

Demosponjas y Hexactinélidas fósiles del Paleozoico de la Península Ibérica

Fossil Demosponges and Hexactinellids from the Paleozoic of the Iberian Peninsula

Diego GARCÍA-BELLIDO CAPDEVILA¹

Resumen: En este artículo se estudian nueve localidades españolas y una portuguesa en las cuales se han encontrado fósiles de esponjas de edad paleozoica. Estas localidades presentan afloramientos de las siguientes edades: Murero (Zaragoza), Cámbrico; Barrancos (Baixo Alentexo, Portugal), Silúrico; Arnao (Asturias) y Polentinos (Palencia), Devónico; Las Pilitas 2 (Badajoz), Sierra de la Estrella (Córdoba), Villafeliz (León), Vergaño (Palencia), Ándara (Cantabria) y Demués (Asturias), Carbonífero. En dos de estas localidades se han levantado las correspondientes columnas estratigráficas, a la vez que se han recogido restos fósiles de esponjas, así como de otros grupos representados en la asociación. Se han reconocido en total 17 géneros y 20 especies, de los cuales 12 géneros y 14 especies son citados por primera vez en la Península Ibérica, incluyendo 5 géneros y 7 especies nuevos. Se presenta, por último, una reconstrucción palaeoecológica de los ambientes en los que habitaron los poríferos fósiles descritos. Los datos obtenidos indican que el Carbonífero superior es la época de mayor diversidad de poríferos de todo el Paleozoico.

Palabras clave: Esponjas, esfinctozoos, nuevos taxones, paleoecología, España, Portugal.

Abstract: A total of ten localities are included in this article, all of which have produced Paleozoic fossil Porifera. They are spread throughout the Iberian Peninsula: one in Portugal and nine in Spain. The different localities have the following ages: Murero, Cambrian of Zaragoza (Spain); Barrancos, Silurian of Baixo Alentexo (Portugal); Arnao, Devonian of Asturias (Spain); Polentinos, Devonian of Palencia (Spain) and Las Pilitas 2 (Badajoz), Sierra de la Estrella (Córdoba), Villafeliz (León), Vergaño (Palencia), Ándara (Cantabria), and Demués (Asturias), all from the Carboniferous of Spain. Two of these localities lacked stratigraphic sections included here, which were done while collecting the fossil sponges and specimens of other fossil groups. A total of 17 genera and 21 species have been recognized in the collection, from which 12 genera and 14 species are described for the first time from the Iberian Peninsula, including 5 new genera and 7 new species. Paleocological reconstructions of the various marine environments where these Porifera lived are proposed here. The results indicate that Paleozoic poriferan diversity in the Iberian Peninsula was highest during the upper Carboniferous.

Key words: Sponges, Sphinctozoans, new taxa, paleoecology, Spain, Portugal.

INTRODUCCIÓN

Este trabajo constituye un extracto de la Tesis Doctoral del autor (GARCÍA-BELLIDO CAPDEVILA, 2002). El estudio se centra únicamente en fósiles de poríferos completos y en algunos casos espículas macroscópicas, descartando el estudio de levigados con espículas microscópicas y el estudio de ejemplares en materiales masivos que suponen la realización de láminas delgadas. Por esta razón se incluyen esponjas *sensu stricto* y esfinctozoos y se excluyen otros tipos de poríferos, como los arqueociatos, estromatopóridos y quetétidos, grupos que, en general, están bien estudiados en la Península Ibérica.

Entre los antecedentes bibliográficos sobre Poríferos en la península cabe destacar los siguientes trabajos: BARROIS (1882), en su extenso estudio sobre los materiales paleozoicos de Asturias y Galicia, describe un afloramiento con restos fósiles de poríferos, cuyo estudio taxonómico y descripción sistemática llevó a cabo STEINMANN (1882), definiendo tres nuevos géneros, cada uno con una especie. SDZUY (1969), en un trabajo sobre fósiles de poríferos del Cámbrico Inferior y Medio cita por primera vez en España la presencia de escleritos de Chancelóridos (*Chancelloria* y *Archiasterella*) y de espículas aisladas de Hexactinélidas (*Protospongia?* sp.). VAN DE GRAAFF (1969) es el primer autor que estudia en deta-

¹ Dpto. y UFI de Paleontología (CSIC-UCM), Facultad de Ciencias Geológicas. Ciudad Universitaria, 28040-Madrid, España.

lle y sobre el terreno los fósiles de esfinctozoos que aparecen en la Cordillera Cantábrica, y además de los dos taxones ya descritos por Steinmann, añade otro género, antes desconocido en España, en el que incluye una nueva especie. En el trabajo de TRUYOLS *et al.* (1980) se determina con precisión el yacimiento del que proceden los fósiles de esfinctozoos encontrados por Barrois, además de hacer referencia a la presencia de asociaciones análogas de esponjas en otras localidades de la Cordillera Cantábrica, tanto en horizontes más antiguos como en otros más modernos. TRUYOLS *et al.* (1982) llevan a cabo una somera revisión de las distintas asignaciones filogenéticas de los esfinctozoos, describen su morfología general y refieren las diversas localidades, ya conocidas, donde encontraron restos fósiles de esfinctozoos y les asignan sus edades correspondientes. RIGBY *et al.* (1997), descubren la existencia de restos fósiles de esponjas en el Silúrico de Barrancos (Portugal) y de la provincia de Sevilla, definiendo una nueva especie, *Protospongia iberica*, y citando por primera vez en España, y en Europa, los géneros *Diagonella* y *Gabelia*. ALVARO & VENNIN (1996) describen espículas sueltas de las Clases Calcarea, Hexactinellida y Demospongia, procedentes del Cámbrico Medio de las Cadenas Ibéricas.

DESCRIPCIÓN DE LOS AFLORAMIENTOS

Se han estudiado las localidades paleozoicas situadas en España y Portugal en las que se han encontrado fósiles significativos de esponjas, bien por la calidad de conservación de los ejemplares o por la diversidad taxonómica de la asociación. Dentro del conjunto de los afloramientos de rocas del Paleozoico de la Península Ibérica, se han encontrado restos fósiles de poríferos en los siguientes periodos geológicos: Cámbrico, Silúrico, Devónico y Carbonífero. Las localidades, que se han ordenado según su edad geológica de más antigua a más moderna, son (Fig. 1):

CÁMBRICO

Murero (Zaragoza)

En el Macizo Ibérico se han diferenciado seis grandes zonas geológicas (LOTZE, 1945): Cantábrica, Asturoccidental-Leonesa, Galaico-Castellana, Alcuídica-Lusitana Este, Ossa Morena y Sur Portuguesa. La Zona

Asturoccidental-Leonesa (*sensu* GOZALO & LIÑÁN, 1988) se continúa en los afloramientos de la Sierra de la Demanda, las Cadenas Hespéricas y las Cadenas Ibéricas. La localidad de Murero se encuentra en el extremo suroccidental de las Cadenas Ibéricas, 80 Km al SO de Zaragoza, en la comarca de Daroca, dentro del término municipal de Murero, en la margen derecha del río Jiloca (41° 10' Norte, 1° 29' Oeste). Al Norte del pueblo de Murero discurre una rambla con dirección NNE denominada Rambla de Valdemedias, que presenta en sus márgenes un afloramiento casi continuo de materiales cámbricos a lo largo de un kilómetro. Desde el Norte desemboca en ella otra rambla más corta, conocida como Rambla de Valdencgro, también excavada sobre sustratos cámbricos. El afloramiento se halla en la conjunción de la Hoja nº 438 Paniza (OLIVÉ *et al.*, 1983) y la Hoja nº 465 Daroca (HERNÁNDEZ *et al.*, 1983) del Mapa Geológico.

Esta localidad se enclava en la Unidad de Badules que, por la Falla de Jarque, se pone en contacto por el Este con la Unidad de Mesones. Esta unidad forma parte de la prolongación por el Sureste de la Zona Cantábrica. Desde que se iniciaron los trabajos geológicos en el área de Murero (MARTÍN DONAYRE, 1873), se ha reconocido la dificultad para describir su estratigrafía, ya que el afloramiento de la Rambla de Valdemedias presenta numerosas fracturas, y los autores no coincidían en cuanto a la nomenclatura a utilizar. LIÑÁN *et al.* (1992), definen formalmente las Formaciones Valdemedias, Mansilla y Murero, así como el Grupo Mesones que estas tres formaciones constituyen. Se ha estimado que la secuencia Cámbrico Inferior-Cámbrico Medio, presente en Murero, abarca un periodo aproximado de 10 millones de años (GOZALO, 1995).

El fósil de esponja estudiado se encontró en rocas de la Formación Murero del Cámbrico Medio, limitada en su base por la desaparición de los niveles dolomíticos violáceo-rojizos de la Formación Mansilla, y en su techo por la aparición de las areniscas y lutitas de la base de la Formación Borobia (Grupo Acón). La potencia de la Formación Murero varía entre 50 y 250 m. En su composición litológica dominan las lutitas y lutitas margosas verdes o gris-azuladas, con algunas intercalaciones de areniscas finas. Son frecuentes a lo largo de la Formación los niveles de nódulos carbonáticos, que se hacen más escasos a techo de la unidad. La Formación Murero se incluye dentro del Piso Caesaragustiense, y presenta una base bastante isócrona y un techo diacrónico, que nunca rebasa el Caesaragustiense Superior (LIÑÁN *et al.*, 1992; GOZALO, 1995).

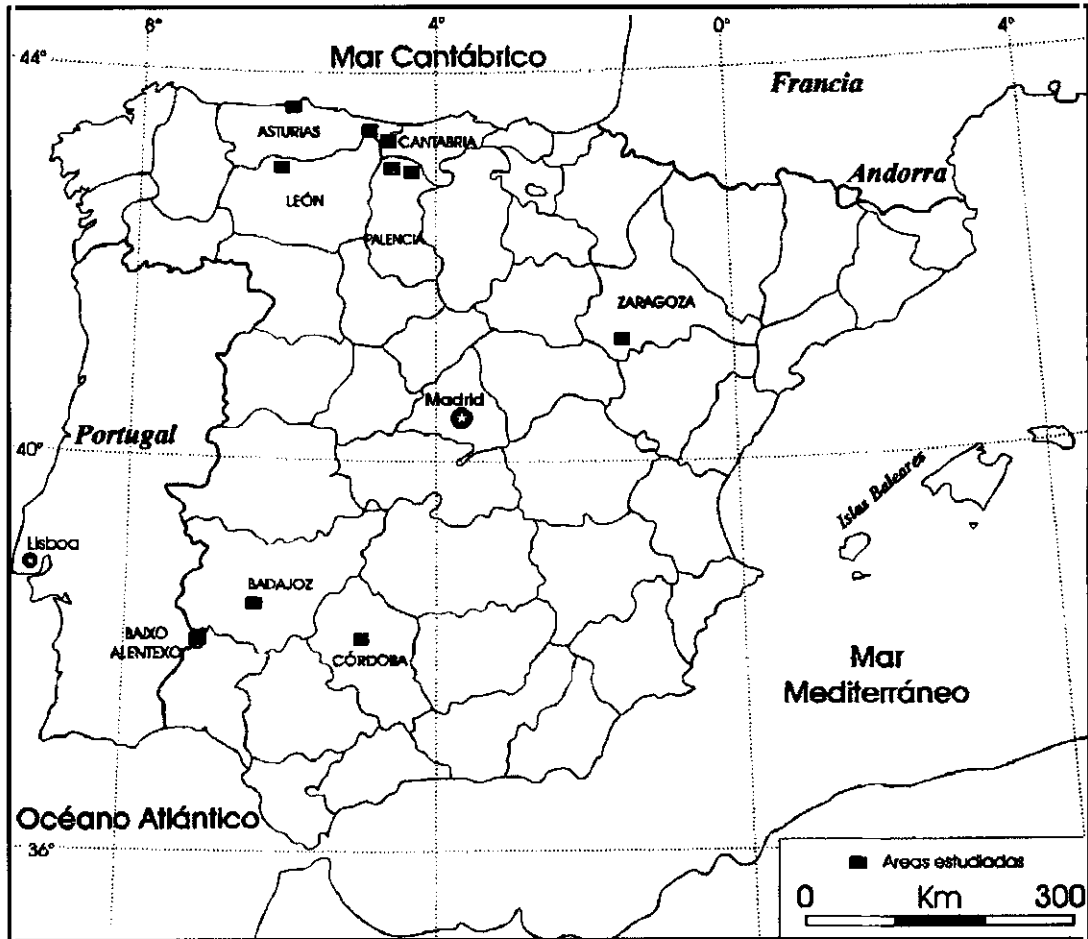


Figura 1.- Mapa de la situación de las localidades estudiadas en la Península Ibérica, numeradas de acuerdo con su edad geológica, de más antigua a más moderna: 1.-Murero, Zaragoza (Cámbrico); 2.- Barrancos, Baixo Alentejo, Portugal (Silúrico); 3.- Arnao, Asturias (Devónico); 4.- Polentinos, Palencia (Devónico); 5.- Las Pilitas 2, Badajoz (Carbonífero); 6.- Sierra de la Estrella, Córdoba (Carbonífero); 7.- Villafeliz, León (Carbonífero); 8.- Vergaño, Palencia (Carbonífero); 9.- Ándara, Cantabria (Carbonífero); 10.- Demués, Asturias (Carbonífero).

Figure 1.- Map of the Iberian Peninsula with the position of the studied localities, numbered according to their geological age, from older to younger: 1.-Murero, Zaragoza (Cambrian); 2.- Barrancos, Baixo Alentejo, Portugal (Silurian); 3.- Arnao, Asturias (Devonian); 4.- Polentinos, Palencia (Devonian); 5.- Las Pilitas 2, Badajoz (Carboniferous); 6.- Sierra de la Estrella, Córdoba (Carboniferous); 7.- Villafeliz, León (Carboniferous); 8.- Vergaño, Palencia (Carboniferous); 9.- Ándara, Cantabria (Carboniferous); 10.- Demués, Asturias (Carboniferous).

El afloramiento que constituye la localidad de Murero en la Rambla de Valdemedes es muy extenso, observándose los materiales muy fraccionados a ambos lados de la rambla debido a las numerosas fallas y a la meteorización superficial. El ejemplar de esponja fósil estudiado se localizó como un fragmen-

to de lutita gris-azulada rodado en la base del corte RV-6, no pudiéndose precisar el lugar del que proviene. En este corte se han encontrado fósiles de trilobites de los géneros *Pardailhania* y *Solenopleuropsis*, por lo que se le puede asignar una edad Caesaragustense Medio a Superior (Liñán, com. pers. 2000).

SILÚRICO

Barrancos (Baixo Alentexo, Portugal)

Las capas que hemos muestreado se encuentran a unos 3 Km al suroeste del pueblo de Barrancos (Baixo Alentexo, Portugal), en dirección a Santo Aleixo de la Restauração, en el Km 102,15 de la carretera portuguesa EN-258. El pueblo de Barrancos está a pocos kilómetros al Oeste de la frontera con España. La EN-258 es la continuación de la comarcal española C-439 que llega a la frontera desde Encinasola (Sevilla). La localidad tiene como coordenadas 38° 07' Norte, 7° 00' Oeste, y se halla en la Hoja 44-Barrancos de la Carta Geológica de Portugal escala 1:50.000 (PERDIGÃO *et al.*, 1982). El área de Barrancos se encuentra en la parte sureste del Sector Estremoz-Barrancos (OLIVEIRA *et al.*, 1991) incluido dentro del Dominio Barrancos-Hinojares (APALATEGUI *et al.*, 1990). La zona de estudio se enclava en el Sinclinal de Terena, que como las otras grandes unidades estructurales de esta zona se dispone NO-SE. El Silúrico está aquí representado por la Formación «Xistos com Nódulos» (DELGADO, 1908 y PERDIGÃO *et al.*, 1982), que es una secuencia condensada constituida por liditas y lutitas negras. Esta formación aflora en forma de bandas delgadas, de unos 80 m de potencia, sobre los niveles cuarcíticos del Ordovícico-Silúrico basal de la Formación Colorada subyacente, y bajo las pizarras oscuras y limolitas de la Formación «Xistos Raiados», de edad Silúrico-Devónico. El contenido paleontológico y la sucesión del Silúrico representado en la Formación «Xistos com Nódulos», ha sido estudiado por PIÇARRA *et al.* (1998), GUTIÉRREZ-MARCO *et al.* (1996) y PIÇARRA (2000), y consiste principalmente en graptolitos, ortocerátidos, bivalvos, braquiópodos, erinoides (DELGADO, 1908) y esponjas (RIGBY *et al.*, 1997).

El afloramiento de la trinchera de la carretera EN-258 a la altura del kilómetro 102,15 es muy representativo de la sucesión del Silúrico y Devónico del área de Barrancos. En él se distinguen, de muro a techo, los siguientes tramos (GUTIÉRREZ-MARCO *et al.*, 1996): un nivel de 0,5 m de cuarcitas de la Formación Colorada; en contacto mecánico con éste las liditas y lutitas negras de la base de la Formación «Xistos com Nódulos», con un espesor de algo más de 4 m y que corresponden al Llandovery; a continuación se distinguen 14 m de pizarras oscuras, que meteorizadas presentan aspecto blanquecino. Aproximadamente hacia la mitad, se distingue un nivel de unos 12 a 14 cm de espesor conocido como «Nivel

amarelo» que marca el Evento Lungreni de extinción de graptolitos. Los fósiles recogidos se disponían 22,5 cm por debajo del techo del «Nivel amarelo». En este mismo nivel se han encontrado las esponjas *Protospongia iberica*, *Diagoniella* sp. y *Gabelia?* sp. (RIGBY *et al.*, 1997). Tanto las esponjas fósiles descritas por estos autores, como las que se mencionan en este trabajo son de la parte alta de la Biozona *Cyrtograptus lungreni-Monograptus testis*, equivalente al Homeriense Inferior, Wenlock Superior (Silúrico).

