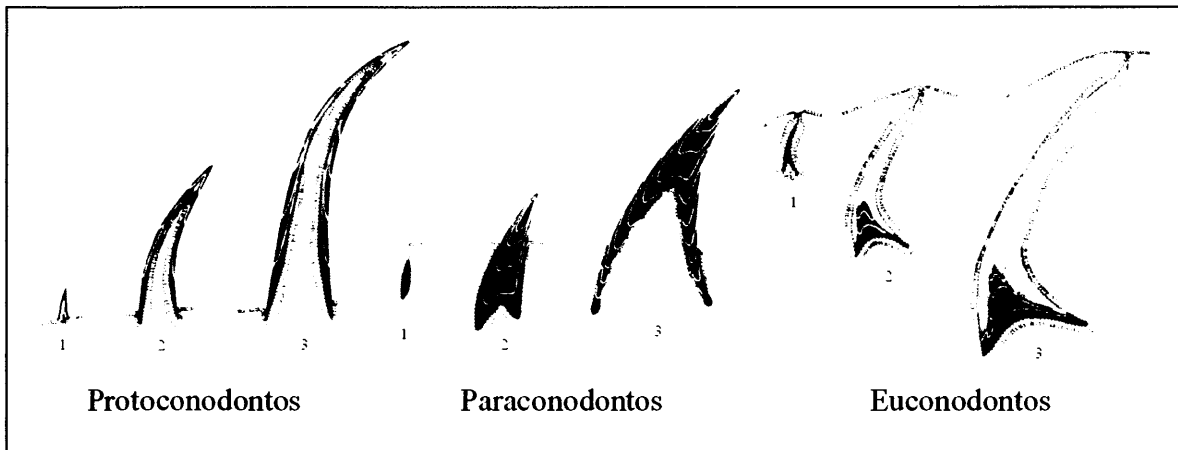


Fig. 5.12.- Modelo de evolución temprana de los conodontos. Los números indican los diferentes estados de desarrollo. Modificada de BENGSTON (1976).

Por tanto, como puede observarse en la figura 5.12, los euconodontos estarían completamente recubiertos por tejido blando, hipótesis apoyada por el hecho de que muchos euconodontos presentan fracturas sobre las que se ve un recrecimiento, lo cuál sólo sería posible de este modo.

La siguiente duda que se plantea aceptando la hipótesis anterior, es cómo podrían estos elementos ser funcionales como piezas dentarias estando inmersos en tejido blando. Para explicar esto, BENGSTON (1976) asemeja los euconodontos a las uñas de los gatos, de tal modo que estos elementos tendrían dos posiciones diferentes: una de reposo, cubiertos por tejido, y otra de funcionamiento, en la que saldrían al exterior y funcionarían como dientes. Serían por tanto, “dientes retráctiles” (fig. 5.13).

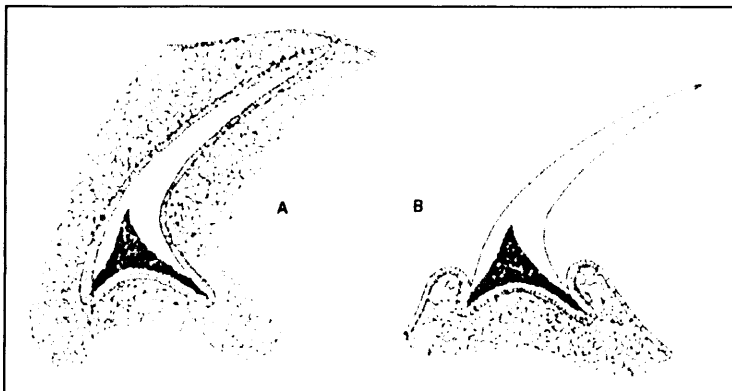


Fig.5.13.- Reconstrucción esquemática de un conodonto en: **A)** Posición de reposo. **B)** Posición en funcionamiento. Tomada de BENGSTON (1976).

5.3.- Morfotaxonomía y taxonomía multielemental

Desde 1856 hasta hace aproximadamente 3 décadas, el estudio de conodontos, tanto a un nivel genérico como específico, se había llevado a cabo basándose en elementos individuales encontrados aislados. Para hacer una diagnosis taxonómica, la base principal con que contaban los investigadores era la morfología de cada elemento, puesto que no existen formas vivientes análogas.

En la actualidad se sabe que la mayoría de estos elementos aislados no tiene ningún valor filogenético. Gracias al hallazgo a lo largo del último siglo de elementos en conexión, se entiende que cada elemento conodontal forma parte de un “aparato conodontal” complejo, compuesto por entre 15 y 19 elementos discretos. Lo que se intenta ahora es integrar cada elemento dentro de su correspondiente aparato conodontal, asignando el mismo nombre genérico y específico a todos los elementos que componen dicho aparato. Por tanto, se ha ido transformando la clásica nomenclatura de la morfología taxonómica en una nomenclatura propia de la taxonomía multielemental. Ésta es una labor extremadamente complicada puesto que la gran mayoría de los conodontos jamás se han encontrado en conexión con otros y posiblemente nunca se encuentren. Según SWEET & DONOGHUE (2001), sólo un tercio de los más de 550 géneros válidos de conodontos, han podido ser diagnosticados o rigurosamente reinterpretados en los actuales términos multielementales.

Existen trabajos basados en el análisis de grandes colecciones de conodontos (no en conexión) como los de WALLISER (1964) o BERGSTROM & SWEET (1966) que revelan una llamativa constancia en la asociación de determinados tipos de elementos. Estas asociaciones, conocidas como “asociaciones recurrentes” parecían incluir elementos de aspectos similares y podían ser comparadas con algunas asociaciones naturales descubiertas hasta entonces. BERGSTROM & SWEET (1966) fueron los primeros autores en emplear asociaciones recurrentes en la diagnosis de especies.

A pesar de la potencial utilidad de las asociaciones recurrentes, con mayor valor filogenético que la morfología taxonómica, nada es más fiable que las asociaciones naturales, puesto que al tener los conodontofóridos elementos con formas tan distintas, éstos se comportan de modo diferente en un mismo régimen hidrodinámico, como demuestran los estudios realizados por MCGOFF (1991).

Al ir cobrando fuerza la taxonomía multielemental entre los investigadores de conodontos, se produjo un período de transición taxonómica, con una inevitable confusión terminológica (ALBANESI, 1993). En el período previo, con la morfotaxonomía, los diferentes géneros estaban compuestos por diversas especies, identificadas cada una de ellas por un único elemento, con leves variaciones de unas especies a otras. Durante el período de transición taxonómica, al reconstruirse un aparato conodontal, éste contenía diversos elementos con un nombre (por ejemplo: *Ozarkodina*), que respondía a los nombres genéricos de la morfotaxonomía, y se transformaba éste, con el sufijo “-iforme” para designar cada formotipo integrante del aparato (por ejemplo: *Ozarkodiniforme*).

SWEET (1981) propuso un sistema para identificar y ordenar las formas homólogas de las distintas especies, con la finalidad de simplificar la complejidad existente hasta entonces por la persistencia de términos provenientes de la morfotaxonomía. Este sistema se explica en el capítulo dedicado a terminología y nomenclatura.

Estudios como los de MERRIL, VON BITTER & GRAYSON (1990) determinan que cada uno de los elementos que componen el aparato conodontal, proporciona información genética útil pero para distintas jerarquías taxonómicas. Los resultados de este trabajo se pueden ver en la figura 5.14.

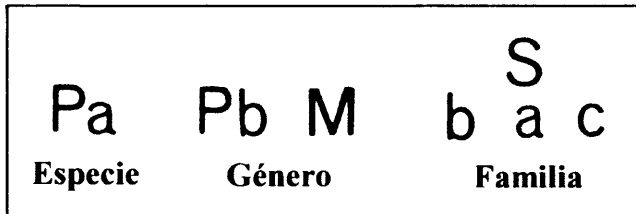


Fig. 5.14.- Jerarquías taxonómicas para las cuales proporcionan información los diferentes tipos de elementos conodontales. Modificada de MERRIL *et al.* (1990).

Como puede verse en la figura 5.14, los elementos Pa son los únicos de todo el aparato que proporcionan información a un nivel específico; debido a esto, son muchos los trabajos que, como PERRET (1993), únicamente ilustran y describen este tipo de elementos. Esta práctica aunque comprensible no hace más que dificultar la realización de trabajos basados en una taxonomía multielemental pura, por la falta de información referente a los demás tipos de elementos.

En cualquier caso, si los elementos Pb y M sólo proporcionan información a un nivel genérico y los S a un nivel familiar, es fácil hacerse una idea de las dificultades que conlleva intentar identificar los elementos que pertenecen a una misma especie, si todos éstos se encuentran discretos y mezclados en el sedimento.

5.4.-TERMINOLOGÍA Y NOMENCLATURA DE LOS CONODONTOS

Son muchos los términos exclusivos empleados en las descripciones de los elementos conodontales; muchos de éstos sirven para caracterizar su morfología y otros están referidos a la posición que ocupan dentro del aparato conodontal.

5.4.1.- En función de su morfología

La terminología empleada en la descripción de las múltiples y muy variadas morfologías de conodontos que pueden encontrarse en el registro fósil, se basa actualmente en un sistema nomenclatorial propuesto por SWEET (1981, 1988). Esta terminología utiliza raíces latinas y no es en absoluto intuitiva ni sencilla. Es muy técnica y únicamente con la práctica es posible manejarla con cierta facilidad. Sin embargo, aunque no sirven para la descripción total de los diferentes elementos, facilitan enormemente la comunicación entre especialistas familiarizados en estas morfologías.

Las tres categorías principales de elementos conodontales son: coniformes, ramiformes y pectiniformes, aunque existe otro término englobado en las categorías mayores, los rastrados.

Toda la nomenclatura de SWEET (1981,1988) se recoge en la figura 5.15 y se definen a continuación los diferentes elementos existentes, según las descripciones originales de SWEET (1988).

Categoría Principal	Categoría Primaria	Categoría Secundaria
Coniforme	Geniculado	
	No geniculado	
Ramiforme	Alado	
	Tertiopedado	
	Digirado	Breviforme Extensiforme
	Dolobrado	
	Cuadrirramado	
	Multirramado	
Rastrado		
Pectiniforme	Estellado	Estelliplanado Estelliescajado
	Pastinado	Pastiniplanado Pastiniescajado
	Carminado	Carminiplanado Carminiescajado
	Angulado	Anguliplanado Anguliescajado
	Segminado	Segminiplanado Segminiescajado Bisegminiescajado Trisegminiescajado

Fig. 5.15.- Categorías morfológicas de los elementos conodontales. Modificada de CLARK *et al.* (1981).

Es importante destacar, que para simplificar las descripciones, lo habitual es referenciar todos los elementos del mismo modo:

- La cavidad basal o margen no denticulado se orienta hacia abajo. Parte inferior.
- Los denticulos del proceso principal o la cúspide se orientan hacia arriba. Parte superior.
- Los denticulos y las cúspides casi nunca son rectos, éstos sirven de criterio de orientación, tomándose el margen convexo de las cúspides y denticulos como parte anterior y el cóncavo como parte posterior.
- En caso de que el elemento esté curvado lateralmente, el lado cóncavo se considera interno y el convexo externo.

En los elementos que se describen a continuación, puede existir en el margen inferior una cavidad, que puede ser grande o pequeña, denominándose cavidad basal u orificio basal respectivamente.

- **Cavidad basal:** Se denomina así cuando la cavidad es grande. Suele tener surcos que se extienden a lo largo del borde inferior de los procesos adyacentes.
- **Orificio basal:** Se denomina así cuando la cavidad es pequeña y se restringe a la zona situada debajo de la cúspide. En las zonas adyacentes de los procesos, hay una cavidad basal invertida o margen basal recesivo donde se puede ver el margen de las lamelas que forman el elemento.

a) Elementos coniformes

También se describen en la literatura como “conos simples” o “conos” debido a su morfología principalmente cónica. El cuerpo basal generalmente está poco desarrollado. Según la curvatura de la cúspide con respecto a la base, ésta se denomina: proclinada, erecta, reclinada y recurvada, en orden creciente de curvatura. (fig. 5.16A)

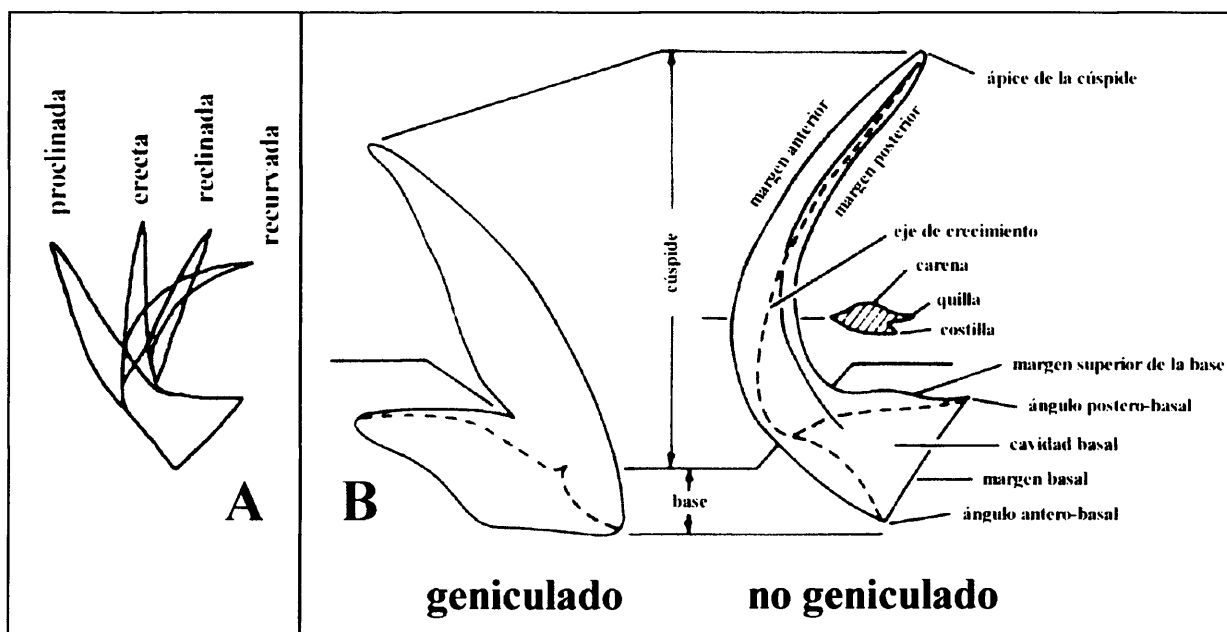


Fig. 5.16.- A) Disposiciones de la cúspide. Modificada de SWEET (1981). B) Orientación y terminología de los dos principales tipos de coronas coniformes. Modificada de SWEET (1981) y SWEET (1988).

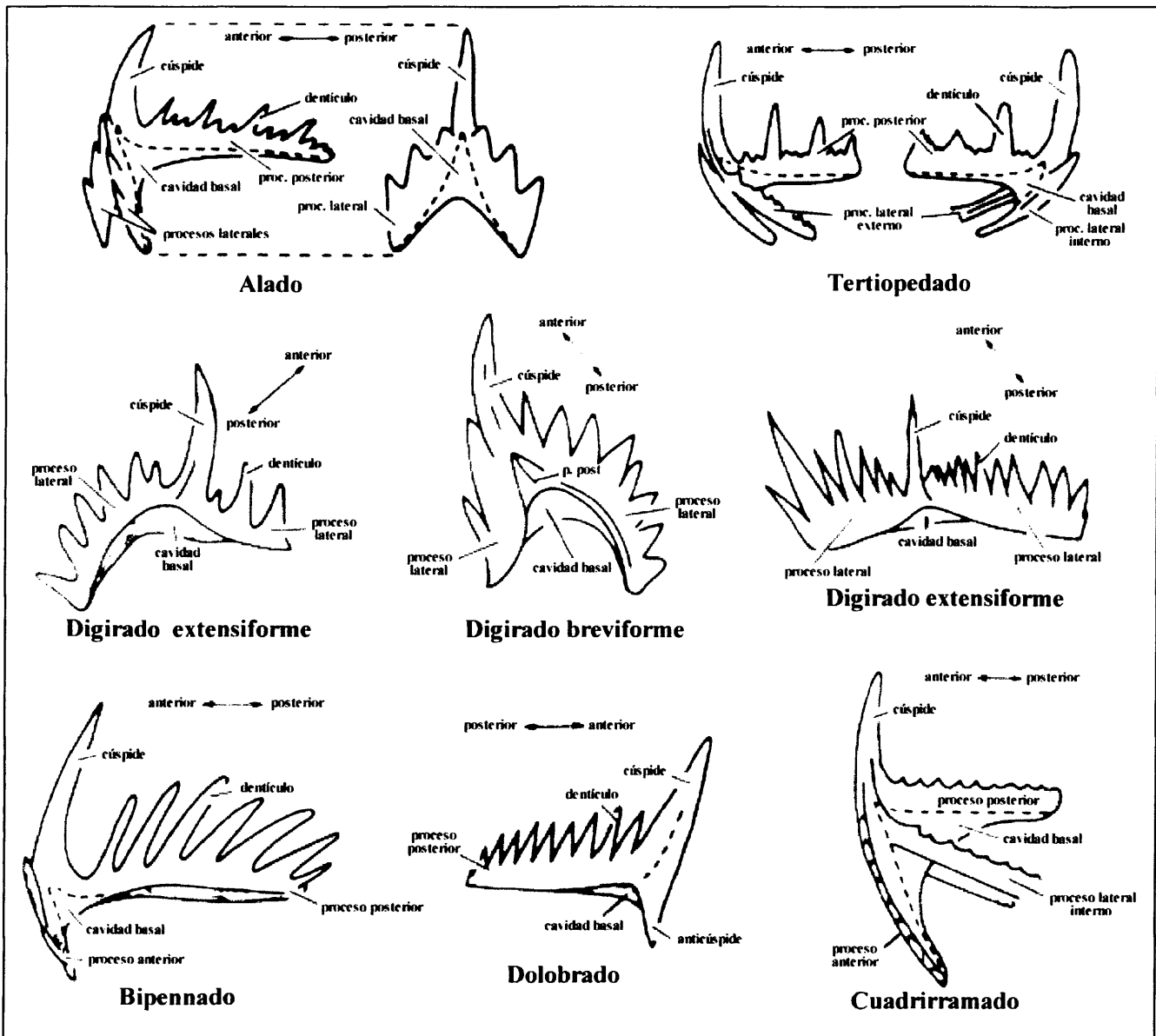
1) Coniformes no geniculados.- El margen posterior de la cúspide se une con el margen superior de la base mediante una superficie (en vista lateral), recta o suavemente curvada. (fig 5.16B-derecha)

2) Coniformes geniculados.- El margen posterior de la cúspide se une con el margen superior de la base formando un ángulo agudo. (fig. 5.16B-izquierda)

b) Elementos ramiformes (fig. 5.17)

También se pueden encontrar en la bibliografía como “barras”. A partir de la base de la cúspide se extienden entre uno y cuatro procesos que pueden o no poseer denticulos (denticulados o adenticulados). Estos procesos se denominan posteriores, anteriores o laterales en función de su situación con respecto a la cúspide y a la orientación de la unidad.

- 1) **Ramiformes alados.-** Son elementos simétricos en sí mismos, con un plano de simetría bilateral. Tienen tres procesos, dos procesos laterales simétricos dispuestos a ambos lados de la cúspide y un proceso posterior.
- 2) **Ramiformes tertiopedados.-** Tienen tres procesos. Son muy parecidos a los alados, pero los procesos laterales no se disponen de modo simétrico con respecto a la cúspide.
- 3) **Ramiformes digirados.-** También tienen tres procesos. El posterior generalmente es muy corto y adenticulado y los laterales tienen diferentes desarrollos, con sus extremos orientados en direcciones opuestas.
- 4) **Ramiformes bipennados.-** Tienen dos procesos, uno anterior que puede estar curvado hacia abajo o hacia uno de los lados, y otro posterior más largo.
- 5) **Ramiformes dolobrados.-** Un solo proceso posterior. En estos elementos pueden existir una continuación del margen anterior de la cúspide hacia abajo, denominada anticúspide.
- 6) **Ramiformes cuadrirramados.-** Cuatro procesos, posterior, anterior y dos laterales.
- 7) **Ramiformes multirramados.-** Se propuso este término para todos aquellos elementos que tuvieran más de cuatro procesos, aunque éstos no se conocen.



c) Elementos rastrados

Son básicamente elementos coniformes con falta de desarrollo de estructuras semejantes a los procesos de los típicos elementos ramiformes. Sin embargo, desarrollan denticulos en el margen cóncavo de la cúspide. (fig. 5.18)

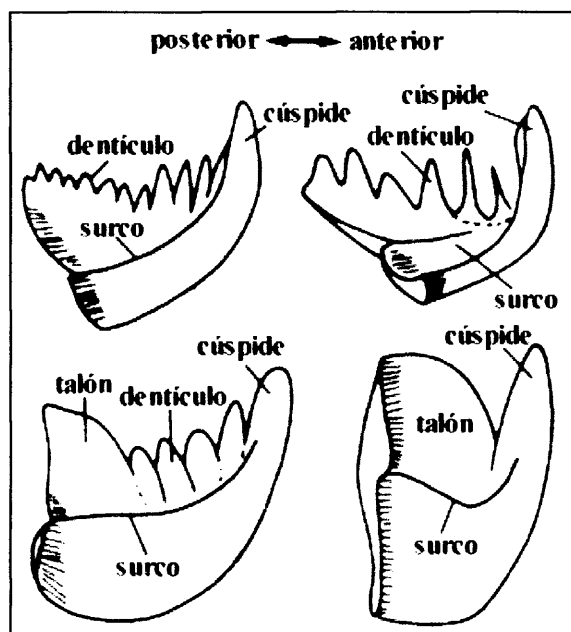


Fig. 5.18.- Elementos rastrados y sus orientaciones. Modificada de SWEET (1988).

d) Elementos pectiniformes (fig. 5.19)

Son los elementos conocidos tradicionalmente como de lámina y de plataforma (término muy extendido). Están agrupados en una misma categoría debido a que ambos ocupan una misma posición en el aparato (P) (ver apartado 5.3.).

Los elementos de lámina se caracterizan por presentar una cúspide situada sobre la cavidad basal, rodeada de un número variable de procesos que se extienden a partir de ella, mucho más altos que los de los elementos ramiformes, y comprimidos lateralmente.

Los elementos de plataforma presentan expansiones laterales bastante planas que flanquean total o parcialmente a los procesos del elemento. Estos elementos son muy variables y pueden presentar multitud de ornamentaciones como nódulos, crestas o parapetos.

- 1) **Pectiniformes estellados.**- Tienen cuatro procesos, dos laterales, uno anterior y otro posterior, aunque éstos pueden originar procesos accesorios.
- 2) **Pectiniformes pastinados.**- Tienen tres procesos, anterior, posterior y sólo uno lateral.
- 3) **Pectiniformes carminados.**- Constan de dos procesos, uno anterior y otro posterior. La unidad es prácticamente recta en vista lateral.
- 4) **Pectiniformes angulados.**- Son muy similares a los elementos carminados, con dos procesos (anterior y posterior), pero en vista lateral los procesos están curvados uno respecto del otro.
- 5) **Pectiniformes segminados.**- Únicamente constan de un proceso que está dirigido anteriormente. Es el único caso en que la cúspide se encuentra en el extremo posterior. Para las variaciones de este tipo de elementos se emplean los prefijos, -bi y -tri según el número de procesos.

Todos estos tipos de términos sirven para definir elementos pectiniformes de lámina; para designar a los elementos pectiniformes de plataforma (diferencias explicadas anteriormente) se emplean los mismos términos (con el mismo significado) pero añadiendo los sufijos "plano" o "escafado".

- **Sufijo -plano:** indica que el elemento consta de un orificio basal y una zona de margen basal recesivo.
- **Sufijo -escafado:** indica que el elemento consta de una cavidad basal espaciosa, ocupando gran parte de la superficie inferior.

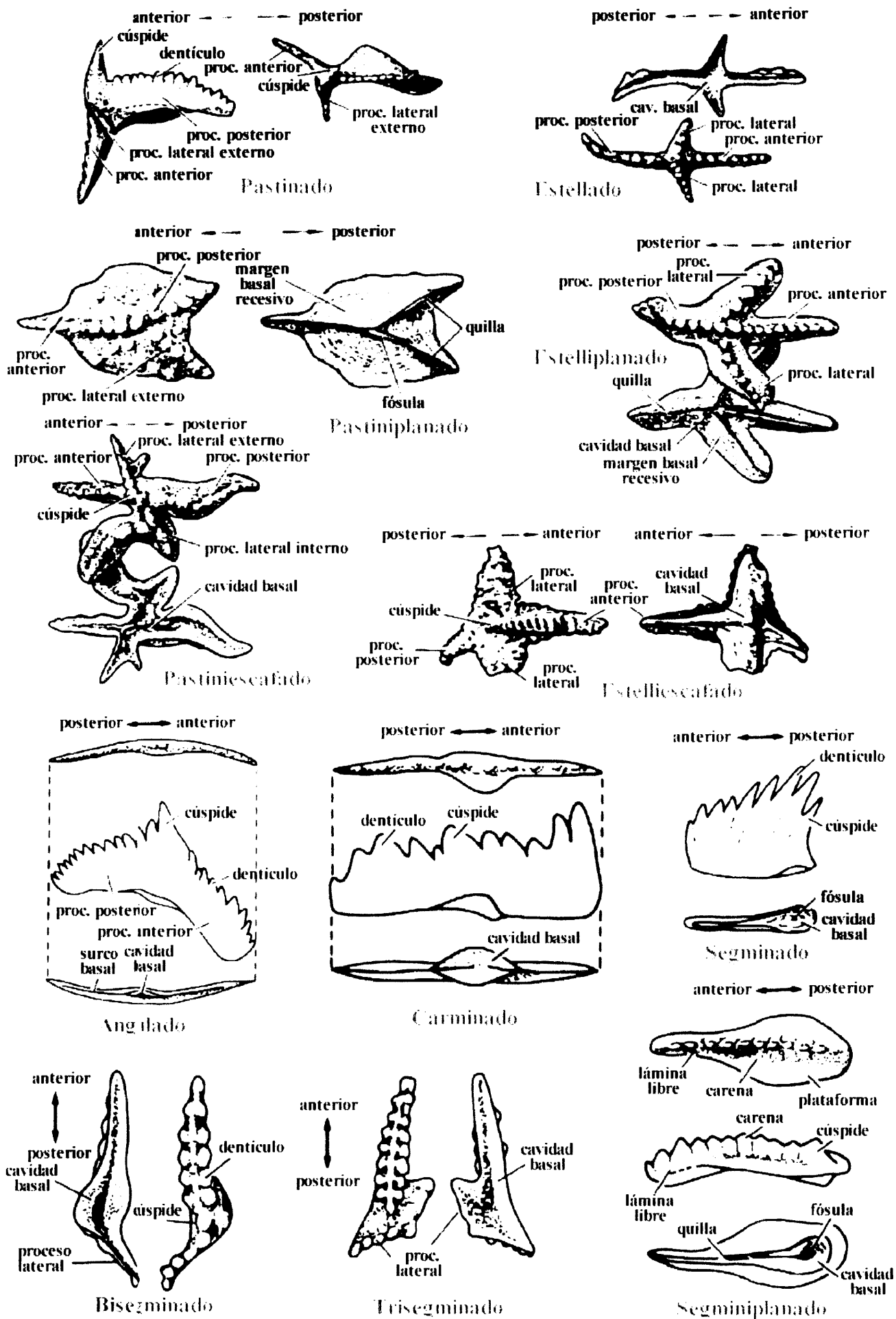


Fig. 5.19.- Morfotipos seleccionados de elementos pectiniformes. Modificada de SWEET (1981, 1988).

A continuación, se han recogido unos dibujos esquemáticos (fig.5.20), tomados de RODRÍGUEZ-CAÑERO (1993), que representan elementos Pa del tipo de los géneros *Ozarkodina* y *Gnathodus*, así como sus géneros afines, por ser éstos la mayoría de los elementos encontrados en el presente estudio. En los dibujos figuran los diferentes términos utilizados en el capítulo de sistemática, modificados a partir de los originales.

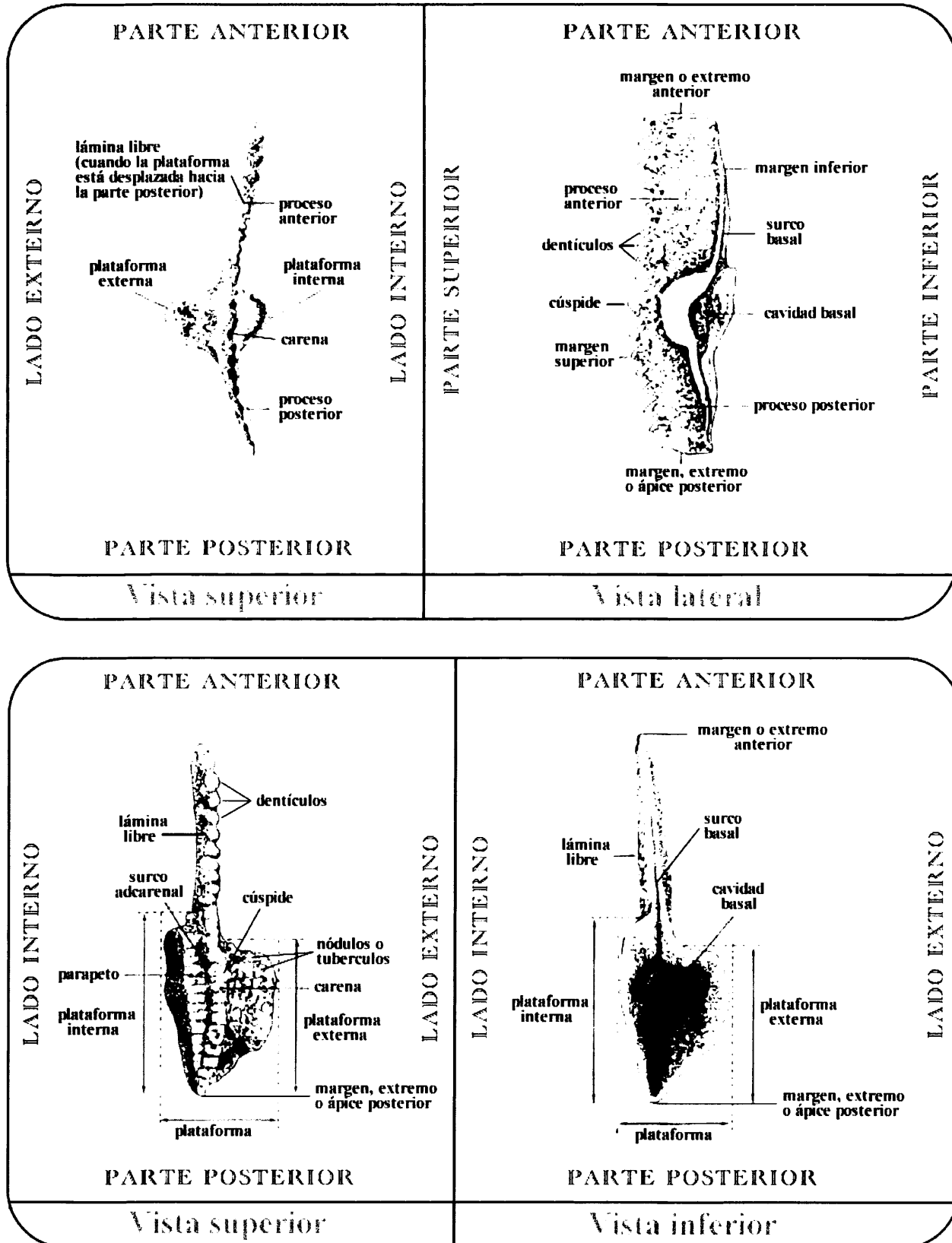


Fig.5.20.- Términos morfológicos utilizados en la descripción de elementos Pa de *Ozarkodina* (arriba) y *Gnathodus* (abajo) y de sus respectivos géneros afines. Modificada de RODRÍGUEZ-CAÑERO (1993).

5.4.2.- En función de su posición en el aparato conodontal

Desde el empleo de la taxonomía multielemental, numerosos autores han propuesto diferentes nomenclaturas para describir las posiciones que ocupan los conodontos en los aparatos. Hasta 1988, habían sido descubiertos más de 500 aparatos completos (SWEET, 1988). Sin embargo, aunque son muchas las nomenclaturas propuestas por autores como KLAPPER & PHILIP (1971) y JEPSSON (1971), la que con el paso del tiempo se ha ido aceptando y empleando por encima de cualquier otra es la propuesta por SWEET & SCHÖNLAUB (1975).

La nomenclatura propuesta por SWEET & Schönlaub (1975), basada en asociaciones naturales, se refleja con gran claridad en la figura 5.21. Ésta reconstruye un aparato constituido por elementos de siete tipos diferentes. Naturalmente no es aplicable a la totalidad de los aparatos conocidos (que pueden tener números de elementos variables), sin embargo, se realizan las modificaciones necesarias para ajustar el modelo, en la medida de lo posible, a los diferentes aparatos.

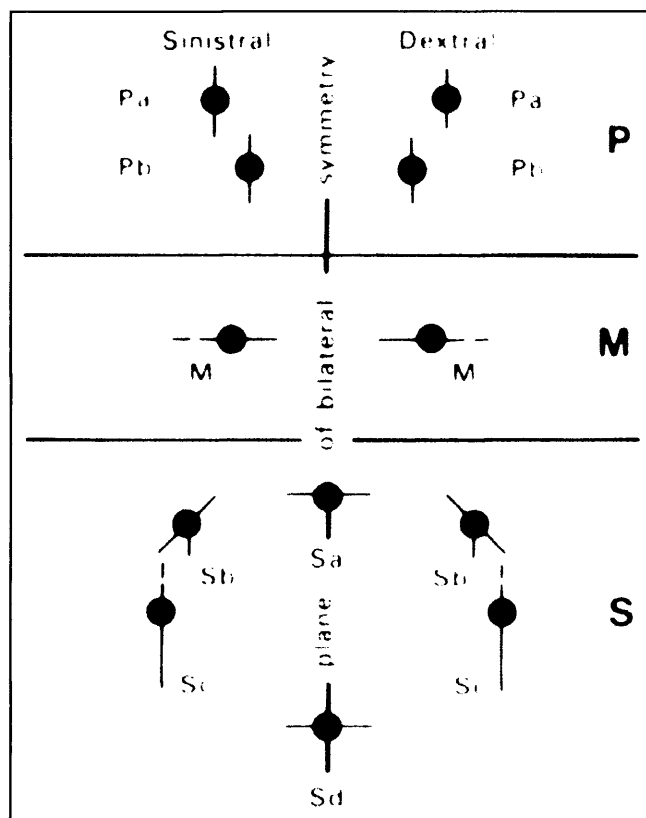


Fig. 5.21.- Esquema de notación y localización de conodontos en un aparato integrado por siete tipos de elementos. Tomada de SWEET (1988).

El modelo propuesto utiliza tres letras (P, M, S) para designar la proximidad de éstos a la apertura externa de la boca del organismo:

- **P**: proviene del término *pectinate*. Esta posición es la más interna de las tres y está ocupada por elementos pectiniformes o ramiformes especializados. Normalmente hay dos tipos de elementos P diferentes, que se designan con las siglas Pa y Pb. Estos elementos están pareados, de modo que hay dos Pa y dos Pb, dispuestos de modo simétrico respecto a un eje de simetría bilateral.

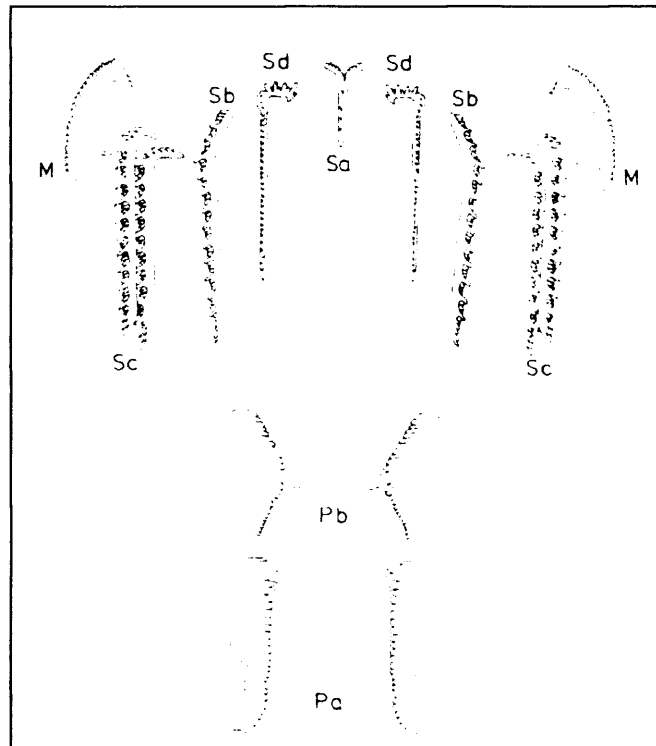
- **M**: Esta sigla viene del término *makeliforme* (forma de pico). Esta posición está ocupada por un único par de elementos con aspecto picado, dispuestos simétricamente respecto al eje de simetría bilateral. Pueden ser elementos ramiformes, dolobrados arqueados, bipennados o digirados breviformes o bien elementos coniformes geniculados.

- **S**: La sigla S responde a que los 3 elementos principales que ocupan esta posición forman una serie de simetría. En la posición S, como puede observarse en el modelo de SWEET (1988), no todos los elementos están pareados respecto al eje de simetría bilateral. La posición Sa está ocupada por un elemento coniforme o ramiforme alado; la posición Sb la ocupan elementos digirados o terciopedados y la posición Sc está ocupada por elementos ramiformes bipennados o dolobrados. Finalmente, en el ejemplo de la figura 5.21 existe otro elemento en la posición Sd, que es un ramiforme cuatrirramado. Sin embargo, el mismo SWEET (1988) llama la atención sobre dos

problemas del modelo; por un lado no considera apropiada la designación Sd para caracterizar posiciones intermedias en las series de transición de simetría, y por otro lado advierte, que puede haber más de 3 morfologías diferentes dentro de las series S y que para describirlas y designarlas habría que crear categorías intermedias, para las cuales propone términos del tipo Sa-b o Sb-c.

Este modelo es muy acertado en muchos aspectos, pero el modelo estructural (esquemático en dos dimensiones) del aparato conodontal aceptado en la actualidad, aunque manteniendo la terminología de SWEET & SCHÖNLAUB (1975), varía la posición de los elementos M desde una posición intermedia hasta una posición anterior externa, como puede observarse en la figura 5.22. Además, el elemento Sd en esta reconstrucción deja de ser cuadrirramado, siendo un ramiforme bipennado.

Fig. 5.22.- Representación diagramática de un aparato multielemental del Carbonífero. Tomada de ALDRIDGE (1987) (modificada de NORBY, 1976).



Muy recientemente, PURNELL, DONOGHUE & ALDRIDGE (2000) introdujeron una serie de nuevos términos, entre otros, la sustitución de las letras de los elementos por números y una serie de términos como, ventral, dorsal, rostral, caudal, abaxial, adaxial, entre otros, porque los términos clásicos no responden en absoluto con la orientación biológica real de los elementos en el organismo como puede verse en la figura 5.5.

En la figura 5.23 se muestran tres ejemplos comparativos entre la terminología usada habitualmente y la nueva propuesta por PURNELL *et al.* (2000) y la figura 5.24, de los mismos autores es una tabla de equivalencias de los diferentes términos.

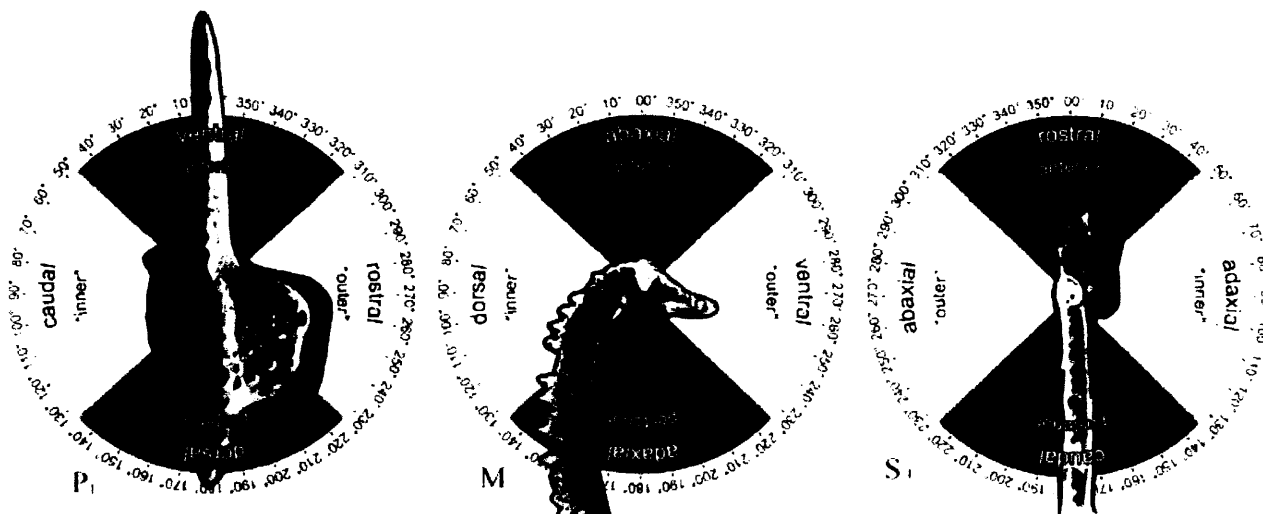


Fig. 5.23.- Comparación de la orientación biológica con los términos convencionales en conodontos. Los tres ejemplos son elementos de *Gnathodus bilineatus*. Tomada de PURNELL *et al.* (2000).

Element position	Conventional term	Disposition relative to cusp	True biological orientation
P	anterior (based on cusp and aboral cavity)	"anterior"	ventral
	posterior (based on cusp and aboral cavity)	"posterior"	dorsal
	inner (based on curvature)	"inner"	caudal
	outer (based on curvature)	"outer"	rostral
	upper		oral or adaxial
	lower		aboral or abaxial
S	anterior (based on cusp and aboral cavity)	"anterior"	rostral
	posterior (based on cusp and aboral cavity)	"posterior"	caudal
	inner (based on curvature)	"inner"	adaxial or medial or inner
	outer (based on curvature)	"outer"	abaxial or lateral or outer
	upper		oral or dorsal
	lower		aboral or ventral
M	anterior (based on cusp and aboral cavity)	"anterior"	abaxial or lateral
	posterior (based on cusp and aboral cavity)	"posterior"	adaxial or medial
	inner (based on curvature)	"inner"	dorsal
	outer (based on curvature)	"outer"	ventral
	upper		rostral
	lower		caudal

Fig. 5.24.- Comparación de la terminología convencional para la orientación, con la terminología propuesta para identificar su posición relativa anatómica, propuesta por PURNELL, DONOGHUE & ALDRIDGE (2000). Tomada de PURNELL *et al.* (2000).

Aunque en el presente trabajo se consideran acertadas las observaciones de PURNELL *et al.* (2000), éstas aún no son utilizadas por otros autores, y además, no suponen ninguna ventaja a la hora de describir un elemento o de identificarlo, por tanto se han utilizado los términos convencionales. Además, el empleo de estos nuevos términos no precisa únicamente de una traducción de los clásicos, sino que requiere una enorme capacidad de abstracción y la necesidad de imaginar cada conodonto constantemente en un complejo aparato en tres dimensiones, lo que complicaría enormemente la descripción de los elementos. Se considera sin embargo, muy útil a la hora de reconstruir aparatos o comparar éstos, pero para la descripción de los elementos la terminología clásica es más sencilla e intuitiva. En cualquier caso, con el tiempo se verá si esta nueva terminología es adoptada o no por la mayoría de los investigadores de conodontos.

5.4.3.- Glosario terminológico

A continuación se ha realizado una recopilación de términos empleados, ordenados alfabéticamente, con el fin de facilitar la lectura del presente trabajo, sobre todo en el capítulo de sistemática. La idea ha sido tomada de RODRÍGUEZ-CAÑERO (1993) de cuyo trabajo se han extraído la mayor parte de las definiciones; también se ha consultado el trabajo de GARCÍA-LÓPEZ (1984) y se han realizado algunas modificaciones en las definiciones y aportado otras propias. Dentro de las clases de conodontos, sólo figuran aquí las categorías mayores, las secundarias están explicadas en el apartado de terminología en función de la morfología. (capítulo 5.4.1.)

altura.- Medida tomada sobre un plano vertical y perpendicularmente a la dirección de la carena, la lámina libre o al eje del proceso de un elemento.

anchur.- Medida tomada sobre un plano horizontal y perpendicularmente a la dirección de la carena, la lámina libre o al eje del proceso de un elemento.

anticúspide.- Proyección hacia abajo de la parte anterior del margen basal situada bajo la cúspide y opuesta a ésta. Su límite es difícil de delimitar.

aparato conodontal.- Constituye la totalidad del esqueleto del organismo conodontofórico. Está constituido por múltiples elementos conodontales.

ápice.- Extremo o punta posterior de un elemento conodontal. También extremo o punta superior de una cúspide o de un denticulo.

carena.- Fila de nódulos o denticulos que surca la plataforma en los elementos pectiniformes. Es una continuación de la lámina del elemento.

cavidad basal.- Orificio situado en la superficie inferior del elemento. A la superficie interna de esta cavidad se fija al cuerpo basal del elemento. El elemento se desarrolla a partir de esta cavidad por superposición de lamelas.

conodontofóricos.- Grupo de animales marinos extintos (Cámbrico-Triásico), de cuerpo blando y forma de gusano que portaban un aparato interno y de composición fosfática integrado por múltiples elementos (conodontos).

conodonto.- Sinónimo de elemento conodontal. Elemento fosfático perteneciente a los organismos conodontofóricos. Supuestamente tenía funciones alimenticias.

corona.- Parte superior de los conodontos. Generalmente es lo único que se conserva de éstos. Formada por aposición de lamelas fosfáticas.

cresta.- La estructura resultante de la conexión por puentes de varios denticulos o nódulos.

cuerpo basal.- Parte basal de los elementos conodontales, formado también por aposición de lamelas fosfáticas que son continuación de las de la corona.

cúspide.- Denticulo situado sobre la fósula de la cavidad basal o del orificio basal de los elementos coniformes y pectiniformes. En los elementos coniformes es toda la parte del elemento situada sobre la base. A veces presenta un desarrollo enorme en relación con los demás denticulos y en otras ocasiones no destaca, o se distingue levemente de éstos.

denticulo.- Elemento de mayor o menor desarrollo y con forma aproximadamente cónica, que se encuentra situado en los elementos ramiformes y pectiniformes, en sus procesos, láminas libres y carenas. Por lo general es de un tamaño menor que la cúspide o denticulo apical, y es mayor que los nódulos o tubérculos.

denticulo apical.- Sinónimo de cúspide.

elemento de barra.- Se denomina así a los elementos conodontales cuyos procesos tienen una altura muy reducida en relación con su longitud. Estos elementos se denominan también ramiformes.

elemento coniforme.- Elemento conodontal con forma de cono en el que se distingue una base y una cúspide.

elemento conodontal.- Sinónimo de conodonto.

elemento escafado.- Cualquier tipo de elemento pectiniforme en cuya superficie inferior se desarrolla una cavidad basal amplia.

elemento de lámina.- Elemento conodontal cuyos procesos presentan un desarrollo importante de la altura en relación con su anchura y longitud. Estos elementos comprenden los elementos pectiniformes angulados y carminados.

elemento pectiniforme.- Elemento conodontal cuyos procesos tienen forma de lámina u hoja y a cuyos lados se pueden desarrollar o no, unas expansiones laterales denominadas plataformas.

elemento de plataforma.- Elemento conodontal provisto de unas expansiones laterales de forma más o menos plana. Equivale a los elementos pectiniformes escafados y pectiniformes.

elemento ramiforme.- Elemento conodontal en el que los bordes de la base se prolongan por procesos laterales, anteriores o posteriores, siendo por lo menos uno de éstos denticulado.

elemento vicariante.- Elemento conodontal que se encuentra en aparatos conodontales de dos o más especies o géneros diferentes.

expansión labial o labio.- Pequeñas expansiones laminares que pueden bordear el orificio basal.

fósula.- Sólo es apreciable en algunos conodontos pectiniformes de plataforma. Es una depresión muy profunda y relativamente estrecha, en el interior de la cavidad basal.

lado externo.- En los elementos asimétricos es la parte que queda en el lado convexo de la línea media del elemento trazada en dirección anteroposterior.

lado interno.- En los elementos asimétricos es la parte que queda en el lado cóncavo de la línea media del elemento trazada en dirección anteroposterior.

lamela.- Una de las finísimas y numerosas capas que constituyen un elemento conodontal. Las lamelas están formadas por pequeños cristallitos de minerales de la serie isomorfa de los apatitos.

lámina.- Estructura más o menos alta, comprimida lateralmente y provista comúnmente de denticulos en su margen superior. Forma parte de los elementos pectiniformes.

lámina libre.- Es la parte de la lámina de un elemento pectiniforme, que se prolonga más allá de la zona donde se desarrolla la plataforma.

lámina fija.- Parte de la lámina de un elemento que está flanqueada por la plataforma del mismo. Este término es prácticamente equivalente al de carena.

línea de crecimiento.- Bordes de las lamelas visibles en la superficie inferior de algunos elementos. Son comúnmente visibles en las cavidades basales.

longitud.- Cualquier medida tomada en dirección anteroposterior.

longitud total del elemento.- Distancia que separa el extremo anterior del extremo posterior de un elemento.

margen anterior, posterior, inferior o superior.- Traza de uno de los bordes anterior, posterior, inferior o superior del elemento en vista lateral.

margen izquierdo o derecho.- Traza de uno de los bordes izquierdo o derecho del elemento, en vista anterior, posterior o superior.

margen basal recesivo.- Zona que rodea total o parcialmente al orificio basal y en la que se puede observar el borde inferior de las lamelas que constituyen el elemento. El margen basal recesivo se desarrolla cuando la cavidad basal se invierte.

nódulo.- Sinónimo de tubérculo. Protuberancia de poco desarrollo presente en la plataforma de algunos elementos pectiniformes de plataforma. También se utiliza para designar denticulos de la carena con muy poco desarrollo vertical.

nódulo central.- Nódulo de mayor tamaño que los adyacentes de la carena y que está situado sobre el orificio basal o el centro de crecimiento de ciertos elementos con plataforma. En realidad corresponde a la cúspide del elemento, pero se denomina así por su escaso desarrollo en determinados elementos.

orificio basal.- Pequeña invaginación en la superficie inferior del elemento que está rodeada de una zona de margen basal recesivo. El orificio basal conserva su tamaño independientemente del estado de desarrollo del elemento.

parapeto.- Estructura estrecha y alargada (pero de morfología muy variable), cuyo borde superior puede estar ornamentado con nódulos o crestas y que se desarrolla sobre las plataformas de algunos elementos, paralelo a la carena.

parte anterior.- En los elementos coniformes la parte anterior es el lado convexo de la cúspide o el lado contrario al que la cúspide apunta. En los elementos ramiformes y pectiniformes con cúspide prominente es la parte del elemento contraria hacia donde la cúspide apunta, y en los que poseen plataforma es la parte del elemento opuesta a donde ésta se desarrolla. En algunos elementos, la parte anterior la determina la posición del lado convexo de la cavidad basal.

parte posterior.- En los elementos coniformes es la parte del elemento hacia donde apunta el ápice de la cúspide. En los elementos ramiformes y pectiniformes con cúspide prominente es la

parte del elemento hacia donde ésta se inclina y en los que poseen plataforma es la parte del elemento donde ésta se desarrolla. En algunos elementos, la parte posterior la define la posición del lado cóncavo de la cavidad basal.

plataforma.- Expansión característica de los elementos pectiniformes de plataforma. En vista superior es aparentemente plana, y en vista lateral, presenta morfologías variadas, como por ejemplo, de copa invertida. Puede presentar ornamentaciones muy variadas, formadas por nódulos o crestas.

plataforma externa, interna, anterior y posterior.- Cada una de las porciones en que se puede subdividir la plataforma y que se encuentran situadas en el lado externo, en el lado interno, en la parte anterior y en la parte posterior, respectivamente del elemento.

proceso.- Extensión anterior, posterior y/o lateral que parte de la base de los elementos ramiformes y pectiniformes. Estas proyecciones están normalmente denticuladas, aunque no siempre.

protuberancia.- abultamiento que se presenta en la superficie superior de la plataforma de algunos elementos. Son por lo general nódulos o tubérculos.

quilla.- Estructura a modo de costilla baja y larga y con borde agudo situada en la superficie inferior de algunos elementos de plataforma y cuyo trazado coincide aproximadamente con el de la carena. También se utiliza este término para designar las costillas longitudinales y proyecciones laterales o rebordes que recorren longitudinalmente los márgenes anterior o posterior de los elementos coniformes o de las cúspides de los ramiformes.

superficie inferior.- Superficie del elemento conodontal donde se abre la cavidad o el orificio basal.

superficie superior.- Superficie del elemento conodontal opuesta a aquella donde se abre la cavidad o el orificio basal del elemento. Esta superficie presenta, normalmente, algún tipo de ornamentación.

surcos adcarenales.- Depresiones alargadas que corren paralelas a uno o a ambos lados de la carena.

taxonomía de formas.- Sistema parataxonómico utilizado en la clasificación de los elementos conodontales en el que cada tipo de elemento se designa con un binomio linneano; los distintos elementos que forman parte de un mismo organismo reciben nombres genéricos y específicos diferentes.

taxonomía multielemental.- Sistema taxonómico adoptado al descubrirse que el esqueleto de un conodontofórico está formado por la asociación de diferentes tipos de elementos conodontales, por lo que se designa con un binomio linneano a la especie del conodontofórico que portaba el esqueleto y no a cada una de las piezas que lo constituyeron.

tubérculo.- Sinónimo de nódulo (en el presente trabajo).

