

*Estructuras de fijación de pelmatozoos
(equinodermos) en el Ordovícico Medio
de la Zona Centroibérica española*

On some pelmatozoan holdfasts
(Echinodermata) from the Middle Ordovician
of the Central Iberian Zone, Spain

Guillermo F. ACEÑO LAZA¹ y Juan Carlos GUTIÉRREZ-MARCO²

¹ CONICET --Instituto Superior de Correlación Geológica, Facultad de Ciencias Naturales e IML, Universidad Nacional de Tucumán, Miguel Lillo 205, 4000 Tucumán, Argentina.

² Departamento y UEI de Paleontología, Instituto de Geología Económica (CSIC-UCM), Facultad de Ciencias Geológicas, E-28040 Madrid.

RESUMEN

Se describen diversas estructuras discoidales a subcónicas, cementadas a restos esqueléticos de braquiópodos, moluscos, trilobites y cistideos, que constituyen los primeros elementos de fijación de pelmatozoos a sustratos firmes encontrados en el Ordovícico Medio de la Zona Centroibérica del Macizo Hespérico. El material proviene de cinco localidades de edad comprendida entre el Oretaniense inferior y el Dobrotiviense superior, y ha sido asignado a los morfogéneros *Podolithus* y *Lichenocrinus*?, el primero de los cuales se conocía previamente en las calizas del Ashgill de la Rama Aragonesa de la Cordillera Ibérica. Los ejemplares de *Podolithus* encontrados en las Capas con Tristani pertenecen al menos a dos morfoespecies distintas, tratadas en nomenclatura abierta, que se diferencian por sus caracteres morfológicos y los fragmentos pluricolumnales asociados.

Palabras clave: Equinodermos, estructuras de fijación, Ordovícico, Capas con Tristani, Zona Centroibérica, España.

ABSTRACT

Pelmatozoan holdfasts, in the form of discoid to subconical multiplated structures, have been observed attached to shelly fragments of articulate brachiopods, molluscs, tri-

lobites and cystoids from five localities of the Central Iberian Zone of the Hesperian Massif. The described material ranges from lower Oretanian to upper Dobrotivian in age, and represents the first evidence of hard substrate colonization by echinoderms in the Middle Ordovician of Spain. The identified taxa belong to the morphogenera *Podolithus* and *?Lichenocrinus*, the former also recorded from Ashgill limestones in the eastern Iberian Cordillera. At least two morphospecies of *Podolithus*, which have been left in open nomenclature, are distinguished on the basis of their overall morphology and stem characteristics.

Key words: Echinodermata, holdfasts, Ordovician, Tristani Beds, Central Iberian Zone, Spain.

INTRODUCCIÓN

Los restos de equinodermos son fósiles comunes en las unidades pelíticas de las «Capas con Tristani» (Ordovícico Medio) de la Zona Centroibérica del Macizo Hespérico, donde se han descrito hasta el momento más de una treintena de taxones, parataxones y formas en nomenclatura abierta, correspondientes a cistideos, crinoides, ofiuroides y homalozoos (GUTIÉRREZ-MARCO *et al.*, 1984a —con referencias previas—; CHAUVEL & MELÉNDEZ, 1986; GUTIÉRREZ-MARCO & MELÉNDEZ, 1987; GUTIÉRREZ-MARCO & BAEZA CHICO, 1996; y GIL CID *et al.*, 1996).

La presencia de diferentes tipos columnares de pelmatozoos fue puesta de manifiesto por vez primera por GUTIÉRREZ-MARCO (*in* GUTIÉRREZ-MARCO *et al.*, 1984a: parte I), quien describió un total de siete morfotipos distintos, utilizando la nomenclatura de MOORE (1939) y WRIGHT (1983) ahora en desuso, y estudiando la distribución de cada uno de ellos desde el punto de vista bioestratigráfico. La presencia de restos de crinoides más completos, tales como partes del cáliz, cáliz con brazos y elementos en conexión con sus pedúnculos, es extremadamente rara en las «Capas con Tristani», y hasta ahora sólo se cuenta con la descripción de un ejemplar de inadunado *Disparida* (GIL CID *et al.*, 1996); si bien en la colección del trabajo de GUTIÉRREZ-MARCO *et al.* (1984b) existen varios restos semejantes que serán descritos oportunamente.

Los discos basales de pelmatozoos son todavía más raros en las «Capas con Tristani», y hasta la fecha se habían identificado tan sólo unos pocos restos muy mal conservados, adosados a fragmentos de conchas y caparazones, que fueron confundidos en primera instancia con posibles edrioasteroideos indeterminables (GUTIÉRREZ-MARCO *et al.*, 1984a, 1984b). No obstante, el hallazgo reciente de nuevo material en mejor estado de conservación, permitió reconocer la verda-

dera naturaleza de estos fósiles, que se describen por vez primera para el Ordovícico Medio del Macizo Hespérico en el presente trabajo. La única cita previa de estructuras de fijación de crinoides en el Ordovícico ibérico se debe a CHAUVEL & LE MENN (1979: pág. 577, lám. 3, figs. 15-17), quienes ilustran tres tipos distintos de órganos de fijación, atribuidos a una sola especie indeterminada de crinoide, capaz de adaptarse a sustratos de variada consistencia. El material procede de la Formación Caliza de Cistideos, del Ashgill de la Cordillera Ibérica, y entre el mismo se cuenta un único «organe fixateur de type discoïde» (CHAUVEL & LE MENN, 1979: lám. 3, figs. 15a-15b). El mismo se incluye sin duda en el morfogénero *Podolithus*, presentando características que recuerdan a las de *P. anomalocrinus* SARDESON, lo cual fuera señalado por LE MENN (in CHAUVEL & LE MENN, 1979). Se da la circunstancia que el morfogénero *Podolithus* es también el más abundante entre el material del Ordovícico Medio centroibérico que presentamos en este trabajo.