DEVÓNICO

Arnao (Asturias)

La localidad de Arnao que hemos estudiado se corresponde con los acantilados y la zona de batiente que afloran al Oeste de la playa de Arnao. Sus coordenadas son 43° 35' Norte y 5° 59' Oeste, y está situada en la Hoja nº 13 Avilés del Mapa Geológico (JULIVERT *et al.*, 1973). Para acceder al afloramiento se llega desde la N-632, entre Avilés y Soto del Barco, por Salinas, cruzando la fábrica de cemento, o desde Piedras Blancas. Los fósiles de esponja conocidos de esta localidad se encuentran en las colecciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC de Madrid. Como única información sobre su lugar de procedencia se tiene la etiqueta que los acompaña, que presenta la siguiente anotación: «El Mugarón, Arnao. Emsiense. Royo y Llarena, 1934». A nuestro entender, la localidad mencionada en la etiqueta se corresponde con la zona antes mencionada. Estas muestras procederían del Complejo Rañeces, definido por COMTE (1959), de edad Devónico Inferior, situadas inmediatamente por encima de la Formación Furada dentro de la cual se encuentra el límite Silúrico-Devónico.

El Complejo Rañeces presenta un espesor de 500 m y en él se distinguen, de muro a techo, cuatro formaciones: la Formación Nieva, la Formación Bañugues, la Formación Ferroñes, y en la parte superior la Formación Aguión, definida por RADIG (1962) a partir de la caliza de Arnao de BARROIS (1882). Las calizas encriñíticas, que forman la Formación Aguión, se encuentran ligeramente por encima del inicio del Emsiense Superior; y se caracterizan por la abundancia de cálices y artejos de *Triblyocrinus*, además de fósiles de briozoos (*Fenestella*) y braquiópodos (*Uncinulus*, *Fimbrispirifer*). En los 58 metros expuestos de esta formación se distinguen tres con-

juntos: un conjunto basal calcáreo, un conjunto pizarroso-margoso, y un conjunto de margas verdes y rojas. Dentro de la unidad calcárea, de 22 m de espesor, se reconocen dos horizontes: el inferior consistente en 17 m de calizas bioclásticas grises y masivas rojas, con restos de crinoides, briozoos y pocos corales, y el superior, de calizas grises algo arcillosas, que constituye un arrecife biohermal de 5 m de potencia. Esta unidad calcárea se interpreta como las diferentes etapas de desarrollo de un parche arrecifal (FERNÁNDEZ *et al.*, 1995). La falla que marca el límite occidental de la playa de Arnao pone en contacto los materiales del Devónico con los del Carbonífero, y la sucesión se interrumpe, apareciendo al otro lado de la playa los materiales del Eiffeliense que forman parte de la Formación Moniello.

Los acantilados y la rasa de batiente de su pie, que se hallan al Oeste de la playa de Arnao, son de acceso casi restringido a momentos de bajar y son el resultado de la explotación de una antigua cantera. La sucesión se halla invertida y está muy fallada, lo que dificulta el seguimiento de las capas (Fig. 24A de FERNÁNDEZ *et al.*, 1995). Las dos visitas que se realizaron a esta localidad no nos permitieron localizar más ejemplares de la esponja encontrada aquí por los Drs. Royo Gómez y Gómez de Llarena en 1936, pero sí abundantes ejemplares de crinoideos (*Triblyocrinus*), además de una asociación rica en briozoos (*Fenestella*) y braquiópodos (*Uncinulus*, *Fimbrispirifer*). Los dos ejemplares estudiados se conservan en caliza gris, por lo que podemos descartar que se hallaran en los niveles de margas y lutitas, pero no nos permiten definir su nivel de procedencia.

Polentinos (Palencia)

La localidad de Polentinos se halla en el cauce de un arroyo, junto a una senda sin asfaltar, a unos 800 m al oeste del pueblo de Polentinos. A este pueblo se accede por la carretera comarcal PP-2111, que sale de la N-627 entre Cervera de Pisuerga y San Salvador de Cantamudá, y cruza sobre el Embalse de Requejada. Las coordenadas del afloramiento son 42° 56' 30" Norte y 4° 32' 20" Oeste, y está en la Hoja n° 106 Camporredondo de Alba del Mapa Geológico (LOBATO *et al.*, 1985). Las capas estudiadas pertenecen a la Formación Abadía. Esta Formación se encuentra a techo de la Formación Lebanza, que está constituida por calizas margosas, y a muro de las pizarras y calizas nodulosas de la Formación Gustalapedra (LOBATO *et al.*, 1985).

En la zona de estudio RODRÍGUEZ FERNÁNDEZ (1994) distingue varios miembros dentro de los 165 m de la Formación Abadía y, al igual que JAHNKE *et al.* (1983), separa el último miembro, de litología principalmente caliza, como Formación Polentinos. De muro a techo reconoce el Miembro Cortés, con 55 m de lutitas y algunos niveles de limolitas, areniscas y calcarenitas; seguido del Miembro Requejada, con 15 m de calizas nodulosas, el «Miembro Pizarroso de la Formación Arauz» (*sensu* JAHNKE *et al.*, 1983), de 80 m, y el Miembro Lezna compuesto por 15 m de intercalaciones de calizas nodulosas y lutitas margosas. La esponja fósil se ha encontrado en las limolitas del Miembro Cortés, de la base de la Formación Abadía, y por tanto esta esponja tiene una edad Zlichoviense Superior, Emsiense. En esta Formación también se han encontrado, según LOBATO *et al.* (1985), tabulados (*Favosites*), corales solitarios, trilobites (*Asteropige*, *Spinidonthochile*, *Phacops*), braquiópodos (*Spirifer*, *Dalmanella*), goniatites (*Mimagoniatites* spp.), ammonoideos (*Erbenoceras*), ortocerátidos, tentaculites, gasterópodos y diversos icnofósiles.

En el margen sur del arroyo, que se dirige hacia el SE pasando junto al pueblo, afloran las capas de lutitas y limolitas donde fue encontrada la esponja hexactinélida. Parte de estos niveles detríticos, menos resistentes a la erosión, conforman el cauce del arroyo y están parcialmente ocultos por cantos rodados. Los estratos presentan dirección 90° Este y buzan 65 a 70° Sur. Los niveles donde apareció la esponja tienen un espesor de 7 m y consisten en limolitas con intercalación de niveles más lutíticos. Este tramo se halla mayoritariamente cubierto y sólo se encuentra bien expuesto en las márgenes del arroyo. En estos niveles hemos encontrado, además de la esponja, fragmentos de trilobites y artejos de crinoides, así como moldes de corales. A techo de este tramo de limolitas y lutitas, que corresponde a la parte más alta del Miembro Cortés, hay un banco de 2 m de caliza masiva con corales, crinoides y goniatites que corresponde ya a las calizas del Miembro Requejada.

CARBONÍFERO

Las Pilitas 2 (Badajoz)

Esta localidad se encuentra enclavada en la Hoja n° 858 Zafra del Mapa Geológico (ODRIOZOLA *et al.*, 1983), en la provincia de Badajoz. El afloramiento se

encuentra en la margen derecha de la Rivera de Robledillo que cruza la carretera que se dirige hacia Fuente del Maestre y que arranca de la N-432, entre Los Santos de Maimona y Santa María. Sus coordenadas son 38° 29' 30" Norte y 6° 28' Oeste. La localidad se ubica en la Cuenca Carbonífera de Los Santos de Maimona, que es una de las áreas más importantes del Carbonífero inferior de la Zona de Ossa Morena. Esta cuenca está definida por importantes fracturas de dirección Noroeste-Sureste, formando una banda de 11 Km de longitud por 1 a 3 Km de anchura. Los materiales de la cuenca son rocas sedimentarias de origen terrígeno y carbonático, así como materiales vulcanoclásticos, con una sucesión de más de 1.000 m de potencia. La complicada estructura de la cuenca ha presentado problemas de interpretación, desde el inicio del estudio de la zona (GONZALO & TARÍN, 1879), y no fue hasta la segunda mitad de la década de los setenta, y principios de los años ochenta del siglo XX, cuando se establece una correcta y más detallada sucesión estratigráfica. A principios de los noventa (SÁNCHEZ *et al.*, 1991) definen cuatro unidades, que más tarde serían revisadas por RODRÍGUEZ *et al.* (1992) diferenciando las ocho unidades (numeradas de 0 a 7) hoy en día aceptadas para la cuenca. Existen dos interpretaciones alternativas en cuanto a su génesis: la que la define como una secuencia regresiva de edad principalmente Tournaisiense (GÓMEZ VALENZUELA, 1989), y la que afirma que se trata de una secuencia transgresiva de edad Viseense, quizá alcanzando el Namuriense (RODRÍGUEZ, 1992). Las esponja descrita de esta localidad fue encontrada en la sección de Las Pilitas 2, en materiales que corresponden a la Unidad 6. Esta Unidad presenta una alternancia de calizas bioclásticas, margas encriníticas, con numerosos restos fósiles, y limolitas negras, no sobrepasando su potencia los 30 m. Su contenido en fósiles incluye: corales, principalmente de la fauna de *Cyathaxonia*, braquiópodos, crinoides, briozoos, foraminíferos y algas. La Unidad 6 aflora en la mitad noroccidental de la Cuenca, y de acuerdo con RODRÍGUEZ (1992) se depositó durante el Asbiense/Brigantiense, en el Viseense Superior (Carbonífero inferior).

La sección de Las Pilitas 2 se ha levantado en la margen derecha de la ribera, y está constituida por 45 m de sedimentos, con numerosos tramos cubiertos, pero destacando cinco niveles calizos con algunas intercalaciones de lutitas. A pocos metros del techo de la sección, bajo un tramo de 1,5 m de calizas, se diferencia un nivel de margas brechoides (L.P-2/8), muy

rico en restos fósiles de invertebrados y algas (RODRÍGUEZ *et al.*, 1992). En este nivel abundan los fósiles rodados, como es el caso de la esponja *Stereodictyum*.

Sierra de la Estrella (Córdoba)

La localidad en la Sierra de la Estrella, está a 3 Km al SE del pueblo de Espiel (Córdoba), y se accede a ella siguiendo por el camino de la Ermita de la Virgen de la Estrella. La zona de estudio (38° 09' Norte, 5° 00' Oeste) se encuentra al Este de la ermita, en la ladera suroriental de la sierra, en la Hoja nº 901 Villaviciosa de Córdoba del Mapa Geológico (APALATEGUI *et al.*, 1985).

La Sierra de la Estrella está enclavada en el sector norte del Área de Guadiato, que se considera parte de la Zona Norte de Ossa-Morena. Los límites del Área de Guadiato están definidos por la tectónica local, que ha dado como resultado una banda de entre 3 y 8 Km de anchura y 100 Km de longitud, con una dirección ENE-OSO. En este sector CÓZAR & RODRÍGUEZ (1999a) han definido tres unidades. La Unidad del Fresnedoso, de facies Culm, interpretada como turbiditas y tempestitas, de edad Viseense Superior. La Unidad Sierra del Castillo, constituida por grandes bloques calizos alóctonos, entre los que destacan la Sierra del Castillo, la Sierra de la Estrella y Sierra Boyera. La potencia de la unidad, aunque difícil de medir con precisión, se estima en más de 400 m. La edad de las calizas, y concretamente las de los afloramientos aquí estudiados, la han situado CÓZAR & RODRÍGUEZ (1999b) en la Biozona 15 de foraminíferos (*sensu* MAMET, 1974), que corresponde al Asbiense/Brigantiense, Viseense Superior (Carbonífero inferior). Por último, la Unidad de San Antonio-La Juliana está formada por sedimentos de origen tanto detrítico como carbonatado, con una edad Serpujoviense. Los contactos entre las distintas unidades son mecánicos debidos a movimientos tectónicos, tanto sin-deposicionales como post-deposicionales, con lo que es difícil definir con exactitud las relaciones genéticas entre ellas.

La sección levantada en la localidad de la Sierra de la Estrella consiste en 110 m de margas (mayoritariamente cubiertas), con intercalaciones de calizas bioclásticas, calizas masivas con cavidades estromatocíticas, brechas calcáreas y conglomerados (RODRÍGUEZ-MARTÍNEZ *et al.*, 2000). El montículo al pie del cual se encontraron los ejemplares de la

esponja hexactinélida estudiada aquí corresponde al tramo 17 de la columna de CÓZAR (1998). Este tramo corresponde a un biohermo constituido por caliza gris masiva. Los dos ejemplares de la esponja fósil proceden de este montículo, aunque uno se encontró rodado al pie del tramo.

Villafeliz (León)

La localidad se sitúa en las cercanías del pueblo de Villafeliz (León) y a ella se accede por una senda no asfaltada que sale hacia el nordeste de la citada población. A una distancia de un kilómetro se encuentra el afloramiento, en la ladera de la colina a la izquierda de esta senda, aproximadamente a la altura de un collado (42° 57' Norte, 5° 58' 30" Oeste). Estas coordenadas se hallan en la Hoja nº 102. Los Barrios de Luna del Mapa Geológico (SUÁREZ RODRÍGUEZ *et al.*, 1990).

Las esponjas aparecen por encima de los niveles calizos masivos, típicos de la Formación Valdeteja (Bashkiriense), y por debajo de las capas lutíticas características de la base de la Formación San Emiliano (Bashkiriense-Moscoviense), por lo que se puede deducir que correspondan a la transición entre Valdeteja y San Emiliano. La edad de estas capas puede considerarse Bashkiriense superior (Carbonífero superior). Según RODRÍGUEZ FERNÁNDEZ *et al.* (en SUÁREZ RODRÍGUEZ *et al.*, 1990) en este área la Formación Valdeteja tiene una morfología de aspecto dómico, con base isócrona plana y techo diacrónico y monticular, que lateralmente pasa a los materiales detríticos de la Formación San Emiliano. En esta transición lateral de materiales carbonáticos a detríticos aparecen los niveles de biohermos con esponjas. Los fósiles de las esponjas se hallan en su mayoría formando parte de estas estructuras, aunque algunas se encuentran rodadas al pie de éstas.

La sección se ha levantado sobre las calizas, con zonas dolomitizadas, de la zona alta de la Formación Valdeteja, y bajo las lutitas de la Formación San Emiliano. La dirección y buzamiento de las capas es de 94°E/55°, en la base de la sección, pero cambia a 110°E/55° en el tramo VF4. De muro a techo se han reconocido los siguientes tramos (Fig. 2):

- Muro: Dolomías oquerosas indiferenciadas.
 VF1: 2,5 m. Dolomías tableadas, bien estratificadas, en capas de 0,1 a 0,4 m.
 VF2: 4 m. Dolomías masivas, parcialmente cubiertas.

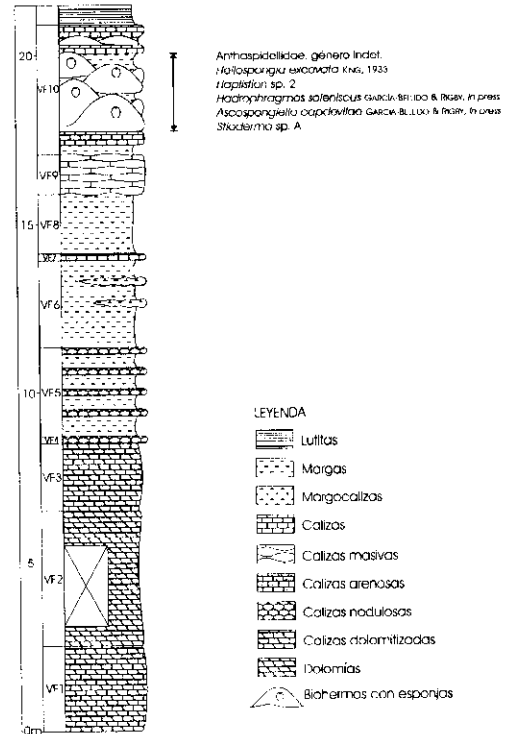


Figura 2.- Columna estratigráfica de la sección de la localidad de Villafeliz (León, España) Formación San Emiliano, Bashkiriense superior, Carbonífero superior.

Figure 2.- Stratigraphic column of the section at the Villafeliz locality (León, Spain), San Emiliano Formation, upper Bashkiriense, upper Carboniferous.

- VF3: 2 m. Calizas dolomitizadas masivas. Packstone de crinoides y litoclastos.
 VF4: 0,2 m. Banco de caliza nodulosa. Wackestone?
 VF5: 2,6 m. Alternancia de tramos de calizas nodulosas, de 0,2 m de espesor, con estructuras algales oncoidales y litoclastos y restos de esponjas, con tramos de margas con braquiópodos y crinoides.
 VF6: 2,5 m. Margas con litoclastos y un par de tramos margocalizos no continuos, de base y techo irregulares, de 20 y 25 cm de espesor.
 VF7: 0,3 m. Calizas arenosas de colores ocre y violáceos, con litoclastos.
 VF8: 1,7 m. Margas.
 VF9: 1,2 m. Calizas masivas.
 VF10: 3,95 m. Calizas tableadas (tres tramos de 0,4 m) y biohermos de esponjas (dos tramos de 2,4 m y 0,35 m) con alguna variación lateral; con algunos niveles no continuos intercalados

de margas pardas. Los fósiles de las esponjas se hallan en su mayoría *in situ*, formando parte de los biohermos. El tramo final del nivel está constituido por calizas tableadas, algo arenosas o dolomitizadas (?) en su base.

Techo: Lutitas oscuras, características de la Formación San Emiliano.

Vergaño (Palencia)

Las tres localidades en las que se han recogido fósiles se encuentran al NE del pueblo de Vergaño, Palencia, al que se llega por la carretera comarcal PV-2126, desde la carretera P-212 de Aguilar de Campoo a Cervera de Pisuerga. A la más alejada (VR4), en la parte alta de Sierra Corisa se accede más fácilmente desde Herrerueta de Castillería y dirigiéndose hacia el sureste, subiendo al vértice geodésico (1.458 m) que culmina el crestón de las calizas de Sierra Corisa. A las dos localidades más cercanas a Vergaño (VR1 y VR3) se accede por un camino que se dirige hacia el nordeste, paralelo al Arroyo de Vergaño. Las tres localidades se hallan en la Hoja nº 107 Barruelo de Santullán del Mapa Geológico (WAGNER *et al.*, 1984). Sus coordenadas son 42° 54' Norte y 4° 24' Oeste. Los fósiles se han encontrado en materiales que corresponden a la Formación Vergaño, que en este área forma parte del Sinclinal de Castillería. Esta Formación está delimitada a muro por los bancos masivos de areniscas del tramo superior de la Formación Vañes, y a techo por una falla que lo separa de los sedimentos posteriores a la fase tectónica Leónica, que aquí corresponden a la Formación Ojosa, con materiales deltaicos: desde calizas y margas a areniscas (WAGNER *et al.*, 1984). La Formación Vergaño fue definida por VAN DE GRAAFF (1971), y en ella se distinguen varios tramos. Un primer tramo de areniscas con estratificación cruzada, seguido de dos tramos de lutitas con intercalaciones finas de limolitas y areniscas, separados por niveles de calizas que acunían lateralmente, un tramo turbidítico y en su parte más alta, el Miembro Caliza de Sierra Corisa, con 300 m de calizas, con intercalaciones de margas y lutitas. En cuanto a su contenido paleontológico, la Formación Vergaño presenta tanto restos de organismos marinos como de restos vegetales continentales: foraminíferos (*Millerella*, *Fusulina*, *Fusulinella*), corales (*Axolithophyllum*, *Petalaxis*), braquiópodos (*Pulsia*, *Linoproductus*), gasterópodos (*Bucaniopsis*, *Platyceras*), bivalvos (*Limipecten*, *Astartella*) y flora

(*Linopteris*, *Lobatopteris*) (WAGNER *et al.*, 1984). La Formación Vergaño se considera de edad Moscoviense superior (Carbonífero superior).

