

*Estudio de un resto de Bradiodonto
(clase Chondrichthyes)
del Viseense de Los Santos de Maimona
(Badajoz, SO de España)*

*Study of a Bradyodont remain (class Chondrichthyes)
from the Visean of Los Santos de Maimona
(Badajoz, SW Spain)*

Rodrigo SOLER-GIJON * y Sergio RODRIGUEZ *

RESUMEN

Se estudia por primera vez un Condricio del Carbonífero inferior (Viseense) de España. El resto encontrado corresponde a un fragmento de placa dental de Bradiodonto, histológicamente constituida por dentina tubular y osteodentina. Se discute la pertenencia al género *Psammodus* AGASSIZ, 1833 (Familia Psammodontidae). Se analizan los posibles procesos bioestratinómicos que afectaron a la pieza.

ABSTRACT

A description is given of the first chondrichthyan found in the Visean (Lower Carboniferous) of SW Spain. The piece recorded is a fragment of a dental plate of a bradyodont fish. It is composed of tubular dentine and osteodentine. Its attribution to the genus *Psammodus* AGASSIZ 1833 (Psammodontidae) is discussed, as are the biostratinomic processes affecting this specimen and its possible provenance.

Palabras clave: Condricio, Bradiodonto, Taxonomía, Tafonomía, Carbonífero, Viseense, Badajoz, España.

Key words: Chondrichthyan, Bradyodont, Taxonomy, Taphonomy, Carboniferous, Visean, Badajoz, Spain.

* Departamento y UEI de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas e Instituto de Geología Económica, UCM-CSIC, Ciudad Universitaria, 28040 Madrid.

INTRODUCCION

Son pocos los trabajos realizados en los que se estudien con mayor o menor extensión restos ictiológicos del Carbonífero de España (ALVARADO y MENENDEZ PUGET, 1931; FOREY y YOUNG, 1985; SOLER-GIJON, 1990) y prácticamente referidos todos ellos a la cuenca de Puertollano (C. Real) datada como Estefaniense B alto o C bajo (WAGNER, 1989).

En este trabajo describimos la morfología e histología de una pieza perteneciente a un Condrictio Bradiodonto, informando por primera vez de la existencia de este tipo de fósiles en la Península Ibérica. Se trata, además, del vertebrado carbonífero más antiguo encontrado en nuestro país. El lugar de procedencia es la Cuenca Carbonífera de Los Santos de Maimona (fig. 1).

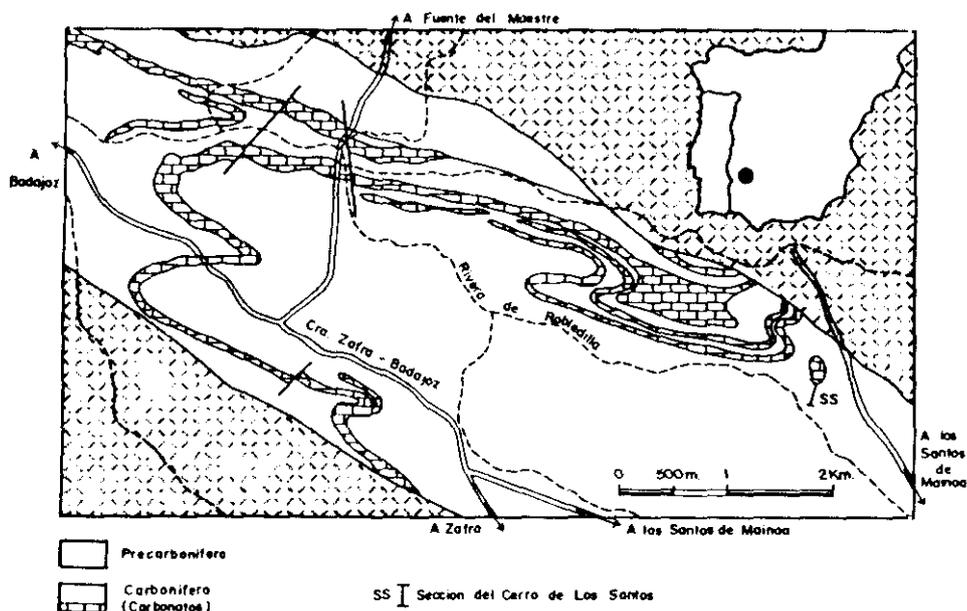


Figura 1.—Mapa de situación del afloramiento donde se ha localizado la placa de *Bradiodonto*.