PROCEDENCIA DEL MATERIAL ESTUDIADO

Los ejemplares que describimos en el siguiente apartado proceden de cinco localidades distintas, de edad comprendida entre el Oretaniense inferior y el Dobrotiviense superior, según la terminología cronoregistrática mediterránea de HAVLÍCEK & MAREK (1973) y GUTIÉRREZ-MARCO *et al.* (1995). La relación de yacimientos, enumerados de más antiguo a más moderno, y con arreglo a las coordenadas Lambert del Mapa Geológico de España a escala 1:50.000, es la siguiente:

— Ventas con Peña Aguilera (Toledo: Hoja 684, x = 556,230; y = 547,100, punto VPA). Corresponde a la localidad clásica del Arroyo del Acebrón, 1.965 m al este del km 66,500 de la carrera C-403 (Torrijos-Piedrabuena). El punto se sitúa en el tercio inferior de las Pizarras de Navas de Estena, aflorantes en el sinclinal Algodor-Milagro, que ha sido datado como Oretaniense inferior en virtud de una variada asociación de trilobites, graptolitos, braquiópodos y equinodermos (RÁBANO, 1985, 1989; GUTIÉRREZ-MARCO, 1986). De allí procede una muestra con dos discos basales de fijación, uno de los cuales presenta un fragmento pluricolumnar en conexión anatómica (Lám. 1, figs. 1-3).

— Retuerta del Bullaque (Ciudad Real: Hoja 710, x = 538,650; y = 538,640, punto RE-V). La localidad se sitúa 2 km al sureste de dicho pueblo (RÁBANO, 1989; MONTERO, 1989, n.º 9 de la fig. 3), y corresponde a la mitad inferior de las Pizarras de Navas de Estena, en niveles datados como Oretaniense superior

mediante trilobites, graptolitos y braquiópodos («capas con *Cacemia*»). En esta localidad fosilífera, perteneciente al flanco sur del sinclinal de Navas de Estena, hemos encontrado una docena de discos basales de fijación de pelmatozoos, adosados en gran parte a valvas del braquiópodo *Cacemia ribeiroi* (SHARPE), pero en un caso a un resto de cistideo, y asociados ocasionalmente con fragmentos pluricolumnales de pelmatozoos indeterminables (Lám. 2, figs. 1-2).

— Alía (Cáceres: Hoja 708, x = 478,300, y = 544,470, punto PSV-III). Corresponde a los mismos niveles del yacimiento anterior, localizados hacia la parte media de las pizarras de Navatrasierra s.str. del flanco septentrional del sinclinal de Guadarranque (RÁBANO, 1989). El punto se sitúa al este del km 144 de la carretera C-401 entre Puerto de San Vicente (Toledo) y Alía (Cáceres), y en él recogimos un único disco basal de pelmatozoo, adherido a un fragmento pigidial del trilobites *Neseuretus (N.) tristani* (BRONGNIART in DESMAREST): Lám. 1, fig. 5; Lám. 2, fig. 3.

— Navas de Estena (Ciudad Real: Hoja 710, x = 531,820; y = 541,200, punto NE-VII). La localidad corresponde a la parte media de las Pizarras de Navas de Estena, 2.600 m al este de la población homónima, en el flanco sur del sinclinal de Navas de Estena. Se trata de pizarras del Dobrotiviense basal (RÁBANO, 1989), donde recolectamos un disco de fijación y fragmentos de otro, adosados a la superficie externa de la concha de un nautiloideo ortocono (Lám. 2, figs. 4-5).

— Puebla de Don Rodrigo (Ciudad Real: Hoja 757, x = 510,850; y = 502,560, punto PR-IX/7). La localidad se sitúa 9.150 m al oeste-noroeste de Puebla de Don Rodrigo, en el flanco meridional del sinclinal del mismo nombre. Corresponde a horizontes de la base de las Pizarras de Navalaceite, atribuidos al Dobrotiviense superior temprano por la asociación de trilobites presente en los mismos niveles (RÁBANO, 1989). En este yacimiento aparecieron dos discos basales de fijación, uno de ellos adosado a un fragmento de concha indeterminada, y otro a un bellerofóntido de gran tamaño, posiblemente del género *Sinuites* (Lám. 1, figs. 6-7).

DESCRIPCIÓN DE LOS RESTOS FÓSILES

Las estructuras de fijación al sustrato de los pelmatozoos presentan morfologías muy variadas, dependiendo de la naturaleza de aquél y los condicionantes paleoecológicos. Los anclajes más comunes en los sustratos duros son los discos de fijación desarrollados a partir del extremo distal del pedúnculo, los cuales poseen una cara superior formada por placas prismáticas, y una inferior basal, que con frecuencia presenta septos internos en disposición radial. Estas

estructuras suelen cementarse sobre restos esqueléticos de otros invertebrados, o bien a rocas y sustratos firmes, como por ejemplo los generados en un hard-ground. Los discos de fijación representan estrategias relativamente primitivas en la evolución de los crinoides y otros pelmatozoos (SPRINKLE & GUENSBURG, 1995), previas al desarrollo de anclajes ramificados a partir del extremo distal del pedúnculo, que posibilitaron la conquista de todo tipo de sustratos blandos en aguas someras y profundas.