Las tres localidades donde se han recogido los fósiles de poríferos se encuentran en la base del miembro superior de la Formación Vergaño, concretamente en los niveles con margas y lutitas, de pocos metros de espesor, que se encuentran entre la primera y segunda unidad de calizas del Miembro Sierra Corisa. En cuanto a su edad, VILLA (com. pers., 2000) afirma: «las muestras [de VR4] son todas del Moscoviense superior (Myachkovsky); la precisión [respecto a VAN GINKEL (1965)] es que se puede aportar que se trata del Myachkovsky superior, no del inferior, como se había dicho inicialmente. Pero ni siquiera en la muestra más joven se alcanza el Kasimoviense. Las asociaciones son fundamentalmente especies de [fusulínidos del género] *Fusulinella* de los grupos *F. schwageroides* y *F. pseudobocki*».

VR1 es la localidad más cercana al pueblo, que se halla a 1.500 m en dirección SO, y está junto al camino. La sección tiene casi 15 m, y se inicia con 1 m de calizas, seguido por 2 m de lutitas finas muy cuarteadas, en las que se han encontrado esfinctoos, braquiópodos y fragmentos de crinoides. Los ejemplares se disponen paralelos a la estratificación, y no en posición de crecimiento, aunque bastante completos (p.ej. Lám. 3, Fig. 1 de VAN DE GRAAFF, 1971) por lo que suponemos que de haber sido transportados, el área de origen no estaría muy lejana. Sobre este tramo se dispone un nivel con *Zoophycos* que indica condiciones tranquilas y aguas someras o intermedias (SEILACHER, 1967), seguido de un tramo cubierto de 2 m que se continúa con 0,75 m de calizas. Por encima de las calizas hay de nuevo un tramo cubierto de unos 6 m, continuados por las calizas masivas de unos 3 m de espesor, que constituyen la base de la segunda banda del Miembro Caliza de Sierra Corisa (*sensu* VAN DE GRAAFF, 1971).

VR3 se sitúa unos 500 m al NE de VR1, siguiendo el arroyo. Las capas en las que se encontraron los esfinctoos, acompañados de otros restos, están 10 m por debajo del muro de la segunda banda del Miembro Caliza de Sierra Corisa. Se trata de un tramo de margas anaranjadas de 2 m de potencia.

VR4 está a 50 m al ENE de la segunda cumbre de Sierra Corisa (1.451 m), en el estrechamiento de una banda de margas que aflora entre los tramos masivos de calizas. De estos tramos masivos, de considerable potencia, el que está inmediatamente por encima del afloramiento es el que constituye el crestón de Sierra Corisa.

Ándara (Cantabria)

El afloramiento estudiado se encuentra en la cota 1.900 m, a 4,5 Km al SE de Sotres (Asturias), pero al otro lado de la divisoria provincial con la Comunidad Autónoma de Cantabria. A la localidad de Ándara se accede desde la carretera de Sotres a Tresviso, subiendo por la senda de montaña que llega al Refugio de Ándara, entre los picos de Mancondiú y Mazarrasa. Se continúa el ascenso hasta el circo glaciario de Ándara, pasando junto a las Minas de la Providencia, ahora abandonadas. Las calizas del oeste del circo, bajo un llamativo peñón conocido como Castillo del Grajal, se han erosionado casi paralelas a la superficie de estratificación y corresponden a la Formación Picos de Europa. Esta formación presenta una base diacrónica (Bashkiriense a Moscoviense inferior) sobre el techo de la Formación Valdeteja, y está constituida por 550 m de calizas, en las que se han reconocido dos miembros, el inferior de calizas tableadas oscuras y el superior de calizas masivas blancas o rosadas. El techo se considera de edad Moscoviense tardío a Kasimoviense temprano (VILLA *et al.*, 2000). Las coordenadas del afloramiento son 43° 12' 30" Norte, 4° 42' 30" Oeste, y está en la Hoja nº 56 Carreña-Cabrales del Mapa Geológico (MARTÍNEZ GARCÍA *et al.*, 1984). El coral *Lophophyllidium* y otros corales encontrados en esta asociación nos indica que estos materiales son de edad Moscoviense terminal, Carbonífero superior.

El afloramiento consiste en calizas masivas, erosionadas casi paralelamente a la estratificación, por lo que queda expuesta una gran superficie. Hemos reconocido la presencia de tres tramos distintos (Fig. 3). Un primer tramo (AN-1), de 5 m de potencia, de caliza gris masiva, con abundantes crinoides, y algas filoides en niveles diferenciados. Un segundo tramo (AN-2), de 2 m, de caliza brechoide, con bioclastos y litoclastos, con la siguiente asociación paleontológica: esfinctozoos (*Amblysiphonella*), corales coloniales (*Ivanovia podolskiensis*) y solitarios (*Botrophyllum*), quetétidos, braquiópodos y algas filoides. El último tramo (AN-3), constituido por calizas brechoides con colores grises y rojos, tiene 1,5 m de espesor, con una gran superficie de exposición de unos 200 m cuadrados. En ella se aprecian fósiles de esfinctozoos (*Amblysiphonella* y *Discosiphonella*), que son mayoritarios, acompañados por fósiles de corales solitarios (*Amplexocarina* y *Lophophyllidium*), quetétidos, cefalópodos (Nautiloides), gasterópodos, braquiópodos, crinoides y algas filoides. La

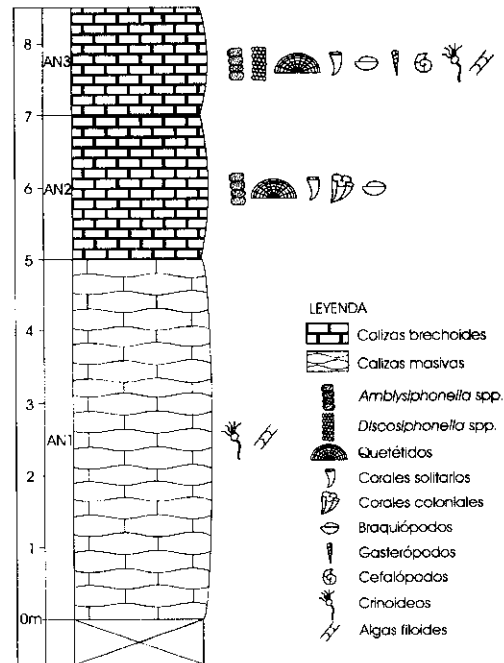


Figura 3.- Columna estratigráfica de la sección de la localidad de Ándara (Cantabria, España), Formación Picos de Europa, Moscoviense terminal, Carbonífero superior.

Figure 3.- Stratigraphic column of the section at the Ándara locality (Cantabria, Spain), Picos de Europa Formation, late Moscovian, upper Carboniferous.

naturaleza de la roca, caliza brechoide, dificulta mucho la obtención de material, por lo que la mayoría de los ejemplares han sido estudiados sobre el terreno y su descripción completada con fotografías y calcos (Lám. 4, Figs. 2, 7 y 8). La mayoría de los fósiles de esfinctozoos se hallan dispuestos paralelos al plano de estratificación, por lo que se puede suponer que están resedimentados. Sin embargo su desplazamiento ha debido ser escaso o dentro de un flujo denso, ya que su estado de conservación es bueno y alcanzan dimensiones considerables. La presencia de un ejemplar del género *Lophophyllidium breimeri* nos permite afirmar que se trata de un Moscoviense muy tardío (RODRÍGUEZ, com. pers. 2000).

Demués (Asturias)

La localidad de Demués está emplazada en la vertiente norte de la Cordillera Cantábrica, en la zona asturiana de la región de Picos de Europa. Las coor-

denadas del afloramiento son 43° 18' 40" Norte y 4° 58' 40" Oeste y está en la Hoja nº 55 Beleño del Mapa Geológico (JULIVERT *et al.*, 1984). Desde la carretera AS-114 entre Cangas de Onís y Arenas de Cabrales, en las cercanías de Benia (Onís), sale una carretera hacia el sur que da acceso al pueblo de Demués. A la entrada del pueblo sale a la izquierda una pista no asfaltada, que se dirige hacia el sureste al collado de Lincós. A 1.400 m. en el lado norte de esta pista, comienza la sección, estudiada previamente por SÁNCHEZ DE POSADA *et al.* (1998), donde se encontraron los poríferos estudiados. La memoria del Mapa Geológico (Julivert y Navarro, en JULIVERT *et al.*, 1984) define estos materiales como calizas, areniscas y lutitas del Estefaniense. En trabajos posteriores se han estudiado con mayor detalle las características de la zona, como es el caso de MARTÍNEZ GARCÍA & VILLA (1998), que distinguen varias formaciones en este área de Gamonedo-Cabrales, que estructuralmente corresponde a la franja que queda por delante del cabalgamiento de la Unidad Picos de Europa sobre la Unidad del Ponga. En su trabajo comprueban que esta franja está compuesta a su vez por diversas unidades alóctonas, de relación estructural compleja. Estos autores definen nuevas formaciones entre ellas la Formación Demués, a la cual corresponde la sección estudiada. De ella afirman que aparentemente se halla discordante sobre la Formación Gamonedo intrayacente, y que sus niveles más bajos presentan fusulináceos del Kasimoviense inferior. La sucesión se extendería hasta el Kasimoviense medio, también basándose en la asociación de foraminíferos. El techo está definido por otra discordancia, relacionada con la deformación de la Fase Astúrica. Sobre ella se encuentran las areniscas de los niveles basales de la Formación Puentellés, con flora del Estefaniense B (Kasimoviense Superior). Según SÁNCHEZ DE POSADA *et al.* (1998), los materiales del afloramiento estudiado corresponden al Moscoviense terminal y Kasimoviense. Carbonífero superior. Estos autores han estudiado una gran variedad de fósiles, tanto de invertebrados como de flora marina. Entre los primeros destacan: esponjas, corales, briozos, braquiópodos, gasterópodos, crinoideos y radiolas de equinoideos, entre los segundos algas dasicladáceas y laminaras (*Archaeolithophyllum*) (GARCÍA-BELLIDO CAPDEVILA, 1999b).

Los materiales en los que se han encontrado los fósiles de esctinozoos y demosponjas se encuentran en la base de la sección, de 220 metros, estudiada por SÁNCHEZ DE POSADA *et al.* (1998) y GARCÍA-BELLIDO

CAPDEVILA (1999b). Esta sección presenta una litología variada: calizas, margas, lutitas, conglomerados calcáreos, areniscas, limolitas y capas de carbón. Los primeros 30 m están principalmente compuestos por margas, donde se hallaron los restos de poríferos, alternando con algunos niveles decimétricos de calizas, calizas algales y calcilitas. En la parte media de la sección las margas se hacen más escasas y empiezan a predominar las lutitas. Cuando reaparecen los niveles margosos en la parte alta de la sección, no se encuentran restos de poríferos.

TAXONES DE PORIFERA ENCONTRADOS

El estudio sistemático (GARCÍA-BELLIDO CAPDEVILA, 2002) ha permitido el reconocimiento de la presencia de numerosos taxones de espongiarios en el Paleozoico de la Península Ibérica: en total se han identificado 17 géneros, 12 de los cuales son citados por primera vez en la Península Ibérica (señalados con *), así como 20 especies, 14 de las cuales son citadas por primera vez en la Península Ibérica (señalados con *) y 3 fascículos radiculares. Entre estos taxones se han descrito 5 géneros nuevos y 7 especies nuevas, además de 3 especies que, a pesar de ser diferentes de cualquier taxón descrito hasta la fecha, han debido ser dejadas en nomenclatura abierta, a causa del estado de conservación de sus ejemplares:

Filo PORIFERA GRANT, 1836

Clase DEMOSPONGEA SOLLAS, 1875

Subclase CERACTINOMORPHA LEVI, 1973

Orden MONAXONIDAS SOLLAS, 1883

Familia Leptomitidae DE LAUBENFELS (*In*: MOORE, 1955)

Género *Leptomitus* WALCOTT, 1886 *

Leptomitus cf. *Leptomitus lineatus* (WALCOTT, 1920) *

Orden LITHISTIDA SCHMIDT, 1870

Suborden ORTHOCLADINA RAUFF, 1893

Familia Anthaspidellidae MILLER, 1889

Género indeterminado

Suborden RHIZOMORINA ZITTEL, 1878

Familia Haplistidae DE LAUBENFELS (*In*: MOORE, 1955)

Género *Haplistion* YOUNG & YOUNG, 1877 *

Haplistion sp. 1 *

Haplistion sp. 2 *

Orden PERMOSPHINCTA TERMIER & TERMIER, 1977

Suborden PORATA SEILACHER, 1962

Familia Sebergasiidae STEINMANN, 1882

Subfamilia Sebergasiinae SENOWBARI-DARBYAN, 1990

Género *Amblysiphonella* STEINMANN, 1882

Amblysiphonella barroisi STEINMANN, 1882

Amblysiphonella carbonaria (STEINMANN, 1882)

Subfamilia Cystothalamiinae GIRTY, 1908

Género *Cystothalamia* GIRTY, 1908 **Cystothalamia vandegraaffi* GARCÍA-BELLIDO, SENOWBARI-DARYAN & RIGBY, en prensa *Género *Discosiphonella* INAI, 1936*Discosiphonella mammosa* (KING, 1943)*Discosiphonella maior* (VAN DE GRAAFF, 1969)

Suborden APORATA SEILACHER, 1962

Familia Thaumastocoeliidae OTT, 1967

Subfamilia Thaumastocoeliinae SENOWBARI-DARYAN, 1990

Género *Sollasia* STEINMANN, 1882*Sollasia ostiolata* STEINMANN, 1882

Subclase CLAVAXINELLIDA LÉVI, 1956

Orden EPIPOLASIDA SOLLAS, 1888

Familia Heliospongiidae FINKS, 1960

Género *Heliospongia* GIRTY, 1908 **Heliospongia excavata* KING, 1933 *Género *Coelocladia* GIRTY, 1908 **Coelocladia spinosa* GIRTY, 1908 *

Clase HEXACTINELLIDA SCHMIDT, 1870

Subclase AMPHIDISCOPHORA SCHULZE, 1887, emend. SCHRAMMEN, 1924

Orden AMPHIDISCOSA SCHRAMMEN, 1924

Familia Pelicaspongiidae RIGBY, 1970

Género *Asturiaspongia* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa)**Asturiaspongia aqualiforma* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa) *Género *Estrellaspongia* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa) **Estrellaspongia irregulara* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa) *Género *Hadrophragmos* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa) **Hadrophragmos soleniscus* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa) *Género *Ascospongiella* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa) **Ascospongiella capdevilae* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa) *

Orden RETICULOSA REID, 1958

Superfamilia Protospongioidea HINDE, 1887

Familia Protospongiidae HINDE, 1887

Género *Protospongia* SALTER, 1864*Protospongia iberica* RIGBY, GUTIÉRREZ-MARCO, ROBARDET & PIÇARRA, 1997Género *Iberospongia* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa) **Iberospongia globulara* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa) *

Superfamilia Dictyospongioidea HALL & CLARKE, 1899

Familia Stereodictyidae FINKS, 1960

Género *Stereodictyum* FINKS, 1960 **Stereodictyum orthoplectum* FINKS, 1960 *

Superfamilia Brachiospongioidea FINKS, 1960

Familia Stödermatidae FINKS, 1960

Género *Stöderma* FINKS, 1960 **Stöderma perforata* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa) **Stöderma* sp. A GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa) *

Además de los taxones aquí mencionados, se han recogido tres muestras con densos haces de espículas que constituyen el anclaje al sustrato de esponjas de Clase y Orden indeterminado. Éstos han sido denominados Fascículo radicular A, B y C.

PALEOECOLOGÍA

Dada la heterogeneidad de los afloramientos estudiados, tanto en lo concerniente a su edad, como en cuanto a los ambientes en los que se depositaron, se ha realizado el análisis paleoecológico según localidades, ordenadas de más antigua a más moderna.

MURERO (CAESARAGUSTIENSE, CAMBRICO MEDIO; ZARAGOZA)

La esponja *Leptomitus lineatus* (WALCOTT, 1920) se desarrollaba verticalmente sobre el fondo marino y podía crecer hasta alcanzar los 36 cm de altura (RIGBY, 1986). El espécimen del braquiópodo *Micromitra* (Lám. 1, Fig. 1), adherido a cierta distancia de la base de la esponja, adquiría con ello altura sobre el lecho marino. Las largas y finas quetas que se preservan en el manto de este género de braquiópodo, en algunos ejemplares procedentes de Burgess Shale (Cámbrico Medio, Canadá), sugieren un modo de vida epibiótico, ya que la vida sobre el fondo marino hubiera obstruido el aparato filtrador (BRIGGS *et al.*, 1994, p. 103). Su posición, adherido a las partes altas de la esponja, le permitirían acceder a las partículas alimenticias en suspensión, y quizá aprovechar las corrientes de agua generadas por la propia esponja (WHITTINGTON, 1985), pero no existen evidencias claras que lo confirmen. De cualquier manera, su posición presentaría una ventaja sobre otros braquiópodos, en su mayoría bentónicos sésiles. La relación no parece aportar beneficio a la esponja, aunque tampoco parece que le produzca daño alguno, por lo que se puede considerar como un caso de comensalismo (GARCÍA-BELLIDO CAPDEVILA, 1999a). Sin embargo, éste no es el primer caso de este tipo de relación

interespecífica registrado entre fósiles de esponjas y de braquiópodos, casos similares están bien documentados en fósiles de Burgess Shale. La asociación entre la esponja *Pirania* y los braquiópodos *Nisusia*, *Micromitra* y *Dyctionina* está bien documentada (RIGBY, 1986), relación que también se ha observado entre la esponja *Vauxia gracilentia* y *Micromitra* (GARCÍA-BELLIDO CAPDEVILA, 2000).

