



Universidad de Oviedo



Facultad de Geología

TRABAJO FIN DE GRADO

CONODONTOS DEL MOSCOVIENSE INFERIOR (CARBONÍFERO) EN CALIZAS PRÓXIMAS A LA PLAYA DE GULPIYURI

GONZALO CASIELLES GARCÍA

GRADO EN GEOLOGÍA
JULIO - 2023



Conodontos del Moscoviense inferior (Carbonífero) en calizas próximas a la playa de Gulpiyuri

Gonzalo Casielles García

██████████@uniovi.es

Resumen: Se describen y clasifican siete especies de seis géneros de conodontos hallados en una muestra de las calizas del Cuera procedente de la costa de Llanes, en Asturias. Los conodontos fueron obtenidos utilizando el método de disolución amortiguada de rocas carbonatadas. *Declinognathodus marginodosus*, *Idiognathoides corrugatus*, *Idiognathoides tuberculatus*, *Idiognathodus aljutovenssis*, *Neognathodus atokaensis*, *Gondolella gymna* y una especie indeterminada del género *Idioprioniodus* son indicativas del Moscoviense inferior, en concreto del Subpiso Vereiense ruso y el Atokaense medio americano. La gran abundancia de los elementos de *Declinognathodus marginodosus* es significativa y está relacionada con el área de deposición en el margen de una plataforma carbonatada. La presencia predominante del taxón en la muestra estudiada permite reconstruir por primera vez los elementos del aparato de *D. marginodosus*, un conjunto típico del orden Ozarkodinida con 15 elementos entre los que se identifican siete morfologías distintas. Las posiciones S3 y S4 parecen estar ocupadas por elementos idénticos. El aparato se compara con los elementos de los aparatos de *Gondolella* e *Idioprioniodus* del orden Prioniodontida.

Abstract: Seven species of six conodont genera from a studied sample of the Cuera limestone from the Llanes coast in Asturias are described and classified. The conodonts were obtained using the method of buffered dissolution of carbonate rocks. *Declinognathodus marginodosus*, *Idiognathoides corrugatus*, *Idiognathoides tuberculatus*, *Idiognathodus aljutovenssis*, *Neognathodus atokaensis*, *Gondolella gymna* and an undetermined specie of the the genus *Idioprioniodus* are indicative of the lower Moscovian, concretely correlate with the Russian Vereian Substage and the North American middle Atokan. The abundant occurrence of *Declinognathodus marginodosus* elements is notable and is related with the deposition area on the margin of a carbonate platform. The predominant presence of this taxon in the studied sample allows reconstructing for the first time the *D. marginodosus* apparatus, a typical assemblage of the order Ozarkodinida forming by fifteen elements, among which seven different morphologies are identified. Positions S3 and S4 appear to be occupied by identical elements. The apparatus is compared with elements of the apparatus of *Gondolella* and *Idioprioniodus* of the order Prioniodontida.

INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

Los elementos conodontos son microfósiles fosfatados muy comunes en rocas sedimentarias de origen marino que fueron descritos por primera vez por Pander (1856). Su distribución temporal abarca desde el Cámbrico hasta el Jurásico Inferior (Du *et al.*, 2023) y presentan un gran interés bioestratigráfico y paleobiogeográfico debido a su abundancia y rápida velocidad evolutiva. De forma notable son ampliamente utilizados como geotermómetros, ya que el color de estos fósiles cambia según la temperatura máxima a la que han estado expuestas las rocas, haciéndolos especialmente útiles para la prospección de hidrocarburos.

Desde hace décadas se acepta que estos microfósiles representan piezas de aparatos dentales pertenecientes a una clase extinta de cordados, siendo posiblemente vertebrados primitivos sin mandíbula (Donoghue *et al.*, 2000) o bien teniendo una posición más basal entre los cordados (Turner *et al.*, 2010). En el caso del grupo de los conodontos ozarkodínidos, estos aparatos están compuestos por 15 piezas de varios tipos, siendo estos los elementos P1, P2, M, S0, S1, S2, S3 y S4 (Purnell y Donoghue, 1997; Purnell *et al.*, 2000). Esto está bien establecido por fósiles excepcionales de conodontos encontrados en superficies de capa que muestran todo el aparato en posición aproximada de vida, algunos de los cuales incluso se encuentran dentro de impresiones del cuerpo blando del animal (Briggs *et al.*, 1983). Sin embargo, la rareza de los hallazgos de aparatos de elementos asociados hace que la gran mayoría de las especies de conodontos sean descritas utilizando únicamente los elementos P1, que suelen ser los que se encuentran en mayor número en muestras de rocas tratadas mediante

fragmentación y disolución. Estos elementos son también los más complejos y los que muestran una variación más rápida de su morfología, caracterizando en gran medida la sistemática del grupo.

La reconstrucción de aparatos de conodontos está basada tanto en los hallazgos de los elementos asociados sobre superficies de estratos en posición aproximada de vida, como en la presencia de elementos asociados y unidos mediante cemento compuesto habitualmente de fosfato (*fused clusters*). Además, existen propuestas de reconstrucción basadas en elementos aislados que aparecen en muestras con baja diversidad de especies, o bien a través del uso de métodos estadísticos aplicados a una gran cantidad de muestras (Sweet, 1988).

En este trabajo se realiza un estudio de la muestra CPE-62, la cual procede de una ubicación cercana a la playa de Gulpiyuri (Asturias). Los objetivos del trabajo son el aprendizaje del tratamiento y procesado de las muestras de conodontos y la identificación y descripción de los géneros y especies presentes en ella. Tanto esta muestra como otras muestras de la misma capa proporcionaron un número muy elevado de elementos P1 de *Declinognathodus marginodosus* (Grayson, 1984) respecto a los elementos de otras especies, haciendo a la muestra estudiada idónea para la reconstrucción de un aparato completo de esta especie.

También se describen los elementos conodontos pertenecientes a otras especies encontradas en la muestra, que nos informan sobre los aspectos bioestratigráficos, así como de las condiciones paleoambientales del yacimiento.

Contexto geológico

La muestra CPE-62 procede de la costa del concejo de Llanes, Asturias, estando localizada a 11 km al oeste de la villa homónima y siendo sus coordenadas geográficas $43^{\circ}26'54''N$ y $4^{\circ}53'14''O$. Este punto se encuentra sobre la rasa de menor altura situada a techo del acantilado situado justo al norte de la playa de Gulpiyuri (Fig. 1), una playa interior formada en una dolina inundada por el mar (Ruiz-Fernández, 2002).



FIGURA 1. Situación geográfica de la muestra CPE-62 entre las playas de San Antolín y La Huelga, Llanes, (Google Earth 7.1, 2023).

Desde el punto de vista geológico esta área se sitúa en la unidad paleozoica de la Zona Cantábrica, y dentro de esta en la rama norte del manto del Ponga (Bahamonde *et al.*, 2008). La Zona Cantábrica representa una zona externa del orógeno Varisco, estando deformada por un cinturón de pliegues y cabalgamientos. También es notable por presentar un registro muy completo del período Carbonífero, mostrando una gran secuencia formada en una cuenca de antepaís con una variedad notable de sistemas deposicionales entre los que predominan los marinos. Estos están representados por varias formaciones calcáreas originadas principalmente

en ambientes profundos o por plataformas carbonatadas. Hacia la parte superior de la secuencia carbonífera hay una presencia progresivamente mayor de lutitas, areniscas y capas de carbón que muestran un aumento de la llegada de materiales terrígenos y la somerización progresiva de la cuenca. Estos fenómenos son consecuencia de la erosión del orógeno Varisco y del avance de la deformación tectónica hacia el Este (Bahamonde *et al.*, 2008).

La muestra estudiada procede de la sección de San Antolín-La Huelga, una zona de la costa asturiana comprendida entre las playas que le dan nombre y que constituye una sucesión sedimentaria de edad Serpukhoviense a Moscoviense compuesta en su práctica totalidad por calizas (Fig. 2). La secuencia se dispone en estratos casi verticales y entre dos cabalgamientos imbricados de origen Varisco y dirección O-E. A pesar de que en otras secciones de la misma secuencia sedimentaria se aprecian cliniformas de gran pendiente y tamaño, como es el caso de la sección transversal de la Sierra del Cuera (Della Porta *et al.*, 2004), esta secuencia muestra una aparente estratificación paralela, con buzamientos muy pronunciados hacia el Noroeste. Esto se interpreta como una consecuencia de que los cabalgamientos sean perpendiculares a las cliniformas, ya que la progradación de la plataforma tendría una dirección Norte en esta zona (Bahamonde *et al.*, 2008).

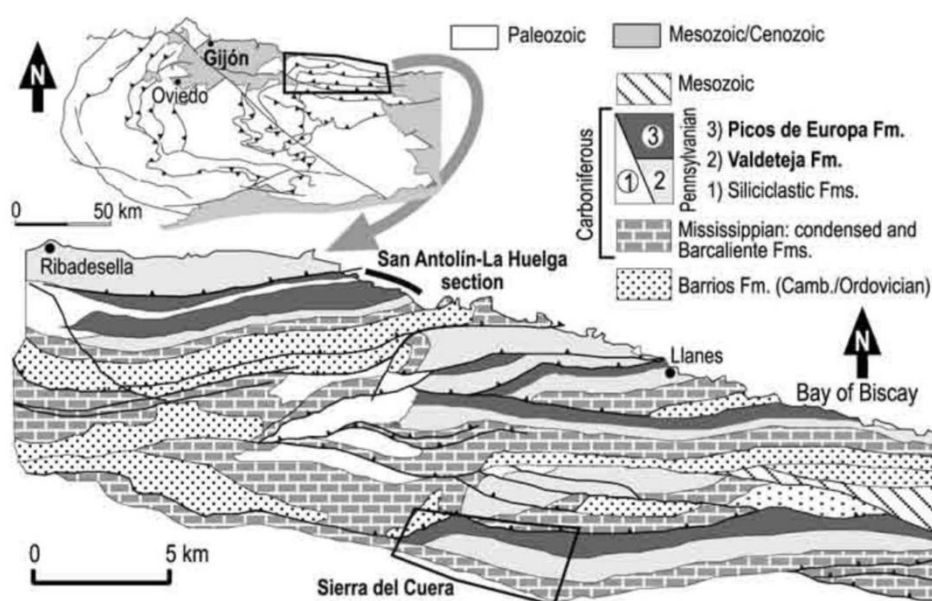


FIGURA 2. Esquema geológico de la parte nororiental de la Provincia del Manto del Ponga con la localización de la sección de San Antolín-la Huelga entre Ribadesella y Llanes. Imagen tomada de Bahamonde *et al.* (2008).

La sucesión estratigráfica de esta secuencia comprende la Formación Barcaliente (Wagner *et al.*, 1971) y la unidad informal de las calizas del Cuera (Navarro *et al.*, 1986), la cual es lateralmente equivalente a las formaciones Valdeteja (Wagner *et al.*, 1971) y Picos de Europa (Maas, 1974) de edades respectivas Bashkiriense y Moscoviense. La condición excepcional de los afloramientos a lo largo de la costa permitió levantar una columna estratigráfica muy completa de la sucesión (Bahamonde *et al.*, 2008) y reconocer los cambios de facies. El primer tramo está constituido por la Formación Barcaliente, que es una sucesión constituida principalmente por calciturbiditas laminadas ricas en bitumen depositadas en un ambiente marino profundo y anóxico. Estos sedimentos tienen una edad comprendida entre el Serpukhoviense tardío y el Bashkiriense temprano (Sanz-López y Blanco-Ferrera, 2012) y una gran continuidad lateral.

