

Contexto estratigráfico y paleoecológico de los vertebrados fósiles de la Formación Nogueras (Devónico Inferior) en la Cordillera Ibérica

Stratigraphic and palaeoecological context of the fossil vertebrates
of the Nogueras Formation (Lower Devonian) in the Iberian Range

Héctor Barrera Lahoz
Trabajo Fin de Grado



Directores: José Ignacio Canudo y Enrique Villas

Curso: 2018/2019 Facultad de Ciencias, Geología



Universidad
Zaragoza

Índice.

1. Abstract	2
2. Planteamiento	2
3. Objetivos	3
4. Metodología	3
4.1 Revisión bibliográfica previa	3
4.2 Trabajo de campo	4
4.3 Trabajo de laboratorio	4
4.4 Trabajo de gabinete	4
5. Contexto geográfico y geológico	5
5.1 Contexto geográfico	5
5.2 Contexto geológico	5
5.3 Contexto sedimentario y paleogeográfico	7
6. Resultados	8
6.1 Estratigrafía	8
6.2 Sistemática paleontológica	12
<i>Cheiracanthoides comptus</i>	12
<i>Nostolepis maderi</i>	13
<i>Nostolepis striata</i>	14
<i>Cladolepis</i> sp	15
<i>Lunalepis leonensis</i>	16
<i>Leonodus carlsi</i>	17
<i>Ohioaspis tumulosa</i>	18
<i>Erikaspis</i> sp	19
6.3 Aproximación paleoecológica con vertebrados	19
7. Discusión de los resultados paleoecológicos	20
8. Conclusiones	21
9. Agradecimientos	22
10. Bibliografía	22

1. Abstract.

A stratigraphic and palaeontological study has been made on the fossil vertebrates of the Nogueras Formation (Lower Devonian) in the Iberian Chains. This formation formed by shallow marine rocks, has three stratigraphic members, to study them, several stratigraphic columns and a stratigraphic features summary has been carried out. Type sections and formalization have been proposed for each member. In the other hand, a vertebrate palaeontological study has been made, collecting own fossils by sampling and classifying them taxonomically in a systematic section. Lastly, a palaeoenvironmental and palaeoecological approach based on the collected fossil vertebrates and also, on the bibliographic record, have been performed.

2. Planteamiento.

Los vertebrados han tenido un importante desarrollo evolutivo durante los tiempos geológicos, siendo los pisciformes los primeros en evolucionar a lo largo de la Era del Paleozoico, por consiguiente el Paleozoico fue el período de tiempo más importante e interesante en su evolución (Moy-Thomas y Miles 1971). Los primeros de estos vertebrados se remontan desde el Cámbrico (Janvier 2003) y durante el Ordovícico y Silúrico los pisciformes evolucionan, apareciendo estructuras anatómicas novedosas como esqueletos dérmicos protegiendo al encéfalo (Long 1995). El grupo de pisciformes más abundante durante el Ordovícico y Silúrico eran los agnatos, que no poseían mandíbula y solo unas pocas aletas y un dermoesqueleto (Benton 2005). Se produce un cambio drástico a finales del Silúrico y principios del Devónico con la aparición de nuevas estructuras anatómicas como las mandíbulas, dientes y aletas pares (Botella 2018). Nuevos grupos aparecen entonces así como nuevos nichos ecológicos, expandiéndose los vertebrados nectónicos (Blieck 2011, Klug *et al.* 2010). Los vertebrados mandibulados (gnatostomados) empezaron a ser más abundantes hasta representar el 99% de las especies actuales (Anderson *et al.* 2011). El Devónico es el período con mayor diversidad de grupos que popularmente se conoce como “la edad de los peces”.

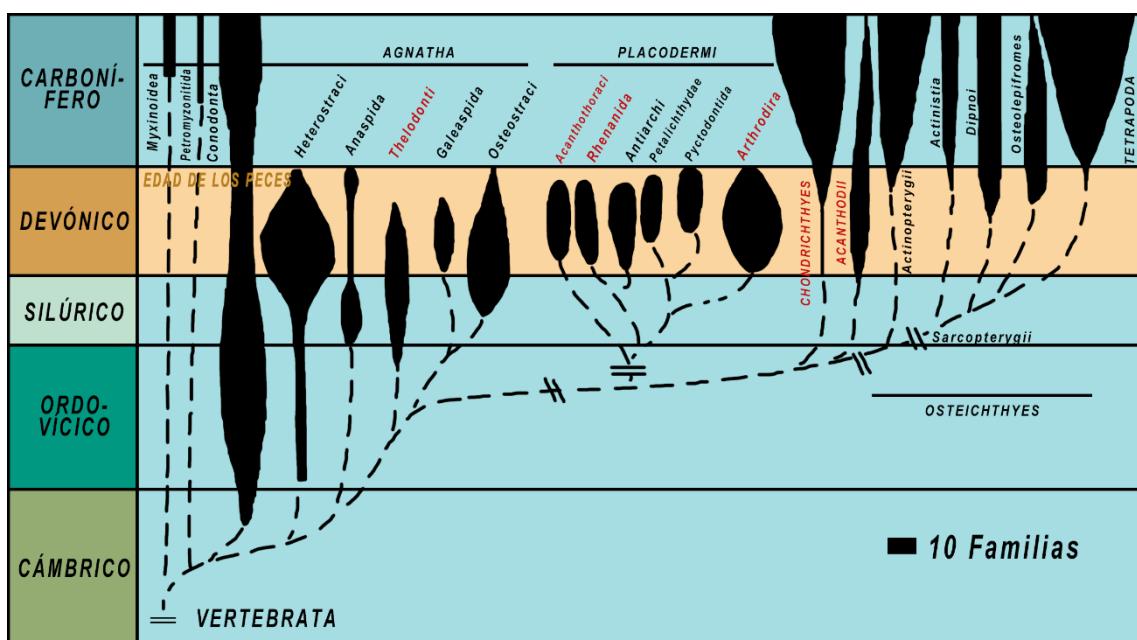


Figura 1. Cuadro filogenético y de abundancia de los grandes linajes de “peces” en gran parte del Paleozoico. Se puede observar que en el Devónico se hallan la mayoría de estos linajes. Los grupos en color rojo son aquellos de los que se han encontrado representantes en la Formación Nogueras. (Modificado del Benton 2005).

Los restos fósiles que se estudian en este trabajo datan del Devónico Inferior, momento en el que los peces con mandíbula ya comienzan a dominar los ambientes y ocupar nuevos nichos (Friedman y Sallan 2012). De modo que el estudio de estos fósiles ha sido y es de gran relevancia en la investigación de la historia evolutiva y otros aspectos como la bioestratigrafía y la paleobiogeografía de los vertebrados paleozoicos (Botella 2018).

La presencia de restos fósiles de vertebrados devónicos se localizan en varios puntos de la Península Ibérica como los Pirineos, la Cordillera Cantábrica y las Béticas, no obstante la zona con más relevancia en los últimos años se localiza en la Cordillera Ibérica (Botella 2018).

Los estudios estratigráficos y paleontológicos del Devónico en la Cordillera Ibérica han tenido un notable desarrollo en las últimas décadas, si bien hay que destacar los estudios en la Depresión Axial del río Cámaras (DARC) de la Formación Nogueras y del registro fósil de sus vertebrados. Desde la propia definición de la formación, ya se mencionaba la presencia de restos fósiles de peces (Carls y Gandl 1968). Fue en las décadas de los 80 y 90 cuando los paleontólogos alemanes empiezan a realizar estudios enfocados en la taxonomía y bioestratigrafía, describiendo varios taxones mediante microfósiles o microictiolitos, como escamas, dientes o pequeños fragmentos de placas y realizando una biozonación preliminar (Mader 1986, Wang 1993). En las últimas décadas, han sido los paleontólogos de la Universidad de Valencia los que han seguido progresando en los estudios de estos fósiles. Destacan trabajos como el de Botella (2005) en el que se estudió el registro de estos microfósiles en el área de Nigüella y se hizo una importante revisión del material proveniente de la DARC. En esta década se han descubierto macrofósiles de peces como espinas de acantodios y placas de placodermos (Dupret *et al.* 2011, Botella *et al.* 2012). También hay que mencionar otros descubrimientos importantes en la DARC de otras formaciones como la Formación Moyuela del Efeliense, con el cráneo articulado de un sarcopterigio basal (Schultze 1973) y el cráneo articulado del placodermo *Carolowilhelmina geognostica* Mark-Kurik y Carls 2002.

3. Objetivos.

- Recopilación bibliográfica de las características de los miembros (litología, paleontología, sedimentología etc.) de la Formación Nogueras.
- Levantamiento de cuatro columnas estratigráficas en la Formación Nogueras en el entorno de Santa Cruz de Nogueras y Mezquita de Loscos.
- Propuesta de los estratotipos de los tres miembros que componen la Formación Nogueras.
- Recopilación bibliográfica de los taxones de vertebrados descritos en Formación Nogueras.
- Extracción de microfósiles de vertebrados de niveles calcáreos del Formación Nogueras.
- Estudio sistemático de los microfósiles de vertebrados recuperados en niveles seleccionados.
- Recopilación bibliográfica de la paleoecología de vertebrados y una aproximación paleoecológica a partir de los vertebrados y propuesta paleoambiental de los niveles seleccionados.

4. Metodología.

La metodología que se ha llevado a cabo se basa en los diferentes campos de técnicas que se pueden realizar en un trabajo relacionado con las Ciencias de la Tierra.

4.1 Revisión bibliográfica previa. Se realiza un trabajo bibliográfico revisando los principales trabajos publicados. Dichos trabajos corresponden a estudios de la geología y estratigrafía general (Carls y Gandl 1968, Carls y Valenzuela Ríos 1999). Referente a los restos de vertebrados en la Formación Nogueras ha sido esencial la publicación de Botella (2005), al

ser clave para la comprensión de la taxonomía, paleoecología, paleogeografía y bioestratigrafía.

4.2 Trabajo de campo. Se han empleado cinco días de campo, en la DARC, más una salida complementaria en Nigüella. La primera salida, corresponde a una visión panorámica de la Formación Nogueras, viendo la litología característica y los fósiles más recurrentes. En las siguientes salidas de campo se ha realizado un trabajo más específico basándose en el levantamiento de columnas y el muestreo fosilífero. Se han levantado cuatro columnas estratigráficas en las localidades Corte de las Viñas, mina Virgen del Carmen, Maripló y Barranco de Santo Domingo, todas ellas en el entorno de Santa Cruz de Nogueras y Mezquita de Loscos. El muestreo paleontológico se ha realizado siguiendo la metodología habitual para la obtención de conodontos descrita por Plasencia *et al.* (1999). Se han extraído varios kilogramos de los niveles de calizas con nódulos de fosfato, debido a la afinidad química de los restos de vertebrados compuestos por fosfato de calcio. Inicialmente se realizó un muestreo general para la puesta a punto de la técnica en laboratorio y posteriormente, un muestreo exhaustivo en las capas 4 y 5 del submiembro superior (β) del primer miembro de la Formación Nogueras en la localidad de mina Virgen del Carmen, para el apartado de sistemática paleontológica.