En cuanto a la reconstrucción paleoambiental, GOZALO (1995) afirma que los materiales de esta Formación se depositaron durante un pulso transgresivo continuo que produjo condiciones de tipo sublitoral profundo, o incluso infralitoral. Estas circunstancias determinarían el desarrollo de un ambiente no protegido, caracterizado por la presencia de trilobites polímeros cosmopolitas (Paradoxididae) y trilobites miómeros (Agnostidae), considerados estos últimos como organismos pelágicos, típicos de mares abiertos.

BARRANCOS (WENLOCK, SILÚRICO; PORTUGAL)

La asociación de fósiles encontrada en la localidad de Barrancos, compuesta principalmente por graptolitos, acompañados por ortocerátidos, braquiópodos, crinoides y esponjas, todos en escaso número, indica un registro dominado por elementos pelágicos, característico de ambientes profundos, pero acompañados

por algunos elementos bentónicos, con lo que se puede suponer que no se trata de medios de plataforma distal profunda. El número de ejemplares de esponja no es elevado, pero sí presentan una cierta diversidad, habiéndose citado en esta localidad tres taxones: *Protospongia iberica* RIGBY, GUTIÉRREZ-MARCO, ROBARDET & PICARRA, 1997, *Diagoniella* sp. y *Gabelia?* sp. Nos hallaríamos pues en un ambiente de decenas a un centenar de metros de profundidad. Estos datos están en consonancia con los datos litológicos, ya que los fósiles se encuentran en el *black shales*. Durante el Silúrico se produjo una subida generalizada del nivel del mar, a consecuencia del deshielo motivado por el desplazamiento de Gondwana hacia latitudes algo más templadas del hemisferio sur. Las esponjas encontradas corresponden a hexactinélidas (Lám. 1, Fig. 2), que son habituales en fondos profundos de mares templados y fríos. En la región de Barrancos se dieron aparentemente condiciones ambientales pobres en oxígeno, que sólo al final del Silúrico se hicieron más oxigenadas y un poco menos profundas (PICARRA, 2000).

ARNAO (EMSIENSE, DEVÓNICO; ASTURIAS)

En los niveles basales de la Formación Aguión, que afloran al oeste de la Playa de Arnao, se distin-

LÁMINA I

Fig. 1.- *Leptomitus* cf. *Leptomitus lineatus* WALCOTT, 1886. Murero, Formación Murero, Caesaragustiense, Cámbrico Medio. Ejemplar blanqueado con magnesio. MPZ97/423, vista completa del ejemplar, fragmentado, rodeado por una línea discontinua para facilitar la definición de sus límites. La posición del braquiópodo *Micromitra* sp. se indica con una flecha (escala: 50 mm).

Fig. 2.- *Protospongia iberica* RIGBY, GUTIÉRREZ-MARCO, ROBARDET & PICARRA, 1997. Barrancos, Homeriense Inferior tardío, Wenlock, Silúrico. 98BAR-1b, vista completa del contramolde, donde se pueden distinguir algunas estauractinas formando las cuadrículas típicas del género (escala: 10 mm).

Fig. 3.- *Iberospongia globulara* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa). Polentinos, Formación Abadía, Zlichoviense Superior, Emsiense, Devónico. POLI-1, holotipo, vista oblicua donde se observan las cuadrículas definidas por las hexactinas y parte de la zona aboral con los orificios dejados por los radios del fascículo redicular (escala: 10 mm).

Fig. 4.- *Asturiaspongia aqualiforma* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa). Arnao, Formación Aguión, Emsiense Superior, Devónico. MNCN-I-3565b, paratipo, con dos ejemplares, mostrando los poros inhalantes, de tres tamaños, que cubren su superficie dérmica (escala: 10 mm).

PLATE I

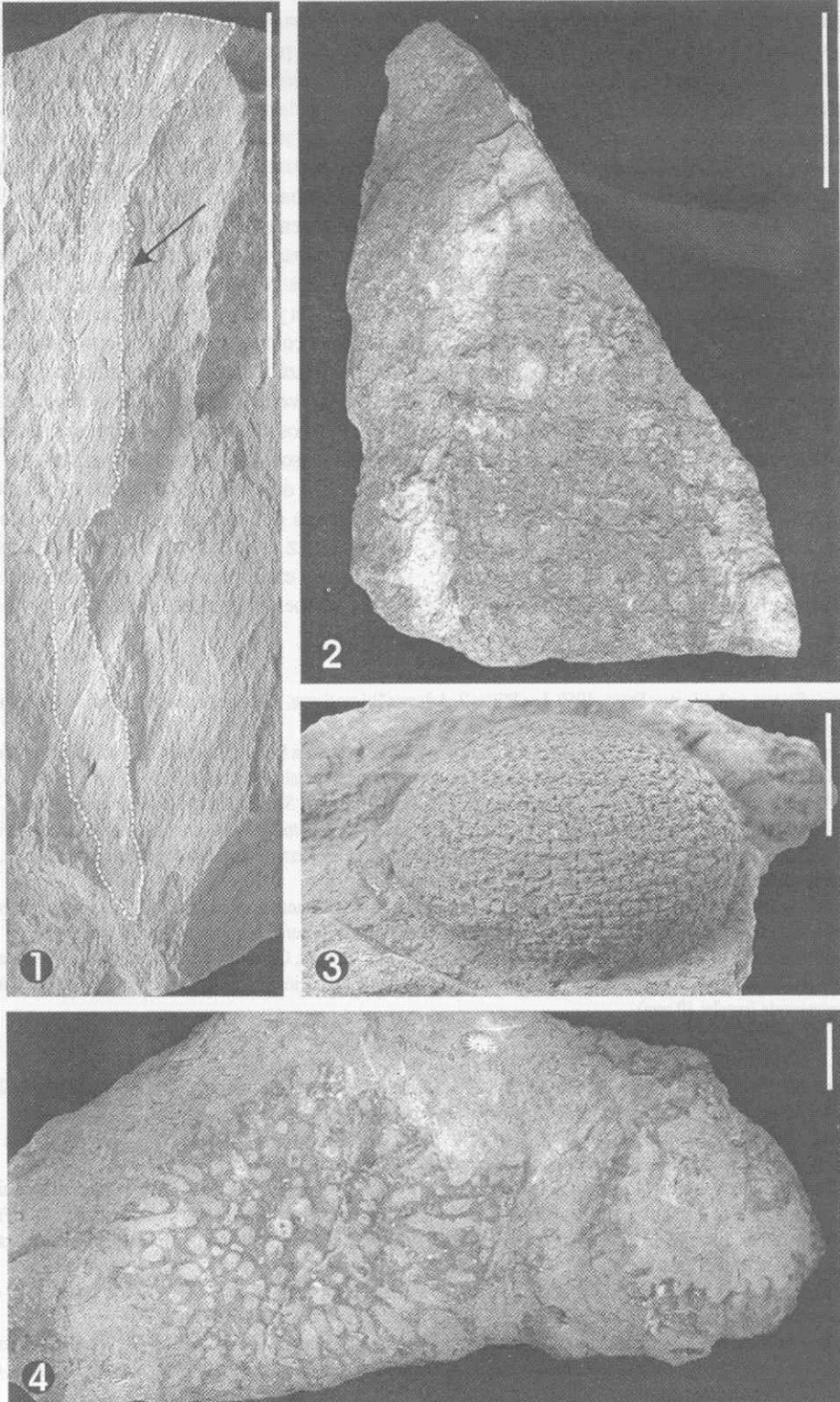
Fig. 1.- *Leptomitus* cf. *Leptomitus lineatus* WALCOTT, 1886. Murero, Murero Formation, Caesaragustian, Middle Cambrian. Specimen whitened with magnesium. MPZ97/423, view of the whole fragmented specimen, surrounded by a dashed line to facilitate the recognition of its boundaries. The position of the brachiopod *Micromitra* sp. is indicated by an arrow (scale bar: 50 mm).

Fig. 2.- *Protospongia iberica* RIGBY, GUTIÉRREZ-MARCO, ROBARDET & PICARRA, 1997. Barrancos, late Lower Homeric, Wenlock, Silurian. 98BAR-1b, complete view of the counterpart, where some stauractines, arranged in quadrules typical of the genus, can be recognized (scale bar: 10 mm).

Fig. 3.- *Iberospongia globulara* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (in press). Polentinos, Abadía Formation, Upper Zlichovian, Emsian, Devonian. POLI-1, holotype, oblique view showing the quadrules defined by hexactines and part of the aboral zone, with the holes left by the dissolved proximal rays of the root tuft (scale bar: 10 mm).

Fig. 4.- *Asturiaspongia aqualiforma* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (in press). Arnao, Aguión Formation, Upper Emsian, Devonian. MNCN-I-3565b, paratype, with two specimen, showing the inhalant pores of three sizes, perforating the dermal surface (scale bar: 10 mm).

LÁMINA 1/PLATE 1



guen tres unidades, de muro a techo: unidad calcárea, unidad pizarrosa-margosa, y unidad de margas verdes y rojas. Las asociaciones fósiles de la unidad calcárea presentan la sucesión ecológica característica de las cuatro fases de desarrollo de un «patch reef» o parche arrecifal (FERNÁNDEZ *et al.*, 1995): fase de estabilización, constituida por barras bioclásticas con briozoos incrustantes, pequeños tabulados y restos de crinoides y briozoos; fase de colonización, con organismos pioneros como tabulados y briozoos ramificados que se asientan sobre las barras bioclásticas; fase de diversificación, poco desarrollada en esta sucesión, pero caracterizada por un aumento en el número de taxones, con alveolítidos dómicos, briozoos laminares, corales rugosos y algunos briozoos ramificados. Por último la fase de dominación, en la que la diversidad disminuye, y se instala un grupo predominante, en primer lugar alveolítidos dómicos, sustituidos posteriormente por briozoos laminares. El tipo de matriz, el contenido en material arcilloso, mayor que en la base de la unidad, y la forma de los organismos encontrados apunta a que este arrecife se desarrolló en un ambiente de plataforma somera y

energía moderada (ÁLVAREZ-NAVA & ARBIZU, 1986). La litología de las muestras que contienen la esponja *Asturiaspongia aqualiforma* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa) (Lám. 1, Fig. 4) corresponde a caliza bioclástica gris, sin contenido arcilloso, característica de la parte baja y media de esta unidad. Al no haber encontrado más ejemplares podemos suponer que las esponjas no eran elementos abundantes, pero que formaban parte integrante del parche arrecifal, probablemente en su fase de diversificación. La unidad pizarrosa-margosa presenta una buena preservación de los restos fósiles (braquiópodos, briozoos ramificados y crinoides) y sedimentos finos, lo que se interpreta como un ambiente poco energético y protegido (quizá formando parte del lagoon). La unidad de margas verdes y rojas contiene abundantes crinoides, briozoos y algunos braquiópodos, reconociéndose cuatro asociaciones distintas, unidas a un aumento progresivo de aporte de terrígenos en forma de arcillas, típicas de ambientes de plataforma continental (FERNÁNDEZ *et al.*, 1995). Durante el Devónico esta plataforma estaría suavemente inclinada hacia el oeste o el noroeste (JULIVERT *et al.*, 1973).

LÁMINA 2

Fig. 1.- *Stereodictyum orthoplectum* FINKS, 1960. Las Pilitas 2, Asbense/Brigantiense, Viseense Superior, Carbonífero inferior. LP2/8-1, fragmento completo blanqueado con magnesio (escala: 10 mm).

Fig. 2.- *Estrellaspongia irregulara* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa). Sierra de la Estrella, Unidad Sierra del Castillo, Viseense, Carbonífero inferior. 98SSEC-2, paratipo, mostrando el sinuoso sistema de canales (escala: 50 mm).

Figs. 3-4.- Familia Anthaspidellidae, género indeterminado. Villafeliz, Formación San Emiliano, Bashkiriense superior, Carbonífero superior. 3.- 99VI-69, vista del ejemplar más completo, con los «travesaños» de dendroclonas interconectadas, característicos de la Familia Anthaspidellidae (Escala: 10 mm); 4.- 99VI-69, detalle de la estructura de escalera formada por las dendroclonas unidas, en el centro de la imagen se aprecia el orificio de un canal longitudinal (escala: 1 mm).

Fig. 5.- *Haplistion* sp. 1. Vergaño, Formación Vergaño, Moscoviense superior, Carbonífero superior. 99VR4-75, vista completa del fragmento conservado, donde se distinguen la disposición tortuosa de los tractos de la pared dérmica (escala: 10 mm).

Fig. 6.- *Haplistion* sp. 2. Villafeliz, Formación San Emiliano, Bashkiriense superior, Carbonífero superior. 99VI-69, vista del ejemplar, parcialmente erosionado, rodeado por una línea discontinua para facilitar la definición de sus límites. En este ejemplar se puede reconocer el espongocele (escala: 10 mm).

PLATE 2

Fig. 1.- *Stereodictyum orthoplectum* FINKS, 1960. Las Pilitas 2, Asbian/Brigantian, Upper Viséan, lower Carboniferous. LP2/8-1, complete fragment of the specimen whitened with magnesium (scale bar: 10 mm).

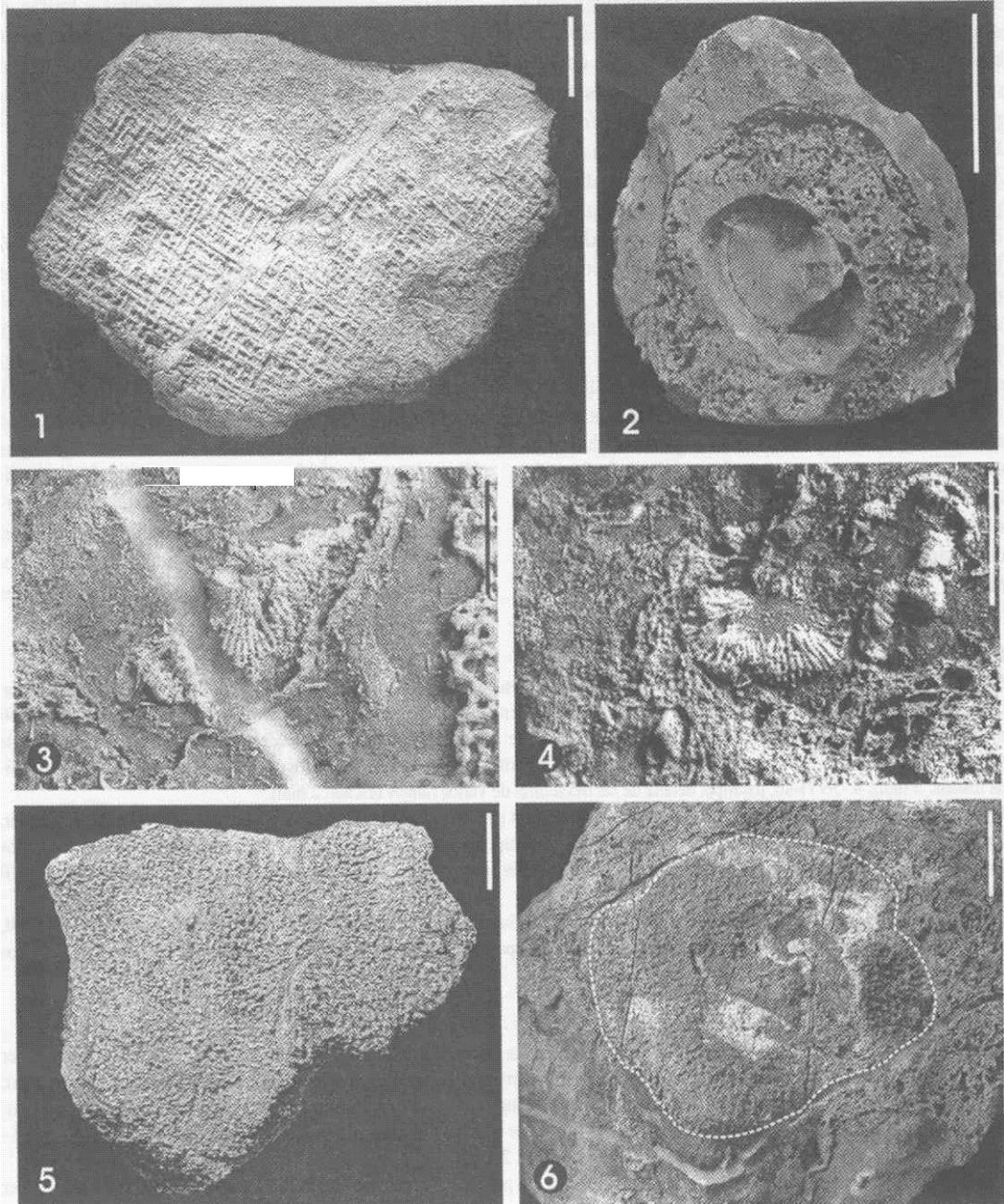
Fig. 2.- *Estrellaspongia irregulara* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (in press). Sierra de la Estrella, Sierra del Castillo Unit, Viséan, lower Carboniferous. 98SSEC-2, paratype, where the sinuous canal system can be recognized (scale bar: 50 mm).

Figs. 3-4.- Family Anthaspidellidae, uncertain genus. Villafeliz, San Emiliano Formation, upper Bashkiran, upper Carboniferous. 3.- 99VI-69, complete view of the most complete specimen, with trabs of interconnected dendroclones, characteristic of the Family Anthaspidellidae (scale bar: 10 mm); 4.- 99VI-69, detail of the ladder structure formed by fused dendroclones, a longitudinal canal can be recognized in the center of the image (scale bar: 1 mm).

Fig. 5.- *Haplistion* sp. 1. Vergaño. Vergaño Formation, upper Moskovian, upper Carboniferous. 99VR4-75, complete view of the preserved fragment, showing the irregular arrangement of the tracts in the dermal wall (scale bar: 10 mm).

Fig. 6.- *Haplistion* sp. 2. Villafeliz. San Emiliano Formation, upper Bashkiran, upper Carboniferous. 99VI-69, complete view of a partially eroded specimen, where the spongocele can be seen in its center; a dashed line has been drawn around the specimen to ease the recognition of its limits (scale bar: 10 mm).