Figure 1.—Location map of the locality with *Bradyodont* remain.

sita en las cercanías de Zafra, zona septentrional de Ossa Morena. La pieza fue recogida en la sección del Cerro de los Santos (SANCHEZ, 1988; SANCHEZ *et al.*, 1988, 1991). Esta sección incluye la totalidad del tramo I de los ocho en que SANCHEZ *et al.* (1991) han dividido los materiales Carboníferos de la cuenca. En dicha sección están representados los niveles carbonáticos más antiguos presentes en la misma, datados como Dinantiense por MALLADA (1898), LACAZETTE (1919), ROSSO DE LUNA

y HERNANDEZ PACHECO (1955), LAUS (1977), WAGNER *et al.* (1983), con mayor precisión como Viseense por ODRIOZOLA *et al.* (1983) y como Viseense medio-superior por SANCHEZ *et al.* (1988, 1991) y RODRIGUEZ y COMAS-RENGIFO (1989). Por otra parte, GOMEZ-VALENZUELA (1989) divide los materiales de la Cuenca en cuatro tramos e incluye los niveles carbonáticos en los que se ha localizado el resto estudiado en el tramo I, que data como Devónico superior-Tournaisiense inferior. PALACIOS GONZALEZ *et al.* (1990) asignan los niveles del Tramo IV de GOMEZ VALENZUELA (1989) al Tournaisiense superior-Viseense inferior.

La sección (fig. 2) está constituida por unos 30 metros de margas con abundantes corales, algas y braquiópodos que presentan intercalaciones decimétricas de calizas margosas y que acaban con unos 10 metros de calizas biostrómicadas con los mismos componentes que los niveles margosos (*cf.* SANCHEZ *et al.* 1991). Los niveles de calizas están constituidos por sucesiones de bioconstrucciones biostrómicadas con desarrollo alternante de grandes braquiópodos cementantes (Productidos) y colonias de corales rugosos (*Siphonodendron*) y tabulados (Syringopóridos). Los niveles de corales están con frecuencia removilizados por episodios de tormentas que pueden llegar a arrancar y volcar colonias de considerable tamaño.

El resto de *Bradiodonto* se hallaba situado en el techo de uno de estos niveles de removilización, sirviendo a su vez de base a un braquiópodo que, cementado a él, marca el comienzo de una nueva sucesión. En consecuencia, se encuentra fracturado e incompleto.

El grupo *Bradyodonti* fue creado por WOODWARD en 1921 para recoger cuatro familias de peces paleozoicos —*Cochliodontidae*, *Psammodontidae*, *Copodontidae* y *Petalodontidae*— en las que la dentición consistiría en muy pocas piezas dentarias con dentina tubular, reemplazadas muy lentamente o retenidas en la boca durante toda la vida del animal.

La inclusión por NIELSEN (1932) de *Edestidae* y *Orodontidae*, con reemplazamiento rápido de la dentición, en el grupo de *Bradiodontos* basada en la semejanza histológica, anuló la idea original de WOODWARD. Sin embargo, por razones prácticas, el término «*Bradiodontos*» ha sido retenido y usado para «dignificar un grupo de familias *incertae sedis*» (PATTERSON, 1968).

Desde el trabajo de WOODWARD se ha planteado la cuestión del carácter de grupo natural o artificial de *Bradyodonti*. El problema, surgido fundamentalmente por la falta de material (los *psammodontos* y *copodontos* se conocen únicamente por dientes aislados), ha sido ampliamente tratado por BENDIX-ALMGREEN (1968, 1971) y PATTERSON (1968).

La posición sistemática de los *Bradiodontos* dentro de la Clase *Condriictios* y sus relaciones con otros grupos son inciertas. Ya WOODWARD en 1921 sugirió que los *Bradiodontos* debían ser formas intermedias entre los