TAFONOMÍA

6.- TAFONOMÍA

Al igual que en cualquier otro grupo fósil, la tafonomía es un aspecto importante a abordar en el estudio de los conodontos. Son muchos los factores que afectan a los conodontos antes y después de su enterramiento, pero es necesario tener en cuenta que éstos, al tener una composición similar a la francolita, presentan una resistencia excepcional con respecto a otros grupos de microfósiles. Esta resistencia hace que los conodontos puedan encontrarse a menudo reelaborados o en rocas metamórficas de bajo grado.

Aún así, el método de extracción de los elementos conodontales es muy agresivo y puede alterar en gran medida las características que éstos presentan como resultado exclusivo de los procesos tafonómicos.

Es muy importante tener en cuenta los diferentes factores capaces de producir procesos tafonómicos, con el fin de no cometer errores de interpretación en reconstrucciones paleoecológicas, paleogeográficas o bioestratigráficas. A continuación se describen los diferentes factores que pueden afectar a los conodontos en la fase bioestratigráfica y fosildiagenética.

6.1.- Procesos que actúan en la fase bioestratigráfica

Biodegradación-Descomposición.- Proceso por el cual se destruye la materia orgánica que forma parte de los organismos. Del organismo conodontofórido, sólo están mineralizados los elementos que componen el aparato conodontal, y las partes blandas se conservan y son descubiertas en muy pocas ocasiones, lo que hace pensar en la rápida y eficaz actuación de este proceso tras la muerte del organismo.

Encostramiento.- Mecanismo por el cual los elementos esqueléticos son recubiertos por materiales antes de ser enterrados. Los conodontos al igual que los demás microfósiles son susceptibles de sufrir encostramientos producidos por algas, cianobacterias y hongos endolíticos.

Bioerosión.- Erosión producida sobre los restos esqueléticos por otros organismos. Se manifiesta como perforaciones, o corrosión y disolución por ingestión. En el presente estudio no se han encontrado restos evidentes de bioerosión en elementos conodontales, sin embargo sí se han hallado múltiples perforaciones en dientes y escamas de peces, que sí parecen haber sido producidas por otros organismos (por ejemplo: lám. 9, fig. 14).

Abrasión.- Es el desgaste mecánico debido al impacto o rozamiento con partículas del medio o con otros elementos. Este proceso es evidente al observar el estado de conservación de ciertos elementos como el ejemplar determinado como *Gnathodus* spp. (lámina 7, fig. 10), el cual presenta todas sus estructuras muy desgastadas y redondeadas.

Disolución.- Este proceso produce la disolución de los diferentes elementos minerales que componen el esqueleto de un organismo. Depende de muchos factores como el pH del agua, la concentración en carbonatos o sílice y la estabilidad de las fases minerales, la presencia de otros elementos (Mg, Mn, Fe, Sr), la concentración de materia orgánica, actividad bioturbadora, la presencia de corrientes de fondo y la tasa de sedimentación.

Este proceso es muy difícil de determinar en conodontos, por lo agresivo del tratamiento necesario para su extracción. En el presente estudio se han utilizado ácidos y concentraciones diferentes, encontrándose elementos como los mostrados en la figura 6.1, con texturas superficiales muy distintas; al no ser motivo del presente estudio, no se han analizado las diferencias texturales entre unos elementos y otros.

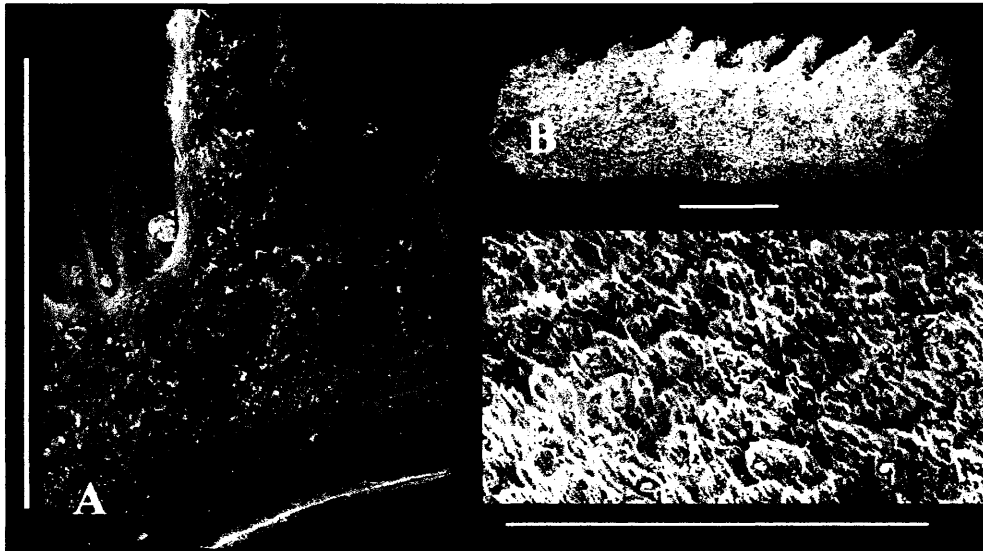


Fig. 6.1.- Diferentes texturas observadas en el presente estudio. A) Elemento procedente del nivel COL/1. B) y C) Elemento procedente del nivel SSE2/4B.

Rellenos sedimentarios y cementación de cavidades.- Este tipo de procesos suele reforzar las estructuras de los esqueletos. En conodontos puede darse el relleno de las cavidades basales, puesto que son las únicas partes huecas y por tanto susceptibles de rellenarse de materiales.

Necrocinesis.- Son los desplazamientos sufridos por los esqueletos después de su producción, antes del enterramiento. Pueden ser movimientos tanto en la horizontal como en la vertical. Se sabe por estudios como los de McGoff (1991) que los elementos conodontales se comportan de diferente modo en un mismo régimen hídrico, en función de su morfología. Estos desplazamientos diferenciales afectan enormemente a la probabilidad de encontrar los distintos tipos de elementos en el sedimento.

6.2.- Procesos que actúan en la fase fosildiagenética

Biodegradación-Descomposición.- Al igual que en la fase bioestratinómica, también puede seguir actuando después del enterramiento.

Disgregación en componentes menores.- En elementos conodontales, se ha observado un proceso diagenético que produce la separación de los microcristales formadores de las láminas superficiales, a modo de escamas (com. pers. de HERRERO y SARMIENTO, Abril - 2003).

Disolución.- Aunque mayoritariamente se produce en la fase bioestratinómica, un caso concreto de disolución, la disolución por presión se da después del enterramiento y es controlada por factores como la presión, la profundidad de enterramiento o el tamaño y naturaleza del sedimento.

Rellenos sedimentarios y cementación de cavidades.- También se producen después del enterramiento.

Mineralización.- Se dan procesos de mineralización aunque son poco estudiados, como el reemplazamiento de la materia mineral por filosilicatos.

Carbonificación.- Mediante este proceso se produce un incremento del contenido en carbono de la materia orgánica y una pérdida de volátiles (H_2O y CO_2). La carbonificación es la que produce el cambio de coloración de los conodontos, carácter estudiado y empleado en el establecimiento del Índice de alteración del color de los conodontos (CAI), ya comentado en el capítulo dedicado a la composición y estructura de los conodontos.

Distorsiones y deformaciones mecánicas.- Pueden ser continuas o discontinuas y se producen por aumento de la profundidad de enterramiento y de la carga litostática. Existen estudios sobre este tipo de deformaciones, como el de KOVÁCS & ÁRKAI (1987) donde aparecen ilustrados tanto elementos conodontales con múltiples fracturas siguiendo líneas de esfuerzos como elementos deformados y completamente retorcidos, sin llegar a fracturarse.

Desplazamientos fosildiagenéticos.- Son los desplazamientos posteriores al enterramiento. Pueden deberse a esfuerzos tectónicos, a compactación del sedimento, a procesos de reelaboración o a la bioturbación.

SISTEMÁTICA

7.- SISTEMÁTICA

7.1.- Introducción

En este capítulo se lleva a cabo una descripción en detalle de los diferentes elementos conodontes encontrados en el presente estudio.

Se ha intentado en la medida de lo posible aplicar la taxonomía multielemental, aunque en la mayoría de los casos únicamente se han encontrado elementos Pa, y de los elementos restantes (Pb, M y S) no todos han podido ser identificados debido a su estado fragmentario y su enorme similitud.

Salvo en la asignación al Phylum Chordata, que realizan en la actualidad autores como PURNELL 1993), en todo momento hemos seguido la clasificación taxonómica de SWEET (1988), por considerarla la más clara y reciente, aunque no está exenta de puntos susceptibles de discusión, pero que no son motivo del presente estudio.

Se mantiene la misma ordenación de géneros figurada en SWEET (1988), pero las diferentes especies en cada género, en ocasiones han sido ordenadas de acuerdo a diversos criterios, tales como su posición filogenética supuesta o el orden de aparición en el registro fósil, con el fin de facilitar la lectura y comprensión del texto.

Phylum CHORDATA BATESON, 1886
Clase CONODONTA PANDER, 1856
Subclase CONODONTI BRANSON, 1938

7.2.- Orden Prioniodinida SWEET, 1988

Según SWEET (1988), este orden incluye 5 familias y un total de 45 géneros. Su representante más antiguo es del Ordovícico inicial (*Erraticodon*) y el más joven, es del Triásico final (*Misikella*).

La distribución estratigráfica y relaciones filogenéticas de este orden se muestran en la figura 7.1

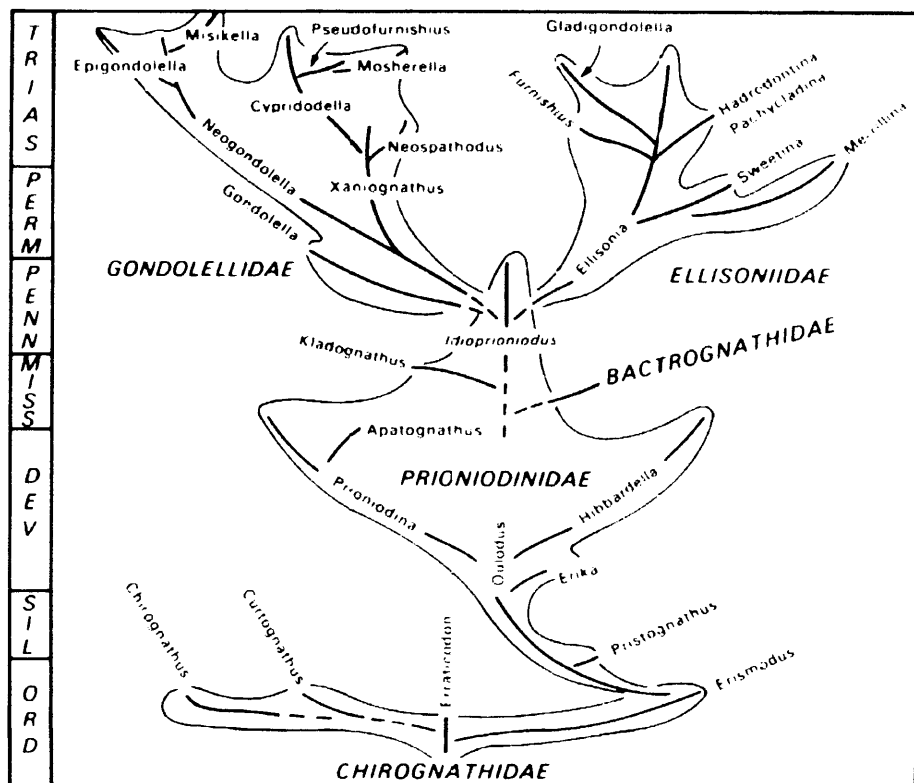


Fig. 7.1.- Géneros y familias del orden Prioniodinida SWEET, 1988. Tomada de SWEET (1988).

Familia Prioniodinidae BASSLER, 1925

El género más antiguo de esta familia es *Oulodus* BRANSON & MEHL, 1933, el cual parece haber evolucionado a partir de *Erismodus* BRANSON & MEHL, 1933, en el Cámbrico superior, como sugirieron SWEET & SCHÖNLAUB (1975).

Esta familia posee un amplio rango estratigráfico que se extiende durante prácticamente la totalidad del Paleozoico, mediante diversos géneros muy similares entre sí: *Oulodus* BRANSON & MEHL, 1933, *Hibbardella* BASSLER, 1925, *Erika* MURPHY & MATTI, 1982, *Prioniodina* BASSLER, 1925, *Apatognathus* BRANSON & MEHL, 1934, *Kladognathus* REXROAD, 1958 e *Idioprioniodus* GUNNELL, 1933.

Género *Idioprioniodus* GUNNELL, 1933

Especie tipo: *Idioprioniodus typus* GUNNELL, 1933

El aparato de *Idioprioniodus* fue reconstruido pronto en la historia del estudio multielemental de los conodontos, antes de que se estableciese una terminología estándar para los elementos. Cada autor introdujo su propia notación o terminología para describir los elementos dentro del aparato. La resultante multitud de sistemas puede llevar a confusión (CHAUFFE & NICHOLS, 1995).

Este género fue diagnosticado en sentido multielemental por MERRILL & MERRILL (1974) y según SWEET, ésta reconstrucción ha sido confirmada en estudios posteriores. Aún así, la terminología utilizada por los diferentes autores continúa sin ser homogénea como puede observarse en la figura 7.2, donde se muestra una recopilación de las diferentes nomenclaturas existentes, basada en los trabajos de STONE & GERAGHTY (1994) y CHAUFFE & NICHOLS (1995).

Chauffe & Nichols 1995	Sb2	M	Sa	Sc	Sb1	Pb	Sb3
Stone & Geraghty 1994	P	M	Sa	Sb	Sc1	Sc2	Sc3
Stone 1991	Pa	M	Sa	Sc	Pb	Sb2	Sb1
Sweet 1988	Pa	M	Sa	Sc	Pb	Sb	
Norby & Avcin 1987	Mb	Ma	Sa			Sb?	Sb?
Merrill & Grayson 1987	bidentatif.	conjunctif.	subacodif.	typif. (para)	clarkif.	ponderosif.	
Chauff 1983	Sb2	M	Sa	Sc	Sb1	Pb	Sb3
Higgins 1982	N2	N	B3a	B1a	B1b	B3b	B2
Namy 1980	bidentatif.	conjunctif.	subacodif.	typif. (para)	clarkif.	ponderosif.	
Norby 1976	N2	N1	B3	B1	B2b	B2c	B2a
Nicoll & Rexroad 1975	bidentata	conjunctus	subacoda	typa	clarki	paraclaviger	
Merrill & Merrill 1974	bidentatus	conjunctus	subacodus	typus	clarki	ponderosa	lexingtonensis
Baesemann 1973		N	B3a	B1a	B1b	B3b	B2
von Bitter 1972		Ne	Tr	Hi	Pl		

Figura 7.2.- Diferentes nomenclaturas empleadas para los elementos del género *Idioprioniodus*. Basado en STONE & GERAGHTY (1994) y CHAUFFE & NICHOLS (1995).

En el presente trabajo, se ha adoptado la nomenclatura empleada por STONE & GERAGHTY (1994), que sostiene la presencia de siete elementos en el aparato como ya hicieron MERRILL & MERRILL (1974).

A pesar de que no están del todo claros los límites entre unas y otras especies de *Idioprioniodus* ni las relaciones filogenéticas entre éstas, se ha intentado mostrar la evolución del género a lo largo del tiempo, como puede observarse en el cuadro 7.3 realizado por CHAUFFE & NICHOLS (1995).

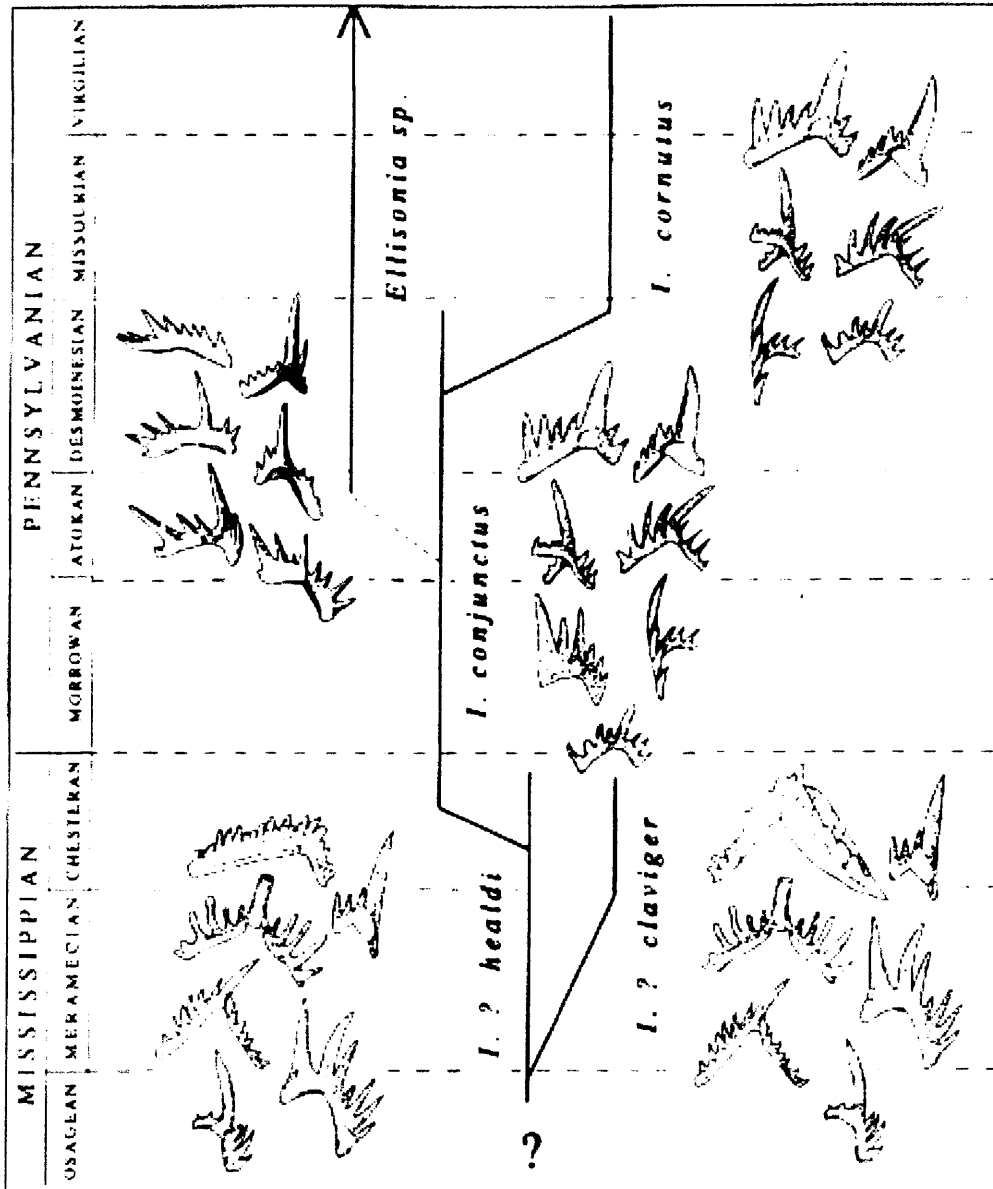


FIG. 7.3.- Filogenia de *Idioprioniodus* spp. Tomada de CHAUFFE & NICHOLS (1995).

En este mismo cuadro se ve cómo varios elementos del aparato de *Idioprioniodus* son prácticamente idénticos en diferentes especies, de modo que si no se dispone de una buena representación donde haya ejemplares de cada elemento del aparato, y además el material se encuentra fragmentado, la diferenciación específica se complica muchísimo, teniendo que recurrir en ocasiones a la diferenciación mediante el rango estratigráfico de la muestra.

***Idioproniodus healdi* (ROUNDY, 1926)**

(Elementos Sa, Sb, Sc1, Sc2, Sc3)

Lámina 1, figuras 5 - 7, 9 - 17

- * 1926 *Prioniodus healdi* ROUNDY, p. 10, pl. 4, fig. 5a-b.
- 1926 *Prioniodus* sp. D. ROUNDY, p. 11, pl. 4, fig. 12, 13a-b.
- ? 1940 *Metalonchodina?* sp. BRANSON & MEHL, p. 172, pl. 5, fig. 15.
- ? 1940 *Euprioniudina?* sp. BRANSON & MEHL, p. 171, pl. 5, fig. 117-18.
- 1953 *Geniculatus claviger* HASS, pl. 15, figs. 11, 13, ?17 (sólo).
- 1956 *Geniculatus claviger* ELIAS, pl. 4, figs. 14-18 (sólo).
- 1956 *Geniculatus longiden* ELIAS, p. 121, pl. 4, figs. D27-D29.
- ? 1957 *Geniculatus claviger* BISCHOFF, pl. 1, figs. 1, 5-6 (sólo).
- 1980 *Idioproniodus paraclaviger* NAMY, pl. 5, figs. 32-38 (sólo).
- von 1981 *Idioproniodus* sp. aff. *I. healdi* REXROAD, p. 11, figs. 6-8.
- von 1982 *Idioproniodus healdi* HOROWITZ & REXROAD, 1982, p. 965, text-fig. 7 (line drawing).
- 1983 *Idioproniodus conleyharpi* CHAUFFE, p. 418, pl. 3, figs. 22-23, 25-34.
- 1987 *Idioproniodus paraclaviger* MERRILL & GRAYSON, p. 72, pl. 7, figs. 32-38 (sólo).
- 1995 *Idioproniodus? healdi* (ROUNDY); CHAUFFE & NICHOLS, pl. 1, figs. 2-3.
- 1996 *Idioproniodus* cf. *I. healdi* (ROUNDY)?; KRUMHARDT *et al.*, pl. 5, fig. 13.
- 1998 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); SOMERVILLE & SOMERVILLE, pl. 1, figs. 13-18.

MATERIAL: Todo el material se encuentra muy fragmentado y procede de tres niveles.

Procedentes de los niveles CCS/10c y CCS/13:

- dos elementos Sa.
- dos elementos Sc1.
- dos elementos Sc2.
- un elemento Sc3.
- dos elementos muy fragmentarios, sin identificar.

Procedentes del nivel SSE 1/ 5:

- un elemento Sb y un elemento sin identificar.

DESCRIPCIÓN de los elementos Sa:

Son elementos ramiformes alados. Poseen una cúspide de gran desarrollo y tres procesos, dos laterales y uno posterior.

Ambos elementos están fracturados, pero conservan la parte inferior de la cúspide y se puede apreciar el inicio de los tres procesos, que no se conservan.

La cúspide está curvada hacia la parte posterior, donde muestra una concavidad.

Presenta profundos surcos en sus márgenes laterales y posterior, de modo que entre estos, parece haber grandes quillas longitudinales, pero que en realidad sólo son un efecto óptico como consecuencia del gran desarrollo de los surcos.

Estos surcos se aprecian muy bien en el ejemplar "CCS/10c-02" (lám.1 figs. 9, 13).

La parte anterior de la cúspide es convexa tanto en sección longitudinal como en transversal.

Adyacentes a la cúspide, en el comienzo de los procesos laterales, se conserva la base de denticulos de mucho menor desarrollo que ésta.

La parte inferior de la cúspide no parece tener una cavidad basal bien delimitada pero en este punto se unen tres surcos que recorren la parte inferior de los tres procesos.

DESCRIPCIÓN del elemento Sb:

Es un elemento ramiforme bipennado (lám. 1, fig. 10).

Lo único que se conserva es una gran cúspide, que se agudiza suavemente hacia su ápice y está curvada hacia la parte posterior. La parte anterior de ésta es convexa y la posterior cóncava.

La cúspide está muy aplanada lateralmente y presenta en sus bordes anterior y posterior una quilla. La base de la cúspide presenta una gran cavidad basal, pero sus bordes están rotos de modo que no se puede ver la forma de estos.

Tanto delante como detrás de la cúspide parecen extenderse procesos pero están fracturados muy cerca de ésta.

DESCRIPCIÓN de los elementos Sc1:

Estos elementos en *Idioprioniodus* son ramiformes bipennados.

Se conservan dos fragmentos correspondientes a diferentes partes del elemento.

- El ejemplar "CCS/10c-08" (lám.1, fig.12) presenta la cúspide, que está algo aplanada lateralmente. Ésta es de gran tamaño y el comienzo de su desarrollo es prácticamente recto, curvándose hacia la parte posterior tras unas 100 micras. Los márgenes anterior y posterior de la cúspide presentan una quilla. A partir de su curvatura, la cúspide se agudiza de modo progresivo, siendo su ápice muy agudo.

Cerca de la base de la cúspide, muy próximo a ésta, existe un denticulo muy pequeño.

En la parte inferior de la cúspide hay una muy pequeña cavidad basal y existen dos fracturas correspondientes a los procesos anterior y posterior. Por la disposición de estas fracturas se aprecia que el proceso anterior está desviado hacia el lado interno y forma aproximadamente 90° con el proceso posterior.

- El ejemplar "CCS/10c-50" (lám. 1, fig. 14) es un fragmento de la parte final del proceso posterior. Es una barra estrecha que muestra las bases fusionadas de cuatro denticulos de tamaño creciente hacia la parte anterior.

En el extremo posterior, existe un denticulo aislado de mucho menor tamaño que los otros cuatro.

DESCRIPCIÓN de los elementos Sc2:

Son elementos ramiformes bipennados.

- El ejemplar "CCS/13-23" (lám. 1, fig. 11) conserva la cúspide, que es de gran desarrollo y está ligeramente inclinada hacia la parte posterior. Esta cúspide está aquillada hacia los extremos anterior y posterior.

Fusionados a la cúspide, tanto en la parte anterior como en la posterior hay unos denticulos de mucho menor desarrollo que la cúspide. El proceso anterior está curvado hacia abajo y el posterior es prácticamente recto.

La base de la cúspide presenta una cavidad basal bien delimitada y asimétrica, con una pequeña extensión hacia la parte lateral interior. Esta cavidad está atravesada por un surco que se extiende por la parte inferior de los procesos anterior y posterior.

- El ejemplar "CCS/13-43" (lám. 1, fig. 15) es un fragmento del proceso anterior (que en *Idioprioniodus* es aproximadamente el doble de largo que el posterior), que consiste en una barra, atravesada por un surco longitudinal en su parte inferior, y denticulada en la parte superior. Estos denticulos están curvados hacia la parte posterior (hacia la cúspide), son de gran desarrollo y están parcialmente fusionados.

DESCRIPCIÓN del elemento Sc3:

Es un elemento bipennado.

El ejemplar "CCS/10C-07" (lám. 1, figs. 6, 7) es un fragmento del proceso anterior, constituido por una barra con denticulos de gran desarrollo, curvados hacia la parte posterior (la cúspide ausente).

Estos denticulos tienen una sección ovalada, con los márgenes anterior y posterior aquillados. Sus bases están fusionadas y el resto de los denticulos está aislado.

Cuanto más cercanos están los denticulos a la cúspide (ausente) menor es el ángulo que forman con la barra del proceso. Cuanto más cercanos al extremo anterior, más verticales son los denticulos.

Si el elemento estuviese completo, este proceso (el anterior) estaría curvado hacia abajo, de modo que los denticulos más cercanos a la cúspide (ausente) serían paralelos a ésta y los demás se irían abriendo en abanico sucesivamente hacia el extremo anterior.

DESCRIPCIÓN de los elementos no identificados:

Los ejemplares "CCS/10c-28" y "CCS/10c-30" (lám. 1, figs. 16, 17) están muy fragmentados y en ellos únicamente se ven denticulos de gran desarrollo, de bases parcialmente fusionadas y ápices aislados.

Estos denticulos responden al patrón de los presentes en los elementos identificados como *I. healdi* y además, ambos ejemplares aparecen en el nivel CCS/10c, donde se han encontrado la mayoría de los ejemplares de esta especie.

Aún así, estos fragmentos podrían corresponder a varios de los elementos del aparato de *Idioprioniodus healdi*, como los P, los Sc2 o los Sc3.

El ejemplar "SSE 1/5-72" (lám. 1, fig. 5) se encuentra muy fragmentado y no ha sido posible determinar a qué tipo de elemento corresponde sin embargo su aspecto es muy similar al de los elementos descritos de *Idioprioniodus*.

El elemento conserva una gran cúspide de sección circular y su base tiene varias fracturas que parecen corresponder a tres procesos: uno anterior, otro posterior y uno lateral.

DISCUSIÓN:

Todos los ejemplares identificados como *Idioprioniodus healdi* estudiados en el presente trabajo, han sido identificados comparativamente con los elementos ilustrados por otros autores como SOMERVILLE & SOMERVILLE (1998).

***Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL, 1931)**

(Elementos P y Sb)

Lámina 1, figuras 1 - 4, 8

- * 1931 *Prioniodus conjunctus*; GUNNELL, p. 247, pl. 29, fig. 7.
- 1982 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); HIGGINS & WAGNER-GENTIS, p. 332, 333, pl. 34, figs. 18, 21, 23, 27-29.
- ? 1985 *Idioprioniodus* cf. *I. conjunctus* (GUNNELL); REXROAD & MERRILL, pl. 3, figs. 15?, 16-20; pl.4, figs. 17-19.
- 1985 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); SAVAGE & BARKELEY, p. 1459, figs. 5: 1-14.
- 1987 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); GRAYSON *et al.*, pl. 2, figs. 1-6.
- 1987 *Idioprioniodus* cf. *Conjunctus*; GRAYSON *et al.*, pl. 5, 7-9; pl. 6, figs. 13-20.
- 1990 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); GRAYSON, pl. 2, figs. 15-24.
- 1991 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); BROWN *et al.*, pl. 7, figs. 23-25, 26?, 27-29.

1993 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); REXROAD, figs. 4: 1?, 2-12, 13?, 14?.

1996 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, pl. 5, figs. 11, 14-17.

MATERIAL: Un elemento P, un Sb y un elemento sin identificar procedentes del nivel SSE 2/7.

DESCRIPCIÓN del elemento P:

Es un elemento bipennado (lám. 1, figs. 1 - 3)

El proceso anterior es corto, inclinado hacia abajo y consta únicamente de un dentículo de enorme desarrollo que tiene su base fusionada a la del dentículo apical, que es de menor tamaño.

El dentículo apical o cúspide está seguido por un proceso posterior curvado hacia abajo, más largo que el anterior, con cinco dentículos de tamaños aproximadamente iguales entre sí, pero menores que el dentículo apical. Todos estos dentículos tienen las bases fusionadas y sus ápices libres y muy agudos. Los dentículos del proceso posterior, pasan a medida que se alejan del dentículo apical, de ser paralelos a éste a formar un ángulo de unos 35° con él.

Las barras de los procesos anterior y posterior forman aproximadamente 90° entre sí.

Aunque la parte inferior de los procesos es prácticamente recta, las cúspides están ligeramente arqueadas hacia la parte interior, dando a toda la unidad una forma cóncava hacia este margen. Todos los dentículos del elemento están aplanados lateralmente.

La cavidad basal se sitúa debajo del dentículo apical y es de forma triangular, ya que la base de éste tiene una expansión hacia el margen interior, adquiriendo su sección esta morfología.

La cavidad basal se continúa por unos profundos surcos que se extienden por debajo de cada proceso. En el lado interno de la cavidad basal y extendiéndose lateralmente por ambos procesos, se desarrolla un borde labiado.

DESCRIPCIÓN del elemento Sb:

Es un elemento ramiforme bipennado (lám. 1, fig. 4)

Este elemento está muy fragmentado, pero se aprecia que tiene la misma morfología que el elemento Sb descrito para *Idioprioniodus healdi*. Sólo se conserva la base de una gran cúspide curvada hacia la parte posterior, dando lugar a una concavidad hacia la parte posterior y a una convexidad hacia la anterior. La cúspide está aplanada lateralmente y tiene sus bordes ligeramente aquillados. La base de la cúspide presenta una gran cavidad basal, con los bordes fracturados.

Tanto delante como detrás de la cúspide parecen extenderse procesos pero están fracturados muy cerca de ésta. Sin embargo, se aprecia la base de un dentículo muy próximo a la cúspide en el comienzo del proceso anterior.

DESCRIPCIÓN del elemento sin identificar:

El elemento (lám. 1, fig. 8) está muy fragmentado y sólo conserva dos dentículos aplanados lateralmente y curvados, que responden a la morfología típica de *Idioprioniodus*, pero que podrían corresponder a varios elementos diferentes.

DISCUSIÓN:

Las diferencias entre *Idioprioniodus healdi* y *I. conjunctus* no están del todo claras.

Sin embargo, en los ejemplares figurados de *I. conjunctus* en el trabajo de REXROAD (1993), las bases de los dentículos apical y anterior (mayor) están fusionadas en los elementos P (Pa? en REXROAD, 1993). En los trabajos en los que se ilustran ejemplares de *I. healdi* como SOMERVILLE

& SOMERVILLE (1998), estos dos denticulos se encuentran completamente aislados en los mismos tipos de elementos.

En el presente trabajo se ha utilizado este criterio para identificar el ejemplar "SSE 2/7-18" (lám. 1, figs. 1 - 3) como elemento P de *Idioproniodus conjunctus*. El elemento Sb y el no identificado se han considerado también como pertenecientes a esta especie, por aparecer en asociación con el elemento P.

Las dos especies identificadas de *Idioproniodus* aparecen en diferentes niveles, de modo que *Idioproniodus conjunctus* sucede a *I. healdi*, lo cual concuerda con el esquema de relaciones filogenéticas realizado por CHAUFFE & NICHOLS (1995) (figura 7.3).

Género *Kladognathus* REXROAD, 1958

Especie tipo: *Cladognathus prima* REXROAD, 1957

REXROAD (1981) publicó que elementos del Chesteriense (Mississippiense superior) previamente identificados como formas pertenecientes a especies de *Kladognathus*, *Magnilaterella*, *Hibbardella*, *Neoproniodus* y *Ligonodina* formaban grupos recurrentes que representaban especies congénicas de un género multielemental, para el cual, *Kladognathus* REXROAD, 1958, parecía ser el nombre más antiguo disponible.

También, elementos de las especies de *Lambdagnathus* REXROAD, 1958, han sido propuestos por NORBY (1976) y REXROAD (1981) como adicciones potenciales a los grupos recurrentes en los cuales se basan actualmente las especies de *Kladognathus*. Sin embargo, SWEET (1988) expone sus dudas sobre esta adicción ya que, aunque le parece lógica la inclusión en un principio, estos elementos relativamente raros no aparecen en el registro asociados a los demás componentes de *Kladognathus* de un modo significativo estadísticamente.

Por tanto, la bibliografía referente a *Kladognathus* es relativamente escasa, sobre todo con anterioridad a 1981 ya que únicamente se encuentran elementos referenciados con los diferentes géneros arriba citados.

Además, no parece estar del todo clara la distinción entre las diferentes especies de *Kladognathus*, ya que la mayoría de los autores, como por ejemplo KRUMHARDT, HARRIS & WATTS (1996) no van más allá de la identificación genérica u otros como SOMERVILLE & SOMERVILLE (1998) engloban diferentes elementos como formas intermedias de las especies *K. tenuis* (BRANSON & MEHL) y *K. complectens* (CLARKE).

Al margen de las distinciones específicas, parece ser que la estructura del aparato completo de *Kladognathus*, cuyas representaciones han ido variando a lo largo de los años, como puede observarse en la figura 7.4, ya ha sido descubierta, gracias a los restos del intestino medio de un espécimen de *Typhloesus wellsi* (MELTON & SCOTT) encontrado en sedimentos del Namuriense de Montana, en el Miembro Bear Gulch (PURNELL, 1993).

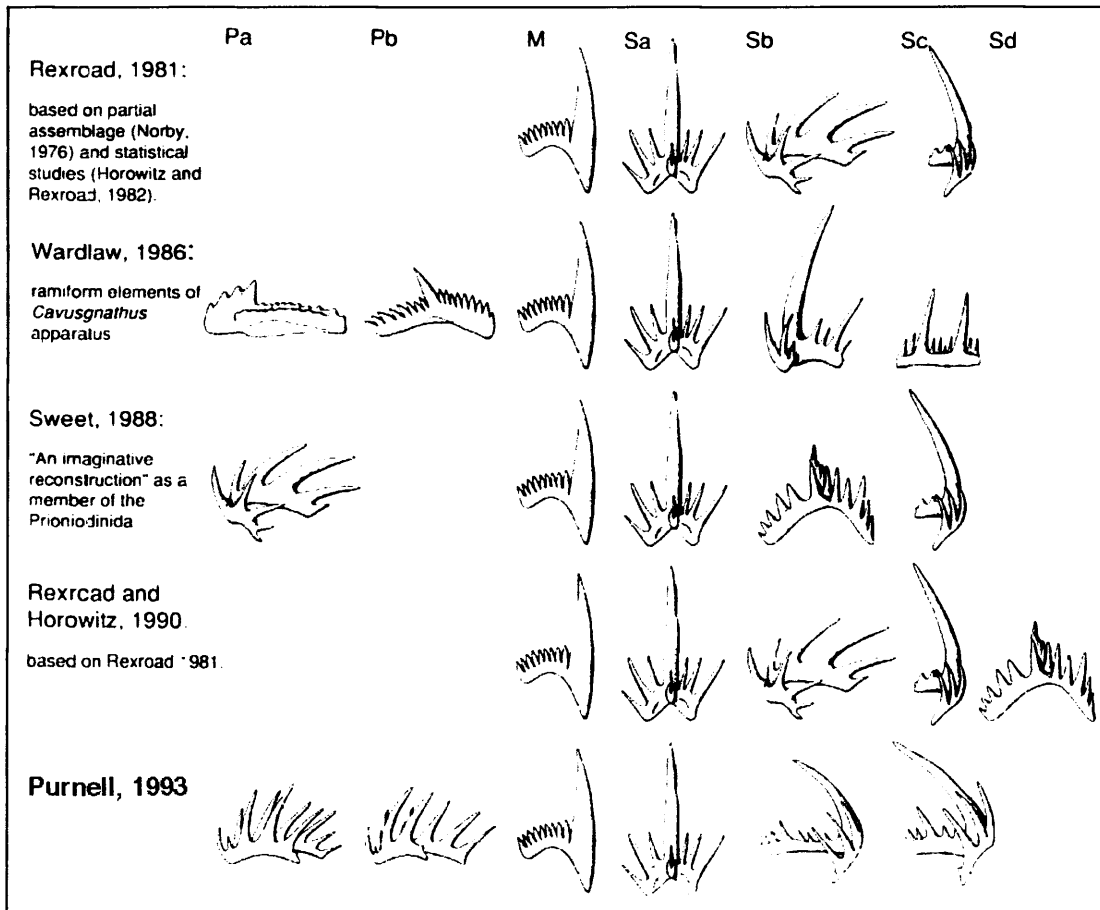


Fig. 7.4.- Diferentes reconstrucciones del aparato multielemental de *Kladognathus*.
Modificada de PURNELL (1993).

Typhloesus wellsi (MELTON & SCOTT), es un metazoo del cual se conserva el cuerpo blando y que fue propuesto por MELTON y SCOTT (1970, 1973) y SCOTT (1973) como un verdadero portador de elementos conodontales.

Las afinidades zoológicas de este organismo son desconocidas (CONWAY-MORRIS, 1990) pero parece ser que en realidad se trataba de un predador de conodontofóridos. Según ALDRIDGE (1987) los diferentes especímenes encontrados de *T. wellsi* contienen los restos de al menos ocho animales conodontofóridos.

En el trabajo de PURNELL (1993), se publica el descubrimiento de un nuevo espécimen de *Typhloesus wellsi*, dividido en un molde y un contramolde siglados como ROM 48915A y B (fig. 7.5), que contiene un aparato completo y bien conservado de *Kladognathus* REXROAD.

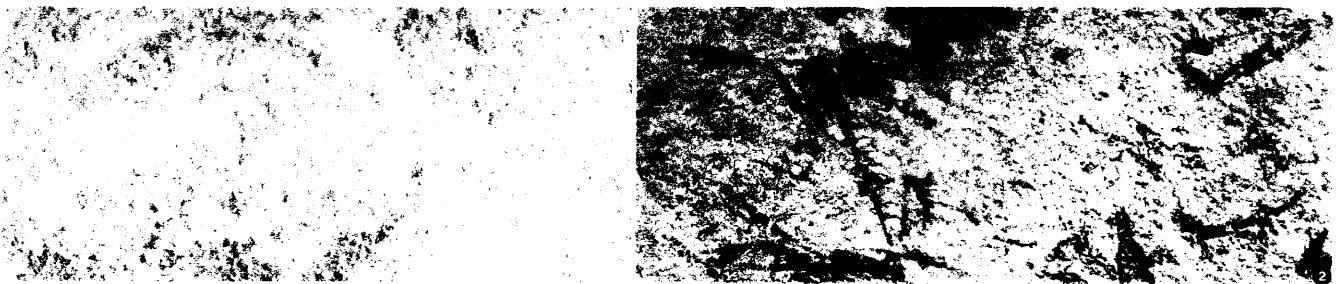


Fig. 7.5.- Molde (1) ROM 48915A y contramolde (2) ROM 48915B del aparato de *Kladognathus*. La parte anterior de *Typhloesus wellsi* está hacia la derecha de las imágenes. Tomada de PURNELL (1993).

Este aparato según PURNELL (1993) consta de: 2 elementos Pa, 2 Pb, 1 Sa, 4 Sb, 4 Sc y 2 elementos M.

Kladognathus y *Oulodus angulatus* (HINDE) son los únicos miembros del orden Prioniodinida SWEET, 1988, de los cuales se conocen sus aparatos completos; y según la disposición de estos elementos, parece ser que el Bauplan de los prioniodinidos era similar al de los ozarkodinidos (PURNELL, 1993).

En la figura 7.6 se muestra el aparato completo de *Kladognathus* reconstruido por PURNELL (1993) basándose en el ejemplar ROM 48915.

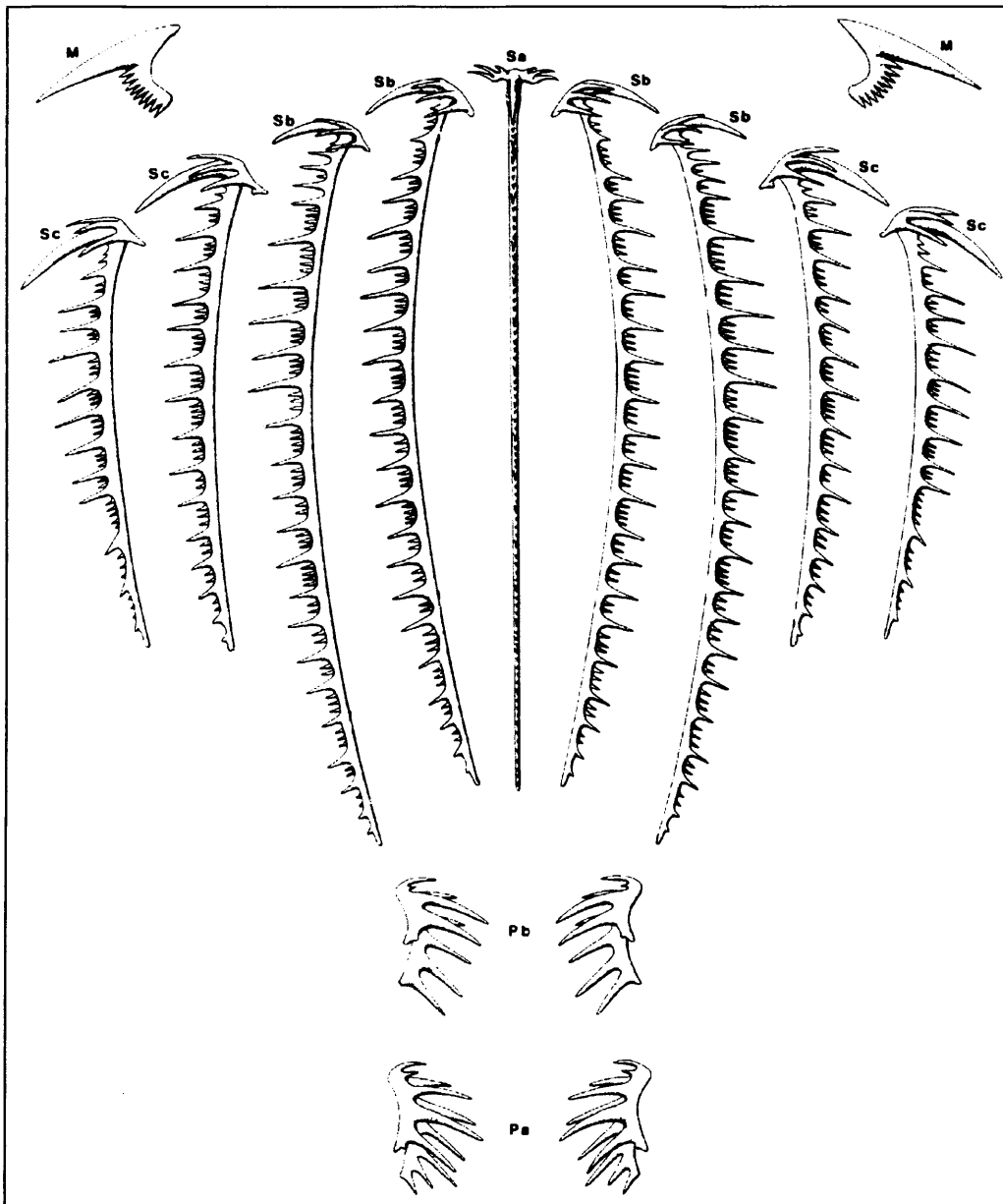


Fig. 7.6.- Aparato de *Kladognathus* reconstruido por PURNELL (1993) a partir del ejemplar ROM 48915. Tomado de PURNELL (1993).

***Kladognathus* spp.**
(Elementos Pa-Pb, M, Sb, Sc, Sb-Sc)
Lámina 2, figuras 6 - 13

MATERIAL: 2 elementos M procedentes del nivel CCS/10b
3 elementos Pa-Pb: 2 del nivel CCS/10c y 1 del nivel CCS/11b
1 elemento Sb del nivel CCS/11b
1 elemento Sc encontrado en CCS/13
1 elemento Sb-Sc procedente del nivel COL/ 1

DESCRIPCIÓN de los elementos Pa-Pb:

Al estar incompletos, no se puede discernir si los fragmentos encontrados pertenecen a elementos Pb o Pa ya que éstos, según la representación de PURNELL (1993) son prácticamente idénticos.

Los elementos encontrados son muy diferentes entre sí y parecen corresponder a diferentes partes de los elementos Pa-Pb.

El ejemplar "CCS/10c-01" (lám. 2, fig. 6) consiste en un fragmento muy robusto ramiforme, con cuatro denticulos de gran desarrollo y mayores hacia la parte anterior. Estos denticulos tienen una sección prácticamente circular y están aislados unos de otros, separados por un valle bien delimitado.

La anchura del proceso disminuye hacia la parte posterior.

Este elemento no posee surco ni cavidad basal en la parte inferior; tiene una base labiada que se extiende por los laterales de la estructura disminuyendo su presencia hacia la parte posterior.

El ejemplar "CCS/10c-27" (lám. 2, fig. 8) parece corresponder con la parte anterior de los elementos Pa-Pb. Está formado por una cúspide muy grande, curvada hacia atrás. Junto a esta cúspide, en posición anterior hay un denticulo de escaso desarrollo y por delante de éste se ve el comienzo de otro denticulo de un tamaño intermedio al de los dos descritos.

El ejemplar "CCS/11b-32" (lám. 2, fig. 12) posee una gran cúspide curvada hacia atrás. Delante de ésta hay un denticulo de escaso desarrollo y detrás se ve el comienzo de una cúspide de igual o mayor desarrollo que la grande.

DESCRIPCIÓN de los elementos M:

Son elementos ramiformes dolobrados (lám. 2, figs. 10 - 11). Constan de una gran cúspide en su extremo anterior, fragmentada en los dos casos. Esta cúspide es muy alta y gran parte de ella tiene sus bordes anterior y posterior paralelos, de modo que tarda bastante en comenzar a estrecharse y volverse aguda.

La sección de la cúspide es ovalada con sus borde anterior y posterior agudizados.

En posición opuesta a esta cúspide, hacia la parte inferior de la unidad, se extiende una anticúspide de menor desarrollo que ésta. El borde anterior de la anticúspide es la continuación del borde de la cúspide, de modo que también es afilado. El extremo de esta anticúspide es redondeado, mientras que el de la cúspide, que no se conserva en los ejemplares estudiados es, en la descripción del género, mucho más agudo.

El proceso posterior es una barra estrecha que forma una curvatura con la anticúspide, dejando una concavidad hacia la parte inferior del elemento. Esta barra está rota en los dos ejemplares estudiados pero, salvo cerca de la unión con la cúspide, apenas disminuye su grosor hacia el extremo posterior.

El proceso posterior tiene un número variable de denticulos de bases fusionadas y ápices libres, que disminuyen ligeramente de tamaño al alejarse de la cúspide. El denticulo anterior de la barra está fusionado a la cúspide.

En vista inferior y superior los ejemplares muestran una curvatura, de modo que el lado externo de la unidad es convexo y el interno, cóncavo.

Todo el margen inferior de la unidad presenta un profundo y amplio surco que se extiende por la parte posterior e inferior de la anticúspide.

DESCRIPCIÓN de los elementos Sb, Sc y Sb-Sc:

Son elementos ramiformes pastinados.

En el elemento Sb (lám. 2, fig. 13) se ve el desarrollo de dos denticulos de gran tamaño que nacen de una barra ligeramente curvada y que están inclinados hacia la parte posterior. Entre estos dos denticulos existe uno de muy poco desarrollo, también inclinado en el mismo sentido que éstos.

Además, el fragmento encontrado presenta una característica bastante peculiar, y que no se ha encontrado en los ejemplares ilustrados por otros autores; hay unos denticulos muy pequeños, prácticamente verticales que nacen de la base de los denticulos grandes, en el margen anterior de éstos, y no desde la barra.