LÁMINA 2/PLATE 2



POLENTINOS (ÉMSIENSE, DEVÓNICO; PALENCIA)

Los niveles fosilíferos de la localidad de Polentinos se incluyen en el Miembro Cortés de la Formación Abadía. Aunque RODRÍGUEZ FERNÁNDEZ (1994) afirma que este miembro es escasamente fosilífero y que únicamente presenta icnofósiles del tipo *Zoophycos*, nosotros hemos encontrado poríferos, corales, restos de trilobites y de crinoides. Del buen estado de preservación de la esponja *Iberospongia globulara* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa) (Lám. 1, Fig. 3), podemos inferir que no sufrió un proceso de transporte, o si éste se dio, fue muy corto. Este dato, junto con la presencia de *Zoophycos*, que nos indica una baja energía en el medio, parece sugerir que los componentes de la asociación fósil encontrada, corales solitarios, trilobites y crinoides, al igual que la esponja, corresponden a elementos autóctonos, que se desarrollaron en estos fondos. Según SEILACHER (1967) la presencia de *Zoophycos* también es indicativa de fondos de poca o media profundidad. Los datos paleoecológicos corroboran la información aportada por los datos sedimentológicos, por lo que durante el depósito de la Formación Abadía se darían condiciones submareales, con baja tasa de sedimentación y poca energía (RODRÍGUEZ FERNÁNDEZ,

1994). GARCÍA-ALCALDE *et al.* (1988) proponen que, desde finales del Praguense se dió un hundimiento de la plataforma, produciendo un ambiente de cuenca profunda que permaneció durante todo el Devónico. El Miembro Cortés, con areniscas en su base y alternancia de calizas, areniscas, limolitas y lutitas en la parte más alta, que tienden a la predominancia de lutitas margosas en los miembros más altos de la formación, representa el inicio de una evolución hacia ambientes más profundos.

LAS PILITAS 2 (VISENSE, CARBONIFERO; BADAJOZ)

La sección levantada en la localidad de Las Pilitas 2 corresponde a la Unidad 6 de RODRÍGUEZ *et al.* (1992). En la parte alta de la sección se encuentra el nivel de margas brechoídes en el que se halló el fragmento de *Stereodictyum orthoplectum* FIKKS, 1960, además de otros bioclastos de gran tamaño como corales, braquiópodos, briozoos, crinoides y algas (RODRÍGUEZ *et al.*, 1992). Se trata de niveles turbidíticos de tipo «debris» característicos del borde externo del talud, por lo que podemos suponer que el ambiente originario del que provienen correspondería a la zona más distal de la plataforma. Muchos

LÁMINA 3

Figs. 1-4.- *Ascospongiella capdevila* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa). Villafeliz, Formación San Emiliano, Bashkiriense superior, Carbonífero superior. 1.- 99VI-14, paratipo, ejemplar completo, en cuya superficie dérmica se aprecian poros y espículas (escala: 50 mm); 2.- 99VI-7a, holotipo, sección longitudinal del ejemplar. Se aprecia el espesor de las paredes y la profundidad de espongocele (escala: 50 mm); 3.- 99VI-14, paratipo, detalle de la superficie dérmica donde se aprecian poros rodeados de espículas de tipo hexactina (escala: 5 mm); 4.- 99VI-40, paratipo, detalle de las hexactinas de varios tamaños (escala: 2 mm).

Fig. 5.- *Hadlophragmos salensis* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa). Villafeliz, Formación San Emiliano, Bashkiriense superior, Carbonífero superior. 99VI4-9A, holotipo, sección pulida con el espongocele en la parte superior de la imagen y la disposición de los anchos canales rectos, perpendiculares a la superficie externa de la esponja atravesando de lado a lado la pared del cuerpo (escala: 10 mm).

Fig. 6.- *Hebospongia excavata* KIROV, 1933. Villafeliz, Formación San Emiliano, Bashkiriense superior, Carbonífero superior. 99VI-100, ejemplar aplanado y discoidal, vista completa inferior, donde se aprecia la disposición radial y concéntrica de los tractos esqueleticos silíceos (escala: 10 mm).

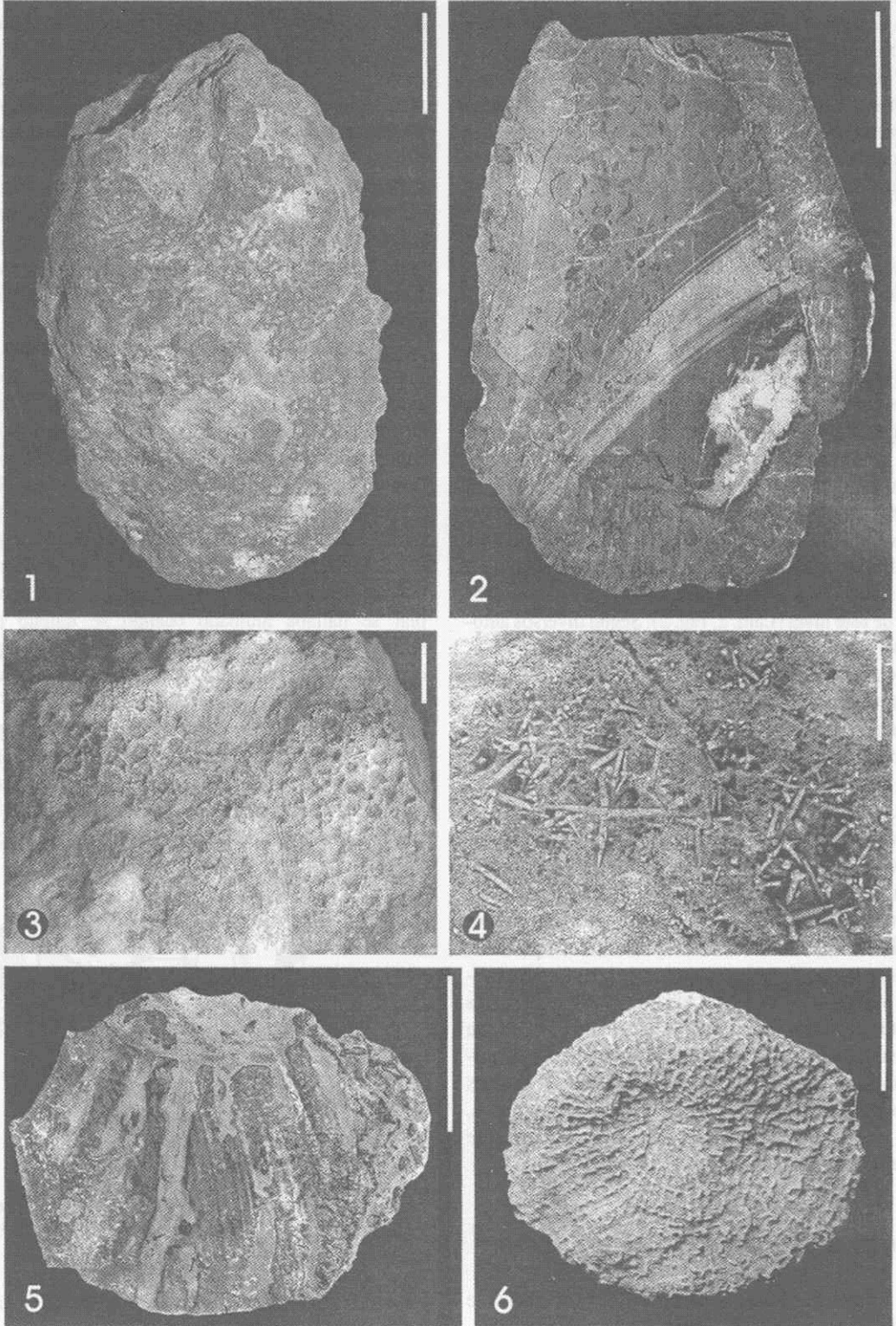
PLATE 3

Figs. 1-4.- *Ascospongiella capdevila* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (in press). Villafeliz, San Emiliano Formation, upper Bashkiran, upper Carboniferous. 1.- 99VI-14, paratype, complete specimen, with pores and spicules covering most of the dermal wall (scale bar: 50 mm); 2.- 99VI-7a, holotype, longitudinal section of the specimen, showing the wide open spongocoel and the thickness of the body walls (scale bar: 50 mm); 3.- 99VI-14, paratype, detail of the dermal surface with pores surrounded by hexactine spicules (scale bar: 5 mm); 4.- 99VI-40, paratype, detail of hexactines of various sizes (scale bar: 2 mm).

Fig. 5.- *Hadlophragmos salensis* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (in press). Villafeliz, San Emiliano Formation, Upper Bashkiran, upper Carboniferous. 99VI4-9A, holotype, polished section, showing the matrix filled spongocoel in the upper part of the image and the arrangement of the straight canals perpendicular to the body wall (scale bar: 10 mm).

Fig. 6.- *Hebospongia excavata* KIROV, 1933. Villafeliz, San Emiliano Formation, Upper Bashkiran, upper Carboniferous. 99VI-100, flattened discoidal specimen, complete view of lower side, where the radial disposition of the silicified skeletal tracts can be recognized (scale bar: 10 mm).

LÁMINA 3/PLATE 3



fósiles están casi completos y poco desarticulados (corales y erinoides), pero el fragmento conservado de la esponja es pequeño (Lám. 2, Fig. 1), por lo que o bien proviene de una zona algo más alejada o se trata de un resto frágil. La única información del ambiente original de la esponja es la presencia, observada en lámina delgada, de dos ejemplares de foraminíferos arqueodiscoides y algunas valvas de ostrácodos integradas en su esqueleto.

SIERRA DE LA ESTRELLA (VISENSE, CARBONÍFERO; CÓRDOBA)

La sección levantada en la localidad de la Sierra de la Estrella presenta la alternancia de margas y calizas. El origen de los ejemplares encontrados de la esponja *Estrellaspongia irregulara* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa), se sitúa, con mucha probabilidad en el nivel 17 de la sección de CÓZAR (1998). El ejemplar definido como holotipo de la especie se encontró rodado al pie de este nivel, y el ejemplar definido como paratipo fue extraído conservando a su alrededor la matriz caliza masiva gris característica de este nivel (Lám. 2, Fig. 2). Según diversos autores (CÓZAR & RODRÍGUEZ, 1999b; RODRÍGUEZ-MARTÍNEZ *et al.*, 2000) este nivel corresponde a una bioconstrucción, debida a la acción microbiana y asociada a poríferos, semejante a los *mud-mounds* de otras cuencas carboníferas, que alcanza una potencia de varias decenas de metros. Dentro de estos biohermos, de aspecto cóncavo, se han reconocido algas dasicladáceas y rodofitas, por lo se deduce que se formaron dentro de la zona fótica al menos en su parte final. Sin embargo, los sedimentos circundantes, constituidos por margas, contienen a menudo corales solitarios de la Fauna de *Cyathaxonia*, típicos de ambientes profundos, como los de plataforma externa y talud (CÓZAR & RODRÍGUEZ, 1999b). Con estos datos podemos deducir que el ambiente en el que se desarrollaron estas esponjas correspondía a bioconstrucciones microbianas considerablemente grandes que se elevaban sobre los fondos marinos profundos, en medios de baja energía y en áreas relativamente alejadas de la costa.

VILLAFELIZ (BASHKIRIENSE, CARBONÍFERO; LEÓN)

El mayor número de esponjas hexactinélidas de toda la Península Ibérica se ha encontrado en la loca-

lidad leonesa de Villafeliz. La sección levantada (Fig. 2) muestra que el tramo más fosilífero está constituido por biohermos de tamaño decimétrico a métrico, formados principalmente por esponjas, entre los que se depositan margas pardas (Fig. 4). El contenido fósil incluye poríferos y restos de corales, briozoos, cefalópodos, ostrácodos y equinodermos. La diversidad de esponjas es media a alta, con cinco taxones definidos: *Ascospongiella capdevilae* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa) (Lám. 3, Figs. 1-4), *Hadrophragmos soleniscus* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa) (Lám. 3, Fig. 5), *Heliospongia excavata* KING, 1933 (Lám. 3, Fig. 6), *Haplition* sp. 2 (Lám. 2, Fig. 6), *Stioderma* sp. A (Lám. 5, Fig. 6) y un representante de la Familia Anthaspidellidae (Lám. 2, Figs. 3-4). Sin embargo la variabilidad es poca, correspondiendo casi la totalidad de los ejemplares de esta localidad a un único taxón *Ascospongiella capdevilae*. En el espongocele del ejemplar designado como holotipo de esta especie se aprecia un relleno geopetal de granoselección positiva, dejando una cavidad posteriormente rellenada por cemento esparítico. El hecho de que esta cavidad se halle en la parte basal derecha (Lám. 3, Fig. 2) indica que el ejemplar se hallaba tumbado cuando se rellenó por sedimento y bioclastos. Las preferencias de las especies antes citadas eran, a juzgar por las características sedimentológicas del tramo en que se encuentran, los ambientes de energía baja a media, pero con algún aporte de terrígenos. Alternando con los momentos de mayor aporte de terrígenos, debieron darse momentos de baja tasa de sedimentación, durante los cuales tenían lugar procesos de bioturbación, ya que

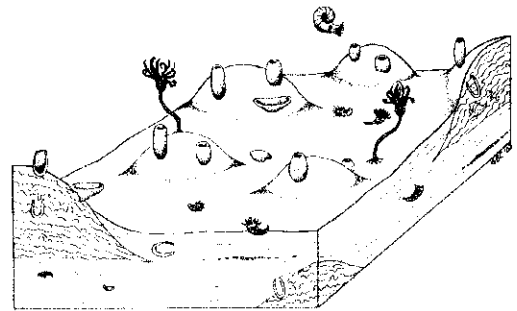


Figura 4.- Reconstrucción paleoecológica del nivel VF10 de la localidad de Villafeliz (León). Formación San Emiliano, Bashkiriense superior. Carbonífero superior.

Figure 4.- Paleoecologic reconstruction of level VF10 of the Villafeliz locality (León). San Emiliano Formation, upper Bashkirian, upper Carboniferous.

algunos ejemplares presentan microperforaciones. A diferencia de las esponjas de los biohermos del Visense, como las encontradas en la Sierra de la Estrella, éstas no se hallan incluidas en tramos calizos masivos, sino que aparecen incluidos en biohermos calizos entre materiales margosos por lo que deducimos que soportaban bien las aguas con abundante material detrítico fino en suspensión. Los ejemplares encontrados de *Ascospingiella capdevilae* tienen forma tubular, que se considera una adaptación a ambientes de tasas de sedimentación moderadamente elevadas, pero dentro de los límites de tolerancia (KRAUTTER, 1998). Otra muestra de adaptación serían los anchos canales que presenta *Hadrophragmos soleniscus* (Lám. 3, Fig. 5), muy diferentes del intrincado y complejo sistema de finos canales de *Estrellaspongia irregulara* que resultarían fácilmente obstruidos en ambientes con alto grado de materiales detríticos finos en suspensión.

VERGAÑO (MOSCOVIENSE, CARBONÍFERO; PALENCIA)

VAN DE GRAAFF (1971) reconoce dentro de la Formación Vergaño varios tipos de facies, que corresponden a sistemas deltaicos y zonas de deposición de carbonatos, que varían lateralmente. También afirma que los fósiles de esfnctozoos se hallan en una facies siliciclástica de grano fino, con sedimentos bioturbados y ligeramente removilizados, y que la presencia de algas dasicladáceas indica que la cuenca de sedimentación tendría escasa profundidad, sólo de algunas decenas de metros. Las evidencias de esta bioturbación se reconocen en forma de microexcavaciones en el interior de algunos ejemplares encontrados de *Discosiphonella maior* (VAN DE GRAAFF, 1969). Según SEILACHER (1967) la presencia de *Zoophycos* implica un ambiente de baja energía con baja o media profundidad. Los esfnctozoos y otras esponjas debieron habitar estos ambientes, o algún lugar cercano, ya que a juzgar por la presencia de ejemplares bastante completos (Lám. 3, Fig. 1 de VAN DE GRAAFF, 1969) el desplazamiento, si lo hubo, no debió ser mucho. Creciendo sobre la superficie de estos esfnctozoos se aprecian diversos tipos de briozoos (p.ej. ciclostomados y trepostomados). Desconocemos si el crecimiento de estos organismos de tipo epizoo tuvo lugar una vez que estos poríferos habían muerto, o si crecieron sobre las partes abandonadas del esqueleto, al quedar desprotegidas de la capa de pinacocitos que los recubría. Durante el Paleozoico la mayoría de los

esfnctozoos se encuentran en sedimentos de plataforma, donde posiblemente habitaban, emigrando más tarde, en el Paleozoico terminal, Pérmico, y especialmente a partir del Triásico, a biotopos arrecifales (SENOWBARI-DARYAN, 1991). A menudo se ha considerado a los esfnctozoos como habitantes de aguas principalmente someras (FAGERSTROM, 1984), pero no se puede descartar que su distribución se extendiera a ambientes profundos, ya que el único representante actual de este grado de organización llega a establecerse a profundidades de hasta 530 m (VACELET, 1988). La diversidad de restos de poríferos es bastante alta, estando representada por esfnctozoos [*Amblysiphonella barroisi* STEINMANN, 1882, *Amblysiphonella carbonaria* (STEINMANN, 1882), *Cystothalamia vandeGraaffi* GARCÍA-BELLIDO, SENOWBARI-DARYAN & RIGBY (en prensa) (Lám. 4, Figs. 5-6), *Discosiphonella mammosa* (KING, 1943), *Discosiphonella maior* (VAN DE GRAAFF, 1969) (Lám. 5, Fig. 2), *Sollasia ostiolata* STEINMANN, 1882] y esponjas *sensu stricto* [*Coelocladia spinosa* GIRTY, 1908, *Stioderma perforata* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa) (Lám. 5, Fig. 5), *Haplition* sp. 1 (Lám. 2, Fig. 5)], así como fascículos radiculares (Lám. 5, Figs. 7-9). En esta misma sección, unos metros por encima se reconoce un horizonte de «seat-earth» (VAN DE GRAAFF, 1971), con restos vegetales *in situ*, lo que parece indicar la posibilidad de una exposición subaérea, lo que implicaría una ligera somerización, causada por un cambio eustático del nivel del mar o debido a causas tectónicas, que elevaron la zona hasta hacerla emerger.