Desde el punto de vista taxonómico, el estudio de los discos distales de fijación presenta la dificultad añadida de la pervivencia de un mismo tipo morfológico entre diferentes taxones de pelmatozoos, así como el caso contrario, en el que un único taxón de pelmatoozo presente adaptaciones a diferentes tipos de sustratos con las consiguientes diferencias entre sus órganos de fijación. Por lo tanto, la clasificación referida al material del Ordovícico ibérico debe ser considerada en términos parataxonómicos. De las dos formas identificadas, el morfógeno *Podolithus* SARDESON ha sido relacionado normalmente con distintos géneros de crinoides (SARDESON, 1908; EHRENBERG, 1929; BROWER & VEINUS, 1978; LEWIS, 1982), al igual que sucede con *Lichenocrinus* HALL (MEEK, 1871; FENTON, 1929a, 1929b; KOLATA, 1975, 1983; WARN & STRIMPLE, 1977; AUSICH & BAUMILLER, 1993). Sin embargo, en este trabajo optamos por atribuir ambos tipos de discos basales a pelmatozoos s.l., dado que el conocimiento de los crinoides del Ordovícico Medio centroibérico es aún muy incipiente, y todavía no es posible descartar que otros grupos de pelmatozoos posean elementos de fijación de tipos semejantes.

Morfógeno *Podolithus* SARDESON, 1908

Morfoespecie tipo: *Podolithus schizocrinus* SARDESON, 1908

Podolithus spp.

Lám. 1, figs. 1-7; Lám. 2, figs. 1-3

- | | |
|---------|---|
| pv 1984 | <i>Ramseyocrinus</i> sp.- GUTIÉRREZ-MARCO (in GUTIÉRREZ-MARCO <i>et al.</i> 1984a), pág. 426. |
| v 1984 | Edrioasteroidea? indet.- GUTIÉRREZ-MARCO (in GUTIÉRREZ-MARCO <i>et al.</i> 1984a), pág. 426. |
| pv1984 | <i>Ramseyocrinus</i> sp.- GUTIÉRREZ-MARCO, RÁBANO, PRIETO & MARTÍN, pág. 304. |
| v1984 | Edrioasteroidea? indet.- GUTIÉRREZ-MARCO, RÁBANO, PRIETO & MARTÍN, pág. 304. |

Material: 19 ejemplares en las muestras MGM-1081-O a MGM-1087-O.

Descripción: Estructuras de morfología discoidal a subcónica, con diámetro basal variable entre 1 y 10 mm. La relación altura/diámetro oscila entre 1:2,6 y 1:5,8, asignándose este último valor a las formas más convexas, en tanto que el primer extremo debe tomarse sin descontar los efectos de la distorsión diagenética.

Los ejemplares estudiados se conservan adheridos a diferentes tipos de sustratos rígidos, entre los que predominan las valvas pedunculares y braquiales de braquiópodos articulados (localidad RE-V). También se fijan a fragmentos de conchas de gasterópodos (localidad PR-IX), a un pigidio de trilobites (localidad PSV-III) y a un fragmento tecal de un diplopórido (localidad RE-V).

El contorno general de las estructuras de anclaje varía entre subcircular (Lám. 1, fig. 6; Lám. 2, figs. 1-2) a subhexagonal (Lám. 1, fig. 5), si bien uno de los ejemplares muestra un margen lobulado que solapa claramente a otra estructura situada en un nivel inferior, sin limitar los posibles movimientos de su pedúnculo (Lám. 1, fig. 2).

Todas las estructuras analizadas corresponden a la cara superior del elemento de fijación, excepto el ejemplar MGM-1086-O, donde también se observa la placa basal discoide. Ésta presenta una fina ornamentación radial relacionada con el arranque de septos internos muy tenues y numerosos (Lám. 1, fig. 7). En sectores próximos al borde de esta placa se han contabilizado 10-11 elementos radiales en un arco de 2 mm; la aparición de nuevos septos se produce por intercalación, y aparentemente todos son del mismo rango, no existiendo elementos más gruesos que se dispongan de modo diferente al estereosimétrico.

La parte convexa de la estructura de fijación conserva, en diversos ejemplares, vestigios de las numerosas placas poligonales que constituían su cara superior. En el ejemplar MGM-1081/1-O (Lám. 1, figs. 2-3), la mayoría de estas placas posee un contorno hexagonal irregular, con vértices bien definidos, aunque pueden presentarse redondeados en las placas de algunos sectores de la superficie externa. El tamaño de los hexágonos varía dentro de un mismo ejemplar entre 0,33 y 1,1 mm de eje mayor, sin apreciarse un patrón homogéneo de variación superficial. Los ejemplares de la localidad RE-V presentan, con respecto al ejemplar precedente, una relación inversa del tamaño de las placas de la cara superior. Así, las estructuras observadas en la muestra MGM-1083-O, de diámetros relativamente pequeños (4 mm como máximo), muestran placas hexagonales proporcionalmente grandes (0,33-0,66 mm frente a una placa basal de 3 mm de diámetro; 0,44 a 0,55 mm frente a otra de diámetro basal de sólo 2,5 mm: Lám. 1, fig. 4).

El área de inserción del pedúnculo no conserva detalles estructurales claramente definidos: entre la docena de elementos de fijación presentes en la muestra MGM-1083-O, su contorno varía de claramente pentagonal a subcircular (Lám. 1, fig. 4; Lám. 2, fig. 2). El pedúnculo propiamente dicho se ha conservado en conexión anatómica en el ejemplar MGM-1081/1-O, y ligeramente desarticulado en la muestra MGM-1082-O. En ambos casos, la secuencia pluricolumnar (dististele o pedúnculo completo) es homeomórfica, si bien su constitución resulta ser notablemente distinta de uno a otro ejemplar. En el primero, las columnares son tetraméricas con un desfase longitudinal del 20% y ligera componente helicoidal levógira (Lám. 1, fig. 1). En el material de la localidad RE-V (Lám. 2, fig. 1), las placas columnares son holoméricas y de contorno pentagonal, correspondiendo al morfotipo «*Pentagonopentagonopa* sp. 2» de GUTIÉRREZ-MARCO *et al.* (1984a).