4.3 Trabajo de laboratorio. Para la obtención de los restos fósiles de vertebrados, se ha usado el ataque ácido de las muestras para su disagregación y producción de residuo de composición diferente a la carbonatada, en este caso fosfática. Para ello se realizan varios pasos:

- 1) *Disgregación mecánica de la roca.* Para que la muestra reaccione a una velocidad aceptable se disgrega la roca mecánicamente en fragmentos más pequeños del tamaño de una nuez.
- 2) *Baño en ácido acético.* Se diluye ácido acético en agua. La concentración del ácido diluido suele ser aproximadamente 10-12%, no obstante, debido a las propiedades de las muestras como la dureza, grado de compactación y cristalización, se han utilizado diferentes concentraciones que van de 10% a 20%; la concentración más empleada ha sido de un 15%. Se disponen los fragmentos en una malla de plástico, para suspender dichos fragmentos en el ácido y permitir la caída del residuo al fondo del recipiente con el ácido. Debido a las diferentes propiedades de las muestras se han empleado diferentes tiempos de baño, no obstante, habitualmente se han empleado tres días para cada baño.
- 3) *Tamizado y secado.* Una vez obtenido el residuo, se procede a su tamizado. La malla de plástico con la muestra no disuelta se extrae y se vierte el contenido del recipiente en los tamices. A continuación, se lavan los tamices procurando eliminar la fracción de residuo inferior al tamaño de la malla, así como los restos de ácido. Se han empleado tamices de 500 μm y 150 μm . Se procede a su lavado y posteriormente al secado en el horno a 50°C. La fracción de la muestra que no se ha disuelto, se seca y se vuelve a bañar en ácido de nuevo repitiendo el proceso. Las muestras tratadas se han bañado dos veces como mínimo.

4.4 Trabajo de gabinete. En este apartado se han abordado las labores de triado y estudio taxonómico. El triado se ha llevado a cabo mediante la observación a través de la lupa binocular Olympus SZ-ST. Para su identificación taxonómica, se han empleado diferentes trabajos (Botella 2005, Valiukevičius 1998). Se han descrito las características taxonómicas para cada especie, realizando un apartado de sistemática. Por último se ha realizado un fotografiado a través del microscopio electrónico de barrido (SEM) en el Servicio de microscopía electrónica de materiales de la Universidad de Zaragoza. Se ha utilizado el microscopio electrónico de barrido modelo JEOL JSM 6400. Las muestras han recibido un electro-rcociado de oro. Por último, se han fotografiado las muestras de macrofósiles de

vertebrados con una cámara Nikon D70 y un objetivo Micro Nikkor de 60 mm, tiñendo previamente las muestras con cloruro amónico sublimado.

5. Contexto geográfico y geológico.

5.1 Contexto geográfico.

La zona de estudio se sitúa en el área de Nogueras, Santa Cruz de Nogueras y Mezquita de Loscos, municipios pertenecientes a la Comarca del Jiloca en la parte Norte de la Provincia de Teruel, aledaña a la frontera con la Provincia de Zaragoza. Esta zona recibe el nombre de Depresión Axial del Río Cámaras (DARC) (Carls 1999). Han sido numerosos los investigadores que desde las últimas décadas, localizaron diferentes secciones con los mejores afloramientos de la sucesión estratigráfica en esta área (Botella y Valenzuela-Ríos 2000 y Dojen 2005). Las secciones en las que se ha trabajado y muestreado en el presente trabajo son: Corte de Las Viñas, mina Virgen del Carmen, Maripló, Los Poyales, en las cercanías de Santa Cruz de Nogueras; Fuente de Nogueras, en las afueras de Nogueras y Barranco de Santo Domingo en las cercanías de Mezquita de Loscos. De manera complementaria y para conseguir una visión más global de la estratigrafía del Devónico Inferior en las Cadenas Ibéricas, en las cercanías de Nigüella se han realizado muestreos puntuales y un recorrido por los diferentes afloramientos de la formación. Nigüella se encuentra en la Comarca Comunidad de Calatayud, en su sector oriental, en la Provincia de Zaragoza.

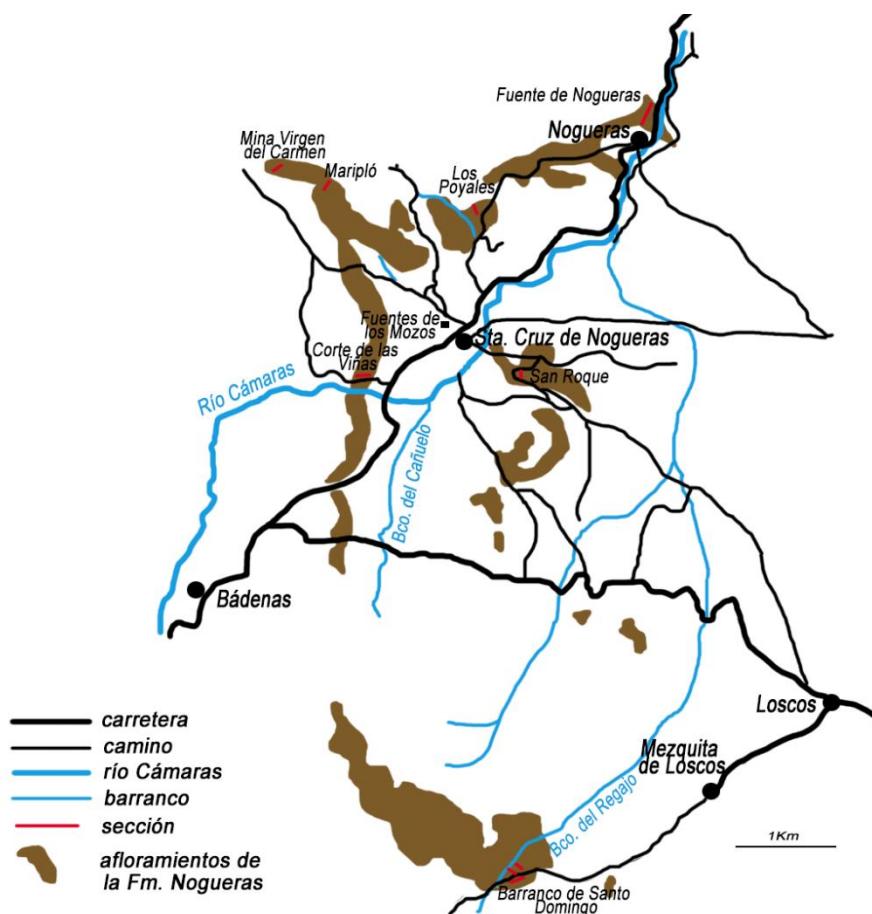


Figura 2. Situación geográfica de los principales afloramientos de la Formación Nogueras en la DARC. (Modificado de Dojen 2005).

5.2 Contexto geológico.

El zócalo paleozoico de la Cordillera Ibérica se localiza en las Cadenas Hespéricas (Sierra de Albarracín), en la Rama Castellana (Sierra de Demanda) y en la Rama Aragonesa (Cadenas

Ibéricas), esta última, corresponde la zona de estudio de este trabajo (Gutiérrez-Marco 2004, Villas *et al.* 2018). Las Cadena Ibéricas albergan una serie de unidades estructurales delimitadas entre sí por cabalgamientos (Lotze 1929, Gozalo y Liñán 1988). La Formación Nogueras así como el resto de las formaciones del Devónico afloran en la Unidad de Herrera, que comprende desde el Cámbrico hasta el Carbonífero y que limita con la Unidad de Mesones mediante el cabalgamiento de Datos, ambas unidades presentan una orientación NW-SE. La Unidad de Herrera se encuentra en la Cadena Ibérica Oriental y está delimitada al Sur por el cabalgamiento de Datos, que se considera una continuación del cabalgamiento que separa la Zona Cantábrica de la Zona Asturoccidental-Leonesa, ambas del Macizo Ibérico (Gozalo y Liñán 1988). Dentro de la Unidad de Herrera, se distinguen diferentes zonas en las que aflora el Devónico. Estas zonas son la DARC, Nigüella, Anadón-Huesa, Cabezos Altos y Tabuena. La DARC es la zona donde aflora de manera más continua y extensa, habiéndose registrado la totalidad del Devónico. En Nigüella, aflora el Devónico Inferior, mientras que en Anadón-Huesa y Cabezos Altos lo hace el Inferior y Medio. Por último, en Tabuena afloran los materiales del Devónico Superior (Carls y Valenzuela-Ríos 2002). Los afloramientos de la Formación Nogueras se encuentran tanto en la DARC como en Nigüella. La DARC es una zona de cierta complejidad tectónica que en la zona de estudio se encuentra dominada por un sinclinal tumbado y numerosas fallas (Calvín-Ballester y Casas 2013).

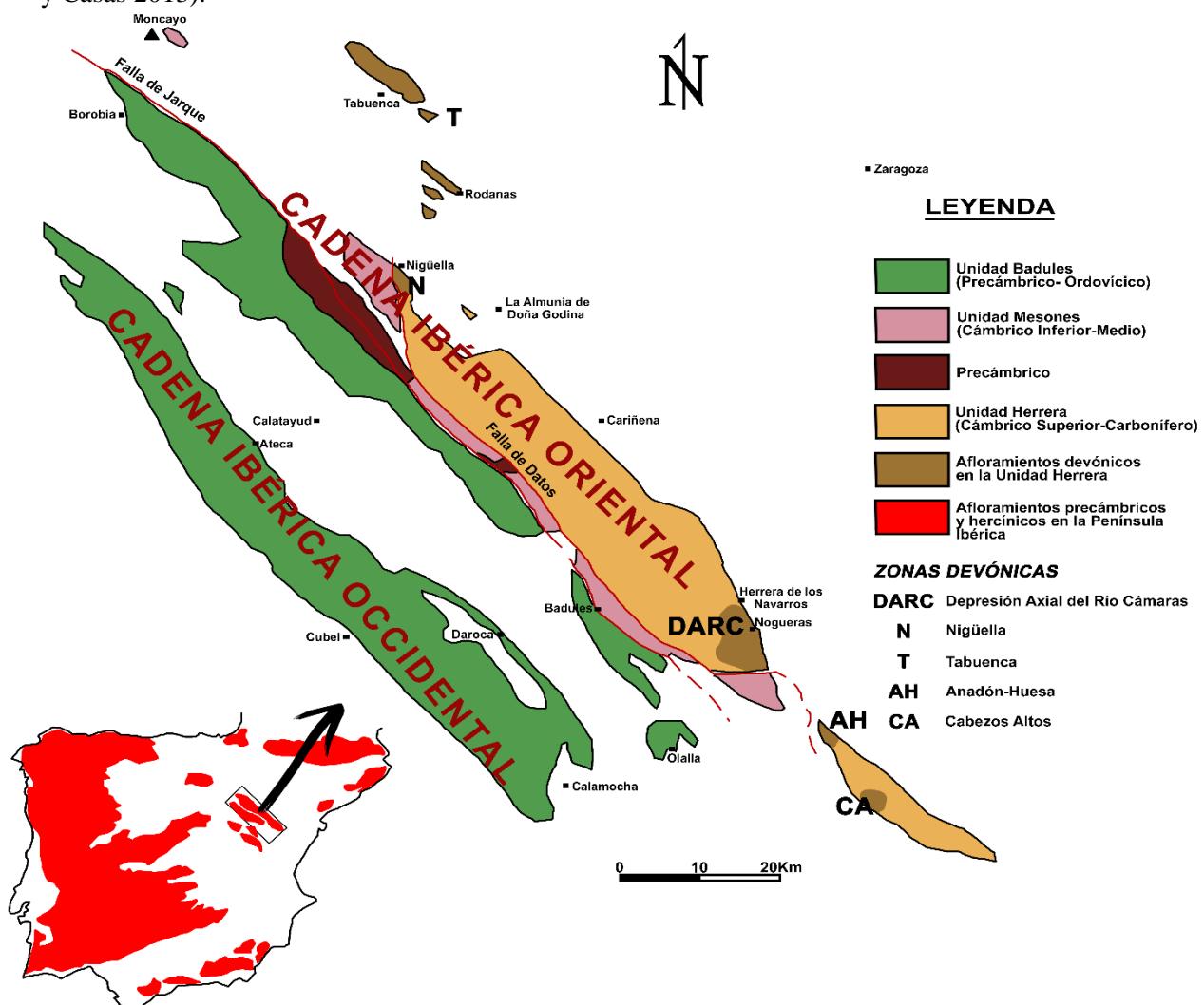


Figura 3. Mapa de las unidades estructurales que conforman los materiales paleozoicos en las Cadena Ibéricas. (Modificado del Carls y Valenzuela-Ríos 2002).