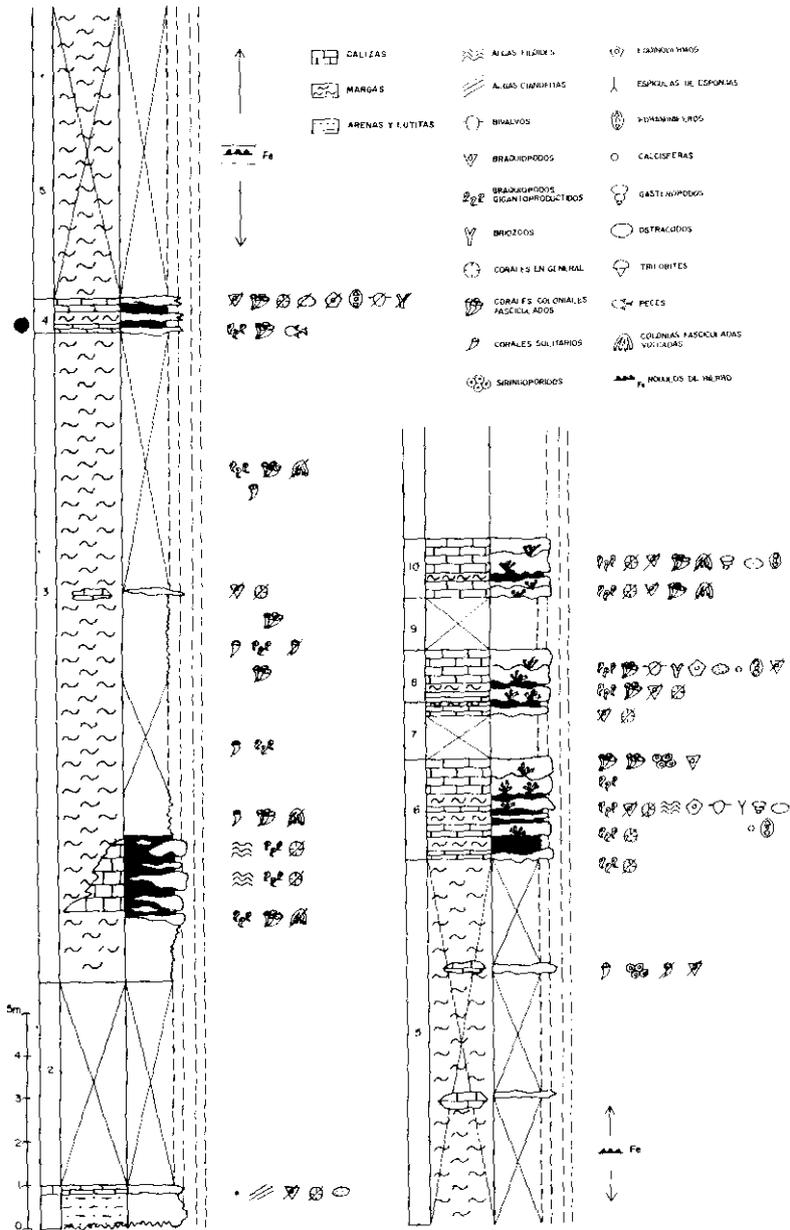


Figura 2. - Columna estratigráfica de la sección de Los Santos de Maimona con la localización del nivel donde se ha extraído la placa de *Bradyodonta*.
 Figure 2.—Stratigraphical section at Los Santos de Maimona, with the stratigraphical location of the *Bradyodonta* remain.

elasmobranquios primitivos y las quimeras (holocéfalos). En los años siguientes, han sido muchos los autores que han visto en el grupo que nos ocupa a los antecesores filéticos de los quimeroideos (MOY-THOMAS, 1935; MOY-THOMAS y MILES, 1971; PATTERSON, 1965, 1968; OBRUCHEV, 1967; LUND, 1977, 1986; MILES y YOUNG, 1977; SCHAEFFER y WILLIAMS, 1977). Otros autores, sin embargo, no observan tal conexión (BENDIX-ALMGREEN, 1983; JAEKEL, 1901; REGAN, 1910; *vide* BENDIX-ALMGREEN, 1983; ORVIG, 1985).

EJEMPLAR ESTUDIADO

Fragmento de placa dental (SS4A-1) figura 3 y láminas I-III.

Descripción

La pieza tiene forma trapezoidal en vista oclusal (lám. I, fig. 1). El borde de mayor longitud alcanza 4,5 cm, mientras que el más corto sólo supone 2 cm. El grosor varía de 17,7 a 9 mm, al no ser paralelas las superficies oclusal y basal. Dos de sus caras laterales muestran la estructura interna, de la que nos ocuparemos en el capítulo de Histología (lám. I, figs. 2 y 3); las otras dos muestran superficies laterales de la placa, siendo una de ellas cóncava y otra convexa. En esta última, un suave surco marca el límite externo entre la corona y la base del diente.

La superficie oclusal es casi plana y lisa, carente de crestas o mamelones, y perforada uniformemente por multitud de poros en disposición quincuncial, reflejo de una estructura interna peculiar. En el margen de mayor longitud de la pieza, la corona se levanta formando un suave reborde.

La base es mucho más gruesa que la corona (al menos en una proporción 2:1), teniendo horizontalmente la misma extensión (fig. 3).

Histología

Con el fin de estudiar en detalle la estructura interna (en sección transversal) hemos realizado una preparación histológica basándonos en la técnica propuesta por RAGONHA (1985).

