

PRIMERA CITA DE UN BLASTOIDEO CORONADO EN EL ORDOVÍCICO SUPERIOR DE SIERRA MORENA ORIENTAL

M. D. Gil Cid¹, P. Domínguez¹, M. C. Cruz² y M. Escribano¹

¹ Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid.

² C/ Dr. Fleming 10, 28220 Majadahonda, Madrid

Resumen: En este trabajo se describe y figura el primer hallazgo de un Blastoideo Coronado en los sedimentos del Caradoc Superior de El Viso del Marqués (provincia de Ciudad Real). El nuevo material descrito nos permite analizar la filogenia de los Coronados, su posición sistemática y su modo de vida. El sistema respiratorio, los procesos coronales, se considera como un tipo primitivo de hidrospira, homólogo al definido en Eublastoideos. Por otro lado, se describe el primer caso documentado de alometría en Coronados.

Palabras clave: Echinodermata, Blastoidea, Coronata, Eocrinoidea, modo de vida, Ordovícico, Caradoc, Sierra Morena, España.

Abstract: In this paper we describe a coronate blastoid from Upper Caradocian sediments near El Viso del Marqués (Ciudad Real Province, SW Central Spain). The new material enables us to analyse the phylogeny of the coronates and discuss their systematic position and mode of life. We consider the respiratory system (the coronate processes) as a primitive type of hydrospira, homologous with that of the Eublastoidea. We also document the first case of allometric growth reported in Coronata.

Key words: Echinodermata, Blastoidea, Coronata, Eocrinoidea, mode of life, Ordovician, Caradoc, Sierra Morena, Spain.

Gil Cid, M. D., Domínguez, P., Cruz, M. C. y Escribano, M. (1996): Primera cita de un Blastoideo Coronado en el Ordovícico Superior de Sierra Morena Oriental. *Rev. Soc. Geol. España*, 9 (3-4): 253-267.

Los Coronata constituyen un grupo homogéneo y muy característico de equinodermos pelmatozoos de tamaño pequeño, de los cuales se han descrito un reducido número de especies (un total de nueve) distribuidas en cinco géneros. Este grupo ha sido citado en Europa y Norteamérica (*Europa*: Barrande, 1887; Delgado, 1908; Jaekel, 1918, 1927; Sjöberg, 1915; King y Willcockson, 1924; Regnéll, 1945; Chauvel y Le Menn, 1973, 1979; Gutiérrez-Marco, Rábano y Robardet, 1984; Paul, 1985; Donovan y Paul, 1985. *Norteamérica*: Conrad, 1842; Miller, 1892, 1894; Rowley, 1903; Bassler y Moodey, 1943; Fay, 1962; Witzke, Frest y Strimple, 1979; Brett, Frest, Sprinkle y Clement, 1983; entre otros). La distribución estratigráfica comprende desde el Ordovícico (Caradoc inferior) hasta el Silúrico (Ludlow), si bien en Norteamérica aparecen exclusivamente en el Silúrico. Adicionalmente han sido citados y descritos ejemplares de *Stephanocrinus angulatus* procedentes de Cachemira (Gupta, 1967; Gupta y Webster, 1971); estos ejemplares son similares a los encontrados en Nueva York y en Ottawa y la fiabilidad de este hallazgo ha sido cuestionada recientemente. El propio Webster (1991) denuncia este fraude e indica que los *Stephanocrinus* proceden de Norteamérica (Brett *et al.*, 1983 y Brett com. pers. in Webster, 1991). Posteriormente, Donovan y Paul (1993) confirman en

una breve nota la presencia de *Stephanocrinus* en Europa: *S. ramsbottonmi* Donovan y Paul, 1985 (Límite Ordovícico-Silúrico del SW de Gales); *Stephanocrinus* sp. (Ashgill de Suecia) y *S. (?) gemmiformis* Hall (Ludlow de Bohemia; Paul, 1985); por otro lado, estos autores felicitan a Webster por clarificar la situación producida por las obras de Gupta sobre Equinodermos fósiles del Himalaya.

Descripción morfológica general de los Coronados

Este grupo tiene un cáliz singular con una forma general cónica más alta que ancha o ligeramente globosa en algunos géneros. Su sección es circular o subpentagonal con los vértices del pentágono situados normalmente en posición radial. La base suele tener una sección triangular y un perfil cónico o redondeado, encontrándose unas especies con teca de forma cónica y otras con forma de campana, tratándose éste de un carácter diagnóstico. En el extremo superior destacan, en posición interradsial, los *procesos coronales* que le dan a la teca el aspecto característico de «corona» por el que Jaekel (1918) los denominó de esta manera (Fig. 1). Estos pelmatozoos poseen un pequeño pedúnculo funcional homeomórfico, fino o muy fino, con placas columnares moliniformes (con *latera* convexo y sec-

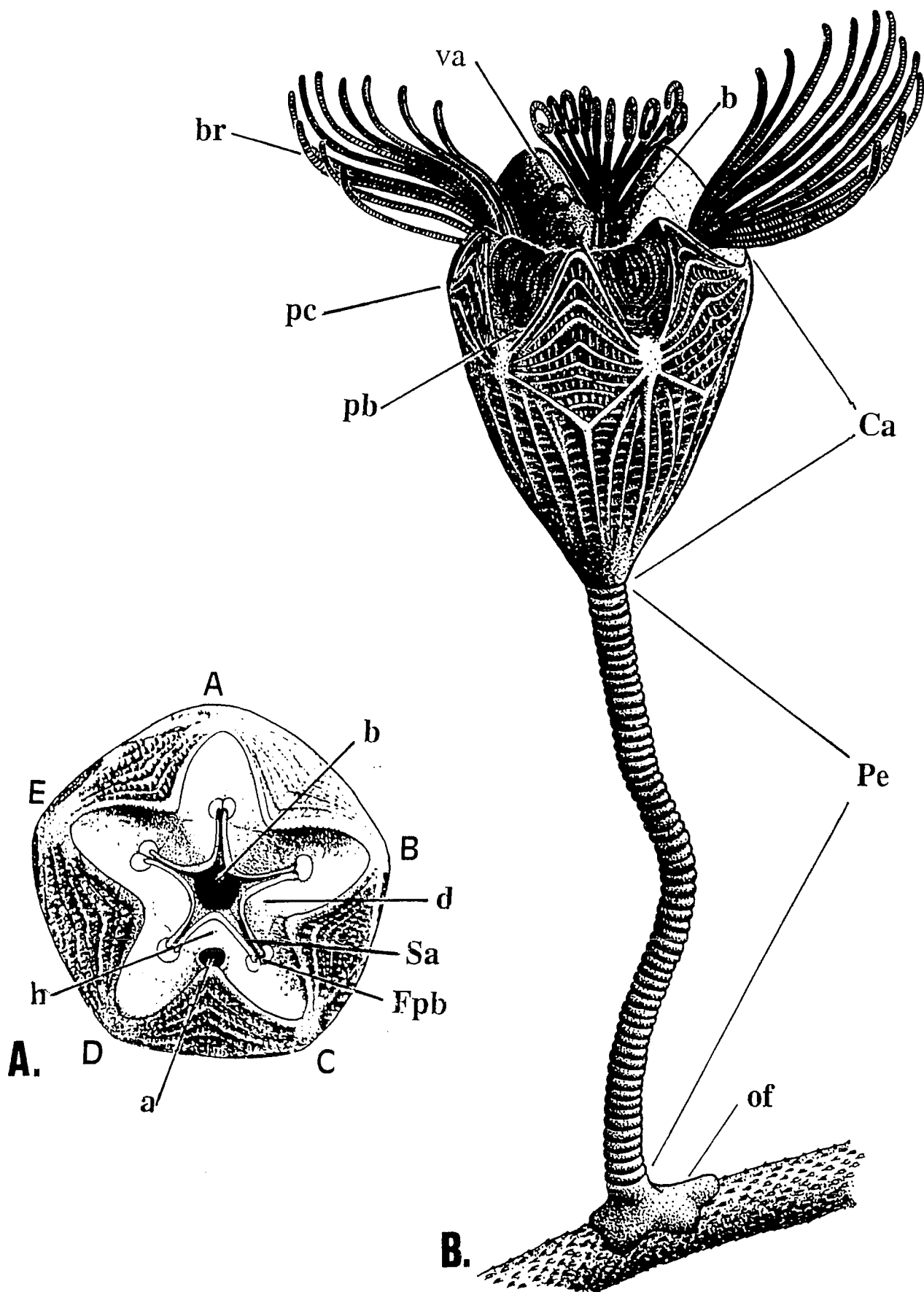


Figura 1.- Reconstrucción de la forma Castellano-manchega de *Mespilocystites lemenni* Gutiérrez-Marco, 1996. Los brazos y el pedúnculo están basados en *Stephanocrinus*, un Coronado del Silúrico de Norteamérica. A. Vista oral de un cáliz indicándose los ródios según el sistema de Carpenter (A, B, C, D, E). h: hidroporo?; a: ano; Fpb: faceta articular de la placa primibraquial; Sa: surco alimentario; d: placa deltoidea; b: boca. B. Ca: cáliz; br: brazos; pc: proceso coronal; pb: placa primibraquial; b: boca; va: valva anal; Pe: pedúnculo; of: órgano de fijación.

ción y lumen circulares). Este elemento se ha encontrado en muy pocos ejemplares: Brett *et al.* (1983, Fig. 1.F y 1.N, pág. 633) figuran dos ejemplares con pedúnculo y un anclaje aislado atribuido a este grupo (Fig. 1.K, en Brett *et al.* (1983). En la mayoría de las especies, el diámetro del pedúnculo ha de ser inferido por la superficie de articulación del extremo aboral de la teca (Paul, 1985; Donovan y Paul, 1985).