5.3 Contexto sedimentario y paleogeográfico.

La Formación Nogueras se caracteriza por ser la primera en la Cordillera Ibérica con litología carbonatada desde el Ordovícico Superior (Villas *et al.* 2018). Durante el Silúrico la sedimentación era siliciclástica en gran parte de Cuenca Ibérica, formándose las típicas facies de cuarcitas y pizarras negras con graptolitos, que en la DARC, queda representada por la Formación Bádenas (Gutiérrez-Marco *et al.* 2001). Esta tendencia cambia a principios del Devónico con las primeras facies carbonatadas, probablemente por la reducción de aporte siliciclástico producido por la erosión del Macizo del Ebro (Carls y Valenzuela-Ríos 1999). A diferencia de las formaciones carbonatadas del Devónico asturiano y leonés, la Formación Nogueras no presenta construcciones arrecifales debido a la presencia de turbidez en las aguas y una temperatura más fría debido a corrientes de upwelling (Carls y Valenzuela-Ríos 1999).

La sedimentología de la Formación Nogueras se caracteriza por la alternancia de facies de calizas bioclásticas y de lutitas, típicas de ambientes someros, así como de lutitas intermareales. La formación se caracteriza por albergar abundantes nódulos de fosfato en determinados niveles y por pertenecer a las biofacies renana, de ambientes someros, aguas oxigenadas y fauna típica de braquiópodos, trilobites, crinoideos y corales (Carls y Valenzuela-Ríos 1999).

Los afloramientos del Devónico de la DARC son una continuación de la Zona Cantábrica del Macizo Ibérico (Gozalo y Liñán 1988). Este macizo está relacionado con el Bloque Ibérico, que a su vez, según algunos autores se integraba en el llamado conjunto Armórico o Armónica (Benedetto 2018). Este conjunto ha sido objeto de debate respecto a sus relaciones paleogeográficas con Laurusia, al que pertenecen las facies *Old Red Sandstones* y Gondwana (Young 1987, McKerrow *et al.* 2000). Se propusieron varias hipótesis. Según la de Perroud *et al.*: Armónica se separó de Gondwana en el Ordovícico y colisionó contra Laurusia en el Devónico Medio - Carbonífero (Young 1987). Según la hipótesis de Scotese, Armónica se separa de Gondwana en el Devónico Inferior y colisiona con Laurusia en el Devónico Superior (Young 1987). Por último la hipótesis de Cocks y Fortey, es que Armónica forma parte de Gondwana durante toda su historia, existiendo un océano que la separaba de Báltica (que formaba parte de Laurusia) antes de su colisión con éste, llamado Rheico, hasta el Carbonífero Superior (Young 1987). El estudio de las provincias faunísticas de vertebrados, sobre todo del Devónico y también los estudios de los vertebrados de la Formación Nogueras, han aportado grandes precisiones al conocimiento paleogeográfico de la actual Europa durante el Paleozoico medio (Botella 2018, Long 1993, Young 1987). Se distinguen cinco grandes provincias faunísticas de vertebrados: Euramérica, Siberia, Tuva (Rusia), China del Sur y Gondwana del Este (Australia) y otras provincias complementarias como Armónica a la cual pertenece la Cordillera Ibérica (Long 1993).

Los fósiles de los placodermos *Kujdanowiaspis podolica* y *Erikaspis zychi* se encuentran en formaciones de areniscas típicas de facies *Old Red Sandstones* en la región de Podolia, Ucrania (Dupret y Blieck 2009). Estos mismos placodermos se encuentran también en la Formación Nogueras (Dupret *et al.* 2011). Debido a su contemporaneidad en el de ambos registros, se sugirió una relación migratoria entre el margen meridional de Báltica, Podolia y la DARC (Dupret *et al.* 2011). Estas especies de placodermos, tenían un modo de vida demersal, es decir, restringidos al fondo y a plataformas marginales y su presencia simultánea, sugiere la cercanía de estas zonas separadas por el océano Rheico (Dupret *et al.* 2011).

Igualmente, el registro de los condrictios *Seretolepis elegans* y *Altholepis composita* en la DARC, en Podolia y en el Ártico Canadiense (Martínez-Pérez *et al.* 2010, Hanke y Wilson 2010), sugiere la proximidad suficiente entre Armónica y Laurusia para que se establezcan relaciones faunísticas y rutas de migración de estos condrictios (Botella 2018).

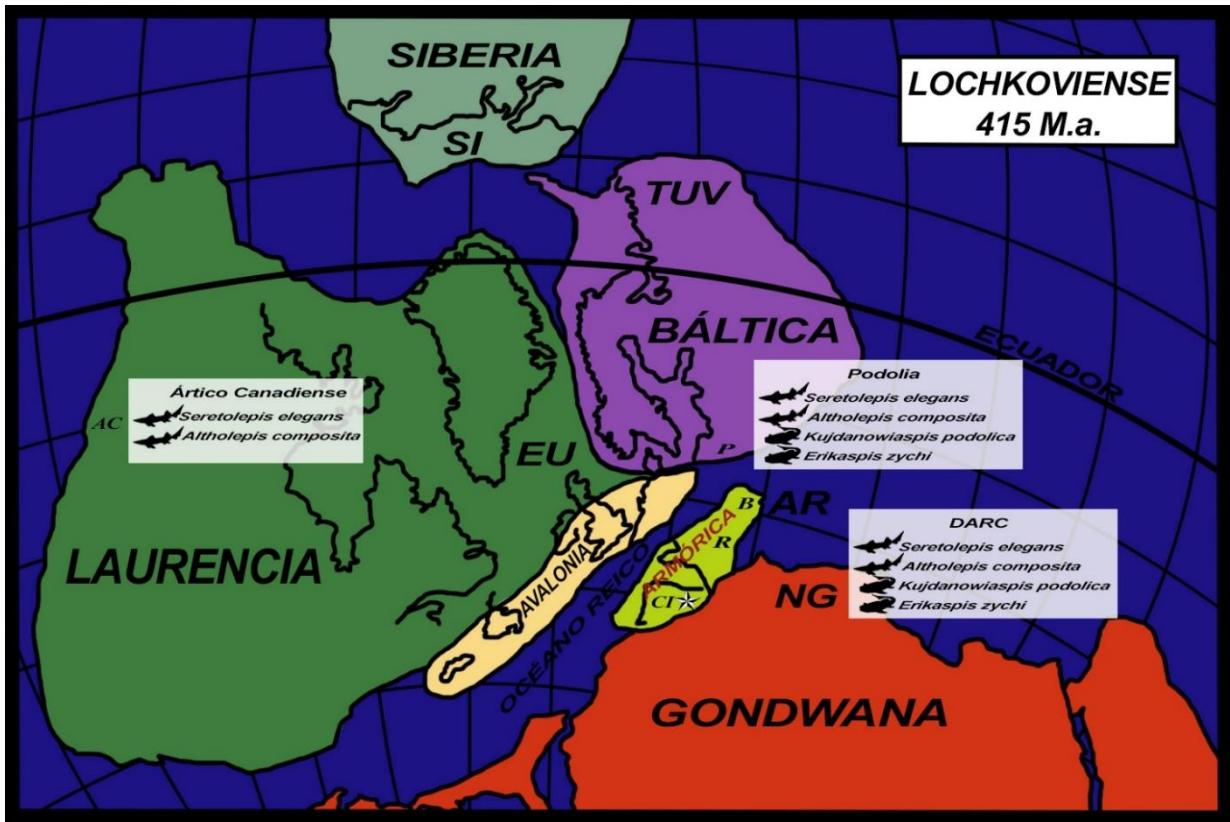


Figura 4. Reconstrucción de la disposición de los continentes en el Lochkoviense según McKerrow et al. (2000). CI: Cordillera Ibérica (zona de estudio a la que pertenece la DARC, señalada por una estrella); R: Renania; B: Bohemia; P: Podolia; AC: Ártico Canadiense. Provincias de vertebrados según Long (1993): NG: Norte de Gondwana; AR: Armérica; EU: Euramérica (pertenece el continente de Laurasia, formado por Laurencia, Báltica y Avalonia); TUV: Tuva; SI: Siberia. (Modificado del McKerrow et al. 2000).

6. Resultados.

6.1 Estratigrafía.

La Formación Nogueras fue definida por Carls y Gndl (1968) en la DARC, concretamente en el Corte de las Viñas, junto a Santa Cruz de Nogueras (Teruel). Se caracteriza por una alternancia de calizas impuras, frecuentemente lumaquélidas (de los cuales algunos bancos presentan cantos de fosfato) y lutitas, con intercalaciones menos frecuentes de bancos de areniscas. La formación tiene una potencia media de 140m y su origen se interpreta de ambientes someros y muy someros (Carls y Valenzuela-Ríos 1999 y Villas et al. 2018). Fue subdividida originalmente en tres miembros, inferior o d2a, medio o d2b y superior o d2c. Cada miembro fue subdividido en unidades de rango litoestratigráfico indeterminado, llamados submiembros, denominados con letras griegas (Carls y Gndl 1968). Por último, estas unidades fueron divididas en capas, denominadas con números (Carls et al. 1993).

Esta nomenclatura estratigráfica de números y letras se ha utilizado en la literatura a lo largo de las últimas décadas (Carls y Gndl 1968, Carls et al. 1993, Carls y Valenzuela-Ríos 1999, Dojen 2005, Dupret et al. 2011 Cascales-Miñana et al. 2011, Villas et al. 2018), no obstante sigue sin ajustarse en varios aspectos a las normas para la formalización litoestratigráfica de diferentes códigos estratigráficos seguidos internacionalmente, como el Código Estratigráfico

Norteamericano, elaborado por la Comisión Norteamericana de Nomenclatura Estratigráfica (Barragán *et al.* 2010). Especialmente, la definición de los miembros de la Formación Nogueras carece de la propuesta del término geográfico habitual, así como de descripciones precisas de sus límites. Por ello, en este trabajo se realiza una revisión de los tres miembros que conforman la Formación Nogueras, proponiendo para ellos nuevos nombres que incluyan el término geográfico requerido en las normativas internacionales, así como sus estratotipos y límites. En cualquier caso estas propuestas solo pueden considerarse, por el momento, provisionales y no tendrán validez formal hasta que no aparezcan publicadas. Se ha realizado, además, una recopilación bibliográfica de sus principales características litológicas, fosilíferas, geográficas, cronoestratigráficas y bioestratigráficas.

