

PRESENCIA DEL GÉNERO *Lissodus* (CHONDRICHTHYES, SELACHII) EN EL CARBONÍFERO SUPERIOR DE PUERTOLLANO (CIUDAD REAL, ESPAÑA): CONSIDERACIONES PALEOECOLÓGICAS

Rodrigo SOLER-GIJÓN

Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid. 28040 Madrid.

ABSTRACT

Fifty five isolated teeth of hybodont sharks from the bituminous horizon «Emma» of the Upper Carboniferous succession of Puertollano (Ciudad Real, Spain) are studied. The specimens are assigned to the genus *Lissodus* Brough 1935, and attributed to *L. cf. zideki* (Johnson, 1981), a marine species from the Lower Permian of the Wichita-Albany Group (Texas, USA). The material belongs to a single species; it shows a clear heterodonty so that mesial, anterolateral, lateral and posterior teeth can be distinguished.

In spite of classic hypothesis about the limnic, endorheic conditions of Puertollano basin, the association of a marine species of *Lissodus*, *L. cf. zideki*, with platysomoids (actinopterygian fishes) in the «Emma» level suggests the paralic nature of this carboniferous basin. This conclusion is fully compatible with the presence of acanthodians (*Acanthodes*), xenacanth sharks (*Orthacanthus* and *Xenacanthus*) and dissorophoids amphibians, recently revised and considered as euryhaline forms.

Key words: Elasmobranchs, Hybodonts, *Lissodus*, Taxonomy, Paleocology, Upper Carboniferous, Puertollano,

RESUMEN

Se estudian cincuenta y cinco dientes aislados de elasmobranquios hibodóntidos encontrados en el nivel bituminoso «Emma» de la serie carbonífera de Puertollano (Ciudad Real). Las piezas se asignan al género *Lissodus* Brough 1935, discutiéndose la posible pertenencia a *L. zideki* (Johnson, 1981) del Pérmico inferior del grupo Wichita-Albany (Tejas, Estados Unidos). El material, perteneciente a una misma especie, refleja clara heterodoncia distinguiéndose dientes mesiales, anterolaterales, laterales y posteriores.

En lugar de la hipótesis clásica que considera como endorreica la cuenca de Puertollano, la asociación en el nivel «Emma» de restos de *Lissodus* semejantes a la especie marina *L. zideki* con platisómidos (peces actinopterygios), sugiere condiciones parálicas para esta cuenca carbonífera. Esta conclusión es compatible con la existencia de acantódidos (*Acanthodes*), xenacántidos (*Orthacanthus* y *Xenacanthus*) y anfibios disorófididos, taxones actualmente considerados como eurihalinos.

Palabras clave: Elasmobranquios, Hibodóntidos, *Lissodus*, Taxonomía, Paleoecología, Carbonífero Superior, Puertollano, España.

INTRODUCCIÓN

Los restos de elasmobranquios hibodóntidos asignados al género *Lissodus* Brough, 1935 han sido comunmente encontrados en terrenos mesozoicos (Agassiz, 1834; Woodward, 1887; Broom, 1909; Seilacher, 1943; Estes, 1964; Patterson, 1966; Thurmond, 1972; Cappeta y Case, 1975; Duffin, 1985). Sin embargo, en los últimos doce años se han hallado y estudiado varios restos paleozoicos (Johnson, 1979, 1981; Tway y Zidek, 1983; Duffin, 1985; Hansen, 1986; Gebhardt, 1986, 1988), lo que indica que el grupo tuvo ya cierto desarrollo en edades más tempranas. Los fósiles procedentes del Paleozoico, además de ayudarnos a comprender mejor el origen del género, nos dan valiosa información para el estudio paleoambiental y paleoecológico de las cuencas del Carbonífero y Pérmico.

En este trabajo se indica por primera vez la existencia de *Lissodus* en el Carbonífero español.

Los objetivos del trabajo son discutir la posición sistemática del material estudiado y analizar la relación del hibodóntido con el resto de la asociación faunística hallada hasta este momento en Puertollano, con el fin de extraer inferencias dirigidas a la interpretación paleoambiental y paleoecológica de la cuenca.

SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA

La cuenca carbonífera de Puertollano, datada como Estefaniense B alto/C bajo, se localiza en la provincia de Ciudad Real, a 185 Km de Madrid. Su estructura

geológica consiste según Wagner (1985), en un sinclinal somero en la parte oeste, que se divide en dos (Ovalos Norte y Sur) en la zona este, separados por una zona anticlinal (Anticlinal del Ojalén) (Fig. 1).

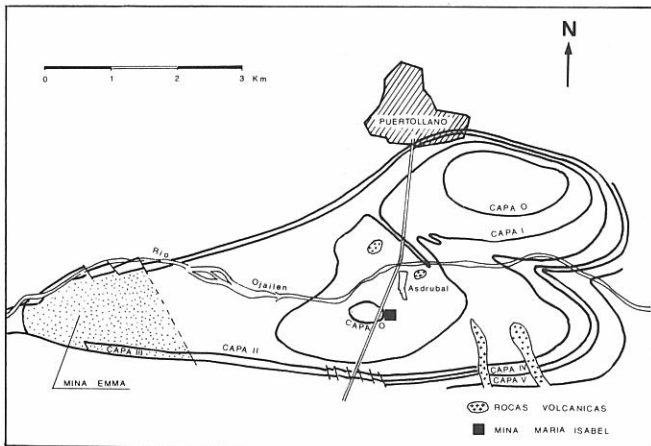


Figura 1.— Arriba, localización de la cuenca carbonífera de Puertollano (señalada con un asterisco). Abajo, mapa de la cuenca. Se marcan los 6 niveles principales de carbón, así como la localización de las minas «Emma» y «María Isabel». Según Wagner (1985), modificado.

De los trabajos realizados por los autores que han tratado en mayor o menor medida la sedimentología y estratigrafía de la cuenca (Gamboa y Pacheco, 1923; Fernández y M. Valdés *et al.*, 1928; Rosa *et al.*, 1929; Alvarado y Menéndez Puget, 1931; Wagner y Utting, 1967, *vide* Wallis, 1983; Wallis, 1983, 1985; Wagner, 1985; Gabaldón y Quesada, 1986) se desprende que la serie estratigráfica está formada principalmente por materiales terrígenos finos (areniscas y lutitas) y volcánicos. Se han localizado varios niveles de carbón intercalados a lo largo de la serie: 6 capas principales (designadas como I-VI en sentido descendente) y 8 niveles de menor importancia (A, B, C, 0, 01, 0bis, A HUCESA y B HUCESA). En la parte inferior de la sucesión, entre los materiales lutíticos destacamos 4 niveles de pizarras bituminosas nombradas como C, B, A y «Emma» (de más antiguo a más moderno), ricos en restos de vertebrados.

Los restos estudiados en este trabajo consisten en 55 dientes aislados que fueron obtenidos, siguiendo el método de Maples y Waters (1990), mediante el tratamiento químico de fragmentos de pizarras

bituminosas del nivel «Emma» localizado en la mina del mismo nombre (Fig. 1).

SISTEMÁTICA

Orden SELACHII
Familia **Hybodontidae** Owen, 1846
Género *Lissodus* Brough, 1935

- *1935 *Lissodus* n. gen.; Brough, 36.
- 1964 *Lonchidion* n. gen.; Estes, 7.
- 1985 *Lissodus* Brough, 1935; Duffin, 142.

Diagnosis (traducida de Duffin, 1985 pág. 142):

«... Dientes de pequeña a moderada talla, con coronas amplias. Se aprecia en la corona una protuberancia labial, pequeña o bien desarrollada, soportada en algunas especies por una proyección labial de la placa basal (= «raíz»). La cresta oclusal es fuerte o moderada. La corona posee una cúspide central, baja, acompañada usualmente por cúspides laterales muy pequeñas... Los márgenes laterales de la corona se inclinan fuertemente hacia la zona de unión corona/placa basal. La placa basal es hibodontoide con forámenes grandes y sencillos, con organización anaulacorice. Se distingue una cavidad pulpal longitudinal en posición central y al nivel de la unión corona/placa basal. Se presenta usualmente una fila de pequeños forámenes especializados en la cara labial superior de la placa basal. Esta se dirige lingualmente pero sin llegar a desarrollar un torus...»