La distribución de las placas tecaes es muy uniforme (Fig. 2) y como en los Blastoideos *s. str.* (Eublastoidea; Bather, 1899) presentan tres ciclos principales de placas: un ciclo superior de placas *deltoideas*, un ciclo medio de cinco placas *radiales* grandes y un ciclo inferior de tres placas basales con la placa *azigal* en el interrradio AB. En el extremo superior de la teca hay una placa deltoidea por interrradio excepto en el CD, donde la placa deltoidea se ha dividido en dos: la placa *subdeltoide* (la más alejada de la boca y más cercana al ápice del proceso coronal) y la *superdeltoide* (la más cercana a la boca). Entre ambas se sitúa una hendidura a manera de ojal que es interpretada como hidroporo (Fig. 1, A.h). Este orificio aparece figurado en Fay (1960), e interpretado en Chauvel y Le Menn (1973) como hidroporo. Brett *et al.* (1983; Fig. 6, pág. 639) ilustran una sección transversal de un ejemplar con el hidroporo que se continúa hacia el interior de la teca en un canal de sección circular interpretado como canal pétreo. En el extremo superior de la placa subdeltoide se sitúa el ano (Fig. 1, A.a) cubierto por tres o cuatro pequeñas placas a manera de valva (Fig. 1, B.va); el ano tiene una sección circular u oblonga y es de diámetro algo inferior al orificio oral (Brett *et al.*, 1983; Donovan y Paul, 1985). Estos dos últimos trabajos representaron una síntesis que actualizó el conocimiento existente de los Coronados hasta ese momento.

La mayor parte de los especímenes de Coronata suelen encontrarse como cálices aislados integrados por las placas tecaes (3 placas basales, 5 radiales y 6 [4+2] deltoideas). Las uniones de estas placas son muy consistentes, encontrándose en ocasiones dislocadas las articulaciones radiales-deltoideas y radiales-basales (ver Chauvel y Le Menn, 1979, Lám. 3, Fig.1). Las placas accesorias del área oral, así como las placas anales, raramente se encuentran. Finalmente, los brazos y el pedúnculo son extremadamente escasos (Brett *et al.*, 1983).

Observaciones acerca de la sistemática de los Coronata

La posición sistemática de los Coronados ha planteando problemas acerca de su inclusión en otros grupos de mayor rango, por lo que diferentes autores los han ubicado entre los rombíferos, crinoideos, Blastoideos, Eocrinoideos e incluso como clase propia (Clase Coronoidea, Brett *et al.*, 1983). Barrande (1887) describió y figuró el único ejemplar de *Rombifera? mira* como «cistideo» al interpretar erróneamente la ornamentación de este fósil como los rombos propios de

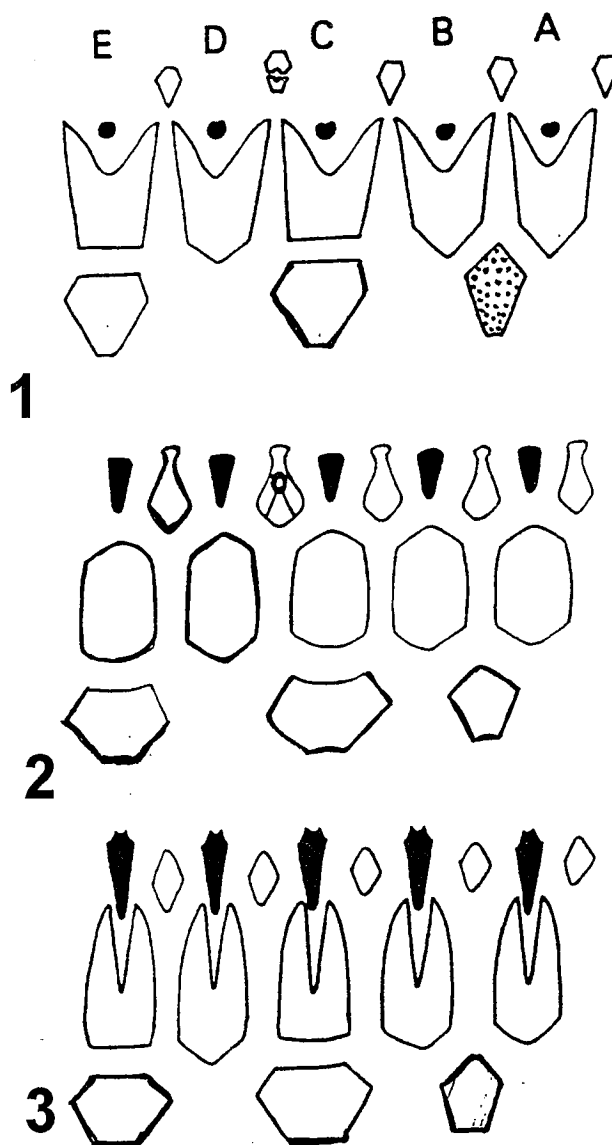


Figura 2.- Diagramas teselares de un Coronado (1); de *Lysocystites* (2) y de un eublastoideo (3). Se indican los radios según el sistema de Carpenter (Carpenter, 1884).

Rhombifera. Posteriormente, Jaekel (1918) creó el género *Stephanoblastus* para aquel mismo ejemplar y lo incluye entre los Coronata. Recientemente, Paul (1985) da a conocer la existencia de cuatro nuevos ejemplares de *Stephanoblastus mirus* (Barrande, 1887). Wachsmuth y Springer (1886) plantean el problema de asignación taxonómica de los Coronata al encontrar semejanzas entre éstos y «ciertas formas de cistoideos» (*sic*) en el área oral y la pirámide anal. Sin embargo, se asemejan a los Blastoideos por la forma general y la posición de los ambulacros; finalmente los incluyen dentro de los Crinoideos platicrínidos basándose en la estructura de los brazos. Bather (1900), al igual que Etheridge y Carpenter (1886) y Springer (1913), mantiene esa misma opinión aunque pone de manifiesto que las semejanzas con los Eublastoideos no pueden tratarse de una mera convergencia (homeoplasia). Fay (1978) los in-

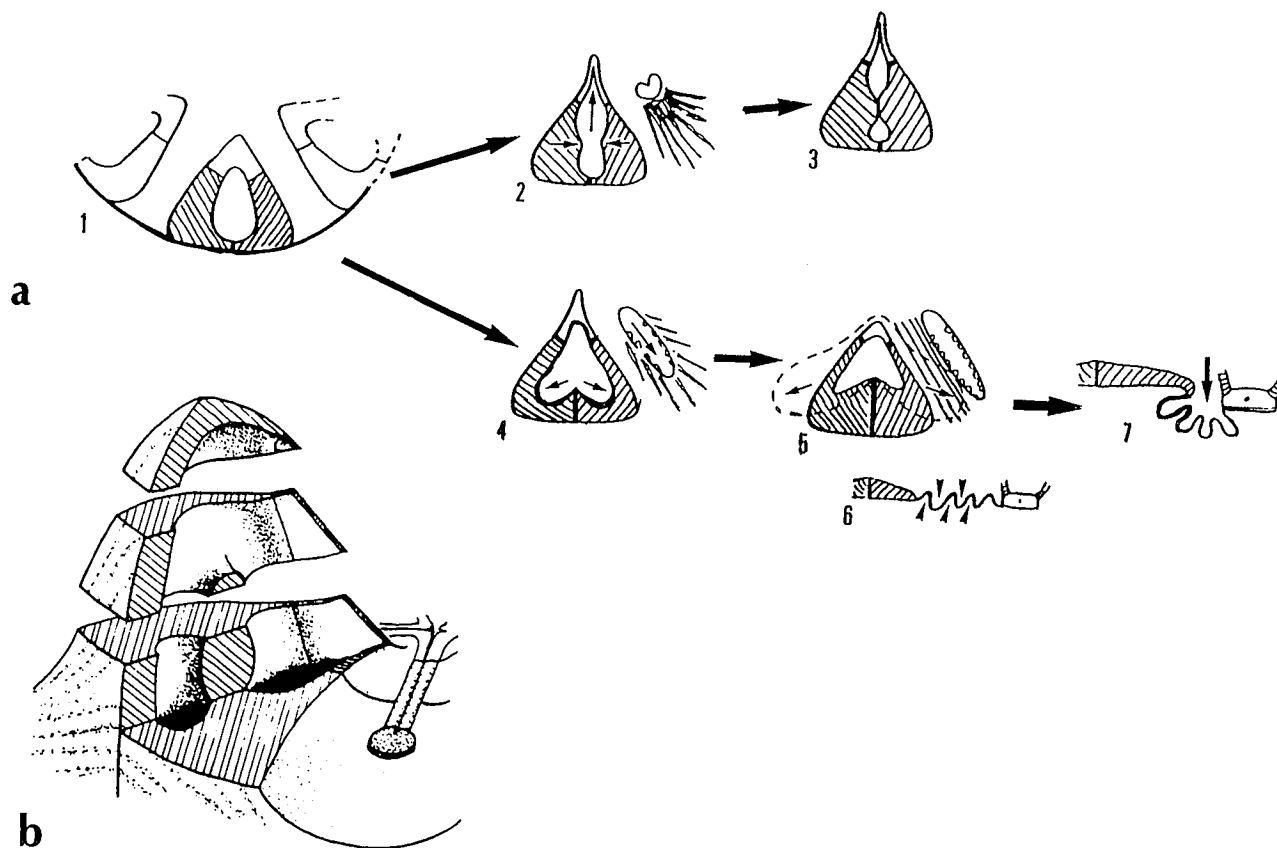


Figura 3.- a: Origen y desarrollo de las hidrospiras. Estadio 1: grupo ancestral hipotético. Estadios 2-3: estirpe de los Coronados. Estadios 4-7: estirpe de los Eublastoideos. **b:** Esquema de un tubo en forma de U en el seno de un proceso coronal (Pc de la fig. 1).

cluye dentro de los crinoideos inadunados (Subclase Inadunata) como Orden Coronata, aunque en una nota a pie de página (página T574) manifiesta la dificultad de asignarlos a cualquier subclase conocida debiendo, en su opinión, constituir una subclase propia dentro de la Clase Crinoidea.