La corona está constituida en su totalidad por *dentina* tubular, observándose numerosos conductos vasculares paralelos unos a otros, algunas veces bifurcados, que se abren al exterior.

La base es muy esponjosa, formada de *osteodentina*: los canales de la corona continúan su recorrido ensanchándose considerablemente, dando grandes cavidades limitadas por paredes estremadamente delgadas. En va-

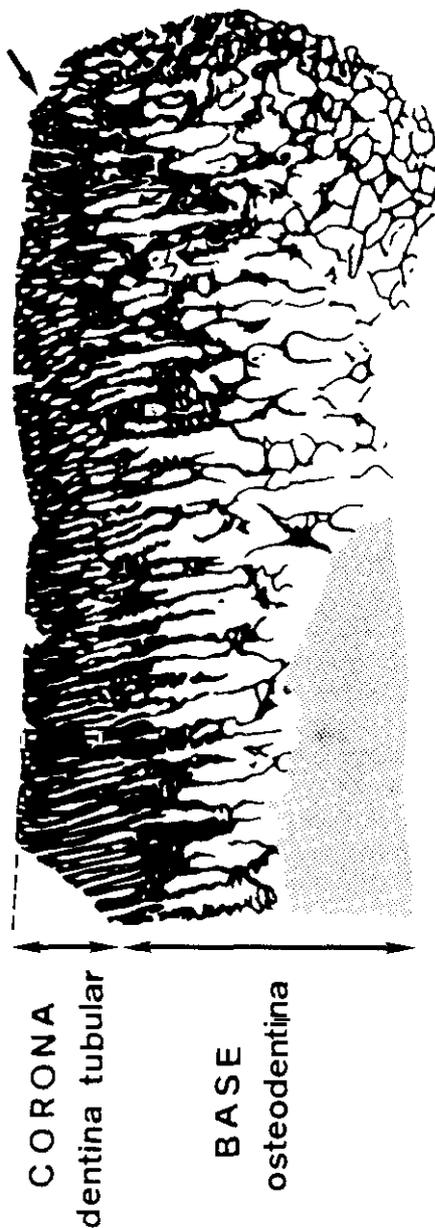


Figura 3.—Sección transversal de la placa dental. La flecha a la derecha de la figura indica el límite entre la corona y la base. El área punteada corresponde a material fósil perdido en la realización de la preparación histológica.

Figure 3.—Transverse section of the teeth plate. The right arrow shows the boundary between the crown and the basis. The dotted area corresponds to lost fossil material.

rias zonas, el sistema de canales y cavidades comunican la superficie oclusal con la basal. Esta última es porosa y no está cerrada por material lamelar (fig. 3 y lám. II, fig. 1).

Entre los canales de la dentina tubular se distingue *coronoina vascular* (BENDIX-ALMGREEN, 1983) (= «coronal pleromic hard tissue»: ORVIG, 1967), dando a la corona una textura fibrosa, observada claramente con luz polarizada (CO, lám. III, fig. 1).

En la zona más superficial, las fibras se disponen en bandas de pequeña longitud que se entrecruzan. Gradualmente se pasa a otra zona que se extiende hasta la osteodentina, en la que grandes bandas unen canales contiguos y se colocan perpendicularmente a ellos (bf, lám. III, fig. 1).

De las paredes de los canales, alrededor de los cuales no se aprecian denteonas, surgen *centrifugamente multitud de túbulos* (t1, lám. III, fig. 2), algunas veces muy ramificados y normalmente agrupados en sus orígenes. Estas estructuras se desarrollan en el espacio intersticial ocupado por las bandas de fibras, donde asimismo se localizan túbulos no ramificados (t2, lám. III, fig. 3), de recorrido sinuoso y sin conexión con los canales.

La osteodentina presenta muy poca actividad con luz polarizada, siendo claro el límite entre la corona y la base (lám. II, figs. 2 y 3).

La textura fibrosa de la coronoina refleja la disposición de las fibras de colágeno de la matriz orgánica durante los primeros estadios de la formación de la corona de la placa estudiada. La naturaleza fibrosa de los dientes de los *Bradiodontos* ha sido interpretada por los autores (ver, por ejemplo, LISON, 1941; ORVIG, 1967, 1976, 1985) a partir del estudio de la histología y formación de las placas dentales de dipnoos y quimeras actuales, organismos en los que aparecen tejidos duros hipermineralizados, que muestran también con luz polarizada un bandeado de fibras. Durante el desarrollo ontogenético de las áreas trituradoras de las placas de dipnoos y quimeras, en las etapas iniciales de mineralización, se alinean cristales de apatito siguiendo las fibras de colágeno de la matriz orgánica; cuando el colágeno se reduce y se pierde, los cristales conservan la misma orientación, ocurriendo después simplemente una hipermineralización, para lograrse al final un tejido duro adaptado a hábitos durófagos. Durante la fosilización, el diente se remineraliza, transformándose parcial o totalmente el apatito en otros minerales más estables (generalmente fluorapatito), pero no se enmascara la imagen original de la trama orgánica (ORVIG, 1967). Los túbulos observados en la preparación histológica asociados a las bandas de fibras, representarían zonas en las que no se ha producido la sustitución de colágeno por apatito, quedando un espacio vacío, relleno durante la fosilización por otro material diferente, no fosfático (ORVIG, 1985, p. 65).