Especie tipo: *Hybodus africanus* Broom, 1909.

Otras especies atribuidas al género: *Lissodus minimus* (Agassiz, 1839); *L. leiodus* (Woodward, 1887); *L. levis* (Woodward, 1887); *L. angulatus* (Stensiö, 1921); *L. grewingki* (Dalinkevicius, 1935); *L. nodosus* (Seilacher, 1943); *L. selachos* (Estes, 1964); *L. breve* (Patterson, 1966); *L. crenulatus* (Patterson, 1966); *L. heterodon* (Patterson, 1966); *L. pustulatus* (Patterson, 1966); *L. striatus* (Patterson, 1966); *L. anitae* (Thurmond, 1972); *L. babulskii* (Cappetta y Case, 1875); *L. humblei* (Murry, 1981); *L. zideki* (Johnson, 1981); *L. microselachos* (Estes y Sanchiz, 1982); *L. pattersoni* Duffin, 1985; *L. wardi* Duffin, 1985; *L. weltoni* Duffin, 1985; *L. wirksworthensis* Duffin, 1985; *L. lacustris* Gebhardt, 1988.

Distribución. Carbonífero Inferior de Inglaterra; Carbonífero Superior de Alemania, España y Estados Unidos; Pérmico Inferior de Estados Unidos; Triásico de Noroeste de Europa, Sudáfrica y Estados Unidos; Jurásico Medio y Superior de Inglaterra; Cretácico Inferior de Inglaterra, España y Lituania; Cretácico Superior de Estados Unidos.

Lissodus cf. *zideki* (Johnson, 1981)

Figs. 3-5; Lám. I, figs. 1-4

Diagnosis de *Lissodus zideki* (Johnson, 1981) (traducida de Duffin, 1985, pág. 118): «Dientes de

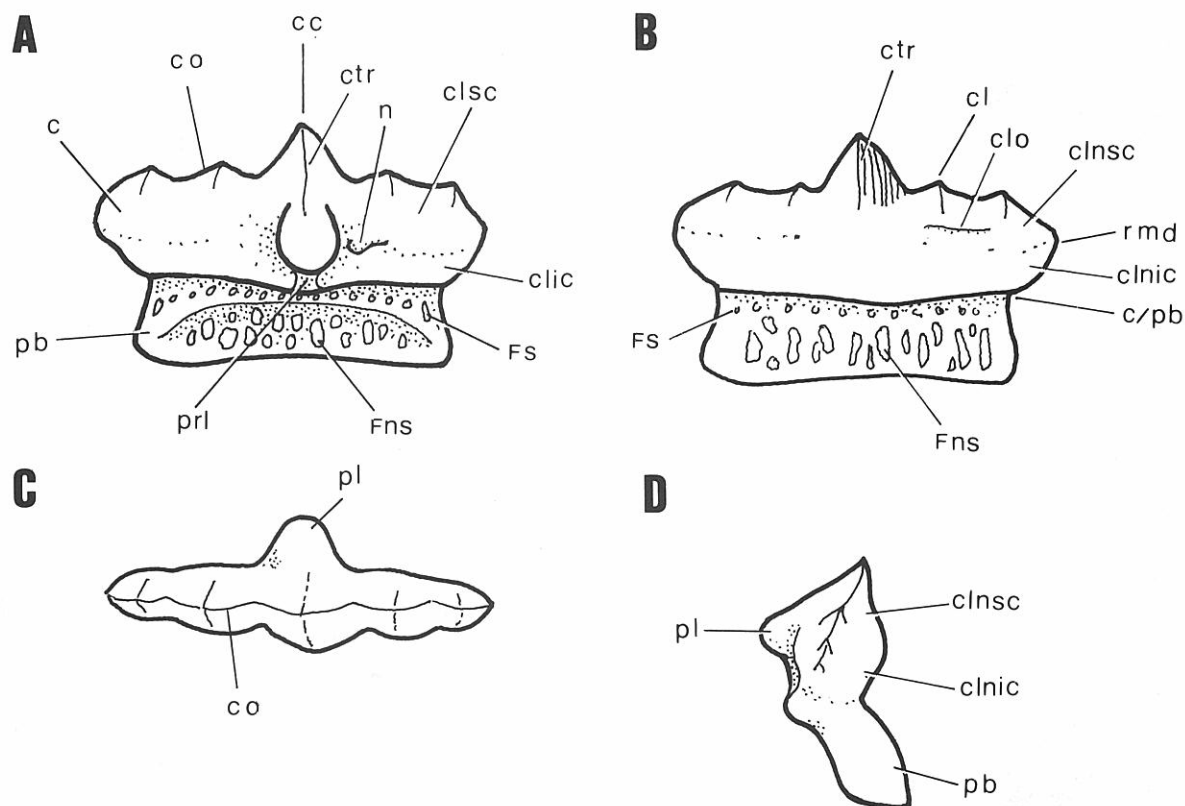


Figura 2.—Terminología dentaria de *Lissodus* usada en este trabajo. **A**— vista labial; **B**— vista lingual; **C**— vista oclusal; **D**— vista lateral; **c**, corona; **co**, cresta oclusal; **c/pb**, zona de unión corona-placa basal (constricción); **cc**, cúspide central; **cl**, cúspide lateral; **clic**, cara labial inferior de la corona; **clnic**, cara lingual inferior de la corona; **clnsc**, cara lingual superior de la corona; **clo**, cresta longitudinal; **clsc**, cara labial superior de la corona; **ctr**, cresta transversal; **Fns**, forámenes no especializados; **Fs**, forámenes especializados; **n**, nodo; **pb**, placa basal; **pl**, protuberancia labial; **prl**, proyección labial; **rmd**, resalte mesiodistal («crown shoulder»). Según Duffin (1985), ligeramente modificada.

Lissodus mostrando moderada heterodoncia. Los dientes mesiales son pequeños (hasta 1,5 mm de longitud mesiodistal) mientras que los laterales son más grandes (hasta 2 mm de longitud). La corona presenta su mayor altura en los dientes mesiales, haciéndose más baja lateralmente. La protuberancia labial está bien desarrollada en los dientes mesiales pero tiende a ser más débil en los dientes laterales. Puede aparecer o no una protuberancia lingual en la base de la cúspide central. Se desarrollan cúspides laterales incipientes en algunos dientes mesiales. La cresta oclusal es fuerte. Pueden presentarse nodos labiales. La unión corona/placa basal está marcada profundamente en las piezas mesiales y moderadamente en las laterales. Se aprecian forámenes especializados».

Distribución: Carbonífero Superior (Virgiliense) de Nebraska y Ohio; Pérmico Inferior de Tejas y Oklahoma.

Material estudiado en este trabajo: 55 dientes aislados (PU-HI1 – PU-HI55) Sólo se han recuperado 6

piezas completas (PU-HI21, 29, 32, 45-47), presentando corona y placa basal (= «raíz»). El resto del material está presentado por coronas (algunas con pequeños fragmentos de placa basal).

Descripción: La nomenclatura utilizada para la descripción de los fósiles es la detallada en la figura 2, basada en la propuesta por Duffin (1985), con ligeras modificaciones.

Los dientes presentan pequeño tamaño. Ninguna de las piezas estudiadas sobrepasa el milímetro de longitud, oscilando entre 0,31 y 0,62 mm.

