

PRIMERAS EVIDENCIAS DE BRIOZOOS PERFORANTES (CTENOSTOMATA) EN BRAQUIÓPODOS ORDOVÍCICOS DE LOS MONTES DE TOLEDO (ZONA CENTROIBÉRICA MERIDIONAL, ESPAÑA)

Eduardo MAYORAL*, Juan Carlos GUTIÉRREZ MARCO** y Jordi MARTINELL***

* Departamento de Geología. Facultad de Ciencias Experimentales. Universidad de Huelva. Palos de la Frontera, 21819 Huelva.

** Departamento de Bioestratigrafía y Biocronología. Instituto de Geología Económica (CSIC-UCM). Facultad de Ciencias Geológicas. 28040 Madrid.

*** Departament de Geologia Dinàmica, Geofísica i Paleontologia. Facultat de Geologia. Universitat de Barcelona. 08028 Barcelona.

ABSTRACT

A new endolithic boring (*Pinaceocladichnus perplexus* isp. nov.) has been documented in brachiopod (orthids) shells coming from Lower Oretan shales (approx. Early "Llanvirn") of the Toledo Mts., central Spain. The ichnofossils are preserved as natural moulds after dissolution of shell substrates, allowing its detailed study and illustration with SEM. Structures of this type can be certainly compared with borings of ctenostomate bryozoans (Stolonifera): *P. perplexus* isp. nov. is therefore the oldest evidence of boring activity within this group. The colonization of the shells by bryozoans occurred most probably during brachiopod's life, settling preferably in the marginal area (anterior and lateral) at shallow levels inside the dorsal valves.

Keywords: Bioerosion, Endolithic Borings, Ctenostomate Bryozoans, New Ichnospecies, Ordovician, "Tristani Beds", Hesperian Massif, Spain.

RESUMEN

Se describe un nuevo sistema de perforación (*Pinaceocladichnus perplexus* isp. nov.), registrado en conchas de braquiópodos articulados (órtidos) del Ordovícico Medio de los Montes de Toledo (Centro de España). Los icnofósiles se conservan como moldes naturales tras la disolución de las conchas que constituyen su sustrato, permitiendo estudios detallados al MEB. Este tipo de estructuras es claramente comparable con perforaciones de briozoos ctenostomados (Stolonifera actuales o fósiles), por lo que *P. perplexus* isp. nov. representa la evidencia más antigua de actividad bioerosiva imputable a este grupo. La infestación de las conchas por los briozoos ocurrió probablemente en vida de los braquiópodos, a diferencia de lo que ocurre en otras formas ibéricas de *Pinaceocladichnus*. La colonización afectó preferentemente al área marginal (sector anterior o lateral) de las valvas dorsales, perforando siempre niveles someros de las mismas. Además de la especificidad taxonómica de estos icnofósiles, su registro está limitado aparentemente a sectores relativamente profundos de la plataforma centroibérica durante la época Oretana inferior.

Palabras clave: Bioerosión, Perforaciones Endolíticas, Briozoos Ctenostomados, Nueva Ichnoespecie, Ordovícico, "Capas con *Tristani*", Macizo Hespérico, España.

INTRODUCCIÓN

La presencia de restos de briozoos en los materiales del Ordovícico medio es muy esporádica en el conjunto del Macizo Hespérico, donde sólo se han documentado raros hallazgos puntuales de trepostomados, cryptostomados y cheilostomados, registrados normalmente como epizoos en conchas de moluscos y braquiópodos. Esta escasez contrasta con la abundancia y diversidad que muestran los restantes grupos fósiles coetáneos, e incluso los mismos grupos de briozoos en materiales más modernos de idénticas áreas. En este

sentido, los restos de briozoos constituyen horizontes de concentración muy característicos ("margas de briozoos") en muchas sucesiones del Caradoc y Ashgill pre-Hirnantiense de la Cordillera Ibérica y zonas Centroibérica y Ossa-Morena del Macizo Hespérico (Carls, 1975; Hafenrichter, 1979; Villas, 1983; Gutiérrez Marco *et al.* 1984b; Hammann, 1992, etc.).

La primera mención de briozoos ctenostomados en materiales del Ordovícico surcentroibérico se debe a Gutiérrez Marco *et al.* (1984a: 304), quienes citan *Condranema* sp. y otros posibles vinéllidos, en unidades lutíticas del Llanvirn inferior pertenecientes a las "Capas con *Tristani*". Tales identificaciones consideraron erró-

neamente la presencia de zoarios calcificados que colonizaron conchas de braquiópodos articulados (“*Condrenema*”, con patrón morfológico irregular), o bien bivalvos y gasterópodos (“*Vinellidae* ? indet.”, con ramificación mejor definida o bien radial).

El presente artículo aborda la revisión del material original procedente del trabajo antes citado, junto con nuevos ejemplares recogidos posteriormente por los autores. Un primer análisis revela que nos encontramos en todos los casos ante un sistema de túneles, cavidades y poros, perforados superficialmente en conchas de braquiópodos, en lugar de auténticos cistidios fósiles. Por sus características, el material corresponde claramente a señales de actividad bioerosiva de briozoos ctenostomados, similares a las descritas recientemente en el Ordovícico medio de la zona Cantábrica por uno de los autores (Mayoral, 1991). En este último trabajo se identifica un icnogénero (*Pinaceocladichnus* Mayoral, 1988), al que podemos adscribir también el material surcentroibérico que se estudia a continuación.

MATERIAL ESTUDIADO

Las perforaciones atribuibles a briozoos se desarrollan generalmente en valvas de braquiópodos articulados y, en menor medida, sobre conchas de gasterópodos (bellerofontoideos en estudio). Todas ellas provienen de materiales de edad Oretana (= “Llanvirn”) inferior en los sinclinales de Algodor-Milagro y Navas de Estena-Guadalerzas (S de Toledo-N de Ciudad Real). Esta restricción geográfica de los hallazgos, en el seno de la zona surcentroibérica, puede tener un significado paleoecológico, debido a que las mismas especies de braquiópodos y bellerofontoideos se conocen en niveles de edad comparable situados en estructuras más meridionales (Sierra Morena Oriental, Almadén, Puertollano-Almuradiel, Villuercas, etc.), donde nunca presentan el menor vestigio de perforaciones como las que describimos a continuación. Desde el punto de vista paleogeográfico, el área investigada se localiza en los Montes de Toledo centrales y occidentales, correspondientes a sectores relativamente profundos de la plataforma centroibérica durante el Ordovícico medio, situados por debajo o próximos al nivel de base de las olas de tormenta

“normales”. Estos datos concuerdan con la distribución de las tempestitas arenosas del Dobrotivá (= “Llandeillo”) inferior (Brenchley *et al.* 1986), y han sido corroborados con observaciones biogeográficas aportadas por los trilobites (Rábano, 1989).