Miembro Las Viñas.

- *Sinonimias*: Miembro Inferior (d2a) (Carls y Gndl 1968 y Carls y Valenzuela-Ríos 1999).
- *Etimología*: en referencia al Cabezo de las Viñas en el término municipal de Santa Cruz de Nogueras.
- *Litológia*: la potencia es de 29,5 metros y consta de una alternancia de calizas y lutitas con algunos bancos de areniscas. La base del Miembro Las Viñas lo conforman calizas arenosas con bioclastos de braquiópodos y briozos y costras ferruginosas. Los estratos suprayacentes del miembro presentan una alternancia de lutitas con niveles de calizas decimétricos aunque algunos niveles de calizas presentan potencia métrica. Hacia techo aparecen calizas con nódulos de fosfato.
- *Límites*:
 - *Límite inferior*: coincide con la base de la Formación Nogueras, sobre el techo de formación infrayacente, la Formación Luesma. Viene dado por un cambio litológico: de los bancos de areniscas azoicas (techo de la Formación Luesma) a los primeros bancos de calizas impuras o arenosas con escasa fauna pero presente de briozos laminares y braquiópodos. El cambio litológico es gradual.
 - *Límite superior*: corresponde al techo del último nivel de caliza con nódulos de fosfato bajo las lutitas con barras arenosas pertenecientes a las primeras capas del Miembro Santo Domingo.
- *Subdivisiones*: se subdivide en dos submiembros, inferior y superior; a su vez el submiembro inferior se divide en seis capas y el submiembro superior en cinco capas (ver anexo 1, columnas 1 y 2).
- *Estratotipo*: sección del Corte de las Viñas, que coincide con el estratotipo propuesto por Carls y Gndl (1968) para toda la Formación Nogueras. Se encuentra a una distancia de 1,6 km al SW de la localidad de Santa Cruz de Nogueras. Sin embargo, el submiembro superior aparece parcialmente cubierto en la parte alta. Por ello se propone un segundo estratotipo complementario para el submiembro superior localizado en el corte de la mina Virgen del Carmen que se encuentra a unos 7 km al NW de Santa Cruz de Nogueras siguiendo el camino que pasa por la sección Corte de las Viñas. Coordenadas geográficas: Corte de las Viñas: 41° 06' 37,3" N; 1° 06' 10,4" W, mina Virgen del Carmen: 41° 07' 59,0" N; 1° 06' 45,8" W.
- *Contenido fósil*: la fauna es típica de facies renana (Carls y Valenzuela-Ríos 1999). Abundan los braquiópodos, principalmente: *Platyorthis*, *Proschizophoria*, *Schizophoria*, *Mclearnitesella*, *Boucotstrophia*, *Iridistrophia*, *Uncinulus*, *Hexarthrys*, *Megantherys*, (género que aparece en el inicio del submiembro superior) (Carls 1999, Carls y Valenzuela-Ríos 1999). Muchos de estos géneros como *Platyorthis* estarán presentes a lo largo de toda la formación, no obstante, se observa que los braquiópodos ortídos son los más numerosos en este miembro.

Otros grupos presentes son los moluscos bivalvos como *Nuculites*, *Palaeoneilo*, *Leiopteria*, *Palaeopecten*, *Modiolosis*, conodontos como *Icriodus*, ostrácodos como *Zygodiphychia* y trilobites como *Acastella* (Carls y Valenzuela-Ríos 1999). Otros grupos también presentes, pero en los que no se ha llegado a profundizar taxonómicamente son los tentaculítidos, los briozoos trepostomados o laminares, frecuentes en los primeros bancos de la formación y los crinoideos, abundantes en las calizas de los últimos estratos del submiembro inferior. En cuanto a los vertebrados, son escasos en este miembro, en el submiembro superior, capas 4 y sobretodo 5 donde empiezan a ser más abundantes (Botella 2005). Los acantodios son el grupo más abundante, siendo el *Nostolepis* el más numeroso, también están presentes *Cheiracanthoides*, *Obruchevacanthus* y *Machaeracanthus* (Botella 2005, Botella *et al.* 2012). Los condriktios son los segundos más abundantes, como los *Leonodus*, *Lunalepis* y *Cladolepis*. Los placodermos son más escasos, no obstante, se han encontrado macrorestos de placas óseas en la capa 5 del submiembro superior, como *Kujdanowiaspis*, *Erikaspis* y *Palaeacanthaspis* (Dupret *et al.* 2011) y también la presencia de agnatos como *Turinia* (Botella *et al.* 2006).

- *Ambientes sedimentarios*: zona de plataforma somera a intermareal (Carls y Valenzuela-Ríos 1999).
- *Distribución geográfica*: Depresión axial del río Cámaras (DARC) y área de Nigüella (Carls y Valenzuela-Ríos 1999). Este miembro y los siguientes de esta formación, han sido correlacionados con la Formación Cercadillo en la sierra del Guadarrama, Provincia de Guadalajara (Carls y Valenzuela-Ríos 1999).
- *Datación y bioestratigrafía*: Lochkoviense Superior (Villas *et al.* 2018). Biozonación de conodontos: biozona *Ancyrodelloides delta* y biozona *Pedavis pesavis* (Carls 1999).

Miembro Santo Domingo.

- *Sinonimias*: Miembro Medio (d2b) (Carls y Gndl 1968 y Carls y Valenzuela-Ríos 1999).
- *Etimología*: en referencia al Barranco de Santo Domingo, donde se propone situar el estratotipo.
- *Litología*: 25 metros de lutitas con intercalaciones de bancos de caliza y arenisca. El primer estrato del submiembro superior corresponde un banco de caliza de color pardo rojizo llamado Banco A (Leitbank) (Carls y Valenzuela-Ríos 1999).
- *Límites*:
 - *Límite inferior*: base de los primeros niveles de lutitas sobre las calizas con cantos de fosfato del Miembro La Viñas.
 - *Límite superior*: techo de las lutitas inmediatamente bajo los primeros niveles de calizas pertenecientes al miembro suprayacente.
- *Subdivisiones*: se divide en dos submiembros, inferior y superior que a su vez están subdivididos en capas, el inferior en tres capas y el superior en dos capas (ver anexo 1, columna 3).
- *Estratotipo*: sección Barranco de Santo Domingo, cercano al Barranco del Regajo. El estratotipo se encuentra al SE de Mezquita de Loscos a 2,4 km siguiendo el camino del Colladico. El estratotipo presenta una falla, que lo divide en dos afloramientos. Coordenadas geográficas: 41° 03' 59,6" N; 1° 04' 53,7" W.
- *Contenido fósil*: los braquíópodos son los más abundantes, los géneros que aparecen son similares a los que aparecen en el miembro anterior, dominando los órtidos como *Platyorthis*. Un cambio notable en la fauna de braquíópodos, son las primeras apariciones de espiriféridos como el género *Hysterolites* (Carls y Valenzuela-Ríos 1999 y Dojen 2005). También se encuentran otros géneros como *Vandercammenina* (género particular que tradicionalmente marca el límite Lochkoviense-Pragiense en el Banco A, Carls 1999), *Schizophoria*, y el primer chonetídido en la formación, *Chonetes* (Carls y Valenzuela-Ríos

1999). Los demás grupos siguen siendo muy similares a los que aparecen en el miembro anterior con la particularidad de la presencia en la localidad de Barranco de Santo Domingo de macrorestos de plantas, como *Teruelia* (Cascales-Miñana *et al.* 2011 y Cascales-Miñana y Gerrienne 2017).

- *Ambientes sedimentarios*: generalmente de zona de plataforma somera a intermareal (Carls y Valenzuela-Ríos 1999, Carls 1999). El Banco A se interpreta como un pulso transgresivo con una profundización y los niveles de areniscas como muy someros (Valenzuela-Ríos 1999).
- *Distribución geográfica*: DARC y área de Nigüella (Carls y Valenzuela-Ríos 1999).
- *Datación y bioestratigrafía*: Lochkoviense Superior y Pragiense (Villas *et al.* 2018). Biozonación de conodontos: biozona de *Pedavis pesavis* y biozona de *Eognathodus sulcatus* (Carls 1999).

Miembro Maripló.

- *Sinonimias*: Miembro Superior (d2c) (Carls y Gandl 1968 y Carls y Valenzuela-Ríos 1999).
- *Etimología*: en referencia a la localidad de Maripló en Santa Cruz de Nogueras.
- *Litología*: 74 metros de alternancia de lutitas y calizas con algunas intercalaciones de bancos de margas y areniscas. Los bancos de areniscas laminadas afloran a techo del submiembro inferior, por encima se encuentra la base del submiembro superior con bancos métricos de calizas muy bioclásticas, suprayacentes a éstos, una alternancia de lutitas y calizas con bancos margosos.
- *Límites*:
 - *Límite inferior*: base del primer banco de caliza inmediatamente sobre la sucesión de lutitas y bancos de areniscas del Miembro Santo Domingo.
 - *Límite superior*: techo de los últimos bancos de calizas que inmediatamente vienen seguidas por lutitas pertenecientes a la Formación Santa Cruz.
- *Subdivisiones*: se divide en dos submiembros, inferior y superior, subdivididos a su vez en capas, el inferior en seis capas y el superior en ocho capas (ver anexo 1 columna 4).
- *Estratotipo*: sección Maripló. Se encuentra a 1,2 km al NW de Santa Cruz de Nogueras. Coordenadas geográficas: 41° 07' 21,7" N; 1° 05' 47,5" W.
- *Contenido fósil*: los braquiópodos siguen siendo similares a los de los miembros inferiores y siguen siendo el grupo fósil más abundante. Los primeros bancos de caliza del submiembro inferior, tienen faunas pobres en braquiópodos, dominando *Platyorthis* (Carls 1999); también están presentes tentaculítidos y crinoideos. Esta tendencia cambia en el submiembro superior, donde el contenido fósil y la diversidad aumentan. Hay un cambio notable en la fauna de braquiópodos siendo los espiriféridos ahora los más abundantes, incluso los primeros bancos de calizas albergan faunas casi monoespecíficas. Los géneros más frecuentes de espiriféridos son *Hyterolites*, *Vandercammenina*, *Torospirifer* y *Howellella*, otros braquiópodos que están presentes son *Tectogonothoechia*, *Trigonirhynchia*, *Lebanzuella*, *Platyorthis*, *Shcizophoria*, *Isorthis*, *Castrillonia*, *Davoustia*, *Ctenochonetes*, *Beethovenia*, *Leptaenopyxis*, *Iridistrophia*, *Togatrypa*, *Neopaulinella*, *Monsenella* y *Megantherys* (Carls 1999, Carls y Valenzuela-Ríos 1999, Villas *et al.* 2018). También se encuentran otros grupos, como briozos, bivalvos, ortocerátidos, trilobites y ostrácodos. Los corales empiezan a ser más frecuentes, como los rugosos, masivos y tabulados ramificados (Villas *et al.* 2018).
- *Ambientes sedimentarios*: plataforma carbonatada somera. En el submiembro inferior se observan bancos de areniscas y una baja diversidad faunística, lo que sugiere un ambiente muy somero (Carls y Gandl 1968 y Carls y Valenzuela-Ríos 1999). El submiembro superior pertenece a un régimen de plataforma somera, dominado por braquiópodos adaptados a aguas claras (Carls 1999, Villas *et al.* 2018).