ÁNDARA (MOSCOVIENSE, CARBONÍFERO; CANTABRIA)

La Formación Picos de Europa formaba parte, al igual que la infrayacente Formación Valdeteja, de las extensas plataformas carbonáticas que se desarrollaron en la Zona Cantábrica desde el Bashkiriense al Kasimoviense (VILLA *et al.*, 2000). En la sección de la Formación Picos de Europa de la localidad de Las Llacierías, se han reconocido varias secuencias de somerización, con desarrollo de biohermos hacia el techo de la formación. Estas características sedimentológicas corresponden a un ambiente de plataforma-lagoon que evoluciona hacia condiciones marinas más abiertas (VILLA *et al.*, 2000). Según BAHAMONDE *et al.* (2000) se trataría del paso de una plataforma somera a una plataforma profunda, cuya transición ocurriría aproximadamente en el límite Moscovien-

se/Kasimoviense. Los ejemplares estudiados corresponderían a la fase de plataforma somera.

La sección de la Formación Picos de Europa que se ha levantado en la localidad de Ándara (Fig. 3) muestra en su nivel superior restos de esfinctozoos [*Amblysiphonella barroisi* STEINMANN, 1882 (Lám. 4, Fig. 2), *Amblysiphonella carbonaria* (STEINMANN, 1882), *Discosiphonella mammosa* (KING, 1943) (Lám. 4, Figs. 7-8) y *Discosiphonella maior* (VAN DE GRAAFF, 1969)], además de corales solitarios, quetédidos, gasterópodos, braquiópodos, crinoides, algas

filoides y algunos nautiloideos. En este nivel existen indicios de que se trata de un nivel removilizado. Se pueden observar los grandes ejemplares de esfinctozoos paralelos al plano de estratificación, y por lo tanto caídos (Lám. 4, Figs. 2 y 8), mientras que algunos más pequeños se encuentran perpendiculares a éste, e incluso se hallan levemente erosionados. También se encuentran crinoides desarticulados y restos de algas fragmentados. Sin embargo el desplazamiento debió de ser escaso, o incluso nulo, ya que los tallos de esfinctozoos son largos (un ejemplar de

LÁMINA 4

Fig. 1.- *Amblysiphonella barroisi* STEINMANN, 1882. Demués, Formación Demués, Moscoviense terminal-Kasimoviense, Carbonífero superior. 97DM20-3, ejemplar blanqueado con magnesio con nueve cámaras, en cuya superficie se pueden apreciar los poros de la exopared (escala: 10 mm).

Fig. 2.- *Amblysiphonella barroisi* STEINMANN, 1882. Ándara, Formación Picos de Europa, Moscoviense terminal, Carbonífero superior. 98AN3-5, ejemplar erosionado en sección longitudinal donde se aprecia el espongocele, y una ramificación con dos cámaras en el extremo superior derecho (escala: 10 mm).

Fig. 3.- *Amblysiphonella carbonaria* (STEINMANN, 1882). Demués, Formación Demués, Moscoviense terminal-Kasimoviense, Carbonífero superior. Ejemplar blanqueado con cloruro de amonio. 99DM20-9, vista completa del ejemplar con once cámaras, en el que se observa una ramificación rota, en un ángulo aproximado de 90°, pudiéndose distinguir en el centro de esta el espongocele (escala: 5 mm).

Fig. 4.- *Amblysiphonella carbonaria* (STEINMANN, 1882). Demués, Formación Demués, Moscoviense terminal-Kasimoviense, Carbonífero superior. Dibujo de cámara clara de la sección pulida. 99DM25-4, ejemplar donde se aprecia la disposición y el tamaño de los endoporos y exoporos, así como el grosor de la endo y exopared (escala: 5 mm).

Figs. 5-6.- *Cystothalamia vandegraaffi* GARCÍA-BELLIDO, SENOWBARI-DARYAN & RIGBY (en prensa). Vergaño, Formación Brañosera, Kasimoviense, Carbonífero superior. 5.- RGM 244.190a, holotipo, vista completa del ejemplar donde aprecia la disposición de las ramificaciones, con numeración romana de menor a mayor diámetro (escala: 10 mm); 6.- RGM 244.190a, holotipo, detalle de la sección III, mostrando el máximo diámetro del espongocele (escala: 10 mm).

Figs. 7-8.- *Discosiphonella mammosa* (KING, 1943). Ándara, Formación Picos de Europa, Moscoviense terminal, Carbonífero superior. 7.- 98AN3-2, calco del ejemplar (escala: 50 mm); 8.- 98AN3-2, foto de campo del ejemplar, paralelo al plano de estratificación, en el que se aprecia el falso aspecto poliglomerado que presenta el género en sección oblicua (escala: 50 mm).

PLATE 4

Fig. 1.- *Amblysiphonella barroisi* STEINMANN, 1882. Demués, Demués Formation, late Moskovian-Kasimovian, Upper Carboniferous. 97DM20-3, specimen with nine chambers whitened with magnesium. The pores of the exowall are clearly recognizable on its surface (scale bar: 10 mm).

Fig. 2.- *Amblysiphonella barroisi* STEINMANN, 1882. Ándara, Picos de Europa Formation, late Moskovian, Upper Carboniferous. 98AN3-5, specimen eroded on a longitudinal section showing the spongocoel and a branch with two chambers in the upper right area (scale bar: 10 mm).

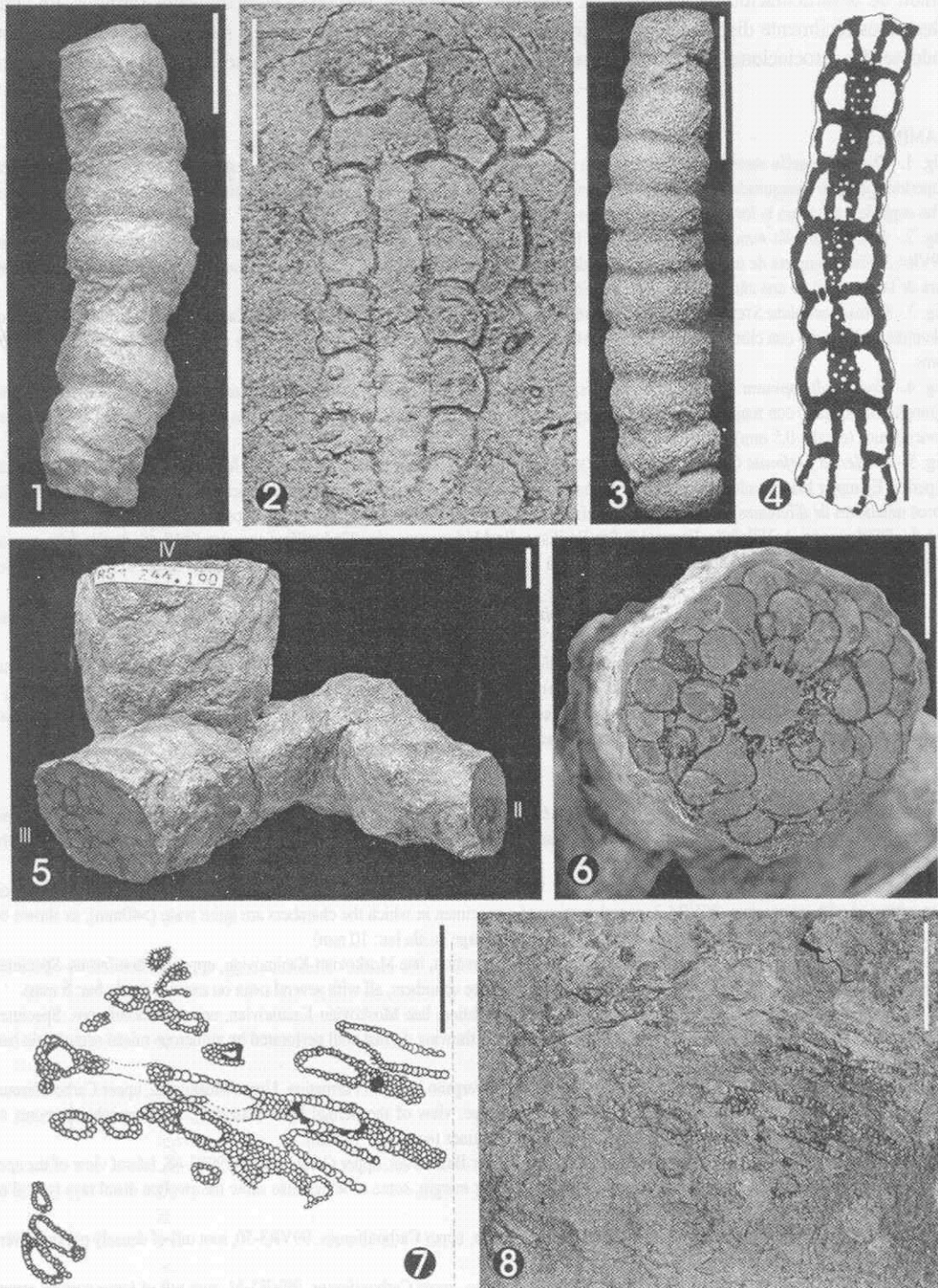
Fig. 3.- *Amblysiphonella carbonaria* (STEINMANN, 1882). Demués, Demués Formation, late Moskovian-Kasimovian, Upper Carboniferous. Specimen whitened with ammonium chloride. 99DM20-9, complete view of a specimen with eleven chambers. It presents a broken branch in an angle of approximately 90°, the center of which is occupied by the spongocoel (scale bar: 5 mm).

Fig. 4.- *Amblysiphonella carbonaria* (STEINMANN, 1882). Demués, Demués Formation, late Moskovian-Kasimovian, Upper Carboniferous. Camera lucida drawing of the polished section. 99DM25-4, specimen showing the size and arrangement of endopores and exopores, as well as the thickness of the endo and exowalls (scale bar: 5 mm).

Figs. 5-6.- *Cystothalamia vandegraaffi* GARCÍA-BELLIDO, SENOWBARI-DARYAN & RIGBY (in press). Vergaño, Vergaño Formation, Upper Moskovian, upper Carboniferous. 5.- RGM 244.190a, holotype, complete view of the specimen where the branching arrangement can be appreciated. The roman numerals indicate the branch section, in order of increasing diameter (scale bar: 10 mm); 6.- RGM 244.190a, holotype, detail of section III, showing the largest diameter of the spongocoel (scale bar: 10 mm).

Figs. 7-8.- *Discosiphonella mammosa* (KING, 1943). Ándara, Picos de Europa Formation, late Moskovian, Upper Carboniferous. 7.- 98AN3-2, tracing of the specimen (scale bar: 50 mm); 8.- 98AN3-2, field picture of the specimen, parallel to the bedding plane, on which the false polyglomerate appearance of an oblique section of the genus can be seen (scale bar: 50 mm).

LÁMINA 4/PLATE 4



Amblysiphonella conserva treintaiuna cámaras) y el grado de desarticulación de los tallos de crinoides, elementos fácilmente disgregables, es bajo. Por otro lado se dan asociaciones de esfínctozoos (Lám. 4,

Fig. 8) que parecen corresponder a asociaciones biológicas, más que a agrupamientos fortuitos. En lámina delgada se aprecia una textura con abundante matriz micrítica, lo que indicaría una energía no

LÁMINA 5

Fig. 1.- *Discosiphonella mammosa* (KING, 1943). Demués, Formación Demués, Moscoviense terminal-Kasimoviense, Carbonífero superior. Ejemplar blanqueado con cloruro de amonio. 98DM20-10, ejemplar que muestra claramente la disposición de las cámaras en filas espirales, así como la forma y el tamaño de los exoporos (escala: 10 mm).

Fig. 2.- *Discosiphonella maior* (VAN DE GRAAFF, 1969). Vergaño, Formación Vergaño, Moscoviense superior, Carbonífero superior. 99VR4-3, vista completa de un ejemplar, blanqueado con magnesio, en el que las cámaras son anchas (>40mm), como muestra la fractura de la exopared de una cámara en la parte inferior de la imagen (escala: 10 mm).

Fig. 3.- *Sollasia ostiolata* STEINMANN, 1882. Demués, Formación Demués, Moscoviense terminal-Kasimoviense, Carbonífero superior. Ejemplar blanqueado con cloruro de amonio. 98DM25-2, ejemplar con tres cámaras, todas ellas con varios ostia con exaulos (escala: 5 mm).

Fig. 4.- *Coelocladia spinosa* GIRTY, 1908. Demués, Formación Demués, Moscoviense terminal-Kasimoviense, Carbonífero superior. Ejemplar blanqueado con magnesio. 98DM30-19, ejemplar ligeramente cónico donde se distingue la pared dérmica con ostia de forma troncocónica (escala: 0,5 mm).

Fig. 5.- *Stioderma perforata* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (en prensa). Vergaño, Formación Vergaño, Moscoviense superior, Carbonífero superior. Ejemplar blanqueado con cloruro de amonio. 99VR4-20, holotipo, vista de la capa dérmica (externa), donde se aprecian los poros inhalantes de diferentes rangos y los característicos radios distales de las hexactinas engrosados (escala: 10 mm).

Fig. 6.- *Stioderma* sp. A. Villafeliz, Formación San Emiliano, Bashkiriense superior, Carbonífero superior. 99VI-48, detalle del ejemplar, con las espículas dispuestas en el reborde definido por el ósculo, en ellas se pueden apreciar algunos radios distales engrosados, típicos del género (escala: 10 mm).

Fig. 7.- Fascículo radicular A. Vergaño, Formación Vergaño, Moscoviense superior, Carbonífero superior. 99VR3-50, fascículo de monaxonas divergentes (escala: 10 mm).

Fig. 8.- Fascículo radicular B. Vergaño, Formación Vergaño, Moscoviense superior, Carbonífero superior. 99VR3-51, fascículo de monaxonas que asoman entre la matriz rocosa (escala: 10 mm).

Fig. 9.- Fascículo radicular C. Vergaño, Formación Vergaño, Moscoviense superior, Carbonífero superior. 2000VR3-1, haz de monaxonas densamente empaquetadas, algunas con diámetros mayores de 1 mm (escala: 10 mm).

PLATE 5

Fig. 1.- *Discosiphonella mammosa* (KING, 1943). Demués, Demués Formation, late Moskovian-Kasimovian, upper Carboniferous. Specimen whitened with ammonium chloride. 98DM20-10, specimen clearly showing the spiral arrangement of the chambers, as well as the size and shape of the exopores (scale bar: 10 mm).

Fig. 2.- *Discosiphonella maior* (VAN DE GRAAFF, 1969). Vergaño, Vergaño Formation, Upper Moskovian, upper Carboniferous. Specimen whitened with magnesium. 99VR4-3, complete view of a specimen in which the chambers are quite wide (>40mm), as shown by the fracture in the exowall of a chamber in the lower part of the image (scale bar: 10 mm).

Fig. 3.- *Sollasia ostiolata* STEINMANN, 1882. Demués, Demués Formation, late Moskovian-Kasimovian, upper Carboniferous. Specimen whitened with ammonium chloride. 98DM25-2, specimen with three chambers, all with several ostia on exaulos (scale bar: 5 mm).

Fig. 4.- *Coelocladia spinosa* GIRTY, 1908. Demués, Demués Formation, late Moskovian-Kasimovian, upper Carboniferous. Specimen whitened with magnesium. 98DM30-19, slightly conical specimen showing dermal wall perforated by numerous raised ostia (scale bar: 0,5 mm).

Fig. 5.- *Stioderma perforata* GARCÍA-BELLIDO & RIGBY (in press). Vergaño, Vergaño Formation, Upper Moskovian, upper Carboniferous. Specimen whitened with ammonium chloride. 99VR4-20, holotype, view of the dermal layer (external), showing inhalant pores of various sizes and the characteristic swollen distal rays of the hexactines (scale bar: 10 mm).

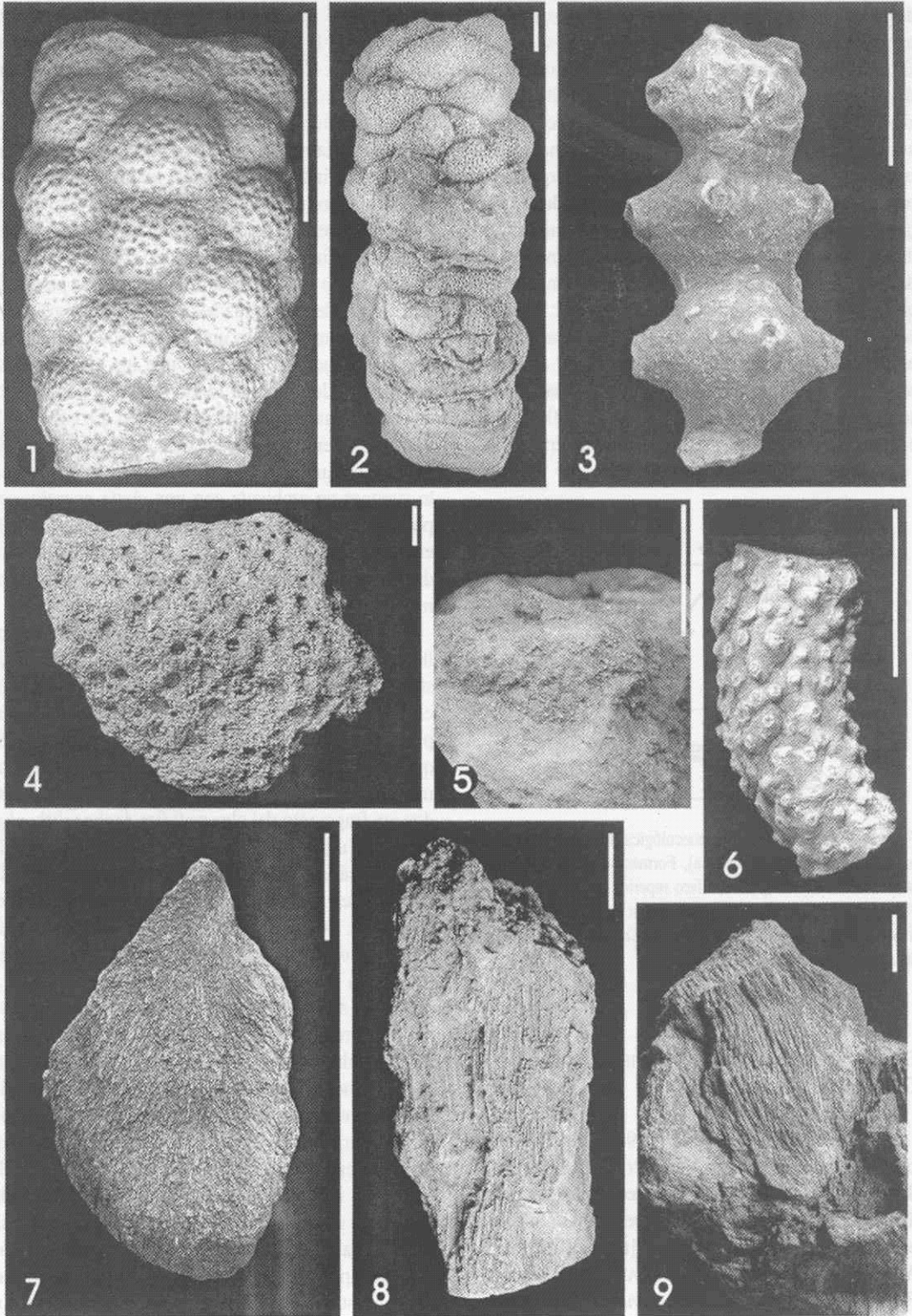
Fig. 6.- *Stioderma* sp. A. Villafeliz, San Emiliano Formation, Upper Bashkirian, upper Carboniferous. 99VI-48, lateral view of the specimen, showing a detail of the spicules arranged around the oscular margin, some of which also show the swollen distal rays typical of the genus (scale bar: 10 mm).