Desde el punto de vista litoestratigráfico, el material paleontológico estudiado procede del tercio inferior de las Pizarras de Navas de Estena, entre 60 y 80 m por encima de la base de la Formación. Esta sucede en continuidad estratigráfica a los materiales arenosos del Ordovícico inferior (Cuarcita Armoricana y Capas de Marjaliza de San José *et al.* 1992, Fig. 4). La restricción vertical de la presencia de perforaciones dentro del rango amplio de los taxones colonizados, que inician y continúan su representación en niveles previos y posteriores a los que contienen los ejemplares perforados, puede estar relacionada con episodios esporádicos de disminución brusca en la tasa de sedimentación. Ello se manifiesta porque los tramos con conchas colonizadas corresponden a niveles delgados de lutitas masivas, teñidas por óxidos de hierro y bastante bioturbadas, donde son raros los fósiles articulados de trilobites, equinodermos y moluscos. Estos son en cambio muy comunes en el resto de la sucesión de la misma edad, compuesta por lutitas oscuras con restos frecuentes de graptolitos. No obstante, de forma excepcional se han conservado en el techo de estos niveles perforaciones en conchas articuladas, que corresponderían a una acumulación *in situ* contemporánea a un nuevo incremento en la tasa de sedimentación.

Las localidades de procedencia del material estudiado son las siguientes:

— Localidad VPA (sinclinal Algodor-Milagro).—Ventas con Peña Aguilera (Toledo), 1925 m al E del Km 66,500 de la carretera C-403 (Torrijos-Piedrabuena). Se trata de los yacimientos clásicos del Arroyo del Acebrón, donde *Pinaceocladichnus* ha sido determinado en dos niveles muy próximos estratigráficamente, cartografiados por Gutiérrez Marco (en Rábano, 1985: Fig. 1) al NO y SO de la casa principal de la finca contigua al arroyo, en el margen derecho del mismo.

— Localidad NE-III (sinclinal de Navas de Estena-Guadalerzas).—Navas de Estena (Ciudad Real), 5600 m al SO del pueblo, en una excavación de pizarras situada al S de la curva más pronunciada del Km. 6,300 de la carretera local entre esta localidad y Retuerta del Bullaque.

ICNOLOGÍA SISTEMÁTICA

En las descripciones que figuran a continuación, se ha adoptado la terminología morfológica propuesta por Mayoral (1988, 1991), que evita la analogía nomenclatural entre las perforaciones y las partes de organismos que las producían, atribuidas en este caso a briozoos ctenostomados. Como única modificación se propone nominar, por sus ordinales respectivos, a los túneles y ángulos de bifurcación originados a partir de cada túnel principal, con la equivalencia indicada en la Tabla 1.

La nueva nomenclatura obvia prejuzgar la posición de las estructuras respecto al punto de origen de cada conjunto, lo que rara vez puede deducirse en sistemas

MAYORAL, 1988	PRESENTE TRABAJO
Túneles primarios	Túneles principales
Túneles secundarios	Túneles de primer orden
Túneles terciarios	Túneles de segundo orden
Túneles cuaternarios	Túneles de tercer orden
Ángulos de bifurcación entre túneles primarios-secundarios (β_1)	Bifurcaciones de primer orden
Idem entre túneles secundarios-terciarios (β_2)	Bifurcaciones de segundo orden
Idem entre túneles terciarios-cuaternarios (β_3)	Bifurcaciones de tercer orden

Tabla 1. Equivalencia de las terminologías empleadas para referirse a los túneles y ángulos de bifurcación de *Pinaceocladichnus* en materiales del Ordovícico peninsular.

complejos de perforaciones, que además se desarrollan de forma entrelazada. Con ello, las referencias pasan a establecerse respecto a cada túnel principal observable, del que por bifurcaciones sucesivas parten túneles de orden primero, segundo, tercero, etc. Además, la existencia de túneles principales evita considerar su origen "primario" a partir de la ancéstrula, así como otros aspectos astogénicos, cuando, por ejemplo, una colonia genere más de un túnel principal, ya sean éstos primarios o no.

Esta propuesta simplifica ligeramente la nomenclatura actual, por restringir los calificativos "primario" y "secundario" a las aberturas externas, a los conductos subordinados secundarios y a las cavidades secundarias. No obstante, en ciertos casos podría aceptarse denominar "secundarios" a aquellos sistemas de túneles diferentes del principal, cuya jerarquía no pueda ser establecida por erosión o entrelazamiento de las bifurcaciones. El material paleontológico estudiado está depositado en las colecciones del Dpto. de Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid (DPM), Museo de Geología de la Universidad de Sevilla (MGUS) y Museo Geominero del ITGE, Madrid (MGM)

Ichnogénero *Pinaceocladichnus* Mayoral, 1988

Ichnoespecie tipo: *Pinaceocladichnus onubensis*, Mayoral, 1988

Diagnosis enmendada: Modelo de perforación formado por un sistema muy regular de túneles finos, suavemente arqueados que se ramifican en un mismo plano en sentidos opuestos. Hasta la fecha se han registrado exclusivamente en conchas calcáreas de braquiópodos y moluscos.

Ichnoespecies asignadas:

P. onubensis Mayoral, 1988: Plioceno Inferior, Huelva (España).

ICNOFOSILES	LC _p	Ach C _p	Ach C _s	DT _p
** <i>Orbignyopora devonica</i> (Richards)	260µ	54-80µ	110-200µ	10µ
* <i>Orbignyopora archiaci</i> (Fischer)	990-1600µ			
* <i>Orbignyopora capillaris</i> (Dollfuss)	340-470µ			
* <i>Orbignyopora tridelta</i> Pohowsky	560-800µ			
* <i>Orbignyopora cornbrashica</i> Pohowsky	430-500µ			
* <i>Ropalonaria arachne</i> (Fischer)	380-560µ			
* <i>Ropalonaria venosa</i> Ulrich	200-350µ			
* <i>Ropalonaria bugei</i> Pohowsky	190-220µ			
+ <i>Pinaceocladichnus onubensis</i> Mayoral	400-500µ			15µ
++ <i>Pinaceocladichnus bulbosus</i> Mayoral	623-861µ	80-111µ	142µ	53µ
+++ <i>Pinaceocladichnus perplexus</i> isp. nov.	795-1066µ	75-250µ	183µ	80-100µ

Tabla 2. Dimensiones expresadas en micras (µm) de las perforaciones relacionadas con la actividad de briozoos ctenostomados: * Según Pohowsky, 1978. ** Según Vogel *et al.*, 1987. + Según Mayoral, 1988. ++ Según Mayoral, 1991. +++ Según este trabajo.

P. bulbosus Mayoral, 1991: Ordovícico Medio (Dovrovitá tardío) Cabo Vidrias (Asturias, España).

P. perplexus isp. nov.: Ordovícico Medio (Oretana inferior), Montes de Toledo (provincias de Toledo y Ciudad Real, España).

Observaciones: Siguiendo las recomendaciones de Sanchiz (1991) se corrige aquí la designación ambigua de holotipo para *P. onubensis* presentada por Mayoral (1988), seleccionando como lectotipo el espécimen MO₁/5B/01, procedente del Plioceno inferior de Moguer (Huelva) y que está depositado en el Museo de Geología de la Universidad de Sevilla. (Mayoral, 1988: Lám. II, Fig. 5).

También es conveniente advertir que la relación de icnotaxones morfológicamente próximos a dos formas ibéricas de *Pinaceocladichnus* (*P. onubensis* y *P. bulbosus*), fue consignada por error en las sinonimias correspondientes a sus descripciones originales.

Las relaciones y diferencias entre los parámetros dimensionales de las perforaciones producidas por otros briozoos ctenostomados perforantes y las ichnoespecies asignadas a *Pinaceocladichnus* se resumen en la Tabla 2.