Sobre estos materiales se desarrolla una plataforma carbonatada con un relieve pronunciado, que forma las calizas del Cuera y cuya progradación hacia la cuenca queda registrada en la sucesión de San Antolín-La Huelga (Fig. 3). El pie del talud está formado por intercalaciones de calciturbiditas, espiculitas y brechas calcáreas. En la parte media se encuentran facies correspondientes al talud, que muestran un talud inferior clástico constituido principalmente por brechas carbonatadas y un talud superior formado por calizas *boundstone* microbianas de carácter masivo. Sobre estas encontramos las facies correspondientes al techo de la plataforma, el cual está formado por calizas tableadas con un abundante contenido fósil de animales marinos.

En torno a la playa de la Huelga se disponen calizas tableadas correspondientes a los ambientes más someros, que forman la facies de mayor espesor debido al aumento de la subsidencia tectónica durante el Moscoviense superior (Bahamonde *et al.*, 2008). Por encima de la playa de la Huelga estas calizas presentan alternancias con paleosuelos y rocas siliciclásticas.

La muestra CPE-62 se recogió en la facies que corresponde a la zona más externa del techo de la plataforma. La litología de esta unidad está formada por calizas *rudstone* constituidas principalmente por fósiles desarticulados de crinoideos, con una presencia también notable de braquiópodos y briozoos (Fig. 3), y en menor medida de corales rugosos y tabulados (tramo 6 en Fig. 3).

El límite entre los pisos Bashkiriense y Moscoviense se encuentra en facies correspondientes al talud inferior de la plataforma de acuerdo a varios indicadores bioestratigráficos, aunque la posición precisa de este límite es discutible (Blanco-Ferrera *et al.*, 2009).

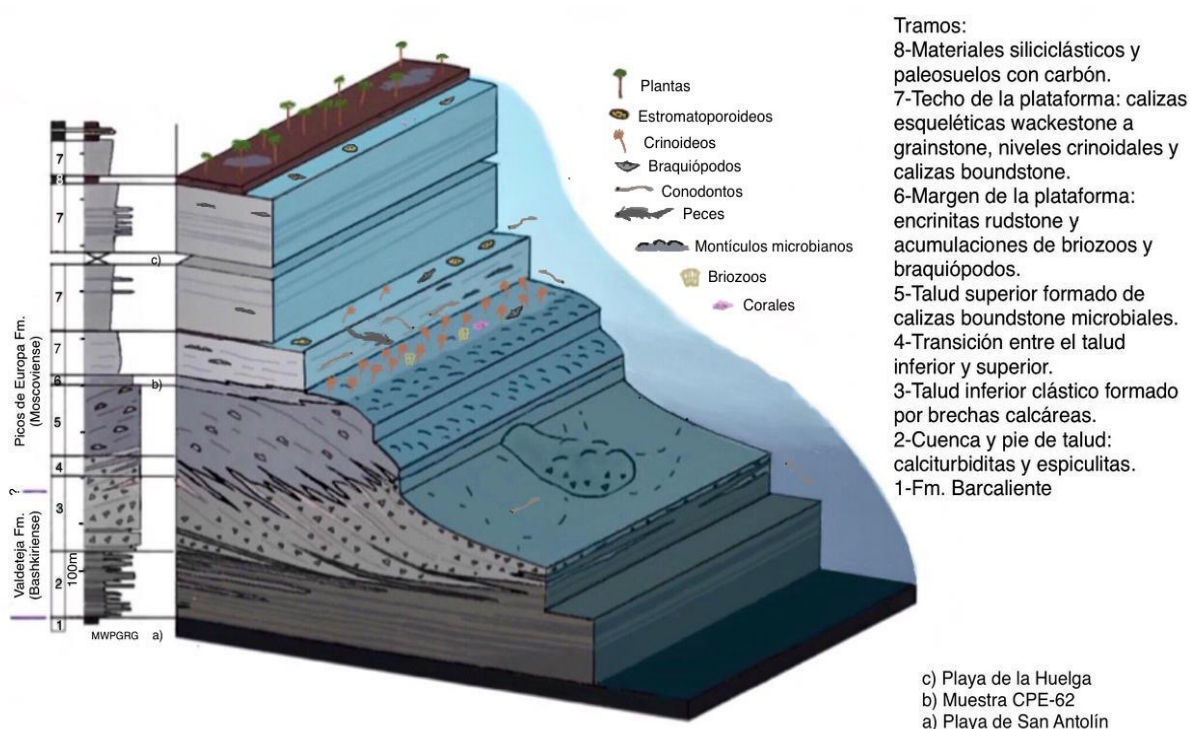


FIGURA 3. Evolución temporal de las condiciones paleoambientales en la sección de San Antolín-La Huelga mostrando el desarrollo de la plataforma carbonatada. Columna estratigráfica y tramos modificados de Bahamonde *et al.* (2008).

METODOLOGÍA

Los estudios de los elementos conodontales en rocas requieren de un tratamiento químico para extraerlos mediante la disolución de la litología que los contiene. En este caso, la muestra consistió en una caliza encrinítica *packstone* a *grainstone* de 4,25 kg que se ha sumergido en una disolución de ácido fórmico al 10% tamponada con fosfato y carbonato de calcio siguiendo el método desarrollado por Jeppson y Anehus (1995). La saturación con fosfato y carbonato de calcio evita la pérdida o daño de algunos de los microfósiles de fosfato por disolución. El residuo insoluble se ha lavado posteriormente con una cantidad abundante de agua y se ha separado por decantación hasta que las partículas de menor tamaño de grano han desaparecido. El residuo se ha secado en una estufa y los granos se han escogido bajo una lupa binocular de modelo ZEISS y número de serie 47 52 00-9901 perteneciente al Departamento de Geología de la Universidad de Oviedo. El triado de los microfósiles de la muestra se ha hecho con 18 aumentos. Los granos separados consisten en una gran cantidad de conodontos correspondientes a varios tipos de elementos. También se han encontrado otros microfósiles correspondientes a restos de crinoideos, gasterópodos, briozoos y foraminíferos, así como dientes y escamas de peces condriictios y osteíctios.

Las características morfológicas de los elementos han permitido clasificarlos como pertenecientes a diferentes especies y tipos de elementos. La terminología utilizada para estos elementos es la empleada por Purnell *et al.* (2000), modificada de otras previas como Sweet (1988). Entre los diferentes tipos hallados se encuentran los elementos P1 y P2, que muestran una morfología pectiniforme o ramiforme según Sweet (1988) (Fig. 4) en diferentes especies de conodontos. También se encuentran elementos ramiformes S0 a S4 y elementos ramiformes M. La composición de los aparatos está basada en propuestas para el orden Ozarkodinida (Purnell y Donoghue, 1997) y para el género *Idioproniodus* (Stone y Geraghty, 1994), que son el resultado del análisis de aparatos en asociaciones naturales. Para realizar las descripciones de los elementos conodontos se han utilizado las orientaciones propuestas como biológicas por Purnell *et al.* (2000), que son ampliamente utilizadas para los conodontos ozarkodínidos y se basan en la reconstrucción hipotética de la disposición en vida de cada elemento desde el estudio de hallazgos de aparatos completos.

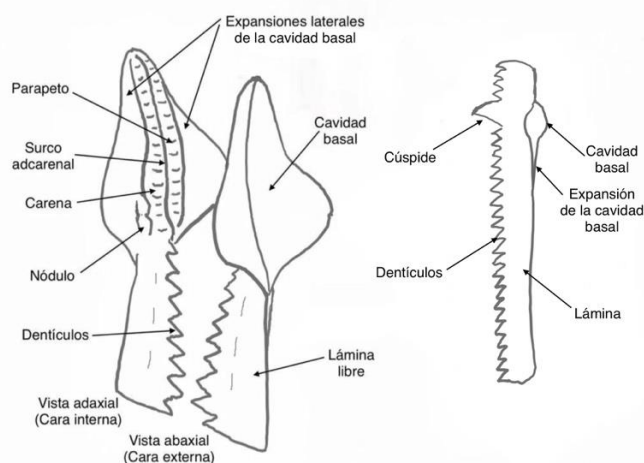


FIGURA 4. Partes de un elemento pectiniforme (A) y ramiforme (B).

Para realizar las fotografías de los conodontos se ha utilizado el microscopio electrónico de barrido de marca JEOL y modelo JSM-6610LV de los servicios Científico Técnico de la Universidad de Oviedo. Posteriormente se han recortado las imágenes mediante los programas digitales Adobe Photoshop 12.0 y Apple Fotos para insertarlas sobre un fondo negro. Estos mismos programas se han utilizado para la elaboración de las figuras esquemáticas.

La hipótesis de asociación de todos los elementos de un aparato se ha basado en criterios como el tamaño y disposición de los dentículos, la distribución o ausencia de materia blanca y la presencia de los elementos asociados en la misma muestra.

RESULTADOS

Como es común y debido a su mayor robustez, la mayor parte de los elementos dentales que se han obtenido son elementos P1, entre los que predominan particularmente los pertenecientes a *Declinognathodus marginodosus*. Concretamente se han reconocido un total de 537 elementos P1 de esta especie frente a un total de 578 elementos P1 de conodontos. Los demás elementos P1 reconocibles corresponden a 23 elementos de *Idiognathoides corrugatus* (Harris y Hollingsworth, 1933), 6 elementos de *Idiognathoides tuberculatus* Nemirovskaya (en Kozitskaya *et al.* 1978), 3 elementos de *Idiognathodus aljutovenski*, Alekseev, Barskov y Kononova, 1994, 3 elementos de *Neognathodus atokaensis* Grayson, 1984 y 4 elementos de *Gondolella gymna* Merrill y King, 1971. También se ha encontrado un único elemento P de *Idioproniodus*, un género en el que no se han diferenciado elementos P1 y P2 (Stone y Geraghty, 1994).

La clasificación de las especies en categorías taxonómicas situadas por encima del género está basada en Sweet (1988). Según este autor los géneros *Declinognathodus*, *Idiognathodus*, *Idiognathoides* y *Neognathodus*

son miembros de la familia Idiognathodontidae y del orden Ozarkodinida. Los conodontos de este grupo tienen un aparato de 15 piezas formado por 4 elementos de plataforma o pectiniformes correspondientes a los elementos P1 y P2 y 12 piezas ramiformes correspondientes a los elementos M, S0, S1, S2, S3 y S4. Entre los conodontos ozarkodínidos la morfología de los elementos P1 permite realizar la clasificación a nivel de especie. Los dos géneros restantes, *Idioproniodus* y *Gondolella* pertenecen al orden Prioniodontida y respectivamente a las familias Prioniodontidae y Gondolellidae. Notablemente en la clasificación de Sweet (1988) el orden Prioniodontida se considera un grupo parafilético del cual evoluciona el orden Ozarkodinida. Los aparatos de los conodontos de la familia Prioniodontidae presentan 13 piezas y se encuentran todavía en proceso de discusión a pesar de que existen asociaciones naturales de los elementos de *Idioproniodus* (Rhodes, 1952; Baesemann, 1973), ya que la homología de estos con los elementos de los ozarkodínidos es incierta y su orientación es tentativa. En este trabajo se ha utilizado la nomenclatura propuesta por Stone y Geraghty (1994) en la que estos elementos se clasifican como elementos P, M, S0, S1, S2, S3 y S4, siendo todos de carácter ramiforme. Su orientación está basada en Purnell *et al.* (2000) (Fig. 5). Los aparatos de los gondolellidos sin embargo tienen las mismas piezas que los aparatos de los ozarkodínidos (Orchard y Rieber, 1999) aunque todas estas piezas tienen una morfología fácilmente diferenciable de las del último grupo.