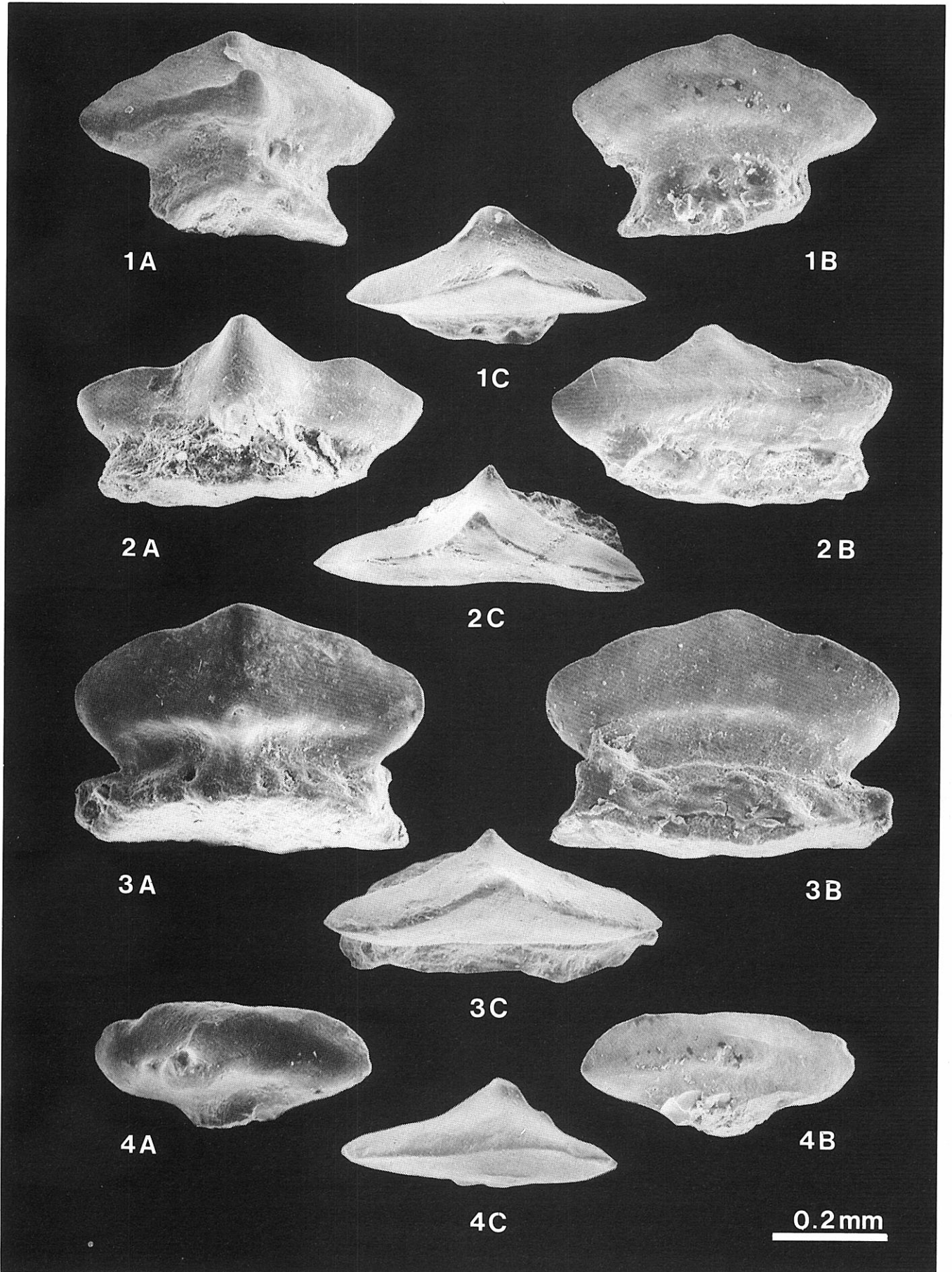
La *corona* es de contorno general triangular (en vista labial), comprimida labio-lingualmente y en ella se distingue una *cúspide central* (= principal) muy baja, expandida en dirección medio distal e inclinada labialmente, acompañada en determinados dientes por *cúspides laterales* (= secundarias) de menor talla. La cresta oclusal es fuerte. Tanto por el lado labial como por el lado lingual, la corona muestra dos caras o áreas, superior e inferior, que contactan formando un *resalte mesio-distal*. En posición central y cerca de la placa basal se desarrolla una *protuberancia labial*. En algunos

Lámina I. *Lissodus* cf. *zideki* (Johnson, 1981)

1. Diente mesial. PU-HI17.
2. Diente anterolateral. PU-HI20.
3. Diente lateral. PU-HI21.

4. Diente posterior. PU-HI16.

A, vista labial; B, vista lingual; C, vista oclusal.



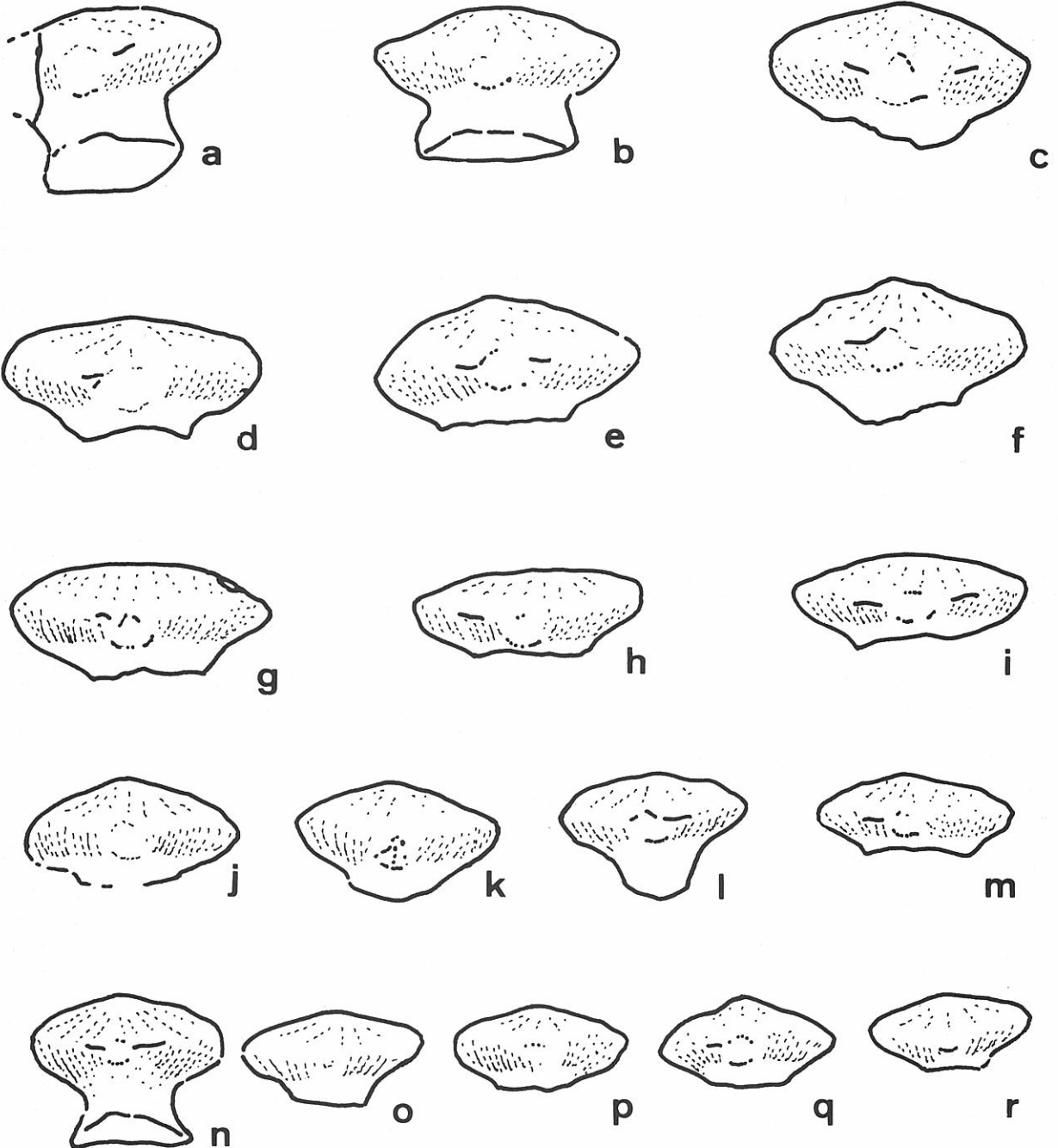
DIENTES MESIALES

Figura 3.— *Lissodus* cf. *zideki* (Johnson, 1981). Dibujos realizados con cámara clara representando vistas labiales de dientes mesiales. a, PU-HI6; b, PU-HI47; c, PU-HI39; d, PU-HI43; e, PU-HI53; f, PU-HI50; g, PU-HI18; h, PU-HI37; i, PU-HI19; j, PU-HI44; k, PU-HI9; l, PU-HI41; m, PU-HI49; n, PU-HI29; o, PU-HI36; p, PU-HI8; q, PU-HI55; r, PU-HI35.

