



Universidad de Oviedo



Facultad de Geología

TRABAJO FIN DE GRADO

CONDRICTIOS DEL FAMENIENSE FINAL Y DEL TOURNAISIENSE DE LA SECCIÓN DE LAS BALEAS (LEÓN, CORDILLERA CANTÁBRICA)

ÁNGEL MELENDI LAVANDERA

GRADO EN GEOLOGÍA
SEPTIEMBRE - 2020



Condrictios del Fameniense final y del Tournaisiense de la sección de Las Baleas (León, Cordillera Cantábrica)

Ángel Melendi Lavandera

@gmail.com

Resumen: Las faunas de restos de condrictios obtenidas en las calizas de la Formación Baleas y en las primeras capas de la Formación Alba de la sección de las Baleas (León) muestran una relativa abundancia y alta diversidad. Las asociaciones están dominadas por dientes de protacrodóntidos, trinacodónticos y cladodóntidos del Fameniense tardío al Tournaisiense superior (Devónico-Carbonífero) que indican un medio de plataforma en aguas poco profundas. La abundancia de *Th. ferox* viene acompañada por *Th. tranquillus* del Fameniense y de *Th. bicuspidatus* del Tournaisiense, *Thrinacodus* cf. *dziki* del Tournaisiense superior muestra una morfología próxima a la especie descrita en el Visense superior. Entre los protacrodóntidos es abundante *Protacrodus aequalis*. Varias formas de symmoriiformes y cladodontiformes son descritas en nomenclatura abierta ya que el material es relativamente escaso. Las asociaciones corresponden a la biofacies de *Protacrodus* identificada por otros autores en el Fameniense de otras cuencas, aunque con una fuerte presencia de *Th. ferox*. Los protacrodóntidos desaparecen en la muestra procedente de la Formación Alba en coincidencia con un medio de aguas profundas.

Abstract: The chondrichthyan faunas obtained from limestones of the Baleas Formation and the lower beds of the Alba Formation in the Las Baleas section (León) show a relative abundance and high diversity. The assemblages are dominated by protacrodontid, thrinacodontid and cladodontid teeth from the late Famennian to the upper Tournaisian (Devonian-Carboniferous) indicating a shallow water platform environment. The abundance of *Th. ferox* is accompanied by the presence of *Th. tranquillus* from the Famennian and of *Th. bicuspidatus* from the Tournaisian, *Thrinacodus* cf. *dziki* from the upper Tournaisian is morphologically similar to the late Viséan species. Among protacrodontids *Protacrodus aequalis* is the most abundant. Various symmoriiforms and cladodontiforms are described in open nomenclature because remains are relatively rare. The assemblages belong to the *Protacrodus* biofacies described by other authors in a lot of Famennian localities, although with a high presence of *Th. ferox*. Protacrodontids disappear in the sample from the Alba Formation in coincidence with a more deep-water environment.

INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

El estudio de los ictiolitos o restos desarticulados de peces ha sido escasamente abordado en el Paleozoico de la Zona Cantábrica, a pesar de la presencia de especímenes aislados en muchas muestras destinadas al estudio de conodontos u otros microfósiles. La presencia de restos de placas cefálicas y espinas de peces es conocida en el Devónico del área costera asturiana (Arbizu *et al.*, 1974), y es frecuente la referencia a ictiolitos o restos desarticulados de peces en el Paleozoico de la Zona Cantábrica en informes o trabajos, sobre todo en aquellos que emplean técnicas de laboratorio similares para su extracción, como es el caso de los conodontos. Bernárdez (1993) expuso en una comunicación a congreso un listado de algunos taxones de elasmobranquios del Tournaisiense al Moscoviense (Carbonífero) procedentes de muestras de conodontos almacenadas en el Departamento de Geología de la Universidad de Oviedo y correspondientes a la disolución de 800 kg de roca. Este mismo autor, abordó en su tesis doctoral y en trabajos posteriores un estudio detallado de los ictiolitos de vertebrados del Cretácico marino de la Cordillera Cantábrica, que describió como un excelente y diverso registro (Bernárdez, 2002; Vullo *et al.*, 2009). Desde luego, los restos de peces desarticulados muestran una parte de la diversidad que con frecuencia no queda registrada como ejemplares más o menos articulados, salvo en yacimientos excepcionales. El estudio de los ictiolitos es útil en la sistemática, la bioestratigrafía y las interpretaciones paleoecológicas y paleogeográficas, como lo prueba la extensa bibliografía sobre el tema (Ginter *et al.* 2010, Derycke *et al.*, 2014). Por ello se pretende el estudio de una sucesión en el Devónico-Carbonífero asturiano. Se ha seleccionado una sección con estratos de la Formación Baleas y la base de la Formación Alba. Esta elección se basa en la abundancia de dientes,

García-Acalde y Menéndez-Álvarez (1988) delimitaron la posición del límite Devónico/Carbonífero en base al contenido en conodontos y braquiópodos en algunas secciones. Una de ellas fue la sección de la cantera de Las Baleas, situada 1 km al norte de la localidad de Pola de Gordón (León) y que fue designada como estratotipo de la Formación Baleas (Fig. 1). Coordenadas geográficas de latitud 42°51'58"N y longitud 5°40'10"W; UTM 30N x 281943, y 4.749.399. La sección se encuentra en la vertiente oriental del río Bernesga, justo enfrente del cruce entre la carretera nacional Oviedo-León y la que se dirige al puerto de Aralla. El afloramiento se encuentra en el flanco norte del sinclinal de Beberino en la unidad de Somiedo-Correcilla.

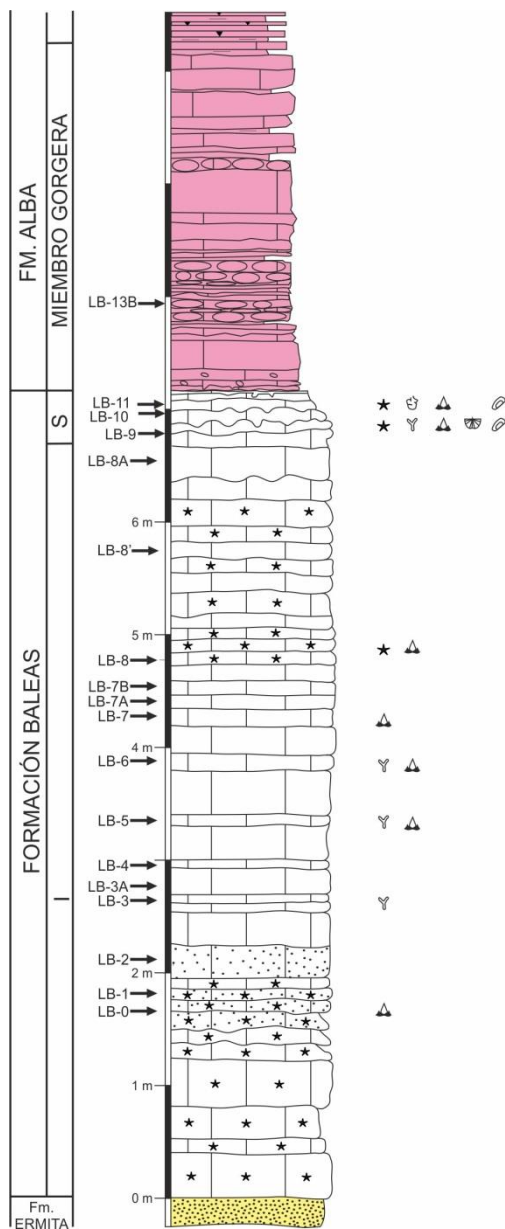


FIGURA 2. Posición de las muestras estudiadas en la columna de la cantera de Las Baleas (Sanz-López, com. pers.).

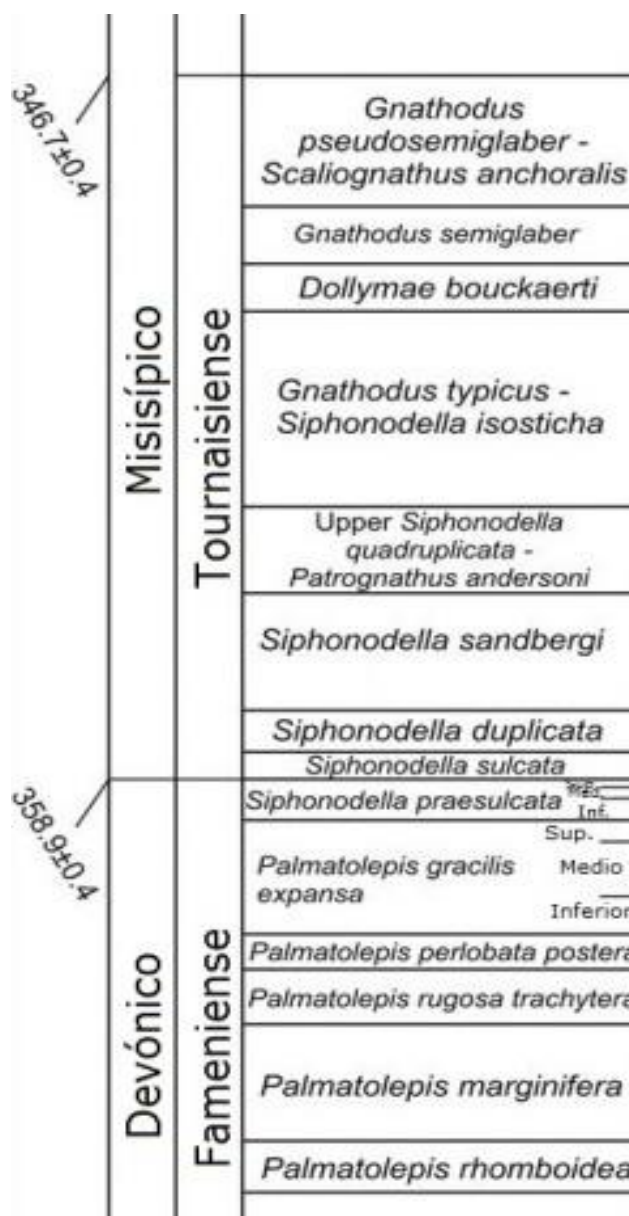


FIGURA 3. Zonas de conodontos para el Fameniense medio al Tournaisiense modificado de Lakin et al., (2016).