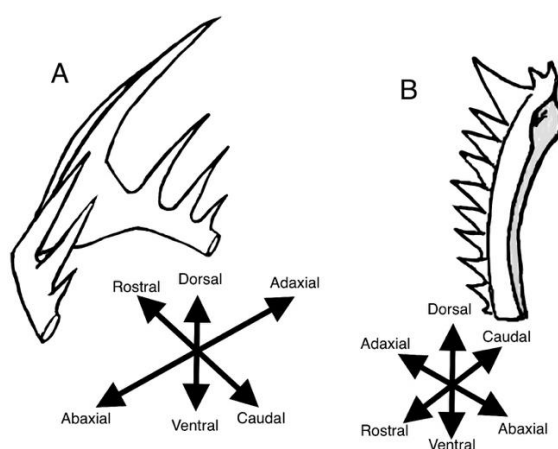


FIGURA 5. Orientación utilizada para la descripción de los elementos de *Idioproniodus* (A) y *Gondolella* (B).

Todos los tipos de elementos de los conodontos ozarkodínidos están presentes en la muestra, aunque los elementos ramiformes lo están en números considerablemente más reducidos que los P1 debido a su mayor fragilidad. Los elementos M (15 ejemplares) muestran una notable homogeneidad entre sí al margen de ser elementos izquierdos o derechos. Entre los elementos P2 (62 ejemplares) hay cierta variedad en sus proporciones, presentando 2 morfologías diferenciadas que posiblemente correspondan a dos géneros diferentes (Fig. 6.16 y Fig. 6.18) y de entre las cuales la más común se propone como perteneciente a *Declinognathodus marginodosus*. Estos elementos presentan una morfología más alargada y ligeramente más curvada. Entre los elementos P2 lo suficientemente completos se han distinguido 24 ejemplares de esta variante, y 6 del segundo morfotipo. Entre los elementos S encontrados hay más variedad. Entre los elementos S con materia blanca existe un ejemplar S3-4 diferenciable del resto por presentar una lámina anterior más alargada y curvada hacia la parte ventral (Fig. 7.5). Este ejemplar es muy similar a los elementos S3-4 atribuidos sin diferenciar, tanto a *Neognathodus* como a *Idiognathodus* por Merrill y von Bitter (1971) en asociaciones naturales en Misuri. Por tanto, podría ser un elemento de uno de estos géneros, ya que ambos están presentes en la muestra CPE-62. Además de este ejemplar, se han diferenciado cuatro morfologías en elementos suficientemente completos. Los cuatro tipos diferenciados encajan con las morfologías que ha sido descritas para los elementos S0, S1, S2 y S3-4 en el aparato de los géneros de ozarkodínidos descritos en Purnell y Donoghue (1997) y Purnell *et al.* (2001). La asociación de elementos P1, P2, M, S0, S1, S2, S3 y S4 en un mismo aparato se basa en criterios como su tamaño y la disposición de denticulos que muestran, la distribución o ausencia de materia blanca y la presencia con cierta abundancia de los elementos asociados en la misma muestra.

Elementos en posiciones distintas a la P del orden Prioniodontida se han identificado en la muestra CPE-62. En parte, estos corresponden a fragmentos de los elementos S y M de *Gondolella*. Estos son fácilmente

reconocibles por presentar grandes dentículos triangulares de gran anchura que carecen de materia blanca y tienen poca variación de tamaño entre ellos. Además, los elementos hallados de *Idioproniodus* también son de varios tipos, pero todos ellos son claramente diferenciables del resto por mostrar una gran cúspide cónica y alargada que se curva hacia la parte posterior; además también presentan dentículos triangulares separados muy agudos sin materia blanca y que suelen tener cerca del doble de altura que las barras o láminas sobre las que se sitúan.

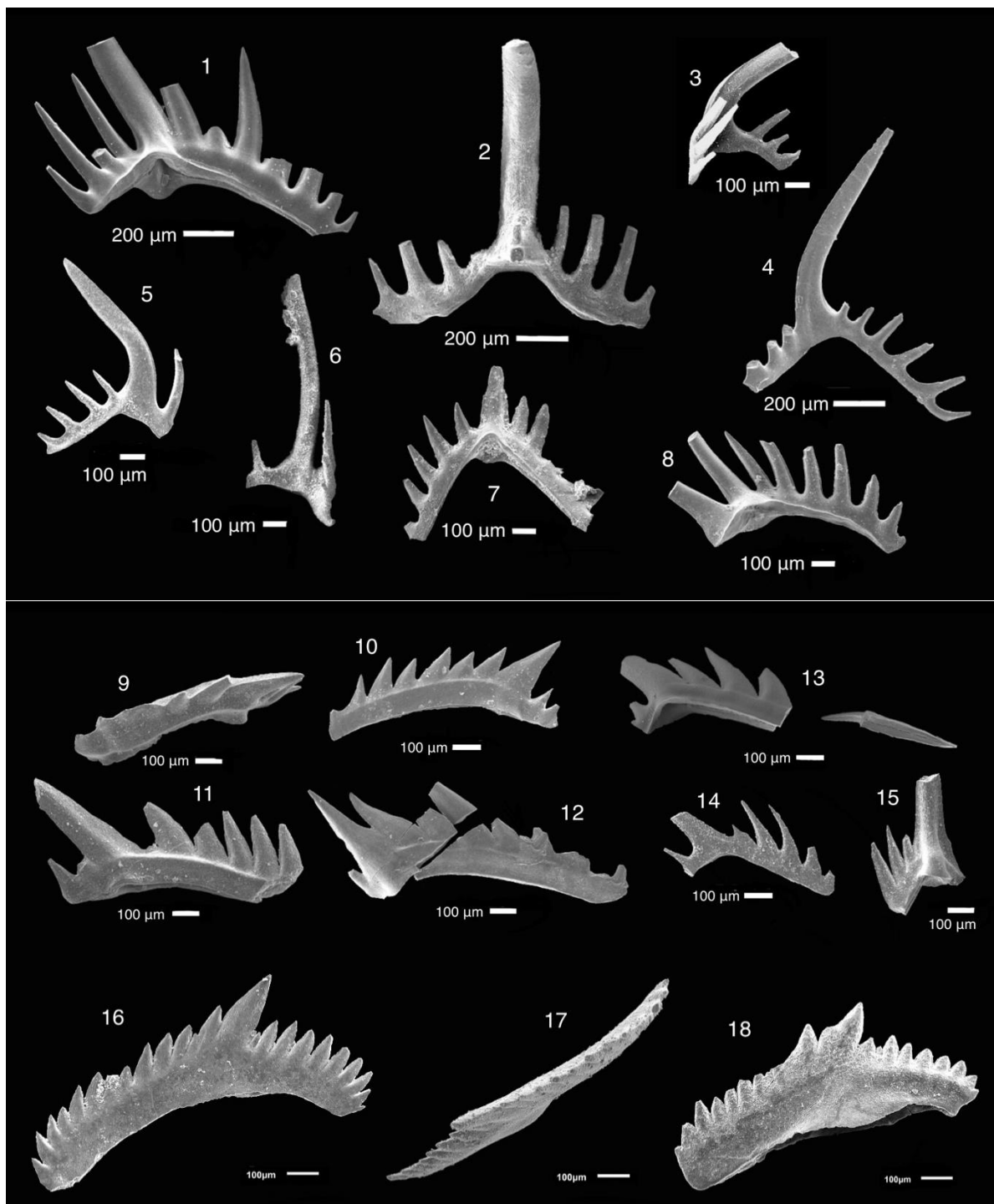


FIGURA 6. Fotos de microscopio electrónico de conodontos de la muestra CPE-62. 1-8, elementos de *Idioproniodus* sp.; 1, elemento S4; 2, elemento S0; 3, 6, elementos S1; 4-5, elementos S2; 7, elemento S3; 8, elemento P. 9-15, *Gondolella gymna*; 9-12, elementos P1; 13-14, elementos P2; 15, elemento M. 16-17, *Declinognathodus marginodosus*, 16-17 vista caudal y adaxial de elemento P2. 18, elemento P2 de un ozarkodínido indeterminado.