dientes se localiza una *cresta transversal* que recorre la cara labial superior hacia la protuberancia labial (Fig. 5 p; Lám. I, figs. 4A y 4C). Asimismo se pueden hallar *nodos* o tubérculos en el resalte mesiodistal (Figs. 3a, 3c-i, 31-n, 3q, 4q, 5n y 5p; Lám. I, figs. 1A, 1C, 4A y 4C) y pequeñas *crestas longitudinales* en la cara lingual superior (Fig. 5q y Lám. I, fig. 4C). En varias piezas se han detectado *facetitas de desgaste* (Figs. 3g-j, 4d, 4h y 4j; Lám. I, figs. 4A y 4C).

La *placa basal* no presenta tubérculos articulares ni torus lingual. No se distingue *proyección labial* sustentadora de la protuberancia labial de la corona. Se observa vascularización de tipo anaulacorice. Una fila de *forámenes especializados* se dispone labialmente (Lám. I, figs. 1A, 2A Y 3A).

En los dientes completos se localiza una fuerte constricción en la zona de unión de la corona y la placa basal.

Variabilidad: Según la morfología de la corona, se distinguen 4 tipos de formas:

I) Sin cúspides laterales. Protuberancia labial robusta y ligeramente recurvada (Fig. 3 y Lám. I, fig. 1).

II) Con cúspides laterales bien diferenciadas. Protuberancia labial poco desarrollada y puntiaguda (Fig. 4 y Lám. I, fig. 2).

III) Con cúspides (central y laterales) poco salientes; cresta oclusal con aspecto curvo en vista labial. Protuberancia labial similar a la del tipo II (Fig. 5 a-m y Lám. I, fig. 3).

IV) Con fuerte asimetría longitudinal. Se aprecia una cresta labial transversal relacionada con la protuberancia labial, que es robusta, semejante a la del tipo I (Fig. 5 n-q y Lám. I, fig. 4).

Discusión: La morfología del material referido se ajusta a las características diagnósticas del género *Lissodus* tal como ha sido redefinido recientemente por Duffin (1985). Entre los caracteres observados en los dientes de Puertollano debemos destacar la presencia de una protuberancia labial y el contorno general (triangular o piramidal) de la corona, ya que son para este autor los rasgos más seguros para poder distinguir los dientes de *Lissodus* de los de otros hibodóntidos.

El género *Lissodus* fue creado por Brough (1935) para material completo articulado del Triásico Inferior de Bekker's Kraal (Sudáfrica), originalmente asignado a *Hybodus africanus* Broom, 1909. El material ha sido referido al grupo de falacantos hibodóntidos por la presencia de espinas de aleta dorsales con costillas longitudinales y filas de dentículos curvos recorriendo los márgenes posterolaterales (Brough, 1935; Maisey, 1975, 1978 a; Duffin, 1985). Los dientes de esta especie tienen una corona que se expande labialmente formando una protuberancia o proceso, y que consta de una única cúspide, central y muy baja; los márgenes coronales laterales (mesial y distal) se inclinan fuertemente hacia la zona de unión con la placa basal, por lo que se observa marcada constricción dentaria en dicha zona (sobre todo en vistas labial y lingual); la placa basal tiene organización hibodontiforme con vascularización anaulacorice (Duffin, 1985).

Los rasgos dentarios que hemos descrito para *Lissodus africanus* (Broom) se presentan en todas las especies de *Lonchidion* Estes, 1964, género creado para

restos del Cretácico Superior de la formación Lance (Wyoming, Estados Unidos). Duffin (1985), por esta semejanza, considera a *Lonchidion* sinónimo posterior de *Lissodus*, dando prioridad a este último. Asimismo, este autor asigna a *Lissodus* restos que habían sido anteriormente referidos a los géneros *Acrodus* Agassiz, 1837, *Thectodus* Meyer y Plieninger, 1844, *Palaeobates* Meyer, 1849 y *Polyacrodus* Jaekel, 1889, basándose fundamentalmente en los dos rasgos que hemos destacado al comienzo de nuestra discusión.

Los dientes de *Onychoselache* Dick 1978, hibodóntido del Carbonífero Inferior (Viseense) de Glencartholm y Edimburgo (Escocia) (ver Dick y Maisey, 1980, fig. 7), son muy semejantes a las piezas de Puertollano en el contorno general pero carecen de protuberancia labial en la corona.

Todos los restos estudiados aquí podrían pertenecer a la misma especie según la variabilidad dentaria descrita por Duffin (1985) y Gebhardt (1988). La morfología de la corona varía de unos dientes a otros, signo de marcada heterodoncia. Siguiendo a ambos autores, los tipos I y II corresponderían a dientes mesiales y anterolaterales, respectivamente, y los tipos III y IV, a dientes laterales y posteriores, respectivamente. Existe una transición gradual entre tipos, como puede verse en las figuras 3, 4 y 5, habiendo ejemplares de difícil asignación (PU-HI30, 32, 46, 49, 50, 51, 53, y 55), lo que confirmaría la pertenencia de todo el material a una única especie.

En relación a la atribución específica, nuestro material se asemeja al asignado a *Lissodus zideki* (Johnson, 1981), del Pérmico Inferior del grupo Wichita-Albany, Tejas (Estados Unidos). Ambas poblaciones tienen en común: el pequeño número de cúspides laterales (1-3 pares), siendo éstas lisas; la ausencia de fuertes cresta longitudinales recorriendo los resaltes mesiodistales de la corona, y la presencia de una placa basal con vascularización anaulacorice y sin proyección labial sustentadores de la protuberancia labial de la corona.

Lissodus zideki puede presentar o no, además de la protuberancia labial que caracteriza al género, una protuberancia lingual en el resalte mesiodistal al nivel de la cúspide central (ver Johnson, 1981, figs. 47 y 50). Ninguno de los dientes estudiados muestra tal estructura. No obstante, no se conoce la frecuencia en la que en la población tipo aparece la protuberancia lingual, por lo que su ausencia en nuestro material puede representar una situación incluida en el rango de variabilidad de la especie.