La sección de la Formación Baleas consta de 7 m de calizas crinoidales y calizas arenosas que se disponen sobre las areniscas de la Formación Ermita (Fig. 2), en el límite norte de la cantera (Sanz López, com. pers.). Este espesor es menor que los 8,6 m medidos por Menéndez-Álvarez (1991). La parte más alta de la formación corresponde a capas de decenas de centímetros de espesor con base erosiva y que contienen una gran cantidad de granos con envueltas de óxidos e hidróxidos de hierro. Los conodontos de las capas basales de la Formación Baleas fueron asignados al intervalo de las zonas de *Siphonodella praesulcata*

Media y Superior, mientras que sobre la mitad de la formación comienza la Zona de *S. sulcata* del Tournaisiense (García-Acalde y Menéndez-Álvarez, 1988) (Fig. 3). Las capas más altas (en el último metro de la sección) corresponden al Tournaisiense superior, y por tanto existe un hiato sedimentario de una gran parte del Tournaisiense inferior y del Tournaisiense medio de acuerdo con Sanz-López y Blanco-Ferrera (2012). Los conodontos de estas capas fueron correlacionados con la Zona de *Gnathodus typicus* Superior, y contienen faunas retrabajadas, en parte correspondientes al hiato sedimentario.

La parte inferior de la Formación Alba, inmediatamente suprayacente sobre la Formación Baleas, también está presente en este estudio, representada por la muestra LB-13B (Fig. 2). La Fm. Alba comprende desde el Tournaisiense superior hasta el Viseense superior. Está compuesta por calizas nodulares crinoidales con un característico color rojizo, también conocidas como calizas tipo *griotte*. La formación en su conjunto no suele sobrepasar los 30 m de potencia. La Fm. Alba se subdivide en tres miembros: Gorgera, Lavandera y Canalón (Wagner *et al.*, 1971); la muestra LB-13B pertenece a la parte baja del primero. La edad de esta muestra está establecida como perteneciente a la Zona de *Scaliognathus anchoralis* (Sanz López, com. pers.) del Tournaisiense superior.

Pese a reconocerse el alto contenido fosilífero, la única fauna de la Formación Baleas que ha recibido amplio estudio hasta la fecha son los conodontos, con la finalidad de reconocer la posición del límite Fameniense-Tournaisiense (García-Alcalde y Menéndez-Álvarez, 1988; Sánchez de Posada *et al.*, 1996). El contenido paleontológico de la Formación Alba está mucho más estudiado, con especial atención a sus faunas de conodontos y cefalópodos. En ninguna de las dos formaciones se habían llevado a cabo un estudio de detalle sobre su contenido en ictiolitos.

METODOLOGÍA

El material estudiado procede de los residuos del ataque ácido a muestras destinadas al análisis de conodontos. Las muestras fueron tomadas por J. Sanz López en dieciséis niveles de la Formación Baleas y una capa de la Formación Alba en la cantera de Las Baleas. Para la extracción de los conodontos y otros microfósiles fosfáticos se había empleado la técnica de disolución en ácido fórmico amortiguada de acuerdo con Jeppsson y Anehus (1995). Para el aprendizaje del procedimiento se ha realizado el proceso con una muestra de caliza, ya que los residuos con ictiolitos estaban ya procesados. Los fragmentos de roca se introducen en una solución de ácido fórmico con una concentración en torno al 10%, a la cual se le añade fosfato cálcico y carbonato cálcico para saturar la solución en calcio y fosfato. De esta forma se pretende evitar que los restos de carbonato y fosfato se disuelvan. Las muestras se procesan en estas soluciones durante uno o unos pocos días, intentando remover las partículas que cubren la roca no atacada. Una vez disuelta la roca, el residuo es lavado mediante decantación para extraer la fracción de grano más fino. La mayor parte de las muestras contienen una cierta cantidad de minerales ferromagnéticos, por lo que los residuos fueron concentrados mediante el separador magnético Frantz Isodynamic modelo L-1 del Departamento de Geología de la Universidad de Oviedo, siguiendo la metodología de Dow (1960). De esta manera se separaron una porción más ferromagnética de otra no magnética, entre la que suelen encontrarse los fósiles, salvo en el caso de una de las muestras, en la cual los restos de vertebrados acababan en la parte magnética por estar estos recubiertos de óxidos e hidróxidos de hierro. La labor de selección de los restos se llevó a cabo bajo una lupa binocular Zeiss y con ayuda de un pincel de tamaño 0. El material identificado comenzó a ilustrarse mediante el microscopio óptico Leica MZ16A del Departamento de Geología de la Universidad de Oviedo, obteniéndose una decena de microfotografías a color. Posteriormente, las microfotografías se han realizado con el microscopio electrónico de barrido (MEB, modelo JOEL-6100) de los Servicios Científico-técnicos de la Universidad de Oviedo.

RESULTADOS

Las muestras estudiadas han librado 379 dientes de peces condriictios, lo que constituye una asociación rica y diversa (tablas I y II). Predominan tres clases de dientes, los de tipo cladodóntido, los de tipo protacrodóntido, y los de tipo *Thrinacodus*, uno de los géneros característicos de finales del Fameniense y principios del Carbonífero. Además de dientes de condriictios, se han obtenido más de 630 dientes de peces

actinopterigios, 93 escamas de acantodios, fragmentos de espinas, fragmentos óseos y escamas tanto de condriictios como de actinopterigios (Fig. 4.5-7, 24). La diversidad es muy variable (tablas I y II), con muy pocas piezas en las muestras basales de calizas muy arenosas o en las calizas muy blancas y sin insolubles de la parte superior de la Formación Baleas (LB-8'). Un mayor número de piezas se encuentran en las capas del techo de la formación que corresponden al Tournaisiense superior (muestras LB-9 a LB-11). Las mayores concentraciones se dan en las muestras de la parte central de la Formación Baleas (LB-7A y LB-7B).

		LB-0	LB-1	LB-2	LB-3	LB-4	LB-5	LB-5A	LB-5B	LB-5C	LB-6	LB-7	LB-7A	LB-7B	Total	%	
Thrinacodóntidos	<i>Thrinacodus</i> sp.	-	-	-	3	-	-	3	-	4	3	-	3	-	16	96	7%
	<i>Th. ferox</i>	-	1	1	1	-	1	2	1	-	1	7	10	53	78		34%
	<i>Th. tranquilus</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	2		1%
Phoebodóntidos	<i>Phoebodus gothicus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3		1%
Jalodóntidos	<i>Jalodus</i> sp.	-	3	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	4		2%
Cladodóntidos	<i>Squatinactis</i> sp. A	3	2	-	4	4	2	2	2	1	3	4	15	14	56	58	24%
	<i>Stethacanthus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	2	2		1%
Protacrodóntidos e hybodóntidos	Protacrodóntidos indet.	-	1	1	-	-	1	-	-	-	4	-	2	1	10	71	4%
	Hybodóntidos indet.	-	3	-	-	-	-	1	-	1	3	-	6	6	20		9%
	<i>Protacrodus aequalis</i>	-	2	-	1	-	2	1	3	5	7	2	5	13	41		18%
Total dientes por muestra		3	13	2	9	6	6	9	6	11	21	13	43	91	232		

TABLA I. Ictiolitos de condriictios identificados y tanto por ciento de abundancia para las muestras asignadas al Fameniense en la Formación Baleas de la sección de las Baleas.

		LB-8	LB-8'	LB-9	LB-10	LB-11	LB-13B	Total	%	
Thrinacodóntidos	<i>Thrinacodus</i> indet.	4	-	2	8	1	5	20	68	14%
	<i>Th. ferox</i>	6	-	4	14	12	3	39		27%
	<i>Th. cf. dziki</i>	-	-	-	-	-	6	6		4%
	<i>Th. bicuspidatus</i>	-	-	-	1	2	-	3		2%
Cladodóntidos	Gen. indet.	-	-	3	1	-	-	4	56	3%
	<i>Squatinactis</i> sp. A	7	-	2	3	1	-	13		9%
	<i>Squatinactis</i> sp. B	-	-	-	6	2	-	8		5%
	Symmoriiformes indet.	-	-	-	3	4	-	7		5%
	<i>Stethacanthus</i> sp.	-	-	1	4	1	-	6		4%
	Cladodóntidos indet.	-	-	6	4	3	5	18		12%
Protacrodóntidos e hybodóntidos	Protacrodóntidos indet.	-	5	-	-	2	-	7	22	5%
	Hybodóntidos indet.	1	-	2	1	1	-	5		3%
	<i>Protacrodus aequalis</i>	1	1	1	1	1	-	5		3%
	<i>Deihim?</i> sp.	-	-	-	2	3	-	5		3%
Holocéfalos	<i>Helodus</i> sp.	-	-	-	-	-	1	1		1%
Total dientes por muestra		19	6	21	48	33	20	147		

TABLA II. Ictiolitos identificados y tanto por ciento de abundancia para las muestras asignadas al Tournaisiense en las formaciones Baleas (muestras LB-8 a LB-11) y Alba (muestra LB-13B) de la sección de Las Baleas.

Sistemática paleontológica

Clase Chondrichtya Huxley, 1880

Subclase Elasmobranchii Bonaparte, 1838

Orden Phoebodontiformes Ginter, Hairapetian y Klug, 2002

Familia Phoebodontidae Williams, 1985

Género *Phoebodus* St. John y Worthen, 1875

Especie tipo *Phoebodus sophiae* St. John y Worthen, 1875

Phoebodus gothicus Ginter, 1990

(Fig. 4.1-2)

Material. 3 especímenes de las muestras LB-7A y LB-7B.

Descripción. Dientes con tres cúspides y una base lingual alargada. La base, ancha en el lado labial, se va estrechando hacia su extremo lingual. En el centro de la cara oral de la base presentan un engrosamiento o botón (Fig. 4.1). Debajo de este botón se aprecia un foramen, que en algunos ejemplares está desplazado lateralmente. En el extremo lingual puede aparecer un pequeño foramen. En la cara dorsal y opuesta a la cúspide media, hay una depresión, en la cual puede apreciarse un pequeño foramen. Las tres cúspides son prácticamente simétricas y rectas, extendiéndose en dirección oral. La cúspide media suele ser recta, mientras las cúspides laterales se extienden hacia los lados con mayor o menor amplitud. En algunos ejemplares, las cúspides están inclinándose ligeramente hacia uno de los laterales (Fig. 4.2).

Discusión. Los especímenes identificados aquí como *Ph. gothicus* recuerdan en principio a los descritos en el Fameniense tardío de Polonia (Ginter, 1990) y Francia (Ginter, 2000, fig. 5 E-G). Ninguno de ellos posee, sin embargo, cúspides menores intermedias entre las cúspides principales. Los dientes se asemejan por tanto a los de la subespecie *Ph. gothicus gothicus* diferenciada por Ginter *et al.* (2002). Muchos de los elementos identificados aquí como *Phoebodus* presentan un botón basal poco definido y escasamente desarrollado (Fig. 4.1).

Distribución estratigráfica. Aparece en Europa desde la zona de *Palmatolepis marginifera* hasta la de *Siphonodella praesulcata* Inferior/Media, y en Irán aparece antes, desde la Zona de *Palmatolepis crepida* (Ginter *et al.*, 2002).