Observaciones: El material estudiado se asigna al morfogénero *Podolithus* SARDESON (= *Disconia* WESTPHAL, 1974) en virtud de su morfología comparable, y sobre todo por la ausencia de una depresión periférica al punto de inserción del pedúnculo, carácter que permite distinguirlo a su vez del morfogénero *Lichenocrinus* HALL.

La sinonimia local de parte de los ejemplares analizados con *Ramseyocrinus* sp. y Edrioasteroidea? indet. *vide* GUTIÉRREZ-MARCO *et al.* (1984a, 1984b) se basan, para el primer caso, en el pedúnculo con columnares tetraméricas articulado al ejemplar MGM-1081/1-O; mientras que en el segundo, provienen de las semejanzas superficiales de ejemplares de la localidad RE-V con posibles edrioasteroideos mal conservados, aclaradas luego con el hallazgo de material en mejor estado, como el que aquí se describe. Con ello, la única cita de edrioasteroideos en el Ordovícico Medio español queda restringida a la mención imprecisa de un ejemplar del grupo en la localidad NE-VII (GIL CID *et al.*, 1996, pág. 25).

La presencia de crinoides ordovícicos con columnares tetraméricas resulta sumamente rara, y tan sólo se conocía en una forma aislada del camerado *Colpodecrinus* (SPRINKLE & KOLATA, 1982) y en dos especies del inadunado *Ramseyocrinus* (UBAGHS, 1983; DONOVAN, 1984, 1986). Este último se distribuye en el Ordovícico Inferior de Gran Bretaña, Francia y Marruecos (DONOVAN & SAVILL, 1988), por lo que se juzgaron probables las afinidades genéricas del ejemplar ibérico antes aludido con *Ramseyocrinus*, en una fase inicial de las investigaciones. En apoyo de ello, se aportaban evidencias indirectas relativas a la dinámica faunística en relación con la transgresión global del Llanvirn, durante la cual ingresaron en el ámbito ibérico muchos géneros de invertebrados bentónicos previamente representados en el Arenig de las áreas antedichas (GUTIÉ-

RREZ-MARCO & RÁBANO, 1987). Sin embargo, las diferencias morfológicas apreciadas más tarde entre el fragmento pluricolumnar del ejemplar MGM-1081/1-O, y el dististele de las especies de *Ramseyocrinus* (UBAGHS, 1983; DONOVAN, 1984), impiden sustentar hoy día las relaciones del material ibérico con este género, fundadas exclusivamente en los caracteres de este único ejemplar.

Por otra parte, la existencia de variaciones en el tamaño relativo de las placas que componen la cara superior de las estructuras de anclaje identificadas como *Podolithus*, unido a las diferencias entre convexidad, contorno y tamaño de elementos procedentes de los distintos yacimientos, permiten contemplar la existencia de diversas morfoespecies entre el material ibérico. La caracterización de las mismas, sin embargo, no puede abordarse debido a un estado de conservación insuficiente, y al desconocimiento de los caracteres de la placa basal en casi todos los posibles morfotipos. Desde el punto de vista morfológico y anatómico, podemos deslindar con claridad tan sólo dos morfoespecies en nomenclatura abierta: por un lado, *Podolithus* sp. 1, del Oretaniense inferior, caracterizada por su mayor convexidad y la conexión con pedúnculos tetraméricos de placas cuadrangulares (Lám. 1, fig. 1-3); y por otro, *Podolithus* sp. 2, reconocible con seguridad en el Oretaniense superior, caracterizada por su morfología más aplanada y su conexión con pedúnculos holoméricos de placas columnares pentagonales (Lám. 1, fig. 4; Lám. 2, figs. 1-2). El resto del material examinado no puede ser adscrito a ninguno de los dos grupos, y corresponde muy probablemente a morfoespecies distintas de las enunciadas. Entre estos últimos elementos destacan algunos discos de fijación semejantes al «Morfotipo 3» de anclajes descrito por LEWIS (1982: fig. 16.3), que este autor atribuye a crinoides pequeños o juveniles.

Morfogénero *Lichenocrinus* HALL, 1866

Morfoespecie tipo: *Lichenocrinus dyeri* HALL, 1866

Lichenocrinus? sp.

Lám. 2, figs. 4-5

p 1997 *Lichenocrinus* Hall- PROKOP & TUREK, pág. 308, figs. 1b-c, 2a-b.

Material: Restos de dos ejemplares en la muestra MGM-1088-O.

Descripción: Placa basal septada, de contorno subcircular y 6 mm de diámetro. Se conserva adherida, junto a un fragmento de una segunda placa de caracteres similares, a una porción de la superficie externa de la concha de un nautiloideo ortocono, en la que se aprecian líneas de crecimiento comarginales.

Los septos son de varios órdenes, pero no se disponen en fascículos ni revelan una simetría definida; su trazado es levemente sigmoide al aproximarse al borde de la placa. Las dimensiones de los septos más prominentes son 0,15 mm de anchura y 0,68-0,7 mm de altura, que corresponden a los valores máximos medidos cerca del centro de la placa. Cerca del borde de la misma, se contabilizan 9 septos en un arco de 2 mm de longitud (tr.).