Por otro lado, Johnson (1981, pág. 9) indica en su diagnóstico de *L. zideki*, la existencia de prominentes crestas transversales que partiendo del ápice de la cúspide central se dirigen a los procesos labial y lingual. En nuestro material, solamente algunos dientes posteriores muestran una cresta transversal labial, no encontrándose crestas transversales en los restantes tipos dentarios considerados. Debemos señalar, sin embargo, que el autor apunta en el mismo trabajo (pág. 21, tabla 3) la naturaleza variable del carácter y que Duffin (1985) en su reciente revisión del género *Lissodus* no señala la existencia de

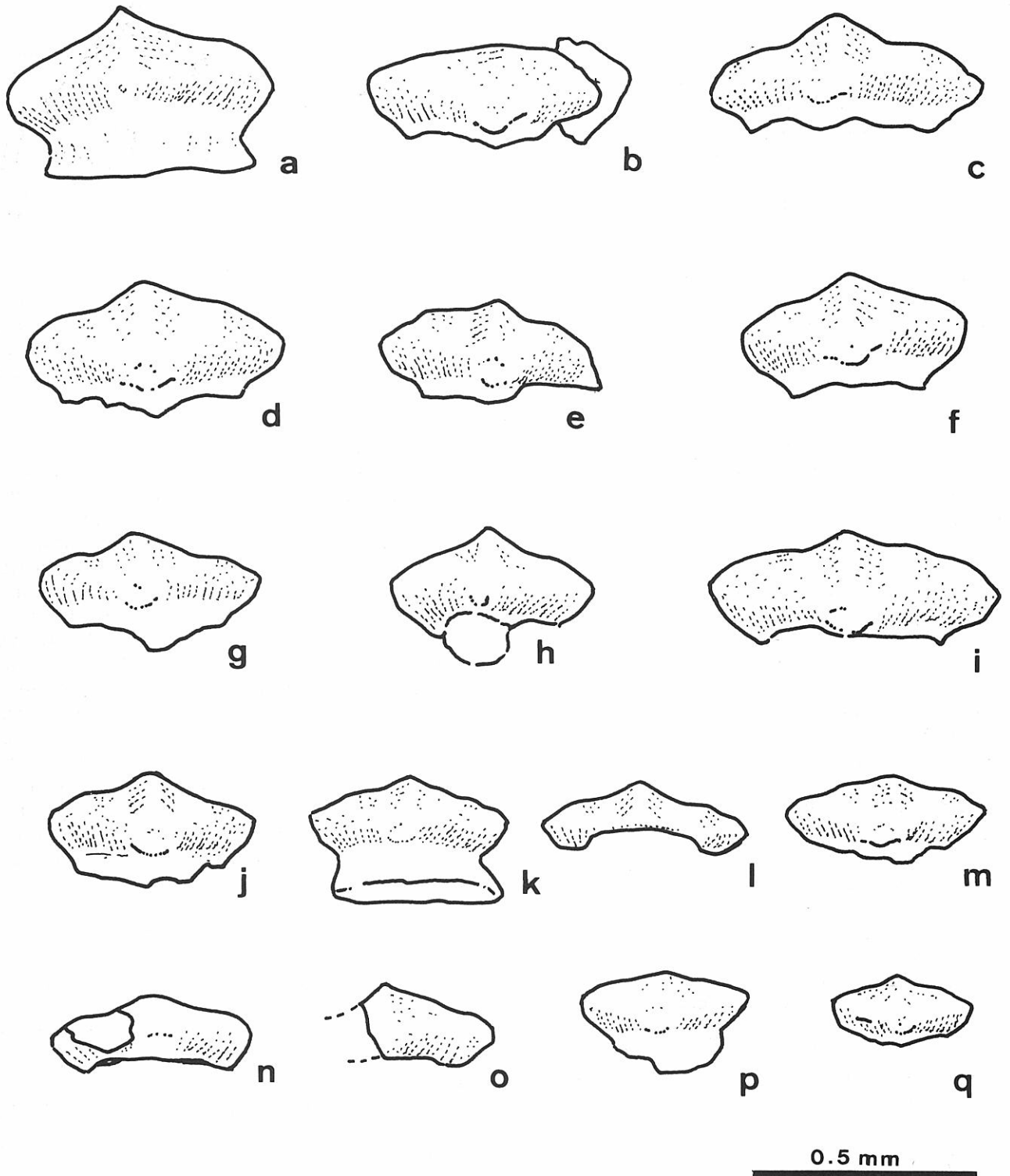
DIENTES ANTEROLATERALES

Figura 4.—*Lissodus* cf. *zideki* (Johnson, 1981). Dibujos realizados con cámara clara representando vistas labiales de dientes anterolaterales. a, PU-H32; b, PU-HI23; c, PU-HI33; d, PU-HI42; e, PU-HI48; f, PU-HI15; g, PU-HI22; h, PU-HI30; i, PU-HI12; j, PU-HI17; k, PU-HI45; l, PU-HI11; m, PU-HI13; n, PU-HI25; o, PU-HI26; p, PU-HI28; q, PU-HI27.

crestas transversales en la corona como característica diagnóstica de *L. zideki*.

Tway y Zidek (1983) describen brevemente coronas aisladas, procedentes del Carbonífero Superior de Kansas (Iowa Point Shale, Shawnee Group) que presentan la superficie lisa sin crestas transversales, rasgo que se encuentra en casi todos los especímenes de Puertollano. Estos restos han sido asignados por Duffin (1985) a *Lissodus* sp. y más recientemente por Hansen (1986), en el ámbito de su Tesis Doctoral (inérita), a la nueva especie *Lissodus diffini* junto a otras coronas aisladas similares a las descritas por Tway y Zidek (1983) pero procedentes del Carbonífero Superior (Virgiliense) de Ohio. Debemos indicar, que tanto las coronas de Kansas como las de Ohio muestran una cúspide central fuertemente inclinada hacia la protuberancia labial, estructura que presenta gran tamaño y aspecto masivo. Como consecuencia de la inclinación labial, el ápice de la cúspide aparece sobre la protuberancia, y la corona muestra un perfil bajo en vista labial o lingual (ver Tway y Zidek, 1983, fig. 77 e; Hansen, 1986, Lám. III, fig. 2, 3, 4). Estas características separan claramente estos restos del material de Puertollano en el que la cúspide central se observa claramente, en vista labial o lingual, dando la imagen de corona alta (dientes mesiales y anterolaterales) y la protuberancia puede aparecer muy poco desarrollada (por ejemplo en los dientes anterolaterales y laterales).

Aparte del material americano al que nos hemos referido, se conocen en estos momentos numerosos restos del Carbonífero europeo. Este material se refiere a dos especies: *L. lacustris* Gebhardt, 1988, del Carbonífero (Estefaniense C) de Saalesenke (Alemania), y *L. wirksworthensis* Duffin, 1985, del Carbonífero Inferior (Viseense) de Wirksworth, Derbyshire (Inglaterra). Tanto *L. lacustris* como *L. wirksworthensis* presentan proyección labial en la placa basal, lo que las aleja de nuestro material. Además, *L. lacustris* muestra vascularización hemiaulacorice en los dientes mesiales, y *L. wirksworthensis* presenta una corona con numerosas cúspides laterales (1-6 pares) en la que se aprecia estriación vertical (transversal) y fuertes crestas longitudinales que siguen los resaltes mesiodistales.

Como ya hemos señalado, el material de Puertollano tiene gran afinidad con el referido a *L. zideki*, distinguiéndose de esta especie únicamente en caracteres variablemente presentes en la corona (presencia de protuberancia lingual y presencia de cresta transversal) a los que se les da un valor diagnóstico desigual por los autores. Dado que no disponemos en estos momentos de suficiente material para descartar la presencia de estos rasgos, y puesto que en la población tipo son variables, designamos los dientes estudiados como *Lissodus* cf. *zideki* (Johnson, 1981). Esta determinación ha sido confirmada por Duffin y Johnson (*in litt.*).