Estos denticulos de menor tamaño han sido considerados en el presente trabajo como una variación interespecífica o correspondientes a alguna subespecie no descrita todavía. Aún así, el material del que se dispone es demasiado escaso para poder plantear cualquier hipótesis.

El fragmento siglado como "COL/1-10" (lám. 2 fig. 9) corresponde a parte del proceso posterior de un elemento Sb-Sc. Está formado por un fragmento de una barra que presenta en su parte superior una hilera de denticulos, de diferentes tamaños, ligeramente inclinados hacia la parte posterior y todos ellos muy agudos.

Se ven dos denticulos de gran desarrollo y entre ellos dos pequeños que no representan ni un cuarto de la altura de los grandes. Detrás del denticulo grande situado en posición más posterior se ve otro denticulo parecido a los dos pequeños.

El elemento Sc (lám. 2, fig. 7) consta de una cúspide de gran desarrollo y curvada hacia la parte posterior. El proceso posterior es una barra estrecha, con las bases de al menos dos denticulos.

Muy próximos a la cúspide se ven las bases de dos denticulos de gran desarrollo, uno en posición anterior y ligeramente desplazado hacia el lado interno y otro, adyacente a éste, desplazado completamente hacia este lado.

La base es labiada, con dos labios casi horizontales separados por un surco estrecho pero bien marcado.

***Kladognathus* ? sp.**

Lámina 2, figura 14

MATERIAL: Un único elemento encontrado en el nivel COL/10

DESCRIPCIÓN:

El elemento "COL/10-20" (lám. 2, fig. 14) es un fragmento mal conservado, que podría corresponder a la cúspide de un elemento S de *Kladognathus*. Esta cúspide está curvada hacia la parte posterior, es muy robusta y se estrecha progresivamente al aumentar su altura.

La base está muy deteriorada pero se ven fracturas que podrían corresponder a un proceso posterior muy ancho o, como parece más probable, a dos procesos, uno posterior y otro lateral.

No hay cavidad basal bajo la cúspide, y la base de ésta forma un reborde grueso hacia el extremo anterior.

DISCUSIÓN:

La robustez del fragmento recuerda a la observada en ejemplares de *Kladognathus* ilustrados por otros autores como REXROAD & HOROWITZ (1990), MAPES & REXROAD (1986) o KRUMHARDT *et al.* (1996), así como algunos figurados en el presente trabajo, como el ejemplar "CCS/10C-01" (lám. 2, fig. 6). Sin embargo, la morfología de este ejemplar no ha podido ser asociada con ninguno de los elementos integrantes del aparato propuesto por PURNELL (1993).

7.3.- Orden Ozarkodinida DZIK, 1976

Los conodontos ozarkodinidos más antiguos conocidos provienen de rocas del Ordovícico Medio tardío, y los más jóvenes son del Triásico temprano. El esqueleto básico de los representantes de este orden está formado por seis o siete elementos, de los cuales, los M y los S son muy similares en las especies próximas entre sí. Los elementos Pa, sin embargo, varían mucho y son los que se emplean en la diferenciación taxonómica. Estos elementos son pectiniformes carminados y angulados, o bien sus respectivos elementos de plataforma.

La gran diversidad que presenta este orden, así como las diferentes relaciones filogenéticas supuestas para sus numerosos géneros, se muestra en la figura 7.7.

La mayoría de los elementos conodontales encontrados en el presente estudio pertenecen al Orden Ozarkodinida, DZIK, 1976.

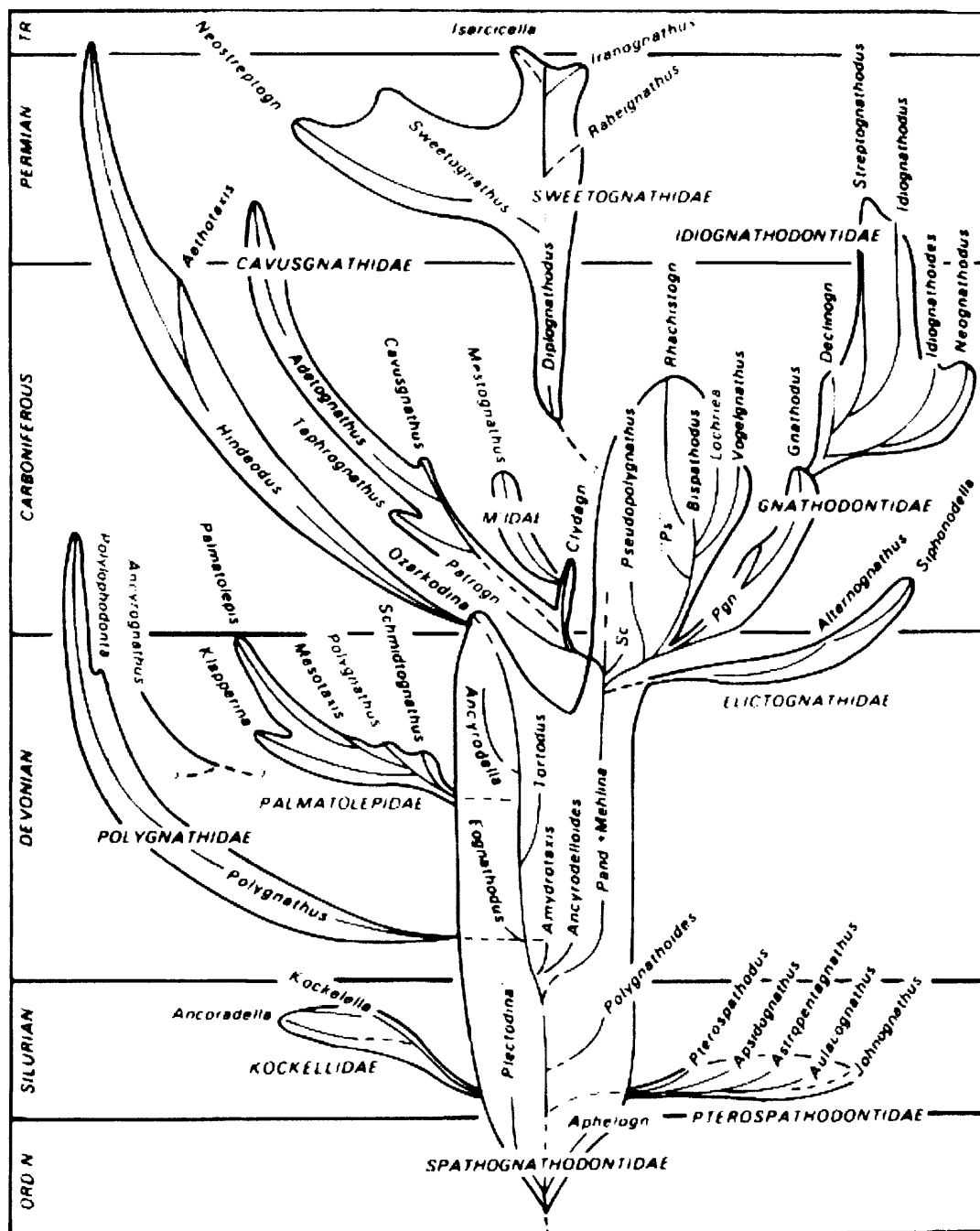
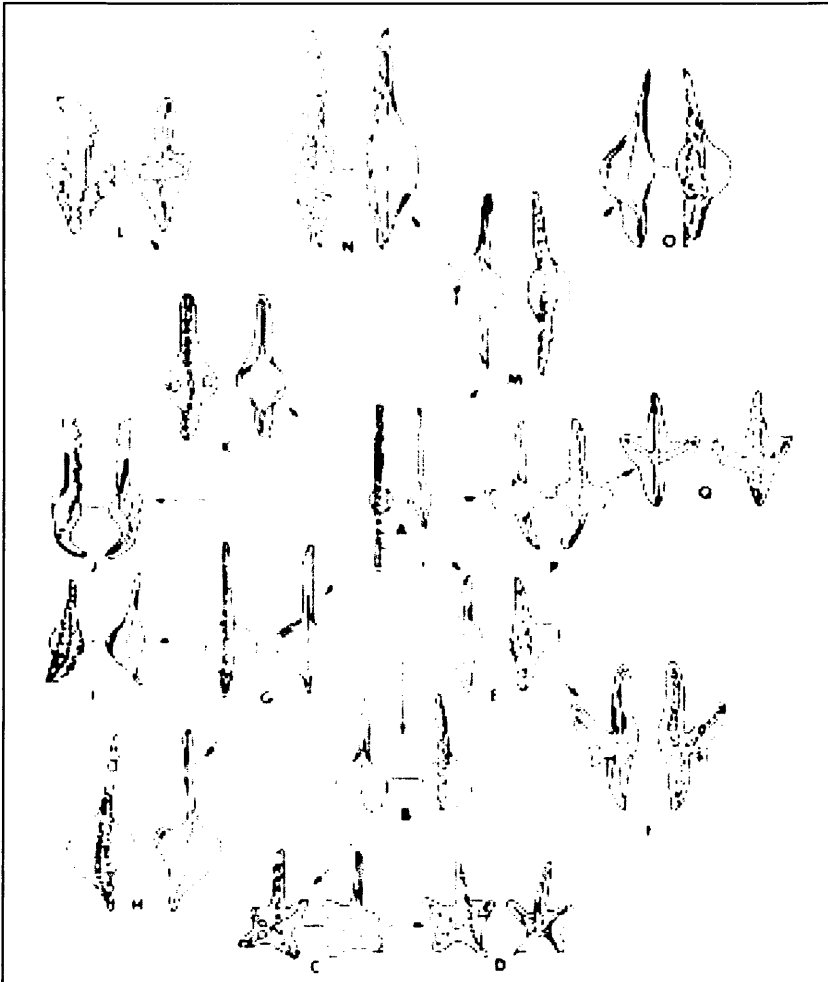


Fig. 7.7.- Orden Ozarkodinida. Tomado de SWEET (1988).

Familia *Spathognathodontidae* HASS, 1959

Como puede verse en la figura 7.7, la familia *Spathognathodontidae* tiene un rango estratigráfico muy amplio que se extiende desde aproximadamente el Ordovícico medio hasta el Carbonífero Superior. Supuestamente, las demás familias del orden Ozarkodinida se desarrollan a partir de ésta.



Los géneros de esta familia poseen un esqueleto formado por seis o siete miembros, de los cuales, los elementos Pa presentan gran variabilidad, dando lugar a morfologías características para cada uno de los diferentes linajes que la componen. Esta variabilidad de los elementos Pa está reflejada en la figura 7.8.

Fig. 7.8.- Diagrama ilustrativo de la variabilidad de los elementos Pa en diferentes linajes de la familia *Spathognathodontidae* HASS, 1959.

A) *Ozarkodina* forma conservativa; B, C, D) *kockelellidos*; E) *Amydrotaxis*; F) *Pterospathodus*; G) *Ozarkodina*; H) *Eognathodus*; I) *Polygnathus*; J) *Tortodus*; K, L) linaje *Ancyrodella*; M) *Bispathodus*, forma conservativa; N) *Rhachistognathus*; O) *Bispathodus* avanzado; P, Q) *Ancyrodelloides*. Tomada de SWEET (1988).

Género *Bispathodus* MÜLLER, 1962

Especie tipo: *Spathodus spinulicostatus* BRANSON, 1934.

El género *Bispathodus* se extiende desde el Devónico Superior al Carbonífero Inferior.

Los elementos de este género, aparecen a menudo en la literatura bajo el nombre "*Spathognathodus*".

Existe una revisión de *Bispathodus* realizada por ZIEGLER, SANDBERG & AUSTIN en 1974 donde se reúnen todos los conocimientos sobre el género hasta la fecha sin embargo, existe por lo menos una especie nueva descrita con posterioridad a esa publicación: *Bispathodus utahensis* SANDBERG & GUTSCHICK, 1984, por lo que tal vez sería necesaria una nueva puesta al día del género.

El aparato completo de *Bispathodus* fue reconstruido para *B. Utahensis* por SANDBERG & GUTSCHICK (1984), quienes lo determinaron a partir de asociaciones de elementos encontradas en concreciones calcáreas del Mississipiense de Utah.

El aparato consta de siete elementos diferentes pareados: Pa, Pb, M, Sa, Sb, Sc y Sd.

***Bispathodus utahensis* SANDBERG & GUTSCHICK, 1984**

Elementos Pa y M
Lámina 2, figs. 1 - 5

1979 "*Spathognathodus*" n. sp. – SANDBERG & GUTSCHICK, p. 130, figure 16.

1980 "*Bispathodus stabilis*" (BRANSON & MEHL); LANE, SANDBERG & ZIEGLER, Pl.10, figure 5.

1983 "*Bispathodus stabilis*" (BRANSON & MEHL); GUTSCHICK & SANDBERG, Figure 7D.

* 1984 *Bispathodus utahensis* n. sp.; SANDBERG & GUTSCHICK, Pl. 4, figs. 1-22.

MATERIAL: Un elemento Pa y un elemento M procedentes del nivel COL/12.
Un elemento Pa encontrado en el nivel CCS/8.

DESCRIPCIÓN de los elementos Pa:

Son elementos carminados. Ambos conservan la plataforma y únicamente la parte posterior de la lámina libre que está fracturada.

- **Vista superior:** Por lo que se conserva de la lámina libre, se ve que los denticulos de los que está provista tienen las mismas características que los de la plataforma. Estos denticulos son de gran desarrollo y sección ovalada, y tienen las bases parcialmente fusionadas y sus ápices libres y romos.

La plataforma, al igual que la carena, está ligeramente curvada, dando una concavidad hacia el margen interno. Es fusiforme y asimétrica, con su mayor desarrollo en la parte anterior y un gran estrechamiento hacia la parte posterior, de modo que este extremo es agudo.

La plataforma no presenta ningún tipo de ornamentación y su lado interno comienza su desarrollo en una posición algo más adelantada que el lado externo.

- **Vista lateral:** Los denticulos tienen sus bases fusionadas parcialmente y sus ápices libres y romos. Presentan un gran desarrollo en la parte anterior de los ejemplares conservados y éste decrece hacia el extremo posterior. Además, los denticulos situados en el ápice posterior están algo más individualizados que los anteriores.

La carena está curvada, descendiendo de nivel hacia el extremo posterior, de modo que el elemento presenta una altura mucho mayor en la parte anterior de la plataforma que en el ápice posterior.

Ambos márgenes de la plataforma son rebordes situados en un nivel muy inferior al de la carena.

- **Vista inferior:** La cavidad basal es poco profunda, ovalada y con el extremo posterior muy alargado y agudo. La fósula es de pequeño tamaño y se sitúa en la parte anterior de la cavidad. Desde ella se extienden surcos longitudinales hacia los extremos anterior y posterior del elemento.

DESCRIPCIÓN del elemento M:

Es un elemento ramiforme dolobrado y se encuentra muy fragmentado (lám. 2, fig. 5).

Se conserva una cúspide más grande que todos los demás denticulos, situada en posición anterior. Esta cúspide posee un denticulo de poco desarrollo que nace de su margen anterior y también tiene lo que parece ser el inicio de una anticúspide en la parte inferior, pero algo desplazada hacia delante y rota.

El proceso posterior está muy curvado hacia la parte inferior y es denticulado. Este proceso está fragmentado y conserva siete denticulos de diferente desarrollo, bases fusionadas y ápices agudos. El denticulo más próximo a la cúspide tiene su base fusionada a ésta.

La barra del proceso posterior es estrecha y presenta un surco longitudinal en su margen inferior.

DISCUSIÓN:

Los ejemplares "COL/12-07" (lám. 2, fig. 1 - 3) y "CCS/8-13" (lám. 2, fig. 4) determinados como elementos Pa de *Bispathodus utahensis* SANDBERG & GUTSCHICK, 1984, son fáciles de confundir con los Pa de *Bispathodus stabilis* (BRANSON & MEHL, 1934). Sin embargo, los elementos Pa de *B. utahensis* se diferencian de los de *B. stabilis* por tener la lámina libre y el proceso posterior extraordinariamente largo (OVER, 1992).

Ambas especies son tan parecidas, que SANDBERG y GUTSCHICK (1984) sugirieron que *B. stabilis* es el antecesor de *B. utahensis*. En el cuadro de rangos estratigráficos realizado por SWEET (1988) se ve, corroborando la idea de SANDBERG y GUTSCHICK (1984), que *B. utahensis* aparece en el registro algo más tarde que *B. stabilis* y se extiende hasta el Viseense superior, mientras que *B. stabilis* sólo llega hasta el Viseense inferior.

En los estudios publicados hasta la fecha sobre el Carbonífero de España, no se ha encontrado ninguna referencia a la especie *B. utahensis* por tanto, el presente trabajo supone la primera cita de esta especie en el registro español.

Género *Lochriea* SCOTT, 1942

Especie tipo: *Lochriea commutatus* (BRANSON y MEHL, 1941)

SCOTT (1942) fue el primer autor en describir un aparato completo de *Lochriea*, basándose en asociaciones naturales encontradas en el Carbonífero Inferior de Montana. Este aparato fue el de la especie *Lochriea montanaensis* SCOTT, 1942 (figura 7.9).

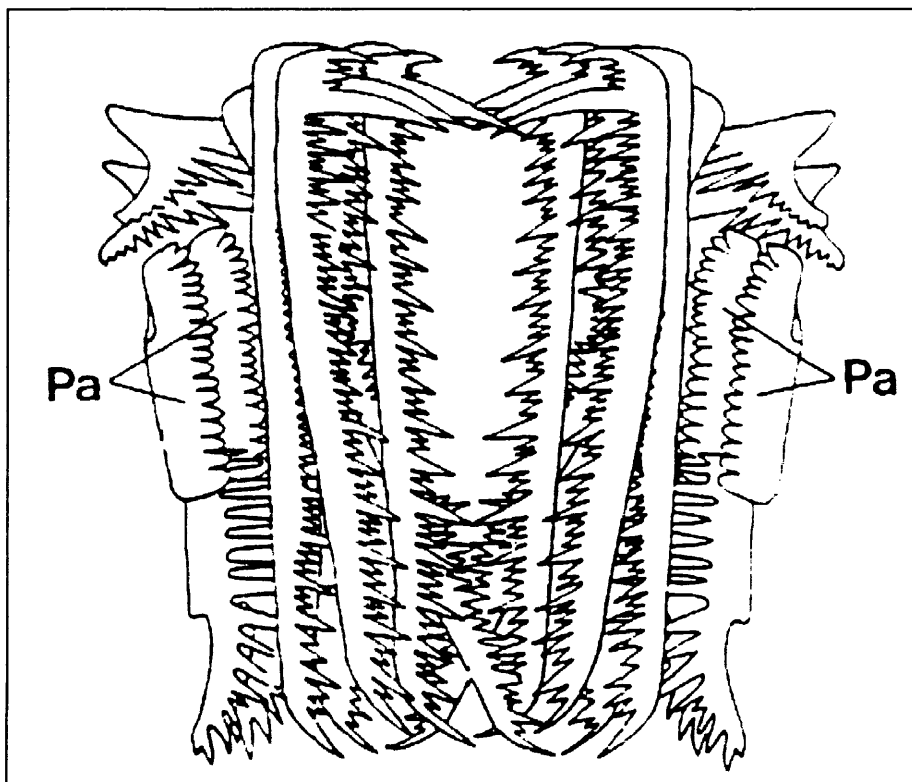


Figura 7.9.- Reconstrucción del aparato de *Lochriea montanaensis*.
Según SCOTT (1942).

Los elementos Pa de este género (cuatro en total) según SCOTT (1942) están pareados y son láminas alargadas carminiescafiadas, con una cavidad basal expandida con forma de copa hacia el extremo posterior.

Casi al mismo tiempo, BRANSON y MEHL (1941) describieron elementos Pa casi idénticos provenientes de Oklahoma, nombrándolos *Spathognathodus commutatus*.

Fue unos treinta años después cuando NORBY (1976) vio que *Lochriea montanaensis* y *Spathognathodus commutatus* eran de una misma especie en muy diferentes estados de conservación. Por tanto, NORBY (1976) concluyó que *Lochriea* era la designación genérica apropiada y que *montanaensis* era un sinónimo subjetivo menor de *commutata*.

En la bibliografía existe por tanto una relativa confusión en la ubicación genérica y familiar de la especie *commutatus*, ya que además se trató de incluir en el género *Gnathodus* y figura muy a menudo bajo el género *Paragnathodus* (que actualmente se considera sinónimo de *Lochriea*).

Sin embargo, desde 1976 el concepto multielemental de *Lochriea commutata* (BRANSON y MEHL) ha sido utilizado por diversos autores como MERRILL (1980), HOROWITZ y REXROAD (1982), MAPES y REXROAD (1986), REXROAD y HOROWITZ (1990) o STONE (1991).

Un buen ejemplo de este concepto de taxonomía multielemental fue el esquema realizado por SWEET en 1988. (Figura 7.10).

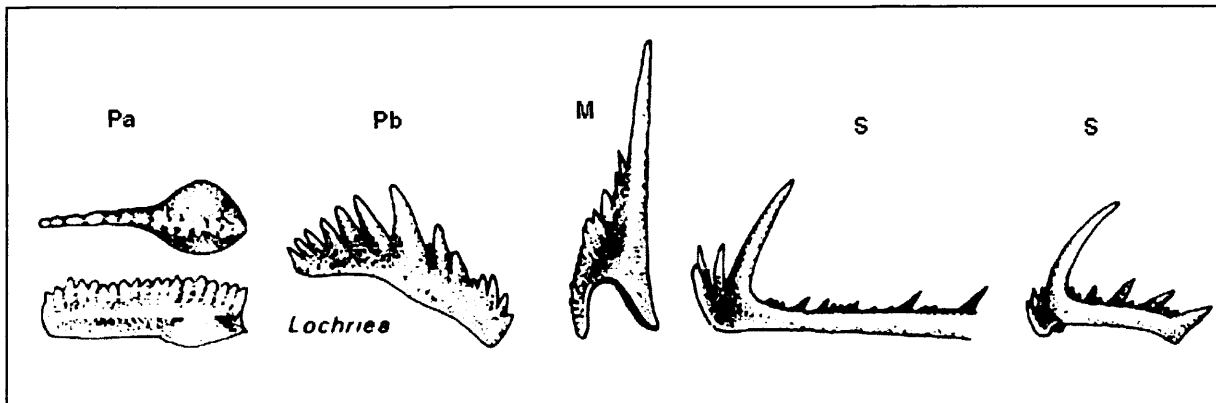


Figura 7.10.- Elementos del aparato típico del género *Lochriea*. Modificada de SWEET (1988).

Lochriea commutata (BRANSON & MEHL, 1941)

(Elementos Pa, M y Sc)

Lámina 3, figuras 1 - 12

Lámina 4, figuras 2 - 4

- * 1941 *Spathognathodus commutatus* n. sp.; BRANSON & MEHL, p. 98, pl. 19, figs. 1-4.
- 1941 *Spathognathodus commutatus* BRANSON & MEHL; ELLISON & GRAVES, pp. 3, 4, pl. 2, fig. 6 (sólo).
- 1953 *Gnathodus inornatus* n. sp.; HASS, p. 80, pl. 14, figs. 9-11.
- 1956 *Spathognathodus commutatus* BRANSON & MEHL; ELIAS, p. 119, pl. 3, figs. 19-22.
- 1956 *Spathognathodus* cf. *inornatus* (HASS); ELIAS, p. 119, pl. 3, figs. 41, 42, 62, 63.
- 1957 *Gnathodus commutatus commutatus* (BRANSON & MEHL); BISCHOFF, p. 22, pl. 4, figs. 2-6, 15.
- 1957 *Spathognathodus* cf. *S. commutatus* BRANSON & MEHL; REXROAD, p. 38, pl. 3, figs. 23, 24.
- 1957 *Gnathodus commutatus commutatus* (BRANSON & MEHL); ZIEGLER in FLÜGEL & ZIEGLER, p. 39, pl. 3, fig. 21.
- 1958 *Gnathodus inornatus* HASS; STANLEY, p. 465, pl. 68, figs. 5, 6.
- 1958 *Spathognathodus* cf. *S. commutatus* BRANSON & MEHL; REXROAD, p. 26, pl. 6, fig. 8
- 1958 *Gnathodus commutatus commutatus* (BRANSON & MEHL); LYS & SERRE, p. 891, pl. 9, figs. 2a, b.
- 1960 *Spathognathodus commutatus* BRANSON & MEHL; CLARKE, p. 19, pl. 3, figs. 4, 5.
- 1960 *Gnathodus commutatus commutatus* (BRANSON & MEHL); SERRE & LYS, p. 39, fig. 3.
- 1961 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); REXROAD & BURTON, p. 1153, pl. 139, figs. 1-3.
- 1961 *Gnathodus commutatus* var. *commutatus* (BRANSON & MEHL); HIGGINS, p. 212, pl. 10, fig. 6, text-fig. 1a.
- 1961 *Gnathodus* cf. *commutatus* (BRANSON & MEHL); SCOTT & COLLINSON, p. 123, pl. 1, figs. 23-27.
- 1962 *Gnathodus commutatus commutatus* (BRANSON & MEHL); HIGGINS, pl. 2, fig. 22.
- 1963 *Gnathodus commutatus commutatus* (BRANSON & MEHL); BOUCKAERT & HIGGINS, p. 17, fig. 3.
- 1964 *Gnathodus commutatus pellaensis* n. subsp.; REXROAD & FURNISH, p. 671, pl. 3, fig. 3.
- 1965 *Gnathodus commutatus commutatus* (BRANSON & MEHL); BUDINGER, p. 48, pl. 4, fig. 1-3.
- 1967 *Gnathodus commutatus commutatus* (BRANSON & MEHL); WIRTH, p. 206, pl. 19, figs. 10, 11.
- 1967 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); SPASSOV & FILIPOVIC, pl. VIII, figs. 10, 11.
- 1967 *Gnathodus commutatus commutatus* (BRANSON & MEHL); KOIKE, p. 296, 297, pl. 1, figs. 12-16.
- 1968 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); HIGGINS & BOUCKAERT, p. 30, pl. 2, fig. 5.
- 1969 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); WEBSTER, p. 31, pl. 5, fig. 13.
- 1969 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 95, pl. 19, figs. 9a-12d.

- 1970 *Gnathodus commutatus commutatus* (BRANSON & MEHL); REYNOLDS, p. 7, pl. 1, figs. 7, 9.
- 1970 *Gnathodus commutatus commutatus* (BRANSON & MEHL); MARKS & WENSINK, p. 258, pl.3, figs. 1a, b.
- 1972 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); THOMPSON, pp. 33, 34, pl. 1, figs. 6, 7.
- 1973 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); AUSTIN & ALDRIDGE, pl. 1, fig. 3, pl. 2, fig. 10.
- 1973 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); IGO, p. 193, 194, pl. 29, figs. 8-13.
- 1974 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); VARKER & AUSTIN, pl. 6, fig. 21.
- 1974 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); GROMCZAKIEWICZ-LOMNICKA, pl. I, fig. 2.
- 1974 *Gnathodus commutatus commutatus* (BRANSON & MEHL); AUSTIN & HUSRI, pl. 2, figs. 1,3,12 (sólo).
- 1974 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); MATTHEWS & THOMAS, pl. 51, figs. 10-11.
- 1974 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); AUSTIN *et al.*, pl. 1, figs. 7, 10, 12.
- 1974 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); RICE & LANGENHEMIM, p. 27, pl. 1, figs. 13, 14.
- 1974 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); IGO & KOBAYASHI, pp. 420, 421, pl. 56, figs. 6, 7.
- 1975 *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); HIGGINS, p. 70, pl. 7, figs. 7-9, 11, 13, 16, 20, 21.
- 1976 *Gnathodus commutatus commutatus* (BRANSON & MEHL); PERRET, pl. LI, fig. 20.
- 1976 *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); KOZUR, MOCK & MOSTLER, pl. 1, fig. 8.
- 1977 *Gnathodus commutatus commutatus* (BRANSON & MEHL); EBNER, pl. 3, fig. 1.
- 1978 *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, lám. 1, fig. 8.
- 1979 *Gnathodus commutatus commutatus* (BRANSON & MEHL); FURDUY *in* WAGNER *et al.* (Eds.), pl. 14, fig. 3 (sólo).
- 1979 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); NEMIROVSKAYA *in* WAGNER *et al.* (Eds.), pl. 6, figs. 3, 4.
- 1979 *Gnathodus commutatus commutatus* (BRANSON & MEHL); BUCHROITHNER, pl. 1, figs. 8, 13.
- 1980 *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); TYNAN, pl. 1, figs. 3, 4.
- 1980a *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); METCALFE, p. 304, pl. 38, figs. 3, 4.
- 1981 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); METCALFE, pp. 21, 23, pl. 7, figs. 6a-b, 7.
- 1984 *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); MIGDISOVA, ALEKSEEV & BARSKOV, pl. I, figs. 2.
- ? 1984 *Paragnathodus* aff. *commutatus* (BRANSON & MEHL); MIGDISOVA, ALEKSEEV & BARSKOV, pl. I, figs. 13, 14.
- 1984 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); CHAPLIN, pl. 4, figs. 8-10; pl. 5, fig. 5.
- 1985 *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); BELKA, pl. 11, figs. 7-8.
- 1985 *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); GRAYSON *et al.*, p. 169, pl. 1, fig. 24; pl. 2, fig. 19.
- 1985 *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); WARDLAW, pl. 1, fig. 13.
- 1986 *Lochriea commutatus* (BRANSON & MEHL); MAPES & REXROAD, pl. 1, figs. 19, 20.
- 1987 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); ARMSTRONG & PURNELL, pl. 3, fig. 1.
- 1991 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, lám. 10, figs. 10, 12, 13; lám. 11, figs. 1.
- 1996 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, pl. 3, figs. 26-27.
- 1998 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); SOMERVILLE & SOMERVILLE, pl. 1, fig. 19.
- 2002 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, pl. 5, fig. 1.

MATERIAL: - 11 elementos Pa fragmentados encontrados: 4 en el nivel SSE 2/7, 2 en el nivel CCS/10b y 1 en los niveles COL / 2, COL/ 13, CCS / 10c, SSE 1/14, SSE 2/2a.
 - 3 elementos M en diferentes grados de conservación encontrados, uno en el nivel SSE 2/2a y dos en el nivel SSE 2/7.
 - 2 elementos Sc fragmentado procedentes del nivel SSE 2/4a y COL/12.

DESCRIPCIÓN de los elementos Pa: Son elementos pectiniformes carminiescafadados.

- **Vista superior:** Los ejemplares estudiados se encuentran en diferentes grados de conservación pero del conjunto de todos ellos se pueden extraer las siguientes conclusiones.

La lámina libre es del mismo tamaño que la plataforma o más larga, y es completamente recta o ligeramente curvada. Posee denticulos de poco desarrollo fusionados parcialmente en sus bases.

La plataforma es ovalada, con el lado externo más desarrollado que el interno, aunque esta característica es mucho menos apreciable en este género que en *Gnathodus*.

La lámina libre se continúa por el centro de la plataforma mediante una carena recta o curvada, con denticulos de igual desarrollo que los de la lámina. En algunos ejemplares, los denticulos están algo más expandidos lateralmente que en los demás. El resto de la plataforma no posee ningún tipo de ornamentación.

La carena se extiende hasta el final posterior de la unidad.

Los denticulos pueden presentar, según su desarrollo y estado de conservación, una microestructura como la que se observa en el ejemplar "SSE 1/14 -53" (lám 3, figs. 1 - 2), que es muy característica de este género.

- **Vista lateral:** La lámina libre es subrectangular y se continúa en la plataforma en una carena curvada que llega hasta el extremo posterior de la unidad, descendiendo de altura de modo progresivo y termina abruptamente.

Los lados de la plataforma descienden desde la carena con una inclinación suave prácticamente igual en ambos márgenes.

- **Vista inferior:** La cavidad basal es ancha y profunda, de forma ovalada y se expande algo hacia el extremo posterior. Es casi simétrica, con el lado externo ligeramente más desarrollado que el interno. Se ven líneas de crecimiento concéntricas por toda la cavidad.

El centro de esta cavidad presenta una fósula ancha que se prolonga hacia los extremos anterior y posterior de la cavidad, en surcos longitudinales, que se somerizan y estrechan al alejarse de la fósula.

DISCUSIÓN:

La microestructura que presentan los denticulos en los elementos Pa del género *Lochriea*, fue interpretada por VON BITTER y MERRILL (1990) como homóloga de la que presentan los elementos Pa de *Sweetognathus*, pero según VON BITTER y NORBY (1994), esta comparación es incorrecta, ya que en *Lochriea* la ornamentación es negativa y en *Sweetognathus* ésta es positiva.

Existen varias especies de *Lochriea* pero todas muestran algún tipo de ornamentación en la plataforma además de la carena, carácter no presente en los ejemplares estudiados.

DESCRIPCIÓN de los elementos M:

Son elementos ramiformes dolobrados (lám. 4, figs. 2 - 4).

Estos elementos constan de una cúspide de enorme desarrollo, muy ancha en su base y que termina siendo muy aguda en su ápice. La cúspide se continúa hacia la parte inferior mediante la anticúspide, de mucho menor desarrollo, la cual también comienza siendo muy ancha pero se agudiza mucho más rápidamente.

La unidad consta de un proceso posterior que no se conserva completo en ninguno de los ejemplares. Éste consta de unos ocho o diez denticulos fusionados en sus bases, que van disminuyendo de tamaño desde el extremo anterior al posterior.

El denticulo más próximo a la cúspide tiene su base fusionada a ésta y sus dimensiones son aproximadamente la mitad de las de la cúspide, tanto en altura como en anchura. El proceso posterior va estrechándose y disminuyendo de altura al alejarse de la cúspide.

En el ángulo que forman la anticúspide y el proceso posterior se aprecia una suave escotadura en el margen interno, donde se pueden distinguir líneas de crecimiento subparalelas al borde de la escotadura.

En vista superior o inferior, estos elementos presentan una forma ligeramente curvada, dando una convexidad hacia su margen exterior y una concavidad hacia el interior.

DESCRIPCIÓN de los elementos Sc:

Son elementos ramiformes bipennados.

Los ejemplares constan de una cúspide de gran desarrollo, mucho mayor que los denticulos, ligeramente curvada hacia el extremo posterior, de modo que su margen convexo se muestra hacia el extremo anterior de la unidad. Esta cúspide tiene una sección bastante aplanada lateralmente.

El proceso anterior es más alto que el posterior, el cual está constituido por una barra fina y denticulada que disminuye progresivamente de altura a medida que se aleja de la cúspide. Los dos ejemplares estudiados presentan el proceso posterior fracturado muy cerca de la cúspide, sin embargo, en la vista lateral exterior que muestra el ejemplar "COL/ 12 -08" (lám. 3, fig. 11) esta característica ya es apreciable.

El proceso posterior consta de numerosos denticulos finos y muy agudos dispuestos en una hilera que corre por la parte superior de la barra, pero desplazados sobre ésta hacia el margen externo. Sus bases están, muy próximas en un caso y fusionadas en el otro. Los denticulos más adelantados del proceso posterior nacen en la base de la cúspide, de modo que están situados a mayor altura que los que nacen del propio proceso.

El proceso anterior está formado por una barra más alta que la del proceso posterior, pero mucho menos larga. Tiene también denticulos dispuestos en hilera, pero esta característica sólo se aprecia en el ejemplar "COL/12-08" (lám. 3, fig. 11). En este ejemplar, los denticulos están muy fusionados entre sí y son pequeños. Los más próximos a la cúspide están fusionados a ella.

El extremo anterior de la unidad consta de un denticulo fino de gran desarrollo (aproximadamente la mitad de alto que la cúspide), muy agudo y desplazado ligeramente hacia el margen interno de la estructura, de modo que la unidad en su parte anterior está curvada y presenta una concavidad hacia el margen interno y una convexidad hacia el margen externo. Este denticulo es subvertical e incluso llega a dar una cierta concavidad hacia el extremo anterior.

Se aprecia un surco longitudinal que recorre la estructura por la parte inferior.

En la vista lateral externa, se pueden apreciar hacia la base de la cúspide, líneas de crecimiento.

Género *Vogelgnathus* NORBY & REXROAD, 1985

Especie tipo: *Spathognathodus campbelli* REXROAD, 1957

En la actualidad se conocen seis especies diferentes de *Vogelgnathus*.

Este género tiene un límite inferior dudoso en el registro estratigráfico en el Tournaisiense, ya que únicamente se conoce un elemento Pa de *Spathognathodus campbelli* ilustrado por METCALFE (1981) de esta edad, y REXROAD & HOROWITZ (1990) plantearon sus dudas respecto a este material. En cualquier caso, como muestra la figura 7.11 extraída del trabajo de PURNELL & VON BITTER (1992) parece clara la representación de este género desde el Chadiense. El límite superior también es dudoso, pero por lo menos llega al Brigantiense superior.

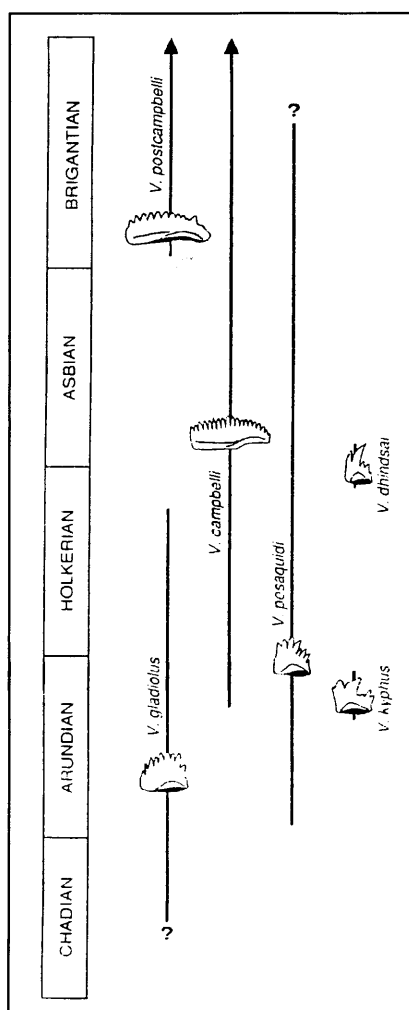


Fig. 7.11.- Rangos estratigráficos y filogenia propuesta para las especies de *Vogelgnathus*. Tomada de PURNELL & VON BITTER (1992).

El aparato consta de seis elementos cuando alcanza su máximo desarrollo:

- Los elementos Pa son carminiescafiados, con los procesos anterior y posterior denticulados; y la cavidad basal ocupa la parte posterior o la mayor parte de la superficie inferior.
- Los elementos Pb son angulados o segminados con una cúspide larga y procesos muy cortos.
- Los elementos M son dolobrados con cúspides curvadas.
- Los Sa son elementos alados con procesos laterales cortos y el proceso posterior con uno o dos denticulos largos en su extremo.
- Los elementos Sb y Sc son bipennados y muy comprimidos lateralmente.

Las dos especies más conocidas de *Vogelgnathus* son *V. campbelli* (REXROAD, 1957) y *V. postcampbelli* (AUSTIN & HUSRI, 1974), que por sus grandes similitudes morfológicas son considerados como antecesor y sucesor respectivamente.

***Vogelgnathus aff. postcampbelli* (AUSTIN & HUSRI, 1974)**

(Elementos Pa y Sc?)

Lámina 4, figuras 1, 5 - 10

- . 1965 (?) *Spathognathodus campbelli* REXROAD; REXROAD & NICOLL, p. 26, Pl. 1, fig. 6.
- * 1974 *Spathognathodus postcampbelli* AUSTIN & HUSRI, p. 57, PL. 5, figs. 1, 3, 4.
- . 1985 New genus n. sp. REXROAD & MERRIL, Pl. 1, figs. 3, 5, 6, fig. 4.
- . 1985 *Vogelgnathus* n. sp. NORBY & REXROAD, p. 11, 12, Pl. 1, figs. 3-5.
- . 1986 *Vogelgnathus* n. sp. MAPES & REXROAD, Pl. 1, figs. 16-18.
- . 1992 *Vogelgnathus postcampbelli* AUSTIN & HUSRI; PURNELL & VON BITTER, Fig. 13.1-13.4.

MATERIAL: 4 fragmentos de elementos Pa y un posible Sc encontrados en el nivel CCS/10c.

DESCRIPCIÓN del elemento Pa:

Son elementos pectiniformes carminiescafados.

El ejemplar "CCS/10c-04" (lám. 4, figs. 6 - 7, 9) es el más completo, pero no conserva el ápice posterior. Sin embargo, los ejemplares "CCS/10c-49" y "CCS/10c-47" (lám. 4, figs. 10 y 8 respectivamente) conservan únicamente los ápices posteriores fragmentados, de modo que se pueden inferir las características del elemento completo, que a continuación se detallan:

- **Vista superior:** Este elemento tiene aproximadamente entre 17 y 18 denticulos de diferente desarrollo, siendo los de mayor tamaño los anteriores, a excepción de los dos más adelantados. Los denticulos están individualizados, son de sección ovalada y tienen los ápices bastante agudos. Todos estos denticulos muestran unas estrías longitudinales muy marcadas y características del género (lám. 4, fig. 6) que van desde sus ápices a sus bases, sin extenderse por el resto del elemento.

La lámina libre es recta, mide aproximadamente lo mismo que la plataforma y sus denticulos son mayores que los de la carena.

La plataforma, aparte de la carena no presenta ningún tipo de ornamentación.

- **Vista lateral:** La lámina libre es subrectangular y desciende algo de nivel hacia su extremo anterior. La carena presenta un denticulo apical que es más ancho y robusto que los demás denticulos, situado aproximadamente sobre el centro de la plataforma.

Desde el denticulo apical hacia el extremo posterior, la carena desciende de nivel hasta casi el margen inferior.

- **Vista inferior:** La cavidad basal es muy ancha y ocupa los dos tercios posteriores de la unidad. Es ovalada y está expandida anteriormente, llegando casi hasta el extremo anterior.

La fósula es estrecha y se sitúa en la parte anterior de la cavidad. Tanto la cavidad como la lámina libre están atravesadas por un profundo surco longitudinal.

DESCRIPCIÓN del elemento Sc?:

Es un elemento ramiforme bipennado. El ejemplar está muy fragmentado y sólo conserva el extremo posterior. Este proceso posterior es denticulado y presenta una barra estrecha y denticulos de diferente tamaño.

DISCUSIÓN:

Los ejemplares estudiados no se adscriben a ninguna de las especies descritas de *Vogelgnathus* ya que los elementos Pa encontrados presentan características intermedias a los de las especies *V. campbelli* y *V. postcampbelli*.

A continuación se detallan las principales características de los elementos Pa de ambas especies obtenidas del trabajo de PURNELL & VON BITTER (1992) y se comparan con las de los ejemplares estudiados en el presente trabajo:

- *Vogelgnathus campbelli*:

- Los especímenes maduros tienen aproximadamente 20 denticulos cuyos ápices son prácticamente iguales. Estos denticulos son más finos que los de *V. postcampbelli*.
- El denticulo apical se sitúa algo posterior a la mitad del elemento y generalmente es algo más largo que los demás denticulos.
- El proceso posterior es denticulado, y no presenta una especie de cresta como *V. postcampbelli*.
- La cavidad basal ocupa un tercio o la mitad posterior del elemento.

- *Vogelgnathus postcampbelli*:

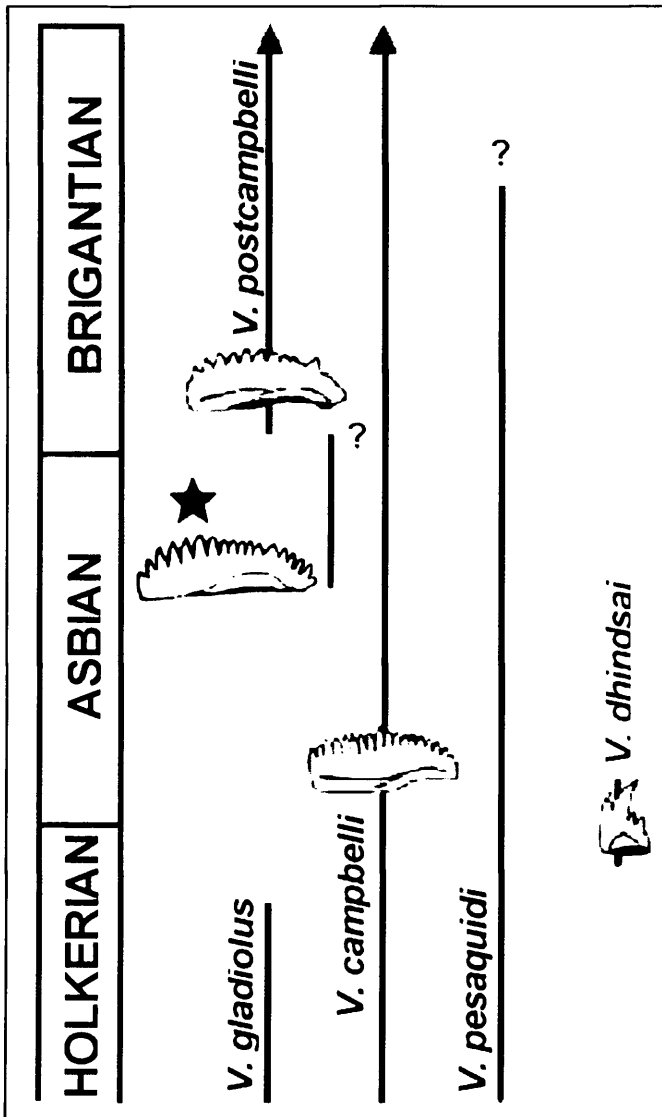
- Total de 10-15 denticulos.
- Proceso anterior con entre 5-11 denticulos, pero lo más común en los ejemplares estudiados por PURNELL & VON BITTER (1992) es que el proceso anterior tenga sólo 6 ó 7 denticulos.
- Denticulo apical diferenciado sobre la plataforma.
- El proceso posterior puede tener aproximadamente 4-6 denticulos; de éstos, los 2-3 anteriores son similares a los del proceso anterior, y los 2-4 denticulos posteriores son marcadamente menores y menos individualizados, siendo comúnmente poco más que ondulaciones en la cresta de una hoja o cuchilla de poca altura, que decrece hasta un ápice posterior, bastante abrupto y cuadrado.
- La cavidad basal ocupa la mitad posterior o los dos tercios posteriores de la unidad, pero se extiende anteriormente mediante un surco estrecho que termina cerca del extremo anterior.

- Los ejemplares estudiados:

- Presentan un total de aproximadamente 17-18 denticulos, cifra parecida a la de *V. campbelli*.
- Tienen 11 denticulos en el proceso anterior, como el máximo visto para *V. postcampbelli* pero más de lo habitual para esta especie.
- Estos denticulos son más anchos y robustos que los de *V. campbelli*.
- Presentan un denticulo apical bien diferenciado, característica común a *V. postcampbelli*.
- La cavidad basal está expandida mediante un surco y llega prácticamente al extremo anterior, al igual que en *V. postcampbelli*.
- Finalmente, el proceso posterior, en lugar de presentar una cresta como *V. postcampbelli*, está denticulado al igual que el de *V. campbelli*; por el estado de conservación, no se puede ver el número exacto de denticulos del proceso posterior, pero se ve que por lo menos debe tener unos seis denticulos, y que los más próximos al extremo posterior apenas han sufrido reducción.

Además de tener características intermedias a las de ambas especies, los ejemplares estudiados se han encontrado en el nivel CCS/10c, datado como Asbiense superior, de modo que estratigráficamente aparecen con anterioridad a *V. postcampbelli*, cuya aparición sitúan PURNELL & VON BITTER (1992) en el límite Asbiense-Brigantiense.

En el presente estudio, a pesar de que autores como VAN BOOGAARD (1992) mencionan la existencia de formas intermedias entre *V. campbelli* y *V. postcampbelli*, se considera que las características encontradas en los ejemplares estudiados son tan concretas, sobre todo la presencia de denticulos individualizados en el proceso posterior, que es posible que se trate de una especie intermedia entre ambas. De este modo, se establecería un cuadro filogenético modificado a partir del trabajo de PURNELL & VON BITTER (1992) (figura 7.12).



NORBY & REXROAD (1985) observaron que especímenes de *V. campbelli* mostraban una tendencia a reducir su longitud en los estratos más jóvenes, sin embargo VAN BOOGAARD (1992) no confirma esta tendencia en sus ejemplares de estudio.

En cualquier caso, por los ejemplares estudiados se puede inferir una secuencia de cambio de caracteres de modo que, el primer carácter en cambiar sería la cavidad basal, que se encuentra ya en estos ejemplares completamente expandida al igual que en *V. postcampbelli*, el siguiente carácter sería la aparición de un denticulo apical bien diferenciado y la reducción numérica de denticulos que aumentan de tamaño; y finalmente, el último carácter en cambiar sería la formación de una pequeña cresta en el proceso posterior a partir de los denticulos de este proceso, modificación que no ha comenzado en nuestros ejemplares.

Fig. 7.12.- Modificación a partir de PURNELL & VON BITTER (1992). La estrella indica los ejemplares encontrados en el presente trabajo.

Aún así, debido a la escasez del material encontrado se ha considerado prudente no crear por el momento una nueva especie.

Sin embargo, se considera necesario llamar la atención sobre el interés del nivel CCS/10C (donde se han encontrado todos los ejemplares) para futuros estudios, con la intención de encontrar material en mejor estado de conservación que, en caso de confirmar los datos observados en el presente trabajo permitieran la creación de una nueva especie.

También sería importante encontrar los demás elementos del aparato, aunque éstos son prácticamente idénticos para las especies *V. campbelli* y *V. postcampbelli*, por tanto no son esperables cambios significativos en ellos.

Familia *Gnathodontidae* SWEET, 1988

Según SWEET (1988), la familia *Gnathodontidae* se desarrolla en el Devónico terminal, a partir de *Bispathodus stabilis* (*Spathognathodontidae*), como puede apreciarse en el cuadro 7.1.

Los aparatos multielementales pertenecientes a esta familia contienen básicamente seis elementos conodontales (con cierta variabilidad numérica). Sin embargo, a pesar de contar con elementos Pa, Pb, M, Sa, Sb, y Sc, todos salvo los Pa han sido muy poco estudiados. Casi toda la taxonomía de los gnathodóntidos se basa casi exclusivamente en los elementos Pa ya que son los únicos que permiten diferenciaciones a nivel específico.

Esta familia comprende sólo dos géneros: *Protognathodus* ZIEGLER, 1969 y *Gnathodus* PANDER, 1856.

Género *Gnathodus* PANDER, 1856

Especie tipo: *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY, 1926)

Los elementos Pa del género *Gnathodus* presentan una gran variabilidad, lo que dependiendo del estado de conservación puede llegar a hacer muy difícil su determinación taxonómica a nivel específico.

Sin embargo, con la evolución y diferenciación de las especies, llega un momento en que se reconocen grupos de especies correspondientes a cuatro linajes diferentes (LANE *et al.* 1980), éstos son:

- grupo *Gnathodus delicatus*.
- grupo *Gnathodus typicus*.
- grupo *Gnathodus punctatus*.
- grupo *Gnathodus bilineatus*.

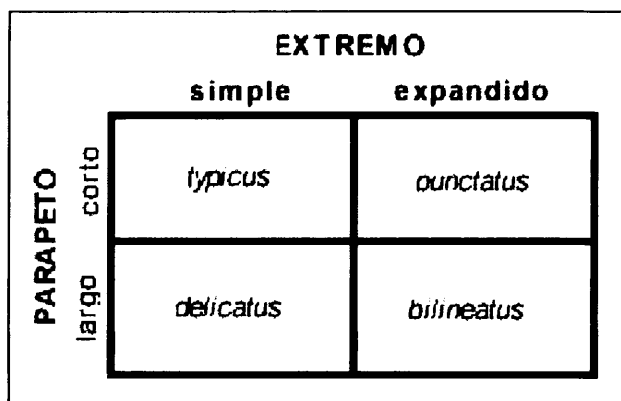


Fig. 7.13. Clave para diferenciar especies de *Gnathodus*.
Modificada de LANE *et al.* (1980).

Estos cuatro grupos de especies pueden ser diferenciados por medio de dos características morfológicas: la longitud del parapeto y la expansión del extremo posterior de la lámina, como esquematizaron LANE *et al.* (1980) en la figura 7.13.