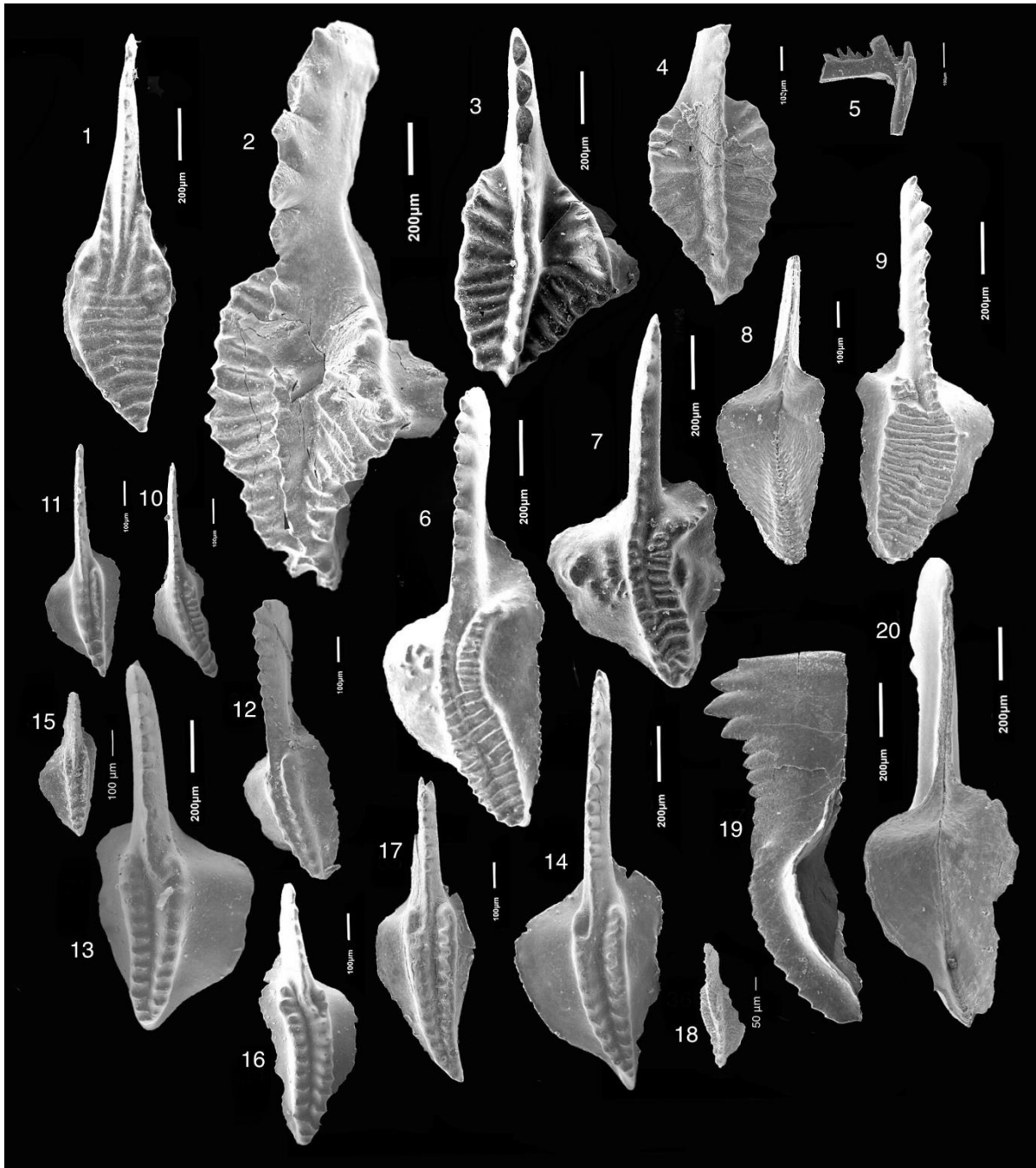


FIGURA 7. Fotos de microscopio electrónico de conodontos de la muestra CPE-62. 1, elemento P1 de *Idiognathodus aljutovens*. 2-4, elementos P1 de *Neognathodus atokaensis*. 5, elemento S3-4 de un ozarkodínido indeterminado. 6-7, elementos P1 de *Idiognathoides tuberculatus*. 8-9, elementos P1 de *Idiognathoides corrugatus* en vista abaxial y adaxial. 10-20, *Declinognathodus marginodosus*, 10, elemento P1 en vista adaxial correspondiente al morfotipo A de Grayson (1984); 11-14, elementos P1 en vista adaxial correspondientes al morfotipo B de Grayson (1984); 15-18, elementos P1 correspondientes al morfotipo C de Grayson (1984) en vista adaxial; 19, elemento P1 de *D. marginodosus* en vista rostral. 20, elemento P1 en vista abaxial.

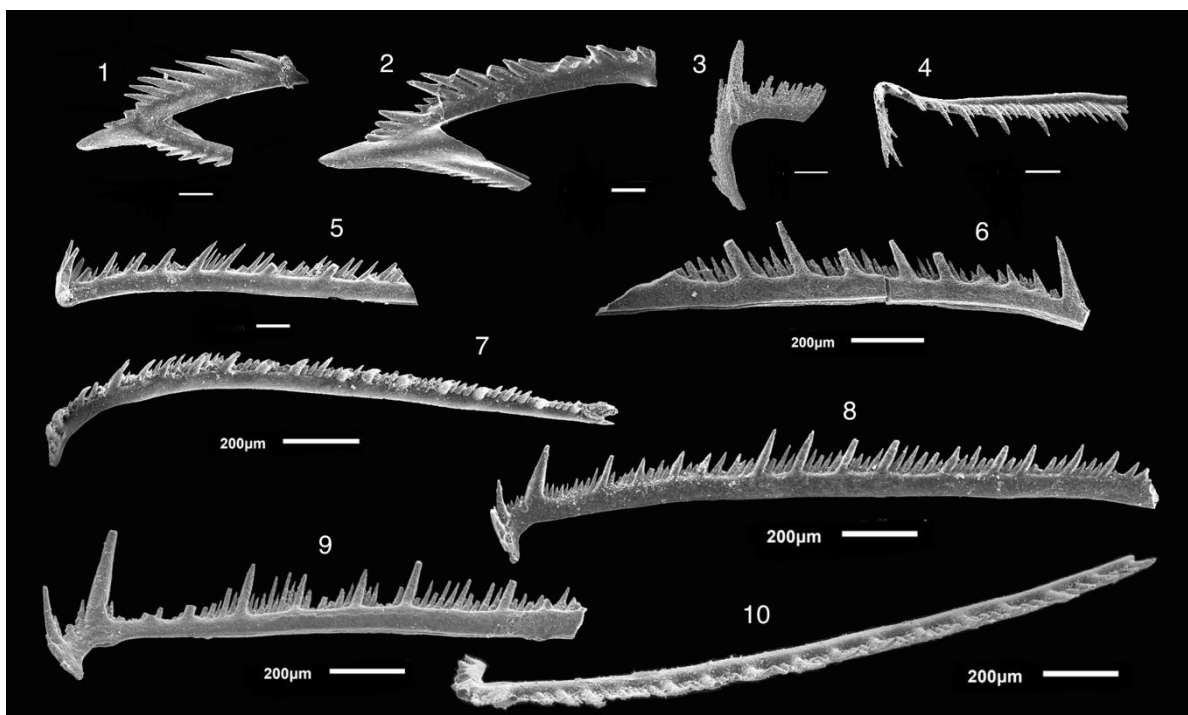


FIGURA 8. Fotos de microscopio electrónico de elementos M y S de *D. marginodosus* de la muestra CPE-62. 1-2, elementos M en vista adaxial y abaxial, respectivamente; 3, elemento S0 en vista lateral. 4-5, elementos S1 en vista dorsal y adaxial, respectivamente. 6-7, elementos S2 en vista adaxial. 8-10, elementos S3-4 en vistas adaxial y dorsal.

Paleontología sistemática

Clase Conodonta Eichenberg, 1930

Orden Prioniodinida Sweet, 1988

Familia Prionodonidae Bassler, 1925

Género *Idioproniodus* Gunnell, 1933

Idioproniodus sp.
(Fig. 6.1-6.8)

a Material

1 elemento P, 1 elemento S0, 2 elementos S1 y 2 elementos S2, 1 elemento S3 y 1 elemento S4.

b Descripción

La principal característica común de estos elementos es la presencia de una cúspide aguda muy alargada y de sección aproximadamente circular; así como la presencia de dentículos con la misma morfología y tamaño más reducido. La cúspide y los dentículos también presentan unos rebordes o crestas laterales que recorren toda su longitud y los conectan, ya que se prolongan sobre la lámina del elemento. Los dentículos tienen bases anchas y se encuentran siempre distanciados, presentando espacios entre ellos en forma de U. Por último, los dentículos siempre se sitúan sobre dos láminas o barras que se unen en la cúspide y muestran diferentes longitudes y ángulos entre sí según el tipo de pieza.

En los elementos P, la cúspide se curva ligeramente hacia la lámina caudal del elemento, la cual forma un ángulo aproximadamente recto con las láminas caudal y rostral (Fig. 6.8). La lámina rostral es cerca de cuatro veces más larga que la caudal y se inclina hacia la parte ventral, de forma que el extremo de esta lámina está rotado cerca de 90 grados con respecto a la parte central del elemento. La lámina rostral presenta 6 dentículos agudos y uno incipiente en el extremo rostral. La lámina caudal presenta un único dentículo, que de manera inusual tiene una mayor anchura que la cúspide. Este dentículo también tiene un perfil agudo y triangular. La cavidad basal se encuentra bajo la cúspide y es redondeada y algo excavada.

El elemento S0 se caracteriza por presentar una simetría bilateral con dos láminas laterales de igual tamaño que forman un ángulo recto entre sí en sentido caudal-rostral (Fig. 6.2). Las bases de las láminas se inclinan hacia la parte ventral. Las láminas tienen 3 o 4 denticulos en su parte superior que muestran menos de la mitad de la altura y anchura que la cúspide central, la cual se curva ligeramente hacia la zona caudal, formando un ángulo de cerca de 20 grados con respecto a las láminas.

El elemento S1 también presenta dos láminas, pero carecen de simetría bilateral, ya que una de estas láminas es prácticamente caudal y la otra sale hacia un lateral del elemento, formando un ángulo de cerca de 45 grados con la lámina caudal (Fig. 6.3 y 6.6). Ambas láminas presentan 3 o 4 denticulos que siempre presentan menos de la mitad de la altura que la cúspide y cuyo tamaño se reduce hacia el final de la lámina. Las dos láminas tienen una longitud similar y ninguna de ellas tiene una base que se curve hacia la zona ventral. La lámina caudal es recta, mientras que la lámina lateral realiza un giro suave hacia la parte caudal. Su cúspide es similar a la de los elementos S0, curvándose en torno a 20 grados hacia la parte caudal.

El elemento S2 está caracterizado por presentar una cúspide especialmente pronunciada con una inflexión de entre 40 y 60 grados en su parte media (Fig. 6.4-6.5). Esta se curva directamente sobre la lámina caudal, la cual es alargada y estrecha. Esta lámina presenta entre 4 y 6 denticulos cuya altura es siempre menor a 1/3 de la altura de la cúspide. La lámina caudal también está muy inclinada hacia la parte ventral, ya que su base forma un ángulo de cerca de 90 grados en este sentido con respecto a la lámina rostral y la cavidad basal. La lámina rostral se inclina ligeramente hacia un lateral en estos elementos. Es más gruesa que la lámina caudal y presenta denticulos de mayor tamaño. Sin embargo, esta se encuentra rota en los dos especímenes encontrados, por lo que no se puede conocer su longitud.

El elemento S3 presenta una cúspide de tamaño reducido, ya que es poco más alta que los denticulos de las láminas rostral y caudal (Fig. 6.7). Estos a su vez tienen un tamaño muy constante de en torno a 3/2 de la altura de las láminas sobre las que se sitúan. Las dos láminas tienen una longitud similar y se curvan hacia la parte ventral con un ángulo de cerca de 40 grados. La lámina rostral no está completamente orientada hacia la zona rostral, ya que se desvía aproximadamente 20 grados hacia un lateral.

El elemento S4 presenta una cúspide curvada que presenta una torsión de cerca de 20 grados en su zona media (Fig. 6.1). Esta se curva directamente sobre la lámina caudal, que es corta y estrecha. Esta presenta 4 denticulos con una altura que alcanza el triple de la lámina sobre la que se asientan. La lámina rostral forma un ángulo recto con la caudal y es de mayor longitud, aunque en el único ejemplar hallado esta se encuentra rota. Esta lámina se inclina hacia la parte ventral y presenta denticulos similares a los de la lámina caudal, aunque alcanzan un mayor tamaño. La cavidad basal de este elemento es redonda, profunda y cerrada.

c Distribución estratigráfica

El rango estratigráfico de este género es difícil de certificar, pero con seguridad está presente desde los pisos Viseense a Estefaniense de la escala regional de Europa Occidental (Stone, 1989) (ver Fig. 9).

Familia Gondolellidae Lindström, 1970

Género *Gondolella* Stauffer y Plummer, 1932

Gondolella gymna Merrill y King, 1971

(Fig. 6.9-6.15)

a Material

4 elementos P1, 2 elementos P2, 1 elemento S0 y varios elementos S o M fragmentarios.

b Descripción

Los elementos P1 consisten en una plataforma con forma de lámina alargada, simétrica y ligeramente arqueada que presenta denticulos triangulares separados, poco agudos y de gran tamaño (Fig. 6-9-6.12). Estos se encuentran inclinados hacia la parte dorsal con un ángulo de cerca de 60 grados con respecto a la lámina. Los elementos también presentan una gran cúspide triangular muy desplazada hacia la zona dorsal, de forma que sólo hay uno o dos denticulos por encima de la cúspide; mientras que hay 9 o 10 hacia la parte ventral. La

lámina dorsal se encuentra ligeramente rotada hacia la zona abaxial, formando un ángulo de cerca de 150 grados con la lámina ventral. Los elementos no presentan expansiones laterales de la plataforma. La cavidad basal se encuentra al otro lado de la cúspide (posición abaxial) y es cerrada y redondeada. Esta cavidad presenta una prolongación cerrada y estrecha que recorre la lámina ventral casi en su totalidad.