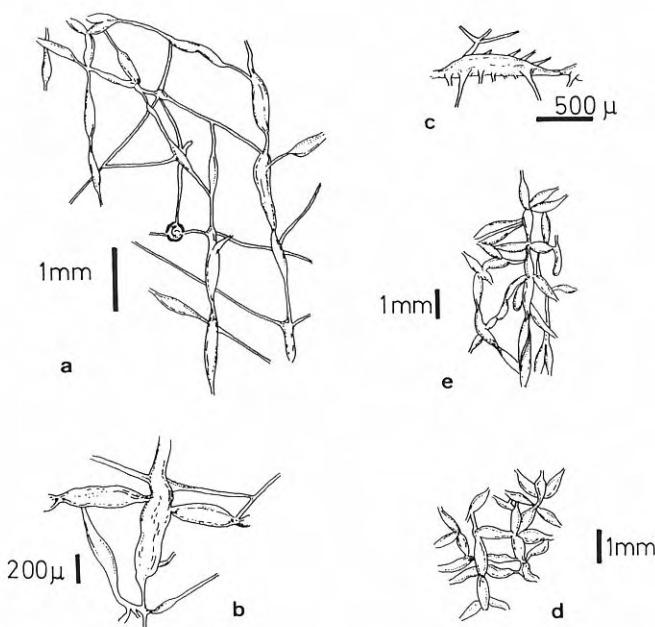


Figura 1. 1a: *Pinaceocladichnus perplexus* isp. nov., en modelo de **baja densidad**. Obsérvese la cavidad secundaria aislada de la trayectoria general de la colonia y conectada a ésta por conductos subordinados principales. Holotipo DPM 2300. 1b: Detalle de los puntos de bifurcación de una cavidad principal de *Pinaceocladichnus perplexus* isp. nov.: conductos subordinados principales en el extremo de la zona proximal; cavidades principales sin conductos subordinados en la zona proximal y conducto subordinado secundario en la zona distal. Ejemplar MGUS 2001. 1c: Puntos de salida de los conductos subordinados principales y secundarios a partir de una cavidad principal de *P. perplexus* isp. nov. Ejemplar MGUS 2001. 1d y 1e: *P. perplexus* isp. nov. en modelos de **alta densidad**. 1d: ejemplar MGUS 2002. 1e: ejemplar DPM 2302.

Pinaceocladichnus perplexus isp. nov.

Figs. 1-4; Lám. I, Figs. 1-14

v 1984a *Condranema* sp.; Gutiérrez Marco *et al.*, 304. Tabla 1.

Holotipo: Complejo de túneles y perforaciones conservados como moldes sobre el molde externo de una valva braquial de un braquiópodo, determinado provisionalmente como "*Orthis*" *noctilio* Sharpe, 1849. El ejemplar está depositado en el Dpto. de Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid, con el número DPM 2300 y se ilustra en este trabajo en la Lám. I, Figs. 4 y 9 y Fig. 1a en el texto.

Derivación del nombre: Del latín *perplexus*: intrincado, embrollado. Alude al aspecto general que presentan las cavidades principales que conforman el sistema de perforación.

Localidad tipo: Ventas con Peña Aguilera (Toledo), Arroyo del Acebrón, aproximadamente 1925 m al E del Km 66,500 de la carretera C-403 (Torrijos-Piedrabuena). El punto fue cartografiado en detalle por Gutiérrez Marco (en Rábano, 1985; Fig. 1), correspondiendo al talud septentrional del camino que desciende desde el punto kilométrico mencionado, justo antes de su intersección con el Arroyo del Acebrón.

Estrato tipo: Pizarras arcillosas oscuras con abundantes óxidos de hierro y bioturbación, situadas estratigráficamente en el tercio inferior de las Pizarras de Navas de Estena, entre 70 y 80 m por encima de la base de la Formación. Los graptolitos y los trilobites presentes en estos niveles caracterizan respectivamente las Biozonas *Artus* y *Cambriensis*, indicativas de una edad Oretana inferior en el sector surcentroibérico (Gutiérrez Marco *et al.*, 1984a; San José *et al.*, 1992).

Paratipos: Localidad VPA: DPM 2300-2305, MGM 187 O, MGUS 2001-2003, localidad NE-III: DPM 2306-2307.

Diagnos: *Pinaceocladichnus* constituido por cavidades principales de gran tamaño (longitud media próxima a 1 mm), que se disponen horizontal y paralelamente a la superficie del sustrato (conchas de braquiópodos). Penetran someramente por debajo del mismo sin atravesar nunca la concha. Algunas de estas cavidades presentan típicamente en su zona media, derivaciones en otras de igual rango sin que existan conductos subordinados que las unan. Cuando éstos aparecen, ya sean principales o de primer orden, son muy numerosos y parten desde cualquier punto de las cavidades anteriores. Las cavidades secundarias son muy escasas, o bien se constituyen como ligeras modificaciones de las cavidades principales.

Descripción: El recorrido en planta del sistema de perforación es bastante uniforme. Consiste en una serie de cavidades y túneles ramificados, que penetran someramente en el interior de la concha de braquiópodos articulados, ocasionando un complejo entramado de estructuras biogénicas tangentes a la superficie de los mencionados sustratos.

Este sistema mantiene la regularidad en los ángulos de ramificación de los túneles, siendo de 50-60° para la bifurca-

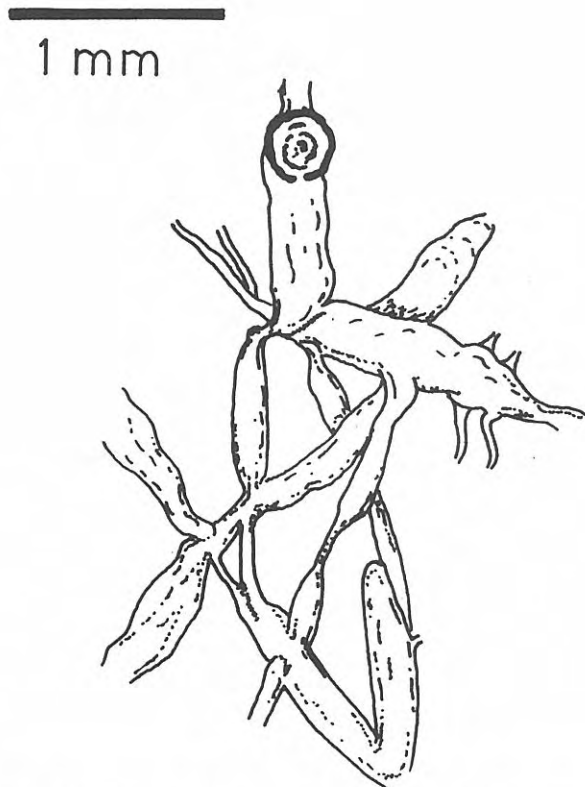


Figura 2. *P. perplexus* isp. nov. en modelo de alta densidad. Obsérvese la existencia de una ligera modificación en la cavidad principal que constituye una incipiente cavidad secundaria modificada (trazo negro grueso); así como la salida de cavidades principales desde la zona media de otra cavidad principal, junto con conductos subordinados secundarios en la zona proximal. Ejemplar MGUS 2003.