Género *Thrinacodus* St. John y Worthen, 1875

Especie tipo *Diplodus incurvus* Newberry y Worten, 1866

Observaciones. El género incluye a siete especies con diferente posición estratigráfica (Ginter y Turner, 2010), aunque otros autores incluyen en la variación intra-dentadura a varias de las especies (como Duncan, 2003). El material original de *Thrinacodus nanus* St. John y Worthen, 1875 es escaso (sólo dos ejemplares) y está muy mal caracterizado (uno de ellos incompleto según Ginter *et al.*, 2015). Duncan (2003) relacionó la especie descrita en el Misisípico *Diplodus incurvus* Newberry y Worten con *Thrinacodus nanus* por su morfología, aunque los ejemplares tipo muestran un tamaño muy distinto. Esta relación no es aceptada por todos los autores y no se puede confirmar. Grogan y Lund (2008) describieron los restos de *Thrinacoselache gracia* desde el Serpukhoviense (Misisípico Superior) de Montana, con dientes similares a *Thrinacodus ferox*, aunque prefieren incluir al último en un género nuevo en base al tipo de crecimiento y la probable forma de la parte anterior del cuerpo del pez. En nuestro caso, hemos optado por la clasificación en *Thrinacodus ferox*, en espera del descubrimiento de restos de individuos en el Misisípico Inferior-Medio.

Thrinacodus bicuspidatus Ginter y Sun, 2007

(Fig. 5.11-12)

1999 *Thrinacodus* sp.; Ivanov, p. 273, lám. 4 figs. 2 y 4.

2007 *Thrinacodus bicuspidatus* Ginter y Sun, pp. 707-710, fig. 2.

2011 *Thrinacodus ferox* Ginter y Sun; Ivanov y Lucas, p. 56, fig. 3A-B.

2011 *Thrinacodus bicuspidatus* Ginter y Sun; Habibi y Ginter, p. 30, lám. 1, fig. C.

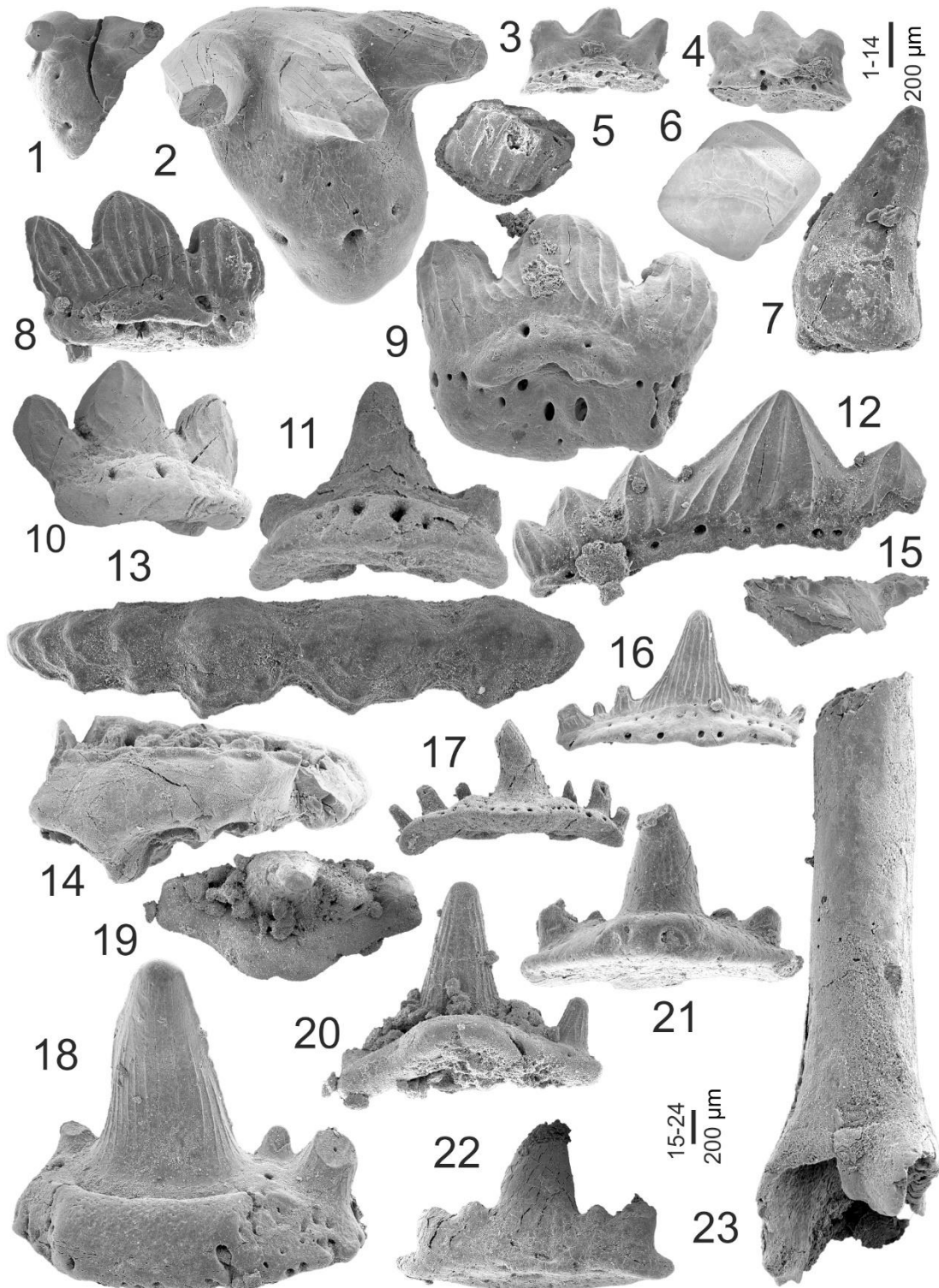


FIGURA 4. 1, diente de *Phoebodus gothicus* Ginter, 1990 de la muestra LB-7B. 2, diente de *Phoebodus* sp. de la muestra LB-7B. 3-4, vista labial y lingual de *Jalodus?* sp. de la muestra LB-1. 5, escama de condrictio, muestra LB-7B. 6, escama de acantodio, muestra LB-7B. 7, diente de actinopterigio, muestra LB-8. 8-10, *Protacrodus aequalis* Ivanov 1996, de las muestras LB-7A (8) y LB-5B (9) en vista labial, y la muestra LB-6 (10) en vista lingual. 11-13, dientes de *Deihim?* de las muestras LB-10 (12-13) y LB-11 (11). 14, diente hibodontiforme de la muestra LB-6. 15-16, dientes de *Squatina* sp. A de la LB-4 y LB-7A en vistas oral y lingual respectivamente. 17, vista lingual de *Squatina* sp. B, muestra LB-10. 18, vista lingual de *Stethacanthus* sp. de la muestra LB-10. 19-20, vistas oral y lingual de un falcetidiforme de la muestra LB-9. 21-22, vistas lingual y labial de un falcetidiforme de la muestra LB-10. 23, escápula-coracoides de acantodio de la muestra LB-7B.

Material. Tres elementos de las muestras LB-10 y LB-11.

Descripción. Dientes con dos cúspides curvadas lingualmente y una base lingual alargada. La base es relativamente estrecha y se retuerce ligeramente en su extremo lingual. Aproximadamente a media altura de la base y en su lado distal, presentan un amplio foramen. Por debajo de este foramen se produce un estrechamiento y aplanamiento de la base. En general, la base es prácticamente idéntica a la de *Th. ferox*. La característica distintiva de esta especie es su corona, que consta de únicamente dos cúspides. Ambas cúspides están curvadas lingualmente y presentan crestas subparalelas longitudinales. La cúspide distal es la mayor de las dos, y se curva alejándose de la base. La cúspide mesial, más pequeña, está situada a menor altura en la base con respecto a la cúspide distal. Dentro de los elementos aquí identificados como *Th. bicuspidatus* existe además una notable disparidad en el grado de asimetría de la cúspide mesial respecto a la distal. Mientras en uno (Fig. 5.11) ambas cúspides tienen un tamaño relativamente similar, en otros (Fig. 5.12) la cúspide mesial se encuentra a muy baja altura en la base, casi a la altura del foramen, y su tamaño es minúsculo.

Discusión. Los elementos identificados como *Th. bicuspidatus* aparecen junto a dientes de *Th. ferox*. Ginter y Sun (2007) distinguieron tres morfotipos diferentes en las asociaciones originales de *Th. bicuspidatus* en China, de los cuales dos son tricúspides que no pueden ser diferenciadas de los elementos de *Th. ferox* por su morfología. En nuestro material únicamente resultó posible identificar dientes del morfotipo bicúspide. Uno de los dientes aquí asignados (Fig. 5.12) presenta una asimetría mucho más marcada que la observada en el material original de *Th. bicuspidatus* (Ginter y Sun, 2007). En este elemento sólo se aprecian la gran cúspide distal y otra cúspide, reducida a su mínima expresión y situada en una posición mucho más labial en la base, siendo probablemente el diente más asimétrico de todos observados en este trabajo. En este sentido se asemeja más a otros elementos que han sido descritos en Rusia (Ivanov, 1999), Nuevo México (Ivanov y Lucas, 2011), e Irán (Habibi y Ginter, 2011). Esta diferencia podría deberse a la posición del diente en la boca del animal, donde estas formas extremadamente asimétricas estarían emplazadas en los extremos más distales del aparato bucal.

Distribución estratigráfica. Tournaisiense inferior y medio, zonas de conodontos de *S. duplicata* Inferior a *S. crenulata* en China, Australia noroccidental, Irán y Nevada (Ginter y Sun, 2007; Habibi y Ginter, 2011).

Thrinacodus cf. *dziki* Ginter, Duffin, Dean y Korn, 2015
(Fig. 5.14-21)

Material. 5 ejemplares de la muestra LB-13B.

Descripción. Dientes con una corona tricúspide y una base lingualmente alargada. Dichas cúspides tienden a ser semejantes en tamaño y forma, pudiendo ser la cúspide distal ligeramente más grande. La corona va desde una ligera asimetría a prácticamente simétrica en algunos ejemplares. La cúspide media puede encontrarse desplazada lingualmente (Fig. 5.15, 17). Las cúspides están surcadas por crestas longitudinales, una de las cuales, más marcada que las demás, cruza de una cúspide a otra. La base lingual es alargada, estrecha y principalmente recta, retorciéndose ligeramente en su mitad inferior (Fig. 5.21). La mitad labial de la base es recta y de sección más o menos redondeada. A media altura de la base se produce un engrosamiento, debajo del cual se encuentra el foramen oral, normalmente desplazado hacia el lado distal (Fig. 5.17). Por debajo del foramen la mitad inferior de la base se aplana fuertemente y se retuerce hacia el lado mesial. El extremo lingual, que en algunos elementos está roto, parece ser recto (Fig. 5.14).