Recientemente se han puesto de manifiesto evidencias que separan claramente a los Coronados de los Crinoideos y los aproximan a los Blastoideos. Las secciones seriadas de los brazos de *Stephanocrinus* realizadas por Brett *et al.* (1983) no muestran conexiones directas entre estos apéndices y la cavidad celómica general de la teca como es característico en los Crinozoa. El patrón general de distribución de placas de los Coronados es muy similar al de los Blastoideos y difiere de los Blastoideos espiraculados (Orden Spiraculata), como las que posee *Pentremites* (Fig. 3a, estadio 7). Sin embargo, en los Blastoideos más primitivos (Orden Fissiculata) las hidrospiras son corrugaciones cercanas a los interradios y representan adelgazamientos importantes de la pared tecal (Fig. 3a, estadio 5 y 3a, estadio 6). El desarrollo de estas corrugaciones adradiales puede explicarse por la existencia de una preadaptación en el ancestro común de Coronados y Eublastoideos. Los canales respiratorios endocoronales de los Coronata son, en esencia, áreas de flujo celomático en posición interrarial (Fig. 3b); su origen lo

podemos explicar mediante un ancestro hipotético con unos procesos coronales simplificados en cuyo seno pudieron introducirse expansiones del celoma tecal en forma de un simple domo (Fig. 3a, estadio 1). El aumento en altura de los procesos coronales estaría asociado con un aumento de la altura de las expansiones celomáticas en las que necesariamente debe canalizarse el flujo de fluidos (Fig. 3a, estadio 2). El posterior colapso o cierre de las porciones medias de esta expansión celomática (Fig. 3a, estadio 3) desarrollaría corrientes toroidales canalizadas, mucho más eficaces en los tubos en forma de U invertida. Así mismo, el desarrollo de crestas en las placas deltoideas (Fig. 3a, estadio 2) desarrollaría igualmente estructuras respiratorias mucho más eficaces al aumentar el área de intercambio gaseoso. Por otro lado, en la estirpe daría lugar a los Eublastoideos (Fig. 3a, estadios 4-7), al perder importancia el desarrollo en altura de los procesos coronales se habría producido un desarrollo lateral o desdoblamiento de las áreas de flujo infrayacentes en las porciones periféricas de la cara oral de la teca (Fig. 3a, estadios 3,4), permitiendo la evolución lateral de las hidrospiras *s.s.* hacia porciones adradiales (Fig. 3a, estadio 5). Un aumento de la superficie de intercambio por corrugación y adelgazamiento de la superficie de la teca en estos sectores daría lugar a las hidrospiras de los Fissiculata. La posterior interiorización por inva-

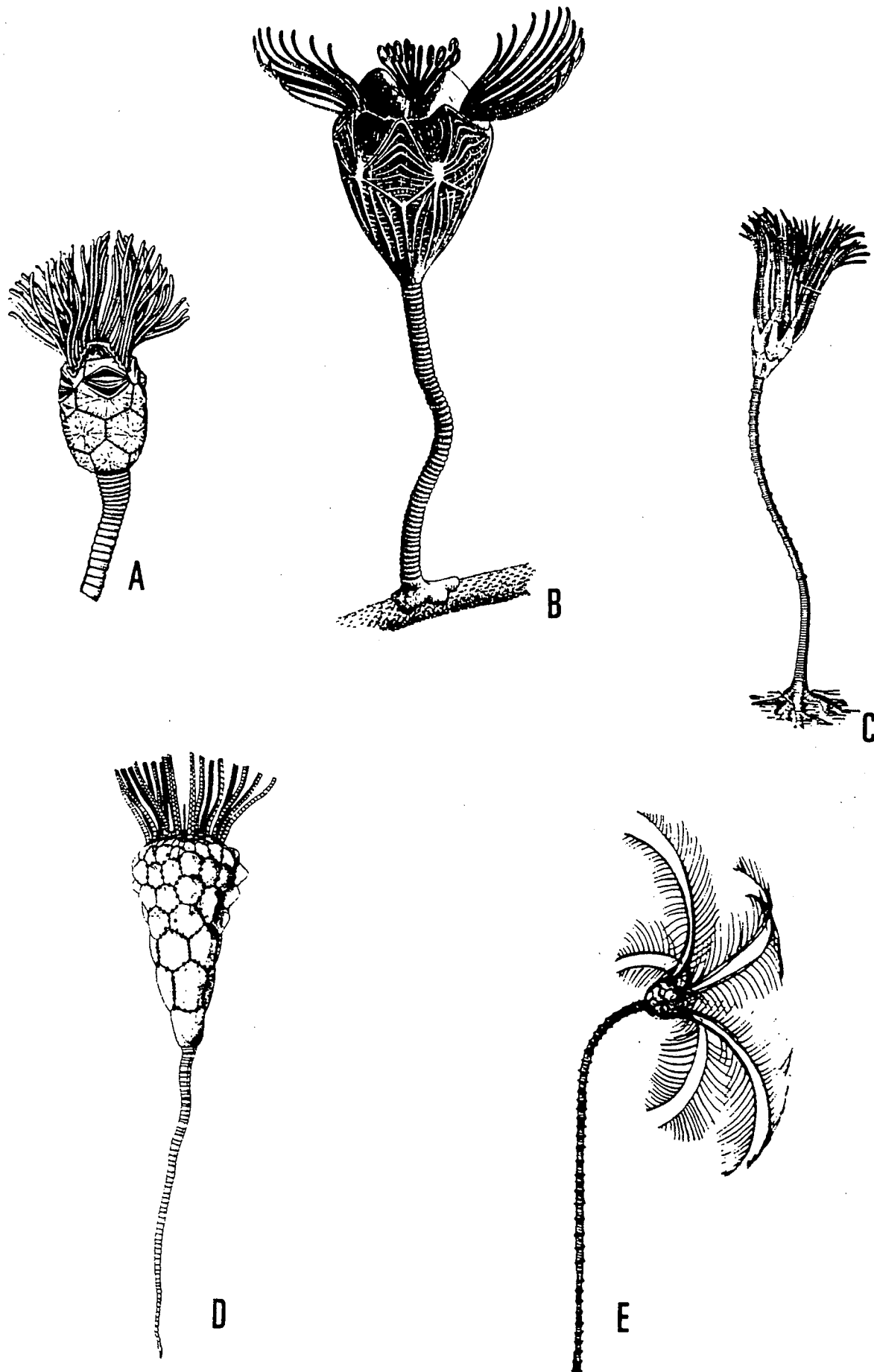


Figura 4.- Diversos tipos de pelmatozoos entre los que han sido ubicados los coronados en diferentes ocasiones. a: Rhombifera. b: Coronata. c: Blastoidea. d: Eocrinoidea. e: Crinoidea.

ginación de estas estructuras y el desarrollo de poros y espiráculos que garantizaran la eficaz circulación de agua originó las hidrospiras que poseen los Spiraculata.

Modo de vida

La estructura y forma general de los Coronados es la propia de un animal filtrador, es decir, son organismos sésiles, pedunculados, con numerosos brazos y simetría radial. Brett *et al.* (1983) realizan una estimación de la superficie ambulacral en *Stephanocrinus* y encuentran que es muy inferior a la que presentan muchos Eublastoideos y Crinoideos camerados (basándose en datos de Macurda, 1964 y 1965 y Brower, 1973 respectivamente). Los resultados indican las siguientes proporciones: 92 cm de ambulacro por cm³ de teca en *Stephanocrinus* frente a los 1400-4800 cm/cm³ en camerados y 1300-2000 cm/cm³ en Eublastoideos (véase figura 4, c). La conclusión a la que llegan estos autores es que debían habitar medios con una elevada cantidad de nutrientes en suspensión o haber sido capaces de captar partículas de mayor tamaño que otros equinodermos. En este sentido, podemos comprobar la semejanza de organización de la estructura oral de los coronata y la de ciertos ofiuroideos eurialos. Los osículos orales presentan amplias facetas de articulación de perfil cilíndrico y, tanto en nuestro material como en el figurado por otros autores, no aparecen estructuras anquilosantes, lo que sugiere que estas piezas pudieron estar dotadas de gran movilidad. Por otro lado, el diámetro de la boca y esófago es muy grande si lo comparamos con el que presentan los equinodermos filtradores (un cuarto del diámetro total de la teca frente a menos de un décimo en la mayor parte de los Crinoideos). Ausich (*in* comunicación personal C. R. C. Paul, junio 1996) demuestra que en los crinoideos el tamaño (anchura) de los surcos alimentarios en los brazos es una indicación del tamaño de las partículas capturadas; así, surcos anchos indicarán captura de partículas gruesas y surcos estrechos indicarán partículas finas. Los brazos de *Stephanocrinus* se repliegan en espirales planares quedando protegidos entre los procesos coronales (Fig. 1B), en su posición distendida formarían un cestillo que les permitiría la captura de alimento (Fig. 1B). Los surcos ambulacrales son estrechos. Sin embargo, este cestillo posee como hemos visto, una superficie ambulacral total reducida y comprende aproximadamente un área filtrante total de siete veces la sección axial de la teca que, en principio, resulta insuficiente para una alimentación micrófaga por filtro mucoso o mecánico en medios de energía moderada.

Los datos analizados nos permiten proponer dos modelos diferentes de alimentación. Un primer modelo sugiere un régimen micrófago, pero para ello sería necesario que estos organismos hubieran habitado en medios con una elevada densidad de pequeñas partículas alimenticias, ya que como hemos señalado anteriormente presentan una superficie ambulacral reducida si

la comparamos con la que presentan otros pelmatozoos filtradores. El segundo modelo es menos convencional pero viene indicado por la estructura, disposición y proporciones relativas de las diferentes estructuras anatómicas involucradas en el proceso de captura e ingestión del alimento; ella nos sugiere una captación del alimento según un régimen macrófago, en el que las partículas no serían captadas en el surco ambulacral por un filtro mucoso sino que serían capturadas por el conjunto de los brazos al cerrar el cestillo sobre la boca; así, las partículas podrían tener un rango de tamaños similar al de los actuales crustáceos zooplanctónicos.

Paleontología sistemática

Los criterios sistemáticos adoptados por los autores en este trabajo para los taxones de rango menor que el de *subphylum* han quedado reflejados en el apartado «Observaciones acerca de la sistemática de los Coronata» y son una clara consecuencia de las ideas expresadas acerca de la filogenia de los Blastoideos (Fig. 5).

Superphylum DEXIOTHETICA Jefferies, 1979

Phylum ECHINODERMATA Klein, 1734

Subphylum BLASTOZOA Sprinkle, 1973

Clase BLASTOIDEA Say, 1825

Subclase CORONATA Jaekel, 1918

Familia STEPHANOCRINIDAE Wachsmuth y Springer, 1886

Descripción: Los Stephanocrinidae son pelmatozoos con un delgado pedúnculo homeomórfico. La teca está formada por tres placas basales (la placa azigal se sitúa en el interrradio AB), cinco placas radiales grandes y seis deltoideas (interrradio CD con la deltoide dividida en subdeltoide y superdeltoide; Fig. 6). Cinco surcos ambulacrales se disponen sobre las suturas de las placas deltoideas en la cara oral de la teca, terminando distalmente en las facetas articulares braquiales. La boca está cubierta por cinco placas orales interr radiales en forma de V y cada surco ambulacral por dos placas elongadas articuladas en los laterales del surco. En el interrradio CD se abre el ano con unas pequeñas placas coberteras. Entre éste y la boca se encuentra una hendidura interpretada como hidroporo. Los brazos son biserials, pinnados y pueden replegarse en una espiral quedando protegidos entre los procesos coronales (basada en Donovan y Paul, 1985).