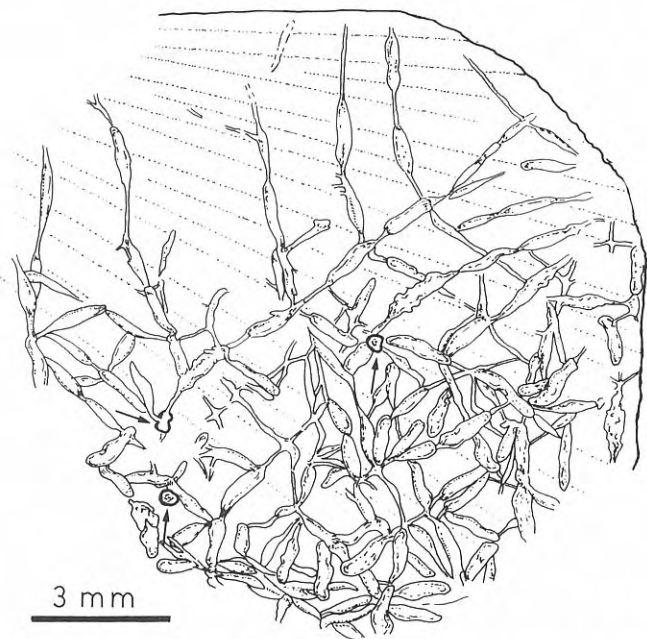


Figura 3. Detalle de la ramificación de *Pinaceocladichnus perplexus* isp. nov. a partir del molde natural conservado en el ángulo cardinal derecho del ejemplar DPM 2307. Las flechas indican la posición de cavidades secundarias, aisladas o como modificaciones de las cavidades principales.

ción de primer orden, aproximadamente 90° para la de segundo, nuevamente 50-60° para la de tercero; y así sucesivamente de forma alterna para las siguientes.

Las cavidades principales, toscamente fusiformes, se alinean a intervalos más o menos constantes en el sentido de avance de los túneles y están relacionadas entre sí por contacto directo con éstos. En los modelos de **alta densidad** de ocupación, la superposición de diversos sistemas de túneles impide diferenciar túneles principales o de primer orden y segundo orden (Figs. 1e-1d, 2, 3, 4a-c; Lám. I. Figs. 1, 5, 6, 14), al igual que ocurre con los conductos subordinados, quedando las cavidades principales en íntima conexión o incluso coalescentes ligeramente.

En ocasiones, la morfología de las cavidades principales en los modelos de **alta densidad**, tiende a perder el carácter fusiforme para hacerse más toscamente tubular. (Fig. 3; Lám. I. Fig. 14).

Si se observan los moldes externos de *P. perplexus* isp. nov. obtenidos mediante su réplica en látex (Fig. 4a; Lám. I. Fig. 2) se puede llegar a la conclusión de que:

a) Los túneles estoloniales estaban conectados en casi todo su recorrido con el periostraco (en forma de ranuras estrechas, independientemente del orden de bifurcación).

b) Que las cavidades principales estaban ampliamente desarrolladas bajo la superficie (su traza externa es una ranura estrecha algo más gruesa que la correspondiente a los estolones: Fig. 4a).

c) Que las auténticas aberturas externas, mucho más reducidas, debían de estar excavadas en el periostraco y no en la capa primaria de la concha (Fig. 4c).

Los túneles de primer orden parten en general de la zona proximal de las cavidades principales (Figs. 1a-c; Lám. I. Fig. 8), aunque en los modelos de **baja densidad** pueden bifurcarse directamente a partir del túnel principal (Figs. 1a-b; Lám. I. Figs. 8, 9) y sobre todo en los modelos de **alta densidad** pueden salir desde la zona media de las cavidades principales (Figs. 1e, 2; Lám. I. Figs. 11-12, 14).

Cuando aparecen los conductos subordinados, lo hacen desde cualquier punto de las cavidades. Si son principales suelen estar conectados con otras cavidades, presentando un desarrollo relativamente importante (Fig. 1a; Lám. I. Figs. 8, 9, 13) y si son secundarios están en número normalmente elevado (12 o más) y acaban en puntos ciegos tras un recorrido muy corto (Fig. 1c; Lám. I. Fig. 7).

Las cavidades secundarias, que aparentan bolsas de contorno subcircular, son muy escasas y se disponen de forma perpendicular respecto a los túneles. Casi siempre se hallan intercaladas entre cavidades conectadas por túneles de primer orden, o aparecen de forma más o menos aislada (Fig. 1a; Lám. I. Fig. 9).

Otro aspecto característico de esta icnoespecie es la existencia de zonas modificadas dentro de las cavidades principales que adoptan una forma de saco o bolsa similar a las cavidades secundarias propiamente dichas (Fig. 2; Lám. I. Figs. 11-12).

Los valores correspondientes a las dimensiones de las diferentes partes de *P. perplexus* isp. nov. pueden observarse en la Tabla 3.

Relaciones y Diferencias: Las mayores semejanzas de *Pinaceocladichnus perplexus* isp. nov. se encuentran en los registros de diversos representantes del Paleozoico, como son la icnoespecie del Ordovícico Superior del Cantábrico (Cabo Vidrias, Oviedo): *P. bulbosus* Mayoral, 1991 y otros modelos de perforación atribuidos a briozoos ctenostomados como *Ropalonaria* (Ulrich, 1879) del Ordovícico Superior, *Orbignyopora capillaris* (Dollfus, 1877) del Silúrico Medio, y *Orbignyopora devonica* (Richards, 1974) del Devónico Medio.

En todos los casos, las cavidades principales son

fusiformes más o menos globosas, y discurren paralelas a los túneles principales, con ensanchamientos apreciables en los puntos correspondientes a las zonas proximales. Tan sólo *Ropalonaria* y *P. bulbosus* pueden presentar dobles ensanchamientos en las zonas proximal y distal, tal y como se observa en algunos ejemplares de *Pinaceocladichnus perplexus*.

La regularidad con que se bifurcan los túneles de primer y segundo orden es también una característica común a todos ellos.

En cuanto a las cavidades secundarias, éstas son numerosas, hemisféricas y perpendiculares respecto al sustrato en *P. bulbosus*, estando además conectadas por conductos subordinados secundarios en número relativamente importante. Lo mismo ocurre con *Orbignyopora devonica*, donde Vogel *et al.* (1987) interpretan la existencia de "sacos heterozoidales" conectados por túbulos. Pohowsky (1978) emplea esta misma terminología para referirse a *Orbignyopora capillaris*, *Ropalonaria arachne* y *R. venosa* y donde existen morfologías y disposiciones equivalentes a las anteriores, si bien en la última forma citada no hay constancia de túbulos o conductos subordinados secundarios.

Ninguna de ellas, a excepción de *P. bulbosus*, presenta cavidades secundarias modificadas.

Otra diferencia importante de *Pinaceocladichnus perplexus* con las restantes formas comentadas, es la relativa a los puntos de bifurcación de los diferentes elementos a partir de las cavidades principales. Así, mientras en la nueva icnoespecie se realiza desde la zona proximal, media e incluso posterior, en *Orbignyopora devonica* y *P. bulbosus*, se hace exclusivamente desde la zona proximal media, siendo más acusado en el caso de *Ropalonaria*, donde la bifurcación, casi siempre pennada, se produce justo en el extremo de la zona proximal.