Los elementos P2 son notablemente similares a los elementos P1, siendo una de sus principales diferencias que la cavidad basal de los elementos P2 es menos cerrada y excavada (Fig. 6.13-6.14). Otro rasgo distintivo es que la lámina dorsal de estos elementos se curva más hacia la parte abaxial, de modo que hay un ángulo de en torno a 125 grados entre las láminas dorsal y ventral. Algunos de los denticulos de estos elementos son ligeramente más delgados y curvos que en los elementos P1.

c Observaciones

De este género también se han encontrado varios elementos S y M fragmentarios; estos muestran un aspecto muy distintivo debido a la presencia de grandes denticulos triangulares de gran anchura y sin presencia de materia blanca (Fig. 6.15). Los elementos P2 corresponden al parataxón *Lonchodina transitans* Merrill y King, 1971 el cual se refiere únicamente a este tipo de pieza. En este trabajo estos elementos se han asociado a *Gondolella gymna* debido a su similitud con los elementos P1 asignados a esta especie y a la ausencia de otros géneros de morfología similar en la muestra.

d Distribución estratigráfica

Esta especie se encuentra en el Moscoviense inferior, siendo especialmente abundante en el Subpiso regional del Desmoinesense y estando también presente en el Atokaense (Merrill y King, 1971) (Fig. 9).

Age (Ma)	Standard chronostratigraphy				Russia			Western Europe		North America		China			
	System	Sub-system	Series	Stage	Stage	Substage	Substage	Stage	Substage	Stage	Formation	Sub-system	Series	Stage	
295	Permian		Cisuralian	Asselian	Asselian	Kholodnolozhskian	Shikhaniian	Autunian	Kuzel	Wolfcampian	Wolfcamp			Permian	Zisongian
300	Carboniferous	Pennsylvanian	Upper	Gzhelian	Gzhelian	Melekhovian Noginskian Pavlovoposadian Dobryvalian	Nikolskian Martukian Azantashian	Stephanian	Stephanian C	Virgilian	Wabaunsee Shawnee Douglas	Hulianian	Majingian	Weiningian	Xiaodusian
305				Kasimovian	Kasimovian	Dorogomilovian Khamovnikian Krevyakianian	Kerzhakovian Lomovskian		Stephanian B	Missourian	Lonsing Kansas City Pleasanton				
310			Middle	Moscovian	Moscovian	Myachkovian Podolskian	Tashlian Zilimian	Westphalian	Barruelian (A)	Desmoinesian	Marmaton Cherokee				
315				Visean	Visean	Kashirian Vereian	Imediasshevian Soloncian		Canlabrian	Bolsovian (C)					
320			Lower	Bashkirian	Bashkirian	Melekesian Chermshankian	Asatauvian Tashastian	Namurian	Duckmantian (B) Langsettian (A)	Atokan	Atoka				
325						Serpukhovian	Serpukhovian		Prikamian Severokeltmenian	Askynbashian Akavassian	Yeadonian Marsdenian Kinderhookian Alportian Chokierian				
330			Upper	Visean	Visean	Krasnopolyan Voznesenskian	Kamennogorian Bogdanovskian	Visean	Arnsbergian	Grove Church Kinkaid Degonia to Palestine Menard					
335						Tournaisian	Tournaisian		Zappallyubian Protvian	Chernyshevskian Khudolazian	Pendleian				
340			Middle	Visean	Visean	Venevian	Bogdanovichian	Visean	Brigantian	St. Louis	Salem				
345						Middle	Middle		Mikhailovian Aleksinian	Averinian Kamenskoroalskian	Asbian				
350	Lower	Tournaisian	Tournaisian	Bobrikian	Ustgrekhovkian	Tournaisian	Arundian	Osagean	Lower Warsaw Keokuk						
355				Lower	Lower		Radaevkian Kosvian Kizelian	Burlin Okrutshkian Kosvian	Chadian	Burlington	Fern-Glen Meppen				
360	Devonian	U.	Famennian	Famennian	Gumerovian	Gumerovian	Tournaisian	Hastarian	Kinderhookian	Chouteau Hannibal Glen Part/ Horton Creek	Alkuanian		Tangbagouan		

FIGURA 9. Correlación de las subdivisiones internacionales y regionales del Periodo Carbonífero. Imagen tomada de Wang et al. (2019).

Orden Ozarkodinida Dzik, 1976
 Familia Idiognathodontidae Harris y Hollingsworth, 1933
 Género *Idiognathoides* Harris y Hollingsworth, 1933

Idiognathoides corrugatus (Harris y Hollingsworth, 1933)
 (Fig. 7.8-7.9)

a Material.

23 elementos P1.

b Descripción

En vista oral, la lámina libre es recta y de longitud mayor que la plataforma, la cual no está dividida por un surco central y presenta una única hilera de numerosas crestas de pequeño tamaño que cubren la carena por completo (Fig. 7.9). Esta es ancha y presenta una forma algo ovalada excepto en la parte dorsal, donde es más puntiaguda y se desvía hacia la parte caudal. La plataforma también es ancha y ligeramente asimétrica mostrando expansiones laterales rostral y caudal, teniendo la primera un tamaño algo mayor. Las partes dorsales de la plataforma presentan bordes rectos, dándole a la pieza una forma puntiaguda; mientras que hacia la parte ventral los bordes de estas se curvan bruscamente hacia el interior de la pieza antes de unirse con la lámina libre.

En vista lateral, la lámina libre es ancha y subrectangular. Presenta denticulos perpendiculares a la lámina parcialmente fusionados y con ápices triangulares en la parte superior. Las crestas de la plataforma tienen un relieve de pequeño tamaño. Los bordes de la plataforma presentan un arco brusco hacia la zona ventral, donde giran hacia la parte abaxial o exterior para unirse con la lámina libre. La plataforma es notablemente recta en el sentido ventral-caudal y está inclinada hacia la parte abaxial, formando un ángulo de cerca de 40 grados con respecto a la lámina libre.

En vista aboral, la cavidad basal es ancha y profunda pero cerrada, ya que hay unos rebordes curvos situados en la cara abaxial de la plataforma que la cierran y le dan una forma algo ovalada y ligeramente asimétrica (Fig. 7.8). La cavidad también presenta una pequeña prolongación triangular hacia la lámina libre.

c Distribución estratigráfica

Esta especie está presente en los subpisos Voznesenskiense a Vereiense de la escala cronoestratigráfica de la cuenca de Moscú (Fig. 9). Esta edad comprende el Bashkiriense y el Moscoviense inferior (Nemyrovska, 1999).

Idiognathoides tuberculatus Nemirovskaya, 1978 (en Kozitskaya *et al.*, 1978)
(Fig. 7.6-7.7)

a Material

6 elementos P1.

b Descripción

En vista oral, la lámina libre es recta y de longitud muy similar a la plataforma. El extremo dorsal de la carena se curva hacia la parte caudal, desviándose cerca de 20 grados con respecto a la lámina libre. También presenta una curvatura opuesta pero mucho más ligera en su unión con la lámina libre. La carena muestra nódulos pequeños y redondeados que presentan una altura y anchura progresivamente mayores hacia la parte ventral y un parapeto caudal con crestas también redondeadas. La carena y el parapeto son moderadamente anchos y se encuentran separados por un surco central profundo que desaparece hacia la zona dorsal. Las expansiones laterales de la plataforma son de gran tamaño y presentan unos bordes rectos hacia la parte dorsal y redondeados hacia la parte ventral, dándole a la pieza una forma lanceolada y ancha. También es notablemente asimétrica ya que la expansión rostral tiene el doble de anchura que la expansión caudal.

En vista lateral, la lámina libre es subrectangular y más ancha hacia la parte ventral. Muestra denticulos perpendiculares a la lámina con bases fusionadas en la parte superior que también presentan un tamaño mayor hacia la parte ventral a excepción del primer denticulo, que es de tamaño más reducido. Las crestas de la carena y el parapeto tienen ápices agudos, siendo las de la carena de mayor altura. La parte dorsal de la plataforma está notablemente inclinada hacia la parte abaxial.

En vista aboral, la cavidad basal es ancha y profunda y asimétrica. Sus bordes forman una pequeña prolongación triangular en su unión con la lámina libre.

c Distribución estratigráfica

Esta especie es conocida en el Bashkiriense superior y Moscoviense más inferior de Europa del Este, los Urales y Asia central, así como del Duckmantiense y Bolsoviense de Europa Occidental (Nemyrovska, 1999) (Fig. 9).

Género *Declinognathodus* Dunn, 1966

Declinognathodus marginodosus (Grayson, 1984)

(Fig. 6.16-6.17, Fig. 7.10-7.20, Fig. 8.1-8.10)

a Material.

537 elementos P1, 24 elementos P2, 15 elementos M y más de 23 elementos S.

b Descripción.

Elementos P1 (Fig. 7.10-7.20): En vista oral, la lámina libre es recta y de longitud ligeramente superior a la de la plataforma. La carena es algo curva, ya que en la parte dorsal del elemento se curva hacia la parte caudal y también presenta una ligera curva en sentido opuesto en su unión con la lámina libre. La carena está formada por una hilera de denticulos pequeños y redondeados. El parapeto caudal tiene una longitud y unos denticulos muy similares a los de la carena. El parapeto se dispone en paralelo a la carena y separado de esta por un surco medio profundo y moderadamente ancho que recorre la longitud casi completa de la plataforma. Tanto la carena como el parapeto tienen una mayor anchura y altura hacia la parte ventral de la pieza, y se van reduciendo en tamaño hacia la punta dorsal. La plataforma es alargada y puntiaguda hacia la parte dorsal. La cavidad basal es asimétrica, y su contorno es ensanchado en la parte ventral y se estrecha hacia la parte dorsal. La expansión rostral de la cavidad basal tiene el doble de anchura que la expansión caudal. La expansión caudal presenta un contorno con una curva más continua. Ambas expansiones de la plataforma son redondeadas hacia la parte ventral, aunque la expansión caudal tiene una forma más angular. Presentan un borde bastante recto hacia la parte dorsal.

Se distinguen tres morfotipos en la muestra estudiada que coinciden con los descritos originalmente por Grayson (1984) en base a la ornamentación de la plataforma rostral en elementos de esta especie. Estos morfotipos son denominados A, B y C. El primero está caracterizado por no presentar nódulos en la expansión rostral de la plataforma (Fig. 7.10); el segundo presenta un nódulo situado muy cerca de la carena en la parte ventral de la expansión rostral (Fig. 7.11-7.14), y el tercero presenta dos nódulos que se sitúan muy juntos y alineados en la dirección ventral-dorsal, que se encuentran en la misma posición que el único nódulo del morfotipo B (Fig. 7.15-7.18). El morfotipo B es el más abundante de la muestra.

En vista lateral, la lámina libre es subrectangular, siendo más alta hacia la parte ventral (Fig. 7.19). El elemento tiene denticulos perpendiculares a la lámina con ápices triangulares ligeramente agudos y bases fusionadas. Los denticulos muestran un tamaño mayor hacia la parte ventral, a excepción del último denticulo, que es de un tamaño menor. La plataforma presenta una curva convexa suave y redondeada hacia la parte adaxial.