Se supone que la corona hipermineralizada formada por dentina tubular de los *Bradiodontos*, tendría también relación con hábitos alimentarios durófagos.

Discusión

La pertenencia de la pieza estudiada al grupo de Condriictios Bradiodontos es indicada por la existencia de una superficie oclusal fina y uniformemente perforada, resultado de la estructura de la dentina tubular (TURNER, 1990). Aunque el resto es demasiado fragmentario para poder ser asignado con seguridad a alguno de los géneros de Bradiodontos, presenta algunos caracteres que sugieren cierta afinidad con *Psammodus* AGASSIZ, 1833.

El género *Psammodus*, incluido en la familia Psammodontidae, se desarrolla durante el Carbonífero inferior y medio, apareciendo más frecuentemente en el registro fósil en el Viséense (WOODWARD, 1889). Los dientes aislados en los que se basa coinciden con nuestro material en ser placas muy gruesas y planas, en las que la superficie oclusal, lisa y con aspecto pulido, carece de toda ornamentación (entendiéndose por tal a pliegues concéntricos alrededor de la corona, gibosidades o mamelones) y en las que la base es mucho más gruesa que la corona, y que se encuentra separada de ésta externamente por un ligero surco (AGASSIZ, 1833, p. 110, lám. 13, fig. 17; lám. 12, figs. 15 y 18; ROMANOWSKY, 1864, lám. 3, figs. 4 y 5; KONICK, 1878, p. 41, lám. 5, figs. 1 y 5 b; WOODWARD, 1889, pp. 99-100). Hay que decir, no obstante, que desconocemos el contorno completo del diente, información dada por todos los autores en las diagnósisis.

Por otro lado, la estructura interna de la placa se ajusta a la encontrada en las especies del género mencionado en las que se han realizado estudios histológicos: los canales vasculares de la dentina tubular son muy estrechos en proporción al grosor de la corona, rectos, paralelos entre sí, frecuentemente bifurcados, pero nunca anastomosados o ramificados y con la base muy esponjosa (AGASSIZ, 1833, lám. L, fig. 4, *P. porosus*; ROMANOWSKY, 1864, lám. 3, fig. 5, *P. rugosus*; THOMASSET, 1930, fig. 21, *P. specularis*; PATTERSON, 1968, fig. 14 B, *P. rugosus*).

El estado fragmentario de nuestro material impide realizar una adecuada comparación entre géneros. El hallazgo de material más completo permitirá en el futuro confirmar o no la asignación genérica sugerida arriba.

Aparte de la familia Psammodontidae, son varias las familias de Bradiodontos que poseen dentición en forma de placas dentales: cochliodontos, copodontos, helodontos, menaspoideos y condrencheluyidos. Los dientes de las cinco familias son histológicamente, al menos en los géneros y especies estudiados, muy diferentes a nuestro material (compárense fig. 3 y lám. II, fig. 1, con AGASSIZ, 1833, lám. L, fig. 3; ROMANOWSKY, 1864, lám. 3, fig. 11; PATTERSON, 1968, fig. 14 A, C, D, E y F; LUND, 1982, fig.-texto 5 A, lám. 2, figs. 2 y 4).

TAFONOMIA Y PALEOECOLOGIA

Como ya se ha indicado en el capítulo de introducción, la pieza estudiada se encontró a techo de un nivel de removilización provocado por tormentas en facies de plataforma muy somera. El crecimiento de los corales, que constituyen el principal componente de la roca, está limitado por una superficie de enrasamiento que representa el nivel medio de mareas bajas, ya que se puede seguir a lo largo de decenas o centenares de metros. Las colonias de corales alcanzan apenas 40-50 cm. de altura, que sumado a los 10-20 cm. de concentración de braquiópodos que sirven de base al crecimiento de los corales, puede suponer una profundidad no mayor de 60-70 cm.