Fig. 7.- Root tuft A. Vergaño, Vergaño Formation, Upper Moskovian, upper Carboniferous. 99VR3-50, root tuft of densely packed diverging monaxones (scale bar: 10 mm).

Fig. 8.- Root tuft B. Vergaño, Vergaño Formation, Upper Moskovian, upper Carboniferous. 99VR3-51, root tuft of loose parallel arranged monaxones, mostly bound by matrix (scale bar: 10 mm).

Fig. 9.- Root tuft C. Vergaño, Vergaño Formation, Upper Moskovian, upper Carboniferous. 2000VR3-1, root tuft of densely packed coarse monaxones, some with diameters larger than 1 mm (scale bar: 10 mm).

LÁMINA 5/PLATE 5



excesivamente alta ni constante. Estos datos permiten suponer que se trata de un medio protegido, donde la calma permitía que los esfinctozoos que allí habitaban llegaran a desarrollar largos tallos (Fig. 5). Éstos se veían afectados por eventos periódicos de mayor energía, que producía su caída y la llegada de elementos neotónicos alóctonos (nautiloideos). Algunos elementos de la asociación fósil encontrada, como algas y corales rugosos coloniales, requerían la presencia de luz solar, por lo que se puede deducir que correspondería a la zona fótica, con una profundidad que no superaba varias decenas de metros. La diversidad era relativamente alta, con componentes que implican una salinidad marina normal: rugosos, braquiópodos, crinoides. Esta salinidad marina normal implica que, aunque se trataba de un ambiente protegido, del tipo lagoon descrito para parte de la sección de Las Llacerías (VILLA *et al.*, 2000), no se encontraba totalmente aislado del mar abierto.

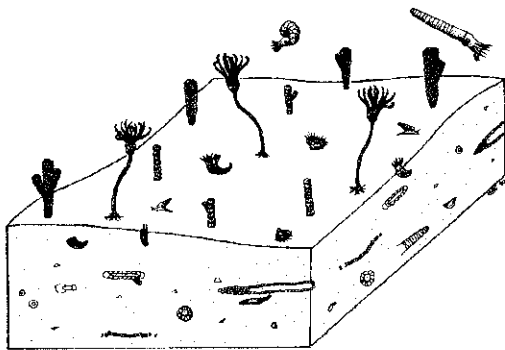


Figura 5.- Reconstrucción paleoecológica del nivel AN3 de la localidad de Ándara (Cantabria), Formación Picos de Europa, Moscoviense terminal, Carbonífero superior.

Figure 5.- Paleoecologic reconstruction of level AN3 of the Ándara locality (Cantabria), Picos de Europa Formation, late Moskovian, upper Carboniferous.

DEMUÉS (MOSCOVIENSE-KASIMOVENSE,
CARBONÍFERO; ASTURIAS)

SÁNCHEZ DE POSADA *et al.* (1998), GARCÍA-BELLIDO CAPDEVILA (1999b) y VILLA *et al.* (2000) coinciden en afirmar que las asociaciones fósiles encontradas en la localidad de Demués presentan de media a elevada diversidad, con poríferos [tanto esfinctozoos: *Amblysiphonella barroisi* STEINMANN, 1882 (Lám. 4, Fig. 1), *Amblysiphonella carbonaria* (STEINMANN,

1882) (Lám. 4, Figs. 3-4), *Discosiphonella mammosa* (KING, 1943) (Lám. 5, Fig. 1) y *Discosiphonella maior* (VAN DE GRAAFE, 1969), *Sollasia ostiolata* STEINMANN, 1882 (Lám. 5, Fig. 3), como esponjas *sensu stricto*: *Coelocladia spinosa* GIRTY, 1908 (Lám. 5, Fig. 4)], corales, briozoos, braquiópodos, gasterópodos, crinoides y otros organismos bentónicos, así como algas laminares incrustantes y algas dasicladáceas, lo que indica un ambiente marino somero, aunque en algunos momentos se produjera un aumento en el aporte de terrígenos. Algunos de los ejemplares presentan algas incrustantes creciendo sobre sus paredes, lo que indica que se desarrollaban a poca profundidad, donde llegaba la luz solar. Pero estas algas colonizaron exclusivamente uno de los lados del cuerpo, por lo que podemos suponer que los ejemplares se hallaban caídos sobre el fondo marino y por lo tanto no se encontraban en posición de vida. En esta localidad se encuentran epizoos sobre la valva ventral de algunos braquiópodos cuasi infaunales, lo que permite suponer un ambiente con una cierta energía, con periodos de sedimentación no muy rápida. Durante estos momentos de baja tasa de sedimentación se producía una intensa acción bioerosiva, ya que se reconocen numerosos ejemplos de microp perforaciones.

Las algas calcáreas, que en ocasiones se desarrollaban sobre otros organismos, también servían de sustrato para la fijación de algunos de éstos, como es el caso de los esfinctozoos. Se dispone de un ejemplar de *Discosiphonella mammosa* (KING, 1943) que ha utilizado como sustrato firme para su asentamiento, en un ambiente de sedimentos finos y blandos, un fragmento del alga rodofita *Archaeolithophyllum*. La utilización por parte de esfinctozoos de algas calcáreas como sustrato firme es similar a lo que sucede en otros periodos geológicos, como en el Cámbrico, donde se ha descrito el crecimiento de *Polythalamia* sobre láminas de la cianobacteria *Epiphyton* (DEBRENNE & WOOD, 1990; Fig. 1D). La presencia de muestras con algas incrustantes, que se han desarrollado sobre ejemplares de esfinctozoos, extendiéndose sobre el sedimento circundante y que posteriormente han sido englobados por un segundo tipo de matriz, confirma lo apuntado por VILLA *et al.* (2000) para los foraminíferos, que algunos niveles incluyen ejemplares reelaborados. No se dispone de datos que indiquen si esta reelaboración ha llevado aparejado un proceso de transporte, pero de ser así, éste no ha supuesto un gran desplazamiento ni ha sido de tipo violento, ya que se preservan intactas algunas estructuras frágiles, como los largos exaulos

de *Coelocladia*, y algunos ejemplares de *Amblysiphonella carbonaria* (STEINMANN, 1882) se hallan muy completos, conservando numerosas cámaras (Lám. 4, Figs. 3-4), llegando algunos hasta veinte cámaras. El hecho de que el grado de desplazamiento o reelaboración no fuera grande se puede inferir de un conjunto de catorce ejemplares de *Amblysiphonella barroisi* STEINMANN, 1882 encontrados muy juntos y paralelos entre sí, aunque se desconoce si se trata de ramificaciones derivadas de un único tallo original o si son tallos de individuos independientes.

La sección longitudinal de un ejemplar de *Coelocladia spinosa* GIRTY, 1908 ha permitido observar un episodio de parada del desarrollo, que fue posteriormente cubierto por un nuevo pulso de crecimiento. Esta parada brusca en el crecimiento suele estar motivada por un cambio súbito en las condiciones ambientales. Por ejemplo, un aumento en la turbidez del agua, por aporte de terrígenos desde el continente, produce como respuesta en las esponjas un cese de actividad, con lo que evitan que se obstruya el sistema de filtración. El crecimiento discontinuo observado en esta esponja parece sugerir que las condiciones del medio eran fluctuantes, tanto que en ocasiones suponían una situación de estrés ambiental para los organismos que allí habitaban.

A juzgar por lo observado en algunas láminas delgadas, donde se aprecian numerosas espículas sueltas y abunda el sedimento de matriz micropeloidal con fábrica fenestral, asociada a la descomposición microbiana del cuerpo blando de las esponjas, éstas eran aún más comunes en estos ambientes de lo que se puede inferir a partir de la asociación de macrofósiles.

Se ha realizado un análisis cuantitativo a la asociación paleontológica encontrada en los niveles estudiados (GARCÍA-BELLIDO CAPDEVILA, 1999b), en el que se aprecia que en los tramos margosos más bajos, se da un predominio de los esfinctozoos frente al resto de los fósiles. Sin embargo los ejemplares de *Sollasia ostiolata* generalmente se hallan fragmentados, siendo mayoritarios los ejemplares con dos o tres cámaras y excepcionales los ejemplares con cuatro o cinco cámaras. Pero a partir del tramo DM30 se produce un cambio significativo, disminuyendo los esfinctozoos y aumentando notablemente el número de corales solitarios, gasterópodos y «otros» (en su mayoría algas dasicladáceas). Este cambio pudo ser causado por un aumento de sedimentos en suspensión, ya que las esponjas, por su sistema filtrador, son

más sensibles que los corales solitarios a la turbidez del agua. Los corales de la parte media-baja de la sección representan una asociación poco diversificada, característica de ambientes con alto aporte de sedimentos terrígenos (VILLA *et al.*, 2000), mientras que la asociación de taxones de ostrácodos indica que se trataba de aguas someras bien oxigenadas, posiblemente con mayor energía. Sobre ellos, en los tramos medios de la sección, donde ya no se encuentran restos de poríferos, se observa un nivel de carbones, por lo que se puede deducir una fuerte influencia continental. Por debajo de este nivel la sección parece corresponder a una secuencia de somerización, que culminaría en el nivel de carbón (VILLA *et al.*, 2000). Esta somerización, asociada al aumento del aporte de terrígenos, parece ser la causante del desplazamiento por los corales, y posterior desaparición, de las esponjas en esta sección.

CONCLUSIONES

El trabajo realizado en la Tesis Doctoral constituye el primer estudio global de los fósiles de Poríferos que se encuentran en la Península Ibérica en rocas de edad paleozoica. Las colecciones realizadas han proporcionado un total de 17 géneros y 20 especies, pertenecientes a 11 familias distintas. Entre estos taxones se incluye una gran proporción de géneros y especies no citados hasta la fecha en España o Portugal, e incluso en Europa, así como 5 nuevos géneros y 7 nuevas especies. Se encuentran representadas las dos clases de Porifera más abundantes en el registro fósil del Fanerozoico: la Clase Demospongea y la Clase Hexactinellida. Cabe destacar, entre los taxones presentes, la presencia de un grupo, actualmente considerado como polifilético, pero de morfología característica: los esfinctozoos, con 4 géneros y 6 especies. Los resultados muestran que, en la Península, el Carbonífero superior es la época de mayor diversidad taxonómica en Poríferos fósiles de todo el Paleozoico. Así mismo se ha integrado la información proporcionada por los poríferos fósiles y otros elementos de la asociación con datos sedimentológicos y estratigráficos, y se ha realizado un breve análisis de los aspectos paleoecológicos de cada localidad. Los resultados muestran que los representantes del Filo Porifera resultan buenos indicadores de las condiciones ambientales presentes en el momento de la deposición, pero no son tan estenoicos como otros grupos fósiles.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer la ayuda y el apoyo de mis tres directores de Tesis Dres. A. PEREJÓN, E. MORENO y S. RODRÍGUEZ; a los Dres. R. WAGNER, C. WINKLER PRINS, J.C. GUTIÉRREZ MARCO, E. VILLA y M^a L. MARTÍNEZ-CHACÓN por guiarme o acompañarme en el trabajo de campo. Gracias también a los Dres. E. LINÁN, C. DIÉGUEZ y S. FALCES, y los Sres. C. SEGURA y L. SARACHAGA, que me han cedido ejemplares fósiles para su estudio. Se agradece a los Sres. U. MARTÍN, E. BERNARDEZ y C. ALONSO la fotografía de los ejemplares y al Dr. MISTIAEN sus recomendaciones como revisor. Mi mayor agradecimiento al Prof. Dr. B. SENOWBARI-DARYAN, de la Universität Erlangen-Nürnberg (Alemania) y al Prof. Dr. J.K. RIGBY, de la Brigham Young University (Estados Unidos), que han colaborado en la determinación taxonómica. Este trabajo ha sido posible gracias a una Beca de Formación de Personal Investigador de la Universidad Complutense de Madrid, una Beca de Formación y Desarrollo Científico en Alemania del Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD), y se incluye dentro de los proyectos DGICYT PB96-0842 y BTE2000-1423.

Recibido el día 24 de julio de 2002

Aceptado el día 30 septiembre de 2002

BIBLIOGRAFÍA

- ÁLVAREZ-NAVA, H. & ARBIZU, M.A. 1986. Composición y desarrollo de un arrecife Emsiense en la Plataforma de Arnao (Asturias, NW de España). *Memorias de las I Jornadas de Paleontología*, 33-51.
- ALVARO, J.J. & VENNIN, E. 1996. Spicules d'Éponges et Chance-lloriidae cambriens des Chaînes Ibériques, NE Espagne. *Revue de Micropaléontologie*, 39(4): 293-304.
- APALATEGI I. O., BORRERO, J., DELGADO, M., ROLDÁN, F.J. & SÁNCHEZ, R. 1985. *Mapa Geológico de España. E. 1:50.000. Hoja n° 901 (15-36): Villaviciosa de Córdoba*. 66 págs. IGME. Madrid.
- APALATEGI I. O., EGUILUZ, I. & QUESADA, C. 1990. Ossa Morena Zone, Structure. In: *Pre-Mesozoic Geology of Iberia*. R.D. DALLMEYER & E. MARTINEZ GARCÍA, Eds. págs. 280-291. Springer-Verlag, Berlín.
- BAHAMONDE, J.R., VERA, C. & COLMENERO, J.R. 2000. A steep-fronted Carboniferous carbonate platform: clinomorphol geometry and lithofacies (Picos de Europa, NW Spain). *Sedimentology*, 47: 647-664.
- BARROIS, C. 1882. Recherches sur les terrains anciens des Asturies et de la Galice. *Mémoires de la Société géologique du Nord*, 2(1): 1-630.
- BRIGGS, D.E.G., ERWIN, D.H. & COLLIER, F.J. 1994. *The fossils of the Burgess Shale*. 238 págs. Smithsonian Institution Press, Washington.
- COMTE, P. 1959. Recherches sur les terrains anciens de la Cordillère Cantabrique. *Memorias del Instituto Geológico y Minero de España*, 54: 1-440.
- CÓZAR, P. 1998. *Bioestratigrafía con foraminíferos del Carbonífero Inferior del sector Norte del Área del Guadiato (Córdoba)*. 590 págs. Tesis Doctoral. Departamento de Paleontología. Facultad de Ciencias Geológicas. Universidad Complutense de Madrid. (Inédita).
- CÓZAR, P. & RODRÍGUEZ, S. 1999a. Propuesta de una nueva nomenclatura para las Unidades del Carbonífero Inferior del sector norte del Área de Guadiato (Córdoba). *Boletín Geológico y Minero*, 110(3): 237-254.
- 1999b. Evolución sedimentaria del Área de Guadiato (España). *Boletín Geológico y Minero*, 110(6): 663-680.
- DEBBRENE, F. & WOOD, R. 1990. A new Cambrian sphinctozoan sponge from North America. its relationship to archaeocyaths and the nature of early sphinctozoans. *Geological Magazine*, 127(5): 435-443.
- DE LAUBENFELS, M.W. 1955. Porifera. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part E*, E21-E112. R.C. MOORE, Ed. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.
- DELGADO, J.F.N. 1908. Système Siliturique du Portugal. Étude de Stratigraphie paléontologique. *Mémoires de la Commission du Service Géologique du Portugal (Lisboa)*: 1-245.
- FAGERSTROM, J.A. 1984. The ecology and paeoecology of the Sclerospongiae and Sphinctozoa (*sensu stricto*): A review. *Palaontographica Americana*, 54: 376-381.
- FERNÁNDEZ, I.P., FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, E., MÉNDEZ-BEDIA, I., RODRÍGUEZ, S. & SOTO, F. 1995. VII International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera: Field Trip A. Devonian and Carboniferous reefal facies from Cantabrian zone (NW Spain). 76 págs. Madrid.
- FINKS, R.M. 1960. Late Paleozoic sponge faunas of the Texas region: The siliceous sponges. *American Museum of Natural History Bulletin*, 120(1): 1-160.
- GARCÍA-ALCALDE, J.L., MONTESINOS, J.R., TRUYOLS-MASSONI, M., GARCÍA-LÓPEZ, S., ARBIZU, M. A. & SOTO, F. 1988. El Silúrico y el Devónico del Dominio Paleolítico (NO de España). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 1(1-2): 7-13.
- GARCÍA-BELLIDO CAPDEVILA, D. 1999a. Datos paleontológicos, tafonómicos y biofacies de un segmento de la sucesión del Cámbrico Medio en la Rambla de Valdemedias (Murero, Zaragoza). *Coloquios de Paleontología*, 50: 83-104.
- 1999b. Datos preliminares sobre los poríferos fósiles de Demués (Carbonífero de Asturias). *Temas geológico-mineros ITGE*, 26: 234-235.
- 2000. The Burgess Shale fossils at The Natural History Museum, London. *The Geological Curator*, 7(4): 141-148.
- 2002. *Poríferos fósiles del Paleozoico de la Península Ibérica*. 227 págs. Tesis Doctoral. Departamento de Biología Animal I - Zoología. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. (Inédita).