Otro carácter normalmente secundario para la sistemática, pero que destaca sobremanera en la icnoespecie que aquí se estudia, son las dimensiones que ésta presenta. En efecto, *Pinaceocladichnus perplexus* supone, hasta el momento, una de las formas de mayor tamaño conocido de su clase (ver Tabla I), tan sólo

MODELOS ESPACIADOS	MODELOS DENSOS
Longitud cavidad principal (LC _p): 976-1066 µ	Longitud cavidad principal (LC _p): 795-884 µ
Anchura Cavidad principal	Anchura Cavidad principal
Anchura zona proximal (Ach.p): 198 µ	Anchura zona proximal (Ach.p): 250 µ
Anchura zona distal (Ach.d): 159 µ	Anchura zona distal (Ach.d): 175 µ
Distancia entre cavidades principales (Dta/C _p): 358 µ	Distancia entre cavidades principales (Dta/C _p): 227 µ
Anchura cavidad secundaria (Ach.Csc): 183 µ	
Diámetro túnel principal (DT _p): 80-100 µ	
Diámetro túnel de primer orden (DT _{1°}): 30-50 µ	
Diámetro conducto subordinado principal (DC _{sp}): 20-25 µ	
Diámetro conducto subordinado secundario (DC _{ss}): 15-20 µ	
Ángulos de bifurcación:	
β ₁ : 50°-60°	
β ₂ : 90°	
β ₃ : 50°-60°	

Tabla 3. Dimensiones en valores promediados de *Pinaceocladichnus perplexus* isp. nov.

equiparable en cuanto a cavidades principales con las de *Orbignyopora archiaci* (Fischer, 1866).

Las relaciones con otros briozoos ctenostomados perforantes semejantes, ya sean del Mesozoico: *Orbignyopora cornbrashica* Pohowsky; *Ropalonaria ? bugei* Pohowsky (Jurásico medio); *Orbignyopora archiaci* (Fischer) (Cretácico superior?), o del Cenozoico: *Orbignyopora tridelta* Pohowsky (Plioceno inferior), son más lejanas, y pueden deducirse por comparación con las establecidas por Mayoral (1991) para el caso de *P. bulbosus*. En ese mismo trabajo también se pueden consultar diferencias morfológicas similares existentes con la icnoespecie *Pinaceocladichnus onubensis*, del Plioceno inferior.

Observaciones: La génesis de *Pinaceocladichnus* se atribuye a la actividad bioerosiva de briozoos ctenostomados (Mayoral, 1988, 1991), por comparación con otros modelos de perforación similares, tanto fósiles (*Orbignyopora* Pohowsky, 1978; *Ropalonaria* Ulrich, 1879; *Spathipora* Fischer, 1866; *Terebripora* D'Orbigny, 1841) como actuales (entre otros las perforaciones producidas por *Immergentia* Silén, 1946 y *Penetrantia* Silén, 1946).

P. perplexus isp. nov. se desarrolla típicamente en valvas dorsales del braquiópodo "*Orthis*" *noctilio* Sharpe, 1849, una forma registrada en materiales de edad Oretana inferior centroibéricos y armoricanos, cuya revisión está siendo abordada por el Dr. M. Melou (Universidad de Bretaña Occidental, Brest).

El sistema de perforación (túneles y cavidades) está realizado de forma muy somera, paralelo a la superficie externa de la concha, conectándose al exterior por numerosas aberturas en forma de ranura (esencialmente aberturas principales y axiales). Si atendemos a la diferente densidad de ocupación del sustrato, pueden caracteri-

zarse dos modelos distintos de perforación, los cuales podrían interpretarse en el mismo sentido que los observados en *P. bulbosus*, forma del Dovrotivá superior de la zona cantábrica (Mayoral, 1991). Así, los **modelos densos** (Figs. 1e-3) corresponderían a zonas con gran número de autozooides, donde la tasa de reproducción sería elevada, en tanto que los **modelos espaciados** denotarían las zonas más desarrolladas o maduras de la colonia del briozoo perforante.

Los **modelos densos**, que se caracterizan por el desarrollo de cavidades principales de orientaciones diferentes, que no tienen túneles que las relacionen y que presentan apilamientos verticales de estructuras (tanto cavidades como túneles), podrían interpretarse igualmente como secuencias de colonización superpuestas a distintos niveles, posiblemente con un comportamiento inducido de tipo fobotáxico, y que se excavarían en las capas someras de la concha de los braquiópodos.