Gnathodus bilineatus (ROUNDY, 1926)

(Elementos Pa)

Lámina 5, figuras 1 - 5

1900. *Polygnathus* (*Gnathodus*) *mosquensis* PANDER (sic); HINDE, p. 342, pl. 9, figs. 2-4.
- * 1926 *Polygnathus bilineatus* n. sp.; ROUNDY, p. 13, pl. 3, figs. 10a-c.
- 1926 *Polygnathus texanus* (ROUNDY); ROUNDY, pl. 3, figs. 13a, b.
- 1939 *Gnathodus bilineatus*; COOPER, p. 388, pl. 42, figs. 59, 60.
- 1941 *Gnathodus pustulosus* n. sp.; BRANSON & MEHL, p. 172, pl. 5, figs. 32-39.
- 1951 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); HASS, pl. 1, fig. 1.
- 1953 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); HASS, p. 78, pl. 14, figs. 25-29.
- 1956 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); ELIAS, p. 118, pl. 3, figs. 23-29.
- 1956 *Gnathodus pustulosus* (BRANSON & MEHL); ELIAS, p. 115, pl. 3, figs. 1-8.
- 1956 *Gnathodus streptognathoides* n. sp.; ELIAS, p. 119, pl. 3, figs. 54-57.
- 1957 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); BISCHOFF, p. 21, pl. 3, figs. 11, 15-20; pl. 4, fig. 1.
- 1957 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); ZIEGLER in FLÜGEL & ZIEGLER, p. 38, pl. 3, figs. 1, 2 (sólo).
- 1957 *Gnathodus modocensis* n. sp.; REXROAD, pp. 30, 31, pl. 1, figs. 15-17.
- 1958 *Gnathodus modocensis* REXROAD; REXROAD, pp. 17, 18, pl. 1, figs. 1, 2.
- 1958 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); LYS & SERRE, p. 891, pl. 9, fig. 1a, b.
- 1959 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); VOGES, p. 282, pl. 33, figs. 28-30.
- 1959 *Gnathodus* (*Harltonodus*) *bilineatus* (ROUNDY); ELIAS, p. 145, pl. 1, figs. 3-12.
- 1959 *Gnathodus* (*Harltonodus*) *bransonii* n. sp.; ELIAS, p. 147, pl. 1, figs. 13-18.
- 1959 *Gnathodus* (*Harltonodus*) *minutus* n. sp.; ELIAS, p. 148, pl. 1, figs. 22-25.
- 1959 *Gnathodus* (*Harltonodus*) *multilineatus* n. sp.; ELIAS, p. 149, pl. 1, figs. 26-28.
- 1960 *Gnathodus smithi* n. sp.; CLARKE, p. 26, pl. 4, figs. 13, 14; pl. 5, figs. 9, 10.
- 1961 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); HIGGINS, pl. 10, fig. 5.
- 1962 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); HIGGINS, pl. 2, fig. 25 (sólo).
- 1965 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); SPASSOV, p. 159, pl. 3, fig. 1.
- 1965 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); DUNN, p. 1148, pl. 140, figs. 7-9.
- 1965 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); BUDINGER, pp. 53-56, pl. 2, figs. 1, 2, 4, 5, 7, 8; lam. 15, 16 (sólo).
- 1967 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); SPASSOV & FILIPOVIC, pl. 8, figs. 1, 2, 6 (sólo).
- 1967 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); GLOBENSKY, p. 44, pl. 58, figs. 9, 13.
- 1967 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); KOIKE, p. 296, pl. 1, fig. 11 (sólo).
- 1967 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); WIRTH, pp. 205, 206, pl. 19, figs. 6-9.
- 1968 *Gnathodus bilineatus bilineatus* subsp. nov; HIGGINS & BOUCKAERT, p. 29, pl. 3, fig. 9.
- 1968 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); IGO & KOIKE, p. 29, pl. 3, fig. 6.
- 1969 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 95, pl. 18, figs. 14-17.
- 1970 *Gnathodus delicatus* BRANSON & MEHL; REYNOLDS, p. 10, pl. 1, figs. 1-3 (sólo).
- 1970 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); REYNOLDS, p. 7, pl. 1, fig. 6.
- 1970 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); MARKS & WENSINK, p. 258, pl. 2, figs. 3-10 (sólo).
- 1973 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); IGO, p. 193, pl. 29, figs. 1-6.
- 1973 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); AUSTIN & ALDRIDGE, pl. 2, figs. 1, 7, 11.
- 1974 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); AUSTIN & HUSRI, pl. 3, figs. 4, 5, 7, 8, 13 (sólo).
- 1974 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); MATTHEWS & THOMAS, pl. 50, fig. 19; pl. 51, figs. 12-15, 20-24.
- 1974 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); AUSTIN *et al.*, pl. 1, figs. 4, 5, 15, 19, 22-25.
- 1974 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); RICE & LANGENHEIM, p. 27, pl. 1, fig. 11.
- 1974 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); IGO & KOBAYASHI, pp. 419, 420, pl. 56, figs. 1-3.
- 1974 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); GROMCZAKIEWITCZ-LOMNICKA, pl. 1, fig. 1a, b, c.
- 1975 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); HIGGINS, pp. 28, 29, pl. 11, figs. 1-4, 6, 7.
- 1976 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); PERRET, pl. 51, fig. 18a, b.
- 1977 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); NÖSSING in NÖSSING *et al.*, p. 84.
- 1977 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); EBNER, p. 467, pl. 3, fig. 11 (sólo).
- 1977 *Dryphenotus bilineatus* (ROUNDY); KOZUR & MOCK, pl. 4, fig. 8.
- 1978 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, lam. 1, fig. 16.
- 1979 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); BUCHROITHNER, pl. 2, figs. 15, 16 (sólo).
- 1979 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); NEMIROVSKAYA in WAGNER *et al.* (Eds.), pl. 6, figs. 11, 12.
- 1979 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY) (sic); FURDUY in WAGNER *et al.* (Eds.), pl. 14, fig. 1a-c.
- 1980a *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); METCALFE, p. 302, pl. 38, figs. 5, 8, 9.
- 1980 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); TYNAN, pl. 1, fig. 19.
- 1980 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); CONRAD, LYS & WEYANT, pl. 1, figs. 7, 8.
- 1981 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY) (sic); METCALFE, pl. 3, figs. 2a, b, 3a-c (sólo).

- 1982 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); HIGGINS & WAGNER-GENTIS, pp. 328, 329, pl. 34, fig. 1 (sólo).
 1982 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); BITTER & PLINT-GEBERL, pl. 6, figs. 8?, 10 (sólo).
 1984 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); CHAPLIN, pp. 276, 279, pl. 3, figs. 5-11; pl. 4, figs. 1-4; pl. 5, figs. 1-3.
 1984 *Dryphenotus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); ALEKSEEV, BARSKOV & MIGDISOVA, pl. 1, figs. 1, 10.
 1985 *Gnathodus bilineatus* ROUNDY (sic); HUSRI & AUSTIN, pl. 1, fig. 10.
 1985 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); WARDLAW, pl. 1, fig. 10.
 1986 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); MAPES & REXROAD, pl. 2, figs. 29-37.
 1991 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); MENENDEZ-ALVAREZ, lám. 23, figs. 2, 3, 5, 6, 8.
 1991 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); HIGGINS, RICHARDS & HENDERSON, pl. 3, fig. 19.
 1993 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); RODRÍGUEZ-CAÑERO, lám. 29, figs. 1, 2.
 1996 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); SKOMPSKI, pl. 2, figs. 9-11.
 1996 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, pl. 2, figs. 18-19.
 1998 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); SOMERVILLE & SOMERVILLE, pl. 1, fig. 9.
 2002 *Gnathodus bilineatus* spp. (ROUNDY); GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, pl. 4, figs. 12, 13, 14.

MATERIAL: 4 elementos Pa: 2 plataformas procedentes de los niveles SSE2/7 y COL/13 con las láminas libres fracturadas; y 2 láminas libres del nivel COL /13.

DESCRIPCIÓN: Son elementos Pa pectiniformes carminiescafos.

Aunque los ejemplares están todos fracturados, se pueden extraer de ellos las características del elemento completo.

- **Vista superior:** La lámina libre es recta o ligeramente curvada y de longitud igual o menor que la de la plataforma, estando compuesta por denticulos fusionados en sus bases, de ápices libres y sección ovalada, algo aplanados lateralmente.

La plataforma es fuertemente asimétrica y se diferencia con facilidad su lado interno (plataforma interna) del externo (plataforma externa), el cual está más desarrollado lateralmente, pero a su vez se prolonga menos hacia el extremo anterior.

La continuación de la lámina libre en la plataforma es una carena constituida por denticulos muy fusionados en sus bases y de ápices romos, que les dan un aspecto intermedio entre denticulos y nódulos.

En el ejemplar "COL/13-05" (lám. 5, fig. 5), en la parte media de la plataforma, los denticulos toman la forma de pequeñas crestas, característica que no se da en el ejemplar "SSE 2/7-03" (lám. 5, figs. 1 - 2) pero que entra dentro de la variabilidad de *G. bilineatus*.

La carena alcanza el extremo posterior de la plataforma, en donde los denticulos están ligeramente más aislados.

La plataforma interna está caracterizada por un parapeto largo y robusto, que la recorre desde la parte anterior a la posterior, de modo paralelo o subparalelo a la carena. El parapeto no llega a unirse a la carena en el extremo posterior. Entre la carena y el parapeto existe un surco adcarenal ancho. El parapeto está constituido por crestas perpendiculares a la carena que se debilitan hacia el extremo posterior. El extremo anterior del parapeto se aleja de la carena de modo que el surco adcarenal es más ancho en la parte anterior.

La plataforma externa presenta un contorno intermedio entre subcuadrangular y triangular en nuestros ejemplares pero en muchos especímenes publicados por otros autores, estos lados externos poseen un margen liso que los bordea y que se dispone en una altura inferior al resto de la plataforma externa; en nuestros ejemplares este borde no se conserva y no se puede asegurar el contorno real. Sin embargo, la plataforma externa en *G. bilineatus* tiene una gran variabilidad, pudiendo tener contornos subrectangulares, triangulares y subelípticos. La plataforma externa posee una ornamentación compuesta por nódulos que se disponen en hileras curvadas y concéntricas, que prácticamente parten de la carena en el extremo posterior y se alejan de ésta hacia el extremo anterior de la plataforma externa. En el ejemplar "COL/13-05" (lám. 5, fig. 5) estos nódulos llegan a constituir pequeñas crestas.

- **Vista lateral:** La lámina libre tiene una base recta, un margen anterior subvertical y denticulos de mayor desarrollo que los de la plataforma. Éstos aumentan de tamaño hacia el extremo anterior donde, salvo el último de ellos, presentan su máximo desarrollo.

La plataforma está ligeramente arqueada y su punto de máxima inflexión se sitúa en la parte media. Los denticulos de la carena están más fusionados hacia la parte anterior que hacia la posterior. La carena descende en altura progresivamente hacia la parte posterior, estando su ápice posterior en el nivel más bajo de toda la unidad.

El parapeto además de disminuir hacia el extremo posterior de la plataforma interna, va descendiendo de nivel hacia sus extremos anterior y posterior, estando más elevado en su parte media que casi alcanza la altura de la carena.

- **Vista inferior:** La plataforma posee una amplia cavidad basal asimétrica, con su lado externo (situado bajo la plataforma externa) mucho más desarrollado que el interno.

La parte interna de la cavidad basal es alargada y se extiende más anteriormente que la externa. Presenta una especie de surco situado debajo de la parte anterior del parapeto interno.

La cavidad basal está atravesada longitudinalmente por un surco que va del extremo posterior al anterior y que continúa por debajo de la lámina libre. La fósula, estrecha y alargada, se sitúa sobre este surco, en la parte anterior de la cavidad basal.

Se pueden apreciar líneas de crecimiento concéntricas y también asimétricas en toda la cavidad.

DISCUSIÓN:

Gnathodus bilineatus muestra, como puede observarse en los trabajos de numerosos autores, grandes diferencias en la ornamentación y en los contornos, de unos ejemplares a otros, dando lugar a una enorme variabilidad intraespecífica.

Autores como LANE & STRAKA (1974) o CHAPLIN (1984), entre otros, distinguen cuatro morfotipos dentro de esta especie, sin embargo, a falta de más material y en mejor estado de conservación, se ha considerado preferible no realizar una determinación infraespecífica, teniendo en cuenta además, que no se dispone de una representación poblacional completa y estas subespecies presentan cambios ontogenéticos importantes en sus morfologías.

***Gnathodus praebilineatus* BELKA, 1985**

(Elemento Pa)

Lámina 6, figuras 1 - 3

1974. *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); AUSTIN & HUSRI, PL. 3, figs. 4-5 (sólo)

1977. *Gnathodus* sp. A; EBNER, p. 471, Pl. 2, figs. 5, 7-10, 13.

1982. *Gnathodus bilineatus*; von BITTER & PLINT-GEBERL, Pl. 6, figs. 8-11.

1982. *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); HIGGINS & WAGNER-GENTIS, pp. 328-329 (2º morfotipo sólo)

* 1985. *Gnathodus praebilineatus* sp. n.; BELKA, p. 39, pl. 7, figs. 4-8.

1991. *Gnathodus praebilineatus* BELKA; MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, Lám. 24, figs. 12-14.

MATERIAL: Una plataforma y una lámina libre de un elemento Pa procedentes del nivel SSE2/2a.

DESCRIPCIÓN: El elemento Pa es pectiniforme carminiescajado. Tanto la plataforma como la lámina libre han sido encontradas aisladas en el sedimento, sin embargo, al tratarse de los únicos elementos del nivel SSE2/2a de dimensiones tan grandes, se han interpretado como pertenecientes a la misma especie. En cualquier caso, la lámina libre presenta mínimas variaciones de unas especies de *Gnathodus* a otras, y éstas, en general no están descritas en la bibliografía.

- **Vista superior:** La lámina libre es de menor o igual longitud que la plataforma y es recta. Está compuesta por dentículos parcialmente fusionados, de sección ovalada y ápices libres y agudos.

La plataforma es subtriangular y fuertemente asimétrica, con un lado externo más desarrollado que el interno.

La carena está ligeramente curvada y se compone de dentículos romos de muy poco desarrollo y fusionados, que hacia la parte posterior de la unidad, se encuentran más aislados a la vez que disminuyen de tamaño y constituyen pequeñas crestas.

La plataforma interna se desarrolla en una posición más adelantada que la externa y es estrecha. Posee un parapeto no muy desarrollado, formado por tres tubérculos de considerable tamaño en su extremo anterior, seguidos de una hilera de tubérculos débiles, apenas apreciables, que se extienden hacia el extremo posterior de la plataforma sin llegar a alcanzarlo.

El parapeto interno converge con la carena hacia el ápice posterior pero no llega a unirse a ella. Está separado de la carena por un surco adcarenal mucho más ancho y profundo en su parte anterior, el cual se vuelve estrecho y somero hacia la parte posterior.

El tubérculo intermedio de los tres de gran desarrollo del parapeto está unido a la carena por una especie de puente o cresta, que en realidad es un pequeño tubérculo desarrollado en el fondo del surco adcarenal.

La plataforma externa es de forma triangular a trapezoidal, se extiende menos anteriormente que la plataforma interna y no posee ningún parapeto. Su ornamentación consiste en nódulos aislados. En *G. praebilineatus*, estos nódulos presentan una enorme variabilidad, pudiendo disponerse próximos a la carena o al borde de la plataforma, alineados o no, concentrados en la parte anterior o dispersos sobre toda la superficie...

En el ejemplar estudiado, los nódulos parecen concentrarse tanto en la parte anterior como en las proximidades de la carena, dejando una gran parte de la plataforma externa (la más alejada de la carena y en posición posterior) completamente lisa.

Dos nódulos fusionados en la parte anterior de la plataforma externa llegan a formar una pequeña cresta paralela a la carena.

En el ejemplar estudiado se aprecia la presencia de un reborde basal liso y fracturado bordeando todo el margen de la plataforma interna. Sin embargo, por comparación con los ejemplares publicados por BELKA (1985), se sabe que este borde basal liso se encontraría en su origen en todo el contorno de la plataforma (incluida la plataforma externa) pero en nuestro ejemplar no se conserva esta parte.

- **Vista lateral:** La lámina libre es subrectangular y de base más o menos recta. Sus dentículos están parcialmente fusionados en sus bases y poseen ápices libres, triangulares y agudos. El dentículo anterior es de mayor tamaño que los que le siguen y éstos a su vez disminuyen ligeramente de tamaño hacia la parte posterior. El borde anterior de la lámina es recto.

La plataforma está arqueada, teniendo su máxima inflexión en la parte media. La carena está formada por dentículos muy poco desarrollados, de ápices romos y muy fusionados en sus bases. Hacia la parte posterior se van convirtiendo en pequeñas crestas, cada vez más aisladas. La carena desciende de nivel hacia el extremo posterior de la plataforma, constituyendo el ápice de ésta el punto de más bajo nivel de la unidad.

La parte anterior del parapeto presenta la misma altura que la carena, pero el resto del parapeto es de menor altura que ésta. La plataforma externa está a un nivel inferior respecto a la carena y a la plataforma interna.

El borde del parapeto interno cae de modo abrupto, y la plataforma externa desciende en un ángulo bastante tendido.

- **Vista inferior:** El ejemplar presenta una cavidad basal muy amplia y fuertemente asimétrica, con el lado externo mucho más desarrollado que el interno.

La parte interna de la cavidad basal se extiende más anteriormente que la externa.

Toda la cavidad está atravesada por el centro mediante un profundo surco longitudinal situado en posición inferior a la carena. La fósula se encuentra sobre este surco, en la parte anterior de la cavidad basal. El surco continúa por debajo de la lámina libre, pero estrechándose paulatinamente.

En la cavidad basal se aprecian estrías de crecimiento, y ligeras ondulaciones de su superficie.

DISCUSIÓN:

Gnathodus praebilineatus es considerado por BELKA (1985) como descendiente de *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF, mediante el desarrollo del parapeto interno y la reducción de la parte posterior de la carena, que en lugar de estar expandida, se vuelve simple.

En el mismo trabajo, BELKA opina que el segundo de los dos morfotipos de *Gnathodus bilineatus bilineatus* reconocidos por HIGGINS y WAGNER-GENTIS (1982) corresponde en realidad a *Gnathodus praebilineatus* y que esta especie es el antecesor de *Gnathodus bilineatus bilineatus*.

***Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER, 1960**

(Elemento Pa)

Lámina 7, figuras 1 -6, 8 - 9, 11

- 1957 *Gnathodus commutatus punctatus* n. subsp.; BISCHOFF, p. 24, pl. 4, figs. 7-11, 14.
- * 1960 *Gnathodus homopunctatus*; ZIEGLER, pl. 4, fig. 3.
- 1961 *Gnathodus commutatus homopunctatus* ZIEGLER; HIGGINS, pl. 10, fig. 9, text-fig. 1c.
- 1962 *Gnathodus commutatus homopunctatus* n. nom. (pro *Gnathodus commutatus punctatus* BISCHOFF); ZIEGLER, p. 395, pl. 4, fig. 3.
- 1962 *Gnathodus commutatus homopunctatus* ZIEGLER; HIGGINS, pl. 2, fig. 21.
- 1965 *Gnathodus commutatus homopunctatus* ZIEGLER; BUDINGER, pp. 50, 51, pl. 4, fig. 4-6, lám. 13.
- ? 1965 *Gnathodus commutatus homopunctatus* ZIEGLER; SPASSOV, p. 159, pl. 3, fig. 13.
- 1967 *Gnathodus commutatus homopunctatus* ZIEGLER; WIRTH, pp. 206, 207, pl. 19, fig. 12.
- 1967 *Gnathodus commutatus homopunctatus* ZIEGLER; SPASSOV & FILIPOVIC, pl. 8, fig. 3?, 5?, 8.
- 1969 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 103, pl. 19, figs. 5a-8d.
- ? 1970 *Gnathodus commutatus homopunctatus* ZIEGLER; MARKS & WENSINK, p. 259, pl. 3, figs. 2a, b.
- 1970 *Gnathodus commutatus homopunctatus* ZIEGLER; REYNOLDS, p. 10, pl. 1, fig. 8.
- 1973 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; IGO, p. 194, pl. 29, figs. 18-21.
- 1974 *Gnathodus symmutatus homopunctatus* ZIEGLER; AUSTIN & HUSRI, pl. 4, figs. 1, 9, 12.
- 1975 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; HIGGINS, pp. 33, 34, pl. 7, figs. 1-4, 6 (sólo); pl. 10, fig. 7.
- 1976 *Gnathodus symmutatus homopunctatus* ZIEGLER; PERRET, pl. 51, fig. 25.
- 1978 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, pl. 1, fig. 6.
- 1979 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; BUCHROITHNER, pl. 1, fig. 3; pl. 2, fig. 1.
- 1980 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; TYNAN, pl. 1, figs. 1, 2.
- 1981 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; METCALFE, p. 27, pl. 5, figs. 1a-d, 3a-b, 4a-b, 5a-c (sólo).
- 1982 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; HIGGINS & WAGNER-GENTIS, pl. 34, fig. 7.
- 1985 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; BELKA, pl. 5, figs. 6-14.
- 1987 *Paragnathodus* (?) *homopunctatus* (ZIEGLER); BARSKOV *et al.*, pl. 16, figs. 3-6.
- 1991 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, lám. 24, figs. 8, 10, 11.
- 1996 *Pseudognathodus homopunctatus* (ZIEGLER); SKOMPSKI, pl. 1, fig. 10; pl. 2, fig. 3.
- 1998 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; SOMERVILLE & SOMERVILLE, pl. 1, fig. 11.

MATERIAL: 8 elementos Pa: 2 procedentes del nivel CCS/8, 3 del nivel CCS / 10c, 1 del nivel COL/13 y 2 del nivel SSE2/7.

DESCRIPCIÓN: Elementos Pa pectiniformes carminiescafiados.

- **Vista superior:** Los elementos constan de una plataforma y una lámina libre. La lámina libre, que únicamente se conserva en el ejemplar "CCS/8-33" (lám. 7, figs. 3 - 4), es recta. Posee en su parte superior una fila de denticulos muy próximos entre sí, pero que no llegan a fusionarse en sus bases. Estos denticulos tienen un mayor desarrollo que los de la plataforma y sus ápices son triangulares y agudos. A pesar de encontrarse fragmentados, la superficie de estos elementos está muy bien conservada y se pueden apreciar estrías longitudinales que los recorren prácticamente desde sus ápices hasta sus bases, sin prolongarse por el resto de la lámina libre.

En esta especie de *Gnathodus*, la lámina libre mide lo mismo que la plataforma o un poco menos.

La plataforma ocupa la mitad posterior de la unidad, tiene forma ovalada o ligeramente lanceolada, puede ser simétrica o ligeramente asimétrica, ambos casos se dan en los ejemplares estudiados. Cuando la plataforma es asimétrica, se considera plataforma interna a aquella que está más desarrollada anteriormente y plataforma externa a la que lo está más posteriormente.

El centro de la plataforma está atravesado por una carena recta o ligeramente curvada, compuesta por denticulos de menor desarrollo que los de la lámina libre y fusionados en sus bases. Los denticulos de la carena son menos agudos que los de la lámina libre, siendo sus ápices más redondeados. Hacia la parte posterior, los denticulos se individualizan más en la carena y se aprecia menos la fusión de sus bases.

El extremo anterior de la plataforma se une a través de la carena a la lámina libre y el extremo posterior de la plataforma es agudo; en los casos en que la plataforma es lanceolada, este extremo se agudiza aún más.

Los bordes de la plataforma, en tres de los ocho ejemplares se sitúan en un nivel inferior bien marcado, formado por un margen liso. Internamente respecto a dicho margen existe una zona más elevada, de forma también ovalada o lanceolada; en posición intermedia entre el borde y la carena. Sobre estos bordes elevados se dispone una ornamentación variable de nódulos, en hileras subparalelas a la carena.

En los casos en que no existe este borde elevado, se observa la misma ornamentación también en posición intermedia entre el margen y la carena, a ambos lados de ésta.

En los ejemplares encontrados, la ornamentación consiste en aproximadamente tres nódulos aislados y alineados, de diferente desarrollo según los ejemplares y paralelos al borde de la plataforma. Estos nódulos pueden llegar a formar pequeñas crestas en los casos de máximo desarrollo, disponiéndose más hacia la parte posterior en la plataforma externa y más adelantados en la plataforma interna.

- **Vista lateral:** La lámina libre es, en el ejemplar mejor conservado ("CCS/8-33") (lám. 7, fig. 3 - 4), de igual o menor longitud que la plataforma. Esta lámina es rectangular, su borde inferior es recto y su parte superior está ornamentada por denticulos de gran desarrollo con ápices agudos y triangulares. El mayor desarrollo de estos denticulos se encuentra en la parte media de la lámina.

El margen inferior de la plataforma es prácticamente recto. La carena está curvada y desciende desde la parte anterior de la plataforma hacia la posterior, alcanzando el ápice posterior de la misma, en los casos en que no existen dos niveles en la plataforma. En los casos en que existe este nivel más elevado que el borde, es el final de éste (de forma muy aguda) el que alcanza el extremo posterior de la plataforma, como puede observarse muy bien en el ejemplar "CCS/8-34" (lám. 7, fig. 1 - 2).

- **Vista inferior:** La plataforma presenta una cavidad basal muy grande, ovalada o lanceolada y asimétrica en mayor o menor grado, según su contorno.

La cavidad es aguda en su extremo posterior y se estrecha de un modo gradual en su parte anterior, hasta donde se une a la lámina libre. La cavidad basal está atravesada completamente por un surco longitudinal, que contiene la fósula en el extremo anterior de la plataforma.

En toda la cavidad basal se aprecian líneas de crecimiento concéntricas.

DISCUSIÓN:

Gnathodus homopunctatus presenta una cierta variabilidad en su ornamentación, pero su contorno es bastante constante.

Sin embargo, existe una gran confusión en la literatura donde diferentes autores asignan estas formas a los géneros *Pseudognathodus* o *Paragnathodus* (sinónimo de *Lochriea*). Por ejemplo, SWEET (1988), únicamente nombra esta especie en sus cuadros de distribuciones estratigráficas, bajo el nombre de *Lochriea homopunctatus*.

En cualquier caso, el nombre que parece prevalecer es el de *Gnathodus homopunctatus* (ver sinonimia).

La existencia de un nivel elevado en la plataforma sólo en algunos casos, sugiere en un principio la existencia de diferentes estados de desarrollo ontogenético; sin embargo, no se ha encontrado una relación clara entre este carácter y el tamaño de los ejemplares, puesto que a pesar de observarse este nivel generalmente en los ejemplares de mayores dimensiones, también se puede apreciar con claridad en el ejemplar "CCS/10c-44" (lám. 7, fig. 11) que es el más pequeño de los especímenes estudiados.

***Gnathodus girtyi* HASS, 1953**

(Elemento Pa)

Lámina 5, figuras 6 - 7

- * 1953 *Gnathodus girtyi* n. sp.; HASS, p. 80, pl. 14, figs. 22-24.
- 1956 *Gnathodus glaber* n. sp.; ELIAS, pp. 118, 119, pl. 3, figs. 46-48.
- 1956 *Gnathodus girtyi* HASS; ELIAS, p. 118, pl. 3, figs. 30, 31.
- 1957 *Gnathodus girtyi* HASS; BISCHOFF, pp. 24, 25, pl. 4, figs. 17, 22, 23 (sólo).
- 1957 *Gnathodus girtyi* HASS; LYS & SERRE, p. 1043, pl. 2, figs. 7a-c.
- 1958 *Gnathodus* ? sp.; REXROAD, p. 18, pl. 1, figs. 3-5.
- 1960 *Gnathodus clavatus* n. sp.; CLARKE, p. 28, pl. 4, figs. 4-6 (sólo).
- 1961 *Gnathodus girtyi* HASS; HIGGINS, p. 220, pl. 10, fig. 4.
- 1963 *Gnathodus girtyi* HASS Form A; BOUCKAERT & HIGGINS, p. 17, text-fig. 3.
- 1965 *Gnathodus girtyi* HASS; BUDINGER, pp. 57, 58, pl. 2, figs. 14-16; lam. 17 (Forma D sólo).
- 1967 *Gnathodus girtyi* HASS; SPASSOV & FILIPOVIC, pl. 8, figs. 4, 7.
- 1967 *Gnathodus girtyi* HASS; WIRTH, p. 210, pl. 19, figs. 23, 24.
- 1969 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 98, 99, pl. 17, figs. 9-10 (sólo).
- 1970 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; AUSTIN, CONIL & HUSRI, pl. 1, figs. 4, 7.
- 1970 *Gnathodus girtyi* HASS; MARKS & WENSINK, pp. 262, 263, pl. 3, fig. 12a, b.
- 1970 *Gnathodus girtyi* HASS; REYNOLDS, p. 10, pl. 1, figs. 4, 10-13.
- 1971 *Gnathodus* cf. *girtyi* HASS; HIGGINS, pl. 5, fig. 3.
- 1973 *Gnathodus girtyi* HASS; AUSTIN & ALDRIDGE, pl. 2, fig. 14 (sólo).
- 1974 *Gnathodus girtyi* HASS; GEDIK, pl. 7, figs. 23-24 (sólo).
- 1974 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; GROMCZAKIEWICZ-LOMNICKA, pl. 2, fig. 1.
- 1974 *Gnathodus girtyi simplex* DUNN; GROMCZAKIEWICZ-LOMNICKA, pl. 1, fig. 4.
- 1974 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; AUSTIN & HUSRI, pl. 3, figs. 9-11.
- 1974 *Gnathodus girtyi* HASS; MATTHEWS & THOMAS, pl. 51, figs. 16, 17, 28, 29, 30, 31.
- 1974 *Gnathodus girtyi intermedius* GLOBENSKY; LANE & STRAKA, pp. 78, 79, fig. 33: 3-10 (sólo).
- 1975 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; HIGGINS, p. 31, pl. 10, figs. 5, 6.
- 1976 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; PERRET, pl. 51, fig. 22.
- 1979 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; BUCHROITHNER, pl. 2, figs. 7, 9.
- 1979 *Gnathodus girtyi intermedius* GLOBENSKY; BUCHROITHNER, pl. 2, fig. 8.

- 1979 *Gnathodus girtyi collinsoni* RHODES, AUSTIN & DRUCE; NEMIROVSKAYA in WAGNER *et al.* (Eds.), pl. 6, figs. 1, 2.
- 1980 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; TYNAN, p. 1302, pl. 1, figs. 9, 16-18.
- 1981 *Gnathodus girtyi* HASS; METCALFE, pp. 23, 25, pl. 4, figs. 2, 4, 5, 7 (sólo).
- 1982 *Gnathodus girtyi* HASS; BITTER & PLINT-GEERL, pl. 6, fig. 5 (sólo).
- 1985 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; BELKA, pl. 4, figs. 4, 9.
- 1985 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; WARDLAW, pl. 1, fig. 12.
- 1985 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; HUSRI & AUSTIN, pl. 1, figs. 4, 5, 14.
- 1991 *Gnathodus girtyi* HASS; MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, lam. 24, figs. 4-7, 9.
- 1993 *Gnathodus girtyi* HASS; SCHÖNLAUB & KREUTZER, pl. 6, figs. 15-16.
- 1996 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; SKOMPSKI, pl. 1, figs. 8-9.
- 1998 *Gnathodus girtyi* HASS; SOMERVILLE & SOMERVILLE, pl. 1, fig. 10.

MATERIAL: Un elemento Pa procedente del nivel SSE 2/7

DESCRIPCIÓN: El elemento Pa es pectiniforme carminiescafado.

- **Vista superior:** A pesar de encontrarse este elemento bastante completo, falta el ápice posterior de la plataforma. Sin embargo conserva lo suficiente para afirmar que la unidad es recta o prácticamente recta ya que es en este ápice posterior, donde se suele apreciar si la hay, una ligera curvatura en esta especie de *Gnathodus*.

La lámina libre es recta, y de un tamaño aproximadamente igual al de la plataforma. Posee unos denticulos de bases fusionadas y ápices agudos, que presentan un mayor desarrollo hacia la parte anterior de la lámina y decrecen ligeramente, haciéndose más romos hacia la plataforma.

La plataforma es asimétrica y su máxima anchura se da hacia su parte media, siendo aguda hacia la parte posterior y teniendo el mayor desarrollo de la ornamentación en la parte anterior. La plataforma externa presenta un mayor desarrollo transversalmente que la interna, pero ésta se inicia más anteriormente.

La carena está formada por tubérculos, en lugar de por denticulos y son de poco desarrollo aunque siguen teniendo los ápices algo agudos. Los nódulos son más discretos hacia la parte posterior.

La plataforma interior posee un parapeto muy desarrollado, largo y robusto, que tiene un mayor desarrollo hacia la parte anterior. Está formado por denticulos fusionados. El parapeto está separado de la carena por un surco, más amplio y profundo hacia la parte anterior de la plataforma interna y algo más estrecho y somero hacia la parte posterior. El parapeto converge con la carena al aproximarse hacia el extremo posterior pero no parece que llegue a unirse a ésta (falta el extremo posterior).

La plataforma externa está ornamentada en su parte anterior-media por cuatro tubérculos fusionados por completo, de muy poco desarrollo que forman una especie de cresta corta. Cerca del límite de la plataforma externa, en la parte anterior de ésta, existe además un débil nódulo aislado. El resto de la plataforma externa no presenta ornamentación y su superficie es muy lisa.

Los tubérculos que forman la especie de cresta, que podría denominarse como un pseudoparapeto, están separados de la carena por un surco amplio y somero.

- **Vista lateral:** La lámina libre es subrectangular y se aprecia muy bien el mayor desarrollo de los denticulos hacia su parte anterior y sus ápices triangulares. El borde inferior es recto y presenta un leve surco cerca de la base.

La plataforma está arqueada y tanto la carena como el parapeto de la plataforma interna están curvados y descienden hacia el extremo posterior. Aunque no se conserva, el final de la carena debería estar al mismo nivel que la base de la plataforma. El parapeto interno prácticamente es de la misma altura que la carena en la parte anterior.

La ornamentación de la plataforma externa que algunos autores llegan a considerar como un parapeto, (en el presente trabajo no se considera apropiado el empleo del término parapeto, por el escaso desarrollo de la ornamentación), tiene una altura algo inferior a la de la carena.

El parapeto interno presenta una caída muy brusca hacia el borde interno, formando una concavidad entre el límite inferior de éste y la base de la plataforma interna que está en un nivel inferior. Sin embargo la plataforma externa, salvo por los tubérculos, presenta un leve descenso desde la carena hacia su borde.

- **Vista inferior:** La cavidad basal es amplia, asimétrica y profunda. Tiene su máxima anchura en la parte media o anterior-media, correspondiendo con el máximo desarrollo de la plataforma externa.

Toda la parte inferior de la unidad está atravesada por un surco longitudinal profundo, extendiéndose tanto por la parte media de la lámina libre como por debajo de la carena, separando nítidamente la plataforma externa de la interna.

DISCUSIÓN:

Existe una gran problemática en la bibliografía con respecto *G. girtyi*. Dentro de esta especie existen numerosas subespecies propuestas por autores como HIGGINS (1975) o AUSTIN & HUSRI (1974). Sin embargo, los límites entre estas subespecies son confusos en la mayor parte de los casos.

Es muy probable que muchas de estas variedades de tan difícil determinación, no respondan más que a diferentes estados ontogenéticos, de un número de especies más reducido, como ya han propuesto autores como GRAYSON *et al.* (1990), quienes sugirieron que las subespecies *G. girtyi simplex* DUNN, *G. girtyi girtyi* HASS y *G. girtyi intermedius* GLOBENSKY son estados ontogenéticos de la misma especie.

En la realización de esta memoria, se ha encontrado una gran dificultad para asignar este ejemplar a una de las subespecies propuestas. Sin embargo, se observa una gran similitud entre el ejemplar estudiado y algunos ilustrados por otros autores como SCHÖNLAUB & KREUTZER (1993), que han sido asignados a *Gnathodus girtyi*, sin atender a rangos subespecíficos. Por tanto, se ha preferido darle esta denominación, pero aceptando que esta especie seguramente englobe a varias de las subespecies existentes.

***Gnathodus meischneri* AUSTIN & HUSRI, 1974**

(Elemento Pa)

Lámina 5, figuras 8 - 11

1968 *Gnathodus girtyi* sp. n.; HIGGINS & BOUCKAERT, p. 32, pl. 5, fig. 12.

1969 *Gnathodus girtyi simplex* DUNN; RHODES *et al.*, p. 100, pl. 16, figs. 1a-4d.

1969 *Gnathodus girtyi collinsoni* sp. n.; RHODES *et al.*, pp. 99-100. Pl. 16, fig. 7 (sólo).

* 1974 *Gnathodus girtyi meischneri* sp. n.; AUSTIN & HUSRI, pp. 53-54, pl. 2, figs. 1-3, 6; pl. 9, fig. 3.

1991 *Gnathodus rhodesi* HIGGINS; MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, lam. 25, fig. 11.

1993 *Gnathodus girtyi meischneri* AUSTIN & HUSRI; PERRET, pl. C-V, figs. 28, 35.

1996 *Gnathodus girtyi meischneri* AUSTIN & HUSRI; SKOMPSKI, pl. 1, figs. 4-7; pl. 2, figs. 1-2.

MATERIAL: Tres elementos Pa procedentes del nivel SSE 2/7.

DESCRIPCIÓN: Elemento Pa pectiniforme carminiescafado.

- **Vista superior:** La lámina libre es recta y está formada por denticulos de desarrollo medio y de sección ovalada, con cada denticulo aguzado hacia sus extremos anterior y posterior. Esto indica que los denticulos estaban afilados hacia estos extremos y posiblemente tenían ápices triangulares.

La lámina libre se continúa en la plataforma mediante una carena con denticulos de poco desarrollo, salvo el situado en el extremo posterior, que está expandido lateralmente.

La plataforma es asimétrica y aguda hacia el extremo posterior. Falta el ápice posterior en dos de los dos ejemplares, pero en el ejemplar mejor conservado ("SSE 2/7-74") (lám. 5, fig. 8) éste sí se conserva y está ligeramente expandido. La plataforma externa está más desarrollada que la interna.

La plataforma interna posee un parapeto muy desarrollado y robusto formado por denticulos muy fusionados, de modo que en vista superior, el parapeto está atravesado por surcos y crestas perpendiculares a la carena. Este parapeto interno alcanza el ápice posterior. La plataforma externa posee un parapeto de desarrollo algo menor y más corto que el interno, y está formado por una cresta recta que tiene su mayor desarrollo en su parte media, de modo que su límite externo está curvado y baja de nivel hacia los extremos anterior y posterior. Éste termina antes de llegar al ápice posterior de la unidad y no se une con la carena. En el ejemplar "SSE 2/7-74" (lám. 5, fig. 8), hay un nódulo de muy poco desarrollo, en la plataforma externa, prácticamente fusionado al penúltimo denticulo de la carena, en una posición retrasada con respecto al extremo posterior de la cresta o parapeto externo.

Por debajo de esta cresta, se observa un borde liso de la plataforma, en un nivel inferior.

El parapeto interno comienza su desarrollo en una posición algo anterior que el externo. Tanto el parapeto externo como el interno están separados de la carena por surcos adcarenales, siendo el de la plataforma externa muy somero y el de la interna mucho más profundo.

- **Vista lateral:** La lámina libre tiene la base recta y denticulos parcialmente fusionados.

La plataforma posee un leve arqueamiento y la carena tiene su máxima altura en la parte media descendiendo hacia el extremo posterior.

El parapeto interno es algo más alto que el externo y tiene prácticamente la misma altura que la carena.

- **Vista inferior:** La cavidad basal es grande, ovalada y asimétrica. En ella se ven líneas de crecimiento concéntricas. La parte externa de la cavidad está más desarrollada que la interna y su máxima anchura se localiza en la parte media coincidiendo con este máximo desarrollo.

La cavidad basal está atravesada por un surco longitudinal que se extiende por la lámina libre. La fósula es estrecha y se localiza sobre este surco, en la parte anterior de la cavidad.

DISCUSIÓN:

Como ya se ha explicado en la discusión correspondiente a *Gnathodus girtyi*, son muy confusas las determinaciones subespecíficas para esta especie. En este caso, existe una descripción muy concreta hecha por SKOMPSKI (1996) de la subespecie *Gnathodus girtyi meischneri* AUSTIN & HUSRI, 1974 que concuerda en todos los aspectos con las características observadas en nuestros ejemplares. Aún así, para ser coherentes con el elemento determinado en el presente trabajo como *Gnathodus girtyi* y siendo las diferencias importantes, se ha preferido considerar ambos ejemplares como especies independientes.

Sin embargo, hay que considerar que la subespecie *G. g. meischneri* podría formar junto con otras, parte de una misma especie, correspondiéndose únicamente con diferentes desarrollos ontogenéticos.

En el citado trabajo de SKOMPSKI (1996), el autor hace referencia a equívocos en la identificación de la subespecie *meischneri* en la literatura, siendo confundida con *G. girtyi simplex*, *G. girtyi collinsoni* y *G. girtyi rhodesi*, siendo esta última subespecie la que presenta un mayor parecido con *meischneri*. Sin embargo, este mismo autor describe las diferencias entre ambas, viéndose que la mayor diferencia es que en *Gnathodus girtyi rhodesi* HIGGINS, 1975 el parapeto externo alcanza el ápice posterior de la plataforma y en *G. girtyi meischneri*, ninguno de los parapetos alcanza el extremo posterior y están ambos confinados a la parte media y anterior de la plataforma.

En el ejemplar "SSE 2/7-74" (lám. 5, fig. 8), se aprecia claramente cómo el parapeto interno alcanza el ápice posterior y, sin embargo el parapeto externo termina antes de alcanzar dicho ápice.

En el ejemplar "SSE 2/7-08" (lám. 5, figs. 10 - 11) el ápice posterior de la plataforma no se conserva, pero el parapeto externo sufre una atenuación tan grande en la parte conservada, que es evidente que éste no alcanzaría el extremo posterior si se conservase.

El ejemplar "SSE 2/7-75" (lám. 5, fig. 9) encontrado en el mismo nivel corresponde únicamente a la parte posterior del parapeto externo, donde se ve cómo éste no alcanza el ápice posterior de la unidad.

***Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS, 1970**

(Elemento Pa)

Lámina 5, figuras 12 - 13

- 1962 *Gnathodus girtyi* HASS; ZIEGLER, pl. 4, fig. 2 (sólo).
 1964 *Gnathodus typicus* Cooper; REXROAD & SCOTT, p. 31, pl. 2, fig. 3.
 1967 *Gnathodus* cf. *cuneiformis* MEHL & THOMAS; ADRICHEM BOOGAERT, pl. 2, figs. 11, 12.
 1967 *Gnathodus typicus* COOPER; ADRICHEM BOOGAERT, pl. 2, fig. 21.
 1967 *Gnathodus texanus* ROUNDY; WIRTH, p. 213, pl. 23, fig. 18 (sólo).
 1967 *Gnathodus delicatus* BRANSON & MEHL; WIRTH, pp. 209, 210, pl. 19, fig. 21.
 1969 *Gnathodus antetexanus* REXROAD & SCOTT; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 93, 94, pl. 18, fig. 13 (sólo).
 1969 *Gnathodus* n. sp. A; DRUCE, p. 64, pl. 7, fig. 7a, b.
 1970 *Gnathodus girtyi simplex* DUNN; AUSTIN, CONIL & HUSRI, pl. 1, fig. 1, 9.
 1970 *Gnathodus typicus* COOPER; AUSTIN, CONIL & HUSRI, pl. 1, figs. 5, 6.
 1970 *Gnathodus girtyi girtyi*; AUSTIN, CONIL & HUSRI, pl. 1, fig. 4 (sólo).
 1970 *Gnathodus texanus* ROUNDY; AUSTIN, CONIL & HUSRI, pl. 1, fig. 8.
 * 1970 *Gnathodus texanus pseudosemiglaber* n. subsp.; THOMPSON & FELLOWS, p. 88, pl. 2, figs. 6, 8, 9, 11-13.
 1970 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; MARKS & WENSINK, p. 264, pl. 3, figs. 19, 20?
 1970 *Gnathodus typicus* COOPER; MAKS & WENSINK, p. 264, pl. 4, figs. 1, 2, 5 (sólo).
 1972 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; AUSTIN & GROESSENS, pl. 1, fig. 30.
 1973 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; MATTHEWS & NAYLOR, pl. 35, fig. 22.
 1974 *Gnathodus texanus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; MATTHEWS & THOMAS, pl. 50, figs. 23, 25, 26.
 1974 *Gnathodus texanus texanus* (ROUNDY); MATTHEWS & THOMAS, pl. 50, fig. 24.
 1974 *Gnathodus typicus* COOPER; PIERCE & LANGENHEIM, pl. 3, fig. 6 (sólo).
 1974 *Gnathodus girtyi* HASS; GEDIK, pl. 7, figs. 20-24.
 1974 *Gnathodus antetexanus* REXROAD & SCOTT; GEDIK, pl. 7, figs. 30, 31.
 1974 *Gnathodus texanus* ROUNDY; AUSTIN & HUSRI, pl. 4, figs. 2, 8.
 1974 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; AUSTIN & HUSRI, pl. 9, figs. 10, 13 (sólo).
 1976 *Gnathodus texanus* ROUNDY; PERRET, pl. 51, fig. 16a-b.
 1977 *Gnathodus texanus* ROUNDY; EBNER, pl. 1, figs. 6, 7.
 1977 *Gnathodus typicus* COOPER; EBNER, pl. 1, figs. 8, 9.
 1979 *Gnathodus typicus* COOPER; BUCHROITHNER, pl. 2, figs. 5, 6 (sólo).
 1979 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; THOMPSON, fig. 5, F.
 1980 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; LANE, SANDBERG & ZIEGLER, pp. 132, 133, pl. 4, figs. 15, 17, 19; figs. 8-15; pl. 6, fig. 14.
 1981 *Gnathodus girtyi* HASS; METCALFE, pl. 4, fig. 3a, b (sólo).

- 1981 *Gnathodus antetexanus* REXROAD & SCOTT; METCALFE, pl. 3, fig. 1a-d.
 1981 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; ZIEGLER, p. 135, *Gnathodus*-lámina 2, figs.1-4.
 1981 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; BLESS *et al.*, pl. 14, figs. 10, 12.
 1981 *Gnathodus texanus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; METCALFE, p. 29, pl. 6, figs. 1-3.
 1982 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; PARIS *et al.*, pl. 2, figs. 4-6.
 1982 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; PLUSQUELLEC *et al.*, p. 5, pl. 3, fig. 13.
 1982 *Gnathodus cuneiformis* MEHL & THOMAS; PLUSQUELLEC *et al.*, p. 5, pl. 3, figs. 2 (sólo).
 1982 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; HIGGINS & WAGNER-GENTIS, pl. 34, fig. 9.
 1982 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; HIGGINS & WAGNER-GENTIS, pl. 34, fig. 6.
 1985 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; BELKA, pl. 6, figs. 5-13.
 1985 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; HUSRI & AUSTIN, pl. 1, figs. 1, 13, 15, 16.
 1985 *Gnathodus cuneiformis* MEHL & THOMAS; HUSRI & AUSTIN, pl. 1, figs. 8, 9 (sólo).
 1991 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, lám. 25, figs. 1-7.

MATERIAL: Un único ejemplar hallado en el nivel SSE 1/5

DESCRIPCIÓN: El elemento Pa es pectiniforme carminiescafo.

- **Vista superior:** El ejemplar no está completo pero la lámina libre parece ser de un tamaño aproximadamente igual al de la plataforma. Esta lámina está ligeramente curvada y posee unos denticulos muy poco desarrollados y muy fusionados.

La parte conservada de la plataforma permite inferir una forma lanceolada para ésta, lo cual coincide con la forma de ésta en *G. pseudosemiglaber*. La plataforma es asimétrica, con el lado externo más desarrollado que el interno.

La lámina libre se continúa a través de la plataforma mediante una carena que es muy estrecha, constituida en su parte anterior por nódulos muy fusionados, de muy poco desarrollo y muy difíciles de diferenciar; y en la bibliografía se describe cómo esta carena comienza a ensancharse hacia la parte media de la plataforma, convirtiéndose sus nódulos en crestas y luego la carena se agudiza hacia el extremo posterior. Nuestro ejemplar está incompleto, pero se ve claramente como la carena inicia su ensanchamiento y como los nódulos comienzan a convertirse en crestas hacia la parte posterior.

La plataforma interna posee un parapeto en la parte anterior que es muy corto y finaliza hacia la parte media de la plataforma. Es cóncavo respecto a la carena y está formado por crestas perpendiculares a ésta.

La plataforma externa presenta en su parte anterior un tubérculo expandido longitudinalmente como una cresta corta, muy cercana a la carena, ligeramente cóncava. Además la plataforma externa presenta otro tubérculo de menor desarrollo, en posición más cercana al borde externo y también en posición anterior. El tubérculo de gran desarrollo de la plataforma externa se puede considerar como un parapeto.

El parapeto interno comienza su desarrollo en una posición más anterior que la ornamentación de la plataforma externa. Tanto el tubérculo de gran desarrollo de la plataforma externa como el parapeto interno están separados de la carena por surcos adcarenales. Es más profundo el surco de la plataforma interna.

La plataforma externa presenta unos márgenes de pendientes más suaves que la interna, que cae de modo abrupto desde el parapeto.

- **Vista lateral:** La lámina libre es subrectangular y posee denticulos muy fusionados y romos. Se produce una disminución en altura de los denticulos desde la parte anterior a la posterior.

La carena es casi recta, con nódulos muy fusionados en la parte anterior que crecen hacia la parte posterior donde, si el ejemplar estuviera completo, formarían auténticas crestas.

Los parapetos son de la misma altura que la carena en la parte anterior y descienden en altura hacia la parte posterior.

- **Vista inferior:** La cavidad basal es profunda y asimétrica, comenzando la plataforma interna en una posición más adelantada que la externa, la cual se extiende más lateralmente.

La cavidad basal está atravesada longitudinalmente por un surco que se continúa por debajo de la lámina libre.

Se aprecian ligeramente líneas de crecimiento concéntricas por toda la cavidad basal.

DISCUSIÓN:

Las diferencias entre *Gnathodus pseudosemiglaber* y otras especies de *Gnathodus* son muy sutiles y se citan a menudo ejemplares transicionales entre unas y otras especies.

Solamente observando las sinonimias se puede apreciar la confusión que existe, asignando este tipo de ejemplares a diferentes especies y subespecies como: *girtyi*, *typicus*, *cuneiformis*, *texanus*, *delicatus*, *antetexanus*, *girtyi simplex*, *girtyi girtyi*...

Existe un estudio del género *Gnathodus* realizado por LANE, SANDBERG y ZIEGLER en 1980 donde engloban bajo el nombre de "Grupo de *Gnathodus punctatus*" a *G. punctatus*, *G. semiglaber*, *G. pseudosemiglaber* y a *G. texanus*. Las características que comparten estas especies son la presencia de los denticulos posteriores de la carena expansionados y un parapeto corto en la parte anterior de la carena interna. LANE *et al.* (1980) establecieron en base al desarrollo de estas características, la siguiente sucesión de especies: *G. punctatus* – *G. semiglaber* – *G. pseudosemiglaber* – *G. texanus*.

La determinación final se ha realizado atendiendo a la comparación de multitud de ilustraciones publicadas y a las características descritas para estas especies, por ejemplo, *G. semiglaber* no llega a desarrollar un parapeto externo. Sin embargo, podría tratarse de un ejemplar transicional entre *G. semiglaber* y *G. pseudosemiglaber*.