Observaciones: La comparación de nuestro material con el morfogénero *Lichenocrinus* se fundamenta en las semejanzas existentes con algunos de los ejemplares de la Formación Zahorany de Bohemia descritos recientemente por PROKOP & TUREK (1997: figs. 1b-c y 2a-b). Sin embargo, casi todos ellos corresponden a placas basales septadas, ninguna de las cuales muestra la cara superior en una extensión suficiente como para reconocer la existencia de una depresión en torno al área de inserción del pedúnculo. Este carácter se considera como el principal elemento diagnóstico del morfogénero *Lichenocrinus*, y resulta reconocible en la mayoría de sus morfoespecies (MEEK, 1871; SARDESON, 1908; EHRENBERG, 1929; FABER, 1929; FENTON, 1929b; WARN & STRIMPLE, 1977; BROWER & VEINUS, 1978; LEWIS, 1982). La presencia de una placa basal septada ocurre también en *Podolithus*, cuyo diámetro resulta generalmente mayor que el de las morfoespecies de *Lichenocrinus* (ver por ejemplo el «type 1C holdfast» de LEWIS, 1982: Lám. 3, figs. 12 y 33). En ausencia de los detalles morfológicos concernientes a la parte superior de la estructura de fijación, la presencia de *Lichenocrinus* fuera de América del Norte no puede considerarse aún demostrada, lo cual se aplica plenamente a los ejemplares ibero-bohémicos.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las estructuras de fijación de pelmatozoos aquí descritas, representan los primeros fósiles de este tipo identificados en el Ordovícico Medio ibérico, y uno de los contados elementos propios de sustratos duros conocidos entre los sedimentos de baja a media cohesividad, que predominaron durante buena parte del depósito de las «Capas con Tristani» centroibéricas. Los ejemplares descritos se presentan, en todos los casos, adheridos a diversos fragmentos de braquiópodos, moluscos, trilobites y cistideos, a los cuales permanecen unidos después de la muerte y desarticulación (total o parcial) de los pelmatozoos responsables de tales estructuras. La inserción de los discos de fijación no parece haber tenido lugar, en ningún caso, en vida del organismo colonizado. Esto se manifiesta por el hecho de que se trata de fragmentos de caparazones, casi siempre reconocibles como tales, cuya forma aplanada favorece su estabilidad

hidrodinámica en sustratos blandos. En segundo lugar, la fragmentación ocurrió generalmente antes de la colonización dado que, por ejemplo, los discos de la muestra MGM-1082-O se insertan sobre una porción reducida de una valva de braquiópodo (Lám. 2, fig. 1) y conservan aún con leve desplazamiento, fragmentos pluricolumnales de los pelmatozoos que presumiblemente sustentaron. De igual modo, es muy probable que las conchas colonizadas por pelmatozoos, en aquéllos casos en que sólo se conserve el disco basal, hubieran sufrido re-sedimentación posterior. Entre el material de la localidad RE-V, en la muestra con mayor número de elementos de fijación coexisten, sobre una misma valva de braquiópodo, estructuras de diámetro muy diferente (Lám. 2, fig. 2), lo cual puede imputarse a fases de colonización sucesivas de un elemento esque-lético concreto, en el transcurso de un periodo sin agitación excesiva sobre el fondo. Para terminar con estas consideraciones tafonómicas, el material asignado a *Podolithus* sp. 1 (Lám. 1, figs. 1-3) presenta otros aspectos de interés. El ejemplar MGM-1081/1-O muestra el extremo distal de un pedúnculo en conexión a su disco de fijación, que se desarrolla en forma asimétrica y solapa parcialmente otro disco situado bajo el mismo. El crecimiento del superior se produjo en vida del pelmatoozoo poseedor del disco inferior, dado que el borde del primero avanzó en torno al pedúnculo del segundo, sin afectar a su movilidad (Lám. 1, fig. 2).

Desde el punto de vista paleobiogeográfico y hasta fecha muy reciente, la presencia de discos incrustantes de fijación de pelmatozoos ordovícicos se conocía sobre todo en las plataformas marginales a Laurentia. Por el contrario, en las áreas perigondwánicas tales elementos son bastante desconocidos, habiéndose citado de modo indiscutible únicamente en el Ordovícico Inferior de la Montagne Noire (UBAGHS, 1969) y en el Ordovícico Superior de España (CHAUVÉL & LE MENN, 1979) y Bohemia (PROKOP & TUREK, 1997). Los ejemplares de *Lichenocrinus* identificados en este último trabajo son escasos y se presentan adheridos a conuláridos o fragmentos de conchas indeterminables, conociéndose menos de una decena de ellos en la Formación Zahorany (Berouniense). En el margen gondwánico sudamericano, los únicos discos de fijación conocidos hasta ahora son los ilustrados por BRANISA (1965: Lám. 6, fig. 1), en materiales de supuesta edad Llanvirn. Este autor figura dos de tales elementos, cementados a la concha de un endocerátido, procedentes de la localidad de Sella (Bolivia), que modernamente ha sido referida al Arenig (MALETZ *et al.*, 1995). La descripción original del material considera «dos placas basales del cáliz» de *Cri-noidea?* indet., en lugar de aludir a que se trata de la base de fijación del pedúnculo, lo cual con toda probabilidad se debe a un *lapsus calami* del autor boliviano.

La presencia en el Ordovícico Medio español de elementos de fijación de pelmatozoos, comparables a los encontrados en formaciones del Ordovícico Superior de la cuenca de Praga (República Checa), se une a las afinidades indicadas por otros muchos taxones de trilobites, equinodermos y braquiópodos articulados, que ilustran una migración estable en sentido oeste-este, desde el margen ibero-gondwánico a Perunica (Bohemia), establecida a partir del Dobrotiviense (GUTIÉRREZ-MARCO & RÁBANO, 1987; RÁBANO, 1989; GUTIÉRREZ-MARCO *et al.*, 1992; GUTIÉRREZ-MARCO & BAEZA CHICO, 1996). La presencia de formas semejantes a *Podolithus* en el Arenig de Bolivia representaría quizá migraciones de un sentido similar desde el margen gondwánico de Sudamérica, comparables a las observadas entre algunos géneros de braquiópodos articulados de la Cordillera Oriental boliviana (HAVLÍČEK & BRANISA, 1980), y entre ciertos rostroconchas (GUTIÉRREZ-MARCO & ACEÑOLAZA, 1992).