CONSIDERACIONES PALEOECOLÓGICAS

Lissodus se localiza en el Permocarbonífero de Europa y Norteamérica fundamentalmente en facies

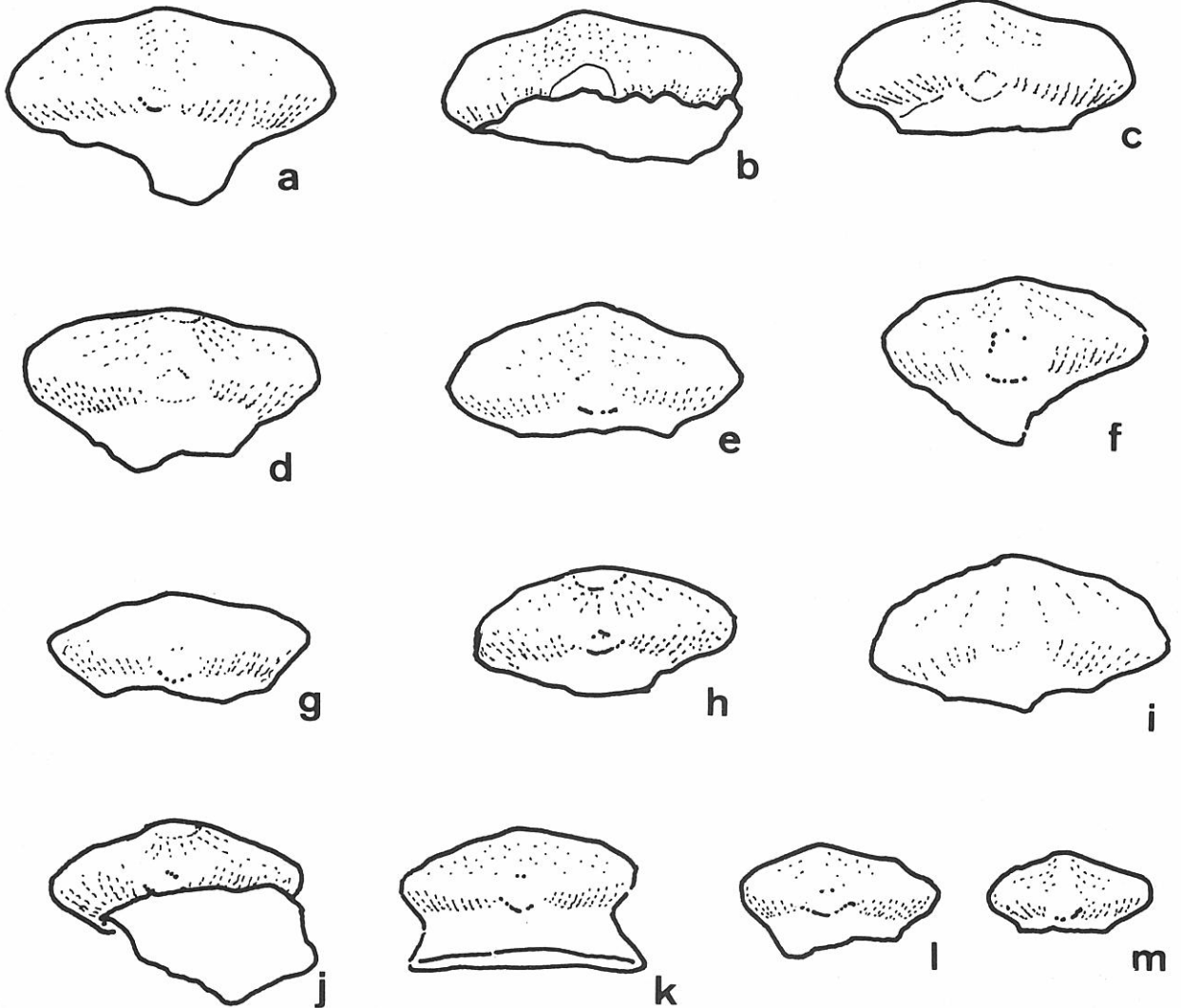
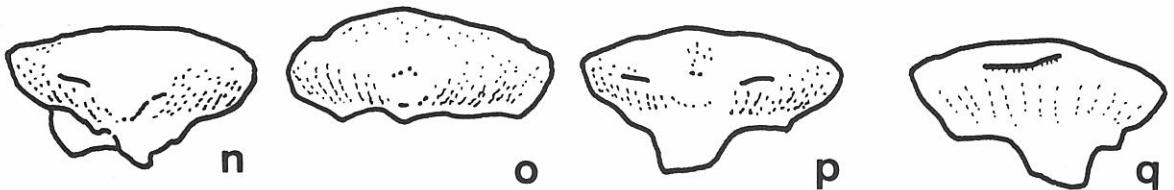
típicas de medios marinos, habiéndose encontrado *L. wirksworthensis* y *L. zideki* (la especie más abundante) en facies marinas de plataforma (Duffin, 1985; Hansen, 1986). Asimismo, tanto el material fragmentario procedente del Virgiliense de Ohio (Hansen, 1986) como aquel Pérmico Inferior del Shawnee Group (Kansas) clasificado como *Lissodus* sp., se han localizado en niveles marino (Hansen, 1986; Tway, 1979).

La única especie de *Lissodus* del Paleozoico que se sale de esta regla es *L. lacustris* del Estefaniense C de Saalesenke (Alemania), considerada por Gebhardt (1988) una forma dulceacuícola. El autor basa su conclusión principalmente en la asociación del hibodóntido a bivalvos antracósidos, ostrácodos y vertebrados supuestamente de agua dulce: peces óseos paleonisciformes (amblyptéridos, *Rhabdolepis*), acantódidos (*Acanthodes*) y elasmobranquios (xenacántidos: *Orthacanthus* y *Xenacanthus*, y el hibodóntido *Limnoselache*). Como veremos a continuación, los vertebrados citados tienen amplia tolerancia a las variaciones de salinidad y no pueden ser considerados indicadores inequívocos de medios lacustres dulceacuícolas.

Los acantódidos y xenacántidos, considerados clásicamente dulceacuícolas, están siendo reinterpretados. Así Schultze (1985) indica que, al encontrarse sus restos en litofacies marinas (Pensilvaniense Superior de Logan y Mecca, Indiana y Pérmico Inferior del megaciclotema Wreford, Kansas) y dulceacuícolas (Pensilvaniense Superior de Braidwood, Illinois y Garrard, Indiana), tantos los acantódidos como los xenacántidos fueron organismos eurihalinos, anádromos o catádrocos. Maples y Schultze (1989) indican la presencia de *Acanthodes* y *Orthacanthus* en el Pensilvaniense Superior de Robinson y Hamilton (Kansas, Estados Unidos), localidades en las que se aprecia fuerte influencia mariana indicada por los restos de estromatolitos, braquiópodos, briozoos y equinodermos. Por otro lado, Schneider (1986) sugiere la existencia del hibodóntido *Limnoselache* en el Carbonífero marino del grupo Shawnee, Kansas (Estados Unidos).

En relación a los paleonisciformes, algunos de los restos aislados de Saalesenke asignados a *Rhabdolepis* podrían pertenecer a *Elonichthys* (Gebhardt, 1986, pág. 69), género localizado en el Carbonífero Superior de Essex Braidwood (Illinois, Estados Unidos), Linton (Ohio, Estados Unidos) y Montceau-les-Mines (Francia). Estas localidades presentan diferentes grados de influencia marina (Maples y Schultze, 1989).

En la cuenca de Puertollano se han localizado además de *Lissodus* otros grupos de peces: xenacántidos, otros hibodóntidos, acantódidos y paleonisciformes (Alvarado y Menéndez Puget, 1931; Forey y Young, 1985; Soler-Gijón, 1990). Restos de *Acanthodes*, *Orthacanthus* y *Xenacanthus*, géneros citados por Gebhardt, se encuentran también en el nivel «Emma». Estos acantódidos y xenacántidos se han localizado también en la mina «María Isabel» en un nivel lutítico situado por encima de la capa I de carbón (ver Fig. 1 en este trabajo y Soler-Gijón, 1990, fig. 7) junto al hibodóntido

DIENTES LATERALESDIENTES POSTERIORES

0.5 mm

Figura 5.—*Lissodus* cf. *zideki* (Johnson, 1981). Dibujos realizados con cámara clara representando vistas labiales de dientes laterales y posteriores. El ejemplar PU-HI34 es figurado también en vista lingual. a, PU-HI24; b, PU-HI5; c, PU-HI1; d, PU-HI40; e, PU-HI52; f, PU-HI31; g, PU-HI2; h, PU-HI3; i, PU-HI38; j, PU-HI14; k, PU-HI46; l, PU-HI10; m, PU-HI51; n, PU-HI4; o, PU-HI54; p, PU-HI34; q, PU-HI34 (vista lingual).