Por otra parte, la pieza tiene unas dimensiones que podrían sugerir un considerable tamaño de su poseedor (ver LUND, 1982, figs. 2A y 4C). Esto nos hace suponer que el resto ha podido ser transportado desde larga distancia, ya que la escasa profundidad y el desarrollo extensivo de una «llanura de coral» en el lugar impediría los movimientos de un pez que fuese de gran tamaño. Esta conclusión se ve apoyada por diversos hechos relacionados con los sedimentos donde se encuentra la pieza y con las características de la misma.

En primer lugar, se encuentra en un nivel de removilización evidente, con abundantes restos muy fragmentados de corales, braquiópodos, bivalvos, gasterópodos, ostrácodos, briozoos, poríferos y foraminíferos.

En segundo lugar, el fragmento presenta claras muestras de reelaboración. Las cavidades de la base de la pieza están rellenas de una caliza micrítica («mudstone») con escasos restos bioclásticos (lám. III, fig. 4). El sedimento que lo rodea es, sin embargo, una caliza bioclástica («packstone-wackestone») con restos de los invertebrados mencionados anteriormente. El límite entre ambos tipos de sedimentos es neto y muestra un intenso desgaste no solo del sedimento interno, sino de las estructuras más externas de la propia pieza. Así, llega a faltar la totalidad del material lamelar que cierra la superficie basal de todos los dientes del grupo *Bradyodonti*, salvo aquellos de *Orodus*, edéstidos y petalodóntidos (PATTERSON, 1968).

La forma de la pieza es irregular y falta una buena porción de la placa dental original, pese a haber sido recogida «in situ» y extraído de la roca todo el resto visiblemente conservado.

El sedimento que rellena los huecos de la pieza puede haber sido originado en facies de «lagoon» o de plataforma externa. El nivel donde se encuentra el fósil corresponde a una capa de acumulación por tormentas. Como en estas situaciones los restos tienden a ser transportados hacia facies más internas y/o someras, consideramos la segunda posibilidad más probable. La pieza sufrió durante el transporte notable fracturación y/o desgaste, estando ya parcial o totalmente litificada. La placa debió yacer originalmente por encima del nivel de base del oleaje durante periodos tormentosos.

La familia con la que hemos relacionado el fósil estudiado aquí se conoce solamente por dientes aislados, por lo que no tenemos datos sobre el resto de la anatomía que nos puedan informar acerca del ambiente en el que vivía el organismo al que pertenecía la placa dental. Sin embargo, los datos tafonómicos y sedimentológicos que acabamos de exponer, indican que vivía en zonas de aguas no tan someras.

CONCLUSIONES

El resto hallado se ha asignado a los Condrictios Bradiodontos. Posiblemente corresponde al género *Psammodus* incluido en la familia Psammodontidae. Constituye el resto más antiguo de Condrictio en el Carbonífero de España y el primer Bradiodonto encontrado en nuestro país.

De confirmarse la determinación genérica, este hallazgo apoyaría las últimas dataciones de los niveles de *Siphonodendron* de la cuenca de Los Santos de Maimona (SANCHEZ *et al.* 1991, RODRIGUEZ y COMAS-RENGIFO, 1989), al encontrarse el género *Psammodus* exclusivamente en sedimentos carboníferos y más frecuentemente en el Viseense.

El organismo al que perteneció la placa dental estudiada vivió en aguas no someras probablemente en zona de plataforma externa. La placa fue transportada durante periodos de tormentas hasta una «llanura de coral», depositándose junto a braquiópodos, corales, bivalvos, etc., fauna típica de este medio.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la lectura crítica del manuscrito a los doctores N. López, A. Perujón y M. J. Comas, cuyas sugerencias han servido para mejorarlo. Agradecemos la labor fotográfica de don Eulogio Martín y la delineación de don Rafael Bernal. Este trabajo ha sido realizado gracias a la financiación del proyecto PB88-0072 de la DGICYT realizado en el ámbito del Instituto de Geología Económica (CSIC).

Recibido el 4 de marzo de 1991.

Aceptado el 6 de mayo de 1991.

BIBLIOGRAFIA

- ALVARADO, A., y MENENDEZ PUGET, L. (1931): «Pizarras bituminosas. Datos obtenidos en el sondeo número 1 de Puertollano». *Bol. Inst. Geol. Min. España*, **52** (1930): 251-291.
- AGASSIZ, L. (1833-1843): *Recherches sur les poissons fossiles*, 5 vols. Neuchâtel and Soleure.