- *Distribución geográfica*: DARC y área de Nigüella (Carls y Valenzuela-Ríos 1999).
- *Datación y bioestratigrafía*: Pragiense (Villas *et al.* 2018). Biozonación de conodontos: biozona de *Eognathodus sulcatus*, biozona de *Eognathodus kindlei*, biozona *Polygnathus pireneae* (Carls 1999).

6.2 Sistemática paleontológica.

La mayor parte del material obtenido son escamas de diferentes grupos de peces, aunque también se han encontrado un diente y fragmentos de placas óseas. La descripción se ha realizado siguiendo la terminología de las escamas de vertebrados paleozoicos según Karatajute-Talimaa (1998). Las escamas poseen tres partes básicas, la base, un estrangulamiento llamado cuello y la corona (que suelen poseer elementos ornamentales como las costillas o canales) (Karatajute-Talimaa 1998).

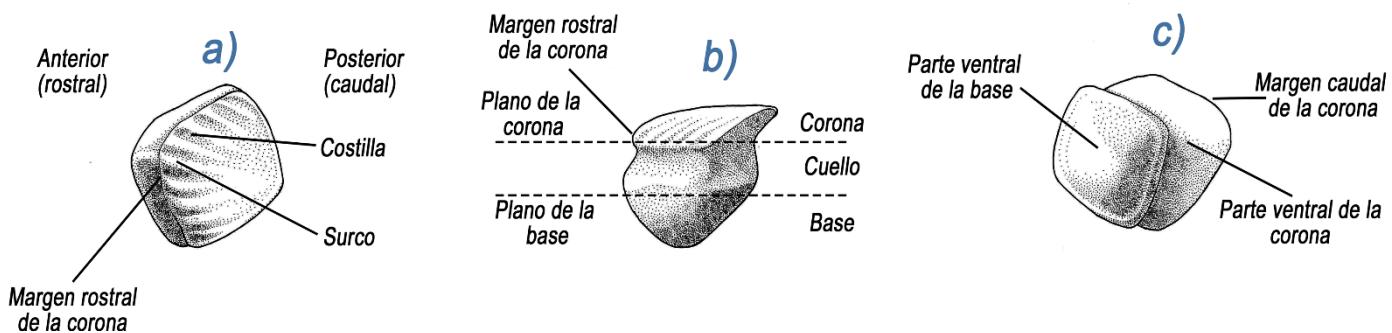


Figura 5. Escamas del acantodio *Cheiracanthoides comptus*. a) vista de la corona (o superior), b) vista lateral y c) vista basal. (Modificado de Botella 2005).

El siglado de los ejemplares (por ejemplo VC β 4-5/1) se ha hecho indicando la sección en la que ha sido tomada la muestra (VC), el submiembro (β), la capa (4) y el número de estrato muestreado (-5) del que se han recuperado. A cada uno de los ejemplares figurados extraídos de esa muestra se les ha asignado un número, separado por una barra (/) de las siglas correspondientes a la sección, capa y número de estrato. Todos los ejemplares que aparecen en el apartado de sistemática, han sido recogidos en el Miembro Las Viñas.

Superclase Gnatostomata Cope, 1889

Clase Acanthodii Owen, 1846

Orden Climatiiformes Berg, 1940

Familia Climatiidae Berg, 1940

Género *Cheiracanthoides* Wells, 1944

Cheiracanthoides comptus Wells, 1944

Lámina 1, figuras A-L.

Sinonimias.

1944 *Helolepis venustuloides* Wells, p.125, lám. 2, figs. 37-38.

1944 *Cheiracanthoides comis* Wells, p. 122, lám. 2 figs. 26-27.

1944 *Cheiracanthoides comptus* Wells, p. 121, lám. 2, figs. 17-20, 22-25.

1973 *Cheiracanthoides comptus* Wells; Gross, p. 24, lám. 6, figs 12-15.

Material.

18 escamas de la localidad mina Virgen del Carmen. Capas 4 y 5 del submiembro superior del Miembro Las Viñas, muestras VC β 4-5, VC β 5-1 y VC β 5-4. Incluidos los ejemplares figurados: VC β 4-5/1, VC β 5-1/1-3 y VC β 5-4/1.

Descripción.

Escamas de tamaño medio-grande, de 600 μ m a 1 mm. Corona de contorno subrómbico a triangular, ápice caudal relativamente anguloso. Margen rostral de contorno redondeado. Habitualmente la anchura de la corona es similar a la anchura de la base. Número de costillas variable, de 7 a 10 que recorren parte del cuello y llegan hasta el primer tercio anterior de la corona, normalmente sin converger siendo paralelas. El cuello es corto, pero de anchura notable. La base es de contorno rómbico y redondeado, es moderadamente convexa.

Discusión.

Los caracteres diagnósticos que se han utilizado han sido la disposición de las costillas y su ausencia de convergencia en las que finalizan en el primer tercio anterior de la corona. Su base, siendo convexa (con cierto abombamiento pero sin ser demasiado grande), tanto el contorno de la corona, también han sido caracteres diagnósticos.

La especie ha tenido varias reasignaciones a lo largo de las décadas, siendo fruto de la similitud entre las especies del mismo género (Wells 1944, Valiukevičius 1998, Botella 2005). Se conoce únicamente a partir de las escamas (Denison 1979). Las escamas encontradas tanto en la DARC, como en Nigüella, son prácticamente idénticas (Botella 2005).

Distribución estratigráfica.

En la Formación Nogueras se ha encontrado en la parte alta del Miembro Las Viñas a partir de las capas 4 del submiembro superior, no obstante este taxón llega hasta el Miembro Maripló (Botella 2005). Globalmente este taxón se conoce desde el Lochkoviense al Givetiene (Denison 1979).

Distribución geográfica.

DARC, Nigüella, Estonia, Ártico Canadiense, EEUU, Bélgica (Botella 2005, Denison 1979, Fosiilid.info 2019a, Valiukevičius 1998).

Género *Nostolepis* Pander, 1856

***Nostolepis maderi* Botella, 2005**

Lámina 2, figuras A-F.

Sinonimias.

1986 *Nostolepis gracilis* Mader, p. 24, lám. 1, figs. 9-11.

1993 *Nostolepis gracilis gracilis* n. ssp.; Wang, p. 130, lám. 12, figs. 10-11.

2005 *Nostolepis maderi* n. sp. Botella, pp. 114 y 116, lám. 8 figs. 4-12 y lám. 9, figs. 1-12.

Material.

35 escamas, provenientes de la localidad mina Virgen del Carmen, capa 5 del submiembro superior del Miembro Las Viñas, muestra VC β 5-1. Incluidos los ejemplares figurados VC β 5-1/4-5.

Descripción.

Escamas de tamaño variable entre los 500 μm y 1,8 mm, frecuentemente miden en torno a 1 mm. El tamaño de la corona siempre es mayor que la base, tanto a lo ancho como a lo largo. La corona es plana y delgada frecuentemente, paralela al plano de la corona aunque puede ser subparalelo o inclinado. Tiene contorno redondeado sobretodo en el margen rostral. El número de costillas es variable, de 5 a 9 (aunque pueden ser más). Recorren el tercio anterior de la corona, paralelas entre sí y no suelen aparecer por el cuello, sino por la corona. El cuello es amplio, tanto en el margen rostral como caudal, mayor en el caudal (anexo 2, lámina 2, figura E). La base es pequeña, de contorno rómbico y relieve convexo.

Discusión.

Los caracteres en los que se basan esta determinación son el contorno de la corona y su delgadez, las costillas, la base reducida y el amplio cuello. Botella (2005) al comparar su nueva especie con *Nostolepis gracilis*, mencionó similitudes morfológicas e histológicas, pero también las diferencias esenciales, como el tamaño, mayor en *N. maderi*, la robustez de las escamas, la longitud de las costillas, que en *N. gracilis* atraviesan la mayoría de la corona y así como las escamas de *N. maderi* presentan mayor inclinación del plano de la corona (ver anexo 2, lám. 2, figs. E-F) (Botella 2005).

Distribución estratigráfica.

A lo largo de toda la Formación Nogueras, de edad Lochkoviense y Pragiense. (Botella 2005).

Distribución geográfica.

Aparece únicamente en esta formación en las zonas de la DARC y Nigüella (Botella 2005).

***Nostolepis striata* Pander, 1856**

Lámina 2, figuras G-L, lámina 3, figuras A-L, lámina 4, figuras A-C

Sinonimias.

1856 *Nostolepis striatus* Pander p. 68, lámina 28, fig. 7.

1947 *Nostolepis striata* Pander; Gross, lámina 7, figs. 5-15.

Material.

91 escamas provenientes de la sección mina Virgen del Carmen, capa 5 del submiembro superior del Miembro Las Viñas, muestras VC β 5-1, VC β 5-3a, VC β 5-4 y VC β 5-5a. Ejemplares figurados VC β 5-1/6-9; VC β 5-4/2-4 y VC β 5-5a/1-2

Descripción.

Escamas de morfológias variables, distinguiéndose tres tipos de morfológias según su posición anatómica (Botella 2005). En este trabajo se han identificado las escamas correspondientes a las de tipo torácico. Dentro de las escamas torácicas, también se clasificaron dos tipos de morfológias (Botella 2005), las cuales se han identificado en este trabajo.

El primer tipo (ejemplares figurados VC β 5-1/6-7, VC β 5-4/2 y VC β 5-5a/1) son escamas de tamaño medio-grande entre 500 μm y 1 mm. El contorno de la corona es subrómbico a triangular, más larga que ancha. La relación con el plano de la corona es de paralelo a subparalelo. El número de costillas es variable, habitualmente entre 4 y 6. Las costillas laterales convergen hacia el ápice

caudal, mientras que las centrales, paralelas entre sí, solo recorren el tercio anterior de la corona. El cuello es reducido pero apreciable. La base es rómbica, convexa y de un tamaño moderado, a veces sobresale en la parte rostral de la corona.

El segundo tipo (ejemplares figurados VC β 5-1/8-9 y VC β 5-5a/2) son escamas de tamaño medio-grande entre 600 μ m y más de 1 mm. El contorno de la corona es muy similar a la del primer tipo. La diferencia se halla en la inclinación de la corona con respecto al plano de la corona, superando a veces los 70°. Las costillas son similares a las del primer tipo, las laterales suelen converger y las centrales no. El cuello es reducido. La base es más grande que la de las del primer tipo y habitualmente sobresale por la región rostral.

Discusión.