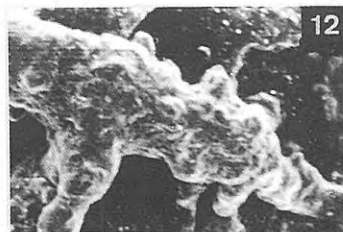
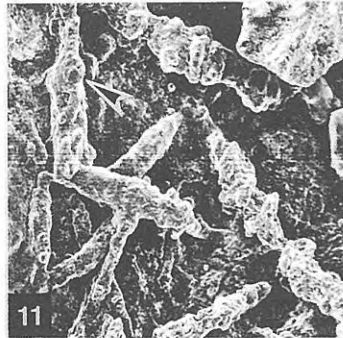
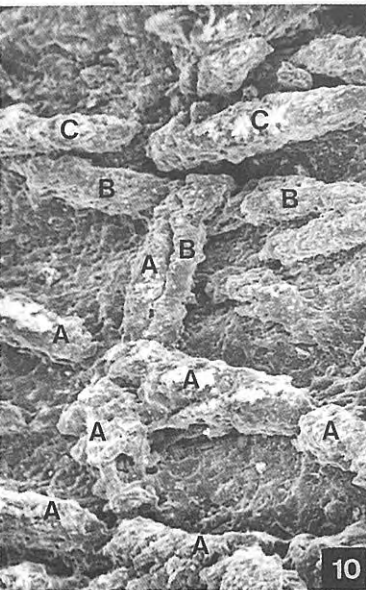
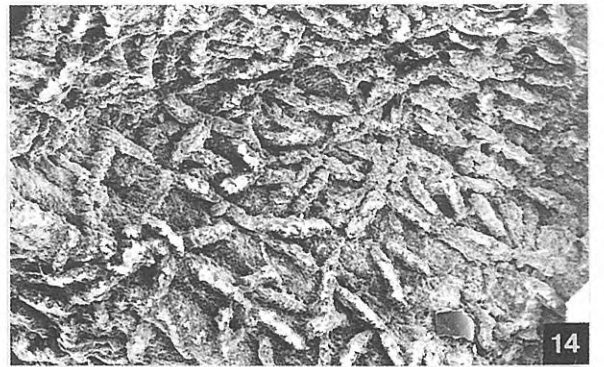
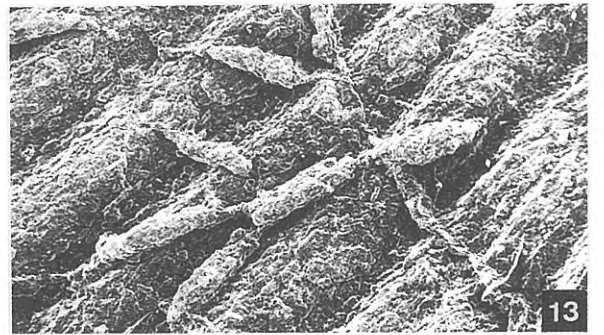
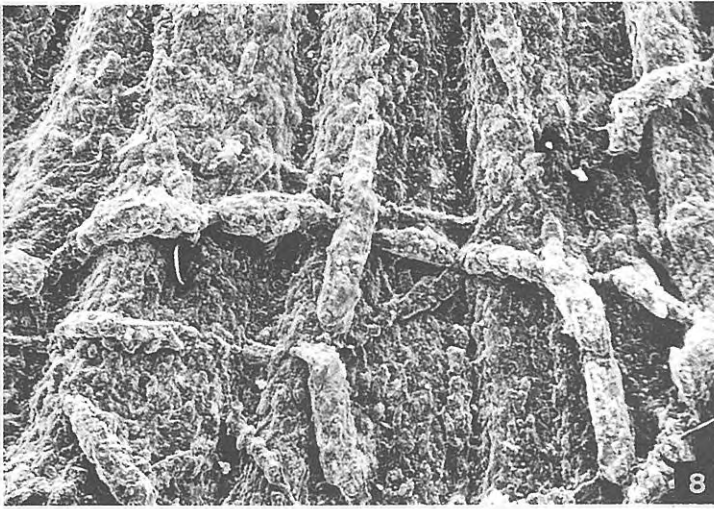
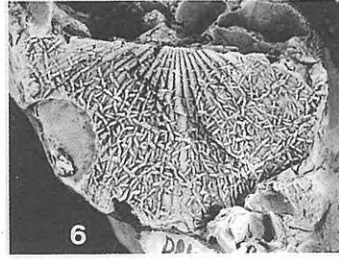
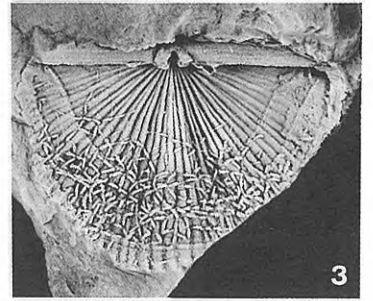
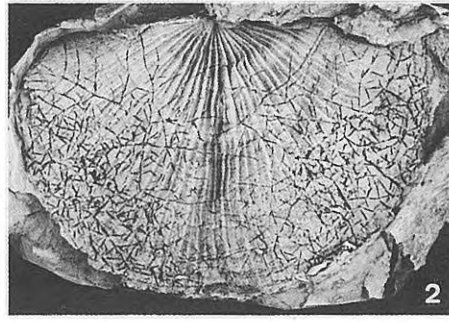
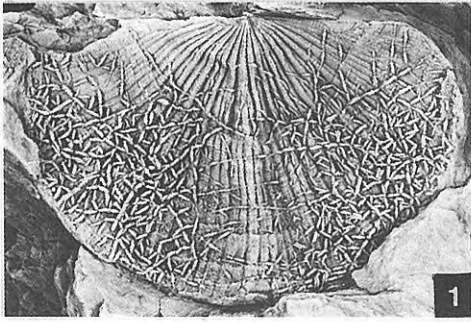
Este hecho constituye una diferencia sustancial frente a la otra forma ordovícica del icnogénero (*P. bulbosus*), donde la perforación se construye indistintamente a partir de las caras interna o externa, en ambas valvas del dalmanélido *Hesperinia asturica* Villas, 1989. Dicha evidencia fue utilizada para deducir que los briozoos perforantes se instalaron después de la muerte y desarticulación de las valvas de los braquiópodos, durante largos períodos de tiempo antes del enterramiento final, en condiciones de baja energía y con tasa de sedimentación exigua (Villas *et al.*, 1989; Mayoral, 1991).

En el caso de *P. perplexus*, existen diversas evidencias en favor de que la infestación por briozoos se produjo **en vida** del braquiópodo que constituye su sustrato, y a su vez éstas aportan argumentos indirectos para conocer la orientación en vida de este último.

Lámina I

- 1 Molde natural de *Pinaceocladichnus perplexus* isp. nov. en modelos de **alta densidad** sobre "*Orthis*" *noctilio* Sharpe. Obsérvese las zonas de ocupación, máximas en las áreas antero-laterales de la valva dorsal del braquiópodo. El modelo pasa a ser de **baja densidad** en sentido posterior y lateral. Paratipo DPM 2307. × 1,5.
- 2 Réplica en látex del anterior, que ha permitido establecer la hipótesis que sitúa a las aberturas de las cavidades principales perforadas en el periostraco del braquiópodo. Paratipo DPM 2307. × 1,5.
- 3 *P. perplexus* isp. nov., conservado en el molde externo de un ejemplar articulado de "*Orthis*" *noctilio* Sharpe. Se distingue la valva dorsal del braquiópodo, colonizada en forma marginal y anterior por la perforación, y la interárea ventral con la apertura delirial. Paratipo DPM 2305. × 1,4.
- 4 *P. perplexus* isp. nov. Aspecto general del ejemplar designado como holotipo, en modelo de **baja densidad** sobre la valva dorsal del braquiópodo. DPM 2300. × 1.
- 5 *Idem* en modelo de **alta densidad**. Paratipo MGM. × 1,2.
- 6 *Idem* a Fig. 5. Paratipo DPM 2302. Obsérvese en la región lateral izquierda del molde del braquiópodo, la base de fijación de un pelmatozoo, rodeada internamente por un túnel de *P. perplexus* isp. nov.: la presencia del equinodermo impediría la apertura de la perforación al exterior en esa área. × 1,2.
- 7 Cavidad principal de *P. perplexus* isp. nov. con múltiples conductos subordinados secundarios (flechas). Paratipo DPM 2302. × 50.

- 8 *P. perplexus* isp. nov. en modelo de **baja densidad**. Paratipo MGUS 2001. × 10.
- 9 *P. perplexus* isp. nov. en modelo de **baja densidad**. Las flechas indican la situación de las cavidades secundarias. Detalle del holotipo DPM 2300. × 6.
- 10 Superposición de varias cavidades principales correspondientes a tres series diferentes de *P. perplexus* isp. nov. (A, B y C). En todas ellas no se observan conexiones con conductos subordinados principales o secundarios. Modelo de **alta densidad**. Paratipo DPM 2302. × 20.
- 11 Cavidad principal de *P. perplexus* isp. nov. con múltiples conductos subordinados secundarios. En la parte superior izda. (señalada con una flecha) se observa una cavidad secundaria modificada a partir de una cavidad principal. Parte inferior izquierda: salida de un túnel de primer orden desde la zona media de la cavidad principal; así como varios conductos subordinados secundarios desde la zona proximal. Paratipo MGUS 2003. × 20.
- 12 Detalle de la cavidad principal del centro de la figura anterior. Ejemplar MGUS 2003. × 50.
- 13 *P. perplexus* isp. nov. en modelo de **baja densidad**. Puntos de bifurcación de las cavidades principales y de los túneles de primer orden en el extremo de las zonas proximales de otras cavidades principales. Paratipo MGUS 2001. × 20.
- 14 *Idem* en modelo de **alta densidad** con bifurcación de cavidades principales a partir de la zona media de otra cavidad principal. No hay conductos subordinados que las unan. Ejemplar DPM 2302. × 15.