Géneros atribuidos: *Stephanocrinus* Conrad, 1842 (Ashgill-Ludlow; Norteamérica, Suecia, Inglaterra, Gales, no en Cachemira); *Mespilocystites* Barrande, 1887 (Caradoc-Ashgill; Bohemia, Aragón, Bretaña, Castilla-La Mancha), *Paracystis* Sjöberg, 1915 (Caradoc; Suecia), *Stephanoblastus* Jaekel, 1918 (Wenlock; Bohemia); *Tormoblastus* Jaekel, 1927 (Ashgill; Suecia); *Cupulocorona* Donovan y Paul, 1985 (Ashgill-Wenlock; Inglaterra, Gales).

Observaciones: Las diferencias entre los géneros descritos de Stephanocrinidae están basadas en la for-

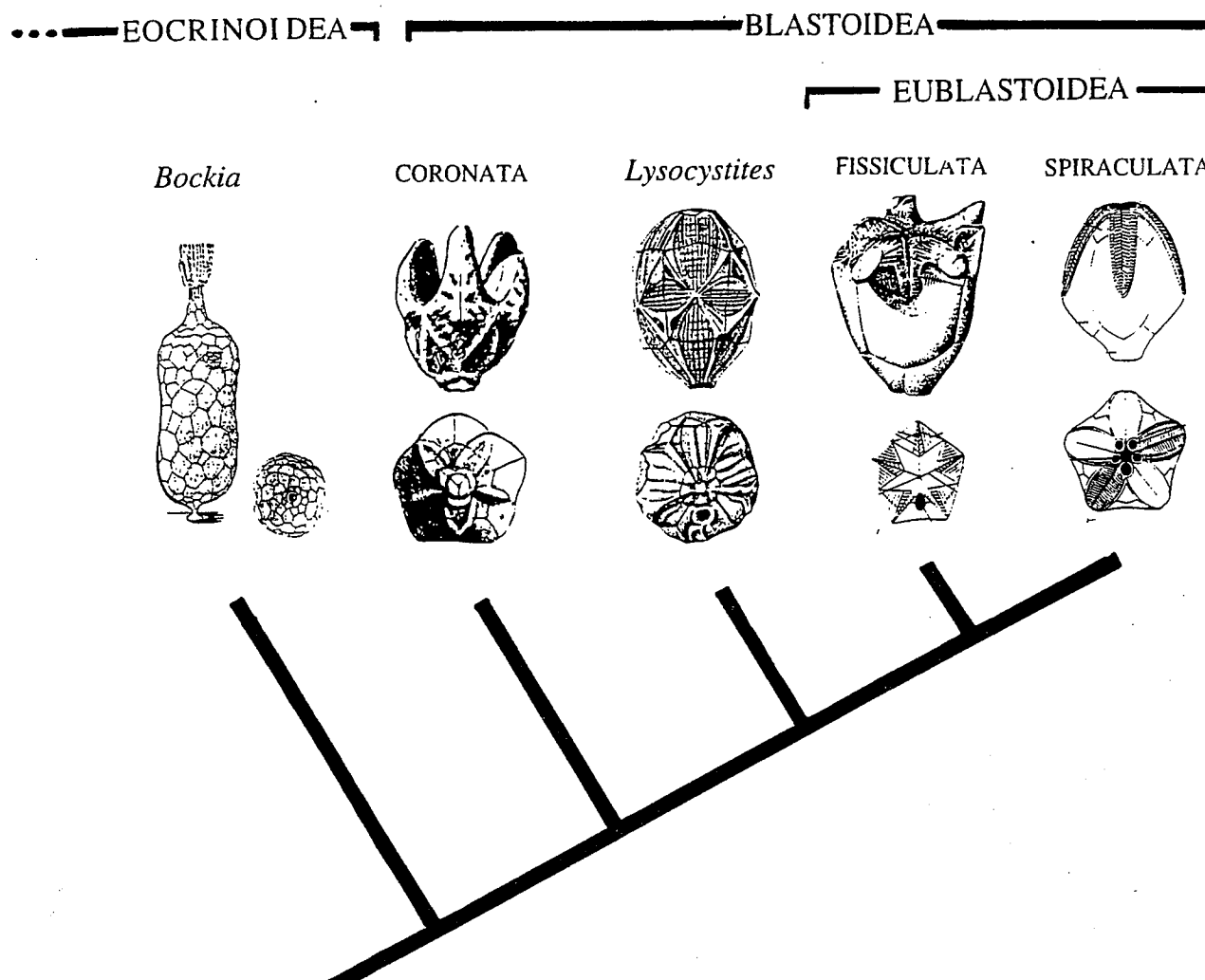


Figura 5.- Filogenia de los Blastoidea, basado en Donovan y Paul (1985). 1: *Bockia neglecta*, según Gekker (1940). 2: *Tormoblastus bodae*, según Jaekel (1927). 3: *Lysocystites*, según Miller (1889). 4 superior: *Neoschisma* según Wanner (1924). 4 inferior y 5: según Clarkson (1986).

ma general de la teca y en las proporciones relativas de los procesos coronales. Ninguno de estos caracteres ofrece suficientes garantías para ser considerado el tipo de carácter indicado para definir un género y, por lo tanto, no es difícil argumentar que todos los Coronados pertenecen a un único género, para el cual *Stephanocrinus* Conrad, 1842 sería el más antiguo disponible (Donovan y Paul, 1985; p. 529). Estos autores encontraron que los cinco géneros descritos hasta entonces (*Stephanocrinus*, *Mespilocystites*, *Paracystis*, *Stephanoblastus* y *Tormoblastus*) podían ser diferenciados fácilmente por caracteres relativamente superficiales y merecía la pena mantenerlos (Fig. 7). Sin embargo, algunos de los ejemplares británicos estudiados por ellos no eran fácilmente atribuibles a ninguno de los géneros descritos y describieron *Cupulocorona* para los mismos (comunicación personal de C. R. C. Paul, Diciembre 1995). En este trabajo mantenemos esta misma opinión a pesar de los problemas de asignación específica de algunos ejemplares con caracteres intermedios entre dos géneros descritos; tal sería el caso de «*Stephanocrinus*» *gemmiformis* (Hall, 1852) o, como discutire-

mos más adelante, de los ejemplares de *Mespilocystites lemenni* Gutiérrez-Marco, 1996, procedentes de El Viso del Marqués, de menor talla.

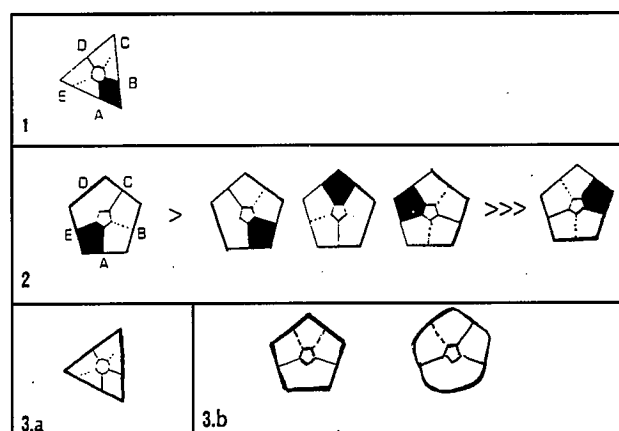


Figura 6.- Diagrama ilustrativo de las diferentes disposiciones de la placa azigal en el ciclo de placas basales. 1: Blastoidea (incluye Coronata). 2: Crinoidea, el símbolo "mayor que" (>) indica la frecuencia de aparición de cada patrón. 3: Secciones típicas del ciclo basal en Blastoideos (a) y Crinoideos (b).

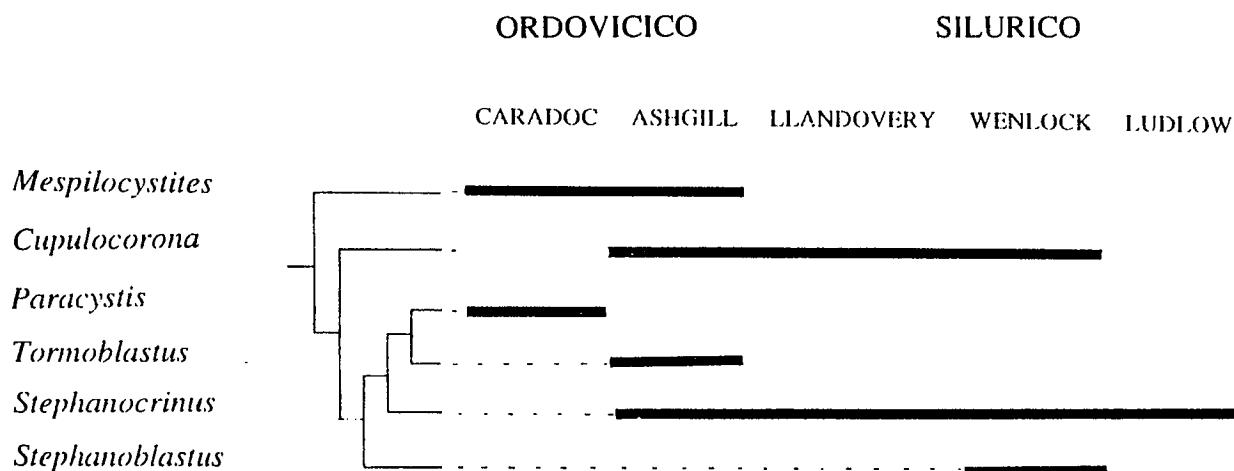


Figura 7.- Distribución cronológica y filogenia de los Coronata.

Cupulocorona Donovan y Paul, 1985

Especie tipo: *Cupulocorona salopiae* Donovan y Paul, 1985, por designación original.