Las escamas de *Nostolepis striata* han sido objeto de discusión y algunas identificaciones han sido cuestionadas (Botella 2005, Vergoosen 2002). Las escamas encontradas en este trabajo que se han atribuido a *N. striata* comparten gran similitud con el material extraído por Botella (2005, p. 112, lám. 7, figs. 5-12), Valiukevičius (1998, lám. 1, figs. 1-4) y Vergoosen (2002, p. 91, lám. 3, figs. 26-37).

Se ha utilizado la terminología de Botella (2005) y los mismos caracteres diagnósticos considerados por este autor: la inclinación de la corona y su morfología, el tamaño relativo de la base con respecto a la corona y la morfología de las costillas.

Se ha encontrado un número apreciable de escamas de un tamaño mucho menor de lo habitual en *N. striata*, entre 200 μ m y 300 μ m (ver ejemplares VC β 5-4/3-4) que corresponderían a individuos juveniles. Se diferencian de las escamas adultas por la longitud de la corona, siendo las coronas juveniles ligeramente menos alargadas, casi tan anchas como largas. No obstante, siguen presentando las características diagnósticas ya mencionadas propias de *N. striata*.

Distribución estratigráfica.

A lo largo de la Formación Nogueras. Globalmente, *N. striata* se encuentra desde el Ludlow (Silúrico Superior) hasta el Emsiense (Denison 1979, Botella 2005, Valenzuela-Ríos y Botella 2002).

Distribución geográfica.

Zonas de la DARC y Nigüella, Estonia, Lituania, Bielorrusia, Suecia, Alemania, China, Rusia e islas Svalbard. (Denison 1979, Botella 2005, Valiukevičius 1998 y Vergoosen 2002, Fossilid.info 2019b).

Clase Chondrichthyes Huxley, 1880

Subclase Elasmobranchii Bonaparte, 1838

Orden Cladoselachida Dean, 1909

Familia Cladoselachidae Dean, 1894

Género *Cladolepis* Wells, 1944

Especie tipo *Cladolepis gunnelli* Wells, 1944

***Cladolepis* sp.**

Lámina 4, figuras D-F

Material.

Tres escamas que provienen de la sección mina Virgen del Carmen, capa 5 del submiembro superior del Miembro Las Viñas, muestra VC β 5-1. Ejemplar figurado VC β 5-1/10.

Descripción.

Escamas de tamaño grande (800 μm aproximadamente). La corona tiene contorno en forma de pétalo de rosa y tiende a ser tan ancha como larga. La corona está ornamentada por dentículos y costillas. Presentan al menos tres dentículos que se yuxtaponen en la zona rostral. Las costillas suelen atravesar la mayor parte de la corona. El cuello es casi inexistente, los dentículos nacen en el borde de la base. Dicha base es muy reducida y pequeña en comparación con la corona. Tiene forma romboédrica y muy redondeada.

Discusión.

Las tres escamas se han asignado al género *Cladolepis* por su morfología característica y la ornamentación por dentículos y costillas. El material estudiado no es suficiente para llegar a una clasificación específica.

Distribución estratigráfica.

Cladolepis sp. se ha encontrado en el submiembro superior del Miembro las Viñas. Globalmente, el género aparece desde el Lochkoviense hasta el Emsiense (Wells 1944).

Distribución geográfica.

Cladolepis sp. se ha extraído en la mina Virgen del Carmen, en zona de la DARC.

Familia *incertae sedis*

Género *Lunalepis* Mader, 1986

***Lunalepis leonensis* Mader, 1986**

Lámina 4, figuras G-L, lámina 5, figuras A-D.

Sinonimias.

1986 *Lunalepis leonensis* n. sp. ; Mader p. 30, lám. 4, figs. 6-11.

1993 *Lunalepis leonensis* Mader; Wang, lám. 9, figs. 1-2.

1993 *Lunalepis* cf. *leonensis* Mader; Wang, lám. 9, figs 3-6.

2000 *Lunalepis leonensis* Mader; Botella y Valenzuela-Ríos, tabla 1.

Material.

25 escamas de la sección mina Virgen del Carmen, capa 5 del submiembro superior del Miembro Las Viñas, muestras VC β 5-1, VC β 5-4 y VC β 5-5a. Ejemplares figurados VC β 5-1/11-13.

Descripción.

Escamas de tamaño medio, entre 400 μm y 600 μm . Corona plana, de contorno rectangular, más largo que ancho. Las costillas, suelen ser sinuosas o paralelas y recorren la mayor parte de la corona. La corona presenta un canal o surco central que también recorre la mayor parte de la corona. El cuello está totalmente ausente. La base, de tamaño más pequeño que la corona, tiene contorno rectangular redondeado y es ligeramente convexa.

Discusión.

Las escamas extraídas corresponden a *Lunalepis leonensis* debido al contorno característico rectangular, la ausencia de cuello, el surco central y la morfología de las costillas.

Distribución estratigráfica.

Este taxón aparece en la mayor parte de la Formación Nogueras, de edad desde el Lochkoviense al Pragiense (Botella y Valenzuela-Ríos 2000, Botella 2005).

Distribución geográfica.

Zonas de la DARC y Nigüella (Botella 2005).

Orden Xenacanthiformes? Berg, 1940.

Familia incertae sedis.

Leonodus carlsi Mader, 1986

Lámina 5, figuras E-I.

Sinonimias.

1993 *Leonodus* sp. Wang, p. 107, lámina 8, figs. 5-7.

2003 *Leonodus carlsi* Mader; Soler-Gijón y Hampe, p. 45.

Material.

Dos escamas cefálicas y un diente. Provienen de la sección mina Virgen del Carmen, capa 5 del submiembro superior del Miembro Las Viñas, muestras VCβ5-1. Ejemplares figurados VCβ5-1/14-15

Descripción.

Las dos escamas recuperadas son de pequeño tamaño, siempre inferior a las 500 µm. La corona está muy inclinada y tiene forma cónica o de llama. Presenta costillas de trazado sinuoso que recorren la mayor parte de la corona. El cuello es muy reducido, poco apreciable. La base es de pequeño tamaño y de contorno circular.

El diente, corresponde al tipo diplodonto (con dos cúspides). De un tamaño de 600 µm, tiene una base alargada de contorno rectangular y un arco poco prominente.

Discusión.

Botella (2005) describió dos tipos de escamas de *Leonodus carlsi* en función de su posición anatómica y su morfología. Se diferenciaron dos tipos, torácicas y cefálicas; las obtenidas en este trabajo corresponden a las cefálicas. Se caracterizan por su pequeño tamaño y su forma cónica, mientras que las torácicas son de un tamaño mucho mayor y con una corona redondeada y plana.

El diente encontrado presenta una morfología típica de este taxón siendo la diplodoncia el carácter diagnóstico. Botella (2005) clasificó los dientes en función de su posición anatómica en la mandíbula del animal. El diente encontrado en este trabajo presenta un tamaño y morfología de las cúspides atribuible a la posición lateral (ver Botella 2005: p. 201 lámina 4.1).

Distribución estratigráfica.

Parte alta del Miembro Las Viñas hasta el techo de la Formación Nogueras. Edad Lochkoviense y Pragiense (Botella 2005).

Distribución geográfica.

Áreas de Nigüella y la DARC (Botella 2005).

Clase Placodermi McCoy, 1848

Orden Rhenanida Broili, 1930

Familia Asterosteidae Woodward, 1891

Género *Ohioaspis* Wells, 1944

Ohioaspis tumulosa Wells, 1944

Lámina 5, figuras J y K, lámina 6, figuras A-E.

Sinonimias.

1944 *Ohioaspis tumulosus* n. sp. Wells, p. 114, lám. 2, figs. 1-10, lám. 5, figs. 5-8.

1983 *Ohioaspis tumulosa* Vieth-Schreiner, p. 149, lám. 4, figs. 40-42.

2005 *Ohioaspis tumulosa* Botella, 82, láms. 15, figs. 6-11, lám. 16, figs. 1-8.

Material.

10 fragmentos de placas óseas provenientes de la sección mina Virgen del Carmen, capa 5 del submiembro superior del Miembro Las Viñas, muestras VC β 5-1 y VC β 5-5a. Ejemplares figurados VC β 5-1/19-23.

Descripción.

Fragmentos de placas óseas de tamaño variable, entre 1 y 5 mm. Se puede diferenciar dos capas de tejidos (ver anexo 2, lámina 6, figura E), la superior de textura esponjosa, ornamentada con tubérculos, situados en la parte exterior y la parte inferior de textura más compacta y maciza sin ornamentación aparente. Los tubérculos son de tamaño medio y tienen una forma estrellada y se presentan ordenados linealmente, aunque los tubérculos pueden presentarse de forma aleatoria o imbricados (ver lámina 6, figura C).

Discusión.

Las placas óseas encontradas presentan características diagnósticas asignables al grupo de los rhenánidos, en especial la ornamentación por tubérculos (Denison 1978). Las características histológicas de las placas y la disposición de los tubérculos de este material son muy similares a las descritas por Botella (2005, lámina 16). Sin embargo, algunas de las placas de este trabajo presentan mejor alineación de los tubérculos que las descritas por Botella (2005), por lo que podrían tener otra procedencia anatómica.

Distribución estratigráfica.

Aparece en la mayor parte de la Formación Nogueras. Globalmente, este taxón aparece desde el Lochkoviense hasta el Givetiente (Denison 1978)

Distribución geográfica.

En la Cordillera Ibérica aparecen tanto en la DARC como en Nigüella. También se encuentra en Bélgica, EEUU, Canadá e islas Svalbard (Botella 2005).

Orden Arthrodira MacCoy, 1848

Suborden Actinolepidoidei Miles, 1973

Familia Kujdanowiaspididae Berg, 1955

Género *Erikaspis* Dupret, Stensiö, 1945

Especie tipo *Erikaspis zychi* Stensiö, 1945

Erikaspis sp.

Lámina 7, figuras A-B

Material.

Una placa ósea proveniente de la sección de Los Poyales, capa 5 del submiembro superior del Miembro Las Viñas. Ejemplar POYβ5/1.

Descripción.

Placa ósea de 3 cm de ancho, 2,5 cm de largo y 2 mm de alta. Contorno subpoligonal y vértices redondeados. Tubérculos de tamaño medio-grande, forma semiesférica, que presentan un cierto ordenamiento concéntrico y los tubérculos de mayor tamaño se localizan en la zona marginal de la placa.

Discusión.

Esta placa se asigna al género *Erikaspis*. Los rasgos diagnósticos para este género, placas aproximadamente tan anchas como largas, típicas de los actinolépidos (Dupret *et al.* 2011) y en cuanto a la ornamentación, los tubérculos son grandes y redondeados y generalmente de baja densidad (Dupret *et al.* 2007).

La placa ha perdido su relieve original debido a un aplastamiento por fosildiagénesis. También presenta una fracturación en la zona central posterior de la placa (ver lámina 7) y uno de los lados de la placa está fracturada. Debido al mal estado de conservación y la dificultad de clasificación de placas aisladas de placodermos, no ha sido posible realizar una identificación específica. Se diferencia claramente del género *Kujdanowiaspis*, más abundante en los mismos estratos de esta formación, debido al tamaño de los tubérculos, que son más grandes en *Erikaspis* (ver Dupret *et al.* 2011).