Sphenacanthus, elasmobranquio que citamos aquí por primera vez para la cuenca de Puertollano. *Sphenacanthus* se ha relacionado con ambientes costeros de lagoon (Dick, 1981) y marinos someros (Maisey, 1978 b). En la actualidad, si bien varios grupos de rayas (Pristidae, Dasyatidae, Potamotrygonidae) pueden entrar y estar confinadas en un medio dulceacuícola, solamente el tiburón *Carcharhinus leucas* (Carcharhinidae, Lamniformes) puede alejarse miles de kilómetros de la costa al pasar del mar a un medio dulceacuícola (Gray, 1988). *C. leucas* es una especie eurihalina y presenta un comportamiento oportunista siendo muy conocidos sus desplazamientos desde el mar Caribe hasta el lago Nicaragua siguiendo el río San Juan. Es importante apuntar que no se han encontrado tiburones en el lago Managua, conectado al lago Nicaragua por el corto río Tipitapa (Budker, 1971). No se tiene explicación para este hecho, pero es significativo que otras zonas no estrictamente marinas en las que se han encontrado tiburones son los estuarios y lagoons, áreas de transición, muy próximas al medio marino, del que reciben fuerte influencia. Así *Carcharhinus milberti* se encuentra en estuarios, extendiéndose por el golfo de Méjico, Florida y las Antillas, mientras que *Carcharhinus gangeticus* se ha encontrado en laggons de Filipinas y Japón (Budker, 1971).

Otro grupo de afinidad marina hallado en Puertollano asociado a *Lissodus*, como en los depósitos del grupo Wichita-Albany (Tejas), son los peces óseos platisómidos, que citamos aquí por primera vez para la cuenca. Los platisómidos se han encontrado normalmente en facies marinas (Schaumberg, 1977; Schultze, 1985; Fracasso y Hovorka, 1987; Milner, 1987).

Ejemplo de taxones supuestamente dulceacuícolas, pero con evidencia creciente de su tolerancia a la salinidad son los anfibios temnospóndilos, inéditos, hallados por nosotros en el nivel lutítico inmediatamente inferior al nivel bituminoso «Emma». Todos los restos obtenidos hasta este momento pertenecen a la superfamilia Dissorophoidea, grupo muy abundante en otras localidades estefanienses en las que también se ha indicado influencia marina (Maples y Schultz, 1989): Robinsosn, Hamilton, Garnett (Kansas) y Montceau-les Mines. Asimismo, en la actualidad se conocen casos de anfibios viviendo en manglares, tolerando agua salada (por ejemplo *Rana cancrivora* y *Rana sphenoccephala*, ver Schultze, 1985).

Para acabar nuestra discusión paleoecológica debemos recordar que los medios estuarinos y costeros actuales se caracterizan por una mayor abundancia de especies estenohalinas marinas y eurihalinas que de dulceacuícolas indígenas o diádromas (Perkins, 1974, *vide* Blicek, 1985).

Por razones de extensión hemos obviado en este trabajo la descripción detallada y figuración de los vertebrados, que junto a *Lissodus* cf. *zideki*, han sido mencionados aquí por primera vez para el Carbonífero de Puertollano. Todo el material citado está siendo estudiado en estos momentos en el marco de nuestra Tesis Doctoral.

CONCLUSIONES

Las piezas dentarias que han sido asignadas aquí al género *Lissodus*, constituyen la primera cita del género en el Carbonífero de la Península Ibérica. Los restos han sido clasificados como *Lissodus* cf. *zideki* por su gran semejanza al material referido a *L. zideki* del Pérmico Inferior del grupo Wichita-albany (Tejas, Estados Unidos). Como en esta especie, se observa en nuestros dientes clara heterodoncia, reconociéndose piezas mesiales, anterolaterales, laterales y posteriores.

La presencia en la cuenca de Puertollano de un *Lissodus* semejante a la especie marina *L. zideki*, y su asociación en el mismo nivel con peces óseos platisómidos, sugiere la existencia de influencia marina en la cuenca carbonífera de Puertollano. El carácter eurihalino de los demás taxones de Vertebrados hallados en el nivel bituminoso «Emma» es compatible con un carácter parálido de la cuenca, transicional entre medios marinos y continentales. La existencia de influencia marina en Puertollano ya fue sugerida por Fonollá (1988) citando algas tasmanáceas y un posible acritarco en un nivel de «pizarras con peces», sin precisar la posición.

Los datos obtenidos hasta este momento del estudio de los restos de Vertebrados indican la conveniencia de realizar en el futuro estudios detallados de las asociaciones faunísticas, y análisis tafonómicos y sedimentológicos minuciosos. De confirmarse nuestra hipótesis, se infirmarían las interpretaciones anteriores de los autores que con más detalle y extensión han estudiado la cuenca de Puertollano (Wallis, 1983, 1985; Wagner, 1985, 1989), que la han considerado fluvio-lacustre, endorreica y enteramente dulceacuícola.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Nieves López Martínez por la lectura y discusión crítica del manuscrito. A los Dres. Christopher J. Duffin y Gary D. Johnson por los comentarios sobre la Sistemática de *Lissodus*. Al Dr. M.C. Hansen por la aportación de información inédita sobre restos de *Lissodus* del Carbonífero de Ohio. Al Dr. José Lorenzo Agudo, director de la explotación minera de ENCASUR en Puertollano (Mina «Emma»), quien dio todas las facilidades y medios para la realización del trabajo de prospección paleontológica y recogida de muestras. A José Luis Lozano y Angel Alonso Prieto, ingenieros de la misma explotación, por la ayuda y asesoramiento sobre la geología de la zona, así como a Jesús Buj López y Pablo Galisteo Gámiz, que permitieron la visita a la Mina «María Isabel».

Este trabajo se enmarca dentro del proyecto IGCP 328: «Palaeozoic Microvertebrate bio-chronology and global marine/ non-marine correlation».

BIBLIOGRAFÍA

- Agassiz, L. 1833-1843. *Recherches sur les Poissons Fossiles*. 5 vols. y suplemento, Neuchtate, 1420 pp.