- BENDIX-ALMGREEN, S. E. (1968): «The bradyodont elasmobranchs and their affinities: a discussion». In: *Current problems of lower vertebrate phylogeny*, Ed. T. ORVIG: *Proc. 4th Nobel Symp.*: 153-170.
- (1971): «The anatomy of *Menaspis armata* and the phyletic affinities of the menaspid bradyodonts». *Lethaia*, **4**: 21-49.
- (1983): «*Carcharodon megalodon* from the Upper Miocene of Denmark, with comments on the elasmobranchs tooth enameloid: coronoid». *Bull. Geol. Soc. Denmark*, **32**: 1-32.
- FOREY, P. L., y YOUNG, V. T. (1985): «Upper Stephanian Fishes from Puertollano Basin, Ciudad Real, Spain». In: *Papers on the Carboniferous of the Iberian Peninsula (Sedimentology, Stratigraphy, Paleontology, Tectonics and Geochronology)*, Eds. M. J. L. SOUSA y R. H. WAGNER: *An. Fac. Cienc. Porto, Suppl.* **64** (1983): 233-244.
- GOMEZ-VALENZUELA, J. M. (1989): *Estudio paleontológico de la Cuenca Carbonífera de Los Santos de Maimona: Acritarcos y Esporas*. Tesis de Licenciatura. Univ. Badajoz, 141 pp. (inédita).
- JAEKEL, O. (1901): «Ueber jurassische Zähne und Eier von Chimäriden». *N. Jb. Miner. Geol. Paläont.*, **14**: 540-564.
- KONICK, L. (1878): «Faune du calcaire carbonifère de la Belgique, première partie». *Ann. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique*, **2**: 1-152.
- LACAZETTE (1919): «Estudio de la cuenca hullera de Badajoz». *Bol. Of. Min. Met.*, 24-25.
- LAUS, L. (1977): «Stratigraphie und Tektonik im südlichen Teil der Provinz Badajoz (Spanien)». In: *Zwei geologische Traversen durch die südliche Iberische Meseta, Spanien*, Ed. R. WALTER. *Münster. Forsch. Geol. Paläont.*, **42**: 19-21.
- LISON, L. (1941): «Recherches sur la structure et histologie des dents des poissons dipneustes». *Archs. Biol.*, **52**: 279-320.
- LUND, R. (1977): «New information on the evolution of the bradyodont chondrichthyes». *Fieldiana, Geol.*, **33**: 521-539.
- (1982): *Harpagofututor volsellorhinus* new genus and species (Chondrichthyes, Chondrenchelyiformes) from the namurian Bear Gulch Limestone, *Chondrenchelys problematica* Traquair (Viscan), and their sexual dimorphism. *J. Paleontol.*, **56** (4): 938-958.
- (1986): «New Mississippian Holocephali (Chondrichthyes) and the evolution of the Holocephali». In: *Teeth Revisited: Proceeding of the VII th International Symposium on Dental Morphology*. Eds. D. E. RUSSELL, J. P. SANTORO y D. SIGOGNEAU-RUSSELL: *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Serie C*, **53**: 195-205.
- MALLADA, L. (1898): «Explicación del Mapa Geológico de España: Sistemas Devoniano y Carbonífero». Tomo III. *Mem. Com. Map. Geol. Esp.*, **21**: 405 pp.
- MILES, L., y YOUNG, G. C. (1977): «Placoderm interrelationships reconsidered in the light of new ptyctodontids from Gogo, western Australia». In: *Problems in vertebrate evolution*. Eds. S. M. ANDREWS, R. S. MILES y A. D. WALKER: *Linn. Soc. Symp. Ser.* **4**: 124-198.