Según la interpretación habitual, la mayoría de los braquiópodos articulados se fijarían al sustrato por el pedúnculo, disponiéndose las valvas verticales o con la ventral orientada hacia arriba. Esto no sería aplicable a "*Orthis*" *noctilio*, una especie plano-convexa de tamaño considerable (3 cm de longitud, 4 cm de anchura) adaptada a la vida en fondos fangosos sin buenas posibilidades de sujeción, cuyo pedúnculo perdería probablemente su funcionalidad en el transcurso del crecimiento. En estas condiciones, la sustentación de la concha recaería en su región cardinal recta y alargada, y en parte también en la valva ventral, que en fases avanzadas de desarrollo (superado un cierto peso y talla), reposaría directamente sobre la superficie del sedimento o parcialmente embebida en éste. La restricción de las perforaciones de *Pinaceocladichnus perplexus* a la valva dorsal constituiría, en primera instancia, el argumento más simple en apoyo de esta hipótesis.

En segundo lugar, observamos que la mayor densidad de perforaciones corresponde a regiones próximas a la comisura del braquiópodo, siempre en su valva

braquial, gradando entre dos tendencias bien definidas. El caso más común es cuando los modelos de alta densidad se distribuyen periféricamente a la comisura (Lám. I, Fig. 3): la infestación decrece gradualmente en proporción comarginal y sentido posterior, y no afecta al entorno umbonal dorsal y al interárea (anaclina).

Otro caso diferente es el tipificado por el ejemplar DPM 2307 (Lám. I. Figs. 1-2), donde la mayor densidad en la distribución de perforaciones aparece en los sectores más laterales y marginales de la valva braquial, mientras que en la región central (y notablemente en el surco antero-posterior) sólo se aprecian túneles esporádicos de recorrido transverso, asociados a un número insignificante de cavidades autozooidales. Este ejemplar es importante porque confirma la posición de vida deducida para el braquiópodo, ya que si los briozoos perforantes fueran fotofóbicos (interpretación alternativa para explicar su sola presencia en el exterior de la valva dorsal), su mayor desarrollo correspondería precisamente al fondo del surco, en lugar de a los flancos de dicha valva. Por otra parte, los sectores de alta densidad de perforación están rodeados por otros de densidad baja a intermedia (modelos espaciados), donde se individualizan estructuras ramificadas que permiten deducir su sentido de crecimiento y significado astogénico (Fig. 4b). De acuerdo con las direcciones de ramificación observadas en este ejemplar, la fijación de los primeros briozoos debió de producirse próxima al margen de la concha adulta antes de que ésta completase su crecimiento (entre 2/3-4/5 partes de la longitud final). Esto se manifiesta porque el sentido de avance de algunas perforaciones incluidas en el **modelo denso**, además de la propia geometría de las áreas más colonizadas, muestra una clara tendencia marginal (Fig. 4b). Por lo que respecta a los **modelos espaciados**, su disposición es transversa, oblicua o paralela al eje antero-posterior de la valva, si bien el sentido de avance de las perforaciones presenta una neta componente posterior o postero-lateral (con referencia a la concha). Esta distribución reviste algunas implicaciones en la interpretación de los **modelos espaciados**, que en *P. bulbosus* se relacionaban con zonas más desarrolladas o maduras de la colonia del briozoo perforante (Mayoral, 1991), mientras que en *P. perplexus* la secuencia astogénica de las perforaciones no sería tan clara. En este sentido, la progresión posterior y postero-lateral podría estar relacionada, en el caso que nos ocupa (Fig. 4b), con la perforación de áreas con condiciones de vida menos favorables para los briozoos perforantes, bien en fases avanzadas de la colonización de la concha (necesaria ante la falta de espacio físico en las zonas marginales) o bien durante los estadios iniciales de la astogenia de los primeros briozoos. Éstos podrían perforar en varias direcciones antes de alcanzar un desarrollo preferente en el área perimarginal.

La disposición de los sistemas de cavidades y túneles que componen *P. perplexus* isp. nov. debió de estar condicionada por factores ecológicos para la vida de los briozoos ctenostomados. Sus rasgos más destacados serían la fotofilia y el geotropismo positivo de muchas colonias, deducibles por su proliferación en el sector marginal de las valvas dorsales. Éste correspondería a la posición más elevada en conchas de cierta talla que apoyaban la línea cardinal y el sector posterior de la valva ventral en el sustrato.

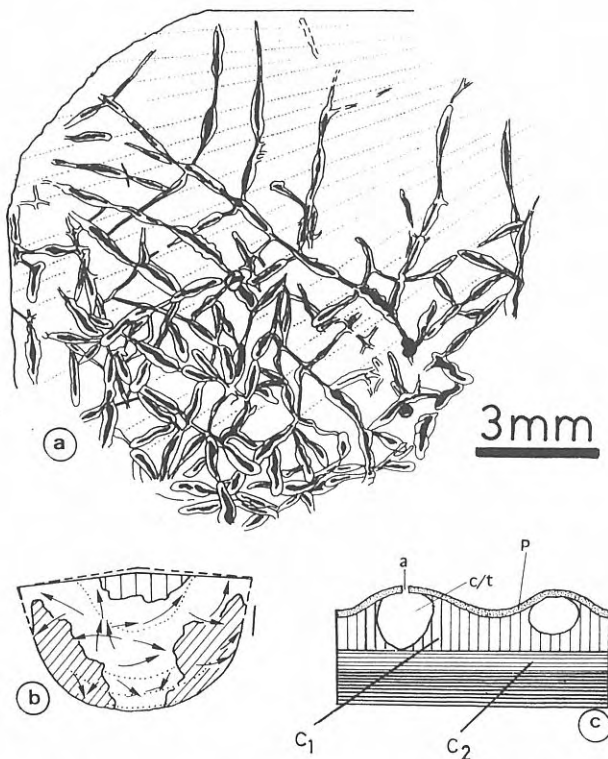


Figura 4. 4a: Reconstrucción de la superficie externa del mismo ejemplar a partir de su réplica en látex. En negro se señalan las aberturas. 4b: Ubicación de las áreas correspondientes a la distribución de los **modelos densos** (rayado oblicuo), modelos espaciados (en blanco) y zonas no perforadas (rayado vertical). Asimismo, se indica el sentido de avance de algunos sistemas de túneles (flechas) y las líneas que indican los intervalos de crecimiento de la concha (líneas de puntos). 4c: Reconstrucción de las aberturas reales, excavadas en las capas someras de la concha: a: aberturas, c/t: cavidades/túneles, p: periostraco, C₁: Capa primaria de la concha, C₂: Capa secundaria. Sin escala.

A una escala mayor, la orientación de los túneles principales es con frecuencia subparalela a las líneas que denotan intervalos de crecimiento de la concha (sobreelevadas con respecto a la superficie de la misma). En todos los ejemplares existen numerosos casos de túneles de primer, segundo y tercer orden, orientados a favor de la costulación radial del braquiópodo, cuyas cavidades principales se abrirían consecutivamente en los puntos de máxima convexidad de las costillas (Lám. 1; Figs. 4, 6, 9).

En definitiva, la colonización por briozoos ctenostomados tendría que haberse producido en vida del braquiópodo "*O.*" *noctilio*, acompañando su crecimiento desde estadios adultos avanzados a gerónticos, y perforando específicamente el periostaco y la capa primaria de la concha en regiones próximas (pero no inmediatas) a su borde de secreción.

Distribución: *P. perplexus* isp. nov. está representado hasta el momento en materiales de edad Oretana inferior de los sinclinales Algodor-Milagro y Navas de Estena-Guadalerzas (Montes de Toledo centrales).