Gnathodus semiglaber BISCHOFF, 1957

(Elemento Pa)

Lámina 7, figuras 7, 12

- * 1957 *Gnathodus bilineatus semiglaber* n. subsp.; BISCHOFF, p. 22, pl. 3, figs. 1a-b, 2-10, 12, 14.
- 1957 *Gnathodus bilineatus semiglaber* BISCHOFF; ZIEGLER in FLÜGEL & ZIEGLER, p. 39, pl. 3, figs. 15, 18 (sólo).
- 1959 *Gnathodus semiglaber* (BISCHOFF) (sic); VOGES, p. 284, pl. 33, figs. 38, 39.
- 1962 *Gnathodus semiglaber* (BISCHOFF) (sic); COLLINSON, REXROAD & SCOTT, pp. 10, 22, Chart 3.
- 1962 *Gnathodus semiglaber* (BISCHOFF) (sic); HIGGINS, p. 13, pl. 3, fig. 26.
- 1964 *Gnathodus semiglaber* (BISCHOFF) (sic); REXROAD & SCOTT, p. 30, pl. 2, figs. 1, 2.
- ? 1965 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; BUDINGER, p. 59, 60, pl. 1, fig. 14, 20; pl. 3, figs. 1, 4-6, lam. 17.
- 1967 *Gnathodus bulbosus* n. sp.; THOMPSON, p. 37, pl. 6, figs. 2, 7; pl. 3, figs. 7, 11, 14, 15, 18-21.
- 1967 *Gnathodus antetexanus* REXROAD & SCOTT; ADRICHEM BOOGAERT, pl. 2, fig. 3.
- 1967 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; ADRICHEM BOOGAERT, pp. 179, 180, pl. 2, fig. 23 (sólo).
- ? 1969 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 106, 107, pl. 30, fig. 1.
- 1969 *Gnathodus* cf. *semiglaber*; MATTHEWS, pl. 51, fig. 17.
- 1969 *Gnathodus texanus* ROUNDY; DRUCE, p. 63, pl. 7, figs. 1-3.
- 1970 *Gnathodus semiglaber* (BISCHOFF) (sic); THOMPSON & FELLOWS, p. 87, pl. 2, figs. 7, 10 (sólo).
- 1970 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; AUSTIN, CONIL & HUSRI, pl. 1, fig. 2.
- 1970 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; MARKS & WENSINK, p. 264, pl. 3, fig. 20 (sólo).
- 1973 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; MATTHEWS & NAYLOR, p. 356, pl. 35, fig. 22.
- 1973 *Gnathodus texanus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; BUTLER, p. 500, pl. 56, figs. 28, 29, 36.
- ? 1973 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; CONIL, GROESSENS & LYS, pl. 6, figs. 20-23.
- 1974 *Gnathodus antetexanus* REXROAD & SCOTT; AUSTIN & HUSRI, pl. 4, fig. 4.
- 1974 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; GEDIK, pl. 7, figs. 16, 19.
- ? 1974 *Gnathodus punctatus* (COOPER); GEDIK, pl. 7, fig. 8.
- ? 1974 *Gnathodus* cf. *semiglaber*; MATTHEWS & THOMAS, pl. 51, fig. 26.

- ? 1974 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; AUSTIN, pl. 1, figs. 1, 24.
 1974 *Gnathodus antetexanus* REXROAD & SCOTT; AUSTIN, pl. 1, fig. 13.
 1974 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; AUSTIN & HUSRI, pl. 9, fig. 9, 11, 14 (sólo).
 1976 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; PERRET, pl. 51, fig. 11.
 1977 *Gnathodus antetexanus* REXROAD & SCOTT; EBNER, pl. 1, figs. 4, 5; pl. 2, figs. 4, 6.
 1977 *Dryphenotus semiglaber* (BISCHOFF); KOZUR & MOCK, pl. 4, fig. 10.
 non 1979 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; BUCHROITHNER, pl. 2, figs. 2, 3.
 1979 *Gnathodus bulbosus* THOMPSON; THOMPSON, fig. 5, D.
 1979 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; THOMPSON, fig. 5, J.
 1980 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; LANE, SANDBERG & ZIEGLER, pl.4, figs.1,18; pl.5, figs.1, 2.
 1981 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; METCALFE, p. 29, pl. 6, fig. 4a-b.
 1982 *Gnathodus texanus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; HIGGINS & WAGNER-GENTIS, pl. 34, fig. 11.
 1985 *Gnathodus semiglaber* (BISCHOFF) (sic); BELKA, pl. 7, figs. 1-3.
 1991 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, lám. 26, figs. 4-7.

MATERIAL: 2 elementos Pa muy fragmentados, procedentes de los niveles SSE 1/14 y SSE 2/7.

DESCRIPCIÓN: Elementos Pa pectiniformes carminiescafados.

- **Vista superior:** En ambos casos, lo único que se conserva son fragmentos de la plataforma.

El ejemplar mejor conservado (“SSE 1/14-54”) (lám. 7, fig. 7); presenta una carena central formada por nódulos que se transforman en crestas cada vez más grandes hacia la parte posterior.

La plataforma externa presenta mayor desarrollo que la interna.

La plataforma interna, presenta hacia la parte anterior del material conservado un parapeto corto y de gran desarrollo, formado por denticulos o nódulos muy fusionados que se transforman en crestas perpendiculares a la carena. Estas crestas atraviesan casi por completo el surco adcarenal que separa el parapeto de la carena. El parapeto presenta un borde muy curvado y es cóncavo con respecto a la carena. La transformación de los nódulos de la carena en crestas tiene lugar justo donde el parapeto termina en la carena.

La plataforma externa presenta nódulos aislados y no parece presentar ningún tipo de parapeto.

- **Vista lateral:** Únicamente se puede apreciar que el parapeto de la plataforma interna alcanza la misma altura que la carena y que la plataforma externa desciende de modo suave desde la carena hasta el borde.

- **Vista inferior:** Amplias cavidades basales atravesadas por surcos longitudinales.

DISCUSIÓN: (ver discusión de *Gnathodus pseudosemiglaber*)

Se han identificado estos dos ejemplares a pesar de su mal estado de conservación, gracias a que las características que presentan son muy determinantes:

- parapeto interno cóncavo limitado a la parte anterior.
- inexistencia de parapeto externo.
- transformación de nódulos en crestas donde finaliza el parapeto interno.

***Gnathodus* spp.**

(Elementos Pa, Pb, Sb y Sc)

Lámina 7, figura 10

Lámina 6, figuras 4, 8

Lámina 8, figuras 1, 2

MATERIAL: 1 elementos Pa
2 elementos Pb
1 elemento Sb
1 elemento Sc

Todos ellos pertenecientes al nivel SSE 2/7

- **DESCRIPCIÓN del elemento Pa:** Es un elemento pectiniforme carminiescajado (lám. 7, fig. 10).

- **Vista superior:** Sólo se conserva un fragmento del extremo anterior-medio de la plataforma. Esta plataforma es asimétrica, con el lado externo más desarrollado que el interno.

El centro de la plataforma está atravesado por una carena recta, con denticulos muy fusionados, romos y aparentemente de muy poco desarrollo.

La plataforma parece estar fracturada en todo su perímetro, lo cual podría indicar la existencia de estos bordes.

Se aprecia un parapeto noduloso y de escaso desarrollo en la plataforma interna, que corre paralelo a la carena y da la sensación de que no converge con ella. Está separado de ésta por un surco adcarenal amplio y somero.

La plataforma externa tiene un mayor desarrollo lateral que la interior y es prácticamente lisa.

- **Vista lateral:** La plataforma desciende de altura hacia el extremo posterior. El parapeto tiene una altura similar a la carena hacia la parte anterior, disminuyendo ligeramente de altitud hacia la parte posterior.

La plataforma externa desciende de modo progresivo mientras que la plataforma interna cae de modo abrupto desde el parapeto.

- **Vista inferior:** La cavidad basal es amplia y está atravesada por un surco longitudinal.

- **DESCRIPCIÓN de los elementos Pb:** Se trata de elementos pectiniformes angulados.

Consisten en un elemento con forma de cuchilla, que consta de una barra anterior y una posterior, estando ambas continuamente curvadas o bien relativamente rectas pero con una ligera curvatura en su unión.

En el nivel SSE 2/7 aparecen los dos casos (ilustrados en la lám. 6, figs. 4, 8), en el ejemplar "SSE 2/7 – 05" están curvadas las dos barras, mientras que en el ejemplar "SSE 2/7 – 10" cada barra es recta y forman un pequeño arco al unirse.

La barra anterior, en ambos casos es relativamente más recta y más corta que la barra posterior que presenta una mayor curvatura. La barra anterior es más alta que la posterior.

El denticulo apical es ligeramente más largo que los demás, característica que se aprecia en el ejemplar "SSE 2/7 – 05". Las bases de los denticulos están fusionadas en ambas barras, de modo que sólo las cúspides de los denticulos se encuentran aisladas.

Estos denticulos, en el ejemplar "SSE 2/7 – 10" son puntiagudos y presentan unos bordes afilados. En uno de los ejemplares (lám. 6, fig. 8) el estado de conservación es muy malo, pero el denticulo apical se observa bien y se infiere que los demás denticulos presentan también estas características.

En los dos ejemplares la cavidad basal es estrecha y consiste en un ensanchamiento del surco que recorre ambas barras por su parte inferior. La cavidad basal se ve bien en el ejemplar "SSE 2/7 - 10" (lám. 6, fig. 4).

- DESCRIPCIÓN de los elementos Sb y Sc: (lámina 8, figuras 1, 2)

Ambos elementos son ramiformes con numerosos denticulos finos de bases muy próximas pero que no llegan a fusionarse del todo.

El elemento Sb tiene denticulos inclinados hacia el extremo posterior formando un ángulo de aproximadamente 42°, con tamaños alternantes, siguiendo un patrón aproximado de denticulos muy grandes, finos y afilados, separados por entre 2 y 4 denticulos muy pequeños pero también finos y afilados.

Además, todos los denticulos están arqueados dando una concavidad hacia la parte anterior, característica que se aprecia mucho más en los denticulos grandes.

El proceso sufre un paulatino estrechamiento hacia la parte posterior.

El elemento Sc está más fragmentado que el Sb pero sigue la misma pauta de alternancia de denticulos pequeños y grandes. Todos ellos están inclinados hacia la parte posterior formando un ángulo de aproximadamente 69°.

Sin embargo, no presenta un patrón de curvatura de los denticulos y éstos, al igual que el proceso son más robustos.

DISCUSIÓN de los elementos Pb, Sb y Sc:

En la bibliografía, casi nunca se describen los elementos Pb, salvo excepciones como por ejemplo GRAYSON *et al.* (1990), debido a que con prácticamente la misma morfología, pueden pertenecer a diferentes especies de *Gnathodus*. Lo mismo sucede con los elementos ramiformes (S). Todos estos elementos, con los conocimientos actuales son muy difíciles de asignar a una u otra especie de la familia *Gnathodontidae* y muchas de estas asociaciones se realizan en base a la asociación acompañante. Además, los ejemplares están incompletos, limitando aún más las características observables.

En la bibliografía, tras la comparación con las ilustraciones de numerosos autores, durante la elaboración de este trabajo, el máximo parecido encontrado con los ejemplares de nuestra colección se encuentra en el trabajo de GRAYSON *et al.* (1990), mediante el cual se les asignó en un principio a la especie *Idiognathoides sinuatus* (HARRIS y HOLLINGWORTH), pero el rango estratigráfico que asigna SWEET a esta especie en 1988, es únicamente del Carbonífero Superior, comprendiendo desde el Morrowan al Atokan, y el género *Idiognathoides*, como puede observarse en la figura 7.7 es un descendiente de la familia *Gnathodontidae*.

Además, según SWEET (1988), salvo los elementos Pa, el resto del aparato conodontal es prácticamente idéntico en los miembros de la familia *Gnathodontidae*. Por tanto, debido a la asociación en que aparecen estos elementos, en el nivel SSE 2/7, ya que se registran en este nivel varias especies de *Gnathodus* se ha considerado oportuno asignarles a este género pero no a ninguna especie concreta.

Familia Anchnathodontidae CLARK, 1972

Los aparatos conodontales incluidos en esta familia están formados básicamente por seis elementos.

El representante más antiguo conocido de esta familia es del Mississipiense basal (Kinderhookian) y el miembro más joven pertenece al Triásico inferior (SWEET, 1988).

Género *Hindeodus* REXROAD & FURNISH, 1964

Especie tipo: *Trichonodella imperfecta* REXROAD, 1957

Según SWEET (1988), *Hindeodus* forma junto con los géneros *Aethotaxis* BAESEMANN, 1973 y *Subbryantodus* BRANSON & MEHL, 1934, los únicos representantes de la familia Anchnathodontidae.

Hindeodus cristula ? (YOUNGQUIST & MILLER, 1949)

(Elementos Pa, Ma y SC)

Lámina 6, figuras 9 - 13

- 1941 *Spathognathodus minutus* (ELLISON); ?ELLISON & GRAVES, p. 3, pl. 2, figs. 1, 3, 5.
1941 ?*Synprioniodina alternata* ULRICH & BASSLER; ELLISON & GRAVES, pl. 1, fig. 8.
1949 *Spathognathodus spiculus*; YOUNGQUIST & MILLER, p. 622, pl. 101, fig. 5.
* 1949 *Spathognathodus cristula*; YOUNGQUIST & MILLER, p. 621, pl. 101, figs. 1-3.
1957 *Spathognathodus cristula* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD, p. 38, pl. 3, figs. 16, 17.
1957 *Synprioniodina* sp., REXROAD, p. 40, pl. 4, fig. 3.
1957 *Neoprioniodus camurus* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD, p. 33, pl. 2, figs. 18-20.
1957 *Trichonodella imperfecta*; REXROAD, p. 41, pl. 4, figs. 4,5.
1958 *Spathognathodus cristula* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD, p.24, pl.4, figs.1-3, p.25, pl. 6, figs.3, 4.
1958 *Trichonodella imperfecta* REXROAD; REXROAD, p. 26, pl. 4, fig. 6.
1958 *Neoprioniodus camurus* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD, p. 23, pl. 5, figs. 5, 6.
1961 *Spathognathodus cristula* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD & BURTON, p. 1156, pl. 141, fig. 9, 13, 14.
1961 *Neoprioniodus camurus* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD & BURTON, p. 1155, pl. 140, fig. 11.
1961 *Elsonella? Imperfecta* (REXROAD); REXROAD & BURTON, p. 1152, pl. 141, fig. 1.
1961 *Falcodus? alatoides*; REXROAD & BURTON, p. 1152, pl. 140, fig. 8.
1962 *Synprioniodina denticamurata*; REXROAD & LIEBE, p. 513, text-fig. 2.
1964 *Spathognathodus cristula* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD & FURNISH, p. 674, pl. 111, fig. 10, 11, 15.
1964 *Neoprioniodus camurus* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD & FURNISH, p. 674, pl. 111, fig. 33.
1964 *Synprioniodina denticamurata* REXROAD & LIEBE; REXROAD & FURNISH, p. 675, pl. 111, fig. 34.
1964 *Hindeodus imperfectus* (REXROAD); REXROAD & FURNISH, p. 672, pl. 111, figs. 13, 14.
1964 *Hindeodus alatoides* (REXROAD & BURTON); REXROAD & FURNISH, p. 672, pl. 111, figs. 18, 19.
1965 *Spathognathodus cristula* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD & NICOLL, p. 25, pl. 2, figs. 1, 2, p.26, pl. 1, figs. 1, 2.
1965 *Neoprioniodus camurus* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD & NICOLL, p. 23, pl. 2, figs. 19, 20.
1965 *Hindeodus imperfectus* (REXROAD); REXROAD & NICOLL, p. 20, pl. 2, fig. 11.
1965 *Synprioniodina denticamurata* REXROAD & LIEBE; REXROAD & NICOLL, p. 27, pl. 2, figs. 16, 17.
1965 *Hindeodus alatoides* (REXROAD & BURTON); REXROAD & NICOLL, p. 20, pl. 2, fig. 10.
1967 *Spathognathodus cristula* YOUNGQUIST & MILLER; GLOBENSKY, p. 447, pl. 56, fig. 20, pl. 57, figs. 15,16.
1967 *Neoprioniodus camurus* YOUNGQUIST & MILLER; GLOBENSKY, p. 443, pl. 55, fig. 19.
1967 *Hindeodus alatoides* (REXROAD & BURTON); GLOBENSKY, p. 442, pl. 55, fig. 8.
1969 *Spathognathodus cristulus* YOUNGQUIST & MILLER; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 168, pl. 27, fig. 6, p.227, pl. 8, figs. 14, 15, 16?
1969 ?*Neoprioniodus aff. camurus* REXROAD; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 167, pl. 22, figs. 1-4.
1969 *Hindeodus imperfectus* (REXROAD); RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 129, pl. 31, fig. 8.
1970 *Spathognathodus cristulus* YOUNGQUIST & MILLER; DUNN, p. 337, pl. 62, fig. 23 solo, p. 339, pl. 64, fig. 30.
1970 *Neoprioniodus camurus* YOUNGQUIST & MILLER; DUNN, p. 337, pl. 62, fig. 35.

- ? 1971 *Spathognathodus cristulus* YOUNGQUIST & MILLER; RHODES & AUSTIN, pl. 2, fig. 12.
 1973 *Spathognathodus cristulus* YOUNGQUIST & MILLER; MERRILL, p. 304, pl. 3, fig. 62.
 ? 1974 *Spathognathodus cristulus* YOUNGQUIST & MILLER; RICE & LANGENHEIM, p.33, pl. 3, fig. 6.
 1974 *Hindeodus imperfectus* (REXROAD); RICE & LANGENHEIM, p. 29, pl. 2, fig. 4.
 1974 *Hindeodus alatoides* (REXROAD & BURTON); RICE & LANGENHEIM, p. 29, pl. 2, fig. 1.
 ? 1974 *Spathognathodus* cf. *cristulus* YOUNGQUIST & MILLER; AUSTIN & HUSRI, pl. 8, fig. 2.
 1976 *Ozarkodina cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); NORBY, p. 160, pl. 15, figs. 9-12, p. 162, pl. 15, figs. 1-4, p. 163, pl. 16, figs. 1, 2, 6, 9, p. 167, pl. 16, figs. 2, 3, 4, 5.
 1977 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); SWEET, pl. 1, fig. 3, 4, 6, 14.
 1979 *Spathognathodus cristulus* YOUNGQUIST & MILLER; BARSKOV & ALEKSEEV, pl. 10, fig. 20.
 1979 *Spathognathodus cristulus* YOUNGQUIST & MILLER; BARSKOV, ALEKSEEV & GOREVA, pl. 1, fig. 24.
 1980 *Anchignathodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); TYNAN, p. 1300, pl. 2, figs. 4, 10.
 1981 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); REXROAD, p. 10, pl. 2, figs. 1, 2.
 1982 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); SWEET & CLARK, p. W167, fig. 114, 1a,1b,1d,1e,1f.
 1982 *Hindeodus cristulus* (REXROAD); VON BITTER & PLINT-GEBERL, p. 200, pl. 4, figs. 15, 16, 17, 18, 19, pl. 5, fig. 12, pl. 6, figs. 12, 17, pl. 7, fig. 21.
 ? 1982 ?*Spathognathodus cristatus* YOUNGQUIST & MILLER; XIONG & CHEN, pl. 1, fig. 4.
 1984 *Spathognathodus cristulus* YOUNGQUIST & MILLER; ALEKSEEV, MIGDISOVA & BARSKOV, pl. 1, fig. 15.
 ? 1984 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); AUSTIN & DAVIES, pl. 3, fig. 11.
 1985 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); VON BITTER & MERRILL, fig. 1A.
 1985 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); REXROAD & MERRILL, pl. 1, figs. 32, 33, 34, 35.
 1985 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); WARDLAW, pl. 2, fig. 4.
 1987 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); VON BITTER & PLINT, p. 358, figs. 3.11, 3.15?, 3.16., 2.9.
 1990 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); REXROAD & HOROWITZ, pl. 1, figs. 21-42.
 1998 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); SOMERVILLE & SOMERVILLE, pl. 1, figs. 4-6.

MATERIAL: 2 elementos Pa encontrados en el nivel SSE 2/2a
 1 elemento Ma del nivel CCS /13.
 2 fragmentos de elementos Sc encontrados en el nivel CCS/10b.

DESCRIPCIÓN de los elementos Pa:

Los dos elementos tienen marcadas diferencias, que son comentadas en el apartado correspondiente a la “discusión”. Son elementos pectiniformes carminados.

El ejemplar “SSE 2/2a-17” (lám. 6, fig. 9) está fragmentado tanto en el extremo anterior como en el posterior.

Conserva nueve denticulos en los que se aprecia un ligero aumento de tamaño desde el extremo posterior al anterior. El denticulo más adelantado, además de aumentar de tamaño más bruscamente que los demás, se separa algo de éstos, los cuales están todos muy próximos entre sí. En estos elementos, en *Hindeodus cristula*, existe una cúspide de mucho mayor tamaño que los denticulos, situada en posición anterior, que no se conserva en nuestros ejemplares.

En la parte inferior, existe una cavidad basal no muy desarrollada que se abre a partir de la mitad del ejemplar hacia la parte delantera.

El ejemplar “SSE 2/2a-65” (lám. 6, fig. 10) conserva la parte posterior del elemento. Este ejemplar es de unas dimensiones muy reducidas. Se ven cinco denticulos de muy poco desarrollo y aislados.

En este caso, existe una cavidad basal que se extiende desde el extremo posterior y tiene su máxima anchura en la mitad anterior del ejemplar. En esta cavidad se ven líneas de crecimiento concéntricas.

DESCRIPCIÓN del elemento Ma:

Es un elemento ramiforme doblado (lám. 6, fig. 12).

El ejemplar posee una gran cúspide en su extremo anterior que se agudiza rápidamente y cuyo margen anterior está aquillado

Bajo la cúspide se extiende una anticúspide que crece en sentido opuesto al de la cúspide. En el ejemplar, la anticúspide está fracturada y sólo se ve su inicio.

El proceso posterior del ejemplar es denticulado y está curvado hacia la parte inferior. Los denticulos de este proceso son paralelos a la cúspide, están fusionados entre sí y tienen los ápices libres y agudos.

DESCRIPCIÓN de los elementos Sc:

Es un elemento ramiforme .

Los dos fragmentos encontrados corresponden a los extremos anterior y posterior de un mismo tipo de elemento.

El ejemplar “CCS/10b-14” (lám. 6, fig. 11) corresponde al extremo anterior del elemento Sc y se encuentra fracturado.

Se conserva la cúspide, de gran desarrollo y curvada hacia la parte posterior donde da lugar a una concavidad.

El proceso anterior es denticulado y está curvado hacia el margen interno del elemento. Los denticulos de este proceso, así como los del proceso posterior están todos parcialmente fusionados y, aunque en el ejemplar están todos fracturados, sus ápices deberían ser libres. Los denticulos de ambos procesos próximos a la cúspide están fusionados a ésta.

El proceso posterior está fracturado muy próximo a la cúspide, de modo que no se puede apreciar en el ejemplar, que este proceso es mucho más largo que el anterior, y recto.

Los denticulos de este proceso presentan una inclinación paralela a la que presenta la cúspide, de modo que están inclinados hacia el extremo posterior.

El ejemplar “CCS/10b-17” (lám. 6, fig. 13) corresponde al final del proceso posterior. La barra del proceso es más estrecha que en las proximidades de la cúspide, además los denticulos presentan una inclinación mayor y están algo más individualizados.

Al final del proceso, la barra se agudiza y se inclina hacia arriba, tomando el aspecto de un denticulo de gran tamaño, sobre el cual se desarrollan otros denticulos de dimensiones mucho menores.

Familia *Mestognathidae* AUSTIN & RHODES, 1981

Esta familia está constituida únicamente por el género *Mestognathus* BISCHOFF (1957), que incluye cinco especies diferentes.

Género *Mestognathus* BISCHOFF, 1957

Especie tipo: *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF, 1957

Existe un estudio detallado sobre la morfología, ontogenia y distribución de los elementos Pa de este género, realizado por VON BITTER, SANDBERG y ORCHARD (1986). En las cinco especies, estos elementos son pectiniformes carminiplanos.

Mestognathus beckmanni BISCHOFF, 1957

(Elemento Pa)

Lámina 6, figuras 5 - 7

- * 1957 *Mestognathus beckmanni* n. sp.; BISCHOFF, p. 37, pl. 2, figs. 4a, 4b, 4c, 4d, 5, 6, 8, 9.
- 1962 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; BARTENSTEIN & BISCHOFF, tab. 3.
- 1969 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; RHODES, AUSTIN & DRUCE, pl. 15, figs. 7a-d.
- 1970 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; REYNOLS, pl. 2, fig. 1.
- 1973 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; BUTLER, pl. 58, figs. 1, 2.
- 1973 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; AUSTIN & ALDRIDGE, pl. 2, fig. 12.
- 1974 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; MATTHEWS & THOMAS, pl. 50, figs. 27, 28.
- 1974 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; AUSTIN & HUSRI, pl. 5, figs. 8a-d.
- 1975 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; AUSTIN & MITCHELL, pl. 1, fig. 21.
- 1981 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; METCALFE, pl. 8, figs. 1a-b, 2.
- 1982 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; HIGGINS & WAGNER-GENTIS, pl. 34, figs. 16, 17.
- 1983 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; METCALFE, pl. 8, figs. 1, 2.
- 1983 *Mestognathus cf. beckmanni* BISCHOFF; METCALFE, pl. 8, fig. 3.
- 1985 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; BELKA, pl. 10, figs. 4, 7.
- 1985 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; VARKER & SEVASTOPULO, pl. 5.5, figs. 1, 3, 5.
- 1991 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, lám. 33, figs. 4-6.

MATERIAL: Un elemento Pa procedente del nivel SSE2/4a

DESCRIPCIÓN: El elemento Pa es pectiniforme carminiplano.

- **Vista superior:** El ejemplar únicamente conserva las tres cuartas partes posteriores de la plataforma y la lámina anterior está ausente.

La plataforma es lanceolada, siendo su extremo agudo el posterior, y sus bordes están ornamentados por crestas cortas subperpendiculares a ellos.

Desde el ápice posterior hacia adelante se extiende una carena, que comienza a atravesar la plataforma por su centro y hacia su parte media converge con el margen interno de ésta. Esta carena está formada por nódulos de poco desarrollo, siempre discretos pero ligeramente más próximos hacia el extremo anterior de la plataforma. Los nódulos de la carena forman en algunos puntos pequeños puentes con las crestas del margen interno.

A ambos lados de la carena existen surcos adcarenales: el interno, hacia el extremo anterior, se estrecha haciéndose a la vez más somero; el surco adcarenal externo se hace mucho más amplio y profundo hacia el extremo anterior.

- **Vista lateral:** La plataforma está suavemente curvada y es de perfil subrectangular.

Los dos márgenes y sus crestas son aproximadamente de la misma altura y el final de la carena presenta en el ápice posterior, un nódulo algo más agudo que los demás.

Toda la plataforma está sustentada por una gran quilla vertical, que hacia la parte anterior de la plataforma se abre en una cavidad basal estrecha, cerrada y bien delimitada.

- **Vista inferior:** Desde la cavidad hasta al ápice posterior, existe una gran quilla muy robusta. La cavidad basal es pequeña y se sitúa en la parte anterior de la quilla.

La cavidad posee expansiones labiadas de forma lanceolada que alcanzan el extremo posterior del ejemplar.

DISCUSIÓN:

A pesar de no encontrarse completo el ejemplar estudiado, la parte conservada de la plataforma coincide en sus rasgos principales con la de *M. beckmanni*. El ejemplar estudiado es muy similar al identificado por MENÉNDEZ-ÁLVAREZ (1991, lám. 33, figs. 4 - 6) como *Mesthognathus beckmanni*.

7.4.- Elementos sin identificar y fauna acompañante

En el presente estudio, se han encontrado numerosos elementos conodontales fragmentarios, que no han podido ser identificados. Algunos de éstos se consideran en la bibliografía como elementos vicariantes, ya que pueden pertenecer a diferentes especies y géneros cercanos entre sí.

También, se ha encontrado una gran variedad de restos fósiles de fauna acompañante, que aún sin ser motivo del presente estudio, se ha considerado oportuno ilustrarla, para dar constancia de la enorme riqueza paleontológica que presentan los materiales estudiados. Estos elementos se ilustran entre las láminas 8 y 10.

Es importante destacar en este punto la gran abundancia encontrada de restos de peces, de entre los cuales destaca el ejemplar "SSE 2/2a - 84" (lám. 10, figs. 1 - 4, 8). Éste representa el hallazgo de una nueva especie de tiburón. Se trata de un diente, de la Superfamilia Ctenacanthoidea ZANGERL, 1981, Familia Tamiobatidae HAY, 1902, del género *Tamiobatis* EASTMAN, 1897, bastante raro en el mundo e inexistente en la Península Ibérica hasta el momento.

Además se han encontrado: otros dientes y diversas escamas de peces, corales, espículas de esponjas y esponjas, algas, briozoos, placas de crinoides, foraminíferos, ostrácodos, braquiópodos y gasterópodos.

BIOESTRATIGRAFÍA

8.- BIOESTRATIGRAFÍA

8.1.- Zonaciones de conodontos

La utilización de los conodontos en la bioestratigrafía ha ido cobrando una mayor importancia con el paso del tiempo, debido a que las cualidades que estos microfósiles presentan les hacen idóneos para su empleo como fósiles guía: en su mayoría, tienen una rápida evolución, una distribución estratigráfica relativamente corta, una distribución geográfica amplia, son generalmente abundantes y, si están bien conservados, son bastante diagnósticos en su morfología.

El concepto de zona de conodontos no coincide exactamente con la definición de biozona* de la Guía Estratigráfica Internacional (ISSC, 1976), por establecerse parte de estas zonaciones con anterioridad a dicha publicación.

En las zonaciones establecidas con conodontos, se emplean criterios muy variados y no siempre científicamente muy correctos (aunque en la práctica resulten bastante útiles). Por ejemplo, zonaciones propuestas por HIGGINS (1975) están marcadas por la aparición de especies índice, pero además, presentan una serie de especies características y otras diagnósticas. De este modo, se llegan a identificar zonas sin detectar la presencia de las especies índice, lo cual no es correcto.

En el presente trabajo, estamos de acuerdo con la opinión de MENÉNDEZ-ÁLVAREZ (1991), sobre la confusión de los términos biozona y cronozona** en muchos trabajos: “No parece demasiado arriesgado exponer la opinión de que, dada la trascendencia de los conodontos en cronoestratigrafía y en la correlación de muchos terrenos paleozoicos, la práctica habitual de los investigadores de conodontos es adoptar una actitud mental que acerca más la concepción de sus zonas a cronozonas que a biozonas, en el sentido dado a este término por la Guía Estratigráfica Internacional, o a una zona opeliana***, tal como se concibe en dicha guía.”

Aún así, por lo observado en diferentes trabajos como MENÉNDEZ-ÁLVAREZ (1991), RODRÍGUEZ-CAÑERO (1993) y SANZ-LÓPEZ (1995), la mayoría de las zonas utilizadas por los diferentes investigadores de conodontos (BELKA, 1985, HIGGINS & AUSTIN, 1985 y PERRET, 1993 entre otros) corresponden a zonas de intervalo. La base de éstas está marcada por la aparición de un taxón determinado y el techo lo define la aparición de otro taxón determinado. En ocasiones (si es posible), se emplean criterios evolutivos, de modo que el taxón que caracteriza una zonación es descendiente directo del taxón que caracteriza la zonación anterior.

SWEET (1988) recoge un total de 156 biozonas de conodontos definidas, entre el Cámbrico superior y el Triásico superior, dejando únicamente intervalos sin zonación en el Carbonífero Inferior y Superior, al no reconocer en ellos zonaciones globales de conodontos. En efecto, muchas de las zonaciones establecidas para estos subperíodos son en realidad zonaciones locales, que se pueden correlacionar con mayor o menor precisión. La figura 8.1, muestra una correlación de biozonaciones realizada por SANZ-LÓPEZ (1995). Las diferentes zonaciones expuestas en esta figura son las que se han tenido en cuenta en la elaboración del presente trabajo.

* “Las unidades bioestratigráficas (biozonas) son conjuntos de estratos que se definen y caracterizan por su contenido fósil. Las unidades bioestratigráficas existen sólo donde se ha identificado el rasgo o atributo en que se basan” (HERBERG, 1976).

** “Las unidades cronoestratigráficas (cronozonas) son cuerpos rocosos, estratificados o no, que se formaron durante un intervalo concreto de tiempo geológico” (HERBERG, 1976).

*** “La zona opeliana se puede definir como una zona caracterizada por una asociación o agrupación de determinados taxones de rango estratigráfico restringido y largamente concurrente, escogidos como indicadores de contemporaneidad aproximada” (HERBERG, 1976).

La tabla cronoestratigráfica del Carbonífero seguida en el presente trabajo se muestra en la figura 8.2.

		HIGGINS Y AUSTIN (1985)	PERRET (1993)	
BASHIRIENSE INFERIOR	YEADONIENSE (G1)	I. sinuatus -I. primulus	I. sinuatus	
	MARSDENIENSE (R2)			
	KINDERSCOUTIENSE (R1)	I. corrugatus-I. sulcatus		
	ALPORTIENSE (H2)	D. noduliferus	D. noduliferus	
	CHOKIERIENSE (H1)	G. b. bollandensis		
SHERPDKHOVIENSE	ARNBERGIENSE (E2)	Kladognathus-G. g. simplex	P. nodosus- G. bilineatus	
	PENDLEIENSE (E1)	G. girtyi collinsoni		
VISEENSE	BRIGANTIENSE	BELKA (1985)		
	ASBIENSE	nodosus		
	HOLKERIENSE	bilineatus	G. bilineatus- P. commutatus	
	ARUNDIENSE	austini		
	CHADIENSE	texanus	Pseudognathodus homopunctatus	
	IVORIENSE		L. commutata	
			G. homopunctatus	
			anchoralis	S. anchoralis
				G. punctatus- Siphonodella
	TOURNALSIENSE		isosticha-crenulata Superior	
		crenulata Inferior	VOGES, 1959	
		sandbergi	Siphonodella-t. triangulus	
		duplicata Superior	Siphonodella- triangulus inaequalis	
		duplicata Inferior	kockeli-dentilineatus sulcata-kockeli	
		sulcata	Fauna Protognathodus Superior	

Fig. 8.1.- Cuadro de las biozonaciones de conodontos seguidas en el presente trabajo. Tomada de SANZ-LÓPEZ (1995).

Carboniferous Period				CARBONIFEROUS SYSTEM																	
Periods & Sub periods	Epoch	Age	Biostratigraphic correlation	WESTERN EUROPE				U.S.S.R.				U.S.A.									
				BRITISH ISLES	AUTUMNIAN	WESTERN EUROPE	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.A.												
				BRITISH ISLES	AUTUMNIAN	WESTERN EUROPE	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.			
				BRITISH ISLES	AUTUMNIAN	WESTERN EUROPE	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.		
P	P ₁	Asselian	Ammonoid zones	Foraminiferal zones in Donetz Basin	Ma	WESTERN EUROPE				U.S.S.R.				U.S.A.							
		Gambian (Gamb)	Asselian	Asselian	285	BRITISH ISLES	AUTUMNIAN	WESTERN EUROPE	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	
P	P ₂	Moscovian (Mos)	Moscovian	Moscovian	290	BRITISH ISLES	AUTUMNIAN	WESTERN EUROPE	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	
		Bashkirian (Bash)	Bashkirian	Bashkirian	315	BRITISH ISLES	AUTUMNIAN	WESTERN EUROPE	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.
P	P ₃	Serpukhovian (Serp)	Serpukhovian	Serpukhovian	320	BRITISH ISLES	AUTUMNIAN	WESTERN EUROPE	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.
		Visean (Vis)	Visean	Visean	325	BRITISH ISLES	AUTUMNIAN	WESTERN EUROPE	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.
P	P ₄	Mantanian (Mant)	Mantanian	Mantanian	352	BRITISH ISLES	AUTUMNIAN	WESTERN EUROPE	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.
		Franciscan (Franc)	Franciscan	Franciscan	360	BRITISH ISLES	AUTUMNIAN	WESTERN EUROPE	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.	U.S.S.R.

Fig. 8.2.- Tabla cronoestratigráfica del Carbonífero. Tomada de la Guía Estratigráfica Internacional (MURPHY, M. A. & SALVADOR, A., 1999).

8.2.- Distribución de las especies encontradas en el presente estudio

A continuación, se ha realizado una recopilación de distribuciones estratigráficas dadas por diferentes autores para los especies encontradas en el presente estudio. En este capítulo ha sido de gran ayuda el trabajo de SÁNZ-LÓPEZ (1995).

Gnathodus bilineatus (*Gnathodus bilineatus bilineatus* según otros autores)

PERRET (1977, 1993) le asigna un rango desde su Zona de *G. bilineatus*-*P. commutata* a la Zona de *P. nodosus*.

HIGGINS (1985) le atribuye un rango que se extiende desde la Zona de *G. bilineatus* hasta alcanzar el techo de la parte inferior de la Zona de *G. b. bollandensis* (Arnsbergiense), en Gran Bretaña.

SWEET (1988) establece un rango para *G. bilineatus* que va desde aproximadamente la parte media del Merameciense (techo de la zona de *Texanus*) hasta el techo del Namuriense.

Gnathodus girtyi (*Gnathodus girtyi girtyi* según otros autores)

HIGGINS (1985) le asigna un rango que se extiende desde ligeramente por debajo de la entrada de *G. bilineatus* a dentro de la parte baja de la Zona de *G. b. bollandensis* en el Arnsbergiense (E2).

PERRET (1993) cita *G. girtyi* en su Zona de *G. bilineatus*-*P. commutatus* sin llegar al techo de su Zona de *P. nodosus*-*G. bilineatus*.

SWEET (1988) establece un rango para *G. girtyi* que va desde aproximadamente la parte media del Merameciense (techo de la zona de *Texanus*) hasta el techo del Namuriense.

Gnathodus meischneri (*Gnathodus girtyi meischneri* según otros autores)

Según SKOMPSKI (1996), *G. girtyi meischneri* aparece en Irlanda en el Viseense superior, en las Zonas de *G. nodosus* y *G. g. collinsoni*, sin embargo, en la Zona de *collinsoni*, se encuentra asociado a *G. girtyi soniae*, el cual en la región de Pennines, en Inglaterra, sólo es característico en estratos del Namuriense inferior. En Polonia, SKOMPSKI (1996) lo encuentra también a partir del Viseense superior, pero lo asigna a la zona de *Lochriea nodosa*.

PERRET (1993) menciona esta subespecie como característica de su Zona de *Paragnathodus nodosus*-*Gnathodus bilineatus*.

Gnathodus praebilineatus

BELKA (1985) le atribuye un rango a partir de la base de su Zona de rango consecutivo de *G. austini* a dentro de la parte más baja de su Zona de *G. bilineatus*.

PERRET (1993) lo asigna a la parte alta de su zona de *P. homopunctatus* hasta la parte superior (pero sin llegar al techo) de su Zona de *G. bilineatus*-*P. commutata* en el Pirineo.

BELKA & GROESSENS (1986) relacionan esta especie con la entrada de *G. homopunctatus* en la sección de Salet (Dinantiense).

Gnathodus pseudosemiglaber

LANE *et al.* (1980) le atribuyeron un rango desde de la Zona de *anchoralis-latus* a través de la Zona de *texanus* y se superpone al rango de *G. bilineatus*.

GROESSENS en DREESEN *et al.* (1986), en el Dinantiense de Bélgica, encontró *G. pseudosemiglaber* en la Zona de *M. beckmanni*.

HIGGINS y AUSTIN (1985, tabl. 6) le asigna un rango en Gran Bretaña e Irlanda, desde la Zona de *anchoralis* hasta la Zona de *G. homopunctatus*.

PERRET (1993) atribuye la entrada más antigua de *G. pseudosemiglaber* en el Pirineo, a la parte superior de su Zona de *G. punctatus*-*Siphonodella*.

SWEET (1988) sitúa esta especie entre la base de la Zona de *typicus* (Osageaniense) y el techo del Merameciense (base de V3c).

GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ (2002) encuentran en la Formación Alba (Zona Cantábrica), *G. pseudosemiglaber* desde el Tournaisiense hasta la parte media de la Zona de *G. b. bilineatus*.

Gnathodus semiglaber

LANE *et al.* (1980) atribuyen a *G. semiglaber* un rango estratigráfico desde la parte superior de la Zona de *isosticha-crenulata* Superior hasta sobreponerse con el rango de *G. bilineatus*.

SWEET (1988) le asigna un rango que va desde el Tournaisiense hasta el techo de la Zona de *Texanus*.

GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ (2002) encuentran en la Formación Alba (Zona Cantábrica), *G. semiglaber* desde el Tournaisiense hasta el techo de la Zona de *G. b. bilineatus*.

Gnathodus homopunctatus (*Pseudognathodus homopunctatus* según otros autores)

CONIL *et al.* (1989) lo encuentra justo encima del límite-tipo en Bastion, y como en Gran Bretaña marca la base de la Zona de *G. homopunctatus*.

BELKA (1985) cita esta especie en la parte media de la Zona *anchoralis*, como en la cuenca de Moravia y Silesia en Polonia.

METCALFE (1981) lo encuentra en la parte superior de la Zona de *anchoralis*, en Gran Bretaña (Cornwall), por lo que utilizan la Zona de rango local de *G. homopunctatus*, que equivale al Piso Chadiense, o la zona de asociación de VARKER & SEVASTOPULO (1985). La Zona de *G. homopunctatus* en Gran Bretaña ocupa una gran parte de las zonas de *G. homopunctatus* y *Lochriea commutata* en Bélgica.

PERRET (1993), encuentra *G. homopunctatus* en la sección de Acherito (Pirineo) con *S. a. anchoralis*, en el techo de la Zona de *S. anchoralis*. Aún así, PERRET (1993) lo utiliza en la mayoría de las secciones para marcar su Zona de *P. homopunctatus*.

MARKS & WENSINK (1970) también lo citan en la Zona de *S. anchoralis*.

HIGGINS (1985) le atribuye a esta especie un rango que alcanza la parte basal del Serphukoviense E1 en Inglaterra.

Lochriea commutata

PERRET (1977) le asigna un rango que va desde la Zona de *G. commutatus-G. bilineatus* a la Zona de *G. nodosus*, que concuerda con las muestras que encuentra SANZ-LÓPEZ (1995) en el Pirineo oriental y central.

PERRET (1993) cita *L. commutata* con *G. praebilineatus* y por debajo de la entrada de *G. bilineatus*.

BELKA (1985) encuentra *L. commutata* bajo *G. bilineatus* dentro de su Zona de *texanus*, en Polonia.

La entrada de *L. commutata* es utilizada para el intervalo desde el Arundiense (V2a) a dentro del Asbiense en las Islas Británicas, zona donde aparece *G. girtyi*.

L. commutata aparece en Bélgica en la base del Arundiense, en un nivel identificado por SANZ-LÓPEZ (1995) como equivalente a dentro de la Zona de *G. homopunctatus* de VARKER & SEVASTOPULO (1985) en las Islas Británicas.

HIGGINS (1985) le asigna un rango comprendido entre la base de la Zona de *L. commutata* (dentro de la Zona *beckmanni*) hasta el techo de la parte baja de la Zona de *G. bilineatus bollandensis*.

SWEET (1988) atribuye a *L. commutata* un rango que ocupa la totalidad del Viseense y el Namuriense.

Mestognathus beckmanni

HIGGINS (1985) atribuye a esta especie en las Islas Británicas, un rango comprendido desde la base de la Zona de *G. homopunctatus* (Chadiense) hasta el techo de la Zona de *G. bilineatus* (Brigantiense).

SWEET (1988) asigna un rango que se extiende desde la base de la Zona de *texanus* hasta el principio de Namuriense.

Hindeodus cristula

HIGGINS (1985) sitúa en su tabla 6 de rangos estratigráficos, una forma bajo el nombre de *H.?* cf. *cristulus* desde el Tournaisiense hasta el techo de la Zona de *G. bilineatus* (Brigantiense).

SWEET (1988) atribuye un rango estratigráfico para *H. cristulus* que comprende la totalidad del Chesteriense.

Idioprioniodus healdi

SWEET (1988) le atribuye un rango que va desde el techo de la Zona de *texanus* (parte media del Merameciense) en el Viseense y llega más allá del Namuriense, aunque no fija el límite superior.

CHAUFFE & NICHOLS (1995) le asignan un rango estratigráfico desde la parte superior del Osageense hasta la parte superior del Chesteriense

Idioprioniodus conjunctus

CHAUFFE & NICHOLS (1995) le asignan un rango que va desde el Chesteriense medio (en el Mississipiense) hasta el Desmoinesense superior (ya en el Pennsylvaniense)

Bispathodus utahensis

SWEET (1988) asigna a *B.?* *utahensis* un rango desde la base del Osageense (en el Tournaisiense) hasta casi el techo del Viseense.

8.3.- Resultados obtenidos en las secciones estudiadas

En este apartado se muestran tablas (figura 8.3.) donde se indican los diferentes taxones de conodontos encontrados en las secciones estudiadas. La distribución estratigráfica de estos taxones se muestra en las figuras 3.2 y 3.3 (páginas 26 y 33).

El Collado	Conodontos
COL / 14	☒
COL / 13	<i>Gnathodus bilineatus</i> <i>G. homopunctatus</i> <i>Lochriea commutata</i>
COL / 12	<i>Lochriea commutata</i> <i>Bispathodus utahensis</i>
COL / 11	☒
COL / 7a	☒?
COL / 3	☒
COL / 2	<i>Lochriea commutata</i>
COL / 1	<i>Kladognathus</i> spp.

Cantera del Castillo	Conodontos
CCS / 13	<i>Hindeodus cristula</i> <i>Kladognathus</i> spp.
CCS / 11b	<i>Kladognathus</i> spp.
CCS / 10c	<i>G. homopunctatus</i> <i>Lochriea commutata</i> <i>V. aff. postcampbelli</i> <i>Kladognathus</i> spp. <i>Idioproniodus healdi</i>
CCS / 10b	<i>Lochriea commutata</i> <i>Hindeodus cristula</i> <i>Kladognathus</i> spp.
CCS / 9	☒
CCS / 8	<i>G. homopunctatus</i> <i>Bispathodus utahensis</i>
CCS / 1	☒

Sierra de la Estrella 2	Conodontos
SSE 2 / 7	<i>G. bilineatus</i> <i>G. homopunctatus</i> <i>G. girtyi</i> <i>G. meischneri</i> <i>G. semiglaber</i> <i>Lochriea commutata</i> <i>I. conjunctus</i>
SSE 2 / 5b	<i>G. homopunctatus</i>
SSE 2 / 5a	☒
SSE 2 / 4b	☒
SSE 2 / 4a	<i>M. beckmanni</i> <i>Lochriea commutata</i>
SSE 2 / 2a	<i>G. praebilineatus</i> <i>Lochriea commutata</i> <i>Hindeodus cristula</i>

Sierra de la Estrella 1	Conodontos
SSE 1 / 14	<i>G. semiglaber</i> <i>Lochriea commutata</i>
SSE 1 / 12	☒
SSE 1 / 5	<i>G. pseudosemiglaber</i> <i>Idioproniodus healdi</i>
SSE 1 / 3	<i>G. homopunctatus</i>

Figuras 8.3.- Tablas con el contenido en conodontos de las secciones estudiadas en el presente trabajo. El símbolo ☒ indica aquellos niveles donde no se ha podido identificar ninguna especie o género de conodonto, pero hay constancia de su presencia (se han encontrado fragmentos).

8.4.- Zonación del área de estudio

Por diferentes estudios llevados a cabo con corales y foraminíferos (CÓZAR 1996, 1998 y RODRÍGUEZ *et al.* 2001a,b, 2002) se sabe que todas las secciones estudiadas en el presente estudio, están comprendidas entre el Asbiense medio y el Brigantiense superior, dentro del Viseense superior.

Por tanto, las muestras estudiadas, como lo corrobora la asociación encontrada pertenece a la Zona de intervalo de *bilineatus* de BELKA (1985) que corresponde con la zona del mismo nombre de Higgins & Austin (1985) y con la Zona *G. bilineatus*-*P. commutatus* definida por PERRET

(1993) en los Pirineos. Esta zona, según PERRET (1993) comienza con la aparición de *G. bilineatus*, y *Paragnathodus commutatus* (sinónimo de *Lochriea commutata*) aparece casi al mismo tiempo. Hay presencia en toda la zona, y por encima de ella, de *Paragnathodus commutatus*, *Pseudognathodus symmutatus*, *Pseudognathodus homopunctatus* y *Vogelgnathus campbelli*. También hacen su aparición en el techo de esta zona algunas subespecies de *Gnathodus girtyi*.

PERRET (1993) menciona además, que la especie *Gnathodus praebilineatus*, especie de transición entre *G. semiglaber* y *G. pseudosemiglaber*, y *G. bilineatus*, se extiende hasta la parte superior de la zona pero no llega a alcanzar el techo de ésta.

Sin embargo, la base de su zona también está caracterizada por la desaparición de *G. semiglaber* y *G. pseudosemiglaber*. Este hecho no se cumple en nuestras muestras de las secciones de la Sierra de la Estrella pero parece que el rango estratigráfico de estas dos especies no es homogéneo en una escala global ya que, LANE *et al.* (1980) mencionan que las dos especies se sobrepone al rango estratigráfico de *Gnathodus bilineatus* y por ejemplo, GARCÍA-LÓPEZ Y SANZ-LÓPEZ (2002) encuentran en la Formación Alba (Zona Cantábrica), *G. semiglaber* desde el Tournaisiense hasta el techo de la Zona de *G. b. bilineatus* y *G. pseudosemiglaber* desde el Tournaisiense hasta la parte media de la Zona de *G. b. bilineatus*.

En las secciones estudiadas, aunque no se ha encontrado *G. bilineatus* en sus bases, se sabe por los estudios de corales y foraminíferos que ya están dentro del Asbiense medio aproximadamente; y por tanto nuestras muestras deberían estar ya en la Zona de *Gnathodus bilineatus* de HIGGINS & AUSTIN (1985), cuyas especies características son: *Gnathodus bilineatus*, *G. homopunctatus*, *Gnathodus girtyi* y *Lochriea commutata*. En nuestras secciones aparecen *Gnathodus homopunctatus* y *Lochriea commutata* en casi la totalidad de su extensión.

Otra especie encontrada en nuestras secciones es *Mestognathus beckmanni*, citada por BELKA (1985) en su zona de *bilineatus* (equivalente a las ya citadas de HIGGINS & AUSTIN (1985) y PERRET (1993)).

En resumen, la base de nuestras secciones, al no tener presencia todavía de *Gnathodus bilineatus*, no se descarta que pertenezca a la parte terminal de la Zona de *Lochriea commutata* de HIGGINS & AUSTIN (1985) cuyas especies características son *Lochriea commutata* y *Gnathodus homopunctatus*; o a la parte terminal de la Zona de *Pseudognathodus homopunctatus* de PERRET (1993), que se caracteriza por la presencia de *Pseudognathodus homopunctatus* y *Pseudognathodus symmutatus*. También aparecen en esta zona *G. texanus*, *G. austini*, *G. pseudosemiglaber*, *G. semiglaber*, *G. praebilineatus*, *Paragnathodus commutatus* y *Vogelgnathus campbelli*. También, la base podría corresponder a la Zona de *austini* de BELKA (1985), que en la mayoría de los trabajos, como por ejemplo GARCÍA-LÓPEZ Y SANZ-LÓPEZ (2002) se sustituye por la Zona de *G. praebilineatus* (especie que sí encontramos).

Como puede verse, no coinciden todas las especies necesarias en ninguna de las zonaciones citadas, sin embargo, el techo de la Zona de *bilineatus* de BELKA (1985) y sus equivalentes de HIGGINS & AUSTIN (1985) y PERRET (1993), se caracterizan por la aparición de especies más evolucionadas de *Paragnathodus (Lochriea)*, como *P. nodosus*, *P. mononodosus* y *P. cruciformis*. Ninguna de estas especies se ha encontrado en nuestros muestreos, por tanto se podría asegurar que las secciones estudiadas no llegan a sobrepasar la Zona de *G. bilineatus* de BELKA (1985) ni sus equivalentes.