En vista aboral, los elementos presentan una cavidad basal asimétrica, ancha y abierta en la parte ventral y estrecha en la parte dorsal (Fig. 7.20). En la parte ventral se estrecha rápidamente al unirse con la lámina libre, formando una pequeña prolongación triangular.

Elementos P2 (Fig. 6.16-6.17): Presentan una forma de peine algo arqueada, especialmente hacia la zona dorsal, donde la curva se hace más cerrada. También muestran una ligera torsión que hace que los extremos del elemento queden inclinados hacia la parte caudal, formando un ángulo de cerca de 175 grados. La lámina ventral es más alta que la dorsal y ambas forman un ángulo aproximado de 150 grados. La cúspide tiene una forma aplanada y subtriangular. Su punta se achata ligeramente haciendo que sus laterales sean un poco redondeados; especialmente el ventral. Además, la cúspide se inclina hacia la parte dorsal, formando un ángulo de entre 60 y 70 grados con la lámina ventral. La cúspide tiene una altura ligeramente mayor a la de la lámina y se encuentra desplazada hacia la zona dorsal del elemento, ya que la lámina ventral es cerca del doble de larga que la dorsal. Los denticulos son triangulares con ápices agudos y presentan la mitad de altura que la lámina. Al igual que la cúspide se disponen sobre la parte adaxial del elemento y están inclinados hacia la parte

dorsal. Los dentículos que se sitúan cerca de la cúspide están parcialmente fusionados a esta y entre sí, mientras que los dentículos situados a los extremos del elemento se encuentran progresivamente más distanciados. La cavidad basal se encuentra debajo de la cúspide (en dirección abaxial), y presenta una zona central ancha y asimétrica (fósula) que está más expandida hacia la parte rostral. La cavidad se prolonga en unos surcos que se van estrechando de manera progresiva hasta desaparecer en la zona media del proceso ventral y cerca del final del proceso dorsal. La prolongación dorsal es algo más larga que la ventral. Uno de los especímenes muestra una doble barra dorsal que corresponde a un crecimiento patológico de tipo *duplicatio* según la terminología de Weddige (1990).

Elementos M (Fig. 8.1-8.2): En la orientación de este elemento se sigue la propuesta como biológica por Purnell *et al.* (2000, fig. 4.2) La cúspide es grande, presentando el doble de altura que la lámina dorsal; además tiene una forma recta y cónica. Aunque su base es oscura su composición cambia rápidamente hacia el ápice, el cual está formado por materia blanca. El elemento presenta una forma delgada y muy arqueada en sentido rostral-caudal, con dos procesos alargados que surgen de la cúspide y forman un ángulo de cerca de 30 grados entre sí. El proceso dorsal es aproximadamente el doble de ancho que el ventral, además de mucho más alargado. Ambas láminas presentan dentículos triangulares no fusionados pero muy próximos entre sí con forma de aguja y que se encuentran inclinados hacia la cúspide, formando un ángulo de 30 grados con la lámina. Los dentículos de la parte dorsal del elemento tienen un tamaño mayor a los de la parte ventral, y en general presentan una altura ligeramente mayor a la de la lámina en la que se sitúan, aunque existe una ligera variación de los tamaños. Los dentículos del proceso dorsal están formados mayoritariamente por materia blanca, mientras que los de la ventral no. La cavidad basal es angulosa y está expandida hacia la parte adaxial y ventral, presentando el doble de anchura hacia la parte ventral que hacia la dorsal. Hacia la parte dorsal la cavidad basal se prolonga como un surco alargado y muy estrecho. Hacia la parte ventral la cavidad se prolonga con un estrechamiento continuo.

Elementos S0 (Fig. 8.3): Presentan una lámina recta hacia la parte caudal. Se diferencian de los otros elementos S por su simetría bilateral que presenta dos láminas cortas que surgen hacia los lados de la cúspide, dándole al elemento forma de T. La cúspide es de gran tamaño y los dentículos presentan tamaños pequeños, aunque algo variables. Las láminas laterales tienen una forma muy arqueada hacia la parte ventral que hace que sus extremos queden orientados hacia abajo. En el único ejemplar encontrado la lámina caudal se encuentra rota cerca de la cúspide.

Elementos S1 (Fig. 8.4-8.5): Al igual que los otros elementos S muestran dentículos de dos tamaños que muestran un patrón algo irregular, habiendo entre 2 y 6 dentículos pequeños entre los dentículos de mayor tamaño. La lámina caudal es muy alargada y muestra un espesor muy constante. Los dentículos son triangulares y forman un ángulo con la lámina de cerca de 60 grados hacia la zona caudal. Los dentículos grandes tienen la misma altura que la lámina, aunque cerca de la cavidad basal llegan a tener un tamaño algo mayor. Los dentículos muestran una cantidad alta de materia blanca, que forma enteramente las puntas de estos. Los elementos S1 se diferencian de los otros elementos porque presentan una parte rostral con forma de gancho, ya que desde la cúspide las dos láminas se inclinan hacia la zona adaxial, en la lámina rostral este giro es más cerrado y su extremo queda completamente orientado hacia la zona adaxial, mientras que en la lámina caudal este giro es más abierto y se pierde rápidamente, quedando la zona distal de la lámina orientada hacia la zona caudal.

Elementos S2 (Fig. 8.6-8.7): Estos elementos son también alargados, presentando una lámina caudal muy alargada y una lámina rostral corta. Presentan una curvatura abierta que hace que la lámina corta quede orientada hacia la zona adaxial, mientras que la parte proximal de la lámina larga está orientada hacia la parte abaxial y a medida que se desarrolla gira hacia la parte caudal, de forma que la parte distal de la pieza tiene una orientación completamente dirigida hacia la zona caudal.

Elementos S3 y S4 (Fig. 8.8-8.10): En muchas reconstrucciones de ozarkodinidos estas dos posiciones están ocupadas por elementos con morfología muy similar, que no permitía la diferenciación entre sí (Purnell y Donoghue 1997). En ellos la lámina rostral apenas presenta un ángulo lateral con respecto a la lámina caudal, pero sí está muy inclinada hacia la parte ventral, formando un ángulo de 90 grados. La lámina rostral es corta y puntiaguda, y solo muestra 3 o 4 dentículos pequeños. Los dentículos presentan dos categorías de tamaños

bien diferenciadas, aunque no homogéneas. Los denticulos grandes presentan una altura ligeramente superior a la de la lámina, mientras que los denticulos pequeños son aproximadamente la mitad de altos que los denticulos grandes. Todos los denticulos presentan formas cónicas no fusionadas, aunque se encuentran muy próximos entre sí. En la zona caudal los denticulos de mayor tamaño tienen un espaciado menos irregular entre sí, aunque en la zona rostral este espaciado puede ser algo menor y más irregular, esto causa que entre estos denticulos se sitúen entre 2 y 7 denticulos de menor tamaño, siendo lo más habitual 4 o 5.

d Distribución estratigráfica

Esta especie es conocida del Bashkiriense superior y Moscoviense inferior de España y Europa del Este, y en el Atokaense superior de Norteamérica de acuerdo con Nemyrovska (1999) (Fig. 9).

Género *Idiognathodus* Gunnell, 1931

Idiognathodus aljutovens Alekseev, Barskov y Kononova, 1994
(Fig. 7.1)

a Material

3 elementos P1.

b Descripción

En vista oral, la lámina libre es recta y de longitud algo menor a la plataforma y presenta denticulos en su parte superior. La plataforma es estrecha, lanceada y ligeramente asimétrica, ya que la parte dorsal está levemente torcida hacia la parte caudal. El elemento presenta una lengüeta ancha y no tiene surco central (Fig. 7.1). También muestra expansiones laterales de la cavidad basal muy estrechas a ambos lados. La lengüeta está ornamentada por una hilera de crestas transversales de pequeño tamaño que la recorren en dirección caudal-rostral. En la zona dorsal de la plataforma estas crestas presentan una inflexión central que produce un trazado en V cuyos flancos forman un ángulo de 160 a 170 grados hacia la parte dorsal. Estas crestas están más juntas hacia la parte ventral y más separadas hacia la parte dorsal. El ejemplar de menor tamaño, considerado juvenil presenta un menor desarrollo de estas crestas. En la parte ventral de la plataforma estas crestas transversales no están presentes, y en su lugar se encuentran dos crestas longitudinales flanqueadas por lóbulos. Las crestas son convexas hacia la carena. Ambas son de igual altura, y longitud similar pudiendo ser la cresta caudal de longitud ligeramente mayor. La carena tiene una longitud similar a estas crestas recorriendo el tercio ventral de la plataforma en los ejemplares maduros. En la fila rostral los nódulos están diferenciados, mientras que en la caudal están más fusionados. Entre estas crestas y la carena existen dos surcos adcarenales estrechos y poco profundos. Las crestas y los surcos se proyectan hacia la lámina libre. El lóbulo caudal presenta un mayor desarrollo que el rostral y ambos están incorporados a la plataforma. El lóbulo caudal tiene un contorno suave y redondeado, mientras que el margen ventral del lóbulo rostral muestra una forma angular. En los lóbulos de la plataforma hay nódulos redondos; Estos son dos a cada lado y quedan alineados en la dirección ventral-dorsal. Los nódulos de la parte caudal son mayores que los de la parte rostral.

En vista lateral, los denticulos de la lámina libre están en una posición perpendicular a esta y se encuentran parcialmente fusionados; además presentan ápices ligeramente agudos. Los que están próximos a la carena son de pequeño tamaño, y se hacen rápidamente mayores hacia la zona ventral a excepción del último denticulo, que muestra un tamaño más reducido. Las crestas de la carena presentan un tamaño pequeño y poco relieve. La plataforma es ancha y bastante recta, estando ligeramente arqueada.

En vista aboral, la cavidad basal es cerrada y profunda, mostrando una forma lanceada y ligeramente asimétrica. La parte ventral de la cavidad es muy redondeada, con una expansión triangular muy reducida en su unión con la lámina libre.

c Distribución estratigráfica

Esta especie es conocida en el Bashkiriense superior y Moscoviense inferior de las cuencas de Moscú y Donets (Nemyrovska, 1999).

Género *Neognathodus* Dunn, 1970

Neognathodus atokaensis Grayson 1984
(Fig. 7.2-7.4)

a Material

3 elementos P1.

b Descripción

En vista oral la lámina libre es recta y de longitud muy similar a la plataforma, que es lanceada y asimétrica (Fig.7.2). La carena es recta y presenta una hilera central de nódulos aplanados y parcialmente fusionados que se hacen progresivamente más pequeños hacia la parte dorsal. Hay dos series de crestas marcadas y anchas (especialmente en el lado caudal), además de distanciadas. Las series son paralelas a la carena y cubren las expansiones laterales de la plataforma casi en su totalidad. La carena es corta, ocupando el tercio superior de la plataforma. Entre las series de crestas y la hilera central de nódulos existen dos surcos poco profundos que se hacen más notables en la parte ventral de la plataforma. La expansión rostral de la plataforma es más ancha y redondeada que la expansión caudal; y ambas presentan bordes aserrados debido a la presencia de crestas orales (Fig.7.3).