- *En prensa*. The demosponge *Leptomitus* cf. *L. lineatus*, first occurrence from the Middle Cambrian of Spain (Murero Formation, Iberian Chains). *Acta Geológica Hispánica*.
- GARCÍA-BELLIDO, D. & RIGBY, J.K. *En prensa*. Middle and late Paleozoic sponges from the Iberian Peninsula. *Journal of Paleontology*.
- GARCÍA-BELLIDO, D., RIGBY, J.K. & SENOWBARI-DARYAN, B. *En prensa*. *Cystothalamia vandegraaffi* new species, and other sphinctozoan sponges from the Upper Carboniferous of Spain. *Journal of Paleontology*.
- GIRTY, G.H. 1908. On some new and old species of Carboniferous fossils. *Proceedings of the U. S. National Museum*, **34**: 281-303.
- GÓMEZ VALENZUELA, J. 1989. *Estudio paleontológico de la Cuenca de los Santos de Maimona: Acrítarcos y Esporas*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Badajoz (Inédita).
- GONZALO Y TARÍN, J. 1879. Reseña físico-geológica de la Provincia de Badajoz. *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España*, **6**: 389-412.
- GOZALO, R. 1995. El Cámbrico de las Cadenas Ibéricas. In: *Memorias de las IV Jornadas Aragonesas de Paleontología. «La expansión de la vida en el Cámbrico»*. Libro Homenaje al Profesor Sdzuy. J.A. GÁMEZ-VINTANED y E. LIÑÁN, Eds. págs. 137-167. Institución «Fernando El Católico». Zaragoza.
- GOZALO, R. & LIÑÁN, E. 1988. Los materiales hercínicos de la Cordillera Ibérica en el contexto del Macizo Ibérico. *Estudios geológicos*, **44**: 399-404.
- GRANT, R.E. 1836. Animal Kingdom. In: *Cyclopedia of Anatomy and Physiology*. R.B. TODD, Eds. págs. 107-108. Sherwood, Gilbert & Piper. Londres.
- GUTIÉRREZ-MARCO, J.C., LENZ, A.C., ROBARDET, M. & PIÇARRA, J.M. 1996. Wenlock-Ludlow graptolite biostratigraphy and extinction: a reassessment from the southwestern Iberian Peninsula (Spain and Portugal). *Canadian Journal of Earth Sciences*, **33**: 656-663.
- HALL, J. & CLARKE, J.M. 1899. A memoir on the Paleozoic reticulate sponges constituting the family Dictyospongidae. *New York State Museum Memoir*, **2**: 1-350.
- HERNÁNDEZ, A., OLIVÉ, A., MOISSENET, E., CARLS, P., SDZUY, K. & KOLB, S. 1983. *Mapa Geológico de España, E. 1:50.000. Hoja n° 465(68-18): Daroca*. 76 págs. IGME. Madrid.
- HINDE, G.J. 1887-1893. A monograph of the British Fossil sponges. *Palaeontographical Society Monographs*, 1887, Parte 1: 1-92; 1888, Parte 2: 93-188; 1893, Parte 3: 189-154.
- INAI, Y. 1936. *Discosiphonella*, a new ally of *Amblysiphonella*. *Proceedings of the Imperial Academy of Japan*, **12**: 169-171.
- JAHNKE, H., HENN, A., MADER, H. & SCHWEINEBERG, J. 1983. Silur und Devon im Arauz-Gebiet (Prov. Palencia, N-Spanien). *Newsletter on Stratigraphy*, **132(1)**: 40-66.
- JULIVERT, M., NAVARRO, D. & RODRÍGUEZ FERNÁNDEZ, L.R. 1984. *Mapa Geológico de España, E. 1:50.000. Hoja n° 55 (15-5): Beleño*. 47 págs. IGME. Madrid.
- JULIVERT, M., TRUYOLS, J., MARCOS, A. & ARBOLEYA, M^a L. 1973. *Mapa Geológico de España E. 1:50.000. Hoja n° 13 (12-3): Avilés*. 30 págs. IGME. Madrid.
- KING, R.E. 1933. A Pennsylvanian sponge fauna from Wise County, Texas. *The University of Texas Bulletin*, **3201**: 75-85.
- 1943. New Carboniferous and Permian sponges. *Geological Survey of Kansas Bulletin*, **47**: 1-36.
- KRAUTTER, M. 1998. Ecology of siliceous sponges—Application to the environmental interpretation of the Upper Jurassic sponge facies (Oxfordian) from Spain. *Cuadernos de Geología Ibérica*, **24**: 223-239.
- LÉVI, C. 1956. Étude de *Halisarca* de Roscoff. Embryologie et systématique des Démospanges. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, **93**: 1-181.
- 1973. Systematique de la classe Demospongiaria (demosponges). In: *Traité de Zoologie III (1)*. P.P. GRASSE, Ed. págs. 577-631. Paris.
- LIÑÁN, E., GÁMEZ VINTANED, J.A. & ÁLVARO, J.J. 1992. Las formaciones del Grupo Mesones (Cámbrico Medio) en las Cadenas Ibéricas. In: *III Congreso Geológico de España y VIII Congreso Iberoamericano de Geología, Actas I*. J.C. GUTIÉRREZ-MARCO & I. RÁBANO, Eds. págs. 517-523. IGME. Madrid.
- LOBATO, L., VELANDO, F., MATAS, J. & RODRÍGUEZ FERNÁNDEZ, L.R. 1985. *Mapa Geológico de España E. 1:50.000. Hoja n° 106 (16-7): Camporredondo de Alba*. 98 págs. IGME. Madrid.
- LOTZE, F. 1945. Zur Gliederung der Varisziden der Iberischen Meseta. *Geotektonische Forschungen*, **6**: 78-92.
- MAMET, B.R. 1974. Une zonation par foraminifères du Carbonifère inférieur de la Tethys occidentale. *Comptes rendus, VII Congrès International du Carbonifère, Stratigraphie et Géologie*, **3**: 391-408.
- MARTÍN DONAYRE, F. 1873. Bosquejo de una descripción física y geológica de la Provincia de Zaragoza. *Memorias de la Comisión del Mapa Geológico de España*, **1**: 1-15.
- MARTÍNEZ GARCÍA, E., MARQUÍNEZ, J., HEREDIA, N., NAVARRO, D. & RODRÍGUEZ FERNÁNDEZ, L.R. 1984. *Mapa Geológico de España, E. 1:50.000. Hoja n° 56 (16-5): Carreña-Cabrales*. 45 págs. IGME. Madrid.
- MARTÍNEZ GARCÍA, E. & VILLA, E. 1998. El desarrollo estratigráfico de las unidades aloctonas del área de Gamonedo-Cabrales (Picos de Europa, Asturias, NW de España). *Geogaceta*, **24**: 219-222.
- MILLER, S.A. 1889. Class Porifera. In: *North American Geology and Paleontology*. págs. 152-167. Western Methodist Book Concern. Cincinnati.
- ODRIOZOLA FERNÁNDEZ-MIRANDA, J.M., PEÓN PELÁEZ, A. & VARGAS ALONSO, I. 1983. *Mapa Geológico de España E. 1:50.000. Hoja n° 854 (11-34): Zafra*. 57 págs. IGME. Madrid.
- OLIVÉ, A., DEL OLMO, P., PORTERO, J.M., CARLS, P., SDZUY, K., COLLANDE, C.V., KOLB, S. & TEYSSEN, T. 1983. *Mapa Geológico de España, E. 1:50.000. Hoja n° 438 (26-17): Paniza*. 80 págs. IGME. Madrid.
- OLIVEIRA, J.T., OLIVEIRA, V. & PIÇARRA, J.M. 1991. Traços gerais da evolução tectono-estratigráfica da Zona de Ossa-Morena, em Portugal. *Cuadernos del Laboratorio Xeológico de Laxe*, **16**: 221-250.
- OTT, E. 1967. Segmentierte Kalkschwämme (Sphinctozoa) aus der alpinen Mitteltrias und ihre Bedeutung als Rifffbildner im Wettersteinkalk. *Bayerische Akademie der Wissenschaften*,

- mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abhandlungen, Neue Folge, **131**: 1-96.
- PERDIGÃO, J.C., OLIVEIRA, J.T. & RIBEIRO, A. 1982. *Notícia explicativa da folha 44-B (Barrancos) da Carta Geológica de Portugal à Escala 1:50.000*. Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa.
- PIÇARRA, J.M. 2000. *Estudo estratigráfico do Sector de Estremoz-Barrancos, Zona de Ossa Morena, Portugal*. 2 volúmenes: 95 y 173 págs. Tesis Doctoral. Departamento de Geociências, Universidade de Évora, Évora.
- PIÇARRA, J.M., GUTIERREZ-MARCO, J.C., LENZ, A.C. & ROBARDET, M. 1998. Pridoli graptolites from the Iberian Peninsula: review of previous data and new records. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **35**: 65-75.
- RADIG, F. 1962. Zur Stratigraphie des Devons in Asurien (Nordspanien). *Geologische Rundschau*, **51**(1): 249-267.
- RAUPEL, H. 1893. Palaeospongiologie. *Palaeontographica*, **40**: 1-232.
- REID, R.E.H. 1958. A monograph of the Upper Cretaceous Hexactinellids of Great Britain and Northern Ireland. *Palaeontographical Society Monographs*, **1**: 1-46.
- RIGBY, J.K. 1970. Two new Upper Devonian hexactinellid sponges from Alberta. *Journal of Paleontology*, **44**: 7-17.
- 1986. Sponges of the Burgess Shale (Middle Cambrian). British Columbia. *Palaeontographica Canadiana*, **2**: 1-105.
- RIGBY, J.K., GUTIERREZ-MARCO, J.C., ROBARDET, M. & PIÇARRA, J.M. 1997. First articulated Silurian sponges from the Iberian Peninsula (Spain and Portugal). *Journal of Paleontology*, **71**(4): 554-563.
- RODRÍGUEZ, S. 1992. Análisis paleontológico y sedimentológico de la cuenca carbonífera de los Santos de Maimona (Badajoz): Introducción y antecedentes. *Coloquios de Paleontología*, **44**: 11-22.
- RODRÍGUEZ, S., ARRIBAS, M.E., COMAS-RENGIFO, M.J., DE LA PEÑA, J.A., FALCHES, S., GIGÚNDEZ, P., MARTÍNEZ-CHACÓN, M.L., MORENO-EIRIS, E., PEREJÓN, A., SÁNCHEZ, J.L. & SÁNCHEZ-CHICO, F. 1992. Análisis paleontológico y sedimentológico de la cuenca carbonífera de los Santos de Maimona (Badajoz): Estratigrafía. *Coloquios de Paleontología*, **44**: 23-48.
- RODRÍGUEZ, S., FALCHES, S., ARRIBAS, M.E., DE LA PEÑA, J.A., COMAS-RENGIFO, M.J. & MORENO-EIRIS, E. 1992. Análisis paleontológico y sedimentológico de la cuenca carbonífera de los Santos de Maimona (Badajoz): Descripción litoestratigráfica y aspectos sedimentológicos de las unidades. *Coloquios de Paleontología*, **44**: 49-89.
- RODRÍGUEZ-FERNÁNDEZ, L.R. 1994. La estratigrafía del Paleozoico y la estructura de la región de Fuentes Carriondas y áreas adyacentes (Cordillera Herciana, NO de España). *Laboratorio Xeolóxico de Laxe. Serie Nova Terra*, **9**: 1-240.
- RODRÍGUEZ-MARTÍNEZ, M., MORENO-GÓZÁLEZ, L., RODRÍGUEZ, S. & MAS, R. 2000. Sedimentación de plataforma interna-externa con desarrollo de montículos en el Visense del sector central de la Sierra de la Estrella (Carbonífero, Córdoba). *Coloquios de Paleontología*, **51**: 9-33.
- SÁNCHEZ, J.L., COMAS-RENGIFO, M.J. & RODRÍGUEZ, S. 1991. Foraminíferos del Carbonífero inferior de los Santos de Maimona (Badajoz, SO de España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección de Geología*, **86** (1-4): 101-147.
- SÁNCHEZ DE POSADA, L.C., VILLA, E., MARTÍNEZ-CHACÓN, M.L., RODRÍGUEZ, R.M., RODRÍGUEZ, S. & COQUEL, R. 1998. Contenido paleontológico y edad de la sucesión de Demués (Carbonífero, Zona Cantábrica). *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo. Libro Homenaje a Jaime Truyols*: 339-352.
- SALTER, J.W. 1864. On some new fossils from the *Lingula* flags of Wales. *Quarterly Journal of Geological Society of London*, **20**: 233-241.
- SCHMIDT, O. 1870. *Grundzüge einer Spongien-Fauna des atlantischen Gebietes*. iv + 88 págs. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- SCHRAMMEN, A. 1924. Die Kieselspongien der oberen Kreide von Nordwestdeutschland, III und Letzter Teil. *Monograph zur Geologie und Paläontologie*, **112**(1): 1-159.
- SCHULZE, F.E. 1887. Report on the Hexactinellida collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. *The Voyage of H.M.S. Challenger, Zoology*, **21**: 1-514.
- SDZUY, K. 1969. Unter- und mittelkambrische Porifera (Chancellorida und Hexactinellida). *Paläontologische Zeitschrift*, **43**(3/4): 115-147.
- SEILACHER, A. 1962. Die Sphinctozoa, eine Gruppe fossiler Kalkschwämme. *Akademie der Wissenschaft und der Literatur. Abhandlungen mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse*, **1961**(10): 720-790.
- 1967. Bathyetry of trace fossils. *Marine geology*, **5**: 413-428.
- SENOWBARI-DARYAN, B. 1990. Die systematische Stellung der thalamiden Schwämme und ihre Bedeutung in der Erdgeschichte. *Münchener geowissenschaftlichen Abhandlungen, A*, **21**: 1-326.
- 1991. «Sphinctozoa»: An overview. In: *Fossil and Recent sponges*. J. REITNER & H. KLEPP, Eds. págs. 224-241. Springer-Verlag, Berlin.
- SENOWBARI-DARYAN, B. & GARCÍA-BELLIDO, D.C. *En prensa*. «Sphinctozoa» or chambered sponges (Polyphyletic). In: *Systema Porifera: A Guide to the Supraspecific Classification of the Phylum Porifera*. J.N.A. HOOPER & R.W.M. VAN SOEST, Eds. Plenum Press, Nueva York.
- SOLLAS, W.J. 1875. Sponges. In: *Encyclopaedia Britannica*, 90 edición, pág. 451. Londres.
- 1883. The Group Spongiae. In: *Cassell's Encyclopaedia, Volumen 6*, págs. 312-331. Londres.
- 1888. Report on the Tetractinellida collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. *Report of the scientific results of the voyage of H.M.S. Challenger during 1873-1876, Zoology*, **25**(63): clxxvi + 458.
- STEINMANN, G. 1882. Pharetronen-Studien. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **2**: 139-191.
- SUÁREZ RODRÍGUEZ, A., HEREDIA, N., LÓPEZ DÍAZ, F., TOYOS, J.M., RODRÍGUEZ FERNÁNDEZ, L.R. & GUTIERREZ, G. 1990. *Mapa Geológico de España, E. 1:50.000, Hoja nº 102 (12-7): Los Barrios de Luma*. 130 págs. IGME, Madrid.
- TERMIER, H. & TERMIER, G. 1977. Structure et evolution des spongiaires hypercalcifiés du Paleozoique superieur. *Memoir de l'Institut Géologique de la Université du Louvain*, **29**: 57-109.
- TROYOLS, J., MARTÍNEZ-CHACÓN, M.L. & SÁNCHEZ DE POSADA, L.C. 1980. Edad de las capas con esfinctozoos citados por

- Barrois en la región del Río Ponga (Carbonífero de la Cordillera Cantábrica, N. de España). *Breviora Geológica Astúrica*, **24**(3-4): 29-32.
- 1982. Noticia sobre los Esfinctozoos del Carbonífero de la Cordillera Cantábrica y su posición estratigráfica. *Coloquios de Paleontología*, **37**: 73-78.
- VACELET, J. 1988. Indications de profondeur données par les Spongiaires dans les milieux benthiques actuels. *Géologie méditerranéenne*, **15**(1): 13-26.
- VAN DE GRAAF, W.J.E. 1969. Carboniferous Sphinctozoa from the Cantabrian Mountains, Spain. *Leidse Geologische Mededelingen*, **42**: 239-257.
- 1971. Three Upper Carboniferous, limestone-rich, high-destructive, delta systems with submarine fan deposits, Cantabrian Mountains, Spain. *Leidse Geologische Mededelingen*, **46**: 157-235.
- VAN GINKEL, A.C. 1965. Carboniferous fusulinids from the Cantabrian Mountains (Spain). *Leidse Geologische Mededelingen*, **34**: 1-225.
- VILLA, E., BAHAMONDE, J.R., MARTÍNEZ CHACÓN, M.L., MARTÍNEZ GARCÍA, E., MÉNDEZ, C., RODRÍGUEZ, R. & SÁNCHEZ DE POSADA, L.C. 2000. *The Carboniferous of eastern Asturias (Cantabrian Zone, northern Spain). Guidebook for the field-trip of the Working Group to establish a GSSP in the upper part of the Carboniferous System*. 62 págs. Oviedo.
- WAGNER, R.H., CARBALLEIRA, J., AMBROSE, T. & LÓPEZ RICO, J. 1984. *Mapa Geológico de España. E. 1:50.000. Hoja nº 107 (178-7): Barruelo de Santullán*. E. 113 págs. IGME. Madrid.
- WALCOTT, C.D. 1920. Middle Cambrian Spongiae. *Cambrian Geology and Paleontology IV. Smithsonian Miscellaneous Collections*, **67**: 261-364.
- WHITTINGTON, H.B. 1985. *The Burgess Shale*. 151 págs. Yale University Press. New Haven.
- YOUNG, J. & YOUNG, J. 1877. On a Carboniferous *Hyalonema* and other sponges from Ayrshire. *Annals and Magazine of Natural History, Series 4*, **20**: 425-432.
- ZITTEL, K.A. 1878. Studien über fossile Spongien. II Abteilung: Lithistidae; III Abteilung: Monactinellidae, Tetractinellidae und Calcispongiae. *Abhandlungen der Königlichen Bayerischen Akademie der Wissenschaften Mathematische-Physikalischen Klasse*, **12**: 1-138.