CONCLUSIONES

Se constata la evidencia de una amplia actividad bioerosiva desarrollada por briozoos ctenostomados sobre algunos braquiópodos ("*Orthis*" *noctilio*) del Ordovícico medio de los Montes de Toledo y que está representada por una nueva icnoespecie de *Pinaceocladichnus*: *P. perplexus* isp. nov.

Las características fundamentales que lo diferencian de otras icnoespecies próximas, en especial de *P. bulbosus* Mayoral, 1991, son que las cavidades principales pueden conectarse con otras semejantes a partir de puntos que arrancan de su zona media sin existir conductos subordinados que las unan. Cuando éstos aparecen en otras cavidades, pueden llegar a ser muy numerosos y partir desde cualquier zona (proximal, media, distal).

Las cavidades secundarias son en general muy escasas o aparecen como modificaciones leves de las principales.

Las dimensiones de todos los elementos que constituyen el sistema completo de perforación (cavidades principales, secundarias, túneles, conductos subordinados, etc.) son muy elevadas en comparación con las reseñadas hasta la fecha para formas semejantes.

Por su posición estratigráfica y por las características antes descritas, *Pinaceocladichnus perplexus* isp. nov. constituye la evidencia de perforación más antigua atribuida a la acción de briozoos ctenostomados. Los primeros fósiles de ctenostomados propiamente dichos [*Marcusodictyon priscum* (Bassler, 1911), del Tremadoc de Estonia] comienzan su registro una treintena de millones de años antes.

Las evidencias indirectas de estoloníferos aquí descritas, remontan por tanto a los comienzos del Ordovícico medio el inicio de la actividad bioerosiva dentro del grupo, con patrones de perforación no muy alejados del resto de los modelos conocidos a partir del Ordovícico superior entre los que cabe citar a *Ropalonaria* y *Orbignyopora*.

Por último, la ubicación de las perforaciones sobre las conchas permite deducir que su colonización por los briozoos se realizó probablemente en vida del braquiópodo anfitrión.

AGRADECIMIENTOS

A D. Eduardo Gómez, del Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (C.S.I.C.), por su colaboración en la obtención de las microfotografías realizadas con el microscopio electrónico de barrido, y a D. Eulogio Martín (Dpto. de Paleontología UCM), por las macrofotografías y el tratamiento final de todas las copias reunidas en la lámina. El presente trabajo es una contribución a los Proyectos AMB92-1037-C02-01 del Plan Nacional de I+D (CICYT, 1992-1995) y PB-90-0489 (DGICYT, 1991-1994).

BIBLIOGRAFÍA

- Brenchley, P. J., Romano, M. and Gutiérrez Marco, J. C. 1986. Proximal and distal hummocky cross-stratified facies on a wide Ordovician shelf in Iberia. In: Shelf Sands and Sandstones. (Eds. R. J. Knight & J. R. McLean). *Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir*, 11, 241-255.
- Carls, P. 1975. The Ordovician of the Eastern Iberian Chains near Fombuena and Luesma (Prov. Zaragoza, Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 150 (2), 127-146.
- Dollfuss, G. E. 1877. *Terebripora capillacea*, bryozoaire nouveau du terrain Dévonien du Cotentin. *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie*, 1 (3), 96-108.
- Fischer, P. 1866. Étude sur les bryozoaires perforants de la famille des Térébriporides. *Nouveaux Archives du Musée nationale d'Histoire Naturelle de Paris*, 2, 293-313.
- Gutiérrez Marco, J. C., Rábano, I., Prieto, M. y Martín, J. 1984a. Estudio bioestratigráfico del Llanvirn y Llandeilo (Dovrotiviense) en la parte meridional de la zona Centroeuropea (España). *Cuadernos de Geología Ibérica*, 9, 287-319.
- Gutiérrez Marco, J. C., Rábano, I. y Robardet, M. 1984b. Estudio bioestratigráfico del Ordovícico en el Sinclinal del valle (provincia de Sevilla, SO de España). *Memórias e Notícias, Publicações do Museu e Laboratório Mineralógico e Geológico da Universidade de Coimbra*, 97, 11-37.
- Hafenrichter, M. 1979. Paläontologisch-Ökologische und lithofazielle untersuchungen des "Ashgill-Kalkes" (Jungordovizium) in Spanien. *Arbeiten aus dem Paläontologischen Institut Würzburg*, 3, 1-139.
- Hammann, W. 1992. The Ordovician trilobites from the Iberian Chains in the province of Aragón, NE-Spain. I. The trilobites of the Cystoid Limestone (Ashgill series). *Beringeria*, 6, 1-218.
- Mayoral, E. 1988. *Pennatichnus* nov. icnogen.; *Pinaceocladichnus* nov. icnogen, e *Iramena*. Huellas de bioerosión debidas a Bryozoa perforantes (Ctenostomata, Plioceno inferior) en la Cuenca del Bajo Guadalquivir. *Revista Española de Paleontología*, 3, 13-22.
- Mayoral, E. 1991. Actividad bioerosiva de Briozoos Ctenostomados en el Ordovícico superior de la Zona Cantábrica del Macizo Hespérico (Cabo Vidrias, Oviedo). *Revista Española de Paleontología*, 6, 27-36.

- Pohowsky, R. A. 1978. The boring ctenostomate Bryozoa: Taxonomy and Paleobiology based on cavities in calcareous substrata. *Bulletins of American Paleontology*, **73** (301), 1-192.
- Rábano, I. 1985. Precisiones sobre los trilobites del Arroyo del Acebrón (Ventas con Peña Aguilera, Toledo). *COL-PA*, **40**, 9-17.
- Rábano, I. 1989. Trilobites del Ordovícico medio de la zona Centroibérica española. Parte I. Yacimientos, bioestratigrafía y aspectos paleobiogeográficos. *Boletín Geológico y Minero*, **100**, 307-338.
- Richards, R. P. 1974. A Devonian *Immergentia* (Ectoprocta, Ctenostomata) from Ohio. *Journal of Paleontology*, **48**, 5, 940-946.
- San José, M. A., Rábano, I., Herranz, P. y Gutiérrez Marco, J. C. 1992. El Paleozoico inferior de la Zona Centroibérica meridional. In: *Paleozoico inferior de Ibero-America* (Eds. J. C. Gutiérrez Marco, J. Saavedra e I. Rábano). Universidad de Extremadura, 505-521.
- Sanchiz, B. 1991. Notas sobre la nomenclatura zoológica en diversos estudios taxonómicos publicados por la Revista Española de Paleontología. *Revista Española de Paleontología*, **6**, 25-26.
- Ulrich, E. O. 1879. Descriptions of new genera and species of fossils from the Lower Silurian about Cincinnati. *Cincinnati Society of Natural History Journal*, **2**, 8-30.
- Villas, E. 1983. Las formaciones del Ordovícico medio y superior de las Cadenas Ibéricas y su fauna de braquiópodos. *Estudios Geológicos*, **39**, 359-377.
- Villas, E., Gisbert, J. and Montesinos, R. 1989. Brachiopods from volcanoclastic Middle and Upper Ordovician of Asturias (Northern Spain). *Journal of Paleontology*, **63**, 554-565.
- Vogel, K., Golubic, S. and Brett, C. E. 1987. Endolith associations and their relation to facies distribution in the Middle Devonian of New York State, U.S.A. *Lethaia*, **20**, 263-290.

Manuscrito recibido: 29 de octubre, 1993
Manuscrito aceptado: 25 de abril, 1994