Discusión. El desplazamiento lingual de la cúspide mesial en elementos de *Th. ferox* se aprecia también en otras colecciones del Tournaisiense, como la de Irlanda (Duncan, 2003). Los aquí descritos, por la simetría de su corona, su base más recta y el engrosamiento a la altura del foramen, están lo suficientemente diferenciados de *Th. ferox* como para separarlos en otra especie. Estos *Thrinacodus* de la Formación Alba parecen tener más en común con *Th. dziki*, descrito en el Viseense de Polonia (Ginter *et al.*, 2015), que con *Th. ferox*. La corona subsimétrica con la cúspide media desplazada y el engrosamiento a la altura del foramen, características definitorias de *Th. dziki*, son fácilmente reconocibles en estos *Th. cf. dziki* asturianos (Fig. 5.15, 17, 21). No obstante, el desplazamiento de la cúspide media no parece estar siempre presente en

estos últimos, y cuando está, no parece tan acusado como en los dientes polacos. Es por ello que se les denomina aquí con el nombre de *Th. cf. dziki*, al ser formas diferenciadas de *Th. ferox* y similares a *Th. dziki*, si bien algunas de las características de este último no están tan desarrolladas. Estos dientes asturianos se asemejan más a otros descritos en el Tournaisiense inferior de Armenia (Ginter *et al.* 2011, fig. 11 H-I), a los que se designó como *Thrinacodus aff. tranquillus* debido a su aparente semejanza con esta especie, con la que comparte cúspides delgadas y subsimétricas. Estas características propias de *Th. tranquillus* también están presentes en algunos especímenes de *Th. cf. dziki* (Fig. 5.14).

Thrinacodus ferox (Turner, 1982)
(Fig. 5.1-11)

1995 *Thrinacodus ferox* (Turner); Derycke, Blicek y Turner, p. 472, lám 3B, lám 4A.

2001 *Thrinacodus ferox* (Turner); Ginter, pp. 716-720, fig. 3C-E.

2011 *Thrinacodus ferox* (Turner); Ivanov y Lucas, p. 53, fig. 3C-L.

2016 *Thrinacodus ferox* (Turner); Roelofs, Barham, Moray y Trinajstić, pp. 8-9, fig. 3.8-11.

Material. 112 ejemplares en varias muestras (ver tablas I y II)

Descripción. Dientes tricúspides con bases lingualmente alargadas. Se puede distinguir entre dos formas de dientes, unas más simétricas y otras mucho más asimétricas. Las cúspides están curvadas lingualmente, y presentan crestas longitudinales desde las puntas hasta la base. En las formas asimétricas se puede diferenciar la cúspide distal de gran tamaño e inclinada alejándose de la base, la cúspide media y la cúspide mesial, ambas de menor tamaño e inclinadas sobre la base (Fig. 5.8). Las bases son aplanadas y alargadas en la dirección lingual. En la cara oral de la base y en su lado distal es visible un gran foramen. En los especímenes más asimétricos la parte inferior de la base se estrecha y se retuerce hacia el lado distal. En elementos más subsimétricos la base es más corta y está aplanada, con mucha menos torsión que en los elementos asimétricos. La torsión de la base en algunos ejemplares hace que el extremo de la base alcanza o supera en altura (en vista lingual) a las cúspides. La alta variación en la forma de las bases podría estar relacionada con la posición de los dientes en la mandíbula del animal y la forma en la que encajan con otros dientes. En algunos especímenes (Fig. 5.4) se llegan a apreciar posibles deformaciones patológicas (Becker *et al.*, 2000).

Discusión. Duncan (2003) incluye un morfotipo subsimétrico que corresponde a *Diplodus incurvus* Newberry y Worthen (1866) y una forma idéntica, salvo por su tamaño menor que corresponde a *Thrinacodus nanus* St. John y Worthen, 1875. Esta forma subsimétrica fue asociada por Duncan (2003) con la forma asimétrica de *T. ferox* (St. John y Worthen, 1875), aunque la presencia de ambas en el mismo aparato, en cantidades similares para formas izquierdas y derechas no es firme. En espera de datos sobre la variación dental en la dentadura de estas formas, preferimos separar los morfotipos como especies distintas. Por otro lado, el holotipo de *T. incurvus* parece perdido y la comparación con el material original no es posible (Ginter *et al.*, 2015). Por otro lado, la variación en la asimetría dentro una mandíbula de *T. ferox* es grande y conocida, entre los dientes subsimétricos del área de la sínfisis y parasínfisis, a los muy asimétricos de las partes posterolateral y posterior de la mandíbula (Ginter *et al.*, 2015). Esta variabilidad morfológica en la dentición de *Th. ferox* aparece bien representada en la colección de la Formación Baleas, que comprende ejemplares con las más variadas asimetrías, incluyendo también varios elementos con base reducida y alta simetría (Fig. 5.5-6), similares al morfotipo 2 ilustrado por Ginter y Turner (2010, Fig. 5, A-F). Estos se interpretan como elementos de la región sinfisal de la boca del animal (Ginter y Turner, 2010). En algunas muestras aparecen dientes totalmente simétricos que sin embargo se diferencian del morfotipo 2 de Ginter y Turner (2010) por su base relativamente alargada y simétrica, que recuerda a otros phoebodóntidos como *Phoebodus gothicus*. Uno de estos elementos (Fig. 5.7) aparece en la muestra LB-13B de la zona de *Scaliognathus anchoralis*, en el Tournaisiense superior, bastante después de la última aparición conocida del género *Phoebodus*. Pese a las semejanzas, la base parece carecer del botón característico de este género. Por ello, asignamos tentativamente estos elementos simétricos a *Th. ferox* hasta que se pueda realizar un estudio más completo sobre ellos o se encuentren nuevos ejemplares que ofrezcan más luz sobre su identidad.

Distribución estratigráfica. *Thrinacodus ferox* es una especie aparentemente cosmopolita que se encuentra desde el Fameniense superior (Zona de *Palmatolepis expansa* Inferior) y hasta el Tournaisiense superior (Zona de *Polygnathus mehli*) en Australia, Irlanda, Francia (Ginter y Zoltnik, 2019). La verdadera distribución de *Th. ferox* durante el Fameniense es un tema todavía en discusión. Se sabe que la especie apareció durante el Fameniense tardío y fue abundante durante todo el Tournaisiense (Ginter y Turner, 2010), lo cual está representado en las muestras de la Formación Baleas. Sin embargo, su existencia durante el Fameniense solo aparece confirmada en Utah (Ginter, 2001) y Rusia (Ginter, 1995). La mayoría de las colecciones del Fameniense previamente asignadas a *Th. ferox* han sido reclasificadas como *Th. tranquillus* (Ginter, 2001), y en otros casos no está realmente claro que pertenezcan al Fameniense y no al Tournaisiense inferior (Ginter *et al.*, 2002). En las muestras estudiadas de la Formación Baleas, formas con la asimetría típica de *Th. ferox* aparece claramente ya desde las muestras más inferiores, que corresponderían a la Zona de *S. praesulcata* Media (García-Alcalde y Menéndez-Álvarez, 1988). Parece ser que en la Zona Cantábrica *Th. ferox* ya estaba presente en la Zona de *S. praesulcata* Media, lo que contrasta con otras zonas de Europa, donde no aparece hasta el Tournaisiense o, como en Turingia, hasta la Zona de *S. praesulcata* Superior (Ginter, 2001).

Thrinacodus tranquillus Ginter 2000

2000 *Thrinacodus tranquillus* Ginter, pp. 374–377, figs. 2a–C, 3a–F, 4a–C, 5h–k (ver para sinonimia más antigua).

2002 *Th. tranquillus* Ginter; Ginter *et al.*, pp. 186–188, fig. 9 F–H.

2009 *Th. tranquillus* Ginter; Hairapetian y Ginter, p. 84, text-figs. 6L, 9C–D.

Material. 2 piezas de las muestras LB-4 y LB-7A.

Descripción. Dientes con tres cúspides ligeramente asimétricas con una base lingual alargada. Esta base lingual es recta y de sección circular cerca de la corona. A mitad de la altura de la base se produce un pequeño engrosamiento. Debajo de este engrosamiento se encuentra un foramen, inclinado hacia el lado distal. Desde la altura del foramen hasta el extremo lingual, la base se aplanan y retuerce ligeramente en la dirección distal. La corona está compuesta por tres cúspides curvadas oro-lingualmente. La cúspide media se curva sobre la base y las cúspides laterales se alejan de ella. Las tres cúspides tienen una posición ligeramente asimétrica, con longitudes variables pero similares entre sí. Son delgadas. En ellas se pueden apreciar crestas longitudinales, más marcadas en el lado lingual que en labial.

Discusión. Los dientes identificados como *Th. tranquillus* son elementos con coronas más simétricas y bases más rectas que los claramente asimétricos de *Th. ferox* que dominan en las muestras de la Formación Baleas. La simetría en estos elementos no alcanza los extremos a los que llegan los dientes de otras colecciones (Ginter 2000, fig. 3 A).

Distribución estratigráfica. La presencia de *Th. tranquillus* es conocida en ambientes de aguas poco a moderadamente profundas del Fameniense medio a superior, (zonas de conodontos de *Palmatolepis marginifera* a *Siphonodella praesulcata* Media) en la Montagne Noire (Francia), las Montañas Holy Cross de Polonia, los Urales Meridionales, la Cuenca de Tafilat en Marruecos y en Irán central (Ginter, 2000; Ginter y Ivanov, 2000; Ginter y Turner, 2010), aunque podría encontrarse en capas más antiguas (Zona de *Palmatolepis marginifera*) en Irán central (Hairapetian y Ginter, 2009).

Familia Jalodontidae Ginter, Hairapetian y Klug, 2002

Género *Jalodus* Ginter, 1999

Especie tipo *Jalodus australiensis* (Long 1990)

Jalodus? sp.

(Fig. 4.3-4)

Material. 4 ejemplares en las muestras LB-1 y LB-4.