Diagnosis: Un género de Stephanocrinidae caracterizado por tener un pedúnculo estrecho. La teca tiene forma cónica o de copa con una base sobresaliente y triangular. Procesos coronales generalmente bajos, surcos radiales planos o ligeramente convexos. Surcos ambulacrales de bordes subparalelos. Ornamentación de la teca constituida por crestas finas o gruesas distribuidas en grupos de rombos y sin presentar un patrón de crestas en V-W (enmendada, basada en Donovan y Paul, 1985 y C. R. C. Paul, *comunicación personal*, Febrero 1996).

Especies atribuidas y distribución: *C. salopiae* Donovan y Paul, 1985 (Wenlock inferior, Inglaterra); *C. rugosa* Donovan y Paul, 1985 (Ashgill, Gales); *C. digitalis* Donovan y Paul, 1985 (Ashgill, Gales).

Observaciones: se ha incluido la Paleontología Sistemática del género *Cupulocorona* como complemento al epígrafe «comparación con otras especies».

Mespilocystites Barrande, 1887

Especie tipo: *Mespilocystites bohemicus* Barrande, 1887; procedente del Caradoc de Bohemia.

Diagnosis: un género de Stephanocrinidae caracterizado por la posesión de una teca cónica baja, procesos coronales erectos que se expanden distalmente, surcos radiales claramente geniculados y surcos ambulacrales triangulares. Ornamentación de la teca no basada en patrones tipo V-W. (Enmendada, basada en Paul 1985 y en C. R. C. Paul, *comunicación personal*, Febrero 1996).

Especies atribuidas: *M. bohemicus* Barrande, 1887 (Caradoc; Bohemia); *M. tregarvanicus* Le Menn, 1972 (Ashgill; Bretaña, Aragón); *M. lemenni* Gutiérrez-Mar-

co, 1996 (Caradoc-Ashgill?; Aragón, Castilla-La Mancha).

Mespilocystites lemenni Gutiérrez-Marco, 1996

1995 *Cupulocorona* n. sp.; Gil Cid, Domínguez, Cruz y Escribano p.95-97, Fig. 1.1-2

*1996 *Mespilocystites lemenni* Gutiérrez-Marco, 1996; Gutiérrez-Marco, Chauvel y Meléndez, p. 114-117; Fig. 4a-h; lám. III, Fig. 1-5, 8-17.

Diagnosis: Teca ancha en forma de copa, de sección redondeada a subpentagonal a nivel de la superficie oral, con base circular y sección aboral estrecha y protuberante. Procesos coronales erectos y prominentes, representando casi la mitad de la altura de la teca. Ornamentación constituida por crestas gruesas, distribuidas entre placas contiguas siguiendo un patrón rómbico, entre las que se disponen otras crestas transversas más finas y numerosas, de orientación comarginal a las placas radiales y basales (Gutiérrez-Marco, *in* Gutiérrez-Marco, Chauvel y Meléndez, 1996).

Holotipo: ejemplar MGM-957-O, colección de fósiles españoles de invertebrados del Museo Geominero (ITGE, Madrid).

Localidad y estrato típico: Paraje denominado «El Vallejo», Bezas (Teruel). «Capas de Bronchales», Biozona de *Svobodaina armoricana*, Viniciense-Zahoraniense.

Localidad y nivel estratigráfico del material estudiado: el material estudiado procede de los niveles situados en el techo del Caradoc correspondientes a una sección localizada en el paraje denominado «La Palomera», en el término municipal de El Viso del Marqués, provincia de Ciudad Real (Fig. 8). La sucesión estratigráfica comprende un muro de pizarras, sobre el que hemos identificado 22 metros de cuarcitas areniscosas de color pardo oscuro con niveles verdosos y otros más claros distribuidos en pequeños paquetes que oscilan entre los 30 cm y los 2 metros; en este tramo se observa

una cierta homogeneidad litológica si bien se identifican materiales de diferentes competencias.

El siguiente tramo está formado por 30,5 metros de pizarras arenosas de color verde oscuro-marrón claro en fresco; en este bloque hemos diferenciado un primer tramo de 15,7 metros de pizarra ocre y gris con abundancia de ripples con geometría suave; los pequeños niveles diferenciados son de espesor centimétrico. El segundo tramo, de 14,8 metros, está formado por pizarras verdes y negras alternando niveles de diferente competencia con potencias que oscilan entre 1 y 3,5 metros. En los últimos metros de este intervalo hemos obtenido abundantes ejemplares de *Colpocoriphe grandis* Snajdr.

Por último, se puede observar un tramo de al menos 20 metros de areniscas de grano fino, grises en corte fresco pudiendo alternarse con tonos amarillentos. Este tramo es el que nos ha proporcionado, en sus términos más superiores, el material que presentamos en este estudio. Todos los ejemplares han sido recogidos *in situ*, excepto EO-058 y EO-057, que proceden de material derivado presumiblemente del mismo punto anterior.

Si se compara nuestra sección con la dada por Hamman (1983, Figs 3 y 4, pág.12 y 14-15) para Corral de Calatrava, podemos decir que los niveles a los que hacemos referencia se situarían en la parte superior del Caradoc, nivel 10 de las figuras 3 y 4 de Hamman (1983), este tramo, junto con el nivel 9 (cuarcita masiva) son conocidos en distintas localidades de Sierra Morena con el término minero de "Los Bancos Mixtos" (Tamain, 1972; Gutiérrez-Marco y Rábano, 1987; Gutiérrez-Marco *et al.*, 1994, entre otros). El nivel 8 de Hamman (1983), que identifica para Corral de Calatrava como "ferruginoso", estaría presente en nuestra sección en los niveles situados por debajo del paquete de areniscas.

Gutiérrez-Marco (*in* Gutiérrez-Marco, Chauvel y Meléndez, 1996, p.117) comenta: «En la zona Centroibérica, la especie ha sido reconocida en la parte inferior de la Pizarras Cantera, justo encima de un horizonte ferruginoso correlacionable con el nivel de hierro oolítico de la base de la Formación Fombuena, y que contiene igualmente una asociación de braquiópodos Viniciense (Villas, 1995). Los ejemplares identificados provienen de material derivado de las Pizarras Cantera en el paraje de La Palomera, aproximadamente 3 km al O de Viso del Marqués (Ciudad Real)» (*sic*). Entre el abundante material recolectado por nosotros en diversos niveles de las Pizarras Cantera y de los Bancos Mixtos del paraje La Palomera (Gil Cid, Domínguez, Cruz y Escribano, 1995; Gil Cid, Domínguez y Silván, 1995; Gil Cid y Domínguez, 1995; Gil Cid, Domínguez, Escribano y Cruz 1996; Gil Cid, Domínguez, Escribano y Silván, 1996) tan sólo hemos encontrado coronados en los Bancos Mixtos en el nivel consignado anteriormente, desconociendo la existencia de otros ejemplares en los niveles inferiores de esta localidad.

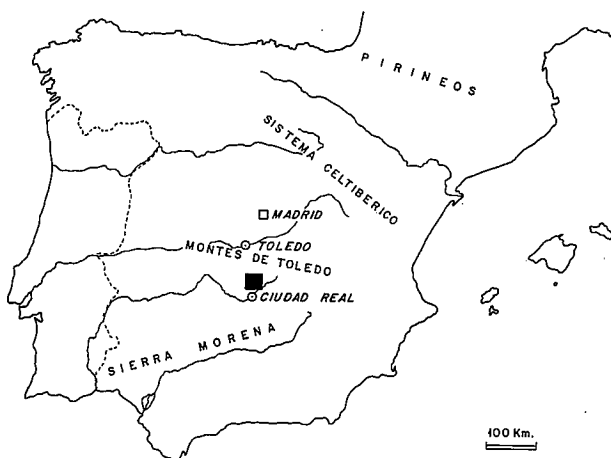


Figura 8.- Situación geográfica de la localidad de procedencia (El Viso del Marqués, Provincia de Ciudad Real).

Material estudiado y técnicas empleadas

Se han estudiado un total de siete tecas (EO-052, EO-053, EO-054, EO-055, EO-057, EO-058 y EO-059) y un anclaje aislado (EO-056, situado en la misma muestra que EO-055) atribuido provisionalmente a esta especie. Los ejemplares se encuentran en una arenisca calcárea de grano fino, de color gris en corte fresco y rojizo o pardo en porciones descalcificadas. De los cinco ejemplares estudiados, dos de ellos se encontraron como moldes externos en las porciones meteorizadas de la roca, mientras que los otros cuatro se encontraban calcificados. Los ejemplares calcificados fueron preparados con ácido clorhídrico diluido, precediéndose a una posterior neutralización con potasa. Esto permitió el estudio de estructuras delicadas, como los canales respiratorios en forma de U y la porción distal del recto y canal pétreo (Lámina II.1-5). Se prepararon réplicas en látex que posteriormente fueron blanqueadas con vapores de cloruro amónico.

Descripción

Teca cupuliforme tan ancha como alta; con procesos coronales bajos, curvados levemente hacia la boca; la anchura máxima de la teca se sitúa a la altura de los surcos radiales. La teca tiene sección subcircular. Los procesos coronales son más anchos que altos y su altura representa aproximadamente un cuarto de la altura total de la teca. La base de la teca es acuminada, destacando del contorno del ejemplar. La sección de la base es subcircular-subtriangular y en su cara inferior presenta una faceta articular circular y en su centro una depresión en forma de embudo con un radio igual a su altura (Lámina II.5-7).

En el centro de la cara oral se dispone la boca con un diámetro de un cuarto a un quinto del total de la teca. De ella parten los surcos alimentarios radiales. La relación de estos respecto al surco radial es cercana a un tercio. Los surcos radiales en algunos ejemplares presentan la primera primibraquial (Lámina I.3); son

rectos o ligeramente curvados sin llegar a ser geniculados y presentan líneas de crecimiento entre las que destacan periódicamente líneas mejor marcadas (Lámina I.7). El ano es una abertura oblonga situada en el radio CD, no conservándose en ningún ejemplar estudiado las valvas anales. Las suturas entre placas radiales adyacentes forman unas crestas bien definidas que no rebasan la altura de las crestas ornamentales.