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es una contribución al Proyecto PB96-0839 de la DGES, y a los proyectos 351 y 410 del PICG. La participación de G.F. ACEÑOLAZA se inscribe en el marco de una Beca Externa del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de la República Argentina (CONICET). Los autores agradecen a D. José MARTÍN ROLDÁN (Móstoles) la cesión de una muestra de su colección, procedente de Ventas con Peña Aguilera (Toledo), y a Uly MARTÍN (Madrid), por sus fotografías. Igualmente hacemos extensible nuestro agradecimiento a los Dres. Jean LE MENN (Brest) y Jaume GALLEMÍ (Barcelona), por sus críticas constructivas al manuscrito original.

Recibido el 11 de Febrero de 1998.

Aceptado el 17 de Marzo de 1998.

BIBLIOGRAFÍA

- AUSICH, W. I. & BAUMILLER, T.K. 1993. Column regeneration in an Ordovician crinoid (Echinodermata): paleobiologic implications. *Journal of Paleontology*, **67** (6): 1068-1070.
- BRANISA, L. 1965. Los fósiles guías de Bolivia. I. Paleozoico. *Boletín del Servicio Geológico de Bolivia*, **6**: 1-282.
- BROWER, J. C. & VEINUS, E. J. 1978. Middle Ordovician crinoids from the Twin Cities area of Minnesota. *Bulletin of American Paleontology*, **74** (304): 372-506.

LÁMINA I

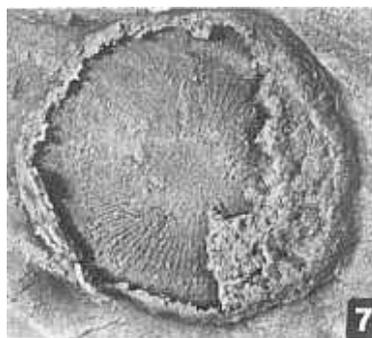
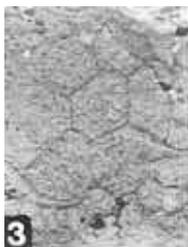
Todo el material ilustrado corresponde a vaciados en látex, blanqueados con óxido de magnesio, de los moldes naturales conservados en una matriz pizarrosa. Los ejemplares originales están depositados en el Museo Geominero (ITGE, Madrid).

- Fig. 1-3.—*Podolithus* sp. 1, Oretaniense inferior de Ventas con Peña Aguilera (Toledo). 1, Columnar en conexión con el ejemplar MGM-1081/1-O, vista lateral (x 6); 2, vista de la cara superior de los ejemplares MGM-1081/1-O (izquierda, columnar omitida) y MGM-1081/2-O (derecha) (x 5); 3, detalle de las placas de la cara superior del ejemplar MGM-1081/1-O (x 8).
- Fig. 4.— *Podolithus* sp. 2, Oretaniense superior de Retuerta del Bullaque (Ciudad Real). Vista de la cara superior del ejemplar MGM-1083/5-O (x 10).
- Fig. 5.— *Podolithus* sp., Oretaniense superior de Alía (Cáceres). Ejemplar MGM-1085-O, cementado sobre un fragmento pigidial de *Neseuretus (N.) tristani* (BRONGNIART in DESMAREST) (x 2,2).
- Fig. 6-7.—*Podolithus* sp., Dobrotiviense superior de Puebla de Don Rodrigo (Ciudad Real). Ejemplar MGM-1086-O, cementado sobre un fragmento apertural de *Sinuities?* sp. (peristoma a la derecha). 6, vista general, con la cara superior del disco de fijación (x 1,3); 7, vista interna de la placa basal, previa a la preparación de la cara superior (x 4,5).

PLATE I

All the specimens are latex casts whitened with magnesium oxide. Original material housed at the Geominero Museum (ITGE, Madrid).

- Fig. 1-3.—*Podolithus* sp. 1, from lower Oretanian shales of Ventas con Peña Aguilera (province of Toledo). 1, pluricolumnal in connection with the holdfast MGM-1081/1-O, lateral view (x 6); 2, upper view of specimens MGM-1081/1-O (left, stem omitted) and MGM-1081/2-O (right) (x 5); 3, detail of plates on the upper side of specimen MGM-1081/1-O (x 8).
- Fig. 4.— *Podolithus* sp. 2, from upper Oretanian shales of Retuerta del Bullaque (province of Ciudad Real). Upper view of specimen MGM-1083/5-O (x 10).
- Fig. 5.— *Podolithus* sp., from upper Oretanian shales of Alía (province of Cáceres). Holdfast attached to a pygidial fragment of the trilobite *Neseuretus (N.) tristani* (BRONGNIART in DESMAREST), MGM-1085-O (x 2.2).
- Fig. 6-7.—*Podolithus* sp., upper Dobrotivian from Puebla de Don Rodrigo (province of Ciudad Real). Specimen MGM-1086-O. Holdfast attached to an apertural fragment of *Sinuities?* sp. 6, general view, showing the gastropod shell and the upper side of the holdfast (x 1.3); 7, inner view of the basal plate of same, before the preparation of the upper side (x 4.5).