Debido al ordenamiento concéntrico de los tubérculos y contorno redondeado de la placa, por lo que se podría atribuirse a una placa de tipo post medio dorsal.

Distribución estratigráfica.

La placa encontrada de *Erikaspis* se halla únicamente en los Poyales, en la zona de la DARC, en la Formación Nogueras, Miembro Las Viñas, submiembro superior, capa 5. De edad Lochkoviense.

Distribución geográfica.

Zona de la DARC.

6.3 Aproximación paleoecológica con vertebrados.

A continuación, se realiza una recopilación bibliográfica sobre la paleoecología de vertebrados mencionada de la Formación Nogueras. Después se presentan los datos obtenidos tras el conteo de escamas en la capa seleccionada.

Se destaca las relaciones de depredación del condrichtio *Leonodus carlsi*. Se realizó un estudio de malformaciones en los dientes de este taxón (Botella 2005), en las que se relaciona con la depredación sobre acantodios, provocadas por las espinas defensivas de dichos acantodios. Se recolectaron un determinado número de espinas juveniles del acantodio *Machaeracanthus goujeti*, sugiriendo la presencia de zonas someras y protegidas propensas para el desarrollo de estos ejemplares juveniles (Botella *et al.* 2012). La presencia de placodermos como *Kujdanowiaspis podolica* y *Erikaspis zychi* sugieren un modo de vida demersal (nectónico ligado al fondo marino) restringido a plataformas marinas someras y marginales (Dupret *et al.* 2011). Por último, se registró la presencia de agnatos como *Turinia pagei*, sugiriendo un modo de vida ligado a ambientes de plataforma muy somera (Botella *et al.* 2006).

A continuación se presentan dos gráficos del conteo de escamas que se ha realizado en la muestra VC β 5-1 (para ver el número de escamas contadas de cada taxón, ir a Anexo 2, tabla 2). Se considera que la población de vertebrados muestra un grado alto de autoctonía debido a la baja clasificación por tamaños (alto rango de tamaños de escamas y presencia de placas óseas del orden milimétrico, entre 1 y 5 mm). El estrato en el que se ha realizado el muestreo, se caracteriza por la baja energía y un escaso transporte sedimentario, definiéndose como facies submareales probablemente protegidas (Pérez-Pueyo *et al.* 2018), sugiriendo también la autoctonía de la población de vertebrados obtenida.

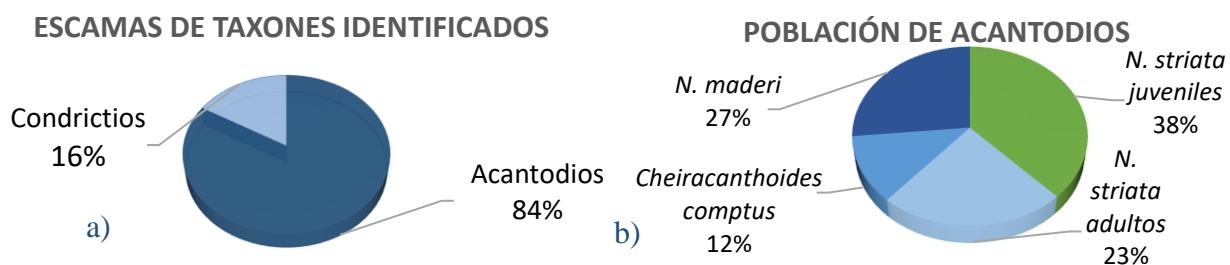


Figura 6. Gráficos de porcentajes relativos de las escamas contadas en la muestra VC β 5-1. El gráfico a) muestra el porcentaje de los dos principales grupos; el b) sobre la abundancia de los taxones identificados dentro de la población de acantodios, se compara la presencia de ejemplares juveniles frente a los demás taxones adultos.

Como se puede observar, las escamas más abundantes, son la de los acantodios, frente a los condrichtios. La interpretación y la discusión de estos gráficos se expondrán en el siguiente apartado.

7. Discusión de los resultados paleoecológicos.

En primer lugar, se puede observar en la figura 6 (gráfico b), muestra una notable población de *N. striata* juvenil. Según el análisis sedimentario de esta capa corresponde a facies proximales que podrían estar protegidas por bajíos (Pérez-Pueyo *et al.* 2018) medios en los que serían ideales para el desarrollo de individuos juveniles (Botella *et al.* 2012).

Como se puede observar en la figura 6 (gráfico a), los acantodios son los vertebrados más abundantes frente a los condrichtios. Los acantodios eran vertebrados adaptados a medios tanto próximos a la costa como pelágicos e incluso en aguas dulces (Denison 1979), por lo que indicaría, en este caso, que la muestra se depositó en un medio proximal y poco profundo. Por otro lado los condrichtios son un grupo de vertebrados que habitan tanto en medios próximos a la costa como pelágicos, preferentemente los pelágicos, teniendo una ecología similar los condrichtios paleozoicos a los actuales (Zangerl 1981). También se menciona la presencia de placodermos (ver

sistemática, *O. tumulosa*), aunque no se haya introducido en el conteo (debido a la diferencia de elemento anatómico), su presencia aporta información, en este caso, los placodermos con preferencia por medios poco profundos y de plataforma (Denison 1978) y en especial los rhenánidos por un modo de vida ligado al fondo (Moy-Thomas y Miles 1971).

Se interpreta como un ambiente de aguas poco profundas y protegidas situadas en una plataforma continental somera y en la zona nerítica. Estuvieron habitadas sobre todo por acantodios y menos abundantes, condrichtios y placodermos. No obstante, hay que tener en cuenta factores ecológicos y geográficos en las poblaciones. Los acantodios fueron un grupo relativamente abundante en el Devónico Inferior debido a que no tenían gran competencia ecológica (Moy-Thomas y Miles 1971). Por otro lado, en las provincias de Armórica y Norte de Gondwana eran frecuentes los placodermos y acantodios, siendo escasos los agnatos y los sarcopterigios, mayormente frecuentes en otras provincias (Long 19939). Los resultados obtenidos concuerdan con las observaciones citadas.

8. Conclusions.

Four type sections has been proposed for the three members of the Nogueras Fm. (two type sections for the first member). The traditional division of the submembers (defined as lower and upper submembers) and the layers have been maintained. The stratigraphic features of the three members hasve been summarised, generally limestone and shale lithology of shallow marine environments and a predominant brachiopod fauna.

The first member, denominated Las Viñas Member, is characterised by limestones with shales and sandstones and marls layers intercalated. Its base has been localised at the Nogueras Fm. base boundary with Luesma Fm. (this boundary was imprecise). The main sampling has been emphasised on the last limestone layers with phosphate nodules. This member has an abundant fossil fauna, mainly shallow water brachiopods.

The second member, denominated Santo Domingo Member, characterised by a high shales and sandstones composition. The Leitbank A (Lochkovian/Pragian boundary) has been identified.

The uppermost one, denominated Maripló Member, is the thickest member with alternation of limestones and shales. A change in the brachiopod abundance has been recognised, turning the initial orthide majority into spiriferide majority.

A vertebrate taxa list with temporal range and the presence in the members has been performed. 26 vertebrate taxa has been listed (see annex 2, table 1).

A sampling has been realised, mostly at the last beds of the Las Viñas Member in Virgen del Carmen mine. The sampling has been emphasised on limestones with phosphate nodules due to chemical composition of scales and bony plates.

A systematic classification has been carried out, describing different anatomical elements: mainly scales and also, bony plates and a tooth. There have been recognised three acanthodians taxa, three chondrichthyans taxa and two placoderms taxa.

A quick taphonomic analysis has been made in the sampled layer VCβ5-1, showing an autochthonous fauna which thrived in a low energy and protected environment. The counting of scales of the sampled layer, reveals an acanthodian abundance, with notable juvenile population evincing a shallow marine and protected environments.

9. Agradecimientos.

Primero debo de agradecer al Dr. Héctor Botella, por la ayuda prestada en la comprensión sobre los temas relacionados con los vertebrados de la Formación Nogueras así como la facilitación de bibliografía. También he de agradecer a los Dres. José Ignacio Valenzuela-Ríos, Carlos Martínez-Pérez y Vincent Dupret por la ayuda prestada en la comprensión sobre temas de vertebrados y conodontos, así como la facilitación de bibliografía. Después he de agradecer al Prof. Antonio López por la ayuda prestada para la comprensión en temas de la tectónica de la DARC, la presentación y explicación de la mina Virgen del Carmen y prestación logística para una de las jornadas de campo. Por último, no menos importante, agradecer al paleoartista Rafael Doñate, por la realización de la reconstrucción paleoambiental de los mares del Lochkoviense Superior de Teruel.

10. Bibliografía.

- Anderson, P. S. L., Friedman, M., Brazeau, M. D. y Rayfield, E. J. (2011): Initial radiation of jaws demonstrated stability despite faunal and environmental change. *Nature*, 476: 206–209.
- Barragán, R., Campos-Madrigal, E., Ferrusquía-Villafranca, I., López-Palomino, I., y Tolson, G., traductores (2010): *Código estratigráfico norteamericano*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 117, Ciudad de México, 48 p.
- Benedetto, J. L. (2018): Capítulo 5, los Sistemas Silúrico y Devónico. En: *El Continente de Gondwana a través del tiempo, una introducción a la Geología Histórica* (3^a Edición), (J. L. Benedetto, ed.). Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina, 207-257.
- Benton, M. J. (2005): *Vertebrate Palaeontology* (3rd edition). Blackwell Science Ltd, Padstow 472 p.
- Blieck, A. (2011): The André Dumont medallist lecture: From adaptive radiations to biotic crises in Palaeozoic vertebrates: a geobiological approach. *Geologica Belgica*, 14, (3-4): 203-227.
- Botella, H. (2005): *Microictiolitos del Devónico Inferior de Nigiella (Cordillera Ibérica); consideraciones paleobiológicas e hidrodinámicas de condrictios y agnatos primitivos*. Tesis Doctoral, Universidad de València, 270 p.
- Botella, H. (2018): Los vertebrados basales del Devónico de Aragón. En: *Memorias de las XIII Jornadas Aragonesas de Paleontología. «Fósiles: nuevos hallazgos paleontológicos en Aragón». Homenaje al Profesor José Luis Sanz* (S. Zamora, ed.). En: *XIII Jornadas Aragonesas de Paleontología*. Institución «Fernando el Católico», 49-65.
- Botella, H. y Valenzuela-Ríos J.I. (2000): Análisis comparativo de microvertebrados fósiles del límite Lochkoviense/Praguiense (Devónico Inferior) en la Depresión Axial del río Cámaras. *Teruel*, 88: 45-68.
- Botella, H., Valenzuela-Ríos, J.I. y Carls, P. (2006): A new Early Devonian thelodont from Celtiberia (Spain), with a revision of Spanish thelodonts. *Palaeontology*, 49, (1): 141-154.
- Botella, H., Martínez-Pérez, C. y Soler-Gijón, R. (2012): *Machaeracanthus goujeti* n. sp. (Acanthodii) from the Lower Devonian of Spain and Northwest France, with special reference to spine histology. *Geodiversitas*, 34, (4): 761-783.
- Calvín-Ballester, P. y Casas, A. (2013): Folded Variscan thrusts in the Herrera Unit of the Iberian Range (NE Spain). En: *Deformation Structures and Processes within the Continental Crust*

(S. Llana-Fúnez, A. Marcos y F. Bastida, eds.). Geological Society, London, Special Publications, 394p.