La ornamentación está formada por crestas bien marcadas, distribuidas en grupos que obedecen a un patrón rómbico. Tiene un aspecto pectinado donde a las crestas principales se superponen otras secundarias perpendiculares con poco desarrollo lateral, sin alcanzar a la cresta principal adyacente. La disposición de estas crestas sigue el contorno superior del proceso coronal atenuándose hacia zonas inferiores donde pasan a ser simples arcos. Desde el borde externo de los surcos radiales (Lámina I.1) se destaca una gran cresta en forma de V con el extremo inferior en posición interradianal. El pedúnculo es desconocido si bien disponemos de un anclaje que por sus proporciones y características podemos atribuir a esta especie (Lámina I.9). Posee una superficie articular muy crenulada con aproximadamente 18 crestas y un lumen circular de la mitad de su diámetro. En su base destacan los procesos radiculares que se expanden radialmente ofreciendo un aspecto estrellado.

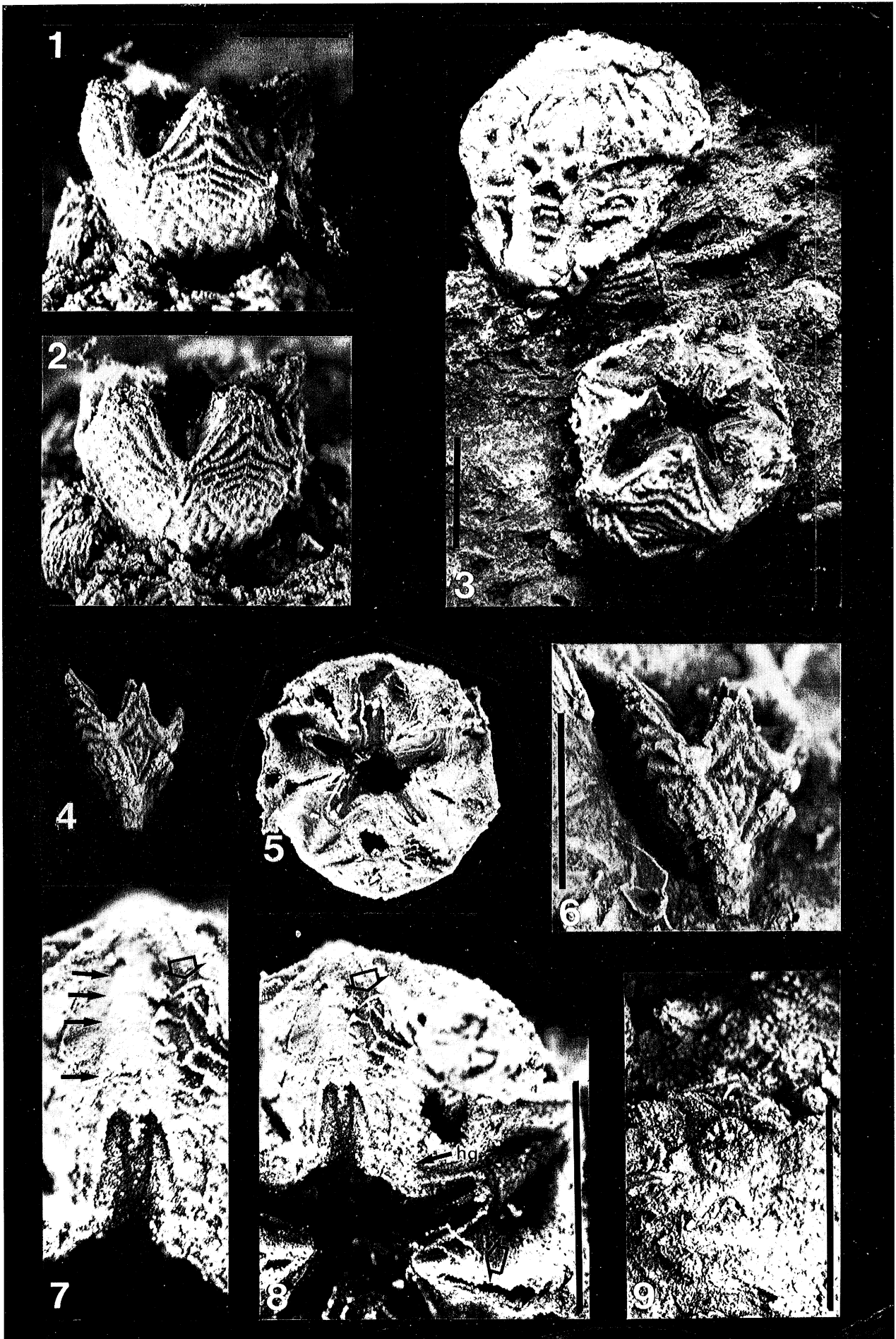
Alometría y heterocronía

El cambio en la forma del cuerpo durante el crecimiento (ontogenia alométrica) es una propiedad de muchos organismos al modificar su forma a las imposiciones que las variables del medio físico, respuesta biomecánica o de comportamiento imponen con el cambio de tamaño, al no exigir un mero cambio de escala. Existe una obvia relación entre alometría, la relación entre el tamaño y la forma, y la heterocronía, la relación entre la forma y el tiempo (Sheldon, 1993). La heterocronía enfatiza los cambios evolutivos como variaciones en el patrón de desarrollo individual más que como cambios en el estado adulto, donde las diferencias alométricas entre antecesores y descendientes son, en esencia, diferencias en el patrón de crecimiento debidas a procesos heterocronicos. Los estudios acerca de la heterocronía requieren un conocimiento preciso del ritmo o de las tasas de desarrollo de los individuos estudiados o, en otras palabras, de la ontogenia de los mismos. La determinación de las curvas de desarrollo en organismos actuales no suele plantear problemas. Sin embargo, el conocimiento preciso de la edad de un individuo puede no ser posible en estudios paleontológicos y menos aún su desarrollo ontogénico particular. En estas circunstancias podemos emplear otro parámetro, v. g. la talla, como una estimación de la edad de un determinado individuo, si bien puede no haber una relación directa entre edad y tamaño. Podríamos así desarrollar curvas de desarrollo ontogénico para un conjunto dado de individuos. En términos generales, puede ser relativamente sencillo determinar si el rasgo

considerado en el adulto tiene el aspecto juvenil de la especie predecesora (pedomorfosis), o si la forma «va más allá» de la misma (peramorfosis). Sin embargo, si desconocemos las tasas concretas de desarrollo o el tiempo necesario para alcanzar cada estado, es difícil de discernir qué proceso heterocronico concreto ha actuado.

Entre el material estudiado encontramos un ejemplar (EO-052, Lámina I.4 y 6) de talla pequeña, cuya longitud es aproximadamente la mitad de la del resto de los ejemplares que presentan un rango de tamaños similar. Entre los individuos grandes se aprecian diferentes proporciones y ornamentación atribuibles a variación individual. Sin embargo, en el ejemplar de talla pequeña estas diferencias son ya significativas, es decir el número de crestas ornamentales es menor y la forma general de la teca se asemeja a la propia de *Mespilocystites s. s.* De esta información podemos extraer dos conclusiones importantes: una respecto a la ontogenia alométrica de los ejemplares de *M. lemenni* procedentes de Sierra Morena y otra respecto a los procesos evolutivos de los primeros Coronados. Donovan y Paul (1985, pág.531) muestran su punto de vista acerca de las relaciones evolutivas entre los distintos géneros de coronados mediante un cladograma pectinado en el que *Mespilocystites* y *Cupulocorona* serían, en el sentido de Cloutier (1991), taxones basales, siendo *Cupulocorona* más avanzado que *Mespilocystites*. El nuevo material descrito en este trabajo indica que *Cupulocorona* pudo haber derivado de *Mespilocystites* por un proceso heterocronico peramórfico, posiblemente por hiper-morfosis, siendo por otra parte el primer caso documentado de ontogenia alométrica que se describe en Coronata. En este caso se alcanzaría el estado «adulto» tras incrementar el diámetro de la teca a la altura de la boca, expandiendo las bases de los procesos coronales pero no los ápices de los mismos y limitando el crecimiento de la base de la teca. Las placas deltoideas y las placas basales tendrían un crecimiento más lento que las placas radiales, las cuales crecerían con celeridad en sus porciones medias y no tanto en los extremos superior e inferior. Este proceso supondría un cambio del aspecto desde una forma general cónica, con los proce-

Lámina I: *Mespilocystites lemenni* Gutiérrez-Marco, 1996. Réplicas en latex de ejemplares procedentes de El Viso del Marqués (Ciudad Real). Fotografías 1-5 a la misma escala; la barra indica en todos los casos 2 mm. 1.- Ejemplar EO-055, vista lateral en posición interradianal (interradio B-C). 2.- Ejemplar EO-055, vista lateral en posición radial (radio C). 3.- Ejemplar EO-057, vista oral; en el extremo superior se encuentra un *Heliocrinites* juvenil. 4.- Ejemplar EO-052, vista lateral. 5.- vista oral del ejemplar EO-055, el radio A está orientado hacia arriba. 6.- Ejemplar EO-052; este ejemplar se figura en 4 a la misma escala que 1 y 2 para comparar la diferencia de tamaños y en 6 para comparar las formas. 7.- Detalle del surco radial C del ejemplar EO-055; se indican con flechas negras las líneas de crecimiento observadas y con flecha hueca la situación de una colonia de briozoos. 8.- Detalle del área oral del mismo ejemplar, hg indica la posición del hidroporogonoporo. 9.- Anclaje aislado atribuido a un Coronado, ejemplar EO-056.



sos coronales expandiéndose en el ápice (la de *Mespilocystites*), hasta una forma «adulta» redondeada con los ápices de los procesos coronales abatidos hacia la boca (la forma propia de *Cupulocorona*).

Comparación con otras especies

Los ejemplares de *M. lemenni* procedentes de El Viso del Marqués presentan problemas de asignación genérica, ya que muestran caracteres intermedios entre los géneros *Mespilocystites* y *Cupulocorona*. Tal y como sugiere C. R. C. Paul (*comunicación personal*, 1996), podrían tratarse de una forma de transición entre ambos géneros, representando la especie más avanzada de *Mespilocystites*, o bien la más primitiva de *Cupulocorona*. Por otro lado, debemos tener en cuenta que esta ambigüedad ya la planteamos en el apartado «Observaciones» para la familia Stephanocrinidae.