En vista lateral, la lámina libre presenta una forma arqueada hacia la zona adaxial y denticulos triangulares de gran tamaño. Los mayores se disponen en la parte central y ventral de la lámina para posteriormente decrecer en tamaño en la parte dorsal. La plataforma también presenta un arco similar hacia la zona adaxial, sin embargo, en la unión de esta con la lámina libre hay un arco contrario y redondeado hacia la zona abaxial.

En vista aboral, la cavidad basal es ancha y profunda pero cerrada, especialmente hacia la lámina libre y hacia la punta dorsal, donde la cavidad se cierra rápidamente.

c Distribución estratigráfica

Esta especie aparece en el Bashkiriense superior y Moscoviense más inferior de Europa y su equivalente de Norteamérica, el Atokaense (Nemyrovska, 1999) (Fig. 9).

DISCUSIÓN

La reconstrucción aquí propuesta del aparato de *Declinognathodus marginodosus* es nueva para el género (Fig. 10), y necesitará de la propuesta y estudio de los aparatos de otras especies. Tan sólo, Grayson *et al.* (1990, lám 1, figs. 29 y 33; lám 4, fig. 7) habían asignado tres elementos P2 a una especie que denominaron informalmente “*Declinognathodus*” *marginodosus*. Esta especie incluye elementos que otros autores diferencian en las especies *D. marginodosus*, *D. japonicus*, *D. lateralis* e *Idiognathodus sulcatus*.

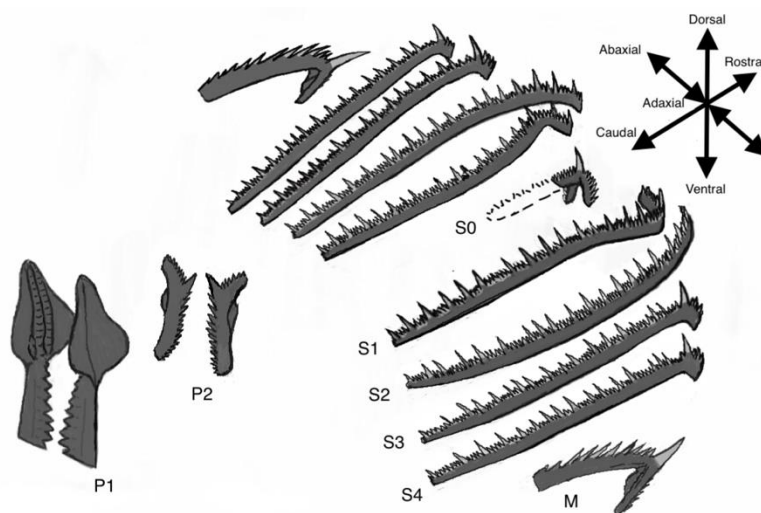


FIGURA 10: Reconstrucción del aparato de *Declinognathodus marginodosus* con los elementos en su posición aproximada en vida y mostrando su orientación.

La muestra estudiada CPE-62 procede de la misma capa ya estudiada por Blanco-Ferrera *et al.* (2009), por lo que las interpretaciones sobre bioestratigrafía y paleoecología de la asociación de conodontos serán comparadas con las mencionadas por estos autores.

Bioestratigrafía

La presencia de las especies *Declinognathodus marginodosus*, *Neognathodus atokaensis*, *Idiognathodus aljutovenssis* e *Idiognathoides tuberculatus* en la muestra CPE-62 indican que esta tiene una edad Bashkiriense tardío o Moscoviense temprano. La presencia de *Gondolella gymna*, sin embargo, permite distinguir que la asociación de conodontos encontrada tiene una edad Moscoviense temprano.

Las especies guía de conodontos cuya presencia indica la base del Moscoviense son *Declinognathodus donetzianus* e *Idiognathoides postsulcatus* (Nemyrovska y Hu, 2018), habiendo sido ambas propuestas para la definición de la sección del estratotipo y punto de límite global (GSSP por sus siglas en inglés) para el límite Bashkiriense-Moscoviense en la escala cronoestratigráfica internacional (Nemyrovska, 1999), que de momento carece de una definición formal (Aretz *et al.*, 2020). Blanco-Ferrera *et al.* (2009) obtuvieron *Declinognathodus donetzianus* en una muestra cercana a CPE-62 de la unidad 6 (muestra SA-16) e *Idiognathoides postsulcatus* en una capa más antigua correspondiente al talud inferior de la plataforma. Para estos autores, las facies de talud inferior de la sección de San Antolín-La Huelga son en su mayor parte del Moscoviense inferior. Dentro del Moscoviense inferior no hay subpisos formales, pero sí existen subpisos regionales en Europa Occidental, Norteamérica y la Cuenca de Moscú (plataforma rusa) basadas en la bioestratigrafía de conodontos y otros organismos. (Fig. 9).

En la escala regional de Europa Occidental, este periodo correlaciona con el Bolsoviense (Westfaliense C) o con la parte más superior del Duckmantiense (Westfaliense B) teniendo el límite entre estos subpisos una edad próxima a la base del Moscoviense. Sin embargo, este límite está marcado por la aparición de una especie de goniatítido, *Donetzoceras aegiranum* (Aretz *et al.*, 2020) por lo que la correlación exacta no puede resolverse sólo con la bioestratigrafía de conodontos.

En la división cronoestratigráfica norteamericana el primer piso que comprende parte del Moscoviense es el Atokaense, cuyo techo está marcado por la extinción del conodonto *Idiognathoides* en la Zona de *Neognathodus colombiensis* (Aretz *et al.*, 2020). La presencia de *Idiognathoides tuberculatus* en la muestra CPE-62 correlaciona la muestra estudiada con el Subpiso Atokaense. La presencia de *Neognathodus atokaensis* correlaciona la muestra con la Zona de Extensión de *Neognathodus atokaensis* de Grayson (1984). Esta biozona es equivalente al Atokaense medio (Barrick *et al.*, 2013).

Los subpisos regionales Vereiense y Kashiriense subdividen el Moscoviense inferior en la escala de la cuenca de Moscú (Fig. 9). La separación de estos subpisos es reconocida mediante la aparición de *Neognathodus bothrops*, que marca el inicio del Kashiriense (Aretz *et al.*, 2020). Esta especie no se ha encontrado en la muestra CPE-62 ni en ninguna otra muestra de la secuencia comprendida entre San Antolín y La Huelga, lo cual podría indicar una edad Vereiense para la muestra. Esta edad coincide con la atribuida a los macroforaminíferos fusulináceos descritos en el tramo 6 de la sección San Antolín-La Huelga por Villa (1995) y Blanco-Ferrera *et al.* (2009).

Paleoecología.

La gran abundancia de *Declinognathodus marginodosus* que muestra este yacimiento es algo que no se da en otras secuencias calcáreas con edades similares y presencia de esta especie. Por ejemplo, la especie es poco abundante en las calizas fosilíferas depositadas en ambientes poco profundos e intercaladas entre areniscas y paleosuelos en la cuenca de Donets (Nemyrovska, 1999). Su abundancia es menor en las muestras estudiadas en la sección de San Antolín-La Huelga, ya que el número de conodontos es muy bajo o nulo en las facies correspondientes al talud superior microbiano de la plataforma y lo mismo ocurre hacia las zonas más someras e internas de la plataforma (Blanco-Ferrera *et al.*, 2009). Sin embargo, estos autores identificaron algunos horizontes en el talud clástico con fuerte presencia de *Declinognathodus marginodosus*, que fueron interpretados como materiales resedimentados y movilizados desde el margen de la plataforma. En nuestra opinión, las condiciones ambientales de las barras bioclásticas localizadas en el borde de la plataforma eran

óptimas para *D. marginodosus*. Estas condiciones se dieron en un ambiente con una presencia muy abundante de crinoideos que estaba situado en la zona fótica, como indica la presencia de fósiles de foraminíferos fusulínidos en esta facies (Villa, 1995), y en condiciones energéticas moderadas, como indica la presencia en esta facies de organismos típicos de ambientes de baja energía como los briozoos.

La distribución de *Gondolella gymna* en Illinois ha sido descrita como muy limitada y abundante únicamente en calizas arcillosas (Merrill y King, 1971). Otras especies más modernas de *Gondolella* son abundantes en lutitas oscuras en las que también es frecuente *Idioproniodus* (Sweet, 1988). Las capas con presencia de estos géneros fueron interpretadas como depositadas en zonas profundas de aguas frías y pobres en oxígeno por Heckel (1977). Este autor propone que *Gondolella* es una forma exclusiva de estos ambientes pobres en oxígeno, mientras que *Idioproniodus* y *Neognathodus* vivían en aguas abiertas más superficiales, explicando su distribución en esta y otras facies de Norteamérica (Fig. 11). La baja abundancia de *Gondolella* en la muestra CPE-62 sugiere condiciones locales o episódicas de una cierta profundidad o de baja oxigenación, que no se deducen de la macrofauna presente (braquiópodos, corales o gasterópodos). De manera que la asociación de conodontos muestra un componente pequeño que puede estar retrabajado o mezclado desde zonas más profundas; esto podría constituir una evidencia a favor de la presencia de corrientes de *upwelling* en esta zona, que fue propuesta por Bahamonde *et al.* (2008) para explicar rasgos de la cementación en el talud de la plataforma.

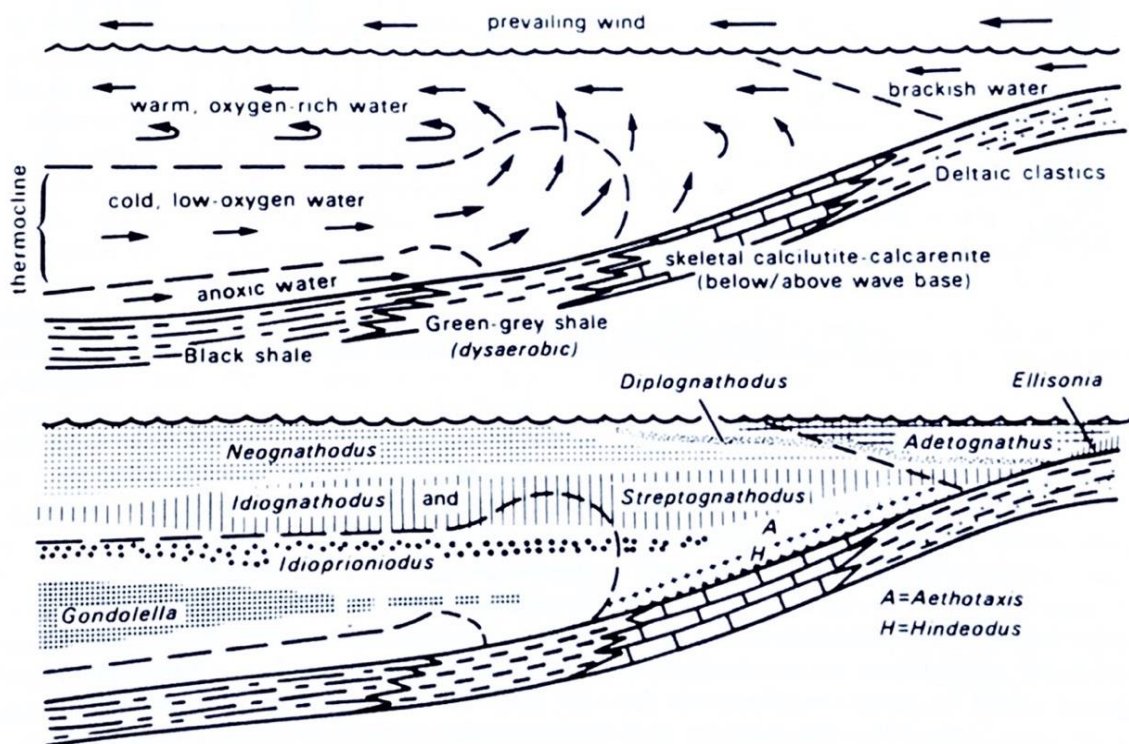


FIGURA 11. Sección transversal hipotética del mar del Midcontinent americano durante el Pensilvánico, mostrando la distribución de varios géneros de conodontos. Imagen tomada de Sweet (1988).