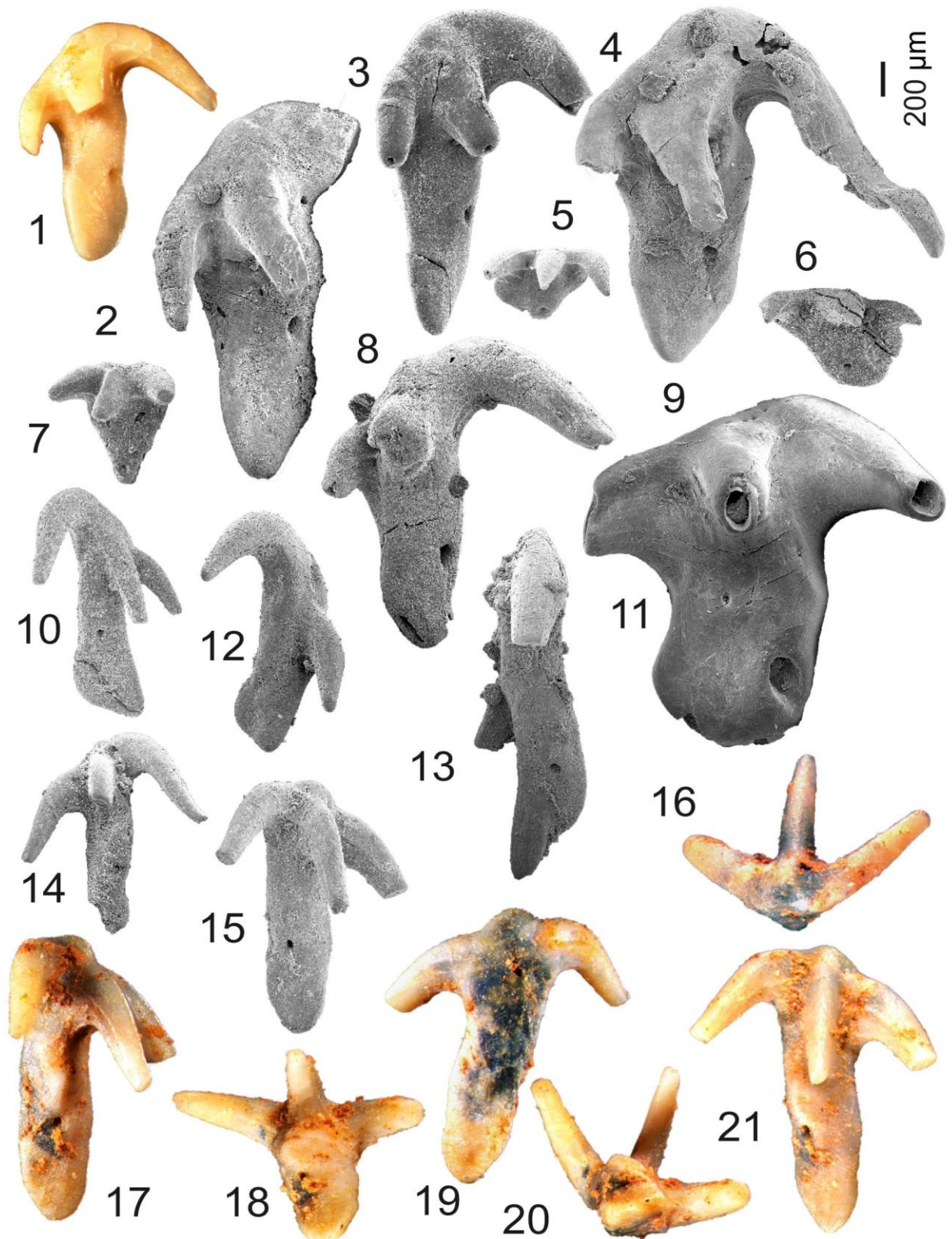


FIGURA 5. 1-10, dientes de *Thrinacodus ferox* (Turner, 1982); piezas asimétricas procedentes de la muestra LB-1 (1), LB-7A (2), LB-7B (3-4, 8-9), y LB-11 (10), piezas subsimétricas de la muestra LB-10 (5), LB-11 (6) y LB-13B (7). 12-13, *Thrinacodus bicuspidatus* Ginter y Sun, 2007, vistas latero-oclusal y oclusal de dos dientes obtenidos en las muestras LB-11 y LB-10 respectivamente. 14-21, vistas de dos dientes de *Thrinacodus cf. dziki* Ginter, Duffin, Dean y Korn, 2015, muestra LB-13B; vista oclusal (14), latero-oclusal (15), labial (16), lateral distal (17), ocluso-lingual (18), basal (19), lingual (20) y oclusal (21).

Descripción. Dientes con tres cúspides sobre una base pequeña y estrecha. La corona está compuesta por tres cúspides rectas con forma triangular, de tamaño similar entre ellas. Las cúspides están cubiertas por una serie de crestas que llegan hasta la punta, que son mucho más fuertes en el lado labial.

Discusión. La asignación de estos ejemplares al género *Jalodus* es aquí únicamente tentativa. Se trata de ejemplares pequeños cuyas características principales no resultan fáciles de observar. Cuentan, como *Jalodus*, con tres cúspides triangulares. Sin embargo, no parece apreciarse en ellas la ornamentación lanceolada típica de *Jalodus australiensis* (Ginter, 1990; Ginter *et al.*, 2000).

Superorden Cladontomorphi Ginter, Harper y Duffin, 2010
Orden Symmoriiformes Zangerl, 1981

Symmoriiforme indet.
(Fig. 4.19-22)

Material. 3 ejemplares de la muestra LB-10 y 4 de la muestra LB-11.

Descripción. La corona de estos dientes está conformada por cinco cúspides emplazadas sobre una base aplanada y expandida lingualmente. La cúspide central es la más alta y grande, de sección redondeada y con escasa o nula compresión labio-lingual. El segundo par de cúspides laterales es mayor que el primer par. Las cúspides están surcadas longitudinalmente por crestas que llegan hasta la punta. La cúspide media está lingualmente curvada. La base tiene una morfología triangular o trapezoidal. Se puede apreciar un único botón oro-lingual, perforado por un foramen en el borde lingual. Presentan una única proyección baso-labial, de morfología rectangular.

Discusión. La forma triangular de las bases (Fig. 4.19) es similar a la de otros falcátidos típicos como *Denaëa cf. furnieri* (Ginter *et al.* 2015, fig. 12; Ivanov y Lucas 2011, fig. 5 D-G), que también cuenta con un botón lingual poco desarrollado y perforado a la mitad por un foramen. El escaso tamaño del botón en estos dientes y la forma de la base los diferencia de los stethacántidos, con botones linguales más anchos (Ginter *et al.* 2002, lám. 10). El estado de preservación no permite observar la estriación de las cúspides en todos los dientes, aunque en algunos se encuentran estrías convergiendo a media altura de la cúspide en las cúspides laterales (Fig. 4.20).

Familia Stethacanthidae Lund, 1974
Género *Stethacanthus* Newberry, 1889
Especie tipo *Physonemus altonensis* St. John y Worthen, 1875

Stethacanthus sp.
(Fig. 4.18)

Material. 2 dientes en la muestra LB-7B, 1 diente en la LB-9, 4 dientes en la LB-10 y 1 diente en la LB-11.

Descripción. Estos dientes tienen hasta cinco cúspides gruesas surcadas por crestas subparalelas. La cúspide media es la más gruesa y alta, sigmoidal y curvada lingualmente. El segundo par de cúspides es mayor que el primero. La base lingual tiene forma sub-circular, y presenta un botón oro-lingual grande y bien definido, y sin perforaciones. El diente posee una proyección labio-basal con morfología rectangular.

Discusión. El botón oro-lingual de este ejemplar es más grande y marcado que el de la mayoría de los dientes de tipo cladodóntido. La posición retrasada del primer par de cúspides es similar a la de los stethacántidos de Muhua (Ginter y Sun 2007, fig. 3 A-C). También parece compartir con éstos el botón oro-lingual ancho y sin perforaciones, que lo diferencia de *Stethacanthus thomasi*. Por otra parte, se diferencia por la forma semicircular de la base de otros stethacántidos (Ginter 2000, fig. 7 B-G), cuya base es más bien triangular o trapezoidal, y de los falcátidos como *Denaëa* por tener una mayor anchura de las cúspides.

Orden Squatinactiformes Zangerl, 1981

Familia Squatinactidae Capetta, Duffin y Zidek, 1993

Género *Squatinactis* Lund y Zangerl, 1974

Especie tipo *Squatinactis caudispinatus* Lund y Zangerl 1974

Squatinactis sp. A

(Fig. 4.15-16)

Material. 3 ejemplares de la muestra LB-0, 2 de la LB-1, 4 de la LB-3A, 4 de la LB-4, 2 de la LB-5, 2 del LB-5B, 1 de la LB-5C, 3 de la LB-6, 4 de la LB-7, 15 de la LB-7A, 14 de la LB-7B, 7 de la LB-8, 2 de la LB-9, 3 de la LB-10, y 1 de la LB-11.

Descripción. Dientes con una corona compuesta por una cúspide central y varias cúspides laterales a ambos lados, situadas sobre una base que se extiende lingualmente. Las cúspides están situadas a lo largo del borde labial, más o menos alineadas. La cúspide media es mucho más ancha y alta que las demás, y tiende a curvarse lingualmente. Esta cúspide presenta compresión labio-lingual, y está surcada por crestas subparalelas que se juntan en la punta. El número de cúspides laterales suele ser de 3 a cada lado de la cúspide central (Fig. 4.16). La segunda cúspide lateral tiende a ser de mayor tamaño que las demás. La base lingual es estrecha y de forma arriñonada. En ella se pueden apreciar, frente a la cúspide central, dos botones linguales, y un espacio ligeramente deprimido entre ellos. El borde oro-lingual está surcado por una serie de forámenes. Hay otras dos series de forámenes de menor tamaño, cada una situada enfrente de las cúspides laterales de la corona. Por su parte inferior central la base es cóncava, lo que hace que a su vez la cúspide central aparezca “levantada”. Una depresión labial empuja lingualmente a la cúspide central (Fig. 4.15). El borde labial está surcado por una lámina, de la que surgen dos proyecciones baso-labiales a ambos lados de la depresión labial.

Discusión. Tradicionalmente, los dientes cladodóntidos con dos botones linguales y dos proyecciones labiales encontrados a lo largo del Fameniense y el Tournaisiense eran asignados al género *Symmorium* Cope, 1893. Sin embargo, Ginter (1999) llevó a cabo un estudio comparando estos dientes con los del holotipo *Symmorium reniforme*, el cual carece de los pares de botones y proyecciones basales característicos en estos supuestos “*Symmorium*” (Ginter, 2001). Estos dientes fueron por tanto reasignados al género *Squatinactis* debido a las semejanzas entre sus bases linguales con las bases de los dientes de *Squatinactis caudispinatus* Lund y Zangerl, 1974.

Los dientes asignados a *Squatinactis* sp. A están en su mayoría erosionados, conservándose únicamente la base y/o la cúspide central (Fig. 4.15). La depresión labial y las proyecciones labio-basales son las características apreciables en la mayoría de especímenes. La forma de las proyecciones basales en nuestros ejemplares son distintas a las de *Squatinactis glabrum*, más cortas y sobresalientes en esta especie (Ginter *et al.* 2002, lám. 9; Ginter 2000, fig. 7 A). La depresión labial suele ser también mucho más suave que en *Squatinactis glabrum*. Las características de los ejemplares de la Formación Baleas se asemejan más a las de *Squatinactis caudispinatus*, con la depresión labial, las proyecciones y los botones menos marcados (Ginter *et al.* 2015, figs. 7 G y 8 B). La forma de las bases y los botones poco definidos son también comunes con los “*Symmorium*” sp. del Tournaisiense inferior de los Urales (Ivanov, 1996, fig. 5H-L).

Squatinactis sp. B

(Fig. 4.17)

Material. 8 dientes en las muestras LB-10 y LB-11.