- CHAUVEL, J. & LE MENN, J. 1979. Sur quelques Echinodermes (Cystoïdes et Crinoïdes) de l'Ashgill d'Aragon (Espagne). *Géobios*, **12**: 549-587.
- CHAUVEL, J. & MELÉNDEZ, B. 1986. Note complémentaire sur les Echinodermes ordoviciens de Sierra Morena. *Estudios Geológicos*, **42**: 451-459.
- DONOVAN, S. K. 1984. *Ramseyocrinus* and *Ristnacrinus* from the Ordovician of Britain. *Palaeontology*, **27** (3): 623-634.
- DONOVAN, S. K. 1986. Pelmatozoan columnals from the Ordovician of the British Isles. Part 1. *Monograph of the Palaeontological Society*, **138** (for 1984), Publ. n° 568: 1-68.
- DONOVAN, S. K. & SAVILL, J. J. 1988. *Ramseyocrinus* (Crinoidea) from the Arenig of Morocco. *Journal of Paleontology*, **62** (2): 283-285.
- EHRENBERG, K. 1929. Pelmatozoan root-forms. *Bulletin of the Museum of Natural History*, **59** (1): 1-76.
- FABER, C. L. 1929. A review of the genus *Lichenocrinus* and description of two new genera. *American Midland Naturalist*, **11** (9): 453-490.
- FENTON, M. A. 1929a. The supposed calyx of *Lichenocrinus*. *American Midland Naturalist*, **11** (9): 491-493.
- FENTON, M. A. 1929b. Notes on several forms of *Lichenocrinus* from Black River Formation. *American Midland Naturalist*, **11** (9): 494-499.
- GIL CID, M. D., DOMÍNGUEZ ALONSO, P. & SILVÁN POBES, E. 1996. Reconstrucción y modo de vida de *Heviacrinus melendezi* nov.gen. nov.sp. (Disparida Iocrinidae), primer crinoide descrito para el Ordovícico medio de los Montes de Toledo (España). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, **9** (1-2): 19-27.
- GUTIÉRREZ-MARCO, J. C. 1986. *Graptolitos del Ordovícico español*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid, 3 vol., 701 pág. (inéd.)
- GUTIÉRREZ-MARCO, J. C. & ACEÑOLAZA, F. G. 1992. *Ribeiria* y *Tolmachovia* (Mollusca, Rostroconchia) en el Ordovícico inferior de la Cordillera Oriental Argentina. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie Teil I*, **1991** (6): 1799-1814.
- GUTIÉRREZ-MARCO, J. C. & BAEZA CHICO, E. 1996. Descubrimiento de *Aristocystites metroi* Parsley y Prokop, 1990 (Echinodermata, Diploporita) en el Ordovícico Medio centroibérico (España). *Geogaceta*, **20** (1): 225-227.
- GUTIÉRREZ-MARCO, J. C. & MELÉNDEZ, B. 1987. Nuevos hallazgos de Estilóforos (Homalozos) en los materiales ordovícicos de la zona Centroibérica. *COL-PA*, **41**: 41-50.
- GUTIÉRREZ-MARCO, J. C. & RÁBANO, I. 1987. Paleobiogeographical aspects of the Ordovician mediterranean faunas. *Geogaceta*, **2**: 24-26.
- GUTIÉRREZ-MARCO, J. C., CHAUVEL, J., MELÉNDEZ, B. & SMITH, A. B. 1984. Los equinodermos (Cystoidea, Homalozoa, Sterelloidea, Crinoidea) del Paleozoico inferior de los Montes de Toledo y Sierra Morena (España). *Estudios Geológicos*, **40**: 421-453.
- GUTIÉRREZ-MARCO, J. C., RÁBANO, I., PRIETO, M. & MARTÍN, J. 1984. Estudio bioestratigráfico del Llanvirn y Llandeilo (Dobrotiviense) en la parte meridional de la Zona Centroibérica (España). *Cuadernos de Geología Ibérica*, **9**: 289-321.

- GUTIÉRREZ-MARCO, J. C., MELÉNDEZ, B., PARSLEY, R. L., PROKOP, R.J. & MAREK, L. 1992. Equinodermos (Cystoidea, Homalozoa, Asterozoa) de afinidades bohémicas en el Ordovícico de las Zonas Centroibérica y Ossa Morena, España. *Publicaciones del Museo de Geología de Extremadura*, **1**: 79-81.
- GUTIÉRREZ-MARCO, J. C., RÁBANO, I., SAN JOSÉ, M. A., HERRANZ, P. & SARMIENTO, G. N. 1995. Oretanian and Dobrotivian stages vs. «Llanvirn-Llandeilo» Series in the Ordovician of the Iberian Peninsula. In: COOPER, J. D., DROSSER, M. L. & FINNEY, S. C. (Eds.): *Ordovician Odyssey: Short papers from the Seventh International Symposium on the Ordovician System*, The Pacific Section Society for Sedimentary Geology, California. Book **77**, 55-59.
- HAVLÍČEK, V. & BRANISA, L. 1980. Ordovician brachiopods of Bolivia (Succession of assemblages, climate control, affinity to Anglo-French and Bohemian provinces). *Rozprawy Československé Akademie Ved, Rada Matematických a Přírodních Ved*, **90** (1): 1-55.
- HAVLÍČEK, V. & MAREK, L. 1973. Bohemian Ordovician and its international correlation. *Casopis pro mineralogii a geologii*, **18**: 225-232.
- KOLATA, D. R. 1975. Middle Ordovician echinoderms from northern Illinois and southern Wisconsin. *The Paleontological Society Memoir*, **7**: 1-74.
- KOLATA, D. R. 1983. *Cataraquicrinus elongatus*, a new disparid inadunate crinoid from the Middle Ordovician of Ontario. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **20** (10): 1609-1613.
- LEWIS, R. D. 1982. Holdfasts. In: SPRINKLE, J. (Ed.): *Echinoderm Faunas from the Bromide Formation (Middle Ordovician) of Oklahoma*. The University of Kansas Paleontological Contributions Monograph, **1**: 57-64.
- MALETZ, J., KLEY, J. & REINHARDT, M. 1995. New data on the palaeontology and biostratigraphy of the Ordovician in Southern Bolivia. *Newsletter of Stratigraphy*, **32** (3): 163-173.
- MEEK, F. B. 1871. Remarks on the genus *Lichenocrinus*. *American Journal of Science*, **3** (1): 299-302.
- MONTERO, A. 1989. Los materiales Ordovícicos en el área de Retuerta del Bullaque, sinclinal de Navas de Estena (Ciudad Real). *Estudios Geológicos*, **45**: 399-407.
- MOORE, R. C. 1939. The use of fragmentary crinoidal remains in stratigraphic paleontology. *Journal of Scientific Laboratory of the Denison University, Ohio*, **33** (for 1938): 165-250.
- PROKOP, R. J. & TUREK, V. 1997. The crinoid holdfast *Lichenocrinus* Hall, 1866 in the Ordovician of Bohemia (Czech Republic). *Vestník Českého geologického ústavu*, **72**: 307-310.
- RÁBANO, I. 1985. Precisiones sobre los trilobites del Arroyo Acebrón (Ventas con Peña Aguilera, Toledo). *COL-PA*, **40**: 9-17.
- RÁBANO, I. 1989. Trilobites del Ordovícico medio del sector meridional de la Zona Centroibérica española. Parte I. Yacimientos, bioestratigrafía y aspectos paleobiogeográficos. *Boletín Geológico y Minero*, **100**: 307-338.