Caracteres como la forma general de la teca, la ornamentación, la disposición de los procesos coronales en los ejemplares de talla grande (ver apartado «Alometría y heterocronía») son propios del género *Cupulocorona*. Nuestro material presenta surcos radiales parcialmente incurvados, si bien no llegan a tener la geniculación bien marcada propia de *M. tregarvanicus* ni de *M. bohemicus*. Por otro lado, la forma de la teca de los ejemplares de menor talla (Lámina I.4) es claramente la de un *Mespilocystites*: forma cónica alta, procesos coronales erectos, abiertos y agudos, base de la teca no acuminada, etc. Adicionalmente C. R. C. Paul, con motivo de la lectura del borrador del presente trabajo, revisa los ejemplares de *Mespilocystites* y *Cupulocorona* y nos informa de un detalle no considerado en Donovan y Paul (1985): los surcos ambulacrales de *Mespilocystites* tienen forma triangular con bordes convergentes, mientras que en *Cupulocorona* y en nuestro material estos surcos tienen bordes subparalelos.

En este contexto se nos plantea un problema ya que nuestros ejemplares presentan caracteres propios de *Cupulocorona* y debería, en este caso, representar una nueva especie de este género. Por otro lado, las diferencias con *M. lemenni* son tan sutiles que podría ocasionar confusión y preferimos no inflacionar las especies de Coronados con una nueva especie.

Los ejemplares de *Mespilocystites lemenni* procedentes de El Viso del Marqués muestran un patrón de ornamentación característico y distintivo. Las crestas de *C. salopiae* tienen poco resalte y su número es mayor del que presentan las otras dos especies del género. *Cupulocorona digitalis* presenta unos procesos coronales característicos alargados con forma de dedo y la base ensanchada, claramente diferentes de los que presentan las otras dos especies. Los ejemplares de *Mespilocystites lemenni* procedentes de El Viso del Marqués tienen una forma general similar a *C. rugosa*. El resalte de las crestas de la ornamentación tecal también es similar pero en *C. rugosa* estas crestas son lisas por ambos lados, mientras que en los ejemplares de *Mespilocystites lemenni* procedentes de El Viso del Marqués son pectinadas y le confieren el característico

aspecto de malla exclusivo entre los representantes de los géneros *Cupulocorona* y *Mespilocystites*.

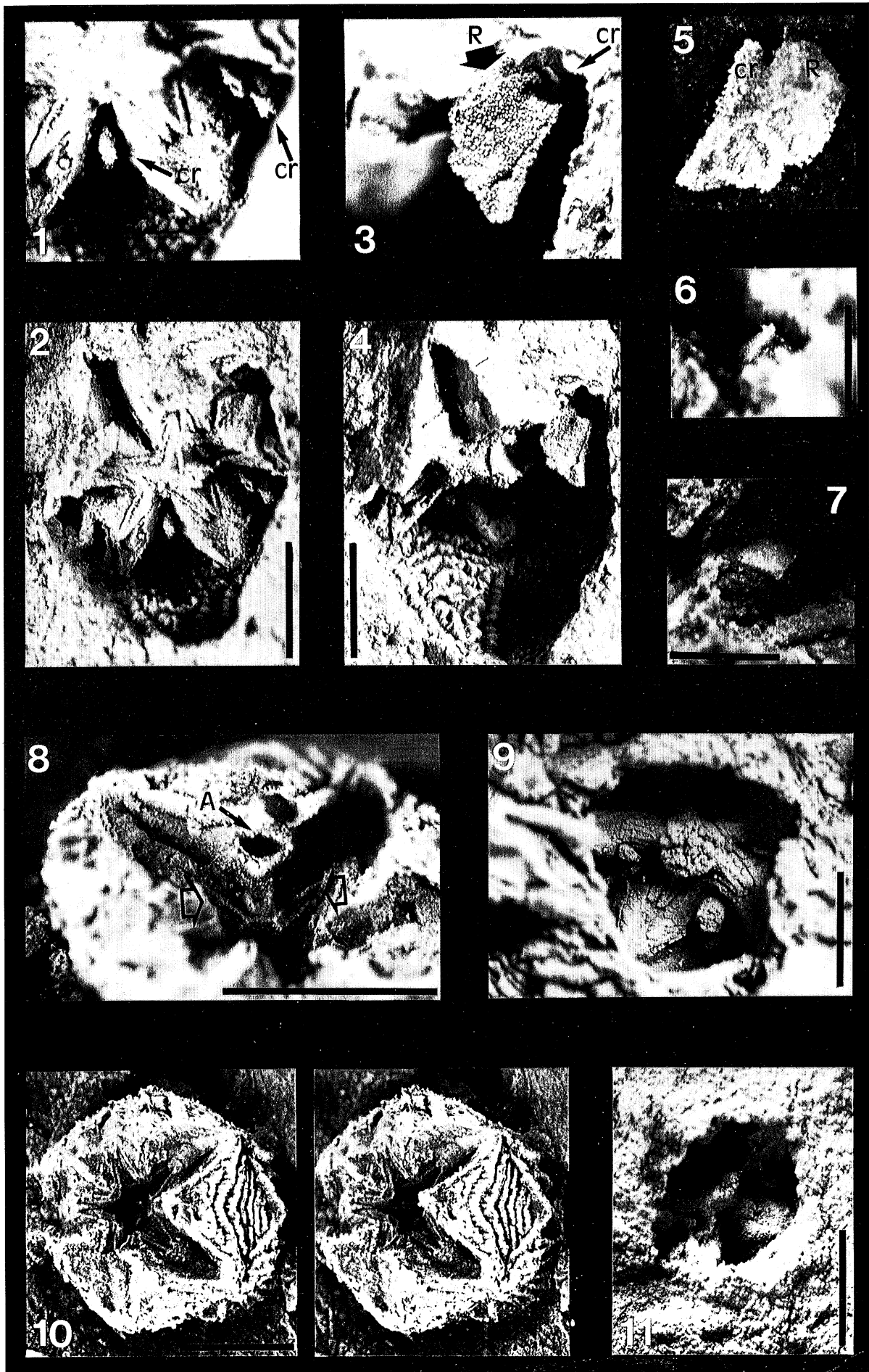
La longitud de los surcos alimentarios respecto a la longitud del ambulacro es menor en los ejemplares de *Mespilocystites lemenni* procedentes de El Viso del Marqués que en *C. rugosa*, y en *C. salopiae* y mucho menor que en *C. digitalis*. Finalmente, las diferencias de *M. lemenni* con las otras especies de *Mespilocystites*, si bien ya quedaron expresadas por Gutiérrez-Marco (*in* Gutiérrez-Marco, Chauvel y Meléndez, 1996), habría que matizarlas pues la forma aragonesa de *M. lemenni* posee caracteres propios de *Cupulocorona*, especialmente en la mitad inferior de la teca: forma globosa, base acuminada y delgada, ornamentación grosera, surcos ambulacrales de bordes moderadamente convergentes, así como surcos radiales con una geniculación menos marcada que en *M. bohemicus* y *M. tregarvanicus*.

Conclusiones

En base a los estudios de tipo morfológico y anatómico-funcional se ha podido obtener una idea precisa del sistema respiratorio en los ejemplares de *M. lemenni* procedentes de Sierra Morena, lo cual permite reforzar la posición de los Coronados como Blastoideos, desechando las otras propuestas que los situaban entre los Crinoideos o como clase propia (clase Coronoida). Se les asigna un modo de vida epibentónico sésil con alimentación posiblemente macrófaga. Un estudio de tipo alométrico permite conocer el patrón de crecimiento de estos organismos y el estudio heterocrónico apoya definitivamente el esquema evolutivo propuesto por Donovan y Paul (1985) para los Coronados más primitivos.

Deseamos expresar nuestro agradecimiento al Dr. C. R. C. Paul por el seguimiento, aportaciones y matizaciones de carácter sistemático y taxonómico de los géneros tratados en este texto, así como por su condición de revisor junto al Prof. Le Menn del manuscrito, enriqueciéndolo con sus sugerencias. A los Drs. Geyer y Donovan por sus opiniones y consi-

Lámina II: *Mespilocystites lemenni* Gutiérrez-Marco, 1996. Ejemplares procedentes de El Viso del Marqués (C. Real). 1-7, 9 y 11, moldes naturales; 8 y 10 réplicas en latex. 1 y 3 detalles de los fotogramas 2 y 4 respectivamente. Todas las barras de escala indican 2mm excepto las de los fotogramas 6 y 7 que indican 1 mm. 1-7.- Ejemplar EO-054. 1.- Detalle de los canales respiratorios situados en el seno de los procesos coronales. 3.- Detalle del canal situado en el interrradio C-D; la forma cilíndrica vertical es el recto; la forma oblicua fragmentada, es un canal respiratorio. 5.- El mismo canal visto por la otra cara una vez aislado. 6 y 7.- Base de la teca del ejemplar EO-054; se observa la base cóncava en forma de embudo subtriangular. 6.- Vista lateral. 7.- Vista oral. 8.- Detalle del interrradio C-D del ejemplar EO-057; el orificio oblongo es el ano; se observan las facetas de articulación de las placas orales con una sección de media caña. 9.- Ejemplar EO-055, se observa el molde interno del recto y por debajo de él el canal respiratorio correspondiente al interrradio C-D. 10.- Par estereoscópico del ejemplar EO-055, se observa el ejemplar parcialmente obliterado y la falsa geniculación producida; en el interrradio D-E (el orientado hacia abajo) se observa la cresta respiratoria. 11.- Ejemplar EO-053, situado en la misma muestra que EO-054.



deraciones. También expresamos nuestro agradecimiento al Dr. Sixto Fernández López por la lectura crítica de nuestro trabajo. Así mismo a los editores D. Alberto Marcos y D. José Pedro Calvo por sus sugerencias finales.