- MOY-THOMAS, J. A. (1935): «The structure and affinities of». *Chondrenchelys problematica*. *Proc. Zool. Soc. London*, **2**: 391-403.
- MOY-THOMAS, J. A., y MILES, R. S. (1971): *Paleozoic fishes*, 2nd ed. Chapman y Hall, 259 pp.
- NIELSEN, E. (1932): «Permo-Carboniferous fishes from East Greenland». *Medd. Grönland*, **86**: 1-63.
- OBRUCHEV, D. V. (1967): «Subclass Holocephali (Chimaeras)». In: *Fundamentals of Paleontology*, Ed. Y. A. ORLOV, **11**: 292-352.
- ODRIOZOLA, J. M.; PEON, A.; VARGAS, I.; ARRIOLA, A.; GARROTE, A.; LIÑAN, A., y PEREJON, A. (1983): *Explicación de la hoja número 854 (Zafra) a escala 1: 50.000 del Mapa Geológico de España (segunda serie)*. IGME, 57 pp.
- ORVIG, T. (1967): «Phylogeny of tooth tissues: evolution of some calcified tissues in early vertebrates». In: *Structural and Chemical organization of Teeth*, Ed. E. A. W. MILES, **1**: 45-110.
- (1976): «Palaeohistological Notes». 4. The interpretation of osteodentine, with remarks on the dentition in the Devonian dipnoan *Griphognathus*. *Zool. Scr.*, **5**: 79-96.
- (1985): «Histologic studies of ostracoderms, placoderms and fossil elasmobranchs». 5. Ptyctodontid tooth plates and their bearing on holocephalan ancestry: the condition of chimaerids. *Zool. Scr.*, **14**: 55-79.
- PALACIOS GONZALEZ, M. J.; PALACIOS, T., y GOMEZ VALENZUELA, J. M. (1990): «Trilobites y goniatites de la Cuenca Carbonifera de Los Santos de Maimona: deducciones bioestratigráficas». *Geogaceta*, **8**: 66-67.
- PATTERSON, C. (1965): «The phylogeny of the chimaeroids». *Phil. Trans. R. Soc. London (B)*, **249**: 101-219.
- (1968): *Menaspis and the bradyodonts*. In *Current problems of lower vertebrate phylogeny*, Ed. T. ORVIG: *Proc. 4th Nobel Symp.*: 171-205.
- RAGONHA, E. W. (1985): «Técnica de utilização de lâminas histológicas permanentes de material fóssil». *Anais do XXXIII Congr. Bras. de Geologia, Rio de Janeiro*: 548-550.
- RODRIGUEZ, S., y COMAS-RENGIFO, M. J. (1989): «Los Heterocorales del Carbonífero de los Santos de Maimona (Badajoz, SW de España)». *COL-PA, Publicaciones del Departamento de Paleontología*, **42**: 61-81.
- ROMANOWSKY, H. (1864): «Description de quelques restes de Poisson fossiles trouvés dans le calcaire Carbonifere du gouvernement de Toula». *Bull. Soc. Imper. Nat. Moscou*, **37**, Part. 2 (3): 157-170.
- ROSSO DE LUNA, A. I., y HERNANDEZ PACHECO, F. (1955): *Explicación de la hoja número 854 (Zafra) a escala 1:50.000 del Mapa Geológico de España*. IGME, 142 pp.
- SANCHEZ, J. L. (1988): *Estudio Paleontológico (Foraminífera. Fusulinina) y Estratigráfico de los materiales carbonáticos del Carbonífero inferior de Los Santos de Maimona (Prov. Badajoz)*. Tesis de Licenciatura, Univ. Complutense, 170 pp. (inédita).

- SANCHEZ, J. L.; COMAS-RENGIFO, M. J., y RODRIGUEZ, S. (1988): «Estudio estratigráfico de los materiales carbonatados del Carbonífero de los Santos de Maimona (Badajoz, SO de España)». *Com. II Congreso Geológico de España*, **1**: 197-200.
- (1991): «Foraminíferos del Carbonífero inferior de los Santos de Maimona (Badajoz)». *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Geol.)* **86**: 101-147.
- SCHAEFFER, B., y WILLIAMS, M. (1977): «Relationship of fossil and living elasmobranchs». *Am. Zool.* **17**: 293-302.
- SOLER-GIJON, R. (1990): *Los tiburones del Carbonífero Superior de Puertollano (Ciudad Real): el género Orthacathus AGASSIZ 1843 (Chondrichthyes: Xenacanthida)*. Tesis de Licenciatura, Univ. Complutense. 140 pp. (inedita).
- THOMASSET, J. J. (1930): «Recherches sur les tissus dentaires des poissons fossiles». *Arch. Anat., Strasbourg*, **11**: 5-153
- TURNER, S. (1990): «Early Carboniferous shark remains from the Rockhampton district, Queensland». *Mem. Qld. Mus.* **28** (1): 65-73.
- WAGNER, R. H. (1989): «A late Stephanian forest swamp with *Sporangiostrobos* fossilized by volcanic ash fall in the Puertollano Basin, central Spain». *Int. J. Coal Geol.*, **12**: 523-552.
- WAGNER, R. H., COQUEL, R., y BROUTIN, J. (1983): «Mississippian floras of the Sierra Morena, SW Spain: a progress report». In: *Contributions to the Carboniferous Geology and Paleontology of the Iberian Peninsula*, Ed. M. J. L. SOUSA. Univ. Porto, Fac. Ci., *Mineralogia e Geologia*: 101-126.
- WOODWARD, A. S. (1889): *Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History)*. Pt. I. Elasmobranchii, 474 pp.
- (1921): «Observations on some extinct elasmobranch fishes». *Proc. Linn. Soc. London*, **133**: 29-39.