CONCLUSIONES

La muestra CPE-62 corresponde a una asociación de conodontos correlacionada con el Moscoviense inferior y el Atokaense medio, particularmente en base a la presencia de *Gondolella gymna* y *Neognathodus atokaensis*, así como la de *Declinognathodus donetzianus* en el mismo tramo. La abundancia mayoritaria de elementos de *Declinognathodus marginodosus* permite realizar una propuesta de reconstrucción del aparato multielemental. El aparato es coherente con el típico de los conodontos ozarkodínidos, siendo similar a otras reconstrucciones, como la del aparato de *Idiognathodus* descrita por Purnell y Donoghue (1997). El número

de elementos diferenciados es de siete en un aparato de quince, con una misma morfología en las posiciones S3 y S4. La gran abundancia de *D. marginodosus* y su dominio sobre otras especies de conodontos son exclusivos de la facies depositada en el margen de la plataforma o techo de talud de la sección de San Antolín-La Huelga, donde existía una gran diversidad de invertebrados marinos.

REFERENCIAS

- Alekseev, A.S. Barskov, I.S. y Kononova, L.I. (1994). Lower Moscovian stratigraphy (Middle Carboniferous) of Central Russia on conodonts. *Bulletin of Moscow University. Geology*, W2.
- Aretz, M. Herbirg, H.G. y Wang, X.D. (2020). The Carboniferous Period. En: Aretz, M. Herbirg, H.G. y Wang, X.D. *Geologic Time Scale 2020 Volume 2*. Editorial Elsevier. 811-874.
- Baesemann, J. (1973). Missourian (Upper Pennsylvanian) conodonts of northeastern Kansas. *Journal of Paleontology*, 47, 689-710.
- Bahamonde, J.R. Kenter, J.A.M. Della Porta G. y van Hoeflanken F. (2008). Facies belts of a Carboniferous carbonate platform (San Antolín-La Huelga section, NE Cantabrian Zone, Northern Spain). *Trabajos de Geología*, 28, 69-86.
- Barrick, J.E. Lambert, L.L. Heckel, P.H. Rosscoe, S.J. y Boardman, D.R. (2013). Midcontinent Pennsylvanian conodont zonation. *Stratigraphy*, 10, 55-72.
- Bassler, R.S. (1925). Classification and stratigraphic use of the conodonts. *Geological Society of America, Bulletin*, 36, 218-220.
- Blanco-Ferrera, S. Sanz-López, J. Villa, E. y Bahamonde, J.R. (2009). Distribución de conodontos en el intervalo del límite Bashkiriense/Moscoviense (Pensilvaniense, Carbonífero) en la sección de San Antolín-La Huelga (Zona Cantábrica). XXV *Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, Ronda 23-25 de septiembre, libro de resúmenes. Universidad de Málaga, Málaga, 140-143.
- Briggs, D.E.G. Clarkson, E.N.K. y Aldridge, R.J. (1983). The conodont animal. *Lethaia*, 16, 1-14.
- Della Porta, G. Kenter, J.A.M. y Bahamonde, J.R. (2004). Depositional facies and stratal geometry of an Upper Carboniferous prograding and aggrading high-relief carbonate platform (Cantabrian Mountains, NW Spain). *Sedimentology*, 51, 267-295.
- Donoghue P.C. Forey, P.L. y Aldridge, R.J. (2000). Conodont affinity and chordate phylogeny. *Biological Reviews*, 75(2), 191-251.
- Du, Y. Onoue, T. Tomimatsu, Y. Wu, Q. y Rigo. M. (2023) Lower Jurassic conodonts from the Inuyama area of Japan: implications for conodont extinction. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11, 1135789.
- Dunn, D.L. (1970). Middle Carboniferous conodonts from the western United States and phylogeny of the platform group. *Journal of Paleontology*, 44, 312-342.
- Dzik, J. 1976. Remarks on the evolution of Ordovician conodonts. *Acta Palaeontologica Polonica*, 21, 395-455.
- Eichenberg, W. (1930). Conodonten aus dem Culm des Harzes. *Palaöntologisches Zeitschrift*, 12, 177-182.
- Google Earth 7.1 (2023) *playa de Gulpiyuri 43°26'51''N, 4°53'10''O*. Disponible [online] en <https://maps.google.com/intl/es/earth/download/ge/agree.html>
- Grayson, R.C. Jr (1984). Morrowan and Atokan (Pennsylvanian) conodonts from the northeastern margin of the Arbuckle mountains southern Oklahoma. *Oklahoma Geological Survey Bulletin*, 136, 41-63.
- Grayson, R.C. Jr. Merrill, G.K. y Lambert, L.L. (1990) Carboniferous gnathodontid gonodont apparatuses: Evidence of a dual origin for Pennsylvanian taxa. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 118, 563-589.
- Gunnell, F.H. (1931). Conodonts from the Fort Scott Limestone of Missouri. *Journal of Paleontology*, 5, 244-252.
- Gunnell, F.H. (1933). Conodonts and fish remains from the Cherokee, Kansas City, and Wabaunsee Groups of Missouri and Kansas. *Journal of Paleontology*, 7, 261-297.
- Harris, R.W. y Hollingsworth, R.V. (1933). New Pennsylvanian conodonts from Oklahoma. *American Journal of Science*, Series 5, 25, 193-204.
- Heckel, P.H. (1977). Origin of phosphatic black shale facies in Pennsylvanian cyclothems of mid-continent North America. *Bulletin of American Association of Petroleum Geologists*, 61, 1045-1068.
- Jeppson, L. y Anehus, R. (1995). A buffered formic acid technique for conodont extraction: *Journal of Paleontology*, v. 69, 790-794.
- Kozitskaya, R.I. Kossenko, Z.A. Lipnjagov, O.M. y Nemirovskaya, T.I. (1978). Konodonty karbona Donetskogo baseina (Carboniferous conodonts of the Donets Basin). *Doklady Akademii Nauk SSSR*. 88(1), 117-119.
- Lindström, (1970). A suprageneric taxonomy of the conodonts. *Lethaia*, 3 (4), pp. 427-425.

- Maas, K. (1974). The geology of Liébana, Cantabrian Mountains, Spain; deposition and deformation in a flisch area. *Leidse Geologische Mededelingen*, 49, 379-465.
- Merrill, G.K. y von Bitter, P.H. (2007). The Pennsylvanian conodont genus *Gondolella* Stauffer y Plummer, 1932: reinterpretation of the original type specimens and concepts. *Journal of Micropalaeontology*, 26, 41-46.
- Merrill, G.K. y von Bitter, P.H. (1977). Apparatus of the Pennsylvanian Conodont Genus *Neognathodus*. *Life Sciences Contributions Royal Ontario Museum*. 112, 1-22.
- Merrill, G.K. y King, C.W. (1971). Platform Conodonts from the Lowest Pennsylvanian Rocks of Northwestern Illinois. *Journal of Paleontology*, 45(4):645-664.
- Navarro, D. Leyva, F. y Villa, E. (1986). Cambios laterales de facies en el Carbonífero del oriente de Asturias (Cordillera Cantábrica, Norte de España). *Trabajos de Geología. Universidad de Oviedo*, 16, 87-102.
- Nemyrovska, T.I. (1999). *Bashkirian conodonts of the Donets Basin, Ukraine*. Scripta Geologica. 115 pp.
- Nemyrovska, T.I. y Hu (2018). Conodont association of the Bashkirian-Moscovian boundary interval of the Donets Basin, Ukraine. *Spanish Journal of Palaeontology*, 33, 105-128.
- Orchard, M.J. y Rieber, H. (1999). Multielement *Neogondolella* (Conodonta, upper Permian-middle Triassic) En: E. Serpagli (ed.): Studies on conodonts. *Proceedings of the Seventh European Conodont Symposium*, Bologna-Modena, Italy, June 1998. *Bollettino della Società Palaeontologica Italiana*, 37: 475-488.
- Pander H.C. (1856). *Monographie der fossilen Fische des silurischen Systems der russia-baltischen Gouvernements*. Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Saint Petersburg. 91 pp.
- Purnell, M.A. y Donoghue, P. C. (1997). Architecture and functional morphology of the skeletal apparatus of ozarkodinid conodonts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 352, 1545-1564.
- Purnell, M.A. Donoghue, P. C. y Aldridge R. J. (2000). Orientation and anatomical notation in conodonts. *Journal of Paleontology*, 74(1), 113-122.
- Rhodes, F.H.T (1952). A classification of Pennsylvanian conodont assemblages. *Journal of Paleontology*. 26, 886-901.
- Ruiz-Fernández, J. (2002). Recursos didácticos en Geografía Física: Itinerario pedagógico sobre el paisaje natural del Oriente de Asturias. *UNED. Espacio, Tiempo y Forma. Serie VI, Geografía t. 15*, 2002 147-163.
- 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. *VIII Congreso Geológico de España*, Geotemas, 13, 90.
- Stauffer y Plummer (1932). Texas Pennsylvanian conodonts and their stratigraphic relations. *The University of Texas Bulletin*, 3201: 13-50.
- Stone, J.J. (1989) Arundian (Carboniferous) conodonts from South Wales and the techniques used in conodont studies. University of Southampton 286 pp.
- Stone, J.J. y Geraghty, D.A. (1994). A predictive template for the apparatus architecture of the Carboniferous conodont *Idioprioniodus*. *Lethaia*, 27:139-142.
- 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: 1212. Clarendon Press. Oxford. 212 pp.
- Turner, S. Burrow, C.J. Schultze, H. P. Blicke, A. Reif, W. E. Rexroad, C. B. Bultynck, P. Nowlan, G. S. (2010). False teeth: conodont-vertebrate phylogenetic relationships revisited. *Geodiversitas*, 32(4), 545-594.
- Villa, E. (1995). Fusulináceos carboníferos del Este de Asturias (N de España). *Biostratigraphie du Paléozoïque*, 13, Université Claude Bernard-Lyon I, Lyon. 261 pp.
- Wagner, R.H. Winkler Prins, C.F. y Riding, R.E. (1971). Lithostratigraphic units of the lower part of the Carboniferous in northern León, Spain. *Trabajos de Geología. Universidad de Oviedo*, 4, 603-633.
- Wang, X. Hu, K. Qie, W. Sheng, Q. Chen, B. Lin, W. Yao, L. Wang, Q., Qi, Y. Chen, J. Liao, Z. y Song, J. (2019). Carboniferous integrative stratigraphy and time scale of China. *Science China Earth Sciences*, 62, 135-153.
- Weddige, K. (1990). Pathological conodonts. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 118, 563-589.