Bibliografía

- Barrande J. (1887): *Système silurien du centre de la Bohème*. 1e partie: Recherches Paléontologiques. V 7. Classe des Echinodermes. Ordre des Cytidées. Ed. Rivnac. Leipzig y Praga, I-VII+1-233.
- Bassler, R. S. y Moodey, M. W. (1943): Bibliography and Faunal Index of Paleozoic Pelmatozoan Echinoderms. *Geol. Soc. of America Special Paper*, 45: 1-734.
- Bather, F.A. (1899): A phylogenetic classification of the pelmatozoa. *Rep. Brit. Assoc.*, 1898: 916-923
- Bather, F. A. (1900): The Echinodermata. The Pelmatozoa. In: *A Treatise on Zoology* (Ed. E. R. Lankester) 3. Londres. 1-344.
- Brett, C. E.; Frest, T. J.; Sprinkle, J. y Clement, C.R. (1983): Coronioidea: a new Class of Blastozoan echinoderms based on taxonomic reevaluation of *Sthephanocrinus*. *Jour. Paleont.*, 57, 627-651.
- Brower, J.C. (1973): Crinoids from the Girardeau Limestone (Ordovician). *Paleontographica Americana*. 7, 46, 259-499.
- Carpenter, W.B. (1884): On the nervous system of the Crinoidea. *Proc. R. Soc. Lond.*, 37, 1-67.
- Chauvel, J. y Le Menn, J. (1973): Echinodermes de l'Ordovicien supérieur de Coat-Carrec, Argol (Finistère). *Bull. Soc. Géol. Mineral. Bretagne*, (1972). C-IV-1: 39-61.
- Chauvel J. y Le Menn J. (1979): Sur quelques Echinodermes (cystoïdes et crinoïdes) de l'Ashgill d'Aragon (Espagne). *Géobios*, 12 (4), 549-587.
- Clarkson, E. N. K. (1986): *Paleontología de invertebrados y su evolución*. Ed. Paraninfo. Madrid. 1-360.
- Conrad, T. A. (1842): Observations on the Silurian and Devonian Systems in the United States, With descriptions of new organic remains. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 8, 228-280.
- Cloutier, R. (1991): Interrelationships of Palaeozoic actinistians: patterns and trends. In: *Early vertebrates and related problems of evolutionary biology* (Ed. M.M. Chang, Y.H. Liu y G. Zhang) Science Press. Beijing. 379-428.
- Delgado, J. F. N. (1908): *Système Silurien du Portugal. Étude de Stratigraphie Paléontologique*. Lisboa. 1-247.
- Donovan, S. K. y Paul, C. R. C. (1985): Coronate Echinoderms from the lower palaeozoic of Britain. *Palaeontology*, 28 (3), 527-543.
- Donovan, S. K. y Paul, C. R. C. (1993): *Stephanocrinus* (Echinodermata, Blastioidea) from Europe. *Journal of Paleontology*, 67 (2), p.309.
- Etheridge, R. y Carpenter, P. H. (1886): *Catalogue of the Blastioidea in the Geological department of the British Museum (Natural History)*. Londres. I-XVI+1-322.
- Fay, R. O. (1960): The «pores» of *Stephanoblastus* Conrad. *Oklahoma Geology Notes*, 20, 10, 256-259.
- Fay, R. O. (1962): Ventral structures of *Sthephanocrinus* Conrad. *Jour. Paleont.*, 36, 2, 206-210.
- Fay, R. O. (1978): Order Coronata Jaekel, 1918. In: *Treatise on invertebrate Paleontology* (R. C. Moore y C. Teichert, Eds.) T. The University of Kansas Press & The Geological Society of America. Kansas Press. T574-T578.
- Gekker, R. F. (1940): Carpoidea, Eocrinoidea, i Ophiocystida nizhnego silura Leningradskoy oblasti i Estonii. *Academy Sciences U. R. S. S., Travaux (Trudy), Institute of Paleontology*, 9, 4, 5-82.
- Gil Cid, M. D. y Domínguez, P. (1995): Nuevo Carpoideo para el Ordovícico superior de Sierra Morena oriental. In: *Resúmenes de las XI Jorn. Paleontol.* (G. López, A. Obrador y E. Vicens, Eds.), 91-94.
- Gil Cid, M. D.; Domínguez, P.; Cruz, M. C. y Escribano, M. (1995): Un nuevo Blastoideo Coronado (Echinodermata, Blastozoa) en el Ordovícico Superior de Sierra Morena oriental. In: *Resúmenes de las XI Jorn de Paleontol.* (G. López, A. Obrador y E. Vicens, Eds.), 95-97.
- Gil Cid, M.D.; Domínguez, P.; Escribano, M. y Cruz, M.C. (1996): Una paleoasociación del Ordovícico Superior de Sierra Morena Oriental: Equinodermos y Cordados. In: *Resúmenes del IX Simposio de Estudios del Bentos Marino* (J. M. Viéitez y J. Junoy, Eds.), 342-343.
- Gil Cid, M. D.; Domínguez, P.; Escribano, M. y Silván, E. (1996): Un nuevo Rombífero, *Homocystites geyeri* n. sp., en el Ordovícico de El Viso del Marqués (C. Real). *Geogaceta* 20 (1): 235-238.
- Gil Cid, M. D.; Domínguez, P. y Silván, E. (1995): Lower Paleozoic Carpooids from The Ossa-Morena Zone (SW Spain). 4th European Echinoderms Colloquium (A. B. Smith, Coord.), Londres.
- Gupta, V. J. (1967): *Stephanocrinus sahani* sp. nov. from the Naubug Beds, Kashmir. Indian Science Congress Association, Proceedings, 54th session, part 3, 334.
- Gupta, V. J. y Webster, G. D. (1971): *Stephanocrinus angulatus* Conrad (Crinoidea) from the silurian of Kashmir. *Palaeontology*, 14, 2, 262-265.
- Gutiérrez-Marco, J. C.; Chauvel, J. y Meléndez, B. (1996): Nuevos equinodermos (cistideos y Blastozoos) del Ordovícico de la Cordillera Ibérica (NE España). *Rev. española de Paleont.*, 11 (1), 100-119.
- Gutiérrez-Marco, J.C. y Rábano, I. (1987): Trilobites y graptolitos de las Lumaquelas terminales de los "Bancos Mixtos" (Ordovícico Superior de la zona Centroibérica meridional): Elementos nuevos o poco conocidos. *Bol. Geol. Min.*, 98 (5), 647-669.
- Gutiérrez-Marco, J.C.; Rabano, I. y Robardet, M. (1984): Estudio bioestratigráfico del Ordovícico en el Sinclinal del valle (Provincia de Sevilla, SO. de España). *Memorias e Noticias, Publ. Mus. Lab. Min. Geol., Univ. Coimbra*, 97, 12-37.
- Gutiérrez-Marco, J.C.; Rabano, I. y Sarmiento G. N. (1994): Los materiales del Ordovícico medio y superior del Sinclinal de Corral de Calatrava (Ciudad Real). Excursión A de las X Jorn. Paleontol.
- Hamman, W. (1983): Calymenacea (Trilobita) aus dem Ordovizium von Spanien; ihre Biostratigraphie, Ökologie und Systematik. *Abhandlungen der sekenbergischen naturforschenden Gesellschaft*, 542, 1-171.
- Hecker, R. F. (1940): Vease Gekker, R. F. (1940).
- Jaekel, O. (1918): Phylogenie und System der Pelmatozoen. *Paleont. Z.*, 3, 1-128.
- Jaekel, O. (1927): Ueber *Tormoblastus* n. gen. eine coronate Blastioidee, aus dem Ordovicium Schwedens. *Arkiv Zoologi*, 19 A, 1-6.
- Jefferies, R. P. S. (1979): The origin of chordates -a methodological essay. In: *The origin of the major invertebrate groups* (M. R. House, Ed.). *Systematics Association Special Volume*, 12, 443-447.
- King, W. B. R. y Willcockson, H.W. (1924): The Lower Palaeozoic rocks of Austwick and Horton-in-Ribblesda-

- le, *Quart. Journ. geol. Soc. Lond.*, 90, 7-31.
- Macurda, D. B. (1964): A new Spiraculate blastois, Pyramblastus, from the Mississippian Hampton Formation of Iowa. *Contributions Museum of Paleontology, University of Michigan*, 19, 8, 105-115.
- Macurda, D.B. (1965): The functional morphology of the Mississippian blastoid genus orophocrinus. *Jour. of Paleontol.*, 35, 6, 1045-1096.
- Miller, S. A. (1892): Paleontology. *Indiana Department of Geology and Natural Resources*, 17, 611-705.
- Miller, S.A. (1894): Paleontology. *Indiana Department of Geology and Natural Resources*, 18, 257-356.
- Paul, C. R. C. (1985): Ordovician and Silurian coronates from Czechoslovakia. *Geol. Jour.*, 20, 21-29.
- Regnéll, G. (1945): Non-crinoid Pelmatozoa from The Paleozoic of Sewden. A taxonomic study. *Meddelanden fran Lunds geologisk-mineralogiska Institution*. 108. Lund. I-VII+1-255.
- Rowley, R. R. (1903): Description of fossils. In: *Contributions to Indiana Paleontology* (G. L. Greene, Ed.) Erwing and Zeller, New Albany. 98-109.
- Say, T. (1825): On two genera and several species of Crinoidea. *Journal of the Academy of Sciences Philadelphia*, 4, 2, 289-296.
- Sheldom, P. (1993): The evolution of the form. In: *Evolution, a biological and palaeontological approach*. (Ed. P. Skelton). Addison-Wesley Publishing Company and The Open University. 668-740.
- Sjöberg, S. (1915): *Paracystis ostrogothicus* g. et sp. n., en egendomlig pelmatozo fran Östergötlands chasmopskalk. *Geol. Fören. Stockholm Förhandl*, 37, 171-178.
- Springer, F. (1913): Cystoidea, Blastoidea, Crinoidea. In: *Textbook of paleontology* (C. R. Eastman, Ed.; adaptado del alemán, K. A. von Zittel, 1880. *Handbuch der Palaeontologie*). Macmillan. 145-243.
- Sprinkle, J. (1973): Morphology and evolution of Blastozoans echinoderms. *Special Publications Museum Comparative Zoology of Harvard*. Cambridge. 1-284.
- Tamain, G. (1972): Recherches géologiques et minières en Sierra Morena Orientale (Espagne). *Travaux du Laboratoire de Géologie structurale et Apliquéé d'Orsay*, 1, 1-369.
- Villas, E. 1995 Geobios
- Wachsmuth, C. y Springer, F. (1886): Revision of the paleocrinoidea. 3: 2. *Proceedings Academia Natural sciences of Philadelphia*. 1886, 64-226.
- Wanner, J. (1924): Die permischen Echinoderm von Timor. *2. Paläontologie von Timor*, 14, 1-81
- Webster, 1991 *Journal of Paleontology*
- Witzke, B. J.; Frest, T. J. y Strimple H. L. (1979): Biogeography of the Silurian-Lower devonian Echinoderms, p. 117-129. In: *Historical Biogeography, Plate tectonics and the Changing Environment* (J. Gray y A. J. Boucot, Eds.). Oregon State University Press, Corvallis. 1-500.

Manuscrito recibido el 30 de Enero de 1996

Aceptado el manuscrito revisado el 20 de Octubre de 1996