Descripción. Dientes con una corona compuesta de una cúspide central y múltiples cúspides laterales menores, y una base aplanada y lingualmente extendida. La base tiene una forma arriñonada. En la base presenta dos botones linguales muy definidos, con un espacio deprimido entre ellos. Tienen una serie de forámenes en la base a lo largo del borde lingual, y otras series de forámenes más pequeños frente a las cúspides laterales. Presentan una fuerte depresión labial, que sitúa a la cúspide central en una posición adelantada con respecto a las laterales. Tienen además dos proyecciones labio-basales a los lados de esta

depresión con forma de ganchos. La cúspide central es más alta y grande que las cúspides laterales. Las cúspides son esbeltas y de sección redondeada, con poca o ninguna compresión labio-lingual. Están surcada por crestas subparalelas que llegan hasta la punta. El número de cúspides laterales es variable, desde cuatro hasta siete. El segundo par de cúspides laterales es mayor que el primero, y el tercer par (en caso de haberlo) tiende a parecerse en tamaño al primero. Las cúspides suelen estar curvadas lingualmente, especialmente la central.

Discusión. Los dientes de esta especie se asemejan a los de *Squatinactis glabrum* (Ginter, 1999), con sus dos botones oro-linguales bien definidos y su base con forma arriñonada. La cantidad de cúspides llega hasta siete, como ocurre en otros elementos asignados a *Sq. glabrum* en los Alpes Cárnicos (Randon *et al.*, 2007). Las hileras de forámenes en la base de los dientes de la Formación Baleas parecen estar más marcadas que la mayoría de *Sq. glabrum* descritos en otras localidades. Ausencia de compresión labio-lingual en las cúspides diferencia claramente a estos dientes de los de *Sq. caudispinatus* (Ginter *et al.* 2015, fig. 8 B).

Cladontomorphi *incertae sedis*

Gen. indet.

Material. 3 dientes de la muestra LB-9, 1 de la LB-10.

Descripción. Estos dientes tienen una cúspide central y múltiples cúspides laterales a ambos lados. Parecen tener tres o cuatro cúspides menores a cada lado de la cúspide principal, con otras secundarias surgiendo entre ellas. Pueden llegar a tener hasta tres de estas cúspides intermedias en cada lado. La corona es amplia y está fuertemente comprimida labio-lingualmente. La base lingual es extremadamente corta. Ésta presenta dos hileras de forámenes: una hilera continua en el borde lingual de la base; y otra hilera, de forámenes más pequeños, frente a la corona, que se interrumpen frente a la cúspide central, partiendo la hilera en dos. Las cúspides están ornamentadas con crestas verticales, aunque las de la cara lingual están demasiado deterioradas. En la cara labial, estas crestas verticales van desde el borde hasta la cima de las cúspides, pero continúan más o menos verticalmente y no se orientan hacia éstas. Tiene una lámina siguiendo el borde labio-basal.

Discusión. La escasa extensión de la base en la dirección lingual y el elevado número de cúspides distinguen a estos ejemplares entre los demás dientes cladodóntidos de la Formación Baleas. La forma de la base y la fuerte ornamentación en su cara labial se asemejan a las de *Ertychius intermedius* (Ginter, Hairapetian y Grigoryan, 2011), del Famenense de Armenia. Sin embargo, la corona de *Ertychius* está curvada lingualmente, algo que no ocurre con los dientes de la Formación Baleas. Éstos, además, cuentan con múltiples cúspides intermedias que no aparecen en la especie armenia. Aunque se conocen dientes de *Squatinactis caudispinatus* con hasta cuatro cúspides laterales (Ginter *et al.*, 2015), la base de estos dientes no parece presentar las características típicas de *Squatinactis*: no se aprecian botones oro-linguales en la estrecha base, y parece carecer de proyecciones labio-basales.

Cohorte Euselachii Haym 1902

Superfamilia Protacrodontoidea Zangerl, 1981

Familia Protacrodontidae Capetta, Duffin y Zidek, 1993

Género *Protacrodus* Jaekel, 1925

Especie tipo *Protacrodus vetustus* Jaekel 1925

Protacrodus aequalis Ivanov 1996

(Fig. 4.8-10)

1996 *Protacrodus aequalis* Ivanov, p. 420, fig. 6 a-g.

1999 *Protacrodus aequalis* Ivanov; Ginter y Turner, pp. 114-115, fig. 7 a-c.

2011 *Protacrodus aequalis* Ivanov; Ivanov y Lucas, pp. 55-56, fig. 6.

Material. 46 especímenes en diferentes muestras (ver tablas I y II).

Descripción. Dientes con tres cúspides diferenciadas que se fusionan sobre una base plana. Las cúspides tienen una forma triangular y tienden a tener tamaños y formas similares. La cúspide central puede ser más grande y alta que las demás. La altura de las cúspides es diversa, siendo más altas en algunos ejemplares, y más bajas y anchas en otros. Una característica común en todas es la compresión labio-lingual de la corona. Las cúspides pueden ser rectas o estar ligeramente curvadas lingualmente. También pueden estar inclinadas lateralmente (Fig. 4.8). En ocasiones, una de las cúspides laterales se subdivide en dos cúspides menores. Las cúspides están surcadas por crestas bien definidas que se juntan en las puntas. Tienen mayor desarrollo las de la cara labial (Fig. 4.8-9). Algunas crestas pueden bifurcarse cerca de la base. Las bases tienen forma triangular, extendiéndose lingualmente. El ángulo entre la base y la corona es bastante alto, desde prácticamente 90° a aproximadamente 75° en aquellos con cúspides curvadas lingualmente. La parte inferior de la base es cóncava, y pueden encontrarse en ella uno o dos forámenes grandes (Fig. 4.9). En el margen lingual de la base suele haber de dos a tres forámenes principales (Fig. 4.10), mientras que el labial está surcado por una lámina.

Discusión. El alto número de especímenes identificados como *P. aequalis* presentan una alta variedad de formas y tamaños. La mayor variabilidad parece ser la de la altura de las cúspides: desde cúspides relativamente altas y bien diferenciadas, hasta ejemplares con una corona casi plana y alargada. Aun así, en todos ellos se pueden seguir distinguiendo tres cúspides. En los ejemplares más bajos y alargados, las crestas, en lugar de converger en la punta de las cúspides, crecen paralelamente hasta el borde de éstas, algo ya observado en ejemplares similares de Nuevo México (Ivanov y Lucas, 2011) y el Ártico canadiense (Ginter y Turner, 1999).

Distribución estratigráfica. La presencia de *P. aequalis* se conoce desde el Fameniense inferior del Ártico (Ginter y Turner, 1999), y el Fameniense sin precisar de Letonia, Nuevo México (USA) el sur de los Urales y Australia (Turner, 1982; Ivanov, 1996; Ivanov y Lucas, 2011). Se extiende hasta el Tournaisiense inferior el Nuevo México y los Urales y el Tournaisiense del occidente de Australia y Bélgica (Roelofs *et al.*, 2016). (Ivanov, 1996), y Queensland, Australia (Turner, 1982).

Género *Deihim* Ginter, Hairapetian y Klug 2002

Especie tipo *Deihim mansureae* Ginter, Hairapetian y Klug 2002

Deihim? sp.
(Fig. 4.11-13)

Material. 2 ejemplares de la muestra LB-10 y 3 de la LB-11.

Descripción. Se trata de dientes agrupados en tres morfotipos distintos. El primer morfotipo (Fig. 4.13) corresponde a un diente de cúspides bajas triangulares, con bordes suaves. Las cúspides tienen una ligera compresión labio-lingual. Hay una serie de cúspides secundarias en una de las caras del diente. La base de este diente no está conservada. El segundo morfotipo (Fig. 4.12) es un diente con cúspides triangulares altas, con mayor compresión labio-lingual que el primer morfotipo. Las cúspides están inclinadas hacia un lado, y están surcadas por crestas laterales que convergen en las puntas. Una de las cúspides es de mayor tamaño que las demás, que se van reduciendo de tamaño cuanto más alejadas están de la cúspide mayor. La base está surcada por una serie de forámenes. El tercer morfotipo (Fig. 4.11) es el de un diente tricúspide, donde la cúspide central es mucho mayor que las laterales, recordando a los dientes cladodóntidos. El ángulo entre la cúspide central y las laterales es elevado, de 75° o más. La base es pequeña y convexa, y se extiende ligeramente hacia la lengua. Tiene una lámina en su borde labial.

Discusión. La pertenencia de estos dientes al género *Deihim* se basa en su comparación con especímenes provenientes principalmente de las abundantes colecciones iraníes de *Deihim* (Ginter *et al.*, 2002). El diente del primer morfotipo es el único que parece presentar las cúspides accesorias propias del género, situadas en una de sus caras (Fig. 4.13). La ausencia total de la base en este ejemplar dificulta su identificación. El diente del segundo morfotipo (Fig. 4.12) presenta grandes semejanzas con un ejemplar de Dalmeh, Irán (ver Ginter *et al.* 2002, lám. 2 K), con el cual comparte la cúspide central inclinada hacia a un lado y una serie de

cúspides laterales que disminuyen en tamaño. Es también similar a otro diente encontrado en el Karst de Moravia, República Checa (Kumpan, 2013, fig. 4, 1). Además de la misma morfología con una cúspide media inclinada, la línea de perforaciones en la base es también parecida. En el ejemplar asturiano no se distinguen, sin embargo, las cúspides accesorias descritas en el diente checo. Los tres dientes aquí denominados como tercer morfotipo (Fig. 4 11) son prácticamente iguales a un ejemplar de Hodjek, Irán (ver Ginter *et al.* 2002, lám. 4 J-K). Comparten con éste la forma de la base, su composición tricúspide y las diferencias y el ángulo entre la cúspide media y las laterales. Este ejemplar iraní está asignado al que allí se describe como morfotipo 4 de *Deihim mansureae*. Sin embargo, los otros dientes de dicho morfotipo presentan las cúspides accesorias en la cara lingual propias de *D. mansureae*, de las que también carecen los ejemplares asturianos. Por ello, lo más probable es que los dientes de la Formación Baleas no correspondan a *D. mansureae*.

Subclase Euchondrocephali Lund y Groganm 1997

Superorden Holocephali Bonaparte, 1841

Orden Helodontiformes Patterson, 1965

Familia Helodontidae Patterson, 1965

Género *Helodus* Agassiz, 1838

Especie tipo *Helodus simplex* Agassiz, 1838

Helodus sp.

Material. Un ejemplar de la muestra LB-13B.

Descripción. Este diente está alargado en dirección mesio-distal, con una alta estructura central en forma de domo. Este engrosamiento se extiende lingualmente y está recubierto por una serie de pequeños orificios. El diente parece ser ligeramente asimétrico. La base, parcialmente fragmentada, es plana. A lo largo de su cara lingual está surcada por grandes forámenes y canales.