LÁMINA 2

El material ilustrado corresponde a vaciados en látex de los moldes originales, a excepción de la fig. 4., y han sido blanqueados con óxido de magnesio. Ejemplares depositados en el Museo Geominero (ITGE, Madrid).

Fig. 1-2.—*Podolithus* sp. 2, Oretaniense superior de Retuerta del Bullaque (Ciudad Real). Diversos ejemplares conservados en las muestras MGM-1082-O (fig. 1, x 3,7) y MGM-1083-O (fig. 2, x 2,4), sobre valvas del braquiópodo *Cacemia ribeiroi* (SHARPE). La flecha en la figura 2 señala un disco de fijación juvenil.

Fig. 3.— *Podolithus* sp., Oretaniense superior de Alía (Cáceres). Vista lateral del ejemplar MGM-1085-O, representado en la Lám. 1, fig. 5: x 7,5.

Fig. 4-5.—*Lichenocrinus?* sp., Dobrotiviense basal de Navas de Estena (Ciudad Real). Placa basal MGM-1088-O, cementado sobre una concha de nautiloideo, mostrando los septos radiales. Vista del molde de la cara interna (fig. 4, x 6) y su vaciado en látex (fig. 5, x 7). En la parte inferior se aprecian restos de un segundo disco de fijación.

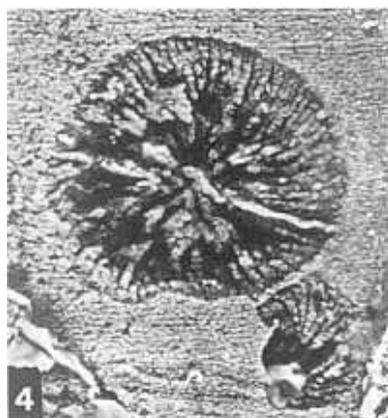
PLATE 2

All the specimens, except for n° 4, are latex casts, whitened with magnesium oxide. Original material housed at the Geominero Museum (ITGE, Madrid).

Fig. 1-2.—*Podolithus* sp. 2, from upper Oretanian shales of Retuerta del Bullaque (Ciudad Real). Detail of samples MGM-1082-O (fig. 1, x 3.7) and MGM-1083-O (fig. 2, x 2.4), with some holdfasts attached to the valves of the brachiopod *Cacemia ribeiroi* (SHARPE). A juvenile holdfast is arrowed on fig. 2.

Fig. 3.— *Podolithus* sp., from upper Oretanian shales of Alía (Cáceres). Lateral view of the specimen figured on Pl. 1, fig. 5, MGM-1085-O, x 7.5.

Fig. 4-5.—*Lichenocrinus* sp., from lowermost Dobrotivian shales of Navas de Estena (Ciudad Real). Inner view of a complete basal plate showing septa, with part of a second plate in the lower part of the photograph. Both holdfasts are attached to a fragment of nautiloid shell with visible growth lines. Sample MGM-1088-O, mould (fig. 4, x 6) and latex cast of same (fig. 5, x 7).



- SARDESON, F.W. 1908. Discoid crinoidal roots and *Camarocrinus*. *Journal of Geology*, **16** (2): 239-254.
- SPRINKLE, J. & GUENSBURG, T. E. 1995. Origin of Echinoderms in the Paleozoic Evolutionary fauna: the role of substrates. *Palaios*, **10**: 437-453.
- SPRINKLE, J. & KOLATA, D. R. 1982. «Rhomb-bearing» camerate. In SPRINKLE, J. (ed.): *Echinoderm Faunas from the Bromide Formation (Middle Ordovician) of Oklahoma*. The University of Kansas Paleontological Contributions Monograph, **1**, 206-211.
- UBAGHS, G. 1969. *Aethocrinus moorei* Ubaghs, n. gen., n. sp., le plus ancien crinoïde dicyclique connu. *Paleontological Contributions of the University of Kansas, Pap.* **38**: 1-25.
- UBAGHS, G. 1983. Echinodermata. Notes sur les Echinodermes de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire (France). In: COURTESOLE, R., MAREK, L., PILLET, J., UBAGHS, G. & VIZCAÍNO, D. (Eds.): Calymenina, Echinodermata et Hyolitha de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire (France méridionale). *Mémoire de la Société d'Études Scientifiques de l'Aude*, Carcassonne, 33-55.
- WARN, J. M. & STRIMPLE, H. L. 1977. The disparid inadunate superfamilies Homocrinacea and Cincinnaticrinacea (Echinodermata: Crinoidea), Ordovician-Silurian, North America. *Bulletin of American Paleontology*, **72** (296): 1-138.
- WRIGHT, D. K. 1983. Crinoid ossicles in upper Ordovician benthic marine assemblages from Snowdonia, north Wales. *Palaeontology*, **26** (3): 585-603.