Por último, tampoco encaja la presencia de *Gnathodus meischneri* en el nivel SSE 2/7, que como puede verse en su distribución estratigráfica debería estar algo por encima de la Zona de *bilineatus*; es muy posible, por tanto, que la distribución estratigráfica de esta especie no esté del todo bien estudiada.

PALEOECOLOGÍA

9.- PALEOECOLOGÍA

9.1.- Factores ecológicos

Durante muchos años desde su descubrimiento se consideró que los conodontofóridos eran cosmopolitas en los medios marinos y que la mayoría de las especies tenían una distribución global a lo largo de todo el mundo. Pero a medida que aumenta la información que se tiene sobre sus restos, parece cada vez más claro que las especies de conodontofóridos se comportaban como la mayoría de las especies de otros grupos animales. Es decir, tenían límites laterales en sus distribuciones geográficas y eran afectados por factores ecológicos que determinaban donde vivían desde el Paleozoico al Triásico (SWEET, 1988).

Al tratar con organismos extintos que no tienen formas análogos en la biosfera actual, se utilizan sus asociaciones biológicas y litológicas para crear modelos de sus hábitats y preferencias ecológicas. Todas estas reconstrucciones son motivo de debate, y reinterpretaciones periódicas.

Según SWEET (1988) elementos pertenecientes a especies muy similares se pueden recoger en litologías de sistemas sedimentarios muy diversos. Además, muchas especies parecen haber tenido una distribución geográfica extensa y unas cuantas podrían haber sido cosmopolitas. Estos hechos, junto con la presencia de aleta caudal en organismos que conservaban tejido blando (ver capítulo de generalidades de conodontos), sustentan la idea de que estos animales eran nectónicos y que la distribución de la mayoría de las especies era en gran medida independiente de las condiciones del sustrato. Esta teoría está apoyada además, en el hecho de que aparezcan conodontos comúnmente en ciertos tipos de pizarras negras que sólo contienen fósiles de organismos pelágicos, acumulados en sustratos de condiciones anóxicas que imposibilitaban el desarrollo de fauna bentónica.

Existen unas cuantas generalizaciones más o menos aceptadas acerca de determinados factores que podrían haber controlado la distribución de los conodontofóridos, éstos factores son: profundidad, temperatura, la energía del medio y la química del agua.

- 1) **Profundidad.-** No parece que la profundidad por sí misma sea un factor determinante en la distribución de conodontos, pero sí indirectamente, ya que influye en gran cantidad de factores como la temperatura, luminosidad, turbidez, energía, salinidad y la densidad del agua.
- 2) **Temperatura.-** Muchos autores consideran la temperatura como factor condicionante y decisivo en el modo de vida de los conodontofóridos. Podría haber afectado a su distribución, ya que están registrados fenómenos de provincialismo en sus faunas, explicados mediante la existencia de barreras térmicas. También, SWEET (1988) interpretó reemplazamientos faunísticos en el Ordovícico, como la invasión de faunas de medios cálidos (latitudes bajas) en medios fríos (latitudes altas), gracias al reconocimiento de depósitos sedimentarios carbonáticos indicativos de entradas de aguas más cálidas que las habituales. Incluso se han registrado diferenciaciones en la distribución de los conodontofóridos en la columna de agua (SWEET, 1988), existiendo faunas de latitudes altas, las cuales en algunos casos, al extenderse a otras regiones del globo de latitudes bajas, se establecen en profundidades mayores a las habituales en busca de temperaturas similares a las de sus hábitats anteriores. Por último, existen estudios (GEITGEY & CARR, 1987) que establecen una relación directa entre la diversidad y las variaciones de temperatura, inferidas a partir de la proporción de O₁₈ presente en el apatito de los conodontos; éstos indican que a mayor temperatura se registra una mayor diversidad de conodontos.
- 3) **Energía del medio.-** Autores como WEDDIGE & ZIEGLER (1987), SPARLING (1984) y MERRIL & VON BITTER (1984) han realizado estudios para determinar la tolerancia de las diferentes especies a los variados niveles energéticos del medio marino.

4) **Química del agua.**- JEPSSON (1987) relacionó la extinción de diversos grupos con la disminución del oxígeno presente en el agua, disminución de sedimentación carbonatada y aumento de depósitos de pizarras.

9.2.- Ciclos evolutivos

Es importante tener en cuenta que la abundancia y sobre todo, la diversidad de los conodontofóridos no ha sido constante a lo largo del tiempo. ALDRIDGE (1988) hizo una gráfica (fig. 9.1) donde mostraba la diversidad de géneros existentes desde el Cámbrico al Triásico.

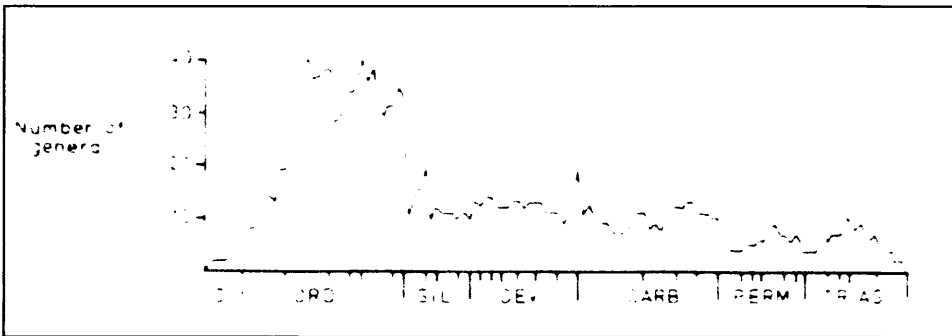
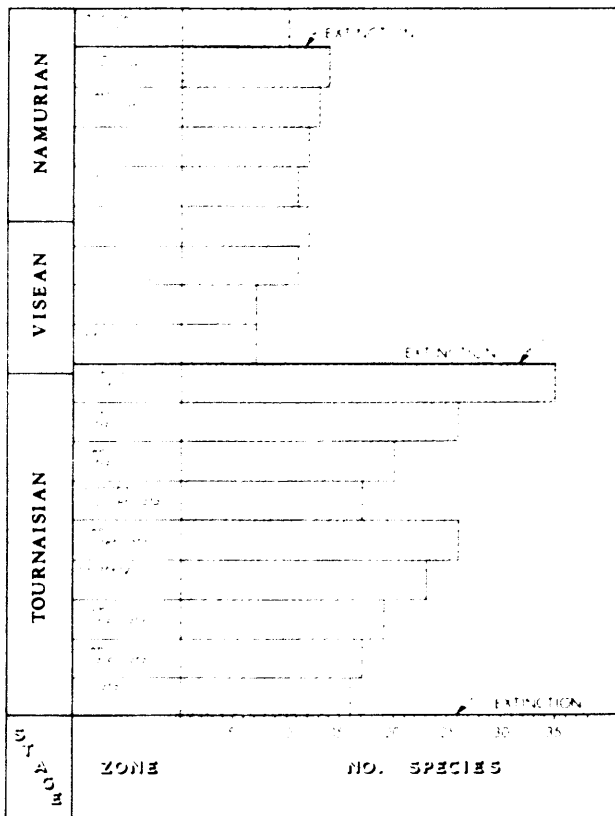


Fig. 9.1.- Variación de la diversidad de conodontos. Tomada de ALDRIDGE (1988).

ZIEGLER & LANE (1987) realizaron un estudio sobre los ciclos en la evolución de los conodontos desde el Devónico hasta el Pennsylvaniense inferior (fig. 9.1). En este período detectaron siete ciclos evolutivos: (1) del Silúrico tardío al Lochkoviense; (2) del Praguense al Givetense medio; (3) Givetense medio al Frasnense; (4) Fameniense; (5) Tournaisiense; (6) Viseense al Namuriense inferior; y (7) posterior al Carbonífero medio.

Cada uno de estos ciclos (salvo el último), consiste en episodios sucesivos de baja y alta diversidad (diversidad aproximadamente creciente a lo largo de cada ciclo), seguidos de un evento de extinción, tras el cual vuelven a darse los diferentes episodios de diversidad baja.



Las muestras estudiadas pertenecen todas al Viseense superior y, como puede observarse en la figura 9.2, es un período de relativamente baja diversidad; ZIEGLER & LANE (1987) destacan de esta figura, que en el ciclo que va del Viseense al Namuriense no se produce un episodio de alta diversidad distintivo.

Fig. 9.2.- Ciclos evolutivos desde el Tournaisiense hasta el Namuriense. Tomada de ZIEGLER & LANE (1987).

9.3.- Modelos ecológicos

Existen diversos estudios ecológicos (recogidos en POHLER & BARNES, 1990), en los cuales se establecen modelos ecológicos que responden de diferente forma a dos corrientes de pensamiento: los partidarios de que los conodontofóridos eran organismos pelágicos y los partidarios de que eran nectobentónicos:

- **Modelo pelágico:** SEDDON & SWEET (1971) (fig. 9.3) propusieron un modelo pelágico basado en ejemplos del Devónico Superior (*Icriodus* y *Palmatolepis*) y del Ordovícico Medio y Superior (*Plectodina* y *Phragmodus*). En ambos casos, detectan dos biofacies diferentes separadas por una barrera biológica que actúa en un único sentido, aislando una fauna de aguas profundas (*Palmatolepis* y *Phragmodus* respectivamente), de una fauna coexistente de aguas someras (*Icriodus* y *Plectodina* respectivamente). Este modelo basado en un hábito pelágico fue aceptado por otros muchos investigadores que encontraron patrones de distribución similar como AUSTIN (1974, 1976), DAVIES (1975), HECKEL & BAESEMAN (1975), SANDBERG (1976) y WEDDIGE & ZIEGLER (1976); éste último estudio se muestra en la figura 9.4, y se basa en los patrones de distribución de *Polygnathus* y *Icriodus*, interpretada como resultante de la energía del agua que a su vez es función de la profundidad.
- **Modificación del modelo pelágico:** DRUCE (1973) (fig 9.5) propuso un esquema donde se acepta la diferenciación de faunas según la columna de agua pero además se destaca la mayor abundancia numérica de elementos conodontales hacia la costa, en proximidad del sustrato.

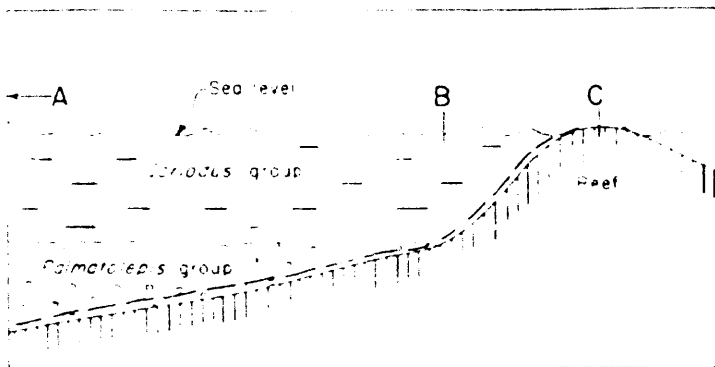


Fig. 9.3.- Modelo de estratificación vertical propuesto por SEDDON & SWEET (1971). para explicar la distribución de *Icriodus* y *Palmatolepis* Canning Basin (Australia). Tomada de SEDDON & SWEET (1971).

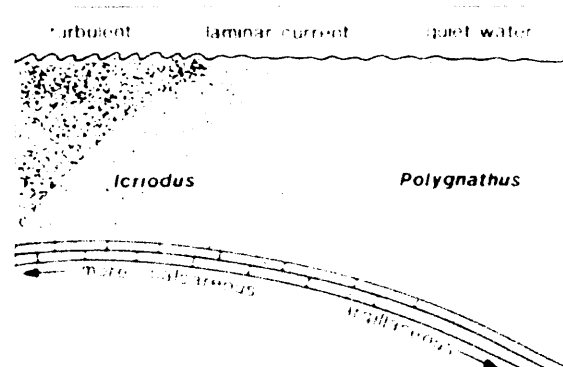


Fig. 9.4.- Patrón de distribución de *Polygnathus* e *Icriodus* controlado por la energía del medio, la cual es función de la profundidad. Tomada de WEDDIGE & ZIEGLER (1976) en POHLER & BARNES (1990).

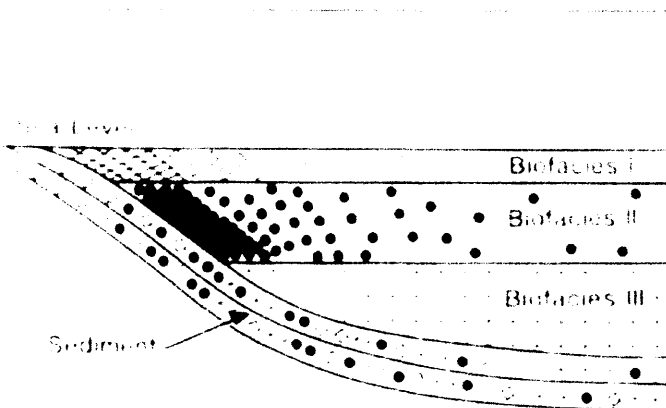


Fig. 9.5.- Modelo pelágico modificado, propuesto por DRUCE (1973). Tomada de DRUCE (1973) en POHLER & BARNES (1990).

- **Modelo nectobentónico:** DRUCE (1970) (fig 9.6) propuso un modelo donde se establecía una segregación lateral de las faunas de conodontos. Posteriormente, BARNES *et al.* (1973) propusieron un modelo basado en hábitos nectobentónicos.
- **Combinación de los modelos pelágicos y nectobentónicos:** BARNES & FAHRAEUS (1975) (fig. 9.7) establecieron un modelo, fruto de la combinación de hábitos nectobentónicos y pelágicos (para diferentes especies). Este reconocimiento de faunas nectobentónicas y pelágicas ha producido posteriormente modelos más complejos como el propuesto por FORTEY & BARNES (1977).

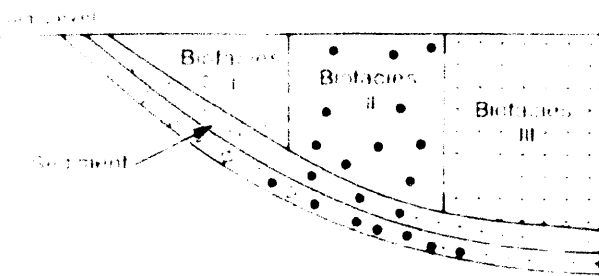


Fig. 9.6.- Patrón de segregación lateral propuesto por DRUCE (1970). Tomada de DRUCE (1970) en POHLER & BARNES (1990).

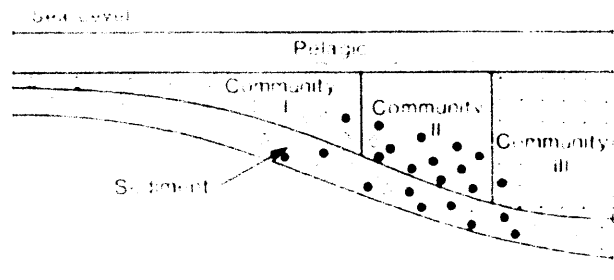


Fig. 9.7.- Combinación de los modelos nectobentónicos y planctónicos, propuestos por BARNES & FAHRAEUS (1975). Tomada de BARNES & FAHRAEUS (1975) en POHLER & BARNES (1990).

- **Comparación con faunas supuestamente análogas:** KLAPPER & BARRICK (1978) revisaron las distribuciones de faunas bentónicas y pelágicas del Holoceno y el Cretácico (foraminíferos, isópodos, quetognatos, etc) con la intención de interpretar comparativamente los patrones de distribución observados en conodontos. En este estudio se observaron segregaciones laterales tanto en las faunas pelágicas como en las bentónicas, concluyendo en la enorme dificultad existente para inferir el hábito de los conodontofóridos a partir, únicamente, de sus patrones de distribución.

Además de estos modelos ecológicos, que aunque basados en ejemplos espaciotemporales concretos, se han intentado muchas veces generalizar a nivel global, existen numerosos estudios que intentan explicar los hábitats y la distribución de los conodontos en diferentes sistemas y subsistemas de la escala cronoestratigráfica.

El modelo encontrado, que temporalmente más se aproxima al de las secciones estudiadas (Viseense superior), es el propuesto por SANDBERG & GUTSCHICK (1984), para el Mississipiense temprano (Zona de *anchoralis-latus*) del Oeste de Utah. Este modelo (fig. 9.7), establece la existencia de siete biofacies diferentes que se distribuyen desde la cuenca profunda hasta la línea de costa. Estas biofacies son:

I) Biofacies de bispatódidos; II) Biofacies de scaliognátidos-doliognátidos; III) Biofacies de gnatódidos-pseudopolygnátidos; IV) Biofacies de eotáphridos; V) Biofacies de hindeódidos; VI) Biofacies de pandorinellínidos; VII) Biofacies de mestognátidos.

Todas estas biofacies llevan el nombre del género o los géneros predominantes de la asociación encontrada para cada ambiente. SANDBERG & GUTSCHICK (1984) excluyen de las diferentes biofacies *Polygnathus comunis comunis*, por considerarlo ubicuo, ya que constituye el grueso de las asociaciones en la mayoría de las biofacies, a excepción de la situada más en mar abierto (I) y de las más próximas a la costa (VI y VII).

En este trabajo, SANDBERG & GUTSCHICK (1984) exponen una serie de conclusiones acerca del modo de vida y las preferencias de los diferentes géneros encontrados, algunos de los cuales también se han encontrado en el presente estudio:

- *Bispathodus utahensis* y *Polygnathus comunis comunis* son considerados como formas ubicuas, eurihalinas y habitantes de la zona eufótica.
- *Scaliognathus* y *Doliognathus* serían mesopelágicos nectónicos y habitantes de zonas disfóticas y afóticas.
- *Bactrognathus* se considera nectónico y habitante de la zona de talud.
- *Gnathodus* y *Pseudopolygnathus* serían nectobentónicos, habitantes de la zona de talud, y no llegarían a alcanzar la zona disaeróbica.
- *Eotaphrus* era habitante de zonas bien aireadas de aguas someras, del margen de la plataforma y de la parte superior del talud.
- *Hindeodus* fue interpretado como habitante de la plataforma externa.
- *Pandorinellina* habitaría la plataforma interna, por encima del nivel de base del oleaje.
- *Mestognathus* era probablemente un habitante de lagoon hipersalino.

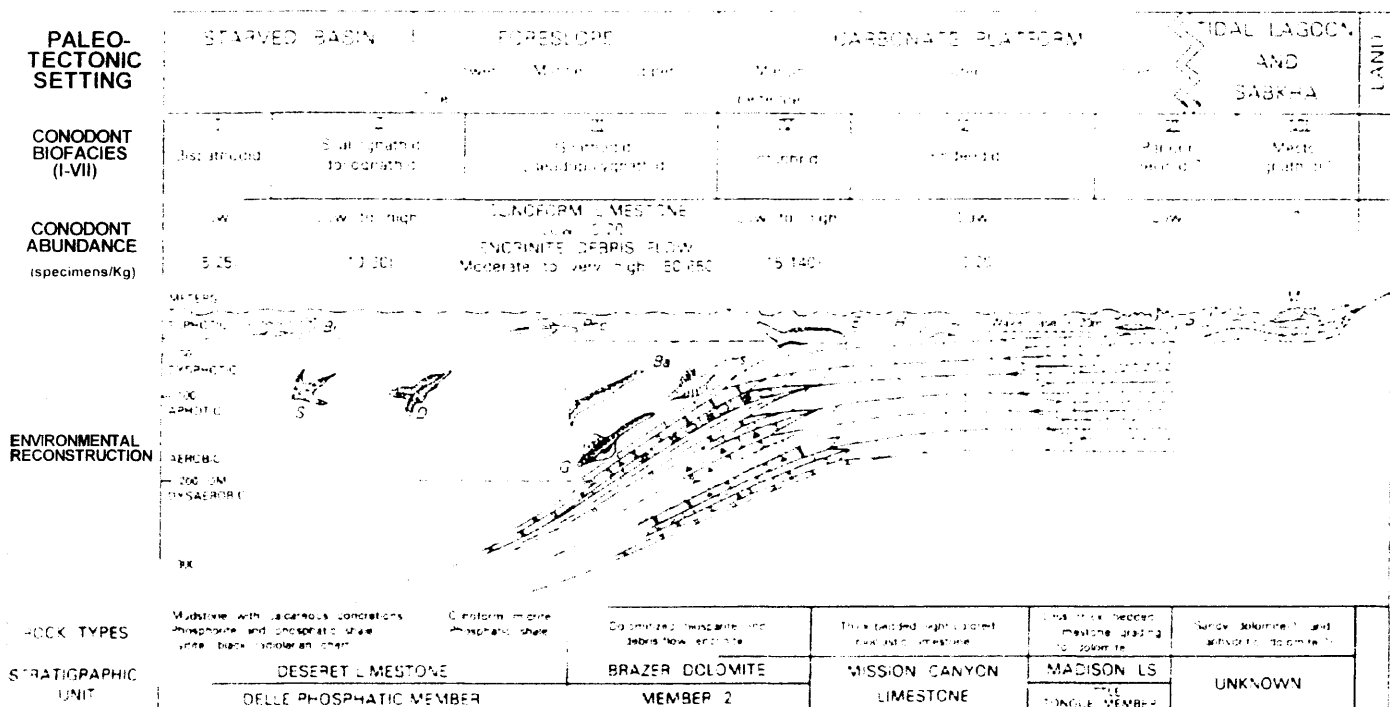


Fig. 9.7.- Modelo propuesto por SANDBERG & GUTSCHICK (1984) con siete biofacies de conodontes, para el Mississipiense de Utah. Tomada de SANDBERG & GUTSCHICK (1984).

9.4.- Interpretaciones paleoambientales de las secciones estudiadas

Las secciones estudiadas fueron interpretadas por CÓZAR (1994 y 1998) mediante estudios de detalle de las facies presentes; a continuación se recoge un resumen de los diferentes ambientes identificados:

Cantera del Castillo.- Representa a grandes rasgos un ambiente de llanura mareal. La base de la sección de la Cantera del Castillo se sedimentó mayoritariamente en un ambiente submareal pero presenta algunos intervalos de condiciones intermareales. La parte media y alta de esta sección representa niveles más estables de condiciones submareales, pero presentan depósitos bioclásticos cíclicos ocasionados por flujos de tormentas. El techo de la sección se interpretó como sedimentado en un ambiente intermareal más estable, pero también con episodios submareales.

El Collado.- La base de esta sección es similar al techo de la sección de El Castillo y muestra una sedimentación controlada por las tormentas en un ambiente mayoritariamente submareal. La parte superior fue interpretada como de sedimentación intermareal con alguna exposición subaérea temporal, hecho que se interpreta como causante del aspecto nodular de algunos tramos, y que son seguidos de exposiciones subaéreas de mayor importancia, con brechificaciones y desarrollo de paleokarsts. El techo de la sección también muestra características de haberse sedimentado en un ambiente submareal ocasionalmente afectado por tormentas.

Sierra de la estrella 1.- Los tramos 1 y 2 representan facies de llanura intermareal con presencia de canales de la llanura. Los tramos 3 y 5 son de condiciones intermareales sin poderse precisar más. Los tramos 7 y 8 son facies de “mounds”, son bioconstrucciones producidas por microbios, en la zona fótica de la plataforma, en condiciones submareales relativamente someras. El tramo 9 representa el techo del “mound”, en condiciones submareales más o menos profundas. Los tramos 10 y 12 representan zonas de llanura submareal con aportes de tormentas y corrientes de reflujo; hay presencia de algunos biohermos y se consideran estos tramos más someros que los anteriores. El tramo 14 tiene condiciones muy similares a los anteriores pero hay más presencia de depósitos de alta energía. El tramo 15 es parte de la llanura submareal y tiene desarrollo de pequeños “mounds”. Los tramos 16 y 17 corresponden a un “mound” y parecen responder a zonas de baja energía pero con diversidades variables que en ocasiones indican profundidades mayores que la zona fótica y en ocasiones, zonas más someras. El tramo 18 son facies laterales del “mound”, de alta energía.

Sierra de la estrella 2.- Los tramos 1, 2 y 3 son equivalentes a los del techo de la Sierra de la Estrella 1, en llanura submareal profunda pero no se desarrollan “mounds”. El tramo 4 indica llanura submareal con pasadas de depósitos de tormentas; esta llanura sería algo más somera que la de los tramos anteriores (mayor influencia de tormentas). El tramo 5 no presenta tanta influencia de tormentas y hay una serie de barras en la llanura submareal; este cambio puede deberse a factores meteorológicos o a somerización de la plataforma. Los tramos 6 y 7 son fundamentalmente “mounds”, pero afectados por algunos procesos de tormentas (hay niveles de tempestitas intercalados); los elementos que presentan estos niveles son propios de zonas de plataforma profunda aunque tienen más desarrollo de “mounds” que podría corresponder a zonas más someras.

Sierra de la Estrella 3.- El tramo 1 representa una barra oolítica y el 2 una barra calcarenítica.

El estudio de los conodontos realizado en el presente trabajo, no aporta ninguna conclusión acerca de las interpretaciones paleoecológicas ya llevadas a cabo por CÓZAR (1994 Y 1998). Ésto se debe, a que el modelo paleoecológico temporalmente más próximo, el de SANDBERG & GUTSCHICK (1984) ni siquiera alcanza el Viseense y, de las formas analizadas en dicho estudio no coinciden con las nuestras más que unas cuantas. Además, como comenta SWEET (1988) es posible que las faunas varíen su profundidad geográficamente según la temperatura, por tanto, no tienen porqué ser extrapolables los hábitos de las faunas de Utah a las faunas de la Península Ibérica.

Las faunas coincidentes son las correspondientes a los géneros *Bispathodus*, *Gnathodus*, *Hindeodus* y *Mestognathus*.

Bispathodus utahensis ha sido localizado en las secciones de la Cantera del Castillo y en la de El collado, lo cual es comprensible, aceptando el modelo de SANDBERG & GUTSCHICK (1984), donde la consideran una especie ubicua, eurihalina y habitante de la zona eufótica.

Se han encontrado representantes de *Gnathodus* en casi toda la extensión de las secciones estudiadas, lo que no resulta demasiado extraño comparado con el modelo de SANDBERG & GUTSCHICK (1984), ya que se supone un hábitat ligeramente variable según la inclinación y el tipo de plataforma. Según HIGGINS (1981), el medio sedimentario en el Norte de España, ocupado por *Gnathodus bilineatus*, *Gnathodus homopunctatus* y muchas especies de *Lochriea* era una plataforma submarina de una profundidad considerable, menor de 200 metros pero siempre por debajo del nivel de base del oleaje. Según REXROAD & HOROWITZ (1990), *Gnathodus* es aceptado generalmente como un género que no tolera mucha energía, y de aguas con condiciones marinas normales (salinidad normal).

La presencia de *Hindeodus* hacia en techo de la sección de la Cantera del Castillo y hacia la base de la de la Sierra de la Estrella 2 parece corroborar la interpretación de este género como habitante de plataforma externa.

Sin embargo, se ha encontrado *Mestognathus* en nivel SSE 2/4a donde no hay ninguna evidencia de alta salinidad, por tanto, la interpretación de este género como habitante de lagoon hipersalino no concuerda con nuestras observaciones; aunque siempre podría existir cierta comunicación de un lagoon con el exterior y podría tratarse de una fauna que hubiese sufrido una dispersión periférica casual fuera de su área habitual de distribución. SWEET (1988) menciona que VON BITTER, SANDBERG & ORCHARD (1986) destacaron la sorprendente distribución cosmopolita que presenta el género *Mestognathus*, a pesar del hecho de que aparentemente estaba adaptado a ambientes restringidos.

Aunque no se comenta aquí en profundidad, existe un estudio paleoecológico realizado por MERRIL & VON BITTER (1984) para el Pensilvaniense de U.S.A., en el cuál sólo coincide el género *Idioproniodus* con las faunas encontradas en el presente estudio. Este género fue interpretado por MERRIL & VON BITTER (1984) como habitante de aguas estancadas y con un pH relativamente bajo y lo encontraron en rocas de color oscuro, ricas en materia orgánica; esta interpretación tampoco parece extrapolable a las faunas identificadas en el presente estudio, sin embargo uno de los tres niveles donde está presente este género está constituido por calizas negras.

En cuanto a *Vogelgnathus*, es interesante un estudio centrado en *Vogelgnathus campbelli* (VAN DEN BOOGAARD, 1992) en el Viseense y Namuriense de la Cordillera Cantábrica, donde se destaca el hecho de que en diferentes episodios cortos, relacionados con subidas del nivel del mar producidas desde el Asbiense final al Namuriense temprano (formando parte de ciclos transgresivos-regresivos), *V. campbelli* invade los hábitats de *Gnathodus* y *Lochriea*, sustituyendo sus faunas casi por completo. En las muestras estudiadas, se ha localizado *Vogelgnathus* aff. *postcampbelli*, considerado sucesor de *V. campbelli* (para el cual suponemos un modo de vida muy similar) en el nivel CCS/10c, lo que podría estar indicando una cierta subida del nivel del mar, de mayor importancia que las demás transgresiones de la sucesión.

PALEOBIOGEOGRAFÍA

10.- PALEOBIOGEOGRAFÍA

10.1.- Marco paleogeográfico

Diversos estudios apuntan la existencia de momentos de un marcado provincialismo en las faunas de conodontos y otros momentos donde las faunas presentan una distribución global, hecho directamente relacionado con los movimientos de las placas tectónicas y los cierres y aperturas del Pangea.

Según SWEET (1988) el Carbonífero representa un momento del tiempo geológico en el cual esencialmente no se da provincialismo entre las faunas de conodontos a un nivel genérico. Aún así, al existir en la bibliografía muy poca atención en el estudio de la taxonomía multielemental de la mayoría de las especies del Carbonífero, es difícil interpretar las variaciones biogeográficas a un nivel específico.

La supuesta falta de provincialismo es explicable en el Mississipiense, porque Pangea aún no estaba formado del todo (fig 10.1) (se forma en el Pensilvaniense por la unión de Laurasia con Gondwana).

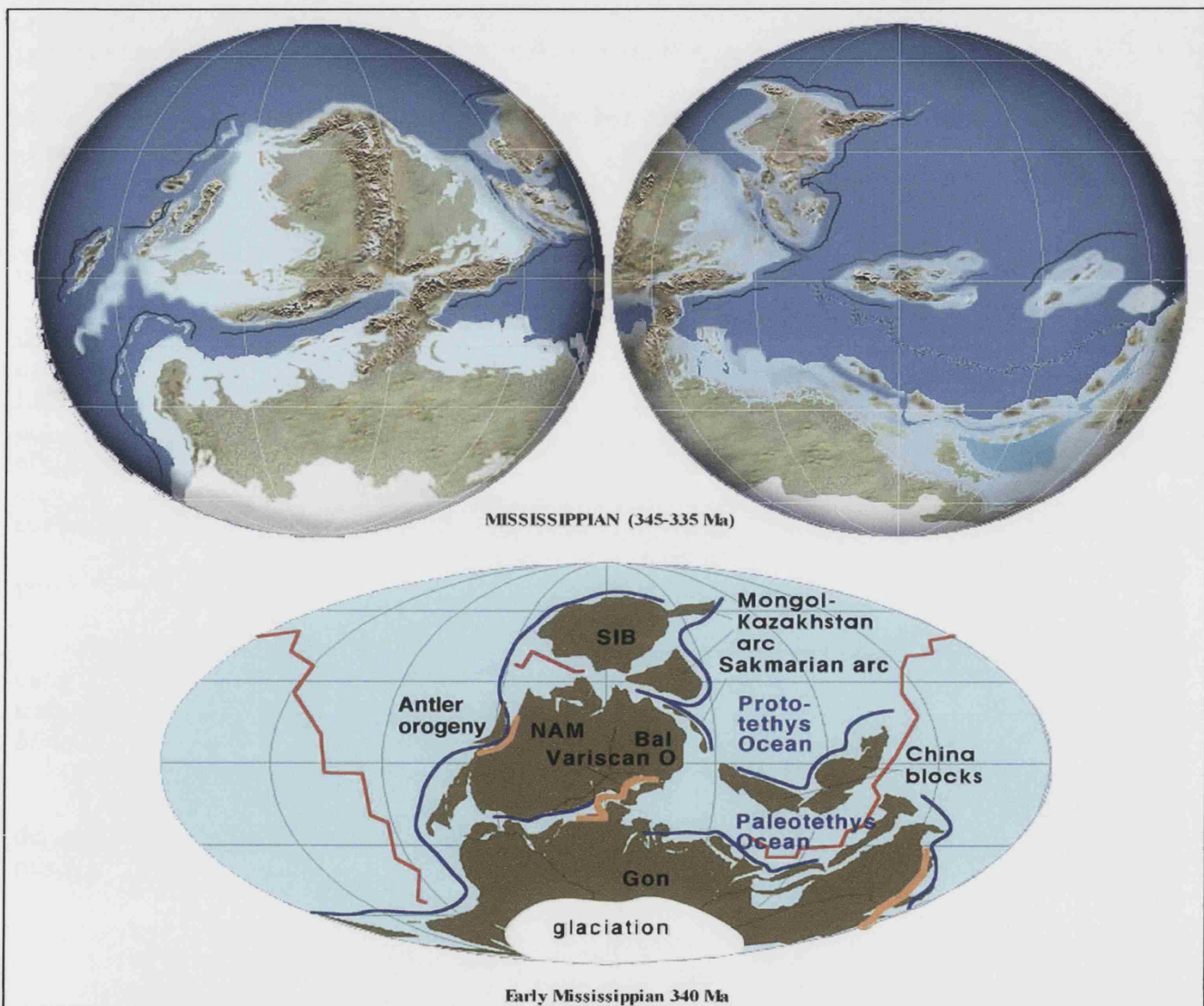


Fig. 10.1.- Globos paleogeográficos (arriba) y elementos de primer orden de la tectónica global (abajo). Tomada de la página Web: Paleogeography through Geologic Time http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/global_history.html.

10.2.- Comparaciones paleofaunísticas con otras regiones de Europa

En este capítulo, se ha llevado a cabo una comparación paleofaunística entre diferentes zonas de la Península Ibérica y Europa, para ver su grado de similitud. No se trata de un estudio exhaustivo, ya que supone una gran dificultad encontrar en la bibliografía áreas que correspondan exactamente a la misma edad y que tengan el mismo grado de fiabilidad, ya que muchos estudios anteriores a la década de los 80 son de carácter muy general, y la gran mayoría no se basan en la taxonomía multielemental, además de emplear nombres genéricos y específicos en desuso.

Para algunas zonas nos hemos basado únicamente en un trabajo, mientras que en otras se han utilizado dos de fiabilidad semejante. Algunos de estos trabajos abarcan muchas secciones dispersas por un área relativamente grande y otros en cambio, se centran en áreas más pequeñas de estudio.

Las zonas que se han comparado y las fuentes empleadas en cada una son:

- Ossa-Morena:** Basándonos únicamente en el presente estudio.
- Pirineos:** mediante los trabajos de PERRET (1993) y SANZ-LÓPEZ (2002).
- Cantábrica:** consultando MENÉNDEZ-ÁLVAREZ (1991) y GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ (2002).
- Irlanda:** datos extraídos de SOMERVILLE & SOMERVILLE (1998).
- Polonia:** con los trabajos de SKOMPSKI (1996) y BELKA (1985).

La figura 10.2 es la matriz empleada en la comparativa, con los datos reunidos de todos los trabajos anteriormente citados. El 1 indica presencia de un taxón y el 0 ausencia.

La mayoría de los taxones se han reflejado en la matriz únicamente a un nivel genérico, debido a la enorme complejidad que suponen sus identificaciones específicas (muchos autores en estos casos no pasan del nivel genérico y otros como SOMERVILLE & SOMERVILLE (1998) identifican especies intermedias). Esto se ha llevado a cabo con el fin de homogeneizar los datos; además se han adecuado las asignaciones genéricas a las empleadas en el presente trabajo, ya que algunos autores como PERRET (1993) emplean *Paragnathodus* en lugar de *Lochriea* o asignan la especie *homopunctatus* a *Pseudognathodus* en lugar de a *Gnathodus*. También se ha modificado el sufijo de alguna especie.

Las especies de los géneros *Gnathodus* y *Lochriea* sí se han tenido en cuenta en su totalidad, por considerarlas las de más fácil identificación y por tanto de mayor fiabilidad.

Como es natural, los trabajos relativos a las cinco áreas comparadas no corresponden todos exclusivamente al Visense superior y otros, no lo abarcan en su totalidad. Observando estos trabajos, se han extraído aquellos taxones que aparecen desde el comienzo de la Zona de *bilineatus* hasta el límite superior del Visense, siempre que ha sido posible.

En la comparativa se ha utilizado el programa informático NTSYS y se ha empleado el índice de semejanza de DICE. Este índice se expresa mediante la fórmula $i = 2C/N1+N2$, donde C es el número de coincidencias, N1 es la muestra nº 1 y N2, la muestra nº 2.

	Ossa-Morena	Pirineos	Cantábrica	Irlanda	Polonia
<i>Vogelgnathus</i>	1	1	1	1	0
<i>Kladognathus</i>	1	0	0	1	1
<i>Idioprioniodus</i>	1	1	0	1	0
<i>Mestognathus</i>	1	1	1	1	1
<i>Hindeodus</i>	1	0	0	1	0
<i>Lochriea commutata</i>	1	1	1	1	1
<i>Lochriea mononodosa</i>	0	1	1	1	1
<i>Lochriea nodosa</i>	0	1	1	1	1
<i>Lochriea multinodosa</i>	0	1	1	0	0
<i>Lochriea cruciformis</i>	0	0	1	0	0
<i>Lochriea zieglieri</i>	0	0	1	0	0
<i>L. senckerbergica</i>	0	0	1	0	0
<i>Gnathodus bilineatus</i>	1	1	1	1	1
<i>G. praebilineatus</i>	1	1	1	0	1
<i>Gnathodus girtyi</i>	1	1	1	1	1
<i>G. g. intermedius</i>	0	1	0	0	0
<i>G. g. soniae</i>	0	1	0	0	0
<i>G. g. collinsoni</i>	0	0	0	0	1
<i>G. homopunctatus</i>	1	1	1	1	1
<i>Gnathodus meischneri</i>	1	1	1	0	1
<i>Gnathodus rhodesi</i>	0	0	0	0	1
<i>G. cantabricus</i>	0	1	1	0	0
<i>G. mermaidus</i>	0	0	0	0	1
<i>G. austini</i>	0	1	0	0	1
<i>G. texanus</i>	0	1	1	0	0
<i>G. semiglaber</i>	1	0	1	0	0
<i>G. pseudosemiglaber</i>	1	1	1	0	0
<i>Ps. symmutatus</i>	0	1	1	0	1
<i>Bispathodus</i>	1	0	0	0	0
<i>Synclydognathus</i>	0	0	0	1	1
<i>Hindeodontoides</i>	0	0	0	1	0
<i>Cavusgnathus</i>	0	0	1	1	1

Fig. 10.2.- Relación de presencia (1) y ausencia (0) de taxones en las secciones comparadas.

El dendrograma obtenido a partir de los datos de la figura 10.2, se muestra en la figura 10.3.

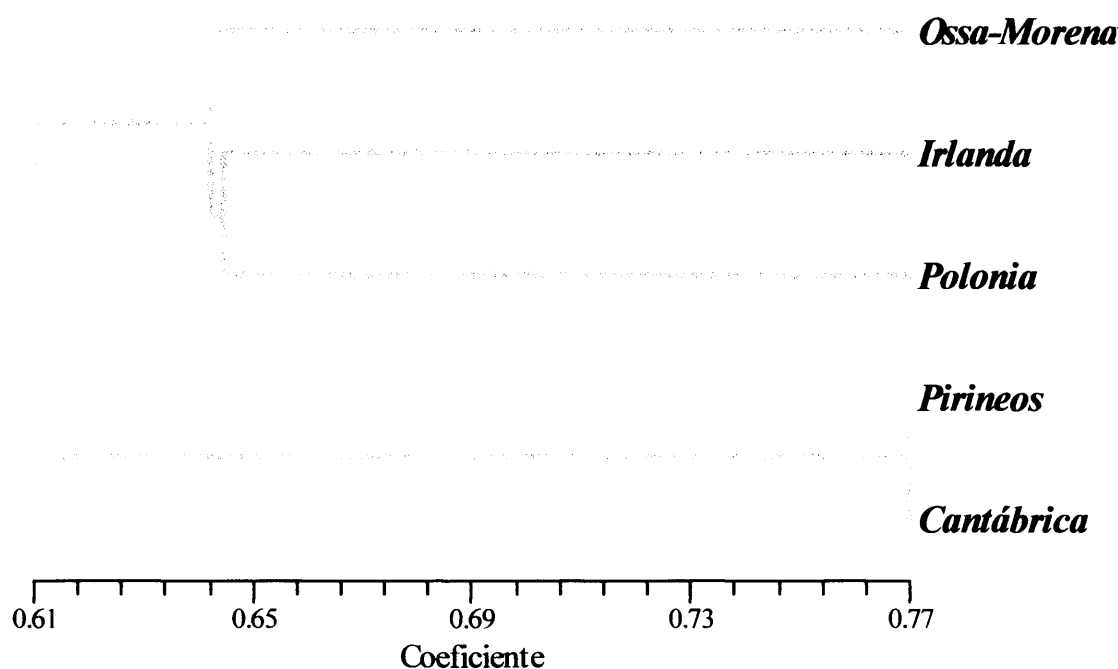


Fig. 10.3.- Dendrograma obtenido mediante la comparación faunística de conodontos para el Visense superior de las áreas: Ossa-Morena, Pirineos, Cantábrica, Irlanda y Polonia.

Como puede observarse en la anterior figura, el grado máximo de semejanza faunística lo tienen las áreas de Pirineos y la Zona Cantábrica con un 77%, formando un bloque separado del conjunto de Ossa-Morena, Irlanda y Polonia. Dentro de este segundo bloque, Polonia e Irlanda tienen una semejanza del 64,5%, uniéndose casi al mismo nivel a la Zona de Ossa-Morena, con la que presentan una semejanza del 64%.

A pesar de formar dos grupos diferentes, ambos conjuntos mantienen una semejanza de 61%, lo cual es una similitud bastante elevada.

En conclusión, es posible que la diferenciación en dos grupos no se deba a ningún tipo de provincialismo, sino más bien a dos tipos de hábitats diferentes, más somero para las zonas de Ossa-Morena, Irlanda y Polonia; y más profundo para los hábitats de Pirineos y la Zona Cantábrica. Esto no sería de extrañar, puesto que a pesar de la utilización de zonaciones más o menos estándar en la mayor parte del mundo, en China por ejemplo, existe una zonación de conodontos para aguas profundas y otra para aguas someras, como se recoge en CHENG-YUAN (1990). En caso de ser este el motivo, se explicaría cómo puede ser más parecida la fauna de conodontos de Ossa-Morena a las de Irlanda y Polonia que a las de Pirineos y la Zona Cantábrica.

Además, existen trabajos donde se cita el claro control que las facies ejercen sobre las faunas de conodontos, como AUSTIN (1974,1976), donde explicaba la dificultad de correlación de las faunas del Suroeste de Providence (Reino Unido) y las de USA y Alemania. También se llegó a establecer (Austin & Barnes, 1973; Austin, 1976) una clara diferenciación para el Tournaisiense entre faunas de plataforma y de cuenca.

RESULTADOS Y CONCLUSIONES

11.- RESULTADOS Y CONCLUSIONES

- Se han recogido y tratado para la investigación micropaleontológica, 57 muestras de aproximadamente 2 kilogramos cada una, en 5 secciones estratigráficas que comprenden unos 300 metros de sucesión.
- Se han descrito e ilustrado 17 taxones de conodontos, correspondientes a 8 géneros que se incluyen en 5 familias pertenecientes a 2 órdenes.
- Se ha identificado la Zona de *Gnathodus bilineatus* (Viseense superior).
- Se ha inferido una posible similitud paleoecológica entre las asociaciones de conodontos de Ossa Morena con las de Irlanda y Polonia.
- Se ha detectado la presencia de numerosos elementos paleontológicos acompañantes, entre los que destacan por su variedad y abundancia, dientes de peces, uno de los cuales representa una especie nueva de la Familia Tamiobatidae HAY, 1902.

BIBLIOGRAFÍA

12.- BIBLIOGRAFÍA

ADRICHEM BOOGAERT, H. A. VAN (1967).- Devonian and Lower Carboniferous Conodonts of the Cantabrian Mountains (Spain) and their Stratigraphic Application. *Leidse Geologische Mededelingen*, **39**: 129-192.

ALBANESI, G.L. (1993).- *Clase Conodonta. Guía didáctica para el estudio de conodontes*. Tesis Doctoral de la Universidad Nacional de Córdoba, Argentina, 57 p. Inédita.

ALDRIDGE, R.J. (1987).- Conodont palaeobiology: a historical review. ALDRIDGE, R.J. (ed.); *Palaeobiology of conodonts*. British Micropalaeontological Society Series. Ellis Horwood, Chichester: 180 p.

ALDRIDGE, R. J. (1988).- Extinction and survival in the Conodonta. En: LARWOOD, G. P. (ed.); *Extinction and survival in the Conodonta*. Systematic Association Special. Clarendon Press, Oxford, **34**: 231-247.

ALDRIDGE, R. J., BRIGGS, D. E. G., CLARKSON, E. N. K. & SMITH, M. P. (1986).- The affinities of conodonts- new evidence from the Carboniferous of Edinburgh, Scotland. *Lethaia*, **19**: 279-291.

ALDRIDGE, R. J., BRIGGS, D. E. G., SMITH, M. P., CLARKSON, E. N. K. & CLARK, N. D. L. (1993).- The anatomy of conodonts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, **340**: 405-421.

Aldridge, R. J. & Purnell, M. A. (1996).- The conodont controversies. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**: 463-468.

ALEKSEEV, A. S., BARSKOV, I. S. & MIGDISOVA, A. V. (1984).- O Konodontach Pogranichnykh sloev Gzelskogo i Kasimovskogo Jarusov Verchnego Karbona v Karere Rusavkino. (Moskovskaja Oblast). En: Izdatelstbo Moskovskogo Universiteta (ed.); *Paleontologiseskaja kharakteristika strotipiceskikh i Oporiykh Razrezov Karbona Mosckovskoj Sineklizy*. University of Moscow Press: 152 p.

ALEKSEEV, A. S., MIGDISOVA, A. V. & BARSKOV, I. S. (1984).- O konodontakh Serpukhovaskogo iapusa skvazhiny butovo (Moskva). En: MENNEN, V. V. (ed.); *Paleontologueskaia kharakteristika stratotipuiueskikh i opornykh razrezov Karbona Moskovskoi Sineklizy*. University of Moscow Press: 34-43.

ANDREIS, R. R. & WAGNER, R. H. (1983).- Estudio de los abanicos aluviales en el borde norte de la cuenca Westphaliense B de Peñarroya-Belmez (Córdoba). En: LEMOS DE SOUSA, M. J. (ed.); *Contributions to the Carboniferous geology and paleontology of the Iberian Peninsula*. Instituto Nacional de Investigação Científica (INIC): 171-223.

APALATEGUI, O., BORRERO, J. & HIGUERAS, P. (1985a).- División en grupos de rocas en Ossa-Morena oriental. En: *5ª Reunión del Grupo de Ossa-Morena, Instituto Geológico y Minero de España*. Temas Geológicos y Mineros, **7**: 73-80.

APALATEGUI, O., BORRERO, J., HIGUERAS, P., ROLDÁN, F. J. & SÁNCHEZ-CARRETERO, R. (1985b).- *Memoria del mapa de Villaviciosa de Córdoba (901)*. Mapa Geológico de España, escala 1: 50.000, Instituto Geológico y Minero de España: 66 p.

APALATEGUI, O., HIGUERAS, P., PÉREZ-LORENTE, F. & ROLDÁN, F. J. (1985c).- *Memoria del mapa de Espiel (880)*. Mapa Geológico de España, escala 1:50.000, Instituto Geológico y Minero de España: 85 p.

ARMENGOT, J & MARTÍNEZ-DÍAZ, C. (1972).- El Carbonífero al Sur del Batolito de los Pedroches. *Revista Española de Micropaleontología*, nº extraordinario: 211-213.

ARMSTRONG, H. A. & PURNELL, M. A. (1987).- Dinantian conodont biostratigraphy of the Northumberland Trough. *Journal of Micropaleontology*, **6** (2): 97-112.

AUSTIN, R. L. (1974).- The biostratigraphic distribution of conodonts in Great Britain and the Republic of Ireland. En: BOUCKAERT & STREEL (eds.); *International Symposium on Belgian Micropaleontological Limits*. Geological. Survey of Belgium, 1974, **3**: 1-18.

AUSTIN, R. L. (1976).- Evidence from Great Britain and Ireland concerning West European Dinantian conodont paleoecology. En: BARNES, C. R. (ed.); *Conodont paleoecology*. The Geological Association of Canada Special Paper, **15**: 201-224.

AUSTIN, R. L. & ALDRIDGE, R. J. (1973).- Conodonts from horizons with *Goniatites crenistria* PHILLIPS in North Wales and the Isle of Man. *Geological Magazine*, **110**: 37-42.

AUSTIN, R. L. & BARNES, C. (1973).- The biostratigraphic limitation of conodonts with particular reference to the base of the Carboniferous. *Bulletin de la Société Belge de Géologie, Paléontologie et d'Hydrologie*, **92** : 351-374.

AUSTIN, R.L., CONIL, R., GROESSENS, E. & PIRLET, H. (1974).- Etude biostratigraphique de l'encrinite de Tramaka. *Bulletin de la Société belge de Géologie, Paléontologie et d' Hydrologie*, **83**: 113-129.

AUSTIN, R. L., CONIL, R. & HUSRI, S. (1970).- Correlation and age of the Dinantian rocks north and south of the Shannon, Ireland. *Congrès Collection d' Université de Liège*, **55**: 179-192.

AUSTIN, R. L., & DAVIES, R. B. (1984).- Problems of recognition and implications of Dinantian conodont biofacies in the British Isles. En CLARK, D. L. (ed.); *Conodont biofacies and provincialism*. Geological Society of America Special paper, **196**: 195-228.

AUSTIN, R. L. & GROESSENS, E. (1972).- The origin and evolution of the Middle Dinantian Conodont genera *Doliognathus*, *Dollymae*, *Scaliognathus* and *Staurognathus* and related forms. *Annales de la Société Géologique de Belgique*, **95**: 229-238.

AUSTIN, R.L. & HUSRI, S. (1974).-Dinantian conodont faunas of County Clare, County Limerick and County Leitrim. An Appendix. En: BOUCKAERT & STREEL (eds.); *International Symposium on Belgian Micropaleontological Limits*. Geological. Survey of Belgium, 1974, **3**: 18-69.

AUSTIN, R. L. & MITCHELL, M. (1975).- Middle Dinantian platform conodonts from County Fermanagh and County Tyrone, Northern Ireland. *Bulletin of the Geological Survey of Great Britain*, **55** : 43-54.

AZCÁRATE, J. I., OCÓN, J., RÍOS, S., ROBREDO, J. & RODRÍGUEZ, P. (1985).- Aportación a la interpretación de la cuenca carbonífera del Guadiato en las inmediaciones de Villanueva del Rey. *X Congrès International de Stratigraphie et Géologie du Carbonifère*, I: 519-522.

BAESEMANN, J. F. (1973).- Missourian (Upper Pennsylvanian) conodonts of northeastern Kansas. *Journal of Paleontology*, **47**: 689-710.