Discusión. Pese a estar solo parcialmente conservado, el diente presenta las características básicas del género. El engrosamiento central tiene una altura relativamente suave en comparación con otros elementos del género (ver Ginter y Sun, 2007, fig. 7 C; Stahl y Cicimurri, 2005, fig. 5 A-C). La forma del diente recuerda a otros especímenes descritos en Nuevo México (Ivanov y Lucas, 2011, fig. 11), y a dientes asignados a *Helodus coniculus* en Muhua, China, especialmente aquellos con menor altura en la protuberancia central (Ginter y Sun, 2007, fig. 7 B).

DISCUSIÓN

La diversidad encontrada en las muestras estudiadas es lo suficientemente alta como para que la sucesión de muestras sea interpretada desde un punto de vista bioestratigráfico y paleoecológico. Entre los condriictios más abundantes a lo largo de la sucesión estudiada destacan los del orden phoebodontiformes, que alcanzó un gran desarrollo y una distribución global en los mares del Frasnense y el Fameniense (Ginter y Ivanov, 1995). Los géneros de este orden encontrados son *Phoebodus* y *Thrinacodus*. *Phoebodus* es un género representativo del Devónico Medio y Superior, mientras que *Thrinacodus* se extiende desde el Fameniense hasta el Serpukhoviense (Ginter y Turner, 2010). *Phoebodus gothicus* ocurre en la parte inferior de la Formación Baleas e indica las zonas de *P. gothicus* y *P. limpidus*, del Fameniense entre las zonas de conodontos de *P. marginifera* y *S. praesulcata* (Ginter y Ivanov, 1995; Ginter *et al.*, 2002). La presencia tanto de *Thrinacodus tranquillus* como de *Thrinacodus ferox* es indicativa de la Zona de *P. limpidus*, que coincide con los conodontos atribuidos a la Zona de *S. praesulcata* Media (Menéndez-Álvarez, 1991). Las primeras capas del Tournaisiense sólo pueden ser reconocidos por la ausencia de *P. gothicus* y *Th. tranquillus* desde la capa de la muestra LB-7-B, ya que estas especies no se conocen en el Carbonífero (Ginter, 2001). Los estudios previos de conodontos en la sección concluyeron que la base del Carbonífero se situaba hacia la mitad de la sucesión de la Formación Baleas en esta localidad (García-Alcalde y Menéndez-Álvarez, 1988). También es remarcable, la falta de un cambio en las faunas de ictiolitos estudiadas que

pueda corresponderse con el evento de extinción marina Hangenberg descrito globalmente al final del Periodo Devónico.

Los conodontos estudiados en la parte superior de la Formación Baleas fueron asignados al Tournaisiense superior (Zona de *G. typicus* Superior) por Sanz-López y Blanco-Ferrera (2012), aunque una parte de los conodontos fueron retrabajados desde capas del Tournaisiense medio (Fig. 3). La presencia de *Thrinacodus bicuspidatus* en estas capas (LB-10 y LB-11) es también indicativa del Tournaisiense inferior y medio (zonas de conodontos de *S. duplicata* Inferior a *S. crenulata*) de acuerdo con los hallazgos descritos en China, Australia noroccidental, Irán y Nevada (Ginter y Sun, 2007; Habibi y Ginter, 2011). La edad Tournaisiense superior indicada por los conodontos sugiere que los dientes de *T. bicuspidatus* están retrabajados, aunque no se puede descartar que esta especie alcanzará una edad más joven León. Los conodontos de la parte inferior de la Formación Alba asociados con *Thrinacodus* cf. *dziki* son asignados al Tournaisiense superior (Zona de *S. anchoralis* según J. Sanz López, com. pers.). La especie *Th. dziki* fue descrita en el Viseense de Polonia (Ginter *et al.*, 2015), y por tanto los ejemplares de la Formación Alba pueden corresponder a una forma ancestral del final del Tournaisiense cuyo rango estratigráfico necesita ser acotado.

Ginter (2000, 2001) propuso una división en cuatro grupos o biofacies para las faunas de condriictios marinos del Fameniense tardío.

- El género *Jalodus*, considerado un animal propio de ambientes marinos profundos.
- *Phoebodus* y *Thrinacodus tranquilus*, animales con dientes con forma de gancho y cuerpos alargados, similares al escualo actual *Clamydoselachus*, que preferirían ambientes de profundidad media cercanos al talud.
- Protacrodóntidos e hybodóntidos, cuyos dientes estaban adaptados para aplastar y en consecuencia se alimentarían de animales con cáscaras duras, como moluscos y braquiópodos. Por tanto, estos condriictios fueron necto-bentónicos de aguas someras.
- Dientes de tipo cladodóntido (tipo *Symmorium*, *Stethacanthus*...), a los que se considera depredadores activos viviendo en la columna de agua, que habitarían varias profundidades.

Esta división establece tres biofacies distintas asociadas a distintas profundidades del medio, siendo la de *Protacrododus* la más somera, la de *Phoebodus* la de profundidades intermedias, y la de *Jalodus* la de ambientes profundos. Según Ginter (2000), un entorno correspondería a una facies determinada si el grupo característico está presente en más de un 25%.

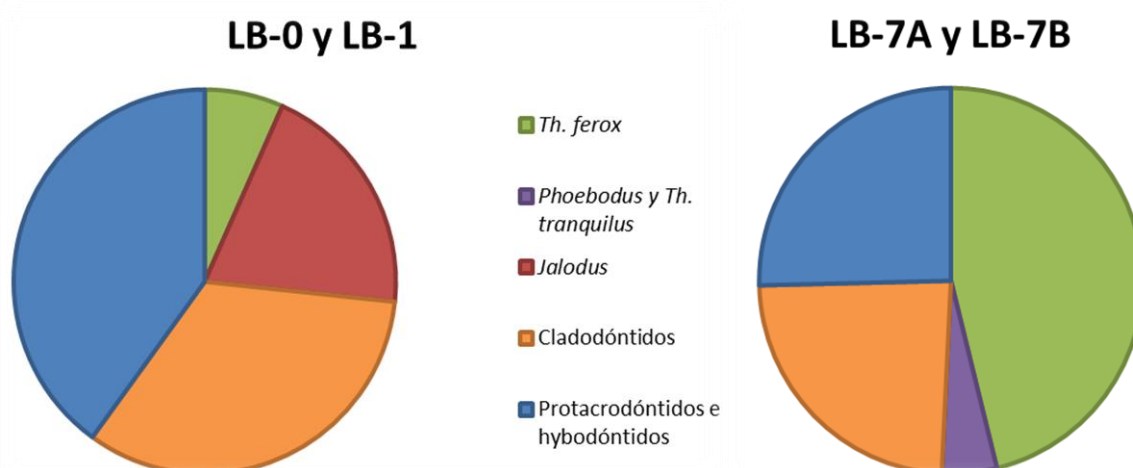


FIGURA 6. Abundancia relativa de los distintos grupos de condriictios según la clasificación de biofacies de Ginter (2000) para las muestras más representativas del Fameniense de la Formación Baleas. Las muestras de la izquierda corresponden a la base de la columna. Las muestras de la derecha fueron tomadas en las capas más altas del Fameniense en la Formación Baleas.

Las muestras más bajas estudiadas están dominadas por protacrodóntidos e los hibodóntidos y corresponden a un ambiente de baja profundidad donde estos animales se alimentarían de la fauna bentónica (Fig. 6). Las muestras LB-7A y LB-7B del Fameniense final muestran un dominio de especímenes de *Th. ferox* que se sitúa próximo a la mitad de los ictiolitos de condriactios identificados. De hecho, la especie *Th. ferox* suma un 34% del total de especímenes identificados en toda la sección, más un posible 7% de trinacodóntidos no identificables a nivel de especie. Después de estos, los protacrodóntidos e hibodóntidos conforman otro 31% de la fauna de condriactios, destacando por su abundancia la especie *Pr. aequalis*. Los condriactios de dentición cladodonta también son abundantes, mientras que los dientes de jalodóntidos, por su parte, solo están presentes como unos pocos ejemplares dudosos en las capas más antiguas. La alta presencia de *Th. ferox* apunta también a un entorno somero de aguas abiertas, pues esta especie se asocia a la biofacies de *Protacrodus* y no a la de *Phoebodus* en el Fameniense de Utah de acuerdo con Ginter (2001). De hecho, el género *Phoebodus* es muy poco abundante y sólo alcanza un 2% del total de dientes en el intervalo Fameniense.

Las faunas del Fameniense tardío de la Formación Baleas difieren de otras localidades descritas en el mundo por la elevada presencia de *Th. ferox*, estando presente en casi todas las muestras, y en algunas superando más del 50% de dientes de condriactios presentes. *Th. ferox* está, por otra parte, ausente en la mayor parte de las faunas de finales del Fameniense, confirmándose su presencia sólo en Utah y los Urales (Ginter *et al.*, 2002). En otros entornos someros, como la plataforma de Tafilat, Marruecos, la fauna estaba compuesta principalmente por protacrodóntidos e hibodóntidos junto a cladodóntidos (Ginter, 2000). No obstante, muchas de las localidades de comparación parecen corresponder a capas ligeramente más antiguas del Fameniense (entre las zonas de *P. expansa* y *S. praesulcata* Inferior) que las de la Formación Baleas aquí estudiadas (desde la Zona de *S. praesulcata* Media), en las que *Phoebodus* y *Th. tranquillus* podrían haber desaparecido.

La abundancia de protacrodóntidos e hibodóntidos disminuye en las muestras asignadas al Tournaisiense superior, y las asociaciones están dominadas por trinacodóntidos en más del 50% (Tabla II). Uno de los cambios más notables en la fauna del Tournaisiense superior es la aparición de una gran variedad de formas de dientes cladodóntidos. Mientras que la mayoría de cladodóntidos del Fameniense parecen corresponder a la misma especie (Tabla I). La razón de esta diversificación no está clara, y se necesitaría de un estudio más extenso y detallado para establecer una clasificación completa y definida de estas especies.

En la muestra de la Formación Alba, los protacrodóntidos están completamente ausentes, y los únicos condriactios identificados a parte de *Thrinacodus* son un espécimen del holocéfalo *Helodus* y 5 cladodóntidos. La ausencia de las especies propias de ambientes más someros es coincidente con un entorno de mayor profundidad del medio interpretado por Sánchez de Posada *et al.*, (1996) a partir de la asociación fosilífera y las características litológicas.

CONCLUSIONES

En total se han identificado 18 taxones diferentes entre los 379 dientes de condriactios recuperados en 19 muestras de las Formaciones Baleas y Alba en la sección de Las Baleas. Muchos de estos taxones están en nomenclatura abierta y requieren un estudio más amplio. La fauna de condriactios de la Formación Baleas presenta una asociación típica marina dominada por dientes de protacrodóntidos, particularmente *Protacrodus aequalis*, y *Thrinacodus ferox*. La asociación corresponde a una biofacies de aguas someras del Fameniense final al Tournaisiense inferior. *Thrinacodus bicuspidatus* se encuentra en las capas más altas de la Formación Baleas. *Thrinacodus* cf. *dziki* junto a la falta de protacrodóntidos caracterizan las capas basales del Tournaisiense superior de la Formación Alba.