- Alvarado, A. y Menéndez Puget, L. 1931. Pizarras bituminosas. Datos obtenidos en el sondeo número 1 de Puertollano. *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, **52** (1930), 251-291.
- Blicek, A. 1985. Paléoenvironnement des hétérostracés, Vertébrés agnathes ordoviciens à dévoniens. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, section C, **2**, 143-155.
- Broom, R. 1909. Fossil Fishes of the Upper Karroo Beds of South Africa. *Annals of the South African Museum*, **7** (3), 251-269.
- Brough, J. 1935. On the structure and relationship of the hybodont sharks. *Memoirs of the Manchester literary and philosophical Society*, **79**, 35-49.
- Budker, P. 1971. *The life of sharks*. Columbia University Press, New York, 222 pp.
- Cappetta, H. et Case, G. R. 1975. Contribution à l'étude des sélaciens de Groupe Monmouth (Campanien-Maestrichtien) du New Jersey. *Palaeontographica (A)*, **151**, 1-46.
- Dick, J. R. F. 1981. *Diplodoselache woodi* gen. et sp. nov., an early Carboniferous shark from the Midland Valley of Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, **72**, 99-113.
- Dick, J. R. F. y Maisey, J. G. 1980. The Scottish lower carboniferous shark *Onychoselache traquairi*. *Palaeontology*, **23**, 363-374.
- Duffin, C. J. 1985. Revision of the hybodont selachian genus *Lissodus* Brough (1935). *Palaeontographica (A)*, **188**, 105-152.
- Estes, R. 1964. Fossil Vertebrates from the Late Cretaceous Lance Formation, eastern Wyoming. *University of California Publications in geological Sciences*, **49**, 1-187.
- Fernández y M. Valdés A., Alvarado, A., Messeguer Pardo, J., Rosa, A. y Hernández-Pacheco, F. 1928. *Mapa Geológico de España, E 1:50.000, Hoja 810-Almodóvar del Campo*, mapa y cortes. Instituto Geológico de España, Madrid, 65 pp.
- Fonollá, J. F. 1988. Palinofacies del Pérmico en Europa Occidental y en otras regiones. *Boletín Geológico y Minero*, **99**, 156-164.
- Forey, P. L. & Young, V. T. 1985. Upper Stephanian Fishes from the Puertollano Basin, Ciudad Real, Spain. In: *Papers on the Carboniferous of Iberian Peninsula (Sedimentology, Stratigraphy, Paleontology, Tectonics and Geochronology)* (Eds. M. J. Lemos de Sousa & R. H. Wagner). *Anais de Faculdade de Ciências, Universidade do Porto*, **especial volume**, 233-244.
- Fracasso, M. A. & Hovorka, S. D. 1987. First occurrence of a phylloodont tooth plate (Osteichthyes, Platyosomidae) from the Permian San Andres Formation, Subsurface, Texas Panhandle. *Journal of Paleontology*, **61**, 375-379.
- Gabaldón, V. et Quesada, C. 1986. Bassins houillers limniques du S. W. de la Péninsule Ibérique. *Mémoires de la Société Géologique de France*, **149**, 27-36.
- Gamboa, L. y Pacheco, J. 1923. Estudio de la cuenca carbonífera de Puertollano (Ciudad Real). *Boletín oficial de Minas y Metalurgia*, **7** (71), 3-71; **7** (78), 3-19.
- Gebhardt, U. 1986. Ichthyolithen aus dem Stefan C (Oberkarbon) der Saalesenke (DDR). *Freiberger Forschungshefte*, **C 410**, 65-76.
- Gebhardt, U. 1988. Taxonomie und Palökologie von *Lissodus lacustris* n. sp. (Hybodontoidea) aus dem Stefan C (Oberkarbon) der Saalesenke. *Freiberger Forschungshefte*, **C 419**, 38-44.
- Gray, J. 1988. Evolution of the freshwater ecosystem –the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **62**, 1-214.
- Hansen, M. C. 1986. *Microscopic chondrichthyan remains from Pennsylvanian marine rocks of Ohio and adjacent areas*. Unpubl. Ph. D. Thesis, Ohio State University, Columbus, 2 vols., 514 pp.
- Johnson, G. D. 1979. *Early Permian vertebrates from Texas: Actinopterygii (Schaefferichthys), Chondrichthyes (including Pennsylvanian and Triassic Xenacanthodii), and Acanthodii*. Unpubl. Ph. D. Thesis, Southern Methodist University, Dallas, 653 pp.
- Johnson, G. D. 1981. Hybodontoidei (Chondrichthyes) from the Wichita-Albany Group (Early Permian) of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **1**, 1-41.
- Maisey, J. G. 1975. The interrelationships of phalacanthous selachians. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Mh.*, **9**, 553-567.
- Maisey, J. G. 1978 a. Growth and form of finspines in hybodont sharks. *Palaeontology*, **21**, 657-666.
- Maisey, J. G. 1978 b. Preservation and prefossilisation of fossil finspines. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Mh.*, **10**, 595-599.
- Maples, C. G. & Schultze, H. P. 1989. Preliminary comparison of the Pennsylvanian assemblage of Hamilton, Kansas, with marine and nonmarine contemporaneous assemblages. In: *Regional geology and paleontology of Upper Paleozoic Hamilton Quarry Area in southeastern Kansas* (Eds. G. Mapes y R. H. Mapes). Kansas Geological Survey, Guidebook Series 6, 253-273.
- Maples, C. G. & Waters, J. A. 1990. Use of drain cleaner in processing shale samples. *Journal of Paleontology*, **64**, 484-485.
- Milner, A. R. 1987. The Westphalian tetrapod fauna; some aspects of its geography and ecology. *Journal of the Geological Society, London*, **144**, 495-506.
- Patterson, C. 1966. British Wealden Sharks. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, **11** (7), 283-350.
- Rosa, A., Alvarado, A. y Hernández-Pacheco, F. 1929. *Mapa geológico de España, E 1: 50.000, Hoja 836, Mestanza*, mapa y cortes, Instituto Geológico y Minero de España, 88 pp.
- Schaumberg, G. 1977. Der Richelsdorfer Kupferschiefer und seine Fossilien. III. Die tierischen Fossilien des Kupferschiefers. 2. Vertebraten. *Aufschluss*, **28**, 297-352.
- Schneider, J. 1986. *Limnoselache* n. g. –ein Süßwasser– Hai der paläozoisch-mesozoischen Familie Trystychiidae (Hybodontoidea). *Freiberger Forschungshefte*, **C 410**, 77-87.
- Schultze, H. P. 1985. Marine to onshore Vertebrates in the lower Permian of Kansas and their paleoenvironmental implications. *University of Kansas Paleontological Contributions*, Paper **113**, 1-18.

- Seilacher, A. 1943. Elasmobranchier-Reste aus dem oberen Muschelkalk und dem Keuper-Württembergs. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, B, **10**, 256-271.
- Soler-Gijón, R. 1990. *Los tiburones del Carbonífero Superior de Puertollano (Ciudad Real): el género Orthacanthus Agassiz 1843 (Chondrichthyes: Xenacanthida)*. Tesis de Licenciatura (inérita), Universidad Complutense, 140 pp.
- Thurmond, J. T. 1972. Cartilaginous fishes of the Trinity Group and related rocks (Lower Cretaceous) of north-central Texas. *Southeastern Geology*, **13** (4), 207-227.
- Tway, L. E. 1979. Pennsylvanian ichthyoliths from the Shawnee Group of Eastern Kansas. *University of Kansas Paleontological Contributions Paper* **96**, 1-21.
- Tway, L. E. & Zidek, J. 1983. Catalog of Late Pennsylvanian ichthyoliths, part II. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **2**, 414-438.
- Wagner, R. H. 1985. Upper Stephanian stratigraphy and paleontology of the Puertollano Basin, Ciudad Real. In: *Papers on the Carboniferous of the Iberian Peninsula (Sedimentology, Stratigraphy, Palaeontology, Tectonics and Geochronology)* (Eds. M. J. Lemos de Sousa & R. H. Wagner). *Anais de Faculdade de Ciências, Universidade do Porto*, especial volume, 171-231.
- Wagner, R. H. 1989. A late Stephanian forest swamp with *Sporangiostrobus* fossilized by volcanic ash fall in the Puertollano Basin, central Spain. *International Journal of Coal Geology*, **12**, 523-552.
- Wallis, R. J. 1983. A Lacustrine/Deltaic/Fluvial/Swamp Succession from the Stephanian B of Puertollano, Spain. In: *Contributions to the Carboniferous Geology and Palaeontology of the Iberian Peninsula* (Eds. M. J. Lemos de Sousa & R. H. Wagner). Faculdade de Ciências, Mineralogia e Geologia, Universidade do Porto, 51-67.
- Wallis, R. J. 1985. Early evolution and sedimentation in the Puertollano Basin (Ciudad Real, Central Spain). In: *Papers on the Carboniferous of the Iberian Peninsula (Sedimentology, Palaeontology, Tectonics and Geochronology)* (Eds. M. J. Lemos de Sousa & R. H. Wagner). *Anais da Faculdade de Ciências, Universidade do Porto*, especial volume, 269-282.
- Woodward, A. S. 1887. Notes on some post-Liassic species of *Acrodus*. *Geological magazine*, **3** (4), 101-105.