- BARNES, C. R. & FAHRAEUS, L. E. (1975).- Provinces, communities and the proposed nektobenthic habit of Ordovician conodontophorida. *Lethaia*, **8**: 133-149.
- BARNES, C. R., REXROAD, C. B. & MILLER, J. F. (1973).- Lower Paleozoic conodont provincialism. *Geological Society of America Special paper*, **141**: 157-190.
- BARSKOV, I. S. (1987).- *Fauna and biostratigraphy of Devonian-Carboniferous boundary deposits in Berchogur (Mugodzhary)*. Publication House "Nauka", Moscow, 120 p.
- BARSKOV, I. S. & ALEKSEEV, A. S. (1979).- Kamennougol'nye konodony Podmoskovia. En: *Stratigrafiia, paleontologiia i paleogeografiia karbona moskovskoi sineklizy*. Ministerstvo geologii RSFSR, geologueskii fond RSFSR, Trudy: 98-116.
- BARSKOV, I. S. & ALEKSEEV, A. S. & GOREVA, N. V. (1979).- Kamennougol'nye konodony podmoskovia. *Eighth International Congress on Carboniferous Stratigraphy and Geology, Compte Rendu*, **3**: 239-246, 324, 325.
- BARSKOV, I. S., ALEKSEEV, A. S., KONONOVA, L. I. & MIGDISOVA, A. V. (1987).- Opredelitel konodontav verknego devona i karbona. *Izdatelstbo Moskovskogo Universiteta, Moskva*: 1-144.
- BELKA, Z. (1985).- Lower Carboniferous conodont biostratigraphy in the northeastern part of the Moravia-Silesia Basin. *Acta geologica polonica*, **35**: 33-60.
- BELKA, Z. & GROESSENS, E. (1986).- Conodont succession across the Tournaisian-Visean boundary beds at Salet, Belgium. *Bulletin de la Societé Belge de Géologie*, **95**: 1-8.
- BENGTSON, S. (1976).- The structure of some Middle Cambrian conodonts, and the early evolution of conodont structure and function. *Lethaia*, **9**: 115-206.
- BENGTSON, S. (1983).- The early history of the Conodonta. *Fossil and Strata*, **15**: 5-19.
- BERGSTRÖM, S. M. & Sweet, W.C. (1966).- Conodonts from the Lexington Limestone (Middle Ordovician) of Kentucky and its lateral equivalents in Ohio and Indiana. *Bulletins of American Paleontology*, **50**: 271-441.
- BISCHOFF, G. (1957).- Die Conodonten-Stratigraphie des rheno-herzynischen Unterkonbans mit Berücksichtigung der Worklumeria-Stufe und der Devon/Karbon-Grenze. *Abhandlungen Hessental Landesamtes Bodenforsch*, **19**: 1-65.
- BITTER, P. H. VON (1972).- Environmental control of conodont distribution in the Shawnee Group (Upper Pennsylvanian) of eastern Kansas. *University of Kansas Paleontological Contributions*, **59**: 1-105.
- BITTER, P. H. VON & MERRILL, G. K. (1985).- *Hindeodus*, *Diplognathodus* and *Ellisonia* revisited: an identity crisis in th Permian. *Geologica et Palaeontologica*, **19**: 81-96.
- BITTER, P. H. VON & MERRILL, G. K. (1990).- Effects of Variation on the Speciation and Phylogeny of Diplognathodus. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **118**: 105-129.
- BITTER, P. H. VON & NORBY, R. (1994).- Ontogenetic development of Pa element cup microsculpture in *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL, 1941) (Conodonta, Carboniferous): Taxonomic implications. *Journal of Paleontology*, **68** (4): 861-869.

- BITTER, P. H. VON & PLINT, H. A. (1987).- Conodonts of the Windsor Group (Lower Carboniferous), Magdalen Islands, Quebec, Canada. *Journal of Paleontology*, **61**: 346-362.
- BITTER, P. H. VON & PLINT-GEBERL, H. A. (1982).- Conodont biostratigraphy of the Codroy Group (Lower Carboniferous), southwestern Newfoundland, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **19**: 193-221.
- BITTER, P. H. VON, SANDBERG, C. A. & ORCHARD, M. J. (1986).- Phylogeny, speciation, and palaeoecology of the Early Carboniferous (Mississippian) conodont genus *Mestognathus*. *Royal Ontario Museum. Life Sciences Contributions*, **143** : 1-115.
- BLESS, M. J. M., PAPROTH, E., WOLF, M. (1981).- Interdependence of basin development and coal formation in the west european Carboniferous. *Bulletin Centre Recherches, Exploration et Production. Elf-Aquitaine, Pau*, **5** (2): 535-553.
- BOOGAARD, M. VAN. DEN. (1992).- The recurrence of *Vogelgnathus campbelli*- dominated conodont faunas in the Viséan and early Namurian of the Cantabrian Mts (Spain): a reflection of sea-level fluctuations ?. *Scripta Geologica*, **99** : 1-33.
- BOUCKAERT, J. & HIGGINS, A. C. (1963).- La base du Namurien dans le Bassin de Dinant. *Bulletin de la Societé belge de Géologie*, **72** (2): 1-17.
- BRANSON, E. B. & MEHL, M. G. 1940. Caney Conodonts of Upper Mississippian Age. *Bulletin of Denison University*, **40**, *Journal of the Scientific Laboratories*, **35** : 167-178.
- BRANSON, E. B. & MEHL, M.G. (1941).- New and little known Carboniferous conodont genera. *Journal of Paleontology*, **15** (2): 97-106.
- BRIGGS, D. G., CLARKSON, E. N. K. & ALDRIDGE, R. J. (1983).- The conodont animal. *Lethaia*, **16**: 1-14.
- BROWN, L. M., REXROAD, C. B., EGGERT, D. L., & HOROWITZ, A. S. (1991).- Conodont paleontology of the providence limestone member of the Dugger formation (Pennsylvanian, Desmoinesian) in the southern part of the Illinois basin. *Journal of Paleontology*, **65** (6): 945-957.
- BUCHROITHNER, M. F. (1979).- Die Conodontenchronologie im Karbon der Pyrenäen. *Mitteilungen der österreichischer Geologische Gessellschaft*, **70**: 75-118.
- BUDINGER, P. (1965).- Conodont aus dem Oberdevon und Karbon des Kantabrischen Gebirges (Nordspanien). *Inauguration Dissertation Universität. Tübingen*, 1-103.
- BUTLER, M. (1973).- Lower Carboniferous conodont faunas from the eastern Mendips, England. *Palaeontology*, **16** (3): 477-517.
- CABANÁS, R. (1963).- Contribución al estudio del Carbonífero de los alrededores de Córdoba. Dos nuevos yacimientos fosilíferos del Viséense superior. *Breviora Geológica Asturica*, **7**: 63-67.
- CABANÁS, R. (1964).- Notas estratigráficas de la Provincia de Córdoba. *Notas y Comunicaciones Instituto Geológico y Minero de España*, **74**: 69-74.
- CABANÁS, R. & CABANÁS, R. (1917).- Failles inverses et chevauchements dans le Précambien et le Carbonifère du Nord de la Province de Cordoue (Espagne). *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris*, **278**, série D: 2271-2274.

- CALDERÓN, S. (1892).- Nota preliminar sobre la edad de las cuencas carboníferas del mediodía de España. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural, Serie II, I (XXI)*: 13 - 21.
- CARANDEL, J. (1922).- Contribución a la petrografía de la Sierra Morena. Rocas de Adamuz (Córdoba). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **22**: 312-315.
- CARBONELL, A. (1920).- Nuevos antecedentes acerca de la prolongación oriental de la cuenca de Belmez. *Boletín del Instituto Geológico de España*, **XLI**, I, 3ª serie: 281-309.
- CARBONELL, A. (1926).- La Sierra de Córdoba (borde meridional de la Meseta Ibérica). En: *Libro-guía de excursiones: "De Sierra Morena a Sierra Nevada"*, Excursión A-5. XIV Congreso Geológico Internacional, Madrid, Instituto Geológico de España, 16p.
- CARBONELL, A. (1927).- Tectónica andaluza. *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*: 1-127.
- CARBONELL, A. (1929).- Cobijaduras hercinianas de la cuenca de Belmez-Adamuz. *Notas y comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, **2**: 87-90.
- CHACÓN, J, DELGADO-QUESADA, M. & GARROTE, A. (1974).- Sobre la existencia de dos diferentes dominios de metamorfismo regional en la banda Elvas-Badajoz-Córdoba (Macizo Hespérico Meridional). *Boletín Geológico y Minero*, **85** (VI): 713-717.
- CHAPLIN, J. R. (1984).- Conodont biostratigraphy of Lower Carboniferous strata in the southern Appalachians. *Ninth International Congress on Carboniferous Stratigraphy and Geology, Compte Rendu*, **2**: 265-281.
- CHAUFF, K. M. (1983).- Multielement conodont species and an ecological interpretation of the Lower Osagean (Lower Carboniferous) conodont zonation from Midcontinent North America. *Micropaleontology*, **29**: 404-429.
- CHAUFFE, K. M. & NICHOLS, P. A. (1995).- Differentiating evolution from environmentally induced modifications in Mid-Carboniferous conodonts. *Palaeontology*, **38**, (4): 875-895.
- CHENG-YUAN, W. (1990).- Conodont Biostratigraphy of China. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt*, **118**: 591-610.
- CLARK, D. L., SWEET, W. C., BERGSTROM, S. M., KLAPPER, G., AUSTIN, R. L., RHODES, F. H. T., MULLER, K. J., ZIEGLER, W., LINDSTROM, M., MULLER, J. F. & HARRIS, A. G. (1981).- Conodonta. En: ROBISON, R. A. (ed.); *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part W Miscellaneous Supplement 2*. Geological Society of America & University of Kansas: 220 p.
- CLARKE, W. J. (1960).- Scottish Carboniferous Conodonts. *Transactions of the Edinburgh Geological Society, Edinburgh*, **18** (I): 1-31.
- COLLINSON, C., SCOTT, A. J. & REXROAD, C. B. (1962).- Six charts showing biostratigraphic zones, and correlations based on Conodonts from the Devonian and Mississippian rocks of the upper valley. *Illinois State Geological Survey, Urbana*, **328**: 1-32.
- CONIL, R., GROESSENS, E., LALOUX, M & POTY, E. (1989).- La limite Tournaisien/Viseen dans la region-type. *Annales de la Société Géologique de Belgique*, **122** (1): 177-189.
- CONIL, R., GROESSENS, E. & LYS, M. (1973).- Etude micropaléontologique de la tranchee d'Yves-Gomezée (Tn3c-V1-V2, Belgique). *Bulletin de la Société Belge de Géologie*, **82** (1): 201-239.

CONRAD, J., LYS, M. & WEYANT, M. (1980).- Mise en évidence du Carbonifère moyen (Moscovien) au Sahara central-Bassin de Reggan et Conséquences paléogéographiques. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **7** (22), 1: 115-124.

CONWAY-MORRIS, S. (1976).- A new Cambrian Lophophorate from the Burgess shale of British Columbia. *Palaeontology*, **19**: 199-222.

CONWAY-MORRIS, S. (1985).- Conodontophorinds or conodontophages? A review of the evidence on the "Conodontochordates" from the Bear Gulch Limestone (Namurian) of Montana, U.S.A. En: DUTRO, T. & PJEFFERKORN, H. W. (eds.); *Palaeontology, Paleoecology, Paleogeographic*. Southern Illinois University Press, *Compte Rendu*, **5**: 473-480.

CONWAY-MORRIS, S. (1990).- *Typhloesus wellsi* (MELTON and SCOTT, 1973), a bizarre metazoan from the Carboniferous of Montana, U.S.A. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **327**: 595-624.

COOPER, C.L. (1939).- Conodonts from a Bushberg-Hannibal horizon in Oklahoma. *Journal of Paleontology*, **13**: 379-422.

CÓZAR, P. (1994).- *Bioestratigrafía con foraminíferos del Carbonífero Inferior de la Sierra del Castillo (Cuenca del Guadiato, Córdoba)*. Tesis de licenciatura de la Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, 271 p. Inédita.

CÓZAR, P. (1996).- Biozonas de foraminíferos de la Sierra del Castillo (banda central de la Cuenca del Guadiato, Córdoba). *Coloquios de Paleontología*, **48**: 47-72.

CÓZAR, P. (1998).- *Bioestratigrafía con foraminíferos del Carbonífero Inferior del Sector Norte del área del Guadiato*. Tesis Doctoral de la Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, 590 p. Inédita.

CÓZAR, P. (1999).- Eostaffellidae y Pseudoendothyridae del Mississippense del Área del Guadiato (Suroeste de España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geología)*, **95** (1-4): 83-99.

CÓZAR, P. (2000a).- Endothyraea y Tournayellacea (Foraminíferos del Mississippense del Área del Guadiato (Córdoba, España). *Revista Española de Micropaleontología*, **32** (3): 319-339.

CÓZAR, P. (2000b).- Tetrataxidae, Palaeotextulariidae y Biseriamminidae (Foraminiferida) del Mississippense del Área del Guadiato (Córdoba, España). *Coloquios de Paleontología 2000*, **51**: 35-68.

CÓZAR, P. (2000c).- Archaediscidae y Lasiodiscidae (Foraminiferida) del Mississippense (Carbonífero) del Área del Guadiato (Suroeste de España). *Revista Española de Micropaleontología*, **32** (2): 193-212.

CÓZAR, P. & MAMET, B. L. (2001).- *Planohowchinia* (Lasiodiscidae, Foraminiferida), a new Late Viséan genus, Southwestern Spain. *Journal of Foraminiferal Research*, **31**: 228-232.

CÓZAR, P. & RODRÍGUEZ, S. (1999a).- Propuesta de nueva nomenclatura para las unidades del Carbonífero Inferior del sector Norte del Área del Guadiato (Córdoba). *Boletín Geológico y Minero*, **110** (3): 237-254.

CÓZAR, P. & RODRÍGUEZ, S. (1999b).- Evolución sedimentaria del Carbonífero Inferior del área del Guadiato (España). *Boletín Geológico y Minero*, **110** (6): 663-680.

- CÓZAR, P. & RODRÍGUEZ, S. (1999C).- Sedimentología y bioestratigrafía del Viseense y Serpujoviense del área de Sierra Palacios, Valle del Guadiato (Córdoba, España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geología)*, **95** (1-4): 47-65.
- CÓZAR, P. & RODRÍGUEZ, S. (2000a).- Earlandiacea (Foraminiferida) del Carbonífero Inferior del Área del Guadiato (Suroeste de España). *Revista Española de Paleontología*, **15** (1): 89-99.
- CÓZAR, P. & RODRÍGUEZ, S. (2000b).- *Microproblemática* del Carbonífero Inferior del Área del Guadiato (Suroeste de España). *Revista Española de Paleontología*, **15** (2): 105-116.
- CÓZAR, P. & RODRÍGUEZ, S. (2001).- Precisiones sedimentológicas y bioestratigráficas en la Unidad del Fresnedoso, Área del Guadiato (Mississippiense, SO de España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geología)*, **96** (3-4): 69-84.
- CROUSILLES, M., DIXSAUT, C., LYS, M. & TAMAIN, G. (1976).- Sur les calcaires du Carbonifère inférieur du Nord de Coroué (Espagne) et leur âge Viséen supérieur d'après la microfaune. *Annales de la Société Géologique du Nord, Lille*. (1977), **XCVI** (4): 399-408.
- CUETO, L. A., GABALDÓN, V. & QUESADA, C. (1983).- Banda Meridional de la cuenca del Guadiato. En: *Folleto-guía de la excursión, 6-8 Abril 1983. Vª Reunión del Grupo de Ossa-Morena*. El Carbonífero inferior del Norte de la zona de Ossa-Morena: 42-50.
- DAVIES, W. E. Jr. (1975).- Significance of conodont distribution in the Tully Limestone (Devonian), New York State. *Journal of Paleontology*, **49**: 1097-1104.
- Delgado-Quesada, M. (1971).- ESQUEMA GEOLÓGICO DE LA HOJA Nº 878 DE AZUAGA (BADAJOZ). *Boletín Geológico y Minero*, LXXXII (III-IV): 277-286.
- DELGADO-QUESADA, M., LIÑÁN, E., PASCUAL, E. & PÉREZ-LORENTE, F. (1977).- Criterios para la diferenciación de dominios en Sierra Morena central. *Studia Geológica*, **12**: 75-90.
- DELGADO-QUESADA, M., GARROTE, A. & SÁNCHEZ-CARRETERO, R. (1985).- El magnetismo de la alineación La Coronada – Villaviciosa de Córdoba en su mitad oriental, zona de Ossa Morena. *Temas geológico Mineros*, **7**: 41-64.
- DOW, V.E. (1960). Magnetic separation of conodonts. *Journal of Paleontology*, **34** (4): 738-743.
- DREESSEN, R., SANDBERG, C. A. & ZIEGLER, W. (1986).- Review of Late Devonian conodont biostratigraphy and biofacies models as applied to the Ardenne shelf. *Annales de la Société Géologique de Belgique*, **109**: 27-49.
- DRUCE, E. C. (1969).- Devonian and Carboniferous conodonts from the Bonaparte Gulf Basin, northern Australia. *Bulletin of the Bureau of Minins Resources, Geology and Geophysics of Australia*, **98**: 3-157.
- DRUCE, E. C. (1970).- Conodonts from the Garra formation (Lower Devonian), New South Wales. *Bulletin of the Bureau of Minins Resources, Geology and Geophysics of Australia*, **116** : 29-63.
- DRUCE, E. C. (1973).- Upper Paleozoic and Triassic conodont distribution and the recognition of biofacies. En : RHODES, F. H. T. (ed.); *Conodont Paleozoology*. Geological Society of America, Special Papers, **141** : 191-237.
- DU BOIS, E. P. (1943).- Evidence on the nature of conodonts. *Journal of Paleontology*, **17** : 155-159.

- DUNN, D.L. (1965).- Late Mississippian conodonts from the Bird Spring Formation in Nevada. *Journal of Paleontology*, **39** (6): 1145-1150.
- DUNN, D. L. (1970).- Middle Carboniferous conodonts from western United States and phylogeny of the platform group. *Journal of Paleontology*, **44**: 312-342.
- EBNER, F. (1977).- Die Gliederung des Karbons von Graz mit Conodonten. *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt. B.A., Wien*, **120** (2): 449-493.
- ELIAS, M. K. (1956).- Upper Mississippian and Lower Pennsylvanian formations of south-central Oklahoma. *Petroleum geology of southern Oklahoma*, **1**: 56-134.
- ELIAS, M. K. (1959).- Some Mississippian conodonts from the Ouachita Mountains. En: *Geology of the Ouachita Mountains Symposium*. Dallas and Ardmore Geological Societies Guidebook: 141-165.
- ELLISON, S.P., Jr. (1944). The composition of conodonts. *Journal of Paleontology*, **18**: 133-140.
- ELLISON, S. P. Jr. & GRAVES, R. W. Jr. (1941).- Lower Pennsylvanian (Dimple limestone) conodonts of the Marathon Region, Texas. *Missouri School of Mines and Metallurgy Bulletin, Technical Series*, **14** (3): 1-21.
- EPSTEIN, A. G., EPSTEIN, J. B. & HARRIS, L. D. (1977).- Conodont Color Alteration- an Index to Organic Metamorphism. *Geological Survey, Professional Paper*, **995**: 1-27.
- FALCES (1998).- *Estudio de los corales rugosos solitarios y sin disepimentos del Carbonífero de Ossa-Morena septentrional*. Tesis doctoral de Facultad de Ciencias Geológicas la Universidad Complutense de Madrid, 620 p. Inédita.
- FLÜGEL, H. & ZIEGLER, W. (1957).- Die Gliederung des Oberdevons und Unterkarbons am Steinberg westlich von Graz mit Conodonten. *Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark*, **87**: 25-61.
- FORTEY, R. A. & BARNES, C. R. (1977).- Early Ordovician conodont and trilobite communities of Spitsbergen: Influence of biogeography. *Alcheringa*, **1**: 297-340.
- GABALDÓN, V. (1990a).- Plataformas siliciclásticas externas: Facies y su distribución areal (Plataformas dominadas por tormentas). Parte I: Procesos sedimentarios y facies. *Boletín Geológico y Minero*, **101** (5): 701-760.
- GABALDÓN, V. (1990b).- Plataformas siliciclásticas externas: Facies y su distribución areal (Plataformas dominadas por tormentas). Parte II: Análisis de cuencas. *Boletín Geológico y Minero*, **101** (6): 827-857.
- GABALDÓN, V. (1993).- The Lower Carboniferous of Ossa-Morena, Spain. A model of an ancient storm-dominated shelf. *Comptes Rendus XII Internacional Congress Carboniferous-Permian*, Buenos Aires, 1993, **2**: 437-452.
- GABALDÓN, V., GARROTE, A. & QUESADA, C. (1983a).- Cuenca de Valdeinfierno y Cuenca de Benjarafe. En: *Vª Reunión del Grupo de Ossa-Morena. El Carbonífero Inferior del norte de la zona de Ossa-Morena*. Folleto-guía de la Excursión, 6-8 Abril 1983: 7-25.

GABALDÓN, V., GARROTE, A. & QUESADA, C. (1983b).- El Carbonífero Inferior del norte de la zona de Ossa-Morena. Introducción. En: *Vª Reunión del Grupo de Ossa-Morena. El Carbonífero Inferior del norte de la zona de Ossa-Morena*. Folleto-guía de la Excursión, 6-8 Abril 1983: 1-7.

GABALDÓN, V., QUESADA, C. & CUETO, L. A. (1983c).- The Lower Carboniferous in the southern strip of the Guadiato Area. En: QUESADA, C. & GARROTE, A. (codired.); *Field Trip D, Carboniferous geology of the Sierra Morena*. X Congrès International de Stratigraphie et de Geologie du Carbonifère, Madrid 1983, En. Adaro de Investigaciones Mineras: 32-39.

GABALDÓN, V., GARROTE, A. & QUESADA, C. (1985a).- El Cárbonífero inferior del norte de la zona de Ossa-Morena. (SW de España). *Comptes Rendus X Congrès International de Stratigraphie et de Geologie du Carbonifère*, Madrid 1983, *Instituto Geológico y Minero de España*, **3**: 173-186.

GABALDÓN, V., GARROTE, A. & QUESADA, C. (1985b).- Geología del Carbonífero Inferior del norte de Ossa-Morena. Introducción a la excursión 5ª Reunión del Grupo de Ossa-Morena. En: *Vª Reunión del Grupo de Ossa-Morena*. Instituto Geológico y Minero de España, *Temas Geológicos y Mineros 7*: 101-105.

GABBOTT, S. E., ALDRIDGE, R. J. & THERON, J. N. (1995).- A giant conodont with preserved muscle tissue from the Upper Ordovician of South Africa. *Nature*, **374**: 800-803.

GARCIA-LOPEZ, S. (1984).- Terminología morfológica de conodontos compuestos y de plataforma. *Revista de Biología de la Universidad de Oviedo*, **2**: 95-105.

GARCÍA-LÓPEZ, S. & SANZ-LÓPEZ, J. (2002).- Devonian to Lower Carboniferous conodont biostratigraphy of the Bernesga Valley section (Cantabrian Zone, NW Spain). En: GARCÍA-LÓPEZ, S. & BASTIDA, F. (eds.); *Palaeozoic conodonts from Northern Spain*. Publicaciones del Instituto Geológico y Minero de España, Serie: Cuadernos del Museo Geominero. **1**: 163-205.

GARCÍA-LÓPEZ, S. & TRUYOLS, (1995).- Treinta años de investigaciones sobre conodontos en la Península Ibérica. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias. Córdoba, Argentina*, **60**, entregas 3ª y 4ª: 501-516.

GEDIK, I. (1974).- Conodonten aus den Unterkarbon der Karnischen Alpen. *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt, Wien*, **31**: 1-29.

GEITGEY, J. E. & CARR, T. R. (1987).- Temperature as a factor affecting conodont diversity and distribution. En : AUSTIN, R. L. (ed.) ; *Conodonts Investigative Techniques and Applications*. Ellis Horwood, Chichester : 241-255.

GLOBENSKY, Y. (1967).- Middle and Upper Mississippian conodonts from the Windsor Group of the Atlantic Provinces of Canada. *Journal of Paleontology*, **41**: 432-448.

GRAYSON, R. C. Jr. (1990).- Canyon Creek : A significant exposure of a predominantly mudrock succession recording essentially continuous deposition from the Late Devonian through the Middle Pennsylvanian. En : RITTER, S. M. (ed.); *Early to Middle Paleozoic conodont biostratigraphy of the Arbuckle Mountains, southern Oklahoma*. Oklahoma Geological Survey, Guidebook, **27** : 85-105.

GRAYSON, R. C. Jr., DAVIDSON, W. T., WESTERGAARD, E. H., ATCHLEY, S. C., HIGHTOWER, J. H., MONAGHAN, P. T., POLLARD, C. (1985).- Mississippian " Pennsylvanian" (Mid-Carboniferous)

boundary conodonts from the Rhoda Creek Formation. Homoceras equivalent in North America. *Courier Forschungsinstitut institut Senckenberg, Frankfurt.*, **74**: 149-180.

GRAYSON, R. C. Jr., MERRILL, G. K. & LAMBERT, L. L. (1990).- Carboniferous gnathodontid conodont apparatuses: evidence of a dual origin for Pennsylvanian taxa. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt*, **118**: 353-396.

GRAYSON, R. C. Jr., MERRILL, G. K. & MILLER, J. F. (1987). Early and late Paleozoic conodont faunas of the Llano Uplift region, central Texas: biostratigraphy, systemic boundary relationships, and stratigraphic importance. *Baylor University and Geological Society of America*: 1-154.

GROMCZAKIEWICZ-LOMNICKA, A. (1974).- Upper Visean conodont fauna from the Carboniferous limestone north of Krzeszowice (environs of Cracow, Poland). *Rocznik Polskiego Towarzystwo Geologicznego*, **44**: 475-482.

GROTH, J. (1911a).- Note préliminaire sur le bassin houlier de Belmez. *Bulletin de la Société Géologique de France*: 83-84.

GROTH, J. (1911b).- Sur le Primaire de la Sierra Morena. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences*, Paris: 231-232.

GROTH, J. (1914).- La tectonique de la Sierra Morena. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences*, Paris, **158** (2): 1944-1946.

GUNNEL, F. H. (1931).- Conodonts from the Fort Scott Limestone of Missouri. *Journal of Paleontology*, **5** (3): 244-255.

GUTSCHICK, R. C., & SANDBERG, C. A. (1983).- Mississippian continental margins of the Conterminous United States. En: *The Shelfbreak: critical interface on Continental Margins*, *SEPM Spec. Publ.*, Tulsa, **33**: 79-96.

HARLEY, J. (1861). On the Ludlow bone-bed and its crustacean remains. *Quarterly Journal of the Geological Society, London*, **17**: 542-552.

HASS, W. H. (1951).- Age of Arkansas novaculite. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, **35** (12): 2526-2541.

HASS, W. H. (1953).- Conodonts of the Barnett Formation of Texas. *U.S. Geological Survey Profesional Papers*, **243** (F): 69-94.

HECKEL, P. H. & BAESEMANN, J. F. (1975).- Enviromental interpretation of conodont distribution in upper Pennsylvanian (Missourian) megacyclothems in Eastern Kansas. *American Association of Petroleum Geologist Bulletin*, **59**: 486-509.

HEDBERG, H. D. (1976).- *International stratigraphic guide*. Wiley, J. & sons, New York: 1-200.

HERNÁNDEZ-PACHECO, E. (1917).- El problema de la investigación científica en España: año y medio de investigación geológica. En: *Asociación Española para el proceso de las Ciencias: conferencia de Sevilla*, **3**: 65-93.

HERNÁNDEZ-PACHECO, F. & CABANÁS, R. (1970).- Notas estratigráficas de la provincia de Córdoba. El Carbonífero y sus brechas de pendiente de talud submarino. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geología)*, **68**: 165-169.

- HIGGINS, A.C. (1961).- Some Namurian conodonts from North Staffordshire. *Geological Magazine, London*, **48**: 210-224.
- HIGGINS, A.C. (1962).- Conodonts from the "Griotte" limestone of north-west Spain. *Notas y comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, **65**: 5-22.
- HIGGINS, A.C. (1971).- Conodont biostratigraphy of the late Devonian-early Carboniferous rocks of the South Central Cantabrian Cordillera. *Trabajos de Geología de la Universidad de Oviedo*, **3** (I): 179-192.
- HIGGINS, A. C. (1975).- Conodont zonation of the late Viséan-early Westphalian of the south and central Pennines of northern England. *Bulletin of the Geological Survey of Great Britain*, **53** : 1-90.
- HIGGINS, A. C. (1981).- The distribution of conodonts in relation to the palaeogeography of late Viséan-Namurian time. En : NEALE, J. W. & BRASIER, M. D. (eds.); *Microfossils from Recent and Fossil Shelf Seas*. Ellis Horwood, Chichester: 37-51.
- HIGGINS, A. C. (1982).- Systematic palaeontology, conodonts. 328-339. En: HIGGINS, A. C. & WAGNER-GENTIS, C. H. T.; Conodonts, goniatites and the biostratigraphy of the earlier Carboniferous from the Cantabrian Mountains, Spain. *Palaeontology*, **25**: 313-350.
- HIGGINS, A. C. (1985).- The Carboniferous system, Part 2 – Conodonts of the Silesian subsystem from Great Britain and Ireland. En: HIGGINS, A. C. & AUSTIN, R. L. (eds.); *A Stratigraphical Index of Conodonts*. The British Micropalaeontological Society, Ellis Horwood Limited, Chichester: 210-227.
- HIGGINS, A. C. & AUSTIN, R. L. (eds.) (1985).- *A Stratigraphical Index of Conodonts*. The British Micropalaeontological Society, Ellis Horwood Limited, Chichester: 1-263.
- HIGGINS, A. C. & BOUCKAERT, J. (1968).- Conodont stratigraphy and palaeontology of the Namurian of Belgium. *Mémoires Explicatives. Cartes Géologiques et Minières de la Belgique, Bruxelles*, **10**: 1-64.
- HIGGINS, A. C., RICHARDS, B. C., & HENDERSON, C. M. (1991).- Conodont biostratigraphy and paleoecology of the western Canada sedimentary basin. En: ORCHARD, M. J. & MCCracken, A. D., (eds.); *Ordovician to Triassic conodont paleontology of the Canadian Cordillera*. Geological Survey of Canada Bulletin, **417**: 215- 252.
- HIGGINS, A. C. & WAGNER-GENTIS, C. H. T. (1982).- Conodonts, goniatites and biostratigraphy of the earlier Carboniferous from the Cantabrian Mountains, Spain. *Paleontology*, **25** (2): 313-350.
- HINDE, G. J. (1879).- On conodonts from the Chazy and Cincinnati group of the Cambro-Silurian, and from the Hamilton and Genesee-shale divisions of the Devonian in Canada and the United States. *Quarterly Journal of the Geological Society, London*, **35**: 351-369.
- HINDE, G. J. (1900).- Notes and descriptions of the new species of Scottish Carboniferous conodonts. *Transactions of the Natural History Society of Glasgow*, **5**: 338-346.
- HOROWITZ, A. S. & REXROAD, C. B. (1982).- An evaluation of statistical reconstruction of multielement conodont taxa from Middle Chesterian rocks (Carboniferous) in Southern Indiana. *Journal of Paleontology*, **56**: 959-969.

- HUSRI, S. & AUSTIN, R. (1985).- Carboniferous and Triassic conodonts from Syrian boreholes. *Journal of Micropaleontology*, **4** (2): 93-99.
- IGO, H. (1973).- Lower Carboniferous conodonts from the Akiyoshi Limestone Group, Southwest Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan*, n. ser. **92**: 185-199.
- IGO, H. & KOBAYASHI, F. (1974).- Carboniferous conodonts from the Itsukaichi District, Tokyo, Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan*, n. ser. **96**: 411-426.
- IGO, H. & KOIKE, T. (1968).- Carboniferous conodonts from Kuantan, Malaya. *Geology and Palaeontology of SE Asia*, **V**: 26-30.
- JEPPSON, L. (1971).- Elements arrangement in conodont apparatuses of *Hindeodella* type and similar forms. *Lethaia*, **4**: 101-123.
- JEPPSON, L. (1987).- Lithological and conodont distributional evidence for episodes of anomalous oceanic conditions during the Silurian. En: ALDRIDGE, R. J. (ed.); *Palaeobiology of Conodonts*. Ellis Horwood, Chichester: 129-145.
- JULIVERT, M. (1983).- El Carbonífero: Evolución de la sedimentación y desarrollo de la orogénesis Herciniana. En: *Libro Jubilar J. M. Ríos, Geología de España, I*; Publicaciones del Instituto Geológico y Minero de España: 311-338.
- KLAPPER, G. & BARRICK, J. E. (1978).- Conodont ecology: Pelagic versus benthic. *Lethaia*, **11**: 15-23.
- KLAPPER, G. & PHILIP, G. M. (1971).- Devonian conodont apparatuses and their vicarious skeletal elements. *Lethaia*, **4**: 429-452.
- KOIKE, T. (1967).- A Carboniferous succession of conodont faunas from the Atetsu Limestone in Southwest Japan. (Studies of Asiatic Conodonts, part VI). *Science Reports. Tokyo Kyoiku Daigaku*, **9**: 279-318.
- KOVÁCS, S. & ÁRKAI, P. (1987).- Conodont alteration in metamorphosed limestones from northern Hungary, and its relationships to carbonate texture, illite crystallinity and vitrinite reflectance. En: AUSTIN, R. L. (ed.); *Conodonts. Investigative Techniques and Applications*. British Micropalaeontological Society Series. Ellis Horwood, Chichester: 1-422.
- KOZUR, H. & MOCK, R. (1977).- On the age of the Paleozoic of the Uppony Mountains (North Hungary). *Acta Mineralogica et Petrographica, Szeged*, **XXIII** (I): 91-107.
- KOZUR, H., MOCK, R. & MOSTLER, H. (1976).- Stratigraphische Neueinstufung der Karbonatgesteine der unteren Schichtenfolge von Ochtiná (Slowakei) in das oberste Visé und Serpukhovian (Namur A). *Geologische und Paläontologische Mitteilungen Innsbruck*, **6** (1): 1-29.
- KRUMHARDT, A. P., HARRIS, A. G. & WATTS, K., F. (1996).- Lithostratigraphy, Microlithofacies, and Conodont Biostratigraphy and Biofacies of the Wahoo Limestone (Carboniferous), Eastern Sadlerochit Mountains, Northeast Brooks Range, Alaska. *U.S. Geological Survey Professional Paper*, **1568**: 1-70.

- LANE, H. R. , SANDBERG, C. A. & ZIEGLER, W. (1980).- Taxonomy and phylogeny of some Lower Carboniferous conodonts and preliminary standard post-*Siphonodella* zonation. *Geology and Paleontology*, **14**: 117-163.
- LANE, H. R. & STRAKA, J.J., II (1974).- Late Mississippian and Early Pennsylvanian Conodonts Arkansas and Oklahoma. *Special Papers of the Geological Society of America*, **152**: 1- 144.
- LIAO, J. C. (2000).- *Bioestratigrafía con conodontos del Givetense (Devónico Medio) y Frasnense (Devónico Superior) de Renanué (Huesca, Pirineos Aragoneses)*. Tesis de Licenciatura, de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid, 52 p. Inédita.
- LINDSTRÖM, M. (1974).- The Conodont apparatus as a food-gathering mechanism. *Palaeontology*, **17**: 729-744.
- LIÑÁN, E. (1978).- Bioestratigrafía de la Sierra de Córdoba. *Tesis doctorales de la Universidad de Granada*, **191**: 1-212.
- LÓPEZ-AGÓS, E. (1923).- Síntesis paleontológica del Carbonífero español II. *Boletín de la Real Sociedad Española*: 302-312.
- LYS, M. & SERRE, B. (1957).- Etudes micropaléontologiques dans le Paléozoïque de la Montagne Noire. *Revue Institut Française de Pétrologie. Paris*, **12**: 783-833.
- LYS, M. & SERRE, B. (1958).- Contribution a la connaissance des microfaunes du Paléozoïque. Etudes micropaléontologiques dans le carbonifère marin des Asturies (Espagne). *Revue Institut Française de Pétrologie. Paris*, **13** (6): 881-892.
- MALLADA, L. (1880).- Reconocimiento geológico de la provincia de Córdoba. *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España*, **VII**: 1-55.
- MALLADA, L. (1889).- Memoria descriptiva de la cuenca carbonífera de Belmez. *Boletín de la comisión del Mapa Geológico de España*, **XXVI**: 1-80.
- MALLADA, L. (1927).- Sistemas Devoniano y Carbonífero. En: *Explicación del Mapa Geológico de España*. Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España, **III**: 323-357.
- MALLADA, L. & CARBONELL, A. (1914).- Zona sur de España. En: L. ADARO (coord.); España. *Congreso Geológico internacional del Canadá, Boletín del Instituto Tecnológico y Geominero de España*: 231-234.
- MAMET, B. L. (1974).- Une zonation par foraminifères du Carbonifère inférieur de la Téthys occidentale. *Comptes Rendus, 7º Congrès International du Carbonifère de Stratigraphie et Géologie*, **3**: 391-408.
- MAMET, B. L. & MARTÍNEZ, C. (1981).- Late Visean Microfossils of the las Caleras Bajas Limestone (Córdoba, Spain). *Revista española de Micropaleontología*, **13** (1): 105-118.
- MAPES, R. H. & REXROAD, C. B. (1986).- Conodonts from the Imo Formation (Upper Chesterian), North-central Arkansas. *Geologica et Palaeontologica*, **20**: 113-123.
- MARKS, P. & WENSINK, H. (1970).- Conodonts and the age of the "Griotte" Limestone Formation in the Upper Aragon Valley (Huesca, Spain). *Köninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen-Amsterdam, Proceedings, Serie B*, **73** (3): 238-275.

- MATTHEWS, S. C. (1969).- Two conodont faunas from the Lower Carboniferous of Chudleigh, South Devon. *Palaeontology*, **12** (2): 276-280.
- MATTHEWS, S. C. & NAYLOR, D. (1973).- Lower Carboniferous conodont faunas from South-west Ireland. *Palaeontology*, **16** (2): 335-380.
- MATTHEWS, S. C. & THOMAS, J. M. (1974).- Lower Carboniferous conodonts faunas from north-east Devonshire. *Palaeontology*, **17** (2): 371-385.
- MCGOFF, H.J. (1991).- The hidrodynamics of conodonts elements. *Lethaia*, **24**: 235-247.
- MELTON, W. (1972).- The Bear Gulch limestone and the first conodont bearing animals. *Montana Geological Society, 21st annual field conference*: 65-68.
- MELTON, W. & SCOTT, H. W. (1970).- Progress report on the study of the conodont-bearing animal. *Geological Society of America, Abstracts with Programs*, **2**: 395.
- MELTON, W. & SCOTT, H. W. (1973).- Conodont-Bearing Animals from the Bear Gulch Limestone, Montana. *Geological Society of America Special Paper*, **141**: 31-65.
- MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, J. R. (1978).- Conodontos de la Formación Genicera en el corte de Entrago (Teverga, Asturias). *Breviora Geologica Astúrica*, **22** (1-2): 1-7.
- MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, J. R. (1991).- *Conodontos del Carbonífero Inferior y Medio de la Cordillera Cantábrica*. Tesis Doctoral de la Universidad de Oviedo, 283 p. Inédita.
- MERRILL, G. K. (1973). Pennsylvanian nonplatform conodont genera I: *Spathognathodus*. *Journal of Paleontology*, **47**: 289- 314.
- MERRILL, G. K. (1980).- Preliminary report on the restudy of conodonts from the Barnett Formation. En : WINDLE, D. L. Jr. (ed.). *Geology of the Llano Region, central Texas*. Guidebook to the Annual Field Trip of the West Texas Geological Society, Publication, **80-73** : 115-204.
- MERRILL, G. K., BITTER, P. H. VON (1984).- Facies and frequencies among Pennsylvanian conodonts: Apparatuses and abundances: *Geological Society of America, Special Papers*, **196**: 251-261.
- MERRILL, G. K., BITTER, P. H. VON. & GRAYSON, R. C. JR. (1990).- The Generic Concept in Conodont Paleontology – Growth, Changes and Developments in the last two Decades. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **118**: 397-408.
- MERRILL, G. K. & GRAYSON, R. C. (1987).- Stop 3B – Type Chappel. 67-72. En: GRAYSON, R. C., MERRILL, G. K. & MILLER, J. F. (eds.); *Early and Late Paleozoic faunas of the Llano Uplift region, central Texas-biostratigraphy, systematic boundary relationships, and stratigraphic importance, a guidebook*. 21 st Annual Meeting of the SouthCentral Section of the Geological Society of America. Baylor University, Waco, Texas: 1-158.
- MERRILL, G. K. & MERRILL, S. M. (1974).- Pennsylvanian non-platform conodonts, IIa: the dimorphic apparatus of *Idioprioniodus*. *Geologica et Palaeontologica*, **8**: 119-130.
- METCALFE, I. (1980a).- Upper Carboniferous conodont faunas of the Panching Limestone, Pahang, West Malaysia. *Palaeontology*, **23** (2): 297-314.

- METCALFE, I. (1980b).- Conodont faunas and age of the Raygill Quarry Limestones (Embsay Limestone), Lothersdale, Yorkshire. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, **43** (2): 169-178.
- METCALFE, I. (1981).- Conodont zonation and correlation of the Dinantian and early Namurian strata of the Craven Lowlands of northern England. *Reports of the Institut of Geological Sciences*, Londres, **80** (10): 1-70.
- METCALFE, I. (1983).- Southeast Asia. En: DIAZ, D. M. (ed.); *The Carboniferous of the world*. International Union of Geological Sciences Publication, **16**: 213-243.
- MORENO-EIRIS, E. PEREJÓN, A., RODRIGUEZ, S & FALCES, S. (col. CÓZAR, P., FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, E. & FERNÁNDEZ-REMOLAR, D.) (1995).- Field Trid D: Palaeozoic Cnidaria and Porifera from Sierra Morena. *VII International Symposium on fossil Cnidaria and Porifera*, Madrid 1995: 1-68
- MÜLLER, K. J. & NOGAMI, Y. (1971).- Über den Feinbau der Conodonten. *Memoirs of th Faculty of Science, Kyoto University, Geology and Mineralogy Series*, **38**: 1-88.
- MURPHY, M. A. & SALVADOR, A. (eds.) (1999).- *International Subcommission on Stratigraphic Classification of IUGS, International Commission on Stratigraphy*. International stratigraphic guide; an abridged version, Episodes. **22** (4): 255-271.
- NAMY, J. (1980).- Marble Falls algal bank complex, Marble Falls, Texas. 172-202. En: WINDLE, D. (ed.); *Geology of the Llano Region, central Texas. Guidebook to the Annual Field Trip of the West Texas Geological Society, October 19-20, 1980*. West Texas Geological Society, Waco, Texas: 1-246.
- NICOLL, R. S. & REXROAD, C. B. (1975).- Stratigraphy and conodont paleontology of the Sanders Group (Mississippian) in Indiana and adjacent Kentucky. *Bulletin of the Indiana Department of Natural Resources*, **51**: 1-36.
- NORBY, R. D. (1976).- *Conodont apparatuses from Chesterian (Mississippian) strata of Montana and Illinois*. Tesis Doctoral de la Universidad de Illinois de Urbana Champaign, 295 p. Inedita.
- NORBY, R. D. & AVCIN, M. J. (1987).- Contact microradiography of conodont assemblages. En: AUSTIN, R. L. (ed.); *Conodonts: Investigative Techniques and Applications*. Ellis Horwood, Chichester: 153-167.
- NORBY, R. D. & REXROAD, C. B. (1985).- *Vogelgnathus*, a new Mississippian Conodont genus. *Geological Survey Professional Papers, Washington*, **50**: 1-14.
- NÖSSING, L., EBNER, F. & FLÜGEL, H. W. (1977).- Zur Geologie des Eichkogels bei Rein nordwestlich von Graz. *Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark*, **107**: 81-88.
- ORTUÑO, M. G. (1971).- Middle Westphalian strata in South-West Spain. *Comptes Rendus 6° Congrèss International du Carbonifère*, **3**: 1275-1293.
- OVER, J. O. (1992).- Conodonts and the Devonian-Carboniferous boundary in the Upper Woodford shale, Arbuckle Mountains, South-Central Oklahoma. *Journal of Paleontology*, **66** (2): 293-311.

- PANDER, C. H. (1856).- *Monographie der fossilen Fische des silurische Systems der russisch-baltischen Gouvernements*. Akademie des Wissenschaft, St. Petersburg: 1-91.
- PARIS, F., LE HERISSE, A., PELHATE, A. & WEYANT, M. (1982).- Les formations carbonifères et la phase bretonne dans le synclinorium du Ménez-Bélair: Essai de Synthèse. *Bulletin de la Société Géologique et Minière de Bretagne*, (C) 14 (2): 19-33.
- PARRÁN, M. (1876).- Nota sobre la Geología de la cuenca de Belmez. *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España*, III: 169-175.
- PEREZ-LORENTE, F. (1979).- Geología de las Zonas de Ossa-Morena al norte de Córdoba (Pozoblanco-Belmez-Villaviciosa de Córdoba). *Tesis doctorales de la Universidad de Granada*, 281: 1-340.
- PERRET, M. F. (1976).- Données récentes de la micropaléontologie dans l' étude du Carbonifère marin des Pyrénées. *Annales de la Société Géologique du Nord*, 97: 77-85.
- PERRET, M. F. (1977).- Données récentes de la micropaléontologie dans l' étude du Carbonifère marin des Pyrénées. *Annales de la Société Géologique du Nord*, XCVII : 77-85.
- PERRET, M. F. (1993).- Recherches micropaléontologiques et biostratigraphiques (Conodontes – Foraminifères) dans le Carbonifère Pyreneen. *Actes du Laboratoire de Géologie Sédimentaire et Paléontologie de l' Université Paul-Sabatier Toulouse, Série 2, Mémoires*, 21: 1-597.
- PIERCE, R. W. & LANGENHEIM, R. L. Jr. (1974).- Platform conodonts of the Monte Cristo Group, Mississippian, Arrow Canyon Range, Clark County, Nevada. *Journal of Paleontology*, 48: 149-169.
- PIETZNER, H., VAHL, J., WERNER, H., & ZIEGLER, W. (1968).- Zur chemischen Zusammensetzung und Mikromorphologie der Conodonten. *Paleontographica*, 128: 115-152.
- PLUSQUELLEC, Y., PELHATE, A., ROLET, J. & WEYANT, M. (1982).- Découverte de calcaire tournaisien supérieur et de conglomérats (Viséen Supérieur probable) pres de la bordure occidentale du Bassin de Chateaulin (Massif Armoricaín, France). *Bulletin de la Société Géologique et Minière de Bretagne*, (C), 14 (2): 1-17.
- POHLER, S. M. L. & BARNES, C. R. (1990).- Conceptual Models in Conodont Paleocology. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt*, 118 : 409-440.
- PURNELL, M. A. (1993).- The *Kladognathus* apparatus (conodonta, Carboniferous): homologies with ozarkodinids, and the prioniodinid bauplan. *Journal of Paleontology*, 67 (5): 875-882.
- PURNELL, M. A. (1995).- Large eyes and vision in conodonts. *Lethaia*, 28: 187-188.
- Purnell, M. A., Aldridge, R. J., Donoghue, P. C. J. & Gabbott, S. E. (1995).- CONODONTS AND THE FIRST VERTEBRATES. *ENDEAVOUR*, 19: 20-27.
- PURNELL, M. A. & BITTER, P. H. VON, (1992).- *Vogelgnathus* NORBY and REXROAD (Conodonta): New species from the Lower Carboniferous of Atlantic Canada and Northern England. *Journal of Paleontology*, 66 (2): 311-332.
- PURNELL, M. A., DONOGHUE, P. C. J. & ALDRIDGE, R. J. (2000).- Orientation and anatomical notation in conodonts. *Journal of Paleontology*, 74 (1): 113-122.

- QUESADA, C. (1983).- El Carbonífero de Sierra Morena. En: Martínez-Díaz, C. (coord.); *Carbonífero y Pérmico de España*. Ministerio de Industria y Energía, Instituto Geológico y Minero de España: 243-278.
- RAMIREZ-VIU, F. (1994).- *Estudio de los corales rugosos del Carbonífero del sector del Arroyo de la Juliana (Cuenca del Guadiato, Córdoba)*. Tesis de Licenciatura de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid, 84 p. Inédita.
- REJEBIAN, V. A., HARRIS, A. G. & HUEBNER, J. S. (1987).- Conodont color and textural alteration: An index to regional metamorphism, contact metamorphosis, and hydrothermal alteration. *Bulletin of the Geological Society of America*, **99**: 471-479.
- REXRoad, C.B. (1957).- Conodonts from the Chester series in the type area of southwestern Illinois. *Illinois State Geological Survey Report of Investigations*, **199**: 1-43.
- REXRoad, C.B. (1958).- Conodonts from the Glen Dean Formatio (Chester) of the Illinois Bassin. *Illinois State Geological Survey Report of Investigations*, **209**: 1-27.
- REXRoad, C. B. (1981).- Conodonts from the Vienna Limestone Member of the Branchville Formation (Chesterian) in southern Indiana. *Indiana Geological Survey Occasional Paper*, **34**: 1-16.
- REXRoad, C. B. (1993).- "Conodonts from coal balls in the Springfield coal member of the Petersburg formation (Desmoinesian, Pennsylvanian) in southern Indiana. *Proceedings of the Indiana Academy of Science*, **102**: 83-91.
- REXRoad, C. B. & BURTON, R. C. (1961).- Conodonts from the Kinkaid Formation (Chester) in southern Illinois. *Journal of Paleontology*, **35** (6): 1143-1158.
- REXRoad, C. B. & FURNISH, W. M. (1964).- Conodonts from the Pella Formation (Mississippian), South Central Iowa. *Journal of Paleontology*, **38** (4): 667-676.
- REXRoad C. B. & HOROWITZ, A. S. (1990).- Conodont Paleoecology and Multielement Associations of the Beaver Bend Limestone (Chesterian) in Indiana. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **118**: 493-537.
- REXRoad C. B. & LIEBE, R. M. (1962).- Conodonts from the Paoli and equivalent formations in the Illinois Basin. *Micropaleontology*, **8**: 509- 514.
- REXRoad, C. B. & MERRILL, G. K. (1985).- Conodont Biostratigraphy and Paleoecology of Middle Carboniferous Rocks in Southern Illinois. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt*, **74**: 35-64.
- REXRoad, C. B. & NICOLL, R. S. (1965).- Conodonts from the Menard Formation (Chester Series) of the Illinois Basin. *Indiana Geological Survey Bulletin*, **35**: 1-28.
- REXRoad, C. B. & SCOTT, A. J. (1964).- Conodont zones in the Rockford limestone and the lower part of the New Providence Shale (Mississippian) in Indiana. *Bulletin of the Indiana Department of Conservation, Geological Survey*, **30**: 1-54.
- REYNOLDS, M.J. (1970).- A Lower Carboniferous conodont fauna from Flintshire, North Wales. *Bulletin of the Geological Survey of Great Britain*, **32**: 1-20.