Carls, P. (1999): El Devónico de Celtiberia y sus fósiles. En: *Memorias de las VI Jornadas Aragonesas de Paleontología. «25 Años de Paleontología Aragonesa» Homenaje al Profesor Leandro Sequeiros* (J. A. Gómez-Vintaned y E. Liñán, eds.). En: *VI Jornadas Aragonesas de Paleontología*. Institución «Fernando el Católico», 101-164.

Carls, P. y Gndl, J. (1968): The Lower Devonian of the Eastern Iberian Chains (NE Spain) and the distribution of its Spiriferacea, Acastinae and Asteropyginae. *International Symposium on the Devonian System, Calgary, 1967*, Vol. 2: 453-464.

Carls, P. y Valenzuela-Ríos, J.I. (1999): Similitudes y diferencias estratigráficas entre el Pridoliense-Praguiense celtibérico y armoricano. *Revista Española de Paleontología*, 14, (2): 115-128.

Carls, P. y Valenzuela-Ríos, J. I. (2002): Devonian-Carboniferous rocks from the Iberian Cordillera. En: *Palaeozoic conodonts from Northern Spain* (S. García-López y F. Bastida, eds.). Instituto Geológico y Minero de España, serie Cuadernos del Museo Geominero, Madrid. Nº 1: 299 – 314.

Carls, P., Meyn, H. y Vespermann, J. (1993): Lebensraum, Entstehung und Nachfahren von *Howellella (Iberohowellella) hollmanni* n. gn. n. sp. (Spiriferacea; Lochkovium, Unter-Devon). *Senckenbergiana lethaea*, 73: 227-267.

Cascales-Miñana, B. y Gerrienne, P. (2017): *Teruelia diezii* gen. et sp. nov.: an early polysporangiophyte from the Lower Devonian of the Iberian Peninsula. *Palaeontology*, 60, (2): 199-212.

Cascales-Miñana, B., Martínez-Pérez, C. y Botella, H. (2011): Discovery of a Lochkovian flora (Lower Devonian) in the Iberian Peninsula. *Geodiversitas*, 33, (1): 33-41.

Denison, R. H. (1978): Volume 2: Placodermi. En: *Handbook of Paleoichthyology* (H. P. Schultz, ed.). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 128 p.

Denison, R. H. (1979): Volume 5: Acanthodii. En: *Handbook of Paleoichthyology* (H. P. Schultz, ed.). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 62 p.

Dojen, C. (2005): *Early Devonian Ostracods from Celtiberia (NE Spain) – taxonomy, palaeoecology, biostratigraphy, and biogeography*. Tesis Doctoral, Technischen Universität zu Braunschweig, 331 p.

Dupret, V. y Blieck, A. (2009): The Lochkovian-Pragian boundary in Podolia (Lower Devonian, Ukraine) based upon placoderm vertebrates. *Comptes Rendus Geoscience* (Paris), 341: 63–70.

Dupret, V., Goujet, D. y Mark-Kurik, E. (2007): A new genus of placoderm (Arthrodira: 'Actinolepida') from the Lower Devonian of Podolia (Ukraine). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27: 266–284.

Dupret, V., Carls, P., Martínez-Pérez, C. y Botella, H. (2011): First Perigondwanan record of actinolepids (Vertebrata: Placodermi: Arthrodira) from the Lochkovian (Early Devonian) of Spain and its palaeobiogeographic significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 310: 273-282.

Fossiilid.info (a), versión en inglés (en línea). Fossils of Estonia and Baltoscandia, *Cheiranthoides comptus* (fecha de consulta: 4/08/2019). Disponible en: <https://fossiilid.info/9285?mode=in_baltoscandia&lang=en>

Fossiilid.info (b), versión en inglés (en línea). Fossils of Estonia and Baltoscandia, *Nostolepis striata* (fecha de consulta: 4/08/2019). Disponible en: <https://fossiilid.info/3357?mode=in_baltoscandia&lang=en>

Friedman, M. y Sallan, L.C. (2012): Five hundred million years of extinction and recovery: a Phanerozoic survey of large-scale diversity patterns in fishes. *Palaeontology*, 55: 707–742.

Gozalo, R. y Liñan, E. (1988): Los materiales hercínicos de la Cordillera Ibérica en el contexto del Macizo Ibérico. *Estudios Geológicos*, 44: 399-404.

Gross, W. (1947): Die Agnathen und Acanthodier des obersilurischen Beyrichienkalks. *Palaeontographica*, Abteilung A, 96, (4): 99-158.

Gross, W. (1973): Kleinschuppen, Flossenstacheln und Zähne von Fischen aus Europäischen und Nordamerikanischen Bonebeds des Devons. *Palaeontographica*, 142, (A): 51-155.

Gutiérrez-Marco, J. C. (2004): El basamento Prealpino. En: *Geología de España* (J. A. Vera, ed.). SGE-IGME, 470.

Gutiérrez-Marco, J.C., Rábano, I., Sarmiento, G. N. y Robardet, M. (2001): Fósiles del Silúrico español. En: *Memorias de las VII Jornadas Aragonesas de Paleontología «La era paleozoica, el desarrollo de la vida marina». Homenaje al Profesor Jaime Truyols* (J. A. Gámez -Vintaned y E. Liñán, eds.). En: *VII Jornadas Aragonesas de Paleontología*. Institución «Fernando el Católico», 95-123.

Hanke, G. F. y Wilson, M. V. H. (2010): The putative stem-group chondrichthyans *Kathemacanthus* and *Seretolepis* from the Lower Devonian MOTH locality, Mackenzie Mountains, Canada. En: *Morphology, phylogeny and paleobiogeography of fossil fishes* (D. K. Elliott, J. G. Maisey, X. Yu y D. Miao, eds.). Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 159-182.

Janvier, P. (2003): Vertebrate characters and the Cambrian vertebrates. *Comptes Rendus Palevol*, 2: 523-531.

Karatajute-Talimaa, V. N. (1998): Determination methods for the exoskeletal remains of early vertebrates. *Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Geowiss. Reihe*, 1: 21-52.

Klug, C., Kröger, B., Kiessling, W., Mullins, G.L., Servais, T., Fryda, J., Korn, D. y Turner, S. (2010): The Devonian nekton revolution. *Lethaia*, 43: 465–477.

Long, J. A. (1993): *Palaeozoic vertebrate Biostratigraphy and Biogeography*. Belhaven Press, London, 369 p.

Long, J.A. (1995): *The Rise of Fishes: 500 Million Years of Evolution*. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore, 223 p.

Lotze, F. (1929): Stratigraphie und Tektonik des Keltiberischen Grundgebirges (Spanien). *Abhandlungen der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, Mathematisch-Physikalische Klasse*, n. F, 14: 1-320.

Mader, H. (1986): *Schuppen und Zähne von Acanthodien und Elasmobranchien aus dem Unter-Devon Spaniens (Pisces)*. Tesis Doctoral, Göttinger Arbeiten zur Geologie und Paläontologie, 28: 1-59.

Mark-Kurik, E. y Carls, P. (2002): A long-snouted Late Eifelian arthrodire from Aragón, Spain. *Revista Española de Paleontología*, 17, (1): 117-135.

- Martínez-Pérez, C., Dupret, V., Manzanares, E. y Botella, H. (2010): New data on the Lower Devonian chondrichthyan fauna from Celtiberia (Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30, (5): 1622-1627.
- McKerrow, W. S., Mac Niocaill, C., Ahlberg, P. E., Clayton, G., Cleal, C. J. y Eagar, R. M. C. (2000): The late Palaeozoic relations between Gondwana and Laurussia. En: *Orogenic Processes: Quantification and Modelling in the Variscan Belt* (W. Franke, V. Hakk, O. Oncken y D. Tanner eds.). Geological Society, London, Special Publications, 179: 9-20.
- Moy-Thomas, J. A. y Miles, R. S. (1971): *Palaeozoic fishes (2nd Edition, extensively revised by R. S. Miles)*. Chapman and Hall Ltd, London, 259 p.
- Pander, C. H. (1856): *Monographie der fossilen Fische des silurischen Systems der russisch baltischen Gouvernements*. Mém. Acad. Impér. Sci. S. Petersburgo, X, S. Petersburgo, 91p.
- Pérez-Pueyo, M., Bádenas, B. y Villas, E. (2018): Sedimentology and paleontology of the Lower Member of the Nogueras Fm. (Lower Devonian) at Santa Cruz de Nogueras (Teruel, NE Spain). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 31, (1): 89-104.
- Plasencia, P., Valenzuela-Ríos, J.I. y Márquez-Aliaga, A. (1999): Conodontos del Triásico: Aportación a las técnicas de preparación y comunicación científica. *Cidaris*, 15-16: 20-28.
- Schultze, H.-P. (1973): Crossopterygier mit heterozerker Schwanzflosse aus dem Oberdevon Kanadas, nebst einer Beschreibung von Onychodontida-Resten aus dem Mitteldevon Spaniens und aus dem Karbon der USA. *Palaeontographica*, 143, (A): 188-208.
- Soler-Gijón, R. y Hampe, O. (2003): *Leonodus*, a primitive chondrichthyan from the Early Devonian. *Ichthyolith Issues Special Publication*, 7: 45.
- Valiukevičius, J. (1998): Acanthodians and zonal stratigraphy of Lower and Middle Devonian in East Baltic and Byelorussia. *Palaeontographica*, 248, (A): 1-53.
- Vergoossen, J.M.J. (2002): Late Silurian fish microfossils from Klinta and Rinnnebäcks Bro (Scnaia, South Sweden), with remarks on the morphology of *Nostolepis striata* trunk scales. *Scripta Geologica*, 123: 71-92.
- Vieth-Schreider, J. (1983): Fish-Schuppen und Zähne aus der Eifeler Kalkmulden-zone (Emsium, Eifelium). *Senckenbergiana lethaea*, 64, (2/4): 129-177.
- Villas, E., Colmenar, J., García-Alcalde, J., Carls, P., Herrera, Z., Zamora, S. y Valenzuela-Ríos, J.I. (2018): Ordovician to Early Devonian Brachiopods from the Eastern Iberian Chain. En: *Paleozoic and Mesozoic Brachiopods of East Spain* (F. García Joral, E. Villas y J. F. Baeza-Carratalá, eds.). En: *8th International Brachiopod Congress*, Field Guide Book for The E1 Field Trip, 17-48.
- Wang, R. (1993): *Taxonomie, Palökologie und Biostratigraphie der Mikroichthyolithen aus dem Unterdevon Keltiberiens, Spanien*. Tesis Doctoral, Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 161: 1-205.
- Wells, J. (1944): Fish remains from the Middle Devonian bone beds of the Cincinnati Arch region. *Palaeontographica Americana*, 3: 1-62.
- Young, G. C. (1987). Devonian palaeontological data and the Armorica Problem. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 60: 283-304.
- Zangerl, R. (1981): Volume 3A: Chondrichthyes I, Paleozoic Elasmobranchii. En: *Handbook of Paleoichthyology* (H. P. Schultze, ed.). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-New York, 115 p.