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.

- Agassiz, L. (1833-43). *Recherches sur les poissons fossiles*. Editorial Petitpierre. 1420 pp.
- Arbizu, M., García-Alcalde, J. L., Soto, F. y Truyols, J. (1974). Nota sobre la fauna icitológica del Devónico cantábrico. *Breviora Geológica Astúrica*, 18, 28-32.
- Becker, Martin A., Chamberlain, John A. Jr. y Stoffer, Philip W. (2000). Pathologic tooth deformities in modern and fossil chondrichthians: a consequence of feeding-related injury. *Lethaia*, 33, 103-118.
- Bernárdez, E. (1993). Carboniferous Elasmobranchs from the Cantabrian Mountains (N. of Spain). *ICGP 328, 2nd International Palaeozoic Microvertebrate Symposium-SDS: Gross Symposium Götinguen 1993*, Abstract, 9.
- Bernárdez, E. (2002). *Los dientes de seláceos del Cretácico de la Depresión Central Asturiana*. Tesis doctoral de la Universidad de Oviedo. 476 pp.
- Bonaparte, C. (1832-41). *Iconografia della Fauna Italica per le quattro Classi degli Animali Vertebrati*. Salviucci. 266 pp.
- Derycke, C., Olive, S., Groessens, E. y Goujet, D. (2014). Paleogeographical and paleontological constraints on paleozoic vertebrates (chondrichthyans and placoderms) in the Ardenne Massif Shark radiations in the Famennian on both sides of the Palaeotethys. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 414, 61-67.
- Dow, V.E. (1960). Magnetic separation of conodonts. *Journal of Paleontology*, 34, 738-743.
- Duncan, M. (2003). Early Carboniferous chondrichthyan *Thrinacodus* from Ireland, and a reconstruction of jaw apparatus. *Acta Palaeontologica Polonica*, 48, 113-122.
- Capetta, H., Duffin, C. y Zidek, J. (1993). Chondrichthyes. En: M. J. Benton (ed.), *The Fossil Record 2*. Editorial Chapman y Hall, Londres. 593-609.
- García-Alcalde, J. L. y Menéndez-Álvarez, J. R. (1988). The Devonian-Carboniferous boundary in the Asturo-Leonese Domain (Cantabrian Mountains, NW Spain). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 100, 21-37.
- Ginter, M. (1990). Late Famennian shark teeth from the Holy Cross Mts, Central Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, 40, 69-81.
- Ginter, M. (1999). Famennian-Tournaisian chondrichthyan microremains from the eastern Thuringian Slate Mountains, *Abhandlungen und Berichte für Naturkunde*, 21, 714-729.
- Ginter, M. (2000). Late Famennian pelagic shark assemblages, *Acta Geologica Polonica*, 50, 369-386.
- Ginter, M. (2001). Chondrichthyan biofacies in the late Famennian of Utah and Nevada, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21, 714-729.
- Ginter, M., Duffin, C. J., Dean, M. T. y Korn, D. (2015). Late Viséan pelagic chondrichthyans from northern Europe. *Acta Palaeontologica Polonica*, 60, 899-922.
- Ginter, M., Hairapetian, V. y Grigoryan, A. (2011). Chondrichthyan microfossils from the Famennian and Tournaisian of Armenia. *Acta Geologica Polonica*, 61, 153-173.
- Ginter, M., Hairapetian, V. y Klug, C. (2002). Famennian chondrichthyans from the shelves of North Gondwana. *Acta Geologica Polonica*, 52, 169-215.
- Ginter, M., Hampe, O., y Duffin, C. J. (2010). Chondrichthyes. Paleozoic Elasmobranchii. Teeth. En: H. P. Schultze (ed.). *Handbook of Paleichthyology, vol 3D*. Friedrich Pfeil, Munich, 1-168.
- Ginter, M. y Ivanov, A. (1995). Middle/Late Devonian Phoebodont-based ichthyolith zonation. *Geobios*, 19, 351-355.
- Ginter, M. y Sun, Y. (2007). Chondrichthyan remains from the Lower Carboniferous of Muhua, southern China. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52, 705-727.
- Ginter, M. y Turner, S. (1999). The early Famennian recovery of phoebodont sharks, *Acta Geologica Polonica*, 49, 105-117.
- Ginter, M y Turner, S. (2010). The middle Paleozoic selachian genus *Thrinacodus*, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30, 1666-1672.
- Ginter, M. y Zlotnik, M. (2019). Mississippian chondrichthyan fishes from the area of Krzesowice, southern Poland, *Acta Palaeontologica Polonica*, 64, 549-564.
- Grogan, E. y Lund, R. (2008). A basal elasmobranch, *Thrinacoselache Gracia* n. gen. & sp., (Thrinacodontidae, new family) from the Bear Gulch Limestone, Serpukhovian of Montana, USA. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28, 970-988.
- Habibi, T. y Ginter, M. (2011). Early Carboniferous chondrichthyans from the Moabrak Formation, Central Albroz Mountains, Iran, *Acta Palaeontologica Polonica*, 61, 27-34.
- Huxley, T. H. (1880). *A manual of the anatomy of vertebrated animals*. Editor D. Appleton, 431 pp.
- Ivanov, A. (1996). The Early Carboniferous chondrichthyans of the South Urals, Russia, *Geological Society London Special Publications*, 107, 417-425.
- Ivanov, A. (1999). Late Devonian – Early Permian chondrichthyans of the Russian Arctic, *Acta Geologica Polonica*, 49, 267-285.
- Ivanov, A. y Lucas, S. G. (2011). Fish fossils from the Paleozoic Sly Gap Formation of Southern New Mexico, USA, *New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin* 3, 52-69.
- Jaekel, O. (1925). Das Mundskelett der Wirbeltiere. *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch*, 55, 402-409.
- Jeppsson, L. y Anehus, R. (1995). A buffered formic acid technique for conodont extraction. *Journal of Paleontology*, 69, 790-794.

- Kumpan, T. (2013). Předběžná zpráva o výskytu ichtyolitů ve svrchním famenu a spodním tournai Moravského krasu (Preliminary report on the occurrence of the ichthyoliths in the Upper Fammenian and Lower Tournaisian of the Moravian Karst). *Geologické výzkumy na Moravě a ve Slezsku*, 136-140.
- Lakin, A. J., Marshall, J. E. A., Troth, I. y Harding, I. C. (2016). Greenhouse to icehouse: a biostratigraphic review of latest Devonian-Mississippian glaciations and their global effects. *Geological Society of London*, 423, 439-464.
- Long, J. A. (1990). Late Devonian chondrichthyans and other microvertebrate remains from northern Thailand. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10, 59-71.
- Lund, R. (1974). *Stethacanthus altonensis* (Elasmobranchii) from the Bear Gulch Limestone of Montana. *Annals of Carnegie Museum*, 45, 161-178.
- Lund, R. y Zangerl, R. (1974). *Squatinactis caudispinatus*, a new elasmobranch from the upper Mississippian of Montana. *Annals of Carnegie Museum*, 45, 43-54.
- Menéndez-Álvarez, J. R. (1991). Conodontos del Carbonífero Inferior y Medio de la Cordillera Cantábrica. Tesis doctoral, Universidad de Oviedo, 283.
- Merino-Tomé, O., Suárez Rodríguez, A. y Alonso Alonso, J. L. Mapa Geológico Digital continuo E. 1:50000, Zona Cantábrica (Zona-1000). in GEODE. Mapa Geológico Digital continuo de España. [en línea]. 14-07-2020. Disponible en: <http://info.igme.es/cartografiadigital/geologica/geodezona.aspx?Id=Z1000>
- Newberry, J. S. y Worthen, A. H. (1866). Descriptions of new species of vertebrates, mainly from the subcarboniferous limestone and coal measures of Illinois. *Geological Survey of Illinois*, 3, 9-134.
- Newberry, J. S. (1889). The Paleozoic fishes of North America. *Monograph of the U.S. Geological Survey*, 16, 1-340.
- Patterson, C. (1965). The phylogeny of the chimaeroids. *Philosophical Transactions B Royal Society*, 35, 144.
- Randon, C., Derycke, C., Blicek, A., Perri, M. C. y Spalletta, C. (2007). Late Devonian – Early Carboniferous vertebrate microremains from the Carnic Alps, northern Italy, *Geobios*, 40, 809-826.
- Roelofs, B., Barham, M., Mory, A. J. y Trinjastic, K. (2016). Late Devonian and Early Carboniferous chondrichthyans from the Fairfield Group, Caning Basin, Western Australia, *Palaeontologica Electronica*, 19 (1. 4A), 1-28.
- Sánchez de Posada, L. C., Martínez Chacón, M. L., Méndez, C., Menéndez Álvarez, J. R., Río, L. M., Rodríguez, S., Truyols, J. y Villa, E. (1996). El Carbonífero marino del ámbito Astur-Leonés (Zona Cantábrica): síntesis paleontológica, *Revista Española de Paleontología*, nº extraordinario, 82-96.
- Sanz-López, J. y Blanco-Ferrera, S. (2012). Revisión estratigráfica del Misisipiense al Pensilvaniense más bajo de la zona Cantábrica y la posición de los límites entre los pisos, *Geo-Temas*, 13, 163-166.
- Sjerp, N. (1997). The Geology of the San Isidro-Porma área (Cantabrian Mountains, Spain), *Leidse Geologische Mededelingen*, 39, 507-531.
- St. John, O. y Worthen, A. H. (1875). Description of fossil fishes. *Geological Survey of Illinois, Paleontology*, 6, 245-488.
- Stahl, B. y Cicimurri, D. (2018). Late Mississippian (Chesterian) chondrichthyans from the Monteagle Limestone of Northern Alabama, *Paludicola*, 5, 1-14.
- Turner, S. (1982). Middle Palaeozoic elasmobranch remains from Australia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 3, 38.
- Vullo, R., Bernárdez, E. y Buscalioni, A. D. (2009). Vertebrates from the middle?-late Cenomanian La Cabaña Formation (Asturias, northern Spain): Palaeoenvironmental and palaeobiogeographic implications, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 276, 120-129
- Wagner, R. H., Winkler Prins, C. F. y Riding, R. E. (1977). Lithostratigraphic units of the lower part of the Carboniferous in northern León, Spain, *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, 4, 603-663.
- Williams, M. E. (1985). The “cladodont level” sharks of the Pennsylvanian black shales of central North America. *Palaeontographica A*, 190, 83-158.
- Zangerl, R. (1981). Paleozoic Elasmobranchii. En: Schultze, H. P. (ed.), *Handbook of Paleichthyology 3A*. Editorial Gustav-Fischer, Stuttgart-Nueva York, 1-115.
- Zangerl, R. (1990). Two new stethacanthid sharks (Stethacanthidae, Symmoriida) from the Pennsylvanian of Indiana, U.S.A. *Palaeontographica Band A*, 213, 115-141.