- RHODES, F. H. T. & AUSTIN, R. L. (1971).- Carboniferous conodont faunas of Europe. *Geological Society. America Memoir*, **127**: 317-352.
- RHODES, F.H.T., AUSTIN, R. L. & DRUCE, E.C. (1969).- British Avonian (Carboniferous) conodont faunas and their value in local and intercontinental correlation. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, **5**: 1-313.
- RICE, W.D. & LANGENHEIM, R.L. Jr. (1974).- Conodonts of the Battleship Wash Formation, Late Mississippian, Arrow Canyon Range, Clark County, Nevada. *Wyoming Geological Association Earth Science Bulletin*, June 1974: 19-36.
- RODRÍGUEZ, S. (1985).- Aportación de los corales rugosos a la datación del Devónico y Carbonífero de Ossa-Morena. En: *5ª reunión del Grupo de Ossa Morena*. Temas Geológicos y Mineros, Instituto Geológico y Minero de España, **7**: 1-6.
- RODRÍGUEZ, S., CALVO-GONZALEZ, A., CÓZAR, P. & FALCES, S. (1996).- Sucesiones carbonatadas de edad Namuriense en la banda central de la cuenca del Guadiato (Córdoba). En: PALACIOS, T., & GOZALO, R. (eds.); *Comunicaciones XII Jornadas de Paleontología*, Badajoz: 105-108.
- RODRÍGUEZ, S. & FALCES, S. (1996).- Los corales rugosos del Carbonífero de Ossa-Morena: estado actual de los conocimientos. *Revista Española de Paleontología*, Número extraordinario: 97-102.
- RODRÍGUEZ, S., HERNANDO, J. M., RODRÍGUEZ-CURT, L. (2002).- Estudio de los corales lithostrotiónidos del Viseense (Misisipiense) de la Unidad de la Sierra del Castillo (Córdoba, España). *Revista Española de Paleontología*, **17**(1): 13-36.
- RODRÍGUEZ, S., HERNANDO, J. M & SAID, I. (2001).- Estudio de los corales con aulos del Viseense (Carbonífero) de la Unidad de la Sierra del Castillo (Área del Guadiato, SO de España). *Coloquios de Paleontología*, 2001, **52**: 85-94.
- RODRÍGUEZ, S. RODRÍGUEZ-CURT, L. & HERNANDO, J. M. (2001).- Estudio de los Aulophyllidae (Rugosa) from the Sierra del Castillo Unit (Córdoba, Spain). *Coloquios de Paleontología*, 2001, **52**: 47-78.
- RODRÍGUEZ-CAÑERO, R. (1993).- *Contribución al estudio de los conodontos del paleozoico del complejo Maláguide (Cordillera Bética)*. Tesis Doctoral de la Universidad de Málaga, 474 p. Inédita.
- RODRÍGUEZ-MARTÍNEZ, M. (1998).- *Estudio sedimentológico y paleontológico de los montículos del Viseense de la Sierra de la Estrella (Córdoba)*. Tesis de Licenciatura de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid, 102 p. Inédita.
- RODRÍGUEZ-MARTÍNEZ, M., MORENO-GONZÁLEZ, I., RODRÍGUEZ, S., & MAS, R. (2000).- Sedimentación de plataforma interna-externa con desarrollo de montículos en el Viseense del sector central de la Sierra de la Estrella (Carbonífero, Córdoba). *Coloquios de Paleontología*, **51**: 9-33.
- ROUNDY, P.V. (1926).- The micro-fauna. PartII. In: ROUNDY, GIRTY & GOLDMAN (eds.); *Mississippian formations of San Saba County, Texas*. U.S. Geological Survey Professional Papers, Washington, **146**: 5-17.

- SANDBERG, C. A. (1976).- Conodont biofacies of late Devonian *Polygnathus styriacus* zone in western united states. En: BARNES, C. R. (ed.); *Conodont paleoecology*. The Geological Association of Canada Special Paper, **15**: 171-186.
- SANDBERG, C. A. & GUTSCHICK, R. C. (1979).- Guide to Conodont biostratigraphy of Upper Devonian and Mississippian Rocks along the Wasatch front and Cordilleran Hingeline, Utah. *Brighan Young University Geology Studies*, **26** (3): 107-133.
- SANDBERG, C. A. & GUTSCHICK, R. C. (1984).- Distribution, microfauna, and source-rock potencial of Mississippian Delle phosphatic member of Woodman formation and equivalents, Utah and adjacent states. In WOODWARD, J., MEISSNER, F. & J. L. CLAYON (eds.); *Hydrocarbon Source Rocks of the Greater Rocky Mountain Region*. Rocky Mountain Association of Geologists, Denver: 135-178.
- SANSOM, I. J., SMITH, M. P., ARMSTRONG, H. A. & SMITH, M. M. (1992).- Presence of the Earliest Vertebrate Hard Tissues in Conodonts. *Science*, **256**: 1308-1311.
- SANSOM, I.J., SMITH, M. P. & SMITH, M. M. (1994).- Dentine in conodonts. *Nature*, **368**: pag. 591.
- SANZ-LOPEZ. J. (1995).- *Estratigrafia y Bioestratigrafia (Conodontos) del Silúrico Superior-Carbonífero Inferior del Pirineo Oriental y Central*. Tesis Doctoral del Departamento de Geología Dinàmica, Geofísica i Paleontologia de la Universitat de Barcelona, 717 p. Inédita.
- SANZ-LÓPEZ, J. (2002).- Devonian and Lower Carboniferous rocks from the Cadí nappe (eastern Pyrenees). En: GARCÍA-LÓPEZ, S. & BASTIDA, F. (eds.); *Palaeozoic conodonts from Northern Spain*. Publicaciones del Instituto Geológico y Minero de España, Serie: Cuadernos del Museo Geominero, **1**: 419-438.
- SARMIENTO, G. & GARCÍA-LÓPEZ, S. (1996).- El método del Índice de Alteración del Color (CAI) de los conodontos – limitaciones y posibilidades. Ejemplos de su aplicación en el Hercínico Ibérico. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, **9** (1-2): 112-123.
- SAVAGE, N. M. & BARKELEY, S. J. (1985).- Early to Middle Pennsylvanian conodonts from the Klawak Formation and the Ladrones Limestone, southeastern Alaska. *Journal of Paleontology*, **59** (6): 1451-1475.
- SCHÖNLAUB, H. P. & KREUTZER, L. H. (1993).- Lower Carboniferous Conodonts from the Cima di Plotta Section (Carnic Alps, Italy). *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt*, **136** (1): 247-269.
- SCOTT, H. W. (1942).- Conodont assemblages from the Heath formation, Montana. *Journal of Paleontology*, **16**: 293-300.
- SCOTT, H. W. (1969).- Discoveries bearing on the nature of the conodont animal. *Micropaleontology*, **15**: 420-426.
- SCOTT, H. W. (1973).- New Conodontochordata from the Bear Gulch Limestone (Namurian, Montana). *Michigan State University, Paleontological Series*, **1**: 81-100.
- SCOTT, A. J. & COLLINSON, C. W. (1961).- Conodont faunas from the Louisiana and McCraney Formations of Illinois, Iowa and Missouri. *Kansas Geological Society, 26 th Annual Field Conference Guidebook*: 110-141.

- SEDDON, G. & SWEET, W. C. (1971).- An ecologic model for conodonts. *Journal of Paleontology*, **45**: 869-880.
- SERRE, B. & LYS, M. (1960).- Repartition de quelques conodontes dans le Dévonien et le Carbonifère inférieur de France et de Belgique. *International Geological Congress, 21, Report, Part 6, Proceeding Section 6, Pre-Quaternary micropaleontology*: 35-40.
- SKOMPSKI, S. (1996).- Stratigraphic position and facies significance of the limestone bands in the subsurface Carboniferous succession of the Lublin Upland. *Acta geologica polonica*, **46**, (3-4): 171-268.
- SOMERVILLE, H. E. A. & SOMERVILLE, I. D. (1998).- Late Viséan conodont biostratigraphy and biofacies in the Kingscourt area, Ireland. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, **37** (2-3): 443-464.
- SPARLING, D. R. (1984).- Paleoecologic and paleogeographic factors in the distribution of lower Middle Devonian conodonts from north-central Ohio. En: CLARK, D. L. (ed.); *Conodont biofacies and provincialism*. Geological Society of America, Special Papers, **196**: 113-125.
- SPASSOV, C. (1965).- Unterkarbon in Bulgarien. *Reports of the Bulgarian Geological Society*, **26** (2): 157-167.
- SPASSOV, C. & FILIPOVIC, I. (1967).- Devonian and Carboniferous conodont fauna from North/western Servia (Yugoslavia). *Bulletin of the Geological Institut, Series Paleontology*, **16**: 53-86.
- STANLEY, E. A. (1958).- Some Mississippian conodonts from the high-resistivity shale of the Nancy Watson no. 1 well in northeastern Mississippi. *Journal of Paleontology*, **32**: 459-476.
- STONE, J. J. (1991). Arundian (Lower Carboniferous) Conodonts from South Wales. *Special Papers in Palaeontology*, **46**: 1-63.
- STONE, J. J. & GERAGHTY, D. A. (1994).- A predictive template for the apparatus architecture of the Carboniferous conodont *Idioproniodus*. *Lethaia*, **27**: 139-142.
- SWEET, W. C. (1977).- *Hideodus*. En: ZIEGLER, W. (ed): *Catalogue of conodonts*, **3**, Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung: 203-224.
- SWEET, W. C. (1981).- Morphology and composition of elements. Macromorphology of elements and apparatuses. En: ROBISON, R. A. (ed.); *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part W, Miscellanea, Supplement 2 Conodonta*. Geological Society of America & University of Kansas: W5-W20.
- SWEET, W. C. (1988).- *The Conodonta: Morphology, taxonomy, paleoecology and evolutionary history of a long-extinct animal phylum*. Oxford monographs on geology and geophysics, **10**: 1-212.
- SWEET, W. C. & CLARK, D. L. (1982).- Family *Anchignathodontidae* CLARK, 1972. En: CLARK, D. L. et al. (eds); *Treatise on invertebrate paleontology, part W, supplement 2 Conodonta*. Geological Society of America, University of Kansas: W166-W169.
- SWEET, W. C. & DONOGHUE, P. C. J. (2001).- Conodonts: Past, present, future. *Journal of Paleontology*, **75** (6): 1174-1184.

- SWEET, W. C. & SCHÖNLAUB, H. P. (1975).- Conodont of the Genus *Oulodus* BRANSON & MEHL, 1933. *Geologica et Paleontologica*, **9**: 41-59.
- SZANIAWSKI, H. (1982).- Chaetognath grasping spines recognised among Cambrian protoconodonts. *Journal of Paleontology*, **56**: 806-810.
- SZANIAWSKI, H. (1983).- Structure of protoconodont elements. *Fossil and Strata*, **15**: 21-27.
- THOMPSON, T. L. (1967).- Conodont zonation of lower Osagean Rocks (Lower Mississippian) of southwestern Missouri. *Missouri Geological Survey and Water Research Report Inventory*, **39**: 1-88.
- THOMPSON, T. L. (1972).- Conodont biostratigraphy of Chesterian strata in southwestern Missouri, *Missouri Geological Survey Water Research Report Inventory*, **50**: 1-40.
- THOMPSON, T. L. (1979).- A Gnathodont lineage of Mississippian Conodonts, *Lethaia, Oslo*, **12**: 227-234.
- THOMPSON, T. L. & FELLOWS, L. D. (1970).- Stratigraphy and Conodont biostratigraphy of Kinderhookian and Osagean (lower Mississippian) rocks of southwestrn Missouri and adjacent areas. *Missouri Geological Survey and Water Ressources, Rolla, Missouri*, **45**: 1-263.
- TYNAN, M. C. (1980).- Conodont biostratigraphy of the Mississippian Chainman Formation, western Millar County, Utah. *Journal of Paleontology*, **54** (6): 1282-1309.
- VARKER, W. J. & AUSTIN, R. L. (1974).- The significance of *Adetognathus unicornis* (REXROAD & BURTON) in the Mirk Fell Beds (E2a) of the north of England. *Journal of Earth Science*, **8**: 399-408.
- VARKER, W. J. & SEVASTOPULO, G. D. (1985).- The Carboniferous System. Part 1 - Conodonts of the Dinantian Subsystem from Great Britain and Ireland, En: HIGGINS, A. C. & AUSTIN, R. L. (eds.); *A Stratigraphical Index of Conodonts*. The British Micropalaeontological Society, Ellis Horwood Limited, Chichester: 167-209.
- VOGES, A. (1959).- Conodonten aus dem Unterkarbon I und II (Gattendorfia- und Pericyclus-Stufe) des Sauerlandes. *Paläontologische Zeitschrift*, **33** (4): 226-314.
- WAGNER, R. H. (1998).- Sedimentary and Tectonic history of a strike-slip controlled basin of Early Westphalian age in soutwest Spain. *Abstracts 15th International Sedimentological Congress, Alicante 1998*, p. 809.
- WAGNER, R. H., COQUEL, R. & BROUTIN, J. (1983a).- Mississippian floras of the Sierra Morena, SW Spain: a progress report. En: LEMOS DE SOUSA, M. J. (ed.); *Contributions to the Carboniferous Geology and Paleontology of the Iberian Peninsula*: 101-126.
- WAGNER, R. H. en WAGNER, R. H., COQUEL, R., GABALDÓN, V., ROBLEDO, J., QUESADA, C., HERNÁNDEZ, J. & RODRÍGUEZ, P. (1983b).- The Westphalian B of the Peñarroya-Belmez-Espiel Coalfield. En: *Field trip D. X Congrèss International de Stratigraphie et de Geologie du Carbonifère, Madrid 1983*.
- WAGNER, R. H., HIGGINS, A. C. & MEYEN, S. V. (eds.) (1979).- The Carboniferous of the U.S.S.R. *Yorkshire Geological Society, Occasional Publications*, **4**: 1-247.

- WAGNER, R. H. & JURADO, J. (1988).- Geología de la cuenca carbonífera de Peñarroya y explotación de antracitas escondidas en un lentejón tectónico. *VII Congreso Internacional de Minería y Metalurgia*, Oviedo (Asturias), 16/22 Octubre, 1988: 225-241.
- WAGNER, R. H., REDONDO, E. & JURADO, J. (1984).- Actualidad de la investigación geológico-minera en la cuenca carbonífera del Guadiato (Córdoba). *VI Congreso Internacional de Minería y Metalurgia*, Barcelona, 1984, tomo I, Geología aplicada: 221-238.
- WALLISER, O.H. (1964).- Conodonten des Silurs. *Abhandlungen der Hessischen Landesamtes Bodenforschung*, **41**: 1-106.
- WARDLAW, B. R. (1985).- Latest Mississippian-Earliest Pennsylvanian (Namurian) conodont biostratigraphy of the northern Rocky Mountains. *X International Congress on Carboniferous Stratigraphy and Geology, Compte Rendu*, **4**: 391-401.
- WEBSTER, G. D. (1969).- Chester through Derry Conodonts and Stratigraphy of northern Clark and Southern Lincoln Counties, Nevada. *University of California Publications on Geological Sciences*, **79**: 1-121.
- WEDDIGE, K. & ZIEGLER, W. (1976).- The significance of *Icriodus* – *Polygnathus* ratios in limestones from the Eifelian, Germany. En: BARNES, C. R. (ed.); *Conodont paleoecology*. The Geological Association of Canada Special Paper, **15**: 187-199.
- WEDDIGE, K. & ZIEGLER, W. (1987).- Lithic and faunistic ratios of conodont sample data as facies indicators. En: AUSTIN, R. L. (ed.); *Conodonts Investigative Techniques and Applications*. Ellis Horwood, Chichester: 333-340.
- WEISFLOG, D. J. (1963).- *Stratigraphie des Unterkarbons in der Mulde von Belmez-Vacar (Provinz Córdoba, Spain)*. Tesis doctoral de la Universidad de Heidelberg, 158 p. Inédita.
- WIRTH, M. (1967).- Zur Gliederung des höheren Paläozoikums (Givet-Namur) im Gebiet des Quinto Real (Westpyrenäen) mit Hilfe von Conodonten. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **127** (2): 179-244.
- XIONG, J. F. & CHEN, L. Z. (1982).- The Carboniferous conodonts of Guizhou. *Papers of Stratigraphy and paleontology of Guizhou*, **1**: 33-52.
- YEGROS, S. & SANCHEZ, E. (1850).- Observaciones geognóstico-mineras sobre los terrenos de las inmediaciones de Espiel y Belmez. *Revista Minera*, **I** (1850): 132-141.
- YOUNGQUIST, W. & MILLER, A. K. (1949).- Conodonts from the Late Mississippian Pella beds of south-central Iowa. *Journal of Paleontology*, **23**: 617-622.
- ZIEGLER, W. (1960).- Die Conodonten aus den Geröllen des Zechstein Konglomerates von Rossenray (Südwestlich Rheinberg/Niederrhein). *Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen*, **6**: 391-406.
- ZIEGLER, W. (1962).- Taxionomie und Phylogenie Oberdevonischer Conodonten und ihre stratigraphische Bedeutung. *Abhandlungen des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung*, **38**: 1-166.
- ZIEGLER, W. (1981).- Catalogue of Conodonts. **4**: 445 S., 41 Taf., Stuttgart.

ZIEGLER, W. & LANE, H. R. (1987).- Cycles in conodont evolution from Devonian to mid-Carboniferous. En: ALDRIDGE, R. J. (ed.); *Palaeobiology of Conodonts*. Ellis Horwood, Chichester: 147-163.

ZIEGLER, W., SANDBERG, C. A. & AUSTIN, R. L. (1974).- Revision of *Bispathodus* group (Conodonta) in the Upper Devonian and Lower Carboniferous. *Geologica et Palaeontologica*, **8** : 97-112.

LÁMINAS

LÁMINAS

En el siguiente apartado se ilustran todos los elementos conodontales descritos en la sistemática, además de otros elementos que no han podido ser identificados, y de una muestra representativa de la gran variedad de fauna acompañante encontrada en el presente estudio de conodontos.

Todas las fotografías tienen al lado una escala gráfica:

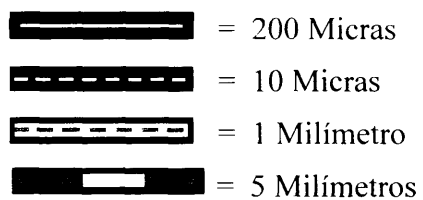


LÁMINA 1

Figuras: 1 – 4, 8: *Idiopriioniodus conjunctus* (GUNNELL, 1931)

- 1.- Elemento P. Vista oblicua inferior-lateral interna. SSE 2/7 – 18
- 2.- Elemento P. Vista lateral externa. SSE 2/7 – 18
- 3.- Elemento P. Vista lateral interna. SSE 2/7 – 18
- 4.- Elemento Sb. Vista lateral externa. SSE 2/7 – 78
- 8.- Elemento sin identificar. Vista lateral. SSE 2/7 – 67

Figuras: 5 – 7, 9- 17: *Idiopriioniodus healdi* (ROUNDY, 1926)

- 5.- Elemento sin identificar. SSE 1/5 – 72
- 6.- Detalle de un denticulo. CCS/10c – 07
- 7.- Elemento SC₃. Vista lateral. CCS/10c – 07
- 9.- Elemento Sa. Vista lateral oblicua. CCS/10c – 29
- 10.- Elemento Sb. Vista lateral interna. SSE 1/5 – 55
- 11.- Elemento Sc₂ (cúspide). CCS/13 – 23
- 12.- Elemento Sc₁ (cúspide). CCS/10c - 08
- 13.- Elemento Sa. Vista lateral oblicua. CCS/10c – 02
- 14.- Elemento Sc₁ (proceso posterior). CCS/13 – 50
- 15.- Elemento Sc₂ (proceso posterior). CCS/13 – 43
- 16.- Elemento sin identificar. CCS/10c – 28
- 17.- Elemento sin identificar. CCS/10c – 30

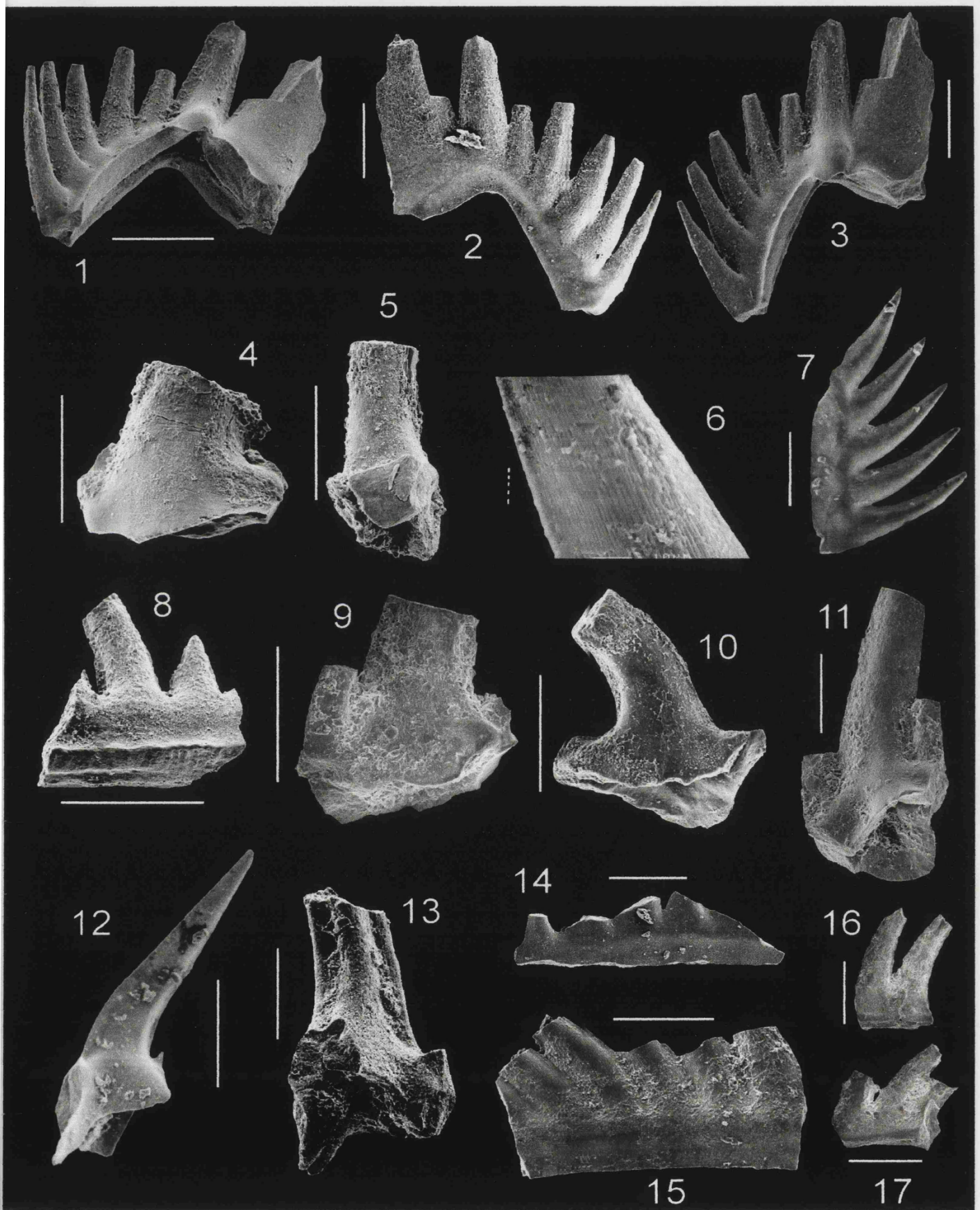


LÁMINA 2

Figuras: 1 – 5 *Bispathodus utahensis* SANDBERG & GUTSCHICK, 1984

- 1.- Elemento Pa. Vista lateral interna. COL/12 – 07
- 2.- Elemento Pa. Vista superior. COL/12 – 07
- 3.- Elemento Pa. Vista lateral externa. COL/12 – 07
- 4.- Elemento Pa. Vista superior. CCS/8 – 13
- 5.- Elemento M. Vista lateral. COL/12 – 09

Figuras: 6 – 13: *Kladognathus* spp.

- 6.- Elemento Pa-Pb. Vista lateral. CCS/10c – 01
- 7.- Elemento Sc. Vista lateral interna. CCS/13 – 25
- 8.- Elemento Pa-Pb. Vista lateral. CCS/10c – 27
- 9.- Elemento Sb-Sc. Vista lateral. COL/1 – 10
- 10.- Elemento M. Vista lateral externa. CCS/10b – 18
- 11.- Elemento M. Vista lateral interna. CCS/10b – 19
- 12.- Elemento Pa-Pb. Vista lateral. CCS/11b – 32
- 13.- Elemento Sb. Vista lateral. CCS/11b – 31

Figura: 14: *Kladognathus* ? sp.

- 14.- Elemento sin identificar. Vista lateral. COL/10 – 20



LÁMINA 3

Figuras 1 – 12: *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL, 1941)

- 1.- Elemento Pa. Vista superior. SSE 1/14 – 53
- 2.- Detalle de la ornamentación de los denticulos. Vista superior. SSE 1/14 – 53
- 3.- Elemento Pa. Vista lateral interna. SSE 2/7 – 02
- 4.- Elemento Pa. Vista superior. CCS/10b – 15
- 5.- Elemento Pa. Vista superior. COL/13 – 06
- 6.- Elemento Pa. Vista lateral interna. COL/13 – 06
- 7.- Elemento Pa. Vista inferior. COL/13 – 06
- 8.- Elemento Pa. Vista superior. SSE 2/7 – 62
- 9.- Elemento Pa. Vista superior. SSE 2/7 – 76
- 10.- Ápice posterior de elemento Pa. Vista oblicua inferior-lateral. CCS/10c – 26
- 11.- Elemento Sc. Vista lateral externa. COL/12 – 08
- 12.- Elemento Sc. Vista lateral interna. SSE 2/4a – 14



LÁMINA 4

Figuras: 2 – 4: *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL, 1941)

- 2.- Elemento M. Vista lateral externa. SSE 2/7 – 12
- 3.- Elemento M. Vista lateral externa. SSE 2/2a – 19
- 4.- Elemento M. Vista lateral interna. SSE 2/2a – 51

Figuras: 1, 5 – 10: *Vogelgnathus aff. postcampbelli* (AUSTIN & HUSRI, 1974)

- 1.- Elemento Sc ?. Vista lateral. CCS/10c -- 48
- 5.- Elemento Pa. Vista oblicua inferior-lateral. CCS/10c – 05
- 6.- Detalle de la ornamentación de los dentículos. Vista lateral. CCS/10c – 04
- 7.- Elemento Pa. Vista inferior. CCS/10c — 04
- 8.- Ápice posterior de elemento Pa. CCS/110c – 47
- 9.- Elemento Pa. Vista lateral. CCS/10c – 04
- 10.- Ápice posterior de elemento Pa. CCS//10c – 49

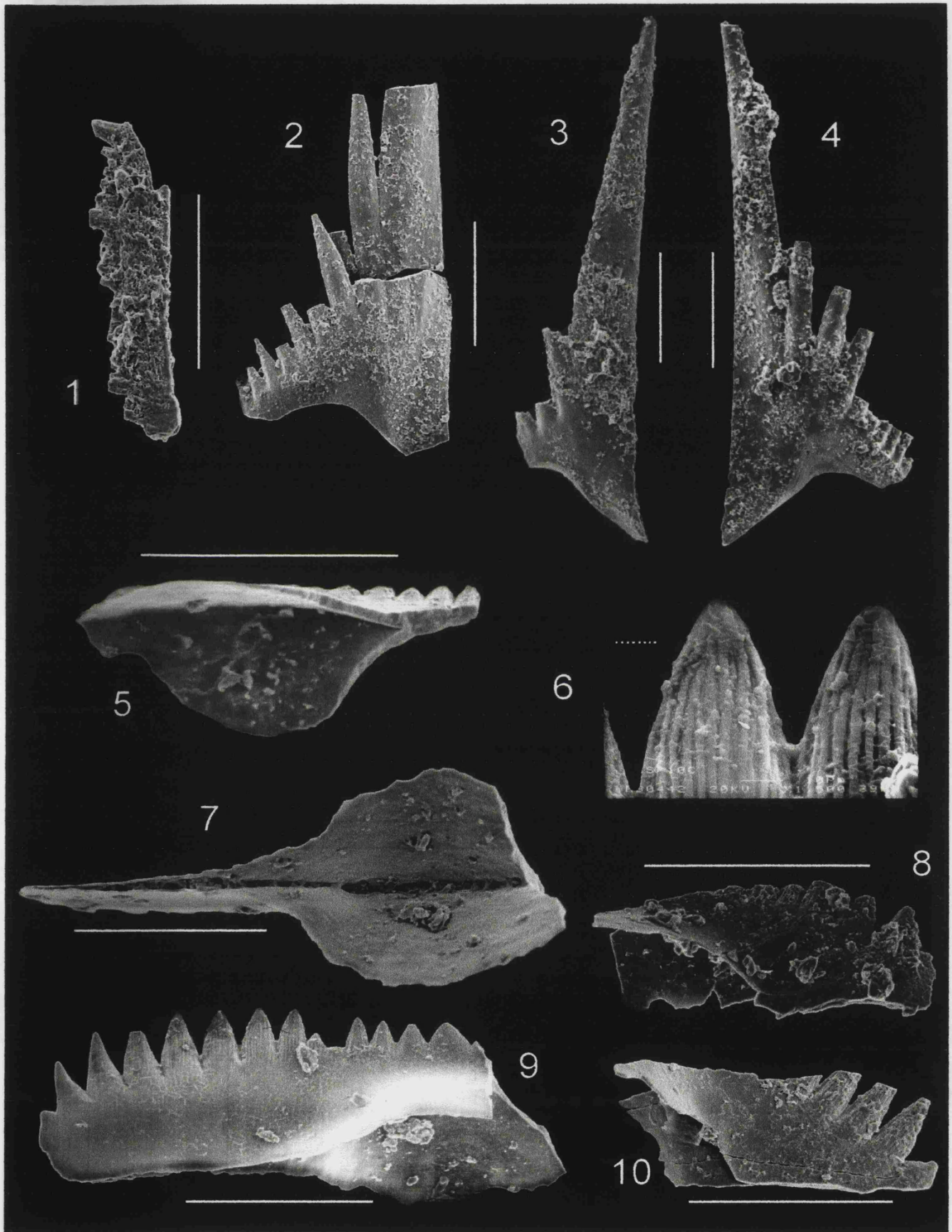


LÁMINA 5

Figuras 1 - 5: *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY, 1926)

- 1.- Elemento Pa (plataforma). Vista superior. SSE 2/7- 03
- 2.- Elemento Pa (plataforma). Elemento Pa. Vista inferior. SSE 2/7 - 03
- 3.- Elemento Pa (lámina libre). Vista lateral externa. COL/13 - 04
- 4.- Elemento Pa (lámina libre). Vista lateral oblicua. COL/13 - 05
- 5.- Elemento Pa (plataforma). Vista superior. COL/13 - 05

Figuras 6 - 7: *Gnathodus girtyi* HASS, 1953

- 6.- Elemento Pa. Vista lateral interna. SSE 2/7 - 04
- 7.- Elemento Pa. Vista superior. SSE 2/7 - 04

Figuras 8 - 11: *Gnathodus meischneri* AUSTIN & HUSRI, 1974

- 8.- Elemento Pa. Vista superior. SSE 2/7 - 74
- 9.- Fragmento de plataforma (elemento Pa). Vista superior. SSE 2/7 - 75
- 10.- Elemento Pa. Vista superior. SSE 2/7 - 08
- 11.- Elemento Pa. Vista inferior. SSE 2/7 - 08

Figuras 12 - 13: *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS, 1970

- 12.- Elemento Pa. Vista superior. SSE 1/5 - 09
- 13.- Elemento Pa. Vista inferior. SSE 1/5 - 09



LÁMINA 6

Figuras 1 – 3: *Gnathodus praebilineatus* BELKA, 1985

- 1.- Elemento Pa (plataforma). Vista superior oblicua. SSE 2/2a – 49
- 2.- Elemento Pa (plataforma). Vista inferior. SSE 2/2a – 49
- 3.- Elemento Pa (lámina libre). Vista lateral externa. SSE 2/2a – 50

Figuras 4, 8: *Gnathodus* spp.

- 4.- Elemento Pb. Vista lateral. SSE 2/7 – 10
- 8.- Elemento Pb. Vista lateral. SSE 2/7 – 05

Figuras 5 – 7: *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF, 1957

- 5.- Elemento Pa (plataforma). Vista superior. SSE 2/4a – 15
- 6.- Elemento Pa (plataforma). Vista lateral. SSE 2/4a – 15
- 7.- Elemento Pa (plataforma). Vista inferior. SSE 2/4a – 15

Figuras 9 – 13: *Hindeodus ? cristula* (YOUNGQUIST & MILLER, 1949)

- 9.- Elemento Pa. Vista lateral. SSE 2/2a – 17
- 10.- Elemento Pa. Vista lateral. SSE 2/2a – 65
- 11.- Elemento Sc (extremo anterior). Vista lateral. CCS/10b – 14
- 12.- Elemento Ma. Vista lateral. CCS/13 – 24
- 13.- Elemento Sc (extremo posterior). Vista lateral. CCS/10b – 17

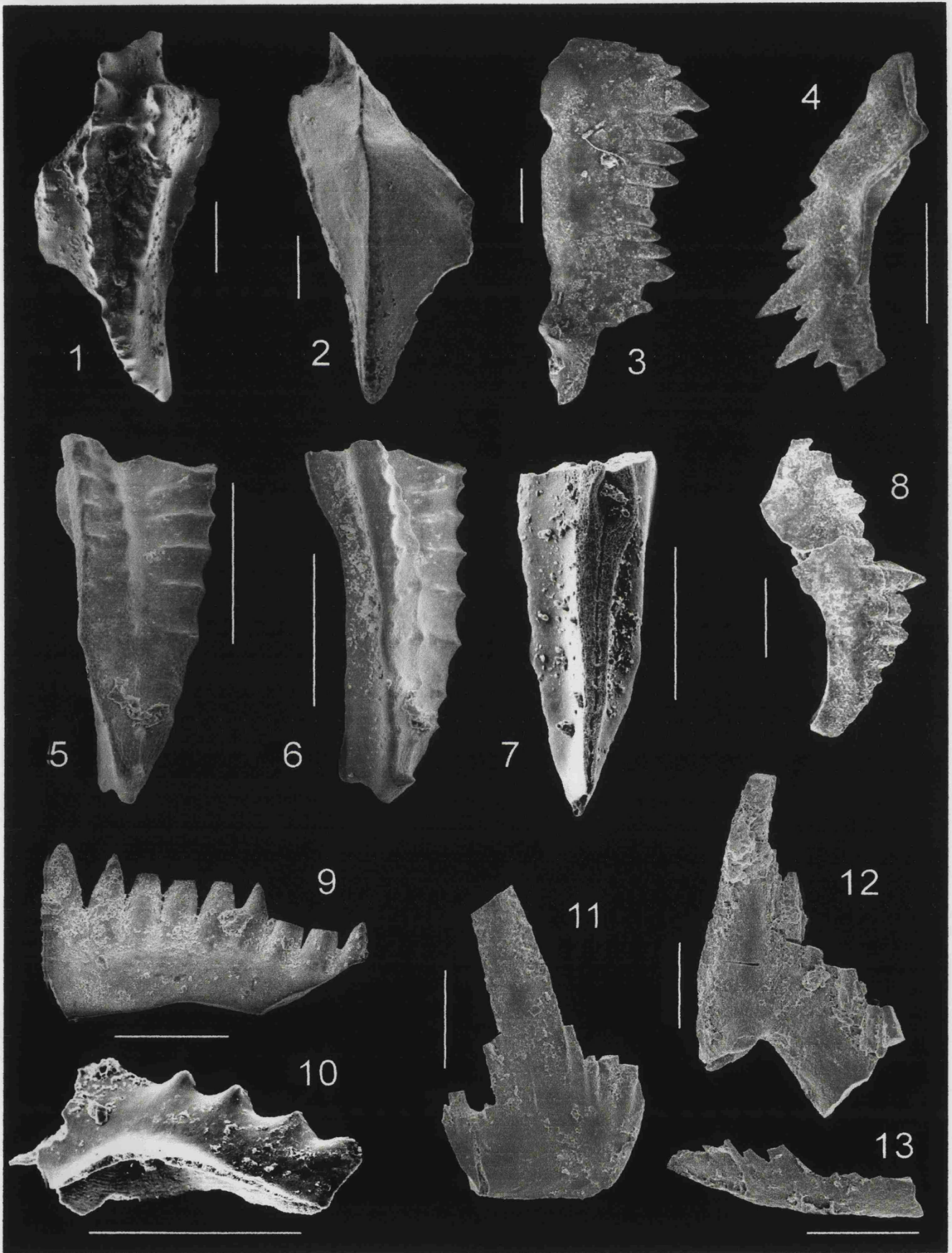


LÁMINA 7

Figuras: 1 – 6, 8 – 9, 11: *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER, 1960

- 1.- Elemento Pa (plataforma). Vista superior. CCS/8 – 34
- 2.- Elemento Pa (plataforma). Vista inferior. CCS/8 – 34
- 3.- Detalle de lámina libre (elemento Pa). Vista superior. CCS/8 – 33
- 4.- Elemento Pa. Vista superior. CCS/8 – 33
- 5.- Elemento Pa (plataforma). Vista superior. COL/13 – 01
- 6.- Elemento Pa (plataforma). Vista superior. SSE 2/7 – 07
- 8.- Elemento Pa. Vista superior. SSE 2/7 – 01
- 9.- Elemento Pa. Vista lateral interna. SSE 2/7 – 01
- 11.- Ápice posterior de elemento Pa. Vista superior. CCS/10c – 44

Figuras: 7, 12: *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF, 1957

- 7.- Elemento Pa (plataforma). Vista superior. SSE 1/14 – 54
- 12.- Elemento Pa (plataforma). Vista superior. SSE 2/7 – 06

Figura 10: *Gnathodus* sp.

- 10.- Elemento Pa (plataforma). Vista superior. SSE 1/5 – 152

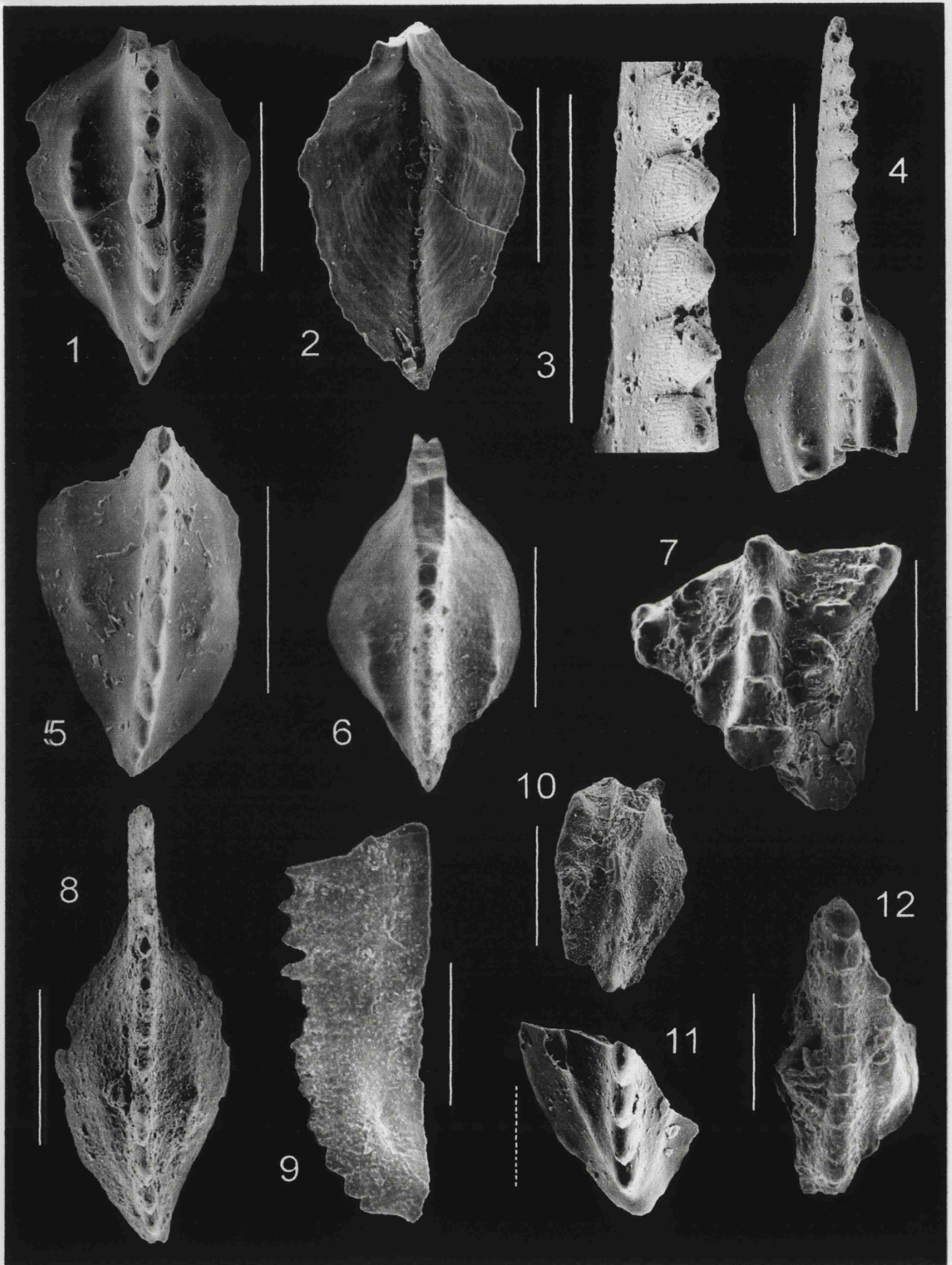


LÁMINA 8

Figuras: 1 – 2: *Gnathodus* spp.

- 1.- Elemento Sc. Vista lateral. SSE 2/7 – 57
- 2.- Elemento Sc. Vista lateral. SSE 2/7 – 28

Figuras: 3 – 11, 15. Elementos vicariantes y otros, sin identificar

- 3.- Elemento S. Vista lateral. CCS/10b – 21
- 4.- Elemento S. Vista lateral. SSE 1/12 – 71
- 5.- Elemento S. Vista lateral. CCS/10b – 20
- 6.- Elemento sin identificar. SSE 1/14 – 58
- 7.- Elemento S. Vista lateral. COL/13 – 03
- 8.- Elemento S. Vista lateral. CCS/13 – 42
- 9.- Elemento Pa. Vista lateral externa. SSE 2/5b – 52
- 10.- Elemento Pb?. Vista superior. COL/13 – 02
- 11.- Elemento Pb?. Vista lateral oblicua. COL/13 – 02
- 15.- Elemento Pb?. Vista lateral. SSE 1/12 – 70

Figuras: 12 – 14: Braquiópodos.

- 12.- Vista superior. CCS/10c - 09
- 13.- Vista superior. SSE 2/2a - 207
- 14.- Vista superior. SSE 2/2a – 37

Figura 16: Ostrácodo. Vista superior. CCS/10b – 204

Figura 17: Placa peduncular de crinoide. SSE 1/5 – 21

Figuras: 18 – 19: Gasterópodos

- 18.- Gasterópodo turritelado. Vista longitudinal. SSE 2/2a – 208
- 19.- Gasterópodo natícido. Vista longitudinal. SSE 1/12 – 205

Figuras: 20, 24: Fósiles sin identificar.

- 20.- CCS/10b – 37
- 24.- CCS/10c – 10

Figura 21: Perla de fosfato. COL/13 – 32

Figuras 22, 25 – 26: Foraminíferos

- 22.- SSE 1/14 – 22
- 25.- SSE 1/14 – 23
- 26.- CCS/8 – 35

Figura 23: Foraminífero - *Earlandia elegans* RAUZER-CHERNOUSORA & REITLINGER, 1937. COL/10 - 18

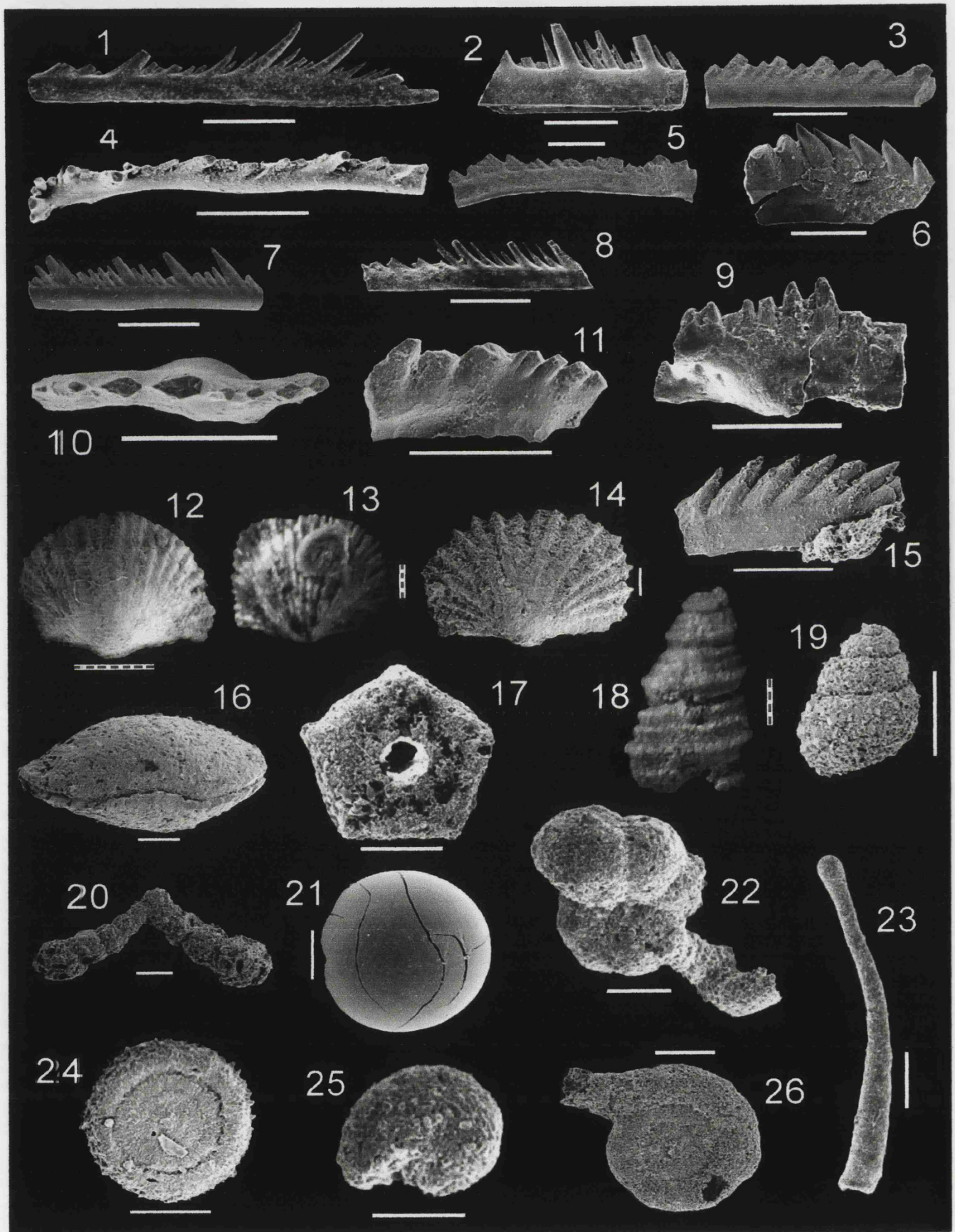


LÁMINA 9

Figuras: 1, 5 – 7: Espículas de esponjas.

1.-COL/5 – 29

5.- CCS/10b – 51

6.- COL/13 – 22

7.- SSE 2/2a – 73

Figura 2: Alga - *Falsocalcifolium punctatum* (MASLOV), emend. VACHORD & CÓZAR (en prep.). COL/5 – 30

Figura 3: Esponja. COL/13 – 33

Figura 4: Colonia de briozoos. COL/10 – 11

Figura 8: *Parathuramina ex gr. spinosa*. SSE 1/12 – 47

Figura 9: Coral – *Cyathaxonia cornu* MICHELIN, 1842. CCS/10c – 53

Figuras 10 – 14: Escamas de peces.

10.- Escama de la **Superfamilia Ctenacanthoidea** ZANGERL, 1981. SSE 2/7 – 11

11.- Escama de **paleonisciforme**. COL/13 – 21

12.- Escama de **elasmobranquio**. SSE 1/12 – 61

13.- Escama de **elasmobranquio**. CCS/2 – 38

14.- Escama de **elasmobranquio**. COL/13 – 31

Figura 15: Vértebra de pez. CCS/8 – 39

Figura 16: Diente de elasmobranquio. SSE 2/2a – 35

Figura 17: Diente de paleonisciforme. COL/10 – 12

Figuras: 18, 21: Ictiolitos indet. SSE 1/12 – 41; 42

Figuras: 19, 20, 22: Dientes de paleonisciformes. COL/10 – 14; 15; 16

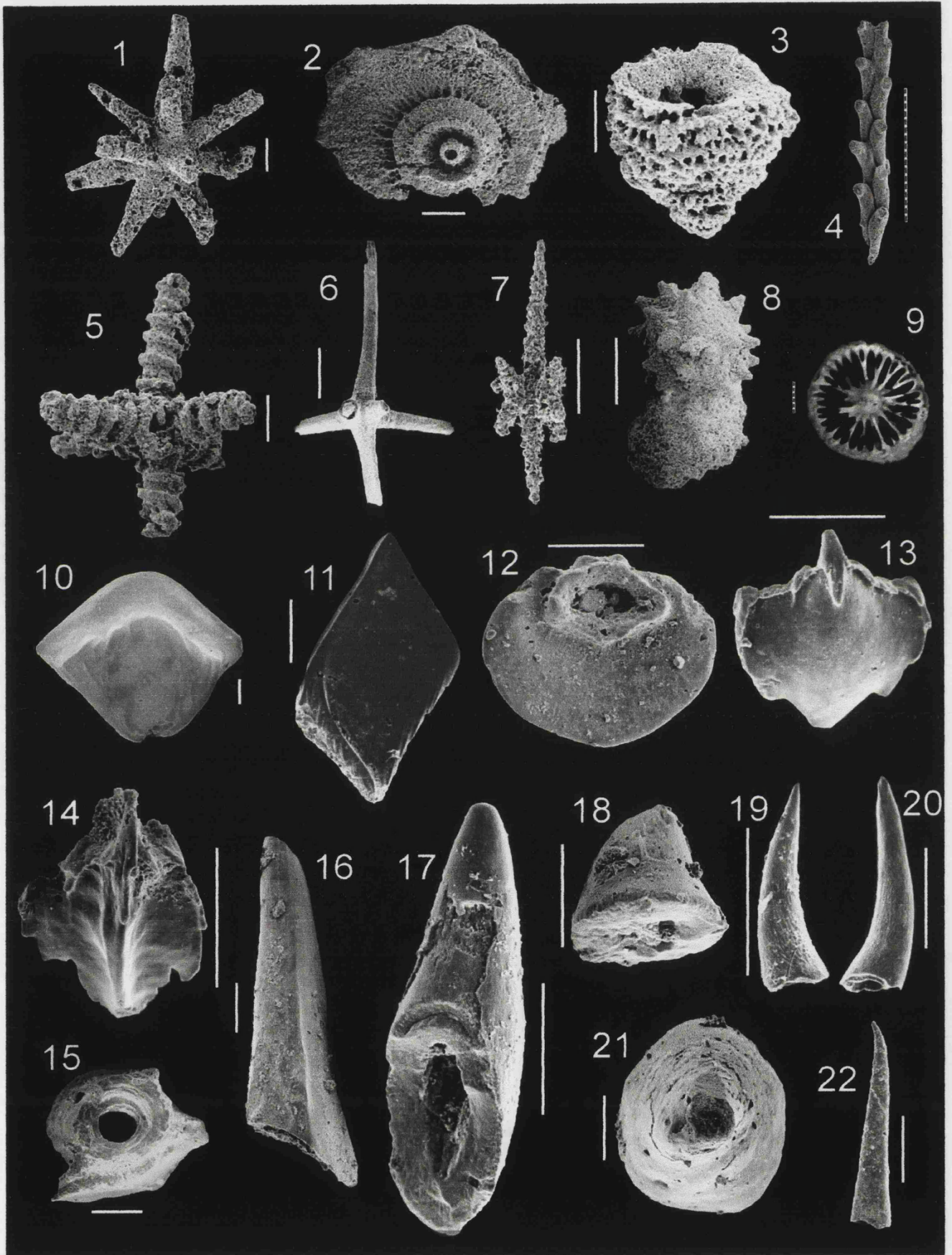


LÁMINA 10

Figuras: 1 – 4, 8: Diente del género *Tamiobatis* EASTMAN, 1897. Nueva especie en proceso de publicación. SSE 2/2a – 84

- 1.- Vista posterior
- 2.- Vista anterior (labial).
- 3.- Vista inferior.
- 4.- Vista superior.
- 8.- Vista lateral.

Figura 5: Diente de elasmobranquio. SSE 2/2a – 36

Figuras 6 – 7: Supuestas escamas del género *Tamiobatis* EASTMAN, 1897. SSE 1/5 – 20; 81

Figuras 9 – 11: Dientes de la Familia *Stethacanthidae* LUND, 1974 (*sensu* Zangerl, 1990). SSE 1/12 – 43; 46; COL/10 – 23

